

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**



MAGISTERSKÁ DIPLOMOVÁ PRÁCE



**Rodičovské chování a jeho vztah k sociálnímu a
reprodukčnímu systému u hrabošů (*Microtus*,
Arvicolinae)**

Vypracovala: Bc. Michaela Eliášová

Vedoucí práce: RNDr. Věra Řičánková, PhD.

České Budějovice 2009

Eliášová M. (2009). Rodičovské chování a jeho vztah k sociálnímu a reprodukčnímu systému u hrabošů (*Microtus*, Arvicolinae). [Parental behaviour and its relationship to social and reproductive system in voles (*Microtus*, Arvicolinae)]. Master Thesis, in Czech - 38 pp., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

I examined parental behaviour of three vole species, the brandt's vole (*Microtus brandti*), the common vole (*M. arvalis*) and the levant vole (*M. guentheri*) in laboratory conditions.

Monogamous and highly social Brandt's voles displayed high levels of parental and paternal care. However, mostly promiscuous and solitary common voles also exhibited an intensive parental care. In contrast, polygynous and social levant voles displayed very low levels of parental care.

Males of both latter species engaged in parental activities but spent less time in contact with pups than females. These findings suggest that intensive parental care may be connected rather with the high growth rate and slower postnatal development of the species than with social or reproductive system.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne 14.12.2009

.....

Michaela Eliášová

Poděkování

Na prvním místě bych chtěla poděkovat své školitelce Věře Řičánkové za její podporu, pomoc a cenné rady, bez nichž by tato práce nikdy nemohla vzniknout. Můj velký dík patří mé spolubydlící Marii Voldřichové, která se mnou strávila řadu bezesných nocí na lovu hrabošů, mé kolegyni Lence Brixové, která mi při práci v chovech tolikrát ochotně pomohla, a samozřejmě také Radce Peškové za její péči o chovy. Nesmím však zapomenout ani na hraboše, bez jejichž nedobrovolné spolupráce bych se neobešla, a na své zvířecí kamarády, kteří tak blahodárně působili na mé těžce zkoušené nervy. A na závěr děkuji své rodině, obzvláště pak rodičům, bez jejichž finanční a psychické podpory bych tuto školu vůbec nemohla studovat.

Obsah

1. Úvod	2
1.1 Výskyt otcovské péče a její vliv na odchov mláďat.....	2
1.2 Rodičovská péče a její vztah k sociálním a reprodukčním systémům u rodu <i>Microtus</i> ..	4
1.3 Vliv velikosti vrhu na intenzitu rodičovské péče	7
1.4. Sociální systém <i>M. brandti</i>	8
1.5. Sociální systém <i>M. arvalis</i>	10
1.6. Sociální systém <i>M. guentheri</i>	11
1.7. Fylogenetické vztahy studovaných druhů	13
1.8. Cíle práce.....	14
2. Materiál a metodika	15
2.1. Pokusná zvířata	15
2.2. Pokusné prostředí	15
2.3. Metodika pokusů	15
2.4. Hodnocení výsledků a statistické zpracování.....	16
2.5. Srovnání rychlosti růstu a vývoje studovaných druhů hrabošů.....	16
3. Výsledky	17
3.1 Rozdíly v rodičovském chování mezi samci a samicemi.....	17
3.2 Mezdruhové rozdíly v rodičovském chování	18
3.3. Srovnání rychlosti růstu a vývoje studovaných druhů hrabošů.....	20
4. Diskuze	24
5. Závěr	30
6. Literatura	31
7. Příloha	

1. Úvod

Příslušníci rodu *Microtus* představují unikátní model pro studium blízce příbuzných druhů, které se značně liší svou sociální organizací a reprodukčními strategiemi včetně projevů rodičovského chování (Hartung & Dewsbury 1979; McGuire & Novak 1984; Oliveras & Novak 1986; Wilson 1982). Biparentální rodičovská péče je obvykle spojována s monogamií, zatímco péče pouze jednoho rodiče je podle všeho spojena spíše s promiskuitními systémy. Skutečná povaha vztahu mezi rodičovskou péčí a reprodukčním systémem u druhů rodu *Microtus* však dosud nebyla plně objasněna.

Hraboši rodu *Microtus* jsou malá, těžko polapitelná zvířata a jejich reprodukční zvyky je těžké zkoumat v přirozených podmínkách. Termín monogamie většinou u těchto zvířat odkazuje spíše na sociální jednotku než na reprodukční strategii a jedná se tedy o prodlouženou asociaci a úspěšné rozmnožování mezi jednou samicí a jedním samcem, zatímco promiskuita znamená opakované páření bez existence nějakého přetrvávajícího spojení mezi samci a samicemi (McGuire & Novak 1986).

1.1 Výskyt otcovské péče a její vliv na odchov mlád'at

Reprodukční strategie mnoha savčích druhů, které mají altriciální mlád'ata, zahrnují intenzivní a prodlouženou rodičovskou péči, která zajišťuje růst mlád'at a jejich přežití do reprodukčního věku. Ve většině případů zajišťuje veškerou péči kojící samice, neboť samice jsou na rodičovskou péči jedinečně adaptovány. Navíc březost a kojení neumožňuje samicím svá mlád'ata opustit, zatímco samci tuto možnost mají. Přesto se v některých případech na rodičovské péči podílí samec, starší sourozenci nebo nepříbuzní jedinci téhož druhu. Samci vykazují veškeré rodičovské chování s výjimkou kojení. U některých druhů vykazují podobnou úroveň rodičovské péče jako samice, zatímco u jiných druhů vykazují jen minimální nebo žádné přímé rodičovské chování (př. Dewsbury 1985; Brown 1993). Jelikož je u savců mateřská péče nutná, předpokládá se, že samec doplňuje mateřské investice pouze tehdy, je-li samčí péče o mlád'ata nezbytná pro jejich přežití (Gubernick & Teferi 2000), nebo umožňuje-li odchování větších potomků nebo většího vrhu (Woodroffe & Vincent 1994). Péčí o mladé totiž samec zároveň ztrácí čas, který by mohl využít k hledání další partnerky (Maynard Smith 1977).

Výhoda, kterou samec získává péčí o potomstvo, silně závisí na stupni příbuznosti samce s mlád'aty, o která se stará (Trivers 1972; Werren et al. 1980). Proto se obecně

předpokládá, že existuje pozitivní korelace mezi poskytovanou otcovskou péčí a jistotou otcovství. To znamená, že u druhů, kde má samice malou možnost extra-párových kopulací, by měla být otcovská péče častější, než u druhů, u nichž ve skupině žije více samců. Tento předpoklad potvrdila studie Adriana et al. (2005), kteří sledovali vztah mezi výskytem a relativním rozsahem otcovského chování a agresivity vůči mláďatům u tří druhů morčat s odlišným sociálním a reprodukčním systémem (*Cavia aperea*, *Galea musteloides* a *Galea monasteriensis*) a rozdílem v jistotě otcovství mezi těmito druhy. Nejvýraznější otcovskou péčí objevili u monogamního druhu *G. monasteriensis*, zatímco samci promiskuitního druhu *G. musteloides* se nikdy do rodičovských aktivit nezapojovali, naopak se k mláďatům chovali vysoce agresivně.

Ze všech savčích řádů je samčí péče nejvíce rozšířená u šelem, primátů a hlodavců, i v těchto skupinách se ale vyskytuje u menšiny druhů. U hlodavců jde většinou o péči o srst a zahřívání mláďat (Brown 1993). Jelikož mláďata hlodavců nemají v prvních týdnech života dostatečně vyvinout termoregulaci, může hrát zahřívání v přežití mláďat zásadní roli. Velice důležitou složkou otcovské péče je pak také obrana proti infanticidě (Wolff & Macdonald 2004).

Řada studií prokázala, že péče otce zvyšuje přežívání mláďat (př. křeček campbellův, Wynne-Edwards & Lisk 1989). Pozitivní vliv otcovské péče však může kolísat podle prostředí; například u křečka kalifornského chovaného v zajetí byl prokázán výrazný vliv teploty (Brown 1993). Také u hrabošů préríjních bylo zjištěno, že samci významně přispívají k odchovu mláďat. Přítomnost otce během odchovu koreluje s dřívějším dosažením některých vývojových milníků, jako je věk, kdy mláďata prvně konzumují pevnou stravu, ale neovlivňuje hmotnost v době odstavu (Wang & Novak 1992). Většina studií také nezaznamenala u hrabošů préríjních žádný významný vliv otce na přežívání mláďat (McGuire et al. 1992, 2003; Wang & Novak 1992). Jediná výjimka se týká vrhů odchovávaných v přítomnosti predátorů, jako jsou rejsci (Getz et al. 1992). Navíc bylo zjištěno, že zátěž matky se výrazně snižuje teprve v přítomnosti starších mláďat jako helperů (Wang & Novak 1992). V přirozených populacích *M. ochrogaster* žijí spárované samice déle než samice žijící samostatně, ale počet mláďat, která přežijí do dospělosti, se mezi těmito samicemi neliší (Getz & McGuire 1993). U hraboše pensylvánského, u něhož se péče otce v přirozených podmínkách nevyskytuje, bylo zjištěno, že přítomnost samce a starších potomků dokonce zvyšuje míru mateřského chování samice a zpomaluje vývoj mláďat (Wang & Novak 1992). Výraznou měrou se na tom zřejmě podílí zvýšený stres matky a intenzivní obrana hnízda proti vetřelcům.

Naproti tomu u hraboše mandarinského (*M. mandarinus*) byl zaznamenán vysoký podíl samce na nepřímé rodičovské péči (zásobení hnízda potravou a hnízdním materiálem), což může být pro kojící samici, která je často zároveň březí a čelí tak velkým energetickým nárokům, velikým přínosem, zvláště když hraboši neshromažďují tukové zásoby. Samec tak může zvyšovat produktivitu a životnost samice a přispívat tak nejen na současný vrh, ale i na vrhy budoucí (Smorkatcheva 2003).

