

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Sociální chování laboratorních potkanů se samičí volbou
samčího sociálního partnera**

Diplomová práce

**Autor práce: Bc. Kateřina Píšová
Management zdraví a welfare zvířat**

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

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Sociální chování laboratorních potkanů se samičí volbou samčího sociálního partnera" 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 21. 4. 2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. RNDr. Marku Špinkovi, CSc. za konzultace, mnoho užitečných rad, ochotu a především za velkou trpělivost, kterou mi během psaní práce poskytl. Dále děkuji své rodině, která mě během studia velmi podporovala.

Sociální chování laboratorních potkanů se samičí volbou samčího sociálního partnera

Souhrn

Tato práce analyzuje sociální výběr šesti cyklujících samic potkana (*Rattus norvegicus*), z nichž každá měla možnost volby mezi třemi různě odchovanými samci potkanů. Cílem práce bylo ověřit hypotézu, že preference samic je ovlivněná fází jejich estrálního cyklu, dále hypotézu, že samci s vyšším afilačním chováním vůči samici budou pro samici atraktivnější jakožto sociální partneři a nakonec hypotézu, že samice budou spíše preferovat samce s intenzivnější předchozí zkušeností se hrou než ty, kteří ji měli jen omezenou.

Celkem bylo pro hodnocení chování použito šest samic a osmnáct samců kmene Long Evans (LE). Tito samci byli rozděleni do tří skupin. Každá ze tří skupin samců si v období od 4. do 10. týdne života prošla rozdílným odchovem z hlediska sociálního a hravého chování. Samci skupiny P (play) byly ve všední dny po dobu jedné hodiny individuálně umístěni do hravého boxu s dalším samcem LE. Samci skupiny S (social reduced play) byli po dobu jedné hodiny individuálně umístěni do hravého boxu s potkanem kmene Fischer 344, který se obecně považuje za méně hravý kmen potkana. Samci skupiny K (kinematically reduced play) byli umístěni do upraveného hravého boxu s redukovanou výškou stropu s potkanem LE. Redukovaná výška stropu zamezovala samcům provádět vzájemnou hru v plném rozsahu.

Následně byla vždy jedna z šesti samic umístěna do speciálně upravené trojúhelníkové arény, která byla příčkami rozdělena na čtyři stejně velké samostatné prostory. Samice byla v prostřední části arény a samci, vždy po jednom ze skupiny K, P a S, individuálně v rohových částech. Skrze otvory překryté mřížkou ve stěnách arény měla samice možnost vzájemného sluchového, čichového, vizuálního a také omezeného hmatového kontaktu se samci. Následně bylo po dobu tří časových period hodnoceno preferenční chování samice vůči jednotlivým samcům.

Výsledky potvrzují jednu ze tří pokládaných hypotéz. Samci, kteří vynakládají více afilačního chování vůči samici, se mohou jevit jako více atraktivní. Naopak způsob odchovu z hlediska rozdílné zkušenosti s hravým chováním se nepotvrdil jako významný prostředek pro zvýhodnění některého ze samců. Co se týče vlivu estrálního cyklu na preferenci samice, nebylo možné získat validní výsledky. Zjištěním ovšem bylo, že samice preferuje některého ze samců více než ostatní samce a tato preference je po určitou dobu neměnná.

Klíčová slova: sociální chování, samičí preference, laboratorní potkan, Long Evans, hra

Social behaviour of laboratory Norway rats with female choice of male social partners

Summary

This paper analyses the social selection of six cycling female rats (*Rattus norvegicus*) that were given a choice between three differently reared male rats. The aim of the study was to test the hypothesis that female preference is influenced by the stage of their estrous cycle, the hypothesis that males with higher affiliative behaviour towards females will be more attractive to females as social partners, and finally the hypothesis that females will be more likely to prefer males with more intensive prior play experience than those with limited experience.

A total of six females and eighteen males of the Long Evans (LE) strain were used to assess behavior. These males were divided into three groups. Each of the three groups of males underwent different rearing behaviours in terms of social and play behaviour between 4 and 10 weeks of life. Males of group P (play) were individually placed in a play box with another LE male for one hour on weekdays. Males of group S (social reduced play) were individually placed in a play box for one hour with a rat of the Fischer 344 strain, which is generally considered to be a less playful rat strain. Males of group K (kinematically reduced play) were placed in a modified play box with reduced ceiling height with an LE rat. The reduced ceiling height prevented males from performing full mutual play.

Subsequently, each of the six females was placed in a specially adapted triangular arena, which was divided into four equally sized separate compartments by partitions. Females were in the middle part of the arena and males, one each from groups K, P and S, were individually in the corner sections. Through openings covered by a grid in the arena walls, females were able to have auditory, olfactory, visual and also limited tactile contact with males. Subsequently, the female's preferential behaviour towards each male was assessed over three time periods.

The results confirm one of the three hypotheses posed. Males that exhibit more affiliative behaviour towards females may appear more attractive. Conversely, the mode of rearing in terms of differential experience of playful behaviour did not prove to be a significant means of favouring either male. Regarding the effect of the estrous cycle on female preference, no valid results could be obtained. However, the finding was that the female prefers one of the males more than the other males and this preference is constant over time.

Keywords: social behavior, female preferences, laboratory rat, Long Evans, play

Obsah

1	Úvod	1
2	Vědecká hypotéza a cíle práce	3
3	Literární rešerše	4
3.1	Sociální chování potkanů	4
3.1.1	Vztahy mezi jednotlivci, hierarchie a teritorialita	4
3.1.2	Komunikace a interakce mezi jednotlivci	5
3.1.3	Charakteristika sociálního chování v laboratorních podmínkách.....	6
3.1.4	Long Evans a Fischer 344 a sociální rozdíly mezi nimi.....	7
3.2	Hra jako forma sociální interakce.....	8
3.2.1	Hravé chování obecně	8
3.2.2	Struktura sociálního hravého chování u potkanů.....	9
3.2.3	Funkce sociálního hravého chování u potkanů	10
3.3	Afiliční chování u potkanů.....	11
3.3.1	Allogrooming	13
3.4	Reprodukce potkanů.....	14
3.4.1	Výběr a preference reprodukčního partnera.....	14
3.4.2	Estrální cyklus samic a reprodukce	16
4	Metodika	18
4.1	Subjekty	18
4.2	Rozdělení samců dle jejich rozdílné zkušenosti se hrou.....	18
4.3	Experiment v komplexních klecích.....	19
4.4	Experiment samic a jejich preferencí samců jakožto sociálních partnerů20	
4.4.1	Popis trojúhelníkových arén.....	20
4.4.2	Popis průběhu experimentu.....	20
4.5	Videozáznam a hodnocení chování.....	21
4.5.1	Definice pozorovaného chování	22
4.5.2	Estrus samic v závislosti na hodnocení chování.....	26
4.6	Statistické vyhodnocení	27
5	Výsledky	29
5.1	Preference samic z hlediska fáze estrálního cyklu	30
5.2	Preference samic z hlediska afiličního chování samce	30
5.3	Preference samic z hlediska zkušenosti se hrou	32
5.4	Preference samic z hlediska opakovatelnosti napříč třemi periodami pro konkrétního samce.....	35
6	Diskuze	38
6.1	Preference samic z hlediska fáze estrálního cyklu	38
6.2	Preference samic z hlediska afiličního chování samce	38

6.3	Preference samic z hlediska zkušenosti se hrou.....	39
6.4	Preference samic z hlediska opakovatelnosti napříč třemi periodami pro konkrétního samce	40
7	Závěr.....	41
8	Literatura.....	42
9	Seznam obrázků	48

1 Úvod

Tato práce se zabývá sociálním chováním laboratorních potkanů (*Rattus norvegicus*) a sleduje rozdílnou zkušenost samců s hravým, sociálním chováním v období jejich dospívání a následně hodnotí, zda má tato předchozí zkušenost u samců nějaký následný vliv z hlediska preference samice.

Dle Schulz & Sisk (2016) existuje čím dál více důkazů z modelů hlodavců, přiklánějících se k tvrzení, že dospívání je druhým obdobím sexuální diferenciaci mozku (prvním obdobím je perinatální období) a že toto období má relativně trvalé účinky na mozek a na sociosexuální chování. Green & McCormick (2013) tvrdí, že zvýšená plasticita nervového systému, která probíhá v období dospívání, je také obdobím zvýšené citlivosti na účinky zkušeností z prostředí, které působí na probíhající vývoj mozku. Opakované vystavení psychosociálním stresorům v období dospívání má tak u hlodavců dlouhodobé účinky na učení, paměť a také na emoční a sociální chování. To například dle McCormick et al. (2017) znamená, že dlouhodobé působení stresových faktorů v období puberty může mít značný vliv na probíhající vývoj mozkových systémů pro sociální chování. V dřívějších studiích McCormick et al. (2017) zjistili, že samci potkanů, kteří v polovině svého dospívání prošli stresem sociální nestability (denní hodinová izolace a denní změna partnera v kleci od 30. do 45. postnatálního dne), měli nižší sexuální výkonnost ve srovnání s kontrolními samci, kteří izolováni nebyli. V této jejich studii zjistili, že zkušenost se stresem v dospívání vede u samců potkanů k dlouhodobým změnám, které jsou vnímatelné pro samice, jsou mírněny sociálním postavením a ovlivňují sexuální chování. To naznačuje, že rozdílně stresující život potkanů má vliv na vnímání samců samicemi.

I když jsou potkani obecně považováni za promiskuitní druh, nedávný výzkum od Guarraci & Frohardt (2019) odhalil, že u nich existuje preferenční chování směřující k jednomu partnerovi, které převažuje nad preferencí ostatních samců. Má-li dle Blaustein & Erskine (2002) samice potkana možnost volby, v tomto případě možnost vstoupit do prostoru samce, který je oddělen od samice, skrze přepážku s otvorem, který má velikost takovou, že se jím protáhne pouze samice, nikoliv samec, jelikož je větší, umožníme tak samici řídit tempo sexuálního kontaktu s jedním nebo i s více samečky. Toto umožnění samici regulovat sexuální kontakt s jedním nebo i s více samci, je dle Calhoun (1963) podobné obvyklým průběhům páření potkanů nacházejících se v přirozeném prostředí.

Samice divoce žijících potkanů, které se páří s několika samci současně, regulují sexuální kontakt tím, že se v průběhu svádění ukrývají do nor (Lovell et al. 2007; Zewail-Foote et al. 2009). Tímto chováním samice ovlivňují počet svých sexuálních partnerů a dobu, kterou s nimi stráví (McClintock & Adler 1978). Necháme-li tedy v laboratorních podmínkách samici regulovat sexuální chování, pomocí přepážky s otvorem, můžeme tak pozorovat a hodnotit, jak konkrétní ukazatele chování s kontrolovaným tempem (např. procento odchodů: pravděpodobnost opuštění samečka po sexuální stimulaci; latence návratu do kontaktu: doba, než se samička vrátí k samečkovi po sexuální stimulaci) odrážejí sexuální motivaci samičky. Například změny týkající se doby návratu samice k samečkovi po obdržení sexuální stimulace poukazují na změny v motivaci samice. Je-li doba návratu k samci rychlejší, jde o vyšší motivaci samice k páření. Ovšem toto chování samičky není jediným ukazatelem její motivace, což může komplikovat pochopení sexuální motivace samiček. Chování samic potkanů je jemnou rovnováhou mezi přibližováním se k samečkovi a vzdalováním se mu (Guarraci &

Frohardt 2019). Řízení načasování sexuálního kontaktu samičkou není pouze odměnou pro ni, ale také se zvyšuje její plodnost (Martínez & Paredes 2001). Somatosenzorická stimulace během kopulace a inseminace může být klíčová pro vývoj kontrolovaného páření u tohoto druhu a přispívá k odměňujícím vlastnostem stimulace vaginocervikální oblasti (Guarraci & Frohardt 2019).

Clark et al. (2004) uskutečnili experimenty za účelem zkoumání toho, jak hormonální stav, testovací podmínky a sexuální zkušenost ovlivňují preference samic potkanů ve vztahu k partnerovi. Výsledky studie ukazují, že vzhledem k hormonálnímu vlivu má předchozí ošetření samic hormony estrogenem a progesteronem za následek zvýšenou preferenci samic k sexuálně aktivním samečkům. V kontextu testovacích podmínek se objevuje zajímavý jev, kdy samice testované bez fyzického kontaktu vykazují výraznější zájem nebo preferenci k sexuálně aktivním samečkům ve srovnání se samicemi, kteří mají možnost fyzické interakce. Co se týče sexuální zkušenosti, opakované testování samiček potkanů a jejich předchozí sexuální zkušenost nijak neovlivňují způsob, jakým projevují svou preferenci k partnerovi, což naznačuje, že samičky si udržují konzistentní preference.

Tato práce se primárně zabývá preferencemi potkaních samic z hlediska atraktivity samců jakožto sociálních partnerů a snaží se více porozumět, jaký faktor může tyto preference způsobovat.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem diplomové práce bylo zjistit, zda preference samic, co se týče samců jakožto sociálních partnerů, je závislá na dni estrálního cyklu. Dál zda samci s vyšším afiliačním chováním vůči samici budou pro samice atraktivnějšími sociálními partnery a zda rozdílná předchozí zkušenost se hrou může u samců ovlivnit preferenci u samic. Cíle práce jsou shrnuty a konkretizovány v následujících hypotézách.

Hypotézy:

H1: Samice, které budou během pozorovaného intervalu v období estru, budou projevovat větší zájem o samce obecně, než samice, které budou v jiné fázi estrálního cyklu.

H2: Samice bude jevit větší zájem o samce, který bude projevovat více afiliačního chování vůči samici, než o samce, který bude projevovat afiliačního chování vůči samici méně.

H3: Samice bude projevovat větší zájem o samce, který měl předešlou zkušenost se hrou, než o samce, kteří tuto zkušenost měli jen omezenou.

3 Literární rešerše

3.1 Sociální chování potkanů

Sociální chování je důležitou součástí života savců, které ovlivňuje jejich přežití a reprodukci. Mezi savce patří i potkani, kteří jsou často používáni jako modelové organismy pro studium sociálního chování a jeho neurobiologických mechanismů. Potkani jsou velmi sociální zvířata, kteří si vyvíjejí složité sociální vztahy a komunikují pomocí různých signálů. Tato kapitola se zaměřuje na sociální chování potkanů, které je nezbytné pro pochopení hlubších souvislostí týkajících se tohoto tématu. Z hlediska důležitosti některých témat patřících pod tuto problematickou oblast jsou některé podkapitoly následně členěny ve formě samostatných kapitol (viz kapitola 3.2 *Hra jako forma sociální interakce* a kapitola 3.3 *Afiliční chování u potkanů*).

3.1.1 Vztahy mezi jednotlivci, hierarchie a teritorialita

Volně žijící potkani (*Rattus norvegicus*) patří mezi vysoce společenská zvířata, která žijí v komplexních sociálních skupinách, tzv. koloniích. Tyto mnohdy rozsáhlé kolonie mohou, v závislosti na dostupných zdrojích potravy, čítat i více než 150 jedinců (Davis 1953). Kolonie dle Schweinfurth (2020) mají složitou vnitřní hierarchii. Jsou často strukturovány do různých podskupin, které mohou být tvořeny páry, harémy s potomstvem či bez potomstva, skupiny jednoho pohlaví nebo jiné kombinace skupiny samců a samic.

V kolonii divokých potkanů mohou vztahy mezi jednotlivými členy vykazovat značnou variabilitu. Výzkum provedený na potkanech za polopřirozených podmínek naznačuje, že matky vytvářejí pevné pouto s mláďaty, které trvá přibližně do doby, kdy jsou mláďata ve věku dvou měsíců. Na druhou stranu není žádný důkaz o tom, že dospělí divocí potkani vytvářejí stabilní párové vztahy. Takové chování je v souladu s tím, že samice odvozené od divokých potkanů nevytvářejí selektivní sociální vazby ani v zajetí (Schweinfurth 2020).

Pravděpodobně existují silné vnitřní vlivy, které nutí potkany se takto shromažďovat do kolonií (Barnett 1958). Schweinfurth (2020) ve své práci uvádí, že i přesto, že volně žijící potkani pravidelně navazují interakce s ostatními členy své kolonie, není zcela zřejmé, jak časté jsou interakce s jednotlivými členy odlišných podskupin a jakou stabilitu tyto podskupiny vykazují. Barnett (1958) ve své studii uvádí, že jde však o velmi teritoriální zvířata, která v oblasti vlastních hnízd napadají cizí potkany, kteří nejsou členy jejich vlastní rodiny či kolonie.

Divocí potkani společně uvnitř kolonie vytvářejí systém nor, které obsahují různé tunely a komory, které plní funkci sdílených hnízdních míst a slouží též k ukládání potravy (Barnett 1958). Vzhledem k omezené dostupnosti behaviorálních dat není jasné, zda potkani vykazují specializaci úkolů, například v hrabání nor, obraně kolonie či sledování okolního prostředí v rámci preventivní ochrany před predátory. Kromě svých nor zakládají potkani i systém tras, které jsou označeny pomocí olfaktorických stop, a následně tak slouží jako potkaní cesty při hledání potravy a také jako spojnice mezi různými místy (Schweinfurth 2020).

Vedle sociálních vazeb, je v kolonii potkanů klíčová také struktura založená na hierarchii dominance. Pravděpodobně v důsledku jejich estrálního cyklu vytvářejí samice potkanů spíše

volné hierarchie, které se mohou měnit v závislosti na podmínkách, zejména pravděpodobně v souvislosti s estrálním cyklem a především pokud jsou v zajetí (Schweinfurth et al. 2017a). Samci se za těchto podmínek vyznačují vytvářením výraznějších, stabilních a téměř lineárních hierarchií založených na bojových schopnostech (Berdoy et al. 1995). Studie Schweinfurth (2020) rozlišuje tři hlavní typy samců: Alfa samci představují největší jedince v kolonii, pohybují se volně a iniciují útoky na vetřelce. Beta samci se vyhýbají alfa samcům, avšak mohou nabývat na váze. Nejnižší postavení omega samci typicky ztrácejí váhu a nejsou schopni reprodukce. V důsledku toho omega samci často odcházejí od své rodné kolonie. Dominanční hierarchie u potkanů je charakterizována a udržována prostřednictvím výměny různých druhů sociálního chování.

Jak již bylo řečeno, většina agonistického chování divokých potkanů v podmínkách polopřirozeného prostředí je směřováno proti vetřelcům z vnějšího okolí, kteří se snaží proniknout dovnitř kolonie. Patrná a nápadná agresivita mezi jednotlivými členy kolonie se naopak vyskytuje spíše vzácně. Schweinfurth (2020) uvádí, že obecně platí, že samci se jeví méně sociálně tolerantní než samice. Proto samci sami hlídají a brání hranice svého teritoria. Naopak, samice bývají méně teritoriální, ovšem během období, kdy mají mláďata a kojí, aktivně brání své hnízdo. Jsou zde však případy, kdy domestikovaní potkani v laboratorních podmínkách na malém prostoru zabíjeli jiné potkany. Nejsou však žádné důkazy o tom, že by toto chování nastávalo za přirozených podmínek, kdy mají potkani dostatek prostoru.

3.1.2 Komunikace a interakce mezi jednotlivci

V rámci kolonií spolu potkani komunikují pomocí různých signálů, které ovlivňují jejich vzájemné vztahy, spolupráci, soutěžení a učení. Potkani mají dominantní a submisivní role, které se projevují v přístupu k potravě, při soupeření nebo během páření. Dominantní jedinci mají větší vliv na chování ostatních členů skupiny a mohou je ovlivňovat pomocí sociálního zesílení, jehož principem je, že potkani mohou být motivováni k určitému chování prostřednictvím sociálních odměn či trestů od svých dominantních druhů. Sociální interakce se tak stává posilujícím faktorem pro určité chování u zvířat (Schweinfurth 2020).

