UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

PEDAGOGICKÁ FAKULTA

Katedra biologie

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Anežka Tydlačková

Přírodopis se zaměřením na vzdělávání a Anglický jazyk se zaměřením na vzdělávání

Reprodukční strategie drobných hlodavců

Olomouc 2025

vedoucí práce: Mgr. Anežka Holcová Gazárková PhD.

Prohlášení

Prohlašuji tímto, že jsem bakalářskou práci na téma *Reprodukční strategie drobných hlodavců* vypracovala samostatně s použitím uvedených literárních zdrojů, pod vedením svého vedoucího bakalářské práce.

V Olomouci dne 19. 6. 2025 ……

Anežka Tydlačková

Poděkování

Ráda bych vyjádřila své upřímné poděkování vedoucí mé bakalářské práce Mgr. Anežce Holcové Gazárkové, Ph.D., za její odborné vedení, vstřícnost, cenné rady a trpělivost při vypracovávání této práce. Dále patří mé poděkování mojí rodině a přátelům za neustálou podporu, pochopení a motivaci.

Obsah

1 Úvod 6
2 Cíle práce 7
3 Základy systematiky a reprodukční chování hlodavců, ... 8
3.1 Hlodavci 8
3.2 Reproduktivní strategie 8
3.3 Sexuální systémy u hlodavců 9
3.3.1 Promiskuita 9
3.3.2 Polygynie 10
3.3.3 Monogamie 10
3.3.4 Eusociální chování 11
3.4 Přehled rozmnožovacích strategií vybraných druhů hlodavců 11
4 Vnější vlivy ovlivňující rozmnožování 13
4.1 Populační cykly 13
4.2 Fotoperioda 14
4.3 Potrava 15
4.3.1 Vliv dostupnosti potravy na plcha velkého (*Glis glis*) 16
4.4 Predace 17
4.5 Vliv člověka na populace 18
5 Rozmnožování a jeho jevy 20
5.1 Hormonální řízení reprodukce u hlodavců 20
5.1.1 Neuropeptidová regulace reprodukce 20
5.1.2 Hormonální komunikace mezi mozkem a gonádami 21
5.1.3 Hormony samic 21
5.1.4 Hormony samců 22
5.1.5 Další hormony ovlivňující reprodukci 22
5.2 Jevy v průběhu rozmnožování 22
5.2.1 Estrus a ovulace 23
5.2.2 Vliv feromonů a pachu 24
5.2.3 Konkurence spermií 25
5.2 Jevy během březosti 26
5.2.1 Embryotická diapauza 26

5.2.2 Potrat a resorpce 27
5.2.3 Trivers-Willard hypotéza 27
5.3 Chování po březosti 28
5.3.1 Zkušenosti matek 28
5.3.2 Otcovská péče 29
5.3.1 Komunální hnízdění 29
5.3.2 One-half rule 30
5.3.3 Laktace 30
5.3.4 Infanticida 31
Závěr 34
Referenční seznam 35
Seznam tabulek 49

1 Úvod

Reprodukce je základní biologický proces, jehož hlavní funkcí je zajištění přenosu genetické informace do následujících generací a zachování druhu. U savců, a zvláště u hlodavců (*Rodentia*), kteří tvoří přibližně 44 % všech savčích druhů (Zima & Macholán, 2021), hraje rozmnožování zásadní roli nejen z hlediska přežití jednotlivce, ale i z pohledu populační dynamiky, ekologických interakcí a evolučních strategií. Drobní hlodavci jsou rozšířeni napříč různými biotopy a vykazují vysokou míru morfologické, fyziologické i behaviorální diverzity, včetně rozmanitých způsobů rozmnožování.

Vzhledem k jejich krátké generační době, vysoké reprodukční kapacitě a ekologické citlivosti jsou drobní hlodavci často využíváni jako modelové organismy při výzkumu populačních cyklů, vlivu prostředí na plodnost či hormonální regulace reprodukce (Goldman *et al.*, 2007; Krebs, 2013). Z hlediska evoluce u nich nacházíme široké spektrum reprodukčních strategií, od rychle se množících r-stratégů až po stabilnější K-stratégy (Pianka, 1970), stejně jako různé formy sexuálních systémů včetně monogamie, polygamie, promiskuity a eusociálního chování (Emlen & Oring, 1977; Szala & Shackelford, 2019).

Cílem této práce je poskytnout ucelený přehled reprodukčních strategií drobných hlodavců. Poukázat na jejich hormonální řízení, reprodukční jevy a vnější faktory, které ovlivňují úspěšnost rozmnožování. Pozornost je věnována také ekologickým a antropogenním vlivům, jako je dostupnost potravy, predace, fotoperioda nebo klimatické změny, které mohou mít zásadní dopad na reprodukční chování i populační hustotu (Myers & Krebs, 1974; Vasantha, 2016; Wan et al., 2022).

Porozumění těmto procesům je nezbytné nejen pro oblast teoretické biologie a ekologie, ale i z hlediska aplikované vědy, například při hodnocení stability ekosystémů, predikci populačních výkyvů nebo při návrhu udržitelných metod kontroly škodlivých druhů (Buckle & Smith, 2015; Witmer, 2022). Reprodukční strategie drobných hlodavců tak představují vhodný modelový systém pro studium adaptivních mechanismů živočichů žijících v proměnlivých prostředích.

2 Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je blíže informovat o reprodukčních strategiích drobných hlodavců shrnutím poznatků z dostupné literatury a relevantních internetových zdrojů a poskytnout tak ucelený pohled na danou problematiku.

3 Základy systematiky a reprodukční chování hlodavců,

3.1 Hlodavci

Hlodavci (*Rodentia*) jsou nejpočetnější řád savců (*Mammalia*), který zaujímá okolo 44 % všech druhů této třídy. Jsou rozšířeni po celém světě, což se projevuje v jejich rozmanitosti a adaptacích. Velikostí bývají menšího vzrůstu, avšak v řádu se vyskytuje i rod kapybara (*Hydrochoerus*), jehož jedinci můžou dosahovat až 80 kg. Zpravidla jsou býložraví a semenožraví, ale můžou být i všežraví. Jejich hlavním znakem jsou jejich hlodáky, které vznikly přeměnou řezáků, jenž jsou zepředu kryté tlustou sklovinou a neustále dorůstají, kvůli čemu musí docházet k pravidelnému obrušování. Na místě chybějících špičáků mají typickou mezeru nazývající se diastema, která odděluje hlodáky od zbylých zubů (Anděra & Gaisler, 2012; Zima & Macholán, 2021).

Klasifikace hlodavců je komplikovaná záležitost. Patří do nadřazené skupiny *Glires* spolu se zajícovci (*Lagomorpha*). Obvykle jsou rozděleni do 28-36 čeledí. Systematika je především postavena na jejich lebce, kdy se posuzuje morfologie chrupu a stavba žvýkací svaloviny a čelisti. Jedna ze stěžejních prací, která dává dohromady základní systematiku hlodavců podle typu čelistní svaloviny, byla napsána Brandtem a vydána v roce 1855. V té práci definoval čtyři základní kategorie: sciuromorfní, myomorfní a hystrikomorfní. Ve dvacátém století přibyla další kategorie, a to protrogomorfní. Stavba dolní čelisti též slouží ke kategorizaci hlodavců a podle daného typu se hlodavci rozdělují na podřády. Zde se podle tvaru dolní čelisti a polohy angulárního výběžku hlodavci dělí na sciurognátní tedy veverkočelistní a hystrikognátní, což jsou dikobrazočelistní, kteří mají robustnější a širší strukturu. Typy svaloviny a typy lebky se můžou vzájemně kombinovat (Brandt, 1855; Landry, 1999; Zima & Macholán, 2021).

3.2 Reproduktivní strategie

V přírodě se u živočichů vyskytují dvě základní reproduktivní strategie: r-strategie a K- strategie. Živočichové spadající do kategorie r-stratégů se obvykle vyznačují rychlým vývojem, brzkou pohlavní dospělostí, vysokou úmrtností, malým vzrůstem těla, omezenou rodičovskou péčí, krátkým životem a vysokým množstvím potomků. Jejich reprodukční strategie je adaptace k přežití v nestabilních podmínkách jako jsou například nejistota potravy nebo predace (Pianka, 1970; Shonkwiler *et al.*, 2009; Singh *et al.*, 2019). Tato strategie je u hlodavců převažující. Mezi r-stratégy se řadí například norník rudý (*Clethrionomys glareolus*), který má ve vrhu až 8 mláďat a při vhodných podmínkách první vrhy sezóny dosáhnou pohlavní

dospělosti ve stejné sezóně (Bergstedt, 1965; Anděra & Gaisler, 2012). Dalším velmi typickým případem je potkan (*Rattus norvegicus*), který se množí po celý rok a jeho samice je schopna zabřeznout ihned po porodu, avšak je schopen se dožít maximálně tří let (Anděra & Gaisler, 2012).

K-stratégové jsou u hlodavců méně běžní. Rozmnožují se výrazně méně častěji u jejich potomků převažuje spíše kvalita než kvantita. Jejich průměrné dožití je delší, více investují do jednotlivých potomků v rámci energie a rodičovské péče, jsou většího vzrůstu, dospívají pomalu a při vnějších změnách, jako jsou například výkyvy počasí, je jejich populace stabilnější. Typickým příkladem u hlodavců je Bobr evropský (*Castor fiber*), jehož samice má vrhy jen jednou ročně, pohlavní dospělosti dosahuje až ve tří letech a v přírodě se dožívá kolem dvanácti let. Plch velký (*Glis glis*) se dožívá až 9 let, ale velkou část svého života hibernuje a rozmnožuje se jen párkrát za život při dostatku potravy. Při neúrodě se nemusí daný rok vůbec rozmnožit (Kager Fietz, 2009; Anděra & Gaisler, 2012).

3.3 Sexuální systémy u hlodavců

V živočišné říši, a tedy i u hlodavců rozeznáváme různé přístupy, jakým druhy získávají partnera. Tyto systémy charakterizují sexuální chování, přístup k partnerství a jsou dále spojovány s jevy jako rodičovská péče, která se v každém systému projevuje jinak. Okolí a jeho zdroje mají velký vliv na výběr partnera a jiné podmínky můžou strategie výběru a sexuálního chování změnit (Emlen & Oring, 1977).

Strategie se dělí hlavně podle toho, kolik mají daní jedinci partnerů. Mezi základní strategie, co se partnerských systémů u hlodavců týká, se řadí monogamie, kdy jedinec má jen jednoho partnera. Druhou základní kategorií je polygamie, tedy jev, kdy samec nebo samice zpravidla mají více partnerů. Polygamie se dále dělí na dvě formy podle toho, které z pohlaví má vícero partnerů. Když má samec více samic, tak je to polygynie a pokud má samice více samců, nazýváme to polyandrie (Szala & Shackelford, 2019). U savců je zpravidla monogamie a polyandrie vzácná, zatímco polygynní a promiskuitní systémy jsou dominantní (Keil & Sacher, 2010).

3.3.1 Promiskuita

Promiskuita, tedy nestálost partnerů je velmi častá reprodukční strategie mnoha hlodavců. Promiskuita přináší velké množství výhod nejen jednotlivcům, ale i celé populaci. Samice některých myší nebo třeba hrabošů využívají promiskuity jako jednu z taktik ke snížení potencionální infanticidy ze strany samců, protože u hlodavců mláďata v jednom vrhnu můžou

mít více otců, kteří tak nebudou riskovat zabití mláděte, jenž může být potencionálně jejich (Ebensperger, 1998).

Mezi další výhody patří genetická variabilita, jenž pomáhá zamezit incestu, posiluje populaci a adaptabilitu druhu (Erhardt *et al.*, 2024). Například u samice morčete lasicovitého (*Galea musteloides*), která měla během páření přístup k více partnerům, bylo množství přeživších mláďat výrazně vyšší oproti samici z kontrolnímu vzorku, kde samice byla v kontaktu jen s jedním samcem. Při experimentu byli využiti stejní samci, a u samic docházelo ke spolupráci při péči o mláďata, takže lze vymezit zanedbání péče o mláďata nebo nekvalita samců. Může tady nastávat kompetice spermií nebo kryptická volba samice, kdy je samice po kopulaci schopna manipulovat s ejakulátem v jejím reprodukčním traktu, a tak do jisté míry ovlivnit otcovství jejího vrhu. Tyto jevy jsou typické pro promiskuitní druhy, kdy se samci snaží zajistit co nejvíce svých potomků a samice dbají na co nejlepší kvalitu genetického materiálu, který zaručí přežití a úspěch jejích mláďat (Eberhard, 1966; Keil & Sacher, 2010).

3.3.2 Polygynie

Polygynie, tedy když má samec více samic, je považována za nejčastější typ páření u hlodavců. Mezi příklady polygynie můžeme zařadit morče divoké (*Cavia aperea*) (Asher *et al.* 2004) nebo hraboše hospodárného (*Microtus oeconomus*) (Heske & Ostfeld, 1990). Polygynie se dělí na dva základní typy: defenzivní a nedefenzivní (defense a non-defense). Defenzivní polygynie nastává, když si samec brání přístup ke svým samicím v období rozmnožování. Pokud u samce nedochází k obraně samic, jedná se o nedefenzivní polygynii. Při defenzivní polygynii samci nebojují jen o samice, ale také o teritorium, kde se samice nachází. (Dobson, 1984). Mezi druhy s defenzivní polygynií patří například urzon kanadský (*Erethizon dorsatum*) (Sweitzer & Berger, 1998) nebo sysli (*Spermophilus spp.*) (Wolff, 2007). Samci využívající nedefenzivní polygynie většinou putují přes větší vzdálenosti, aby dosáhli samic. Tehdy hraje důležitou roli to, kdo přijde jako první (Waterman, 2007). Mezi hlodavce s nedefenzivní polygynií se řadí například myš hvízdavá (*Parotomys brantsii*) (Jackson, 1999).

