

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, přírodních a potravinářských zdrojů
Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Biologie, chov a uplatnění hraboše prériového
(*Microtus ochrogaster*) v laboratorních podmínkách**

Bakalářská práce

Autor: Jan Šteiger

Obor: Zootechnika – speciální chovy

Vedoucí práce: Ing. Michal Hradec, PhD.

© 2021 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Biologie, chov a uplatnění hraboše prérivého (*Microtus ochrogaster*) v laboratorních podmínkách" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne

Poděkování

Děkuji svému vedoucímu Ing. Michalovi Hradcovi, Ph.D., za odborné vedení a nezměrnou dávku trpělivosti v průběhu zpracování bakalářské práce. Mé poděkování dále patří i mé rodině, Thraxovi, ostatním přátelům a zaměstnavateli za poskytnutí zázemí a tolik potřebné psychické podpory ve chvílích, kdy jí bylo potřeba nejvíce.

Abstrakt

Biologie, chov a uplatnění hraboše prérivého (*Microtus ochrogaster*) v laboratorních podmínkách

Cílem této práce bylo na základě literární rešerše vhodným způsobem a uceleně shrnout, popsat a stručně zhodnotit dosavadní znalosti z biologie, etologie a chovu hraboše prérivého (*Microtus ochrogaster*) s důrazem na unikátní monogamní sociální systém tohoto druhu a jeho možné uplatnění ve výzkumu. Po zhodnocení veškerých poznatků bylo možno potvrdit fakt, že oxytocin, vasopresin a dopamin jsou esenciální pro tvorbu vazby mezi samcem a samicí hraboše prérivého. Takto navázané pouto je pevné, avšak nikoliv neporušitelné. Dále je možné potvrdit domněnku, že systémy distribuce oxytocinu, vasopresinu a kortikosteronu u hraboše prérivého vykazují sexuální dimorfismus, a fakt, že hraboš prérivý je vhodným budoucím modelovým organismem pro posuzování některých duševních poruch a vlivu intoxikace různými látkami na sociální vazby mezi jedinci.

Klíčová slova: sociální monogamie, hypothalamus, oxytocin, vasopresin, dopamin

Abstract

Biology, breeding and use of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) in laboratory conditions

Aim of this work was to search, summarize, describe and assess all knowledge about biology, etology and breeding of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) with a great emphasis layed on the unique social monogamy system of this species and its possible use in next research. After the findings were evaluated, the fact could have been confirmed, which determined the essentiality of the oxytocine, vasopresine and the dopamine for the bond created between male and female prairie vole. Such bond is solid, but not inviolable. Next presumption, which can be confirmed, is the sexual dimorphism in distribution systems of the oxytocine, vasopresine and corticosterone in the prairie vole, plus the fact, that the prairie vole is a suitable future model organism for mental disorders or the intoxication influence on social bonds evaluating.

Key words: social monogamy, hypothalamus, oxytocine, vasopresine, dopamine

Obsah

1. Úvod.....	7
2. Cíl práce.....	8
3. Literární přehled.....	9
3.1. Taxonomické zařazení.....	9
3.2. Biologická charakteristika.....	10
3.2.1. Popis.....	10
3.2.2. Výskyt.....	12
3.2.3. Potrava.....	15
3.2.4. Reprodukce.....	16
3.2.5. Vliv na společnost.....	18
3.3. Chov hraboše prériového v laboratorních podmínkách.....	19
3.4. Sociální uspořádání.....	20
3.5. HPA osa.....	24
3.5.1. Hypotalamus.....	26
3.5.2. Hypofýza.....	27
3.5.3. Nadledviny.....	28
3.6. Příčiny monogamie.....	29
3.7. Uplatnění ve výzkumu.....	32
4. Metodika – tvorba a uspořádání literární rešerše.....	34
5. Diskuze.....	35
6. Závěr.....	37
7. Seznam použité literatury.....	37

1. Úvod

Hraboš prériový (*Microtus ochrogaster*) patří vzhledem ke svojí nenáročnosti, odolnosti, a zejména díky způsobu života a sociálnímu uspořádání, mezi jeden z nejslibnějších modelových druhů, které je možné bez větších obtíží chovat i v laboratorních podmínkách. Jeho potenciál spočívá v párovacím systému – sociální monogamii spojené s biparentální péčí, která je u savců ojedinělou záležitostí.

I přes to, že výzkum hraboše prériového probíhá již několik desetiletí, jako modelový organismus se zmiňuje jen krátce, takže je možné říci, že jeho potenciál se prozatím ze značné části jeví jako neprozkoumaný.

Pozorování z minulosti a složitější pokusy v současnosti stále poukazují na nové poznatky a možnosti díky nimž lze klást nesčetné otázky týkající se genomu a možného využití tohoto organismu, jehož reakce jsou tak blízké těm lidským.

2. Cíl práce

Cílem práce bylo na základě literární rešerše vhodným způsobem a uceleně shrnout, popsat a stručně zhodnotit dosavadní znalosti z biologie, etologie a chovu hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*) s důrazem na unikátní monogamní sociální systém tohoto druhu a jeho možné uplatnění ve výzkumu.

3. Literární přehled

3.1. Taxonomické zařazení

Hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*) řadíme do taxonomického systému takto:

Třída: *Mammalia* (Savci)

Řád: *Rodentia* (Hlodavci)

Čeleď: *Cricetidae* (Křečkovití) / *Microtidae* (Hrabošovití)

Hraboš preriový (*Microtus ochrogaster*, Wagner 1842) náleží k čeledi křečkovitých (Hazard 1982; Carleton & Musser 2005). Tato čeleď zahrnuje převážně býložravé druhy savců, vyznačujících se zpravidla krátkými končetinami, přiléhavě osrstěným či lysým ocáskem, malými ušními boltci a tupěji zakončenou hlavou (Obr. 1). Mnoho druhů z této čeledi se vyznačuje vysokou plodností. Někteří z křečkovitých jsou chováni pro maso a kožky, jiní jsou využíváni jako laboratorní modelové druhy, či získali popularitu mezi chovateli terarijních zvířat (Anděra 1999). Pro úplnost je nutno uvést, že v minulosti došlo ke vzniku zvláštní čeledi hrabošovití (*Microtidae*), kterou ve svých pracích zmiňují a hraboše preriového, stejně jako ostatní hraboše náležící k rodu *Microtus*, do ní řadí například Shawn (2002), Davis et al. (2010) a Batzli et al. (1977).



Obr. 1. Hraboš preriový - vzhled (*Microtus ochrogaster*), zdroj: Naughton (2012)

3.2. Biologická charakteristika

3.2.1. Popis

Jedná se o drobného hlodavce o průměrné hmotnosti 28 g a průměrné délce 141 mm, s šedohnědou srstí na hřbetě a nažloutlou srstí na spodní části těla (Hazard 1982), ovšem Naughton (2012) uvádí i melanické, albinotické, leutické či skvrnité formy tohoto druhu, přičemž zimní srst může být tmavší. Stavba těla tohoto druhu hraboše je obdobná jako u jiných druhů hrabošů: má krátké končetiny, malé ušní boltce téměř ukryté v srsti (Hazard 1982), a krátký dvoubarevný (Naughton 2012) jemně osrstěný ocas o průměrné délce 34 mm (Hazard 1982), ovšem uváděna je i průměrná délka ocasu pouhých 26 mm (Stalling 1990), nebo o dvojnásobné délce zadní nohy hraboše (Naughton 2012). Předchozím údajům se vymykají výsledky výzkumu, které uvádí O'Brien (1994), udávající velikost dospělého hraboše v rozmezí 13–18 cm, a dále Martin (1956), zmiňující hmotnost dospělého hraboše, dosahující až 73 g. Naughton (2012) uvádí, že v jižních oblastech výskytu dosahují hraboši větších rozměrů. Jejich zadní nohy mají na ploskách 5 mozolů (Naughton 2012). Hraboši nemají lícní torby, jejich silně redukovaný chrup tvoří 16 zubů (zubní vzorec: 1,0,0,3/1,0,0,3). Rychle dorůstající stoličky jsou vhodné k rozmělnění tuhé vegetace a skládají se z dentinových hranolů lemovaných tvrdou sklovinou (Anděra 1999; Naughton 2012). Od dalších druhů je možné je odlišit porovnáním třetího páru stoliček ve spodní čelisti, který má vytvořeny pouze tři zaoblené kličky, avšak žádné kličky trojúhelníkového tvaru, kterými se vyznačují jiné druhy hrabošů, jak uvedl například Hall (1981). Hranatě tvarovaná lebka hraboše prériového (Obr. 2) má silnější jařmové oblouky (Anděra 1999; Stalling 1990).



Obr. 2. Lebka hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*), zdroj: Stalling (1990)

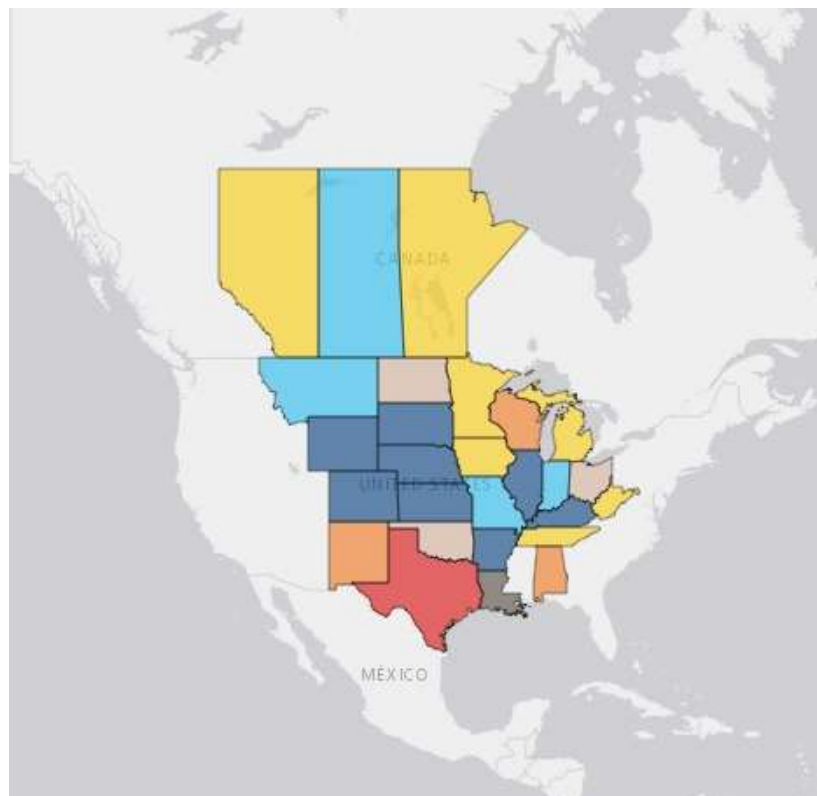
Zaživací trakt je svojí morfologií typický pro drobné býložravce a jeho délka i kapacita se mohou měnit v závislosti na kvalitě potravy, zejména obsahu vlákniny, a okolní teplotě (Gross et al. 1985). Sexuální dimorfismus není u tohoto druhu patrný (Obr. 3). Samci i samice se neliší tělesnou velikostí či barvou srsti (Naughton 2012), ovšem Huggins & Mc Daniel (1984) uvádějí coby známku pohlavního dimorfismu rozdílné délky a šířky řady stoliček ve vrchní čelisti. Měření, které provedl Severinghaus (1981), na jehož základě bylo uváděno, že se samice a samci hraboše prériového liší i tvarem pánevní kosti, bylo provedeno jen na dvanácti vzorcích, a tento údaj nebyl dosud potvrzen ani vyvrácen dalším uskutečněným výzkumem. Samice mají tři páry bradavek, z nichž první pár je obvykle nefunkční (Hazard 1982; Fitch 1957). V přirozených podmínkách se hraboši dožívají v průměru jednoho roku věku, největší zjištěná délka života byla 650 dní (Martin 1956). Naughton (2012) uvádí průměrný věk hraboše v přírodních podmínkách maximálně do 10 týdnů, a to díky vlivům počasí či predace. V zajetí se hraboši dožívají minimálně 16 měsíců, jak uvedl Fisher (1945), kdežto Getz (1965) a Naughton (2012) uvádí maximální věk hraboše v zajetí 35 měsíců u samce a 27 u samice. Hraboši jsou aktivní ve dne i během noci, v chladnějším období roku nehibernují (O'Brian 1994). Naughton (2012) zmiňuje, že v letních měsících bývají hraboši aktivnější v nočních hodinách, zatímco v zimních měsících jsou aktivní i během dne. Bez ohledu na roční období hraboši preferují pobyt mimo extrémní teploty.



Obr. 3. Dospělí jedinci hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*) s vrhem mláďat, zdroj: Balthazart & Young (2015)

3.2.2. Výskyt

Geografické rozšíření hraboše prériového je uváděno od Texasu a Nového Mexika na jihu (Stalling 1990) až po Saskatchewan, Albertu a Manitobu na severu (Obr. 4). Západní hranice výskytu je ohraničena státy Montana, Wyoming a Colorado, východní hranici tvoří státy od Alabamy, přes Tennessee, Západní Virginii a Ohio až po hranici tvořenou jezery Erie a Michigan (Reeder & Wilson 1993; Choate & Reed 1988). Naughton (2012) uvádí, že populace hrabošů v Texasu a západní Louisianě byly vyhubeny na konci osmdesátých let 20. století a v těchto místech se v současné době vyskytuje pouze zřídka, jako nepříliš husté označuje i populace hrabošů, vyskytující se v Kanadě. V Michiganu je hraboš prériový označen jako ohrožený živočišný druh. Naughton (2012) dále dodává, že odlesňování půdy, která byla později využita pro zemědělství, umožnila hrabošům rozšíření směrem na východ, ovšem, západní populace hrabošů prériových byly zemědělstvím ovlivněny převážně negativně, zejména pak redukováním velkých ploch původní prémie a jejich přeměnou na pole nebo na pastviny.