Potkani používají různé druhy zvukové komunikace, jako například ultrazvukové volání, kterým vyjadřují své emoce, jako například radost, strach nebo agresi (Bartal et al. 2011). Také používají chemickou komunikaci neboli komunikaci pomocí feromonů. Feromony jsou chemické látky vylučované živočichy, které ovlivňují chování nebo fyziologii jedinců stejného druhu. Jde o takový přírodní způsob, jak posílat „chemické zprávy“. Potkani ji prování například prostřednictvím pachových značek, které následně slouží k identifikaci jedinců, pohlaví, reprodukčního stavu nebo sociálního postavení (Schweinfurth 2020).

Potkani jsou dle Bartal et al. (2011) též schopni empatie, což znamená, že dokážou vnímat a sdílet emoce jiných potkanů. Potkani jednájí pro-sociálně, když vnímají, že jiný jedinec prožívá stres, který zapříčinilo omezení a snaží se tak ukončit tento stres jiného potkana prostřednictvím úmyslné akce. Během své studie zjistili, že potkani v průběhu výzkumu důmyslně osvobozovali jedince, kteří byli uvězněni uvnitř průhledných zábran. Toto chování bylo řízeno potkaní verzí empatie. Navíc bylo zjištěno, že pokud byl potkan jednoho kmene umístěn společně s potkanem kmene jiného, a tedy měli tyto dva potkani možnost vzájemného poznání druhého kmene, potkan z prvního kmene vykazoval empatické chování nejen vůči

tomuto konkrétnímu nově známému jedinci z kmene druhého, ale také vůči jiným potkanům z tohoto cizího kmene, se kterými se jedinec osobně nesetkal.

Empatie u potkanů je ovlivněna jejich sociální zkušeností. Potkani, kteří mají více kontaktu s jinými jedinci svého druhu, jsou schopni větší míry empatie než potkani, kteří jsou izolováni od ostatních jedinců (Potegal & Einon 1989).

3.1.3 Charakteristika sociálního chování v laboratorních podmínkách

Potkani jsou hned po myších druhým nejčastěji používaným savcem v biomedicínském a behaviorálním laboratorním výzkumu (Kohn & Clifford 2002). Potkan a myš domácí (*Mus musculus*) patří mezi myšovitě hlodavce (Muridae) a oba tyto druhy mají některé shodné charakteristiky. Ovšem potkana a myš dělí miliony let evoluce a existují mezi nimi významné rozdíly. Jako model lidského onemocnění nabízí potkan oproti myši a dalším organismům mnoho výhod. Kdysi byli potkani nepoužívanějším organismem v lékařském výzkumu a úspěšná izolace potkaních embryonálních kmenových buněk rozšiřuje jejich využití (Aitman et al. 2008). Jejich význam jakožto laboratorních zvířat je dále dán jejich vlastnostmi, kterými jsou krátké období březosti, poměrně krátká generační doba, bohatý repertoár chování včetně různých forem učení a snadná dostupnost jedinců s dobře určeným zdravotním stavem a genetikou (Kohn & Clifford 2002).

Při studiu kognice a paměti má potkan před ostatními zvířecími modely navrch, protože fyziologické systémy potkana, které se podílejí na učení a paměti, byly u tohoto zvířete rozsáhle studovány. Navíc je potkan inteligentnější než myš a je schopen se naučit širší škálu úkolů, které mohou být důležité pro kognitivní výzkum. Potkan je také vynikajícím modelem pro kardiovaskulární onemocnění, zejména pro mrtvici a hypertenzi (Iannaccone & Jacob 2009), jsou standardním druhem, který se farmaceutickým průmyslem a vládními agenturami používá jako zvířecí model pro studium toxikologie, fyziologie, farmakologie, výživy, chování, imunologie, neurologie, endokrinologie a neoplazie (Kohn & Clifford 2002; Aitman et al. 2008).

Velikost potkana rozšiřuje jeho využití jako modelu u různých druhů onemocnění, a to nejen kvůli možnosti provádět chirurgické zákroky (Iannaccone & Jacob 2009), jako je transplantace orgánů nebo cévní techniky (Kohn & Clifford 2002), ale dle Iannaccone & Jacob (2009) také díky proporcionální velikosti důležitých orgánových substruktur, které ovlivňují například to, na jakou vzdálenost určitých anatomických oblastí účinkují podávané léky. To je zvláště důležité u centrálního nervového systému. Potkan je také jedním z nejdůležitějších modelů pro studie lidské reprodukce. V modelech diabetu se potkaní model chová v mnoha směrech podobně lidskému onemocnění, včetně modifikací onemocnění díky působení faktorů vnějšího prostředí (např. toxinů, stresu, stravy či očkování).

Sociální chování potkanů podléhá vlivu různých faktorů, mezi něž patří pohlaví, věk, genetika, hormony, stres a podmínky chovu. Významnou roli v této problematice hraje i právě proces domestikace, kterým si potkani prochází při přechodu z divokého do ochočeného stavu. Domestikace byla dlouhodobým procesem, kde umělý výběr a selekce byly uplatňovány s cílem zvýšit plodnost, snížit agresivitu a zlepšit schopnost přizpůsobit se laboratorním podmínkám.

Tento proces domestikace měl důsledky i na sociální chování potkanů, což může způsobit odlišnosti ve srovnání s chováním jejich divokých příbuzných.

Různé vědecké studie se zaměřují na odhalení těchto rozdílů mezi sociálním chováním laboratorních a divokých potkanů. Výzkumy naznačují, že domestikovaní potkani vykazují některé modifikace ve vztazích a interakcích oproti potkanům žijícím ve volné přírodě. Tato odlišnost se může projevovat ve formování hierarchií, afiliačního chování a recipročních interakcích mezi jedinci (Plyusnina et al. 2011; Li & Wood 2017).

Proces domestikace měl značný vliv na genetiku a chování potkanů v laboratořích. Zlepšená schopnost přizpůsobit se laboratorním podmínkám, vyšší tolerance ve skupinových interakcích a snížená agresivita jsou jen některé z rysů, které mohou být pozorovatelné u laboratorních potkanů. Tyto poznatky jsou klíčové při interpretaci výsledků experimentů a při navrhování podmínek pro chování potkanů v laboratořích (Modlinska & Pisula 2020).

V porovnání s divokými potkany budou laboratorní potkani méně pravděpodobně vytvářet dlouhodobé, stabilní sociální vazby. Místo toho se zdá, že v laboratorním prostředí projevují vyšší stupeň tolerance ve skupinových interakcích. Co se týče hierarchie je u laboratorně žijících potkanů volnější u samic (pravděpodobně je to spojené s cyklem říje) oproti divoce žijícím potkaním samicím, kde je hierarchie strukturovanější a lineárnější (Berdoy et al. 1995).

Co se týče agresivity i přestože laboratorní potkani vykazují nižší úroveň agresivity ve srovnání s divokými potkany projevují domestikovaní potkani podobný repertoár agresivního chování, jak uvádí studie (Plyusnina et al. 2011). Tato zajímavá dispozice zdůrazňuje, že i když bylo selektivním chovem dosaženo snížení celkové agresivity v rámci populace domestikovaných potkanů, specifické formy agresivního chování zůstaly zachovány. Tím je naznačováno, že přes proces domestikace může dojít ke změnám v celkovém projevu agresivity, avšak některé agresivní vzorce nemusí být přímo ovlivněny domestikací.

Hravé chování je u laboratorních potkanů důležitým prvkem pro utváření sociálních vazeb. Nemálo důležité pro zajištění stabilních sociálních vazeb mezi potkany jsou vzájemné boje a značení dominance. Laboratorní potkani často projevují allogrooming, což zahrnuje očišťování nebo lízání srsti jiným jedincům. Takové chování je zejména pozorováno mezi matkami a jejich mláďaty, později však toto chování jedinci aplikují i na ostatní členy kolonie. Podle studie Schweinfurth et al. (2017) je frekvence allogroomingu u laboratorních potkanů častější než u divoce žijících jedinců a to zejména allogrooming mezi matkou a mláďaty.

Divoce žijící potkani projevují méně sociálních her ve srovnání s potkany domestikovanými, a to s nižší úrovní tělesného kontaktu během těchto her. Během sociální hry domestikovaní potkani emitují zvuky s frekvencí kolem 50 kHz. Tyto zvuky jsou spojeny s pozitivními emocemi potkanů. Tato frekvence naznačuje odměňující účinky sociální interakce u domestikovaných potkanů (Burgdorf et al. 2008).

3.1.4 Long Evans a Fischer 344 a sociální rozdíly mezi nimi

V roce 1909 byl vyvinut první inbrední kmen potkanů. Od té doby bylo vyvinuto více než 500 inbredních kmenů potkanů pro širokou škálu biochemických a fyziologických fenotypů a různých modelů onemocnění (Aitman et al. 2008). Tato diplomová práce pojednává o dvou běžně využívaných kmenech laboratorních potkanů, které byly vyšlechtěny pro vědecký

výzkum. Konkrétně se jedná o outbreední kmen Long Evans (LE) a inbreední kmen Fischer 344 (F344). Tyto dva kmeny potkanů byly použité záměrně, jelikož se mezi sebou liší v mnoha aspektech, včetně sociálního chování a hravosti.

Podle některých studií (Stark et al. 2021; Liu et al. 2023) jsou potkani Long Evans obecně hravější a sociálnější než potkani Fischer 344, kteří jsou více útoční a méně obratní při hraní. Hraní je dle Stark et al. (2021) důležitou zkušeností pro rozvoj sociokognitivních dovedností a neuronálních mechanismů, které tyto dovednosti podporují. Hraní mezi potkany LE a F344 se liší jak v kinematice, například v provádění složitých manévru během hravých zápasů, tak v sociální interakci, jako například komunikaci s partnerem, s nímž si jedinec hraje. Studie Stark et al. (2021), která taktéž ve své práci využila paradigma chovu hravého potkana LE s málo hrajícím partnerem F344, kdy taktéž omezila hravé chování u potkanů LE během juvenilního období, přišla s výsledky, že toto paradigma způsobuje sociokognitivní poruchy v dospělosti. Dál také poukázala na to, že potkani F344 jsou obecně méně útoční a brání se atypicky ve srovnání s potkany LE. Potkani LE se brání při hraní tím, že se přetočí na hřbet a snaží se zasáhnout svého útočníka zuby nebo drápy. Tento obranný manévr je nazýván „turn and face” a je typický pro potkany LE. Potkani F344 se brání jinak. Snaží se uniknout útoku tím, že se plazí pod svého partnera nebo se schovávají v rohu klece. Tento manévr, prováděný při obraně, je nazýván „crouch and crawl” a je typický pro potkany F344. Tyto rozdíly v obranném chování ovlivňují dynamiku a kvalitu hry mezi potkany LE a F344. Hravé chování s partnerem F344 poskytuje potkanům LE méně příležitostí k zapojení se do dlouhodobého zápasení a odražení protiútoků. Navíc v párech LE – F344 probíhá během hry méně vokalizací a typy volání se liší od těch mezi páry LE – LE. Tyto změny v chování jsou stejně přítomné u samců i samic.

3.2 Hra jako forma sociální interakce

V průběhu procesu vývoje získávají zvířata pestrou škálu sociálního chování, které jim napomáhá se adaptovat a směřuje k hlavním životním cílům, k přežití a reprodukci. Jedním takovým typem sociálního chování, je sociální hra. Ta je obzvláště rozšířená během vývoje v období odstavu až po dosažení puberty. Tato aktivita je též označována jako hra, hravé chování či hravé soupeření (Pellis & Pellis 2013; Vanderschuren & Trezza 2014).

3.2.1 Hravé chování obecně

Klíčovou funkcí sociálního hravého chování je rozvoj rozmanitého a flexibilního sociálního repertoáru a společně s ním začíná i celý sociální vývoj jedince (Pellis & Pellis 2013; Vanderschuren & Trezza 2014). Během hry vykazují jedinci druhově specifické vzorce chování, které se podobají těm vzorcům, jež se vyskytují běžně u dospělých jedinců (Bekoff 1972). Hra zahrnuje prvky agresivního, predátorského či sexuálního chování, avšak v modifikované či často až přehnané podobě. Chování jedinců tak obvykle bývá velmi energetické a živé (Pellis & Pellis 2013). Hra postrádá zřejmý, bezprostřední cíl a přesto přináší uspokojení jedinci, který se hře věnuje (Bekoff 1972). Aby mohla sociální hra plynule probíhat, je zapotřebí, aby byli účastníci intenzivně naladěni na dynamiku hry, která se rychle mění. Účastníci hry musí zvládat čist sociální signály, rychle a přesně reagovat na pohyby druhého účastníka a umět předvídat odpovědi na chování druhého. To vyžaduje nejen schopnost číst

sociální náznaky, ale také schopnost se adaptovat na různorodost situací. Tyto dovednosti jsou klíčové pro udržení harmonie a dynamiky během sociální hry (Pellis & Pellis 1996).

Kromě toho hravé chování doprovází nebo mu předchází zřetelné fyzické, obličejové nebo hlasové signály, které naznačují hravý charakter této činnosti. Tato charakteristika činí sociální hru typicky snadno rozpoznatelnou a měřitelnou (Siviy & Panksepp 2011; Vanderschuren & Trezza 2014). Hravé chování je většinou rozpoznatelné i pro savce jiného živočišného druhu, včetně člověka (Bekoff 1972). Četnost výskytu hravého chování a jeho energetický rozpočet naznačují, že má značný význam v ontogenezi některých druhů savců. Hra tak působí pozitivně na jedince jako odměna a signalizuje přítomnost příjemných emočních prožitků. Přináší také okamžité psychologické benefity a dlouhodobé výhody co se týče hlediska kondice a zdraví. Hra u zvířat je složitý a různorodý fenomén a projevuje se v rozmanitosti nejen uvnitř jednoho živočišného druhu, ale i mezi různými, jednotlivými druhy (Held & Špinka 2011). Jakou má hra funkci a jaké jsou její bližší mechanismy však stále není zcela jasné (Poole & Fish 1975; Held & Špinka 2011).

3.2.2 Struktura sociálního hravého chování u potkanů

U potkanů začíná průběh sociální hry obvykle takovým způsobem, že jeden jedinec přistoupí k druhému a pokusí se dotknout jeho zátylku čenichem (Vanderschuren et al. 1997). Toto chování je nazýváno jako „kontakt se zátylkem“ (nape contact) a je považováno za nejdůležitější parametr zahájení sociální hry u potkanů. I když potkani toto chování nejčastěji provádí z boku příjemce, může také nastat ze zadu, přičemž se povrchově podobá sexuálnímu přichycení (Pellis & Pellis 1987).

Jedinec, na kterého se útočník vrhá, má více možností, jak na hravý útok reagovat. Může se útoku vyhnout a začít utíkat. Útočící ho pak může pronásledovat a znovu se tak snažit rozpoutat hravý souboj, čímž se celková hravá interakce prodlužuje. Také se může napadený začít bránit tak, že se postaví proti soupeři na zadní končetiny, přičemž útočník jedná podobně, a oba jedinci tak vzájemně soupeří. Mohou se vzájemně strkat či se chytat předními končetinami navzájem, tzv. boxovat (Vanderschuren et al. 2008).

Ovšem nejvíce charakteristickou reakcí na zahájení hry formou kontaktu se zátylkem je takové chování, kdy se příjemce útoku převálí na svůj hřbet a útočící jedinec ho předními končetinami přitiskne k zemi a opírá se jimi o jeho hrud' či břicho. Toto chování je známé pod názvem „přišpendlení“ (pinning) a nemusí z pravidla vždy nastávat pouze po kontaktu se zátylkem. Přišpendlený jedinec ležící na hřbetě se z této pozice bude snažit získat přístup k oblasti zátylku jedince zahajujícího hru. Přišpendlení slouží k prodloužení doby trvání probíhající hry (Pellis & Pellis 1987).

Přišpendlení je jinak netypickou pozicí pro potkany, a proto je relativně snadné toto chování rozpoznat. Zde je možné si povšimnout, že je zde určitá podobnost mezi prvky chování probíhajícími během hry a mezi prvky chování probíhajícími při agresivním střetu. Při agresivním boji též jeden jedinec leží na hřbetě a druhý se vyskytuje nad ním. Sociální hra u potkanů do určité míry kombinuje prvky sexuálního a agresivního chování. Důležité však je, že existují jasné rozdíly ve struktuře sociální hry a agresivního chování. Tím možná nejdůležitějším rozdílem je fakt, že během sociálního hraní se pozice, kdy je jedinec nahoře a kdy dole, střídají, což není případ při agresii, kde většinou jeden jedinec dominuje nad druhým.

Navíc se u hravého chování odlišují cíle působení iniciujícího jedince, co se týče zahájení hry a zahájení útoku spojeného s agresivním chováním. Pro hravé chování je typické přichycení krku. Pro agresivní chování je typické přichycení hřbetu, boku či zad (Pellis & Pellis 1987).

Kontakt se zátylkem a přišpendlení jsou považovány za hlavní vzory chování, které jsou ukazateli sociální hry potkanů, protože silně korelují s ostatními typy hravého sociálního chování jako je pronásledování a zápasení (Panksepp & Beatty 1980). Při kontaktu se zátylkem, jako útokem iniciujícího jedince na druhého potkana, je lehnutí a otočení se na záda nejčastější reakcí potkanů v období, kdy sociální hra dosahuje vrcholu ve vývoji. To je zhruba mezi 28. a 40. postnatálním dnem. Před tímto obdobím a po něm samci potkanů častěji používají strategii částečné rotace, během které zadními končetinami zůstávají na zemi, což může vést ke krátkému období vzpřímeného zápasu. To tedy znamená, že způsob, jakým potkan reaguje na začátek hry, závisí na věku a na pohlaví jedince (Pellis & Pellis 1990).

Jelikož se hravé chování podobá sociálním aktům z různých kontextů, jako agresivní a sexuální chování, je důležité, aby si jedinci při hravém chování dávali mezi sebou jasné signály, že záměr jejich chování je hravý. Se sociální hrou je tak u potkanů spojen skákavý pohyb. Není tak spojován s pářením či agresí. Vysokofrekvenční vokalizace o frekvenci 50 kHz, které jsou také součástí sociální hry u potkanů, jsou také spojeny s dalšími odměňujícími aktivitami. Tyto zvuky mohou naznačovat pozitivní náladu nebo hravý záměr (Palagi et al. 2016).

3.2.3 Funkce sociálního hravého chování u potkanů

Potkani jsou ideálním druhem pro zkoumání tohoto typu chování, jelikož projevují rozsáhlé sociální hravé aktivity, jež jsou relativně snadno rozeznatelné a měřitelné (Vanderschuren & Trezza 2014). Potkani se často baví hravým soupeřením, které zahrnuje vzájemné pronásledování, skákání, kousání a převrácení se (Pellis et al. 2022). Experimentováním se svým chováním v různých kontextech, jako je hravé chování si jedinci vytvářejí bohatý repertoár chování, který podporuje jejich flexibilitu a kreativitu (Bateson 2015). Hravé souboje mezi potkany jsou důležité pro sociální a kognitivní vývoj potkanů, protože jim pomáhá učit se sociálním pravidlům, rozvíjet sociální vazby, zvyšuje schopnost efektivně reagovat na nové situace, zlepšovat motorické dovednosti včetně zdokonalování jejich celkového fyzického stavu a napomáhá zvyšování mozkové plasticity (Thor & Holloway 1984). Také má hra pozitivní vliv na reprodukční schopnosti jedinců (Nunes 2014).

Studie ukazují, že sociální hra potkanů má celkově klíčovou roli ve vývoji mozku a chování. Nicméně všechny tyto výhody se projeví až po nějaké době a je málo pravděpodobné, že by byly primárním, stěžejním důvodem, proč se jedinci pouští do sociální hry. Pravděpodobněji jsou krátkodobou motivací ke hře její ihned působící odměňující a příjemné účinky. Jinými slovy, zvířata si hrají, protože si tuto aktivitu užívají. Současně motivuje jedince vzájemně si hrát i sociální aspekty hry, jakými jsou hledání společnosti, interakce s jedinci stejného druhu a navazování a udržování sociálních vazeb (Trezza et al. 2011).