3.3.3 Monogamie

Monogamie, což je u savců, a hlavně u hlodavců celkem neobvyklý jev, kdy samec ani samice nemají žádné další partnery. Monogamie nastává, pokud není žádný potenciál k polygamii (Emlen & Oring, 1977), protože je většinou pro samce nevýhodná. Monogamie může nastat v situacích, kdy je péče samce o mláďata důležitá pro přežití mláďat, a tak samec nemá příležitost hledat další samice, protože přežití jeho potomků je důležitější. Tento typ

monogamie se nazývá obligátní – povinná monogamie. Mezi zástupce této monogamie se řadí myš kalifornská (*Peromyscus californicus*) nebo křečík bělonohý (*Peromyscus polionotus*) (Foltz, 1981; Wolff, 2007). Dalším typem monogamie je fakultativní – nepovinná monogamie, ke které může dojít, pokud je tak nízká hustota populace daného druhu, že jeden samec vychází na jednu samici (Kleiman, 1977).

Mezi velmi typický příklad monogamie hlodavců se řadí hraboš prérijní (*Microtus ochrogaster*), což je ve svém rodu výjimka, protože ostatní druhy hrabošů jako například hraboš pensylvánský (*Microtus pennsylvanicus*) nebo hraboš horský (*Microtus montanus*) neprojevují žádné náznaky monogamie. (Carter & Getz, 1993). Ale i přesto, že je hraboš prérijní monogamní, tak jeho věrnost jako u značné části monogamních živočichů není dokonalá, protože v experimentu Ophir *et al.* (2008) při rozmnožování tohoto druhu hrabošů bylo procento mláďat zplozené s partnerem samice 80,8 %.

3.3.4 Eusociální chování

U hlodavců se vyvinula i neobvyklá adaptace. Tou výjimkou je eusociální chování, které se jinak vyskytuje většinou jen u hmyzu řádu blanokřídlí (*Hymenoptera*) podřádu *Isoptera*. Tady toto chování mají u hlodavců dva druhy rypošů, a to rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) a rypoš damarský (*Fukomys damarensis*). Rypoši žijí v podzemí, kde vytváří rozsáhlou síť labyrintů a v každodenním životě hraje velkou roli spolupráce.

Eusociální společenstvo u rypoše lysého většinou obsahuje jednu reprodukční samici „královnu“ a 1-3 plodné samce. Ostatní jedinci, kterých můžou být i desítky, fungují jako dělníci, kteří jsou reprodukčně potlačení a pečují o mláďata, jenž nejsou jejich, starají se o nory, shánějí potravu a chrání kolonii. Více generací žije v jedné skupině, což přispívá k přenosu zkušeností a lepší péči o mláďata. Jsou filopatričtí, což znamená, že zůstávají na místě svého narození po celý život. Po úmrtí královny dojde k agresivnímu souboji samic a výherkyně se stane novou královnou kolonie. Druhou možností je to, že se po úmrtí královny kolonie rozpadne a jedinci se rozptýlí do okolí, kde se připojí k jiným koloniím nebo si založí vlastní (Andersson, 1984; Jarvis *et al.* 1994; Burda *et al.* 2000).

3.4 Přehled rozmnožovacích strategií vybraných druhů hlodavců

Níže uvedená tabulka ukazuje různorodé zástupce hlodavců, jejich strategie a systém a porovnává je. Jsou zde například jasně vidět typické znaky K-stratégů u bobra evropského a plcha velkého, kteří mají delší délku života a minimální množství vrhů ročně. Tabulka taky poukazuje na různorodost hlodavců jako obrovské čeledi s vysokou variabilitou

a kombinovatelností jednotlivých strategií. Jako například to, že rychle rozmnožující se r- stratégové nemusí být vždy polygamní nebo délka březosti u K-stratégů nemusí být vždy vysoká.

Tab č.1 Přehled rozmnožovacích strategií vybraných druhů hlodavců

	Strategie (r/K)	**Sexuální systém**	**Délka gravidity**	**Typ mláďat**	**Délka života**	**Sezónnost reprodukce**	**Počet vrhů ročně**	**Počet mláďat ve vrhu**
Myš domácí *(Mus musculus)*	r-strategie	Polygamie	19-21 dní	Altriciální	~1,5 roku	Celoročně	4–10×	4–12
Norník rudý *(Myodes glareolus)*	r-strategie	Polygamie/ Promiskuita	16-20 dní	Altriciální	~1,5–2 roky	Silně sezónní (jaro–podzim)	3–6×	2–8
Hraboš prérijní *(Microtus ochrogaster)*	r-strategie	Monogamie	20-22 dní	Altriciální	~1,5–2 roky	Sezónní (jaro–léto)	2–5×	2–5
Bobr evropský *(Castor fiber)*	K-strategie	Monogamie	~105–110 dní	Prekociální	10–20 let	Sezónní (jaro)	1×	1–3
Plch velký *(Glis glis)*	K-strategie	Promiskuita	20-31 dní	Altriciální	až 9 let	Sezónní (léto, některé roky žádné)	max 1×	2–6
Rypoš lysý *(Heterocephalus glaber)*	Eusociální	Eusocialita K	~70 dní	Altriciální	až 30 let	Celoročně (v kolonii)	1–5×	11-12

(Wolff, 2007; Kryštufek, 2010; Anděra & Gaisler, 2012)

4 Vnější vlivy ovlivňující rozmnožování

Zvířata, včetně hlodavců, lze rozdělit na druhy s celoroční (nesezónní) a sezónní reprodukcí, přičemž toto rozdělení vychází z počtu reprodukčních cyklů, které během roku absolvují. Mnoho savců, a tedy i hlodavci vykazují sezónní reprodukční vzorce, které jsou synchronizovány s environmentálními faktory, jako jsou dostupnost potravy a klimatické podmínky. Sezónnost je tak adaptace, která zajišťuje, že se mláďata rodí v obdobích, kdy jsou podmínky pro přežití a růst potomků nejpříznivější (Vasantha 2016; Szpregiel & Wronska 2020). Potrava a predace jsou vlivy schopné do jisté míry regulovat populaci se silným evolučním tlakem, což vedlo hlodavce k vytvoření strategií na efektivní využívání zdrojů přizpůsobení stylu života k co nejvyšší šanci na přežití (Wolff, 2007; Krebs, 2013).

4.1 Populační cykly

Populace je většinou charakterizovaná jako skupina jedinců stejného druhu, co žije ve stejném čase, na stejném území, které naplňuje jejich požadavky k reprodukci, přežívání a migraci (Huffaker, *et al.*, 1984; Tkadlec, 2008). Některé populace nejsou zcela stabilní a prochází každých pár let cyklem postupného vzrůstu a pak následného pádu. Hodně populací u druhů drobných hlodavců má nevyzpytatelnou dynamiku, kdy v nepravidelných intervalech dochází k přemnožení. Nachází se zde i však populace rychle množících se lumíků (*Lemmini*) a hrabošů (*Microtus*) z podčeledi hrabošovitých (*Arvicolinae*), jejichž počty pravidelně kolísají každých 3-5 let, přitom rozdíly mezi maximální a minimální hustotou populace můžou tak dramatické, že akr, který byl při maximu obýván více než sto jedinci může při minimu klesnout téměř na nulu (Myers & Krebs, 1974; Krebs, 2013; Andreassen, 2021).

Například cyklus u hraboše pensylvánského začíná velmi intenzivním růstem populace kolem jara a léta, přičemž množení probíhá dokonce i během zimy. Během druhého roku na jaře populace klesne až o polovinu, ale do podzimu se vrátí do původního počtu před jarním poklesem. Poté pomalu začne zase klesat a rozmnožování je zastaveno až do dalšího jara a během zimy postupně vymírají staří a slabí jedinci. Další rok i přes neustálé rozmnožování nastává náhlý úpadek, kdy buď do podzimu dojde k částečnému zotavení a populace začne znova růst nebo se bude držet pár let v nízkých počtech, než znova dojde k růstu či do dalšího roku dosáhne minimální hustoty (Myers & Krebs, 1974).

Kolísání populace nemá jednu hlavní příčinu, ale je to více faktorový jev. Mezi hlavní vlivy patří dostupnost potravy, predace, nemoci, klima a stres v populaci způsobený rostoucí

agresivitou samců. Samostatně tyto jevy na pokles populace nemají zas tak výrazný vliv, a proto je dneska přijímána teorie, která počítá s interakcemi těchto faktorů, jenž působí různou intenzitou v jiných fázích cyklu a různě se kombinují. Například nemoci se efektivněji šíří ve vysoké hustotě nebo pokud jsou nepříznivé klimatické podmínky, tak se omezí dostupnost potravy, což sníží reprodukci a zároveň může zvýšit predaci (Myers & Krebs, 1974; Krebs, 2013).

4.2 Fotoperioda

Jedním z důležitých vlivů je fotoperiodismus, tedy délka dne měnící se s ročním obdobím. Velkou roli zde hraje hormon ze šišinky neboli epifýzy jménem melatonin, jehož fluktuace u mnoha druhů savců ovlivňuje reprodukční funkce. Melatonin reguluje frekvenci a objem pulsního vylučování hypotalamových hormonů, které regulují gonadotropní hormony hypofýzy, jenž mají na starost regulaci reprodukce. Tady toto ovlivňuje například reprodukční cykly ovcí a křečků.

Zvířata během dlouhé fotoperiody, kam spadá většina volně žijících hlodavců, mají epifýzu v průběhu tohoto období méně aktivní, což vede k nižší produkci melatoninu, který má antigonadotropní účinky a blokuje hormony stimulující pohlavní žlázy. Díky tomu jsou některé druhy plodné hlavně na jaře a v létě a během podzimu a zimy jsou reprodukčně neaktivní. Tato evoluční adaptace podporuje rozmnožování druhů s krátkou dobou gravidity v období, kdy jsou podmínky prostředí příznivé.

U zvířat krátké fotoperiody, jako například ovce, u kterých je gravidita dlouhá, má melatonin opačný efekt a mláďata zplozena během chladného období se rodí na jaře, což je pro ně ideální (Reiter, 1975; Dardente, 2012; Simonneaux et al., 2013; Vasantha 2016; Dardente *et al.*, 2016).

Fotoperiodismus nemá výrazný vliv při rozmnožování hlodavců s nesezónními cykly, jako například myš domácí *(Mus musculus)* nebo potkan. Velmi ovlivněnou skupinou hlodavců je rod *Peromyscus*, kdy změny délky dne během roku výrazně ovlivňují jak chování, tak metabolické fungování jedince při přípravě na zimu (Trainor *et al.*, 2006; Borniger & Nelson, 2017).

Fotoperioda má taky velký vliv i na hraboše hospodárného (*Microtus oeconomus*), avšak u hraboše polního (*Microtus arvalis*) má vliv na reproduktivní cykly dokonce i okolní teplota, na kterou hraboš hospodárný nijak nereaguje. Nízké teploty prostředí během jara urychluje

u na jaře pářících se samic a samců hraboše polního růst a vývoj pohlavních orgánů. Ve studii Daketse & Martineta (1977) mezi největší a nejplodnější jedince patřili ti, jenž byli chováni v teplotách okolo 5 °C, zatímco nejmenší a nejméně plodní byli odchováni při teplotách 33°C. Tady tato reakce může být spojena s tím, že na původní oblasti výskytu hraboše polního začínala na jaře růst tráva a další potrava v teplotách okolo 5–10 °C, což znamená, že tato teplota může být indikátor jara a přispívat tak ke spuštění reproduktivního chování. Za ideálních podmínek, tedy správné teploty během jara, zvyšující se fotoperiodě a dostatku jídla, se mláďata narozená na jaře zrychleně vyvinou a ve stejné sezóně mají vlastní mláďata. Během příliš teplého nebo studeného jara je reproduktivní vývoj oddálen. Právě teplejší jara způsobené globálním oteplováním můžou být jednou z příčin odkládání reprodukce na jaře a klesání populace hrabošů (van Rosmalen *et al.*, 2022).

4.3 Potrava

Další důležitou věcí, která může mít vliv na rozmnožování hlodavců a jejich populaci je potrava, která byla původně jedním z hlavních odůvodnění pro fluktuaci populací například u hrabošů. Právě pokles kvality či kvantity potravy měl být hlavním důvodem poklesu populace, avšak toto bylo vyvráceno, protože i přesto, že potrava je důležitá, tak je populace komplexní a ovlivněna vícero faktory, jako například predace a počasí. Nedostatek potravy však může způsobit mírný pokles populace tím, že se sníží reprodukční úspěšnost a šance na přežití mláďat, kvůli energetické náročnosti reprodukce (Krebs, 2013). Avšak větší množství potravy, jak bylo dokázáno během Wattsova (1970) experimentu na norníku rudém a myšici křovinné (*Apodemus sylvaticus*), může způsobit dřívější počátek reprodukce o několik týdnů, což může dát samicím velkou výhodu. Při experimentu však nedošlo u pozorovaných samic k významnému prodloužení délky sezóny.

U potravní hypotézy se v rámci jejího vlivu na pokles populací, postupem času vyvinuly čtyři hlavní varianty. První hypotéza je o kvantitě potravy, která předpokládá, že míra růstu populace závisí na celkovém množství dostupné potravy. Pokud během poklesu populace je potravy dostatek, tak je hypotéza vyvrácena.

Druhá hypotéza se týká kvality a zaměřuje se na výživovou hodnotu potravy, její možné složení a preferenci některých druhů ke specifické potravě.

Další je hypotéza specifického zdroje, která předpokládá, že konkrétní živina (například dusík) nebo rostlinný druh je klíčový pro přežití a reprodukci. Tuto metodu lze rozšířit i o další faktory, jako například, že určitý druh potřebuje specifickou potravu v daném období.

Poslední je hypotéza kvality potravního stanoviště, která říká, že stanoviště s větším množstvím kvalitní potravy udrží vyšší průměrné populační hustoty, čímž podporuje myšlenku „nosné kapacity“ stanovišť na základě potravních podmínek (Krebs, 2013).

Nosná kapacita je označení pro maximální počet jedinců, které je daná lokalita schopna dlouhodobě uživit bez negativních dopadů na prostředí. Pokud je překročena, růst populace se zastaví, protože důsledky přeplnění (například nedostatek potravy) zabrání dalšímu růstu prostřednictvím například hladovění (Batzli, 1988).

Ekosystémy mají někdy dramaticky vyšší, než je norma, množství zdrojů. Tomuto jevu se říká pulzní zdroje a jsou způsobeny nadprodukcí omezeného zdroje potravy jako například ovoce, semen nebo poživatelného hmyzu kvůli nepředvídatelným podmínkám prostředí, jako zvýšení srážek nebo nadměrná sluneční radiace. Pulzní zdroje způsobí vysoký nárůst populace, která však po jeho vyčerpání rapidně klesá (Ostfeld & Keesing, 2000).

U křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus*) byl pozorován nárůst hustoty populace díky zvýšenému množství cikád (*Magicicada spp.*) až o 50 %. Tradičně se předpokládá, že živočichové reagují má hojnost potravy, ať už jsou to hmyz či semena, až v době jejich dostupnosti, což vede k opožděné reakci ze strany populace. Avšak například křečci bělonozí byli schopni předvídat výskyt pulzního zdroje dopředu, protože jedinci vyskytující se v oblasti, kde se cikády později hojně vyskytovaly, se začali dříve rozmnožovat (Marcello *et al.*, 2008).

Podobně tomu bylo i u Veverky obecné (*Sciurus vulgaris*) a Čikarí červeného (*Tamiasciurus hudsonicus*), kteří zvýšili svoji reprodukci a počet mláďat ve vrhu a reprodukce zde taky nastala dříve. To vše se stalo ještě před tím, než vůbec došlo k výskytu semen. Autoři předpokládají, že dané druhy veverek využívají vizuálních či chemických signálů stromů. Tady tento jev je mimo klasické modely populací, čímž poskytuje daným druhům konkurenční výhodu (Boutin *et al.*, 2006).

4.3.1 Vliv dostupnosti potravy na plcha velkého (*Glis glis*)

Existují druhy jako například dříve zmíněný plch velký, který je schopen reprodukci během jejich sezóny utlumit nebo úplně přeskočit v nesemenném (neúrodném) roce. Plody lesních dřevin, primárně buku lesního (*Fagus sylvatica*), které jsou hlavní složkou potravy tohoto druhu plcha, zpravidla nemívají velkou úrodu každý rok a v centrální Evropě je velmi vysoká pravděpodobnost, že semenný (úrodný) rok bude následován rokem nesemenným. Plch velký je též druh, který hibernuje téměř dvě třetiny roku, a tak potřebuje o to více potravy, aby

si nashromáždil tukovou rezervu na období hibernace a je tedy pro něj důležitá schopnost určit si, zda v daný rok nebude či bude mít potomky, a s tím i mnohem větší zátěž na potravu a energii kvůli gestaci a laktaci.

Pod evolučním nátlakem byli donuceni se naučit předvídat a přizpůsobit jejich reprodukci a chování prostředí. Někdy i při už započaté graviditě je samice schopna za nepříznivých podmínek, které můžou souviset s počasím, špatným odhadem úrody potravy nebo samostatným oslabením samice, graviditu ukončit buď samovolným potratem nebo resorpcí embryí, a tak potencionálně zvýší šanci na vlastní přežití a nepromarní zdroje na potomky, kteří by jinak mohli mít nižší šanci na život (Schlund *et al.*, 2002; Kager Fietz, 2009).

4.4 Predace

Predace zároveň s potravou hrají důležitou roli na rozmnožování a regulaci hlodavců. Neovlivňuje jenom to, zda bude hlodavec uloven, ale utváří celé jeho chování a životní strategii. Představuje tak zásadní evoluční tlak. Hlodavci jsou během hledání potravy zranitelní a musí si tedy vybírat, kdy a kde se budou pohybovat, aby co nejvíce omezili riziko predace a zároveň si zajistili dostatek potravy. Toto pomocí přírodního výběru postupem času vedlo například k vývoji nočních nebo denních druhů (Wolff, 2007). Avšak hraboši rodu *Microtus* jsou polyfáziční, což znamená, že místo striktní denní nebo noční aktivity mají několik krátkých období aktivity během dne i noci střídané odpočinkem (Ashby, 1972; Halle, 2000). Tyto behaviorální a populační následky a efekty predace jsou prozkoumávány ekologií strachu (Brown *et al.*, 2001).

Přítomnost predátorů může podle hypotézy o potlačení rozmnožování snížit reprodukci hlodavců v reakci na pach predátora. Toto bylo testováno na norníku šedavém (*Clethrionomys rufocanus*), kdy počet reproduktivně neaktivních samic, které byly vystavovány pachu lasice kolčavy (*Mustela nivalis*), byl výrazně vyšší oproti kontrolní skupině samic. Tato strategie na jednu stranu zvyšuje šanci přežití jedinců, ale na druhou stranu snižuje množství potomků (Fuelling Hale, 2004).

Existuje více druhů predátorů podle jejich funkce a mobility, kteří různě ovlivňují populace hlodavců. Podle jejich typu potravy se dělí na generalisty, kde patří například lišky nebo krkavci, kteří mají široký jídelníček a živí se danými druhy hlodavců, když jsou zrovna dostupní a nejsou na nich závislí. Dalším typem jsou specialisti, jako například sovy, kteří se primárně živí hlodavci a jejich početnost je závislá na hustotě kořisti. Dále se predátoři dělí

podle jejich pohybu na rezidenty, kteří nemění své stanoviště, a na nomády, kteří podle dostupnosti potravy migrují.

Kombinace typu potravy a množství pohybu při hledání potravy, dává dohromady specifické typy predátorů, kteří mají různé vlivy na populace. Třeba rezidentní specialisti (například lasice) nemění oblast ani při poklesu hustoty populace hlodavců a jsou tak schopni už i tak nízkou populaci ještě více destabilizovat. Oproti tomu specialisti nomádi, se při nedostatku hlodavců přesunou do vhodnější oblasti, zatímco generalisti jsou vysoce stabilní, protože díky jejich různorodé potravě mají nezávislost na hlodavcích, a tak si najdou alternativní kořist (Andersson & Erlinge, 1977).

4.5 Vliv člověka na populace

Lidé svým působením ve velké míře ovlivnili a změnili přírodu a přirozené prostředí mnoha živočichů. Vlivem globálního oteplování se výrazně zvyšuje průměrná teplota planety. Toto společně s lidskými aktivitami jako těžba dřeva, pastva a farmaření, způsobilo významné poškození světových ekosystémů, což v konečném důsledku vedlo k tomu, že je aktuálně odhadem zhruba až třetina obratlovců na planetě ohrožená a pozemní zvířata jsou donucena se přesunout do jiných lokací, což ohrožuje jejich šance na přežití.

Drobní hlodavci jsou velmi důležitou součástí ekosystému, i když jsou lidmi spíše přehlíženi a více vnímáni jako škůdci, kvůli jejich dopadům na farmaření a přenosy nemocí. V ekosystémech slouží jako hlavní zdroj potravy pro nespočet predátorů, pomáhají k rozšiřování semen rostlin a jejich vysoké rozmnožování, adaptabilita a citlivost na prostředí z nich dělá cenné indikátory zdravého ekosystému (Román-Palacios & Wiens, 2020; Wan *et al.*, 2022)

Hlodavci se v průběhu vývoje lidstva naučili využívat farmaření při jejich populačních cyklech. V práci Htwe & Singletona (2014) bylo pozorováno, jak v důsledku nesezónní výsadby a pěstování rýže na Filipínách bylo u krysy východní (*Rattus tanezumi*) a krysy rýžového pole (*Rattus argentiventer*) se prodloužilo rozmnožovací období a zvýšila se reprodukční úspěšnost u samic z důsledku dostupnosti vysoce kvalitní potravy, což vede k vyšší hustotě populace a možnosti přemnožení. Farmáři tak musí investovat do správných posklizňových metod a prevence, aby zabránili nadměrnému růstu populace (Witmer, 2022).

Aby se minimalizovalo poškození úrody hlodavci ať už konzumací nebo znehodnocením například jejich exkrementy, lidé po celém světě vyvinuli různé smrtící a

nesmrtící metody, které limitují výskyt hlodavců tam, kde by mohli škodit nebo kontrolují vývoj jejich populace a rozmnožování. Tyto metody prochází neustálým vývojem a jejich využití se v různých částech světa liší v závislosti na zákonech a zvycích daných oblastí.

Více přímočaré metody zahrnují přímé zabití jedinců pomocí pastí, zastřelení, zatopení obydlí nebo využitím jedů (rodenticidů). Avšak využití různých jedů a pastí může způsobit vedlejší škody prostřednictvím otrávení, zranění nebo usmrcení zvířat, jež nebyli cílem, a tak může dojít například k sekundární otravě predátora, který požil jedince, co snědl jed s opožděnou účinností. Tyto metody můžou být kontroverzní a jsou vysoce regulovány místními zákony a vyhláškami, kdy na příklad v České republice je podle Zákona č. 246/1992 Sb., o ochraně zvířat proti týrání, v § 5 odst. 5 písm. e) zákaz používání lepících pastí k usmrcení zvířete.

Nesmrtící metody se spíše snaží zabránit výskytu hlodavců na nevhodných místech. Mezi ně se řadí například různé bariéry, chemické repelenty nebo vytvoření nevhodných podmínek k přežití a rozmnožování. Lidé můžou manipulovat s okolím například omezením míst na hnízdění, vypálením zbytku rostlin pro sklizni nebo vysázením rostlin, jež jsou pro hlodavce nevhodné v okolí polí (Buckle & Smith, 2015; Witmer & Pipas, 2018).

Mezi relativně novou metodu patří kontrola plodnosti a omezení porodnosti. Toho se dá dosáhnou například reproduktivními inhibitory, které fungují jako antikoncepce, ale pro jejich správnou účinnost je třeba, aby byly zkonzumovány co nejvíce jedinci (Buckle & Smith, 2015; Witmer, 2022).

Další možností, jak ovlivnit plodnost hlodavců například na místech jako ostrovy, kde jsou dané druhy invazivní (například myši), je pomocí genetického inženýrství s názvem gene drive. Invazivní populace na izolovaném ostrově mají nižší genetickou diverzitu. Výzkumem se sekvencuje specifický genom cílového druhu a následně se do DNA vloží modifikovaný gen, jenž nese požadovanou funkci spolu s dalšími látkami, které umožní daný gen zkopírovat na místo, kde by jinak byl gen druhého rodiče, čímž zaručí 100 % dědičnost. Tento gen se pak rychle rozšíří po celé populaci a může například způsobit neplodnost většiny samic, čímž výrazně danou populaci potlačí. Tato modifikace je vytvořená pro specifickou populaci tak, aby se nedostala mimo a neohrozila ekosystém nebo jiné druhy (Oh *et al.*, 2021). Je to velmi eticky diskutabilní metoda, se kterou se jenom spíše experimentuje, avšak může mít využití i pro potlačení malárie, když se u komárů modifikují geny, které zvýší odolnost proti malárii nebo neplodnost samic (Kyrou *et al.*, 2018).

5 Rozmnožování a jeho jevy

Rozmnožování je základní biologický proces, jehož hlavním cílem je předání genetické informace další generaci. U hlodavců je tento proces evolučně přizpůsoben různorodému prostředí, životním strategiím i sociálním systémům. Reprodukční jevy, které tento proces provázejí, zahrnují široké spektrum fyziologických, behaviorálních i endokrinních mechanismů. Patří mezi ně nejen samotná ovulace a estrální cyklus, ale i méně nápadné, avšak zásadní jevy jako vliv pachové komunikace, konkurence spermií nebo schopnost manipulace s embryonálním vývojem. Tyto mechanismy umožňují hlodavcům reagovat na aktuální podmínky prostředí a maximalizovat reprodukční úspěch v rámci sezóny i celého života jedince (Keverne, 1999; Goldman et al., 2007; Shonkwiler *et al.*, 2009; Renfree & Fenelon, 2017).

5.1 Hormonální řízení reprodukce u hlodavců

Rozmnožování je u savců řízeno složitým systémem hormonálních signálů. U hlodavců, podobně jako u jiných savců, hormony tvoří základní systém řídící reprodukci, jenž se nazývá hypotalamo-hypofyzárně-gonadální osa, kde každá složka sehrává svou důležitou roli v regulaci a časování rozmnožování. Na začátku je z hypotalamu uvolňován GnRH (gonadotropin-releasing hormone), na který reaguje přední lalok hypofýzy, který vypouští klíčové hormony FSH (folikuly stimulující hormon) a LH (luteinizační hormon), které již napřímo působí na pohlavní žlázy – gonády. Poruchy v této ose mohou vést k neplodnosti poruchám vývoje a sociálního chování (Clarke, 2015; Kaprara & Huhtaniemi, 2018).

5.1.1 Neuropeptidová regulace reprodukce

Neuropeptidy jsou největší skupinou neurotransmiterů, které zajišťují komunikaci mezi buňkami. Jsou zařazeny i peptidy, které mají funkci jako hormony (Camargo *et al.*, 2013). Mezi hlavní neuropeptidy ovlivňující reprodukci patří kisspeptidy, které jsou produkovány v hypotalamu. Jejich hlavní funkcí je aktivace receptorů, které stimulují uvolňování GnRH (Matsuda *et al.*, 2019). Opačnou funkci má RFRP-3 (RFamide-related peptide-3), který potlačuje uvolňování GnRH. Oba tyto neuropeptidy jsou regulovány fotoperiodou, a tedy hormonem melatoninem, čímž hrají kritickou roli pro sezónní reprodukci, jak již bylo rozebíráno v kapitole 4.2 Fotoperioda (Simonneaux *et al.*, 2013). Mezi neuropeptidy se dále řadí například PrRP (Prolactin-Releasing Peptide), který stimuluje sekreci a regulaci prolaktinu (Matsumoto *et al.*, 1999).

5.1.2 Hormonální komunikace mezi mozkem a gonádami

GnRH (gonadotropin releasing hormone) je jeden z hlavních hormonů, který stimuluje hypofýzu k syntéze a kontrole FSH a LH hormonů. Je produkován v přední části hypotalamu (Schneider *et al.*, 2006). FSH (folikuly stimulující hormon) a LH (luteinizační hormon) mají rozdílné funkce v závislosti na pohlaví jedinců.

U samců FSH hraje klíčovou roli u mladých jedinců při růstu Sertoliho buněk ve varlatech, které jsou klíčové pro spermatogenezi – tvorbu spermií. FSH taky ovlivňuje přežití zárodečných buněk. U některých hlodavců je spermatogeneze primárně závislá na FSH. Například křečík džungarský (*Phodopus sungorus*) má spermatogenezi řízenou hlavně FSH, zatímco u laboratorních potkanů a myší je dominantním faktorem testosteron vyvolaný LH, který stimuluje Leydigovy buňky ve varlatech k produkci testosteronu, jenž je nezbytný pro správný vývoj a zrání spermií u evolučně vyspělejších druhů (Huhtaniemi, 2015).