Množství rodičovské investice, zejm. sociálního kontaktu, které působí na jedince během ontogeneze, významně ovlivňuje míru sociálního chování v dospělosti. McGuirová (1988) pomocí mezidruhových adopcí zkoumala roli sociálního, resp. rodičovského prostředí na vývoj rysů rodičovské péče u hraboše pensylvánského. Mláďata *M. pennsylvanicus* vychovávaná párem hrabošů préríjních byla vystavena většímu množství rodičovského kontaktu než mláďata odchovaná cizím párem hrabošů pensylvánských. To mělo vliv na jejich pozdější rodičovské chování. Polovina párů tvořených jedinci odchovanými hraboši préríjními hnízdila společně. Samice trávily víc času v hníždě a vykazovaly více rodičovské péče a samci častěji navštěvovali hnízdo a trávili více času v kontaktu s mláďaty. Tyto výsledky naznačují, že sociální prostředí, kterému jsou mláďata hrabošů pensylvánských v raném věku vystavována, ovlivňuje vývoj jejich rodičovského chování.

1.2 Rodičovská péče a její vztah k sociálním a reprodukčním systémům u rodu *Microtus*

McGuirová & Novaková (1984) se zabývaly studiem mateřského a otcovského chování u druhů *M. pennsylvanicus*, *M. pinetorum* a *M. ochrogaster* chovaných v laboratorním prostředí, které bylo upraveno tak, aby co nejvíce simulovalo prostorové podmínky a kryt přirozeného životního prostředí těchto druhů. *M. pennsylvanicus* je pravděpodobně promiskuitní druh a samci a samice neobývají společné hnízdo (Getz 1961 a 1972; Madison 1980). Naproti tomu ostatní dva druhy žijí v relativně stabilních rodinných jednotkách (Getz & Carter 1980; FitzGerald & Madison 1983). *M. ochrogaster* je zřejmě monogamní a mezi samcem a samicí existuje relativně pevná vazba (Getz et al. 1981). O *M. pinetorum* je známo málo, ale dosud získaná data naznačují, že žije v rozšířených rodinách, jejichž území se nepřekrývají (FitzGerald & Madison 1983). McGuirová & Novaková (1984) zjistily, že rodičovské chování se mezi druhy výrazně liší. U druhu *M. pennsylvanicus* obývají partneři oddělená hnízda. Samice tráví s mláďaty v hníždě relativně málo času a vykazuje méně mateřského chování. Samec tráví v hníždě minimum času a nevykazuje prakticky žádnou

rodičovskou péči. Naopak u druhů *M. ochrogaster* a *M. pinetorum* obývají partneři společné hnízdo. Samice tráví s mláďaty v hnízdě více času než u předchozího druhu a samec vykazuje výraznou otcovskou péči. Tyto výsledky se shodují se studií Oliverasové & Novakové (1986), která prokázala, že samci *M. pinetorum* a *M. ochrogaster* vykazují víc rodičovské péče, jak přímé, tak nepřímé, než samci *M. pennsylvanicus*, kteří nevykazovali žádný stupeň přímé péče a jen zřídka se podíleli na nepřímé rodičovské péči.

Výsledky studie McGuirové & Novakové (1984) se vysoce shodují s terénními daty týkajícími se sociálního systému daných druhů. Samice *M. pennsylvanicus* jsou vůči samecům v blízkosti hnízda agresivní a brání kontaktu samce s mláďaty. Stejně tak nesnesou přítomnost starších mláďat v blízkosti nového hnízda a vrhu (Madison 1980; Getz 1961, 1972). Omezené mateřské chování samic *M. pennsylvanicus*, které s postupem času tráví v hnízdě méně a méně času a odstavují mláďata zhruba ve 13 dnech, se též shoduje se zjištěními u volně žijících hrabošů (Madison 1981). Výsledky se shodují též se záznamy o sociálním systému *M. ochrogaster*, u něhož byly za normální hustoty zjištěny relativně stabilní rodinné jednotky (Getz & Carter 1980). Samci zůstávají monogamní, i když mají možnost pářit se s jinými samicemi (Thomas & Birney 1979).

McGuirová & Novaková (1986) se zabývaly také studiem rodičovského chování u druhu *M. montanus* ve stejném prostředí jako u výše zmíněných tří druhů. Ve své práci zjistily, že partneři obývají oddělená hnízda a samci se téměř nikdy nedostanou do kontaktu s mláďaty. Zatímco otcovské chování během dvaceti dnů pozorování prakticky neexistovalo, intenzita mateřského chování se postupem dnů zmenšovala a přibližně ve dvou týdnech věku mláďat si samice začala budovat nové hnízdo. Výsledky studie se shodují s terénními pozorováními (Jannett 1978, 1981, 1982).

Hraboš mandarinský (*Microtus mandarinus*), sesterský druh hraboše Brandtova (*Microtus brandti*), je typický převážně podzemním způsobem života, rozšířenými rodinnými skupinami a kooperativním rozmnožováním za přítomnosti helperů. Jde o druh monogamní až polygynní (Smorkatcheva 1999). Byla u něj zjištěna biparentální rodičovská péče. Partneři žijí ve společném hnízdě a samci vykazují nejen nepřímou rodičovskou péči, ale podílejí se také na všech typech přímé rodičovské péče s výjimkou kojení. Samec a samice tráví v hnízdě srovnatelné množství času, samci však vykazují více nepřímé rodičovské péče než samice (Smorkatcheva 2003). Takovýto reprodukční a sociální systém je u tohoto druhu spojován především s podzemním způsobem života.

Rozdílný příděl rodičovské péče může mít souvislost i s rychlostí vývoje mláďat. Bylo zjištěno, že mláďata *M. pennsylvanicus* a *M. montanus* se vyvíjí mnohem rychleji než

mláďata *M. pinetorum* a *M. ochrogaster*, což může souviset i s věkem odstavu. Dříve přestávají sát a začínají přijímat pevnou stravu (McGuire & Novak 1984). Mláďata hraboše mandarinského jsou naopak charakteristická pomalým vývojem a pozdním odstavem (Zorenko et al. 1994).

Podle výše uvedených výsledků to tedy vypadá, že hraboše rodu *Microtus* lze podle reprodukčních systémů a rysů rodičovské péče rozdělit do dvou skupin. První skupina je charakteristická prodlouženým vztahem mezi samcem a samicí (monogamie nebo možná polygamie), rozšířenou rodičovskou péčí obou rodičů, menšími vrhy a pomalejším vývojem mláďat (př. *M. ochrogaster*, *M. pinetorum*, *M. mandarinus*). Pro druhou skupinu je pak typická absence bližšího, přetrvávajícího vztahu mezi partnery (promiskuita), výhradně mateřská péče, větší vrhy a rychlejší vývoj mláďat (př. *M. pennsylvanicus*, *M. montanus*). Toto rozdělení se shoduje s předpoklady Dewsburyho (1981) ohledně výskytu monogamie. Vystává ale otázka, kam zařadit druhy, jako je například *M. arvalis*, pro něhož je typická promiskuita a na péči o mláďata se mohou podílet společně dvě až tři samice, které spolu sdílí hnízdo (Boyce & Boyce 1988).

Výše zmíněné dělení navíc nijak nezohledňuje sociální systém daného druhu. Ten však může s kvalitou a kvantitou rodičovského chování úzce souviset. Zatímco u druhu *M. ochrogaster* s dobře vyvinutým sociálním systémem založeným na velkých rodinných skupinách se objevuje výrazná mateřská i otcovská péče, u *M. pennsylvanicus*, pro nějž jsou typické na disperzi založené sociální jednotky tvořené matkou a potomky, bylo zaznamenáno omezené maternální chování a absence otcovské péče (McGuire & Novak, 1984). Gromov (2005a) ve své práci dělí druhy do čtyř skupin, přičemž zohledňuje i sociální systém daných druhů: 1) čistě solitérní, promiskuitní druhy s výhradně mateřskou rodičovskou péčí, např. *M. montanus*, 2) promiskuitní gregarické druhy s převážně mateřskou rodičovskou péčí a jen částečnou a příležitostnou otcovskou péčí, např. *M. pennsylvanicus*, 3) druhy tvořící reprodukční páry a rodinné skupiny se slabými vazbami mezi jedinci, časnou disperzí mláďat a biparentální péčí, i když samec se podílí méně, př. *M. socialis* (Gromov 2007), a 4) monogamní druhy žijící v rozsáhlých rodinných skupinách se složitou sociální organizací, odloženou disperzí mláďat a intenzivní péčí obou rodičů, př. *M. ochrogaster*, *M. pinetorum*.

Výsledky studie Adriana et al. (2005) na třech druzích morčat s odlišným sociálním a reprodukčním systémem se však od předchozích předpokladů liší. *G. monasteriensis*, u něhož se vyskytuje výrazná otcovská péče, je vysoce netolerantní vůči dospělým jedincům obou pohlaví. Naopak u *G. musteloides* s nulovou otcovskou péčí lze i na malém prostoru chovat několik samců a samic dohromady bez vzniku vážných konfliktů. Několik autorů se

dokonce shodlo na tom, že *G. musteloides* je sociálně tolerantnější než *C. aperea*, u něhož byla také pozorována výrazná otcovská péče (Sachser et al. 1999). Velikost sociální jednotky a otcovské chování jdou tedy v tomto případě protichůdně.

