

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Synchronizace pohybové aktivity laboratorních potkanů
v běhacích mlýncích**

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Radmila Boudová

Obor studia: Management zdraví a welfare zvířat

Vedoucí práce: doc. RNDr. Marek Špínka, CSc

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Synchronizace pohybové aktivity laboratorních potkanů v běžacích mlýncích" 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 19.4. 2024

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému vedoucímu práce doc. RNDr. Marku Špinkovi, CSc. za rady, konzultace, ochotu a trpělivost, poskytnutí videí k pozorování a pomoc při analýze dat. Děkuji také Bc. Marii Radchenko za poskytnuté fotky a detailní kresby potkanů. Děkuji i své rodině za podporu jak po celou dobu studií, tak po celý můj život.

Synchronizace pohybové aktivity laboratorních potkanů v běhacích mlýncích

Souhrn

Cílem této práce bylo zjistit, zda omezená sociální hra bude mít nějaký vliv na pozdější pohybovou aktivitu potkanů (*Rattus norvegicus*). K pozorování byl použit běhací mlýnek, který je hlodavci často používán a doporučován při jejich chovu. Na běhacím mlýnku se sledovaly individuální interakce s mlýnkem a také společné sdílení mlýnku. Tato aktivita se pozorovala na 18 samcích potkanů kmene Long Evans od věku 78-79 dní, kteří byli ustájeni po třech jedincích v kleci s běhacím mlýnkem. Každý z trojice prošel ve věku 23-24 dní různým typem zkušenosti se sociální hrou. Potkani P (playful), měli možnost neomezené sociální hry s druhým jedincem. Potkani S (social) měli omezenou sociální hru tím, že byli ustájeni s druhým samcem kmene Fisher 344, u kterých je prokázána snížená tendence k sociální hře. Potkani K (kinematic) byli sice ustájeni s dalším, normálně hravým potkanem, ale v kinematically upraveném boxu. Tento box měl snížený „strop“ horizontální plošinou a potkani zde nemohli plně uskutečňovat sociální hru. Předpokladem bylo, že potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou více interagovat s běhacím mlýnkem a budou v něm trávit více času s ostatními jedinci, tedy předpoklad byl $P > S > K$ (hypotézy H1, H2, H3 a H5). Dále hypotéza H4 měla za předpoklad, že potkani K budou preferovat běh v mlýnku na levou stranu, v důsledku kinematically omezené sociální hry.

Hypotézy H1-H5 nezjistily statistické rozdíly mezi potkany s různým typem omezené sociální hry. Jediná hypotéza, která se statisticky potvrdila, byla hypotéza H6. Ta měla za předpoklad, že potkani s menší zkušeností se sociální hrou budou následně více narušovat činnost ostatních v běhacím mlýnku. Narušující činnost byla brána jako projev desynchronizačního chování, a tedy spíše protisociálního, protože potkan brání druhému jedinci v pohybové aktivitě v běhacím mlýnku. Nejvíce času trávily touto činností opravdu potkani K, a to signifikantně více než potkani S. Zajímavé ale bylo, že narušující činností trávili jako druzí nejvíce času potkani P. Je tedy možné, že tato činnost má jiný důvod, než je narušování chování druhého jedince.

Tato práce neprokázala, že omezená sociální hra nějak ovlivňuje pozdější chování jedince. Nicméně za zmínku stojí, že potkani P měli kvantitativně vyšší pohybovou aktivitu i společné sdílení mlýnku. A jako jediní preferovali běh na pravou stranu při běhání v mlýnku, což je podle dostupných informací přirozenější a častější volba. Bylo by tedy vhodné zopakovat podobný experiment s více jedinci.

Klíčová slova: pohybové chování, synchronizace, ontogeneze chování

Synchronization of movement activity of laboratory rats in running mills

Summary

The aim of this work was to find out whether limited social play will have any effect on the later movement activity of rats (*Rattus norvegicus*). A running mill, which is often used by rodents and recommended for their breeding, was used for observation. On the running mill there was observed individual interactions with the running mill as well as sharing of the running mill with another individuals. This activity was observed in 18 male Long Evans rats aged 78-79 days, which were housed as triad in a cage with a running wheel. Each of the triad went through a different type of social play experience from 23-24 days of age. The P rats (playful) had the possibility of unlimited social play with another individual. S rats (social) had limited social play by being housed with another male Fisher 344 strain, which is shown to have a reduced tendency for social play. Rats K (kinematic) were housed with another, normally playful rat, but in a kinematically modified box. This box had a lowered "ceiling" with a horizontal platform, and the rats could not fully carry out social play here. It was hypothesized that rats with more social play experience would interact more with the running mill and spend more time in it with another individuals so the assumption was $P > S > K$ (hypothesis H1, H2, H3, H5). Furthermore, hypothesis H4 assumed that the K rats would prefer running in a running mill to the left side, due to the kinematically restricted social play.

Hypotheses H1-H5 did not detect statistical differences between rats with different types of restricted social play. The only hypothesis that was statistically confirmed was hypothesis H6. It assumed that rats with less experience with the social play will subsequently more disrupt the activities of others in the running mill. Disruptive activity was taken as a manifestation of desynchronized and therefore rather antisocial behavior because the rats prevents the another individual from moving in the running mill. The K rats really spent the most time by this activity, significantly more than the S rats. However, it was interesting that the P rats spent the most time by the disruptive activity as second. It is therefore possible that this activity has a reason other than aggression.

This work did not prove that restricted social play somehow influence individual's later behavior. However, it is worth the mention that the P rats had kvantitative higher physical activity and sharing of the running mill. And they were the only ones who preferred running on the right side in the running mill which according to available information is a more natural and frequent choice. It would therefore be appropriate to repeat a similar experiment with more individuals.

Key words: movement behaviour, synchronization, behavioral ontogeny

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíle práce.....	2
3 Literární rešerše.....	3
3.1 Historie potkana obecného.....	3
3.2 Etologie potkana obecného.....	4
3.3 Socializace a sociální hra.....	8
3.4 Dopady sociální izolace na jedince.....	9
3.4.1 Resocializace.....	13
3.5 Dopady omezené sociální hry na jedince.....	14
3.6 Využívání běhacího mlýnku zvířaty.....	16
3.6.1 Faktory ovlivňující běh v mlýnku.....	17
3.6.2 Vliv přítomnosti běhacích mlýnku na jedince.....	19
3.6.2.1 Zmírnění dopadu sociální izolace pohybem v běhacím mlýnku.....	20
4 Metodologie.....	22
4.1 Pozorované subjekty.....	22
4.2 Typy omezené sociální hry.....	22
4.3 Pozorování pohybové aktivity v běhacím mlýnku.....	23
4.4 Statistické vyhodnocení.....	26
5 Výsledky.....	28
6 Diskuze.....	36
7 Závěr.....	40
8 Literatura.....	41

1 Úvod

Tato práce má za úkol ověřit, zda potkani s předchozí omezenou možností provádět sociální hru se budou lišit v pohybové aktivitě v běhacím mlýnku od potkanů, kteří si mohli hrát neomezeně s ostatními. Bude se sledovat množství času stráveného využíváním mlýnku jak samotným jedincem, tak i společným sdílením mlýnku.

Již je známo, že pro správný vývoj jedince je důležité dostatečné množství socializace. Začíná kontaktem s matkou, se sourozenci a dále se rozrůstá při kontaktech s dalšími jedinci. I když období socializace není časově omezeno, zásadním obdobím pro získání zkušeností se socializací je období mláděte a dospívání. Pokud nastane v těchto obdobích nedostatek socializace nebo vznikne nějaká špatná zkušenost, může být jedinec negativně ovlivněn do konce života. Významnou částí socializace je sociální hra. Tu můžeme pozorovat u zvířat i lidí po celý jejich život, nejčastěji ale opět u mláďat a mladých jedinců. Předpokládá se, že sociální hra v mladém věku má pozitivní vliv na pozdější život jedince. Pomáhá jedinci vyvíjet správné sociální chování a pravděpodobně i rozvíjet a zlepšovat motorické funkce a být následně fyzicky zdatnější. V různých studiích se klade důraz hlavně na vliv nedostatečné socializace (tzn. jakýkoli sociální kontakt) či úplné sociální deprivace na pozdější chování jedince. Méně často se ale sleduje efekt nedostatku samotné sociální hry.

Pro tuto práci byli poskytnuti potkani, kteří měli zkušenost právě jen s omezenou sociální hrou. V prvním případě byli dva jedinci kmene Long Evans umístěni v kinematicky upraveném boxu, který měl snížený „strop“ horizontální plošinou pro zabránění sociální hry. V druhém případě byl do boxu umístěn jedinec kmene Long Evans společně s jedincem kmene Fisher 344, u kterého se prokázalo snížené množství hravého chování. Omezená zkušenost se sociální hrou by se tedy mohla projevit méně častým využíváním běhacího mlýnku. Jednak samotným jedincem, jelikož ti nemusejí být tak fyzicky zdatní nebo jim trvá delší dobu, než se adaptují na pohyb v mlýnku. A dále také méně častým společným sdílením mlýnku.

Potkani jsou aktivní zvířata a běhací mlýnek je často využíván při chovu hlodavců jako náhrada malého prostoru v kleci. Podle dostupných informací se zdá, že je důležitou součástí při chovu hlodavců a je jimi často vyhledáván a preferován. V našem případě to tedy bude velice vhodný předmět pro pozorování rozdílů v pohybové aktivitě mezi jedinci s různou sociální zkušeností a bude zde plnit funkci jakéhosi behaviorálního testu.

Před samotným vyhodnocením mého pozorování se tato práce bude zabývat krátce životem potkanů, více se zde zaměřím na důležitost sociálních kontaktů a sociální hry. Budou zde popsány také možné dopady nedostatku sociálních interakcí a sociální hry. Následně zde budou zmíněny studie, zabývající se důležitostí běhacích mlýnků u potkanů, jejich pozitivní vliv pro hlodavce, a faktory, které mohou ovlivňovat pohybovou aktivitu v nich. Ale také i možná rizika častého využívání mlýnků.

2 Cíle práce

Cílem této práce bylo ověřit, zda mezi potkany, kteří prošli rozdílnou zkušeností se sociální hrou, bude rozdíl v množství času využívaném interakcemi s mlýnkem jak samostatně, tak společně. Na začátku byly vytvořeny následující hypotézy, které má tato práce ověřit:

- H1)** Potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou mít větší počet zaznamenaných interakcí s běhacím mlýnkem
- H2)** Potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou interakcemi s běhacím mlýnkem trávit více času
- H3)** Potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou více běhat v mlýnku
- H4)** Potkani s kineticky omezenou sociální hrou budou preferovat více běh v mlýnku na levou stranu
- H5)** Potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou v běhacím mlýnku trávit více času s ostatními potkany
- H6)** Potkani s menší zkušeností se sociální hrou budou více narušovat pohybovou aktivitu ostatních potkanů v běhacím mlýnku

3 Literární rešerše

3.1 Historie potkana obecného

Potkan obecný (*Rattus norvegicus*) je nejrozšířenějším laboratorním zvířetem. Využívá se při mnoha různých biomedicínských výzkumech jako jsou transplantace, toxikologie, genetika nebo neurobehaviorálních pokusech. Dále při výzkumu mnoha nádorových, kardiovaskulárních, metabolických, neurologických a autoimunitních onemocněních. S vývojem genetiky a vyšlechtěním různě geneticky upravených kmenů je jeho použití, jakožto laboratorního zvířete, čím dál tím snadnější a využívanější (Hedrich 2000).

Tento živočich pochází z Asie, konkrétně z rozlehlých pláních v Číně a Mongolsku. Odtud se pak v období středověku dostali dále a většinou se vždy zdržovali v blízké přítomnosti lidí (Yoshida 1980). Je zde několik informací o tom, kdy se potkani dostali do Evropy. Podle Thesia, který popsal fylogenezi potkanů v knize *Encyclopedia of the Animal Kingdom*, uvádí, že se potkani ve Střední Evropě objevují již roku 1553. Jiný zdroj zase uvádí, že se do dostali do západní Evropy z jihu Ruska přes řeku Volhu kolem roku 1727. Historicky spolehlivý zdroj uvádí jejich příchod do Evropy kolem 18. století (Anglie 1730, Francie 1735, Španělsko 1800), kdy jejich druh konkuroval a nahradil menší, méně odolné a méně agresivní krysy (*Rattus rattus*). Do USA se dostaly pravděpodobně na lodích kolem roku 1775. V 18. a 19. století byli potkani chytáni a usmrcováni, v době hladu sloužili jako potrava a také byli používáni na psí zápasy, kde se sázelo na to, kolik potkanů zabije pes v aréně. Tato doba může být považována za dobu prvního šlechtění potkanů, jelikož se pro tyto zápasy selektovali podle zbarvení a agresivity (Hedrich 2000).

Potkan obecný je považován za prvního savce, který byl domestikován pro výzkumné účely (Richter 1959). Již před rokem 1890 se objevují zmínky o používání potkanů pro laboratorní účely. Nicméně, prvním známým zdokumentovaným experimentem prováděným na těchto zvířatech byla studie účinků adrenalektomie publikovaná v roce 1856 ve Francii (Modlinska & Pisula 2020). Pro laboratorní účely byli poprvé použiti začátkem 20. století albinotické formy. První šlechtitelské experimenty prováděl Crampe, který krátce před Mendlem ale dlouho před znovuoobjevením Mendlových zákonů v roce 1900, uvedl zákony o dědičnosti albinotického, non aguti (černé) a strakatého zbarvení (Hedrich 2000). Cílem bylo vytvořit albinotický univerzální model pro biomedicínský výzkum. To se povedlo na Wistar Institutu ve Filadelfii (Pensylvanie, USA), kde vědci vytvořili speciální šlechtitelské techniky. Navrhli speciální klece a celé budovy upravené speciálně pro chov potkanů. Zde byl také vyšlechtěn outbrední kmen Wistar roku 1906 (Modlinska & Pisula 2020). První inbrední kmen byl pravděpodobně PA kmen, vytvořen inbreedingem albinotických jedinců také zde na Wistar institutu roku 1909 Helenou Dean King (King 1919). V tu samou dobu to ale dokázal i Clarence Cook mladší, kdy se jednalo o kmen DBA. Právě tento kmen se proslavil a dnes je znám jako DBA/1 a DBA/2. V roce 1912 již začal Wistar Institute dodávat laboratorní potkany dalším výzkumným institucím (Hedrich 2000). Outbrední kmen Sprague-Dawley byl vyšlechtěn spojením strakatých samečů a albinotických samic kmene Wistar na The Sprague-Dawley farmách v Madisonu (Wisconsin, USA) roku 1925 (Modlinska & Pisula 2020). Koncem 20. století byli pak nejpoužívanějšími kmeny Wistar a Sprague-Dawley (Hedrich 2000).

3.2 Etologie potkana obecného

Potkani jsou obvykle noční zvířata. Na rozdíl od krys, s kterými se často zaměňují, potkanům nevadí vlhko a jsou velice dobrými plavci ale horšími lezci. Žijí ve velkých systémech nor, které v závislosti na zdrojích potravy, mohou tvořit více než 150 jedinců (Davis 1953). Kolonie jsou obvykle strukturovány do podskupin, které mohou sestávat z párů, harémů s potomky nebo bez, unisexuálních skupin a/nebo jednotlivých samců a samic (De Boer et al. 2016, Timmermans 1978). Divocí potkani si společně hloubí systém nor, který se skládá z tunelů a komor. Komory slouží jako sdílená hnízdiště a také místa pro skladování potravy. Rozdělují si mezi sebe úkoly, jako například hrabání, sběr zásob potravy, hlídku nebo obranu před predátory (Telle 1966). Bylo zjištěno, že potkani varují členy kolonie poplachovým voláním v rozsahu 20 kHz (Brudzynski & Chiu, 1995). Mimo svou noru si potkani zakládají systém stezek, označen pachovými značkami, sloužící při hledání potravy i jako spojení mezi místy (Telle 1966). Ačkoli divocí potkani často interagují s jinými členy kolonie, není jasné, jak často interagují s členy různých podskupin a jak jsou tyto podskupiny stabilní (Schweinfurth 2020).

Oproti původním divokým potkanům z Asie jsou dnešní potkani schopni daleko rychlejší adaptace na nové podmínky (Johnson & Munshi-South, 2017). Vykazují sice úplný behaviorální repertoár divokých jedinců (Boice 1981) ale mají některé odlišnosti v chování. Například se zjistilo, že domestikovaní jedinci jsou méně neofobní (Mitchell 1976), rychleji se učí (Boice 1972), jsou méně agresivní vůči jedincům svého druhu (De Boer et al. 2003), více hrabou a častěji se objevují na povrchu země (Price 1973).

Organizace skupiny je založená na hierarchii dominance. U samic je to ovlivněno pohlavním cyklem, jak u divokých (Schweinfurth et al. 2017), tak u domestikovaných (Ziporyn & McClintock, 1991). V polopřirozených podmínkách je hierarchie samic spíše volnější (Calhoun 1979) ale u samců je naopak výraznější, stabilnější a téměř lineárně založená na bojových schopnostech (Berdoy et al. 1995). Barnett (1963) identifikoval tři hlavní typy samců.: Alfa samci jsou největší jedinci v kolonii, volně se pohybují a zahajují útoky na vetřelce. Beta samci se alfa samcům vyhýbají, ale mají volný přístup k potravě a mohou přibírat na váze. Nejnižší postavení jsou samci omega, kteří většinou hubnou a nereprodukuje se, proto tito samci často odchází ze své rodné kolonie. Hierarchie u potkanů je udržována různými sociálními chování. Je možné pozorovat allogrooming, anogenitální očichávání, dotyky čumáky, bojově hravé chování, pachová komunikace, submisivní pozice (ležení na boku s přivřenými očima), hrozící pozice, boxování, odstrkování, kousání, boj (držení, kopání, bití) či pronásledování. Také můžeme vidět dospělé jedince choulit se k sobě, a to dokonce i za teplých podmínek, a i když je dostatek příležitostí k oddělení, což naznačuje určitou sociální funkci mimo termoregulaci (Schweinfurth 2020).

Co se týče agresivity, studie na divokých potkanech v polopřirozených podmínkách ukázaly, že zjevná agrese mezi členy kolonie se vyskytuje zřídka (Barnett 1963). Jak již bylo zmíněno, všichni členové kolonie se spíše řídí nastavené hierarchie. Místo toho je většina agonistického chování namířena proti vetřelcům mimo kolonii (Blanchard et al. 1988). Je však možné, že nedochází k častým bojům, jelikož „nechtění“ potkani jsou z kolonie vyhnáni. To následně může být pro jedince fatální, protože nemá dostatek potravy a čelí zvýšenému riziku predace, což nakonec může vést k jejich úhynu (Barnett & Spencer 1951). Obecně, stejně jako

u jiných druhů, jsou samci většinou méně tolerantnější k jiným jedincům než samice (Calhoun 1979), proto pouze samci hlídají a brání hranice území. Samice se naproti tomu zdají být méně teritoriální, ale při přítomnosti mláďat své hnízdo brání (Barnett 1963). Studie na domestikovaných potkanech, žijících v kolonii, prokázala také zvýšené napadání nově přichozích samců, téhož kmene, dominantními samci. Následně, když byli tito samci ponecháni v kolonii několik dní, došlo k úmrtí až 66 % nově přichozích (Blanchard et al. 1975). Při porovnání chování divokých (odchycených) a domestikovaných potkanů (laboratorně chováni po 6-8. generaci) v testu rezident/vetřelec, Barnett & Stoddart (1969) zjistili, že laboratorně odchovaní samci napadali daleko méně cizí samce téhož druhu a toto chování nebylo zvýšeno ani v přítomnosti samic. Dokonce oproti divokým jedincům prokazovali běžně allogrooming a jiné přátelské chování vůči cizímu samci. Naopak vetřelci laboratorních potkanů častěji vokalizovali a utíkali, pokud byl rezidentem divoký samec. Stejně tak studie od Plyusnina et al. (2011) prokázala snížení agrese u domestikovaných samců potkanů. Navíc agrese divokých samců, chovaných po tři generace v zajetí, byla shodná s agresí potkaních samců uměle selektovaných na agresi vůči neznámým jedincům. Blanchard et al. (1986) také prokázali, že se v průběhu domestikace snížilo defenzivní chování (např. vyceňování zubů, vokalizace, útok a kousnutí) vůči člověku a jiným potkanům.

Mezi divokými a laboratorními (domestikovanými) potkany jsou i další rozdíly. Divocí potkani dosahují pohlavní dospělosti ve věku dvou až tří měsíců, laboratorní v jednom až dvou měsících (Clark & Price 1981). Obě pohlaví jsou vysoce promiskuitní a samci obvykle nejsou schopni monopolizovat jednotlivé samice kvůli přítomnosti mnoha dalších samců v kolonii (MacDonald et al. 1999). Kromě toho mají divoké samice delší cyklus říje v délce jednoho až dvou týdnů (McClintock & Adler 1978), oproti samicím laboratorních potkanů, u kterých se říje zkrátila na pouhé čtyři dny u potkanů (Marcondes et al. 2002). Přibližně tři týdny po kopulaci porodí samice divokého potkana vrh čtyř až osmi mláďat. Naproti tomu samice domestikovaných potkanů mají osm až šestnáct mláďat (Clark & Price 1981). Samci nevykazují žádnou otcovskou péči, zatímco samice kojí altriciální potomky do odstavení přibližně 40 dnů, samice laboratorních potkanů kojí kratší dobu, a to 21 až 28 dnů (Barnett 1963). Poté zůstávají mláďata v těsném spojení s matkou, po dobu až dvou měsíců (Calhoun 1979), což je v rozporu s běžnou praxí chovatelů oddělovat potomstvo od matky již ve věku tří týdnů.

Kontakt s matkou je první sociální zkušenost mláďete. Časný odstav od matky může mít negativní dopad na jednotlivce v dospělosti. Stejně tak je důležitá správná mateřská péče. Například potomci vysoce pozorných matek, které své potomky intenzivně olizují, vykazují nižší hladinu kortikosteronu v plazmě, mírné reakce na stres, lepší prostorové učení, lepší paměť a samice se sami později stávají pozornými matkami. Možný vznik těchto negativních zkušeností s nedostatkem mateřské péče je nutné brát na vědomí i pro případné laboratorní testy, kdy pak tito jedinci mohou vykazovat pozměněné výsledky (Schweinfurth 2020).