U samic FSH stimuluje růst a vývoj ovariálních folikulů, kde dochází k vývoji vajíček a podporuje vylučování estrogenu vaječníky. LH je pro samice klíčový na zrání Graafových folikulů, ovulaci a tvorbu žlutého tělíska, které produkuje progesteron (Aritonang *et al.*, 2017).

5.1.3 Hormony samic

Estrogeny a progesteron jsou steroidní hormony produkované vaječníky. Hlavním estrogenem je estradiol, který je zodpovědný za růst reproduktivních orgánů, řídí změny ve vaginální sliznici a reguluje estrální cyklus. U samic během jejich plodného období je koncentrace estrogenu nejvyšší. Po ukončení ovulace je snižující se úroveň estrogenů postupně nahrazena zvyšujícím se progesteronem. Zvýšené množství progesteronu je tak indikátorem proběhlé ovulace. Progesteron je zodpovědný za přípravu dělohy na implantaci oplozeného vajíčka a udržuje těhotenství (Hadley, 2000; Aritonang *et al.*, 2017).

Prolaktin je proteinový hormon produkovaný předním lalokem hypofýzy, ale také v centrálním nervovém systému, imunitním systému, děloze a mléčné žláze. Má v těle velkou řadu funkcí. Mezi hlavní funkce patří podpora vývoje mléčné žlázy, produkce mléka, podpora vývoje placenty a imunitní funkce. Je též schopný regulovat uvolňování GnRH, díky čemu umí omezit plodnost během kojení (Freeman *et al.*, 2000; Hackwell et al., 2023).

5.1.4 Hormony samců

Testosteron je hlavní samčí pohlavní hormon, který je u savců, včetně hlodavců produkován primárně ve varlatech v Leydigových buňkách. Tento hormon je produkován i samicemi ve vaječnících. Jeho produkce je řízena pomocí LH. Testosteron je zásadní v během růstu a dospívání kvůli podpoře vývoje samčích charakteristik a pohlavních orgánů. Společně s FSH je zásadní pro spermatogenezi (Eisenegger & Hauhofer, 2011; Huhtaniemi, 2015). Hraje taky roli v sociálním chování, kdy dominantnější samci zpravidla disponují větším množství testosteronu. Dále ovlivňuje sexuální chování, agresi a teritorialitu. (Wolff, 2007; Nelson & Kriegsfeld, 2017). Většinou je testosteron považován za hormon agrese, ale u některých monogamních druhů jako například Hraboš mandarinský (*Lasiopodomys mandarinus*) je testosteronem podporována péče o potomstvo (Gromov & Voznesenskaya, 2013).

5.1.5 Další hormony ovlivňující reprodukci

Dalším hormonem, který sice není přímo reprodukční, ale na reprodukci má přesto vliv je melatonin, jenž už byl zmíněný v kapitole fotoperioda, který reguluje sezónní reprodukci u mnoha druhů prostřednictvím vnímání délky dne přes ovlivňování aktivity hypotalamu a sekrece GnRh (Dardente, 2012).

Oxytocin je hormon klíčový k porodu, protože vyvolává kontrakce hladké svaloviny dělohy. Dále se podílí spouštění laktace. Toto však nejsou jeho jediné funkce (Lee *et al.*, 2009). U hlodavců má velký vliv na paměť, kdy například myši bez oxytocinu si nepamatují ostatní jedince a nejsou ani schopny rozpoznat pach ostatních (Ferguson *et al.*, 2000). Samice s vyšším oxytocinem vykazují i vyšší míru mateřského chování (Pedersen & Prange, 1979). U druhů jako hraboš prérijní oxytocin zprostředkovává sociální připoutání mezi partnery. Když se oxytocin zablokuje, tak to páření naruší, ale při jeho zvýšení se proces páření urychluje (Young & Wang, 2004)

5.2 Jevy v průběhu rozmnožování

Reprodukční procesy u hlodavců jsou výsledkem komplexní kombinace fyziologických, behaviorálních a chemických mechanismů, které byly pomocí evoluce dovedeny k maximalizaci reprodukčního úspěchu v různých podmínkách a prostředí. Klíčovými jevy zde jsou především estrální cyklus, ovulace, feromony a strategie samců zaměřené na oplodnění například konkurence spermií. Všechny tyto jevy se mohou mezi

druhy významně lišit podle jejich ekologické strategie, životního stylu či sociální struktury (Keverne, 1999; Goldman *et al.*, 2007; Gómez Montoto *et al.*, 2011).

5.2.1 Estrus a ovulace

Samice hlodavců většinou bývají polyestrické, mají spontánní ovulaci a vykazují pravidelné a po sobě jdoucí estrální cykly, které se mohou lišit v závislosti na věku a druhu. Tyto cykly jsou také ovlivněny světlem, ročními obdobím a životními okolnostmi. Během estrálního cyklu dochází k morfologickým a hormonálním změnám v reproduktivních orgánech samice (Goldman *et al.*, 2007; Lohmiller, 2006).

Estrální cyklus se tradičně dělí na čtyři části: proestrus, estrus, metestrus, a diestrus, avšak různí autoři uvádí, že cyklus může mít i částí pět. Například, že se dělí na proestrus, estrus, metestrus I, metestrus II a diestrus (Grönroos and Kaupilla, 1959) nebo taky byl rozdělený do proestru, estru, diestru I (nebo metestru) a diestru II (Westwood, 2008). U nejčastěji pozorovaných hlodavců jako jsou myši a potkani trvá cyklus průměrně 4-5 dní, pokud není přerušen například graviditou. U těchto hlodavců proestrus trvá zhruba 12 hodin a během něho stoupají hladiny estrogenu a dochází k rychlému růstu ovariálních folikulů. Estrus též trvá 12 hodin a během něj se vyskytuje vysoká hladina estradiolu, nejsou přítomny leukocyty a dochází k ovulaci. Během metestru trvajícího přibližně 21 hodin začíná luteální fáze, během které se tvoří žluté tělísko produkující progesteron. Poslední fází je diestrus, který trvá 57 hodin a je charakteristický dominancí žlutých tělísek a nejvyšším množstvím progesteronu (Westwood, 2008; Paccola *et al.*, 2013)

Estrus tedy říje u hlodavců může nastupovat velmi brzo po vrhu mláďat jako adaptace k co největší produkci. Postpartum estrus tedy poporodní říje nastává 1-2 dny po porodu a je i úzce spojena s odloženou implantací blíže rozebíranou v následující podkapitole. Laktační estrus začíná dva a více dní po porodu, ale před ukončením kojení aktuálního vrhu (Gilbert, 1984).

Počet množství estrů za reprodukční sezónu rozděluje živočichy do dvou skupin. Monoestrické druhy mají jen jeden estrální cyklus během rozmnožovacího období a jsou běžné u K-stratégů, mezi kterými je typický bobr evropský, který má pouze jeden estrální cyklus během roku, což je adaptace na stabilní a předvídatelné prostředí, kde investuje více energie do péče o potomstvo a jejich přežití (Doboszynska & Zurowski 1983).

Polyestrické druhy mají několik cyklů během každého období rozmnožování. Tyto druhy můžou být též nesezónní a mít estrální cykly pravidelně po celý rok. Oportunistické

druhy, kde patří často u savců drobní hlodavci, jsou též polyestrické a jsou se schopni rozmnožovat nebo stát se plodnými kdykoliv a během krátkého časového úseku. Polyestrické druhy mají tendenci být spíše r-stratégové, jako například myš domácí, která může mít 4-10 vrhů ročně nebo norník rudý až se šesti vrhy ročně (Anděra, Gaisler, 2012; Vasantha, 2016). Avšak nastávají situace, kdy K-stratégové, kteří jinak typicky mají jeden vrh ročně a jsou standartně zařazováni jako monoestričtí, mají více než jeden vrh za rok. Například ve vzácném případě, když samice plcha velkého přišly před odkojením vrhu o všechna svá mláďata, tak do konce sezóny měly náhradní vrh (Holcová Gazárková & Adamík, 2016).

Ovulace je fyziologický proces, při kterém se z vaječníku uvolňuje vajíčko, které cestuje vejcovodem, kde je šance, že bude oplodněno. Proces ovulace je regulován kolísavými hladinami gonadotropního hormonu (Holesh *et al.*, 2017). U savců může být rozdělena na dva druhy: indukovanou, kdy ovulace nastane v závislosti na kopulaci a spontánní, která je charakteristická vypouštěním vajíčka v pravidelném cyklu, bez závislosti na externím činiteli (Conaway, 1971). Mechanická stimulace během koitu může vyvolat ovulaci u samic potkanů. Tato stimulace aktivuje neuroendokrinní dráhy, které vedou k uvolnění luteinizačního hormonu (LH), jenž je klíčový pro spuštění indukované ovulace (Voigt *et al.* 2021).

5.2.2 Vliv feromonů a pachu

Primárním způsobem komunikace hlodavců je přes jejich čich. Hlodavci po sobě zanechávají chemické signály ve formě moči, výkalů a kožního mazu, který je vypouštěn ze specializovaných pachových žláz, pomocí kterých ostatním jedincům sděluje svůj status, reproduktivní kondici a další charakteristiky (Wolff, 2007). Nenahraditelný je zde vomeronazální orgán, který je taky jinak známý jako Jacobsonův orgán. Je to specializovaný čichový orgán nacházející se v nosní dutině, který obsahuje chemoreceptory reagující na specifické signály. Tento orgán je stěžejní pro komunikaci a rozmnožování. Při experimentech, kde byl odstraněn například u samců, se daným jedincům razantně změnila reakce na přítomnost samic, kdy se jim nezvedala hladina testosteronu, snížila se agrese, sexuální chování a teritorialita. Samice měly sníženou péči o potomstvo a agresi vůči cizím samcům (Bertman, 1981; Wysocki & Lepri, 1991; Keverne, 1999).

Cykly a rozmnožování samic můžou být dále ovlivňovány více faktory a vzhledem ke způsobu komunikace hlodavců je čich jeden z nich. V laboratorních podmínkách byly na myších pozorovány různé reakce na to, jak samci a samice reagují na pach a jak je celkově ovlivňuje.

Například Whittenův efekt, ke kterému dochází, když je více samic vystavených moči samce, nebo jenom jeho pachu. Dojde potom k tomu, že se estrální cyklus samic v okolí zkrátí, jejich estry se synchronizují a většina samic vstoupí do estru do tří dnů od vystavení, což je výhodné pro danou populaci. (Whitten, 1956).

Lee Bootův efekt zas nastává, když je velká skupina samic bez přítomnosti samce. Jejich estrální cyklus se prodlužuje a estrus se vlivem prolaktinu potlačuje, díky čemu samice zbytečně neplýtvají energií (Lee & Boot, 1955).

Dále je zde Vanderbergův efekt, který poukazuje na to, že když je příliš mladá samice vystavena pachu moči samce, tak to urychlí její pubertu a nástup ovulace, jenž jí umožní se dříve zapojit do reprodukčního procesu (Vandenbergh, 1969).

Efekt Bruceové způsobuje spontánní potrat, když v počáteční fázi březosti přijde samice do kontaktu s novým neznámým samcem, což samici umožnuje se s ním co nejdříve spářit a přispívá to ke genetické rozmanitosti potomstva (Bruce, 1959). Příkladem je experiment Stehna & Jannett (1981), kde při vystavení samice cizímu samci mohlo vést k potratu embryí. Tento efekt byl výraznější u samic prvorodiček a u čtyř vybraných zástupců hrabošovitých (*Arvicolinae*) vykazovali nejvyšší míru potratu hraboš prérijní a hraboš horský.

5.2.3 Konkurence spermií

Mimo strategie týkající se volby partnerky, jež již bylo rozebíráno v předchozích kapitolách, samci využívají i dalších strategií v kombinaci s předchozími k zaručení úspěšného přenosu jejich genetické informace do další generace. U druhů, kde se samice páří s více samci v krátkém časovém období a je časté vícenásobné otcovství, u samců dochází ke konkurenci spermií, kdy prostřednictvím různých adaptací soupeří samci o to, aby byl daný jednotlivec schopný oplodnit co nejvíce vajíček samice.

Čím víc je daný druh promiskuitní, tím vyšší jsou nároky na konkurenci spermií. Aby samec zajistil, že zrovna on oplodní samici, dochází ke zvýšené produkci spermií a se zvyšujícím se počtem spermií na ejakulát se zvyšuje i množství tkáně varlat potřebné pro produkci spermií. Očekává se tedy, že poměr hmotnosti varlat k tělesné hmotnosti jedince se bude zvyšovat s předpokládanou úrovní konkurence spermií a promiskuitou, což bylo prokázáno souvislostí mezi relativní velikostí varlat a vícenásobným otcovstvím ve vrhu (Gómez Montoto *et al.*, 2011). Toto je typické například pro vysoce promiskuitního plcha zahradního (*Eliomys quercinus*), u kterého je velikost jeho varlat čtyřikrát větší, než by se

očekávalo v poměru na jeho tělesnou hmotnost. Monogamní druhy mají poměr velikosti varlat k tělesné hmotnosti mnohem menší (Ramm *et al.*, 2005).

Další strategie, jež úzce souvisí s konkurencí spermií jsou kopulační zátky, které se tvoří ze sraženiny spermatu v přídatných žlázách. Tyto struktury se vyskytují u více zvířecích druhů jako třeba netopýrů, primátů nebo plazů (Parga, 2016). U hlodavců se zátka vyskytuje u druhů samců myšovitých a veverkovitých. Voss (1979) nabídl pět potencionálních teorií o funkci kopulačních zátek: skladování dalších spermií a jejich postupné uvolňování do samice, indukce pseudogravidity, zábrana proti úniku ejakulátu a usnadnění transportu spermií do dělohy. Nejoblíbenější teorie se však týká funkce zátek jako zábrany, aby samice nemohly kopulovat s dalšími samci. Tato metoda však není moc efektivní, protože samice se jich umí docela rychle zbavit, jelikož v při výzkumu bylo 69 % zátek u potkanů uvolněno při další kopulaci (Dewsbury, 1984). Velikost zátky není univerzální a liší se její velikost na základě délky vaginálního kanálu a velikostí varlat samce (Ramm *et al.*, 2005).

