Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Poměr pohlaví vrhů arboreálního hlodavce plcha velkého v závislosti na kondici samice a potravních zdrojích

Bc. Michaela Pupíková

Diplomová práce
předložená
na Katedře zoologie a ornitologické laboratoři
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
na získání titulu Mgr.
v oboru Zoologie

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Olomouc 2014

© Bc. Pupíková Michaela, 2014

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně a použila jen uvedených pramenů a literatury.

V Olomouci dne 14. 5. 2014

.....

vlastnoruční popis

BC. PUPÍKOVÁ M. 2014. Poměr pohlaví vrhů arboreálního hlodavce plcha velkého v závislosti na kondici samice a potravních zdrojích [diplomová práce]. Olomouc: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř PřF UP v Olomouci. 47 s., česky.

Abstrakt

Už Darwin si uvědomil, že poměr pohlaví nemusí být vždy vyrovnaný a nejrůznější faktory působící na samici jej mohou vychýlit. Samice, která vhodně modifikuje pohlaví narozených potomků a přizpůsobí jej momentálním podmínkám, může získat evoluční výhodu před ostatními samicemi a maximalizovat tím svůj fitness. V předložené diplomové práci se zabývám faktory ovlivňujícími poměr pohlaví u plcha velkého (*Glis glis*). Pohlaví mláďat plcha velkého bylo signifikantně ovlivněno pouze interakcí mezi typem vrhu a časováním data porodu. Čím dříve samice tvořící komunální vrhy rodily, tím vyšší byl podíl synů, ten se snižoval s pozdějšími vrhy. Patrná byla i tendence samic komunálních vrhů rodit více dcer, ve srovnání se solitérními vrhy. Samotné časování doby porodu, dostupnosti potravy a váha samice neměly žádný vliv na poměr pohlaví mláďat ve vrhu.

Klíčová slova: alokace do pohlaví, Fisherův princip, *Glis glis*, lokální kompetice o zdroje (LRC), lokání navýšení zdrojů (LRE), poměr pohlaví, Trivers-Willardova hypotéza

BC. PUPÍKOVÁ M. 2014. Litter sex ratios in an arboreal rodent, the Edible Dormouse, in relation to female condition and available food resources [diploma thesis]. Olomouc: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology Science, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 47 pp., in Czech.

Abstract

Darwin was one of the first who realized that birth sex ratio is not necessary equal and factor can effect it. Mothers which modify sex ratio of their new born infants according to environmental conditions may get evolutionary advantage in comparison to other females and maximize their fitness. This diploma thesis present factors affecting birth sex ratio of edible dormice (*Glis glis*). I found out that sex ratio of edible dormice is affected by interaction between type of litter (communal, solitary) and timing of birth. This interaction is caused by females from communal litters. The later they give birth the more feles per litter they contain. Separately this factors were not conclusive. Females in communal litters tend to deliver more females than females in solitary ones, but this relation is not significant. Effect of timing has not been found. Weight of female also was not significant. Effect of availability of food also has not been demonstrated.

Key words: Fisher´s principle, *Glis*, local resource competition (LRC), local resource enhancement (LRE), sex allocation, sex ratio, Trivers – Willard hypothesis

OBSAH

1. ÚVOD 1

2. POMĚR POHLAVÍ 3

2.1. Typy poměru pohlaví 3

2.2. Historické hledisko poměru pohlaví 4

2.2.1. Poznatky Charlese Darwina 4

2.2.2. Ustálení poměru 1 : 1 6

2.3. Adaptivní odchylky od poměru pohlaví 11

2.3.1. Kompetice mezi příbuznými 11

2.3.2. Interakce s prostředím 14

2.4. Princip fyziologického ovlivnění poměru pohlaví 16

2.4.1. Postkoncepční mechanismy 17

3. CÍLE PRÁCE 19

4. MATERIÁL A METODIKA 20

4.1. Objekt výzkumu, plch velký (*Glis glis*) 20

4.2. Sběr dat 22

4.2.1. Výzkumné lokality 22

4.2.2. Terénní výzkum 23

4.3. Analýza dat 24

4.4. Výsledky 25

4.4.1. Charakteristika odchytových sezón 25

4.4.2. Typ vrhu 29

4.4.3. Doba narození 30

4.4.4. Interakce mezi dobou narození a typem vrhu 30

4.4.5. Hmotnost samice 31

4.4.6. Dostupnost potravy 32

5. DISKUZE 33

5.1. Porovnání odchytových sezon 33

5.2. Hmotnost samice 36

5.3. Dostupnost potravy 37

5.4. Typ vrhu 37

5.5. Interakce mezi typem a časováním vrhu 39

6. ZÁVĚR 41

7. CITOVANÁ LITERATURA 42

SEZNAM TABULEK

Tabulka č. 1 Porodní charakteristika mláďat 28

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek č. 1: Závislost genetického zisku na investici 9

Obrázek č. 2: Mapa rozšíření plcha velkého v Evropě 21

Obrázek č. 3: Mapa rozšíření plcha velkého v ČR 22

Obrázek č. 4: Četnost výskytu porodů v jednotlivých dnech roku..... 26

Obrázek č. 5: Srovnání časování porodu mezi roky 2011 a 2013 27

Obrázek č. 6: Závislost poměru pohlaví na typu vrhu 29

Obrázek č. 7: Interakce centrovaného dne v roce a typu vrhu 30

Obrázek č. 8: Vliv hmotnosti samice na poměr pohlaví ve vrhu..... 31

Obrázek č. 9: Vliv dostupnosti potravy na poměr pohlaví ve vrhu 32

Obrázek č. 10: Srovnání teploty v letech 2011 a 2013.....34

Obrázek č. 11: Srovnání srážek v letech 2011 a 2013.....34

Poděkování

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé diplomové práce Mgr. Petrovi Adamíkovi, Ph.D. za odborné vedení mé diplomové práce a velmi vstřícný přístup. Dále chci poděkovat celému našemu týmu a především Mgr. Anežce Gazárkové za její psychickou podporu. Poděkování patří i celé mé rodině za jejich trpělivost.

1. ÚVOD

Vyrovnaný počet samců a samic v přírodě od malička podvědomě vnímáme jako obecný fakt. Nikoho nepřekvapí, když z 8 narozených štěňat jsou 4 samci a 4 samice. Pokud by se však narodil jen jeden samec a sedm samic, máme dojem, že jde o něco neobvyklého, o to víc, kdyby se situace opakovala. Proč se u potomků bezobratlých, obratlovců, ale i u člověka setkáváme často se stejným počtem samců a samic?

Když se hlouběji zamyslíme nad podstatou problematiky, uvědomíme si, že nejde ani o nevýhodnější strategii. Růst populace je limitován počtem samic, a proto by přece polygamní populace měly mít evoluční výhodu. Toho si všimnul už Darwin. Ve skutečnosti by nemělo být neobvyklé, že se rodí více samic, ale spíše to, že se jich rodí stejně jako samců.

V roce 1930 Arnold Fisher přišel s vysvětlujícím modelem, proč je poměr vyrovnaný a proč nedochází k jeho vychylování. Jelikož vysvětlil jev, který většina považovala za běžný, málokdo se tím dále zabýval. Až do doby, kdy v roce 1967 Hamilton přišel na to, že Fisherův princip neplatí bezpodmínečně. Překvapivě popsal případy, kdy naopak vychýlený poměr se stává normou. Hamiltonův objev spustil lavinu výzkumů snažících se odhalit původ odchylek. Navzdory dlouholetému úsilí se bazální mechanismus nebo příčinu stále nepodařilo spolehlivě prokázat.

V současné době se výzkumy nejčastěji koncentrují na prokázání závislosti mezi poměrem pohlaví u jednotlivých druhů a faktory, které by jej mohly ovlivnit. Nejčastěji sledované proměnné jsou například sociální postavení, kondice a věk samice.

Já se v této práci zaměřuji na poměr pohlaví u arboreálního hlodavce, plcha velkého (*Glis glis).* Plch velký je velmi specifický. Přesto, že jde o hlodavce, jedná

se o dlouholetého K stratéga, který většinu roku hibernuje, cca sedm měsíců. Jeho reprodukce je vázaná na semenné roky dubů a buků. Po probuzení z hibernace nastává zhruba pět měsíců trvající hektické období. Za tu krátkou dobu se musí připravit na reprodukci, vyvést mladé a znovu se připravit na hibernaci. Právě dlouhá hibernace plchů je příčinou toho, že oproti jiným hlodavcům se dožívají vysokého věku, předpokládá se až 9 let.

2. POMĚR POHLAVÍ

2.1. Typy poměru pohlaví

Poměr pohlaví vyjadřuje proporci samčích a samičích jedinců v populaci, tzn. počet samčích jedinců na 100 samičích. Je specifický pro každý druh a závisí na mnoha faktorech. Většina savců má poměr vychýlený ve prospěch samců. Tím se kompenzuje jejich vyšší úmrtnost během celého života, což postřehl už Darwin (Darwin, 2005, str. 60). Nejvyšší podíl samců je při početí a v průběhu života se dorovnává. V závislosti na věkovém profilu rozlišujeme primární, sekundární a terciární poměr pohlaví (Flegr, 2005, str. 269).

Primární je definován jako poměr samčích a samičích zygot v momentu početí (Mealey, 2000, str. 52). Doposud nejsme schopni určit přesný poměr zygot v době oplození, protože může docházet ke spontánním pohlavně selektivním abortům ještě před rozpoznáním gravidity. Například u člověka se v letech 1950-1972 předpokládal poměr 120 : 100 samčích zygot k samičím v momentu početí (McMillen, 1979). Dnes se někteří autoři domnívají, že se může jednat až o 160-170 mužských zygot na 100 ženských (Kellokumpu-Lehtinen & Pelliniemi, 1984, str. 220; Dorak et al., 2002, str. 266). Obecně se předpokládá, že tyto ztráty činí 30-40 %, ve výjimečných případech i více (MacDowell & Lord, 2005). Příčinu přisuzujeme hlavně vyšší citlivosti samčích embryí v rané fázi vývoje, například na nedostatek glukózy, stress a další faktory (Mealey, 2000, str. 52; Helle et al., 2008; Shargal et al., 2008).

Sekundární poměr pohlaví se stanovuje v momentě narození (Mealey, 2000, str. 52). K jeho vychýlení od ustáleného průměru dochází vlivem různých faktorů. Nejznámější případy jsou spojeny s Trivers-Willardovou hypotézou (Trivers & Willard, 1973), kdy samice v dobré kondici rodí více synů, například samice

jelena lesního v dobré kondici a s dobrým společenským postavením (Clutton-Brock et al., 1984), nebo hypotéza mateřské dominance podmíněná hladinou testosteronu (Grant, 1996; Grant et al., 2008) a mnoho dalších.

Sekundární poměr je snadno měřitelný. Odhalení bazálního mechanizmu vysvětlujícího odchylky by mělo obrovský etický i ekonomický dopad. Právě proto se na něj soustředí většina výzkumů. Hlavní příčina odchylek však stále uniká a výzkumy se shodují v názoru, že sekundární poměř pohlaví je výsledkem souhry mnoha faktorů.

Terciární poměr se stanovuje po dosažení plné sexuální dospělosti (Mealey, 2000, str. 52).

2.2. Historické hledisko poměru pohlaví

2.2.1. Poznatky Charlese Darwina

Charles Darwin se v knize „O pohlavním výběru“, v kapitole věnované principu pohlavního výběru, zabývá jak poměrem pohlaví, tak i zjednodušeným principem alokace do pohlaví. Svá tvrzení předkládá na základě pozorování a sesbíraných dat zaměřených na lidi, zemědělská zvířata a psy. I přesto, že si stěžuje na nedostatek záznamů, staly se jeho závěry pro vědu velmi přínosné. Většina jeho předpokladů je doložena pozdějšími výzkumy.

Darwin správně předpokládá, že sekundární poměr pohlaví je u lidí i zvířat víceméně vyrovnaný a ustálený. Všímá si, že všeobecně se rodí mírně víc samců než samic. Poměr pohlaví narozených dětí v Evropě odhaduje na 105 až 106 chlapců na 100 děvčat.

Počáteční nadprodukci samců vysvětluje jejich vyšší úmrtnosti během gravidity, při porodu a v prvních letech života. Předpokládá, že vyšší mortalita má u člověka i zvířat stejnou příčinu. Také podotýká, že bychom se měli zaměřit

na poměr pohlaví v dospělosti. Původní nadprodukce samců a následně jejich vyšší úmrtnost vede k tomu, že v dospělosti je poměr vyrovnaný, ne-li obrácený.