Obr. 4. Geografické rozšíření hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*) na území USA a Kanady, zdroj: <https://explorer.natureserve.org>

Hraboši prériovní obvykle osidlují nezalesněná a suchá travnatá místa (Martin 1956), mladí jedinci se od hnízda vzdalují průměrně na 42 m, tedy na vzdálenost cca čtyř domovských okrsků (Naughton 2012), přičemž plocha, na které se jedinec tohoto druhu běžně pohybuje, obvykle nepřesahuje 100 m². Tato hodnota se mění s ročním obdobím, dostupností zdrojů potravy, velikostí populace i jinými faktory (O'Brian 1994). Lucia et al. (2008) ovšem uvádí coby limitující prvek i velikost teritoria, případně dostupnost vhodného místa k vytvoření nory a hnízda. Naughton (2012) jako limitující prvek zmiňuje možnost vytvoření 'chodníků'.

Největší hustotu populací hrabošů je možné zaznamenat na neplodných plochách, polích ležících ladem či loukách, kde si vyhrabávají mělké nory v hloubce do 20 cm (Davis & Kalisz 1992) a systém 'chodníků' vedených skrz vegetaci či těsně pod povrchem (obr. 5), které propojují nejčastěji jednotlivé vchody do nor, případně vchody do nor a místa, kde hraboši nejčastěji shánějí potravu. Tyto vchody o šířce 2,5 – 3,5 cm a 'chodníky' o šířce do 5 cm jsou nejlépe patrné v jarním období (Naughton 2012). Stejný autor zmiňuje i minimální hloubku nor pouze 5 cm pod povrchem, ovšem v závislosti na typu půdy. Některé z 'chodníků' jsou využívány tak často, že postrádají travnatý pokryv a jejich dno tvoří pouze zemina. To, že jsou chodníky a nory využívány, naznačuje čerstvá zemina, zbytky rostlin a čerstvý trus v místech, která hraboši používají k vyměšování a v jejich okolí.

Hnízdo si hraboši umisťují v závislosti na teplotě v oblasti. V Manitobě, která je chladnou oblastí, byla hnízda uložena téměř 1 m pod povrchem, kdežto v regionech teplejších, jako například v Kentucky, byla hnízda umístěna pouze 20–30 cm hluboko (Davis & Kalisz 1992; Naughton 2012). V zimních měsících tvoří hraboši systém chodeb přímo pod sněhem (Whitaker 2010). Největší naměřená délka systému chodeb byla 31 m, přičemž hustota a délka chodeb byla větší u hrabošů žijících v komunitě než u hrabošů pečujících o mláďata pouze v páru. Hnízdní prostory měly obvykle rozměry 15 x 18 x 10 cm, spížírny byly obvykle kulovité o průměru 20 cm. V případě, že si hraboši vytvořili hnízdo na povrchu, bylo umístěno zpravidla pod předměty jako jsou kmeny stromů, kameny či dokonce různý odpadní materiál ze staveb (Naughton 2012).

Crawford (1971) a Naughton (2012) uvádí maximální hustotu populace až 1060 ks/ha, kdežto Cole & Batzli (1979) zmiňují hustoty populace 38 ks/ha v prérii, 52 ks/ha na lipnicových loukách a 244 kusů/ha v porostech vojtěšky, Naughton (2012) udává nízké hustoty populací v prérii, kde převažuje porost moskytovek ('shortgrass prairie'), a nebo vyšších druhů trav ('tallgrass prairie'), přičemž nejvyšších hodnot hustoty

populací je dosaženo v rozmezí říjen-listopad, jak zmiňují Getz et al. (1987) i Naughton (2012) a duben-červen (Caines & Rose 1976). Děje se tak z důvodu, že v této roční době začínají být aktivní mláďata z další generace hrabošů (Naughton 2012).

Caire et al. (1989) uvedli, že tento druh hraboše může být vytlačen přeměnou luk a ladem ležících ploch na plochy obhospodařované, což potvrzuje i Naughton (2012). Podle výzkumu Clarka & Kaufmana (1990), který byl proveden v Kansasu, hraboš na delší dobu opouští i místa, která byla zasažena požáry, a naopak rychle obsazuje například čerstvě odlesněné plochy. Rozšiřování hraboše prériového podle Heidta & Moorea (1981) napomáhá jak železniční, tak silniční doprava, ovšem nikoliv v takové míře jako je tomu u ostatních druhů hrabošů. Tuto informaci potvrdil i Naughton (2012). Reed & Choate (1988) uvedli jako koridory vhodné k migraci a rozšíření hraboše prériového i záplavové oblasti řek v jihozápadních oblastech jeho výskytu.

Naughton (2012) zmiňuje citlivost populací hrabošů na vlhkost, která je nutná pro vývoj rostlin nezbytných coby potrava a úkryt, ovšem při vysoké vlhkosti může docházet k zaplavování nor i k utopení mláďat, což nutí dospělé jedince k přesunu na vhodnější místo, což je možné i v případě zatopení okolí, neboť hraboši dobře plavou.



Obr. 5. Pobytové stopy (nory a 'chodníky') hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*), zdroj: <https://extension.colostate.edu>

3.2.3. Potrava

Hraboši se živí převážně rostlinnou stravou, jak bylo například prokázáno Flehartou & Olsonem (1969), kteří rozborem obsahu žaludků hrabošů určili přítomnost částí opadavce (*Sporobolus asper*), bytlu metlatého (*Kochia scoparia*), moskytovky něžné (*Bouteloua gracilis*), sveřepu japonského (*Bromus japonicus*), šťovíku kadeřavého (*Rumex crispus*), a rosičky krvavé (*Digitaria sanguinalis*), přičemž procentuální zastoupení jednotlivých druhů odpovídalo jejich dostupnosti. Zimmerman (1965) při rozborech obsahu žaludků hrabošů našel z 18,8 % lipnici smáčknotou (*Poa compressa*), z 10% podzemní části rostlin, z 9,7% jetel luční (*Trifolium pratense*) a z 6,7% blíže neurčený druh lespedezie (*Lespedeza sp.*). O'Brian (1994) v potravě hraboše jako podstatné zmiňuje hlízy a kůru různých druhů dřevin.

Při rozborech bylo prokázáno, že 4,7% z celkového objemu přijaté potravy hrabošů činil hmyz (Zimmerman 1965). Podle Fishe (1974), který poukazuje na fakt, že hraboši konzumují pouze měkké části hmyzu, což zapříčiňuje nemožnost další identifikace této složky potravy, by měla být tato hodnota vyšší. Agnew et al. (1988) uvádějí, že procento členovců v potravě roste od jara, kdy jejich konzumace nebyla zaznamenána, až do pozdního léta, kdy členovci tvořili až 44,3% celkové hmotnosti potravy hrabošů. O'Brien (1994) mimo členovců zmiňuje coby složku potravy i plže.

Hraboši si tvoří podzemní spižírny, které obvykle obsahují semena a podzemní části různých rostlin (Jameson 1947; Naughton 2012), které jsou pro ně nezbytnou složkou potravy, neboť hraboši, kteří se živí pouze trávou, ztrácejí hmotnost a hynou (Batzli & Cole 1979). U hrabošů byl zaznamenán i případ, kdy se živili netopýry žlutavými (*Pipistrellus subflavus*), jejichž kolonie se nacházela v jeskyni, jak uvedl Martin (1961).

Pro potravu jsou schopni vyšplhat do výšky cca 50 cm, obvykle v době nedostatku potravy šplhají na křoviny, aby okusovali kůru (O'brian 1994; Naughton 2012). Hraboši dobře snášejí nedostatek vody, mohou produkovat velmi koncentrovanou moč a získat většinu vody z potravy – zvláště pokud konzumují čerstvou píci. Složení potravy hrabošů se v zimě a v létě liší, neboť v chladných měsících je využívána zásoba nashromážděná přes léto ve spižírnách, případně je konzumována kůra různých druhů stromů a keřů, mechy a suchá vegetace, kdežto v letním období je pro hraboše dostupná čerstvá tráva, kořeny, hlízy i hmyz (Naughton 2012). Donovan et al. (2020) zmiňují vliv izolace na diverzitu mikroflóry, kdy střeva izolovaných jedinců vykazovala nižší počty bakterií z čeledi *Prevotellaceae*, které napomáhají trávení bílkovin a uhlohydrátů.

3.2.4. Reprodukce

Hraboši jsou schopni rozmnožování po celý rok pouze v jižních oblastech jejich výskytu (Best & Hunt 2020; Johnsgard 2020; Naughton 2012), kdežto v Kanadě se rozmnožují zpravidla pouze v teplejších měsících, což znamená od května do září, případně až do října (Naughton 2012).

Kopulace (Obr. 6) stimuluje ovulaci, nadto samec po spáření ve vagině samice vytvoří želatinovitou kopulační 'zátku', která má zabránit úspěšnému spáření samice s dalším samcem (Naughton 2012). V případě, že samice měla možnost společného soužití se samcem delší, než 24 hodin, tento samec byl následně preferován vůči jiným samcům nezávisle na tom, zda páření proběhlo nebo nikoliv. Pokud ovšem došlo i k páření, stačilo na vznik pouta a preferování tohoto samce pouze 6 hodin, což znamená, že páření není nutné pro vytvoření pouta mezi samcem a samicí, ovšem, může jej značně urychlit (Carter et al. 1992).

Březost trvá 22-23 dní (Best & Hunt 2020; Naughton 2012), Getz et al. (1987) udávají 21-22 dní, a v jednom vrhu je 1-8 mlád'at o průměrné hmotnosti 3,5 g (Naughton 2012). Best & Hunt (2020) i Barbour & Davis (1974) udávají počet mlád'at v jednom vrhu na 1-9 kusů, v průměru pak 3-4 mlád'ata na jeden vrh (Johnsgard 2020; Best & Hunt 2020). Barbour & Davis (1974) udávají průměrný počet mlád'at ve vrhu 3,4 u volně žijících hrabošů a 4,6 u hrabošů v laboratorních chovech. Pro odchov v zajetí je průměrná hmotnost novorozeného mláděte 3 g. Ihned po porodu může kojící samice znovu zabřeznout (Naughton 2012). V jedné sezóně může být březí 3-4 x (Best a Hunt 2020; Barbour & Davis 1974), ovšem abnormálně vlhké nebo suché počasí může tuto hodnotu negativně ovlivnit (Naughton 2012).

O mlád'ata pečují oba rodiče (Best & Hunt 2020; McGuire 2003; Naughton 2012; Okhovat et al. 2015), ovšem v den jejich narození o ně pečuje pouze matka, neboť ostatním hrabošům zabráni v přístupu k vrhu (Naughton 2012). Novorozená mlád'ata o délce 30-35 mm (Best & Hunt 2020) jsou holá, slepá a hluchá (Best & Hunt 2020; Naughton 2012), postrádají zuby a jejich prsty jsou stále spojené (Naughton 2012). Jejich zuby se začínají prořezávat dva dny po porodu (Best & Hunt 2020; Naughton 2012), stejně tak, jako se objevuje první osrstění. Oči jsou otevřené a uši plně vyvinuté ve stáří deseti dní (Naughton 2012), Best & Hunt (2020) udávají stáří 5-10 dní. Mlád'ata začnou požívat pevnou stravu ve věku asi dvanácti dní (Naughton 2012) a o přibližné hmotnosti 11,9-18,4 g (Best & Hunt 2020), stejně jako začínají opouštět hnízdo

(Getz & Gruder-Adams 1985), a ve věku jednadvaceti dní u nich dochází k odstavení (Best & Hunt 2020; Johnsgard 2020).

Pohlavní dospělosti dosahují samice ve věku 30-40 dní, samci ve 35-45 dnech (Naughton 2012), kdežto dle Getze et al. (1987) je dosažení pohlavní dospělosti u hrabošů možné již za 20 dní, podle Johnsgarda (2020) a Barboura & Davise (1974) 30 dní, Best & Hunt (2020) udávají u samic dosažení pohlavní dospělosti v 35 dnech, u samce 42-45 dní. Plně dorostlý je hraboš ve věku šedesáti dní. Varlata samců se přes zimu zmenšují a mohou být zatáhnuty do dutiny břišní, nejvýše však na dva měsíce. Mláďata se mohou narodit v podzemním hnízdě, případně v dobře ukrytém hnízdě nadzemním. Hnízda jsou tvořena suchou travou, jsou kulovitěho tvaru s prázdným prostorem uvnitř (Naughton 2012).

První říje samic je podnícena přímým očicháním samčí moči (Dluzen et al. 1981; Carter et al. 1995; Naughton 2012). Pouze moč neznámého samce může způsobit takovou reakci, což znemožňuje páření blízce příbuzných jedinců (Carter et al. 1995; Naughton 2012). Pokud samice zůstane v přítomnosti takového samce, říje a páření následuje během jednoho až dvou dní. Stejnou reakci může vyvolat i přítomnost plodné samice ve skupině zahrnující více samic (Getz et al. 1983; Naughton 2012). Jak uvádí Richmond et al. (1976), mladé samice se nikdy nepářily, pokud zůstávaly v rodinné skupině, ovšem odebrání a následné navrácení otce těchto samic po osmi dnech zaktivovalo jejich reprodukční chování, ovšem, přímé páření nebylo zaznamenáno. Obdobné výsledky přinesl i výzkum Getze et al. (1993), který zaznamenal jeden případ, kdy došlo k vytvoření páru z matky a jednoho z jejích synů, ovšem nebylo uvedeno, zda se tento potomek předtím vzdálil z hnízda na dobu delší, než na zmíněných osm dní.



Obr. 6. Pářící se jedinci hraboše prériového, zdroj: Okhovat et al. (2015)

3.2.5. Vliv na společnost

Stejně jako mnoho jiných druhů hlodavců, i hraboš prériový může přenášet různé druhy nemocí. Ovšem, existuje konkrétní virus, který je pro tento druh hraboše jedinečný. Jedná se o zástupce čeledi *Hantaviridae*, Bloodland lake virus, pojmenovaný podle místa, kde byl v roce 1994 objeven (Bickham et al. 1999; Hjelle et al. 1995). Přenos virů čeledi *Hantaviridae* z hlodavce na člověka probíhá buďto přímým kontaktem s výkaly nebo tělními tekutinami nakažených hlodavců, případně vdechováním aerosolů, ovšem, dosud nebylo prokázáno, že k přenosu Bloodland lake viru z hraboše prériového na člověka došlo (Hjelle & Schamlijohn 1997; Tsai, 1987).