Ve studii Von Frijtag et al. (2002) zjišťovali, jaké bude mít dlouhodobá sociální izolace dopady na mladé potkany především během období vývoje. Výsledkem bylo, že izolovaní jedinci vykazovali nedostatek behaviorálních reakcí v případě vystavení agresivnímu jedinci ve srovnání s potkany odchovanými sociálním způsobem. Vyvolávali více agrese, utrpěli více zranění a déle trvalo, než přijali podřízenou roli. Tato odlišná reaktivita se projevuje nejen v

přítomnosti agresora, kde individuálně odchovaní potkani neprojevovali adekvátní chování ale, také projevovali nižší úroveň sociální aktivity obecně. Zdá se, že mají omezenější schopnost redukovat stres pomocí sociálních interakcí, jako je například grooming v porovnání s potkany vyrůstajícími ve skupině.

Další studie ukazuje, že v průběhu testů kognitivních funkcí byli sociálně izolovaní potkani pomalejší v adaptaci na nové prostředí (Baarendse et al. 2013). Studie Lukkes et al. (2009) sledovala, jaký vliv bude mít sociální izolace potkanů v ranném věku na stresové situace, kterým budou potkani jako dospělci vystavováni. U sociálně deprivovaných jedinců bylo pozorováno zvýšené míry úzkosti, vyšší míry chování spojeného se strachem a snížený sociální kontakt, během vystavení jedince sociální interakce (Lukkes et al. 2009).

Přestože negativní události, které jedinci zažijí v raném období života, mohou poškozovat funkci mozku a chování, prostředí obohacené různými podněty a stimuly má pozitivní vliv na sociální hru u potkanů. To znamená, že potkani, kteří byli vystaveni obohacenému prostředí, vykazují pozitivní změny ve svém sociálním chování, zejména ve hře s ostatními potkany. Také bylo prokázáno, že prostředí obohacené různými podněty po odstavu může neutralizovat nepříznivé účinky prenatálního stresu na sociální hru a hladinu kortikosteronu u potkanů. Také může, obohacené prostředí po odstavu eliminovat negativní dopady stresu matky během prenatálního vývoje na sociální chování (Zuena et al. 2016).

Přehled studií, vytvořený Vanderschuren & Trezza (2014), naznačuje, že sociální hra je prospěšná pro jednodušší rozvoj sociálních, kognitivních a emočních schopností jedince a je patrné, že hravé chování závisí na koordinované aktivitě nervových obvodů, jelikož jedinec musí vnímat partnera, s kterým si hraje, a pochopit jeho chování a záměry a adekvátně na ně umět zareagovat.

3.3 Afiliční chování u potkanů

Afiliční chování u potkanů zahrnuje širokou škálu sociálních interakcí, které slouží k posílení sociálních vazeb a vzájemné koordinaci mezi členy kolonie. Jedná se o projevy péče, podpory a sociální kooperace, které přispívají k udržení harmonie a stability v sociální skupině. Mezi takové sociální interakce patří například fyzická blízkost či kontakt, allogrooming, poskytování potravy či například hlídkování (Schweinfurth 2020).

Co se týče afiličního chování u potkanů, ze studie Stieger et al. (2017) vyplývá, že členové skupiny, kteří si udržují dobré vzájemné vztahy, interagují častěji, což může vytvářet podmínky pro reciprocitu, kdy si jedinci navzájem poskytují podporu či pomoc. Také práce říká, že afiliční chování může být klíčovým faktorem pro udržení stabilní úrovně spolupráce mezi nespřízněnými sociálními partnery.

Afiliční chování tedy může směřovat k evolučně stabilní úrovni spolupráce tím, že vykompenzuje náklady altruistického činu systematickou výměnou rolí mezi dárce a příjemcem, tedy že spolupracující jedinci se vzájemně odměňují za pomoc (Trivers 1971). Časté interakce tak usnadňují vytváření a udržování vzájemných afiličních interakcí (Barta et al. 2011). Když se tito jedinci opakovaně setkávají a interagují spolu, náklady spojené s afiličním chováním mohou být kompenzovány vzájemnou výměnou rolí dárce a příjemce. Četné interakce tak mohou směřovat k dosažení evolučně stabilní formy vzájemného recipročního jednání (tzn. takového jednání, kdy jedinec poskytuje nějakou formu pomoci nebo

podpory druhému jedinci s očekáváním, že v budoucnosti bude obdobně odměněn). Členové skupiny, kteří mezi sebou intenzivněji udržují blízké vztahy, mají tendenci interagovat častěji. Tato vysoká frekvence interakcí může vytvářet podmínky pro reciprocitu, kdy jedinci vzájemně navzájem projevují podporu nebo pomoc (Stieger et al. 2017).

Potkani jsou výrazně společensky orientovaní tvorové, u nichž bylo experimentálně prokázáno, že mohou projevovat afiliční chování, kdy si navzájem vyměňují potravu, provádějí allogrooming a sdílejí spolu prostory k odpočinku. Ze studie vychází, že potkani spolupracují na základě předchozích interakcí a kvality sociálního vztahu. Nepříbuzní a vzájemně neznámí potkani mezi sebou nevytvářejí sociální vazby, ale spíše používají afiliaci a agresi jako nástroje pro generování altruistické pomoci. V experimentu byla simulována situace, kdy mohl jeden potkan poskytovat potravu druhému a ne naopak. Zajímavé bylo, že takto dříve spolupracující poskytovatelé potravy vykazovali později vůči tehdejšímu příjemci potravy větší míru agresivního chování než jedinci, kteří spolu dříve vůbec nespolečovali. Toto chování by mohlo odrážet snahu donutit potkana „příjemce“ k opětování chování, tedy poskytnutí potravy předešlému „dárci“. Studie naznačuje, že reciprocita hraje klíčovou roli ve spolupráci mezi nespřízněnými potkany, kteří si vytvářejí sociální vazby prostřednictvím opakovaných interakcí a vzájemné podpory. Experimenty naznačují, že potkani, kteří spolupracovali předtím, vykazují větší agresivitu k partnerovi, což může být snaha podnítit opětovné chování (Stieger et al. 2017).

Studie Meaney & Stewart (1979) měla za cíl zjistit, jaký má na potkany vliv chovu a prostředí, ve kterém jsou jedinci umístěni. Byly provedeny tři pokusy na afiliční chování potkaních samců a samic. Zvířata byla testována v párech stejného pohlaví v otevřeném prostoru za účelem měření doby strávené v kontaktu a sociálně usnadněné aktivity. Výsledky odhalily rozdíly mezi pohlavími jak v míře, tak ve formě afiličního chování potkanů. Samci byli obecně více afiliativní a více reagovali na druhého jedince. Také se samci více zapojovali do hrubších a bouřlivých her, zatímco samice trávily více času sociálním groomingem. Sociální chování je do značné míry ovlivněno tím, jaký je afiliční repertoár zvířat, jaký je charakter sociálního podnětu a jaké jsou podmínky prostředí.

Engelhardt & Taborsky (2024) ve své práci zmiňují tři různá rozhodovací pravidla reciproční spolupráce. Zaprvé, *pravidlo přímé reciprocity*, které říká, že jedinci pomáhají někomu, kdo jim předtím pomohl (Axelrod & Hamilton 1981). Zadruhé, *pravidlo generalizované reciprocity*, které stanovuje, že jedinci pomáhají komukoli po obdržení pomoci od někoho jiného (Barta et al. 2011). Zatřetí, *pravidlo nepřímé reciprocity*, které tvrdí, že jedinci pomáhají někomu, kdo je užitečný, což naznačuje závislost na reputaci být kooperativní (Nowak & Sigmund 2005).

Bylo zjištěno, že samci i samice divoce žijících potkanů pomáhají jedincům stejného pohlaví v souladu s pravidlem přímé reciprocity a to takovým způsobem, že poskytují více pomoci, například v podobě potravních darů a vzájemného čištění srsti, těm jedincům, kteří s nimi již spolupracovali v minulosti, než těm jedincům, kteří se v minulosti projevili jako nespolečující (Dolivo & Taborsky 2015). Bylo zjištěno, že samice divoce žijících potkanů poskytují pomoc v souladu s kvalitou poskytnuté pomoci (Engelhardt & Taborsky 2024).

Potkani splňují požadavky na kognitivní nároky přímé reciprocity, protože se rozhodují o tom, jakou pomoc poskytnou, na základě výsledků nejnovějšího setkání s daným partnerem,

nezávisle na tom, co se stalo v předchozí interakci před testem, a s časovým odstupem mezi poskytnutou a obdrženou pomocí alespoň až 4 dny (Kettler et al. 2021).

3.3.1 Allogrooming

Jedním z častých projevů afiliačního chování u divokých potkanů je allogrooming, kdy jeden jedinec olizuje nebo okusuje srst druhého jedince (Schweinfurth 2020). Allogrooming může být formou altruistického chování, kdy dárcce přispívá příjemci na vlastní náklady. Mezi tyto náklady patří například ztráta slin a elektrolytů (Ritter & Epstein 1974), náklady související s investovaným časem, který mohl jedinec věnovat provádění jiné aktivity, například sháněním potravy a je zde i zvýšené riziko predace z důvodu nižší ostražitosti během prováděné aktivity a tedy snížené bdělosti. Toto chování tedy může být spojeno s určitým úsilím nebo rizikem (Viblanc et al. 2011). Allogrooming je významným prvkem sociální interakce u potkanů, který se začíná projevovat již v raném věku, kdy matky poskytují péči mláďatům, a toto chování se následně přenáší i na další členy kolonie (Calhoun 1963). U samic potkanů pocházejících z volné přírody je toto chování nasměrováno přednostně na místa, která jsou pro olizovaného jedince obtížně dosažitelná, jako je obličej nebo krk (Kohn & Clifford 2002).

Allogrooming si však také mohou dominantní jedinci vynucovat od subordinovaných jedinců. Dominantní jedinci je tak vystavují agresí. V takovém případě jsou níže postavení jedinci nuceni k allogroomingu dominantnějších jedinců, aby se touto formou vyhnuli agresí (Schino et al. 2005). Na druhou stranu mohou subordinovaní jedinci uplatňovat allogrooming jako prostředek pro snížení četnosti agresivního chování ze strany dominantních jedinců (Gumert & Ho 2008). Kromě snížení četnosti agresivního chování (Gumert & Ho 2008) může dominantní jedinec poskytovat subordinovanému jedinci další výhody jako odměnu za allogrooming. Tyto výhody zahrnují poskytování podpory v situacích konfliktu (Koyama et al. 2006), větší sociální toleranci (Ventura et al. 2006) a pomoc při získávání přístupu k potenciálním pářicím partnerům (Stopka & Macdonald 1999).

Studie Schweinfurth et al. (2017b) zkoumala allogrooming u potkanů. Výsledky naznačují, že potkani uplatňují pravidla reciprocity při vzájemném poskytování allogroomingu. Dominantní i podřízení jedinci reciprokují péči o srst, přičemž reciprocita byla častěji směřována k dominantním partnerům. Tato forma recipročního chování představuje nízkonákladový mechanismus udržující sociální vztahy mezi potkany. Studie také ukazuje, že allogrooming není pouze hygienickým chováním, ale hraje klíčovou roli ve vzájemných sociálních interakcích mezi potkany.

Kromě allogroomingu existuje také další afiliační chování, jako je sdílení jídla, choulení se nebo například chování, kdy jeden potkan opatrně opouští noru a pečlivě pozoruje okolí po dobu několika minut. Teprve poté, co tento jedinec zhodnotí prostředí a je si jist, že nehrozí potenciální nebezpečí, ostatní členové kolonie vylézají z nory. Toto chování slouží k monitorování a hodnocení bezpečnosti okolí, což přispívá k ochraně celé skupiny před možnými hrozbami. Poté, co divocí potkani sdílejí stejná místa krmení, někteří členové kolonie projevují afiliační chování tím, že sdílejí potravu s ostatními, buď tím, že jim dovolí přijímat potravu, nebo tím, že je nechávají slízat zbytky ze srsti (Galef et al. 2001). Choulení, které

slouží k termoregulaci, je typické u altriciálních mláďat. Dospělí potkani se k sobě též navzájem choulí, což naznačuje existenci sociální funkce i mimo termoregulaci (Alberts 2007).

3.4 Reprodukce potkanů

3.4.1 Výběr a preference reprodukčního partnera

Potkan patří mezi promiskuitní druhy, což souvisí s častým střídáním sexuálních partnerů. U potkanů se konkrétně promiskuita projevuje v tom smyslu, že pokud je to možné, v rámci jedné estrální periody kopulují samice s více partnery (Chu & Ågmo 2014). Samice potkanů během páření vykazují komplexní řadu vzorců chování, díky kterému jsou schopny řídit sexuální interakce se samci potkanů. Divoce žijící samice potkanů, které se páří během estru s více samci, například regulují počet jednotlivých sexuálních aktů a dobu jejich jednotlivých trvání tím způsobem, že se ukryjí před samcem do nor (Lovell et al. 2007; Zewail-Foote et al. 2009). Tímto chováním si samice potkanů regulují počet a načasování svých sexuálních partnerů (McClintock & Adler 1978) a zajišťují si tak optimální plodnost (Coopersmith & Erskine 1994). Pokud se samice potkana spáří během své ovulace s více než jedním samcem a obdrží tak více různých ejakulací od vícero samců, dochází ke konkurenci samčích spermií. Konkurence těchto spermií se odehrává uvnitř samicího pohlavního ústrojí. Úspěch spermií samce je dán tím, který samec zplodí více potomků než konkurující samci (Møller & Ninni 1998).

Mají-li samice potkana příležitost pářit se se dvěma samci potkana zároveň, samice upřednostňují jednoho preferovaného samce nad tím druhým. S preferovaným samcem tak tráví před i během aktu páření více času než s druhým nepreferovaným samcem (Lovell et al. 2007). Drickamer et al. (2000) ve své studii sledovali u myši domácích samicí preferenci partnera při volbě ze dvou samců. Zjistili, že pro samice myši domácích je reprodukčně výhodné, pokud se páří s preferovanými samci. Takové samice, které se pářily s preferovanými samci pak následně zplodily více potomků v porovnání s těmi, kterým byl přidělen nepreferovaný samec. Navíc potomci samicího pohlaví, kteří byli zplozeni se samicí preferovaným samcem, vykazovali vyšší sociální dominanci než samci z vrhu, kdy byl samicí ke spáření přidělen nepreferovaný samec. Potomci samice s preferovaným samcem také vytvářeli rozsáhlejší domovské okrsky a stavěli lepší hnízda než potomci samice s nepreferovaným samcem. Z výsledků studie je relativně patrné, že preference partnera má minimálně u myši domácích značný a příznivý vliv na reprodukční úspěch.

Laboratorní modelování skupinového páření ve velkých otevřených arénách ukázalo, že samice potkanů též vykazují preference v průběhu páření. Není však jasné, jaké párovací strategie mohou být základem samicích preferencí. Jinými slovy není úplně zřejmé, co ovlivňuje preferenci samic potkana při výběru samicího potkaního partnera. Existují například individuální rozdíly v párovacích strategiích, zejména mezi dominantními a podřízenými samicemi (Coria-Avila et al. 2006). V odborné literatuře se často zmiňuje jev známý jako „kopírování výběru partnera“, kdy změny v atraktivitě samečka u samice mohou následovat po jeho akceptaci nebo odmítnutí jinou samicí, aniž by tato změna byla nutně spojena se sledováním konkrétního páření. Studie na potkanech naznačuje, že samice preferují společnost samečků, kteří se nedávno věnovali sexuální aktivitě. Tato preference samic může být

ovlivněna pachovými signály. V experimentu, kde samice měly přístup k dvěma samečkům, projeví vyšší zájem o toho, který se nedávno pářil. Samec, který se v nedávné době pářil s jinou samicí tak dosáhl sexuální aktivity u samice dříve než ten, který se v poslední době s žádnou samicí nepářil (Vega Matuszczyk et al. 1994).

Ve studii Clark et al. (2004) byly provedeny experimenty k určení, jak hormonální stav, podmínky testování a sexuální zkušenost ovlivňují preference samic potkanů vůči partnerovi. Výsledky naznačují, že co se týče hormonálního vlivu, předchozí ošetření samic hormony estrogenem a progesteronem zvyšuje preferenci samic k sexuálně aktivnímu samci. Co se týče podmínek testování, z jejich experimentu vyplývá zajímavý jev. Potkaní samice, které byly testované bez jakéhokoli vzájemného fyzického kontaktu vykazovali výraznější zájem či preference k sexuálně aktivním samcům ve srovnání se samicemi, které měly možnost fyzické interakce. Co se týče sexuální zkušenosti, opakované testování samic potkanů a jejich předchozí sexuální zkušenost neměly vliv na to, jak projevují svou preferenci k partnerovi, tedy samičky si nadále udržovaly konzistentní preference.

Ve studii Coria-Avila et al. (2006) zkoumali, zda samice potkanů budou preferovat samce, kteří jsou spíše albíni či jsou pigmentovaní. Prokázali, že samice projevují preferenci samců s podobnou barvou srsti jakou mají ony sami. Samice také reagují odlišně na samce stejného nebo jiného kmene. Studie také potvrzuje předchozí zjištění, že rané zkušenosti, především rané sexuální zkušenosti, mají významný vliv na pozdější sexuální preference (Coria-Avila et al. 2005). Tyto vlivy mohou začínat již v období, kdy jsou potkani mladí a učí se identifikovat svůj vlastní kmen. Například rané postnatální zkušenosti vyvolávají sociální preference vlastního kmene a vedou k asortativnímu páření, tzn. takovému, které je založeno na základě vnější podobnosti (D'Udine & Manning 1983). Zvířata si tak selektivně vybírají k páření příslušníky vlastního kmene oproti příslušníkům jiného kmene, se kterým si jsou geneticky méně podobní. Předpokládá se, že asortativní páření udržuje homozygotní křížení v kmeni, což zabraňuje ostatním kmenům v zisku pozitivních vlastností prostřednictvím outbreedingu. Studie křížení však zjistily vysokou míru tvárnosti tohoto jevu. Jinými slovy u preference samic při výběru partnera záleží na více faktorech. Ovšem počáteční sexuální zkušenosti jedince mohou tvořit druhé „kritické období“, v němž jedinec preferuje charakteristiky známého místa a kmene a v němž se ovšem mohou upravovat účinky raných postnatálních zkušeností a to jak pozitivně tak negativně (Coria-Avila et al. 2006).

Zewail-Foote et al. (2009) se ve své studii snažili odpovědět na otázku, jaké vlastnosti odlišují samce potkanů, kteří jsou reprodukčně úspěšnější a zplodí tak více svých potomků ve vrhu, od samců potkanů, kteří zplodí jen několik nebo žádného potomka ve vrhu. Ve své studii proto sledovali 11 samic potkanů v době proestru, které měly příležitost pářit se každá zvlášť s jedním párem samčích potkanů současně. Osm samic úspěšně porodilo. Po odstavu mláďat bylo určeno otcovství každého mláděte. Výsledkem bylo, že samice trávily s jedním preferovaným samcem více času než s druhým samcem a také od preferovaných samců přijímaly více ejakulací. Je pozoruhodné, že tyto výsledky však neměly vliv na reprodukční úspěch samců. Pořadí, ve kterém samci ejakulovali, také nemělo významný vliv na jejich reprodukční úspěch. I přes tyto výsledky byl vždy jeden ze samců otcem většiny mláďat ve vrhu a měl tak značnou reprodukční výhodu nad druhým samcem. V této studii však nebylo nalezeno konkrétní sexuální chování či vlastnosti samce, které by o reprodukční výhodě jednoho ze samců vypovídaly. Z výsledků studie tak vyplývá, že reprodukční úspěch samců potkanů nemusí

záviset na specifickém chování, ale může záviset na fyziologických či genetických vlastnostech jedince.