5.2 Jevy během březosti

Během březosti dochází u drobných hlodavců k velkému množství reprodukčních jevů, které mají významný vliv na přežití potomstva i na celkový reprodukční úspěch samice. Tyto jevy jsou adaptace na neustále se měnící prostředí nebo fyzický stav samice. Patří sem například mechanismy jako embryotická diapauza nebo resorpce embryí, které umožňují odložit nebo ukončit vývoj plodu během nevhodných podmínek. Také může docházet ke změně poměru pohlaví mláďat v závislosti na kondici samice, jak předpokládá Trivers-Willardova hypotéza (Trivers & Willard, 1973). Tyto procesy jsou zásadní součástí reprodukčních strategií a ukazují na vysokou míru adaptace a komplexnosti v rozmnožování hlodavců (Rosenfeld & Roberts, 2004; Renfree & Fenelon, 2017).

5.2.1 Embryotická diapauza

Embryotická diapauza, odložená implantace nebo taky prodloužená březost je fenomén, který nastává u více jak 130 druhů savců, když je vývoj embrya v blastostocystové fázi výrazně zpomalen. Jedna z hlavních funkcí je kontrola nad tím, kdy dojde k porodu (Renfree & Fenelon, 2017). Opožděné implantace se dělí na dva druhy. Prvním je obligátní, která nastává během každé březosti daného druhu a je to mechanismus na přizpůsobení se prostředí (Lopes *et al.*, 2004). Dalším druhém je fakultativní, která nastává například u podčeledi *Sigmodontinae* nebo u myši domácí. U hodně druhů myšovitých hlodavců dochází k tomu, že když kojící samice je březí (k zabřeznutí došlo během pospartum estru), tak v jejím těle se

zvyšuje hormon prolaktin a nastává hormonální konflikt, který je právě řešený odloženou nidací (Buzzio *et al.*, 2001; Renfree & Fenelon, 2017).

5.2.2 Potrat a resorpce

Pokud již u samice započala gravidita, ale došlo ke změně podmínek, které nyní můžou snížit šanci na přežití samice a jejích potomku nebo kvůli Bruce efektu, může u samice dojít k potratu potomstva (Bruce, 1959) Je to obranný mechanismus způsobený různými faktory, jako například stres, nedostatek potravy nebo hormony, což už bylo nastíněno v předchozích kapitolách. Existují dva způsoby, jak samice může potratit svá mláďata, a to buď embryonální resorpcí nebo spontánním potratem.

Spontánní interrupce je přirozený proces, při kterém dojde ke ztrátě embrya nebo plodu před koncem těhotenství. Je typický spíše pro druhy, které mají jedno nebo málo potomků ve vrhu, a proto u hlodavců není zas tak častý. Tento proces je viditelný, protože bývá doprovázen krvácením při vylučováním embrya z dělohy (Hubbart, 1961; Friebe & Arck, 2008).

Embryonální resorpce je jev nastávající v rané části březosti, během kterého po smrti embrya místo vyloučení zbytků z těla dojde k jeho vstřebávání v děloze zpět do těla matky. Tento jev je charakteristický pro hlodavce, protože hlodavci zpravidla bývají polytocní, což znamená, že mají typicky více mláďat ve vrhu a resorpce tak umožnuje pokračování gestace bez narušení prostředí dělohy a ohrožení zbylých embryií. Resorpce může nastávat celkem často, a nejen u hlodavců (Hubbart, 1961; Drews *et al.*, 2020). Tento jev je často neviditelný, protože embryo se rozloží a vstřebá do těla matky, aniž by došlo k vyloučení jakýchkoliv tkání či krve. Embrya můžou být absorbována bud všechna nebo jen část a samice zbytek potomků normálně porodí. Ke smrti embryí může dojít v různých stádiích gestace, což se může určit pomocí stupně resorpce. Po resorpci u potkanů po dvanáctém dni těhotenství zůstávaly v děloze placentární jizvy, které můžou být viditelné i rok po resorpci. Podle jizev se dá při výzkumech určit, zda došlo k resorpci, což se využívá k porovnávání výsledků různých studií napříč druhy (Conaway, 1955).

5.2.3 Trivers-Willard hypotéza

V přírodě je běžné to, že poměr zplozených samců a samic je velmi blízko 50:50. Podle Triverse a Willarda (1973) můžou však jedinci některých polygynních druhů tento poměr měnit v závislosti na podmínkách, kterým jsou samice vystaveny. U zdravých samic s dostatkem potravy je tendence k více synům, protože syn s vysokou investicí, který dosáhl nejlepší možné síly, váhy a zdraví má větší reprodukční úspěch, tedy je úspěšnější v oplodňování samic než

jeho konkurenti, vyprodukuje matce více přeživších vnoučat, než kdyby matka měla samice se stejnou investicí, protože i ta nejlepší samice je limitována tím, kolik mláďat může mít najednou.

Samice, ve špatném stavu nebo za nedostatku zdrojů, vychyluje pohlaví spíše k dcerám. Důvodem je to, že reproduktivní úspěch dcery není tak vysoce ovlivnitelný jak u synů, a i méně kvalitní dcera má větší reprodukční úspěch, jak méně kvalitní syn a v tomto případě má matka větší pravděpodobnost získat více vnoučat od své dcery. Samčí embrya jsou navíc více náchylná k zániku a citlivější na živiny v potravě. Což je jeden z dalších důvodů, jenž přispívá k tomu, že když je potravy nedostatek, tak je u samic tendence k vychylování poměru pohlaví k samicím (Rosenfeld & Roberts, 2004).

Při experimentu na křečku zlatém (*Mesocricetus auratus*) bylo dokázáno, že když gravidní samice byly limitovány v potravě, tak se poměr a investice jejich narozených mláďat nakláněl spíše k dcerám (Labov *et al.*, 1986).

5.3 Chování po březosti

Mláďata hlodavců většinou bývají altriciální, což znamená, že nejsou schopny pohybu, jsou nedovyvinutá, slepá, neosrstěná, neschopná termoregulace a zcela závislá na jejich rodičích. Rodičovská péče je proto náročnější a vyžaduje více času a energie. Mezi hlodavce s altriciálními mláďaty můžeme zařadit potkana, pískomila mongolského (*Meriones unguiculatus*) nebo hraboše prérijního (Libhaber & Eilam, 2004). Prekonciální mláďata se rodí již plně vyvinutá, schopná pohybu, osrstěná a více samostatná. (Muir, 2000). Prekonciálními hlodavci jsou například křeček bavlníkový (*Sigmodon hispidus)*, morče domácí (*Cavia porcellus)*, myš bodlinatá (*Acomys cahirinus*) nebo bobr evropský (Robinson, 1989; Anděra & Gaisler, 2012).

5.3.1 Zkušenosti matek

Rozdíly v mateřském chování samic hlodavců úzce souvisí s jejich předchozími reprodukčními zkušenostmi. Obecně se samice dělí do tří kategorií podle počtu jejich předchozích vrhů na: nulliparní (samice, které ještě nikdy nerodily), primiparní (=prvorodičky, samice s prvním vrhem) a multiparní (samice s více vrhy). Například u hraboše prérijního při porovnávání rodičovského chování prvorodiček a samic s více vrhy byly velmi znatelné rozdíly v mateřském chování i vývoji vrhů. Zkušené matky se svému vrhu věnovaly intenzivněji, a tak se jejich mláďata vyvíjela rychleji, byla větší a měla vyšší míru přežití než mláďata samice

prvorodičky, která se teprve správnou péči učila. Chování otců zůstalo konzistentní bez ohledu na předchozí vrhy. Tady toto chování potvrzuje hypotézu, že učení hraje klíčovou roli při rodičovské péči a samice se zlepšuje s každým dalším vrhem (Wang & Novak, 1994).

5.3.2 Otcovská péče

Otcovská péče není u hlodavců běžná, ale existují výjimky, a to především u druhů monogamních nebo druhů s biparentální péčí, jako například hraboš prérijní nebo křečík bělonohý. Naopak u promiskuitních a polygynních druhů jako myši a potkani, je otcovská péče vzácná až neexitující. I když samci nemůžou kojit jako samice, tak přesto se můžou účastnit přímé rodičovské péče a vykonávat všechny ostatní rodičovské aktivity. Samci některých druhů se v rámci péče o mláďata účastní stavby a údržby hnízda, zahřívají mláďata, krmí je nebo čistí. Péče samce může zvýšit přežívání potomků, zvláště tam, kde jsou podmínky náročné nebo kde je potřeba více zdrojů energie. Dalším pozoruhodným jevem je to, že někteří samci, jako například u hraboše pensylvánského v přírodě nevykazují žádnou péči o mláďata, ale v laboratorních podmínkách ano. (Foltz, 1981; Dewsbury, 1985)

5.3.1 Komunální hnízdění

Jedna ze strategií při péči o mláďata je spolupráce samic například při komunálním hnízdění, kdy samice sdílí hnízdo, ale někdy dokonce i péči a kojení cizích mláďat. Toto zvyšuje celkové přežití vrhů, ale umožnuje to i další výhody ve formě termoregulace nebo lepší ochrany proti predátorům či agresivním samcům, protože skupina se vzájemně varuje a spolupracuje (Hayes, 2000; Viñals *et al.*, 2017). Mláďata, která jsou společně vychovávána a kojena, rostou rychleji než mláďata samostatných samic (Sayer &Salmon, 1971).

Skupiny můžou tvořené buď nepříbuznými samicemi, avšak většinou je to rodinná skupina matky a dcer, protože příbuzenské vazby podporují toleranci a kooperaci mezi jedinci. Dělí se na tři skupiny – eusociální hlodavci, jenž už byli zmíněni a na hlodavce, co využívají komunálního hnízdění běžně nebo jen vzácně za určitých podmínek například při limitaci prostorem. Komunálnímu hnízdění je podobné shlukování se během hibernace, kdy je hlavní termoregulace a ne rozmnožování (Hayes, 2000; Viñals *et al.*, 2017). Mezi typické druhy, které spolu komunálně hnízdí se řadí například plch velký (Pilastro, 1992) nebo myš domácí (Manning *et al.*, 1995) nebo plch zahradní (Viñals et al., 2017). U komunálního hnízdění hraje velkou roli filopatrie, co už jak bylo zmíněno je to, když daný jedinec neopouští své rodné území. Nejčastěji se to vyskytuje u samic, což je možné pozorovat u hraboše polního, kdy

samice zůstávají celý život ve stejné oblasti, zatímco samci mají tendence k disperzi – k rozptýlení (Sheridan & Tamarin, 1986).

Rozpoznávání mezi příbuznými jedinci je u hlodavců klíčový mechanismus při rodičovské péči, na vyhýbání se incestu a k formování skupin. U druhů žijících v komunálních hnízdech nebo ve skupinách představuje schopnost rozlišit příbuzné jedince od cizích evoluční výhodu. Například při experimentu s komunálně hnízdícími osmáky degu (*Octodon degus*) byla samice během laktace schopna rozlišit pomocí pachu svá mláďata od mláďat cizí samice nebo své sestry (Jesseau *et al.*, 2008). Schopnost rozeznat svého sourozence probíhá primárně též přes čich. U potkanů se schopnost rozeznat své sourozence rozvíjí již v prvních dnech jejich života. Mláďata jsou schopna rozeznat své sourozence od neznámých jedinců z počátku preferují pach svých sourozenců. Avšak s narůstajícím věkem okolo třetího týdne života vlivem přípravy na dospělost a zvědavosti mladý potkan postupně obrací svůj zájem za neznámými pachy. Tato změna preferencí socializuje jedince a je přirozená pro dospívající (Hepper, 1983).

5.3.2 One-half rule

Podle Gilberta (1986) a jeho One-half rule je maximální počet mláďat u hlodavců přímo ovlivněný počtem bradavek, kdy průměrný vrh je početně poloviční, než kolik má samice bradavek. Maximálně může mít samice tolik mláďat ve vrhu, co má bradavek, ale když se počet mláďat přibližuje k počtu bradavek, tak se snižuje šance na přežití.

Například u plcha velkého se počet bradavek pohybuje podle Kryštufka (2004) mezi deseti až dvanácti. Množství bradavek u plchů se v různých populacích liší, ale jejich různorodost stále jen potvrzuje one-half rule. Naderi *et al.* (2014) zkoumali počet mléčných žláz a mláďat u plchů v severním Íránu a porovnávali své výsledky se záznamy ze severní Itálie a Slovinska a došli k tomu, že v Iránu bylo množství mléčných žláz vyšší a pohyboval se okolo jedenácti až čtrnácti. Ale pozorováním zde bylo zjištěno, že se zvýšením počtu mléčných žláz se viditelně zvýšilo i množství mláďat ve vrhu.

5.3.3 Laktace

Laktace je pro samice hlodavců energeticky nejnáročnější období v jejich životě. Během laktace samice potřebují dostatek energie na vlastní přežití a na přežití jejich mláďat. Pokud nesoustředí dostatečné množství energie (prostřednictvím mléka) na své mladé, tak může vážně omezit jejich růst a šanci na přežití. Ale když do nich dá až moc energie, tak ohrozí svůj vlastní život.

U křečka bavlníkového byly pozorovány a porovnávány samice s velkými a malými vrhy a jejich rozložení energie mezi sebe a své mláďata. Samice s velkými vrhy produkují naředěné a energeticky nízké mléko a jejich tělo dosahuje fyziologického maxima kvůli vysoké ztrátě váhy a vysokému příjmu jídla. Mezitím u mláďat v malých vrzích byla dodávaná energie postupně zvyšována a mláďata se vyvíjela rychle. Energetické nároky způsobují konflikt mezi matkou a potomky a je výrazně vyšší u větších vrhů (Rogowitz, 1996).

Laktace může mít dva různé projevy na plodnost samice během laktace. Může nastat již dříve zmíněný laktační estrus, což může vést k březosti samice již během laktace (Gilbert, 1984). Druhým častějším jevem je laktační neplodnost během období kojení, která slouží k tomu, že veškeré zdroje jsou směřovány směrem k mláďatům, a ne k potencionálnímu novému těhotenství. Tady tento jev byl studován u myší, u které nastalo potlačení luteinizačního hormonu pomocí prolaktinu a došlo k absenci ovulace. Klíčovým hormonem je zde zvýšená hladina prolaktinu, který udržuje stav bez říje. Pokud však samice přijde brzo po porodu o mláďata, tak se její reprodukční cyklus rychle obnoví, aby nahradila ztracený vrh (Hackwell *et al.*, 2023).