Hraboš prériový je v místech výskytu řazen mezi hlodavce, kteří působí škody téměř na všech zemědělských plodinách a také na zahradách. Jeho škodlivost spočívá v přímé konzumaci nadzemních i podzemních částí hospodářsky významných plodin a budování 'chodníků' a nor v trávnicích i zemědělsky obhospodařovaných plochách, jak uvedli Ferraro a kol. (2011). Naughton (2012) jej zmiňuje jako škůdce pouze v USA, ovšem nikoliv v Kanadě. Jak uvádí O'Brien (1994), vzhledem k reprodukčním schopnostem tohoto druhu dochází zhruba každých 2-5 let k přemnožení hrabošů. Ferraro et al. (2011) zmiňují tento interval jako čtyřletý s nárůstem z 25 až na 630 kusů hrabošů na plochu jednoho hektaru, což, jak uvádějí Cole & Batzli (1979), se může lišit v závislosti na druhu pěstované plodiny, tedy i na dostupnosti potravy pro narůstající populaci. Tato skutečnost vede i k následnému nárůstu škod způsobených na zemědělských plodinách.

Plodiny a dřeviny je možné proti hrabošům chránit pomocí fyzických zábran, různých druhů pastí, vhodnou úpravou okolí, případně podporou přirozených predátorů, jako jsou draví ptáci a lasicovité šelmy (Ferraro et al. 2011; O'Brien 1994). Naughton (2012) do výčtu přirozených predátorů hrabošů zahrnuje i kojoty, jezevce, rysy, mývaly, lišky, užovky, chřestýše a křečky prériové. Dále jsou ke zneškodňování hrabošů využívány otrávené nástrahy (Ferraro et al. 2011; O'Brien 1994). Extrémní, ovšem v některých státech zakázanou metodou, je hubení hrabošů pomocí řízené podzemní exploze po vpravení směsi propanu a kyslíku do hraboších nor (Ferraro et al. 2011; Sullins & Sullivan 1992). Jako neúčinná metoda se podle O'Briena (1994) jeví plašení zvukem a, vzhledem k mělkým norám a 'chodníkům' hrabošů, i fumigace. Jako nepostradatelné jsou pak označené i pravidelné kontroly na problémových lokalitách, aby mohlo v případě potřeby dojít ke včasnému zásahu a prevenci rozsáhlejších škod.

3.3. Chov hraboše prériového v laboratorních podmínkách

Pro chov hraboše prériového v laboratorních podmínkách jsou vhodné klasické plastové chovné bedny (Obr. 7) pro krmná či laboratorní zvířata (Curtis et al. 2018), nebo nádoby z plexiskla (Blake 2002; Donovan et al. 2020) o rozměru 48 x 27 x 20 cm (Blake 2002). Jako výstelka byly využívány hobliny z borovice (Blake 2002; Curtis et al. 2018), či cedru (Donovan et al. 2020) jako materiál na výstavbu hnízda seno z bojínku lučního (Curtis et al. 2018), případně pruhy z novinového papíru a rašeliník (Blake 2002). Jako krmivo bylo hrabošům předkládáno granulované krmivo pro králíky a semena slunečnice (Curtis et al. 2018), případně krmivo pro laboratorní myši, jablka a čerstvá tráva (Blake 2002), voda ad libitum. V místnosti, kde byli hraboši chováni, byla teplota odpovídající teplotě venkovní (Blake 2002), nebo byla udržována teplota 21°C (Curtis et al. 2018), případně 20°C (Donovan et al. 2020) se světelným režimem zahrnujícím 14 hodin světla a 10 hodin tmy (Blake 2002; Curtis a kol. 2018; Donovan et al. 2020). K chovu byly využiti hraboši o stáří 60 dní, tedy pohlavně dospělí jedinci (Curtis et al. 2018), Donovan et al. (2020) k pokusu využívali pohlavně dospělé jedince do 90 dní věku. Vzhledem k tomu, že hraboši jsou stresováni izolací, odchovaná mláďata byla ve věku 20–21 dní rozdělena na dvojice stejného pohlaví a chována odděleně (Curtis et al. 2018). Zdrojem stresu v chovu byl i dospělý jedinec, který nebyl ostatním známý. Ten byl vystaven agresi ostatních samic i samců, pokud došlo k jeho chovu spolu s takovými jedinci, kteří v té době již tvořili pár. Vůči mláďatům přidaným přímo do chovné skupiny nebyli dospělí jedinci nijak agresivní (Getz et al. 1981).



Obr. 7. Klasický chovný box pro laboratorní hlodavce,
zdroj: <https://www.scanbur.com/products/housing/conventional-cages>

3.4. Sociální uspořádání života hrabošů

Studie sociálního uspořádání života hrabošů probíhají od uskutečnění výzkumu Cartera & Getze (1980), kdy byla u tohoto druhu zjištěna, na rozdíl od ostatních hlodavců a jiných druhů hrabošů (Williams et al. 1992), monogamie (Carter et al. 1995; Grippo et al. 2007). Při dalších pokusu byly v pokládaných pastech opakovaně nalézány stále ty samé páry, u nichž se překrývaly domovské okrsky (Getz et al. 1981; Hofmann et al. 1984; Naughton 2012), přičemž nezáleželo na tom, zda se tak stalo v období rozmnožování či nikoliv (Getz et al. 1981).

Většina partnerů spolu zůstává po celý život (Getz et al. 1981; Naughton 2012). Dospělí samci a samice podle Cartera et al. (1995) a Williamse et al. (1992) vykazovali preference pro jim známé, ovšem nikoliv příbuzné, jedince opačného pohlaví, obě pohlaví se taktéž zapojovala do péče o potomstvo, jak bylo ověřeno při pozorování v laboratorním chovu (Birney & Thomas 2004; Carter et al. 1995; Novak & Oliveras 1986; Solomon 1993a). Většina samců se během jara zdržovala v hnízdě s jednou samicí (Getz et al. 1993), od které odháněli podezřelé samce (Naughton 2012), ostatní samečci, později označení jako 'tuláci', se zdržovali v přítomnosti více samic (Jacquot & Solomon 2002), či v přítomnosti více samic a samců různého věku (Carter & Getz 1996; Getz et al. 1993; Streatfield et al. 2011).

K rozpadu páru vede podle Getze et al. (1993) ze 73,5 % smrt jednoho či obou jedinců, v 10,9 % případech opuštění samičky samcem a v 15,5% opuštění samce samičkou, přičemž v původním hnízdě zůstávají převážně samice, a to až 57,3 %, samci hnízdo neopustili pouze v 36,4 % případech. Podle Naughtona (2012) je až 55 % pářících se samců součástí komunity, případně jsou vázáni na jednu samicí, v případě takzvaných 'tuláků' jde podle stejného autora o starší samce, kteří přišli o partnerku a páří se se samicemi v různých domovských okrscích, nebo o mladé samce, kteří partnerku hledají. Getz et al. (1993) uvádějí vyšší počet samců - 'tuláků' v teplejších měsících, tj. od března do října, a to až 45,9 %, kdežto od října do února šlo pouze o 32,2 %. Poměr samic, pohybujících se mimo domovský okrsek uvádí jako téměř shodný: 24 % v letním období a 19,2 % v období zimním.

Existují i případy, že se s jiným samcem spáří i samice, která partnera má a je na něj vázána, a to ve chvíli, kdy je tato samice v říji, ale její stálý partner není v blízkosti, aby konkurenta zahnal (Naughton 2012). Getz et al. (1981) zmiňují fakt, že vazba na partnera je sice velice pevná, avšak může být porušena, v případě, že by došlo

k separaci páru minimálně na osm dní, během kterých je samice ve společnosti jiného samce. Tyto samice se následně stávají agresivními vůči svým původním partnerům a k partnerovi novému nevykazují žádnou agresivitu.

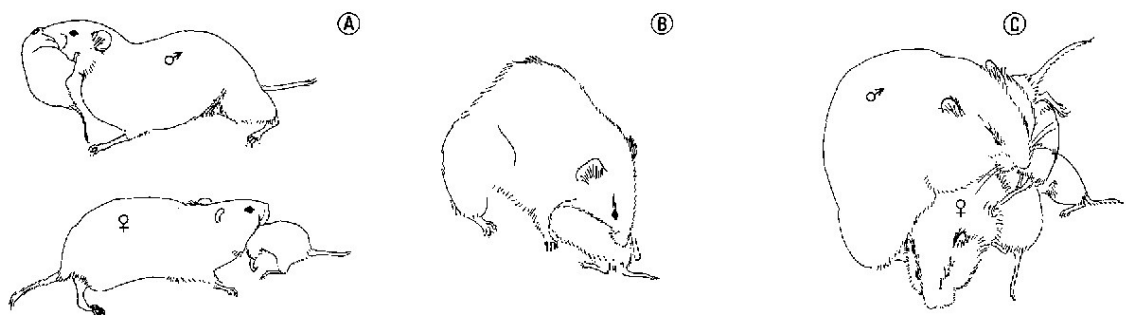
V některých skupinách rodila pouze jedna samice, v jiných více samic, jak prokázali McGuire et al. (2002). Tento poznatek je ukázkou alloparentální péče (Carter et al. 1995; Lucia et al. 2008), kdy při starosti o vrh či vrhy napomáhají buďto mladí potomci z předchozího vrhu, kteří v případě, že je hustota populace nízká, zůstávají v hnízdě (Lucia et al. 2008), nebo ostatní dospělí jedinci (Solomon 1991; Naughton 2012). Podle Ebenspergera & Hayese (2016) je základním sociálním uspořádáním u hraboše preriového sociální monogamie, a v případě, že mláďata z předchozích vrhů neopustila rodiče, vznikala větší rodinná uskupení. Naughton (2012) zmiňuje, že se tak dělo v případě, že se jednalo o poslední podzimní vrh mláďat, který na zimní období zůstal v hnízdě rodičů. Podle Getze et al. (1993) tato skutečnost vedla k vyšší míře přežití právě u mláďat z těchto vrhů. I když podle Ebenspergera & Hayese (2016) v různých populacích docházelo k procentuálním rozdílům mezi počty pečujících či rodičích jedinců, sociální monogamie se, na rozdíl od ostatních možností vyskytla ve všech zkoumaných případech, Getz et al. (1993) je označují jako nejčastěji se vyskytující jev, ovšem, díky vysoké mortalitě mláďat, nikoliv jako jedinou možnost.

Getz et al. (1990) se dále zabývali výzkumem, který osvětluje vliv počasí a návazné zvýšené aktivity predátorů – v tomto konkrétním případě se jednalo o hady – na obtížné tvoření skupiny hrabošů o více než dvou jedincích v průběhu letních měsíců. Tato domněnka byla potvrzena pokusem, kdy bylo v období od března do října zaznamenáno 36,6% jedinců žijících v páru, 36,8% osamoceně žijících samic a 26,9% jedinců žijících v komunitách, kdežto v období od října do února se poměr změnil na 24% jedinců žijících v páru, 7,4% osamoceně žijících samic a 68,6% jedinců žijících v komunitách, přičemž bylo zaznamenáno i několik samostatně žijících samců, kteří přišli o partnerku, avšak v chladném ročním období zůstali v původním hnízdě (Getz et al. 1993). Studie vlivu velikosti a uspořádání jednotlivých skupin na natalitu a následné přežití mláďat naznačily dle Getze et al. (1993) vztah mezi hustotou populace na uspořádání skupin, kdy byla jako nejmenší jednotka označena skupina hrabošů s minimálně dvěma dospělými jedinci. Tento vztah byl potvrzen pokusy s uzavřenými skupinami hrabošů, kde byla ovlivněna hustota populace (Lucia et al. 2008).

Laboratorní studie dále naznačily, že mláďata vychovávaná za pomoci sourozenců z předchozího vrhu nabrala do doby odstavení, což je 21 dní, vyšší hmotnost než

mláďata, o která pečovali pouze rodiče (Solomon 1991). Jedinci, kteří měli větší hmotnost v době odstavení, měli vyšší hmotnost i jako dospělí, což způsobilo, že se pro ostatní stali perspektivnějšími partnery (Solomon 1993b). Kojící samice taktéž těžily z přítomnosti ostatních pečujících jedinců. Ve skupinách, ve kterých byla jedna samice s mláďaty, byla zjištěna v průměru vyšší úspěšnost odchovu mláďat na jedince než ve skupinách, ve kterých byly takové samice dvě (Crist & Solomon 2008), ovšem ve skupinách se dvěma kojícími samicemi získala mláďata vyšší váhu při odstavení než ta, která byla kojena pouze vlastní matkou (Hayes & Solomon 2004). Samice, která porodila mláďata jako první, taktéž strávila o 25 % více času mimo hnízdo, než druhá samice, ale péči o potomky obě strávily zhruba stejný čas, což znamená, že minimálně jedna samice ze skupiny těží z přítomnosti samice další (Hayes & Solomon 2007). Tento fakt by podpořily výsledky pozorování, které uvedli (McGuire et al. 2013), a to, že osamoceně žijící samice, které se přidaly do skupiny, ve které bylo více dospělých samic, upřednostnily výhody žití ve skupině, jako je například alloparentální péče, i když pro ně bylo zároveň nutné soupeření se samicemi, které ve skupině původně byly. Zároveň byly samice ze skupin, kde k příchodu nových samic docházelo častěji, ochotnější k jejich přijímání mezi sebe.

Při pozorování v laboratorním chovu McGuire (2003) zjistila, že o mláďata pečovali matka i otec, kteří koordinovali péči tak, že vrh nebyl až na výjimky nikdy ponechán o samotě. Samec čistil, nosil a pečoval (Obr. 8) o mláďata, v některých případech zůstával v hnízdě i během porodu a pak byl odehnán. Rozdílné výsledky měl pozdější pokus McGuire et al. (2007), při kterém o potomky během prvních tří dnů života intenzivněji pečovala samice než samec. Naughton (2012) pak uvádí, že v den jejich narození o mláďata pečuje pouze matka, která od hnízda odhání partnera i ostatní dospělé jedince.