Základem sociálních vztahů je schopnost rozpoznávat individuální jedince. Je to velmi důležité jak pro jedince, tak pro přežití celého druhu (Carr et al. 1965). Potkani dokážou odlišit známé od neznámých jedinců, jak se prokázalo u divokých, tak i laboratorních potkanů (Schweinfurth & Taborsky 2018, Zhang & Zhang 2011). Také rozlišují jedince podle různých stupňů příbuznosti na úrovni bratraců a sestřenic (Hepper 1987). Samozřejmostí je také odlišování dominantních od podřízených jedinců (Carr et al. 1965). Toto rozlišování dokážou na základě specifického pachu jedince. Právě pach je velice důležitý v komunikaci mezi

potkany. Dále ho používají při hledání potravy nebo při vyhodnocování emočního stavu ostatních a následně na to dokážou reagovat (Gheusi et al. 1997).

Informací o přirozeném způsobu života divokých jedinců je nedostatek, pravděpodobně kvůli noční aktivitě a skrytým způsobem života. Někteří autoři dokonce uvádějí, že potkani nejsou vůči svým kolegům nijak zvlášť prosociální (Feng & Himsworth 2014, Inglis et al. 1996, Barnett 1957). Studie na divokých potkanech v polopřirozených podmínkách ukázaly, že zatímco matky vytvářejí silné vazby se svými mláďaty až do věku přibližně dvou měsíců, neexistuje žádný důkaz, že by dospělci tvořili stabilní párové vazby. Ani v zajetí divocí jedinci nevytvářejí selektivní sociální vazby (Schweinfurth et al. 2017).

Naproti tomu mnohé studie ukazují, že potkani jsou vysoce sociální zvířata, která jsou závislá na kooperativních interakcích a vykazují silné prosociální chování. Například se ukázalo, že laboratorní i divocí potkani sdílejí potravu s ostatními, i když mají možnost konzumovat potravu sami (Krafft et al. 1994, Littman 1954). Dále existují studie, kde potkani při různých pokusech vysvobozují jiné jedince bez odměny, což naznačuje, že se potkani dokážou chovat altruisticky. Již v roce 1962 Rice & Gainer publikovali výsledky podporující přítomnost altruismu u potkanů. V tomto experimentu ukázali, že potkani stiskávají páku, aby spustili dolů zavěšeného jedince. Tato studie ale byla kritizována, proto že v roce 1963 Lavery & Foley uvedli, že potkani byli učeni stisknout páku pomocí nepříjemného podnětu, což nemohlo potvrdit altruismus. Poté se výzkumy o schopnosti altruismu u potkanů začaly objevovat až v posledních 10 letech.

Altruistické chování se rozsáhle studovalo u primátů a lidí. Donedávna se věřilo, že se vyskytuje jen u těch živočišných druhů, které mají vyspělé kognitivní funkce. Evolučně se zdá, že pravděpodobně vzniklo jako prostředek ke zvýšení individuálního anebo skupinového přežití, takže by nebylo překvapivé, kdyby se vyskytovalo i u tak vysoce sociálního druhu, jakým je potkan. Existuje několik vysvětlení, proč jedinec takto činí. Za prvé, se takto chová, protože ví, že bude potřebovat v budoucnu také pomoc (Wright & Hall 2016). Nebo jde o reciprocitu, kdy sám již získal v minulosti od někoho nějakou pomoc a tímto ji odplácí. To bylo pozorováno hlavně u samic (Rutte & Taborsky 2007). Nebo pomáhá konkrétnímu jedinci, který mu v minulosti pomohl (Li & Wood, 2017). Za další Bartal et al. (2014) ukázal, že toto chování je založeno na známosti. V jeho experimentu jedinci pomáhali uvězněnému cizímu jedinci, pokud byl stejného kmene. Šlo zde tedy o stejný fenotyp. Pokud ale potkan strávil nějaký čas před tímto experimentem v kleci s jedincem jiného kmene, zapamatoval si jeho fenotyp a nápomocné chování se rozšířilo i na jedince jiného kmene, které následně také z klece vysvobodil. Dále také Bartal et al. (2016) zjistil, že potkani, kteří vysvobozují jiné jsou stresováni pohledem na uvězněného jedince. Ti s vyššími hladinami kortizolu byli také rychlejší při otvírání dveří. Při podání léků proti úzkostem byla snížena motivace pomáhat uvězněným jedincům. Tato motivace závisí také na prostředí, jelikož při vysoce stresujících (nebezpečných) podmínkách potkani více pomáhají ostatním (Sato et al. 2015). Toto chování vykazují bez jakékoli následné odměny, jako je například jídlo, což splňuje definici altruismu. Ani při zabránění interakce s vysvobozeným jedincem, pokud bychom to brali jako odměnu, nedocházelo k snížení tohoto chování (Bartal et al. 2011). Tuto vysokou schopnost empatie podporuje i experiment, kde potkani plnili úkol proto, aby jejich kolegové získali přístup k potravě. Činili tak ale jen v případě, kdy tito jedinci byli nějak potravně deprivováni

(Schneeberger et al. 2012). V jiných experimentech například od Hernandez-Lallement et al. (2015) také plní častěji ty úkoly, kdy získají odměnu nejen oni sami ale i jejich kolegové.

Zdá se, že jsou potkani vysoce empatickými zvířaty, i když podle některých autorů nelze s jistotou říct, že se jedná o empatii. Podle jiných studií se zdá, že jsou schopni posoudit emoční stav jiných jedinců dokonce jen dle mimiky. Jsou schopni také napodobovat a ovlivňovat emoce ostatních, což se následně může šířit jako „nákaza“ na všechny jedince (emotional contagion) (Schweinfurth 2020). MacKay-Sim & Laing (1981) tehdy uvedli, že toto porozumění pravděpodobně není dané pozorováním druhého jedince, ale hlavně pachem. Není tedy nutné, aby pozorovali chování jiných, protože pach moči stresovaného jedince může vyvolat stresovou reakci u dalších jedinců.

Tímto jevem se zabývali například Akyazi a Eraslan (2014) kteří zjistili, že potkani po umístění do klece společně s jedinci předem stresovanými bílým šumem se chovali úzkostlivěji v testu vyvýšeného křížového bludiště (elevated plus maze) a měli zvýšenou hladinu kortizolu v plazmě než potkani bydlící s nestresovaným jedincem. Jiná studie podporující vyhodnocení emočního stavu na základě pozorování mimiky, použila jako stresor elektrické šoky do nohou. Potkani, kteří byli svědky toho, že jinému jedinci jsou působeny šoky do nohou, postupně jeden po druhém strnuli. Překvapivě bylo chování demonstrantů modulováno chováním svědka. To znamená, že demonstrátoři byli více strnutí po šokách do nohou, pokud jejich svědek strnul více. To vyvrací možné vysvětlení, že by toto chování bylo vyvoláno ultrazvukovou vokalizací demonstrátorů při šocích (Atsak et al. 2011). Tímto způsobem se potkani mohou naučit vyhýbat situacím, které jsou škodlivé pro ostatní, i když samy špatnou zkušenost nikdy nezažili (Knapska et al. 2010).

Dalšími důkazy, že mají potkani vysokou potřebu vzájemně si pomáhat je jejich preference spolupráce i v případě, že je možné dosáhnout stejné odměny individuálně (Schuster & Perelberg 2004). Stále ale není jasné, jestli jde o altruismus anebo že ví nebo očekávají, že z toho budou mít nějaký prospěch v budoucnu (Schweinfurth 2020). Například pokud mají na výběr mezi poskytnutím odměny pouze sobě, nebo také partnerovi, rozhodnou se pro druhou možnost. Pro zjištění, zda se takto chovají opravdu pro dobro druhého, byl tento pokus proveden s maketou potkana. Zde se ukázalo, že jedinci již nejednají ve prospěch druhého (Hernandez-Lallement et al. 2016). Je zde ale otázka, jestli maketu potkana můžeme brát jako správný zdroj pro testování. Márquez et al. (2015) pozorovali také toto prosociální chování. Navíc ale zjistili, že se potkani chovají více prosociálně v trojicích více sobeckých jedinců než v trojici prosociálních jedinců. To by naznačovalo, že takto činí s cílem prospěchu, protože svým chováním chtějí dovést sobecké jedince ke spolupráci. Autoři Oberliessen et al. (2016) zjistili, že si potkani vybírají možnost, která je výhodná pro oba, ale s tím, že každý dostane rovnocennou odměnu, než aby druhý dostal odměnu větší (aversion inequity). Také uvádějí, že dominantní jedinci takto jednají častěji než podřízení. Ti si naopak vybírají šanci poskytnout větší odměnu nadřazenějšímu jedinci.

Zatímco existuje řada experimentů pro výzkum sociality u samců potkanů i myší, takovýchto experimentů u samic je daleko méně. Současné experimenty zkoumají chování u samců v testu rezident/vetřelec nebo ve vztahu dominance a podřízenosti. Tyto testy nejsou vhodné pro samice, protože je u nich obecně obtížné vyvolat vysokou úroveň agrese nebo silnou dominanci. Dále se očekává, že variabilita chování souvisí s pohlavním cyklem, proto je složitější vyhodnotit takovéto výsledky (Yamamuro 2006). Jelikož potkani komunikují

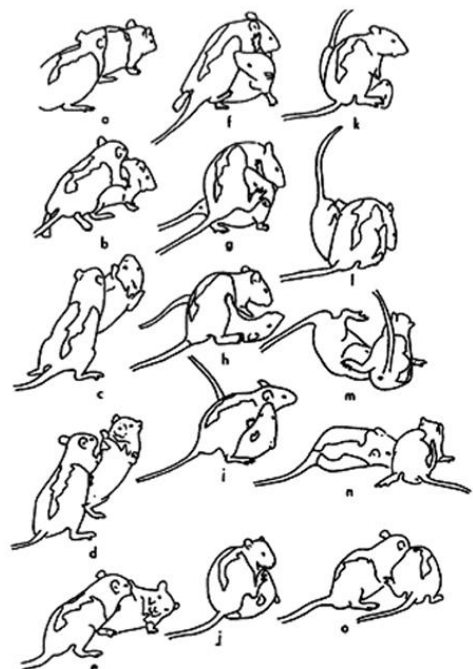
pachem, právě změny v koncentraci cirkulujícího estrogenu spolu s estrogenovými receptory přímo ovlivňují sociální chování. Estrogen je zahrnut při detekci a zprostředkovávání informací a následně u samic moduluje agresi, dominanci, sociální preference, výběr partnera i sociální poznávání a učení (Ervin et al. 2015).

3.3 Socializace a sociální hra

Socializace může probíhat po celý život jedince, ale zejména v raném věku jsou tyto interakce velmi důležité. Mláďata a dospívající jedinci jsou k novým podnětům nejvnímavější a různé zkušenosti mohou jejich budoucí život ovlivnit jak pozitivně, tak negativně. Proto je důležité, aby právě v tomto období jedinec prošel mnoha různými zkušenostmi a zvykl si na ně. Pokud je těchto interakcí nedostatek, v dospělosti je už daleko složitější si na nové podněty zvyknout anebo si na ně jedinec nemusí zvyknout vůbec. Jedinec se socializuje na různé vjemy z prostředí a na různé jedince svého i jiného druhu. Sociálním kontaktem s ostatními ve skupině v raném věku se rozvíjí správné sociální chování do budoucna (Vanderschuren et al. 2016). V této práci se dále budu zaměřovat jen na sociální chování a sociální hru.

Sociální kontakt začíná již po narození, kontaktem s matkou, dále pak mezi sourozenci a později i s ostatními členy skupiny. Je pravděpodobně důležitý při tvoření rozdílů v chování mezi pohlavími (Yamamuro 2006). Důležitým typem sociálního chování je **sociální hra**, kterou vykazují hlavně mláďata a dospívající, ale ani v dospělosti se nemusí úplně vytratit. Zvířata tráví během dospívání více než 20 % ze svého aktivního času hraním (Pellis & Pellis 2009). U mladých jedinců jde o hlavní způsob sociálních interakcí. Jako součást sociální hry je tzv. bojové hravé chování (rough and tumble) (Obrázek 1), kdy se jedinci pronásledují, vrhají se jeden na druhého, převalují se spolu a chňapají/kousají se do zátylku. Tato aktivita vypadá „drsně“ ale to, že jde také o součást hry, dokazuje například i vydávání zvuků o frekvenci 50 kHz během celé hry, které je spojeno s pozitivními emocemi. Na rozdíl od zvuků o frekvenci 22 kHz, které souvisely s averzním chováním během hry, páření a bojů (Burgdorf et al. 2008).

Laboratorní potkani jsou také ideálním druhem pro studování tohoto chování, protože projevují velké množství sociálních her, které lze snadno rozpoznat a kvantifikovat (Vanderschuren & Trezza 2014). Překvapivě naopak divočí potkani vykazují daleko méně sociálních her a tělesného kontaktu (Burgdorf et al. 2008). U laboratorních potkanů se sociální hra začíná objevovat před odstavením (kolem 17–19 dne) a výrazně se zvyšuje frekvence a intenzita v následujících 2 týdnech. Vrcholí mezi 28–40 dnem a poté klesá, když se zvířata stanou pohlavně dospělými (Panksepp 1981, Baenninger 1967, Bolles & Woods



Obrázek 1: Rough and Tumble u potkanů ((Pellis & Pellis 1987)

1964). Přičemž samci si, jako u většiny druhů, hrají častěji a intenzivněji než samice (VanRyzin et al. 2020a). Kromě toho také iniciují více herních soubojů než samice (Pellis & Pellis 1990). Možná právě proto, že hravost samců se zdá být závislá na hladinách testosteronu nebo 5 α -dihydrotestosteronu (Meaney et al. 1983). Samice naproti tomu trávily více času groomingem (Meaney & Stewart 1979).

Jedním z vysvětlení funkce sociální hry je teorie „play-as-practice“. Pravděpodobně představuje výhodu a přípravu pro pozdější život v proměnlivém a nepředvídatelném prostředí (Špinka et al. 2001, Smith 1997, Fagen 1981, Meaney & Stewart 1981). Dříve se předpokládalo, že největší výhodou těchto „hravých“ bojů je příprava na pozdější souboje dospělých jedinců (Smith 1997, Fagen 1981). Spíše se ale zdá, že příprava na budoucí souboje je jen část pozitivního vlivu sociální hry na jedince. Smith (1982) uvádí, že ze všech sociálních interakcí v raném věku mělo právě sociální hravé chování stěžejní roli ve vývoji normální sociální interakce v dospělosti. Ačkoli intenzita, forma a kontext je poněkud odlišný, určité sociální vzorce chování během hry silně připomínají sociální, sexuální a agonistické chování u dospělých (Pellis & Pellis 1990, Meaney & Stewart 1981). Sociální hra tedy pravděpodobně zlepšuje nejen motoriku, ale také celkovou komunikaci mezi jedinci. Jedinec se učí pozorováním soupeře a předpovídáním jeho reakcí. Zvířatům s nedostatkem sociální hry může tato zkušenost chybět, což jim brání v tom, aby byla schopna správně rozpoznat nebo reagovat na sociální podněty od jedinců ze skupiny nebo svých partnerů. Tato neschopnost potom může vést k nižší socialitě nebo i dokonce k vyšší agresivitě při setkání s jiným jedincem. Mít možnost sociální hry je tedy pravděpodobně důležité pro celkově správný vývoj sociálního chování, kognice a motoriky. Dále se zdá, že dostatek sociální hry je důležitý i pro regulaci stresových reakcí a jedince se pak lépe vyrovnává se stresovými situacemi (Pellis & Pellis 2017).

3.4. Dopady sociální izolace na jedince

I když v průběhu celého života může být jedinec negativně ovlivněn různými stresovými situacemi, zejména období rané fáze života je velmi citlivé. Toto období se vyznačuje intenzivním vývojem mozku, během kterého mohou vnější podněty tento proces ovlivňovat nebo narušovat. Již zralý mozek má zvýšenou schopnost vyrovnávat se s různými situacemi, i když chronická expozice může být stále škodlivá (Calabrese et al. 2017). V raném období právě normální vývoj nervových systémů zapojených do stresových reakcí, emočního chování a emočních stavů hraje důležitou roli. Na emotivním chování se podílejí neurotransmitery serotonin, dopamin a kortikotropní uvolňující faktor (CRF). Tyto nervové systémy intenzivně zrají až do období dospívání, takže pokud nastane nějaká vysoce stresová situace pro jedince, dojde ke změně či narušení vývoje nervových systémů. To může zapříčinit dlouhodobé negativní ovlivnění jedince a narušit jeho normální chování v budoucnosti. Často se může vyskytovat úzkostné, depresivní a agresivní chování (Fone & Porkess 2008). Tito jedinci také mohou mít zvýšenou citlivost k závislostem (Cuesta et al. 2020). Dále se může rozvinout i schizofrenie. Tyto poruchy chování byly pozorované jak u lidí, tak u zvířat (Fone & Porkess 2008). Výzkum duševních chorob u potkanů, kteří projevují podobné poruchy chování jako lidé, může následně pomoci pochopit

příčinu a fyziologii různých neuropsychiatrických poruch u lidí a pomoci vyvinout účinnější léčbu (Wongwitdecha & Marsden 1996).

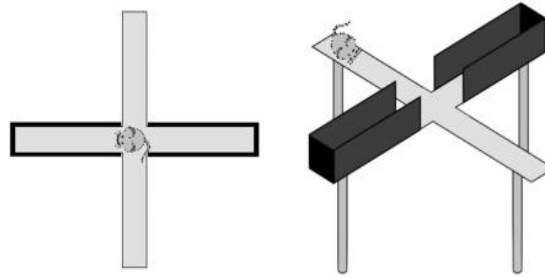
Stres v raném věku jako je například separace od matek nebo sourozenců může narušovat synaptické funkce, pravděpodobně poškozením některých neurotransmiterů. Následně byla pozorována narušená neurogeneze, dlouhodobá potenciace a neuroplasticita. To se může projevit narušenou kognicí či neofobií. Také byla zjištěna snížená funkce serotoninu, což může mít za následek již zmíněné depresivní nebo úzkostné chování. Překvapivě tyto poruchy byly pozorovány i když potkani nebyli plně izolováni, ale byl jim umožněn olfaktorický, vizuální i sluchový kontakt, kromě fyzického (Fone & Porkess 2008, Lapiz et al. 2003). Po sociální izolaci byl také sledován Bdnf markr, který je důležitý pro vývoj a funkci neuronů a neurální plasticitu (Kowianski et al. 2018). Tento marker je dále klíčový pro adaptaci na potencionálně stresující podmínky prostředí. Pokud je snížen jako například důsledkem sociální izolace dochází k narušení vývoje mozku a rozvoji neurobehaviorálních poruch (Bennett & Lagopoulos 2014). Sociální izolace je stresová situace, jelikož se při ní aktivuje osa HPA (hypothalamic pithuitary adrenal axis) a vede ke zvýšeným koncentracím glukokortikoidů (Hawkley et al. 2012, Hill et al. 2008). Chronické uvolňování glukokortikoidů zapříčiňuje dysregulaci HPA osy a jedinec může později reagovat na stres nepřiměřenými reakcemi nebo se s ním těžce vyrovnává (Sapolsky et al. 2000). I když například Lukkes et al. (2009) nebo Schrijver et al. (2002) nezjistili významné rozdíly v množství kortikosteronu v plazmě mezi izolovanými a skupinově chovanými jedinci. Další autoři jako Toth et al. (2011), Gentsch et al. (1981) nebo Van den Berg et al. (1999a) naopak zjistili u potkanů po sociální izolaci zvýšené hladiny kortikosteronu v plazmě. Není překvapivé, že tato reakce může být obzvláště výrazná u druhů, kteří mezi sebou udržují silné sociální vazby (Hawkley et al. 2012). Například potkani jsou velice sociální zvířata a doporučuje se je chovat ve skupinách po celý život (Vanderschuren et al. 2016).

Weiss et al. (2004) uvádí, že se úzkostné chování testované v křížovém bludišti a úlekový reflex se zvýšil jen u samců. Také jen u samců docházelo ke zvýšení hladin adrenokortikotropního hormonu a kortikosteronu. Leussis & Andersen (2008) zase pozorovali signifikantně zvýšené úzkostné chování jen u samců v Porsoltově plaveckém testu. V testu křížového bludiště zase jen samice prokazovali úzkostné chování. Tyto údaje mohou poukazovat jak na rozdíly mezi pohlavími, tak i na použitém behaviorálním testu.

U zvířat se poruchy chování (depresivní/úzkostné chování, hyperaktivita) sledují v různých behaviorálních testech. Například v testu otevřeného pole (open field) (Obrázek 2), kde se sleduje množství času stráveného uprostřed pole. Přičemž úzkostní jedinci se právě drží mimo prostřední otevřený prostor (Cuesta et al. 2020). Dále může být použit test křížového bludiště (elevated plus maze) (Obrázek 3), kde se sleduje množství času stráveného na otevřených ramenech. U úzkostných jedinců se opět předpokládá, že budou preferovat uzavřená/chráněná ramena. Nebo existuje již zmíněný Porsoltův test nuceného plavání (Porsolt forced swimming test) (Obrázek 4), kdy se sleduje množství času, kdy je jedinec imobilní a neplave v cylindrické nádobě s vodou. Opět jedinci s úzkostným chováním jsou častěji imobilní. (Leussis & Andersen 2008). V mé práci se pracuje s běhacím mlýnkem, který může být dobrým předmětem ke sledování množství pohybové aktivity nebo jen určitých interakcí s ním (H1, H2, H3). Ale navíc v něm můžeme sledovat i sdílení mlýnku jako projev prosociálního chování (H5).