5.3.4 Infanticida

Infanticida, tedy zabíjení mláďat stejného druhu, je poměrně rozšířený jev, který může být buď strategie jedinců na zvýšení jejich reprodukčního úspěchu nebo nastává vlivem stresu či nevhodných podmínek. Většinou přináší infanticida určitou výhodu pro jedince, který ji páchá, avšak existuje i šance, že dojde k infanticidě bez toho, aby to komukoliv prospělo. Je to neúčelné nebo náhodné zabití, které může být vyvoláno stresem, frustrací nebo poruchou mateřské péče. (Hrdy, 1979; Ebensperger, 1998).

Infanticida se zpravidla dělí se na dva druhy, podle toho, jestli jedinec zabíjí mláďata vlastní nebo někoho jiného. První možnost, když rodič, většinou samice, usmrtí své vlastní mláďata, se nazývá parentální infanticida. Samice své mláďata můžou někdy dokonce i zkonzumovat. K tomuto jevu dochází například kvůli stresu, při nízké kvalitě potomstva, když jsou nepředvídatelné zdroje potravy nebo narušení hnízda, kdy je snížena šance na přežití vrhu, a tak samice začne na novo jinde. (Elwood,1991).

Například během experimentů s křečkem zlatým (*Mesocricetus auratus*) 75 % samic během prvních tří po porodu spáchaly infanticidu s kanibalismem na části svého vrhu. Mezi předpokládané příčiny mizení mláďat zde byli poruchy péče, velikost vrhu po porodu, věk a zkušenosti matky a individuální konzistence velikosti vrhů. Z těchto teorií měli například

zkušenosti samice jen malý vliv na snížení infanticidy. Hlavním důvodem zde bylo to, že samice opakovaně udržovali stejný počet přeživších mláďat i když jim byly například přidaná mláďata na víc. To dokazuje, že samice využívala infanticidy k udržování optimální velikosti vrhu, který je schopna k daným podmínkám zvládnout (Day & Galef, 1977).

Mezi druhý typ infanticidy patří neparentální infanticida, tedy zabíjení nepříbuzných mláďat. Tuto strategii aplikují primárně samci. Existuje několik teorií, proč k tomuto jevu dochází. První z nich je to, že infanticida a následný kanibalismus může jedinci poskytnout zdroj výživy například při nedostatku potravy nebo stresu. Konzumace mláďat je výrazně častější od gravidních či kojících samic (Ebensperger, 1998).

Další může být to, že infanticidou konkurence si jedinec a jeho potomci zlepší přístup k omezeným zdrojům. Například samice sysla beldingova (*Spermophilus beldingi*) jsou hlavními pachatelkami infanticidy, ale své oběti nekonzumují. Samice jejíchž mláďata se stala obětmi se obvykle přestěhují a samice, co tu infanticidu spáchaly si rozšíří své teritorium v okolí nor svých obětí (Sherman, 1981).

Dále je zde hypotéza infanticidy, jenž tvrdí, že samice zabije mláďata, pokud není schopna rozeznat vlastní potomky a cizí, aby se vyhnula investování do nevlastních mláďat. Pokud dochází ke komunálnímu hnízdění, tak obětmi jsou spíše mláďata, které samice neznají nebo byly narozeny v jinou dobu než zbytek vrhů (Ebensperger, 1998; Schimdt *et al.*, 2015).

Mezi nejznámější hypotézu opodstatňující infanticidu se řadí hypotéza sexuální selekce, podle které většinou samci zabíjejí mláďata jiného samce, aby zvýšili svou vlastní šanci na páření, protože samice bez mláďat na kojení a péči se dostane do estru a spáří se s novým samcem, jelikož je jejich reprodukční cyklus urychlený, protože jak již bylo zmíněno, tak vlivem laktace se může rozmnožování omezit. Samci zpravidla nezabíjejí vlastní mláďata nebo ty, u kterých je otcovství nejisté (Hrdy, 1979).

Proti infanticidě vznikla řada strategií, jak jít předcházet nebo ji limitovat. Jeden ze způsobů je zastavení gravidity pomocí již dříve zmíněného Bruce efektu, což zabrání plýtvání investicemi do potomků, co můžou být zabiti (Bruce, 1959; Hrdy, 1979).

Další adaptací je zvýšené agresivní chování samice během konce gestace a začátku laktace, které se nazývá mateřská agrese. Samice brání nejen mláďata, ale i teritorium a zdroje a udržuje konkurenty mimo oblast hnízda (Maestripieri, 1992). Bez přítomnosti potomků agrese

postupně mizí, ale po opětovném přivedení se zase objevuje. Agresivita bývá často spojena i s vysokou teritorialitou (Hrdy, 1979; Ebensperger, 1998).

Například různé druhy samic rodu *Microtus* můžou reagovat jinak. Kupříkladu promiskuitní samice hraboše pensylvánského byly vysoce teritoriální a agresivně vyháněly jak samce, tak starší sourozence z hnízda. Vývoj jejich mláďat byl nejrychlejší, samice trávily hodně času mimo hnízdo a samci se neúčastnili rodičovské péče. Samice monogamního hraboše prérijního přítomnost svého partnera v hnízdě tolerovaly a samci ze začátku pomáhali pečovat o mláďata a trávili čas v hnízdě, pokud samice nebyla přítomna. Hrabošík americký (*Microtus pinetorum*) na to byl velmi podobně. Samice tu též tolerovala přítomnost samce, avšak ten se v hnízdě zas tak příliš nevyskytoval (McGuire & Novak, 1984).

Další možností prevence infanticidy je již dříve zmíněné komunální hnízdění, kdy například více příbuzných samic myší spolu hnízdí a odráží potencionální hrozby. Infanticida v hnízdech v samostatně žijících samic byla více než dvojnásobná než u komunálně hnízdících samic (Manning *et al.*, 1995). Další již zmíněnou strategií je promiskuita, protože studie dokázaly, že vrh s větším množstvím otců, má menší šanci na infanticidu (Ebensperger, 1998).

Závěr

Tato bakalářská práce se věnovala bližšímu pohledu na reprodukční strategie drobných hlodavců. Cílem této práce bylo vytvořit ucelený přehled o daném tématu, který by snadněji přiblížil toto téma běžnému čtenáři.

Reprodukční strategie drobných hlodavců představují komplexní soubor adaptací, které se vyvinuly v reakci na specifické ekologické podmínky, predaci, dostupnost zdrojů i sociální struktury jednotlivých druhů. V rámci této práce byly představeny základní principy r/K-strategií, sexuální systémy, jako je polygynie, monogamie či eusociální chování, a jejich výskyt u konkrétních druhů. Byla popsána nejen hormonální regulace reprodukce, ale i jevy, jako je estrální cyklus, vliv pachu nebo konkurence spermií, které zajišťují co nejvyšší reprodukční úspěšnost v daných podmínkách. Dále byly probrány i jevy probíhající během a po březosti, jako například resorpce embryí, komunální hnízdění nebo infanticida.

Zároveň bylo poukázáno na to, že vnější faktory, zejména fotoperioda, dostupnost potravy, predace a antropogenní vlivy, mají zásadní dopad na rozmnožování, a to jak na individuální, tak populační úrovni. Hlodavci díky své vysoké adaptabilitě vykazují rozmanité a často velmi specializované reprodukční strategie, které jim umožňují přežít i ve výrazně proměnlivém prostředí.

Referenční seznam

1) ANDĚRA, Miloš a Jan GAISLER. *Savci České republiky: popis, rozšíření, ekologie, ochrana.* Praha: Academia, 2012. ISBN 978-80-200-2185-4.
2) ANDERSSON, Malte a S. ERLINGE. Influence of predation on rodent populations. *Oikos* [online]. 1977, 29(3), 591–597. ISSN 0030-1299. Dostupné z: https://doi.org/10.2307/3543597
3) ANDERSSON, Malte. The evolution of eusociality. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. 1984, 15, 165–189. ISSN 0066-4162. Dostupné z: https://www.jstor.org/stable/2096946
4) ANDREASSEN, Harry P., Jan SUNDELL, Frank ECKE, et al. Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve. *Oecologia* [online]. 2021, 195(3), 601–622. ISSN 1432-1939. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/s00442-020-04810-w
5) ARITONANG, Tetty Rina, RAHAYU, Sri, SIRAIT, Lenny Irmawaty, KARO, Marni Br, SIMANJUNTAK, Tigor Peniel, NATZIR, Rosdiana, SINRANG, Andi Wardihan, MASSI, Muhammad Nasrum, HATTA, Mochammad a KAMELIA, Emma, 2017. *The Role of FSH, LH, Estradiol and Progesterone Hormone on Estrus Cycle of Female Rats*. International Journal of Sciences: Basic and Applied Research (IJSBAR) [online]. 35(1), 92–100. ISSN 2307-4531.
6) ASHBY, K. R. Patterns of daily activity in mammals. *Mammal Review* [online]. 1972, 1(7–8), 171–185. ISSN 0305-1838. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1972.tb00088.x
7) ASHER, M., E. S. DE OLIVEIRA a N. SACHSER. Social system and spatial organization of wild guinea pigs (*Cavia aperea*) in a natural population. *Journal of Mammalogy* [online]. 2004, 85(4), 788–796. ISSN 0022-2372. Dostupné z: https://doi.org/10.1644/BNS-012
8) BATZLI, George O. The role of nutrition and carrying capacity in models of small rodent population dynamics. *Oikos* [online]. 1988, 51(2), 224–226. ISSN 0030-1299. Dostupné z: https://www.jstor.org/stable/3883385
9) BERGSTEDT, Bengt. Distribution, Reproduction, Growth and Dynamics of the Rodent Species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in Southern Sweden. *Oikos* [online]. 1965, 16(1/2), 132–160. ISSN 0030-1299. Dostupné z: https://doi.org/10.2307/3564871

10) BERTMAR, Gunnar. Evolution of vomeronasal organs in vertebrates. *Evolution* [online]. 1981, 35(2), 359–366. Dostupné z: https://doi.org/10.2307/2407844
11) BORNIGER, Jeremy C. a Randy J. NELSON. Photoperiodic regulation of behavior: Peromyscus as a model system. Seminars in Cell & Developmental Biology [online]. 2017, s. 82–91. Academic Press. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2016.06.015
12) BROWN, J. S., KOTLER, B. P. a BOUSKILA, A**.** Ecology of fear: Foraging games between predators and prey with pulsed resources. *Annales Zoologici Fennici* [online]. 2001, 38(1), 71–87. ISSN 0003-455X. Dostupné z: http://www.jstor.org/stable/23735751
13) BRUCE, Hilda M. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature*. 1959, 184(4680), 105–105. ISSN 0028-0836.
14) BUCKLE, A. a SMITH, R., ed. *Rodent pests and their control*. Wallingford: CABI, 2015. ISBN 978-1-84593-817-8. Dostupné z: https://doi.org/10.1079/9781845938178.0000
15) BURDA, Hynek, R. L. HONEYCUTT, Sabine BEGALL, O. LOCKER-GRÜTJEN a Anja SCHARFF. Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 2000, 47, 293–303. ISSN 0340-5443. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/s002650050669
16) BUZZIO, Osvaldo L., André KONINCKX, N. B. CARRENO a A. CASTRO-VAZQUEZ. Embryo implantation during the short luteal phase of the corn mouse, *Calomys musculinus*, and the apparent lack of a lactational diapause in South American murid rodents. *Reproduction – Cambridge*. 2001, 121(5), 815–823. ISSN 1470-1626.
17) CARTER, C. Sue a Lowell L. GETZ. Monogamy and the prairie vole. *Scientific American* [online]. 1993, 268(6), 100–106. ISSN 0036-8733. Dostupné z: https://www.jstor.org/stable/24941514
18) CLARKE, Iain James, 2015. *Hypothalamus as an endocrine organ* [online]. Comprehensive Physiology, 5(1), 217–253. Dostupné z: https://doi.org/10.1002/j.2040-4603.2015.tb00605.x
19) CONAWAY, Chan H. Embryo resorption and placental scar formation in the rat. *Journal of Mammalogy* [online]. 1955, 36(4), 516–532. ISSN 0022-2372. Dostupné z: https://doi.org/10.2307/1375806

20) CONAWAY, Chan H. Ecological adaptation and mammalian reproduction. *Biology of Reproduction*. 1971, 4(3), 239–247. ISSN 0006-3363.

21) ČESKO. *Zákon č. 246/1992 Sb., o ochraně zvířat proti týrání, ve znění pozdějších předpisů.* In: Sbírka zákonů České republiky. 1992, částka 50.

22) DAKETSE, Marie-José a MARTINET, Lise. Effect of temperature on the growth and fertility of the field-vole, *Microtus arvalis*, raised in different daylength and feeding conditions. In: *Annales de Biologie Animale Biochimie Biophysique* [online]. Paris: EDP Sciences, 1977, s. 713–721.

23) DARDENTE, H. *Melatonin-Dependent Timing of Seasonal Reproduction by the Pars Tuberalis: Pivotal Roles for Long Daylengths and Thyroid Hormones*. Journal of Neuroendocrinology [online]. 2012, roč. 24, s. 249–266. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1365-2826.2011.02250.x

24) DARDENTE, H., LOMET, D., ROBERT, V., DECOURT, C., BELTRAMO, M. a PELLICER-RUBIO, M.T. Seasonal breeding in mammals: From basic science to applications and back. Theriogenology [online]. 2016, roč. 86, s. 324–332. DOI: 10.1016/j.theriogenology.2016.04.045

25) DAY, Corinne S. a GALEF, Bennett G., 1977. Pup cannibalism: One aspect of maternal behavior in golden hamsters. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91(5), 1179–1189. DOI: 10.1037/h0077386.

26) DEWSBURY, Donald A. Aggression, copulation, and differential reproduction of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in a semi-natural enclosure. *Behaviour*. 1984, 91(1–3), 1–23. ISSN 0005-7959.

27) DEWSBURY, Donald A. Paternal behavior in rodents. *American Zoologist* [online]. 1985, 25(3), 841–852. ISSN 0003-1569. Dostupné z: https://doi.org/10.1093/icb/25.3.841

28) DOBOSZYNSKA, T. a W. ZUROWSKI. Reproduction of the European beaver. *Acta Zoologica Fennica*. 1983, 174, s. 123–126. ISSN 0001-7299.

29) DOBSON, F. Stephen. Mating systems, population dynamics, and life history patterns in ground squirrels. Ann Arbor: University of Michigan, 1984.