Obr. 8. Péče páru hraboše prériového o mláďata, zdroj: Birney & Thomas (2004)

A – přenášení mláďat B – dospělý jedinec čistící mládě C – pár zahřívající mláďata

Sociální pouta mezi jedinci hrabošů mohou být velmi silná, jak dokazuje i práce Grippo et al. (2007), která uvádí, že jedinci, kteří byli odděleni od svých partnerů, vykazovali známky deprese. Těsnou vazbu na partnera potvrzuje i Naughton (2012), který uvádí, že méně než 20 % jedinců, kteří ztratili partnera, si za něj naleznou náhradu. Getz et al. (1993) uvádějí tuto možnost pouze u 19,4 % samců a 19,1 % samic. Samci v jiných komunitách, samice zůstávají ve většině případů v domovském okrsku, přičemž říjící samice podle Getze et al. (1981) vykazují vysokou ochotu k páření s jim známými samci a nižší agresivitu vůči nim. Přítomnost mláďat na toto chování samic nemá vliv. Tento fakt byl potvrzen pokusem, kde bylo dokázáno, že 79,1 % párů, které odchovaly potomky na jaře, bylo zformováno v přeživších komunitách z předchozí zimy, přičemž z původních párů, kolem kterých byly skupiny vytvořeny, přežilo do dalšího období rozmnožování pouze 17,6 % samců a 9,9 % samic (Getz et al. 1993).

Tendence hrabošů reagovat na izolaci od ostatních jedinců zvýšenou mírou stresu potvrdili i Curtis et al. (2018). Naughton (2012) dále konstatuje fakt, že na ohrožení hraboši reagují postojem se zdviženýma předníma nohama, natažením hlavy směrem k hrozbě a skřípáním zubů. Výzvu k boji naznačuje téměř vzpřímený postoj, ze kterého se prudce vrhnou proti soupeři (Obr. 9). Souboj mezi hraboši obvykle zahrnuje 'boxování' a kousání následované pronásledováním poraženého jedince. Komunikace hrabošů probíhá i pomocí ultrazvuku (Carter et al. 2015) o frekvenci přibližně 32 kHz, kterým se mláďata dožadují přítomnosti rodiče (Blake 2002). Samci v reprodukčním věku obdobný způsob komunikace využívají i k přilákání partnerky (Naughton 2012).



Obr. 9. Agrese mezi jedinci hraboše prériového, zdroj: <https://www.adamsmithlab.com>

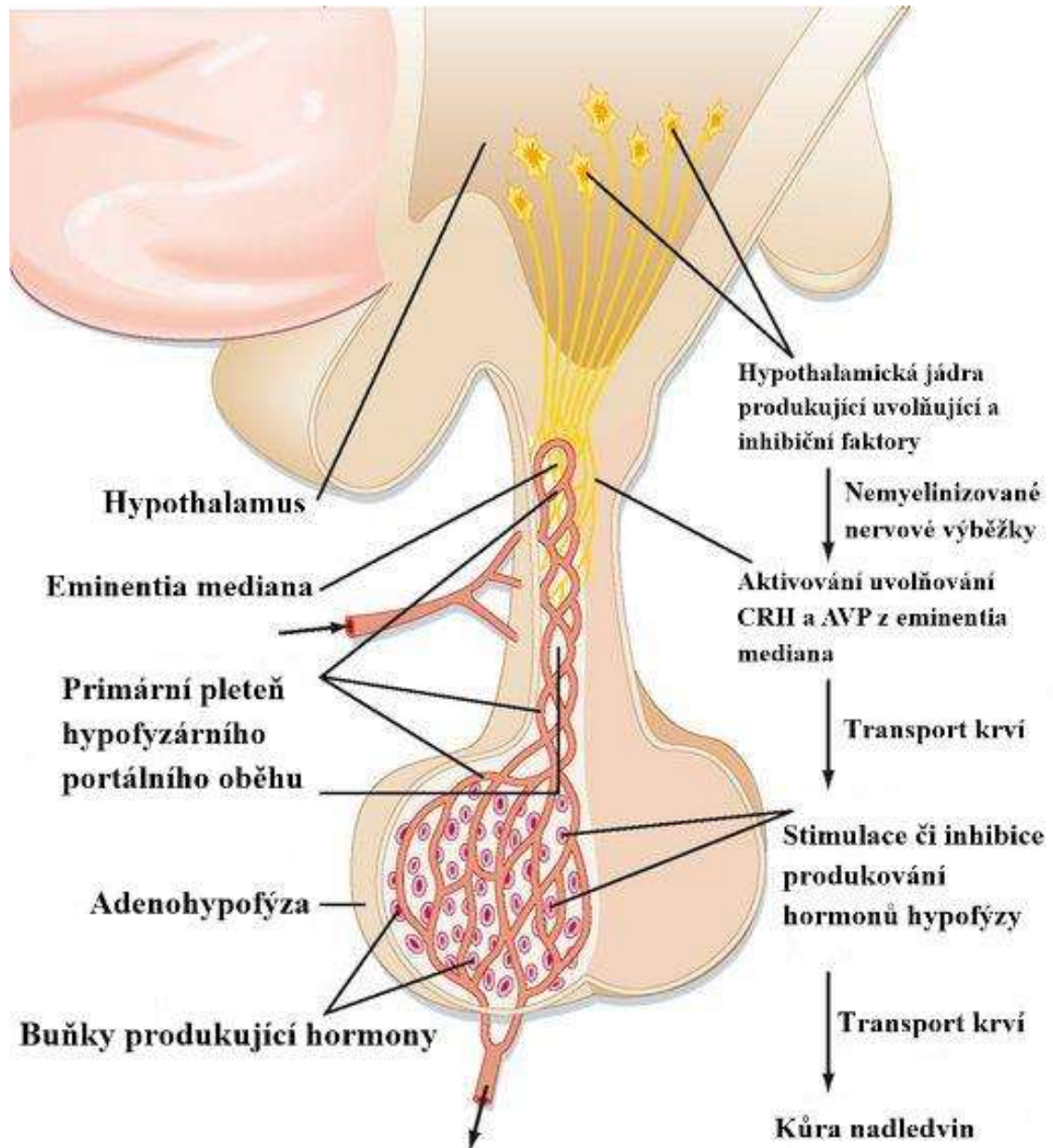
3.5. HPA osa

HPA osa (z angl. hypothalamic-pituitary-adrenal axis) je souborem všech přímých a zpětných vazebných interakcí mezi hypotalamem, hypofýzou a nadledvinami. Lze hovořit o komplexní síti reakcí, které jsou úzce propojeny se systémem hormonálním, neurálním a imunitním (Kuželová 2011). Jedná se o hlavní neuroendokrinní systém, který řídí reakce těla na stres a reguluje řadu procesů včetně trávení, kontroly rovnováhy vody a elektrolytů, příjmu potravy a tekutin, imunitního systému, emocí, nálad, sexuality, skladování i výdeje energie, a dalších (Fiala & Valenta 2020; Gonzalez-Campoy et al. 2019; Kitzelová 2012). Jedná se o dráhu sjednocující neurální, hormonální a imunitní systém (Kuželová 2011). HPA osa je spojena s některými mozkovými oblastmi, především limbického systému, jako je hippokampus, amygdala a prefrontální kortex.

Jak uvádí Aguilera (1998), Kiss (1999), i Fiala & Valenta (2020), velmi důležitým a, podle Kisse (1999) i počátečním centrem HPA osy sjednocujícím tyto tři systémy, je paraventriculární jádro hypotalamu (PVN). Dle Fialy & Valenty (2020) i Kittnara et al. (2010) axony parvocelulárních neurosekrečních neuronů PVN, při narušení homeostáze kardiovaskulárními, respiračními a viscerálními stimuly syntetizují a vylučují vasopresin a kortikoliberin. Tyto dva hormony, jak uvádí Kittnar et al. (2010), nebo Kuželová (2011), ovlivňují především sekreci tyreotropin uvolňujícího hormonu a adrenokortikotropního hormonu z předního laloku hypofýzy (Obr. 10). Tento hormon po uvolnění do krve dále aktivuje tvorbu a sekreci glukokortikoidů (Whitnal 1993; Herman a Ziegler 2002) kortizolu a kortikosteronu v kůře nadledvin (Harfstrand et al. 1986). Pro tyto glukokortikoidy existují dva typy intracelulárních receptorů: mineralokortikoidní a glukokortikoidní (Harfstrand et al. 1986; de Kloet et al. 2005).

Glukokortikoidy, přítomné v buňkách obratlovců, v těle zastávají řadu úloh, které regulují metabolické i homeostatické procesy, a kromě příslušné reakce zpětnou vazbou inhibují aktivitu celé HPA osy (Kuželová 2011). Zastavují tvorbu kortikoliberinu (CRH) a vasopresinu (AVP), což má za následek snížené štěpení proopiomelanokortinu na adenokortikotropní hormon a β -endorfiny (Kuželová 2011; Nadeau & Rivest 2003). HPA osa je přísně regulována hypotalamem, neboť glukokortikoidy nasedající na své receptory v centrální nervové soustavě a hypotalamus je tak neustále informován o jejich koncentraci, přičemž při excesivních koncentracích je HPA osa vypnuta – jedná se tedy o řízení negativní zpětnou vazbou (Fontana et al. 2018; Kittnar et al. 2010).

Mimo to mohou být neurony PVN, například při infekci, aktivovány prostřednictvím cytokinů, a to přímo skrze mozkový kmen, nebo aktivací syntézy oxidu dusnatého či pomocí prostaglandinů (Kuželová 2011; Nadeau & Rivest 2003). Stejně tak, jako SAM osa (z angl. sympathomedullary pathway), tvořená nervovým systémem sympatiku, se i HPA osa řadí mezi 'stresové osy'. Na rozdíl od již uvedené stresové osy má HPA osa vzhledem k jejímu charakteru mnohem pomalejší nástup účinků, ovšem, následně však vykazuje dlouhodobější efekt (Fontana et al. 2018; Kittnar et al. 2010).

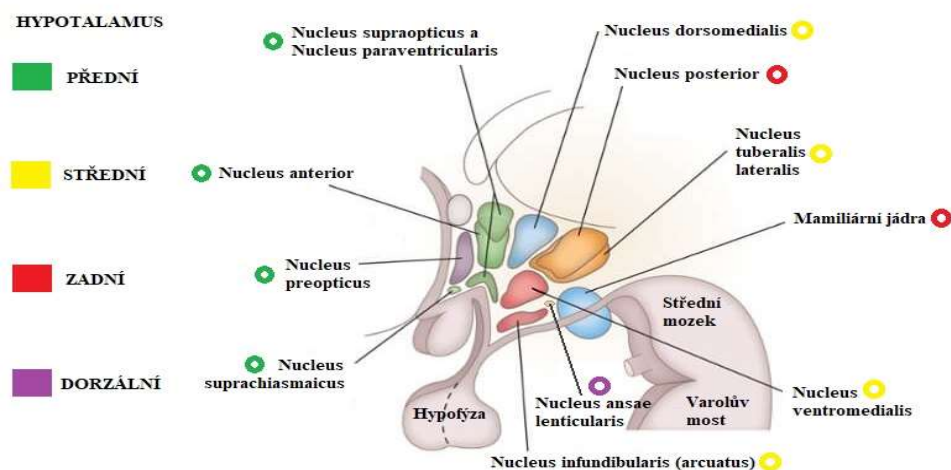


Obr. 10. Schématické znázornění osy reakce HPA, zdroj: <https://anatomynote.com>

3.5.1. Hypotalamus

Hypotalamus je přední částí mezimozku, vytvářející přední stěnu a dno třetí komory mozkové. Leží pod talamem, a zároveň těsně nad mozkovým kmenem. Jedná se o komplexní oblast mozku všech obratlovců (Fiala & Valenta 2020; Lechan & Toni 2016). Šedá hmota hypotalamu je seskupena do jader a okrsků. Jádra jsou složena z buněk jednoho typu, hustě uspořádaných a ohraničených oproti okolí. Okrsky jsou řídké uspořádané, neostře ohraničené a tvořené více buněčnými typy. Oba typy seskupení jsou předozadně uspořádány do tří podélných pruhů, hovoří se pak o periventrikulární, mediální a laterální zóně. V příčném dělení (Obr. 11) se za sebou rozlišují přední, střední, zadní a dorzální hypotalamus (Čihák et al. 2004; Fiala & Valenta 2020).

Některá jádra fungují jako nadřazené centrum pro autonomní nervstvo, jiná mají neuroendokrinní funkce a produkují statiny a liberiny, které ovládají činnost předního laloku hypofýzy (Fontana et al. 2018; Herman et al. 2005). Další produkují a transportují hormony zadního laloku hypofýzy, nebo mají funkčně důležitá zapojení do čichových drah, a hlavně do limbického systému. Interakce mezi limbickým systémem a hypotalamem obsahuje málo přímých propojení s efektorovými neurony PVN, přesto patří mezi hlavní stimuly HPA osy k produkci glukokortikoidů (Fontana et al. 2018; Lechan & Toni 2016). Hypotalamus je centrem řízení homeostáze, kardiovaskulární regulace, termoregulace, osmoregulace, řízení aktivity zažívacího traktu a příjmu potravy, řízení většiny endokrinních funkcí, biorytmů, adekvátní vegetativní reakce, sexuální reakce aj. (Fontana et al. 2018; Herman et al. 2005; Lechan & Toni 2016).



Obr. 11. Rozdělení hypotalamu na hypotalamus přední, střední, zadní a dorzální, zdroj: <https://med.uth.edu/nba/>

3.5.2. Hypofýza

Hypofýza, je centrální endokrinní žláza, která je nadřazena ostatním žlázám s vnitřní sekrecí. Je uložena v podvěškové jámě klínové kosti (Fiala & Valenta 2020; Dylevský 2000). Pomocí infundíbula je spojena s hypotalamem, který ovládá její činnost (Fiala & Valenta 2020; Fontana et al. 2018). Složena je ze tří laloků: předního, středního a zadního, které produkují hormonálně aktivní látky (Fontana et al. 2018).