Výsledky studií rodičovského chování mohou být značně ovlivněny laboratorním prostředím. Hartung & Dewsbury (1979) studovali rodičovské chování *M. pennsylvanicus* a *M. ochrogaster* v malých boxech, kde jediným zdrojem úkrytu byl hnízdní materiál. U samců obou druhů pozorovali pobyt v hníždě, olizování mlád'at, vracení mlád'at do hnízda a udržování hnízda. *M. ochrogaster* však i v tomto případě projevoval více rodičovského chování než *M. pennsylvanicus*, i když množství péče poskytované samcem a samicí bylo překvapivě u obou druhů velmi podobné. Wilsonová (1982) získala podobné výsledky. Samci *M. ochrogaster* strávili v kontaktu s mlád'aty podobné množství času, jaké pozorovaly McGuireová & Novaková (1984), ale samci *M. pennsylvanicus* se narozdíl od jejich studie opět vyskytovali v hníždě se samicí a mlád'aty, i když méně než samci *M. ochrogaster*, což nekoresponduje ani s terénními daty (Madison 1980), ani s výsledky studií, kde jsou zvířata chována v polopřirozených podmínkách s dostatkem prostoru a krytu (McGuire & Novak 1984; Oliveras & Novak 1986). Výsledky dřívějších studií (Hartung & Dewsbury 1979; Wilson 1982; Thomas & Birney 1979) se tedy od studií v polopřirozených podmínkách liší jak v množství kontaktu mlád'at s matkou, tak především v pozorované otcovské péči. Podobný rozpor byl pozorován i u *M. montanus* (Hartung & Dewsbury 1979 vs. McGuire & Novak 1986; Jannett 1981, 1982).

Je tedy zjevné, že podmínky laboratorního chovu mohou významně měnit charakter rodičovského chování; omezený prostor a nedostatek krytu a hnízdního materiálů v laboratorním prostředí může podporovat vznik otcovské péče. Tato skutečnost vede k myšlence, zda samci nezůstávají se samice v noře jen proto, že potřebují nějaký úkryt, a když už se samicí zůstávají, podílejí se i na péči o mlád'ata. Vystává tedy otázka, zda je monogamie a biparentální péče z evolučního hlediska nějak výhodná, nebo zda se vyvinula jako vedlejší produkt společného sdílení nory samcem a samicí. V případě platnosti druhé hypotézy bychom však při našem experimentálním uspořádání neměli zjistit žádné mezidruhové rozdíly v otcovské péči.

1.3 Vliv velikosti vrhu na intenzitu rodičovské péče

Pro nástup mateřského chování je velice důležitá stimulace mlád'aty. Proto se očekávalo, že mateřské chování bude korelovat s velikostí vrhu: čím více mlád'at, tím více podnětů a tudíž

i nárůst mateřského chování (Lazarus and Inglis 1986; Winkler 1987). Dosavadní objevy spojující mateřskou péči s velikostí vrhu u hlodavců však ukazují spíše na opačnou tendenci (př. Ader & Grotta 1970; Priestnall 1972; Elwood & Broom 1978; Guerra & Nunes 2001). McGuirová & Bemis (2007) zkoumali vliv přirozené variability ve velikosti vrhu na čas, který rodiče tráví s mláďaty v hnízdě, a to u tří druhů hrabošů, *M. pinetorum*, *M. pennsylvanicus* a *M. ochrogaster*. Zjistili, že u všech tří druhů tráví matka s většími vrhy v hnízdě méně času než s menšími. Dále zjistili, že velikost vrhu nemá žádný vliv na čas strávený otcem v hnízdě, a to u žádného ze sledovaných druhů, což je v souladu s výsledky u hrabošů levantských (*M. guentheri*) (Libhaber & Eilam 2004) a pískomilů (Elwood & Broom 1978). Pro takovéto chování existuje řada vysvětlení. Větší vrh znamená pro matku větší nepohodlí spojené s aktivitou mláďat a větší energetické nároky při kojení, což znamená větší nároky na příjem potravy. Toto vysvětlení považují Elwood & Broom (1978) za nejpravděpodobnější. U větších vrhů navíc nemusí být takový problém s udržováním tělesné teploty mláďat, naopak by matky mohly mít problém s přílišným nárůstem své vlastní teploty (McGuire & Bemis 2007). Proti poslednímu předpokladu však mluví zjištění, že samice hrabošů snižují během laktace úroveň netřesové termogeneze, aby ušetřily energii, a s přehřátím by tedy neměly mít problém (Li & Wang 2005). Každopádně samci narozdíl od samic nečelí energetickým požadavkům na tvorbu mléka. Zdá se tedy, že není důvod, aby otcovské chování korelovalo s velikostí vrhu.

1.4. Sociální systém *M. brandti*

Druh *Microtus brandti* vykazuje vysoce vyvinuté sociální chování. V přirozeném životním prostředí mongolských stepí žije ve velkých koloniích, skládajících se z rodinných skupin, případně klanů, a má sklon k cyklickému kolísání populační hustoty (Stube & Janke 1994).

Sociální strukturou hraboše Brandtova se široce zabýval Gromov (2003). Při jeho výzkumu byli hraboši chováni ve venkovní ohradě o ploše 400 m² po jednu sezónu, od dubna do konce září. Zjistil, že základem sociální struktury jsou rodinné skupiny, definované jako prostorově izolované skupiny zvířat různého stáří a vzrůstu. Charakteristická je vysoká úroveň tolerance mezi členy rodinné skupiny a absence agresivity ve skupině odrostlých nerozmnožujících se letošních mláďat (Gromov 2003). Interakce ve skupinách jsou symetrické a chybí přímá lineární hierarchie a vůdce skupiny. Členové rodinné skupiny zimují společně, na jaře se skupina rozpadá. Mezi členy různých skupin se projevuje antagonismus (Gromov 2003).

Každá rozmnožující se samice má vlastní teritorium (v rámci skupinového teritoria), které hájí a nepouští do něj nikoho kromě svého samce. Domovské okrsky samců jsou větší než u samic. Samci jsou agresivní, nesnášenliví vůči jiným dospělým samcům. Na jaře a počátkem léta chrání skupinové teritorium zároveň se samicemi. Koncem léta, kdy se začínají shromažďovat zásoby na zimu, teritorium přestanou bránit a nechají to na samicích a odrostlých mláďatech, která zastávají pozici pomocníků. Samci obvykle opouští rodné hnízdo ještě před dosažením dospělosti a odcházejí dále než samice, které zůstávají často blízko (Zhang & Zhong 1981 ex Yu et al. 2004).

Názory na reprodukční systém *M. brandti* se různí. Někteří autoři zastávají názor, že si tento druh osvojil polygynní nebo promiskuitní reprodukční systém (Fang & Sun 1991 ex Yu et al. 2005; Xie et al. 1994 ex Yu et al. 2005). Na jaře před rozmnožovací sezónou samci a samice dispergují ze zimního hnízda a seskupují se do reprodukčních rodinných skupin (Fang & Sun 1991 ex Yu et al. 2005; Xie et al. 1994 ex Yu et al. 2005; Yin & Fang 1998 ex Yu et al. 2005). Podle Stubea & Jankeho (1994) je však tento druh zřejmě schopen přecházet z monogamie na promiskuitu a naopak. Jeho vlastnosti naznačují vysokou adaptabilitu na měnící se podmínky prostředí a sociální podmínky. Zdá se pravděpodobné, že při nízké populační hustotě zaručuje vysoký stupeň rodičovské péče a monogamie nejvyšší reprodukční úspěšnost. Naopak promiskuita, infanticida a schopnost resorpce embrya mají regulační funkci při vysokých populačních hustotách. Tuto teorii podkládají Stube & Janke (1994) svou studií prováděnou v laboratorních podmínkách.

Březost trvá u hraboše Brandtova 22 dní (Hayssen et al. 1993). Dolní řezáky se mláďatům začínají prořezávat 3. den, horní řezáky 4. den. Oči se otvírají 10. den věku (původní data). Pevnou stravu začínají podle Yu & Fanga (2003 ex Yu et al. 2005) mláďata přijímat okolo 15. dne po porodu a jsou odstavována okolo 20. dne.

Rodičovské chování je vysoce vyvinuté. O mláďata se starají oba rodiče, i když mateřský podíl je vyšší. Reakce dospělých jedinců na úzkostné volání mláďat a infanticidní chování závisí na sexuálních zkušenostech, hormonálním vyladění zvířat a přítomnosti vrhu (Stubbe & Endepols 1990). Hraboši nedokáží rozlišovat mezi vlastními a cizími novorozeňaty pomocí čichu ani akustických signálů (Stubbe & Endepols 1990; Stube & Janke 1994). Podle práce Yu & Fanga (2003) však dokáží rozlišit vlastní důvěrně známá mláďata od neznámých nepříbuzných díky přímému tělesnému kontaktu a projevit příbuzností ovlivněné chování v rodičovské péči a infanticidě (Yu & Fang 2003 ex Yu et al. 2005). Infanticidní chování vůči neznámým mláďatům se začíná projevovat kolem 15-20 dnů věku mláďat, tedy v době, kdy začínají konzumovat pevnou potravu. Vliv příbuznosti na infanticidní chování u samců

a samic však nebyl zjištěn. Lze tedy předpokládat, že příbuznost u *M. brandti* nehraje roli v přímé regulaci rodičovské péče a infanticidy.

Z výše zmíněného je tedy patrné, že hraboši Brandtovi pravděpodobně nevykazují soliterní způsob života ani za nízké populační hustoty. V přirozeném prostředí žije tento druh ve velkých koloniích, skládajících se z rodinných skupin, které jsou tvořeny dospělými hraboši a odrostlými mlád'aty a čítají 10-38 jedinců na ploše okolo 25 m² (Zhong et al. 2007; Stube & Janke 1994; Gromov 2003). Členové rodinné skupiny spolu zimují a je mezi nimi vysoká úroveň tolerance (Gromov 2003). Každá rozmnožující se samice má v rámci skupinového teritoria vlastní území, které hájí a nepouští do něj nikoho kromě svého samce (Gromov 2003). Stube & Janke (1994) však naznačují, že za nízkých populačních hustot se u hraboše Brandtova objevuje monogamie a rodinnou skupinku tvoří pár s mlád'aty.