3.4.2 Estrální cyklus samic a reprodukce

Co se týče samic potkanů, řadí se mezi polyestrické a mají spontánní ovulaci. Jejich estrální cyklus se opakuje mnohokrát do roka. Četnost těchto cyklů se mohou lišit podle věku i druhu. Tyto cykly jsou ovlivněny světlem, ročním obdobím a životními okolnostmi. U potkanů chovaných v laboratorních podmínkách a vystavených tak kontrole prostředí se, naproti tomu, vyskytují estrální cykly bez sezónního vlivu (Lohmiller & Swing 2006).

Westwood (2008) ve své studii zmiňuje, že počátek pohlavní zralosti u samic potkana je výsledkem kaskády událostí následujících po nastolení pulzujícího uvolňování luteinizačního hormonu (LH) po čtvrtém postnatálním týdnu (přibližně třicátý den věku), které vede k dozrávání vaječnicků. Před touto dobou je reprodukční ústrojí samic potkana neaktivní.

Samice potkanů mají při narození pochvu uzavřenou kompaktním epitelem, který se nazývá vaginální destička. Tato destička začíná degenerovat mezi 20. a 35. dnem věku a prostor je plně otevřen mezi 40. a 80. dnem věku. V některých případech může u samic dojít k přetrvávání vaginální destičky, což může zapříčinit neplodnost (Kohn & Clifford 2002).

Změna v uvolňování luteinizačního hormonu je patrná osm až devět dní před prvním proestrem a toto období změny způsobu uvolňování luteinizačního hormonu se považuje za anestrus. Poté již následuje období prvního proestru, estru, metestru a diestru (Westwood 2008).

Estrální cyklus je charakterizován morfologickými změnami na vaječnicích, v děloze a v pochvě (Goldman et al. 2007). Estrální cyklus má různé fáze. Rozdělujeme ho tedy na proestrus, estrus, metestrus a diestrus (Paccola et al. 2013). Normální délka estrálního cyklu byla zkoumána po mnoho desítek let. Long & Evans (1922) měli k dispozici 2000 potkanů a na základě výzkumu s nimi zjistili výrazné individuální rozdíly v délce cyklu, který se pohyboval od tří do třiceti osmi dnů. Po vyřazení samic s cyklem delším než osm dnů byla průměrná délka cyklu 4,8 dne a tato délka je v přiměřené míře v souladu s názory pozdějších badatelů (Astwood 1939).

Sexuální receptivita neboli říje se tedy u samic objevuje jednou za 4 až 5 dní (Westwood 2008) a probíhá během fáze tmy (Goldman et al. 2007). Samice ovšem mohou přijmout samce i v průběhu konečné fáze proestru (Paccola et al. 2013). Strukturální změny pozorované ve vaginálním epitelu samic potkanů během estrálního cyklu jsou zapříčiněné estrogenem a progesteronem. Vagina potkanů tak „zrcadlí“ funkci vaječnicků, prostřednictvím zobrazení aktivity pohlavních hormonů (Houssay et al. 1951).

Fáze proestru a estru u samic potkanů trvají po 12 hodinách, zatímco metestrus trvá 21 hodin a diestrus 57 hodin (Paccola et al. 2013). Podle Westwood (2008) mnoho autorů udává nepatrně rozdílné údaje, co se přesné doby trvání jednotlivých fází týče. Často se tak autoři odvolávají na den cyklu, kdy každá perioda má svůj vlastní den a ty, které mají pětidenní cyklus, obvykle vykazují buď den vaginálního rohovatění navíc, tedy den estru navíc, nebo den infiltrace leukocytů navíc, tedy den diestru navíc. Délka trvání jednotlivých fází estrálního cyklu u potkanů se čtyřdenním či pětidenním cyklem je proto obvykle následující. Proestrus 12 až 14 hodin, estrus 25 až 27 hodin, metestrus 6 až 8 hodin a diestrus 55 až 57 hodin (Astwood 1939; Long & Evans 1922). Někteří autoři také zahrnují ještě jednu fázi, která se nazývá

anestrus. Tato fáze je charakteristická nečinností vaječníků a probíhá tak v období, kdy je reprodukční život samice v klidu (Westwood 2008).

Varlata u samců potkanů sestupují z břicha do šourku přibližně v 15 dnech věku. Spermie se poprvé tvoří přibližně ve věku 45 až 46 dnů, ale plodnost, tedy i pohlavní dospělost samců, nastává přibližně až ve věku 62 až 65 dnů. Maximální produkce spermií je až ve věku 75 dnů (Kohn & Clifford 2002). Sexuální chování samců je z určité části závislé na věku a zkušenostech. Prepubertální samci nepreferují samice v říji. Sexuální chování samců zaměřené na samice se také snižuje po 150 dnech jejich věku (Vega Matuszczyk et al. 1994).

U potkanů, podobně jako u většiny živočišných druhů, přichází pohlavní dospělost u samic dříve než u samců a jsou zde rozdíly v závislosti chovu nebo kmene potkanů. K pohlavní dospělosti nejčastěji dochází ve věku 2 až 3 měsíců, avšak přesná doba se napříč různými studii liší. Estrus u samic potkanů začíná před dosažením plné funkce reprodukční schopnosti a začátek se uvádí okolo věku 36 dní. Estrus obvykle trvá 9 až 20 hodin. Ovulace nastává v noci 10 až 12 hodin po začátku říje, obvykle mezi půlnocí a druhou hodinou ranní, po nárůstu luteinizačního hormonu. Přesný termín ovšem závisí na načasování světelného cyklu. Vajíčka zůstávají životaschopná přibližně 10 až 12 hodin po ovulaci (Kohn & Clifford 2002).

Jak již bylo zmíněno, k páření většinou dochází během noční fáze, tedy za tmy. Ještě před první ejakulací, která trvá přibližně 1 sekundu, dochází k několika intromisím, obvykle 5 až 15, z nichž každá trvá 0,3 až 0,6 sekundy a při kterých dochází k 2 až 9 pánevním přírazům. Tato první série intromisí se nazývá ejakulační latence a trvá přibližně 10 minut, po níž následuje refrakterní období. Jediná ejakulace s menším počtem intromisí má menší pravděpodobnost oplodnění samice. Dochází k vícenásobným sériím intromisí a ejakulací, obvykle zhruba sedmi, s prodlužující se refrakterní dobou mezi po sobě následujícími epizodami. Koitus lze u potkanů potvrdit detekcí spermií na vaginálním stěru, pozorováním vaginální zátky (světlé koagulum tvořené semennou tekutinou viditelné ve vagině) nebo přímým pozorováním sexuálního chování. K porodu obvykle dochází 21 až 23 dní po páření. Může k němu však dojít již za 19 dní. Toto období představuje dobu vývoje plodu v samici, kdy dochází k růstu a přípravě na narození potomků (Kohn & Clifford 2002).

4 Metodika

4.1 Subjekty

Fyziologický ústav Akademie věd České republiky poskytl pro tento projekt 18 samčích potkaních jedinců kmene Long Evans. Dále bylo pořízeno 6 samců potkanů kmene Fisher 344 od firmy Velaz, s.r.o. Všichni samci byli přivezeni na Českou zemědělskou univerzitu ve věku 22–23 dní. Později bylo přivezeno 6 samic kmene Long Evans ve věku 49–55 dní.

Samci potkanů byli individuálně umístěni do chovných plastových boxů značky Ferplast Duna Multy Box 70 × 46 × 31 cm. Tyto boxy byly středem rozděleny přepážkou z drátěného pletiva, díky které vznikly dva samostatné prostory o velikosti 35 × 46 × 31 cm. Každý samec tak individuálně obýval takto vzniklý prostor.

Potkani měli papírovou podestýlku značky Pets Dream Paper Pure. Každý jedinec měl ad libitum přístup ke standardní laboratorní potkaní potravě značky Beaphar care+ a ad libitum přístup k napáječkám s vodou z vodovodního kohoutku. Místnost, ve které byli všichni jedinci po celou dobu trvání experimentu umístěni a testováni, byla klimatizována a udržována na teplotě 22 – 24 °C (290 × 590 × 280 cm) s umělým světelným cyklem 14:10 světlo × tma. Světla byla pravidelně rozsvícena od 08.00 do 22.00 hodin.

4.2 Rozdělení samců dle jejich rozdílné zkušenosti se hrou

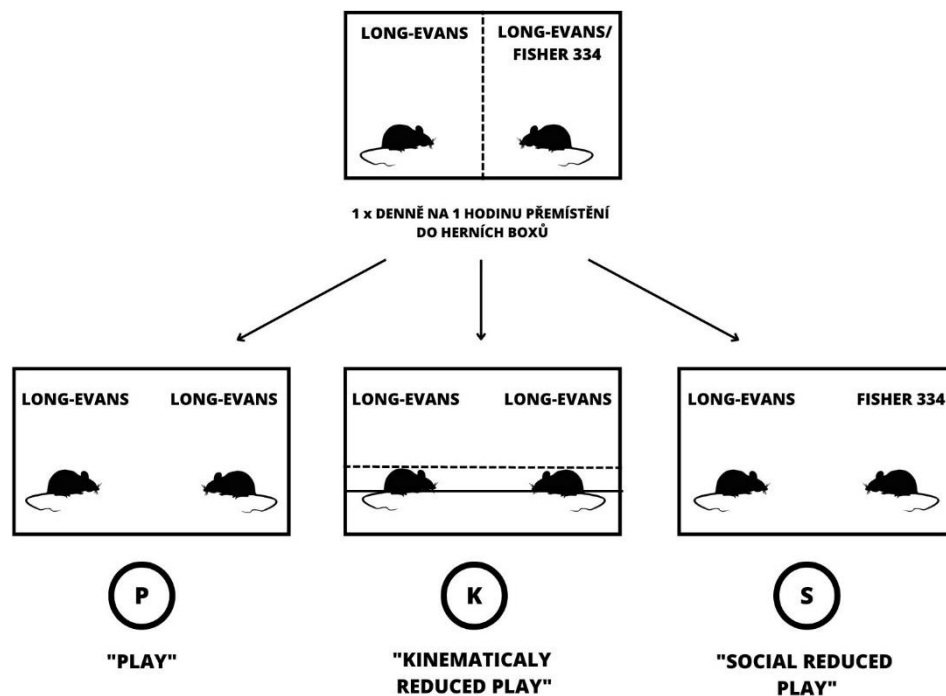
Samci potkanů ve věku 22–23 dní byli podrobni ovlivňováním po dobu sedmi týdnů (4. 8. – 17. 9. 2021) v podobě rozdílné zkušenosti se hrou. Na počátku byly samci potkanů náhodně rozděleni do tří skupin – P, S a K. Každou skupinu potkanů čekala jiná forma zkušenosti s hravým chováním. Potkani v těchto třech skupinách byli následně rozděleni do párů podle následujících podmínek.

Skupina P („play“) byla tvořena páry samců stejného druhu, konkrétně Long Evans (LE), skupina K („kinematically reduced play“) byla též tvořena samci LE a skupina S („social reduced play“) byla tvořena páry potkanů LE a Fischer 344. Vzniklé páry potkanů zůstaly po celou dobu tohoto experimentu stejné. Tyto páry samců byli následně umístěny do jednotlivých boxů, prostředkem rozdělené přepážkou z pletiva, na dvě samostatné poloviny. Každý potkan tedy obýval svůj individuální prostor, ovšem páry měly, díky přepážce z pletiva, po celý čas vzájemný sluchový, čichový, vizuální a také omezený hmatový kontakt. Bariéra ovšem zabraňovala společné fyzické interakci (viz obrázek 1, horní polovina).

Ve všední dny byl každé ráno v 9.55 hodin potkanům přehráván zvukový podnět (smyčka árie Leporella z Mozartovy opery Don Giovanni) po dobu pěti minut. Tímto zvukovým podnětem se potkanům dávalo najevo, že budou po párech přemístěni do tzv. herních boxů. Herní boxy měly rozměry 42 × 26 × 19,5 cm. Byly tvořené z plexiskla a obsahovaly dřevěnou podestýlku. Po pěti minutách byli všichni potkani přemístěni z původních boxů do boxů herních. Po přemístění se ihned odešlo z místnosti. Podmínky pro vzájemnou interakci byly mezi třemi skupinami P, K a S rozdílné.

Potkani skupiny P byly v párech umístěni do herního boxu, který nebyl nijak modifikován. Potkani skupiny S byly též umístěni do nemodifikovaného herního boxu, ovšem

páry skupiny S byly tvořené vždy potkanem LE a potkanem Fisher 344, který se obecně považuje za méně hravý kmen potkanů. Potkani LE tak s nimi zažili méně sociálních interakcí. Co se týče potkanů skupiny K, byly v párech umístěny do kinematicky redukovaného herního boxu (všechny typy hravých boxů viz obrázek 1, dolní polovina). Jejich pohyb v tomto boxu byl omezen sníženou výškou stropu z kovového pletiva. Výška stropu byla ovlivněna velikostí potkanů a zvětšovala se tak v závislosti na jejich růstu. První týden byla výška 3 cm, druhý týden 3,5 cm, třetí týden 4,0 cm a týden čtvrtý byla výška stropu 4,5 cm. Toto omezení bránilo potkanům ve vykonávání vertikálních herních prvků, jako je například skákání, vztyčování se na zadních končetinách či vzájemnému přetáčení se během soubojů. Jedinci se však mohli navzájem dotýkat a pohybovat se mezi sebou. Takto spolu pár potkanů měl možnost interagovat a po jedné hodině byli jedinci zpět navraceni do individuálních prostor. O hodinu později se všichni potkani vraceli do původních boxů.



Obrázek 1: Znárodnění přepážkou rozdělených původních boxů (nahore) a herních boxů (dole)

4.3 Experiment v komplexních klecích

Po sedmi týdnech, kdy samci podstupovali pravidelné vystavování se sociálnímu kontaktu a hravému chování ve stále stejných párech, probíhal experiment v komplexních klecích. Tento experiment předcházal experimentu, který je vyhodnocován v této práci. Netýká se tedy této práce a nejsou zde zahrnuté jeho výsledky.

Experiment probíhal od 17. 9. – 14. 10. 2021. Během testování byl vždy z jednotlivých párů potkanů, rozdělených na P, S a K skupiny, dle typu předešlého hravého odchovu, vybrán vždy jeden samec kmene LE (potkani kmene Fisher 344 se tohoto testování neúčastnili). Následně se vytvořily trojice potkanů. Jeden z trojice byl vždy samec skupiny P,

druhý samec skupiny S a třetí samec skupiny K. Trojic vzniklo celkem 6. Trojice potkanů se následně umístily do tzv. komplexních klecí, které byly členěné plošinou a obsahovaly žebřík či běhací kolečko. Rozměry každé jednotlivé klece se mírně lišily, víceméně se pohybovaly kolem rozměrů 70 × 55 × 80 cm. Dne 24. 9. až do 5. 10. 2021 byla k trojicím samcům přidána samice. Následně bylo pozorováno a hodnoceno chování potkanů a kopulace, ke kterým v komplexních klecích docházelo. Později se zjišťovala paternita mláďat. Testování mělo trvání 28 dní.

Po experimentu v komplexních klecích následoval experiment v trojúhelníkových arénách, který je předmětem mé diplomové práce a který je popsán v následující části.

4.4 Experiment samic a jejich preferencí samců jakožto sociálních partnerů

Experiment testující samice a jejich preferenci samců, jakožto sociálního partnera, je experiment, který byl sledován a hodnocen a jeho výsledky jsou součástí této práce.

4.4.1 Popis trojúhelníkových arén

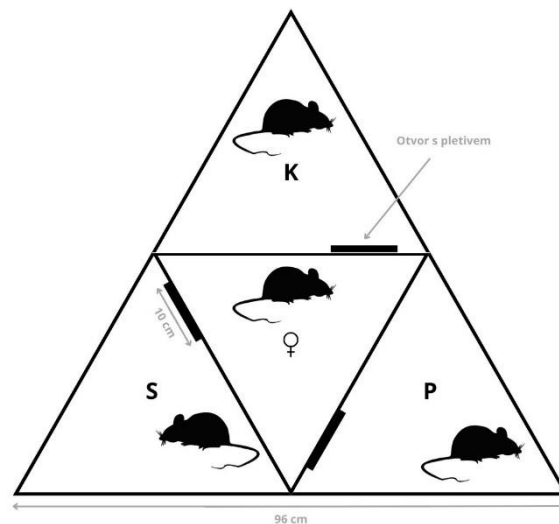
Testování potkanů probíhalo ve specificky upravených trojúhelníkových arénách. Tyto arény byly umístěny ve stejné místnosti, kde byli samci z počátku v párech ovlivňováni hravým chováním. Jediný rozdíl byl, že světelný režim byl posunut o půl hodiny, tedy světlo se zapínalo pravidelně v 8.30 hodin a vypínalo v 22.30 hodin. Jednotlivé trojúhelníkové arény byly všechny stejných rozměrů. Aréna měla tvar pravidelného rovnostranného trojúhelníku o délce strany 96 cm a výšce 40 cm. Strop tvořilo pletivo, které zabraňovalo potkanům úniku. Uvnitř byla aréna dřevěnými stejně vysokými přepážkami rozdělena na čtyři menší rovnostranné trojúhelníky. Délka strany těchto menších trojúhelníků byla 48 cm (viz obrázek 2). Takto vznikly čtyři komory, kdy každá komora měla svojí vlastní napáječku s vodou a každý jedinec uvnitř měl vlastní příděl potravy. Všechny tři dřevěné přepážky obsahovaly čtvercový výřez o velikosti strany 10 cm. Tento otvor byl po celou dobu našeho experimentu překryt mřížkou z pletiva. Mřížky zabraňovaly jednotlivým potkanům prolézání do komor jiných potkanů. Po celou dobu bylo na kamery Milesight zaznamenáváno chování potkanů v jednotlivých arénách. Tyto kamery mají vlastní zdroj červeného světla, které umožňuje videozáznam i tmavé fázi světelného cyklu.

4.4.2 Popis průběhu experimentu

V průběhu tohoto testování byly použity stejné trojice potkanů skupin P, S a K, jako v experimentu v komplexních klecích. Trojic bylo celkem 6.

Dne 15. 10. 2021 přibližně v 16.00 hodin byly trojice potkanů skupin P, S a K ve věku 94 dní, umístěny do trojúhelníkových arén. Tři samci tak vždy individuálně obsadili tři rohové komory jedné trojúhelníkové arény. Následně byla do každé jednotlivé arény vložena i samice – vždy do prostřední komory arény. Každá aréna tak obsahovala jednu samici a tři samce (viz obrázek 2). Tímto způsobem vzniklo 6 arén. Po celý čas tak měla samice se samci vzájemný sluchový, čichový, vizuální a také omezený hmatový kontakt. Bariéra ovšem zabraňovala společné fyzické interakci. Experiment, který zde sledujeme, končí mezi 16. a 18. hodinou následujícího dne, tedy 16. 10. 2021.

V aréně potkani následně zůstali až do dne 28. 10. 2021, kdy byly mřížky vyměněny za kulaté průřezy speciálně upravené tak, aby jimi mohla prolézt pouze samice, ale samci, kteří byli větších rozměrů než samice, již nikoliv. Takto mohla samice po odstranění mřížek navštěvovat samce dle své libosti a vznikl tak prostor pro další experimenty. To je ovšem součástí již jiného experimentu.



Obrázek 2: Půdorysově znázornění trojúhelníkové arény

4.5 Videozáznam a hodnocení chování

Chování jednotlivých potkanů v trojúhelníkových arénách bylo zpětně vyhodnocováno pomocí videozáznamů. Vzhledem k velkému objemu dat se chování hodnotilo ve třech vybraných časových periodách. Každá perioda trvala hodinu. První perioda (předpůlnoční) začala dne 15. 10. 2021 a zabírala rozmezí 22.30 – 23.30. Druhá perioda (popůlnoční) byla hodnocena 16. 10. 2021 v rozmezí 02.30 – 03.30 hodin a třetí perioda (ranní) pak probíhala v 06.30 – 07.30 stejného dne.