30) DREWS, Barbara, Luis F. LANDAVERDE, Anja KÜHL a Uwe DREWS. Spontaneous embryo resorption in the mouse is triggered by embryonic apoptosis followed by rapid removal via maternal sterile purulent inflammation. *BMC Developmental Biology* [online]. 2020, 20, 1–18. ISSN 1471-213X. Dostupné z: https://doi.org/10.1186/s12861-019-0201-0

31) EBENSPERGER, Luis A. Do female rodents use promiscuity to prevent male infanticide? *Ethology Ecology & Evolution* [online]. 1998, 10(2), 129–141. ISSN 0394-9370. Dostupné z: https://doi.org/10.1080/08927014.1998.9522862

32) EBENSPERGER, Luis A., 1998. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biological Reviews*, 73(3), 321–346. DOI: https://doi.org/10.1017/S0006323198005209.

33) EBERHARD, William G. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton: Princeton University Press, 1966. ISBN není uvedeno.

34) ELWOOD, Robert W., 1991. Ethical implications of studies on infanticide and maternal aggression in rodents. *Animal Behaviour*, 42(5), 841–849. ISSN 0003-3472. DOI: 10.1016/S0003-3472(05)80128-9.

35) EMLEN, Stephen T. a Lewis W. ORING. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* [online]. 1977, 197(4300), 215–223. ISSN 0036-8075. Dostupné z: https://doi.org/10.1126/science.327542

36) ERHARDT, Stefanie, Marc I. FÖRSCHLER a Joanna FIETZ. Is promiscuity the key? Multiple paternity in the garden dormouse *(Eliomys quercinus). Mammalian Biology* [online]. 2024. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/s42991-024-00414-6

37) FERGUSON, J., L. YOUNG, E. HEARN, et al., 2000. Social amnesia in mice lacking the oxytocin gene. *Nature Genetics*, 25(3), 284–288. DOI: 10.1038/77040.

38) FOLTZ, David W. Genetic evidence for long-term monogamy in a small rodent, *Peromyscus polionotus*. *The American Naturalist* [online]. 1981, 117(5), 665–675. ISSN 0003-0147. Dostupné z: https://doi.org/10.1086/283751

39) FREEMAN, Marc E., Barry WEINER, Peter J. REIDLINGER, Theresa L. POHL a Charles T. NEILL, 2000. Prolactin: structure, function, and regulation of secretion. *Physiological Reviews* [online]. 80(4), 1523–1631. Dostupné z: https://doi.org/10.1152/physrev.2000.80.4.1523

40) FRIEBE, Astrid a Petra ARCK. Causes for spontaneous abortion: What the bugs 'gut' to do with it? *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology* [online]. 2008, 40(11), 2348–2352. ISSN 1357-2725. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.biocel.2008.04.019

41) FUELLING, O. a HALLE, S. Breeding suppression in free-ranging grey-sided voles under the influence of predator odour. *Oecologia* [online]. 2004, 138(1), 151–159. ISSN 0029-8549. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/s00442-003-1417-y

42) GILBERT, A. N. Mammary number and litter size in Rodentia: the “one-half rule”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 1986, 83(13), 4828–4830. ISSN 0027-8424. Dostupné z: https://doi.org/10.1073/pnas.83.13.4828

43) GILBERT, A. Neil. Postpartum and lactational estrus: a comparative analysis in rodentia. *Journal of Comparative Psychology* [online]. 1984, 98(3), 232. ISSN 0735-7036. Dostupné z: https://doi.org/10.1037/0735-7036.98.3.232

44) GOLDMAN, Jerome M., Ashley S. MURR a Ralph L. COOPER. The rodent estrous cycle: characterization of vaginal cytology and its utility in toxicological studies. *Birth Defects Research Part B: Developmental and Reproductive Toxicology* [online]. 2007, 80(2), 84–97. ISSN 1542-9741. Dostupné z: https://doi.org/10.1002/bdrb.20106

45) GÓMEZ MONTOTO, Laura, Cristina MAGAÑA, Marcos TOURMENTE, Juan MARTÍN-COELLO, Carlos CRESPO, Juan José LUQUE-LARENA, et al. Sperm competition, sperm numbers and sperm quality in muroid rodents. *PLoS ONE* [online]. 2011, 6(3), e18173. ISSN 1932-6203. Dostupné z: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018173

46) GRÖNROOS, Matti a Olavi KAUPPILA. Hormonal-Cyclic Changes in Rats under Normal Conditions and Under Stress as Revealed by Vaginal Smears After Shorr Staining. *Acta Endocrinologica* [online]. 1959, roč. 32, č. 2, s. 261–271. Dostupné z: https://doi.org/10.1530/acta.0.XXXII0261

47) GROMOV, V.S. a V.V. VOZNESENSKAYA, 2013. Care of young, aggressiveness, and secretion of testosterone in male rodents: A correlation analysis. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, 40(5), 463–470. DOI: 10.1134/S1062359013050063.

48) GROMOV, Vladimir. Multiple mating by females and multiple paternity in rodents: A cross-species comparative analysis. *Russian Journal of Theriology* [online]. 2024, 23(1), 51–72. ISSN 1682-3559. Dostupné z: https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.23.1.07

49) HACKWELL, Eleni C.R., Sharon R. LADYMAN, Rosemary S. E. BROWN a David R. GRATTAN. Mechanisms of lactation-induced infertility in female mice. *Endocrinology* [online]. 2023, 164(5). ISSN 0013-7227. Dostupné z: https://doi.org/10.1210/endocr/bqad049

50) HADLEY, M.E., 2000. *Endocrinology*. 5. vyd. New Jersey: Prentice-Hall, Inc.

51) HALLE, S. Voles — Small Graminivores with Polyphasic Patterns. In: HALLE, S. a N.C. STENSETH, eds. *Activity Patterns in Small Mammals*. Berlin, Heidelberg:

Springer, 2000, s. 191–213. (Ecological Studies; vol. 141). ISBN 978-3-642-18264-8. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-3-642-18264-8_13

52) HAYES, Loren D. To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Animal Behaviour* [online]. 2000, 59(4), 677–688. ISSN 0003-3472. Dostupné z: https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1390

53) HEPPER, Peter G. Sibling recognition in the rat. *Animal Behaviour* [online]. 1983, 31(4), 1177–1191. ISSN 0003-3472. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80024-4

54) HESKE, Edward J. a Richard S. OSTFELD. Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles. *Journal of Mammalogy*. 1990, 71(4), 510–519. ISSN 0022-2372.

55) HOFFMAN, J. C. a N. B. SCHWARTZ. Timing of post-partum ovulation in the rat. *Endocrinology* [online]. 1965, 76(4), 620–625. ISSN 0013-7227. Dostupné z: https://doi.org/10.1210/endo-76-4-620

56) HOLCOVÁ GAZÁRKOVÁ, Anežka a Peter ADAMÍK. Timing of breeding and second litters in edible dormouse (*Glis glis*). *Folia Zoologica* [online]. 2016, 65(2), 165–168. ISSN 0139-7893. Dostupné z: https://doi.org/10.25225/fozo.v65.i2.a12.2016

57) HOLESH, Julie E., Autumn N. BASS a Megan LORD. Physiology, ovulation [online]. 2017. Dostupné z: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28723025/

58) HRDY, Sarah Blaffer. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology* [online]. 1979, 1(1), 13–40. ISSN 0162-3095. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/0162-3095(79)90004-9

59) HTWE, Nyo Me a Grant R. SINGLETON**.** Is quantity or quality of food influencing the reproduction of rice-field rats in the Philippines? *Wildlife Research* [online]. 2014, 41(1), 56–63. Dostupné z: https://doi.org/10.1071/WR13108

60) HUBBARD, Stevan R., 1961. *A study of the distribution of dead and resorbing embryos in the rat uterus* [online]. Dostupné z: https://doi.org/10.32469/10355/102801

61) HUFFAKER, C. B., BERRYMAN, Alan A. a LAING, J. E. *Ecological Entomology*. New York: Academic Press, 1984. 359 s.

62) HUHTANIEMI, Ilpo, 2015. *A short evolutionary history of FSH-stimulated spermatogenesis* [online]. Hormones, 14(3), 468–478. DOI: 10.14310/horm.2002.1632.

63) JACKSON, Timothy P. The social organization and breeding system of Brants' whistling rat (*Parotomys brantsii*). *Journal of Zoology* [online]. 1999, 247(3), 323–331. ISSN 0952-8369. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00995.x

64) JARVIS, Jennifer U., M. J. O'RIAIN, N. C. BENNETT a P. W. SHERMAN. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology & Evolution*. 1994, 9(2), 47–51. ISSN 0169-5347.

65) JESSEAU, Stephanie A., HOLMES, Warren G. a LEE, Theresa M. Mother–offspring recognition in communally nesting degus, *Octodon degus*. *Animal Behaviour* [online]. 2008, 75(2), 573–582. ISSN 0003-3472. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.06.015

66) KAGER, T. a FIETZ, J. Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). *Canadian Journal of Zoology* [online]. 2009, 87(7), 555–565. ISSN 0008-4301. Dostupné z: https://doi.org/10.1139/Z09-040

67) KAPRARA, Athina a Ilpo T. HUHTANIEMI, 2018. *The hypothalamus-pituitary-gonad axis: Tales of mice and men* [online]. Metabolism, 86, 3–17. ISSN 0026-0495. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.metabol.2017.11.018

68) KEIL, Anja a Norbert SACHSER. Reproductive benefits from female promiscuous mating in a small mammal. *Ethology* [online]. 2010, 104(11), 897–903. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00039.x

69) KEVERNE, Eric B. The vomeronasal organ. *Science* [online]. 1999, 286(5440), 716–720. DOI: 10.1126/science.286.5440.716.

70) KLEIMAN, Devra G. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology* [online]. 1977, 52(1), 39–69. ISSN 0033-5770. Dostupné z: https://doi.org/10.1086/409721

71) KREBS, Charles J. *Population Fluctuations in Rodents*. Chicago: University of Chicago Press, 2013. ISBN 978-0-226-01049-6. Dostupné z: https://doi.org/10.7208/9780226010496

72) KRYSTUFEK, Boris. Nipples in the edible dormouse *Glis glis*. *Folia Zoologica*. 2004, 53(1), 107. ISSN 0139-7893.

73) KYROU, Kyros, Andrew M. HAMMOND, Roberto GALIZI, Nace KRANJC, Austin BURT, Andrea K. BEAGHTON, Tony NOLAN a Andrea CRISANTI. A CRISPR–Cas9 gene drive targeting doublesex causes complete population suppression in caged

Anopheles gambiae mosquitoes. Nature Biotechnology [online]. 2018, 36(11), 1062–1066. ISSN 1546-1696. Dostupné z: https://doi.org/10.1038/nbt.4245

74) LABOV, J. B., William HUCK, U., VASWANI, P. a R. D. LISK. Sex ratio manipulation and decreased growth of male offspring of undernourished golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1986, 18, 241–249. ISSN 0340-5443.

75) LANDRY JR, Stuart O. A proposal for a new classification and nomenclature for the Glires (Lagomorpha and Rodentia). *Zoosystematics and Evolution* [online]. 1999, 75(2), 283–316. ISSN 1435-1935. DOI: 10.1002/mmnz.19990750209.

76) LEE, Heon-Jin, Abbe H. MACBETH, Jerome H. PAGANI a W. Scott YOUNG, 2009. Oxytocin: The great facilitator of life. *Progress in Neurobiology*, 88(2), 127–151. ISSN 0301-0082. DOI: 10.1016/j.pneurobio.2009.04.001.

77) LIBHABER, Noga a David EILAM. Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size. *Journal of Mammalogy* [online]. 2004, 85(4), 748–755. ISSN 0022-2372. Dostupné z: https://doi.org/10.1644/BNS-011

78) LOHMILLER, Jeffrey J., Sonya P. SWING a Marina M. HANSON. Reproduction and breeding. In: *The laboratory rat* [online]. Academic Press, 2020, s. 157–179. ISBN 978-0-12-814338-4. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814338-4.00006-4

79) LOPES, F. L., J. A. DESMARAIS a Bruce D. MURPHY. Embryonic diapause and its regulation. *Reproduction* [online]. 2004, 128(6), 669–678. ISSN 1470-1626. Dostupné z: https://doi.org/10.1530/rep.1.00444

80) MAESTRIPIERI, Dario. Functional aspects of maternal aggression in mammals. *Canadian Journal of Zoology* [online]. 1992, 70(6), 1069–1077. ISSN 0008-4301. Dostupné z: https://doi.org/10.1139/z92-150

81) MANNING, C. Jo, Donald A. DEWSBURY, Edward K. WAKELAND a Wayne K. POTTS. Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour* [online]. 1995, 50(3), 741–751. ISSN 0003-3472. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80134-0

82) MARCELLO, Gregory J.; WILDER, Shawn M.; MEIKLE, Douglas B. Population dynamics of a generalist rodent in relation to variability in pulsed food resources in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* [online]. 2008, **77**(1), 41–46. Dostupné z: http://www.jstor.org/stable/20143156

83) MATSUDA, Fuko, OHKURA, Satoshi, MAGATA, Fumie, MUNETOMO, Arisa, CHEN, Jing, SATO, Marimo, INOUE, Naoko, UENOYAMA, Yoshihisa a TSUKAMURA, Hiroko, 2019. *Role of kisspeptin neurons as a GnRH surge generator: Comparative aspects in rodents and non-rodent mammals* [online]. Journal of Obstetrics and Gynaecology Research, 45(12), 2318–2329. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/jog.14124

84) MATSUMOTO, Hirokazu, NOGUCHI, Jiro, HORIKOSHI, Yasuko, KAWAMATA, Yuji, KITADA, Chieko, HINUMA, Shuji, ONDA, Haruo, NISHIMURA, Osamu a FUJINO, Masahiko, 1999. *Stimulation of Prolactin Release by Prolactin-Releasing Peptide in Rats* [online]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 259(2), 321–324. ISSN 0006-291X. Dostupné z: https://doi.org/10.1006/bbrc.1999.0789

85) McGUIRE, Betty a Melinda NOVAK. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*). *Animal Behaviour* [online]. 1984, 32(4), 1132–1141. ISSN 0003-3472. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80229-8

86) MUIR, Gordon D. Early ontogeny of locomotor behaviour: a comparison between altricial and precocial animals. *Brain Research Bulletin*. 2000, 53(5), 719–726. ISSN 0361-9230.