1.5. Sociální systém *M. arvalis*

Data o sociální organizaci hraboše polního (*Microtus arvalis*) jsou různorodá. Některé údaje z volné přírody naznačují, že sociální organizace je založena zejména na teritorialitě skupinově se rozmnožujících samic (Boyce & Boyce 1988 a, b, c). Samice hraboše polního v přírodě žijí ve skupinách v rozsáhlých norách, zatímco samci žijí pravděpodobně soliterně a navštěvují samice pouze po krátkou dobu páření (Boyce & Boyce 1988a). Pro skupinově žijící samice je typické obývání společného hnízda a kooperativní péče o mladé. Pomocníci se nevyskytují, kooperace byla zjištěna jen mezi rozmnožujícími se samicemi. Při vysoké populační hustotě, kdy se nory stávají limitujícím faktorem, je většina samic přinucena opustit skupinu a rozmnožovat se samostatně. Tato strategie přináší větší reprodukční úspěšnost v dané sezóně než kooperativní rozmnožování a sdílení společné nory, ale pravděpodobně zvyšuje mortalitu během zimní sezóny (Boyce & Boyce 1988c).

Někteří autoři (Frank 1954; Bashenina 1962 a 1994) naznačují, že základní sociální jednotku u hraboše polního tvoří samice s mlád'aty. Několik samic a jejich potomci mohou tvořit velkou rodinnou skupinu včetně několika dospělých samců (Bashenina 1977; Zorenko 1979). Kooperace však byla zjištěna jen mezi rozmnožujícími se samicemi, které sdílí společné hnízdo (Boyce & Boyce 1988c).

Zakharov & Zorenko (1995) zjistili, že polygynní skupiny se v zajetí úspěšně nerozmnožují, a to díky velké agresivitě mezi samicemi. U podřízených samic se pravděpodobně objevuje potlačení rozmnožování (Heise 1999; Heise & Rosenfeld 2002). Začlenění reprodukčně aktivních samců do skupin samic je známo jen velmi málo.

Samci nejsou teritoriální a jelikož jejich domovské okrsky široce překrývají teritoria několika samic, jsou pravděpodobně promiskuitní (Reichstein 1960). Samčí domovská území ve velkých rodinných skupinách se navzájem překrývají, a to podle prostorových vztahů rozmnožujících se samic (Bashenina 1962). Dospělí samci se k mladým samcům chovají agresivně a nutí je opustit skupinu. Na jednu skupinu obvykle připadá pouze jeden dospělý samec (Zorenko 1979). Dobly & Rozenfeld (2000) testovali v laboratorních podmínkách chování při hrabání nor u dvojic hrabošů polních stejného pohlaví. Samci vykazovali hierarchii a hnízdili sami, zatímco samice se rychle spřátelily a hnízdily společně.

Na druhou stranu někteří autoři (např. Bashenina 1962; Mackin-Rogalska 1979; Blumenberg 1986) uvádí, že samci mohou zůstat se samicemi po dlouhou dobu a pečovat o mláďata. Nicméně partnerské vazby mezi samcem a samicí jsou slabé (Zorenko 1979; Bashenina 1994). MacDonald & Barret (1993) pozorovali u druhu *Microtus arvalis orcadensis* fakultativní monogamii. DeJonge (1982) zjistil, že samci a samice hraboše polního v laboratorních podmínkách tvoří stabilní páry a brání společné teritorium. Dominantní samice jsou agresivnější než samci a brání společné teritorium proti vetřelcům obou pohlaví. Samci mohou zůstat s březími a kojícími samicemi a poskytovat mláďatům určitou péči. Odstavená mláďata a jejich rodiče zůstávají spolu a tvoří velké rodinné skupiny, avšak experimenty mohly být ovlivněny prostorově omezenými podmínkami (DeJonge 1982).

Březost trvá u hraboše polního 20 dní (Kratochvíl 1956). Dolní řezáky se mláďatům prořezávají 4. den, horní řezáky 5. den po narození. Oči se otvírají 10. den a pevnou stravu začínají přijímat 14. den věku. Kolem 16.-17. dne jsou mláďata odstavována (Hayssen et al. 1993).

Podle výsledků laboratorních pokusů a pozorování sociálního a agonistického chování Gromov (2004) umístil druh *Microtus arvalis* mezi druhy tvořící nestálé rodinné skupiny složené z dospělého páru a potomků a existující pouze během běžné reprodukční periody. Odložená disperze dospělých mláďat, relativně slabé vazby mezi partnery a dominantní hierarchie založená na agonistickém chování jsou charakteristickými znaky sociálního chování tohoto hrabošího druhu (Gromov 2004).

1.6. Sociální systém *M. guentheri*

Hraboši levantští jsou v norách žijící hlodavci, kteří obývají jihovýchodní Evropu a severní část Středního Východu. Živí se semeny a zelenou vegetací. O sociálním systému tohoto druhu existuje jen velmi málo informací.

Gromov (2003) studoval sociální systém druhu *M. socialis*. Tento druh je blízce příbuzný druhu *M. guentheri*, který byl donedávna považován dokonce za poddruh *M. socialis*. Gromov zjistil, že rodinnou skupinu tvoří samec a jedna až dvě samice. Narozdíl od hraboše Brandtova se u *M. socialis* objevují agonistické interakce a ve skupinách je patrná hierarchie; výše postavení jedinci jsou agresivnější. Nicméně agresivita uvnitř skupiny je minimální, směřovaná pouze vůči mláďatům starším jednoho měsíce. Samci jsou agresivnější než samice. Mláďata dispergují ihned po dosažení pohlavní dospělosti, tj. ve věku jednoho a půl až dvou měsíců; disperze je důsledkem rostoucí agresivity (Gromov 2003).

Délka březosti je u hraboše levantského 21 dnů a reprodukční sezóna probíhá v přírodě převážně od listopadu do dubna. Mláďata jsou kojena 15-21 dnů (Cohen-Shlagman et al. 1984). Data o rychlosti ontogeneze se u tohoto druhu dosti různí. Podle Colak et al. (1988) se dolní řezáky prořezávají 2. den, horní 6. den, oči mláďata otvírají 13. den a pevnou stravu začínají konzumovat až 16. den života. Cohen-Shlagman et al. (1984) však uvádí, že řezáky se objevují 5. den, oči mláďata otvírají 10. den a také pevnou stravu začínají přijímat již 10. den věku. S těmito daty se shodují i naše pozorování. Odstav se obecně udává okolo 20. dne věku, German (1990) však uvádí odstav již ve 14 až 16 dnech.

Reprodukce se omezuje pouze na rodičovský pár, může se přidat i mladá samice (Gromov 2003). Bylo však zjištěno, že hraboše levantské lze chovat i v harémech tvořených samcem a 5-15 samicemi. Je ovšem nutné samice seskupovat v raném věku, protože dospělé samice jsou vůči cizím samicím silně agresivní (German 1990).

Podle některých studií žijí hraboši levantští v párech nebo v rozšířených rodinách skládajících se z rozmnožujícího se páru a mláďat z několika posledních vrhů (Cohen-Shlagman 1981 ex Libhaber & Eilam 2004; Mendelsohn and Yom-Tom 1999) a samec se podílí na veškerých rodičovských aktivitách, ale s menší intenzitou (Levy 1995 ex Libhaber & Eilam 2004).

Libhaber & Eilam (2004) studovali množství rodičovské péče u hraboše levantského (*M. guentheri*) a její rozdělení mezi samici a samce. Zjistili, že samec a samice se spolupodílejí na péči o mláďata a že většina rodičovského chování samce a samice je nezávislá na velikosti vrhu a na sobě navzájem. I když příspěvek samice do péče bylo vždy větší než příspěvek samce, podíleli se samci hrabošů levantských na všech rodičovských aktivitách s výjimkou kojení mláďat, stejně jako bylo pozorováno u hraboše préríjního (*Microtus ochrogaster*) (Lonstein & De Vries 2001; Solomon 1993). Trvání a frekvence většiny rodičovských aktivit se během postnatálního vývoje snižovala, celkový čas strávený

s mlád'aty se ale neměnil, možná proto, že hnízdo je pro hraboše domovským stanovištěm, i když nemají mlád'ata.

1.7. Fylogenetické vztahy studovaných druhů

Hraboš polní (*M. arvalis*) spadá do skupiny méně sociálních až solitérních druhů, konkrétně do linie, na jejíž bázi je solitérní hraboš mokřadní (*M. agrestis*). V této skupině najdeme i další solitérní druhy, jako jsou *M. fortis*, *M. oeconomicus*, *M. montanus* nebo *M. pennsylvanicus* (Robovský et al., in prep).

Naproti tomu *M. brandti* a *M. guentheri* spadají do skupiny sociálních druhů hrabošů. *M. brandti* je sesterským druhem *M. mandarinus* a společně patří do linie, na jejíž bázi se nachází vysoce sociální *M. ochrogaster* a patří sem i *M. pinetorum*. Do větve, která je této linii sesterská, pak patří skupina druhů hraboše sociálního, do níž patří i *M. guentheri* ((Robovský et al., in prep).

1.8. Cíle práce

Cílem mé práce je srovnání různých parametrů parentálního chování u tří druhů hrabošů s rozdílnými reprodukčními strategiemi (*Microtus brandti*, *Microtus arvalis* a *Microtus guentheri*), zjištění rozdílů mezi pohlavími uvnitř druhu i mezidruhově a vyhodnocení výsledků vzhledem k odlišným sociálním a reprodukčním systémům studovaných druhů a délce ontogeneze.

Ve své práci jsem si položila několik otázek:

- 1) zda úroveň rodičovské péče koresponduje se sociálním systémem daného druhu,
- 2) zda úroveň rodičovské péče koresponduje s reprodukčním systémem daného druhu,
- 3) zda množství rodičovské péče souvisí s rychlostí růstu mláďat, a
- 4) zda lze vysledovat vztah mezi intenzitou rodičovské péče a délkou postnatálního vývoje.