Při hodnocení chování potkanů byla použita metoda záznamu „Scan sampling“. Při této metodě je jeden či více jedinců sledováno v pravidelných časových intervalech po určitou dobu a je zaznamenáváno jeho či jejich chování. Sleduje se, co v danou chvíli jedinec či více jedinců dělá. Chování, v tomto případě především chování samice, se vždy po danou časovou periodu (první, druhou či třetí) zaznamenávalo v opakujících se intervalech 30 vteřin. Videozáznam byl v rozmezí přesně 30 vteřin pozastavován a bylo vyhodnocováno, v které části arény se samice nachází a jaké je její chování.

Stejně hodnocení chování se provádělo u všech šesti samic a tedy ve všech šesti trojúhelníkových arén. Chování samic bylo podrobně definováno a rozděleno na různé typy (viz kapitola 4.5.1. Definice pozorovaného chování). Chování samic tak bylo vyhodnocováno a bylo systematicky ručně zaznamenáváno do programu Excel.

Zaznamenávalo se číslo samice (XA 11, 12, 13, 14, 15 a 16), datum hodnocení chování, přesné minuty a vteřiny doby hodnocení chování (00:00:30, 00:01:00, 00:01:30...) a místo, kde se samice ve své aréně nacházela a jaké chování v danou chvíli vykazovala.

Za hodinu, tedy jednu časovou periodu, tak pozorováním po 30 vteřinách vzniklo pro každou z šesti samic 120 záznamů. Periody byly tři. Celkem proto vzniklo 1960 záznamů.

Obrázek 3 je pouze ilustrační a zachycuje postup průběžného záznamu chování samice XA 15.

female	day	time	in space	P5	S1	K6	nonactive
XA15	15.10.2021	22:30:00					s
XA15	15.10.2021	22:30:30					s
XA15	15.10.2021	22:31:00	0				
XA15	15.10.2021	22:31:30		3			
XA15	15.10.2021	22:32:00			1		
XA15	15.10.2021	22:32:30			2		
XA15	15.10.2021	22:33:00				2	
XA15	15.10.2021	22:33:30	0				
XA15	15.10.2021	22:34:00		4			
XA15	15.10.2021	22:34:30				3	
XA15	15.10.2021	22:35:00			1		
XA15	15.10.2021	22:35:30				3	
XA15	15.10.2021	22:36:00				4	
XA15	15.10.2021	22:36:30		4			
XA15	15.10.2021	22:37:00				3	
XA15	15.10.2021	22:37:30			4		
XA15	15.10.2021	22:38:00			1		
XA15	15.10.2021	22:38:30			3		

Obrázek 3: Ukázka postupu záznamu pozorovaného chování u samice XA 15 v době 15. 10. 2021 od 22:30:00 – 22:38:30

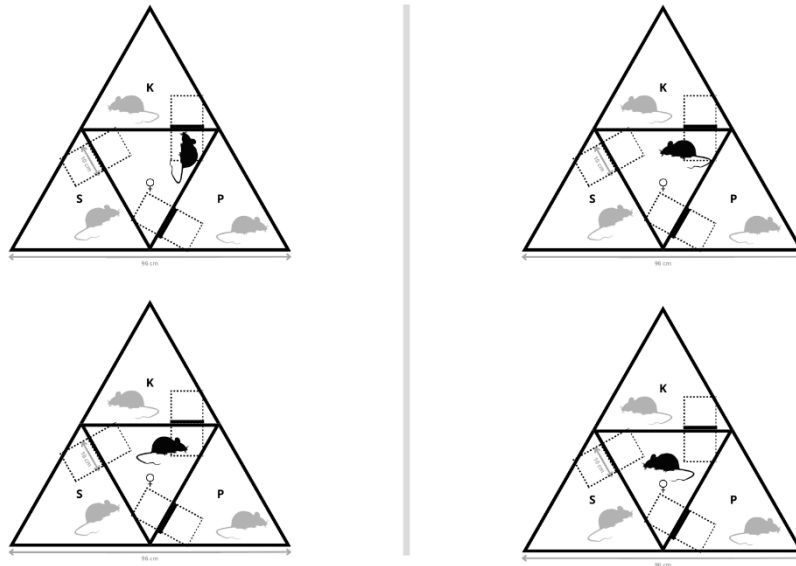
4.5.1 Definice pozorovaného chování

Bylo vyhodnocováno, rozeznáváno a zaznamenáváno chování, které vykazovala především samice. Samci byli též sledováni, jejich chování bylo důležité sledovat především pro chování 3 (viz níže). Jednotlivé typy chování, které mohly nastat, jsou definovány a podrobněji popsány.

Definice termínu blízkost

Jelikož se v této práci v souvislosti s chováním často uvádí termín „blízkost“, je zapotřebí blíže specifikovat, co konkrétně pro tuto práci termín znamená. Blízkost je zde definována jako prostor, který vznikne pomyslným promítnutím čtvercového otvoru s mřížkou na zem přímo před tento otvor. Samice je v blízkosti otvoru s mřížkou, oddělující ji od jednotlivých samců tehdy, kdy se minimálně hlava samice v tomto pomyslně vzniklém prostoru nachází (viz obrázek 4, levá polovina). Pokud se samice v tomto prostoru nevyskytuje nebo se samice zde

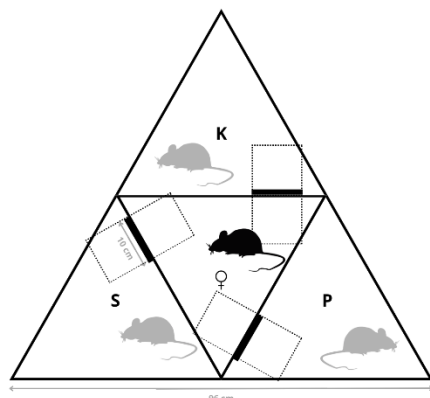
vyskytuje jen z takové části jejího těla, že její hlava leží mimo tento pomyslný čtverec, znamená to, že není v blízkosti mřížky (viz obrázek 4, pravá polovina).



Obrázek 4: Ilustrace možných situací. Obrázky vlevo: dle definice se samice nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, konkrétně u samce K; Obrázky vpravo: dle definice se samice nenachází v blízkosti otvoru s mřížkou žádného samce

Definice chování N – samice není v blízkosti žádného otvoru s mřížkou

Samice není v blízkosti ani jednomu otvoru s mřížkou, které oddělují samici a jednotlivé samce. Samice se nachází na jiném místě ubikace a provádí jinou činnost. Například očichává horní mřížku nad sebou, šplhá po horní mřížce, očichává substrát, hrabe substrát, pečuje o svoji srst, přijímá potravu, pije, spí apod. Patří sem i situace, kdy je samice čenichem bezprostředně u jednoho ze tří rohů ubikace, může i nemusí stát na zadních nohou a čichá směrem přímo do tohoto rohu či do horní mřížky tak, že není možné určit, zda je toto chování směřované k jednomu či druhému samci nebo jen do rohu ubikace (viz obrázek 5).



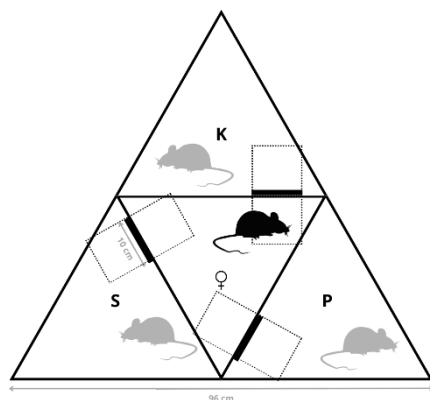
Obrázek 5: Znárodnění Chování N, samice se nenachází v blízkosti ani jednoho otvoru s mřížkou

Definice chování 0 – Samice v blízkosti otvoru s mřížkou spí nebo je nehybná

Samice se vyskytuje v blízkosti otvoru s mřížkou jednoho ze samců. Samice je v blízkosti otvoru neaktivní, tedy spí nebo je nehybná. Za neaktivní považujeme samici tehdy, pokud setrvává ve stejné nezměněné poloze dobu delší než 10 vteřin a nevykazuje žádný zřetelně viditelný pohyb. Nehybnost jsme odlišovali od spánku tak, že jsme viděli, že má samice otevřené oči.

Definice chování 1 – Samice je v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samice není směrem k mřížce či u mřížky

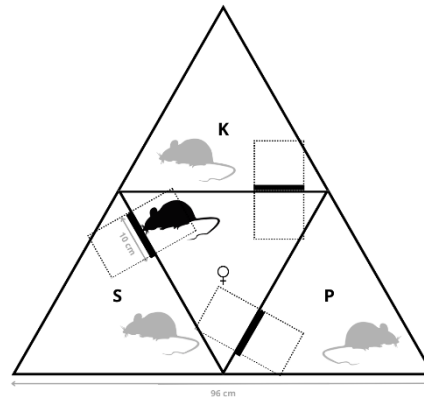
Samice se vyskytuje v blízkosti otvoru s mřížkou jednoho ze samců. Čenich samice však nesměruje k otvoru, odděluje samici od samce. Samice stojí zády či bokem k mřížce a pozornost věnuje jiné věci či činnosti než mřížce či samci. Například očichává ubikaci nebo podestýlku pečuje o svoji srst, hrabe substrát apod. (viz obrázek 6).



Obrázek 6: Znárodnění Chování 1, samice se nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, konkrétně u samce K, čenich samice nesměruje k mřížce, samec K se nenachází v blízkosti otvoru s mřížkou

Definice chování 2 – Samice je v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samice směřuje k mřížce či je u mřížky, aktivita bez účasti samce u otvoru s mřížkou

Samice se vyskytuje v blízkosti otvoru s mřížkou jednoho ze samců. Čenich samice směřuje k mřížce daného samce. Samice hledí skrz mřížku a/nebo očichává mřížku a/nebo se dotýká čenichem mřížky a/nebo ohryzává mřížku. Samec není v blízkosti mřížky, u níž je samice a věnuje se jiné činnosti (viz obrázek 7).

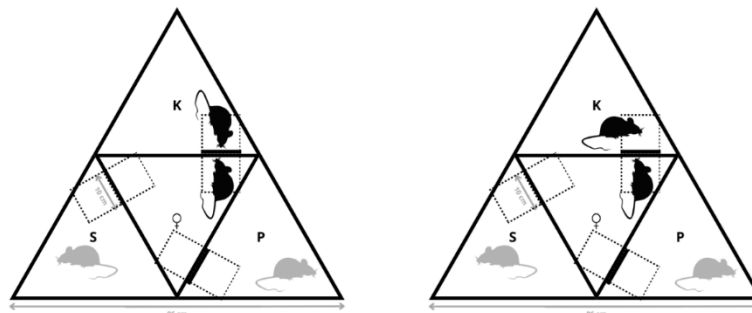


Obrázek 7: Znárodnění Chování 2, samice se nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, konkrétně u samce S, čenich samice směřuje k mřížce, samec S se nenachází v blízkosti otvoru s mřížkou

Definice chování 3 – Samice i samec jsou v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samice směřuje k mřížce či je u mřížky

Samice i samec se vyskytují v blízkosti otvoru s mřížkou, který je vzájemně odděluje. Čenich samice směřuje k mřížce daného samce. Samice hledí skrz mřížku a/nebo očichává mřížku a/nebo se dotýká čenichem mřížky a/nebo ohryzává mřížku. Samec může i nemusí provádět stejné chování, jako samice. Podmínkou tohoto chování je přítomnost samce též v blízkosti mřížky (viz obrázek 8).

Toto chování je specifické v tom, že sledujeme, v jaké oblasti ubikace se nachází i samec.

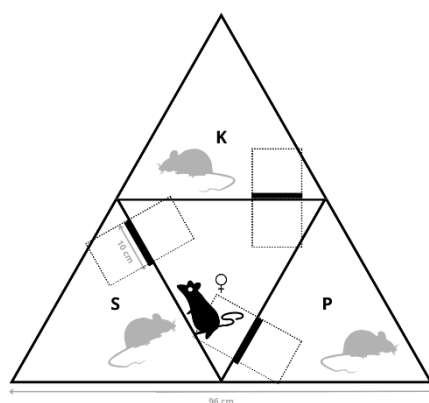


Obrázek 8: Znárodnění možnosti Chování 3, Vlevo: Samice i samec K se nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samice směřuje k mřížce, samec K se nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samce též směřuje k mřížce. Vpravo: oproti obrázku vlevo čenich samce nesměruje k mřížce, stále je však v blízkosti, tedy jde o chování 3.

Definice chování 4 – Čenich samice směřuje směrem k horní hraně ubikace směrem k samci

Samice se nemusí vyskytovat v blízkosti samce, ale stojí na zadních končetinách, předními končetinami se může či nemusí dotýkat stěny ubikace, která odděluje samici od samce a její čenich směřuje směrem k horní hraně stěny ubikace směrem k určitému samci nebo ohryzává vrchní mřížku v bezprostřední blízkosti od stěny směrem k samci (viz obrázek 9). Samec, jehož směrem je samičky chování vykazováno, může či nemusí provádět stejné chování jako samice.

Při hodnocení chování je toto chování nadřazené nad chováním 2 a chováním 3. To znamená, že pokud samice stojí na zadních končetinách a předními končetinami se může či nemusí dotýkat stěny ubikace, která ji odděluje od samce a čichá přes horní hranu stěny ubikace směrem k určitému samci nebo ohryzává vrchní mřížku v bezprostřední blízkosti od stěny směrem k samci, tak nerozlišujeme, zda je samice v blízkosti otvoru s mřížkou či nikoliv a značíme tedy jako chování 4.



Obrázek 9: Znárodnění chování 4, čenich samice směřuje směrem k horní hraně ubikace směrem k samci S

4.5.2 Estrus samic v závislosti na hodnocení chování

Aby bylo možné odpovědět na hypotézu H1, která pojednává o tom, že samice, které budou během pozorovaného intervalu v období estru, budou také projevovat větší zájem o samce obecně, než samice, které budou v jiné fázi estrálního cyklu, bylo zapotřebí zjistit, v jaké fázi estrálního cyklu se jednotlivé samice během hodnocení chování nacházely (výsledky viz obrázek 10). To bylo stanoveno díky videozáznamům, které probíhaly následující dny, kdy byly mřížky, které zabráňovaly fyzické interakci se samci, nahrazeny kruhovými průlezy, které samicím dle své volby umožňovaly vstoupit do prostorů samců. Mřížky se zaměnily za kruhové průlezy dne 16. 10. 2021 přibližně v 16.00 – 18.00 hodin. Tato fáze, kdy došlo k odstranění zábran v podobě mřížek, již není součástí této práce, co se týče hodnocení chování. Díky videozáznamům se však odhalil přesný čas prvních kopulací všech samic, na základě kterého se předpokládala fáze estrálního cyklu samic – estrus, od kterého se dopočítalo, v jaké fázi estrálního cyklu jednotlivé samice byly během našeho hodnocení chování.

Samice	Den estru	Fáze estrálního cyklu během našeho hodnocení chování
Female XA 14	16. 10.	tj. 1 den po pozorování přišla do estru -> PROESTRUS
Female XA 16	16. 10.	tj. 1 den po pozorování přišla do estru -> PROESTRUS
Female XA 15	16. 10.	tj. 1 den po pozorování přišla do estru -> PROESTRUS
Female XA 13	17. 10.	tj. 2 dny po pozorování přišla do estru -> DIESTRUS
Female XA 12	17. 10.	tj. 2 dny po pozorování přišla do estru -> DIESTRUS
Female XA 11	19. 10.	tj. 4 dny po pozorování přišla do estru -> ESTRUS

Obrázek 10: Estrus samic a fáze estrálního cyklu samic ve dnech našeho hodnocení chování

4.6 Statistické vyhodnocení

Byly definovány typy chování, kterými je možné vzájemnou preferenci mezi samicí a jednotlivými samci hodnotit. Díky nim je také možné odstupňovat míru určitého upřednostnění, které samice projevuje vůči jednotlivým samcům. Je vycházeno z toho, že co se preferenčního chování týče, $0 < 1 < 2, 3 \text{ a } 4$. Chování 2, 3 a 4 jsou z pohledu samice svým způsobem podobné, jelikož čenich samice směřuje buďto směrem k otvoru s mřížkou samce (chování 2 a 3) nebo k hornímu okraji ubikace (chování 4). Chování 3 je výjimečné v tom, že sleduje nejen preferenci samice, ale i určitý pozitivní stupeň náklonnosti samce.

Na základě těchto informací byly vytvořeny 4 kategorie (viz obrázek 11). Jednotlivé kategorie se nazývají *Kontakt*; *Aktivní kontakt*; *Zájem* a *Interakce*. Z těchto kategorií byly pak následně vyvozeny výpočty.

<i>Kontakt</i>	<ul style="list-style-type: none"> ○ Součet chování 0 + 1 + 2 + 3 + 4 ○ Vždy týkající se konkrétního samce (P, S nebo K) = Suma jakéhokoli preference samice o konkrétního samce
<i>Aktivní kontakt</i>	<ul style="list-style-type: none"> ○ Součet chování 1 + 2 + 3 + 4 ○ Vždy týkající se konkrétního samce (P, S nebo K) = Suma aktivní preference samice o samce
<i>Zájem</i>	<ul style="list-style-type: none"> ○ Součet chování 2 + 3 + 4 ○ Vždy týkající se konkrétního samce (P, S nebo K) = Suma intenzivnější preference samice o samce
<i>Interakce</i>	<ul style="list-style-type: none"> ○ Chování 3 ○ Vždy týkající se konkrétního samce (P, S nebo K)

Obrázek 11: Kategorie míry preference

Pro popisnou statistiku byly vypočítány (v programu SAS 9.4) průměrné hodnoty času, který strávila samice různými typy aktivit.

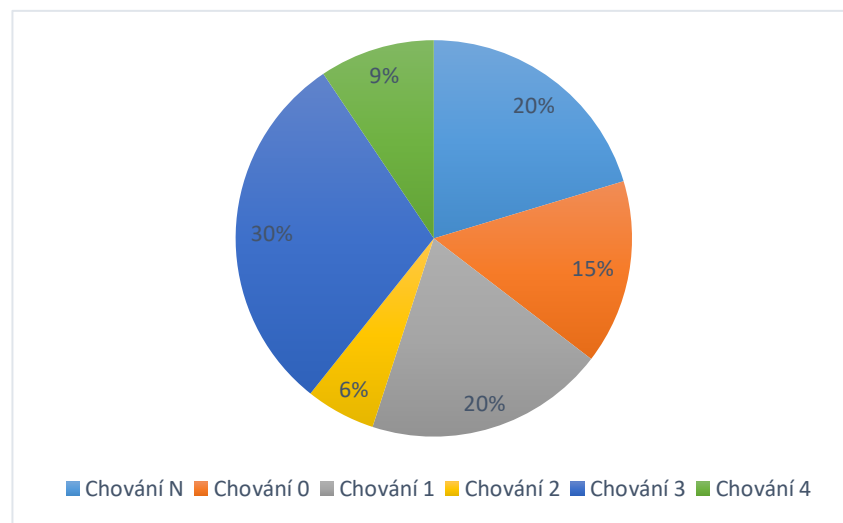
Pro statistické otestování hypotéz H1 a H3 byly použity lineární statistické smíšené modely v programu SAS 9.4, konkrétně procedura PROC MIXED. Závislou proměnnou v daném statistickém modelu byla vždy jedna z kategorií *Kontakt*, *Aktivní kontakt*, *Zájem* a *Interakce*. Jako fixní nezávislý faktor do modelu vstupoval způsob odchovu samce o třech úrovních (P, S, K) k otestování hypotézy H3. Jako další fixní faktor byl do modelu zařazena fáze cyklu samice (estrus, proestrus či diestrus) k otestování hypotézy H1. Konečně třetím fixním faktorem byla časová perioda pozorování (předpůlnoční, popůlnoční a ranní). Jako náhodný (random) faktor v modelu vystupovala identita dané klece (tj. trojice samců se samicí). Tím bylo v modelu ošetřeno, že vždy tři samci se vyskytovali v jedné kleci a jejich chování mohlo tedy být vzájemně korelováno a také to, že každá klec byla pozorována opakovaně třikrát. Jako úroveň statistické signifikance byla zvolena hodnota $p = 0,05$. Procedura PROC MIXED zároveň poskytla hodnoty lsmeans a 95 % konfidenčních intervalů, které byly použity v grafech.