Velmi zajímavý je i postřeh, že poměr pohlaví kolísá. Odchylky se objevují mezi jednotlivými oblastmi a obdobími a poměr je narušován neznámými příčinami. Tvrzení dokládá postřehem norského profesora Faye: „V některých oblastech Norska dochází v posledních deseti letech ke snižování počtu narozených chlapců v poměru k narozeným dívkám, zatímco v jiných oblastech je tomu naopak“ (Darwin, 2005, s. 57). Podle Darwina je poměr závislý na vnějších podmínkách. Jako nejpravděpodobnější uvádí stres, majetkové poměry, věk rodičů, roční období a další. Darwin také uvádí, že poměry kolísají v dostatečné míře na to, aby mohly vést k pohlavnímu výběru.

V souvislosti s odchylkami se také domnívá, že některé ženy (samice všeobecně) mají sklon k plození potomků spíše jednoho určitého pohlaví, než toho druhého. Uvádí příklady koní a krátkonohých turů. Předpokládá, že by se mohlo jednat o dědičný znak. Hypotézu genetické predispozice podepírá fakty, že k tomuto jevu dochází i u kmenů, které v minulosti praktikovaly infanticidu narozených děvčat. Tím se selektivně zvýšila tendence žen rodit syny a nyní je v těchto oblastech poměr pohlaví vychýlený a rodí se zde 120 až 130 chlapců na 100 děvčat (Darwin, 2005, s. 26-28; 56-74).

Darwina zaujalo, že rodiče obvykle rozdělí rodičovskou péči a úsilí do přibližně stejného počtu synů a dcer. Zmiňuje, že by bylo výhodnější, kdyby byly samice ve většině a panovala by polygamie, protože chápe, že počet samců a samic nastavuje limit reprodukční kapacitě. Nicméně na straně 316 vysvětluje, proč nemůže dojít až k takovému vychýlení (Darwin, 1981).

Darwin věřil, že rovnoměrný poměr samců a samic je výsledkem přírodní selekce. Jeho vysvětlení je velmi podobné Fisherovu principu. Většinové pohlaví se stává nadbytečným a rodiče produkující menšinové pohlaví budou ve výhodě, protože zplodí víc potomků. Zákonitě se poměr postupně dorovná. Nicméně nebyl schopen detailněji specifikovat, jakým způsobem selekce poměr pohlaví zformovala (Darwin, 1981, str. 316).

Darwin omezuje pohlavní výběr na atributy, které zvyšují konkurenceschopnost jedince oproti ostatním jedincům stejného pohlaví a druhu pouze v souvislosti s rozmnožováním, nikoli s přežitím. Stejně tak bychom se měli dívat i na modifikace poměru pohlaví (Darwin, 2005, str. 17).

2.2.2. Ustálení poměru 1 : 1

Jak Darwin vypozoroval, samci a samice se běžně v populacích vyskytují v poměru 1 : 1. Tento poměr je víceméně ustálený a nedochází k velkým odchylkám, protože stejný počet pohlavně zralých samců a samic je výhodný pro co nejvyšší efektivnost genetické rekombinace a umožňuje vytvořit maximální počet heterosexuálních dvojic. Pokud pak z nějakého důvodu dojde k vychýlení poměru, existují regulační mechanismy, které ho postupně dorovnají.

Karl Düsing

V letech 1883-1884 Karl Düsing publikoval první matematický model, který vysvětluje, proč je poměr pohlaví často vyrovnaný a nedochází k výraznějším odchylkám. Také si uvědomil, že evoluční výhoda se projeví především v počtu vnoučat = fitness a ne potomků, jak mylně předpokládal Darwin. Bohužel byl Düsingův model na jeho dobu příliš kontroverzní, a proto byl zapomenut.

Hlavním předpokladem jeho práce je, že všichni samci dohromady budou mít stejný počet mláďat, jako všechny samice dohromady. Pokud bude v populaci nedostatek samic a samci budou v převaze, pak z celkového počtu mláďat bude mít jedna samice průměrně víc mláďat než jeden samec. Samice, která zplodí dceru, získá výhodu, protože její dcera bude mít v průměru také více mláďat než syn. Evoluční výhoda první samice se odrazí v počtu jejich vnoučat.

Düsing zdůrazňuje, že pokud je poměr pohlaví vyrovnaný 1 : 1, není důležité, jaké pohlaví samice produkuje a nebude to mít vliv na její fitness. Ale pokud dojde k vychýlení, samice produkující vzácnější pohlaví budou ve výhodě, a proto postupně dojde k dorovnání poměru na 1 : 1 (Edwards, 2000).

Fisherův princip

Fisherův princip je první obecně uznávaná teze, která objasňuje ustálení poměru pohlaví a přibližně stejnoměrnou produkci samců a samic z pohledu rovnoměrných rodičovských investic. V podstatě se jedná o zobecnění a upřesnění Darwina a Düsinga.

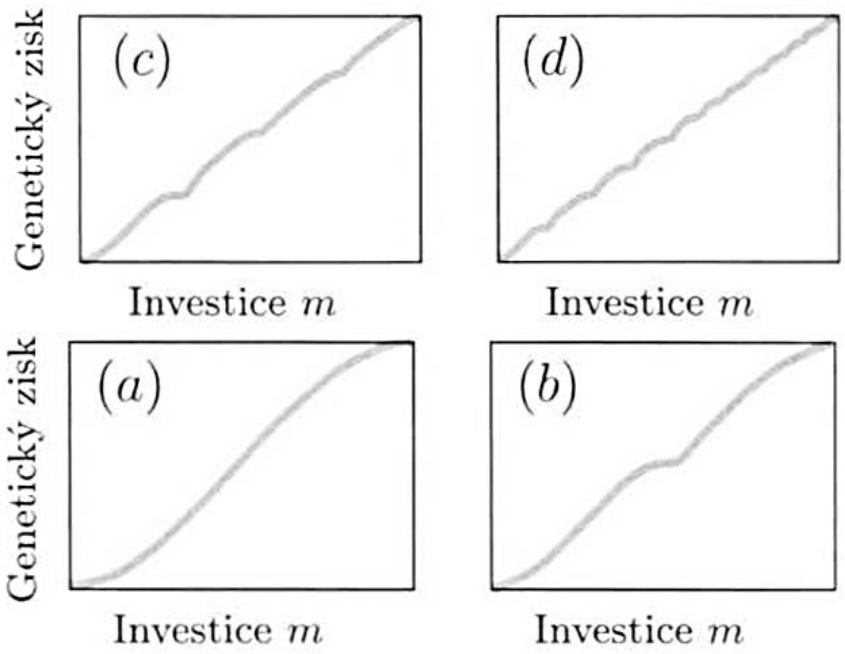
Fisher aplikuje svou hypotézu na alokaci rodičovských investic do potomků. Jelikož je reprodukční energie limitovaná, mohlo by dojít k tomu, že většina rodičů začne upřednostňovat produkcí levnějšího pohlaví a zplodí například šest synů místo tří dcer. Tímto by se ovšem dcery staly reprodukčně cennějšími, protože pohlaví musí dodat přesně polovinu genetické informace a samice by byly nedostatkové. Takže existuje trade-off mezi produkcí „levnějšího“ pohlaví a pohlaví reprodukčně cennějšího. Ve výsledku by měli vyšší fitness právě ti rodiče, kteří investují do vzácnějších dcer, než ti, co i nadále investují do nadbytečných synů.

Tímto by u některých jedinců začala být upřednostňována tendence investovat více zdrojů do vzácnějšího pohlaví, protože toto pohlaví má mnohem více příležitostí k páření. Pohlavním výběrem rodiče získávají výhodu před všemi ostatními, kteří i nadále investují do potomků nadbytečného pohlaví. Postupně by se v populaci navýšilo zastoupení rodičů, kteří investují v tomto případě do vzácnějších dcer. Jakmile začne většina upřednostňovat investice do vzácnějšího pohlaví, dojde k dorovnání poměru a pravděpodobně i k vychýlení na opačnou stranu. Dcery by se tak naopak mohly stát nadbytečnými. Znovu by tlak působil na dorovnání vychýlení. Poměr pohlaví by se nakonec pod vlivem selekčního tlaku ustálil s mírnými oscilacemi přibližně uprostřed (Fisher, 1930).

Další výzkumy ovšem ukázaly, že použití Fisherova principu není vždy úplně přesné, především při aplikaci na ptáky a savce. Fisher předpokládá lineární vztah mezi investicemi do potomka a jeho budoucím reprodukčním úspěchem. Podle Fishera zdvojnásobením investic rodiče zdvojnásobí i genetický zisk. Investicí rodičů získá potomek určitou úroveň kompetitivnosti. Jeho výsledný genetický zisk však závisí i na míře kompetitivnosti ostatních samců ve skupině. Podle Charnova a dalších autorů vztah mezi investicí a genetickým ziskem není vždy lineární. Zdvojnásobením investic rodiče nemusí zákonitě zdvojnásobit reprodukční úspěch potomka (Charnov , 1979).

Fisherův princip je rovněž založen na faktu, že obě pohlaví mají stejný genetický zisk, a proto očekává vyrovnanou alokaci. V přírodě se ale běžně se setkáváme s případy, kdy genetický zisk není v rovnováze. Pak ale nemůžeme očekávat rovnovážnou alokaci. Zvýšením investic do syna získáme jiný výsledek, než zvýšením investic do dcery. Jak Fisher správně předpovídá, závislost na frekvenci je sice všude přítomná, ale rovnováha nemusí být očekáváným výsledkem (viz obr. 1).

S odchylkami od Fisherova principu se setkáváme hlavně u ptáků a savců, druhů s nízkou plodností, nebo u populací s malou genetickou variabilitou, kde může snadno převážit jeden fenotypový projev (Frank, 1990, s. 13-21; Charnov, 1979; Tkadlec, 2008).



Obr. 1: Závislost genetického zisku na investici

„Závislost genetického zisku na investici m do 1 syna (a), 2 synů (b), 4 synů (c) a 8 synů (d). Genetický zisk roste s investicí, ale křivky se postupně mění. Jak roste plodnost, křivka se začíná blížit lineární (Fischerově) závislosti“ (Tkadlec, 2008, str. 146).

Shaw – Mohlerův princip a genetická kontrola poměru pohlaví

Shaw a Mohler jako první dali Fisherův princip do souvislosti s možností genetických predispozic rodičů plodit spíše jedno nebo druhé pohlaví. Pokud se většina rodičů začne specializovat na plození potomků jednoho pohlaví, druhé pohlaví se stane nedostatkovým, vzácným a následně velice žádoucím. V příští generaci budou zástupci nedostatkového pohlaví potomky rodičů s genetickými predispozicemi, které buď umožňují plodit jedince „vzácnějšího“ pohlaví, nebo mu jejich geny zajišťují lepší životaschopnost. Gen je v populaci

momentálně velmi výhodný, a proto se posiluje. Poměr samců a samic se tím postupně dorovnává (Shaw & Mohler, 1953).

Fisherův princip závisí na předpokladu, že synové a dcery jsou s rodiči spřízněni stejnou měrou. U savců nesou samice chromozomy XX a samci XY. Kontrolní geny určující pohlaví se nacházejí pouze na chromozomu Y. I přesto, že se spermie vyskytují v poměru 1 : 1, z pohledu chromozomu Y není dcera s otcem spřízněna. Fitness chromozomu Y je navyšováno pouze přenosem z otce na syna.

Pohlaví je kontrolováno samcem. Pro chromozom Y je výhodnější plodit pouze samce. Dá se předpokládat, že chromozom Y v průběhu evoluce může zmutovat a začne se nekontrolovatelně šířit. Samice by mohly být oplodněny pouze spermií nesoucí Y a všichni potomci by byli samci. Taková populace by byla odsouzena k zániku. Y mutant by měl nedostižnou výhodu a šířil by se na úkor všech ostatních. Kdyby z tisíce samců byl zmutovaný pouze jeden, tak by podle Hamiltonovy počítačové simulace už v patnácté generaci byl počet samic menší než jedna. Jev se nazývá „vychylující se Y“ a mohl by mít za následek rychlé a náhlé vyhynutí druhu.

Podobná katastrofa by se udála i zmutováním chromozomu X. Nicméně průběh by nebyl tak dramatický a mnohem pomalejší. Stejný problém nastává i u ptáků. Pohlaví je zde určeno počtem chromozomů Z. K maskulinizaci pohlaví je třeba ZZ a samice je ZW.

Obecně musí existovat nějaký mechanismus, který zamezí zmutování Y do nekontrolovatelné podoby. Hamilton spatřuje východisko v tom, že většina genů na chromozomu Y je inaktivních a aktivují se až po oplození. Do té doby má Y funkci jen určit pohlaví (Hamilton, 1967).

U savců se nejznámější případ genetického vychýlení pohlaví vyskytuje u lumíků. Mají tři pohlavní chromozomy W, X a Y. Samec se narodí pouze kombinací XY a samice XX, WX a WY jsou samice, YY umírá. Dochází k velkému vychýlení pohlaví na stranu samic. I tady však existují mechanismy,

které zabraňují většímu vychýlení od předpokládaného poměru nebo zvýšení podílu samců (Ridley, 1999, str. 90).

