

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Vliv pachové preference na reprodukční úspěch u hraboše  
polního**

Diplomová práce

**Bc. Pavlína Bílková**

Školitel: prof. RNDr. František Sedláček CSc.

České Budějovice 2022

Bílková P. (2022): Vliv pachové preference na reprodukční úspěch u hraboše polního [Influence of odor preference on reproductive success in the common vole. Mgr. Thesis, in Czech] – 59 p., Faculty of Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

### **Anotace:**

Cílem práce je zjistit, zdali může mít pachová preference vliv na reprodukční úspěch u hraboše polního. Pachy jsou obecně o svém nositeli schopny prozradit spoustu informací, podle nichž si mohou být jedinci schopni vybrat kompatibilnějšího partnera. S tímto partnerem si zvyšují pravděpodobnost přenosu dobrých genů na své potomstvo. Více investující pohlaví bývá to, které si vybírá a u většiny druhů jsou to samice. V T-labyrintu jsme dali samicím na výběr pachy od dvou samců a dle času stráveného u jednoho či druhého vyhodnotili pomocí sledovacího programu preferenci pro jeden z nich. Samice byly poté spárovány buď se samcem, kterého preferovali či se samcem, kterého nepreferovali. Počet mláďat z jednotlivých párů byl hlavní indikátor pro vyhodnocení našich výsledků. Z těch vyplývá, že samice hraboše polního jsou schopné si podle pachu vybrat vhodnějšího partnera, se kterým vyprodukují více potomků.

**Klíčová slova:** hraboš polní; pachová preference; asortativní párování

### **Annotation**

The aim of this work is to find out whether odor preference can affect the reproductive success of voles. Odors are generally able to reveal a lot of information about his carrier, according to which individuals may be able to choose a more compatible partner. With this partner, they increase the probability of transferring good genes to their offspring. The more investing sex is the one he chooses, and for most species it is the females. In the T-labyrinth, we gave the females a choice of odors from two males and, according to the time spent with one or the other, we evaluated the preference for one of them using a tracking program. The females were then paired with either the male they preferred or the male they did not prefer. The number of pups from each pair was the main indicator for evaluating our results. These show that female voles are able to choose a more suitable partner according to their smell, with whom they produce more offspring.

**Key words:** common vole; odour preference; assortative mating

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

České Budějovice, 13.4. 2022

---

Pavλίna Bílková

## **Poděkování**

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli prof. RNDr. Františku Sedláčkovi CSc. za jeho spolupráci, ochotu, pomoc a zpětnou vazbu při zpracování této práce, za jeho cenné rady a trpělivost. Mé poděkování patří také rodině za morální i finanční podporu a to během celé doby studia.

# Obsah

1	Úvod .....	1
	2.2 Párovací systémy .....	2
	2.3 Pozitivní asortativní párování .....	2
	2.4 Negativní (dis)asortativní párování .....	4
	2.5 Asortativní nebo disasortativní párování? .....	6
3	Materiál a metodika .....	7
	3.1 Hraboš polní .....	7
	3.2 Odchyty zvířat .....	7
	3.3 Chovné podmínky .....	8
	3.4 Testovací T-labyrint .....	8
	3.5 Chování zvířat v T labyrintu .....	9
	3.6 Test pachové preference .....	10
	3.7 Vytvoření párů a narozená mláďata .....	12
	3.8 Performanční test lokomotorické koordinace .....	13
	3.9 Statistické zpracování .....	14
4	Výsledky .....	15
	4.1 Získané počty mláďat na základě preferencí v T-labyrintu .....	15
	4.2 Behaviorální parametry v T-labyrintu .....	16
	4.3 Závislosti počtu mláďat na stanovených nezávislých proměnných .....	18
	4.3.1 Sestavení párů .....	18
	4.3.2 Vliv sezóny .....	19
	4.3.3 Vliv lokality .....	20
	4.4 Zpracování další dat získaných během testování .....	23
5	Diskuse .....	25
6	Závěr .....	31
7	Reference .....	32
8	Příloha .....	39



# 1 Úvod

Diplomová práce navazuje na rešeršní bakalářské práce Pavlína Petráskové (Disasortativní párování na základě pachové preference a jeho vliv na reprodukční úspěch u savců) a Lucie Tomanové (Asortativní párování na základě osobnostních rysů a jeho vliv na reprodukční úspěch u savců).

Asortativní párování se obecně týká fenotypových znaků, které jsou preferovány pro rozmnožování. Rozlišujeme dva typy párování. Pokud se párují jedinci s podobnými fenotypy, jedná se o pozitivní asortativní párování. Tento typ párování snižuje heterozygotnost v rámci lokusů a naopak zvyšuje homozygotnost (Jiang et al. 2013). Podobné chování partnerů a podobnost morfologických znaků může odrážet podobnost rodičovských genů a tím zvyšovat úspěšnost ontogenetického vývoje a také efektivitu péče o narozené potomky. Jestliže se párují jedinci s odlišnými fenotypy, mluvíme o negativním asortativním párování neboli o párování disasortativním. Toto párování naopak zvyšuje heterozygotnost, tedy snižuje genetickou podobnost. Nejčastěji bývá spojeno s tělesným pachem, který je víceméně vedlejším produktem genů hlavního histokompatibilního komplexu (MHC). Odlišné genotypy MHC u samce a samice rodičovského páru, zlepšují imunitu jejich potomků, a tedy celkově zvyšují obranyschopnost jejich mláďat. Údaje o tomto typu párování u živočichů jsou ale méně časté než o asortativním párování pozitivním (Jiang et al. 2013).

Cílem této práce bylo zjistit: 1) jaký vliv na rozmnožování u hraboše polního mají podobné behaviorální osobnostní rysy rodičovského páru. 2) jaký vliv vykazuje preference tělesného pachu opačného pohlaví.

## 2. Výběr partnera a interakce partnerů

### 2.1 Pohlavní výběr

Vybírajícím pohlavím bývá to, které investuje více do produkce pohlavních buněk a rodičovské péče. Produkce vajíček, tedy samičích pohlavních buněk, je energeticky náročnější než tvorba spermií, tedy samčích pohlavních buněk. To ovlivňuje i počet pohlavních buněk. Z toho důvodu bývají většinou vybírající samice a samci pak o ně kompetují. (Ah-King & Ahnesjö 2013, Lehtonen et al. 2016). Pohlavní výběr bývá rozlišen na intersexuální složku a intrasexuální. Epigamní chování (např. dárky, tanec, ritualizované souboje, aj.) je součástí intersexuální složky. Kompetice jedinců (například souboje) stejného pohlaví je součástí intrasexuální složky a je často spojena s pohlavním dimorfismem (Emlen 2008).

### 2.2 Párovací systémy

U živočichů existuje více párovacích systémů: monogamie, polygynie, polyandrie, polygynandrie, promiskuita (Clutton-Brock 1989). V monogamním svazku tvoří pár jen jedna samice a jeden samec během jednoho reprodukčního období. Páry mohou být i celoživotní. Monogamie není pro savce typická, nalezneme ji však například u hraboše prérivého (*Microtus ochrogaster*) (Ophir et al. 2008). Polygynie, samec má více samic během reprodukčního období, je už u savců mnohem častější. Protikladem je polyandrie, kdy má samice více samců (ten má pouze jednu samici) během reprodukčního období. Polygynandrie, též je možné označit jako promiskuitu, se vyznačuje tvorbou partnerských svazků několika samců s několika samicemi. Tento typ se např. často vyskytuje u různých druhů hrabošů (Boonstra et al. 1993). Systémy jsou ale někdy závislé na hustotě populace a mohou případně přecházet jeden v druhý (Lott et al. 1984).

### 2.3 Pozitivní asortativní párování

Pozitivní asortativní párování je označení pro rozmnožování, při němž se párují jedinci s podobnými fenotypy, např. podobná výška, barva, pach, styl chování, stáří a jiné znaky. Nejčastějšími preferovanými znaky bývají velikost a barva (Jiang et al. 2013). Jeden z mechanismů, vysvětlující výskyt tohoto typu párování, je důsledek intrasexuální a intersexuální kompetice (Crespi 1989, Cézilly 2004, Henry 2008). Například, velikost těla

Samice může korelovat s počtem potomků, čím větší samice, tím více potomků. Samci tedy budou preferovat větší samice (Salthe a Duellman 1973, Kuramoto 1978, Bastos a Haddad 1996). Větší samec je zase úspěšnější v kompetici a obraně samic. Samice tedy budou preferovat větší samce. To způsobí převahu pozitivního asortativního párování podle velikosti těla (Arak 1983, Hume et al. 2002, Vogel et al. 2005). Výhodou tohoto typu párování je, že díky podobnosti rodič může s větší pravděpodobností předat svým potomkům více než jednu polovinu svých genů (Thiessen et al. 1997).

Studii, které by se zabývaly vztahem mezi osobnostními rysy zvířat a asortativním párováním, není mnoho. Z těchto studií však plyne, že tuto vazbu lze pozorovat především u zvířat, která upřednostňují monogamní svazky, a tudíž se u nich vyskytuje biparentální péče (Laubu et al. 2016, 2017). Johnson (2017) se zabýval tímto vztahem u sýkory koňadry *Parus major*. Sýkory koňadry vytváří od března do června monogamní svazky. Jeho studie trvala celkem 6 let. Ačkoliv výsledky nevykazovaly jednoznačně výskyt pozitivního asortativního párování, samci měli mnohem větší sklony k preferenci samic se stejným osobnostním rysem.

Chování jedince může prozradit některé jeho schopnosti v roli rodiče. Především jak je schopný pečovat o své potomky a chránit je. Některé samice jsou schopné podle chování samce předvídat, jak bude schopný chránit své potomky (Teyssier et al. 2014). Páry tvořené jedinci s podobnými osobnostními rysy mohou mít větší počet mláďat a také u nich zvýšit fyzickou kondici. To bylo zjištěno například u již zmiňované sýkory koňadry (Both et al. 2005). I u monogamního druhu myši, myši panonské *Mus spicilegus*, bylo zjištěno, že páry s podobnou úrovní úzkosti se rozmnožovali dříve než páry s odlišnou úrovní úzkosti (Rangassamy et al. 2015).

Osobnostní rysy jedince nejsou tvořeny pouze geneticky zděděnými vlastnostmi, ale jsou formovány i vlivem vnějšího prostředí, které obývají. Vliv má i poměr pohlaví sourozenců v jednom vrhu, jejich počet nebo také roční období, ve kterém se narodili (Drent et al. 2003; Stamps a Groothuis 2010). S jistotou lze říci, že počet mláďat v jednom vrhu ovlivňuje hmotnost po narození a při odstavení (Rödel et al. 2011). Větší mláďata jsou zvýhodněná. Dostává se jim více mléka, rychleji se u nich vyvíjejí motorické dovednosti a mají větší úspěch v kompetici. Důvodem je rozdílný časový rozvoj motorických dovedností spíše než velikost (Nicolás et al. 2011). Z tohoto pohledu by mohla hmotnost po narození předpovídat behaviorální (a také fyziologický) vývoj mláďat.

Vliv poměru pohlaví ve vrhu na osobnostní rysy je spojen také s prenatálním umístěním embrya v uteru (Intrauterine position effect, IUP). Jestliže se samičí embrya v děloze nachází

spolu se samčím embryem, které produkuje testosteron, dochází k jeho vniknutí do samičího embrya. Jaké koncentraci hormonu bude samičí embryo vystaveno, závisí na sousedních embryích samice v děloze (Ryan a Vandenberg 2002). Působení testosteronu od samčích embryí z obou stran ovlivní chování i fyziologii dospělé samice dost podstatně, bude mnohem agresivnější (Gandelman et al. 1977). Poměr pohlaví může mít vliv ale i na samce. Samci z vrhů s více samci jsou také agresivnější a u pískomilů bylo dokázáno, že samci, kteří naopak neměli žádné sourozence mužského pohlaví, byli více nápomocní při péči o mláďata (Clark et al. 1998).

S různým ročním obdobím souvisí u hrabošů pojem kohorta. Zhruba můžeme rozlišit kohortu jarní – zvířata narozená v období od března do července a kohortu podzimní – zvířata narozená od srpna do poloviny listopadu (Moravec 1985; Schwarz et al. 1964). Jarní kohorta rychle roste, nabírá na váze a soustředí své zdroje do ranné reprodukce. Podzimní kohorta roste pomaleji, odkládá pohlavní dozrání až na jaro (Tkadlec a Zejda 1998, Schwarz et al. 1964). Tato strategie se samozřejmě může promítnout také osobnostních rysů, do jejich početnosti a výraznosti.

## 2.4 Negativní (dis)asortativní párování

Negativní asortativní párování je označení pro páry, které utvářejí jedinci s odlišnými fenotypy nebo genotypy, tedy různě velcí, odlišně zbarvení nebo s rozdílnými MHC geny. Asi nejrozsáhlejší výskyt disasortativního párování byl zjištěn u strnadce bělohrdlého (*Zonotrichia albicollis*) v souvislosti s odlišným zbarvením. Vyskytuje se u něj barevný polymorfismus, buď černá hlava s bílým pruhem nebo černá hlava s hnědým a bílým pruhem. V 98,2% případů byly páry tvořené z odlišně zbarvených jedinců (Hedrick et al. 2017). Převaha párů s odlišným zbarvením byla pozorována i u chaluhy příživné (*Stercorarius parasiticus*) (Bengston & Owen 1973) nebo u holuba skalního (*Columba livia*), u něj se konkrétně jednalo o rozdílné vzory na peří (Johnston & Johnson 1989). U savců se s tímto fenoménem můžeme setkat například u vlků v Yellowstonském národním parku (Hedrick et al. 2016). Všechny tyto zmíněné příklady jsou projevem disasortativního párování na základě morfologických znaků.

Častější výskyt negativního asortativního párování je spojen s preferencí odlišnosti MHC genotypu, který je prezentován pachem. MHC je soubor glykoproteinů nacházejících se na vnějších stranách cytoplazmatické membrány buněk obratlovců a podílejících na rozeznávání a odstraňování cizorodých struktur - antigenů. Čím je MHC rozmanitější, tím lépe

se dokáže ubránit většímu počtu patogenů (mikroorganismů či parazitů). Proto je podstatné tuto jeho rozdílnost udržovat. Geny MHC se rozdělují do tří skupin. Leinders-Zufall et al. (2005) a Zufall a Boehm (2006) přišli se zjištěním, že molekuly MHC I. třídy jsou důležité pro signalizaci genotypu MHC, a to právě v epitelu vomeronasálního orgánu, a jsou taktéž nezbytné pro správné fungování adaptivního imunitního systému. Produkty MHC genů se nacházejí v různých sekretech, které samy o sobě a také díky jejich bakteriálnímu rozkladu vytvářejí specifický pach. A právě tento pach předává různé informace o jeho vlastníkovvi partnerovi pro párování (Heath & Carbone, 2001). Mimo této genetické vzdálenosti dokáže pach informovat například o pohlaví jedince, o jeho věku, o jeho reprodukční kondici nebo celkově o jeho životaschopnosti (Manzini et al. 2011). Všechny tyto složky přispívají víceméně ke stálosti individuálního pachu (Penn et al. 2007). Pach je dokonce schopný prozradit, zdali se nositel nachází ve stresovém nebo klidovém stavu (Cecchetto et al. 2019) a zprostředkovaně i naznačit, jaké je jeho postavení ve skupině (Manzini et al. 2011).