2. Materiál a metodika

2.1. Pokusná zvířata

K pokusům byli použiti hraboši z chovů na PřF JCU. U druhu *M. arvalis* byli použiti jedinci první až osmé generace potomků zvířat odchycených na několika různých lokalitách jižních Čech. Hraboši Brandtovi a hraboši levantští byli získáni ze Zoo v Plzni. Hraboši Brandtovi původně pocházejí z chovné kolonie v Zoo v Berlíně. I přes opakované výměny chovných párů jsou již vysoce inbrední. Stejně tak u hrabošů levantských lze předpokládat vysoký stupeň inbreedingu. Hraboši byli chováni v nádobách pro chov laboratorních zvířat T3 a T4 VELAZ v polosklepní klimatizované místnosti s teplotou 22°C a světelnou periodou 12 hodin. Jako podestýlka byly používány hobliny a jako hnízdní materiál seno. Hraboši byli krmeni směsnými a vojtěškovými granulami (ST1 a MOK Velaz, Praha) a potrava byla doplňována čerstvou trávou a zeleninou. Voda byla k dispozici v napáječkách ad libitum. Mláďata byla odstavena ve věku 20-21 dnů, v případě hrabošů polních ve věku 16-17 dnů, a chována v sourozenských skupinách.

2.2. Pokusné prostředí

Jako testovací nádoba bylo používáno skleněné terárium (60 x 30 x 30 cm), jehož stěny byly z důvodů optické izolace pokryty bílým papírem. Terárium bylo mezi jednotlivými pokusy vždy vyčištěno etanolem. Jako podestýlka byly používány hobliny, které byly mezi jednotlivými pokusy vyměňovány. Jako hnízdní materiál sloužilo seno. Během pokusů byla zvířatům k dispozici voda a potrava. Prostor terária byl snímám kamerou a jednotlivé pokusy byly zaznamenány pomocí videorekordéru.

2.3. Metodika pokusů

V experimentech byly použity rodiny tří druhů hrabošů v době jeden až dva dny před pravidelným odstavením mláďat. Hraboši polní byli tedy testováni 15-16 den po porodu mláďat, zatímco hraboši Brandtovi a hraboši levantští 18-20 den po porodu. Rodiče byli v době pokusu vždy starší devadesáti dní. Minimální velikost vrhu pro pokus byla dvě mláďata. Většina samic byla v době experimentu opět březí.

Rodina byla do pokusné nádoby umístěna vždy den před pokusem. Vlastní pokus se skládal ze čtyř patnáctiminutových pozorování s minimálně dvouhodinovým odstupem. Hraboši

levantští a hraboši Brandtovi byli pokusováni během dne, zatímco hraboši polní byli pokusováni na počátku temné fáze a experimentální nádoba byla osvětlená jednou červenou žárovkou o výkonu 25 W. Chování bylo vyhodnocováno zvlášť pro samce a zvlášť pro samice (samci byli označováni vystříháním srsti). Zaznamenávány byly tyto aktivity:

kontakt obou rodičů s mládětem

kontakt jednoho rodiče alespoň s jedním mládětem

kontakt rodičů bez mlád'at

odnášení mlád'at do hnízda

vlastní aktivity bez kontaktu

2.4. Hodnocení výsledků a statistické zpracování

Chování bylo zaznamenáváno pomocí programu ACTIVITIES verze 2.1 (Donát a Vrba, 1993), u každého chování byla hodnocena frekvence a doba trvání jednotlivých aktivit.

Statistická zpracování byla provedena v programu STATISTICA verze 8.0 for Windows. Pro srovnání samčího a samičího rodičovského chování byl použit Wilcoxonův párový test. Pro párová porovnání rozdílů mezi druhy byl použit Mann-Whitney U test a pro celkové srovnání všech tří druhů pak Kruskal-Wallis ANOVA.

2.5. Srovnání rychlosti růstu a vývoje studovaných druhů hrabošů

Pro srovnání rychlosti růstu a vývoje studovaných druhů byla použita data z literatury (Cohen-Shlagman et al. 1984; Hayssen et al. 1993; Zorenko & Jakobsoche 1986; Reichstain 1964; Kratochvíl 1956; Yu & Fang 2003 ex Yu et al. 2005; Colak et al 1998).

3. Výsledky

3.1 Rozdíly v rodičovském chování mezi samci a samicemi

Rozdíly v jednotlivých parametrech rodičovského chování mezi samci a samicemi jsou shrnuty v tabulkách 1-3. Samci hraboše Brandtova trávili prokazatelně více času v kontaktu s mláďaty než samice, které se naopak více věnovaly individuálním aktivitám (viz Příloha graf 2).

U hraboše polního byl prokázán rozdíl pouze v odnášení mláďat zpět do hnízda, kterému se více věnovali samci.

U hraboše levantského se neobjevily žádné rozdíly mezi samci a samicemi. Nebylo u něj ale zaznamenáno prakticky žádné odnášení mláďat zpět do hnízda.

Tab. 1. Srovnání rodičovského chování samce a samice u druhu *M. brandti*. Trvání je uvedeno v sekundách. (Wilcoxon matched pair test).

aktivita	samci (n = 15)		samice (n = 15)		Z	p
	M	SE	M	SE		
<i>Frekvence:</i>						
jeden rodič s mláďaty	25,7	6,2	21,8	5,4	1,69	0,09
individuální aktivity	28,7	6,9	33,8	7,7	1,32	0,19
odnášení mláďat do hnízda	7,3	2,6	10,2	3,7	0,91	0,36
oba rodiče s mláďaty	25,0	3,8	25	3,8	-	-
rodiče bez mláďat	9,7	3,0	9,7	3,0	-	-
<i>Trvání:</i>						
jeden rodič s mláďaty	422,6	97,3	187,4	43,5	2,27	0,02*
individuální aktivity	269,1	56,0	448,3	90,4	2,10	0,03*
odnášení mláďat do hnízda	17,8	6,0	20,8	6,7	0,52	0,60
oba rodiče s mláďaty	2886,8	127,6	2886,8	127,6	-	-
rodiče bez mláďat	16,3	4,6	16,3	4,6	-	-

M-průměr, SE-standardní odchylka, *p<0,05

Tab. 2. Srovnání rodičovského chování samce a samice u druhu *M. arvalis*. Trvání je uvedeno v sekundách. (Wilcoxon matched pair test).

aktivita	samci (n = 15)		samice (n = 15)		Z	p
	M	SE	M	SE		
<i>Frekvence:</i>						
jeden rodič s mládřaty	15,9	3,2	19,2	4,8	1,36	0,17
individuální aktivity	18,9	4,9	15,1	3,5	1,33	0,18
odnášení mládřat do hnízda	2,5	1,0	0,3	0,2	2,17	0,03*
oba rodiče s mládřaty	15,1	3,2	15,1	3,2	-	-
rodiče bez mládřat	3,4	0,9	3,4	0,9	-	-
<i>Trvání:</i>						
jeden rodič s mládřaty	438,6	83,7	650,9	111,9	1,65	0,10
individuální aktivity	673,5	103,3	464,5	78,7	1,48	0,14
odnášení mládřat do hnízda	3,9	1,7	0,5	0,3	1,96	0,04995*
oba rodiče s mládřaty	2418,0	145,3	2418,0	145,3	-	-
rodiče bez mládřat	66,1	27,5	66,1	27,5	-	-

M-průměr, SE-standardní odchylka, *p<0,05

Tab. 3. Srovnání rodičovského chování samce a samice u druhu *M. guentheri*. Trvání je uvedeno v sekundách. (Wilcoxon matched pair test).

aktivita	samci (n = 15)		samice (n = 15)		Z	p
	M	SE	M	SE		
<i>Frekvence:</i>						
jeden rodič s mládřaty	42,8	6,5	44,9	5,7	0,00	1,00
individuální aktivity	70,3	9,4	73,7	12,4	0,68	0,50
odnášení mládřat do hnízda	0,1	0,1	0,3	0,3	-#	-#
oba rodiče s mládřaty	30,4	3,2	30,4	3,2	-	-
rodiče bez mládřat	27,1	5,4	27,1	5,4	-	-
<i>Trvání:</i>						
jeden rodič s mládřaty	682,2	110,6	821,2	116,6	0,51	0,61
individuální aktivity	1254,6	113,8	1114,3	159,5	0,51	0,61
odnášení mládřat do hnízda	0,1	0,1	1,1	1,1	-#	-#
oba rodiče s mládřaty	1604,2	131,6	1604,2	131,6	-	-
rodiče bez mládřat	58,9	9,4	58,9	9,4	-	-

M-průměr, SE-standardní odchylka

3.2 Mezidruhové rozdíly v rodičovském chování

K mezidruhovému porovnání rodičovského chování byly použity dva parametry: 1) čas, který strávili oba rodiče společně s alespoň jedním mládřetem, a 2) celkový čas strávený v kontaktu s mládřaty, který slouží jako hlavní parametr intenzity rodičovského chování a zahrnuje čas strávený odnášením mládřat do hnízda, kontaktem jednoho rodiče s mládřaty a čas, který strávili oba rodiče společně v kontaktu s mládřaty.

Čas, který oba rodiče společně strávili v kontaktu s alespoň jedním mládětem, se prokazatelně lišil u všech tří studovaných druhů (Kruskal-Wallis ANOVA; viz tab. 4 a Příloha graf 1). Hraboši Brandtovi strávili společně s mláděty v průměru 48,1 minut, hraboši polní 40,3 minut a hraboši levantští 26,7 minut. Párová mezidruhová porovnání (Mann-Whitney U test) ukazují, že všechny tři druhy se mezi sebou prokazatelně liší (*M. brandti* x *M. arvalis*: U = 58,0 p = 0,025; *M. brandti* x *M. guentheri*: U = 7,5 p = 0,00001; *M. arvalis* x *M. guentheri*: U = 33,0 p = 0,001).

Celkový čas strávený v kontaktu s mláděty byl u hrabošů levantských výrazně nižší než u zbývajících dvou druhů. Hraboši Brandtovi strávili celkem v kontaktu s mláděty v průměru 56,2 minut, hraboši polní 52,9 minut a hraboši levantští 44,3 minuty. Párová mezidruhová srovnání celkového kontaktu s mláděty (Mann-Whitney U test) prokázala, že druhy se mezi sebou prokazatelně liší s výjimkou dvojice *M. brandti*-*M. arvalis* (*M. brandti* x *M. arvalis*: U = 69,0 p = 0,074; *M. brandti* x *M. guentheri*: U = 19,0 p = 0,0001; *M. arvalis* x *M. guentheri*: U = 37,0 p = 0,002).