Funkčnost Fisherova principu a jeho externalizací byla demonstrována na výzkumech týkajících se například ryb z rodu *Xiphophorus* a *Menidia* (Basolo, 1994), nebo octomilek r. *Drosophila mediopunctata* (Carvalho et al., 1998).

2.3.Adaptivní odchylky od poměru pohlaví

Fisherova základní myšlenka je založena na poměrně robustních předpokladech. Aby více korespondovala s realitou, byla mnoha autory rozšířena, nebo poupravena. Bylo vytvořeno množství dalších modelů, které vysvětlují právě adaptivní odchylky od předpokládaného poměru pohlaví 1 : 1. Podle toho, který z Fisherových předpokladů zrovna neplatí, můžeme následující teorie rozdělit do několika základních skupin (Tkadlec, 2008, str. 148).

2.3.1. Kompetice mezi příbuznými

Fisher předpokládal, že kompetice o partnery probíhá v rámci celé populace. Pokud si konkurují převážně příbuzní jedinci, Fisherův princip neplatí. Dochází k ustálenému, jednostrannému vychýlení poměru pohlaví. Equilibrium není očekávaným výsledkem. Můžeme sem zařadit především Hamiltonovu hypotézu lokální kompetice o partnery (LMC = *local mate competition*), hypotézu lokální kompetice o zdroje od Clarkové (LRC = *local resource competition*) a hypotézu lokálního navýšení zdrojů (LRE = *local resource enhancement*; Tkadlec, 2008, str. 148-150).

Lokální kompetice o partnery

LMC hypotéza se zabývá odchylkami od Fisherovského vyrovnaného poměru. Hamilton vypozoroval, že u některých blanokřídlých, jako například parazitické vosičky fíku, je poměr pohlaví až nápadně vychýlený ve prospěch samic (Hamilton, 1967).

Mikropopulace parazitických vosiček je tvořena hlavně příbuznými jedinci, bratry a sestrami, kteří se vyskytují na jednom fíku a páří se mezi sebou. Vosičky mají haploidní určení pohlaví. Samci se líhnou z neoplozených vajíček a samice z oplozených. Samci mají zakrnělá křídla, nejsou schopni téměř žádného rozptylu a po oplození samic umírají a konkurují si převážně jen mezi sebou. Okřídlené a disperzní samice po oplození vyhledají novou hostitelskou rostlinu, kde založí další kolonii. Fitness matky zakladatelky závisí jen na počtu dcer, kterým se podařilo obsadit nového hostitele. Počet synů musí být jen nezbytně minimální, aby oplodnili všechny své sestry. Pohlavní výběr bude preferovat matky, které investují více do dcer.

Hamilton zjistil, že čím vyšší je počet matek zakladatelek, které si konkurují, tím vyšší je podíl synů. Zároveň čím méně příbuzné si byly matky v kompetici, tím víc narůstala opět investice do samců. Jejich synové si už nekonkurovali pouze s vlastními příbuznými, ale i s dalšími samci, kteří si mohli zvýšit fitness na jejich úkor. Riziko konkurence vedlo matky k pozměnění strategie a vyšší produkci synů. Naopak pokud docházelo ke konkurenci jen mezi bratry, nebo čím víc příbuzné si byly konkurující samice, tím byla investice do samců menší.

Aby hypotéza lokální kompetice o partnery platila, musí docházet k páření v malé uzavřené populaci, mezi geneticky spřízněnými jedinci. Je nutné, aby byla omezena možnost samců spářit se s nepříbuznou samicí, například omezením disperze a uhynutím po kopulaci. Taky kopulace samice musí být omezena jen na jedinou, s vlastním bratrem, kdy po nakladení vajíček samice také umírá (Hamilton, 1967).

Lokální kompetice o zdroje

Pokud probíhá kompetice, mezi malými skupinami příbuzných jedinců, kdy jedno pohlaví je filopatrické a druhé disperzní, selekce upřednostní vychýlení poměru pohlaví na stranu disperzujícího pohlaví, aby se snížil nebo nezvyšoval počet kompetitorů o limitovaný zdroj.

Clarková hypotézu aplikovala na poloopici kombu velkou (*Otolemur crassiraudatus*). Velikost skupiny je limitována dostupností zdrojů. Pokud disperzní samci v době dospívání opouštějí skupinu a samice jsou filopatrické, pak investicí do dcer samice navyšuje počet kompetitorů o zdroje a příležitosti k páření. Proto Clarková soudí, že tyto samice budou plodit větší počet synů, kteří zvýší jejich fitness, aniž by je jakkoliv omezovali. LRC byla ověřena například na hlodavci křečku floridském (*Neotona floridana*; Clark, 1978; McClure, 1981).

Silková rozšířila hypotézu Clarkové o domněnku, že na výsledný poměr pohlaví potomků samice, bude mít vliv i její sociální postavení. Vychází z podobného příkladu jako Clarková, kdy samice jsou filopatrické a samci disperzní, s rozdílem, že se jedná o velkou skupinu, která zahrnuje spřízněné i nespřízněné jedince. Domnívá se, že dominantní samice s lepším sociálním postavením budou tyranizovat ty slabší a jejich potomky. Tím sníží jejich šanci na přežití. Silné samice budou preferovat větší podíl dcer, aby si v rámci lokality konkurovaly spíše s příbuznými, než s cizími samicemi a tím by se zvýšil jejich reprodukční zisk. Naopak slabé a utlačované samice budou preferovat syny, kteří opouští místo narození a alespoň nezvyšují konkurenci (Silk, 1983).

Hypotéza lokální kompetice o zdroje je velmi podobná předešlé hypotéze lokální kompetice o partnery, protože bere v úvahu, že matka přizpůsobí poměr pohlaví konkurenci mezi příbuznými, ale je tu jeden rozdíl. Hamilton předpokládá kompetici mezi příbuznými a zároveň jejich vzájemné páření v rámci skupiny. Kdežto u LRC jsou samci disperzní a k inbreedingu nedochází (Frank, 1990, str. 23).

Lokální navýšení zdrojů

LRE předpokládá výskyt helperů mezi potomky, kteří pomůžou rodičům snížit rodičovské investice a podílejí se na péči o své sourozence. Pak můžou rodiče toto pohlaví preferovat. Helpeři jsou se sourozenci geneticky spříznění. Pokud nemůžou sami zplodit vlastní potomstvo, dosáhnou investicí do sourozenců alespoň nějaký genetický zisk. Hypotéza byla testována zejména na ptácích. Bylo zjištěno, že například rákosník seychellský (*Acrorcphalus sechellensis*) extrémně vychyluje poměr pohlaví ve prospěch samců nebo samic v závislosti na dostupnosti potravy a přítomnosti helperů. Samice poměr modifikovala nakladením vajec v požadovaném poměru (Komdeur et al., 1997). Na savcích byla hypotéza testována například na primátech a potvrzena u druhu *Callimico goeldii* (Silk & Brown, 2008).

2.3.2. Interakce s prostředím

Následující hypotézy považují za klíčový faktor vnější podmínky. Na základě interakce s nimi matka může přizpůsobit poměr pohlaví, aby maximalizovala své fitness. Velký vliv se přisuzuje například kondici a dominanci matky, věku matky, stresu a mnoha dalším.

Trivers-Willardova hypotéza

Trivers a Willard předpokládají, že samice v dobré kondici preferuje početí potomků toho pohlaví, na jehož reprodukční úspěch má větší vliv kvalita mateřské péče. Většinou se jedná o syny. Model byl aplikován na teoretickou populaci sobů, kde se vyskytují samice v dobré i špatné kondici. Samice v dobrém stavu se patrně postarají o své potomstvo lépe. Na konci období rodičovských investic budou nejsilnější, největší a nejživotaschopnější telata právě těch samic, které byly schopné je nejlépe zaopatřit – samic v dobré kondici. V této populaci se na konci období rodičovských investic liší kondice

teď už dospělých telat, od dobré, až po špatnou. Protože samci potenciálně můžou mít mnohem víc potomků než samice, jejich reprodukční úspěch je víc ovlivněn rozdíly v kondici.

Sobí samci vyrůstající v dobrých podmínkách jsou silnější, schopnější vyřadit slabé samce z reprodukce a oplodnit daleko víc samic. Samice vyrůstající v dobrých podmínkách mají na svůj reprodukční úspěch mnohem menší vliv. Samice v dobré kondici, která investuje do synů, po sobě zanechá více vnoučat, než kdyby investovala do dcer. Naopak slabá samice, která investuje do dcer, bude mít vyšší fitness, než kdyby investovala do synů. Pak by riskovala, že se její synové nerozmnoží vůbec. Budou vytlačeni silnějšími jedinci, potomky silných samic. Pro matku v silně podprůměrné nebo výrazně nadprůměrné kondici je výhodné, dokáže-li ovlivnit pohlaví svého potomka a přizpůsobit je podmínkám (Trivers & Willard, 1973).

Trivers a Willard přepokládají, že selekční tlak působí na rozdíly v reprodukční úspěšnosti obou pohlaví. U druhů, kde je pohlaví potomků určováno samcem má samice možnost kontrolovat poměr skrze rozdílnou prenatální mortalitu (Glosling, 1986), rozdílným vkladem do mláďat během období rodičovských investic (Fisher, 1930, str. 142), nebo predispozicemi počít určité pohlaví (Grand & Irwin, 2005; Grant et al., 2008).

Trivers-Willardova teorii ověřil Clutton-Brock at al. na populaci jelena lesního *(Cervus elaphus)*. Autoři potvrdili, že samice v lepší kondici (větší a dominantnější), produkují víc samců. Porodní váha mláďat lépe hodnocených samic byla vyšší a pozitivně korelovala s jejich budoucím reprodukčním úspěchem. Jev se ukázal být nepřímo úměrný rostoucí hustotě populace a silným zimním dešťům (Clutton-Brock et al., 1984). V dalším výzkumu Kruuk spolu s Clutton-Brockovým týmem míní, že potlačení jevu v nepříznivých podmínkách by mohlo být důsledkem stresů způsobených těmito podmínkami (Kruuk et al., 1999).

Trivers-Willardova hypotéza byla aplikována i na výzkumy u člověka. Je spojována například s výživou a váhou matky (Anderson & Bergström, 1998;

Cagnacci et al., 2004; Mathews & Johnston, 2008), nebo s velkým podílem synů u prezidentů USA a milionářů (Betzig & Weber, 1995; Cameron & Dalerum, 2009).

Hypotéza byla otestována v mnoha dalších výzkumech, na obratlovcích a bezobratlých. Predikce Trivers-Willardovy hypotézy je aplikovatelná téměř na všechny výzkumy poměru pohlaví, kde dochází k interakci mezi samicí a prostředím, protože obrat „mother in good condition" je velice málo specifikovaný výraz. Na druhou stranu se vyskytuje množství výzkumů, které teorii vyvracejí. Hardy se zabývá více než padesáti výzkumy, z nichž je téměř polovina neprůkazná (Hardy, 2002).

2.4. Princip fyziologického ovlivnění poměru pohlaví

Aby systém alokace pohlaví mohl být evoluční výhodou, nezbytně musí být schopen reagovat na změnu různých podmínek a také na environmentální stresy. Výzkumy ukázaly, že samice toho schopné jsou - a sice prostřednictvím tzv. prekoncepčních a postkoncepčních mechanismů.

Prekoncepční mechanismy

Mezi významné hypotézy, týkající se mechanismů ovlivňujících pohlaví ještě před početím, patří především pohlavně specifická selekce spermií, způsobená změnami fyziologických podmínek v reprodukčním ústrojí samice. Příkladem je třeba změna vaginálního pH, která má rozdílný vliv na spermie nesoucí X a Y chromozom (Dušek, 2007), dále délka folikulární fáze, nebo také mechanismus, působící skrze kontrolu zona pellucida (James, 2006; Weinberg et al., 1995; Saling, 1991).

Grantová, předpokládá, že klíčovou roli v prekoncepční modifikaci pohlaví hraje folikulární testosteron. U žen se testosteron vyskytuje hlavně ve folikulech a v menší koncentraci i v krvi. Folikulární testosteron mnohem rychleji reaguje

na rozmanité podmínky kolísáním a jsou i vetší rozdíly mezi jednotlivci (Grand & Irwin, 2005; Grant et al., 2008).