Jelikož samice bývají většinou ty, které investují více do tvorby gamet a péče o mláďata, bývají pohlaví vybírající. Měly by si tedy vybírat takové partnery, ze kterých budou moci mít nějaké výhody. Tyto výhody mohou být přímé nebo nepřímé (dobré geny) (Kirkpatrick 1996). Tyto geny pak zdědí potomci. Z řady studií vyplývá, že moč nemocných jedinců má odlišný pach a zvířata jsou schopna tyto pachy identifikovat. U samic myši domácí (*Mus musculus domesticus*) bylo zjištěno, že ze tří vzorků, kdy jeden vzorek představoval moč nemocného samce, druhý moč zdravého jedince a třetí kontrolní vzorek byla čistá voda, strávily samice nejméně času u moči infikovaného samce (Hurst et al. 1990).

Podobné studie byly prováděné i u hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*) a hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus*). Samci hrabošů byli nakaženi svalovcem stočeným (*Trichenella spiralis*), ten ale není přenosný při kontaktu mezi jedinci. Hraboši pensylvánští dali očekávaně přednost zdravým jedincům, hraboši prérioví ale nikoliv. Jedno z možných vysvětlení jsou rozdílné párovací systémy u těchto dvou druhů, hraboši pensylvánští jsou polygynní, zatímco hraboši prérioví jsou monogamní, proto pro ně nemusela být hodnota zdravotního stavu zásadní (Klein et al. 1999).

Za vnímání pachových látek jsou zodpovědné receptorové neurony, nacházející se nejen v epitelu hlavního čichového orgánu, ale také v epitelu vomeronasálního orgánu (Milinski et al. 2013). Hlavní čichový orgán (MOS) rozpoznává informace především o potravě a prostředí. Vomeronasální neboli Jacobsonův orgán (VNO) je přídatný čichový systém vyvinutý pro identifikaci látek související s rozmnožováním, především feromony. VNO nenalezneme u

všech obratlovců. Například ptáci mají pouze MOS. Chybí i u primárně vodních obratlovců (Taniguchi et al. 2014). Rozdílné jsou i dráhy VNO a MOS. VNO posílá informace do limbického systému, zatímco MOS především do čichové kůry koncového mozku, ale i do amygdaly, která je také součástí limbického systému (Taniguchi et al. 2014).

Tvarově a barevně mohou odrážet kvalitu genů MHC také sekundární pohlavní znaky, což mohou pro hodnocení samců využívat samice. Pokud je totiž jedinec oslabený či hůře odolává napadení patogeny, nemůže vynakládat energii na udržování atraktivních sekundárních pohlavních znaků (Zuk et al. 1995).

## 2.5 Asortativní nebo disasortativní párování?

Zda je převládající assortativní nebo disasortativní párování nelze úplně snadno stanovit. Existují studie, které se snažily na tuto otázku najít odpověď. Například Jiang et al. (2013) provedli metaanalýzu párování podle fenotypových znaků volně žijících zvířat. V této studii však nebyl vůbec zahrnut MHC ve spojení s negativním assortativním párováním, a tak výsledky ukazovaly 89% pozitivního assortativního párování. Výskyt disasortativního párování v souvislosti se zbarvením či jinými morfologickými znaky dokazuje, že zřejmě občas napomáhá k zachování genetického polymorfismu (Hedrick et al. 2017).

Ze studií vyplývá, že pozitivní assortativní párování většinou zefektivňuje péči o potomky, čímž se zvyšuje biologická zdatnost rodičů. Na druhou stranu až přílišná podobnost může vést k inbreedingu, tedy k ohrožení odolnosti a ke snížení fitness. Negativní assortativní párování naopak brání inbreedingu, zvyšuje heterozygotnost a obranyschopnost potomků (Jiang et al. 2013).

## 3 Materiál a metodika

### 3.1 Hraboš polní

Hraboš polní *Microtus arvalis* je u nás široce rozšířený hlodavec podčeledi hrabošovití (Arvicolinae). Velikost těla dospělého jedince se pohybuje od 15 do 40 g a 8 až 13 cm. Délka ocasu je od 2,1 až 5,1 cm (Anděra a Horáček 2005). Jedná se, až na výjimky, o striktního býložravce, který se vyskytuje ve stepních či lesostepních habitatech (Pikula et al. 2001, Janova et al. 2015). Je rozšířen od pobřeží Atlantského oceánu až po centrální Rusko (Yigit et al. 2016). Doba březosti samice se pohybuje v rozmezí 19-21 dní. Po stejné době jsou i odstavena mláďata. Samice mohou dosahovat pohlavní dospělosti již ve věku 13-ti dní (Tkadlec a Krejčová 2001). Ve vrhu se obvykle nachází 3-10 mláďat a ročně mívají 3 i více vrhů, maximálně až 7 vrhů. Dožívají se jednoho až dvou let (Niethammer a Krapp 1982).

Většina nor je zhruba 20 cm pod povrchem (Dobly 2001). Samice často vytvářejí kolonie (matka a její dcery), zatímco samci osidlují mnohonásobně větší domovské okrsky, na kterých žijí soliterně. Jejich promiskuitní sociální systém může při nižších populačních hustotách získávat monogamní charakter (Corbet a Harris 1991). Tomu odpovídá i zjištění Řičánkové et al. 2007, že jedinci upřednostňují při párování známé jedince před cizími. A právě tyto složitější sociální interakce a zatím nepublikované poznatky (Urbánková et al.), o vlivu podobnosti osobnostních rysů na počet mláďat dělají z hraboše vhodný objekt pro testování vlivu osobnostních rysů a pachové preference na produkci potomstva.

### 3.2 Odchyty zvířat

Pokusy byly prováděny na hraboších polních (*Microtus arvalis*), kteří byli odchyceni v lokalitách České Budějovice a Veselí nad Lužnicí. Odchyty se konaly od dubna do září 2021 a celkem bylo nachytáno 80 zvířat, z nichž bylo použito k testování 78 jedinců, 39 samců a 39 samic. Zvířata byla chytána do živolovných pastí. Jako návnada pro odchyt zvířat posloužily ovesné vločky s rybím olejem. Pastí byly pravidelně kontrolovány po setmění a po svítání.

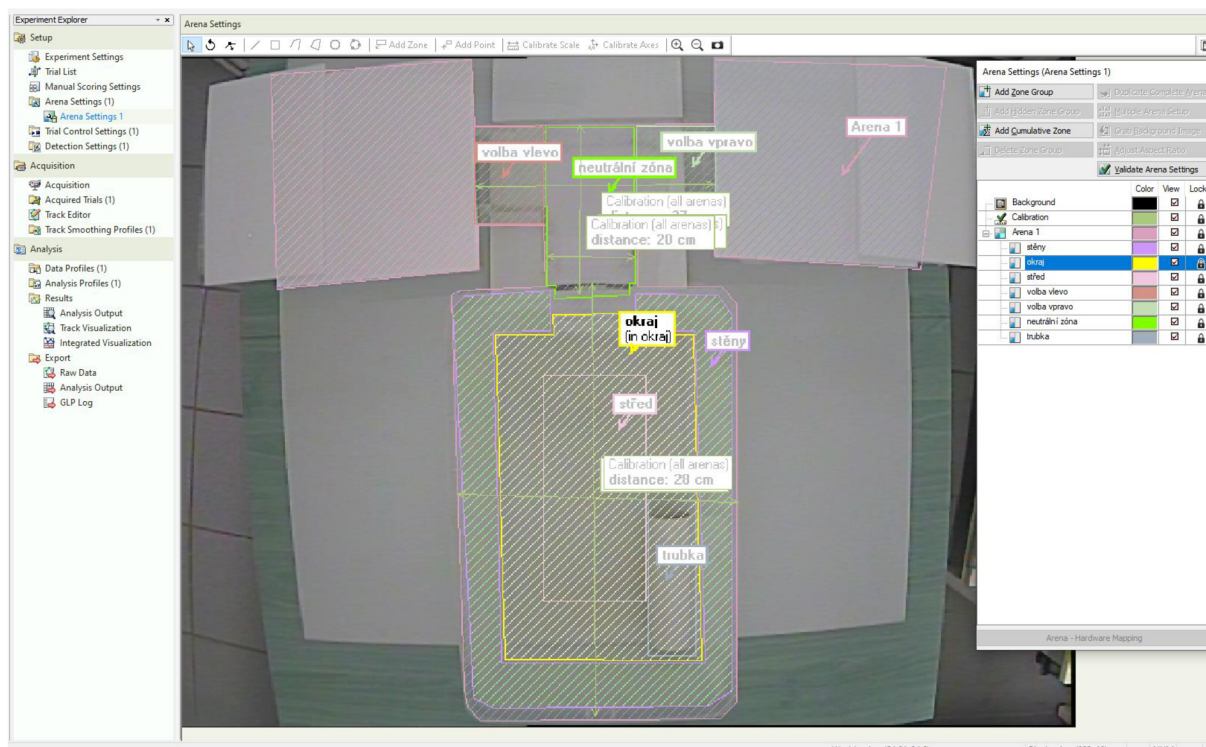
### 3.3 Chovné podmínky

Po odchytu bylo každé zvíře umístěno do svého boxu a každý box měl své konkrétní označení: M – samec, F- samice, specifické číslo, místo a datum odchytu. V laboratoři byly udržovány stálé světelné podmínky, 16 hodin světlo a 8 hodin tma, stálá teplota devatenáct stupňů celsia a stálá vlhkost 40%. Zvířata měla volný přístup k vodě (*ad libitum*) a také k potravě, která se skládala ze krmných peletek pro myši a potkany, vojtěškových koleček (pro morčata a králíky) a jednou týdně byla přidána mrkev. K úkrytu jim v boxu sloužily trubky o průměru velikosti těla a také seno, které částečně konzumovali. Jako podestýlka byly použity hobliny. Boxy byly pravidelně kontrolovány a dle potřeby čištěny cca jednou za dva týdny. Všechna zvířata měla stejné chovné podmínky.

### 3.4 Testovací T-labyrint

Pachová preference byla testována v T- labyrintu, který byl sestaven ze tří částí: z hlavního ramene a dvou bočních ramen – pravého a levého. Tato ramena byla vyrobena z plexiskla a měla čtvercový průřez 8 x 8 cm. Délka hlavního ramene byla 50cm a délka bočních ramen byla 50cm. Na hlavní rameno byl připojen výchozí box (37cm x 23cm x 15cm), do kterého byl vkládán hraboš v trubce. Po vložení byl tento box přikryt skleněnou deskou, aby zvíře případně nemohlo uniknout. Na konci bočních ramen byly umístěny malé boxy (22cm x 15cm x 14cm), do nichž byla vkládána nádoba s pachem. Tyto malé boxy byly odděleny od bočních ramen kovovou mřížkou. Malé boxy s pachy byly zakryté neprůhlednými deskami z plexiskla, aby vložené hobliny s pachem nerušily vnímání pohybu hraboše na základě tmavého zbarvení sledovacím programem (viz program Ethovision). Výsledná délka sestaveného labyrintu byla 70cm a šířka 80cm. Nad labyrintem byla nainstalována kamera pro zaznamenávání pokusů. Počítač, pomocí kterého experimentátoři sledovali celý pokus, se nacházel v jiné místnosti, aby hraboši nebyli ničím rušeni.





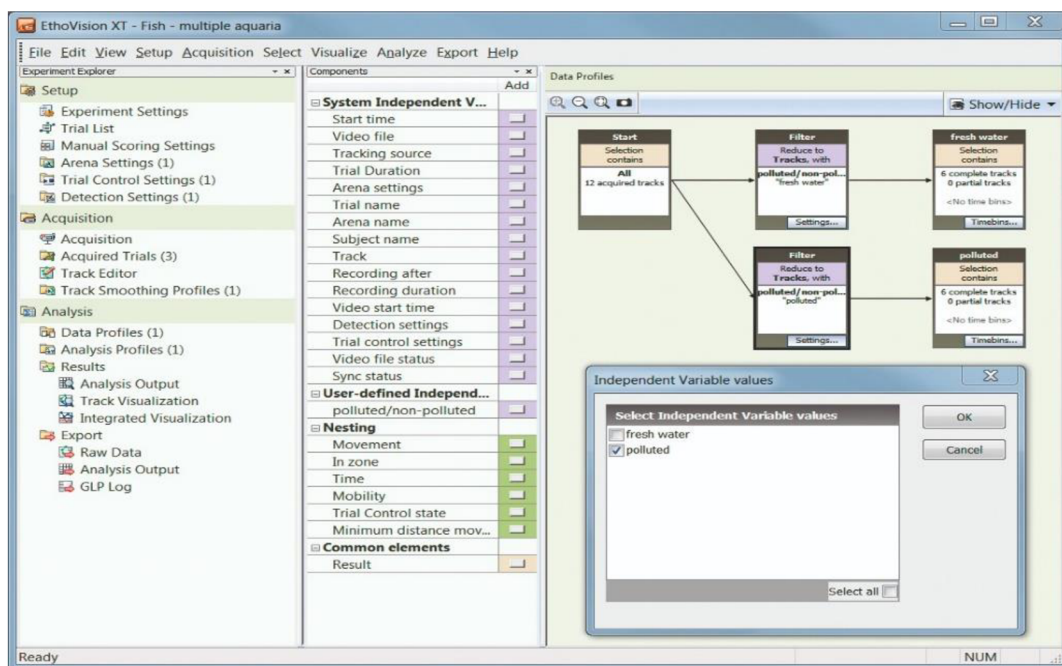
Obr. 1 – T- labyrint a jeho rozdělení na jednotlivé zóny: volba vlevo, neutrální zóna, volba vpravo, okraj, stěny, střed, trubka, arena 1 a arena 2

### 3.5 Chování zvířat v T labyrintu

Všechny pokusy byly nahrávány a vyhodnocovány programem EthoVision XT (Noldus). Tento sledovací a vyhodnocovací program umožnil celý prostor T-labyrintu rozdělit na segmenty, pro detailnější vyhodnocení chování vloženého hraboše, podobně jako např. v „Open Field“ (OF) testu. Labyrint byl v programu rozdělen na následující menší části: pravý segment (pro volbu vpravo), levý segment (volba vlevo), neutrální zóna (střed mezi pravým a levým segmentem). Výchozí box, kam bylo vkládáno zvíře na začátku testu, byl rozdělen následovně: segment, kam byla vkládána transportní trubka, střed a okraj boxu podobně jako při OF testu a navíc ještě segment vně okraje, v němž byl hraboš zachycen při lezení a skákání na stěny vkládacího boxu. Do programu bylo nutné zadat rozměry uvedených částí labyrintu (pro automatické výpočty), nastavit zbarvení testovaného zvířete, aby program vyhodnocoval jen jeho a nezaměřoval se i na jiné tmavé předměty, nastavit časový interval, který činil 3 minuty, a zadat formát parametrů získaných z uvedených segmentů. Výsledky z každého pokusu program zpracovává do excelovských tabulek a taktéž z každého pokusu ukládá videozáznam.