Výsledky párových srovnání jsou uvedeny v tabulkách 5-7, viz Příloha.

Tab. 4. Mezidruhové rozdíly v rodičovském chování. (Kruskal-Wallis ANOVA).

aktivity trvání (s)	<i>M. arvalis</i> (n = 15)		<i>M. brandti</i> (n = 15)		<i>M. guentheri</i> (n = 15)		H_2	p
	M	SE	M	SE	M	SE		
celková interak. s mláděty	3175,8	71,0	3372,0	71,0	2655,8	116,3	18,69	0,0001****
oba rodiče a mláděta	2418,0	145,3	2886,8	127,6	1604,2	131,6	23,23	0,0000*****

M-průměr, SE-standardní odchylka, ***p<0,001, *****p<0,0001

V tab. 8 je uvedeno mezidruhové srovnání míry otcovské a mateřské péče (viz také Příloha graf 8). Samice hraboše polního a hraboše Brandtova strávily v kontaktu s mláděty téměř stejné množství času. Samice hraboše levantského se oproti nim mláděťům věnovaly mnohem méně. V míře otcovské péče se všechny tři druhy výrazně liší. Nejvíce času strávili v kontaktu s mláděty samci hraboše Brandtova, nejméně pak samci hraboše levantského. Statisticky signifikantní rozdíl mezi intenzitou mateřské a otcovské péče je patrný jen u hraboše Brandtova, přičemž samec se mláděťům věnoval více než samice. U ostatních dvou druhů strávila více času s mláděty samice. I když rozdíl mezi pohlavími není signifikantní, je přece jen o něco větší u hraboše polního.

Tab. 8. Mezdruhové rozdíly v otcovské a mateřské péči (Kruskal-Wallis ANOVA) a vnitrodruhové rozdíly v intenzitě rodičovské péče mezi samcem a samicí (Wilcoxon matched pair test).

aktivity trvání (s)	<i>M. arvalis</i> (n = 15)		<i>M. brandti</i> (n = 15)		<i>M. guentheri</i> (n = 15)		H_2	p
	M	SE	M	SE	M	SE		
otcovská péče	2856,6	115,0	3309,4	77,0	2286,4	117,1	23,55	0,0000****
mateřská péče	3068,9	81,3	3074,1	111,2	2425,4	163,7	12,23	0,0022**
Z	1,65		2,27		0,51			
p	0,1		0,02*		0,61			

M-průměr, SE-standardní odchylka, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, **** $p < 0,0001$

Nejintenzivnější rodičovská péče, vyjádřená množstvím kontaktu rodičů s mládřaty, byla tedy zjištěna u hraboše Brandtova (viz tab. 4). U tohoto druhu bylo taky zaznamenáno prokazatelně více kontaktu s mládřaty ze strany otce, zatímco samice se více věnovaly individuálním aktivitám (viz tab. 1 a 8 a Příloha graf 2).

O něco méně rodičovské péče bylo pozorováno u hrabošů polních, i když v celkové interakci rodičů s mládřaty signifikantní rozdíl od hraboše Brandtova potvrzen nebyl (viz tab. 4). Narozdíl od předchozího druhu však vykazovaly více kontaktu s mládřaty samice než samci, i když rozdíl není statisticky signifikantní (viz tab. 2 a 8 a Příloha graf 3).

U hrabošů levantských bylo zjištěno výrazně méně rodičovské péče než u předchozích dvou druhů (viz tab. 4) a stejně jako u hraboše polního vykazovaly více kontaktu s mládřaty samice než samci, i když rozdíl opět není statisticky signifikantní (viz tab. 3 a 8 a Příloha graf 4).

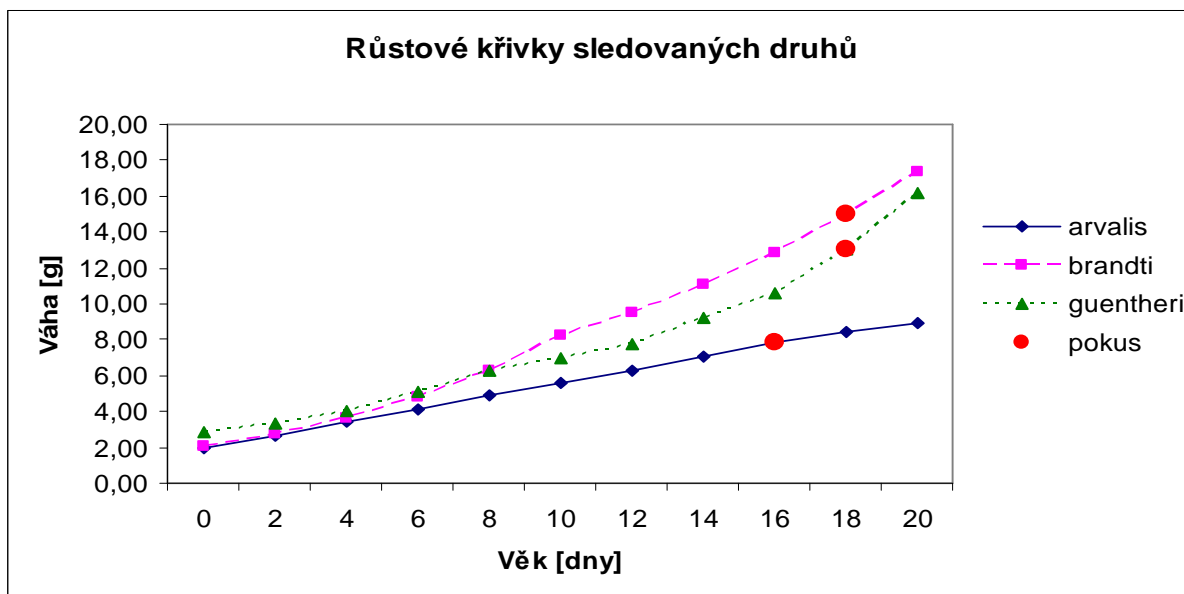
3.3. Srovnání rychlosti růstu a vývoje studovaných druhů hrabošů

Všechny tři studované druhy se liší jak rychlostí vývoje, tak zejména rychlostí růstu. V tab. 9 (viz Příloha) je zaznamenána váha dospělé samice a růst váhy mládřat všech tří druhů v prvních třech týdnech života. Růstové křivky studovaných druhů jsou znázorněny v grafech 5 a 6.

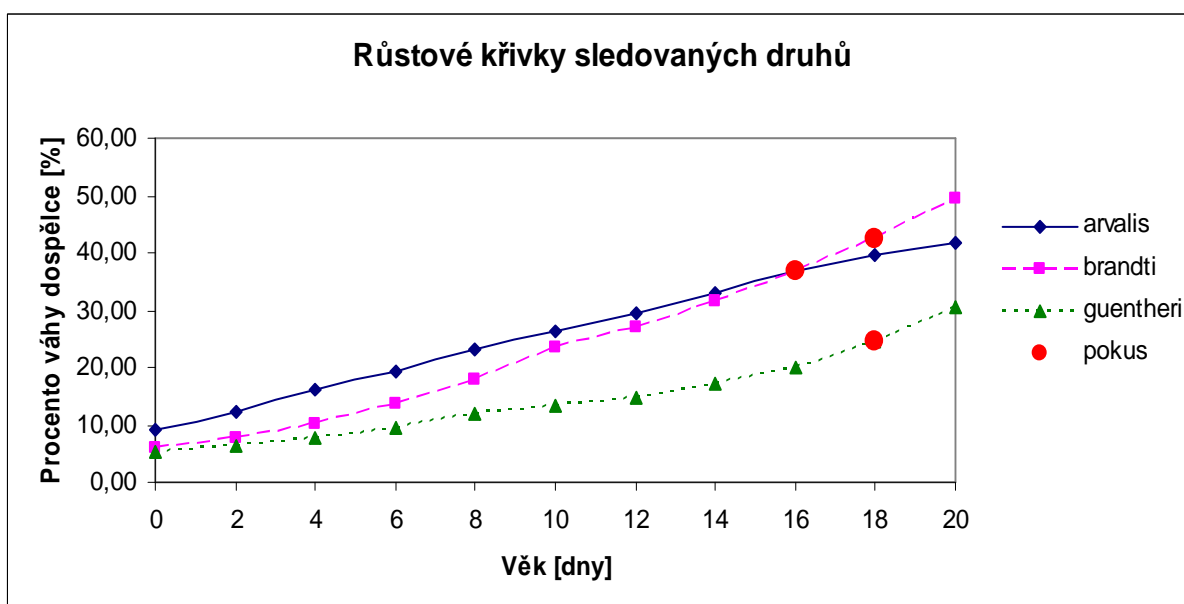
Nejrychlejší růst je patrný u mládřat hraboše Brandtova, jejichž relativní váhový přírůstek činí každý druhý den v první dekádě v průměru 31,33% a v druhé dekádě 16,21% (Zorenko & Jakobsoche 1986). Mládřata tohoto druhu jsou v době pokusu a odstavu největší, jsou dokonce mnohem větší než mládřata hraboše levantského, obzvláště vyjádříme-li váhu mládřat jako procento váhy dospělého. Mládřata největšího druhu, hraboše levantského, rostou poměrně rovnoměrně; relativní váhový přírůstek činí v 1. dekádě v průměru 20, 21%, ve

2. dekádě 18,3% (Cohen-Shlagman et al. 1984). Jejich váha je vzhledem k váze dospělého jedince v době pokusu a odstavu nejmenší. U mláďat hraboše polního je patrné značné zpomalení růstu ve druhé dekádě; relativní váhový přírůstek činí v 1. dekádě v průměru 23,2%, ve 2. dekádě 9,86% (Reichstein 1964).

Graf 5. Růstové křivky sledovaných druhů. Na každé křivce je přibližně vyznačena doba, kdy byl u daného druhu prováděn experiment.