Zadní lalok (neurohypofýza) je tvořen konci axonů supraoptického a paraventriculárního jádra hypotalamu (Fiala & Valenta 2020). Prostřednictvím axonálního proudění jsou po navázání na protein neurofyzin transportovány z hypotalamu do zadního laloku peptidy vasopresin a oxytocin, které jsou po odštěpení od neurofyzinu vylučovány do krve, nebo jsou skladovány ve formě Herringových tělísek (Dylevský 2000; Vácha et al. 2004). Neurohypofýza patří mezi oblasti mozku, které mají, na rozdíl od zbytku centrální nervové soustavy, odlišnou strukturu kapilár umožňující přestup hormonů z krve a zároveň neurosekreci (Bergland & Page 1978; Vácha a kol. 2004). Tato část hypofýzy reguluje vylučování vody ledvinami a kontraktilitu hladkého svalstva (Fontana et al. 2018; Jasenská 2015).

Přední lalok (adenohypofýza) je tvořen sítí kapilár a propletenými buněčnými sloupci, které obsahují granula hormonů, jenž jsou následně vyplavovaná exocytózou. Každý hormon je produkován jiným typem buněk, které je možno dělit dle afinity k běžným histologickým barvivům na buňky chromofilní, které jsou nebarvitelné, bez granul a inaktivní co se týče sekrece, a buňky chromofóbní, které jsou barvitelné, obsahují granula (Fontana et al. 2018), a je možné je dělit na somatotropy, produkující růstový hormon, laktotropy, produkující prolaktin, kortikotropy, produkující proopiomelanokortin, thyrotropy, produkující tyreotropin, a gonadotropy, tvořící folikulo-stimulační hormon a luteotropin (Fontana et al. 2018; Trojan & Langmeyer 2011). Adenohypofýza reguluje řadu fyziologických procesů včetně stresu, růstu a reprodukce (Fontana et al. 2018). Její regulační funkce je dosaženo sekrecí peptidových hormonů, působících na cílové orgány, jako jsou nadledviny, kosti, játra, štítná žláza, pohlavní žlázy a jiné (Vácha et al. 2004). Činnost adenohypofýzy je ovlivňována hormony hypotalamu, a to prostřednictvím již zmíněného cévního propojení.

Střední lalok hypofýzy (pars intermedia), který je vyvinutější u zvířat, zejména pak u nižších obratlovců (Lamacz et al. 1991), produkuje skupinu hormonů podobných kortikotropinu, dále produkuje i hormon nazvaný melanotropin (Fiala & Valenta 2020).

3.5.3. Nadledviny

Nadledvina, je párový orgán svrchu přiložený k ledvinám. Jedná se o kombinovanou endokrinní žlázu, která v sobě sdružuje dva orgány: kůru nadledviny mesodermálního původu a dřeň nadledviny neuroektodermálního původu. (Dylevský 2009; Trojan & Langmeyer 2011; Vácha et al. 2004).

Dřeň, představující 70 % objemu orgánu, složená z epitelových buněk a kapilár, produkuje adrenalin, noradrenalin a dopamin (Dylevský 2000; Fontana et al. 2018). Sekrece dřene nadledvin je závislá na nervovém systému a podnětech. Za běžného stavu je sekrece hormonů nízká, během spánku se dále snižuje. Zvýšená sekrece je podmíněna aktivací ze sympatiku, vyvolanou stresovými situacemi, kdy organismus na podnět reaguje bojem s náhle nastalým nebezpečím či únikem z místa. Sekrece noradrenalinu se zvyšuje při emočním stresu, který je již jedinci známý, kdežto sekrece adrenalinu se zvyšuje v situacích, kdy jedinec neví, co má očekávat (Vácha et al. 2004).

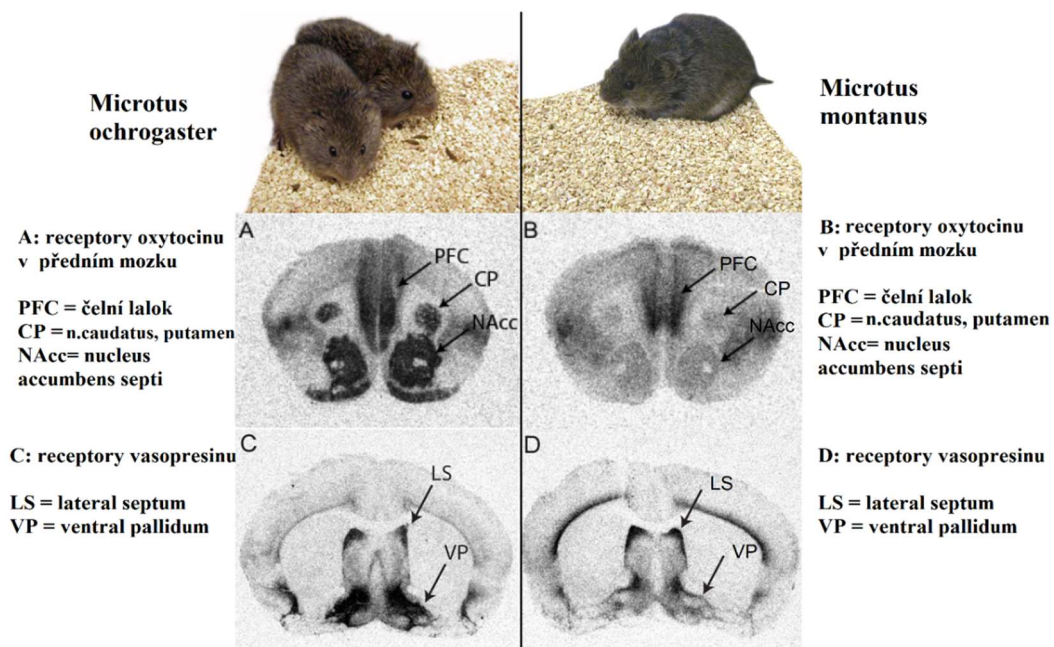
V kůře nadledvin se rozeznávají tři vrstvy: zona glomerulosa, produkující mineralokortikoidy, zona fasciculata, produkující glukokortikoidy a androgeny, a zona reticularis, taktéž produkující glukokortikoidy a androgeny (Fontana et al. 2018). Hormony kůry nadledvin jsou obecně deriváty cholesterolu s androgenní aktivitou, tedy glukokortikoidy ovlivňující především metabolismus glukózy a proteinů, a mineralokortikoidy, které mají účinek na vylučování draselných a sodných iontů (Kittnar et al. 2020; Langmeier et al. 2009; Vácha et al. 2004). V kůře nadledvin se tvoří přibližně 30 různých steroidů, ale pouze nemnoho z nich ve významném množství (Kuželová 2011). Obvykle jsou zmiňovány pouze mineralokortikoid aldosteron, glukokortikoidy kortizol a kortikosteron, a androgeny dehydroepiandrosteron a androstendion (Vácha et al. 2004). Živočichové tvoří tyto steroidy v odlišném poměru. Ptáci, myši a potkani tvoří téměř výhradně kortikosteron, ostatní živočichové naopak v nadledvinách tvoří hlavně kortizol (Kuželová 2011). Syntéza adrenokortikálních hormonů je aktivovaná dvěma hormony, které působí zvýšenou konverzi esterů cholesterolu vázaných v tukových kapénkách v kůře nadledviny na volný cholesterol, který následně aktivuje syntézu cytochromů, katalyzujících přeměnu cholesterolu na pregnenolon, sloužící jako prekurzor pro hormon progesteron, jehož přeměnou vznikají finální hormony kůry nadledvin (Fontana et al. 2018; Kuželová 2011). Vázané steroidy jsou fyziologicky neaktivní, slouží coby jakési krevní zásobárny daného hormonu, aktivními se steroidy stávají až po opuštění jejich vazby ve tkáních (Ganong 2005).

3.6. Monogamie a její příčiny

Studie neurobiologické podstaty vazby jednoho partnera na druhého byly primárně zaměřeny na oxytocin a vasopresin produkované hypofýzou. Zvoleny byly díky jejich funkci ve vazbě matky a mláďete (Insel & Harbaugh 1989; Pedersen et al. 1982). Winslow & Insel (1991) například uvedli, že oxytocin má vliv na omezení pištění izolovaných krysích mláďat, přivolávajících matku. Oxytocin a vasopresin jsou zahrnuty i v reprodukčním chování (Carter 1992; Johnson et al. 2017; Liebwirth & Wang 2014), což je podstatné, neboť pouto mezi jedinci hraboše prériového se snáze tvoří právě při páření (Insel & Hulihan 1995; Carter 1992; Naughton 2012).

Vasopresin zas hraje roli v regulaci agresivního chování (Ferris et al. 1997), a selektivní agrese vůči jedincům opačného pohlaví je u hrabošů jednou ze známek partnerské vazby (Getz et al. 1981; Wang et al. 1997a). Na neuroanatomické odlišnosti a tím pádem na možnou odlišnost monogamních a polygamních druhů hrabošů se například zaměřily studie Lim et al. (2004), Younga et al. (1998) a Wang et al. (1998). Podobně jako u jiných hlodavců buňky obsahující vasopresin lze u hrabošů nalézt například v jádru hypothalamu, amygdale a stria terminalis (Wang et al. 1996), ve které vedou vlákna z amygdaly (Fiala & Valenta 2020). Buňky obsahující oxytocin je možno nalézt v jádrech hypothalamu i jiných částech mozku jako je stria terminalis, předním hypothalamu a zároveň v jeho laterální zóně (Wang et al. 1996). U jednotlivých druhů hrabošů byly pozorovány jisté odlišnosti. Hraboš prériový měl oproti ostatním druhům méně buněk obsahujících oxytocin v předním hypothalamu a stria terminalis, ale více vasopresin obsahujících vláken v laterálním septu, než měli hraboši fungující polygamně (Lim et al. 2004; Wang 1995; Wang et al. 1996). Ovšem Wang et al. (1996) následně označili systém rozložení a distribuce oxytocinu a vasopresinu za obdobný u zkoumaných druhů hrabošů, avšak konstatovali i fakt, že v tomto systému je patrný sexuální dimorfismus, kdy samci vykazovali více vasopresinu v amygdale a stria terminalis, než měly samice, což uvádí i Bamshad et al. (1993). Tato situace se pro hraboše prériového mění v případě, že získá zkušenost s partnerem delší, než tři dny – obvykle zahrnující spáření, neboť na rozdíl od samic, se u samce sníží obsah vasopresinu v laterálním septu a zvýší se jeho obsah ve stria terminalis. Tento fakt je pro uvedený druh hraboše specifický, neboť u ostatních druhů hrabošů v tomto nebyly nalezeny rozdíly (Bamshad et al. 1994; Wang et al. 1994b). Díky jejich odlišné strategii rozmnožování i odlišnému sociálnímu chování byla zkoumána i otázka, zda tyto fakty

mohou znamenat i odlišné reakce mozku na sekreci výše uvedených hormonů. Proto byly například Wangem et al. (1997b) a Youngem et al. (1997) provedeny pokusy porovnávající receptory vasopresinu a oxytocinu mezi jednotlivými druhy hrabošů, a byly prokázány značné rozdíly mezi umístěním těchto receptorů u hraboše prériového a hrabošů ostatních druhů (Obr. 12), což později pro receptory vasopresinu potvrdili Lim et al. (2004) a Young et al. (1999). Podle výzkumu Wanga & Younga (1997) byly některé z těchto receptorů umístěny již při narození, ostatní měnily umístění až s dalším vývojem jedince. Tento fakt ovšem neplatí pro všechny peptidy (Insel & Shapiro, 1992). Při dalším výzkumu bylo zjištěno, že laboratorní myši, které byly vytvořeny tak, aby měly tyto receptory v určité hustotě a v daném místě amygdaly a hypothalamu, vykazovaly obdobné reakce na vylučovaný vasopresin, více se očichávaly a čistily (Young et al. 1999). Jiné pokusy, zahrnující injekce, případně přímé infuze vasopresinu a oxytocinu potvrdily, že oxytocin má vliv na vazbu u samic, a vasopresin u samců (Insel & Hulihan 1995). Dále bylo dokázáno, že vasopresin má u samců vliv na chování vůči mláďatům. Po dodání vasopresinu přímo do laterálního septa samců hraboše prériového došlo ze strany tohoto samce ke zlepšení a zintenzivnění péče o jeho mláďata (Wang et al. 1994a). Johnson & Young (2015) pak označují oxytocin a vasopresin za nezbytné pro vytvoření partnerské vazby mezi jedinci hraboše prériového.



Obr. 12. Porovnání umístění receptorů oxytocinu a vasopresinu v mozku sociálně monogamního hraboše *M. ochrogaster* a v mozku polygamního hraboše *M. Montanus*, zdroj: Lim et al. (2004)

Dalším hormonem, který má vliv na počátek tvorby vazby mezi partnery, konkrétně na upřednostnění daného partnera, je podle Liu & Wanga (2003) a Younga et al. (2001) dopamin a jeho receptory umístěné v součásti bazálních ganglií, nucleus accumbens septi (Fiala & Valenta 2020), které mají roli v systému vzniku příjemných pocitů v reakci na různé aktivity, např. páření (Vácha et al. 2004).

Podle Aragona & Wanga (2004) a Ulloa et al. (2018) je možné, že dopamin a vasopresin se spolupodílejí na ovlivňování navazování partnerského vztahu. Interakci dopaminu a oxytocinu v nucleus accumbens zkoumali Liu & Wang (2003) s výsledným konstatováním, že interakce těchto dvou hormonů je nezbytná pro tvorbu vazby mezi partnery u samic hrabošů prériových.