Programem byly získány hodnoty následujících parametrů:

1. Celková doba výskytu, průměrná doba jednoho výskytu v zóně, frekvence a první objevení v zóně: volba vlevo
2. Celková doba, průměrná doba, frekvence a první objevení v zóně: volba vpravo
3. Celková doba, průměrná doba, frekvence a první objevení v zóně: neutrální zóna
4. Celková doba, průměrná doba, frekvence a první objevení v zóně: střed
5. Celková doba, průměrná doba, frekvence a první objevení v zóně: okraj
6. Celková doba, průměrná doba, frekvence a první objevení v zóně: trubka
7. Celková doba, průměrná doba, frekvence a první objevení v zóně: stěny
8. Celková doba, průměrná doba, frekvence a latence prvního pohybu (mobility)
9. Celková doba, průměrná doba, frekvence a latence lokomoce
10. Celková doba, průměrná doba, frekvence a latence prvního zastavení (imobility)
11. Rychlost průměrná a nejvyšší



Obr.2 – ukázka programu EthoVision XT (www.noldus.com)

### 3.6 Test pachové preference

Protože jsme se dostali v loňském roce 2021 do fáze nízké oblastní populační hustoty, museli jsme hraboše chytat delší dobu a testy byly proto rozděleny celkem do tří etap.

Testování na preference pachů opačného pohlaví byli jak samice, tak i samci. První etapa pokusů s 13 samci a 13 samicemi proběhla v červnu 2021. Druhá etapa opět se 13 samci a 13 samicemi se uskutečnila v srpnu 2021 a třetí etapa se stejným počtem jedinců se konala v říjnu 2021. Test byl ve všech etapách prováděn vždy ve stejnou denní dobu a za stejných podmínek.

Nejprve byly posbírány pachy od všech jedinců. Hobliny spolu s trusem a s močí byly nabrány do sklenice s uzavíratelným víkem. Každému zvířeti byly prezentovány dva pachy opačného pohlaví. Tyto nádoby byly umístěny do malých boxů na konci bočních ramen a od labyrintu byly odděleny mřížkou, která znemožňovala zvířeti vstup přímo do nádoby s pachem, ale zároveň umožňovala co nejlepší prezentaci pachu. Před začátkem každého pokusu byly všechny části labyrintu vyčištěny roztokem lihu a opláchnuty vodou. Testované zvíře bylo v trubce vloženo do výchozího boxu labyrintu. Po vložení transportní trubky s hrabošem a zakrytí výchozího boxu krycím sklem bylo spuštěno nahrávání v programu EthoVision. Délka pokusu byla nastavena na 3 minuty. Tento časový limit byl vyhodnocen na základě pilotních testů jako dostačující pro projev pachové preference. V některých případech jedinec po 3 minutách z trubky ale nevylezl, a pak tedy následovalo prodloužení intervalu. Pokud nevylezl ani po 9 minutách, byl z trubky do výchozího boxu vyklopen. Pro hodnocení pachové preference byla rozhodujícím parametrem doba strávená na pravém nebo levém segmentu. Pach, u kterého jedinec strávil více času, byl označený jako preferovaný. Jedinec byl po skončení pokusu navrácen zpět do chovného boxu a přemístěn do chovné místnosti. Po otestování všech jedinců v dané etapě byly po pár dnech vytvořeny páry, a to sice na základě samičího výběru. Samičím výběrem jsme se snažili nasimulovat situaci podobnou v přírodě, kdy samec vyhledá samici a ta ho buď přijme a spáří se s ním, nebo ho odmítne. Preference samce byla testována kvůli porovnání. Zdali budou vznikat nějaké výrazné preference a pokud ano, tak jestli budou podobné se samicemi. Protože fáze estrálního cyklus u samic by mohla mít výrazný vliv na výběr samce, resp. na výběr jeho pachu, byla tato fáze vyšetřena u samic bezprostředně po testu jejich preference (viz příloha).



Obr.3 – ukázka testu

### 3.7 Vytvoření párů a narozená mláďata

Po stanovení samičí preference byla samice dána dohromady buď s preferovaným samcem (pozitivní výběr) nebo byla spárována s nepreferovaným samcem (negativní výběr) – viz Tab. 5 v příloze. Konkrétně byly rodičovské páry vytvořeny tak, že do chovného boxu samice (velikost T4) byl přidán samec podle výsledku testu ať už samici preferovaný nebo nepreferovaný. Ponechány spolu byly po dobu 6 dnů. Během tohoto intervalu jsme sledovali, zda se některý z partnerů nesnaží uniknout. Po uplynutí této doby byli samci ze samičích boxů vyjmuti a bylo zaznamenáno, zda se vyskytují spolu v trubce, nebo mají společné hnízdo. V jednom případě byl samec nalezen mrtvý. Po párování byli samci vráceni zpět do svých původních chovných boxů (velikost T3). Přibližně po 19-22 dnech byl očekáván vrh mláďat. Většina mláďat byla narozená přesně po 21 dnech, co byla samice se samcem dána dohromady. Mláďata byla po narození spočítána a zvážena a jejich hmotnost byla kontrolována každý týden po dobu tří týdnů. Po třech týdnech byla samice od svých mláďat oddělena a dána do samostatného boxu.



Obr.4 – novorozená mláďata hraboše polního  
([www.mindenpictures.com](http://www.mindenpictures.com))



Obr.5 – týden staré mládě hraboše polního



Obr.6 – dva týdny staré mládě



Obr.7 – tři týdny stará mláďata hraboše polního

### 3.8 Performační test lokomotorické koordinace

Po odstavení po třech týdnech byl proveden pro další hodnocení potomstva s preferovaným nebo nepreferovaným samcem performační test lokomotorické koordinace. Tento test sloužil k posouzení koordinačních a pohybových schopností zvířete. Naše hypotéza se zakládala na předpokladu, že mláďata z páru s pozitivním výběrem budou zdatnější než z páru s negativním výběrem. K testu bylo využito běhací kolečko napojené na tachometr (viz obr. 8). Zvíře bylo pomocí trubky vloženo do testovacího kolečka a po vložení zvířete byl spuštěn časovač na 2 minuty. Tachometr naměřil hodnoty, které nám posloužily ke zhodnocení pohybových schopností u zvířat.



Hodnoty měřené tachometrem:

1. Průměrná rychlost
2. Maximální rychlost
3. Uběhnutá vzdálenost
4. Doba běhu



Obr.8 – ukázka performačního testu pomocí běhacího kolečka

### 3.9 Statistické zpracování

Zaznamenané hodnoty všech behaviorálních parametrů uvedených v kap. 3.4. byly nejprve vyhodnoceny analýzou hlavních komponent (PCA), užitím programu CANOCO5. Protože se zde objevilo velké množství velmi silných korelací, ve druhém kroku jsme stejným způsobem vyhodnotili z výše uvedených parametrů pouze celkové trvání výskytu v určitém segmentu a latenci opuštění trubky.

Rozdíl skóre mezi samcem a samicí na první a druhé ose syntetických proměnných jsme začlenili do modelu spolu s dalšími proměnnými pro analýzu vlivu na počet mláďat ve vrhu, na hmotnosti mláďat a performační parametry potomků (viz Tab. 6 v příloze). Modely jsme sestavili a vlivy zjistili užitím programu R 3.6.3 software (R Core Team, 2020) (viz výpis programu R v příloze). Užit byl také neparametrický Mann-Whitney U-test v programu Statistica.

## 4 Výsledky

### 4.1 Získané počty mláďat na základě preferencí v T-labyrintu

Tabulka 1: Výsledky první etapy testů (červen 2021)

Pořadí testu	Vytvořené páry	S preferovaným (P)/ nepreferovaným (N) samcem	Počet mláďat	Estrální cyklus
1	F1M1	P	5 embryí	PE
2	F2M2	N	2	PE
3	F3M4	P	5	PE
4	F4M5	N	3	PE
5	F5M3	P	4	E
6	F6M6	N	7	ME
7	F7M8	P	5	ME
8	F8M9	N	4	ME
9	F9M7	P	6	PE
10	F10M11	N	2	ME
11	F11M10	P	4	ME
12	F12M13	N	3	PE
13	F13M12	P	4	ME

Tabulka 2: Výsledky druhé etapy testů (srpen 2021)

Pořadí testu	Vytvořené páry	Výběr	Počet mláďat	Estrální cyklus
1	F21M22	Pozitivní	2	PE
2	F22M21	Negativní	0	PE
3	F23M23	pozitivní	3	PE
4	F24M25	Negativní	0	PE
5	F25M26	Pozitivní	2	PE
6	F26M27	Negativní	4	PE
7	F27M28	Pozitivní	2	E
8	F28M29	Negativní	0	ME
9	F29M24	Pozitivní	4	E
10	F30M31	Negativní	2	ME
11	F31M32	Pozitivní	0	E
12	F32M30	Negativní	2	PE
13	F33M33	Pozitivní	4	PE

Tabulka 3: Výsledky třetí etapy testů (říjen 2021)

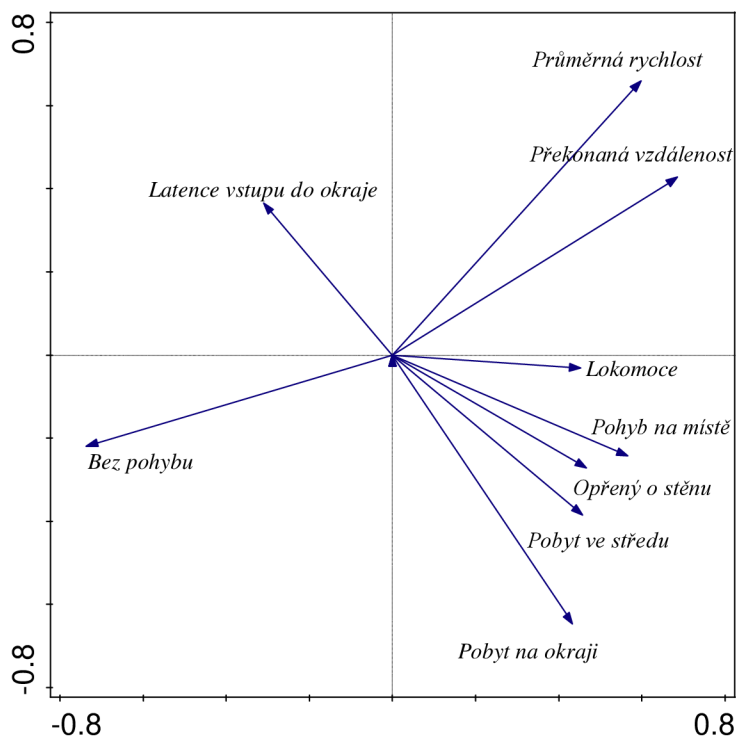
Pořadí testu	Vytvořené páry	Výběr	Počet mláďat	Estrální cyklus
1	F41M42	Pozitivní	0	DE
2	F42M43	Negativní	0	ME
3	F43M44	pozitivní	3	E
4	F44M45	Negativní	0	DE
5	F45M46	Pozitivní	3	PE
6	F46M47	Negativní	0	DE
7	F47M41	Pozitivní	3	ME
8	F48M48	Negativní	0	ME
9	F49M49	Pozitivní	5	E
10	F50M51	Negativní	3	DE
11	F51M52	Pozitivní	0	DE
12	F52M50	Negativní	3	E
13	F53M54	Pozitivní	3	E

Z tabulek (Tab. 1-3) si již na první pohled můžeme povšimnout nápadné rozdílnosti ve velikosti vrhu napříč třemi testovacími koly. Zároveň také rozdílnosti v počtu mláďat u negativního a pozitivního výběru, samozřejmě až na výjimky. Nápadné rozdíly jsou i u fázích estrálního cyklu, především se liší třetí testovací kolo, kde je převládající fází diestrus.

## 4.2 Behaviorální parametry v T-labyrintu

Hodnoty vybraných behaviorálních parametrů (kap. 3.4.) byly zpracovány pomocí PCA (Obr. 9, Tab. 4). K analýzám byla vybrána forma parametru – celková doba trvání. Jako kovariáta byla užita etapa testů (1-3) a forma vypouštění zvířete z trubky (spontánní, vyklopení).





Obr. 9 Grafické zobrazení analýzy hlavních komponent (PCA) vybraných behaviorálních parametrů stanovených při pachové preferenci.

Tab. 4 Analýza hlavních komponent (PCA) vybraných behaviorálních parametrů stanovených v T-labyrintu. Procento vysvětlené variability podle os je 32,8; 51,6; 66,7.

Behaviorální parametr	Osa 1	Osa 2	Osa 3
Překonaná vzdálenost	0,686	0,428	-0,295
Latence vstupu do okraje	-0,311	0,366	-0,353
Bez pohybu	-0,737	-0,220	-0,365
Pohyb na místě	0,567	-0,243	-0,306
Lokomoce	0,453	-0,032	0,656
Průměrná rychlost	0,598	0,659	-0,033
Pobyt ve středu	0,457	-0,385	-0,134
Pobyt na okraji	0,434	-0,647	0,091
Opřený o stěnu	0,467	-0,272	-0,553

Tabulka 4 ukazuje saturaci tří os, tedy jaké parametry tvoří dominantní složku osy. V případě první osy zleva doprava to jsou parametr „bez pohybu“ a na opačnou stranu „překonaná vzdálenost. Je tak možno tuto osu nazvat „lokomoce nebo obecně „aktivita“. V případě druhé osy zdola nahoru jsou to „pobyt na okraji“ a na opačnou stranu „průměrná rychlost“. Tuto osu by tak bylo možno synteticky nazvat jako „odvážnost“.

V dalším kroku byl stanoven rozdíl a absolutní rozdíl mezi souřadnicemi (skóre) na první a druhé ose. Tento rozdíl na osách měl charakterizovat behaviorální rozdíl mezi samcem a samicí v rodičovském páru. Tyto rozdíly pak byly dány do souvislosti nejprve s počtem narozených mláďat a pak s jejich motorickými (performačními) schopnostmi.