Graf 6. Růstové křivky sledovaných druhů hrabošů. Váha mláďat je vyjádřena jako procento váhy dospělé samice. Na každé křivce je přibližně vyznačena doba, kdy byl u daného druhu prováděn experiment.



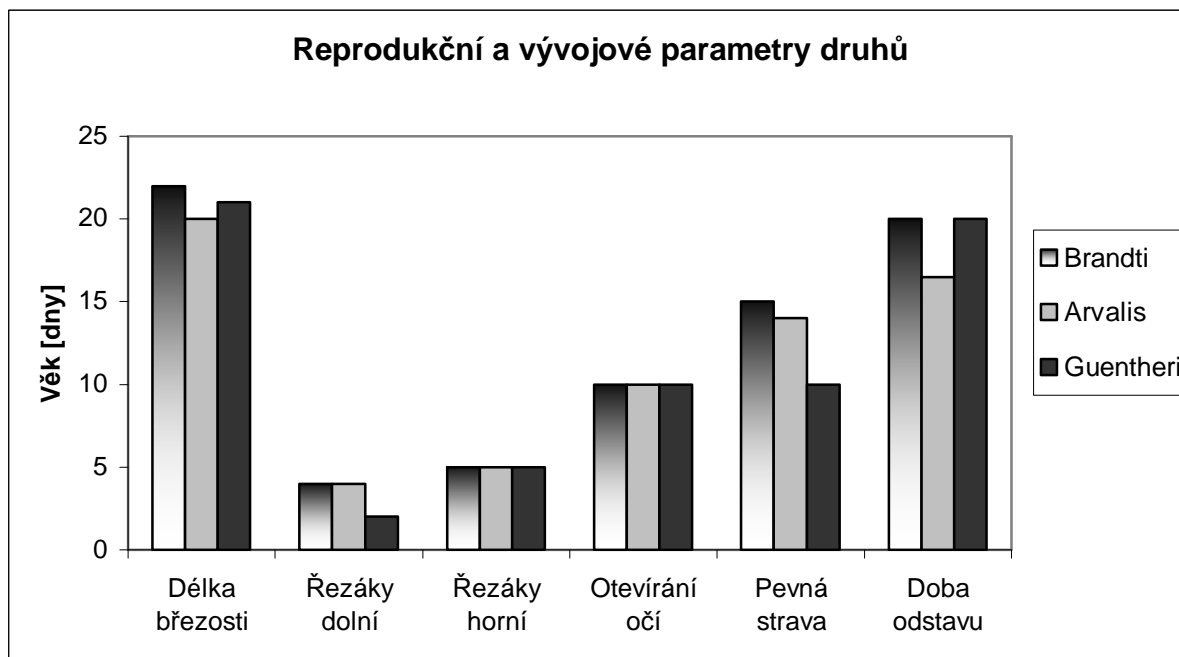
V tab. 10 jsou zaznamenány některé důležité reprodukční parametry sledovaných druhů (Cohen-Shlagman et al. 1984; Hayssen et al. 1993; Zorenko & Yakobsoche 1986; Reichstain 1964; Kratochvíl 1956). Z hodnot R_{In} a SRE_{En} , které představují prenatalní investice samice do mláďat, je patrné, že nejvíce investuje během březosti do nenarozených mláďat samice hraboše polního, nejméně pak samice hraboše levantského, i když rozdíl mezi ním a hrabošem Brandtovým je minimální. Celková investice samice do vrhu, určená hodnotou SRE_{w} , je největší u hraboše Brandtova, o něco menší u hraboše polního a výrazně nejnižší u hraboše levantského. Hraboši Brandtovi také během sezóny vyprodukují v průměru nejméně vrhů.

Tab. 10. Reprodukční charakteristiky studovaných druhů hrabošů. R_{In} – váha novorozence/váha samice, RI_w – váha mláděte při odstavu/váha samice, SRE_{En} – váha novorozence/váha samice x velikost vrhu, SRE_w – váha mláděte při odstavu/váha samice x velikost vrhu.

Parametry	<i>M. arvalis</i>	<i>M. brandti</i>	<i>M. guentheri</i>
Váha samic [g]	21,3	35,1	52,8
Váha juv při narození [g]	1,98	2,1	2,8
Váha juv při odstavu [g]	8,44	17,39	16,15
Velikost vrhu	5,6	5	6,1
Počet vrhů za sezónu	4-5	2-3	3 (5)
R_{In}	0,09	0,06	0,05
SRE_{En}	0,5	0,3	0,275
RI_w	0,4	0,5	0,31
SRE_w	2,24	2,5	1,7

V grafu 7 jsou znázorněny některé reprodukční a vývojové parametry sledovaných druhů (Cohen-Shlagman et al. 1984; Hayssen et al. 1993; Yu & Fang 2003; Colak et al 1998). *M. brandti* má nejpomalejší ontogenezi, začíná nejpозději přijímat pevnou stravu. *M. arvalis* se vedle doby odstavu od *M. brandti* liší jen tím, že začíná o jeden den dříve žrát pevnou stravu. Naopak *M. guentheri* začíná pevnou stravu přijímat velice brzy a také se u něj nejdříve objevují řezáky. Doba otevírání očí je u všech tří druhů zhruba stejná.

Graf 7. Reprodukční a vývojové parametry studovaných druhů.



Nejrychleji tedy rostou mláďata hraboše Brandtova, která se v době odstavu svou vahou nejvíce blíží váze dospělého a jsou dokonce větší než mláďata podstatně většího hraboše levantského. Zároveň však má tento druh nejpomalejší ontogenezi. Mláďata hraboše levantského rostou poměrně rovnoměrně, ale v době odstavu jsou relativně nejmenší a zároveň začínají velice brzy přijímat pevnou stravu. U mláďat hraboše polního je patrné značné zpomalení růstu ve druhé dekádě, ale na druhou stranu samice tohoto druhu nejvíce ze všech tří sledovaných druhů investuje do mláďat během březosti a díky tomu jsou mláďata v době odstavu relativně velká.

4. Diskuze

Z výsledků mé práce je patrné, že nejintenzivnější rodičovskou péčí vykazují hraboši Brandtovi. U tohoto druhu se také do péče výrazně zapojuje otec a přinejmenším v období krátce před odstavem se mláďatům věnuje dokonce více než samice. U hraboše polního bylo pozorováno o něco méně rodičovské péče, i když rozdíl v celkové interakci rodičů s mláďaty oproti předchozímu druhu nebyl signifikantní. Podstatně méně rodičovské péče než oba předchozí druhy poskytují svým potomkům hraboši levantští. Na rozdíl od hraboše Brandtova bylo u hraboše levantského a ještě výrazněji pak u hraboše polního pozorováno více péče ze strany samice, i když rozdíl není ani v jednom případě statisticky signifikantní.

Všechny tři sledované druhy lze zařadit mezi sociální druhy hrabošů, přesto se mezi sebou liší jak mírou sociality a sociálním systémem, tak reprodukčními strategiemi. Ve své práci jsem si položila několik otázek: 1) zda úroveň rodičovské péče koresponduje se sociálním systémem daného druhu, 2) zda úroveň rodičovské péče koresponduje s reprodukčním systémem daného druhu, 3) zda množství rodičovské péče souvisí s rychlostí růstu mláďat, a 4) zda lze vysledovat vztah mezi intenzitou rodičovské péče a délkou postnatálního vývoje.

Ze tří sledovaných druhů lze za nejvíce sociální považovat druh *M. brandti*. Žije v rodinných skupinách a vyznačuje se kooperativním rozmnožováním za přítomnosti helperů a monogamním, případně za velkých populačních hustot promiskuitním reprodukčním systémem (Gromov 2003; Stube & Janke 1994). *M. guentheri* žije pravděpodobně v párech, případně tvoří skupinu jeden samec a dvě samice. Mláďata dispergují po dosažení pohlavní dospělosti (Gromov 2003). Jedinci druhu *M. arvalis* žijí většinou solitérně, nebo se samice sdružují do malých skupinek a kooperují spolu při odchovu mláďat. Samci pobývají se samicemi jen v případě velkých populačních hustot. Mláďata dispergují ihned po odstavu (Boyce & Boyce 1988 a, b, c).

Podle výsledků předchozích studií rodičovského chování u amerických druhů hrabošů (McGuire & Novak 1984, 1986; Oliveras & Novak 1986) by monogamní druhy s vysoce vyvinutým sociálním systémem měly vykazovat více rodičovské péče než promiskuitní a méně sociální druhy. Předpokládala jsem tedy, že ze tří sledovaných druhů by nejintenzivnější rodičovská péče měla být pozorována u hraboše Brandtova, naopak nejméně rodičovské péče by měli vykazovat hraboši polní. Výsledky mé studie však hovoří jinak.

Hrafoši Brandtovi vskutku trávili v kontaktu s mláďaty nejvíce času. Hrafoši polní však celkově strávili v kontaktu s mláďaty téměř stejné množství času jako *M. brandti*, což neodpovídá převážně solitérnímu způsobu života a promiskuitní reprodukční strategii tohoto druhu. Ačkoliv se samice mohou sdružovat do malých skupinek, obývat společné hnízdo a vytvářet tak větší sociální jednotku (Bashenina 1977; Zorenko 1979), nedávná studie ukázala, že tento způsob života se u hrafošů polních vyskytuje jen vzácně a i v případě společného hnízdění se téměř vždy ve skupině rozmnožuje jen jedna dominantní samice (Dobly 2009). Překvapivým výsledkem je také velice nízká intenzita rodičovské péče u hrafošů levantských, a to jak ze strany otce, tak ze strany matky. Přitom na základě sociálního a reprodukčního systému tohoto druhu jsem předpokládala, že by se rodiče měli svým potomkům věnovat více než hrafoši polní. Na základě výsledků našich experimentů lze tedy předpokládat, že míra rodičovské péče se sociálním a reprodukčním systémem zjevně nespojuje.