Pro otestování hypotézy H2 byla použita Spearmannova korelace v programu SAS 9.4, konkrétně procedura PROC CORR. Hypotéza H2 byla ověřována tak, že byl korelován čas, který samice strávila s určitým samcem v chování *Interakce* (tedy afiliační chování daného samce), s dobou, po kterou samice projevovala zájem o daného samce (chování *Kontakt*, s vyloučením doby *Interakce*).

Statisticky byla také zkoumána dodatečná otázka, zda samice opakovaně projevuje zájem o některého ze tří samců, bez ohledu na to, jak byl odchován. Tato otázka byla opět zkoumána pomocí korelace (PROC CORR v SAS 9.4). Zkoumáno bylo, zda čas strávený samicí v blízkosti konkrétního samce v předpůlnočním pozorování koreluje s časem stráveným v jeho blízkosti v popůlnočním čase, a dále, zda obdobná korelace existuje mezi popůlnočním a ranním pozorováním.

5 Výsledky

Souhrnné obrázky níže ukazují procentuální hodnoty času stráveného samicemi jednotlivými typy chování, které samice v průměru hodnocení chování vykazovaly. Obrázek 12 konkrétně ukazuje, kolik procent z celkového času samice v průměru věnovaly jednotlivým typům chování v aréně. Nejčastěji se samice věnovaly typu chování N, tedy častokrát nebyly v blízkosti ani jednoho otvoru s mřížkou u některého ze samců a vykazovaly jinou činnost. Dále byl častý výskyt chování 1 (samice byla v blízkosti otvoru s mřížkou a její čenich nesměřoval směrem k mřížce) a chování 3 (samice i samec byly v blízkosti otvoru s mřížkou a čenich samice směřoval k mřížce). Obrázek 13 zobrazuje kategorie preferenčního chování samic vůči samcům a průměrné procento výskytu těchto kategorií u samic v čase.

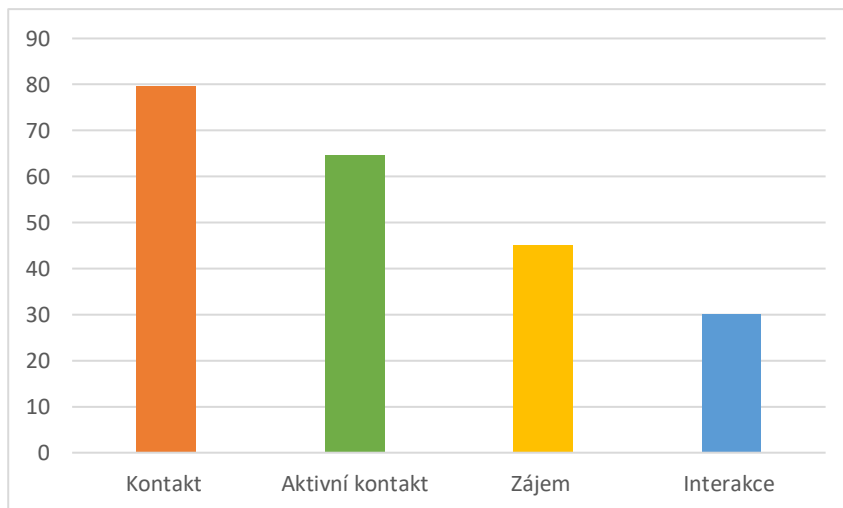


Obrázek 12: Procento času stráveného jednotlivými typy chování samic

Níže jsou vypsány vysvětlivky pro jednotlivé typy chování viz obrázek 12.

- Chování N – samice není v blízkosti žádného otvoru s mřížkou
- Chování 0 – Samice v blízkosti otvoru s mřížkou spí nebo je nehybná
- Chování 1 – Samice je v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samice není směrem k mřížce či u mřížky
- Chování 2 – Samice je v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samice směřuje k mřížce či je u mřížky, aktivita bez účasti samce u otvoru s mřížkou
- Chování 3 – Samice i samec jsou v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samice směřuje k mřížce či je u mřížky
- Chování 4 – Čenich samice směřuje směrem k horní hraně ubikace směrem k samci

Bližší definice jednotlivých typů chování viz kapitola 4.5.1 *Definice pozorovaného chování*.



Obrázek 13: Procento průměrného času shrnujících kategorií preferenčního chování, které samice vykazovaly vůči některému ze tří samců

Výsledky ověřování jednotlivých hypotéz jsou pro lepší přehlednost rozděleny do kapitol. První kapitola 5.1 *Preference samic z hlediska fáze estrálního cyklu* se týká hypotézy H1. Druhá kapitola 5.2 *Preference samic z hlediska afiliačního chování samce* se týká hypotézy H2 třetí kapitola 5.3 *Preference samic z hlediska zkušenosti se hrou* se týká hypotézy H3.

Poslední čtvrtá kapitola 5.4 *Preference samic z hlediska opakovatelnosti napříč třemi periodami pro konkrétního samce*, je přidána navíc a řeší otázku provázanosti stálých preferencí samic mezi časovými periodami.

5.1 Preference samic z hlediska fáze estrálního cyklu

Hypotéza H1 předpokládala, že samice, které budou během pozorovaného intervalu v období estru, budou projevovat větší zájem o samce obecně, než samice, které budou v jiné fázi estrálního cyklu.

Vzhledem k tomu, že nebylo možné před dobou našeho hodnocení chování předem určit fázi estrálního cyklu hodnocených samic, došlo k situaci, že tři z šesti pozorovaných samic byly ve fázi proestru, dvě ve fázi diestru a pouze jedna samice byla ve fázi estru (samice XA 11). Jelikož se v našem hodnoceném období nacházela pouze jedna samice ve fázi estru, nebylo možné statisticky validně H1 otestovat. Z tohoto důvodu bylo rozhodnuto o řešení jedné otázky navíc, která však není mezi původními hypotézami viz kapitola 5.4 *Preference samic z hlediska opakovatelnosti napříč třemi periodami pro konkrétního samce*.

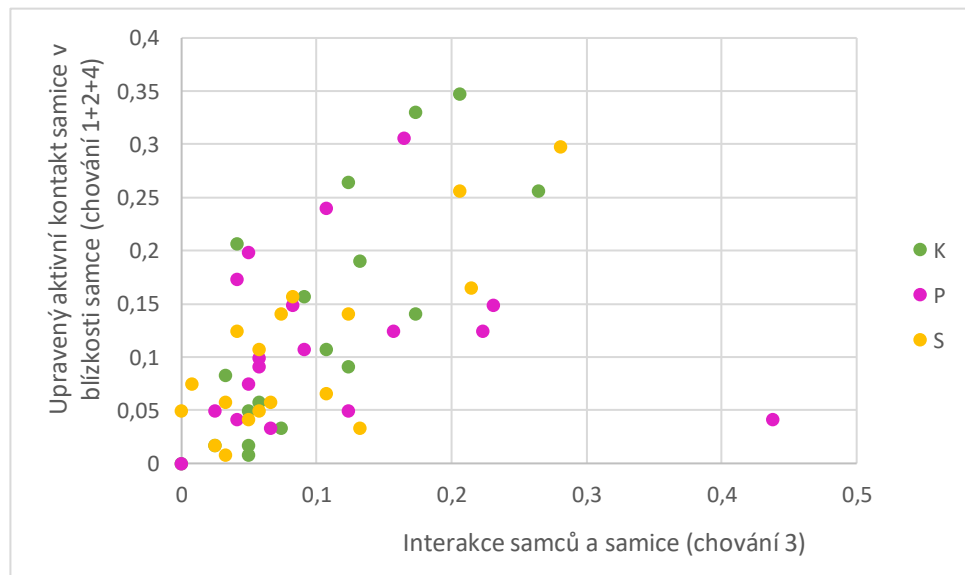
5.2 Preference samic z hlediska afiliačního chování samce

Hypotéza H2 ověřuje domněnku, že samice bude více preferovat samce, který bude projevovat více afiliačního chování vůči ní, než samce projevující méně afiliačního chování. Pro potvrzení či vyvrácení hypotézy H2 bylo zapotřebí spočítat, zda vzájemná *Interakce* s konkrétním samcem P, S nebo K koreluje se dalšími kategoriemi preference samice. Tedy v závislosti buďto na *Kontaktu* nebo na *Aktivním kontaktu*. *Kontakt* a *Aktivní kontakt* byl pro

výpočet korelace upraven – výpočet byl bez hodnot chování 3. Ptáme se tedy, zda v rámci jedné pozorovací periody, dojde-li k afiliční interakci, tak jestli také samice projeví více afiliace vůči tomuto samci v rámci dané periody.

Co se týče výpočtu korelace s *Aktivním kontaktem*, bylo zapotřebí od *Aktivního kontaktu* (chování 1 + 2 + 3 + 4) odečíst jednotlivé hodnoty záznamu spadající pod *Interakci* (chování 3). Takto vzniklý *Upravený aktivní kontakt* (1 + 2 + 4) byl dán do korelace s *Interakcí* (chování 3) (viz obrázek 14). To bylo provedeno s tím úmyslem, abychom zjistili, jestli vzájemná interakce samce a samice koreluje se zbytkem tzv. upraveného aktivního kontaktu, které samice vykazovala vůči konkrétnímu samci. Jinými slovy, zda v případě, kdy mezi samcem a samicí probíhá určitá interakce, zda také samice tráví více času v blízkosti otvoru s mřížkou daného samce i bez jeho zapojení se do interakce (chování 3).

Výsledkem je, že celková doba *Upraveného aktivního kontaktu* vůči samci s nejvíce afiličním chováním vysoce signifikantně koreluje s procentem *Interakce* samice a samce ($r = 0,501$, $p < 0,001$).



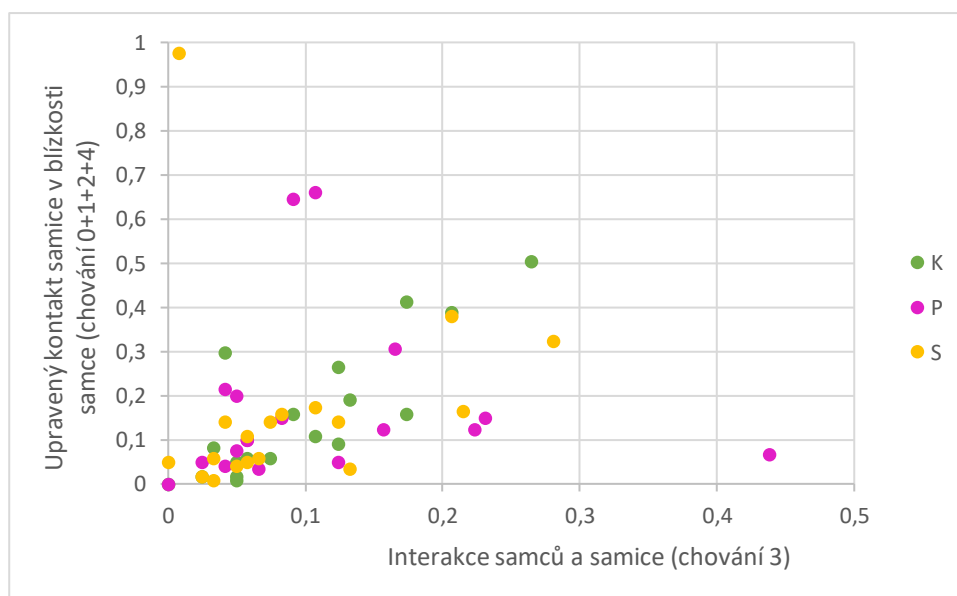
Obrázek 14: Korelace upraveného aktivního kontaktu (chování 1+2+4) a interakce (chování 3)

Následně byl použit smíšený statistický model, který bral v úvahu, že jsou ti samí samci a samice opakovaně pozorováni během 3 časových period a ne jen během jedné. Jinými slovy, že jednotlivé časové periody mohou být ve vzájemné provázanosti a hodnoty z jednotlivých period týkající se stejné samice nejsou úplně nezávislé. Proměnnými ve smíšeném modelu byly procentuální hodnoty času *Upraveného aktivního kontaktu*, tedy chování 1 + 2 + 4 a to, jak moc je ovlivněná proměnnou procentem času, kterým spolu samec a samice aktivně *Interagovali*.

Tento smíšený model potvrdil, že přímá afiliativní interakce ovlivňuje, jak moc času stráví samice v blízkosti samce jiným aktivním způsobem ($F_{1,43} = 17,48$, $p < 0,0001$).

Co se týče výpočtu s *Kontaktem*, bylo zapotřebí od jednotlivých hodnot *Kontaktu* (chování 0 + 1 + 2 + 3 + 4) odečíst jednotlivé hodnoty záznamu spadající pod *Interakci* (chování

3). Takto vzniklý *Upravený kontakt* ($0 + 1 + 2 + 4$) byl dán do korelace s *Interakcí* (chování 3) (viz obrázek 15). To bylo provedeno s tím úmyslem, aby bylo zjištěno, jestli vzájemná *Interakce* samce a samice koreluje s *Upraveným kontaktem*. Samice sice je v blízkosti otvoru s mřížkou určitého samce, ale oproti prvnímu výpočtu korelace (*Upravený aktivní kontakt* a *Interakce*) je zde zahrnuto i chování 0, kdy je samice pasivní a v blízkosti otvoru s mřížkou určitého samce spí nebo je nehybná a neprojevuje tak aktivní formu náklonnosti vůči samci. Korelace mezi těmito dvěma veličinami je pozitivní, ale statisticky nevýznamná ($r = 0,226$, $p = 0,10$).



Obrázek 15: Korelace upraveného kontaktu (chování 0+1+2+4) a interakce (chování 3)

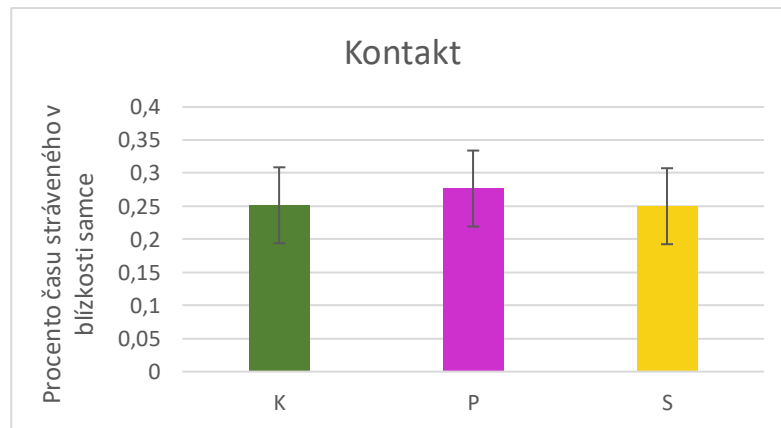
Vliv *interakce* (tedy afiliativního chování) na *Upravený kontakt* byl také otestován smíšeným lineárním modelem. Tento model ukázal statisticky významný vliv ($F_{1,43} = 4,95$, $p = 0,03$). Můžeme tedy i na základě tohoto modelu říci, že hypotéza H2 je potvrzena.

Pro testování byly použity dvě metody – korelace a statistický smíšený model. Obecně můžeme říci, že metoda korelace není v našem případě úplně statisticky přesná a je spíše orientační, jelikož každý bod v grafu by správně měl být nezávislý na pozorování. V našem případě měl však vždy jeden samec tři body v jednom grafu, jelikož jsme pozorovali tři časové periody. Korelace však dobře vyjadřuje danou věc graficky. Statistický model považujeme za více validní způsob a také statisticky přesnější metodu testování.

5.3 Preference samic z hlediska zkušenosti se hrou

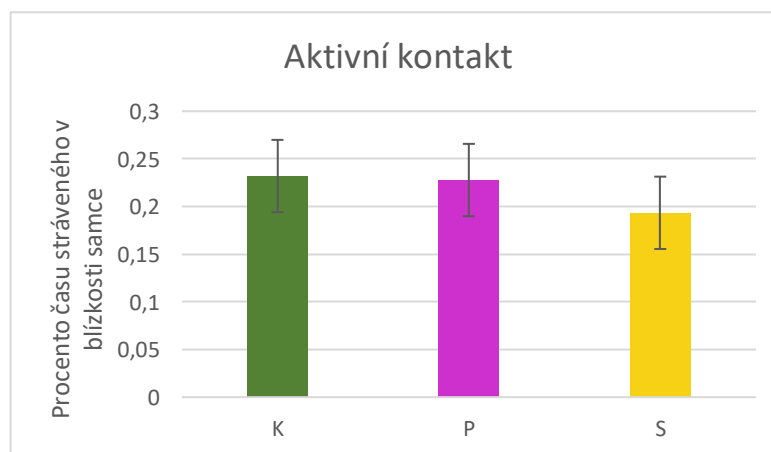
Hypotéza H3 předpokládá, že samice bude projevovat větší zájem o samce, který měl předešlou intenzivnější zkušenost se hrou, než o samce, kteří tuto zkušenost měli jen omezenou, tedy předpokládá, že samice by mohly preferovat spíše samce P, kteří měli pro získávání zkušeností se hrou více předpokladů, než samci K a S, kteří měli redukovanou možnost hrát si.

Pro potvrzení či vyvrácení hypotézy byl použit statistický smíšený model. Jeho výsledky naznačují, že hypotéza nebyla potvrzena. Výsledky jsou znázorněny sloupcovými grafy pro všechny čtyři kategorie – *Kontakt*; *Aktivní kontakt*; *Zájem* a *Interakce*.



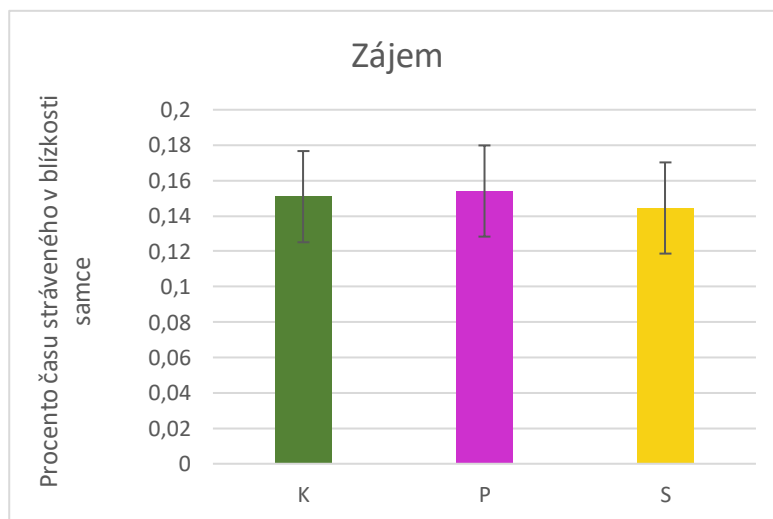
Obrázek 16: Preference samice pro samce s různou zkušeností se hrou pro kategorii chování kontakt

Obrázek 16 ukazuje, že v celkovém průměru strávily samice v *Kontaktu* (součet chování 0 + 1 + 2 + 3 + 4) se samcem K přibližně 25 %, se samcem P 28 % a se samcem K 25 % celkového času měření. Směrodatná chyba má hodnotu 0,057. Vliv způsobu odchovu samce neměl podle smíšeného modelu statisticky významný vliv na preferenci samice měřenou kategorií *Kontakt* ($F_{2,43} = 0,07$, $p = 0,93$).