Obrázek 2: Open field test (zdroj: Azees 2015)



Obrázek 3: Elevated Plus Maze (zdroj: Drayson et al. 2023)



Obrázek 2: Porsolt swim test (zdroj: Creative Biolabs Therapeutics)

Sociální izolace nebo jiná stresová zkušenost má následky nejen na samotný psychický stav jedince, ale může narušit celkové chování důležité pro budoucnost jedince jako je například sexuální chování (Cooke et al. 2000, Gerall et al. 1967) nebo správná rodičovská péče (Pruessner et al. 2004). Einon et al. (1978) uvádí, že nedostatek sociálních interakcí se později projevil sníženým vyhledáváním sociálního kontaktu s ostatními, sníženým anogenitálním očicháváním a častějším vyhýbáním se ostatním (Hol et al. 1999, Van Den Berg et al. 1999a). Von Frijtag et al. (2002) také pozorovali méně hravého chování a groomingu. Janus (1987) uvádí, že potkani, kteří prošli v 15 dnech života izolací od matky měli následně méně pinů (přišpendlení) při hravém chování. Piny jsou často pozorovaným prvkem sociální hry, kdy jeden jedinec je na zemi, na zádech a druhý jedinec ho drží. Nejméně pinů měli dva jedinci, kteří oba prošli sociální izolací. Lepší výsledek v množství hry měli izolovaně odchovaní potkani, pokud byli ustájení s normálně odchovaným jedincem, i když vždy piny inicioval potkan odchovaný normálně. Van Den Berg et al. (1999b) dále zjistili, že sociální izolace juvenilních jedinců na 4-5 týdnů snížila preferenci sociálního kontaktu v dospělosti v testu CPP (conditioned place preference), kde se sleduje čas strávený u místa, které by mělo být jedincem nějak preferováno kvůli oblíbené potravě nebo přítomnosti jiného jedince/partnera. Mimo to se také snížila motivaci k pití sacharózy, což ukazuje na úzkostné/depresivní pocity, jelikož se jedinec není schopen těšit z odměn. I ve své další práci Van Den Berg et al. (1999c) zjistili sníženou potřebu k sociálním kontaktům u izolovaných. Ke stejným výsledkům došli dále i Hol et al. (1999), Van den Berg et al. (1999) a Lukkes et al. (2009b). Z některých studií vyplývá, že záleží na délce sociální izolace. Například pokud izolace trvala jen 1 týden, Hol et al. (1999) uvádí, že nedošlo ke snížení sociálního chování tak zřetelně nebo se vůbec neprojevilo. Tyto zjištění jsou podkladem pro moji hypotézu 5 (H5). Ač se v této práci pojednává jen o omezené sociální hře, při omezeném sociálním kontakt také nedochází k sociální hře. Proto budu předpokládat, že jedinci omezení jen v sociální hře budou mít také sníženou tendenci ke kontaktu s ostatními. Na druhou stranu Ikemoto & Panksepp (1992) uvádějí, že sociální izolace nebo nedostatečná socializace může později zvýšit potřebu sociálních interakcí. Právě Meng et al. (2010) pozorovali zvýšené sociální interakce u potkanů po sociální izolaci.

Dále jsou uvedeny studie zabývající se následnými projevy zvýšené agresivity u sociálně izolovaných jedinců. Van Den Berg et al. (1999a) ve své práci uvádí, že se nezměnila lokomotorická aktivita nebo aktivita v křížovém bludišti. Během přítomnosti agresora však trvalo potkanům, kteří byli chováni jednotlivě déle, než zaujali submisivní pozici a nevykonávali očekávané behaviorální reakce, které by snížily počet dalších útoků. Stejně tak

ve studii Luciano & Lore (1975) tyto potkani déle bojovali a utrhli závažnější fyzická zranění než společensky chovaní potkani. Je možné, že potkani chovaní v izolaci následně nejsou schopni porozumět a správně komunikovat s ostatními (Swanson & Schuster 1987). Hatch et al. (1963) i Meng et al. (2010) pozorovali u izolovaných potkanů vyšší agresivitu. Toth et al. (2012) a Toth et al. (2011) pozorovali po sociální izolaci také značný nárůst útočných kousnutí, která jsou zaměřena na zranitelné části těla protivníka (hlava, hrdlo a břicho), zvýšila se míra defenzivního chování a snížilo se vyhledávání sociálního kontaktu. Také Von Frijtag et al. (2002) prokázali v přítomnosti agresivního jedince vyšší počet zranění, neprojevení podřízenosti a více ultrazvukové tísňové vokalizace u individuálně chovaných potkanů. V nepřítomnosti agresora vykazovali tyto potkani opět méně chování snižující sociální stres jako hra nebo sociální péče než sociálně chovaní potkani. Údaje jsou srovnatelné s těmi, které byly získány od lidí, kteří trpěli časným sociálním týráním. Ti následně vykazovali sociální deficity a zvýšenou agresi v dospělosti (Toth et al. 2008). Vyšší agresivitu potvrdili také Wongwitdech & Marsden (1996) u potkanů po 6 týdnech sociální izolace od 21. dne věku. Demonstrovali zde i abnormální reakce na podmínky prostředí, kdy izolovaní potkani v neznámém prostředí za vysoké intenzity světla, vykazovali vyšší agresivitu a vyhýbavé chování. Pokud ale již šlo o známé prostředí a snížila se světelná intenzita zvýšila se agrese i u sociálně odchovaných potkanů. V obou případech ale průměrná agresivita byla vyšší u potkanů odchovaných v izolovaném prostředí. Dokonce i po podání diazepamu se u nich nezvýšilo pasivní chování jako tomu bylo v případě správně socializovaných potkanů. S těmito informacemi zase pracuje v mé práci hypotéza 6 (H6), která předpokládá, že potkani omezení v sociální hře budou agresivnější. Při pozorování potkanů v běhacím mlýnku bylo zjištěno, že někteří potkani drží běhací mlýnek, pokud je vněm jiný jedinec. Zdálo se, že toto chování je záměrné a cíleně tím brání jinému jedinci v používání mlýnku, aniž by chtěl k němu do mlýnku skočit.

Kromě problémů v sociálních interakcích se u izolovaných potkanů projevilo další odlišné chování. Einon & Morgan (1977) testovali vliv sociální izolace, která probíhala mezi 25. a 45. dnem. Zjistili, že později jedincům trvalo delší dobu, než se u nich objevilo průzkumné chování v open field testu. Také si tyto jedinci pomaleji zvykají na nové objekty (Einon et al. 1978), trpí tzv. neofobií (Hall et al. 1997) a častěji defekují, což je bráno jako projev úzkosti (Holson et al. 1991). Při srovnání skupin, kde byly jedinci úplně izolováni a jedinci, kterým byl umožněn sociální kontakt na 1 hodinu Einon et al. (1978) zjistili, že ti se sociálním kontaktem alespoň 1 hodinu každý den, si rychleji zvykají na nové objekty, což poukazuje na vysokou potřebu alespoň nějakých sociálních interakcí. I když Potegal & Einon v roce 1989 při opakování tohoto pokusu nezjistili rozdíl mezi skupinami s různou délkou izolace.

I když je u těchto jedinců zaznamenáno snížené průzkumné chování a neofobie, často je u nich pozorována zvýšená pohybová aktivita tzv. hyperaktivita. Zvýšenou aktivitu potvrzují studie s různou délkou sociální izolace, například po 2 týdnech (Ahmed et al. 1995) nebo také až po 8 týdnech izolace (Sahakian et al. 1977) nebo 12 týdnech (Gentsch et al. 1981). Li et al. (2009) pozorovali hyperaktivitu až po velice dlouhodobé izolaci. Naopak u izolovaných jen na 2 týdny se hyperaktivita neprojevila. Nicméně právě hyperaktivita je často pozorovaná v behaviorálních testech po sociální izolaci, má časný nástup a je navržena jako kritérium pro tzv. syndrom sociální izolace (Fone & Porkess 2008). Tyto informace jsou v rozporu s mými hypotézami H1-H3 a potkani, kteří dříve prošli omezenou sociální hrou by následně mohli mít daleko větší pohybovou aktivitu v běhacím mlýnku než normálně odchovaní potkani. Nicméně existuje řada jiných studií, kde došli k opačným výsledkům. Například Archer (1969) sledoval sníženou pohybovou aktivitu u samic potkanů po sociální izolaci po dobu 24 týdnů. Ke stejným závěrům došli i Giasper & DeVries (2005), Lapis et al. (2000), Hall et al. (1997) nebo nedošlo

k žádné změně například ve studii Paulus et al. (1998). Dokonce je zmínka o tom, že stres může pozměnit lateralizaci. Mundorf et al. (2020) uvádí, že po izolaci od matek a sourozenců od 2.-20. dne života se u potkanů změnila preference stran při otáčení z pravé (přirozenější) strany na levou. Což bylo hodnoceno v testu křížového bludiště. Také tuto informaci bude v mé práci ověřovat hypotéza 4 (H4). Zeeb et al. (2009) pozorovali horší schopnost učení u izolovaných jedinců. K tomuto závěru došli pomocí pokusů, kde dříve neizolovaní jedinci na rozdíl od izolovaných, neměli problém se naučit, že je výhodnější si vybírat malé odměny ale s vyšší četností, a tedy s vyšší pravděpodobností nálezu než odměny větší ale s nižší četností. Sociální izolace mladistvých a raných adolescentů vedla také ke zvýšení impulzivitu při rozhodování za nových nebo náročných okolností. V této studii také autoři prokázali změny ve fyziologii, protože zatímco neizolovaná zvířata vykazovala zvýšený počet reakcí po podání léků, které zvyšují dopaminergní neurotransmitery (tj. amfetamin nebo blokátor zpětného vychytávání dopaminu GBR12909), u izolovaných potkanů měl překvapivě inhibiční účinek (Zeeb et al. 2009). Může být narušena i PPI (prepulzní inhibice), což je neurologický jev kdy slabší stimul nebo stimuly snižují reakci organismu na pozdější silný stimul (Li et al. 2009). Narušení PPI po sociální izolaci se může lišit mezi různými kmeny (Weiss et al. 2000, Varty & Geyer 1998).

Z těchto různých údajů vyplývá, že výsledky vlivu sociální mohou být pozměněny různými faktory. Například pohlavím, druhem behaviorálního testu, délkou sociální izolace, věkem, při kterém byla provedena sociální izolace nebo individualitou jedince.

3.4.1 Resocializace

Dále jsou zmíněny studie, kde je po sociální izolaci zahrnuta i resocializace. Stále jsou nejasnosti ohledně toho, v jakém období života má stres ze sociální izolace fatální dopad na organismus, zda lze následky zvrátit nebo zmírnit, do jaké doby se tak musí stát nebo jak dlouho to potrvá. Výsledky o pozitivním účinku resocializace jsou nekonzistentní a může záviset na mnoha faktorech. Například na pohlaví, načasování a trvání období sociální izolace nebo i na různých kmenech potkanů a konkrétních jedincích (Lukkes et al. 2009b). Z většiny studií ale vyplývá, že čím mladší jedinec měl zkušenost se sociální izolací, tím bude mít s resocializací větší problém a v rané fázi života je to pravděpodobně již nevratné. Resocializace také nemusí být pro jedince vždy lehká, a naopak to pro ně může být šok. Například ve studii od Begni et al. (2020) uvádějí, že resocializace je v některých případech více stresující než setrvání v izolaci. Navíc opětovné přidání potkanů do skupin po dřívější izolaci je často doprovázeno agresivním chováním, které by mohlo ještě více zhoršovat psychickou pohodu (Tulogdi et al. 2014).

Například již Einon et al. (1978) uváděli, že zvyšující se úzkostné chování, které může být vyvoláno izolací i v pozdějším věku, se vrátilo do normálního stavu resocializací (Einon et al. 1978). Zlepšení úzkostného chování v křížovém bludišti vlivem rané izolace (od 21.-51. dne života) následovanou 30 dny resocializace zaznamenali také Wright et al. (1991). Po 51. dnu už tato zkušenost úzkostné chování nevyvolala. V jiném experimentu, ve kterém po izolaci mezi 22-35. dne věku následovalo 6 týdnů resocializace, se úzkostné chování také již neprojevovalo (Van den Berg et al. 1999). Meng et al. (2010) v jejich studii vystavili potkany po odstavení 4týdenní izolaci a poté je vrátili zpět do skupiny, kde zůstali až do dospělosti. Ukázalo se, že izolovaní potkani vykazovali mírnou hyperaktivitu v novém prostředí, dále úzkostné chování, zvýšenou agresivitu a zvýšené sociální interakce. Poslední tři typy chování ale byly obnoveny

postupem resocializace. Naopak měli tito potkani překvapivě významně sníženou citlivost na bolest i po období resocializace (Meng et al. 2010). Tulogdi et al. (2014) pozorovali zlepšení prosociálního chování od 2. týdne, po umístění do skupiny. Co se zde ale nezměnilo, byly abnormální projevy agrese v testu rezident-vetřelec, provedeném po 3. týdnu resocializace.

Begni et al. (2020) se zaměřili na zkoumání vlivu sociální izolace v různých vývojových stádiích potkaních samců, a to v období dospívání, rané dospělosti nebo v obou fázích. Zjistili, že jedinci, kteří byli celý život sociálně izolovaní, vykazovali zvýšenou lokomotorickou aktivitu, zejména po 40 minutách na začátku behaviorálního úkolu, přesněji v testu open field. Podobně i zvířata izolovaná pouze v dospělosti vykazovala hyperaktivitu. Naopak návrat do sociálního prostředí normalizoval chování jen u skupiny izolovaných v době dospělosti (Begni et al. 2020).

Z toho vyplývá, že některé typy chování nelze sociálním kontaktem zejména po kritickém období napravit. Především se jedná o hyperaktivitu, sexuální a agresivní chování (Lukkes et al. 2009a).

3.5 Dopady omezené sociální hry na jedince

Experimenty zabývající se vlivem nedostatku sociální hry mohou být nepřesné, protože se většinou určují dle úplné sociální izolace a není možné určit, jestli má opravdu vliv jen nedostatek sociální hry nebo celkový nedostatek jakýchkoli interakcí (Begni et al. 2020, Einon et al. 1978). Einon et al. (1978) dále uvádí, že omezení sociální hry má podobné dopady jako celková sociální deprivace. Pro sledování vlivu omezené sociální hry na pozdější život jedince se většinou používají různé bariéry, které znemožňují jen fyzický kontakt. Peartree et al. (2012) ukázali, že ustájení s fyzickou bariérou (průhledná příčka) je obohacující, protože jedinci preferovali nejvíce stranu s možností alespoň částečného kontaktu s druhým jedincem, pokud jim nebyl umožněn normální kontakt. Takto provedli svůj experiment Marquardt et al. (2023) při kterém použili děrované plexisklo, které umístili doprostřed standardních klecí, aby fyzicky oddělili dva juvenilní potkany od 21.-40. dne. Kromě hry tedy mohli potkani komunikovat vizuálně, olfaktoricky, zvukově a taktálně. Následně zjistili, že u potkanů, kterým nebyla umožněna sociální hra v juvenilním stádiu, se v dospělosti snížilo sexuální chování, byli méně sociální a více agresivní. Překvapivě toto platilo pouze u samců, nikoli u samic. Naopak nedostatek sociální hry neměl vliv na úzkostné chování, objektovou paměť, preference pohlaví nebo rozpoznání jedinců u žádného pohlaví. Zde také můžeme uvést již zmíněnou studii výše od Fone & Porkess (2008) a Lapid et al. (2003) kteří také plně neizolovali potkany, a přesto u nich pozorovali zvýšené úzkostné chování a zhoršenou kognici.

Dále Panksepp (1981) pozorovali po omezené sociální hře, nárůst sociálního hravého chování. Zdá se, že nedostatek sociální hry chtěli jedinci dohnat, jakmile měli možnost. Omezení sociální hry trvalo od 18-64 dne věku a v průběhu tohoto období byli jedinci testováni. Sociální hra se zvyšovala od 18-28 dne věku, vrcholila mezi 32. a 40. dnem věku a poté postupně klesala. Sledovalo se nejen množství hry ale i množství pinů („přišpendlení“) při sociální hře. To je častý prvek sociální hry, kdy jeden jedinec drží druhého jedince nějakou dobu na zádech. Po spárování jedinců, kde jeden měl zkušenost se sociální hrou a druhý byl předtím izolován, se zjistilo, že si páry vytvořily stabilní hierarchii. Jedinec, který držel druhého jedince na zemi byl označen jako dominantní a ten druhý jako submisivní. Následně se zjistilo, že oba jedinci měli sice podobný

počet pinů, ale dominantní jedinci byly ze 70 % ti, kteří byli chováni ve skupině a měli tedy zkušenost se hrou. Jelikož byla sociální hra měla všechny prvky, které můžeme vidět u jedinců se zkušeností se sociální hrou. Zdá se, že problémem je narušené chování jedince po nedostatku sociální hry spíše než nemožnost se naučit sociální hru. Hole (1991) uvádí, že potkani, kteří byli plně sociálně izolovaní (průhlednou plastovou příčkou) a potkani jen s omezenou sociální hrou (oddělení mřížkou) vykazovali následně také zvýšenou sociální hru oproti potkanům bez jakéhokoliv omezení. Přičemž potkani s omezenou sociální hrou si hráli překvapivě nejvíce. Přičemž účinky deprivace byly krátkodobé, protože prvních 40 minut po vypuštění do skupiny bylo pozorováno nejvíce sociálních her.

Holloway & Suter (2004) porovnávali potkany s omezenou sociální hrou a potkany bez omezení. A v druhém experimentu porovnávali potkany se omezenou sociální hrou v kleci s nebo bez přístupem k běhacímu mlýnku a potkany bez jakéhokoli sociálního omezení v kleci s nebo bez přístupem k mlýnku. Zjistili, že potkani, kteří prošli zkušeností s omezenou sociální hrou měli vždy posléze více herních interakcí než potkani, kterým byl umožněn plně sociální kontakt. Přístup k běhacímu mlýnku zde nehrál roli a nebyl statisticky potvrzen. Předpokládalo se ale, že izolovaní jedinci s přístupem k mlýnku si budou kompenzovat nedostatek sociální hry, právě běháním v mlýnku. Následně by tito jedinci mohli projevovat méně sociálního hravého chování. Nicméně izolovaní jedinci s přístupem k běhacímu mlýnku měli o 23 % více hravých interakcí než izolovaní jedinci bez přístupem k mlýnku. Dále neizolovaní jedinci s přístupem k mlýnku projevovali naopak méně hravého chování v porovnání s neizolovanými jedinci bez přístupem k mlýnku, statisticky to prokázáno ale nebylo. Signifikantně se lišily jen ve hravém chování podobném wrestlingu. Což jsou rozporuplná zjištění. Bohužel se v této práci neurčovalo množství času stráveného běháním nebo interakcemi s mlýnkem, což bych mohla porovnat s mými výsledky. Tyto informace ale spíše odporují mému předpokladu, že jedinci s omezenou sociální hrou budou následně méně společenští (H5). Navíc i když se to zde statisticky nepotvrdilo, vzhledem k tomu, že jsou tito jedinci více hraví, mohlo by se to následně projevit i zvýšenými interakcemi s běhacím mlýnkem. To bychom mohli také považovat za formu hry, kterou si potřebují nahradit po zkušenosti s jejím omezením (H1-H3).

Jak bylo již uvedeno výše, pro omezení sociální hry se většinou používají nějaké bariéry pro oddělení jedinců. V mé práci se pracuje s potkany, kterým byla znemožněna sociální hra jednak sníženým „stropem“. Což zabraňuje právě typickým projevům sociální hry, při níž si jedinci často stoupají na zadní končetiny. Druhým jedincům byla omezena sociální hra ustájením s kmenem Fisher 344. Siviy (2020) uvádí, že jedinci inbredního kmene F-344 jsou méně hraví, což se projevilo při sociální hře rough and tumble s kříženci kmene F-344 a Buffalo. Následně i v porovnání s inbredním kmenem Lewis a outbredním kmenem Sprague-Dawley. Jedinci z kmene F-344 se vždy méně bránili útokům na svůj zátylek, sami méně útočily, a i méně unikaly hravějším jedincům. Dokonce pokud byly mláďata tohoto kmene chováni s jedinci více hravých kmenů, na hravosti F-344 se nic nezměnilo. Navíc i matky kmene F344 trávily méně času aktivním mateřským chováním jako je celkové věnování pozornosti mláďatům, olizování, grooming a přenášení mláďat (Gomez-Serrano 2001). To vše může mít negativní vliv na pozdější sociální hru u jejich mláďat (Van Hasselt et al. 2012). Pro ověření tohoto předpokladu byl proveden cross-fostering těchto mláďat matkám kmene Lewis. Zjistilo se, že nedošlo k žádným změnám v hravosti mláďat kmene F-344. Z toho vyplývá, že mají pozměněné sociální chování samy o sobě, tedy geneticky dané (Siviy et al. 2017, Siviy et al. 2003).

3.6 Využívání běhacího mlýnku zvířaty

Pro hlodavce jsou běhací mlýnky pravděpodobně nejvyužívanějším typem enrichmentu, který představuje možnost uspokojit potřebu pohybu, která je jinak v kleci značně omezena. Kromě hlodavců bylo toto chování pozorováno dokonce u lišky obecné (*Vulpes vulpes*), rysa červeného (*Lynx rufus*), kočky domácí (*Felis catus*), makaka vepřího (*Macaca nemestrina*) (Kavanau 1971), králíka divokého (*Oryctolagus cuniculus*) (Kennedy et al. 1994), fretky (*Mustela putorius furo*) (Donovan 1985), tasvánského čerta (*Sarcophilus harrissii*) (Packer 1966), nebo i u kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) (Squibb et al. 1978). U některých druhů zvířat ale tato aktivita pozorovaná nebyla nebo jen velmi zřídka. Například u norníka rudého (*Clethrionomys glareolus*) nebo lumíka norského (*Lemmus lemmus*) použily samice kolečko jen v období estru a před porodem (Kock & Rohn 1971).

Kromě možnosti uspokojení potřeby pohybu je dalším pozitivem jistě i nenáročnost na prostor a jednoduché použití. Znat preferenci hlodavců k určitému typu mlýnku je důležité pro jejich welfare i pro následující experimenty. Například Collier & Hirsch (1971) pozorovali preferenci k běhacím mlýnkům před rovinným běhacím pásem, a dokonce i před přirozenějším tunelovým systémem.