87) MYERS, Judith H. a KREBS, Charles J**.** Population cycles in rodents. *Scientific American* [online]. 1974, 230(6), 38–47. ISSN 0036-8733.

88) NADERI, G., M. KABOLI, M. KARAMI, H. R. REZAEI, M. LAHOOT, M. KAMRAN, et al. Mammary number and litter size of the fat dormouse on the Southern Caspian coast. *Mammalia* [online]. 2014, 78(3), 335–338. ISSN 0025-1461. Dostupné z: https://doi.org/10.1515/mammalia-2013-0093

89) NELSON, Randy Joe a Lance J. KRIEGSFELD, 2017. *An introduction to behavioral endocrinology*. 5th ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Publishers. ISBN 978-1-60535-320-3.

90) OH, Kevin P.; SHIELS, Aaron B.; SHIELS, Laura; BLONDEL, Dimitri V.; CAMPBELL, Karl J.; SAAH, J. Royden; LLOYD, Alun L.; THOMAS, Paul Q.; GOULD, Fred; ABDO, Zaid; GODWIN, John R. a PIAGGIO, Antoinette J. Population genomics of invasive rodents on islands: Genetic consequences of colonization and prospects for localized synthetic gene drive. *Evolutionary*

Applications [online]. 2021, 14(5), 1421–1435. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/eva.13210

91) OPHIR, Alexander G., Steven M. PHELPS, A. B. SORIN a Jerry O. WOLFF. Social but not genetic monogamy is associated with greater breeding success in prairie voles. *Animal Behaviour* [online]. 2008, 75(3), 1143–1154. ISSN 0003-3472. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.022

92) OSTFELD, Richard S. a Felicia KEESING. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*. 2000, 15(6), 232–237. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)01862-0.

93) PACCOLA, C. C., S. F. RESENDE, A. D. STABILE, M. M. A. MAZZUCHELLI, R. F. BARBIERI a E. C. BERNARDESCHI. The rat estrous cycle revisited: a quantitative and qualitative analysis. *Animal Reproduction (AR)* [online]. 2013, 10(4), 677–683. Dostupné z: https://www.animal-reproduction.org/article/5b5a605af7783717068b46ec

94) PARGA, José A. Copulatory plug. In: VONK, Jennifer a Todd K. SHACKELFORD, eds. *The International Encyclopedia of Primatology* [online]. 2016, 1–2. ISBN 978-1-119-17931-3. Dostupné z: https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0223

95) PEDERSEN, C.A. a A.J. PRANGE, 1979. Induction of maternal behavior in virgin rats after intracerebroventricular administration of oxytocin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76(12), 6661–6665. DOI: 10.1073/pnas.76.12.6661.

96) PIANKA, Eric R. On r-and K-selection. *The American Naturalist* [online]. 1970, 104(940), 592–597. ISSN 0003-0147. Dostupné z: https://doi.org/10.1086/282697

97) PILASTRO, Andrea. Communal nesting between breeding females in a free-living population of fat dormouse (*Glis glis* L.). *Bollettino di Zoologia* [online]. 1992, 59(1), 63–68. DOI: 10.1080/11250009209386649.

98) RAMM, Steven A., Geoffrey A. PARKER a Paula STOCKLEY**.** Sperm competition and the evolution of male reproductive anatomy in rodents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2005, 272(1566), 949–955. ISSN 1471-2954. DOI: 10.1098/rspb.2004.3048.

99) REITER, R.J. *Exogenous and endogenous control of the annual reproductive cycle in the male golden hamster: participation of the pineal gland*. Journal of Experimental Zoology [online]. 1975, roč. 191, s. 111–120. Dostupné z: https://doi.org/10.1002/jez.1401910111

100) RENFREE, Marilyn B. a J. C. FENELON. The enigma of embryonic diapause. *Development* [online]. 2017, 144(18), 3199–3210. ISSN 0950-1991. Dostupné z: https://doi.org/10.1242/dev.148213

101) ROBINSON, Scott R. A comparative study of prenatal behavior ontogeny in altricial and precocial murid rodents. 1989.

102) ROGOWITZ, Gordon L. Trade-offs in energy allocation during lactation. *American Zoologist* [online]. 1996, 36(2), 197–204. ISSN 0003-1569. Dostupné z: https://doi.org/10.1093/icb/36.2.197

103) ROMÁN-PALACIOS, Cristian a John J. WIENS. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2020, 117(8), 4211–4217. Dostupné z: https://doi.org/10.1073/pnas.191300711

104) ROSENFELD, Cheryl S. a R. Michael ROBERTS. Maternal diet and other factors affecting offspring sex ratio: a review. *Biology of Reproduction* [online]. 2004, 71(4), 1063–1070. ISSN 0006-3363. Dostupné z: https://doi.org/10.1095/biolreprod.104.030353

105) VAN ROSMALEN, Laura, ROTH, Joshua D., PEDERSEN, Svane K., ROPSTAD, Erik, JOHANSEN, Kjersti M., AARSETH, Jon J. a ROPSTAD, Janne T. Differential temperature effects on photoperiodism in female voles: A possible explanation for declines in vole populations. *Molecular Ecology* [online]. 2022, 31(12), 3360–3373. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/mec.16467

106) SAYLER, Anthony a SALMON, Michael. An ethological analysis of communal nursing by the house mouse (*Mus musculus*). *Behaviour* [online]. 1971, 40(1–2), 62–84. Dostupné z: 10.1163/156853971X00339.

107) SIMONNEAUX, Vincent, ANCEL, Claire, POIREL, Virginie J. a GAUER, Franck, 2013. *Kisspeptins and RFRP-3 act in concert to synchronize rodent reproduction with seasons* [online]. Frontiers in Neuroscience, 7, 22. Dostupné z: https://doi.org/10.3389/fnins.2013.00022

108) SINGH, A., J. VONK a T. SHACKELFORD. r-Reproductive strategy. In: SHACKELFORD, T. (ed.). *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* [online]. Cham: Springer Nature, 2019. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_450-1

109) SHERIDAN, M. a R. H. TAMARIN. Kinships in a natural meadow vole population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1986, 19, 207–211. ISSN 0340-5443.

110) SHERMAN, Paul W. Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. *Natural selection and social behavior: Recent research and new theory*. New York: Chiron Press, 1981, s. 311–331.

111) SHONKWILER, Ronald W. a James HEROD. Interactions Between Organisms and Their Environment. In: *Mathematical Biology: An Introduction with Maple and Matlab*. New York: Springer, 2009, s. 107–140. ISBN 978-0-387-70983-3. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-0-387-70984-0_4

112) SCHLUND, W., SCHARFE, F. a GANZHORN, J. U. Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Mammalian Biology* [online]. 2002, 67(4), 219–232. ISSN 1616-5047. Dostupné z: https://doi.org/10.1078/1616-5047-00045

113) SCHMIDT, Júlia, KOSZTOLÁNYI, András, TÖKÖLYI, Jácint, HUGYECZ, Boglárka, ILLÉS, Ildikó, KIRÁLY, Rozália a BARTA, Zoltán. Reproductive asynchrony and infanticide in house mice breeding communally. *Animal Behaviour* [online]. 2015, 101, 201–211. ISSN 0003-3472. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.12.015

114) STEHN, R. A. a F. J. JANNETT. Male-induced abortion in various microtine rodents. *Journal of Mammalogy* [online]. 1981, 62(2), 369–372. ISSN není uvedeno. Dostupné z: https://doi.org/10.2307/1380713

115) SWEITZER, Rick A. a Joel BERGER. Evidence for female-biased dispersal in North American porcupines (*Erethizon dorsatum*). *Journal of Zoology*. 1998, 244(2), 159–166. ISSN 0952-8369.

116) SZPREGIEL, I. a Danuta WRONSKA. *Rola fotoperiodu i melatoniny w kontroli rozrodu sezonowego ssaków*. Roczniki Naukowe Polskiego Towarzystwa Zootechnicznego [online]. 2020, roč. 16, č. 4. Dostupné z: https://doi.org/10.5604/01.3001.0014.6071

117) TKADEC, Emil. *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 2008. ISBN 978-80-244-2149-0.

118) TRAINOR, Brian C., et al. Social and photoperiod effects on reproduction in five species of Peromyscus. General and Comparative Endocrinology [online]. 2006, roč. 148, č. 2, s. 252–259. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.03.006

119) TRIVERS, Robert L. a WILLARD, Dan E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* [online]. 1973, 179(4068), 90–92. ISSN 0036-8075. Dostupné z: https://doi.org/10.1126/science.179.4068.90

120) VANDENBERGH, John G. Male odor accelerates female sexual maturation in mice. *Endocrinology*. 1969, 84(3), 658–660. ISSN 0013-7227.

121) VAN DER LEE, Sylvia a L. M. BOOT. Spontaneous pseudopregnancy in mice. *Acta Physiologica et Pharmacologica Neerlandica*. 1955, 4(3), 442–444. ISSN 0001-6813.

122) VASANTHA, I. Physiology of Seasonal Breeding: A Review. Journal of Veterinary Science and Technology [online]. 2016, roč. 7, s. 1–4. DOI: 10.4172/2157-7579.1000331

123) VIÑALS, Adrià, Sandro BERTOLINO a José Antonio GIL-DELGADO. Communal nesting in the garden dormouse (*Eliomys quercinus*). *Behavioural Processes* [online]. 2017, vol. 135, s. 25–28. ISSN 0376-6357. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.11.016

124) VOIGT, Christiane, Kerstin MEDGER a Nigel C. BENNETT. The oestrous cycle of the Damaraland mole-rat revisited: evidence for induced ovulation. *Journal of Zoology* [online]. 2021, 314(2), 85–95. ISSN 0952-8369. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/jzo.12867

125) VONK, Jennifer a Todd K. SHACKELFORD, ed. *Encyclopedia of animal cognition and behavior* [online]. Cham: Springer International Publishing, 2022. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_1904-1

126) VOSS, Robert C. *Male accessory glands and the evolution of copulatory plugs in rodents*. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan. 1979, č. 689, 1–27.

127) WAN, Xinru, Chuan YAN, Zhen WANG a Zhibin ZHANG. Sustained population decline of rodents is linked to accelerated climate warming and human disturbance. *BMC Ecology and Evolution* [online]. 2022, 22(1). Dostupné z: https://doi.org/10.1186/s12862-022-02056-z

128) WANG, Zuoxin a Melinda A. NOVAK. Parental care and litter development in primiparous and multiparous prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Mammalogy* [online]. 1994, 75(1), 18–23. ISSN 0022-2372. Dostupné z: https://doi.org/10.2307/1382232

129) WATERMAN, Jane M. Male mating strategies in rodents. In: *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective* [online]. University of Chicago Press, 2007. Dostupné z: https://doi.org/10.7208/9780226905389-005

130) WATTS, C. H. S. Effect of supplementary food on breeding in woodland rodents. *Journal of Mammalogy* [online]. 1970, 51(1), 169–171. ISSN 1545-1542. Dostupné z: https://doi.org/10.2307/1378552

131) WESTWOOD, F. Russell. The female rat reproductive cycle: a practical histological guide to staging. *Toxicologic Pathology* [online]. 2008, roč. 36, č. 3, s. 375–384. ISSN 0192-6233. Dostupné z: https://doi.org/10.1177/0192623308315665

132) WITMER, Gary. Rodents in agriculture: A broad perspective. *Agronomy* [online]. 2022, 12(6), 1458. Dostupné z: https://doi.org/10.3390/agronomy12061458

133) WHITTEN, Wesley K. Modification of the oestrous cycle of the mouse by external stimuli associated with the male. *Journal of Endocrinology*. 1956, 13(4), 399–404. ISSN 0022-0795.

134) WOLFF, Jerry O. Social biology of rodents. *Integrative Zoology* [online]. 2007, 2(4), 193–204. ISSN 1749-4877. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2007.00062.x

135) WRIGHT, S. L., CRAWFORD, Charles a ANDERSON, Judith L. Allocation of reproductive effort in *Mus domesticus*: responses of offspring sex ratio and quality to social density and food availability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 1988, 23(6), 357–365. ISSN 0340-5443. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/BF00303709

136) WYSOCKI, Charles J. a John J. LEPRI. Consequences of removing the vomeronasal organ. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* [online]. 1991, 39(4, Part 2), 661–669. ISSN 0960-0760. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/0960-0760(91)90265-7

137) YOUNG, Larry a Zhaojie WANG**,** 2004. The neurobiology of pair bonding. *Nature Neuroscience*, **7**(10), 1048–1054. DOI: 10.1038/nn1327.

138) ZIMA, Jan a Miloš MACHOLÁN. *Systém a fylogeneze savců.* Praha: Academia, 2021. ISBN 978-80-200-3215-7.

Seznam tabulek

Tab. č.1 Přehled rozmnožovacích strategií vybraných druhů hlodavců

Anotace

Jméno a příjmení:	Anežka Tydlačková
Katedra:	Biologie
Vedoucí práce:	Mgr. Anežka Holcová Gazárková PhD.
Rok obhajoby:	2025

Název práce:	Reprodukční strategie drobných hlodavců
Název v angličtině:	Reproductive strategies of small rodents
Anotace práce:	Tato bakalářská práce se zabývá tématem reprodukční strategie drobných hlodavců. První část práce se věnuje základní charakteristice hlodavců a reprodukčního chování. Další část práce popisuje a analyzuje vnější vlivy na rozmnožování, jako fotoperiodu, potravu nebo predaci. Poslední část se věnuje procesům spojeným s rozmnožováním, jenž zahrnuje hormony, jevy v průběhu rozmnožování a péči o mláďata.
Klíčová slova:	reprodukce, hlodavci, sexuální systémy, populace, gravidita, mláďata
Anotace v angličtině:	This bachelor thesis deals with the topic of reproductive strategies of small rodents. The first part of the thesis deals with the basic characteristics of rodents and reproductive behaviour. The next part of the thesis describes and analyses external influences on reproduction, such as photoperiod, food or predation. The last part deals with the processes associated with reproduction, which includes hormones, phenomena during reproduction and care of the young.
Klíčová slova v angličtině:	reproduction, rodents, sexual systems, population, gestation, offsprings
Přílohy vázané k práci:	

Rozsah práce:	51 stran
Jazyk práce:	Český jazyk