### 4.3 Závislosti počtu mláďat na stanovených nezávislých proměnných

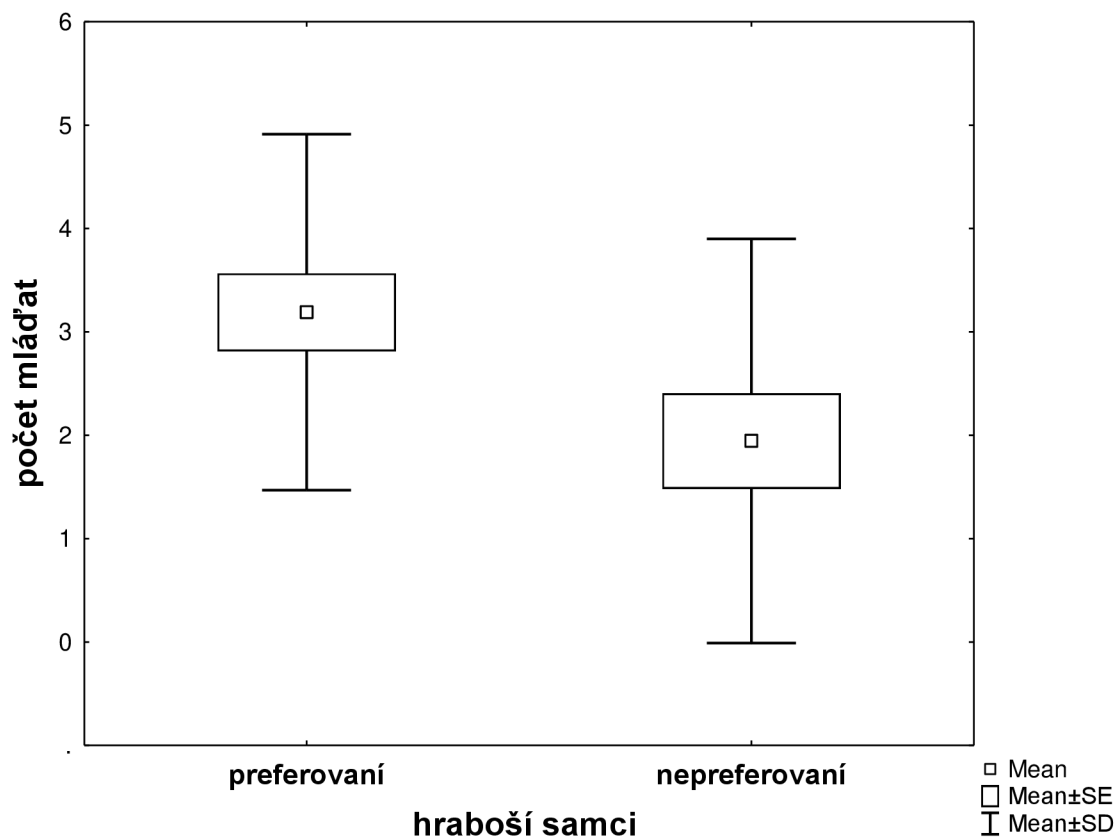
#### 4.3.1 Sestavení párů

Model byl sestaven ze závislé proměnné - stanoveného počtu mláďat a ze stanovených nezávislých proměnných: sezóna, sestavení páru preferovaný/nepreferovaný, lokality samců, samic, rodičů stejné/rozdílné, hmotnosti zvířat, fáze estru, rozdíly rodičů na PCA osách viz tabulky v příloze (1). Postupným odebíráním proměnných z modelu byl získán nejlepší model podle AIC kritéria (148.34):

```
m2 <- glm(offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group + f_weight + estrus + f_loc +
abs_diff2 + abs_diff1 + m_loc + m_weight,data=hrab,family=poisson)      (1)
```

```
> m11 <- glm(offspring ~ season + pref,data=hrab,family=poisson)
> anova(m11, test="Chi")
      Df Deviance Resid. Df Resid. Dev Pr(>Chi)
NULL                38    73.359
season 2    16.6093    36    56.750  0.0002474 ***
pref  1     5.8833    35    50.867  0.0152854 *
AIC: 148.34
```

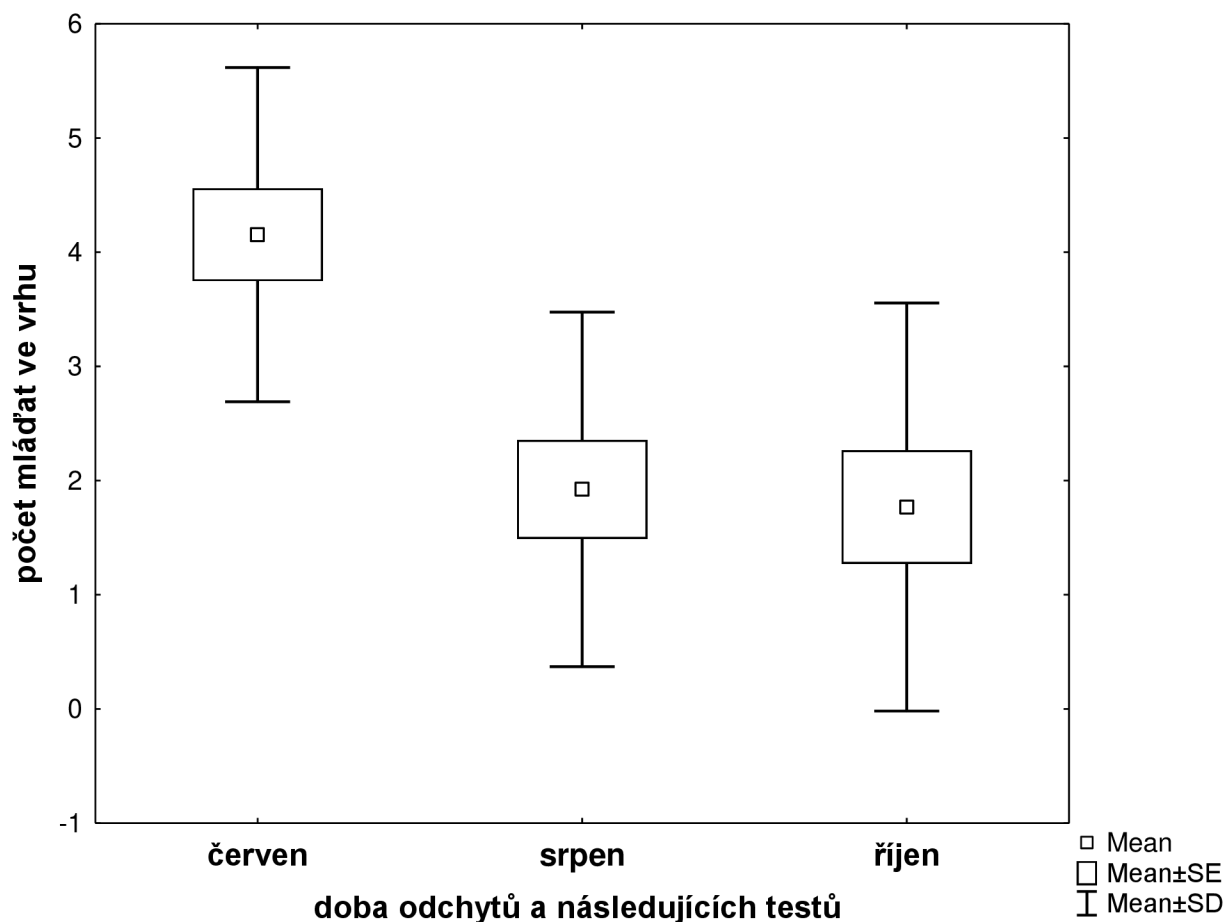
kde proměnná „pref“ je párování samice se samcem (preferovaným či nepreferovaným). Tato proměnná dosáhla průkazné hladiny ( $p = 0,015$ ). Znamená to, že uspořádání páru mělo průkazný vliv na počet mláďat. Nalezený vztah mezi počty mláďat a rodičovskými páry sestavenými ze samic s preferovanými a nepreferovanými samci je zobrazen na Obr. 10.



Obr. 10 Vztah mezi počty mláďat a rodičovskými páry sestavenými ze samic s pachově preferovanými a nepreferovanými samci

#### 4.3.2 Vliv sezóny

Nezávislá proměnná „season“ měla vysoce průkazný vliv na počet mláďat a při ANOVA testu byla dosažena hodnota ( $p = 0.0002474$ ). Proměnná doba odchytů a testů „season“ měla na počet narozených mláďat největší vliv a tento stav odpovídal sezónní změně před testem lovených zvířat. Situace je zobrazena na Obr. 11.



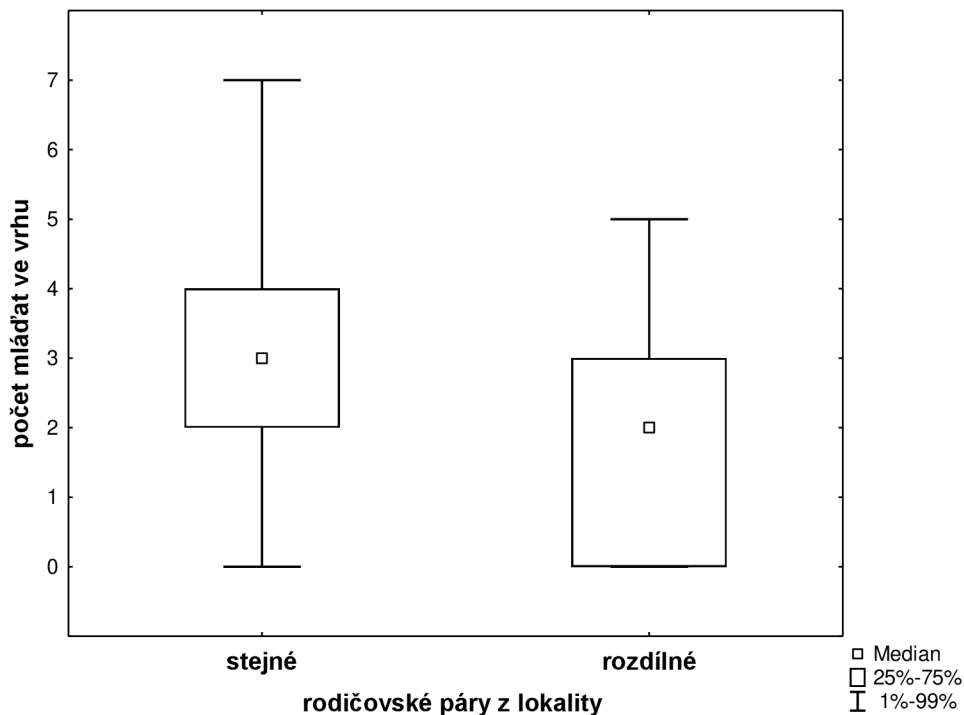
Obr. 11 Vztah mezi počty mláďat a dobou odchytů a testů

#### 4.3.3 Vliv lokality

Pro náležité zhodnocení preference je také zahrnut vliv lokality. Ten ale, jak vyplývá z ANOVA testu, nebyl průkazný ani jako kombinace čtyř případů původu rodičů (Budějovice nebo Veselí): BB, BV, VB, VV – „loc\_parent“ ani ve formě dvou variant: shodné lokality (BB,VV) nebo rozdílné (BV, VB) – loc\_group. Druhý případ je zachycen na obrázku 12.

```
> m1<- glm(offspring~season+pref+loc_parent+loc_group,data=hrab,family=poisson)
> anova(m1,test="Chi")
```

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL			38	73.359	
season	2	16.6093	36	56.750	0.0002474 ***
pref	1	5.8833	35	50.867	0.0152854 *
loc_parent	3	2.0979	32	48.769	0.5523367
loc_group	0	0.0000	32	48.769	

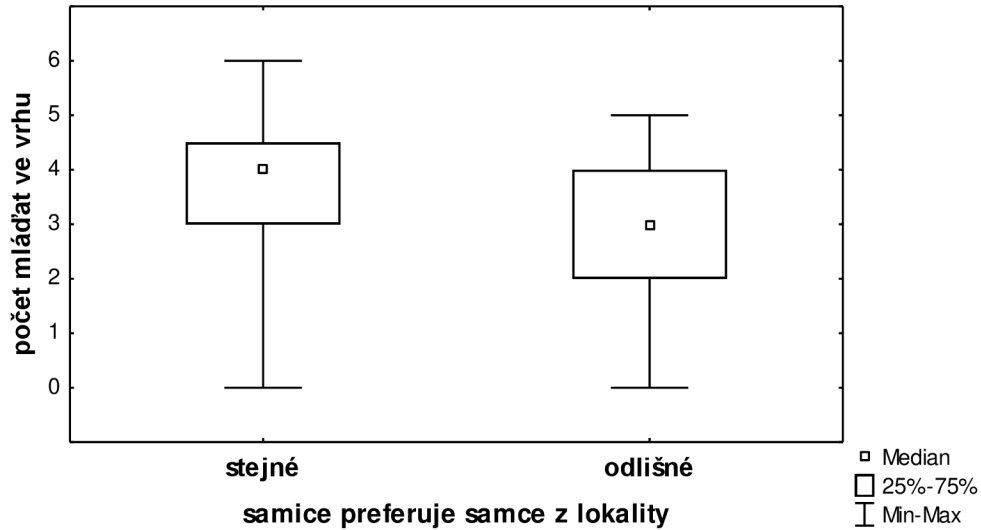


Obr. 12 Vztah mezi počty mláďat a rodičovskými páry sestavenými ze samic a samců ze stejných a rozdílných lokalit.

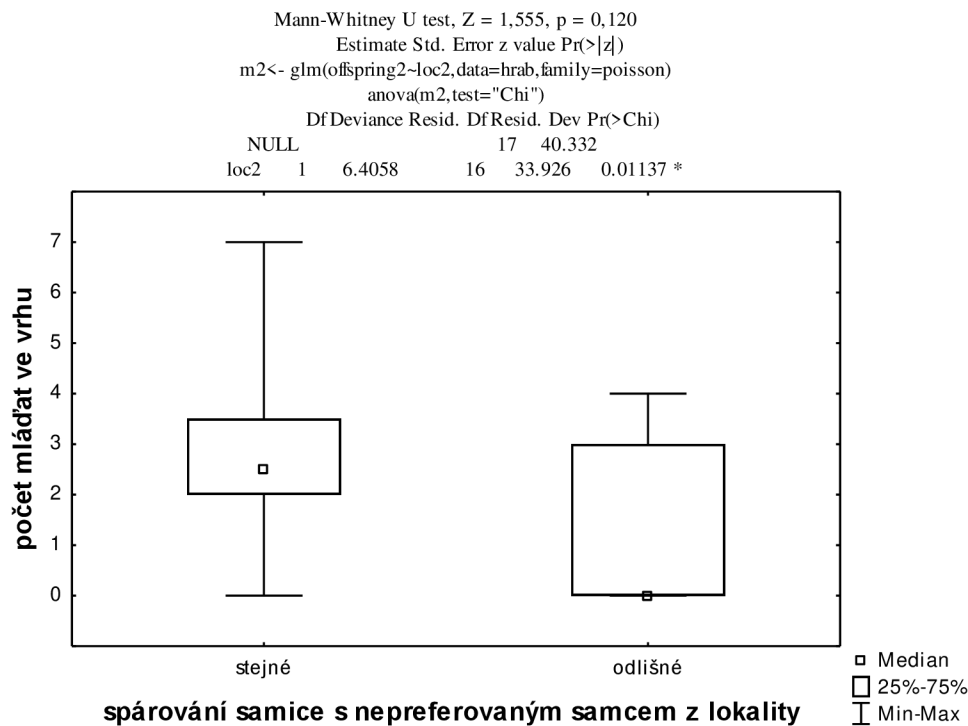
Protože zhodnocení vlivu lokalit čili nepřímou genetické podobnosti či rozdílnosti, na preferenci jsme považovali za dost důležitou, porovnali jsme počet mláďat ve vrhu u samic s preferovanými samci ze stejné a rozdílné lokality a u samic s nepreferovanými samci ze stejné a rozdílné lokality. Výsledky jsou podány na obrázcích 13 a 14 včetně Mann-Whitney U testu a samostatného GLM modelu pouze pro vliv podobnosti a odlišnosti lokalit. Ze zhodnocení na Obr. 13 vyplývá, že mezi uvedenými skupinami není statisticky významný rozdíl ani jedním statistickým postupem. Tedy u preferovaných samců nezáleží, z jaké lokality pocházejí, jestli ze stejné nebo rozdílné se samicí. Pokud však samice byly párovány s nepreferovanými samci, byl vliv rozdílnosti či stejnosti lokality významný u samostatného GLM modelu. Tedy pokud pocházeli nepreferovaní samci z rozdílné lokality, měly tyto páry průkazně menší vrhy v porovnání s páry pocházejícími ze stejné lokality.