Vzhledem k tomu, že tvorba vazby mezi partnery je ovlivňována i stimuly, které nejsou sexuálně motivované, jako je například selektivní agrese vůči jedinci opačného pohlaví (Getz et al. 1981; Gobrogge & Wang 2011) ve chvíli, kdy ještě nedošlo ke spáření (Williams et al. 1992), je možné i ovlivnění této vazby stresovými hormony, jako je například kortikosteron (Aragona & Wang 2004). Tuto domněnku potvrdily předchozí výzkumy, kdy bylo dokázáno, že pokles obsahu kortikosteronu vedl k formování upřednostnění partnera ze strany samice hraboše prériového, kdežto zvýšení vedlo k ignorování tohoto partnera (De Vries et al. 1995). U samců přivodily injekce kortikosteronu formování upřednostnění partnera i přes absenci páření (De Vries et al. 1996). Z posledních výzkumů vyplývá, že vliv na monogamii hrabošů prériových má většina výše uvedených hormonů, jak potvrzují například Loth & Donaldson (2021), kteří označují kombinaci funkcí oxytocinu, dopaminu a opioidů za nezbytnou pro vznik vazby mezi partnery a následně i nezbytnou pro udržení tohoto pouta během péče o mláďata a dalšího pokračování partnerství. Na výzkum partnerské vazby u samců, tzv. 'tuláků', kteří se pohybují mezi jednotlivými sociálními skupinami hrabošů a hledají partnerky (Jacquot & Solomon 2002), se zaměřili Okhovat et al. (2015). Výzkumem bylo prokázáno, že tito samci mají odlišné umístění vasopresinových receptorů v jedné z Brodmanových oblastí mozkové kůry – regio retrosplenialis, a v thalamu, takže lze i bez předchozího pozorování určit, který ze samců byl tzv. 'tulák'. Vzhledem k tomu, že výše zmíněné oblasti mozku ovlivňují paměť, je možné, že tito samci se vracejí do míst, kde byli vystaveni agresi jiného samce bránícího svoji partnerku, pouze z důvodu, že si tuto agresi v daném místě nepamatovali. Kvůli opakovaným návratům pak i rostla jejich šance na úspěšné spáření a na předání genu ovlivňujícího umístění vasopresinových receptorů jejich potomkům.

3.7. Uplatnění ve výzkumu

Hraboši prériovní jsou již několik dekád cílem výzkumu kvůli chemické podstatě monogamie, která je u savců velmi neobvyklá, protože pouze 3% savců je monogamních (Naughton 2012). Vzhledem k tomu, že tento druh hraboše má díky výše zmíněné vlastnosti obdobné prvky sociálního chování jako mají lidé, včetně biparentální péče, stal se vhodným modelovým a laboratorním organismem pro výzkum, například sociálně behaviorálních a fyziologických reakcí souvisejících s depresemi (Grippe et al. 2007). Mc Graw & Young (2010) jej označují jako vhodný modelový organismus pro studium poruch autistického spektra a schyzofrenie. Stav podobný autismu se u hrabošů pokusili navodit i Curtis et al. (2010) v pokusu, při kterém byli samci hrabošů intoxikováni rtutí a kadmíem. Výsledkem byla preference jim známých samců a odmítání dalších sociálních kontaktů, pravděpodobně v důsledku ovlivnění distribuce dopaminu. Yoji et al. (2018) vystavovali samce hrabošů stresu, přičemž jeho zdrojem se pro zkoumané jedince stala ztráta partnerky, na kterou byli jednotliví samci vázáni, tedy, byli vystaveni sociální izolaci, kterou tento druh špatně snáší (Curtis et al. 2018). Izolovaní samci podle očekávání vykazovali úzkostné chování, a výsledky výzkumu potvrdily, že narušení sociálních vazeb působí hrabošům bolest na emoční úrovni, což z nich činí vhodný modelový organismus pro studium hyperalgie, tedy zvýšené citlivosti na bolest, způsobené stresem.

Hraboš prériový je využíván i pro posouzení vlivu různých toxických látek. Sullivan et al. (2014) testovali vliv bisfenolu na mozek v prenatálním období, následné chování mláďat i sociální interakce dospělých jedinců. Nejvíce zasaženými se staly samice, které projevovaly úzkostné chování, byla u nich zjištěna maskulinizace – samice měly mnohem více vasopresinu v paraventriculárním jádru hypothalamu, a ovlivněna byla i tvorba vazby na opačné pohlaví. Vliv bisfenolu na samice testoval s obdobnými výsledky i Beach (2013). Simmons et al. (2021) testovali vliv kanabinoidů na sociální chování samic, které po vystavení jejich vlivu zvýšily míru sociálních kontaktů s jim známými i neznámými jedinci. Cobb et al. (2007) se u hraboše prériového zabývali akumulací a vylučováním rtuti a methylrtuti, Sheffield & Lochmiller (2009) zkoumali vliv pesticidu diazinonu na porodnost malých savců obývajících travnaté prerie, tedy i vliv na hraboše. Gillera et al. (2020) pokusem prokázali vliv bromovaného zpomalovače hoření Firemaster 550, obsahujícího i organofosfáty, běžně využívaného např. při výrobě dětských hraček a elektroniky, na

chování hrabošů, a patrně i na vývoj nervové soustavy. Při tomto pokusu se jako více zasažené projeví samice, u nichž se zvýšila míra projevů úzkosti a poklesly sociální interakce i míra zkoumání okolí; samci přestali projevovat preferenci vůči partnerce.

Donaldson et al. (2009) s využitím lentivirových vektorů vyprodukovali transgenní zárodečnou linii hrabošů (Obr. 13). Dále ověřili, že GFP (z angl. Green fluorescent protein) protein, původně získaný z medúzy *Aequorea victoria*, byl obsažen ve všech zkoumaných tkáních, tedy v mozku, játrech a ledvinách, pokusných jedinců, a stabilně se projevoval i v druhé filiální generaci, čímž bylo dokázáno, že použitá technologie je funkční a má potenciál umožnit u hrabošů preriiových výzkum specifických genů. Zefektivnit tuto metodu vyvoláním superovulace se pokusili Keebaugh et al. (2012), při experimentu, kdy byly samicím před pářením podán koňský sérový gonadotropin a následně lidský gonadotropin. Výsledkem bylo v průměru 14 embryí získaných od jedné samice oproti průměrně 4 od samic z kontrolní skupiny. Výzkum možností oplodnění hrabošů dále posunuli Horie et al. (2015), kteří se zabývali oplodněním *in vitro* s využitím hluboce zmrazeného odebraného spermatu a superovulace u samic. Výzkumem a současně i mapováním genomu hraboše preriiového se zabývali Adams et al. (2017), McGraw et al. (2010), McGraw et al. (2011) a McGraw et al. (2012).



Obr. 13. Porovnání 1 den starých mláďat hraboše s původním zbarvením a s GFP, zdroj: Donaldson et al. (2009)

4. Metodika – tvorba a uspořádání literární rešerše

Literární rešerše je text, jehož cílem je vytvořit kritický přehled současných znalostí o konkrétním tématu. Je obvyklou součástí vědecky orientované literatury a často předchází tvorbě návrhů výzkumných projektů a výběru nejvhodnější metodiky. Jejím základním cílem je přinést čtenáři aktuální přehled současné literatury a souhrnu dosavadních vědomostí o daném tématu. Literární rešerše poskytuje podklady, z nichž je možné vyhodnotit oprávněnost případného budoucího výzkumu. Její tvorba spočívá v několika níže uvedených bodech.

- Určení a ohraničení zkoumaného tématu, stanovení cílů rešerše
- Vyhledání relevantní literatury z odpovídajících odborných zdrojů na základě stanovených cílů, jejich kritické zhodnocení podle kvality obsahu
- Práce s literaturou s využitím odpovídajícího jazyka rešerše a za striktního dodržování formálních náležitostí, mezi které se řadí správně a jednotně uváděné bibliografické údaje, řádný způsob odkazování a přehledná typografická úprava pro snazší orientaci v údajích

5. Diskuze

Tato práce se zabývá vhodným a uceleným shrnutím, popisem a zhodnocením dosavadních znalostí z biologie, etologie a chovu hraboše prériového s důrazem na jeho monogamní sociální systém a jeho uplatnění ve výzkumu. V diskuzi budou porovnána tvrzení, vymykající se těm ostatním, a bude zváženo jejich potvrzení či vyvrácení.

Pozorováním Hazarda (1982) a veškerým fotografiím uvedeným v této práci se vymyká popis hraboše uvedený Naughtonem (2012), který pro tento druh uvádí i možnost melanických, albinotických i leutických forem. Pokud je brán v potaz fakt, že každá samice může podle údajů, které udávají Best & Hunt (2020) a Barbour & Davis (1974) ročně vrhnout i 36 mláďat – pokud by byla vyvolána superovulace, jak uvádí Keebaugh et al. (2012), tak i 66 mláďat, v kombinaci s krátkým generačním intervalem o délce 1 roku (Martin 1956), velkou mírou rozšíření hraboše (Obr. 4), i s přihlédnutím k početnosti tohoto druhu, lze usuzovat, že se takovéto variety v přírodě mohou vyskytnout, ovšem, díky vysoké míře predace (Ferraro et al. 2011; O'Brien 1994; Naughton 2012) a krátkému, nadto z části podzemnímu, životu je pravděpodobné, že takovéto barevné variety mohly být zaznamenány pouze výjimečně. Fakt, udaný Naughtonem (2012) tedy není možné potvrdit ani vyvrátit, ovšem, po zvážení ostatních faktů by mohl být označen pravdivý.

Údaje o nadměrných velikostech hrabošů, které uvádí O'Brien (1994) a Martin (1956), částečně potvrzuje Naughton (2012), který udává, že v jižních oblastech výskytu hraboši dorůstají větších velikostí. Vzhledem k tomu, že výše jmenovaní autoři popisovali hraboše v Kansasu a v Nebrasce, které se nacházejí zhruba ve středu areálu jejich výskytu, kdežto například Hazard (1982) popisoval jedince z Minnesoty, která leží mnohem více na sever, a měli by být dle Naughtonova (2012) tvrzení menší, je možné prohlásit, že všichni autoři mají pravdu, pokud se přihlédne ke státům, odkud jimi zkoumaní hraboši pocházejí.

Vliv na velikost jednotlivých hrabošů dále mohla mít i výchova s pomocí sourozenců z předchozího vrhu, což dle Solomona (1991) způsobuje vyšší hmotnost odstavených mláďat a následně i vyšší hmotnost dospělých jedinců (Solomon 1993b), ovšem údaje, které ve svých pracích uvedli autoři O'Brien (1994) a Martin (1956) k potvrzení tohoto faktu nedostačují.

Rozdíly ve hmotnostech novorozených mláďat při chovu v laboratoři a v přírodních podmínkách, které uvádí Naughton (2012), jsou pravděpodobně způsobeny vícečetnými

vrhy v laboratořích. Tuto domněnku potvrzují Barbour & Davis (1974), kteří udávají průměrný počet mláďat ve vrhu 3,4 u volně žijících hrabošů a 4,6 u hrabošů v laboratorních chovech.

Fakt, uvedený Naughtonem (2012), že o mláďata pečuje první den pouze matka, potvrzuje údaj, jenž uvádí McGuire et al. (2007) uvádějící, že v průběhu prvních tří dnů v průměru pečovala o mláďata více matka než otec. Pokud, jak uvádí Naughton (2012) matka po první den po porodu samce odhání, je takový výsledek reálný, neboť podobné chování samice naznačoval již předchozí pokus (McGuire 2003).

Samci, označení jako 'tuláci', se podle faktů, které uvádí Okhovat et al. (2015), neustále vrací do míst, kam by běžný jedinec samčího pohlaví přišel pouze jednou, ovšem, zvyšují tak šanci na spáření a předání genu ovlivňujícího umístění vasopresinových receptorů, což vysvětluje i fakt, proč tzv. 'tuláci' v populaci neustále existují. V případě, že by tato vlastnost nebyla dána geneticky, by tito samci, s přihlédnutím k faktu, že pouze 19,4 % samců a 19,1 % samic, kteří ztratili partnera, si naleznou náhradu (Getz et al. 1993), pravděpodobně rychle vymizeli.

Uplatnění hrabošů ve výzkumu je nesporným přínosem, ovšem, oproti jiným hlodavcům, například myším, užívaným coby modelové či pokusné organismy, mají značnou řadu nevýhod, jako jsou dosavadní nízké znalosti o genomu druhu, nižší věk a také nižší porodnost, kterou je, jak uvádí Keebaugh et al. (2012), možné razantně zvýšit superovulací. Ovšem, veškeré tyto nevýhody jsou u hraboše preriového vyváženy právě biparentální péčí a prvky jeho sociálního chování, blízkého chování lidskému.

6. Závěr

I přes to, že tato problematika představuje natolik široké téma, že bude nutno provést ještě mnoho experimentů na její úplné objasnění a vyčerpání všech možností, pro využití hraboše prériového coby modelového organismu, ze všech získaných informací lze vyvodit následující závěry:

- Oxytocin, vasopresin a dopamin jsou nezbytné pro tvorbu vazby mezi samcem a samicí hraboše prériového. Takto navázané pouto je pevné, avšak nikoliv neporušitelné.
- Systémy distribuce oxytocinu, vasopresinu a kortikosteronu u hraboše prériového vykazují sexuální dimorfismus.
- Hraboš prériový je vhodným budoucím modelovým organismem pro posuzování některých duševních poruch a vlivu intoxikace na sociální vazby mezi jedinci.

7. Seznam použité literatury

Adams N.E.; Inoue, K.; Solomon, N.G. (Range-wide microsatellite analysis of the genetic population structure of prairie voles (*Microtus ochrogaster*), The american midland naturalist 177, 183-199.

Agnew, W.; Hansen, R.M.; Uresk, D.W. (1988): Arthropod consumption by small mammals on prairie dog colonies and adjacent ungrazed mixed grass prairie in western south Dakota, in Great plain wildlife damage control workshop proceedings, United states forest service - general technical report, Washington.

Aguilera, G. (1998): Corticotropin releasing hormone, receptor regulation and the stress response, Trends endocrinol metabolism 9, 329-336.

Anděra, M. (1999): Svět zvířat II. - Savci 2, Albatros, Praha.

Aragona, B.J.; Wang, Z.X. (2004): The prairie vole (*Microtus ochrogaster*): an animal model for behavioral neuroendocrine research on pair bonding, ILAR journal 45, 35-45.

Balthazart, J.; Young, L.J. (2015): Knobil and Neill's Physiology of reproduction, Elsevier, Amsterdam.

Bamshad, M.; Novak, M.A.; De Vries, G. J. (1993): Sex and species differences in the vasopressin innervation of sexually naive and parental prairie voles, *Microtus ochrogaster* and meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, Journal of neuroendocrinology 5, 247-255.