Podle Grantové právě kolísání hladiny folikulárního testosteronu vysvětluje nárůst počtu narozených chlapců nejen v období válek, ale rovněž v období chronických stresů matky. Bylo totiž zjištěno, že v důsledku působení dlouhodobého silného stresového podnětu se testosteron vyplavuje v daleko větším množství (Christiansen, 1994). Princip je následující: folikulární testosteron působí v rozhodující chvíli antrální fáze zrání vajíčka uvnitř folikulu. Pomocí doposud neupřesněného mechanismu ovlivňuje úspěšnost oplodnění vajíčka buďto X nebo Y spermií - a to v závislosti na jeho celkovém množství. Je prokázané, že vysoká hladina testosteronu způsobí vyšší tendenci oplodnění vajíčka spermií, nesoucí chromozom Y. Efekt byl doložen například u samic hraboše (*Microtus agrestis*) a kozorožce nubijského (*Capra nubiana*), u kterých vyšší hladina fekálního prekoncepčního testosteronu a glukózy pozitivně korelovala s narozenými samci, nízká zase se samicemi. Mezní období vývoje plodu, během kterého efekt glukózy působí nejsilněji je stádium moruly až blastocysty (Helle et al., 2008; Shargal et al., 2008).

Výsledky dosavadních výzkumů naznačují, že neexistuje absolutní hladina testosteronu, která by byla hranicí pro jednoznačné předurčení oplodnění vajíčka spermií X nebo Y.

2.4.1. Postkoncepční mechanismy

Za postkoncepční mechanismy regulace poměru pohlaví je považována zejména pohlavně specifická embryonální úmrtnost (McMillen, 1979; Kellokumpu-Lehtinen & Pelliniemi, 1984). Jedná se o zvýšenou úmrtnost samčích zárodků. Ty patrně podléhají fyziologickým změnám těla matky reagujícím na environmentální podmínky. Je velmi pravděpodobné, že za vysokou mortalitu samčích embryí může jejich snížená vitalita. Pergamenova studie však naznačuje, že mužské plody, vyvíjející se in-vitro jsou životaschopnější a vyvíjejí

se rychleji, než ženská embrya (Pergamen et al., 1994). Z dostupných studií dále vyplývá, že citlivěji reagují na nedostatek glukózy a hladinu stresových hormonů. Nicméně žádný z výsledků není definitivní.

Grantová předpokládá, že pre a postkoncepční mechanismy regulace by mohly kooperovat. V době početí je matka, díky testosteronu obsaženém ve folikulární tekutině vybavena počít buď jedno, nebo druhé pohlaví. Zároveň díky určité aktuální hladině glukózy je připravena toto pohlaví podpořit. Například samice s velkým obsahem testosteronu jsou obvykle dominantní a v dobré kondici, takže disponují i vysokou hladinou glukózy v krvi, která následně podpoří vývoj samčích embryí. (Cameron, 2004; Cameron et al., 2008; Kimura et al., 2005; Grant & Chamley, 2010).

3. CÍLE PRÁCE

Cílem diplomové práce je ověřit, jaké faktory mají vliv na tzv. sekundární poměr pohlaví ve vrzích plcha velkého (*Glis glis).* Zaměřím se na vliv hmotnosti samice, dostupnosti potravy, typu vrhu a dobu porodu. Také zjistím, jaké panovaly rozdíly mezi reprodukčními roky 2011 a 2013 a jestli tyto odlišnosti nemohly poměr pohlaví ovlivnit.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1. Objekt výzkumu, plch velký (*Glis glis*)

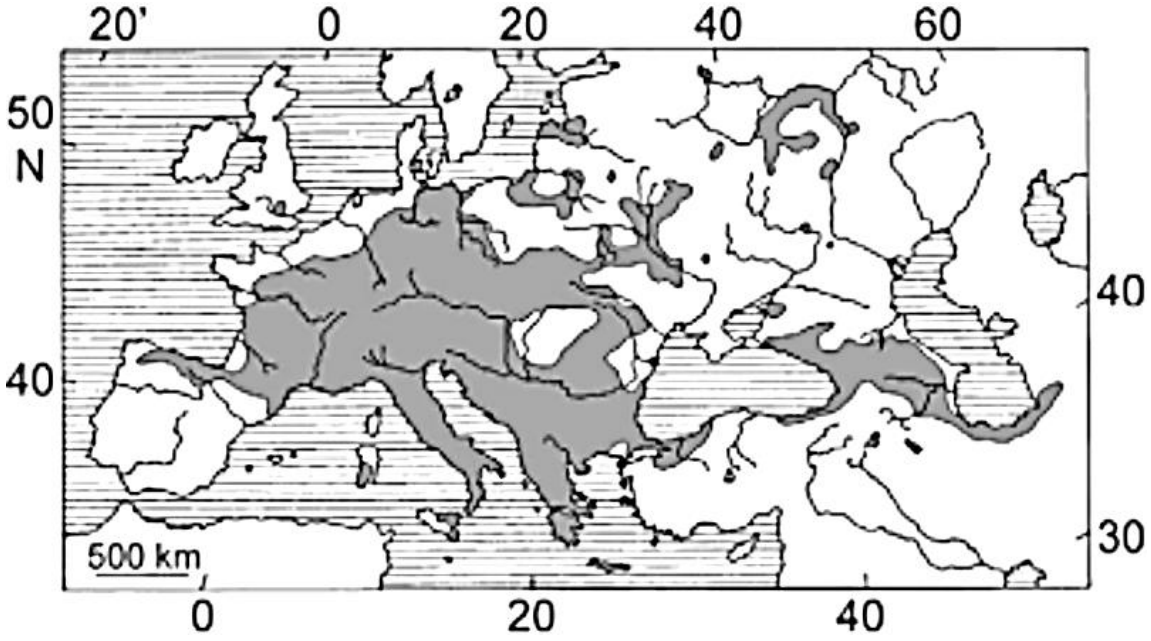
Plch velký patří do čeledi plchovití (Gliridae). Je to nokturnální, arboreální hlodavec. V České republice se řadí k ohroženým druhům. Vyskytuje se v podhorských oblastech a vrchovinách, na území střední a jižní Evropy, Ruska a malé Asie (Obr. 2 a 3). Do Velké Británie byl introdukovaný. Preferuje staré, dubovo-bukové listnaté a smíšené lesy, s dostatkem dutin a úkrytů (Anděra & Horáček, 2005, Morris, 1997)

Je to náš největší plch. Délka těla bez ocasu dosahuje 160-190 mm. Typická je šedo-hnědá barva, bílé břicho a velký huňatý ocas o délce až 120 mm. Hmotnost závisí na ročním období. Nejnižší je na jaře těsně po probuzení. Naopak na podzim, před vstupem do hibernace, může být až dvojnásobná. Obecně se uvádí váha mezi 120 a 150 g. Plši nejsou pohlavně dimorfní (Kryštufek, 2010).

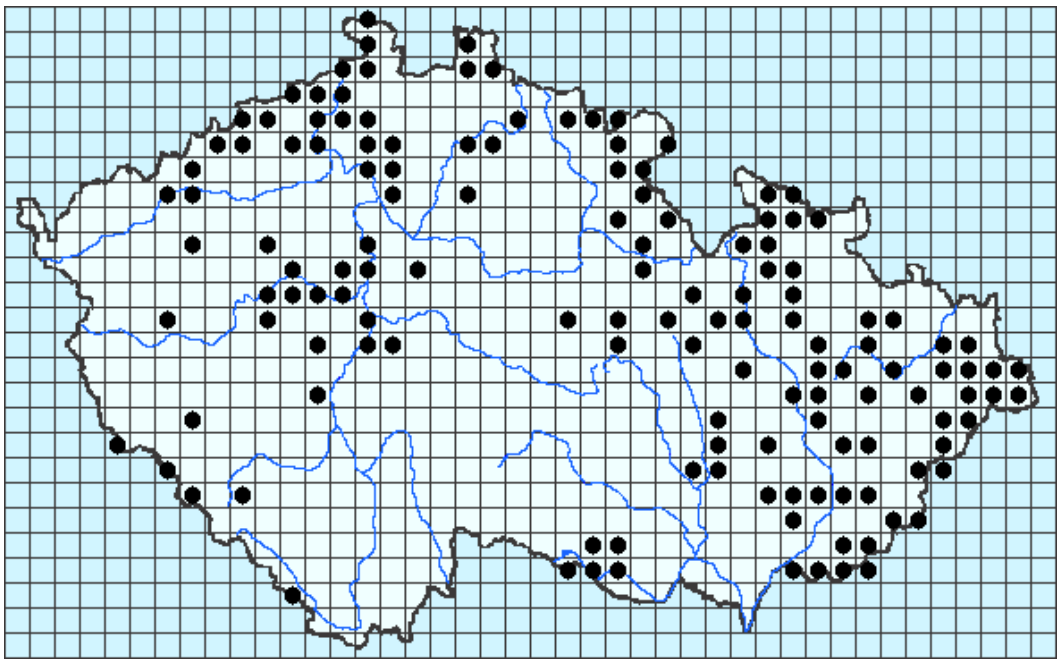
Plch je obligátní hibernátor. V našem podnebí trvá hibernace 7-8 měsíců, od října do května. Samci se probouzejí o 2 – 3 týdny dřív, než samice (Fietz et al., 2009). V zimě plch upadá do hibernace a v létě v nepříznivých podmínkách do stavu strnulosti – torporu (Wilz & Heldmaier, 2000). Plši nejčastěji obývají dutiny stromů, chaty, krmelce a ptačí budky. Ze začátku léta se živí pupeny a kůrou, později semeny, hlavně bukvicemi a žaludy, případně ovocem, bezobratlými, nebo ptáky (Gigirey & Rey, 1999, Adamík & Kraľ, 2008).

Plši patří mezi K stratégy, což je u hlodavců docela vzácnost. Rozmnožování a počet reprodukčně aktivních samců jsou limitovány dostupností potravy. V našich podmínkách se plši rozmnožují v červnu, v semenných letech dubů

a buků a jen jednou ročně. Průměrná doba gravidity je přibližně 30 dnů. Velikost vrhu se na Moravě pohybuje mezi 3-8 mláďaty. Samice se o mláďata stará sama. Mláďata otevírají oči po 20 dnech a matka je odstaví cca po 30 dnech. Samice příležitostně kooperují a vytváří komunální vrhy, obvykle se jedná o geneticky spřízněné samice, například matka s dcerou nebo sestry (Kryštufek, 2010; Fietz et al., 2010).



Obr. 2: Mapa rozšíření plcha velkého v Evropě (Kryštufek, 2010, str. 198)



Obr. 3: Mapa rozšíření plcha velkého v ČR (Anděra M., 2006)

4.2. Sběr dat

4.2.1. Výzkumné lokality

Výzkum probíhal v lokalitách nacházejících se na úpatí Nízkého Jeseníku – ve Valšovském Žlebu, poblíž obce Dlouhá loučka (49°49'N, 17°12'E). Převažují zde porosty smíšených a listnatých lesů. Majoritně jsou zastoupeny druhy buk lesní *(Fagus sylvatica)* a dub zimní *(Quercus petraea)*. Míň pak smrk ztepilý *(Picea abies)*, lípa srdčitá *(Tilia cordata)*, líska obecná *(Corylus avellana)*, habr obecný *(Carpinus betulus)*, jeřáb *(Sorbus* sp.*)*, javor klen *(Acer pseudoplatanus)* a jasan *(Fraxinus excelsior)*. Bylinné patro je tvořeno hlavně ostružiníkem *(Rubus* spp.*)* a trávami.

4.2.2. Terénní výzkum

Data byla sbírána v letech 2011 a 2013 v době aktivity plcha velkého (květen – říjen). Plši byli odchytáváni v ptačích budkách, které jsou nainstalované ve zmíněných lokalitách. Kontroly probíhaly pravidelně každé dva týdny (v roce 2011 každý týden). Když byla zjištěna samice v pokročilém stupni gravidity, byla budka kontrolována častěji, kvůli co nejpřesnějšímu zjištění data porodu a pohlaví potomků. Po vrhu byla následující kontrola až po třiceti dnech při plánovaném odstavení mláďat, aby matka nebyla zbytečně rušená. V roce 2013 se kontroly zintenzivnily také v období odstavení mláďat, pro co nejpřesnější informace o ukončení laktace a opuštění hnízda. Po odstavení opět probíhala kontrola konkrétní budky každé dva týdny, až do konce sezóny. Budky, ve kterých nebyla zjištěna gravidní samice, nebo samice s mláďaty, byly po celou sezónu kontrolovány jednou za dva týdny.

Každý odchycený jedinec byl opatrně umístěn do látkového pytlíku. Pytlík má tvar úzkého tunelu, zvíře do něj instinktivně zaleze samo a nemůže se v něm jakkoli přetáčet. Na svrchní straně je opatřen zipem pro aplikaci mikročipu. Nejdříve bylo zjištěno, zda je jedinec označen, buďto tetováním na uších, nebo mikročipem, případně čtečkou, zjištěno číslo čipu (LID 571, EID Aalten). Následně byl jedinec zvážen a změřena délka tibie. Na základě délky tibie a zbarvení srsti u neoznačených zvířat bylo odhadnuto staří. Dále pak bylo zjištěno pohlaví a u samců hmatatelnost a velikost varlat. Nakonec neočipovaným jedincům byl do mezilopatkové oblasti, pod kůži aplikován mikročip (Trovan, typ ID 162 Isonorm) a zvíře bylo vráceno zpět do budky. U gravidních samic byla na základě váhy odhadnuta přibližná doba porodu. Po porodu jsme samici a mláďata zvážili a zjistili pohlaví mláďat.