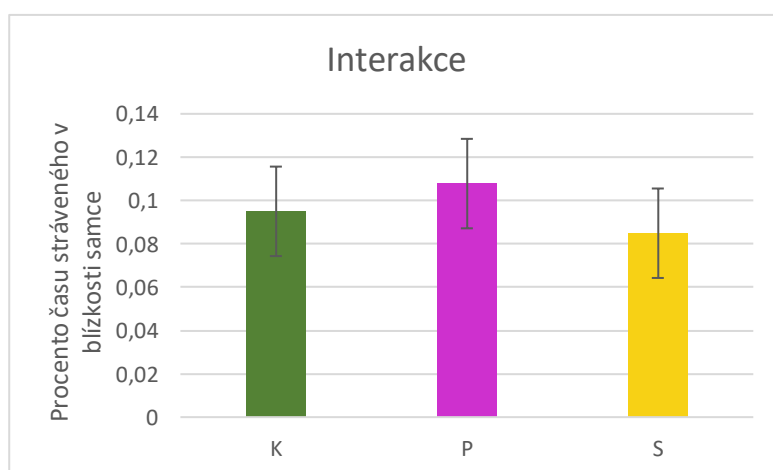
Obrázek 17: Preference samice pro samce s různou zkušeností se hrou pro kategorii chování Aktivní kontakt

Obrázek 17 ukazuje, že *Aktivním kontaktem* (součet chování 1 + 2 + 3 + 4) samice v průměru strávily přibližně u samce K 23 %, u samce P 23 % a u samce S 19 % celkového času měření. Směrodatná chyba má hodnotu 0,037. Podle smíšeného modelu způsob odchovu samce neovlivňuje preferenci samice měřenou kategorií *Aktivní kontakt* ($F_{2,44} = 0,33$, $p = 0,71$).



Obrázek 18: Preference samice pro samce s různou zkušeností se hrou pro kategorii chování *Zájem*

Obrázek 18 ukazuje výsledky kategorie, kterou jsme definovali jako *Zájem* (součet chování 2 + 3 + 4), samice v průměru strávily u samce K 15 %, u samce P 15 % a u samce S 14 % celkového času měření. Směrodatná chyba má hodnotu 0,026. Podle smíšeného modelu neměl způsob odchovu samce statisticky významný vliv na preferenci samice měřenou kategorií *Zájem* ($F_{2,44} = 0,04$, $p = 0,96$).



Obrázek 19: Preference samice pro samce s různou zkušeností se hrou pro kategorii chování *Interakce*

Obrázek 19 zobrazuje hodnoty pro *Interakci* (chování 3), které se samice v průběhu měření zabývaly v průměru se samcem K 9 %, se samcem P 10 % a se samcem S 8 % celkového času měření. Směrodatná chyba má hodnotu 0,021. Podle smíšeného modelu způsob odchovu neovlivňuje preferenci samice měřenou kategorií *Interakce* ($F_{2,44} = 0,33$, $p = 0,72$).

Ani u jedné z kategorií nevyšly výsledky statistického smíšeného modelu signifikantně. Výsledky naznačují, že hypotéza H3 tedy nebyla potvrzena.

5.4 Preference samic z hlediska opakovatelnosti napříč třemi periodami pro konkrétního samce

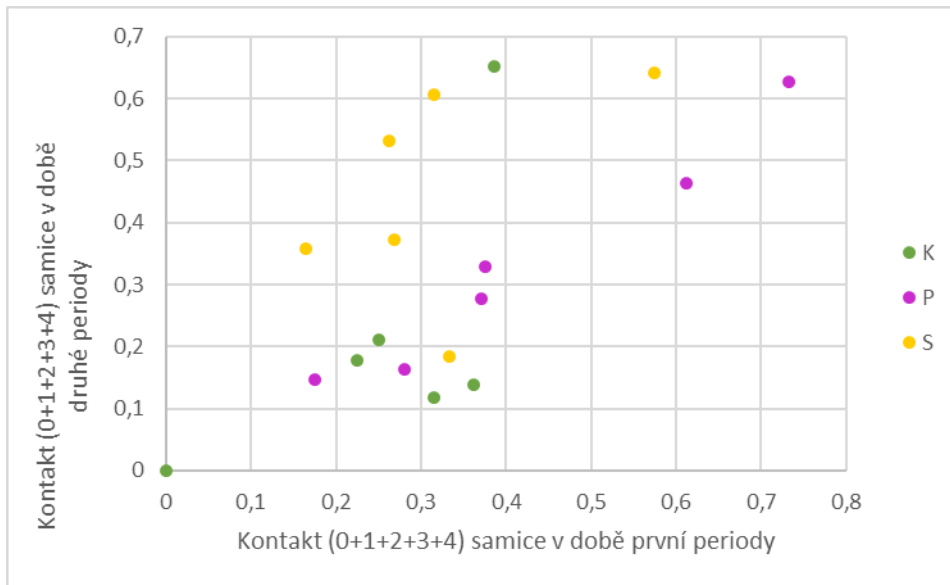
Výše zmiňované výpočty, týkající se hypotéz, byly stanoveny vždy na základě jednotlivých tří časových period, tedy první (předpůlnoční) periodu probíhající od 22.30 – 23.30, druhou periodu (popůlnoční) od 02.30 – 03.30 a třetí periodu (ranní) 06.30 – 07.30.

I když předchozí analýza zaměřená na hypotézu H3 neukázala, že by samice preferovaly systematicky samce P, K nebo S, je stále možné, že každá samice preferuje některého ze tří samců bez ohledu na způsob jeho odchovu. Proto se tento oddíl zaobírá dodatečnou otázkou, zda samice preferuje nějakého samce, nehlédě na to, z jakého konkrétního důvodu, napříč dvěma časovými periodami. Konkrétně se zjišťovala opakovatelnost preference samic napříč první a druhou periodou (předpůlnoční a popůlnoční) a napříč druhou a třetí periodou (popůlnoční a ranní).

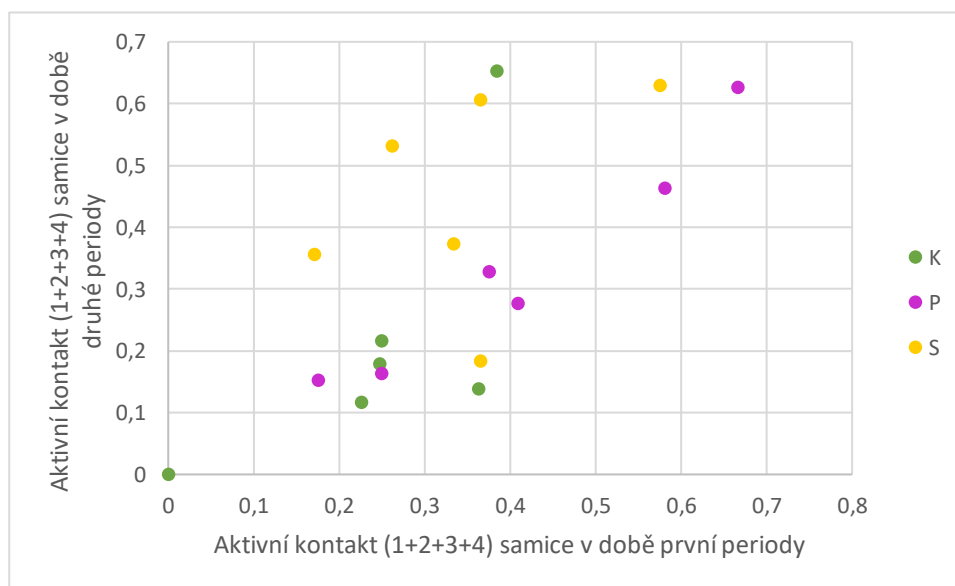
Korelace pro první a druhou časovou periodu a pro druhou a třetí byla provedena pro kategorie preference *Kontakt*; *Aktivní kontakt*; *Zájem* a *Interakce*. Výsledky korelace naznačují, že první (předpůlnoční) perioda koreluje s druhou (popůlnoční) periodou. Tedy pokud samice projevovala preferenci k některému samci v době první časové periody, pak pravděpodobně preferovala tohoto stejného samce i během druhé periody. To platí pro kategorie chování *Kontakt* ($r = 0,64$, $p = 0,0038$), *Aktivní kontakt* ($r = 0,69$, $p = 0,0014$), *Zájem* ($r = 0,60$, $p = 0,0083$) a *Interakci* ($r = 0,73$, $p = 0,006$).

Co se týče druhé časové periody (popůlnoční), ve srovnání s třetí periodou (ranní), zde již korelace neplatí. Výsledky naznačují, že v případě třetí periody a konkrétně výpočtu pro *Kontakt*, tedy součet chování 0 + 1 + 2 + 3 + 4, samice byla v blízkosti jednomu konkrétnímu samci nezávisle na předešlé preferenci v průběhu předešlé druhé periody. Jelikož hodnocení počítá i s chováním 0, je zde možná pravděpodobnost, že samice u konkrétního samce spala a tím mohla ovlivnit výsledky.

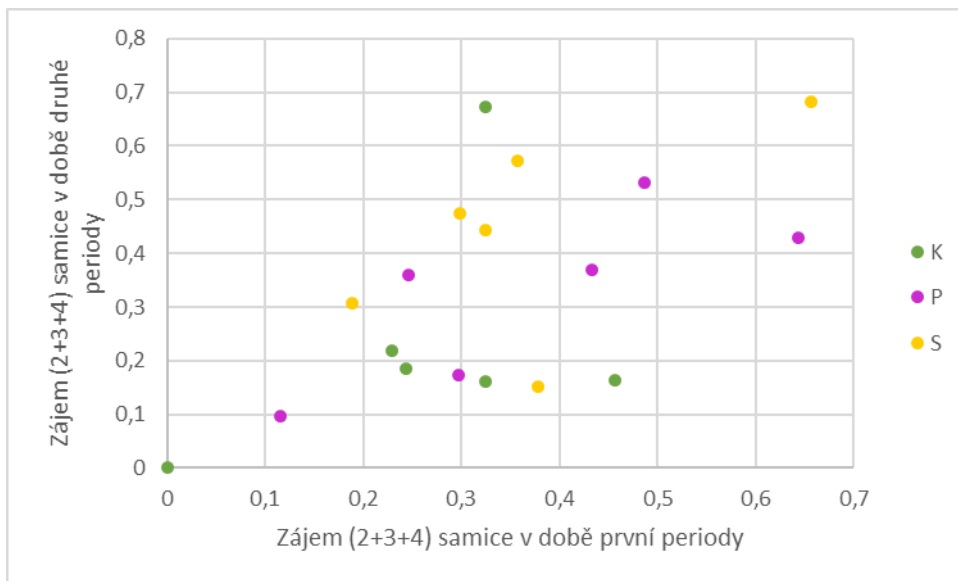
Obrázky 20, 21, 22 a 23 znázorňují tuto souvislost mezi preferencí samice pro určitého samce v první a druhé časové periodě. Co se týče druhé časové periody (popůlnoční) ve srovnání s třetí periodou (ranní) zde již korelace nebyly pro danou kategorii chování významné (*Kontakt*: $r = - 0,25$, $p = 0,31$; *Aktivní kontakt*: $r = - 0,33$, $p = 0,17$; *Zájem*: $r = - 0,27$, $p = 0,28$; *Interakce*: $r = - 0,32$, $p = 0,20$).



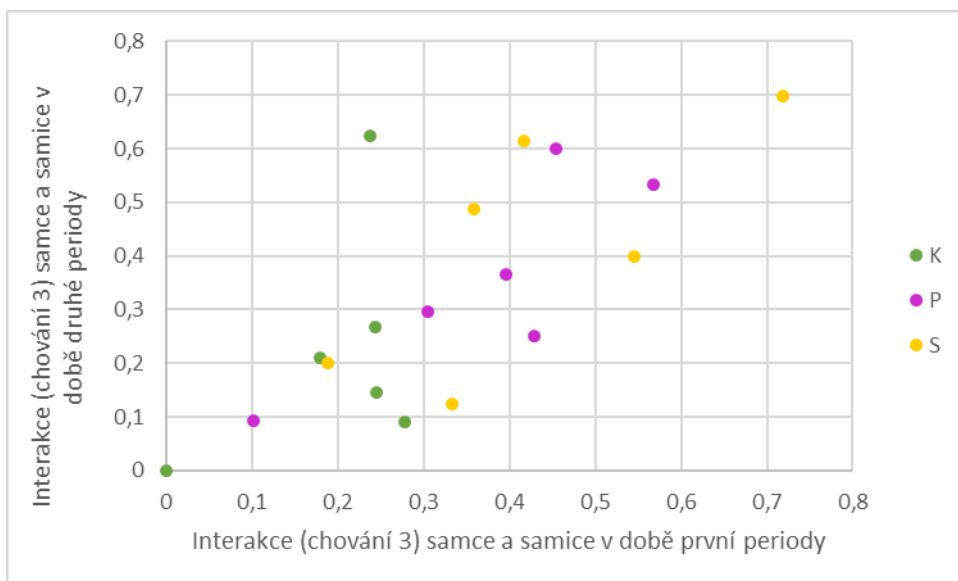
Obrázek 20: Korelace Kontaktu v době první a druhé periody



Obrázek 21: Korelace Aktivního kontaktu v době první a druhé periody



Obrázek 22: Korelace Zájmu v době první a druhé periody



Obrázek 23: Korelace Interakce v době první a druhé periody

6 Diskuze

Výsledky této práce ukazují, že hypotézu H1, která se zabývala tvrzením, že samice ve fázi estru budou projevovat více náklonosti k samecům obecně, nebylo možné hodnotit z důvodu nízkého počtu samic ve fázi v estru. Co se týče hypotézy H2, která se zabývala otázkou preference samice z hlediska afilačního chování samce, tato hypotéza se potvrdila. Výsledky hypotézy H3, která tvrdila, že samice bude preferovat samce s větší mírou předešlé zkušenosti se hrou, nevyšly signifikantní a tedy hypotéza nebyla potvrzena.

Zjištěním však bylo, že samice mají určité déle trvající preference pro samce. Tyto preference obvykle zůstaly po dobu první (předpůlnoční) časové periody a během druhé (popůlnoční) časové periody nezměněné. Samice tedy měly v průběhu prvních dvou časových period určitou stálou preferenci pro jednoho samce. Co se týče druhé časové periody (ranní), ve srovnání se třetí periodou (popůlnoční), zde již korelace neplatila.

6.1 Preference samic z hlediska fáze estrálního cyklu

Cílem hypotézy H1 bylo zjistit, zda samice, které budou během pozorovaného intervalu v období estru, budou projevovat větší zájem o samce obecně, než samice, které budou v jiné fázi estrálního cyklu. Během našeho hodnoceného období se pouze jedna samice nacházela ve fázi estru. Nebylo tak možné tuto hypotézu statisticky validně hodnotit. Proto by bylo zapotřebí se této problematice nadále více věnovat. Doporučením je pracovat s větším počtem samic a zajistit tak větší počet samic ve fázi estru i samic v jiných fázích estrálního cyklu. Nevýhodou práce s přirozeně cyklujícími samicemi je skutečnost, že fázi cyklu nelze cíleně řídit. Jinou možností je fáze cyklu řídit hormonálně u ovariektomovaných samic, což v naší studii nebylo možné. Clark et al. (2004), kteří pracovali z větší části s ovariektomovanými samicemi, prováděli experimenty za účelem zjištění toho, jak hormonální stav, testovací podmínky a sexuální zkušenost mají vliv na preferenci samic potkanů ve vztahu k samci. Výsledky studií ukazují, že předchozí ošetření samic hormonem estrogenem a progesteronem má za následek zvýšenou preferenci samic k sexuálně aktivním samečkům. Také tvrdí, že předchozí sexuální zkušenost nijak neovlivňuje způsob, jakým projevují svou preferenci k partnerovi, což také naznačuje, že samičky si udržují konzistentní preference.

6.2 Preference samic z hlediska afilačního chování samce

Co se týká hypotézy H2, řešila otázku, zda budou samice více preferovat samce, který bude projevovat více afilačního chování, než samce, kteří budou projevovat méně afilačního chování. Výpočet jsme prováděli pro čtyři různé kategorie chování – *Kontakt*; *Aktivní kontakt*; *Zájem* a *Interakci*. Zdá se, že doba, kterou samice strávily v aktivní *Interakci* se samcem, je pozitivně spojená s dobou, kdy samice byly obecně častěji v blízkosti daného samce. A to jak týkající se aktivní blízkosti – *Aktivního kontaktu*, tak i týkající se pasivních projevů samice v blízkosti samce - *Kontaktu*. Samice trávila více času v blízkosti tohoto samce či se snažila k tomuto samci dostat častěji, než co se týká zbylých sameců. Samice potkanů tedy pravděpodobně budou preferovat samce s vyšší mírou afilačního chování vůči samici a budou tak i více času trávit v blízkosti těchto sameců či se snaží k těmto samecům dostat více, než k ostatním samecům.

Naše výsledky ukazují na korelační souvislost, že vyšší míra afiliačního chování souvisí s určitou preferencí samice, ovšem pro potvrzení směru a síly kauzality by bylo zapotřebí provést více experimentů. Například experimentálně nechat jednoho samce více projevit afiliační chování vůči samici a pak pozorovat, zda tohoto samce samice více upřednostní nad samci jinými. Také záleží na úhlu pohledu. Samice mohla samce preferovat z důvodu jiného a samičí forma afiliace projevovaná vůči tomuto preferovanému samci mohla tohoto samce ovlivnit a ten pak mohl navýšit afiliační chování vůči samici. Také je zde dobré zmínit, že afiliační chování jsme hodnotili pouze prostřednictvím jednoho typu chování (chování 3). Existuje mnohonásobně širší škála typů projevů afiliačního chování mezi jedinci, které jsme nehodnotili a z důvodu mřížky, která jedince vzájemně oddělovala a zabraňovala tak dalším možným vzájemným projevům afiliačních interakcí, ani nebylo možné hodnotit. Je tedy zapotřebí se nadále této problematice věnovat a dál ji důkladněji prozkoumat.

Souvislost afiliačního chování vyšla, z hlediska korelace, silnější pro *Aktivní kontakt* než pro *Kontakt*. Ve výpočtu korelace, kde byl zahrnutý *Kontakt*, oproti výpočtu s *Aktivním kontaktem*, je zahrnuto navíc chování 0, kdy je samice pasivní a v blízkosti otvoru s mřížkou určitého samce spí nebo je nehybná a neprojevuje tak aktivní formu náklonnosti vůči samci. Je zde určitá pravděpodobnost, že samice u konkrétního samce spala či byla nehybná a tím mohla ovlivnit výsledky. Otázkou také je, zda samice spala v blízkosti konkrétního samce z důvodu preference samce či šlo spíše o preferenci rohového místa ubikace, který mohl být spojený s vyšším komfortem pro spánek bez ohledu na výběr samce. Když se samice vyskytovala v rohu ubikace s vysokou pravděpodobností se vyskytovala zároveň i v blízkosti samce (viz obrázek 2, poloha rohů samičí ubikace a poloha otvorů s mřížkou). Spánek či nehybnost samice v blízkosti samce tedy nelze jednoznačně považovat za projev preference a proto hodnoty pro výslednou korelaci mohly být nižší než u výpočtu s *Aktivním kontaktem*.

6.3 Preference samic z hlediska zkušenosti se hrou

Hypotéza H3 předpokládala, že samice budou více preferovat a trávit tak více času v blízkosti samce, který měl předešlou zkušenost a možnost neredukované hry oproti samcům se sociálně či kinematicky upravenou hrou. Podrobněji jsme se tímto tématem zaobírali a provedli výpočet pro čtyři různé kategorie chování – *Kontakt*; *Aktivní kontakt*; *Zájem* a *Interakci*.

Výsledky statistického smíšeného modelu nevyšly signifikantně ani pro jednu kategorii chování a hypotéza tak nebyla potvrzena. Rozdílný odchov samců se zaměřením na rozdílnou zkušenost s hravým chováním pravděpodobně výrazně nezměnil chování samců, protože nám nevyšel rozdíl ani při afiliaci, tedy *Interakci* samce a samice.