Bamshad, M.; Novak, M.A.; De Vries, G. J. (1994): Cohabitation alters vasopressin innervation and parental behavior in prairie voles (*M. ochrogaster*), Physiology and behavior 56, 751-758.

Barbour, R.W.; Davis, W.H. (1974): Mammals of Kentucky, The university press of Kentucky, Lexington.

Batzli, G.O.; Cole, F.R. (1979): Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage, Journal of mammalogy 60, 740-750.

Batzli, G.O.; Getz, L.L.; Hurley, S.S. (1977): Suppression of growth and reproduction of microtine rodents by social factors, Journal of mammalogy 58, 583-591.

Beach, E.C. (2013): Oral exposure of bisphenol A during development affects behaviour in adulthood in the female prairie vole (*Microtus ochrogaster*), University of Akron, Akron.

Bergland, R.M.; Page, R.B. (1978): Can the pituitary secrete directly to the brain, Endocrinology 102, 1325-1338.

- Best, T.L.; Hunt, J.L. (2020): Mammals of south eastern united states, The university of Alabama press, Tuscaloosa.
- Bickham, J. W.; Davis, D.S.; Mills, J.N.; Pitts R.M.; Scharninghausen J.J. (1999): Evidence of Hantavirus infection in *Microtus ochrogaster* in St. Louis County, Missouri, Transactions of the Missouri Academy of science, 23.
- Birney, E.; Thomas, J. (2004): Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, Behavioral ecology and sociobiology 5, 171-186.
- Blake, B.H. (2002): Ultrasonic calling in isolated prairie voles (*Microtus ochrogaster*) and montane voles (*Microtus montanus*), Journal of mammalogy 83, 536-545.
- Caire, W.; Glass, B.P.; Mares, M.A.; Tyler, J.D. (1989): Mammals of Oklahoma, University of Oklahoma press, Norman.
- Carleton, M.D.; Musser, G.G. (2005): Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference, Johns Hopkins university press, Baltimore.
- Carter, C.S.; Getz, L.L. (1980): Social organization in *Microtus ochrogaster* populations, The biologist 62, 56-69.
- Carter, C.S. (1992): Oxytocin and sexual behavior, Neuroscience and biobehavioral reviews 16, 131-144.
- Carter, C.S.; Catania, K.C.; Williams, J.R. (1992): Development of partner preferences in female prairie voles (*Microtus Ochrogaster*): the role of social and sexual experience, Hormones and behavior 26, 339-349.
- Carter, C.S.; Getz, L.L. (1996): Prairie vole partnerships, American scientist 84, 56-62.
- Carter, C.S.; DeVries, A.C.; Getz, L.L. (1995): Physiological substrates of mammalian monogamy: The prairie vole model, Neuroscience and biobehavioral reviews 19, 303-314.
- Carter, C.S.; Davila, M.I.; Kenkel, W.M.; Lewis, F.G.; Porges, S.W.; Stewart, A.M.; Yee, J.R. (2015): Acoustic features of prairie vole (*Microtus ochrogaster*) ultrasonic vocalizations covary with heart rate, Physiology and behavior 138, 94-100.
- Choate, J.R.; Reed, M.P. (1988): Noteworthy southwestern records of the prairie vole, The Southwestern naturalist 33, 495-496.
- Clark, B.K.; Kaufman, D.W. (1990): Short-term responses of small mammals to experimental fire in tallgrass prairie, Journal of zoology 68, 2450-2454.

- Cobb, G.P.; Moore, A.W.; Rummel, K.T.; Adair, B.M.; McMurry, S.T.; Hooper, M.J. (2007): Mercury and methylmercury accumulation and excretion in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) receiving chronic doses of methylmercury, *Archives of environmental contamination and toxicology* 52, 441-449.
- Crawford, R.D. (1971): High population density of *Microtus ochrogaster*, *Journal of mammalogy* 52, 478.
- Curtis, J.T.; Hood, A.N.; Chen, Y.; Cobb, G.P.; Wallace, D.R. (2010): Chronic metal ingestion by prairie voles produces sex-specific deficits in social behavior: an animal model of autism, *Behavioral brain research* 213, 42-49.
- Curtis, J.T.; Francis, A.; Köhler, G.A.; Senait A. (2018): Fecal microbiota in the female prairie vole (*Microtus ochrogaster*), *PLoS One* 2018–3, 13.
- Čihák, R.; Druga, R.; Grim, M. (2004): *Anatomie 3.*, Avicenum, Praha.
- Davis, W.H.; Kalisz, P.J. (1992): Burrow systems of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in central Kentucky, *Journal of mammalogy* 73, 582-585.
- Davis, J.K.; Hallers, B.F.H.; Jong, P.J.; Koriabine M.; Lowman, J.J.; Mc Graw, L.A.; Rudd, M.K.; Thomas, J.W.; Young, L.J. (2010): Development of genomic resources for the prairie vole (*Microtus ochrogaster*): construction of BAC library and vole-mouse comparative cytogenetic map, *BMC Genomics* 11, 70.
- De Kloet, E.R.; Joels, M.; Holsboer, F. (2005): Stress and the brain: from adaptation to disease, *Nature reviews of neuroscience* 6, 463-475.
- De Vries, A.C.; De Vries, M.B.; Taymans, S.; Carter, C.S. (1995): Modulation of pair bonding in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) by corticosterone, *PNAS* 92, 7744-7748.
- De Vries, A.C.; De Vries, M.B.; Taymans, S.; Carter, C.S. (1996): The effect of stress on social preferences are sexually dimorphic in prairie voles, *PNAS* 93, 11980-11984.
- Dluzen, D.E.; Ramirez, V.D.; Carter, C.S.; Getz, L.L. (1981): Male vole urine changes lutenizing hormone.releasing hormone and nonrepinephrine in female olfactory bulb, *Science* 212, 573-575.
- Donaldson, Z. R.; Yang, S.H.; Chan, A.W.S.; Young, L.J. (2009): Production of germline transgenic prairie voles (*Microtus ochrogaster*) using lentiviral vectors, *Biology of reproduction* 81, 1189-1195.

- Donovan, M.; Mackey, C.S.; Platt, G.N.; Rounds, J.; Brown, A.N.; Trickey D.J.; Liu, Y.; Jones, K.M.; Wang, Z. (2020): Social isolation alters behavior, the gut-immune brain axis and neurochemical circuits in male and female prairie voles, *Neurobiology of stress* 11, 13.
- Dylevský, I. (2000): *Somatologie*, Epava, Olomouc.
- Dylevský, I. (2009): *Funkční anatomie*, Grada, Praha.
- Ebensperger, L.A.; Hayes, L.D. (2016): *Sociobiology of caviomorph rodents: an integrative approach*, John Wiley and sons inc., Hoboken.
- Ferraro, D.M.; Hygnstrom, S.E.; Vantassel, S.M. (2011): *Controlling vole damage*, University of Nebraska, Lincoln.
- Ferris, C.F.; Melloni, R.H.; Koppel, G.; Perry, K.P.; Fuller, R.W.; Delville, Y. (1997): Vasopressin/Serotonin interactions in the anterior hypothalamus control aggressive behavior in golden hamsters, *Journal of neuroscience* 17, 4331-4340.
- Fiala, P.; Valenta, J. (2020): *Přehled anatomie centrálního nervového systému*, nakladatelství Karolinum, Praha.
- Fish, P. G. (1974): Notes of the feeding habits of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*, *The American midland naturalist* 92, 460-461.
- Fisher, H.J. (1945): Notes on voles in central Missouri, *Journal of Mammalogy* 26, 435-437.
- Fitch, H.S. (1957): Aspects of reproduction and development in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*), University of Kansas, Lawrence.
- Fleharty, E.D.; Olson, L.O. (1969): Summer food habits of *Micortus ochrogaster* and *Sigmodon hispidus*, *Journal of Mammalogy* 50, 475-486.
- Fontana, J.; Trnka, J.; Maďa, P.; Ivák, P.; Lavříková, P.; Nováková, L.; Pavelka, M.; Šajdíková, M. (2018): *Funkce buněk a lidského těla*, Univerzita Karlova – 3. lékařská fakulta, Praha.
- Gaines, M.S.; Rose, R.K. (1976): Population dynamics of *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas, *Ecology* 57, 1145-1161.
- Ganong, W.F. (2005): *Přehled lékařské fyziologie*, Galén, Praha.
- Getz, L.L. (1965): Longevity of two captive prairie voles, *Journal of Mammalogy* 46, 514.

- Getz, L.L.; Carter, C.S.; Gavish, L. (1981): The mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: field and laboratory evidence for pair-bonding, *Behavioral ecology and sociobiology* 8, 189-194.
- Getz, L.L.; Dluzen, D.; McDermott, J.L. (1983): Suppression of reproductive maturation in male stimulated virgin female by an urinary chemosignal, *Behavioral processes* 8, 59-64.
- Getz, L.L.; Gruder-Adams, S. (1985): Comparison of the mating system and paternal behavior in *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus*, *Journal of mammalogy* 66, 165-167.
- Getz, L.L.; Hofmann, J.E.; Carter, C.S. (1987): Mating system and population fluctuations of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, *American zoologist* 27, 909-920.
- Getz, L.L.; Solomon, N.G.; Pizzuto, T (1990): The effect of predation of snakes on social organization of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, *The american midland naturalist* 123, 365-371.
- Getz, L.L.; Hofmann, J.E.; McGuire, B.; Pizzuto T.; Frase, B. (1993): Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*), *Journal of mammalogy* 74, 44-58.
- Gillera, S.E.A.; Marinello, W.P.; Horman, B.M.; Phillips, A.L.; Ruis, M.T.; Stapleton, H.M.; Reif, D.M.; Patisul, H.B. (2020): Sex-specific effects of perinatal FireMaster 550 (FM 550) exposure on socioemotional behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*), *Neurotoxicology and teratology* 79, 106840.
- Gobrogge, K.L.; Wang, Z.X. (2011): Genetics of aggression in voles, *Advances in genetics* 75, 121-150.
- Gonzalez-Campoy, J.M.; Gorvey T.W.; Hurley, D.L. (2019): *Bariatric endocrinology, Evaluation and management of adiposity, adiposopathy and related diseases*, Springer, Cham.
- Gross, J.E.; Wang, Z.; Wunder, B.A. (1985): Effect of food quality and energy needs: Changes in gut morphology and capacity of *Microtus orchogaster*, *Journal of mammalogy* 66, 661-667.
- Grippe, A.J.; Carter, C.S.; Cushing, B.S. (2007): Depression-like behavior and stressor-induced neuroendocrine activation in female prairie voles exposed to chronic social isolation, *Psychosomatic medicine* 69, 149-157.
- Hazard, E.B. (1982): *The mammals of Minnesota*, University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Hall, E.R. (1981): *The mammals of North America*, John Wiley and sons, New York.

- Harfstrand, A.; Fuxe, K.; Cintra, A.; Agnati, L.F.; Zini, I.; Wikstrom, A.C.; Okret, S.; Yu, Z.Y.; Goldstein, M.; Steinbusch, H. (1986): Glucocorticoid receptor immunoreactivity in monoaminergic neurons of rat brain, *Proceedings of the National academy of sciences of the United States of America* 83, 9779-9783.
- Hayes, L.D.; Solomon, N.G. (2004): Costs and benefits of communal rearing to female prairie voles (*Microtus ochrogaster*), *Behavioral ecology and sociobiology* 56, 585-593.
- Hayes, L.D.; Solomon, N.G. (2007): A comparison of the maternal care of females within prairie vole (*Microtus ochrogaster*) communal groups, *Ethology* 113, 543-554.
- Heidt, G.A.; Moore, D.W. (1981): Distribution of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* (*Rodentia*) in Arkansas, *The Southwestern naturalist* 26, 208-210.
- Herman, J.P.; Ziegler, D.R. (2002): Neurocircuitry of stress integration: anatomical pathways regulating the hypothalamo-pituitary-adrenocortical axis of the rat, *Integr. Comp. Biol.* 42, 541-551.
- Herman, J.P.; Figueiredo, H.; Mueller, N.K.; Ostrander, M.M. (2005): Limbic system mechanism of the stress regulation: hypothalamo-pituitary-adrenocortical axis, *Progress in neuropsychopharmacology and biological psychiatry* 29, 1201-1213.
- Hjelle, B.; Schamjohn, C.S. (1997): Hantaviruses: a global disease problem, *Emerging infectious diseases* 3, 95-104.
- Hjelle, B.; Feddersen, R.M.; Goade, D.E.; Green, R.M.; Jenison, S.A.; Scott, A. (1995): Hantaviruses: clinical, microbiologic and epidemiologic aspects, *Critical reviews in clinical laboratory sciences* 32, 469-508.
- Hofmann, J.E.; Getz, L.L.; Gavish, L. (1984): Home range overlap and nest cohabitation of male and female prairie voles, *American midland naturalist* 112, 314-319.
- Horie, K.; Hidema, S.; Hirayama, T.; Nishimori, K. (2015): In vitro culture and in vitro fertilization techniques for prairie voles (*Microtus ochrogaster*), *Biochemical and biophysical research communications* 463, 907-911.
- Huggins, J.A.; Mc Daniel, V.R. (1984): Intraspecific variation within a southeastern population of the prairie vole, *Microtus Ochrogaster* (*Rodentia*), *The southwestern naturalist* 29, 403-406.
- Insel, T.R.; Harbaugh, C.R. (1989): Central administration of corticotropin releasing factor alters rat pup isolation calls, *Pharmacology, biochemistry and behavior* 32, 197-201.