Jelikož se zvířata nemohou setkat v přírodě s mlýnkem, nejedná se o úplně přirozené chování. Existují různá vysvětlení pro to, co vede zvířata k této aktivitě. Existuje vysvětlení, že pohyb v běhacím mlýnku v zajetí je kompenzace pohybu při hledání potravy v přírodě. Zvýšená aktivita v mlýnku byla totiž pozorována při potravní deprivaci nebo před krmením. Calhoun (1945) to pozoroval na křečcích bavlníkových (*Sigmodon hispidus*), kteří vyvíjeli nejvyšší aktivitu před krmením a pak v době hnízdění. Shirley (1928) nebo Richter (1927) uvádějí, že až polovina celkového pohybu v mlýnku probíhá před pravidelným krmením. Na druhou stranu, jiné experimenty to neprokázaly (Novak et al. 2012, Garland et al. 2011). Nevysvětluje to také důvod, proč by zvířata používala běhací mlýnky i za přítomnosti adlibitního krmiva (Sherwin 1998b).

Pravděpodobnějším vysvětlením je důsledek malého nebo nedostatečně vybaveného prostoru a zvířata si tak nahrazují pohyb nebo zahánějí nudu, což uvádí například Skinner (1933), nebo Mather (1981). To je rozumné vysvětlení a odpovídaly by tomu i další pozorování, kdy se pohyb v mlýnku zvýšil poté, co bylo zvíře uzavřeno v extrémně malé kleci, kde se mohlo jen otočit (Shirley 1928; Hill 1956). Může se také jednat o stereotypní činnost (Fuss et al. 2010). Ale odporuje tomu řada jiných studií. Například i když byly myši umístěny do obohaceného prostředí s vysoce spleťtým bludištěm, kde měly k dispozici dostatek vody, potravy, substrát k hrabání i úkryty, ukázalo se, že přesto myši strávily značné množství času běháním v mlýnku a méně používaly pro ně přirozenější bludiště (Roper & Polioudakis 1977). To prokázaly i další studie, kde také dávala zvířata přednost běhacím mlýnkům (Meijer & Robbers 2014, Sherwin 1998a, Brant & Kavanau 1964, Calhoun 1945, Richter 1927). Iversen (1993) uvádí, že laboratorní potkani dokonce používali páčky k tomu, aby se dostali na mlýnek. Běhání v mlýnku by tedy nemusela být jen činnost pro zahánění nudy ale také činnost, která je vnímána zvířaty jako velmi důležitá. Při ní totiž dochází ke zlepšení fyzické zdatnosti, lokomoce a motoriky. Dokonce, pokud se umístí mlýnek jako nový předmět, dočasně se snížil příjem krmiva (Jennings & McCutcheon 1974, Premack & Premack 1963)

Můžeme to také vysvětlit jen tím, že si zvířata dopřávají zábavu, protože běháním v běhu v mlýnku zvíře zažije rychlé změny v rychlosti a směru. Takové zpestření zvíře jen tak nezažije a může to mít podobnost s vyhledáváním zábavy a vzrušení u lidí na pouti (Sherwin 1998). Může se také jednat o souhru všech výše zmíněných faktorů.

3.6.1 Faktory ovlivňující běh v mlýnku

Běhací mlýnek nemusí být jen dobrým způsobem, jak obohatit prostředí a zlepšit tak welfare zvířat ale můžeme ho brát i jako důležitý předmět pro získání informací o daném jedinci. Podle množství času stráveného interakcemi s mlýnkem můžeme vyhodnotit například aktivitu jedince, hormonální stav (Scherwin 1998), zdravotní stav (Landisch et al. 2008) či stárnutí (McMullan et al. 2016). Navíc bychom ho mohli využít jako behaviorální test například pro určení schopnosti průzkumného chování, schopnosti učení, úrovně deprivace (sociální, potravní), stereotypní činnosti nebo míry stresu u jedince (Allen et al. 2001). Dále také jako v této práci na něm může být pozorována míra sociálního chování jedince v rámci skupiny. Mohl by sloužit i k pozorování a vyhodnocení hierarchie ve skupině.

Zprávy o pozorování běhu zvířat v mlýncích jsou již od Stewarta (1898), který zkoumal vliv diety, alkoholu a barometrického tlaku na tuto činnost u divokých potkanů (*Rattus norvegicus*). Dobrovolný běh v mlýnku byl pozorován u široké škály divokých, laboratorních i domácích druhů s různorodou evoluční historií (Scherwin 1998). Tuto aktivitu zvířata nečiní nijak mimořádně. To dosvědčují naměřená data, kdy vzdálenost uběhnutá za 24 hodin může být až 43 km u potkanů (Richter 1927), 9 km u křečků zlatých (*Mesocricetus auratus*) (Richards 1966), 17 km u lišky obecné (*Vulpes vulpes*) (Kavanau 1971), 31 km u divokých myší (Kavanau 1967) nebo 16 km u laboratorních myší (Festing & Greenwood 1976). Je pravděpodobné, že laboratorně chovaná zvířata běhají obecně méně intenzivně nebo nižší rychlostí, než jedinci odchyceni ve volné přírodě (Cornish & Mrosovský 1965). Ale existují i záznamy, kdy laboratorní i divoká zvířata strávila v mlýnku podobné množství času (Dohm et al. 1994). Záleží také na tom, zda odchycení jedinci jsou mláďata, která jsou obecně aktivnější než dospělci (Price & Stehn 1977). U laboratorních potkanů se pohybová aktivita v mlýnku zvyšuje do asi 2 měsíců (Jakubczak 1973) nebo až do 6 měsíců věku a poté klesá (Shirley 1928). Někdy záleží na konkrétním jedinci, jelikož v jedné studii někteří potkani otočili kolečkem maximálně pětkrát za den (Hall et al. 1953).

Není překvapivé, že u mnoha druhů byla pozorována zvýšená aktivita v mlýnku prvních několik dní v novém prostředí a poté se aktivita stabilizovala (Sherwin 1998). Ač používání mlýnků nevyžaduje období seznamování. Na druhou stranu některé studie uvádějí 1 až 2 dny, než se zvířata zcela adaptují (De Bono et al. 2006).

Na pohybovou aktivitu v běhacím mlýnku má vliv mnoho faktorů. Jak již byl zmíněn druh nebo věk. Záleží jistě i na daném jedinci, jeho šikovnosti, schopnosti se učit a jeho zkušenostech. Rozdíly mohou být také mezi jednotlivými kmeny. Roli hraje i pohlaví a hladiny pohlavních hormonů. Je pravděpodobné, že každodenní variabilita u samic je ovlivněna estrálním cyklem. Například u samic myši se zvyšuje pohybová aktivita v mlýnku v pubertě a pak se opakuje s estrem (Sherwin 1998). Basterfield et al. (2009) pozorovali, že myši běžely více bezprostředně po proestu (7,8 km za den) a méně po diestru (5,5 km za den). To, že pohybovou aktivitu ovlivňují hormony dokazuje to, že samice potkanů, které prošly kastrací před pubertou běžely v mlýnku s nižší intenzitou než myši bez tohoto zákroku. Tyto studie podporují myšlenku, že by běh v mlýnku u samic mohly ovlivňovat do určité míry estrogeny. U samců korelace hladin testosteronu s aktivitou v mlýnku není jasně prokázána (Schervin 1998). Například autoři Gammie et al. (2003) a Hoffman et al. (1987) uvádějí, že u samců byla spojena vyšší aktivita v mlýnku s agresivitou. Bylo také pozorováno, že samice běhají více a až o 40-50 % rychleji než samci. Je zajímavé, že i stárnoucí samice stále převyšují samce v této aktivitě (Konhilas et al. 2004). Purohit et al. (2020) uvádí, že dospělé samice běhají více než dospělí samci. Pokud ale samci mají možnost začít zvyšovat kondici a seznámit se s běháním v běhacích mlýnkách již v období dospívání, následně v dospělosti jsou podobně výkonní jako samice. Naopak u samic časný běh v mlýnku nijak neovlivnil pozdější aktivitu v mlýnku.

Velký vliv má cirkadiánní biorytmus. Jelikož jsou hlodavci většinou soumravná a noční zvířata, bude jejich aktivita nejvyšší v tuto dobu. 24hodinový denní režim aktivity v běhacím mlýnku můžeme popsat na myši. Creer et al. (2010) uvádějí, že myši uběhnou v mlýnku asi 4-20 km za den a celková aktivita trvá mezi 3-7 hodin denně. Běh je zahájen ihned po začátku fáze tmy s tím, že aktivita je nejintenzivnější první 2-3 hodiny a koncem fáze tmy se snižuje a ukončuje. Celkový běh se skládá z několika krátkých běhů o délce asi 150 vteřin a asi 30vteřinových pauz (De Bono et al. 2006).

Různé studie se zabývaly vlivem krmiva na pohybovou aktivitu v běhacím mlýnku. Zjistilo se například, že při přístupu mlýnku se snižuje příjem potravy a zvyšuje se aktivita v mlýnku. To stejné platí i v případě, když mají omezený přístup k potravě (Altemus et al. 1993, Routtenberg & Kuznesof 1967). Aktivitu ovlivňují i složky potravy ale není asi překvapivé, když potkani krmení nízkotučnou a nízkou proteinovou stravou jsou méně aktivní (Styner et al. 2014, Chang et al. 1995) než ti, krmení vysoko-proteinovou stravou (Rovee-Collier et al. 1993). Vliv má tedy množství energie daného jedince. To bylo ověřeno experimentem, kdy s větším průměrem mlýnku a tím zvýšeným výdejem energie, se pak snížil celkový pohyb v mlýnku (Collier & Leshner 1967). Konhilas et al. (2005) uvádějí, že se aktivita i rychlost v mlýnku snížila, pokud závaží na mlýnku vážilo více než 9 gramů. Nebo se aktivita změnila dle vynaložené práce při odemykání mlýnku tlačítkem (Collier & Hirsch 1971).

Další zmíněné studie zkoumali vliv hierarchie na používání běhacího mlýnku. I když někteří autoři nepotvrzují, že by mezi podřízenými a dominantními jedinci byly nějaké zásadní rozdíly v používání mlýnku (Drickamer & Evans 1996, Davis et al. 1987). Nebo Drickamer & Evans (1996) uvedl, že neexistovala žádná sociální facilitace nebo inhibice pohybu v mlýnku u myši. Jiní ale dospěli k jiným závěrům. Například Vergas-Peréz et al. (2009) sledovali, že pokud byli jedinci izolováni, trávili v mlýnku stejný čas jak podřízení, tak dominantní. Ve skupině ale běhali častěji v mlýnku dominantní jedinci, a to také více během tmavé fáze, která je pro ně preferovanější. Podřízení nijak nekompensovali používání mlýnku ve světlé fázi dne.

Pokud byly ale k dispozici dva mlýnky, tehdy byli aktivnější podřízení jedinci. Jelikož jsou potkani velice sociální druh s nastavenou hierarchií, nejsou tyto výsledky překvapivé. Dominantní jedinci v takovýchto skupinách mají přednostní přístup ke zdrojům jako je jídlo, voda, místa odpočinku a páření (Kureta & Watanabe 1996). Gorecki & Blaszczyk (2017) dospěli ke stejným výsledkům u křečička džungarského (*Phodopus sungorus*). Zejména samci mají tendenci vykazovat po pubertě teritoriální a agonistické chování, které mění individuální chování a strategie podle vztahů dominance a podřízenosti (Blanchard et al. 2001). Navíc sociální porážka má podstatný dopad na fyziologii a chování samců. Je zdokumentováno, že sociálně stresovaná zvířata, jako jsou zvířata poražená nebo zařazená jako podřízená, vykazují snížení aktivity v sociálních i nesociálních situacích (Blanchard et al. 1998). Proto bylo v laboratorních podmínkách hlášeno, že samci jsou někdy před testováním umístěni samostatně, aby se zabránilo agresi nebo vztahům sociální dominance, které generují významné odchylky v chování (Arakawa 2018).

Dále by běhací mlýnek mohl zapříčinit dokonce nechtěnou agresi mezi jedinci. Howerton et al. (2008) sledovali, zda se agresivita zvýší za účelem přístupu k mlýnku. Myši CD-1 (ICR) byli nejdříve chovaní 2 týdny po 5 jedincích ve standardních klecích. Poté byly přemístěny buď za 1) do standardní klece s podestýlkou, za 2) do standardní klece s běhacím mlýnkem nebo za 3) do standardní klece s běhacím mlýnkem ale s běhacím mlýnkem, který byl upevněn tak, aby s ním nemohly myši točit. Výsledky ukázaly zvýšenou agresi a narušení sociální hierarchie, konkrétně snížení linearitu hierarchie, u jedinců z obou obohacených klecích. Jediné, co se zlepšilo byl pokles stereotypního chování v těchto obohacených klecích.

Zajímavé je, že Uchiumi et al. (2008) naopak pozorovali, že jedinci mohou zvyšovat aktivitu v běhacím mlýnku proto, aby se vyhnuli sociální interakci, která je pro ně stresující. Například myši trávily v mlýnku delší čas, pokud k nim byli vpuštěni neznámí jedinci. Také pokud utrpěli sociální porážku, raději trávili čas v mlýnku, než aby byli s jedincem, který předchozí souboj vyhrál.

3.6.2 Vliv přítomnosti běhacích mlýnků na hlodavce

Již je známo, že pohyb má pozitivní vliv na fyzické ale i psychické zdraví (Chen et al. 2017). Například se uvádí, že má preventivní účinky před rakovinou (Kelly & Pomp 2013), cukrovkou (Clark et al. 2010), kardiovaskulárními poruchami (Sugihara et al. 2013), poruchou spánku (Vyazovskiy et al. 2006) nebo depresi (Grippe et al. 2014, Greenwood & Fleshner 2008). Fyzická aktivita také zvyšuje neurogenezi, synaptickou plasticitu a zlepšuje prostorovou orientaci (Fabel & Kempermann 2008, Van Praag et al. 1999). Je známo, že fyzické cvičení aktivuje centrum odměny v mozku a může mít tedy podobný účinek jako jiné stimuly například jídlo nebo návykové drogy. Může mít tedy funkci jak odměny, tak také snižovat účinek těchto návykových stimulů nebo je do určité míry nahradit. Tento efekt je přisuzován i běhání v mlýnku (Purohit et al. 2020).

Pozitivní vliv pohybu v mlýnku pozorovali Bilu et al. (2022) u pískomila tlustého (*Psammomys obesus*). Dobrovolné cvičení posílilo motoriku, zlepšilo paměť, snížilo úzkostné, depresivní chování a zlepšilo glukózovou toleranci. Zvířata s přístupem k běhacímu mlýnku

měla větší hmotnost srdce a silnější stěnu levé komory, což vypovídá i o lepší fyzické zdatnosti. Zajímavé je, že hmotnost srdce se více zvětšila u samic než u samců (DeBono et al. 2006, Konhilas et al. 2004).

Paradoxně může fyzická zátěž, stejně jako stres, aktivovat HPA osu (hypothalamo pituitary adrenal axis) (Chen et al. 2017). U hlodavců běh v mlýnku koreluje se zvýšením hladin kortikosteronu (Sherwin 1998b). Je ale pravděpodobné, že aktivací HPA osy při pohybu, který působí jako akutní „stresor“, dochází následně ke zvýšení odolnosti a adaptaci na pozdější stresové situace (Hare et al. 2014). U aktivních potkanů se následně uvolňuje menší množství glukokortikoidů, pravděpodobně v důsledku zkrácené a lépe regulované HPA osy (Chen et al. 2017). Biedermann et al. (2016) zjistili pozitivní vliv pohybu v mlýnku také na neurogenezi hipokampu. Pozitivní vliv se dostavil ale jen u potkanů, kteří k němu měli neomezený přístup. Kromě toho vykazovali méně stereotypního chování než potkani s omezením, kteří mohli trávit v mlýnku jen 6 hodin. Po zablokování přístupu k mlýnku na 24 hodin se však stereotypní chování zvýšilo také u potkanů s dřívějším neomezeným přístupem. Což odporuje názorům, že užívání mlýnku může mít dlouhodobý pozitivní vliv na stereotypní chování. Lynch et al. (2019) prokázali také pozitivní vliv běhacího mlýnku u dospívajících samců potkanů Long Evans. Snížilo se úzkostné chování v testu elevated plus maze po možnosti pohybu v běhacím mlýnku. Navíc zde působil pohyb v mlýnku až jako závislost, jelikož běh v něm snížil spotřebu ethanolu. Naopak při zamezení pohybu v mlýnku se zvýšil příjem ethanolu. Na druhou stranu, pokud by se jednalo opravdu o závislost, mohl by mít mlýnek píše negativní vliv na jedince.

Běhání v mlýncích může působit až jako abnormální chování nebo může mít dokonce škodlivý vliv. Například vzdálenosti uběhnuté během 24 hodin v mlýnku jsou daleko větší než vzdálenosti, které by byly překonány během normálního pohybu v přirozeném prostředí, včetně sezónní migrace (Hogan & Roper 1978, De Kock & Rohn 1971). Dále zvířata s nadváhou s přístupem k běhacímu mlýnku umírají častěji než v přirozených bludištích. Pravděpodobně kvůli tomu, že běháním v mlýnku vynakládají větší fyzickou zátěž (Treichler & Hall 1962). Bylo také zjištěno, že někdy zvířata vyvíjí tak vysokou aktivitu, že dochází k podstatnému snížení tělesné hmotnosti (Routtenberg & Kuzenesof 1967). Nebo se u některých potkanů vyvinuly rozsáhlé léze žláznaté části žaludku a umírali do 4-16 dnů (Altemus et al. 1993, Pare 1976, Vincent & Pare 1976). Kromě toho může mít každodenní běhání v mlýnku vážné vedlejší účinky jako je deformace ocasu a páteře (Richter et al. 2014).

3.6.2.1 Zmírnění dopadu sociální izolace pohybem v běhacím mlýnku

Běhací mlýnek by mohl být účinným nástrojem k získání informací o daném jedinci, který prošel v minulosti sociální izolací a mohl by plnit funkci behaviorálního testu. Jestli by mohl ale samotný mlýnek zmírnit dopad sociální izolace je také předmětem některých studií. Jak již bylo zmíněno, fyzická aktivita může zlepšit jak fyzický, tak psychický stav jedinci.

Baarendse et al. (2013) například uvádí, že izolovaní jedinci mohou zlepšit schopnosti učení tréninkem a vyrovnat se následně socializovaným jedincům. Stranahan et al. (2006) chtěli zjistit, jestli pohyb v mlýnku bude mít nějakou kompenzační funkci u dříve izolovaných potkanů. Prokázali, že záleželo na délce přístupu k mlýnku. To znamená, že na to, aby měl běh v mlýnku pozitivní vliv na neurogenezi, musí trvat delší dobu. V této studii se uvádí až při 48 dnech. Krátkodobý běh v mlýnku měl přínos jen pokud potkani nebyli vystaveni dalšímu stresu, jako byla manipulace nebo podávání injekce. K pozitivním závěrům došel i Akinbo et al.

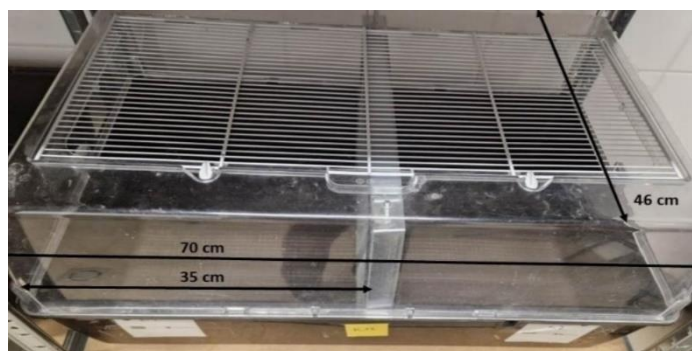
(2022). Každý ze 49 samců hraboše preriového bylo přiřazeno do jedné ze šesti skupin rozdělených podle věku (dospělí vs. staří), sociální struktury (párové vs. izolace) a prostředí (obohacené s běhacím mlýnkem vs. neobohacené). Po 4 týdnech bylo chování související s depresí a úzkostí testováno v testu nuceného plavání a v testu křížového bludiště. Byla změřena hmotnost těla a nadledvin. Výsledkem bylo, že obohacení prostředí snížilo trvání nehybnosti v Porsoltově plaveckém testu, zvýšilo průzkumné chování na otevřených ramenech v křížovém bludišti (elevated plus maze) a snížilo poměr nadledvin ku tělesné hmotnosti u mladých i starých jedinců. Schrijver et al. (2002) sledovali také vliv obohaceného prostředí (s běhacím mlýnkem) na jedince po zkušenosti se sociální izolací. Výsledky ukázaly, že po izolaci se projevila hyperaktivita v open field testu. Naproti tomu obohacené prostředí, bez ohledu na sociální zázemí, primárně zmírnilo neofobii a zlepšilo prostorové učení a paměť. Potkani chovaní izolovaně a v neobohaceném prostředí vykazovaly následně trvalou hyperaktivitu v light/dark boxu. To ukazuje na kumulační účinky po sociální izolaci (hyperaktivita), a ještě k tomu zhoršenému přivykáním v důsledku neobohaceného prostředí. Jarcho et al. (2016) zase zkoumali závislost mezi fyzickou zátěží a sociální izolací u samic hraboše (*Microtus ochrogaster*). Zjistilo se, že přístup k běhacímu mlýnku u izolovaných jedinců měl také pozitivní účinek na dysregulovanou HPA osu po sociální izolaci. Zajímavé ale bylo, že zvířata v páru a zároveň s přístupem k mlýnku měla zvýšenou koncentraci kortikosteronu v chlupech a zvětšené nadledviny než jedinci v páru bez přístupu na mlýnek. Autoři to vysvětlují tím, že to může být výsledkem zvýšeného energetického výdeje a ne stresu. Jedním z dalších vysvětlení je stres ze soutěže o přístup k mlýnku, což by naznačovala podobná vzdálenost uběhnutá v mlýnku jak jedinci z izolovaného chovu, tak jedinci předtím chované v páru. To také znamená, že i jedinci, kteří mají možnost sociální interakce, mohou prožívat stresující situace (Jarcho et al. 2016). Musíme brát také v úvahu, že i přes možné pozitivní účinky pohybu v mlýnku na většinu jedinců, se mohou mezi konkrétními jednotlivci velice lišit (Jarcho et al. 2016).