Mann-Whitney U test,  $Z = 0,888$ ,  $p = 0,374$   
 Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
 m1 <- glm(offspring1 ~ loc1, data=hrab, family=poisson)  
 anova(m1, test="Chi")  
 Df Deviance Resid. Df Resid. Dev Pr(>Chi)

	NULL		20	27.144	
loc1	1	0.4531	19	26.691	0.5009



Obr.13 Vztah mezi počty mládřat a rodičovskými páry sestavenými ze samic a preferovaných samců ze stejných a rozdílných lokalit. Nad grafem jsou uvedeny hodnoty U testu a GLM modelu pro počet mládřat závislý pouze na odlišnosti rodičů podle lokalit



Obr. 14 Vztah mezi počty mláďat a rodičovskými páry sestavenými ze samic a nepreferovaných samců ze stejných a rozdílných lokalit. Nad grafem jsou uvedeny hodnoty U testu a GLM modelu pro počet mláďat závislý pouze na odlišnosti rodičů podle lokalit

## 4.4 Zpracování další dat získaných během testování

### 4.4.1 Samčí preference

Protože jsme kromě testů samičí pachové preference otestovaly, kvůli zácvičku před testováním samic, také samičí pachovou preferenci, bylo možné tyto preference porovnat. Z celkového počtu 39 párů (39 samic a 39 samců) byla při testu nabídnuta stejná konfigurace pachů, hrou náhody, u 22 párů z toho u 12 párů se objevila vzájemná shoda volby (z toho u 8 párů byla vzájemná preference a u 4 párů vzájemná nepreference či odmítnutí). U další 10 párů, kterým byl předložen stejný pach, se preference neshodovala. Testovali jsme tedy, zdali se 12 párů reagujících shodně, liší od 10 párů reagujících náhodně. Pomocí testu Chi-Square jsme zjistili: Chi-Square = 0,18,  $df = 1$ ,  $p = 0,67$ , že počet shodně reagujících párů se neliší od odlišně reagujících párů.

#### 4.4.2 Estrální cyklus

Estrální cyklus neměl žádný prokazatelný vliv na velikost vrhu – viz GLM v příloze. Z 39 samic se bezprostředně po testování nacházelo 15 ve fázi proestru, 11 ve fázi metestru, 8 ve fázi estru a 5 ve fázi diestru. Fáze diestru se objevila pouze u samic ve třetím testovacím období, a zároveň zde byla pouze jedna samice ve fázi proestru, který byl v předchozích dvou kolech dominantní. Ve třetím kole se nicméně také objevilo nejvíce samic přímo v estru (4 z celkových 8) a všechny tyto samice měly mláďata, to by tedy mohlo naznačovat, že zde estrální cyklus mohl mít větší vliv. To však nelze odvodit z tak nízkého počtu samic, byla by třeba důkladnější studie s větším počtem jedinců testovaných v tom samém období.

#### 4.4.3 Performační test

Potomci z preferovaných párů neměli vyšší porodní hmotnost ani větší váhový přírůstek v průběhu 3 týdnů, než byli odstaveni od matky, a nevykazovali ani lepší motorické schopnosti, jak by se očekávalo. Pouze v případě rozdílu skóre mezi samcem a samicí na první PCA ose byla nalezena vazba na maximální rychlost v běhacím kolečku, která je na okraji statistické významnosti.

```
> m1 <- glm(max_speed~diff1, data=hrab,family=gaussian)
> anova(m1, test="Chi")
Analysis of Deviance Table
Model: gaussian, link: identity
Response: max_speed
Terms added sequentially (first to last)
      Df Deviance Resid. Df Resid. Dev Pr(>Chi)
NULL                26 50.043
diff1 1             6.8096  25 43.233  0.04721 *
```



## 5 Diskuse

### 5.1 Pachová preference v T-labyrintu

Statistické zpracování vztahu mezi sestavenými rodičovskými páry a počtem mláďat ukázalo, že samice v páru s preferovaným samcem měla průkazně větší vrh ( $p = 0,018$ ), a to o jedno mládě. Tyto výsledky naznačují, že samice hraboše polního je schopná na základě pachové preference si vybrat samce, se kterým bude mít větší reprodukční úspěch.

Pokud vyjdeme z představy, že ultimátním cílem rozmnožování je přenést vlastní geny do další generace, je dobře pochopitelné, že samice budou preferovat sobě podobné samce, kteří mají také podobný genom s mnoha stejnými geny (Thiessen et al. 1997). Je ale namítáno, že takto mohou izolovanější populace směřovat k inbrednosti, pokud by také neexistovala preference odlišnosti především reprezentované odlišným MHC a zprostředkované také pachem (Leinders-Zufall et al. 2005, Zufall a Boehm (2006). V případě hraboše polního ale takový vliv izolovanosti nehrozí, a to jak kvůli plošnému zoogeografickému rozšíření a kontinuálnosti primárních i sekundárních habitatů v zemědělské krajině, tak i díky výrazným cyklům početnosti následovaných emigrací do nových prostředí (Lambin et al. 2006). Také reprodukční strategie může být úzce spojena s mírou vyhýbání se inbreedingu, které je vyšší pro monogamní a nižší pro polygynní systém.

V našem testování preference pachu samců vedla po spárování u samic k vyššímu počtu mláďat. Při detailnějším zhodnocení pak jasně vystoupilo, že samice spárované s nepreferovanými samci z odlišných lokality, rozmnožování enormně utlumily. Pokud tedy v našem případě u hraboše polního vyzdvihneme preferenci podobnosti na základě úspěšnějšího rozmnožování, je třeba dokumentovat také proximální mechanismy, o které se působení může opírat. Při opačném pohledu je ale také nutné zvážit mechanismy, které rozmnožování mohou utlumit, jak to bylo zjištěno u nepreferovaných párů pocházejících z odlišných lokalit.

Samice hraboše polního produkují během roku asi čtyři vrhy s 1 – 13 mláďaty, v průměru 5,5 mláďat (Reichstein 1957, 1960 ex Niethammer a Krapp 1982). V laboratorních podmínkách se ve vrhu v průměru objevuje 4,2 mláďat. Uvedený pokles hodnoty se vysvětluje méně vhodnými podmínkami chovu a embryonální mortalitou (Reichstein 1964 ex Niethammer a Krapp 1982). Tito autoři vypočítali průměrnou hodnotu pouze na základě porozených mláďat. V našem případě je průměrná hodnota 2,6 potomků u všech párů, respektive 3,5 potomků u všech plodných samic. Tento mírný posun by mohl být způsoben

jen tím, že naše párování vytvořilo zhruba polovinu párů s nepreferovanými samci a také zahrnuje prakticky celou sezónu rozmnožování, kterou provází výrazné změny ve schopnosti rozmnožování.

K hraboši polnímu je možné vztáhnout výsledky získané na myši domácí. U tohoto druhu byly taktéž nalezeny větší vrhy u preferovaných párů a větší životaschopnost mláďat (Drickamer et al. 2000). Také u křečka kalifornského (*Peromyscus californicus*) bylo zjištěno, že samice s preferovaným samcem produkovaly vrhy rychleji a měly vyšší reprodukční úspěch než samice s nepreferovaným samcem. Ačkoliv se jedná o monogamní druh s biparentální péčí, předpokládá se, že jejich výběr bude také souviset buď s kvalitou MHC genů nebo behaviorální kompatibilitou (Gleason et al. 2012). Preference podobnosti, v tomto případě chování, podporovala rozmnožování také u myši panonské (Rangassamy et al. 2015). Tento druh žije v monogamních párech, kde otec pomáhá při výchově potomků. V takovém sociálním systému je zcela pochopitelné, že podobnost v projevech chování je užitečná. U hraboše polního, kde samci a samice žijí ve zcela odlišných sociálních podmínkách, by to mohlo být ale užitečné v okamžiku vysoké populační hustoty (viz např. Andreassen et al. 2013), kdy si samice může vybírat a dosáhnout vyššího počtu mláďat s preferovaným samcem, a naopak může si dovolit odmítnout pachově nepreferovaného samce. V tomto případě by se mohlo jednat o určitou strategii do předvídatelné budoucnosti (Stamps a Krishnan 2014).

Jiný mechanismus by mohla představovat indukovaná ovulace, která je velmi užitečná při náhodném kontaktu partnerů za nízkých populačních hustot (Katandukila a Bennett 2016). Indukovaná ovulace je pravděpodobně obecným rysem hrabošů rodu *Microtus*. Např. jen přítomnost samce za pletivem vede u samic k ovulaci a výměna samce za bariérou může efekt ještě podpořit (Clulow a Mallory 1970, Milligan 1974). U hraboši samice by mohl být tento neuro-hormonálně řízený proces podpořen kladným vnímáním samce, a naopak oddálen či zastaven negativním pachovým stimulem. Na pachovou komunikaci v souvislosti s rozmnožováním jsou samice hlodavců velmi citlivé a existuje u nich celá řada interakcí, které je třeba vzít v úvahu.

Vandenberghův efekt - chemosignály od samců myši urychlují u samic počátek puberty a ovlivňují nástup ovulace (Vandenbergh 1973 ex Kelliher a Wersinger 2009). Lee-Bootův efekt - pokud jsou samice umístěny ve větší skupině a bez přítomnosti samce, dochází u nich k prodlužování estrálního cyklu až k úplnému potlačení estru (Lee-Bootův efekt; van der Lee a Boot 1955 ex Kelliher a Wersinger 2009). Whittenův efekt - pokud je k samicím umístěn samec nebo jsou vystaveny jen jeho pachu, pak u nich dochází ke zkrácení estrálního

cyklu, k indukci a obvykle i synchronizaci estru (Whitten 1958 ex Bronson a Whitten 1968). Efekt Bruceové - pokud je samice po páření vystavena jinému samci, než se kterým se pářila, nebo jen jeho pachu, dochází k přerušení březosti a během týdne navrácení do fáze estru (Parkes a Bruce 1961).

U tohoto mechanismu bylo zjištěno, že samice jsou schopné si pamatovat pach samců a podle toho reagovat (Kelliher a Wersinger 2009). Pro tuto předkládanou studii je důležité, že se samice mohly seznámit s pachem dvou samců při testu a pak s jedním z nich byla samice následně spárována. Samice díky pachovému testu mohly získaly informaci, že je zde více samců, větší populační hustota a tedy, že si mohou dovolit samce si vybírat. Pak se ale samice setkají s nepreferovaným samcem a snaží se páření vyhnout nebo investici do tohoto vrhu minimalizovat, protože tato samice může očekávat vhodnějšího samce z proběhlého testu. V případě nepreferovaného samce tedy mohlo párování proběhnout poněkud jinak než s preferovaným samcem. Při interakci s nepreferovaným samcem se mohla uplatnit aktivace osy hypotalamus - hypofýza - nadledvinky (HPA) s produkcí glukokortikoidů a/nebo osy hypotalamus - hypofýza (gonadální) (HPG) s produkcí pohlavních steroidů, zejména testosteronu (Ryan et al. 2014). Konkrétně bylo u sysla (*Urocitellus richardsonii*) zjištěno, že s růstem celkové hladiny kortizolu se zmenšuje počet mlád'at ve vrhu a zcela obdobně také s růstem hladiny testosteronu se velikost vrhu zmenšuje. Na druhou stranu s hladinou vázaného kortizolu roste poměr samců ve vrhu. Zasáhnout do početnosti vrhu lze ovšem také uměle exogenními gonadotropními hormony, jak bylo zjištěno u norníka rudého (Oksanen et al. 2002).

Regulace početnosti vrhu u hrabošů je provázaná se situací v populaci, přičemž početnost potomků reaguje na populační hustotu asi přímo (neuro-humorálně na stres) i prostřednictvím nabídky potravy. A do této regulace vstupuje i kondice samice a perspektiva dalšího vrhu. Při umělém zvětšení vrhu u norníka se snížilo přežívání a plodnost matek. Zvětšení vrhu nezvýšilo počet odstavených mlád'at na matku a významně snížilo velikost odstavených mlád'at (Koivula et al 2003). Zjištěna byla také negativní fenotypová (i genotypová) korelace mezi počtem a velikostí potomků při narození (Mappes a Koskela 2004). U norníka se odehrává větší investice do dcer spíše než do synů, protože se zdá, že větší počet dcer má větší vliv na reprodukční úspěch samic (Koskela et al 2009). Tento posunutý poměr byl pozorován také ve vrzích získaných jak od samic s preferovanými, tak u samic s nepreferovanými samci.

## 5.2 Vztah mezi počtem mláďat a behaviorálním rozdílem rodičovského páru

Ačkoliv hlavním cílem bylo prověřit vliv pachové preference na počet mláďat ve vrhu, sledovány byly také behaviorální parametry, které byly získány během testování zvířete v T-labyrintu. Není to standardní testovací prostor, ale podchycení behaviorálních parametrů nabízel použitý sledovací program EthoVision. Vytvoření syntetických proměnných, tedy dvou os PCA a rozdílů ve skóre na nich mezi rodiči ovšem nepřineslo, žádné průkazné vlivy na počet mláďat ve vrhu. Jednak procento vysvětlené variability bylo dosti nízké. Na první ose bylo procento vysvětlené variability 32,8 %, a na druhé ose dosáhla vysvětlená variabilita 18,8 %. A pak z principu není možno z jednoho testu se spolehnout na behaviorální stabilitu nutnou pro stanovení osobnostních rysů. Pro spolehlivější data by bylo nutné provést opakované testy ve standardních aparaturách (viz např. Urbánková et al 2020).

## 5.3 Sezonalita

Mnohem průkaznější vliv než párování s preferovanými a nepreferovanými jedinci mělo ale období, ve kterém byla zvířata odchycena a následně testována ( $p = 0.0002474$ ). Tento výsledek byl vlastně nechtěným důsledkem malého počtu odchytávaných hrabošů, což vedlo k tomu, že studie byla prováděna po etapách. Kompromisem byly tři kola po třinácti testovaných párech. V první etapě, která proběhla ke konci června, byly reprodukčně úspěšné všechny páry s průměrným počtem 4,1 mláďat na vrh. V druhé etapě, která proběhla v srpnu, bylo reprodukčně úspěšných 9 párů a průměrný počet mláďat na jeden vrh byl 2,8. Ve třetím testovacím kole bylo úspěšných již jen 7 párů s průměrným počtem mláďat 3,3 na jeden vrh. Z těchto hodnot lze tedy odvodit, že námi odchycení jedinci dosáhli reprodukčního maxima na začátku léta a poté intenzita rozmnožování postupně klesala, a to jak v počtu mláďat, tak i v počtu úspěšných reprodukcí. To zcela odpovídá literárním údajům o rozmnožování hrabošů polních (Niethammer a Krapp 1982). Tyto data tak nechtěně nepřímo verifikují celý testovací postup. Pozorovanou sezonalitu v našich výsledcích podporují i zaznamenaná stádia estrálního cyklu samic, která se v uvedených obdobích také lišila.