- Insel, T.R.; Shapiro, L.E. (1992): Oxytocin receptor distribution reflects social organisation in monogamous and polygamous voles, *PNAS* 89, 5981-5985.
- Insel, T.R.; Hulihan, T.J. (1995): A gender-specific mechanism for pair bonding: Oxytocin and partner preference formation in monogamous voles, *Behavioral neuroscience* 109, 782-789.
- Jacquot, J.J.; Solomon, N.G. (2002): Characteristics of resident and wandering prairie voles, *Microtus ochrogaster*, *Canadian journal of zoology* 80, 951-955.
- Jameson, E.W. (1947): Natural history of the prairie vole (mammalian genus *Microtus*), University of Kansas, Lawrence.
- Jasenská, D. (2015): Hormony a jejich vliv na změny probíhající v kůži v různých etapách života, Univerzita Tomáše Bati ve Zlíně, Zlín.
- Johnsgard, P.A. (2020): Wildlife of Nebraska – a natural history, University of Nebraska press, New Baskerville.
- Johnson, Z.V.; Young, L.J. (2015): Neurobiological mechanisms of social attachment and pair-bonding, *Current opinion in behavioral sciences* 3, 38-44.
- Johnson, Z.V.; Walum, H.; Xiao, Y.; Riefkohl, P.C.; Young, L.J. (2017): Oxytocin receptors modulate a social salience neural network in male prairie voles, *Hormones and behavior* 87, 16-24.
- Keebaugh, A.C.; Modi, M.E.; Barrett, C.E.; Jin, C.L.; Young, L.J. (2012): Identification of variables contributing to superovulation efficiency for production of transgenic prairie voles (*Microtus ochrogaster*), *Reproductive biology and endocrinology* 10, 54.
- Kiss, A. (1999): Hypotalamo-hypofýzo-adrenokortikálna os: organizácia dynamické aspekty a vplyv stresu na aktivitu CRH neurónov, *Bratislavské lekárske listy* 100, 611-624.
- Kittnar, O.; Skarlandtová, H.; Fraňková, M.; Frynta, D. (2010): Stres a stresové hormony u savců, *Československá fyziologie* 59, 32-36.
- Kittnar, O.; Jandová, K.; Kuriščák, E.; Langmeier, M.; Marešová, D.; Mlček, M.; Mysliveček, J.; Pokorný, J.; Riljak, V.; Trojan, S. (2020): Lékařská fyziologie – 2. vydání, Grada, Praha.
- Kitzelová, E. (2012): Deprese a kardiovaskulární onemocnění, *Interní medicína pro praxi* 14, 73-77.
- Kuželová, A. (2011): Rozdíly v aktivitě osy hypothalamus-hypofýza-nadledviny u kmenů laboratorního potkana, Univerzita Karlova v Praze, Praha.

- Lamacz, M.; Tonon, M.C.; Louiset, E.; Cazin, L.; Vaudry, H. (1991): The intermediate lobe of the pituitary, model of neuroendocrine communication, *Archives internationales de physiologie, de biochimie et de biophysique* 99, 205-219.
- Langmeier, M.; Kittnar, O.; Marešová, D.; Pokorný, J. (2009): *Základy lékařské fyziologie*, Grada, Praha.
- Lechan, R.M.; Toni, R. (2016): *Functional anatomy of the hypothalamus and pituitary*, Endotext, South Dartmouth.
- Lieberwirth, C.; Wang, Z. (2014): Social bonding: regulation by neuropeptides, *Frontiers in neuroscience* 8, 171.
- Lim, M.M.; Murphy, A.Z.; Young, L.J. (2004): Ventral striatopallidal oxytocin and vasopressin V1a receptors in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*), *The journal of comparative neurology*, 648, 555-570.
- Liu, Y.; Wang, Z.X. (2003): Nucleus accumbens oxytocin and dopamine interact to regulate pair bond formation in female prairie voles, *Neuroscience* 121, 537-544.
- Loth, M.K.; Donaldson, Z.R. (2021): Oxytocin, dopamine and opioid interactions underlying pair bonding: highlighting a potential role for microglia, *Endocrinology* 162, 223.
- Lucia, K.E.; Hayes, L.D.; Keane, B. (2008): Philopatry in prairie voles: an evaluation of the habitat saturation hypothesis, *Behavioral ecology* 19, 774-783.
- Martin, E.P. (1956): *A population study of the prairie vole (Microtus ochrogaster) in northeastern Kansas*, University of Kansas, Lawrence.
- Martin, R.L. (1961): Vole predation on bats in an Indiana cave, *Mammalogy* 42, 540-541.
- McGraw, L.A.; Young, L.J. (2010): The prairie vole: an emerging model organism for understanding the social brain, *Trends in neurosciences* 33, 103-109.
- McGraw, L.A.; Davis, J.K.; Lowman, J.J.; Hallers, B.F.H.; Koriabine, M.; Young, L.J.; DeJong, P.; Rudd, M.K.; Thomas, J.W. (2010): Development of genomic resources for the prairie vole (*Microtus ochrogaster*): construction of a BAC library and vole-mouse comparative cytogenetic map, *BMC genomics* 11, 70.
- McGraw, L.A.; Davis, J.K.; Young, L.J.; Thomas, J.W. (2011): A genetic linkage map and comparative mapping of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) genome, *BMC genetics* 12, 60.

- McGraw, L.A.; Davis, J.K.; Thomas, P.J.; Young, L.J.; Thomas, J.W. (2012): BAC-based sequencing of behaviorally relevant genes in the prairie vole, PLoS ONE 7, 29345.
- McGuire, B. (2003): Paternal care and its effect on maternal behaviour and pup survival and development in prairie voles (*Microtus ochrogaster*), Animal behavior, 167-176.
- McGuire, B.; Getz, L.L.; Oli, M. (2002): Fitness consequences of sociality in prairie voles (*Microtus ochrogaster*): influence of group size and composition, Animal behavior 64, 645-654.
- McGuire, B.; Parker, E.; Bemis, W.E. (2007): Sex differences, effects of male presence and coordination of nest visits in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) during the immediate postnatal period, The american midland naturalist 157, 187-201.
- McGuire, B.; Getz, L.L.; Bemis, W.E.; Oli, M.K. (2013): Social dynamics in free-living prairie voles (*Microtus ochrogaster*), Journal of mammalogy 94, 40-49.
- Nadeau, S.; Rivest, S. (2003): Glucocorticoids play a fundamental role in protecting the brain during innate immune response, Journal of Neuroscience 23, 5536-5544.
- Naughton, D. (2012): The natural history of canadian mammals, Canadian museum of nature and University of Toronto press, Toronto.
- Nowak, R.M.; Oliveras D. (1986): Comparison of paternal behavior in the meadow vole *Microtus pennsylvanicus*, the pine vole *M. pinetorum*, and the prairie vole *M. ochrogaster*, Animal behaviour 34, 519-526.
- O'Brien, J.M. (1994): Voles – the handbook: prevention and control of wildlife damage, University of Nebraska, Lincoln.
- Okhovat, M.; Ophir, A.G.; Berrio, A.; Wallace, G.; Phelps, S.M. (2015): Sexual fidelity trade-offs promote regulatory variation in the prairie vole brain, Science 350, 1371-1374.
- Pedersen, C.A.; Ascher, J.A.; Monroe, Y.L.; Prange A.J. (1982): Oxytocin induces maternal behavior in virgin female rats, Science 216, 648-650.
- Reeder, D.M.; Wilson, D.E. (1993): Mammal species of the world: A Taxonomic and geographic reference, Smithsonian institution press, Washington.
- Richmond, M.E.; Stehn, R.A.; Kollisch, N. (1976): Female odors and aggression among male *Microtus*, Behavioral biology 17, 43-50.
- Severinghaus, W.D. (1981): Sexual dimorphism in the pelvic girdle of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, Journal of the Tennessee Academy of science 56, 129-130.

- Shawn, A.T. (2002): Scent marking and mate choice in the prairie vole, *Microtus Ochrogaster*, *Animal behaviour* 63, 1121-1127.
- Sheffield, S.R.; Lochmiller, R.L. (2009): Effects of field exposure to diazinon on small mammals inhabiting a semienclosed prairie grassland ecosystem – ecological and reproductive effects, *Environmental toxicology and chemistry* 20, 284-296.
- Simmons, T.C.; Singh, A.L.K.; Bales, K.L. (2021): Effects of systemic endocannabinoid manipulation on social and exploratory behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*), *Psychopharmacology* 238, 293-304.
- Solomon, N.G. (1991): Indirect fitness benefits associated with philopatry in juvenile prairie voles, *Behavioral ecology and sociobiology* 29, 434-437.
- Solomon, N.G. (1993 a): Comparison of parental behaviour in male and female prairie voles *Microtus ochrogaster*, *Canadian journal of zoology* 71, 434-437.
- Solomon, N.G. (1993 b): Body size and social preferences of male and female prairie voles, *Microtus ochrogaster*, *Animal behaviour* 45, 1031-1033.
- Solomon, N.G.; Crist, T.O. (2008): Estimates of reproductive success for group-living prairie voles *Microtus ochrogaster*, in high density populations, *Animal behaviour* 76, 881-892.
- Stalling, D.T. (1990): *Microtus ochrogaster*, *Mammalian species* 355, 1-9.
- Streatfield, C.A.; Mabry, K.E.; Keane, B. (2011): Intraspecific variability in the social and genetic mating system of prairie voles (*Microtus ochrogaster*), *Animal behavior* 82, 1387-1398.
- Sullins, M.; Sullivan, D. (1992): Observations of a gas exploding device for controlling burrowing rodents, *Proceedings of the 15th vertebrate pest conference*, 308-311.
- Sullivan, A.W.; Elsworth, C.B.; Stetzik, L.A.; Perry, A.; D'Addezio, A.S.; Cushing, B.S.; Patisaul, H.B. (2014): A novel model for neuroendocrine toxicology: neurobehavioral effects of BPA exposure in a prosocial species, the prairie vole (*Microtus ochrogaster*), *Endocrinology* 155, 3867-3881.
- Trojan, S.; Langmeyer, M. (2011): *Lékařská fyziologie*, Grada. Praha.
- Tsai, F.T. (1987): Hemorrhagic fever with renal syndrome: mode of transmission to humans, *Laboratory Animal Science* 37, 95-104.

- Ulloa, M.; Portillo, W.; Díaz, N.F.; Young, L.J.; Camacho, F.J.; Rodríguez, V.M.; Paredes, R.G. (2018): Mating and social exposure induces an opioid-dependent conditioned place preference in male, but not in female prairie voles (*M. ochrogaster*), *Hormones and behavior* 97, 47-55.
- Vácha, M.; Bičík, V.; Petrásek, R.; Šimek, V.; Fellnerová, I. (2004): Srovnávací fyziologie živočichů, Přírodovědecká fakulta MU Brno, Brno.
- Wang, Z.X.; Smith, W.; Major, D.E.; De Vries, G.J. (1994): Sex and species differences in the effects of cohabitation on vasopressin messenger RNA expression in the bed nucleus of the stria terminalis in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) and meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*), *Brain research* 650, 212-218.
- Wang, Z.X.; Ferris, C.F.; De Vries, G.J. (1994a): Role of septal vasopressin in paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*), *PNAS* 91, 400-404.
- Wang, Z.X. (1995): Species differences in the vasopressin-immunoreactive pathways in the bed nucleus of the stria terminalis and medial amygdaloid nucleus in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) and meadow voles (*M. pennsylvanicus*), *Behavioral neuroscience* 109, 305-311.
- Wang, Z.; Zhou, L.; Hullihan, T.J.; Insel, T.R. (1996): Immunoreactivity of central vasopressin and oxytocin pathways in microtine rodents: a quantitative comparative study, *The journal of comparative neurology* 366, 726-737.
- Wang, Z.; Young, L.J. (1997): Ontogeny of oxytocin and vasopressin receptor binding in the lateral septum in prairie and montane voles, *Developmental brain research* 104, 191-195.
- Wang, Z.X.; Hulihan, T.J.; Insel, T.R. (1997a): Sexual and social experience is associated with different patterns of behavior and neural activation in male prairie voles, *Brain research* 767, 321-322.
- Wang, Z.X.; Liu, Y.; Insel, T.R. (1997b): Species differences in vasopressin receptor binding are evident early in development: comparative anatomic studies in prairie and montane voles, *Journal of comparative neurology* 378, 535-546.
- Wang, Z.; Young, L.J.; DeVries, G.J.; Insel, T.R. (1998): Voles and vasopressin: a review of molecular, cellular and behavioral studies of pair bonding and paternal behaviors, *Progress in brain research* 199, 483-499.
- Whitaker, J. (2010): *Mammals of Indiana*, Indiana University press, Bloomington.
- Whitnall, M.H. (1993): Regulation of the hypothalamic corticotropin-releasing hormone neurosecretory system, *Prog. neurobiology* 40, 573-629.

Williams, J.R.; Catania, K.C.; Carter, C.S. (1992): Development of partner preferences in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*): the role of social and sexual experience, *Hormones and behavior* 26, 339-349.

Winslow, J.T.; Insel, T.R. (1991): The infant rat separation paradigm: a novel test for novel anxiolytics, *Trends in pharmacological sciences* 12, 402-404.

Yoji, O.; Reiko, B.; Arai, Y.C.; Kenjiro, T.; Young, L.J.; Makoto, N.; Shinichi, M.; Kazunari, Y. (2018): Loss in monogamous rodents: modulation of pain and emotional behavior in male prairie voles, *Psychosomatic medicine* 80, 62-68.

Young, L.J.; Winslow, J.T.; Nilsen, R.; Insel, T.R. (1997): Species differences in V1a receptor gene expression in monogamous and nonmonogamous voles: behavioral consequences, *Behavioral neuroscience* 111, 599-605.

Young, L.J.; Wang, Z.; Insel, T.R. (1998): Neuroendocrine bases of monogamy, *Trends in neurosciences* 21, 71-75.

Young, L.J.; Nilsen, R.; Waymire, K.G.; Mac Gregor, G.R.; Insel, T.R. (1999): Increased affiliative response to vasopressin in mice expressing the V1a receptor from a monogamous vole, *Nature* 400, 766-768.

Young, L.J.; Lim, M.M.; Gingrich, B.; Insel, T.R. (2001): Cellular mechanisms of social attachment, *Hormones and behavior* 40, 133-138.

Zimmerman, E.G. (1965): A comparison of habitat and food of two species of *Microtus*, *Journal of mammalogy* 46, 605-612.

Internetové odkazy:

<https://anatomynote.com>

<https://explorer.natureserve.org>

<https://extension.colostate.edu>

<https://www.scanbur.com/products/housing/conventional-cages>

<https://www.adamsmithlab.com/>

<https://med.uth.edu/nba>