4 Metodologie

4.1 Pozorované subjekty

Pro tuto práci bylo použito 18 samců potkanů (*Rattus norvegicus*) ze 6 vrhů (vždy 3 samci z 1 vrhu). Byli získáni od Fyziologického ústavu Akademie věd České republiky a převezeni na Českou zemědělskou univerzitu ve věku 23-24 dní. Jednalo se o kmeny Long Evans. Další 6 potkanů kmene Fisher 334 ve věku 20 dní pocházelo od firmy Velaz s.r.o. Potkani byli ustájeni v plastovém boxu (o rozměrech 70x46x31 cm) po dvou jedincích. Ale potkani byli v boxu odděleni vertikální příčkou z drátěného pletiva. Na jednoho tedy připadala polovina boxu (35x46x31 cm). Díky drátěné příčce byl zachován vizuální, olfaktorický, zvukový i taktilní kontakt ale byl jim upřen fyzický kontakt.

Potkani byli krmeni granulemi pro potkany od značky BEAPHAR CARE+. Krmivo i voda jim byla k dispozici ad libitum. Jako stelivo byly použity pelety od značky Pet's Dream ze 100 % recyklovaných papírových vláken pro králíky, kočky, fretky a jiná drobná domácí zvířata od značky Pet's Dream. Boxy byly umístěny v klimatizované místnosti o 22 °C-24 °C se světelným režimem 14 hodin světla a 10 hodin tmy, kdy se rozsvěcelo kolem 8-9 hodiny.



Obrázek 5: Box s drátěnou vertikální příčkou (zdroj: Aneta Hlotanová)

4.2 Typy omezení sociální hry

S tímto experimentem se začalo další den po přijetí potkanů na ČZU a trval 45 dní od 4.8.-17.9. Pro sledování vlivu různých typů omezení sociální hry byli dva samci z 18 samců potkanů, 5x týdně (ve všední dny) umístěni na 1 hodinu do plastového „herního“ boxu o rozměrech 42 x 26 x 19,5 cm. V boxu byla podestýlka z dřevěných hoblin. Dvojice potkanů v boxu, kde probíhala sociální hra, byly stejné jako ty, které byly společně ustájeni před tímto experimentem (viz v 4.1). Zkušenosti s různým typem sociální hry začal vždy v 10:00 hodin. Po 1 hodině byli zase stejné dvojice umístěni zpět do svých boxů. Samci potkanů byli pojmenováni P, S a K dle toho, jakým omezením sociální hry prošli.

- Potkani **P (playful)** byli samci kmene Long Evans, kteří si mohli neomezeně hrát v boxu s druhým potkanem kmene Long Evans, také bez jakéhokoliv omezení.

- Potkani **S (social)** jsou samci kmene Long Evans, kteří byli ustájeni s 1 samcem kmene Fisher 344, u kterých se potvrdila méně častá sociální hra (viz kapitola 3.5).
- Potkani **K (kinematic)** jsou potkani kmene Long Evans, kteří byli ustájeni společně s 1 samcem také kmene Long Evans ale v boxu, který byl prostorově upraven tak, aby nedocházelo k sociální hře. Mohli se tedy pohodlně plazit, ale nemohli přelézat jeden přes druhého nebo si stoupnout na pánevní končetiny, což jsou činnosti objevující se často právě při sociální hře. Kinematically upravený box byl stejný jako neupravené boxy, ale nahoře byla přidělaná horizontální kovová plošina jako druhý „strop“. Tato příčka byla postupně zvyšována s růstem potkanů tak, že: 1. týden byla výška prostoru 3 cm → 2. týden-3,5 cm → 3. týden-4 cm → 4. týden-4,5 cm.



Obrázek 6: Kinematically omezený box kovovou plošinou (zdroj: Maria Radchenko)

4.3 Pozorování pohybové aktivity v běhacím mlýnku

Po 7 týdnech ovlivňování potkanů různým množstvím sociální hry, byli samci pro samotné pozorování pohybové aktivity v běhacím mlýnku rozděleni do klecí s běhacím mlýnkem po třech jedincích. V každé trojici (triádě) byl 1 samec P, S i K, všichni kmene Long Evans. Samci kmene Fisher 344 nebyli pro toto pozorování použiti. Těchto trojic (triád) bylo dohromady 6. Klec měla rozměry 77x55x80 cm. Průměr běhacího mlýnku byl 20 cm a šířka běhací části 7 cm. Potkani měli opět ad libitní přístup ke krmivu i vodě. Jako podestýlka byly použity dřevěné pelety. Vše nahrávala kamera a tyto záznamy mi byly poskytnuty na pozorování a vyhodnocení pohybové aktivity. Nahrávání běželo od 17.8-19.8. 2021.

Potkani pro budoucí rozpoznání byli označeni barevnými proužky na ocásku (P-černá, S-červená, K-zelená). Nebo mi byly poskytnuty nákresy a fotky potkanů z levého a pravého boku a hřbetu, kde byla vidět specifická kresba u každého jedince.

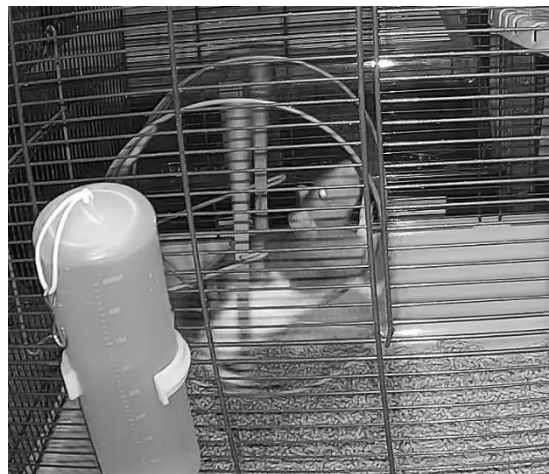
Po prohlédnutí některých videí byly sepsány nejčastější činnosti, jakými jedinci interagují s běhacím mlýnkem. Proto, aby se dodržovalo konzistentní zapisování jednotlivých činností, byly následně uvedeny pravidla, které definují konkrétní činnost. Chování související s běhacím mlýnkem tedy může pozorovat jsou následovné:

- **běh do leva (running left)** -potkan jde nebo běží v mlýnku doleva (Obrázek 7), byla tolerována krátká pauza mezi během (zastavení nebo otočení) do 3 vteřin.



Obrázek 7

- **běh do prava (running right)** -potkan jde nebo běží doprava (Obrázek 8), byla tolerována krátká pauza mezi během (zastavení nebo otočení) do 3 vteřin



Obrázek 8

- **houpání (swinging)** -potkan sedí „houpe se“ v mlýnku (Obrázek 9), byla opět tolerována krátká pauza maximálně do 3 vteřin, kdy se potkan otočí nebo popoleze



Obrázek 9

- **dotknutí mlýnku (incidentally holding)** -potkan se krátce dotkne mlýnku (<5 vteřin), přičemž nohama zůstává na zemi. Tato činnost byla zaznamenávána jen jako EVENT bez časového intervalu. Po shlednutí videí bylo k této činnosti přiřazeno i to (což bylo specifické jen pro třídu CH07), když potkan vyleze nahoru na mlýnek a sedí na něm.
- **držení mlýnku (holding)** (Obrázek 10) -potkan drží mlýnek delší dobu (>5 vteřin), přičemž nohama zůstává na zemi. Tato činnost byla zaznamenávána jako STATE s časovým intervalem. Po shlednutí videí bylo k této činnosti přiřazeno i to, pokud potkan vyleze nahoru na mlýnek a sedí na něm.



Obrázek 10

- **narušující činnost krátká (disruption short)** - potkan drží krátce mlýnek předními nohama (<5 vteřin) za přítomnosti dalšího jedince v mlýnku. Tato činnost byla zaznamenávána jen jako EVENT bez časového intervalu.
- **narušující činnost dlouhá (disruption long)** (Obrázek 11) - potkan drží delší dobu mlýnek předními nohama (<5 vteřin) za přítomnosti dalšího jedince v mlýnku. Tato činnost byla zaznamenávána jako STATE s časovým intervalem.



Obrázek 11

Dále se stanovilo od kdy do kdy se videa u jednotlivých skupin budou pozorovat. Každá skupina byla tedy pozorována 4 hodiny od 22:00 do 02:00. Tento interval byl stanoven proto, že potkani jsou soumravná a noční zvířata a je tedy pravděpodobné, že nejvyšší aktivita bude v tento čas.

Před samotným pozorováním byl proveden test shody pozorovatele, aby se zaručila konzistentnost zapisování jednotlivých činností podle definic. To znamená, že se pozorovali stejná videa ve stejných časech dvakrát a poté se záznamy porovnaly. Po vypočítání této shody, která byla dostatečně vysoká (celkově cca 91 %) se pokračovalo s pozorováním již načisto. Pozorování bylo zpracováváno v programu ObseverXT od firmy Noldus.

4.4 Statistické vyhodnocení

Pro statistické vyhodnocení byl použit program SAS 9.4. Nejprve byly některé činnosti sloučeny do širších kategorií. Konkrétně běh celkový zahrnuje běh doleva a běh doprava, narušující činnost celková zahrnuje narušující činnost krátkou a dlouhou a celkové držení mlýnku zahrnuje krátké dotknutí i delší držení mlýnku. Dále celková interakce s běhacím mlýnkem zahrnuje všechny výše popsané typy činností. Tato celková interakce byla hodnocena jednak jako počet všech činností (hypotéza H1) a jednak jako celkový čas strávený všemi činnostmi v mlýnku (hypotéza H2). Všechny ostatní typy činností byly pro účely statistického vyhodnocení (hypotézy H3 až H6) kvantifikovány jako celkový čas strávený danou činností. Činnosti, které byly označovány při pozorování jen jako události (EVENT) (bez časové délky) byly sečteny a vynásobeny 5 (jako maximální časová délka této činnosti).

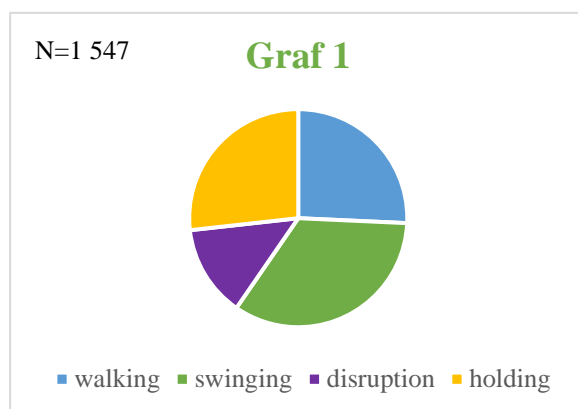
Následně byla zpracována popisná statistika. Bylo spočítáno, kolik procent zastupovaly jednotlivé činnosti v běhacím mlýnku z celkového počtu činností, a dále kolik procent času zabíraly tyto činnosti z celkového času interakcí s mlýnkem.

Konečně v hlavní části analýzy byly statisticky testovány hypotézy H1-H6. Tyto hypotézy byly testovány pomocí **lineárního smíšeného modelu** (procedura proc mixed v SAS). **Závislou proměnnou** byl v případě hypotézy H1 celkový počet všech interakcí a u hypotézy H2 celkové trvání všech interakcí s mlýnkem u daného potkana. Pro hypotézu H3 byl závislou proměnnou celkový čas běhu v mlýnku, pro hypotézu H4 celkový čas (běhání a houpání) strávený společně v mlýnku, pro hypotézu H5 celkový čas narušujícího chování a pro hypotézu H6 pak podíl času stráveném běháním doleva na celkovém času běhání (doleva + doprava).

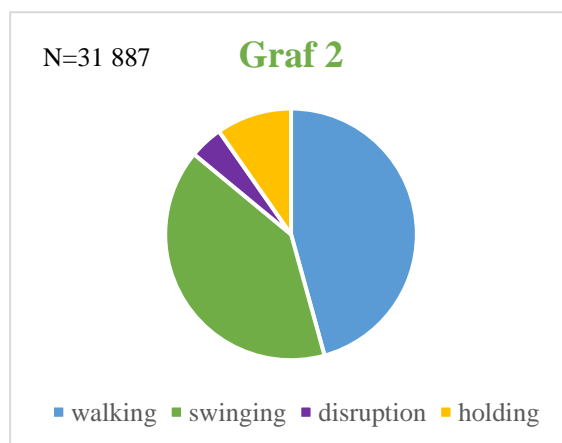
Ve všech těchto smíšených statistických modelech byl **fixním vysvětlujícím faktorem** způsob odchovu (tedy sociální zkušenost se hrou ve třech úrovních P, K, S). V případě statisticky významného vlivu tohoto faktoru byly následně testovány párové rozdíly mezi potkany P, K, S. Náhodným faktorem ve všech modelech byla klec neboli triáda, ke které daný potkan patřil.

5. Výsledky

Předtím, než přejdeme k výsledkům, jsou na koláčových grafech 1 a 2 znázorněny všechny typy chování, které jsem za celou dobu pozorování u potkanů pozorovala a zapisovala. Na koláčovém **grafu 1** jsou vidět podíly počtu údajů zaznamenaných u jednotlivých typů chování. Dohromady bylo získáno celkem 1 547 údajů.



Na koláčovém **grafu 2** jsou pak znázorněny podíly množství času jednotlivých typů chování, které potkani prováděli. Celkově se jedná o 31 887 vteřin (8,86 hodin) z celkových 24 hodin pozorování. Na jednoho potkana z triády tedy vychází průměrné množství času stráveného interakcemi s běžacím mlýnkem 12,30 %.



Množství času stráveného sdílením mlýnku se vyhodnocovalo až po pozorování a neurčovalo se, zda jedinec běhá nebo se houpe s ostatními jedinci v mlýnku. Trvalo 7 828 vteřin a tvoří množství času stráveného běháním a houpáním mlýnku, které je již zahrnuto v celkovém čase. Z celkového času 31 887 tvoří tedy 24,55 %.

Na tabulce číslo 1 je přehled, které typy chování byly použity k vyhodnocení konkrétní hypotézy. Jak je také vidět, jen hypotéza 1 (H1) pracovala s počtem zapsaných údajů o typech chování, kterým se potkání při pozorování věnovali. Ostatní hypotézy pracovaly s množstvím času, stráveném konkrétním typem chování. Chování, které bylo při pozorování zaznamenáno jen jako EVENTS-události (E) bylo pro vyhodnocení času vynásobeno 5 sekundami (v tabulce označeno (*5 s)) jako maximální doba trvání, kterou tento typ chování mohl dosáhnout. Tento postup byl uplatněn i při vytvoření grafů 1 a 2 (viz výše).

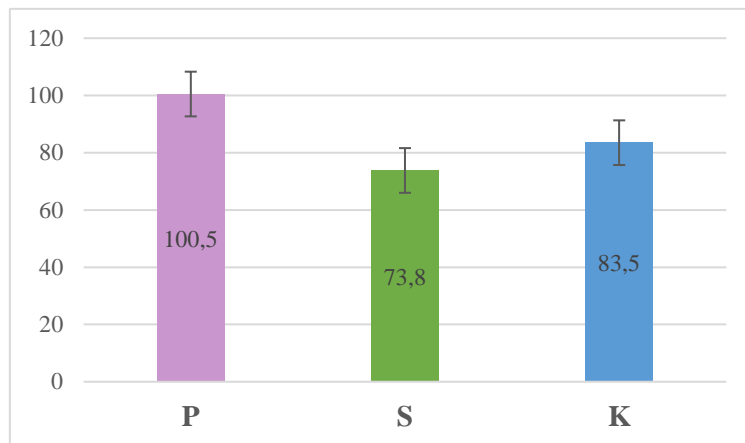
Tabulka 1

	H1	H2	H3	H4	H5	H6
	počet	trvání	trvání	trvání	trvání	trvání
RUN-LEFT (S)	✓	+	+	+	+	
RUN-R (S)	✓	+	+	+	+	
SWINGING (S)	✓	+			+	
INCIDENTAL HOLDING (E)	✓	+ (*5 s)				
HOLDING (S)	✓	+				
DISRUPTION-SHORT (E)	✓	+ (*5 s)				+ (*5 s)
DISRUPTION-LONG (S)	✓	+				+

H1) Potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou mít větší počet zaznamenaných interakcí s běhacím mlýnkem

Do tohoto vyhodnocení byl zahrnut počet údajů od všech pozorovaných činností týkajících se interakcí s mlýnkem tzn.: běh napravo, běh nalevo, houpání, dotknutí mlýnku L (nad 5 vteřin), dotknutí mlýnku S (pod 5 vteřin), narušení činnosti L (nad 5 vteřin) a narušení činnosti S (pod 5 vteřin). Dohromady bylo získáno 1 547 údajů. Těchto činností bylo z celkových údajů (1 547) zaznamenáno: pro potkany P 602, potkany K 500 a pro potkany S 443.

Jak je vidět na grafu 3, podle metody nejmenších čtverců (least square means-LSM), nejvyšší průměrný počet interakcí provedli potkani P, dále potkani K a nejméně potkani S. Dle testu smíšených lineárních modelů se nezjistil signifikantní rozdíl mezi skupinami ($F_{2,10}=0,37$; $p=0,70$). Hypotéza, která předpokládala, že potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou více interagovat s běhacím mlýnkem, se neprokázala.

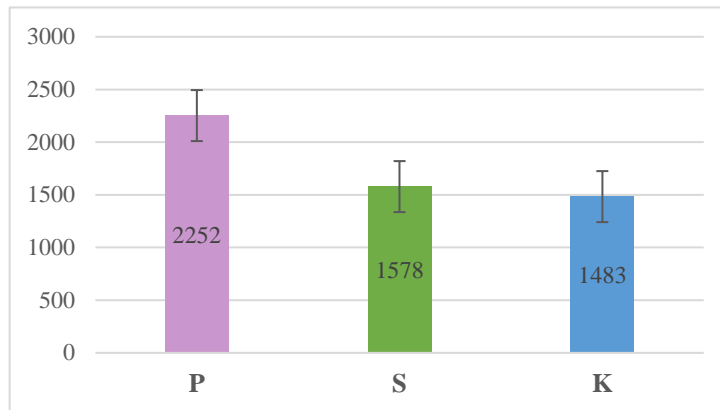


Graf 3: Průměrný počet údajů z interakcí s běhacím mlýnkem u jedinců P, S, K (Least Square Means \pm S. E.)

H2) Potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou interakcemi s běhacím mlýnkem trávit více času

Do tohoto vyhodnocení bylo zahrnuto množství času ze všech pozorovaných činností týkajících se interakcí s mlýnkem tzn.: běh napravo, běh nalevo, houpání, dotknutí mlýnku L (nad 5 vteřin), dotknutí mlýnku S (pod 5 vteřin), narušení činnosti L (nad 5 vteřin) a narušení činnosti S (pod 5 vteřin). Celkové množství času všech těchto interakcí se rovná 31 887 vteřin (8, 86 hodin). Z toho pro jedince P 13 514 s (3, 75 hodin), pro jedince S 9 470 s (2,63 hodin) a pro jedince K-8 903 s (2,47 hodin). Metoda nejmenších čtverců (LSM) ukázala, že nejvyšší průměrné množství času, stráveného interakcemi v mlýnku měli jedinci P, dále S a nejméně

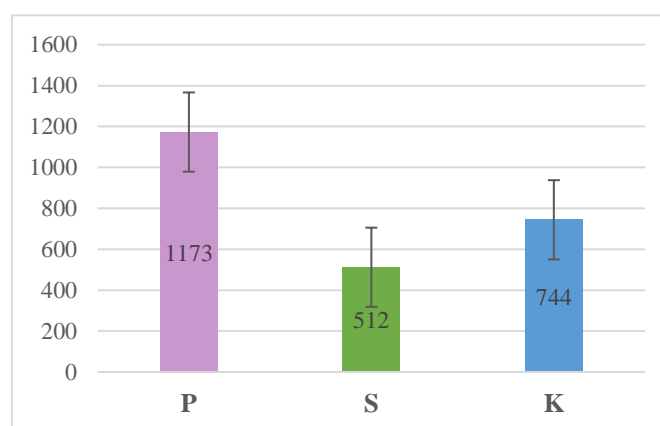
jedinci K (viz graf 4). Množství času stráveného zmíněnými typy chování se mezi jedinci z různých odchovů staticky nelišilo ($F_{2,10}=0,41$; $p=0,67$). Hypotéza, která předpokládala, že jedinci s větší zkušeností se sociální hrou budou celkově více času trávit interakcemi s běžacím mlýnkem, se také nepotvrdila.



Graf 4: Průměrné množství času stráveného interakcemi s běžacím mlýnkem (Least Square Means \pm S. E.)

H3) Potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou více běhat v mlýnku

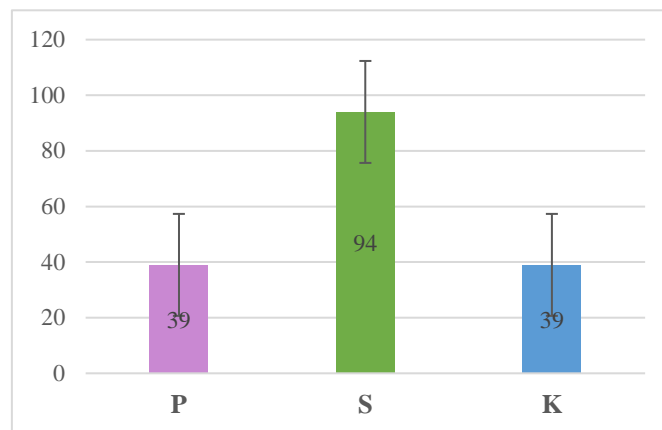
Celkově strávili potkani běháním na levou a pravou stranu 4,05 hodin (14 574 vteřin), konkrétně pro potkany P 7 037 s (1,95 hodin), potkany S 3 070 s (51,17 minut) s a potkany K 4 467 s (1,24 hodin). Jak je vidět na grafu 5, metoda nejmenších čtverců (LSM) ukázala, že největší průměrný čas strávený běháním v běžacím mlýnku měli jedinci P, dále jedinci K a nejméně jedinci S. Podle statistického vyhodnocení nebyl mezi skupinami signifikantní rozdíl ($F_{2,10}=0,79$; $p=0,48$) a tedy se ani tato hypotéza nepotvrdila.