## 5.4 Vliv lokality na reprodukční úspěch u hraboše polního

Abychom mohli zahrnout i vliv genetické odlišnosti na preferenci a reprodukční úspěch u hraboše polního, byli testováni jedinci odchyceni na dvou lokalitách, vzdálených od sebe 30 km. Již z dřívějších zjištění vyplývá, že 20km vzdálenost je dostačující pro projev genetických odlišností mezi subpopulacemi (Rico et al.2009). Nejprve jsme do modelu GLM zahrnuli spolu se samostatnými lokalitami samic a samců také dvě formy parametrů společných nebo rozdílných lokalit rodičovského páru. V tomto modelu – viz výsledky a příloha, nebyl vliv lokalit v žádné formě průkazný. Protože jsme ale považovali lokalitu za stěžejní proměnou v problematice pachové preference, učinili jsme ještě pokus porovnat počet mláďat u samic s preferovanými samci z lokalit stejných proti rozdílným. V této konfiguraci opět žádný rozdíl nebyl nalezen. Nicméně samice, které byly párovány s nepreferovanými samci vykázaly průkazný rozdíl, pokles počtu mláďat u párů z rozdílných lokalit. Možnou interpretací je, že nepreference při rozdílných lokalitách rodičů je závažnější než nepreference u párů ze stejných lokalit. Ačkoliv nejsou výsledky vysoce průkazné, tak odpovídají zjištěním, že hraboši výrazně preferují jedince známé před neznámými (Řičánková et al. 2007).

## 5.5 Samčí preference

K přípravě na vlastní testování samic jsme využili samce, abychom u samic již postupovali víceméně automaticky a odstranili jsme všechny neobratnosti při testování. Při tomto testování samců jsme tak získali stejně veliký soubor jako u samic. Výsledky Chi-kvadrátu nebyly průkazné, tedy rozdíly mezi samci a samicemi v preferenci nebyly zjištěny. To by znamenalo, že preference jednoho pohlaví není vázána na preferenci druhého pohlaví. Samice se může zaměřovat na genetickou kvalitu samce a samec na kondici a pohlavní aktivitu (Jiang et al. 2013). K ověření této myšlenky by bylo nutné provést další studie, ve kterých již budou samcům a samicím předkládány pachy stejných jedinců.

## 5.6 Estrální cyklus

Výsledek zvláště v posledním testovacím období byl poněkud výraznější oproti dvěma předchozím. To by mohlo odpovídat tomu, že samice na podzim odkládají reprodukci a

připravují se po přezimování na jarní reprodukci (Niethammer a Krapp 1984). Je třeba si také uvědomit, že orientace podle vaginálních roztěrů je často kritizována pro svou přeci jen menší specifickou (Cora et al. 2015; Nubbemeyer 1999). Také je ve hře stále připravený proces indukované ovulace, který je velmi obtížně v laboratorních podmínkách kontrolovatelný. V chovech hrabošů byly samci a samice před párováním drženi na opačných koncích chovného prostoru.

## 5.7 Performační test

Provedené performační testy nepřinesly žádný průkazný rozdíl, který by mohl ukázat na kladné působení samičí preference na kondici mláďat. Tento typ testů ale nemusí nutně postihnout kritickou behaviorální výbavu mláďat. Například u myši domácí (*Mus musculus*) byla provedena podrobnější studie, zabývající se taktéž vlivem preference na produkci mláďat a jejich životaschopností. Potomků z preferovaných párů bylo o něco více než z nepreferovaných, ale důležitější zjištění se týkalo přežití počtu mláďat z různých typů párů podle samičí preference. V polní ohradě přežilo 60 dní celkem 73,5 % jedinců z preferovaných párů a pouze 44 % jedinců z nepreferovaných párů (Drickamer et al. 2000). Aby bylo možné tento poznatek ověřit i u hraboše polního, bylo by třeba provést podrobnější studii, zahrnující více aspektů, které určují životaschopnost jedince. Ta je z velké části dána také schopností jedince vypořádat se s patogeny a proměnlivými podmínkami prostředí. Tedy potenciálně lepším ukazatelem by mohlo být vystavení jedinců stresové situaci či podobně jako ve studii u myši domácí, přežití v polních podmínkách.

## 6 Závěr

Výsledky napovídají, že 39 párů není nijak rozsáhlý materiál, který by přinesl zcela jasné výsledky. Pro další pokračování studie by bylo zapotřebí připravit odchvy a testy do období května až června, kdy by bylo možné jednorázově nachytat cca 50 párů, a tento počet také v krátkém období otestovat. Dále by tato pachová studie měla být doplněna také genetickou analýzou hlavního histokompatibilního komplexu, aby pachová preference mohla být jasně interpretována. Zda se prosazuje pachová odlišnost a díky tomu vyšší variabilita imunitního systému u potomků, nebo může být pro hraboše polního spíše důležitější podobnost opačného pohlaví, čímž se zvyšuje pravděpodobnost, že rodiče přenesou více svých genů do další generace svých potomků.

## 7 Reference

1. Ah-King M. Ahnjeso I. (2013). "The Sex role" concept: An overview and evaluation. *Evolutionary biology* 40: 461-470. [doi:10.1007/s11692-013-9226-7](https://doi.org/10.1007/s11692-013-9226-7)
2. Anděra M. Horáček I. (2005). *Poznáváme naše savce*, 2. vyd., Praha, MF, 327 s., ISBN:8086817083
3. Andreassen H. P., Glorvigen P., Rémy A., Ims R. A. (2013). New views on how population-intrinsic and community-extrinsic processes interact during the vole population cycles. *Oikos*, 122: 507–515. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00238.x>
4. Arak A. (1983). Male-male competition and mate choice in anuran amphibians, pp. 181–210. In: P. Bateson, ed. *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge.
5. Bastos R. P., Haddad C. F. B. (1996). Breeding activity of the Neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 30: 355–360. [doi:10.2307/1565172](https://doi.org/10.2307/1565172)
6. Boonstra R., Xia X. H., Pavone L. (1993). Mating system of the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioral ecology* 4: 83-89. [doi:10.1093/beheco/4.1.83](https://doi.org/10.1093/beheco/4.1.83)
7. Boehm T., Zufall F. (2006). MHC peptides and the sensory evaluation of genotype. *Trends in neurosciences* 29: 100-107. [doi:10.1016/j.tins.2005.11.006](https://doi.org/10.1016/j.tins.2005.11.006)
8. Both C., Dingemanse N. J., Drent P. J., Tinbergen J. M. (2005). Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Anim. Ecol.*, 74: 667–674. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00962.x>
9. Bronson F. H., Whitten W. K. (1968). Oestrus-accelerating pheromone of mice: assai, androgen-depending and presence in bladder urine. *J. Reprod. Fert.* 15: 131–134.
10. Cecchetto C., Lancini E., Buetti D., Rumiati R. I., Parma V. (2019). Body odors (even when masked) make you more amotional: behavioral and neural insights. *Scientific reports* 9: 5489. [doi: 10.1038/s41598-019-41937-0](https://doi.org/10.1038/s41598-019-41937-0)
11. Cézilly F. (2004). Assortative mating. pp. 876–881, In: M. Bekoff, ed. *Encyclopedia of animal behavior*. Greenwood, Westport, CT.
12. Clark M. M., Vonk J. M., Galef B. G. Jr. (1998). Intrauterine position, parenting, and nest-site attachment in male Mongolian gerbils. *Developmental Psychobiology* 32: 177–181.
13. Clulow F. V., Mallory F. F. (1970). Oestrus and induced ovulation in the Meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Reproduction* 23: 341–343. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0230341>



14. Clutton-Brock T. H. (1989). Review Lecture: Mammalian mating systems (1989). *The royal society* 236: 1285, [doi:10.1098/rspb.1989.0027](https://doi.org/10.1098/rspb.1989.0027)
15. Cora M. C, Kooistra L., Travlos G. (2015). Vaginal cytology of the Laboratory Rat and Mouse: Review and criteria for the staging of the estrous cycle using stained vaginal smears. *Toxicologic Pathology* 43: 776–93. <https://doi.org/10.1177/0192623315570339>
16. Corbet G. B., Harris S. (1991). *Handbook of British mammals*, Blackwell Scientific publications, 588 pp.
17. Crespi B. J. (1989). Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour* 38: 980–1000.
18. Dobby A. (2001). Movement patterns of male common voles (*Microtus arvalis*) in a network of Y junctions: role of distant visual cues and scent marks. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 79: 2228-2238. [doi:10.1139/cjz-79-12-2228](https://doi.org/10.1139/cjz-79-12-2228)
19. Drent P. J., Van Oers K., Van Noordwijk A. J. (2003). Realised heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of The Royal Society B* 270: 45–51.
20. Drickamer L. C., Gowaty P. A., Holmes C. M. (2000). Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. *Animal Behaviour* 59: 371-378. doi: 10.1006/anbe.1999.1316
21. Emlen D. J., The evolution of animal weapons (2008). *Annual review of ecology evolution and systematic* 39: 387-413. [doi:10.1146/annurev.39.110707.173502](https://doi.org/10.1146/annurev.39.110707.173502)
22. Gandelman R., vom Saal F. S., Reinisch J. M. (1977). Contiguity to male fetuses affects morphology and behavior of female mice, *Nature* 266: 722–724.
23. Gleason E. D., Holschbach M. A., Marler C. A. (2012). Compatibility drives female preference and reproductive success in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*) more strongly than male testosterone measures. *Hormones and Behavior* 61: 100-107. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.10.009>
24. Heath W. R., Carbone F. R. (2001). Cross-presentation, dendritic cells, tolerance and immunity. *Annual Review of Immunology* 19: 47-64. [doi:10.1146/annurev.immunol.19.1.47](https://doi.org/10.1146/annurev.immunol.19.1.47)
25. Hume K. D., Elwood R., Dick J. T. A., Connaghan K. M. (2002). Size-assortative pairing in *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda): a test of the timing hypothesis. *Animal Behaviour* 64: 239–244. doi: 10.1006/anbe.2002.3045
26. Hurst, J. L. (1990). Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ruddy. III. Communication between the sexes. *Animal Behaviour* 40: 233-243. [doi:10.1016/S0003-3472](https://doi.org/10.1016/S0003-3472)

27. Hedrick P. W., Smith D. W., Stahler D. R. (2016). Negative-assortative mating for color in wolves. *Evolution* 70: 757-766. [doi:10.1111/evo.12906](https://doi.org/10.1111/evo.12906)
28. Hedrick P. W., Tuttle E. M., Gonser R. A. (2017). Negative-Assortative Mating in the White-Throated Sparrow. *From the school of life sciences, Arizona state university*, 109:223-231. [doi:10.1093/jhered/esx086](https://doi.org/10.1093/jhered/esx086)
29. Henry L. (2008). Assortative mating and the role of phenotypic plasticity in male competition: implications for gene flow among host-associated parasitoid populations. *Biology Letters* 4: 508–511. [doi:10.1098/rsbl.2008.0369](https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0369)
30. Jiang Y., Bolnick D. I., Kirkpatrick M. (2013). Assortative Mating in Animals. *Section of Integrative Biology, University of Texas, Austin, Texas 78712; 2. Howard Hughes Medical Institute and Section of Integrative Biology, University of Texas, Austin, Texas 78712*. 181: E125-E138. [doi:10.5061/dryad.r706v](https://doi.org/10.5061/dryad.r706v).
31. Johnson K. V. A., Aplin L. M., Cole E. F., Farine D. R., Firth J. A., Patrick S. C., Sheldon B. C. (2017). Male great tits assort by personality during the breeding season. *Department of Experimental Psychology* 128: 21-32. [doi:10.1016/j.anbehav.2017.04.001](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.04.001)
32. Johnston S. G., Johnson R. F. (1989). A multifactorial study of variation in inter-clutch interval and annual reproductive success in the feral pigeon *Columba livia*. 80: 87-92. [doi: 10.1007/BF00789936](https://doi.org/10.1007/BF00789936)
33. Katandukila J. V., Bennett N. C. (2016). Pattern of ovulation in the East African root rat (*Tachyoryctes splendens*) from Tanzania: induced or spontaneous ovulator? *Canadian Journal of Zoology* 94: 345–351. <https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0217>
34. Kelliher K. R., Wersinger S. R. (2009). Olfactory regulation of the sexual behavior and reproductive physiology of the laboratory mouse: effects and neural mechanisms. *ILAR Journal* 50: 28–42.
35. Klein S. L., Gamble H. R., Nelson R. J. (1999). *Trichinella spiralis* infection in voles alters female odor preference but not partner preference. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 323-329. [doi:10.1007/s002650050567](https://doi.org/10.1007/s002650050567)
36. Koivula M., Koskela E., Mappes T., Oksanen T. A. (2003). Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole. *Ecology* 84(2): 398-405.
37. Koskela E., Mappes T., Niskanen T., Rutkowska J. (2009). Maternal investment in relation to sex ratio and offspring number in a small mammal – a case for Trivers and Willard theory? *J. Anim. Ecology* 78: 1007-1014.
38. Kuramoto M. (1978). Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution* 32: 287–296. [doi:10.2307/2407596](https://doi.org/10.2307/2407596)

- 39.** Lambin X., Bretagnolle V., Yoccoz N. G. (2006). Vole population cycles in northern and southern Europe: is there a need for different explanations for single pattern? *Journal of Animal Ecology*, 75: 340–349. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01051.x>
- 40.** Laubu C., Dechaume-Moncharmont F.-X., Motreuil S., Schweitzer C. (2016). Mismatched partners that achieve post pairing behavioral similarity improve their reproductive success. *Sci. Adv.*, 2: e1501013. <http://advances.sciencemag.org/content/2/3/e1501013>
- 41.** Laubu, C., Schweitzer, C., Motreuil, S., Louapre, P., Dechaume-Moncharmont, F.-X. (2017). Mate choice based on behavioural type: do convict cichlids prefer similar partners? *Animal Behaviour* 126: 281-291. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.02.020>
- 42.** Lehtonen J., Parker G. A., Charer L. (2016). Why anisogamy ancestral sex roles? *Evolution* 70: 1129-1135. [doi:10.1111/evo.12926](https://doi.org/10.1111/evo.12926)
- 43.** Zufall F., Ukhanov K., Lucas P. Leinders-Zufall T. (2005). Neurobiology of TRPC2: from gene to behavior. *Pflugers Arch. – Eur. J. Physiol.* 451: 61–71 (2005). <https://doi.org/10.1007/s00424-005-1432-4>
- 44.** Lott D. F. (1984). Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour* 88: 266-325. [doi: 10.1163/156853984X00353](https://doi.org/10.1163/156853984X00353)
- 45.** Manzini I., Korsching S., (2011). The peripheral olfactory system of vertebrates: molecular, structural and functional basics of the sense of smell. *Neuroforum* 110-118. ISSN: 0947-0875
- 46.** Mappes T., Koskela E. (2004). Genetic basis of the trade-off between offspring number. *Evolution* 58(3): 645-650.
- 47.** Milinski M., Croy I., Hummel T., Boehm T. (2013). Major histocompatibility complex peptide ligands as olfactory cues in human body odour assessment. *Proc. R. Soc. B.* 280: 20122889. [doi:10.1098/rspb.2012.2889](https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2889)
- 48.** Milligan S. R. (1974). Social environment and ovulation in the vole, *Microtus agrestis*. *J. Reprod. Fert.* 41: 35-47.
- 49.** Moravec J. (1985). Age structures in a wild population of *Microtus arvalis* during its population cycle (Mammalia: Rodentia). *Věstník Československé Společnosti Zoologické*, 49: 123-131.
- 50.** Nicolás, J. C. O., Schoormans, J. P. L., Aurisicchio, M. (2011). An approach to embody personality in product appearance. ISBN: 978-94-6190-718-9