Je dobré zmínit, že je možné, že na tyto výsledky mohl mít určitý vliv předcházející experiment, kdy ty samé triády samců potkanů P, S a K byly v komplexních klecích a následně v trojúhelníkových arénách během našeho hodnocení. V komplexních klecích se samci P, S a K vyskytovali pohromadě a měli tak možnost spolu více interagovat. Možnost bližší interakce měli samci i se samicí, což je mohlo v našem experimentu ovlivnit. Ovšem v našem experimentu byli jedinci v trojúhelníkových arénách umístěni individuálně, takže se příliš nemohli navzájem ovlivňovat během našeho hodnocení chování. Zbylí dva samci též nemohli zasahovat do interakce se samicí.

Výsledky hypotézy H3, která sledovala vliv rozdílného odchovu samců s důrazem na odlišný prostor pro hravé chování, jsme hodnotili individuálně pro každou periodu zvlášť. Tedy neřešila se nějaká možná provázanost, mezi třemi periodami. Výsledkem však je, že atraktivita samců pravděpodobně nevychází z rozdílného odchovu samců. Ovšem rozdílný odchov mohl zapříčinit větší zájem o samici. Ze situace také vyplývá, že afiliace samců též pravděpodobně není zapříčiněná odchovem, jelikož to by musela být hypotéza H3 potvrzena, aby odchov měl na afiliaci významnější vliv.

Zatím neexistují studie, které by odhalily, co stojí za projevem samičí preference samce jakožto sociálního partnera. Otázkou preference z hlediska rozdílného odchovu se nikdo doposud nezabýval, proto zde není možnost odkázat na jiné studie.

6.4 Preference samic z hlediska opakovatelnosti napříč třemi periodami pro konkrétního samce

Otázka, která je nad rámec námi původně pokládaných hypotéz, je ta, zda existuje nějaká stálá preference samic pro jednoho samce napříč námi hodnocenými časovými periodami. Výsledky naznačují, že korelace první (předpůlnoční) periody koreluje s druhou (popůlnoční) periodou. Tedy preference samice projevovaná vůči některému samci v době první časové periody zůstala neměnná i během druhé časové periody. Tedy preferenční výběr samice není úplně náhodný. Zároveň se ukazuje, že tato preference samice pravděpodobně není ovlivněná předchozím odchovem samců, ale může být ovlivněná konkrétním chováním, které samci vykazovali. Toto tvrzení se shoduje s Guarraci & Frohardt (2019), kteří tvrdí, že u samic existuje určité preferenční chování směřující k jednomu samci, které převažuje nad chováním k samcům ostatních. Mohlo by to také dále prokazovat tvrzení od Lovell et al. (2007), že mají-li samice potkana příležitost pářit se se dvěma samci zároveň, upřednostňují jednoho preferovaného samce nad tím druhým. S preferovaným samcem tak tráví před i během aktu páření více času než s druhým nepreferovaným samcem. Ovšem bylo by třeba provést další experimenty pro potvrzení tohoto výroku, jelikož v našem experimentu byli samci od samice po celou dobu oddělení mřížkou.

Po skončení našeho experimentu byly mřížky zabraňující samicím průchod do ubikací k samcům odstraněny a kopulace byla samcům umožněna. Výsledky tohoto následného experimentu již byly vyhodnoceny v diplomové práci Hlotanová (2023). Bude zajímavé výsledky z obou studií propojit a zjistit, zda a jak souvisí afiliační chování samců a preference samic bez možnosti přímého kontaktu s následnou volbou samců při kopulačním chování.

Co se týče korelace mezi druhou (popůlnoční) a třetí (ranní) periodou, zde se již korelace neprokázala. Může tak být z důvodu, že v čase kolem třetí periody byly některé samice více neaktivní a spaly, což mohlo ovlivnit některé výsledky.

Je tedy patrné, že samice preferují některé samce nad jinými. Hypotéza H2, která řešila afiliační chování, byla potvrzena, proto existuje určitá pravděpodobnost, že preference samice může být zapříčiněná vyšší mírou afiliačního chování samce, tedy vyšší mírou *Interakce* mezi samcem a samicí (i samotná interakce, tedy afiliační chování samce, bylo opakovatelné). že by tato hypotéza mohla spolu s preferencí samice nějakým způsobem souviset.

7 Závěr

- Tato práce potvrdila jednu ze tří pokládaných hypotéz. Samci, kteří vynakládají více afiliačního chování vůči samici, se mohou jevit jako více atraktivní. Naopak způsob odchovu z hlediska rozdílné zkušenosti s hravým chováním se nepotvrdil jako významný faktor pro zvýhodnění některého ze samců. Co se týče vlivu estrálního cyklu na preferenci samice, nebylo možné získat validní výsledky. Zjištěním ovšem bylo, že samice preferuje některého ze samců nad ostatními a tato preference je po určitou dobu neměnná.
- Pro hodnocení vlivu estrálního cyklu samic na jejich preferenci samce jakožto sociálního partnera by bylo zapotřebí větší množství hodnocených samic a tím i větší počet rozdílně odchovaných samců. Tím si zajistit větší množství samic nacházejících se ve fázi estru a pro porovnání i více samic nacházejících se v jiných fázích estrálního cyklu. Větší počet hodnocených jedinců by také mohl upřesnit veškeré získané výsledky, týkajících se všech námi pokládaných hypotéz.
- Získané výsledky prozatím naznačují, že rozdílné zkušenosti s hravým chováním během odchovu pravděpodobně nemají vliv na atraktivitu jednotlivých samců z hlediska samice a jejího zájmu o samce. Samice však projevuje určité preference po určitou dobu neměnné. Domníváme se, že afiliační chování může mít určitý vliv na atraktivitu samců.

8 Literatura

1. Aitman TJ et al. 2008. Progress and prospects in rat genetics: a community view. *Nature Genetics* **40**:516–522.
2. Astwood EB. 1939. CHANGES IN THE WEIGHT AND WATER CONTENT OF THE UTERUS OF THE NORMAL ADULT RAT. *American Journal of Physiology-Legacy Content* **126**:162–170.
3. Axelrod R, Hamilton WD. 1981. The Evolution of Cooperation. *Science* **211**:1390–1396.
4. Barnett SA. 1958. An Analysis of Social Behaviour in Wild Rats. *Proceedings of the Zoological Society of London* **130**:107–152.
5. Barta Z, McNamara JM, Huszár DB, Taborsky M. 2011. Cooperation among non-relatives evolves by state-dependent generalized reciprocity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**:843–848.
6. Bartal IB-A, Decety J, Mason P. 2011. Empathy and Pro-Social Behavior in Rats. *Science* **334**:1427–1430.
7. Bateson P. 2015. Playfulness and creativity. *Current Biology* **25**:R12–R16.
8. Bekoff M. 1972. The Development of Social Interaction, Play, and Metacommunication in Mammals: An Ethological Perspective. *The Quarterly Review of Biology* **47**:412–434.
9. Berdoy M, Smith P, Macdonald DW. 1995. Stability of Social Status in Wild Rats: Age and the Role of Settled Dominance. *Behaviour* **132**:193–212.
10. Blaustein JD, Erskine MS. 2002. Feminine Sexual Behavior: Cellular Integration of Hormonal and Afferent Information in the Rodent Forebrain. Pages 139–214 in Pfaff DW, Arnold AP, Fahrbach SE, Etgen AM, Rubin RT, editors. *Hormones, Brain and Behavior*. Academic Press, San Diego.
11. 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.
12. Calhoun JB. 1963. *The ecology and sociology of the Norway rat*. Bethesda, Maryland : U.S. Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service, United States.
13. Clark AS, Kelton MC, Guarraci FA, Clyons EQ. 2004. Hormonal status and test condition, but not sexual experience, modulate partner preference in female rats. *Hormones and Behavior* **45**:314–323.

14. Davis DE. 1953. The Characteristics of Rat Populations. *The Quarterly Review of Biology* **28**:373–401.
15. Dolivo V, Taborsky M. 2015. Cooperation among Norway Rats: The Importance of Visual Cues for Reciprocal Cooperation, and the Role of Coercion. *Ethology* **121**:1071–1080.
16. Engelhardt SC, Taborsky M. 2024. Reciprocal altruism in Norway rats. *Ethology* **130**:e13418.
17. 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.
18. Green MR, McCormick CM. 2013. Effects of stressors in adolescence on learning and memory in rodent models. *Hormones and Behavior* **64**:364–379.
19. Guarraci FA, Frohardt RJ. 2019. “What a Girl Wants”: What Can We Learn From Animal Models of Female Sexual Motivation? *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **13**.
20. Gumert MD, Ho M-HR. 2008. The trade balance of grooming and its coordination of reciprocation and tolerance in Indonesian long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates* **49**:176–185.
21. Hlotanová A. 2023. Sexuální chování laboratorních potkanů se samičí volbou partnera [MSc. Thesis]. Česká zemědělská univerzita, Praha.
22. Houssay BA, Cardeza AF, Houssay AB, Pinto RM. 1951. [Estrogen phenomena and adrenal tumors in ovariectomized rats]. *Revista De La Sociedad Argentina De Biología* **27**:315–323.
23. Iannaccone PM, Jacob HJ. 2009. Rats! *Disease Models & Mechanisms* **2**:206–210.
24. Kettler N, Schweinfurth MK, Taborsky M. 2021. Rats show direct reciprocity when interacting with multiple partners. *Scientific Reports* **11**:3228.
25. Kohn DF, Clifford CB. 2002. Biology and Diseases of Rats. Pages 121–165 in Fox JG, Anderson LC, Loew FM, Quimby FW, editors. *Laboratory Animal Medicine*. Academic Press, Burlington.
26. Koyama NF, Caws C, Aureli F. 2006. Interchange of Grooming and Agonistic Support in Chimpanzees. *International Journal of Primatology* **27**:1293–1309.
27. Li G, Wood RI. 2017. Male rats play a repeated donation game. *Physiology & Behavior* **174**:95–103.

28. 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.
29. Lohmiller JJ, Swing SP. 2006. Reproduction and breeding. Pages 147-162 in Suckow MA, Weisbroth SH, Franklin CL, editors. Academic Press, New York.
30. Long JA, Evans HM. 1922. *The Oestrous Cycle in the Rat and its Associated Phenomena*. University of California Press, California.
31. Lovell JL, Diehl A, Joyce E, Cohn J, Lopez J, Guarraci FA. 2007. “Some guys have all the luck”: Mate preference influences paced-mating behavior in female rats. *Physiology & Behavior* **90**:537–544.
32. Lukkes JL, Mokin MV, Scholl JL, Forster GL. 2009. Adult rats exposed to early-life social isolation exhibit increased anxiety and conditioned fear behavior, and altered hormonal stress responses. *Hormones and Behavior* **55**:248–256.
33. Martínez I, Paredes RG. 2001. Only Self-Paced Mating Is Rewarding in Rats of Both Sexes. *Hormones and Behavior* **40**:510–517.
34. McClintock MK, Adler NT. 1978. The Role of the Female during Copulation in Wild and Domestic Norway Rats (*Rattus norvegicus*). *Behaviour* **67**:67–96.
35. McCormick CM, Cameron NM, Thompson MA, Cumming MJ, Hodges TE, Langett M. 2017. The sexual preference of female rats is influenced by males’ adolescent social stress history and social status. *Hormones and Behavior* **89**:30–37.
36. Meaney MJ, Stewart J. 1979. Environmental factors influencing the affiliative behavior of male and female rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Learning & Behavior* **7**:397–405.
37. Modlinska K, Pisula W. 2020. The Norway rat, from an obnoxious pest to a laboratory pet. *eLife* **9**:e50651. eLife Sciences Publications, Ltd.
38. Nowak MA, Sigmund K. 2005. Evolution of indirect reciprocity. *Nature* **437**:1291–1298.
39. Nunes S. 2014. Juvenile social play and yearling behavior and reproductive success in female Belding’s ground squirrels. *Journal of Ethology* **32**:145–153.
40. Paccola C, Resende CG, Stumpp T, Miraglia S, Cipriano I. 2013. The rat estrous cycle revisited: a quantitative and qualitative analysis. *Anim Reprod* **10**:677–683.
41. Palagi E, Burghardt GM, Smuts B, Cordoni G, Dall’Olio S, Fouts HN, Řeháková-Petrů M, Siviy SM, Pellis SM. 2016. Rough-and-tumble play as a window on animal communication. *Biological Reviews* **91**:311–327.

42. Panksepp J, Beatty WW. 1980. Social deprivation and play in rats. *Behavioral and Neural Biology* **30**:197–206.
43. Pellis SM, Pellis VC. 2013. *The Playful Brain: Venturing to the Limits of Neuroscience*. Oneworld Publications, Oxford.
44. 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.
45. 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.
46. Pellis SM, Pellis VC. 1996. On knowing it's only play: The role of play signals in play fighting. *Aggression and Violent Behavior* **1**:249–268.
47. Pellis SM, Pellis VC, Ham JR, Achterberg EJM. 2022. The rough-and-tumble play of rats as a natural behavior suitable for studying the social brain. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **16**.
48. Plyusnina IZ, Solov'eva MYu, Oskina IN. 2011. Effect of Domestication on Aggression in Gray Norway Rats. *Behavior Genetics* **41**:583–592.
49. Potegal M, Einon D. 1989. Aggressive behaviors in adult rats deprived of playfighting experience as juveniles. *Developmental Psychobiology* **22**:159–172.
50. Ritter RC, Epstein AN. 1974. Saliva lost by grooming: A major item in the rat's water economy. *Behavioral Biology* **11**:581–585.
51. Schino G, Ventura R, Troisi A. 2005. Grooming and aggression in captive Japanese macaques. *Primates* **46**:207–209.
52. Schulz KM, Sisk CL. 2016. The organizing actions of adolescent gonadal steroid hormones on brain and behavioral development. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* **70**:148–158.
53. Schweinfurth MK. 2020. The social life of Norway rats (*Rattus norvegicus*). *eLife* **9**:e54020.
54. Schweinfurth MK, Neuenschwander J, Engqvist L, Schneeberger K, Rentsch AK, Gygax M, Taborsky M. 2017a. Do female Norway rats form social bonds? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **71**:98.
55. Schweinfurth MK, Stieger B, Taborsky M. 2017. Experimental evidence for reciprocity in allogrooming among wild-type Norway rats. *Scientific Reports* **7**.

56. Stark RAM, Ramkumar R, Pellis SM. 2021. Deficient Play-Derived Experiences in Juvenile Long Evans Rats Reared with a Fischer 344 Partner: A Deficiency Shared by Both Sexes. *International Journal of Comparative Psychology* **34**.
57. 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.
58. Stopka P, Macdonald DW. 1999. The Market Effect in the Wood Mouse, *Apodemus sylvaticus*: Selling Information on Reproductive Status. *Ethology* **105**:969–982.
59. Thor DH, Holloway WR. 1984. Developmental analyses of social play behavior in juvenile rats. *Bulletin of the Psychonomic Society* **22**:587–590.
60. Trezza V, Campolongo P, Vanderschuren LJMJ. 2011. Evaluating the rewarding nature of social interactions in laboratory animals. *Developmental Cognitive Neuroscience* **1**:444–458.
61. Trivers RL. 1971. The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology* **46**:35–57.
62. Vanderschuren LJMJ, Niesink RJM, Van Pee JM. 1997. The neurobiology of social play behavior in rats. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **21**:309–326.
63. Vanderschuren LJMJ, Trezza V. 2014. What the laboratory rat has taught us about social play behavior: role in behavioral development and neural mechanisms. *Current topics in behavioral neurosciences* **16**:189–212.
64. Vanderschuren LJMJ, Trezza V, Griffioen-Roose S, Schiepers OJG, Van Leeuwen N, De Vries TJ, Schoffelmeer ANM. 2008. Methylphenidate Disrupts Social Play Behavior in Adolescent Rats. *Neuropsychopharmacology* **33**:2946–2956.
65. Vega Matuszczyk J, Shree Appa R, Larsson K. 1994. Age-dependent variations in the sexual preference of male rats. *Physiology & Behavior* **55**:827–830.
66. Ventura R, Majolo B, Koyama NF, Hardie S, Schino G. 2006. Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: grooming, cofeeding, and agonistic support. *American Journal of Primatology* **68**:1138–1149.
67. Viblanc VA, Mathien A, Saraux C, Viera VM, Groscolas R. 2011. It Costs to Be Clean and Fit: Energetics of Comfort Behavior in Breeding-Fasting Penguins. *PLoS ONE* **6**:e21110.
68. Von Frijtag JC, Schot M, van den Bos R, Spruijt BM. 2002. Individual housing during the play period results in changed responses to and consequences of a psychosocial stress situation in rats. *Developmental Psychobiology* **41**:58–69.

69. Westwood FR. 2008. The female rat reproductive cycle: a practical histological guide to staging. *Toxicologic Pathology* **36**:375–384.
70. Zewail-Foote M, Diehl A, Benson A, Lee KH, Guarraci FA. 2009. Reproductive success and mate choice in Long-Evans rats. *Physiology & Behavior* **96**:98–103.

9 Seznam obrázků

Obrázek 1: Znázornění přepážkou rozdělených původních boxů (nahore) a herních boxů (dole).....	19
Obrázek 2: Půdorysové znázornění trojúhelníkové arény.....	21
Obrázek 3: Ukázka postupu záznamu pozorovaného chování u samice XA 15 v době 15. 10. 2021 od 22:30:00 – 22:38:30.....	22
Obrázek 4: Ilustrace možných situací. Obrázky vlevo: dle definice se samice nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, konkrétně u samce K; Obrázky vpravo: dle definice se samice nenachází v blízkosti otvoru s mřížkou žádného samce.....	23
Obrázek 5: Znázornění Chování N, samice se nenachází v blízkosti ani jednoho otvoru s mřížkou.....	24
Obrázek 6: Znázornění Chování 1, samice se nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, konkrétně u samce K, čenich samice nesměruje k mřížce, samec K se nenachází v blízkosti otvoru s mřížkou.....	24
Obrázek 7: Znázornění Chování 2, samice se nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, konkrétně u samce S, čenich samice směruje k mřížce, samec S se nenachází v blízkosti otvoru s mřížkou.....	25
Obrázek 8: Znázornění možností Chování 3, Vlevo: Samice i samec K se nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samice směruje k mřížce, samec K se nachází v blízkosti otvoru s mřížkou, čenich samce též směruje k mřížce. Vpravo: oproti obrázku vlevo čenich samce nesměruje k mřížce, stále je však v blízkosti, tedy jde o chování 3.....	25
Obrázek 9: Znázornění chování 4, čenich samice směruje směrem k horní hraně ubikace směrem k samci S.....	26
Obrázek 10: Estrus samic a fáze estrálního cyklu samic ve dnech našeho hodnocení chování.....	27
Obrázek 11: Kategorie míry preference.....	28
Obrázek 12: Procento času stráveného jednotlivými typy chování samic.....	29
Obrázek 13: Procento průměrného času shrnujících kategorií preferenčního chování, které samice vykazovaly vůči některému ze tří samců.....	30
Obrázek 14: Korelace upraveného aktivního kontaktu (chování 1+2+4) a interakce (chování 3).....	31
Obrázek 15: Korelace upraveného kontaktu (chování 0+1+2+4) a interakce (chování 3).....	32
Obrázek 16: Preference samice pro samce s různou zkušeností se hrou pro kategorii chování kontakt.....	33
Obrázek 17: Preference samice pro samce s různou zkušeností se hrou pro kategorii chování Aktivní kontakt.....	33
Obrázek 18: Preference samice pro samce s různou zkušeností se hrou pro kategorii chování Zájem.....	34
Obrázek 19: Preference samice pro samce s různou zkušeností se hrou pro kategorii chování Interakce.....	34
Obrázek 20: Korelace Kontaktů v době první a druhé periody.....	36
Obrázek 21: Korelace Aktivního kontaktu v době první a druhé periody.....	36
Obrázek 22: Korelace Zájmu v době první a druhé periody.....	37
Obrázek 23: Korelace Interakce v době první a druhé periody.....	37