Odhad dostupnosti potravy probíhal ve dvojicích. Nejdříve se určily 4 nejbližší stromy vzhledem k budce s vrhem. Na stromech buku lesního (*Fagus sylvatica),* nebo dubu zimního (*Quercus petraea)* jsme v průběhu 30 sekund počítali pomocí dalekohledu (Zeiss 7x56) všechny viditelné žaludy nebo bukvice. Měření

proběhlo pro každý ze 4 stromů zvlášť. Počty semen ze všech 4 stromů jsem sečetla a zlogaritmovala (log + 1).

4.3. Analýza dat

Veškeré zjištěné údaje byly ze zápisníků přepsány a utříděny v tabulkách v programu MS Excel 2013. Pro analýzu dat jsem si zvolila následující proměnné: **ID samice**, **rok**, **lokalita**, **číslo budky**, **data kontrol**, **typ vrhu** (K = komunální, S = solitérní), **váha samice před porodem**, **porodní váha samice, váha samice při ukončení laktace, délka tibie**, **věk samice** (SY = F po první hibernaci, ASY = F po dvou a více hibernacích), **počet mláďat**, **pohlaví mláďat**, **porodní hmotnost mláďat a datum narození** a **odhady semen** v okolí budky. U některých mláďat byla získána porodní hmotnost, nicméně nebylo zaznamenáno pohlaví. Tato mláďata jsem do analýzy nezařadila.

Gravidita samice plcha velkého trvá cca 30 dní (Kryštufek, 2010). Měření hmotnosti samice by se co nejvíce mělo blížit početí (Rosenfeld & Roberts, 2004). O samicích před porodem nemáme dostatek údajů, protože budky jsou ze začátku sezóny obsazovány hlavně samci. Z toho důvodu jsem si vyfiltrovala údaje o váze samic v intervalu dvou týdnů - v předpokládané době oplození až dva týdny před oplozením, aby hmotnost nebyla ovlivněna graviditou (30-44 den před porodem).

Následně, dle průměrné hmotnosti a kalorické hodnoty semen, jsem si dopočítala energetickou hodnotu potenciální dostupné potravy. Suchá váha 1000 semen buku lesního je 186,130 g a dubu zimního 2439,200 g Nutriční hodnota 1 g bukvic je 5,994 Kcal a žaludů 4,498 Kcal. V jedné bukvici jsou 2 semena (Grodziński & Sawicka-Kapusta, 1970). V roce 2011 byla semena spočítána v okolí 79 budek, v roce 2013 v okolí 54 budek.

Dále jsem si dopočítala pořadový den v roce (DOY), centrovaný DOY (centrované byly data vrhů v daném roce) a proporci samic ve vrhu - F ratio,

($Fratio = \mathbf{1/(}počet\ mláďat\mathbf{)} * počet\ samic$) Abych získala uspokojivou distribuci reziduí modelu, bylo nezbytné kalorickou hodnotu semen zlogaritmováním transformovat a přiblížit ji normálnímu rozdělení.

Statistické analýzy jsem zpracovala v programu R. Pro hodnocení, které prvky mají vliv na poměr pohlaví mláďat, jsem nejčastěji pracovala s ANOVOU, lineárním modelem a t-testem. Normalitu dat jsem ověřila Shapiro testem. Původně jsem pro analýzy poměrů pohlaví použila binomiální mixovaný model (s ID samice, jako náhodným efektem a závislou proměnnou nadefinovanou jako počet samic/počet samců v daném vrhu) v balíku lme4. Pilotní analýzy ukázaly naprostou shodu s jednoduššími obecnými lineárními modely a tak, dle doporučení Zuur et al. (2009) prezentují jednodušší modely.

Většina analýz byla ověřena jen pro efekt roku a typ vrhu, protože jen tyto proměnné jsou kompletní u všech samic. Také jsem u většiny analýz ověřila i věk samice, který chybí jen u 3 jedinců. Proměnné s chybějícími hodnotami totiž zmenšovaly datový soubor, protože R automaticky z analýzy vynechává jedince, u kterých jsou údaje nekompletní. Proto je také vždy zaznamenán počet samic v testu.

4.4. Výsledky

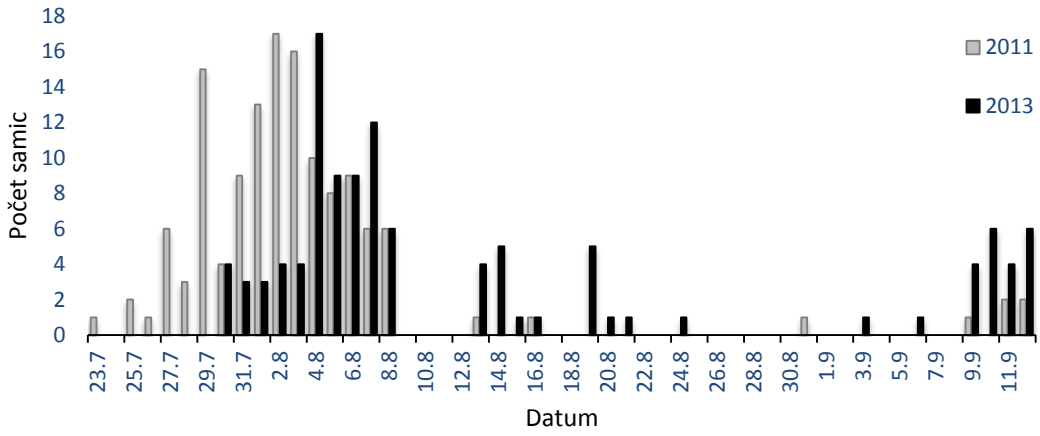
4.4.1. Charakteristika odchytových sezón

V sledovaném období došlo k reprodukci plchů pouze v letech 2011 a 2013, kdy plodily duby a buky. Rok 2012 nebyl semenný, a proto nebyly žádné vrhy. Z odhadu semen v nejbližším okolí budky vyplývá, že v roce 2011 plodily buky o něco více, ale duby zase méně, než v roce 2013. Průměrná odhadovaná potrava v okolí budky byla celkem 1252,0 Kcal (N = 1 33, SD = 739,023). V roce 2013 byla průměrná energetická hodnota semen na jednu budku 1313,3 Kcal (N = 54,

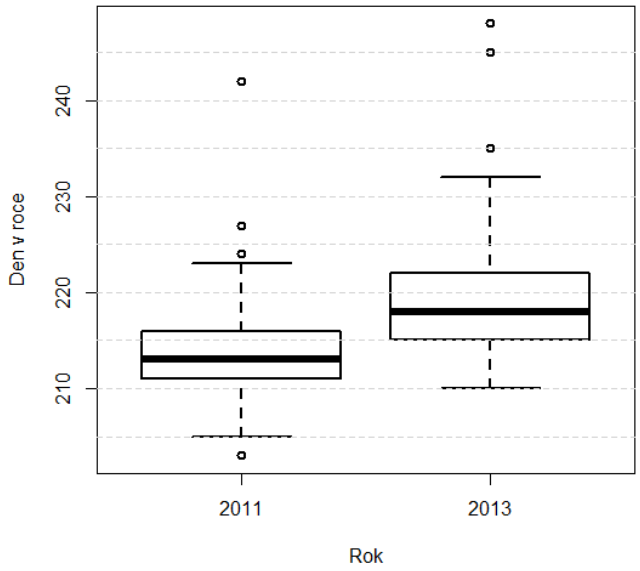
SD = 694,188). V roce 2011 to bylo 1210 Kcal (N = 79, SD = 769,697). Rozdíl ovšem není signifikantní (t-test; t = -1,695, DF = 130,890, P = 0,093).

Pohlaví mláďat bylo získáno celkem od 309 samic a 2176 mláďat (1067 samic a 1109 samců). V roce 2011 bylo odchyceno 136 samic s 981 mláďaty. V roce 2013 pak 173 samic 173 samic s 1195 mláďaty. Průměrná velikost vrhu byla 7 (SD = 1,820) a byla stejná jak v roce 2011 (SD = 1,670), tak i roku 2013 (SD = 1,920). Celkem 51 samic utvořilo komunální (2011: N = 14; 2013: N = 37) a 258 solitérní vrhy (2011: N = 122, 2013: N = 136).

Přesné datum porodu jsem získala celkem od 246 samic (Obr. 4 a 5; 2011: N = 134, 2013: N = 112). Mláďata se průměrně rodila 4. 8. (SD = 4,700 dne) V roce 2013 se mláďata rodila zhruba o týden později. Rozdíl je signifikantní (t-test; t = -1,695, DF = 130,89, P = < 0,001). Průměrné datum narození je 2. 8. 2011 (SD = 3,730 dne, N = 134) a 8. 8. 2013 (SD = 4,800 dne, N = 112).



Obr. č. 4: Četnost výskytu porodů v jednotlivých dnech roku



Obr. č. 5: Srovnání časování porodu mezi roky 2011 a 2013

Porodní hmotnost mláďat byla získána od 837 jedinců (tab. 1; 428 samců a 409 samic). Průměr všech narozených mláďat je 3,780 g (SD = 0,690 g). Samci jsou prokazatelně těžší než samice (Tab. 1; t-test; t = -0,310, DF = 946,547, P = < 0,001). Proto jsem samce a samice porovnávala odděleně. Mláďata byla v roce 2013 signifikantně těžší než v roce 2011, (t-test; samice t = -8,754, DF = 450,505, P = < 0,001; samci t = -11,403, DF = 490,943, P = < 0,001).

Přestože se mláďata v roce 2013 rodila signifikantně těžší, u porodní váhy samic podobný trend nepozorujeme. Průměrná hmotnost byla v roce 2011 (111,263 g; SD = 12,260 g) o něco vyšší než v roce 2013 (108,217 g; SD = 12,400 g). Rozdíl však není statisticky významný (N = 149, t = 1,468, DF = 119,830 g, P = 0,145). Samice z roku 2013 mají nižší průměrnou hmotnost také v době odstavení 120,404 g (SD = 18,450 g), než samice v roce 2011 124,602 g (SD = 14,780 g). Tento vztah je téměř signifikantní (t = 1,770, DF = 193,130, P = 0,078).

V obou letech je patrná vyvážená produkce samců a samic. Proporce dcer je 0,495 (SD = 0,194). Poměr pohlaví je téměř v equilibru i v roce 2011, s mírnou

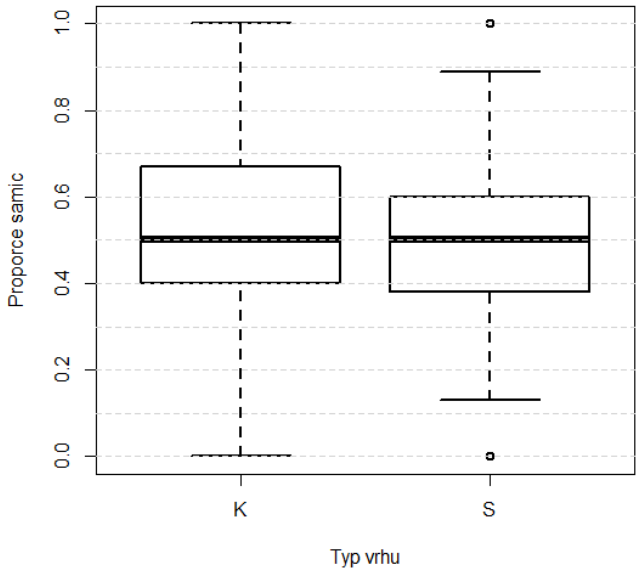
převahou samic 0,512 (SD = 0,193). V roce 2013 je ale výrazně vyšší podíl samců. Zastoupení samic je pouze 0,482 (SD = 0,194). Rozdíl mezi počtem samců a samic je v roce 2013 statisticky téměř významný (binomický test; P = 0,060) v roce 2011 (binomický test; P = 0,443) a celkově (binomický test; P = 0,790) však vychází poměrně jasně neprůkazně (tab. 1).