Graf 5: Průměrné množství času, které potkani P, S, K strávily běháním v mlýnku (Least Square Means \pm S. E.)

H4) Potkani s kinematically omezenou sociální hrou budou preferovat více běh v mlýnku na levou stranu

Na sloupcovém grafu 6 je vidět, že jedinci S a K preferovali běhání v mlýnku na levou stranu. Naproti tomu jedinci P preferovali běh na pravou stranu. Tabulka 2 ukazuje konkrétní množství času stráveného běháním na pravou a levou stranu u jedinců P, S, K. Test smíšených lineárních modelů ale neukázal statisticky významný rozdíl v preferenci levé strany mezi jedinci s různou zkušeností se sociální hrou ($F_{2,10}=3,15$; $p=0,15$). Tato hypotéza se tedy také neprokázala.



Graf 6: Preference běhu na levou stranu v běhacím mlýnku mezi jedinci s různou zkušeností se sociální hrou v %.

	pravá	levá
P	4 316 s (71,93 min.)	2 721 s (45,35 min.)
S	580 s (9,67 min.)	2 490 s (41,5 min.)
K	953 s (15,88 min.)	3 514 s (58,57 min.)

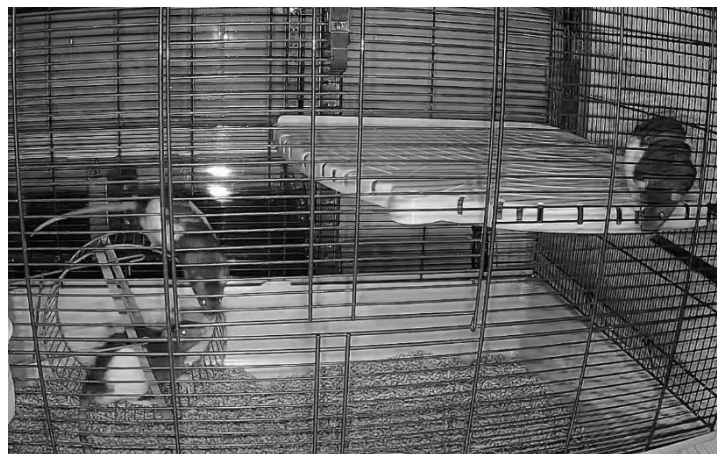
Tabulka 2: Konkrétní množství času stráveného běháním na levou a pravou stranu u jedinců P, S, K.

H5) Potkani s větší zkušeností se sociální hrou budou v běhacím mlýnku trávit více času s ostatními potkany

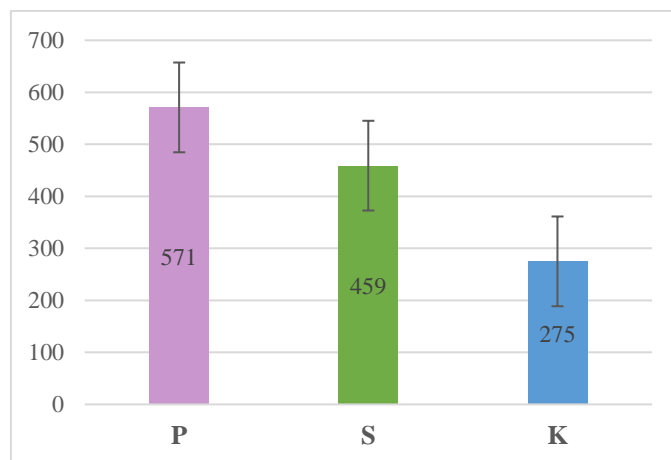
Pro ověření této hypotézy byly započteny časové údaje ze společné aktivity v mlýnku, kde spolu mohli minimálně 2 jedinci běhat (na levou a na pravou stranu) nebo se houpat. Celkově spolu potkani trávili v běhacím mlýnku 2,17 hodin (7 828 vteřin). Konkrétně nejvíce času strávili s ostatními jedinci P a to 3 424 vteřin (57,06 minut). Dále jedinci S (2 754 vteřin tedy 45,9 minut) a nejméně jedinci K (1 650 vteřin tedy 27,5 minut). Přičemž nejvíce času v mlýnku spolu trávily jedinci P a S (2 264 vteřin tedy 37,73 minut), dále P a K (1 160 vteřin tedy 19,33 minut) a nakonec K a S (490 vteřin tedy 8,17 min.). Metoda průměru nejmenších čtverců (LSM) ukázala nejvyšší společnou aktivitu v běhacím mlýnku u potkanů P, méně u potkanů S a nejméně u potkanů K. S míšené lineární modely neukázaly signifikantní rozdíl mezi jedinci P, S, K.

Co se týče všech 6 triád, ne u každé bylo pozorováno časté společné využívání běhacího mlýnku nebo dokonce nebyla zaznamenána žádná společná aktivita v běhacím mlýnku. V některých triádách zase někteří jedinci z určitých skupin netrávili dohromady žádný čas. Přesto, že se jednalo o jedince, od kterých se očekávalo, že budou společenší, jako například v případě P1 z triády CH05. Právě u triády CH05 nebyla překvapivě vůbec zaznamenána žádná společná aktivita v mlýnku. Společný čas strávený v mlýnku u každého jedince je vidět v tabulce 3.

U triády CH07 byl sledován jiný způsob sdílení (Obrázek 12), kdy uvnitř mlýnku spolu potkani netrávili tolik času, ale alespoň jeden vylezl a seděl na mlýnku, zatímco druhý se v mlýnku houpal. Nebo oba jedinci chvíli seděli na mlýnku. Konkrétně zde nejdelší dobu trávili jedinci S a K a to 216 vteřin (3,6 min.), dále P a K (105 vteřin tedy 1,75 min.) a P a S nejméně času a to 76 vteřin (1,26 min.). Pro jednotlivé skupiny byl čas strávený v mlýnku alespoň s 1 dalším jedincem následovný: S 321 vteřin (5,35 min.), K 292 vteřin (4,87 min.) a P 181 (3,02 min.). Toto chování bylo specifické jen pro danou triádu a do celkového času sdílení jsem to tedy nezapočítávala, navíc se nejednalo o nijak podstatné množství času. Dále by se toto sdílení také dalo brát tak, že jedinec sedící na mlýnku brání v používání mlýnku druhému jedinci. Také tímto typem chování trávili nejvíce času jedinci ze skupiny K, která měla i nejvyšší hodnoty v činnosti DISRUPTION (viz. Hypotéza 6).



Obrázek 12: Společná pohybová aktivita v mlýnku charakteristická pro triádu CH07.



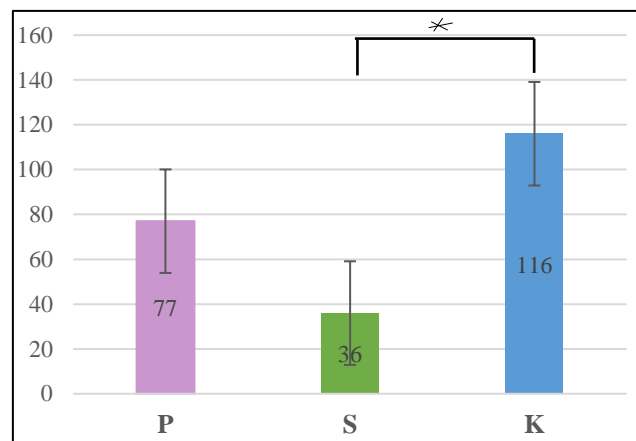
Graf 7: Průměrné množství času stráveného společným sdílením běhacího mlýnku (Least Square Means \pm S. E.)

	CH3	CH5	CH6	CH7	CH8	CH9
P1		0				
P2			456			
P3					348	
P4						1465
P5				149		
P6	1006					
S1				116		
S2	1158					
S3						1465
S4			0			
S5					15	
S6		0				
K1	750					
K2		0				
K3			456			
K4					333	
K5						0
K6				111		
CELKEM	2914	0	912	376	696	2930

Tabulka 3: Společná pohybová aktivita v mlýnku mezi jednotlivými jedinci v dané triádě

H6) Potkani s menší zkušeností se sociální hrou budou více narušovat pohybovou aktivitu ostatních potkanů v běhacím mlýnku

Celkové množství času, kdy potkani narušovali pohybovou aktivitu dalšího potkana v mlýnku byl 1 371 vteřin (22,85 minut). Potkani P tuto činnost prováděli 460 vteřin (7,67 minut), potkani S 218 vteřin (3,63 minut) a potkani K 693 vteřin (11,55 minut). Na grafu 8 je vidět, průměrné množství času stráveného touto činností mezi jedinci s odlišnou zkušeností se sociální hrou, stanovené metodou nejmenších čtverců (LSM). Smíšené lineární modely prokázaly signifikantní rozdíl mezi jedinci P, S, K ($F_{2,10}=4,20$; $p=0,04$). Jedinci K trávili narušující činností významně delší dobu než jedinci S ($t=2,90$, d.f.=10, $p=0,02$). Tuto hypotézu můžeme tedy jako jedinou potvrdit.



Graf 8: Průměrné množství času stráveného narušující činností u jedinců P, S, K. (Least Square Means \pm S. E.)

6 Diskuse

V této diplomové práci se předpokládalo, že potkani, kteří mají větší zkušenost se sociální hrou budou aktivnější, hravější i sociálnější. Aktivita a hravost by se tedy mohla projevit častějšími interakcemi s běhacím mlýnkem. Sociálnost by se zase měla projevit na častějším sdílení běhacího mlýnku. Tyto předpoklady byly konkretizovány do šesti hypotéz H1-H6, uvedených na začátku práce. Statistická analýza získaných dat potvrdila hypotézu H6, zatímco hypotézy H1-H5 potvrzeny nebyly. Dříve než rozebereme výsledky jednotlivých hypotéz, popíši zde, jak výrazně omezení hry ovlivnilo chování potkanů S a K v jedné nedávné studii, která pracovala se stejnými potkany. Tato studie zjistila, že potkani S vykazovali méně tzv. pinů („přišpendlení“) při sociální hře než potkani P a tyto piny byly více asymetrické. Potkani K měli nejvíce zredukované piny při sociální hře, protože jim nízký strop, vytvořený horizontální příčkou neumožňoval typickou sociální hru (Liu et al. 2023). Proto bylo možné očekávat, že omezení hry negativně ovlivní využívání běhacího mlýnku u obou potkanů S i K, ale u potkanů K může být toto ovlivnění silnější.

Hypotéza H1, která předpokládala, že jedinci s větší zkušeností se sociální hrou budou mít větší počet zaznamenaných údajů o jakýchkoli interakcích s běhacím mlýnkem, se nepotvrdila. Na grafu 3 je vidět, že nejvíce průměrných interakcí měli jedinci P bez jakéhokoliv sociálního omezení. Na druhou stranu ale jedinci K (s herním omezením pomocí horizontální příčky) měli více interakcí než jedinci S (herně omezení ustájením s méně hravým jedincem kmene Fisher 344). Nicméně nešlo o významné rozdíly a smíšené lineární modely neprokázaly žádný signifikantní rozdíl.

Zatímco hypotéza 1 pracovala pouze s počtem zapsaných údajů o pozorovaných typech chování, **hypotéza H2** pracovala s množstvím času. Předpokládalo se opět, že jedinci, kteří si mohli více hrát s ostatními, budou interakcemi s mlýnkem trávit více času. Na grafu 4 je vidět, že opět jedinci P strávili průměrně nejvíce času interakcemi s mlýnkem ale mezi jedinci S a K nebyl skoro žádný rozdíl. Statistický test ani zde nepotvrdil signifikantní rozdíl mezi jedinci s různým typem odchovu a hypotézu nelze potvrdit.

Tyto hypotézy byly založeny na informacích, že sociální hra, která se vyskytuje nejvíce u mláďat a dospívajících jedinců, by měla mít funkci připravit jedince na pozdější život jak mentálně, tak fyzicky. Mimo jiné si při sociální hře zvířata pravděpodobně zlepšují motorické funkce a kognici (Pellis & Pellis 2017). Dále bylo zjištěno, že u potkanů, kteří prošli sociální izolací trvalo delší dobu, než se u nich objeví průzkumné chování, pomaleji si zvykali na nové objekty (Einon et al. 1978) a trpěli tzv. neofobií (Hall et al. 1997). Jelikož se běhací mlýnek ukázal jako často využívaným i vyhledávaným předmětem (Meijer & Robbers 2014, Sherwin 1996, Iversen 1993), bylo pravděpodobné, že s ním budou chtít potkani interagovat. A zároveň se předpokládalo, že potkani s větší sociální zkušeností budou mít výhodu a budou fyzicky zdatnější. Vergas-Peréz et al. (2009) také uvádí, že v běhacím mlýnku tráví více času dominantní potkani. V mé práci jsme dominanci neověřovali ale mohli bychom očekávat, že dominantní jedinci budou ti, kteří prošli lepší zkušeností se sociální hrou. Protože dostatek sociální hry by měl podpořit lepší sociální chování v budoucnu a zlepšovat celkovou komunikaci mezi jedinci (Pellis & Pellis 2017). Pro tyto jedince by také neměl být problém být průbojnější a „vybojovat“ si přístup k mlýnku.

Na druhou stranu se u potkanů po sociální izolaci může objevit hyperaktivita (Fone & Porkess 2008). I když jiné studie uvádí, že se pohybová aktivita snížila (Van Den Berg et al.

(1999a) nebo se naopak nemění (Lapiz et al. 2000). Některé studie prokázaly, že potkani, kteří prošli sociální izolací, raději tráví čas v běhacím mlýnku, než aby byli s ostatními jedinci (Uchiumi et al. 2008). To všechno by se mohlo projevit užíváním běhacího mlýnku naopak častěji u jedinců se zkušeností s omezenou sociální hrou. Další studie také tvrdí, že potkani, kteří prošli sociálním omezením mohou být agresivnější k ostatním jedincům (Meng et al. (2010, Van Den Berg et al. (1999a). V mé práci by tedy jedinci s omezenou sociální hrou měli interagovat s běhacím mlýnkem více, jelikož mohou být agresivnější, mlýnek brát jako cenný předmět a odhánět od něj ostatní jedince.

Nicméně i když smíšené lineární modely mé hypotézy 1 a 2 nepotvrdily, dosahovali potkani P lepších výsledků. Je tedy možné, že omezená sociální hra u jedinců S a K má spíše negativní dopad, který by ovšem bylo nutné ověřit jen na větším vzorku jedinců.

Dále **Hypotéza 3** také předpokládala, že jedinci s větší zkušeností se sociální hrou budou mít větší pohybovou aktivitu, konkrétně v tomto případě by měli více běhat v běhacím mlýnku. Tato hypotéza se bohužel také nepotvrdila. Na grafu 5 je vidět, že i zde trávili průměrně nejvíce času běháním v mlýnku jedinci P a jedinci S a K měli podobné hodnoty.

Hypotéza 4 předpokládala, že jedinci K s předchozí omezenou sociální hrou pomocí snížené výšky hrací arény budou mít nějakým způsobem narušené motorické funkce, a to se v mé práci mohlo projevit na odlišné preferenci stran při běhání v mlýnku. Předpokládalo se, že budou více běhat na levou stranu, tedy po směru hodinových ručiček. Tato hypotéza je založena na studiích, kde si naopak za normálních okolností vybírají většinou pravou stranu. Například bylo prokázáno autory Güven et al. (2003), že ze 77 % jsou potkani praváci. Mundorf et al. (2020) prokázali, že potkani za normálních okolností preferují otáčení na pravou stranu. Pokud ale prošli stresovou zkušeností, v jejich případě šlo o separaci od matek v rané fázi života, preference se změnila na levou stranu. Lorenzini et al. (1990) zase pozorovali, že potkani preferují pravou stranu v Ypsilonovém bludišti (Y-maze). Je však třeba podotknout, že levo-pravých lateralit v chování je celá řada různých typů a není zřejmé, jaký je vztah mezi preferencemi zaznamenanými v předchozích studiích a stranové preferenci při běhání v mlýncích. V mé práci nebyl nalezen statisticky významný rozdíl mezi jedinci P, S, K. Na grafu 7 je však vidět, že si nejvíce vybírali levou stranu potkani S z 94 % a potkani K z 79 %. Naopak potkani P preferovali běhání na levou stranu jen z 39 %. Je tedy možné, že omezení sociální hry ovlivňuje některé prvky chování jedince, ale to by opět muselo být ověřeno na větším vzorku jedinců.

Hypotéza H5 měla za úkol ověřit, zda jedinci s větší zkušeností se sociální hrou budou častěji využívat běhací mlýnek společně. Typy chování, které jsem pozorovala při společném sdílení mlýnku byly houpání (swinging) a méně často spolu dokonce i běhali na levou i pravou stranu. Na grafu 7 můžeme vidět, že jedinci P a S, kteří měli lepší zkušenost se sociální hrou byli společenštější než skupina K. Nicméně smíšené lineární modely nepotvrdily mezi jedinci P, S, K statisticky významné rozdíly.

Autoři, kteří se zabývají důsledkem omezeného sociálního kontaktu se zaměřují buď na zkušenost s celkovou sociální izolací, anebo méně často na zkušenost s omezenou sociální hrou. Pro moji práci byli poskytnuti jedinci, kteří mají zkušenost jen s více či méně omezenou sociální hrou. Begni et al. (2020) upozorňoval, že mnoho experimentů pracuje s jedinci, kteří byli v mládí vystaveni celkové sociální izolaci a není tedy jasné jaký má vliv nedostatek celkového sociálního kontaktu a jaký má vliv jen omezená sociální hry. Podle výzkumů samostatná sociální hra je velmi důležitá pro vývoj správného sociálního chování a jak bylo zmíněno výše, podporuje správný vývoj kognitivních funkcí a motoriky. Podle Smitha (1982) dokonce právě

sociální hravé chování ze všech sociálních interakcí v raném věku mělo stěžejní roli pro vývoj normálního sociálního chování.

Frijtag et al. (2002), Hol et al. 1999, Van Den Berg et al. (1999) nebo Einon et al. (1978), uvádí, že potkani s nedostatkem sociálního kontaktu v mladém věku později méně vyhledávají kontakt s dalším jedincem, projevují méně sociálního chování utužující vztahy s ostatními jedinci (např. grooming) nebo se sociálnímu kontaktu dokonce vyhýbají. Swanson & Schuster (1987) uvádí, že dochází k narušení celkové schopnosti porozumět a správně komunikovat s ostatními.

Autoři zkoumající dopady nedostatku jen sociální hry uvádí odlišné závěry. Například Einon & Kibbler (1978) uvedli, že nedostatek sociální hry má podobné dopady jako celková sociální deprivace. Naopak Marquardt et al. (2023) pozorovali u potkanů, kterým nebyla umožněna sociální hra v juvenilním stádiu, hypersocialitu v dospělosti. Také Hole (1991) uvedl, že potkani, kteří měli zkušenost s omezenou sociální hrou si následně hráli více než potkani bez jakéhokoli omezení. A chtěli pravděpodobně tento nedostatek dohnat, jakmile měli možnost.

Pro omezení sociální hry se většinou používá nějaká zábrana, která umožňuje zvířatům komunikovat vizuálně, olfaktoricky nebo taktile ale jedinci jsou odděleni například pletivem. V mé práci byli chováni potkani, kteří vykazují normální sociální hravost, dohromady s potkany Fisher 344, u kterých je potvrzena snížená chuť si hrát (Siviy 2020). A jedinci K byli omezeni v sociální hře jen sníženým stropem v hrací aréně, ale jinak měly plně zachovaný sociální kontakt. Což jsou pravděpodobně lepší varianty, jelikož je zde opravdu omezená jen sociální hra.

Hypotéza H5 tedy očekávala u skupin S a K sníženou tendenci ke společným aktivitám v běhacím mlýnku. Naopak skupina P, která měla neomezenou možnost si hrát s ostatními, měla být sociálněji. Tato tendence je vidět na grafu 6 ale, jak bylo již zmíněno, statisticky tuto hypotézu nelze potvrdit. To, že se jedinci S, svými hodnotami ze společenských aktivit v běhacím mlýnku blížili spíše jedincům P, by mohlo do jisté míry naznačovat, že prosociální chování může být negativně ovlivněno celkovým nedostatkem sociální hry, jako v případě jedinců K. Pokud by si jedinci S chtěli jen kompenzovat předchozí nedostatek sociální hry tím, že v mlýnku tráví více času s ostatními, museli by se hodnoty zvýšit i u jedinců K. Nicméně tyto domněnky by musely být opět ověřeny dalšími experimenty.

Poslední **Hypotéza H6** byla založena na tom, že jedinci, kteří prošli větším omezením sociální hry, mohou vykazovat vyšší agresivitu (Meng et al. 2010, Smith 1982, Hatch et al. 1963). Frijtag et al. (2002) například prokázali, že za přítomnosti agresivního jedince obdrží vyšší počet zranění potkani s nedostatkem sociálního kontaktu v mládí. Protože jim trvá delší dobu, než uznají porážku. V hypotéze H6 se pracovalo s chováním pojmenovaném DISRUPTION (narušující činnost). Toto chování není možné brát přímo jako projev agresivity, protože nedochází k útoku jednoho jedince na druhého. Ale potkan držením běhacího mlýnku brání v pohybové aktivitě dalšímu jedinci, který je při tom v mlýnku, proto je možné takové chování považovat za chování omezující jiného jedince, tedy protisociální. Tato hypotéza se jako jediná statisticky prokázala ($F_{2,10}=4,20$; $p=0,04$). Zároveň potkani K projevovali toto chování statisticky významně delší čas než potkani S ($t=2,90$, $p=0,02$). Tento výsledek by odpovídal skutečnosti, že potkani K byli nejvíce omezeni v sociální hře. Jejich chování by tedy mělo být nejvíce ovlivněno. Nicméně na grafu 8 je vidět, že jako druzí průměrné množství času věnovali této činnosti potkani P.