- 51.** Niethammer J., Krapp, F. (1982). Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I Rodentia2: Cricetidae, Arvicolidae, Zapodidae, Spalacidae, Hystricidae, Capromyidae. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden. ISBN: 3-400-00459-6
- 52.** Nubbemeyer R. (1999). Progesterone and testosterone concentrations during oestrous cycle and pregnancy in the common vole (*Microtus arvalis* Pallas). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 122: 437–444.
- 53.** Oksanen T. A., Koskela E., Mappes T. (2002). Hormonal manipulation of offspring number: maternal effort and reproductive costs. *Evolution*, 56(7): 1530–1537.
- 54.** Paleček J. (1994). Biologie vývoje živočichů: I. Základní cvičení. Karolinum, Praha 1994, 196 s.
- 55.** Parkes A. J., Bruce H. M. (1961). Olfactory stimuli in mammalian reproduction. *Science* 134: 1049–1054.
- 56.** Penn D. J., Oberzaucher E., Grammar K., Fischer G., Soini H., Wiesler D., Novotny M., Dixon S., Xu Y., Brereton R. (2007). Individual and gender fingerprints in human body odour. *J. R. Soc. Interface* 4(13): 331-340.
- 57.** Pikula P., Beklová M., Pikula J., Obdržálková D., Zapletal M., Zejda J., Heroldová M. (2001). Hraboš polní *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) v České republice. Akademické nakladatelství CERM, 128 str. ISBN 80-7204-192-4
- 58.** Rangassamy M., Dalmas M., Féron C., Gouat P., Rödel H. G. (2015). Similarity of personalities speeds up reproduction in pairs of a monogamous rodent. *Animal Behaviour* 103: 7-15. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.007>
- 59.** R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>.
- 60.** Rico A., Kindlmann P., Sedlacek F. (2009). Can the barrier effect of highways cause genetic subdivision in small mammals? *Acta Theriologica* 54: 297-310.
- 61.** Ryan C. P., Anderson W. G., Berkvens C. N., Hare J. F. (2014). Maternal Gestational Cortisol and Testosterone Are Associated with Trade-Offs in Offspring Sex and Number in a Free-Living Rodent (*Urocitellus richardsonii*). *PLoS ONE* 9(10): e111052. doi:10.1371/journal.pone.0111052
- 62.** Řičánková V., Šumbera R., Sedláček F. (2007). Familiarity and partner preferences in female common voles, *Microtus arvalis*. *J. Ethology* 25: 95-98.
- 63.** Yigit N., Hutterer R., Kryštufek B., Amori G. (2016). *Microtus arvalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13488A22351133. <http://dx.doi.org/10.2305>

- 64.** Tkadlec E., Krejcová P. (2001). Age-specific effect of parity on litter size in the common vole (*Microtus arvalis*). *Journal of Mammalogy* 82: 545-550. [doi:10.1644/1545-1542\(2001\)082<0545:ASEOPO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0545:ASEOPO>2.0.CO;2)
- 65.** Ophir A. G., Phelps S. M., Sorin A. B. (2008). Social but not genetic monogamy is associated with greater breeding success in prairie voles. *Animal Behaviour* 75:1143-1154. [doi:10.1016/j.anbehav.2007.09.022](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.022)
- 66.** Penn D., Oberzaucher E., Grammer K., Fischer G., Soini H., Wiesler D., Novotny M., Dixon S., Xu Y., Brereton R. (2007). Individual and Gender Fingerprints in Human Body Odour. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*. 4: 331-40. [doi:10.1098/rsif.2006.0182](https://doi.org/10.1098/rsif.2006.0182).
- 67.** Rangassamy M., Dalmas M., Féron C., Gouat P., Rödel H. G. (2015). Similarity of personalities speeds up reproduction in pairs of a monogamous rodent. *Animal Behaviour* 103: 7-15.
- 68.** Rico A., Kindlmann P., Sedláček F. (2009). Can the barrier effect of highways cause genetic subdivision in small mammals? *Acta Theriologica* 54: 297-310.
- 69.** Rödel H. G., Meyer S. (2011). Early development influences ontogeny of personality types in young laboratory rats. *Developmental Psychology* 53(6): 601-613. [doi:https://doi.org/10.1002/dev.20522](https://doi.org/10.1002/dev.20522)
- 70.** Ryan B., Vandenbergh J. (2002). Intrauterine position effects. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 26: 665-78. [doi: 10.1016/S0149-7634\(02\)00038-6](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(02)00038-6).
- 71.** Salthe, S. N., Duellman W. E. (1973). Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans, pp. 229–249. In: J. Vial, ed. *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. University of Missouri Press, Columbia
- 72.** Schwarz S. S., Pokrovsk A. V., Istchenk V. G., Olenje V. G., Ovtshinnikov N. A., Pjastoiova O. A. (1964). Biological peculiarities of seasonal generations of rodents with special reference to problem of senescence in mammals. *Acta Theriol.*, 8: 11—43.
- 73.** Stamps J., Groothuis T. (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews* 85(2): 301-325. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x>
- 74.** Stamps J. A., Krishnan V. V. (2014). Combining information from ancestors and personal experiences to predict individual differences in developmental trajectories. *The American Naturalist*, 184: 647–657. <https://doi.org/10.1086/678116>
- 75.** Taniguchi K., Taniguchi K. (2014). Phylogenetic studies on the olfactory system in vertebrates. *Journal of Veterinary Medical Science* 76: 781-788. [doi: 10.1292/jvms.13-0650](https://doi.org/10.1292/jvms.13-0650)

- 76.** Teyssier A., Bestion E., Richard M., Cote J. (2014). Partners' personality types and mate preferences: predation risk matters. *Behavioral Ecology*, 25 (4): 723-733.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/aru049>
- 77.** Thiessen D., Young R. K., Delgado M. (1997). Social pressures for assortative mating. *Personality and Individual Differences*. 22 (2): 157-164.  
[https://doi.org/10.1016/S0191-8869\(96\)00181-X](https://doi.org/10.1016/S0191-8869(96)00181-X)
- 78.** Tkadlec E., Zejda J. (1998). Small rodent population fluctuations: the effects of age structure and seasonality. *Evolutionary Ecology* 12(2): 191-210.
- 79.** Urbánková G., Šichová K., Riegert J., Horsley R., Mladěnková N., Starck-Lantová P., Sedláček F. (2020). Lifetime low behavioural plasticity of personality traits in the common vole (*Microtus arvalis*) under laboratory conditions. *Ethology* 126: 812-823.  
<https://doi.org/10.1111/eth.13039>
- 80.** Wogel H., Abrunhosa P. A., Pombal J. P. (2005). Breeding behaviour and mating success of *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. *Journal of Natural History* 39: 2035– 2045. doi:10.1080/00222930500044581
- 81.** Zuk M., Popma S. L., Johnsen T. S. (1995). Male courtship displays, ornaments and female mate choice in captive red jungle fowl. *Behaviour* 132: 821-836.  
[doi:10.1163/156853995X00027](https://doi.org/10.1163/156853995X00027)

## 8 Příloha

### **Vyšetření fáze estrálního cyklu u samic hlodavců**

Fáze estrálního cyklu u samic by mohla mít výrazný vliv na výběr samce, resp. na výběr jeho pachu, proto byla fáze vyšetřena u samic bezprostředně po testu jejich preference. Nejdříve byl učiněn vaginální výplach a následně roztěr na mikroskopické podložní sklíčko (Cora et al. 2015; Nubbemeyer 1999). Pomocí mikropipety s 10 µl fyziologického roztoku jsme několikrát propláchli vaginu samice, zpětně nasátý roztok jsme nanесли na čisté podložní sklíčko a nechali zaschnout. Takto získané vzorky jsme barvili dle Pappenheima nanesením 1 ml barviva May Grünwald (eosin, metylová modř v metylalkoholu), přičemž jsme ponechali barvivo působit tři minuty. Poté jsme barvu na 1 minutu zředili stejným množstvím vody a vše slili. Dále jsme pokračovali nakapáním barviva Geimsa Romanowski (eosin, metylenový azur, violet, vodní modř, aceton) ředěného s destilovanou vodou v poměru 1:10, které jsme nechali působit 15 minut. Vše jsme pak opatrně opláchli vodou a osušili (Paleček 1996).

Ve vaginálních výtěrech je možno vidět leukocyty, bezjaderné epiteliální buňky a jaderné epiteliální buňky, a právě jejich počty a poměry determinují fázi cyklu: a) Proestrus, b) Estrus, c) Metestrus, d) Diestrus (Obr. 9). U samic hrabošů jsme zaznamenali:

#### Proestrus

Fáze proestru se vyznačuje velkým množstvím epiteliálních jaderných buněk, které jsou shloučeny blízko u sebe. Jádra jsou viditelná a znatelná. Je zde minimální množství leukocytů

#### Estrus

V této fázi se nachází velké množství zrohovatělých epiteliálních buněk s deformovaným jádrem a nevyskytují se zde žádné leukocyty. V této fázi je samice receptivní a dochází u ní k ovulaci.

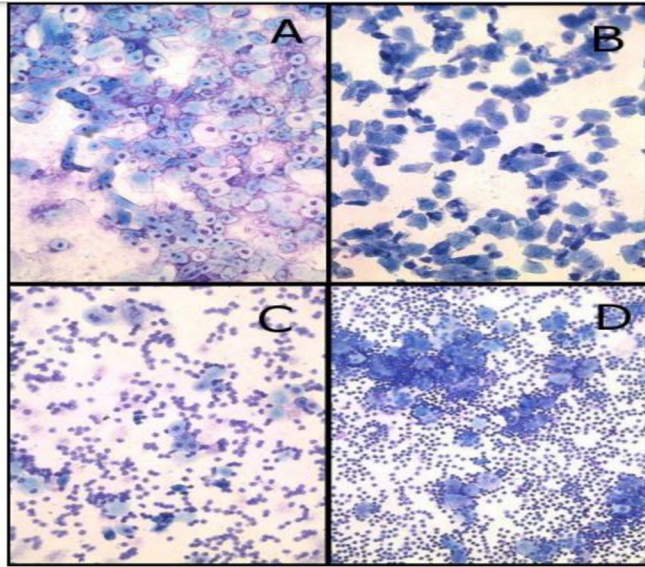
#### Metestrus

V této fázi se vyskytuje větší počet leukocytů a velmi malý počet epiteliálních buněk. Jedná se o nejkratší fázi, ve které buď dochází k oplození vajíčka, nebo k jeho přeměně v bílé tělísko.

#### Diestrus

Ve fázi diestru jsou dominantní a velmi početné leukocyty a méně zastoupeny jsou epiteliální buňky. Tato fáze trvá nejdéle.





Obr.15 A) Proestrus B) Estrus C) Metestrus D) Diestrus



Tab. 5 Schéma vytváření párů po testech preference

pořadí testu	test	výběr	páry
1	m1 $\succ f1$ m2	pozitivní	m1 f1
2	m2 f2 $\succ$ m3	negativní	m2 f2
3	m3 f3 $\succ$ m4	pozitivní	m4 f3
4	m3 $\succ f4$ m5	negativní	m5 f4
5	m3 $\succ f5$ m6	pozitivní	m3 f5
6	m6 f6 $\succ$ m7	negativní	m6 f6
7	m7 f7 $\succ$ m8	pozitivní	m8 f7
8	m7 $\succ f8$ m9	negativní	m9 f8
9	m7 $\succ f9$ m10	pozitivní	m7 f9
10	m10 $\succ f10$ m11	negativní	m11 f10
11	m10 $\succ f11$ m12	pozitivní	m10 f11
12	m12 $\succ f12$ m13	negativní	m13 f12
13	m12 $\succ f13$ m14	pozitivní	m12 f13

Tab. 6 Data získaná z provedených testů preference

ID	pair	offspring	pref	m_loc	f_loc	loc_parent	loc_group	season	abs_diff1	abs_diff2
1	m1f1	5	p	b	b	bb	s	a	1,564	0,039
2	m2f2	2	n	v	v	vv	s	a	0,739	0,597
3	m4f3	5	p	v	b	vb	r	a	1,615	1,283
4	m5f4	3	n	b	v	bv	r	a	0,304	0,583
5	m3f5	4	p	b	b	bb	s	a	1,711	0,900
6	m6f6	7	n	v	v	vv	s	a	0,477	2,771
7	m8f7	5	p	v	b	vb	r	a	0,229	1,802
8	m9f8	4	n	b	b	bb	s	a	0,786	0,845
9	m7f9	6	p	b	b	bb	s	a	0,571	1,830
10	m11f10	2	n	b	b	bb	s	a	0,451	1,740
11	m10f11	4	p	b	b	bb	s	a	2,963	2,330
12	m13f12	3	n	b	b	bb	s	a	0,483	0,662
13	m12f13	4	p	b	b	bb	s	a	4,592	5,567
21	m22f21	2	p	v	b	vb	r	b	1,202	0,301
22	m21f22	0	n	b	v	bv	r	b	0,244	0,243
23	m23f23	3	p	b	b	bb	s	b	0,499	0,308
24	m25f24	0	n	b	v	bv	r	b	0,611	0,040
25	m26f25	2	p	v	b	vb	r	b	2,765	0,031
26	m27f26	4	n	b	v	bv	r	b	0,336	0,023
27	m28f27	2	p	v	b	vb	r	b	0,195	0,827
28	m29f28	0	n	b	v	bv	r	b	1,384	0,784
29	m24f29	4	p	v	b	vb	r	b	2,178	2,027
30	m31f30	2	n	b	v	bv	r	b	0,412	0,144
31	m32f31	0	p	b	b	bb	s	b	0,719	0,032
32	m30f32	2	n	b	b	bb	s	b	2,758	1,499
33	m33f33	4	p	b	b	bb	s	b	0,421	0,304
41	m42f41	0	p	v	b	vb	r	c	1,129	0,887
42	m43f42	0	n	b	v	bv	r	c	0,706	0,187
43	m44f43	3	p	v	b	vb	r	c	2,527	1,453
44	m45f44	0	n	b	v	bv	r	c	0,148	1,181
45	m46f45	3	p	v	b	vb	r	c	1,956	1,140
46	m47f46	0	n	b	v	bv	r	c	2,380	0,540
47	m41f47	3	p	b	b	bb	s	c	1,128	1,267
48	m48f48	0	n	v	v	vv	s	c	0,271	1,735
49	m49f49	5	p	b	b	bb	s	c	0,696	0,634
50	m51f50	3	n	b	v	bv	r	c	0,384	0,709
51	m52f51	0	p	b	b	bb	s	c	0,928	0,778
52	m50f52	3	n	v	v	vv	s	c	1,198	0,454
53	m54f53	3	p	b	b	bb	s	c	0,949	0,139