Tabulka č. 1: Porodní charakteristiky mláďat

Rok	Počet mláďat, (M, F)	Poměr pohlaví (F : M)	Průměrná hmotnost M (g), ± sd	Průměrná hmotnost F (g), ± sd	Průměrná hmotnost celkem (g), ± sd
2011	346, (177, 169)	100 : 95	3,52 ± 0,39	3,39 ± 0,43	3,45 ± 0,42
2013	491, (259, 232)	100 : 112	4,11 ± 0,75	3,90 ± 0,74	4,01 ± 0,75
CELKEM	837, (428, 409)	100 : 103	3,88 ± 0,70	3,68 ± 0,67	3,78 ± 0,69

4.4.2. Typ vrhu

Srovnání proporce samic z komunálních a solitérních vrhů naznačuje, že samice v komunálních vrzích rodí více dcer než solitérní samice (Obr. 6). Vztah však není signifikantní (ANOVA, N = 306, F = 3,056, DF = 1,302, P = 0,081). Model jsem kontrolovala i pro efekt roku (F = 1,678, DF = 1,302, P = 0,196) a věk samice (SY, ASY; F = 1,485, DF = 1,302, P = 0,224). Proporce samic (dle predikce z modelu) v komunálních vrzích je 0,536. V solitérních vrzích pak 0,485.



Obr. 6: Závislost poměru pohlaví na typu vrhu (původní nepredikovaná data)

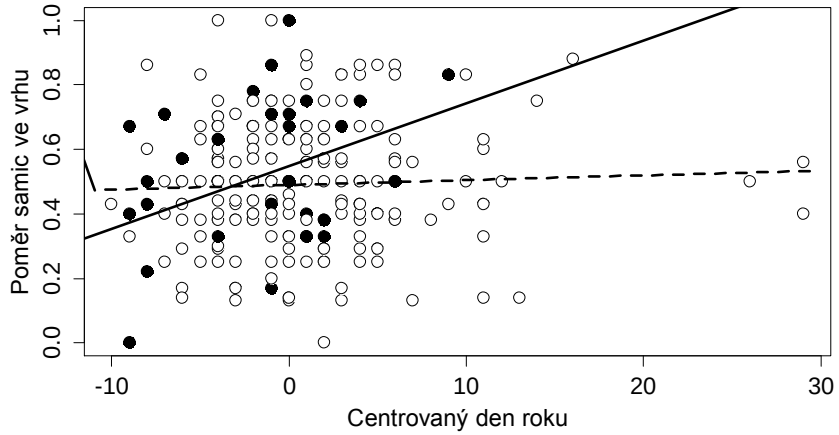
4.4.3. Doba narození

Doba narození mláďat (centrovaný DOY) nemá vliv na poměr pohlaví ve vrhu (lineární model; N = 243, t = 1,043, b = 0,002, P = 0,298). Model jsem v ověřila také pro efekt roku (t = -1,079, P = 0,282), typu vrhu (t = -1,361, P = 0,175) a věk samice (t = -1,227, P = 0,186).

Doba narození je závislá na typu vrhu. Samice z komunálních vrhů rodí dříve (ANOVA; F = 6,845, DF= 1,244, P = 0,001).

4.4.4. Interakce mezi dobou narození a typem vrhu

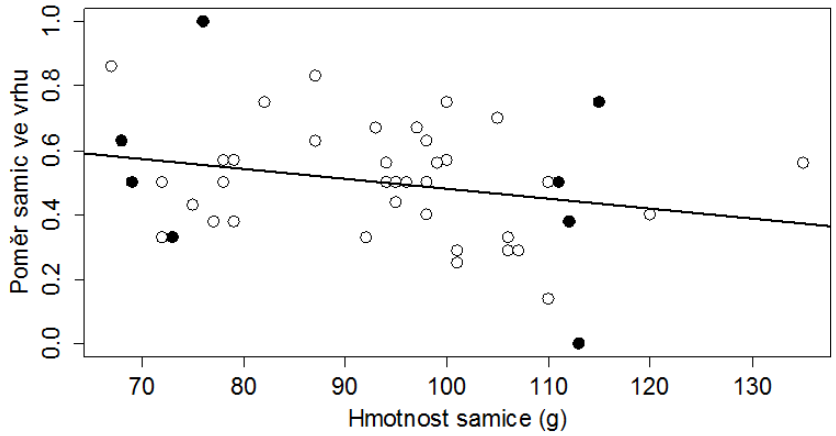
Existuje statisticky průkazná interakce mezi typem vrhu. Čím dříve samice z komunálního vrhu rodí, tím je vyšší je podíl synů ve vrhu (Obr. 7). S pozdějšími porody jejich počet klesá (lineární model; N = 246, t = -2,195, b = -0,017, P = 0,029). Dle predikce z modelu je proporce samic v komunálních vrzích 0,529 a v solitérnícho 0,491.



Obr. č. 7: Interakce centrovaného dnu v roce a typu vrhu (komunální = černá, solitérní = bílá)

4.4.5. Hmotnost samice

Analýza závislosti poměru pohlaví na hmotnostech samic nevykazuje závislost, i když z grafu je patrná mírná tendence těžších samic rodit více synů (Obr. 8; lineární model; N = 45, t = -1,197, b = -0,004, P = 0,239). Model jsem kontrolovala i pro efekt roku (t = -1,206, P = 0,235), typ vrhu (t = 0,012, P = 0,990) a délku tibie, která vypovídá o velikosti samic (t = 0,247, b = 0,005, P = 0,879). Vliv věku samice ověřen nebyl, protože všechny samice obsažené ve vzorku byly nejméně po dvou hibernacích (ASY).

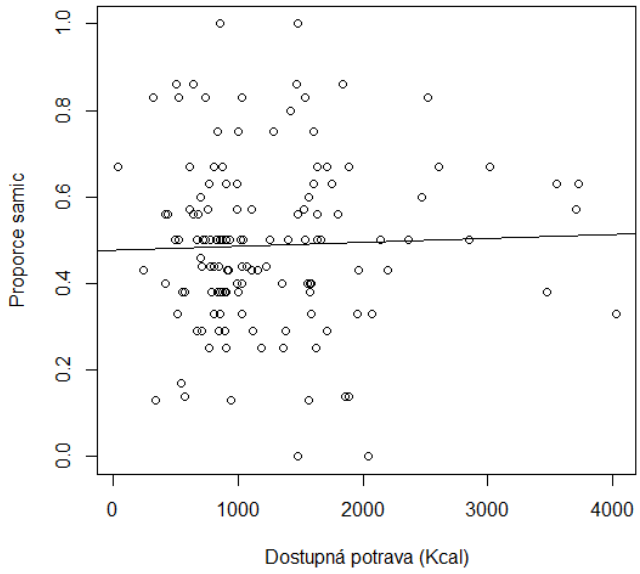


Obr. č. 8: Vliv hmotnosti samice na poměr pohlaví ve vrhu (komunální = černá, solitérní = bílá)

4.4.6. Dostupnost potravy

Nejbližší odhadovaná potrava v okolí budky samice nemá vliv na poměr pohlaví ve vrhu (Obr. 9; lineární model; N = 133, t = 0,255, b = 0,007, P = 0,799). Opět jsem testovala i efekt roku (t = -1,492, P = 0,138), typu vrhu (t = -1,323, P = 0,188) a věk samice (t = 4464, P = 0,643).

Porovnala jsem i vztah hmotnosti samice a potravy v okolí budky. Ovšem ani tento vztah nenaznačuje, že by množství semen na nejbližších stromech mělo vliv na její hmotnost (lineární model; t = 0,385, b = 2,038, P = 0,704).



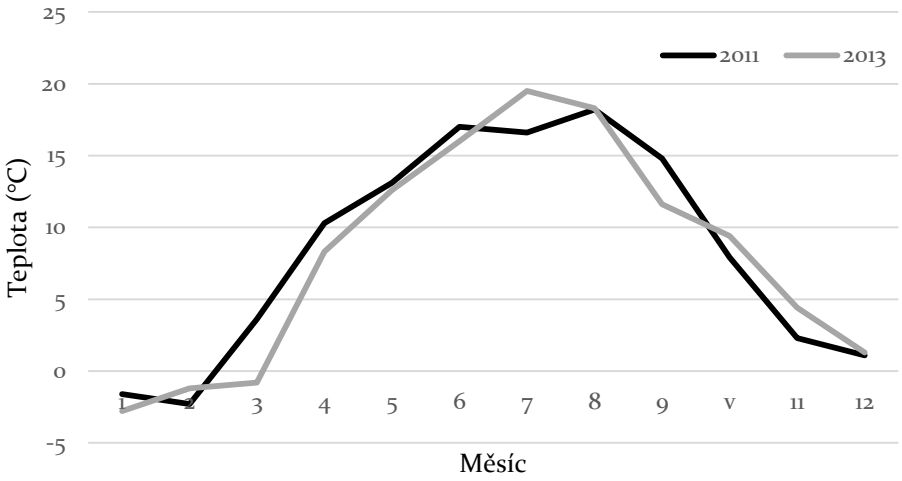
Obr. č. 9: Vliv dostupnosti potravy na poměr pohlaví ve vrhu

5. DISKUZE

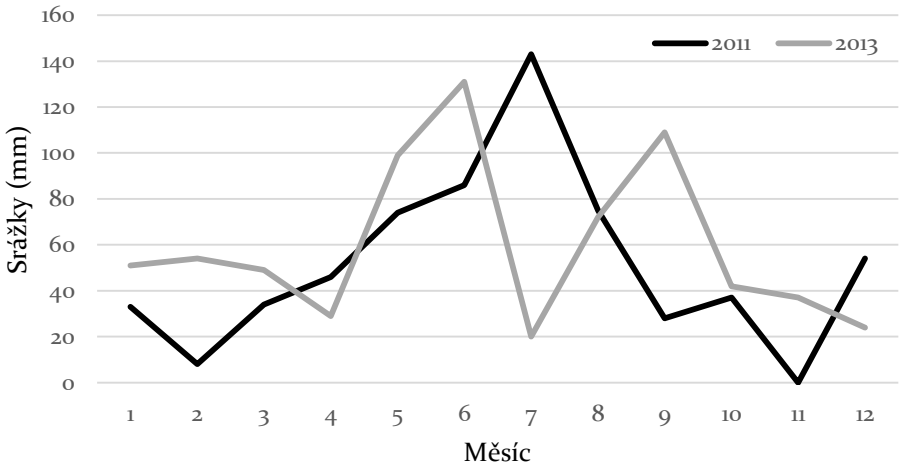
5.1. Porovnání odchytových sezon

Ve výsledcích mého výzkumu se poměr pohlaví mláďat plcha velkého mezi roky 2011 a 2013 výrazně liší. V roce 2011 byl poměr pohlaví ve vrhu 100 : 95 s převahou samic, v roce 2013 převažovali samci v poměru 100 : 112. Předpokládám, že tento výrazný rozdíl byl způsoben interakcí samic s environmentálními podmínkami. Proto jsem se zaměřila na rozdíly, které mezi roky 2011 a 2013 panovaly. Bohužel rokům 2011 a 2013 nepředcházely reprodukční roky, takže je mohu porovnat pouze mezi sebou.

V roce 2013 se mláďata rodila přibližně o týden později ve srovnání s rokem 2011. Tento časový posun mohl být zapříčiněný špatným počasím v době probouzení a reprodukce plchů v roce 2013. Z údajů Českého hydrometeorologického úřadu (Obr. 10 a 11) lze vyčíst, že v roce v olomouckém kraji 2013 byly v červnu mnohem vydatnější srážky, což by mohlo reprodukční chování plchů ovlivnit. Vysoké srážky následně vystřídala nadměrná horka a sucho. Průměrná teplota v červenci a srpnu, kdy dochází k oplození a porodům plcha byla v roce 2013 zhruba o 3°C vyšší, srážky byly naopak minimální (Český hydrometeorologický úřad, 2014).



Obr. č 10: Srovnání teploty v letech 2011 a 2013 (Český hydrometeorologický úřad, 2014)



Obr. č. 11: Srovnání srážek v letech 2011 a 2013 (Český hydrometeorologický úřad, 2014)

Dalším výrazným rozdílem mezi roky 2011 a 2013 je váha mláďat. Zatímco váha matek se v letech 2011-2013 příliš nelišila, v roce 2013 se mláďata rodila signifikantně těžší. Samci a samice byli testováni zvlášť, aby průměrná hmotnost nebyla ovlivněna převahou samců ve vrzích v roce 2013. Z odhadu semen jsme zjistili, že v roce 2013 bylo pravděpodobně více potravy než v roce 2011. Ta však nemohla mít přímý vliv na hmotnost narozených mláďat a ani na hmotnost matek těsně po porodu, protože dozrává později. Nicméně by se to mělo projevit na hmotnosti samice při ukončení laktace a to se nestalo.

Faktem je, že plši synchronizují reprodukční období s reprodukcí dubů a buků a předpokládá se, že jsou schopni tyto plodné roky predikovat (Schlund et al., 2002). To znamená, že pokud má být na podzim bohatá úroda, jsou plší vrhy početnější, takže velikost vrhu koreluje s množstvím budoucích semen (Lebl et al. 2011). Na základě toho se domnívám, že plši jsou nejen schopni predikovat úrodné roky ale také to, jak veliká úroda bude v daný rok.