Je tedy možné, že tato činnost nemá být brána jako negativní činnost, ale například tak, že skupina K chce trávit čas v mlýnku s ostatními, ale nemá odvahu být v těsnějším kontaktu s ostatními. Nebo díky menší zkušenosti se sociální hrou nejsou tak zdatní, a jsou opatrnější při

pohybu v mlýnku, takže si radši hrají tímto způsobem. U potkanů K by se také takto mohla projevovat i hyperaktivita. Nicméně více těchto interakcí by se mělo projevit i u potkanů S a ne u potkanů P.

7 Závěr

Tato práce potvrdila jen jednu ze všech předložených hypotéz. Zatímco hypotézy H1-H5 smíšenými lineárními modely nebyly potvrzeny, **hypotéza H6** prokázala rozdíly v chování mezi potkany s různou zkušeností se sociální hrou. Potkani K trávili nejvíce času narušující činností, což bylo v souladu s mými předpoklady. Nicméně druzí v množství času tráveného touto činností byli potkani P. Zdá se tedy, že narušující činnost nemá negativní význam, ale je to jen další způsob hry.

U ostatních hypotéz (H1, H2, H3, H5) se nenašli statisticky signifikantní rozdíly mezi potkany s různým omezením sociální hry. Nelze tedy považovat za prokázané, že nedostatek sociální hry má vliv na pozdější chování jedince. Přesto stojí za pozornost, že potkani P dosahovali lepších výsledků než potkani S a K. Potkani P s neomezenou sociální hrou byli aktivnější, jako jediní při běhání v mlýnku neměli pozměněnou preferenci k pravé straně a trávili také nejvíce času v mlýnku s ostatními.

Pro případné další experimenty, zabývající se vlivem nedostatku sociální hry, by bylo vhodné například zopakovat podobný experiment v delší časový úsek a s více jedinci. Nebo porovnávat jen dvě skupiny s omezenou a neomezenou sociální hrou. Možná by bylo také dobré dát příště potkanům větší běhací mlýnek, ve kterém by mohli oba pohodlně běžet vedle sebe. Zajímavé by bylo i porovnávat hierarchii nebo jen dominanci mezi potkany s omezenou sociální hrou a bez omezení. Nebo brát v úvahu i sociální hru mimo běhací mlýnek.

8 Literatura

Ahmed SH, Cador M, Le Moal M, Stinus L. 1995. Amphetamine-induced conditioned activity in rats: Comparison with novelty-induced activity and role of the basolateral amygdala. *Behavioral Neuroscience* **109**(4): 723.

Akinbo OI, McNeal N, Hylin M, Hite N, Dagner A, Grippo AJ. 2022. The influence of environmental enrichment on affective and neural consequences of social isolation across development. *Affective Science* **3**(4): 713-733.

Akyazi I, Eraslan E. 2014. Transmission of stress between cagemates: a study in rats. *Physiology & Behavior*. **17**(123): 114-8.

Allen DL, Harrison BC, Maass A, Bell ML, Byrnes WC, Leinwand LA. 2001. Cardiac and skeletal muscle adaptations to voluntary wheel running in the mouse. *Journal of Applied Physiology*. **90**: 1900–1908.

Altemus M, Glowa JR, Murphy DL. 1993. Attenuation of food-restriction-induced running by chronic fluoxetine treatment. *Psychopharmacology Bulletin* **29**: 397–400.

Ambrogi L, Bucherelli C, Falchini C, Giacheti S, Tassoni AG. 1990. The rat's right-left preference during free exploration of a multiple Y-maze. Online. *Physiology & Behavior* **48**(1): 175-177.

Arakawa H. 2018. Ethological approach to social isolation effects in behavioral studies of laboratory rodents. *Behavioural Brain Research*. **2**(341): 98-108.

Archer J. 1969. Contrasting effects of group housing and isolation on subsequent open field exploration in laboratory rats. Online. *Psychonomic Science* **14**(5): 234-235. ISSN 0033-3131.

Atsak P, Orre M, Bakker P, Cerliani L, Roozendaal B, Gazzola V, Keysers C. 2011. Experience modulates vicarious freezing in rats: a model for empathy. *PloS one*, **6**(7): e21855.

Baarendse PJ, Counotte DS, O'donnell P, Vanderschuren LJ. 2013. Early social experience is critical for the development of cognitive control and dopamine modulation of prefrontal cortex function. *Neuropsychopharmacology* **38**: 1485–1494.

Baenninger LP. 1967. Comparison of behavioural development in socially isolated and grouped rats. *Animal Behaviour* **15**: 312–323.

Barnett SA. 1963. *The Rat - a Study in Behavior* New Jersey: AldineTransaction, A division of Transaction Publishers, Rutgers - The State University.

Barnett, R. C. 1969. Stoddart, Effects of Breeding in Captivity on Conflict among Wild Rats, *Journal of Mammalogy* **50**(2): 321–325

Barnett SA, Spencer, MM. 1951. Feeding, social behavior and interspecific competition in wild rats. *Behaviour* **3**: 229–242.

- Bartal IBA, Decety J, Mason P. 2011. Empathy and Pro-Social Behavior in Rats. *Science* **334**: 1427-1430.
- Bartal IBA, Shan H, Molasky N, Murray T, Williams J, Decety J, Mason P. 2016. Anxiolytic Treatment Impairs Helping Behavior in Rats. *Frontiers in Psychology* **7**: 850.
- Basterfield L, Lumley LK, Mathers JC. 2009. Wheel running in female C57BL/6J mice: impact of oestrus and dietary fat and effects on sleep and body mass. *International Journal of Obesity* **33**: 212–218.
- Begni V, Sanson A, Pfeiffer N, Brandwein C, Inta D, Talbot SR, Riva MA, Gass P, Mallien AS. 2014. Social isolation in rats: Effects on animal welfare and molecular markers for neuroplasticity. *PLoS One*. **15**(10): e0240439.
- Bennett MR, Lagopoulos J. 2014. Stress and trauma: BDNF control of dendritic-spine formation and regression. *Progress in Neurobiology*. **112**: 80–99.
- 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.
- Biedermann SV, Auer MK, Bindila L, Ende G, Lutz B, Weber-Fahr W, Gass P, Fuss J. 2016. Restricted vs. unrestricted wheel running in mice: Effects on brain, behavior and endocannabinoids. *Hormones and Behaviour*. **86**: 45-54.
- Bilu C, Einat H, Zimmet P, Vishnevskia-Dai V, Schwartz WJ, Kronfeld-Schor N. 2022. Beneficial effects of voluntary wheel running on activity rhythms, metabolic state, and affect in a diurnal model of circadian disruption. *Scientific Reports*. **12**(1): 2434.
- Blanchard RJ, Flannelly KJ, Blanchard DC. 1986. Defensive behaviors of laboratory and wild *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology* **100**(2): 101.
- Blanchard RJ, McKittrick CR, Blanchard DC. 2001. Animal models of social stress: effects on behavior and brain neurochemical systems. *Physiology and Behaviour* **73**: 261-271
- Blanchard RJ, Flannelly KJ, Blanchard DC. 1988. Life-span studies of dominance and aggression in established colonies of laboratory rats, *Physiology & Behavior* **43**: 1–7.
- Blanchard RJ, Hebert M, Sakai RR, McKittrick C, Henrie A, Yudko E, McEwen BS, Blanchard DC. 1998. Chronic social stress: changes in behavioral and physiological indices of emotion. Special Issue: Social Defeat and Subordination as Models of Social Stress **24**(4): 307-321.
- Boice R. 1981. Behavioral comparability of wild and domesticated rats. *Behaviour Genetics* **11**(5): 545-53.
- Bolles RC, Woods PJ. 1964. The ontogeny of behavior in the albino rat. *Animal Behaviour* **12**: 427–441.
- Brant DH, Kavanau JL. 1964. ‘Unrewarded’ exploration and learning of complex mazes by wild and domestic mice. *Nature* **204**: 267-269.

- Brudzynski SM, Chiu EM. 1995. Behavioural responses of laboratory rats to playback of 22 kHz ultrasonic calls. *Physiology & Behavior* **57**(6): 1039-1044.
- 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**(4): 357.
- Calabrese F, Brivio P, Gruca P, Lason-Tyburkiewicz M, Papp M, Riva MA. 2017. Chronic Mild Stress-Induced Alterations of Local Protein Synthesis: A Role for Cognitive Impairment. *ACS Chemical Neuroscience*. **8**(4): 817–25.
- Calhoun JB. 1979. The ecology and sociobiology of the Norway rat. Bethesda: US Dept. of Health, Education, and Welfare. Public Health Service: 10-288.
- Calhoun JB. 1945. Diel activity rhythms of the rodents *Microtus ochrogaster* and *Sigmodon hispidus hispidus*. *Ecology* **26**: 251-273.
- Campeau S, Nyhuis TJ, Sasse SK, Kryskow EM, Herlihy L, Masini CV, Babb JA, Greenwood BN, Fleshner M, Day HEW. 2010. Hypothalamic Pituitary Adrenal Axis Responses to Low Intensity Stressors are reduced following Voluntary Wheel Running in Rats. *Journal of Neuroendocrinology* **22**: 872–888.
- Carr WJ, Loeb LS, Dissinger ML. 1965. Responses of rats to sex odors. *Journal of comparative and physiological psychology* **59**(3): 370.
- Clark RH, McTaggart JS, Webster R, Mannikko R, Iberl M, Sim XL, Rorsman P, Glitsch M, Beeson D, Ashcroft FM. 2010. Muscle dysfunction caused by a KATP channel mutation in neonatal diabetes is neuronal in origin. *Science* **329**: 458–461.
- Clark BR, Price EO. 1981. Sexual maturation and fecundity of wild and domestic Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Reproduction* **63**(1): 215-220.
- Collier G, Hirsch E. 1971. Reinforcing properties of spontaneous activity in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **77**: 155–160.
- Collier G, Leshner AI. 1967. An invariant in mouse running wheel behavior. *Psychonomic Science* **8**: 9–10.
- Cooke BM, Chowanadisai W, Breedlove SM. 2000. Post-weaning social isolation of male rats reduces the volume of the medial amygdala and leads to deficits in adult sexual behavior. *Behavioural Brain Research* **117**: 107–113.
- Cornish ER, Mrosovsky N. 1965 Activity during food deprivation and satiation of six species of rodent *Animal Behaviour* **13**: 242-248.
- Creer DJ, Romberg C, Saksida LM, van Praag H, Bussey TJ. 2010. Running enhances spatial pattern separation in mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**: 2367–2372.

- Cuesta S, Funes A, Pacchioni AM. 2020. Social isolation in male rats during adolescence inhibits the Wnt/ β -catenin pathway in the prefrontal cortex and enhances anxiety and cocaine-induced plasticity in adulthood. *Neuroscience Bulletin* **36**: 611–624.
- Davis DE. 1953. The characteristics of rat populations. *The Quarterly Review of Biology* **28**: 373–401.
- Davis FC, Stice S, Menaker M. 1987. Activity and reproductive state in the hamster: independent control by social stimuli and a circadian pacemaker. *Physiology of Behaviour* **40**(5): 583-90.
- De Boer S, Fvan der Vegt BJ, Koolhaas JM. 2003. Individual variation in aggression of feral rodent strains: a standard for the genetics of aggression and violence? *Behavior Genetics* **33**: 485–501.
- De Boer SF, Buwalda B, Koolhaas JM. 2016. Concepts, Cognition, Emotion, and Behavior: Handbook of Stress. Aggressive behavior and social stress, Concepts, Cognition, Emotion, and Behavior: Handbook of Stress **1**: 293-303.
- De Bono JP, Adlam D, Paterson DJ, Channon KM. 2006. Novel quantitative phenotypes of exercise training in mouse models. *The American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **290**: R926–R934.
- De Kock LL, Rohn I. 1971. Observations on the use of the exercise-wheel in relation to the social rank and hormonal conditions in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the Norway lemming (*Lemmus lemmus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **29**: 180–195.
- DeCoursey PJ, Menon SA. 1991. Circadian photo-entrainment in a nocturnal rodent: quantitative measurement of light-sampling activity. *Animal Behaviour* **41**: 781-78.
- Dohm MR, Richardson CS, Garland T. 1994. Exercise physiology of wild and random-bred laboratory house mice and their reciprocal hybrids. *American Journal of Physiology* **267**: R1098-R1108.
- Donovan BT. 1985. Wheel-running during anoestrus and oestrus in the ferret. *Physiology & behavior* **34**(5): 825-829.
- Drickamer LC, Evans TR. 1996. Chemosignals and activity of wild stock house mice, with a note on the use of running wheels to assess activity in rodents. *Behavioural Processes* **36**(1): 51-66.
- Einon DF, Morgan MJ, Kibbler CC. 1978. Brief periods of socialization and later behavior in the rat. *Developmental Psychobiology* **11**: 213–225.
- Einon DF, Morgan MJ. 1977. A critical period for social isolation in the rat. *Developmental Psychobiology* **10**:123–132.
- Ervin KS, Lymer JM, Matta R, Clipperton-Allen AE, Kavaliers M, Choleris E. 2015. Estrogen involvement in social behavior in rodents: Rapid and long-term actions. *Hormones and Behaviour* **74**: 53-76.

- Fabel K, Kempermann G. 2008. Physical activity and the regulation of neurogenesis in the adult and aging brain. *Neuromolecular Medicine*. **10**: 59–66.
- Fagen RA. 1981. *Animal Play Behavior*. New York: Oxford University Press
- Feng AYT, Himsworth CG (2014) The secret life of the city rat: a review of the ecology of urban Norway and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*) *Urban Ecosystems* **17**:149–162
- Festing MFW, Greenwood R. 1976. Home-cage wheel activity recording in mice. *Laboratory Animals*. **10**(2): 81-5.
- Fone KC, Porkess MV. 2008. Behavioural and neurochemical effects of post-weaning social isolation in rodents-relevance to developmental neuropsychiatric disorders. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **32**(6): 1087–102.
- Fuss J. 2010. Voluntary exercise induces anxiety-like behavior in adult C57BL/6 J mice correlating with hippocampal neurogenesis *Hippocampus* **20**: 364-376
- Gammie SC, Hasen NS, Rhodes JS, Girard I, Garland Jr., T. 2003. Predatory aggression, but not maternal or intermale aggression, is associated with high voluntary wheel-running behavior in mice. *Hormones and behavior* **44**(3): 209-221.
- Garland T Jr, Schutz H, Chappell MA, Keeney BK, Meek TH, Copes LE, Acosta W, Drenowatz C, Maciel RC, van Dijk G, Kotz CM, Eisenmann JC. 2011. The biological control of voluntary exercise, spontaneous physical activity and daily energy expenditure in relation to obesity: human and rodent perspectives. *Journal of Experimental Biology* **214**: 206–229.
- Gentsch C, Lichtsteiner M, Feer H. 1981. Locomotor activity, defecation score and corticosterone level during an open field exposure: A comparison among individually and group-housed rats, and genetically selected rat lines, *Physiology and Behaviour* **27**: 183-186.
- Gerall HD, Ward IL, Gerall AA. 1967. Disruption of the male rat's sexual behaviour induced by social isolation. *Animal Behaviour* **15**: 54–58.
- Gheusi G, Goodall G, Dantzer R. 1997. Individually distinctive odours represent individual conspecifics in rats. *Animal Behaviour* **53**(5): 935-944.
- Glasper ER, DeVries AC. 2005. Social structure influences effects of pair-housing on wound healing. *Brain, Behavior, and Immunity* **19**: 61-68.
- Gomez-Serrano M, Tonelli L, Listwak S, Sternberg E, Riley AL. 2001. Effects of cross fostering on open-field behavior, acoustic startle, lipopolysaccharide-induced corticosterone release, and body weight in Lewis and Fischer rats. *Behavior Genetics* **31**(5): 427-436.
- Górecky MT, Blaszczyk B. 2017. Social dominance and wheel running in females of Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*). *European Journal of Ecology* **3**(1): 76-79.
- Greenwood BN, Fleshner M. 2008. Exercise, learned helplessness, and the stress-resistant brain. *Neuromolecular Medicine* **10**: 81–98.

- Grippe AJ, Ihm E, Wardwell J, McNeal N, Scotti M-AL, Moenk DA, Chandler DL, LaRocca MA, Preihs K, 2014. The effects of environmental enrichment on depressive and anxiety-relevant behaviors in socially isolated prairie voles. *Psychosomatic Medicine* **76**: 277–84.
- Güven M, Elalmış DD, Binokay S, Tan U. 2003. Population-level right-paw preference in rats assessed by a new computerized food-reaching test. *International Journal of Neuroscience* **113**(12): 1675-89.
- Hall FS, Humby T, Wilkinson LS, Robbins TW. 1997. The effects of isolation-rearing of rats on behavioral responses to food and environmental novelty. *Physiology and Behaviour* **62**: 281–290.
- Hare BD, Beierle JA, Toufexis DJ, Hammack SE, Falls WA. 2014. Exercise-associated changes in the corticosterone response to acute restraint stress: Evidence for increased adrenal sensitivity and reduced corticosterone response duration. *Neuropsychopharmacology* **39**: 1262–1269.
- Hatch, AM, Balazs T, Wiberg GS, Grice HC. 1963. Long-term isolation stress in rats. *Science* **142**: 507-508.
- Hawley LC, Cole SW, Capitanio JP, Norman GJ, Cacioppo JT. 2012. Effects of social isolation on glucocorticoid regulation in social mammals. *Hormones and Behaviour* **62**: 314–23.
- Hedrich HJ. 2000. History, strains and models. In: Krinke GJ (editor). *The Laboratory Rat*. Academic Press, London
- Hepper PG. 1987. The discrimination of different degrees of relatedness in the rat: evidence for a genetic identifier?. *Animal Behaviour* **35**(2), 549-554.
- Hernandez-Lallement J, van Wingerden M, Schäble S, Kalenscher T. 2016. Basolateral amygdala lesions abolish mutual reward preferences in rats. *Neurobiology of Learning and Memory* **127**: 1-9.
- Hernandez-Lallement J, van Wingerden M, Marx C, Srejic M, Kalenscher T. 2015. Rats Prefer Mutual Rewards in a Prosocial Choice Task. *Frontiers in Neuroscience* **8**: 443.
- Hill EE, Zack E, Battaglini C, Viru M, Viru A, Hackney AC. 2008. Exercise and circulating Cortisol levels: The intensity threshold effect. *Journal of Endocrinological Investigation* **31**, 587–591.
- Hill WF. 1956. Activity as an autonomous drive. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **49**: 15-19.
- Hoffmann PP, Ely TD. 1987. Effect of voluntary exercise on open-field behavior and on aggression in the spontaneously hypertensive rat (SHR). *Behavioral and Neural Biology* **47**: 346-355.
- Hogan JA, Roper TJ. 1978. A comparison of the properties of different reinforcers. *Advances in the Study of Behavior* **8**: 155–255.

- Hol T, Van den Berg CL, Van Ree JM, Spruijt BM. 1999. Isolation during the play period in infancy decreases adult social interactions in rats. *Behavioural Brain Research* **100**: 91–97.
- Hole G. 1991. The effects of social deprivation on levels of social play in the laboratory rat *Rattus norvegicus*. *Behavioural Processes* **25**(1): 41-53.
- Holloway KS, Suter RB. 2004. Play deprivation without social isolation: Housing controls. Online. *Developmental Psychobiology* **44**(1): 58-67.
- Holson RR, Scallet AC, Ali SF, Turner BB. 1991. Isolation stress revisited— isolation-rearing effects depend on animal care methods. *Physiology & Behaviour* **49**: 1107-1118.
- Howerton CL, Garner JP, Mench JA, 2008. Effects of a running wheel-igloo enrichment on aggression, hierarchy linearity, and stereotypy in group-housed male CD-1 (ICR) mice, *Applied Animal Behaviour Science* **115**(1-2): 90-103.
- Chang LT, Kras K, Suzuki K, Strasburg G, Rodgers CD, Schemmel RA. 1995. Voluntary running in male S5B/P1Ras rats fed high fat or high carbohydrate diets. *Physiology and Behavior* **57**: 501–508.
- Chen C, Nakagawa S, An Y, Ito K, Kitaichi Y, Kusumi I. 2017. The exercise-glucocorticoid paradox: How exercise is beneficial to cognition, mood, and the brain while increasing glucocorticoid levels. *Frontiers in Neuroendocrinology* **44**: 83–102.
- Ikemoto S, Panksepp J. 1992. The effects of early social isolation on the motivation for social play in juvenile rats. *Developmental Psychobiology* **25**(4): 261-74.
- Inglis IR, Shepherd DS, Smith P, Haynes PJ, Bull DS, Cowan DP, Whitehead D. 1996. Foraging behaviour of wild rats (*Rattus norvegicus*) towards new foods and bait containers. *Applied Animal Behaviour Science* **47**:175–190.
- Iversen IJ. 1993. Techniques for establishing schedules with wheel running as reinforcement in rats *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **60**: 219-238.
- Jakubczak LF. 1973. Frequency, duration, and speed of wheel running of rats as a function of age and starvation. *Animal Learning & Behavior* **1**(1): 13-16.
- Janus K. 1987. Early separation of young rats from the mother and the development of play fighting. Online. *Physiology & Behavior* **39**(4): 471-476.
- Jarcho MR, Massner KJ, Eggert AR, Wichelt EL. 2016. Behavioral and physiological response to onset and termination of social instability in female mice. *Hormones and Behaviour* **78**: 135–140.
- Jarcho MR, McNeal N, Colburn W, Normann MC, Watanasriyakul WT, Grippo AJ. 2019. Wheel access has opposing effects on stress physiology depending on social environment in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Stress* **22**(2): 265-275.