Tab. 6 Data získaná z provedených testů preference (pokračování)

m_ratio	birth_w	wean_w	wheel_dist	max_speed	mean_speed	m_weight	f_weight	estrus
						25,3	17,9	PE
0,00	1,70	11,25	10,00	4,52	2,65	21,6	11,4	PE
0,40	1,84	13,86	6,80	5,52	2,56	24,9	18,7	PE
0,33	2,27	16,93	7,33	4,78	2,60	21,4	19,0	PE
0,25	2,05	15,40	3,25	2,75	1,72	23,6	20,2	E
0,29	2,00	16,96	5,14	4,71	2,45	25,6	19,7	ME
0,40	1,78	14,40	8,80	5,84	3,11	23,6	19,9	ME
0,50	1,70	11,05	7,67	6,49	3,02	25,4	17,7	ME
0,33	1,93	15,80	5,80	3,97	2,38	24,3	18,6	PE
	0,90					17,5	17,9	ME
0,50	2,10	17,25	6,75	4,60	2,22	24,5	16,9	ME
0,67	2,43	18,37	6,33	4,23	2,19	22,1	15,1	PE
0,25	1,95	15,00	6,00	5,49	2,58	32,4	17,3	ME
0	2,05	12,40	6,50	6,12	2,87	34,9	16,4	PE
						25,6	18,1	PE
0	2,57	12,40	4,67	4,09	1,97	23,6	19,0	PE
						30,5	20,0	PE
0	2,30	14,55	4,50	3,73	2,21	23,5	21,7	PE
0,25	2,50	15,70	8,25	4,89	2,66	30,9	20,8	PE
0	2,90	13,15	7,50	4,03	2,51	38	18,6	E
						24,6	20,0	ME
0,25	2,03	8,90	3,00	1,88	1,65	21,9	22,5	E
0,5	2,80	16,90	10,50	7,89	3,82	25,4	27,6	ME
						24,5	23,9	E
0,5	2,50	13,00	6,00	4,88	2,74	28,8	24,8	PE
0	1,90	13,08	7,50	6,47	2,94	21,1	17,9	PE
						34,2	21,2	DE
						28,5	29,1	ME
0,67	2,10	12,13	7,00	6,31	2,86	26,5	22,9	E
						18,7	17,1	DE
0,00	2,07	12,67	2,33	2,44	1,91	18,1	18,1	PE
						27	18,9	DE
0,67	2,20	13,80	6,00	6,74	3,43	30,6	26,8	ME
						31,4	15,9	ME
0,60	1,84	12,78	3,00	3,40	1,81	42,4	24,6	E
0,33	1,87	14,17	6,67	4,73	2,84	19,8	19,0	DE
						28,3	15,1	DE
0,33	1,93	13,20	4,00	3,71	1,88	25,5	26,4	E
0,67	2,17	12,47	6,33	4,38	2,31	19,6	18,2	E

## Výpisy z R programu:

Vybraný model je označen žlutým blokem

```
> m2 <- glm(offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group + f_weight + estrus + f_loc + abs_diff2 + abs_diff1 + m_loc + m_weight, data=hrab, family=poisson)
> summary(m2)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group + f_weight + estrus + f_loc + abs_diff2 + abs_diff1 + m_loc + m_weight, family = poisson, data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min      1Q  Median      3Q      Max
-2.35231 -0.75143 -0.09135  0.48048  2.37591
```

Coefficients: (3 not defined because of singularities)

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept) -0.914857  0.987054  -0.927  0.3540
seasonb     -0.780871  0.308522  -2.531  0.0114 *
seasonc     -0.661906  0.362539  -1.826  0.0679 .
prefp       0.366554  0.364143   1.007  0.3141
loc_parentbv -0.332344  0.448209  -0.741  0.4584
loc_parentvb -0.020956  0.256446  -0.082  0.9349
loc_parentvv  0.135418  0.446520   0.303  0.7617
loc_groups   NA         NA     NA     NA
f_weight     0.068504  0.040523   1.690  0.0909 .
estrusE      1.016083  0.704050   1.443  0.1490
estrusME     0.666288  0.701837   0.949  0.3424
estrusPE     1.187407  0.680075   1.746  0.0808 .
f_locv       NA         NA     NA     NA
abs_diff2    0.219070  0.151354   1.447  0.1478
abs_diff1   -0.170491  0.132423  -1.287  0.1979
m_locv       NA         NA     NA     NA
m_weight    -0.007793  0.021810  -0.357  0.7209
---
```

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 38.693 on 25 degrees of freedom
AIC: 156.16
```

Number of Fisher Scoring iterations: 6

```
> m3 <- update(m2, ~.-m_weight)
> summary(m3)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group +
     f_weight + estrus + f_loc + abs_diff2 + abs_diff1 + m_loc,
     family = poisson, data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min     1Q   Median     3Q      Max
-2.3178 -0.7175 -0.0748  0.4673  2.4328
```

Coefficients: (3 not defined because of singularities)

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept) -1.04793   0.91640  -1.144  0.25282
seasonb     -0.80772   0.29970  -2.695  0.00704 **
seasonc     -0.69179   0.35574  -1.945  0.05182 .
prefp       0.34787   0.36061   0.965  0.33471
loc_parentbv -0.33961   0.44716  -0.759  0.44756
loc_parentvb -0.01100   0.25536  -0.043  0.96565
loc_parentvv 0.12937   0.44648   0.290  0.77201
loc_groups   NA         NA     NA     NA
f_weight     0.06684   0.04021   1.662  0.09644 .
estrusE      1.01188   0.70151   1.442  0.14918
estrusME     0.66795   0.70145   0.952  0.34097
estrusPE     1.18857   0.67978   1.748  0.08039 .
f_locv       NA         NA     NA     NA
abs_diff2    0.20722   0.14754   1.405  0.16015
abs_diff1   -0.16712   0.13189  -1.267  0.20509
m_locv       NA         NA     NA     NA
```

```
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 38.822 on 26 degrees of freedom
AIC: 154.29
```

Number of Fisher Scoring iterations: 6

```
> m4 <- update(m3, ~.-m_loc)
> summary(m4)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group +
     f_weight + estrus + f_loc + abs_diff2 + abs_diff1, family = poisson,
     data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min    1Q  Median    3Q   Max
-2.3178 -0.7175 -0.0748  0.4673  2.4328
```

Coefficients: (2 not defined because of singularities)

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept) -1.04793   0.91640  -1.144  0.25282
seasonb      -0.80772   0.29970  -2.695  0.00704 **
seasonc      -0.69179   0.35574  -1.945  0.05182 .
prefp        0.34787   0.36061   0.965  0.33471
loc_parentbv -0.33961   0.44716  -0.759  0.44756
loc_parentvb -0.01100   0.25536  -0.043  0.96565
loc_parentvv 0.12937   0.44648   0.290  0.77201
loc_groups   NA         NA      NA      NA
f_weight     0.06684   0.04021   1.662  0.09644 .
estrusE      1.01188   0.70151   1.442  0.14918
estrusME     0.66795   0.70145   0.952  0.34097
estrusPE     1.18857   0.67978   1.748  0.08039 .
f_locv       NA         NA      NA      NA
abs_diff2    0.20722   0.14754   1.405  0.16015
abs_diff1   -0.16712   0.13189  -1.267  0.20509
---
```

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 38.822 on 26 degrees of freedom
AIC: 154.29
```

Number of Fisher Scoring iterations: 6

```
> m5 <- update(m4, ~.-abs_diff1)
> summary(m5)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group +
     f_weight + estrus + f_loc + abs_diff2, family = poisson,
     data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min     1Q  Median     3Q    Max
-2.27598 -0.80424 -0.03138  0.38778  2.48821
```

Coefficients: (2 not defined because of singularities)

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept) -0.99482   0.91519  -1.087  0.27703
seasonb      -0.86787   0.29784  -2.914  0.00357 **
seasonc      -0.76799   0.35102  -2.188  0.02868 *
prefp        0.33101   0.35824   0.924  0.35550
loc_parentbv -0.29692   0.44290  -0.670  0.50260
loc_parentvb -0.00668   0.25805  -0.026  0.97935
loc_parentvv 0.24052   0.43869   0.548  0.58352
loc_groups   NA         NA     NA     NA
f_weight     0.06401   0.03977   1.609  0.10756
estrusE      0.95072   0.69946   1.359  0.17408
estrusME     0.69681   0.70018   0.995  0.31965
estrusPE     1.11509   0.67746   1.646  0.09977 .
f_locv       NA         NA     NA     NA
abs_diff2    0.08891   0.10949   0.812  0.41674
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 40.446 on 27 degrees of freedom
AIC: 153.92
```

Number of Fisher Scoring iterations: 6

```
> m6 <- update(m5, ~.-abs_diff2)
> summary(m6)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group +
     f_weight + estrus + f_loc, family = poisson, data = hrab)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.35242	-0.82706	-0.07455	0.37646	2.52650

Coefficients: (2 not defined because of singularities)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	-0.842023	0.886537	-0.950	0.34222
seasonb	-0.910547	0.291448	-3.124	0.00178 **
seasonc	-0.825735	0.342351	-2.412	0.01587 *
prefp	0.387767	0.351825	1.102	0.27039
loc_parentbv	-0.320400	0.446240	-0.718	0.47276
loc_parentvb	-0.002592	0.257317	-0.010	0.99196
loc_parentvv	0.276794	0.435277	0.636	0.52484
loc_groups	NA	NA	NA	NA
f_weight	0.061578	0.039656	1.553	0.12047
estrusE	0.910824	0.697070	1.307	0.19133
estrusME	0.771041	0.693236	1.112	0.26604
estrusPE	1.054483	0.672800	1.567	0.11704
f_locv	NA	NA	NA	NA

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom  
Residual deviance: 41.082 on 28 degrees of freedom  
AIC: 152.55

Number of Fisher Scoring iterations: 6



```
> m7 <- update(m6, ~.f_loc)
> summary(m7)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group +
     f_weight + estrus, family = poisson, data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min     1Q  Median     3Q    Max
-2.35242 -0.82706 -0.07455  0.37646  2.52650
```

Coefficients: (1 not defined because of singularities)

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept) -0.842023  0.886537  -0.950  0.34222
seasonb      -0.910547  0.291448  -3.124  0.00178 **
seasonc      -0.825735  0.342351  -2.412  0.01587 *
prefp        0.387767  0.351825   1.102  0.27039
loc_parentbv -0.320400  0.446240  -0.718  0.47276
loc_parentvb -0.002592  0.257317  -0.010  0.99196
loc_parentvv 0.276794  0.435277   0.636  0.52484
loc_groups   NA         NA     NA     NA
f_weight     0.061578  0.039656   1.553  0.12047
estrusE      0.910824  0.697070   1.307  0.19133
estrusME     0.771041  0.693236   1.112  0.26604
estrusPE     1.054483  0.672800   1.567  0.11704
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 41.082 on 28 degrees of freedom
AIC: 152.55
```

Number of Fisher Scoring iterations: 6

```
> m8 <- update(m7, ~.-estrus)
> summary(m8)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group +
     f_weight, family = poisson, data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min     1Q  Median     3Q    Max
-2.50573 -0.95366 -0.05738  0.47221  2.11951
```

Coefficients: (1 not defined because of singularities)

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept) -0.07390   0.68444  -0.108 0.914022
seasonb     -0.83620   0.27703  -3.018 0.002541 **
seasonc     -1.04588   0.29363  -3.562 0.000368 ***
prefp       0.42874   0.34408   1.246 0.212744
loc_parentbv -0.40300   0.43854  -0.919 0.358110
loc_parentvb -0.01714   0.25554  -0.067 0.946512
loc_parentvv 0.34600   0.42665   0.811 0.417384
loc_groups   NA         NA     NA     NA
f_weight     0.06801   0.03407   1.996 0.045915 *
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 44.746 on 31 degrees of freedom
AIC: 150.22
```

Number of Fisher Scoring iterations: 5

```
> m9 <- update(m8, ~.f_weight)
> summary(m9)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent + loc_group,
     family = poisson, data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min     1Q  Median     3Q      Max
-2.25759 -1.29213  0.04188  0.52569  2.06057
```

Coefficients: (1 not defined because of singularities)

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)  1.13962   0.30398   3.749 0.000177 ***
seasonb     -0.65520   0.26175  -2.503 0.012308 *
seasonc     -0.79990   0.25967  -3.080 0.002067 **
prefp       0.45103   0.34486   1.308 0.190925
loc_parentbv -0.34004   0.44132  -0.770 0.441008
loc_parentvb -0.02366   0.25669  -0.092 0.926564
loc_parentvv 0.28101   0.42425   0.662 0.507743
loc_groups   NA         NA     NA     NA
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 48.769 on 32 degrees of freedom
AIC: 152.24
```

Number of Fisher Scoring iterations: 5

```
> m10 <- update(m9, ~.-loc_group)
> summary(m10)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref + loc_parent, family = poisson,
     data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min     1Q  Median     3Q      Max
-2.25759 -1.29213  0.04188  0.52569  2.06057
```

Coefficients:

```
           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)  1.13962   0.30398   3.749 0.000177 ***
seasonb     -0.65520   0.26175  -2.503 0.012308 *
seasonc     -0.79990   0.25967  -3.080 0.002067 **
prefp       0.45103   0.34486   1.308 0.190925
loc_parentbv -0.34004   0.44132  -0.770 0.441008
loc_parentvb -0.02366   0.25669  -0.092 0.926564
loc_parentvv 0.28101   0.42425   0.662 0.507743
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 48.769 on 32 degrees of freedom
AIC: 152.24
```

Number of Fisher Scoring iterations: 5

```
> m11 <- update(m10, ~.-loc_parent)
> summary(m11)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season + pref, family = poisson, data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min     1Q  Median     3Q      Max
-2.16607 -1.14213 -0.05045  0.54072  1.90599
```

Coefficients:

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)  1.1276    0.1931   5.840 5.23e-09 ***
seasonb     -0.7701    0.2419  -3.184 0.001455 **
seasonc     -0.8535    0.2490  -3.428 0.000608 ***
prefp       0.4952    0.2086   2.374 0.017579 *
```

```
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 50.867 on 35 degrees of freedom
AIC: 148.34
Number of Fisher Scoring iterations: 5
```

```
> m12 <- update(m11, ~.-pref)
> summary(m12)
```

Call:

```
glm(formula = offspring ~ season, family = poisson, data = hrab)
```

Deviance Residuals:

```
   Min     1Q  Median     3Q      Max
-1.96116 -1.52879  0.05511  0.84075  1.98176
```

Coefficients:

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)  1.4240    0.1361  10.464 < 2e-16 ***
seasonb     -0.7701    0.2419  -3.184 0.001455 **
seasonc     -0.8535    0.2490  -3.428 0.000608 ***
```

```
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```
Null deviance: 73.359 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 56.750 on 36 degrees of freedom
AIC: 152.22
Number of Fisher Scoring iterations: 5
```