Vhledem k tomu, že samice v r. 2013 rodily těžká mláďata s výrazným podílem samců je možné, že „očekávaly“ bohatou úrodu a proto do mláďat hodně investovaly. Navzdory tomu, že byli potomci těžší, hmotnost samic ovlivněna nebyla.

Dalo by se to zdůvodnit tím, že v roce 2013 mohla být semena nějak znehodnocena. Mohlo se jednat o následky nadměrných veder a sucha, červovitosti a další důvody, které při odhadu semen nebyly sledovány. Například v terénu jsme pozorovali, že velké množství bukvic bylo prázdných a neobsahovaly semena, ale nedá se s jistotou určit, zda se jednalo o výjimečný stav.

Druhé vysvětlení je mnohem jednodušší. Vzhledem k tomu, že se hmotnost samic mezi roky 2011 a 2013 liší jen velmi málo, je možné, že se pouze jedná o hmotnost samic v optimálních podmínkách, která je dále jen nepatrně ovlivňována množstvím potravy. Pokud je potravy víc, její množství se odrazí pouze na hmotnosti mláďat. S tímto jevem jsem se v literatuře nikde nesetkala, a proto je možné uvažovat jen v teoretické rovině.

5.2.Hmotnost samice

Trivers a Willard předpovídají, že samice v dobré kondici by měla rodit více mláďat toho pohlaví, které následně maximalizuje její fitness. Jako ukazatel dobré nebo špatné kondice se dá použít například hmotnost. Vliv hmotnosti na poměr pohlaví byl prokázán například u soba polárního (*Rangifer T. tarandus;* Kojola & Eloranta, 1989). Jiní autoři zabývající se poměrem pohlaví u laboratorních myší se ovšem domnívají, že je poměr ovlivněn spíše složením potravy než váhou samice (Rosenfeld & Roberts, 2004).

Já jsem s poměrem pohlaví porovnávala váhu samice, měřenou 30-44 dnů před porodem. Zvolila jsem interval 2 týdny. Vliv předporodní vány na proporci samic ve vrhu se neprokázal, i když z grafu byla patrna mírná tendence těžších matek rodit více synů.

Výsledek mohl ovlivněn tím, že data byla nasbírána v dvoutýdenním intervalu, v době, kdy plší samice po probuzení z hibernace velmi rychle přibývají na váze (Kryštufek, 2010).

V případě pokračování výzkumu by bylo vhodné vážení samic co nejvíce přiblížit době početí mláďat. Pravděpodobně by to vyžadovalo častější kontroly vybraných budek a případně i budek v jejich okolí, kdyby se samice přestěhovala. Rovněž vhodné by bylo provádět analýzu s větším vzorkem samic.

Zajímavé by bylo sledovat např. vliv složení potravy (Rosenfeld & Roberts, 2004). Využít by se dalo i trusu v budkách, ale plši se často stěhují a někdy sdílí budku více jedinců (běžně 2-4, ve výjimečném případě až 11), a proto by bylo komplikované s jistotou přiřadit trus ke konkrétní samici.

5.3. Dostupnost potravy

Dle hypotézy lokální kompetice o zdroje (Clark, 1978), jsem předpokládala, že pokud se v okolí budky nachází málo potravy, samice bude mít tendenci plodit více dcer. Tuto hypotézu se prokázat nepodařilo. Nejbližší dostupná potrava neměla žádný vliv na poměr pohlaví, taktéž hmotnost samice s ní nesouvisela. K podobnému závěru došli i Desy & Batzli (1989) při výzkumu lumíků a norníků.

Hypotézu ale zcela zavrhnout nemůžeme. Dle výsledků hmotnost samice také nebyla ovlivněna potravou na nejbližších stromech. Samice jsou pravděpodobně mnohem mobilnější, než jsme předpokládali a nemají problém si pro potravu dojít do větší vzdálenosti. V dalším výzkumu by bylo vhodné zaměřit se na to, v jakém okruhu samice sbírají potravu (například pomocí sledovacího zařízení) a vymezit areál, v kterém by se následně spočítala semena. Přese všechnu snahu je také možné, že odhady semen nebyly úplně přesné.

5.4. Typ vrhu

Solitérní vrhy jsou u plcha velkého typické, ale běžně se vyskytují i vrhy komunální. Pilastro zaznamenal, že množství komunálních vrhů je variabilní mezi jednotlivými roky. Jejich zastoupení se pohybuje od 5% až do 50% z celkového počtu vrhů (Pilastro, 1992; Martin & Pilastro, 1994). Tento jev jsem zaznamenala i já, kdy v roce 2011 bylo pouze 12 komunálních vrhů, ale v roce 2013 jich bylo 39.

Pilastro se domnívá, že tvorba komunálních vrhů u plcha velkého může být výsledkem tří různých strategií. Za prvé se může jednat o výsledek příbuzenské selekce („*kin selection*“). Tato strategie předpokládá aktivní vyhledávání geneticky spřízněné samice pro vytvoření komunálního vrhu (Hamilton, 1964).

Druhá strategie staví na předpokladu, že se jedná o výsledek filopatrie samic, u kterých byla z důvodu špatné fyzické kondice zpožděna jejich disperze. Třetí strategie klade důraz na alternativní reprodukční taktiku, jako odpověď na vysokou populační hustotu a omezený reprodukční prostor (Pilastro et al., 1996).

Benefity plynoucí z kooperace dvou samic spočívají zejména v péči a ochraně potomstva v době, kdy jedna samice shání potravu. Další výhoda spočívá ve sdílení hnízda samice s malým a samice s velkým vrhem. Počet bradavek je více méně konstantní a mláďata se mohou krmit od obou matek. Nemalou výhodou je rovněž kooperace silné samice a mladé samice, nebo samice ve špatné kondici, která by možná sama o sobě do reprodukce nevstoupila nebo by nebyla schopná se o mláďata postarat (Martin & Pilastro, 1994).

Jednou z nevýhod tvoření komunálního vrhu může být zatěžování silnější samice. Bylo pozorováno, že mláďata slabší samice se občas „ztrácejí". Předpokládá se, že se jedná o predaci silnější matky, nebo sourozenecký kanibalismus, protože mláďata druhé matky byla netknutá (Martin & Pilastro, 1994).

Hlavní rozdíl, který Pilastro mezi solitérními a komunálními vrhy zaznamenal, byla hmotnost mladých před hibernací (Pilastro et al. 1994). Mláďata z komunálních vrhů byla těžší a to pozitivně korelovalo s jejich přežíváním a budoucím reprodukčním úspěchem (Sauder & Slade, 1987). Co se týká dalších faktorů (zejm. velikosti vrhu, body mass indexu mláďat, časování reprodukce) žádný rozdíl zaznamenán nebyl (Pilastro, 1992).

Z mých výsledků vyplývá tendence samic z komunálních vrhů rodit více dcer. Výsledek je ovšem těsně nesignifikantní. Dále jsem navzdory Pilastrovým závěrům zaznamenala, že matky v komunálních vrzích rodily prokazatelně dříve.

Pokud bych předpokládala, že komunální vrhy jsou výsledkem příbuzenské selekce, pak by vysoké zastoupení samic ve vrhu bylo v souladu s hypotézou

lokálního navýšení zdrojů (LRE). Přestože LRE předpokládá výskyt helperů a ne tvorbu komunálních vrhů, já tento případ považuji za LRE, protože v obou případech se jedná o filopatrické pohlaví, které pomáhá rodičům nebo příbuzným snížit investice (Komdeur et al., 1997). Navíc samice, které komunální vrhy utvoří, jsou obvykle geneticky spřízněné. Proto by matka měla preferovat právě filopatrické pohlaví (Silk & Brown, 2008).

Kdybychom předpokládali druhý případ, že samice tvoří komunální vrhy z důvodu špatné fyzické kondice jedné ze samic, mohla by dle Trivers-Willardovy hypotézy tato slabá samice vychylovat poměr na stranu toho pohlaví, které je méně ovlivňované reprodukčním neúspěchem. Obvykle se jedná o dcery. Kdyby ve vrhu silnější samice rodila dcery a syny v rovnováze a slabší samice naopak převahu dcer, pak by celkový poměr pohlaví byl vychýlený na stranu dcer. Podobný vztah mezi dobrou kondicí samice a tendencí rodit více synů naznačovaly i mé výsledky týkající se interakce mezi typem vrhu a časováním porodu.

Dle třetí strategie jsou komunální vrhy tvořeny jako odpověď na vysokou populační hustotu. Pilastro také dodává, že nejvíce komunálů bylo tvořeno právě v letech, kdy byla populace velmi početná (Pilastro, 1992; Martin & Pilastro, 1994). Pokud by samice opravdu reagovaly na populační hustotu vyšším podílem dcer ve vrhu, pouze by hustotu ještě více zvýšily, protože samice jsou filopatrické.

5.5. Interakce mezi typem a časováním vrhu

Interakce mezi typem a časováním vrhu měla průkazný vliv na poměr pohlaví. Interakce je způsobena samicemi z komunálních vrhů. Čím dříve rodí, tím je větší proporce synů. S pozdějšími porody se zvyšuje proporce dcer.

Pilastro zjistil, že časování porodu matky koreluje s jejím body mass indexem, tzn., že tlustší samice rodí dřív. Další významný objev je, že včasné časování

porodu pozitivně korelovala s hmotností juvenilů před hibernací, která má vliv i na jejich přežití. Čím dříve byla mláďata porozena, tím vyšší byla jejich hmotnost před hibernací a ta následně pozitivně korelovala s jejich reprodukčním úspěchem, což bylo ověřeno i na dalších savcích (Pilastro et al., 1996; Green & Rothstein, 1993; Pilastro et al., 1994).

Dle mého názoru se může jednat o potvrzení Trivers – Willardovy hypotézy. Doba porodu závisí na body mass indexu samice. Tím pádem samice v nejlepší kondici budou rodit mezi prvními, s vyšším podílem samců - tedy toho pohlaví, které může mít z jejich dobré kondice největší prospěch. Brzy narozená mláďata navíc mají více času dobře se připravit na hibernaci a to má také významný vliv na jejich kondici. U plchů panuje promiskuitní systém, který by právě silnému samci v dobré kondici mohl poskytnout dostatečnou výhodu na to, aby se znak v populaci ustálil (Pilastro et al., 1996, Trivers & Willard, 1973).

I přesto, že vztah nebyl signifikantní by na platnost Trivers – Willardovy hypotézy mohly odkazovat výsledky analýzy vlivu hmotnosti samice na poměr pohlaví. Z grafu byla patrná jistá tendence těžších samic plodit více samců a je otázka, jak by výsledky vypadaly, kdyby data byla sesbírána v kratším intervalu, takže tuto hypotézu nemůžeme jednoznačně zamítnout.

6. ZÁVĚR

V této diplomové práci jsem došla k následujícím závěrům:

1) Poměr pohlaví plcha velkého je za obě sezony vyrovnaný 100 : 103 (F: M), ale liší se mezi roky 2011 (100 : 95) a 2013 (100 : 112).

2) Proporce samic je prokazatelně ovlivněna interakcí mezi typem vrhu a časováním porodu. Interakce je způsobena samicemi z komunálních vrhů, které mají v raných vrzích vyšší proporci synů, ta se zmenšuje s pozdějšími porody.

3) Samice z komunálních vrhů mají tendenci mít ve vrhu větší proporci dcer než samice ze solitérních vrhů.

4) Ostatní faktory (hmotnost samice, dostupnost potravy, datum vrhu) neměly na proporci samic prokazatelný vliv.

5) Mláďata se v roce 2013 rodila prokazatelně později než v roce 2011. Průměrná data vrhu byla 2. 8. 2011 a 8. 8. 2013.

6) Porodní hmotnost samců je prokazatelně vyšší než porodní hmotnost samic. Mláďata se v roce 2013 rodila signifikantně těžší. Průměrná váha v roce 2011 byla 3,45 a v a v roce 2013 4,01. Hmotnost matek se mezi jednotlivými roky liší jen velmi málo.

7) Odhady semen naznačují, že v roce 2013 bylo více potravy než v roce 2011, vztah je ale těsně nesignifikantní.

CITOVANÁ LITERATURA

Adamík, P., & Kráľ, M. (2008). Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology, 275*, stránky 209–215.

Anděra, M. (15. 3 2006). *Mapa rozšíření druh plch velký Glis glis (Linnaeus,1766)*. Získáno 14. 4. 2014, z Biolib.cz: http://www.biolib.cz/cz/taxonmap/id59/

Anděra, M., & Horáček, I. (2005). *Poznáváme naše savce* (2. vyd.). Praha: Sobotales.

Anderson, R., & Bergström, S. (1998). Maternal Malnutrition Associated with a Low Sex Ratio at Birth? *Human Biology, 70*(6), 1101-1106.