- Jennings WA, McCutcheon LE. 1974. Proximity of food, sex, and access to running wheels: effects on food intake in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **87**: 106–109.
- Johnson MTJ, Munshi-South J. 2017. Evolution of life in urban environments. *Science* **358**(6363): eaam8327.
- Kavanau JL. 1971. Locomotion and activity phasing of some medium-sized mammals. *Journal of Mammalogy* **52**: 386-403.
- Kelly SA, Pomp D. 2013. Genetic determinants of voluntary exercise. *Trends in Genetics* **29**: 348–357.
- Kennedy GA, R Hudson, S.M Armstrong. 1994. Circadian wheel running activity rhythms in two strains of domestic rabbit. *Physiology and Behavior* **55**: 385-389.
- Knapska E, Mikosz M, Werka T, Maren S. 2010. Social modulation of learning in rats. *Learning & memory* **17**(1): 35-42.
- Kock LL& Rohn I.1971. Observations on the use of the exercise-wheel in relation to the social rank and hormonal conditions in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*), and the Norway lemming (*Lemmus lemmus*). *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **29**(2): 180-195.
- Konhilas JP, Maass AH, Luckey SW, Stauffer BL, Olson EN, Leinwand LA. 2004. Sex modifies exercise and cardiac adaptation in mice. *The American Journal of Physiology* **287**: H2768–H2776.
- Konhilas JP, Widegren U, Allen DL, Paul AC, Cleary A, Leinwand LA. 2005. Loaded wheel running and muscle adaptation in the mouse. *The American Journal of Physiology* **289**: H455–H465.
- Kowianski P, Lietzau G, Czuba E, Waskow M, Steliga A, Morys J. 2018. BDNF: A Key Factor with Multipotent Impact on Brain Signaling and Synaptic Plasticity. *Cell Molecular Neurobiology* **38**(3): 579–93.
- Krafft B, Colin C, Peignot P. 1994. Diving-for-food: a new model to assess social roles in a group of laboratory rats. *Ethology* **96**(1): 11-23.
- Kureta YS. 1996. Watanabe Influence of social dominance on self-stimulation behavior in male golden hamsters *Physiology and Behavior* **59**: 621-624.
- Lapiz MD, Fulford A, Muchimapura S, Mason R, Parker T, Marsden CA. 2003. Influence of postweaning social isolation in the rat on brain development, conditioned behavior, and neurotransmission. *Neurosci Behav Physiol* **33**(1): 13-29.
- Lapiz MD, Mateo Y, Parker T, Marsden C. 2000. Effects of noradrenaline depletion in the brain on response on novelty in isolation-reared rats. *Psychopharmacology* **152**: 312-320.
- Lavery JJ, Foley PJ. 1963. Altruism or arousal in the rat? *Science* **140**(3563): 172–173.

- Leussis MP, Andersen SL. 2008. Is adolescence a sensitive period for depression? Behavioral and neuroanatomical findings from a social stress model. *Synapse* **62**(1): 22-30.
- Li G, Wood RI. 2017. Male rats play a repeated donation game. *Physiology & behavior* **174**: 95-103.
- Li L, Du Y, Li N, Wu X, Wu Y. 2009. Top-down modulation of prepulse inhibition of the startle reflex in humans and rats. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **33**(8): 1157-1167.
- Littman RA, Lanski LM, Rhine RJ. 1954. Studies of individual and paired interactional problem solving behavior of rats (*Mus norvegicus albinus*). *Behaviour*: 189-206.
- Liu Q, Ilčíková T, Radchenko M, Junková M, Špínka M. 2023. Effects of reduced kinematic and social play experience on affective appraisal of human-rat play in rats. *Frontiers in Zoology* **20**(1): 34.
- Luciano D, Lore R. 1975. Aggression and social experience in domesticated rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **88**: 917-923.
- Lukkes JL, Mokin MV, Scholl JL, Forster GL. 2009b. Adult rats exposed to early-life social isolation exhibit increased anxiety and conditioned fear behavior and altered hormonal stress responses. *Hormones and Behaviour* **55**: 248-256.
- Lukkes JL, Watt MJ, Lowry CA, Forster GL. 2009a. Consequences of post-weaning social isolation on anxiety behavior and related neural circuits in rodents. *Frontiers in behavioral neuroscience* **3**: 18.
- Lynch CA, Porter B, Butler TR. 2019. Access to voluntary running wheel exercise: Prevention of anxiety-like behavior in chronically stressed rats, but potentiation of ethanol intake/preference. *Physiology & Behaviour* **206**: 118-124.
- Macdonald DW, Mathews F, Berdoy M. 1999. The behaviour and ecology of *Rattus norvegicus*: from opportunism to kamikaze tendencies. *Biology, Environmental Science* 49-80.
- Mackay-Sim A, Laing DG. 1981. The sources of odors from stressed rats. *Physiology & Behavior* **27**(3): 511-513.
- Marcondes FK, Bianchi FJ, Tanno AP. 2002. Determination of the estrous cycle phases of rats: some helpful considerations. *Brazilian journal of biology* **62**: 609-614.
- Marquardt AE, VanRyzin JW, Fuquen RW, McCarthy MM. 2023. Social play experience in juvenile rats is indispensable for appropriate socio-sexual behavior in adulthood in males but not females. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. **16**: 1076765.
- Márquez C, Rennie SM, Costa DF, Moita MA. 2015. Prosocial choice in rats depends on food-seeking behavior displayed by recipients. *Current Biology* **25**(13): 1736-1745.
- Mather JG. 1981. Wheel-running activity: a new interpretation. *Mammal Review* **11**: 41-51

- McClintock MK, Adler NT. 1978. Induction of persistent estrus by airborne chemical communication among female rats. *Hormones and Behavior* **11**(3): 414–418.
- McMullan RC, Kelly SA, Hua K, Buckley BK, Faber JE, Pardo-Manuel de Villena F, Pomp D. 2016. Long-term exercise in mice has sex-dependent benefits on body composition and metabolism during aging. *Physiological Reports*. **4**: e13011.
- Meaney MJ, Stewart J, Poulin P, McEwen BS. 1983. Sexual differentiation of social play in rat pups is mediated by the neonatal androgen-receptor system. *Neuroendocrinology* **37**(2): 85-90.
- Meaney MJ, Stewart J. 1979. Environmental factors influencing the affiliative behavior of male and female rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Learning & Behavior* **7**: 397-405.
- Meaney MJ, Stewart J. 1981. A descriptive study of social development in the rat (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour* **29**: 34-45.
- Meijer JH, Robbers Y. 2014. Wheel running in the wild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**(1786)
- Meng Q, Li N, Han X, Shao F, Wang W. 2010. Peri-adolescence isolation rearing alters social behavior and nociception in rats. *Neuroscience Letters* **480**(1): 25–9.
- Mitchell D. 1976. Experiments on neophobia in wild and laboratory rats: A reevaluation *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **90**:190–197.
- Modlinska K, Pisula W. 2020. The Natural History of Model Organisms: The Norway rat, from an obnoxious pest to a laboratory pet *eLife* **9**: e50651.
- Mundorf A, Matsui A, Ocklenburg S, Freund N. 2020. Asymmetry of turning behavior in rats is modulated by early life stress. *Behavioural Brain Research* **393**.
- Novak CM, Burghardt PR, Levine JA. 2012. The use of a running wheel to measure activity in rodents: relationship to energy balance, general activity, and reward. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **36**: 1001–1014.
- Oberliessen L, Hernandez-Lallement J, Schäble S, van Wingerden M, Seinstra M, Kalenscher T. 2016. Inequity aversion in rats, *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour* **115**: 157-166.
- Packer WC. 1996. Wheel-running behaviour in the marsupial *Sarcophilus*. *Journal of Mammalogy* **47**: 698-701.
- Panksepp J. 1981. The ontogeny of play in rats. *Developmental Psychobiology* **14**: 327–332.
- Paulus MP, V.P. Bakshi, M.A. 1998. Geyer. Isolation rearing affects sequential organization of motor behavior in postpubertal but not prepubertal Lister and Sprague-Dawley rats. *Behavioural Brain Research* **94**: 271-280

- Peartree NA, Hood LE, Thiel KJ, Sanabria F, Pentkowski NS, Chandler KN, Pentkowski NS, Chandler KN, Neisewander JL. 2012. Limited physical contact through a mesh barrier is sufficient for social reward-conditioned place preference in adolescent male rats. *Physiology & Behaviour* **105**: 749–756.
- 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 Behaviour* **13**: 227–242.
- Pellis SM, Pellis VC. 2017. What is play fighting and what is it good for. *Learning & Behaviour* **45**: 355–366.
- Pellis SM, Pellis VC. 2009. *The playful brain: venturing to the limits of neuroscience*. Oneworld Publications, Oxford
- 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.
- Plyusnina IZ, Solovieva MY, Oskina IN. 2011. Effect of Domestication on Aggression in Gray Norway Rats. *Behavior Genetics* **41**: 583–592.
- Potegal M, Einon DF. 1989. Aggressive behaviors in adult rats deprived of play fighting experience as juveniles. *Developmental Psychobiology* **22**: 159–172.
- Premack D, Premack AJ. 1963. Increased eating in rats deprived of running. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **6**: 209–212
- Price EO. 1973. Some behavioral differences between wild and domestic Norway rats: gnawing and platform jumping. *Animal Learning & Behavior* **1**: 312–316.
- Price EO, Stehn R. 1977. Self-imposed food deprivation and wheel-running activity in field-trapped Norway rats as a function of environmental change, time in captivity and age at capture. *Behavioral Processes* **2**: 255–264.
- Pruessner JC, Champagne F, Meaney MJ, Dagher A. 2004. Dopamine release in response to a psychological stress in humans and its relationship to early life maternal care: a positron emission tomography study using [¹¹C]Raclopride. *Journal of Neuroscience* **24**(11): 2825–31.
- Purohit DC, Mandyam AD, Terranova MJ, Mandyam CD. 2020. Voluntary wheel running during adolescence distinctly alters running output in adulthood in male and female rats. *Behavior Brain Research*. **13**: 377-112235.
- Rice GE, Gainer P. 1962. "Altruism" in the albino rat *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **55**: 123–125.
- Richards MPM. 1966. Activity measured by running wheels and observation during the oestrous cycle, pregnancy and pseudo-pregnancy in the golden hamster. *Animal Behaviour* **14**: 450–458

- Richter CP. 1927. Animal behavior and internal drives. *Quarterly Review of Biology* **2**: 307–343.
- Richter CP. 1959. Rats, man, and the welfare state. Online. *American Psychologist* **14**(1): 18–28.
- Roper TJ, Polioudakis E. 1977. The behaviour of Mongolian gerbils in a semi-natural environment, with special reference to ventral marking, dominance and sociability. *Behaviour* **61**: 207–237.
- Routtenberg A, Kuznesof AW. 1967. Self-starvation of rats living in activity wheels on a restricted feeding schedule. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **64**: 414–421.
- Rovee-Collier C, Collier G, Egert K, Jackson D. 1993. Developmental consequences of diet and activity. *Physiology and Behavior* **53**: 353–359.
- Rutte C, Taborsky M. 2008. The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 499–505.
- Sahakian BJ, Robbins TW, Iverse SD. 1977. The effects of isolation rearing on exploration in the rat. *Animal Learning and Behavior* **5**: 193–124
- Sapolsky RM, Romero LM, Munck AU. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews* **21**: 55–89.
- Sato N, Tan L, Tate K, Okada M. 2015. Rats Demonstrate Helping Behavior toward a Soaked Conspecific. *Animal cognition* **18**:1039-1047.
- Sherwin CM. 1998. Voluntary wheel running: a review and novel interpretation. *Animal Behaviour* **56**(1): 11–27.
- Sherwin CM. 1996. Laboratory mice persist in gaining access to resources: a method of assessing importance of environmental features. *Applied Animal Behavior Science* **48**: 203–214.
- Shirley M. 1928. Studies in activity II. Activity rhythms; age and activity after rest. *Journal of Comparative Psychology* **8**: 159–186
- Schneeberger K, Dietz M, Taborsky M. 2012. Reciprocal cooperation between unrelated rats depends on cost to donor and benefit to recipient. *BMC evolutionary biology* **12**: 1–7.
- Schrijver NC, Bahr NI, Weiss IC, Würbel H. 2002. Dissociable effects of isolation rearing and environmental enrichment on exploration, spatial learning and HPA activity in adult rats. *Pharmacology Biochemistry and Behavior* **73**(1): 209–24.
- Schrijver NC, Pallier PN, Würbel H. 2001. Dissociable effects of environmental enrichment and social isolation on spatial navigation and discrimination reversal in rats. *Society for Neuroscience Abstracts* **27**(1): 233.

- Schuster R, Perelberg A. 2004. Why cooperate?: an economic perspective is not enough. *Behavioural processes* **66**(3): 261-277.
- Schweinfurth MK, Taborsky M. 2018. Relatedness decreases and reciprocity increases cooperation in Norway rats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **285**(1874): 20180035.
- Schweinfurth MK. 2020. The social life of Norway rats (*Rattus norvegicus*). *eLife* **9**: e54020.
- Schweinfurth MK, Taborsky M. 2017. The transfer of alternative tasks in reciprocal cooperation *Animal Behaviour* **131**: 35–41.
- Siviy SM. 2020. How strain differences could help decipher the neurobiology of mammalian playfulness: What the less playful Fischer 344 rat can tell us about play. *International Journal of Play* **9**(1): 9-24.
- Siviy SM, Love NJ, DeCicco BM, Giordano SB, Seifert TL. 2003. The relative playfulness of juvenile Lewis and Fischer-344 rats. *Physiology & Behaviour* **80**(2-3): 385-94.
- Skinner BF. 1933. The measurement of general activity. *Journal of General Psychology* **9**: 3-23.
- Smith PK. 1997. “Play fighting and real fighting: perspectives on their relationship,” in *New Aspects of Human Ethology*, eds Schmitt A., Atzwanger K., Grammar K., Schäfer K. New York: Plenum Press; 47–64.
- Smith PK. 1982. Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. *Behavioral & Brain Sciences* **5**: 139-184.
- Squibb RL, M Licwinko, R.E Squibb. 1978. Lysine deficiency and voluntary wheel running in the chick. *Poultry Science* **57**: 1165
- Stewart CC. 1898. Variations in daily activity produced by alcohol and by changes in barometric pressure and diet with a description of recording methods. *American Journal of Physiology* **1**: 40-56.
- Stranahan AM, Khalil D, Gould E. 2006. Social isolation delays the positive effects of running on adult neurogenesis. *Nature Neuroscience* **9**(4): 526-33.
- Styner M, Thompson WR, Galior K, Uzer G, Wu X, Kadari S, Case N, Xie Z, Sen B, Romaine A, Pagnotti GM, Rubin CT, Styner MA, Horowitz MC, Rubin J. 2014. Bone marrow fat accumulation accelerated by high fat diet is suppressed by exercise. *Bone* **64**: 39–46.
- Sugihara M, Odagiri F, Suzuki T, Murayama T, Nakazato Y, Unuma K, Yoshida K, Daida H, Sakurai T, Morimoto S, Kurebayashi N. 2013. Usefulness of running wheel for detection of congestive heart failure in dilated cardiomyopathy mouse model. *PLoS One* **8**(1): e55514.
- Swanson HH, Schuster R. 1987. Cooperative social coordination and aggression in male laboratory rats: effects of housing and testosterone. *Hormones and behavior* **21**(3): 310-330.

- Špinka M, Newberry RC, Bekoff M. 2001. Mammalian play: training for the unexpected. *The Quarterly Review of Biology* **76**: 141–168.
- Telle J. 1965. Beitrag zur Kenntnis der Verhaltensweise von Ratten, vergleichend dargestellt bei *Rattus norvegicus* und *Rattus rattus*.
- Timmermans PJA. 1978. Social behaviour in the rat. University of te Nijmegen, Nijmegen, Netherlands, PhD thesis.
- Toth E, Gersner R, Wilf-Yarkoni A, Raizel H, Dar DE, Richter-Levin G, Levit O, Zangen A. 2008. Age-dependent effects of chronic stress on brain plasticity and depressive behavior. *J Neurochemistry* **107**(2): 522-32.
- Toth M, Tulogdi A, Biro L, Soros P, Mikics E, Haller J. 2012. The neural background of hyper-emotional aggression induced by post-weaning social isolation. *Behaviour Brain Research* **233**(1): 120-9.
- Toth M, Mikics E, Tulogdi A, Aliczki M, Haller J. 2011. Post-weaning social isolation induces abnormal forms of aggression in conjunction with increased glucocorticoid and autonomic stress responses. *Hormones and behavior* **60**(1): 28-36.
- Treichler Fr, Hall JF. 1962. The relationship between deprivation weight loss and several measures of activity. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **55**: 346–349.
- Tulogdi A, Toth M, Barsvari B, Biro L, Mikics E, Haller J. 2014. Effects of resocialization on post-weaning social isolation-induced abnormal aggression and social deficits in rats. *Developmental psychobiology* **56**(1): 49–57.
- Uchiumi K, Aoki M, Kikusui T, Takeuchi Y, Mori Y. 2008. Wheel-running activity increases with social stress in male DBA mice. *Physiology & behavior* **93**(1-2): 1-7.
- Van Den Berg CL, Pijlman FT, Koning HA, Diergaarde L, Van Ree JM, Spruijt BM. 1999b. Isolation changes the incentive value of sucrose and socialbehaviour in juvenile and adult rats. *Behavioural Brain Research* **106**: 133-142.
- Van den Berg CL, Hol T, Van Ree JM, Spruijt BM, Everts H, Koolhaas JM. 1999. Play is indispensable for an adequate development of coping with social challenges in the rat. *Developmental Psychobiology* **34**: 129–138.
- Van Den Berg CL, Hol T, Van Ree JM, Spruijt BM, Everts H, Koolhaas JM. (1999a). Play is indis-pensable for an adequate development of coping withsocial challenges in the rat. *Developmental Psychobiology* **34**:129-138.
- Van den Berg CL, Van Ree JM, Spruijt BM, Kitchen I. 1999. Effects of juvenile isolation and morphine treatment on social interactions and opioid receptors in adult rats: behavioural and autoradiographic studies. *European Journal of Neuroscience* **11**(9): 3023-32.
- Van Hasselt FN, Tieskens JM, Trezza V, Krugers HJ, Vanderschuren LJM, & Joëls M 2012. Within-litter variation in maternal care received by individual pups correlates with adolescent social play behavior in male rats. *Physiology & Behavior* **106**(5): 701–706.

- Van Praag H, Kempermann G, Gage FH. 1999. Running increases cell proliferation and neurogenesis in the adult mouse dentate gyrus. *Nature neuroscience* **2**: 266–270.
- Vanderschuren LJ, Achterberg EJ, Trezza V. 2016. The neurobiology of social play and its rewarding value in rats. *Neuroscience Biobehavioral Reviews* **70**: 86–105.
- Vanderschuren LJ, 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.
- VanRyzin JW, Marquardt AE, McCarthy MM. 2020. Developmental origins of sex differences in the neural circuitry of play. *International Journal of Play* **9**: 58–75.
- Vargas-Perez H, Ting-A-Kee R, Van Der Kooy D. 2009. Different neural systems mediate morphine reward and its spontaneous withdrawal aversion. *European Journal of Neuroscience* **29**(10): 2029-2034.
- Varty GB, Geyer MA. 1998. Effects of isolation rearing on startle reactivity, habituation, and prepulse inhibition in male Lewis, Sprague–Dawley, and Fischer F344 rats. *Behavioral Neuroscience* **112**: 1450–1457.
- Vincent GP, Pare WP. 1976. Activity-stress ulcer in the rat, hamster, gerbil and guinea pig. *Physiology and Behavior* **16**: 557–560.
- 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 Psychobiol* **41**: 58–69.
- Vyazovskiy VV, Ruijgrok G, Deboer T, Tobler I. 2006. Running wheel accessibility affects the regional electroencephalogram during sleep in mice. *Cerebral Cortex* **16**: 328–336.
- Weiss IC, Di Iorio L, Feldon J, Domeney AM. 2000. Strain differences in the isolation-induced effects on prepulse inhibition of the acoustic startle response and on locomotor activity. *Behavioral Neuroscience* **114**: 364–373.
- Wongwitdecha N, Marsden CA. 1996. Social isolation increases aggressive behaviour and alters the effects of diazepam in the rat social interaction test. *Behaviour Brain Research* **75**(1-2): 27-32.
- Wright IK, Upton N, Marsden CA. 1991. Resocialisation of isolation-reared rats does not alter their anxiogenic profile on the elevated X-maze model of anxiety. *Physiology & Behaviour* **50**: 129–1132.
- Wrighten SA, Hall CR. 2016. Support for altruistic behavior in rats. *Open Journal of Social Sciences* **4**(12): 93-102.
- Yamamuro Y. 2006. Social behavior in laboratory rats: Applications for psycho-neuroethology studies. *Animal Science Journal* **77**(4): 386-394.

Yoshida TH, Taya Ch. 1980. Studies on interspecific hybridization in the Rodents. III. Artificial insemination between *Rattus norvegicus*, *R. annandalei* and *R. losea*. Proceedings of the Japan Academy, Series B **56**(3): 141-145.

Zeeb FD, Robbins TW, Winstanley CA. 2009. Serotonergic and dopaminergic modulation of gambling behavior as assessed using a novel rat gambling task. *Neuropsychopharmacology* **34**: 2329–2343

Zhang YH, Zhang JX. 2011. Urine-derived key volatiles may signal genetic relatedness in male rats. *Chemical senses* **36**(2): 125-135.

Ziporyn T, McClintock MK. 1991. Passing as an indicator of social dominance among female wild and domestic Norway rats *Behaviour* **118**: 26–41.

Obrázky

Azeez TA. 2015. The Open field and Animal behaviour. Bachelor thesis. Ladoke Akintola University of Technology

CreativeBioLabs. Forced Swim Test. 2024. Shirley, USA. Available from: www.creative-biolabs.com/drug-discovery/therapeutics/forced-swim-test.htm

Drayson OGG, Vozenin MC, Limoli CL. 2023. A rigorous behavioral testing platform for the assessment of radiation-induced neurological outcomes. *Methods Cell Biol.* 180: 177-197.

Hlotanová A. 2023. Sexuální chování laboratorních potkanů se samičí volbou partnera. Diplomová práce. Česká zemědělská univerzita, Praha.

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*. *Aggress. Behav.* 13: 227–242.