Basolo, A. (1994). The Dynamics of Fisherian Sex-ratio Evolution: Theoretical and Experimental Investigations. *The American Naturalist, 144*(3), 473-490.

Betzig, L., & Weber, S. (1995). Presidents Prefere sons. *Politics and the Life Sciences, 14*(1), 61-64.

Büchner, S., Stubbe, M., & Striese, D. (2003). Breeding and biological data for the Common Dormouse (Muscardinus avellanarius) in eastern Saxony (Germany). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 43*, 19-26.

Cagnacci, A., Renzi, A., Arangino, S., Alessandrini, C., & Volpe, A. (2004). Influence of The Maternal Weight on the Secondary Sex Ratio of Human Offspring. *Human Reproduction, 19*(2), 442-444.

Cameron, E. Z. (2004). Facultative Adjustment of Mammalian Sex Ratios in Support of the Trivers–Willard Hypothesis: Evidence for a Mechanism. *Proceedings Biological Sciences/ The royal society, 271*(1549), 1723-1728.

Cameron, E. Z., Lemons, P. R., Bateman, P. W., & Bennet, N. C. (2008). Experimental alteration of litter sex ratios in a mammal. *Proceedings Biological Sciences/ The royal society, 275*(1632), 323-327.

Cameron, E., & Dalerum, F. (2009). Trivers-Willard Effect in Contemporary Humans: Male-Biased Sex Ratios among Billionaires. *PLoS ONE, 4*(1), 4195.

Carvalho, A. B., Sampaio, M. C., Vandaras, R. F., & Klaczko, B. L. (1998). An Experimental Demonstration of Fisher's Principle: Evolution of Sexual Proportion by Natural Selection. *Genetics Society of America, 148*(2), 719-731.

Clark, A. (1978). Sex Ratio and Local Resource Competition in a Prosimian Primate. *Science, 201*(4351), 163-165.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., & Guinness, F. E. (1984). Maternal Dominance, Breeding Success and Birth Sex Ratios in Red Deer. *Nature, 308*(5957), 358-360.

Clutton-Brock, T., & Iason, G. (1986). Sex ration variation in mammals. *Quarterly Review of Biology, 61*(3), 339-374.

Český hydrometeoroligický úřad. (2. 5 2014). Načteno z Územní teploty: http://portal.chmi.cz/portal/dt?action=content&provider=JSPTabContainer&menu=JSPTabContainer/P4_Historicka_data/P4_1_Pocasi/P4_1_4_Uzemni_teploty&nc=1&portal_lang=cs#PP_Uzemni_teploty

Český hydrometeorologický úřad. (2. 5 2014). Načteno z Územní srážky: http://portal.chmi.cz/portal/dt?menu=JSPTabContainer/P4_Historicka_data/P4_1_Pocasi/P4_1_5_Uzemni_srazky

Darwin, C. (1981). *The descent of man, and selection in relation to sex.* Princeton: Princeton University Press.

Darwin, C. (2005). *Principy Pohlavního Výběru. O Pohlavním Výběru* (1. vyd.). (H. Maursault-Rejková, Překl.) Praha: Academia.

Desy, E. A., & Batzli, G. O. (1989). Effect of food availability and predation on prairie vole demography: A field experiment. *Experimantal Ecology, 70*, 411-421.

Dorak, M. T., Lawson, T., Machulla, H. K., Mills, K. I., & Burnett, A. K. (2002). Increased heterozygosity for MHC class II lineages in new born males. *Genes and Immunity, 3*, 263-269.

Dušek, A. (2007). Bude to chlapeček nebo holčička? Jak ovlivnit pohlaví potomka. *Vesmír, 86*, 484-486.

Edwards, A. W. (2000). Karl Düsing (1884) on The Regulation of the Sex-Ratio. *Theoretical Population Biology, 58*(3), 255-257.

Fietz, J., Kager, T., & Schauer, S. (2009). Is energy supply the trigger for reproductive activity in male edible dormice (Glis glis)? *Journal of Comparative Physiology B, 179*(7), 829-837.

Fietz, J., Klose, S. M., & Kalko, E. K. (2010). Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-offs in edible dormice (Glis glis). *Naturwissenschaften, 97*(10), 883-890.

Fisher, R. A. (1930). *Sexual Reproduction And Sexual Selection. The Genetical Theory of Natural Selection* (1. vyd.). Oxford: Clarendon press. Chapter VI.

Flegr, J. (2005). *Evoluční biologie* (1. vyd.). Praha: Academia.

Frank, S. (1990). Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics, 21*, 13-55.

Gigirey, A., & Rey, J. M. (1999). Faecal analysis of the edible dormouse (Glis glis) in the northwest Iberian Peninsula. *Zeitschrift für Säugetierkunde, 64*, 376-379.

Glosling, L. (1986). Selective Abortion of Entire Litters in the Coypu: Adaptive Control of Offspring Production in Relation to Quality and Sex. *The American Naturalist, 127*(6), 772-795.

Grand, V., & Irwin, R. (2005). Follicular Fluid Steroid Levels and Subsequent Sex of Bovine Embryos. *Journal of Experimental Zoology, 330A*(12), 1120-1125.

Grant, V. J. (1996). Sex Determination and the Maternal Dominance Hypothesis. *Human Reproduction, 11*(11), 2371-2375.

Grant, V. J., & Chamley. (2010). Can Mammalian Mothers Influence the Sex of Their Offspring Peri-Conceptually? *Reproduction, 140*, 425-433.

Grant, V. J., Irwin, R. J., Standley, N., Shelling, A., & Chamley, L. (2008). Sex of Bovine Embryos May Be Related to Mothers' Preovulatory Follicular Testosteron. *Biology of Reproduction, 78*(5), 812-815.

Green, W. C., & Rothstein, A. (1993). Persistent influences of birth date on dominance, growth and reprodductive success in bison. *Journal of Zoology, 230*(2), 177-186.

Grodziński, W., & Sawicka-Kapusta, K. (1970). Energy Values of Tree-Seeds Eaten by Small Mammals. *Oikos, 21*(1), 52-58.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour I. & II. *Journal of Theoretical Biology, 7*, 1-52.

Hamilton, W. D. (1967). Extraordinary sex ratios. *Science, 156*(3774), 477-488.

Hardy, C. V. (2002). *Sex Ratios: Concepts and Research Methods* (1. vyd.). New York: Cambridge University Press.

Helle, S., Laaksonen, T., Adamsson, A., Paranko, J., & Huitu, O. (2008). Female Field Voles With High Testosterone and Glucose Levels Produce Male-Biased Litters. *Animal Behaviour, 75*(3), 1031-1039.

Huck, U. W., Pratt, N. C., Labov, J. B., & D., L. R. (1988). Effects of age and parity on litter size and offspring sex ratio in golden hamsters (Mesocricetus auratus). *Journal of Reproduction Fertility, 83*, 209-214.

Charnov , E. (1979). Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 76*(5), 2480-2484.

Charnov, E. (1979). Genetical evolution of the patterns of sexuality: Darwinian fitness. *The American Naturalist, 113*, 465-480.

James. (2006). Are there Preconceptional Determinants of Mammalian Sex? A Response to Boklag. *Human Reproduction, 21*(10), 2486-2490.

Kellokumpu-Lehtinen, P., & Pelliniemi, L. (1984). Sex Ratio of Human Conceptuses. *Obstet Gynecol, 64*(2), 220-222.

Kimura, K., Spate, L. D., Green, M. P., & Roberts, R. M. (2005). Effects of D-Glucose Concentration, D-Fructose, and Inhibitors of Enzymes of the Pentose Phosphate Pathway on the Development and Sex Ratio of Bovine Blastocysts. *Molecular Reproduction and Development, 72*(2), 201-207.

Kojola, I., & Eloranta, E. (1989). Influences of Maternal Body Weight, Age, and Parity on Sex Ratio in Semidomesticated Reindeer (Rangifer T. tarandus). *Evolution, 63*(6), 1331-1336.

Komdeur, J., Daan, S., Tinbergen, J., & Mateman, C. (1997). Extreme adaptive modification in sex ratio of Seychelles wabler´s eggs. *Nature, 385*, 522-525.

Kruuk, L. E., Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Pemberton, J. M., & Guinnes, F. E. (1999). Population density affect sex ratio variation in red deer. *Nature, 399*(6735), 459-461.

Kryštufek, B. (2010). Glis glis (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species, 42*(1), 195-106.

Lebl, K., Rotter, B., Kürbisch, K., Bieber, C., & Ruf, T. (2011). Local environmental factors affect reproductive investment in female edible dormice. *Journal of Mammalogy, 92*(5), 926-933.

MacDowell, E., & Lord, E. (2005). Data on the primary sex ratio in the mouse. *The Anatomical Record, 31*(2), 143-148.

Martin, G., & Pilastro, A. (1994). Communally breeding dormice, Glis glis, are close kin. *Animal Behaviour, 47*(6), 1485-1487.

Mathews, F., & Johnston, P. J. (2008). You Are what Your Mother Eats: Evidence for Maternal Preconception Diet Influencing Foetal Sex in Humans. *Proceedings Biological Sciences/ The royal society, 275*(164), 1661-1667.

McClure, P. (1981). Sex-Biased Litter Reduction in Food-Restricted Wood Rats (Neotoma floridana). *Science, 211*(4486), 1058-1060.

McMillen, M. M. (1979). Differential Mortality by Sex in Fetal and Neonatal Deaths. *Science, 204*(4388), 89-91.

Mealey, L. (2000). *Sex Differences: Development and Evolutionary Strategies* (1. vyd.). San Diego: Academic press.

Morris, P. (1997). A review of the fat dormouse (Glis glis) in Britain. *Nature of Croatia, 6*(2), 163-176.

Pergamen, E., Fiddler, M., Cho, N., Johnson, D., & Holmgren, W. J. (1994). : Fertilization and Early Embryology: Sexual Differentiation and Preimplantation. *Human Reproduction, 9*(9), 1730-1732.

Pilastro, A. (1992). Communal nesting between breeding femalesin a free-living population of fat dormouse (Glis glis). *Bolletino di Zoologia, 59*(1), 63-68.

Pilastro, A., Gomiero, T., & Martin, G. (1994). Factors affecting body mass of young fat dormice (Glis glis) at weaning and by hibernation. *Journal of Zoology, 234*(1), 13-23.

Pilastro, A., Missiaglia, E., & Marin, G. (1996). Age-related reproductive successin solitarily and communally nesting female dormice (Glis glis). *Journal of Zoology, 239*(3), 601-608.

Pilastro, A., Tavecchia, G. A., & Marin, G. (2009). Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology, 84*(7), 1784-1792.

Ridley, M. (1999). *Červená královna* (1. vyd.). (M. Konvička, Překl.) Praha: Mladá fronta.

Rosenfeld, C. S., & Roberts, R. M. (2004). Maternal Diet and Other Factors Affecting Offspring Sex Ratio: A Review. *Biology of Reproduction*(71), 1063–1070.

Saling, M. P. (1991). How the Egg Regulates Sperm Function During Gamete Interaction: Facts and Fantasies. *Biology of Reproduction, 44*(4), 246-251.

Sauder, J. R., & Slade, N. A. (1987). Uinta ground squirrel demography: is body mass a better categorical variable then age? *Ecology, 68*(3), 642-650.

Shargal, D., Shore, L., Roteri, N., Terkel, A., Zorovsky, Y., Shemesh, M., & Steinberger, Y. (2008). Fecal Testosterone is Elevated in High Ranking Female Ibexes (Capra nubiana) and Associated with Increased Aggression and a Preponderance of Male Offspring. *Theriogenology, 68*(6), 673-680.

Shaw , R., & Mohler, J. (1953). The selective significance of sex ratio. *The American Naturalist, 87*(137), 337-342.

Schlund, W., Scharfe, F., & Ganzhorn, J. U. (2002). Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (Glis glis). *Mammalian biology, 67*(4), 219-232.

Silk, J. (1983). Local Resource Competition and Facultative Adjustment of Sex Ratios in Relation to Competitive Abilities. *The American Naturalist, 121*(1), 56-66.

Silk, J., & Brown, G. (2008). Local resource competition and local resource enhancement shape primate birth sex ratio. *Proceedings Biological Sciences/ The royal society, 275*(1644), 1761-1765.

Tkadlec, E. (2008). *Populační ekologie: Struktura, růst a dinamika populací* (1. vyd.). Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci.

Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring. *Science, 179*(4068), 92-95.

Weinberg, C. R., Baird, D. D., & Wilcox, A. J. (1995). Endocrinology: The Sex of the Baby may be Related to the Length of the Follicular Phase in the Conception Cycle. *Human Reproduction, 10*(2), 304-307.

Wilz, M., & Heldmaier, G. (2000). Comparison of hibernation, estivation and daily torpor in the edible dormouse, Glis glis. *Journal of Comparative Physiology B, 170*(7), 511-521.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effect models and extensions in ecology.* New York: Springer.

o