Reprodukční systém by však mohl mít vliv na míru otcovské péče (McGuire & Novak 1986; Oliveras & Novak 1986). Intenzivní péče samce o mláďata bývá obvykle spojována především s monogamií. Schubertová et al. (2009) však ve své studii rodičovského chování u polygynní myši čtyřpruhé (*Rhabdomys pumilio*) došli k závěru, že i u polygynních druhů se otec může do značné míry podílet na péči o mláďata. Naše experimenty byly prováděny ve velice omezených laboratorních podmínkách, které v zásadě nutí samce sdílet se samicí a s mláďaty hnízdo, což dozajista do určité míry ovlivňuje i množství kontaktu samce s mláďaty. Přesto lze v míře otcovské péče mezi studovanými druhy pozorovat zřetelné rozdíly. Nejvíce času trávil v kontaktu s mláďaty samec monogamního hrafoše Brandtova, a to dokonce více než samice. Průkazně méně času trávili v kontaktu s mláďaty samci promiskuitního hrafoše polního. Přesto by se míra otcovské péče u tohoto druhu mohla zdát stále relativně vysoká, vzhledem k jeho reprodukčnímu systému. Nicméně, bylo prokázáno, že za extrémních populačních hodnot mohou samci pobývat se samicemi ve společné noře (Gromov 2004) a za omezených laboratorních podmínek mohou hrafoši polní tvořit stabilní páry a bránit společné teritorium (DeJonge 1982). Jde sice o minoritní strategii, ale je možné, že samci *M. arvalis* mají k péči o mláďata určitou tendenci a jejich otcovské chování by mohlo být za určitých podmínek spuštěno (viz např. Bashenina 1962; Mackin-Rogalska 1979; Blumenberg 1986). Nejméně otcovské péče bylo pozorováno u hrafoše levantského, u něhož však byla celková intenzita rodičovské péče velmi nízká. Pokud míru otcovské péče u jednotlivých druhů porovnáme s intenzitou mateřské péče, pak narozdíl od výše zmíněného hrafoše Brandtova se samci obou zbývajících druhů zapojovali do péče méně než samice

a větší rozdíl byl pozorován u hraboše polního, i když ani v jednom případě nebyl rozdíl statisticky signifikantní. Je tu tedy jistý náznak, že míra otcovského chování by mohla korelovat s reprodukčním systémem druhu.

Ze srovnání růstových rychlostí sledovaných druhů vyplývá, že intenzita rodičovské péče pravděpodobně úzce souvisí s rychlostí růstu. Nejintenzivnější rodičovskou péčí věnují svým potomkům hraboši Brandtovi, jejichž mláďata rostou velice rychle, a v době odstavu jsou ze všech tří druhů relativně největší. Naopak mláďata největšího druhu, hraboše levantského, rostou oproti mláďatům *M. brandti* mnohem pomaleji a v době odstavu jsou ze všech tří druhů relativně nejmenší. Zatímco mláďata *M. guentheri* dosahují v době odstavu 31% váhy dospělého jedince, mláďata *M. brandti* dosahují 50% váhy dospělého jedince (Zorenko & Yakobsoche 1986; Cohen-Shlagman et al. 1984). Zdá se tedy, že právě značná rychlost růstu hrabošů Brandtových vyžaduje intenzivní péči obou rodičů, aby bylo možné vyhovět jejich energetickým a termoregulačním nárokům. Naopak pomalý a rovnoměrný růst a nízká hmotnost při odstavu u hrabošů levantských kladou na rodičovskou péči mnohem menší nároky. U mláďat hraboše polního je patrné značné zpomalení růstu ve druhé dekádě, přesto však při odstavu dosahují téměř stejné relativní velikosti jako mláďata *M. brandti* (Reichstein 1964). Z tabulky 10 (viz Výsledky) je zjevné, že samice *M. arvalis* značně investuje do ještě nenarozených mláďat během březosti; mláďata hrabošů polních jsou při narození relativně největší. Zpomalení tedy může být dáno tím, že mláďata jsou již dostatečně dorostlá.

Wang & Novaková (1992) studovali vliv přítomnosti samce a starších mláďat na rychlost vývoje mláďat hraboše préríjního (*M. ochrogaster*) a pensylvánského (*M. pennsylvanicus*). Zjistili, že za přítomnosti samce či starších mláďat trávily samice *M. pennsylvanicus* více času v hnízdě a více se věnovaly péči o mláďata, především jejich obraně, a mláďata se vyvíjela pomaleji. Otec ani starší mláďata se na péči nepodíleli a jejich přítomnost měla na samici i vývoj mláďat negativní vliv. Naopak u *M. ochrogaster* se samec i starší mláďata podíleli na péči o mladé a samice mohla za jejich přítomnosti strávit více času mimo hnízdo. Přítomnost samce navíc vedla k rychlejšímu vývoji mláďat, která začala dříve opouštět hnízdo a přijímat pevnou stravu.

Hayes a Solomonová (2006) ve své studii srovnávali rychlost růstu mláďat *M. ochrogaster* odchovaných samotnou samicí, mláďat odchovaných ve společném hnízdě dvou rozmnožujících se sester a mláďat, při jejichž odchovu samici pomáhala její nerozmnožující se sestra. Zjistili, že v obou případech, kdy hnízdo sdílely dvě samice, rostla mláďata rychleji než v případě solitérní samice. Velkou roli přitom hrála otázka termoregulace. Autoři prokázali, že v nepřítomnosti samice mláďatům značně poklesne

tělesná teplota. Mláďata odchovávaná dvěma samicemi strávila mnohem méně času osamocena a tudíž u nich k poklesu tělesné teploty docházelo výrazně méně, což by mohlo mít pozitivní vliv na výkonnost metabolických procesů zapojených do růstu a vývoje. Stejnou roli jako přítomnost samice může v udržení vhodné tělesné teploty mláďat sehrát přítomnost otce, který tak může přispět k urychlení vývoje mláďat (Elwood & Broom 1978; Piovanotti & Vieira 2004; Dudley 1974a, Schradin & Pillay 2005).

Životní prostředí studovaných druhů může s rychlostí jejich růstu významně souviset. Hraboši Brandtovi se ve svém životním prostředí potýkají s nejkratší vegetační sezónou a velkými nároky na termoregulaci (Zhong et al. 2007). To může vyžadovat značnou rychlost růstu mláďat a s tím související intenzivní biparentální rodičovskou péči a přítomnost helperů. Naproti tomu hraboši levantští žijí v prostředí méně náročném na termoregulaci a s delší vegetační sezónou (Cohen-Shlagman et al. 1984). Mláďata tudíž rostou poměrně rovnoměrně a rodiče si mohou dovolit do nich tolik neinvestovat, neboť mláďata pravděpodobně zvládnou po odstavu dorůst sama. Hraboši polní obývají velmi rozdílné typy biotopů a některé populace se tedy potýkají s podobným problémem jako druh *M. brandti* (Gromov & Erbayeva 1995). Řeší ho však alternativní strategií; samice tohoto druhu se nemůže spolehnout na pomoc otce a helperů, značně proto do mláďat investuje již během březosti. Zvýšená prenatalní investice tak samici umožňuje za příznivých podmínek dříve odstavit mláďata a investovat energii do dalšího vrhu.

Sledované druhy se liší i rychlostí vývoje, především věkem, kdy začínají přijímat pevnou stravu. Nejpozději k tomu dochází u hrabošů Brandtových, tedy u druhu s nejintenzivnější rodičovskou péčí, a to 15. den po porodu. Hraboši polní začínají přijímat pevnou stravu jen o den dříve, zato mláďata hrabošů levantských, jimž se rodiče věnují nejméně, začínají již 10. den po narození a také se u nich nejdříve objevují řezáky. Rychlost vývoje tedy v tomto ohledu zdá se koreluje s intenzitou rodičovské péče. Podobná souvislost byla pozorována i u amerických druhů hrabošů (McGuire & Novak 1984; McGuire & Novak 1986). Druhy *M. pennsylvanicus* a *M. montanus* s omezenou rodičovskou péčí a absencí otcovské péče se vyznačovaly rychlejším vývojem mláďat než druhy *M. ochrogaster* a *M. pinetorum* s intenzivní biparentální péčí. Stejně jako námi studované druhy se ani americké druhy nelišily v průměrném věku otevírání očí, ale zřetelně se lišily v tom, kdy mláďata začala přijímat pevnou stravu a kdy u nich bylo pozorováno poslední sání. Mláďata *M. pennsylvanicus* přestala sát a začala přijímat pevnou stravu 13. den, mláďata *M. montanus* 14. den. Naproti tomu mláďata *M. ochrogaster* začala přijímat pevnou stravu 15. den

a poslední sání u nich bylo pozorováno až 20. den. Extrémně pomalý postnatální vývoj byl zjištěn u pravděpodobně eusociálního hraboše mandarinského (*M. mandarinus*), sesterského druhu hraboše Brandtova. Hraboš mandarinský se stejně jako hraboš Brandtův vyznačuje intenzivní biparentální péčí a samec tráví v hnízdě stejné množství času jako samice (Smorkatcheva 2003). Příjem pevné stravy byl u mláďat poprvé pozorován 22. den a poslední sání až 25. den věku (Zorenko et al. 1994).

Z výsledků mé práce tedy vyplývá, že intenzita rodičovské péče zřejmě přímo nesouvisí ani se sociálním, ani s reprodukčním systémem daného druhu. Zdá se, že míra otcovské péče by mohla korespondovat s reprodukční strategií druhu, ale tuto možnost zatím nelze s jistotou potvrdit. Intenzita rodičovské péče však koresponduje jak s rychlostí růstu mláďat, tak s rychlostí jejich vývoje. Tyto parametry mohou zároveň úzce souviset s životním prostředím daného druhu. *M. brandti* žije v prostředí s krátkou vegetační sezónou a velkým kolísáním teplot. Jejich mláďata se vyznačují velkou rychlostí růstu a pomalým vývojem, což vyžaduje intenzivní rodičovskou péči obou rodičů a přítomnost helperů. O něco méně se svým mláďatům věnují rodiče druhu *M. arvalis*. Mláďata tohoto druhu rostou o něco pomaleji, zároveň mají o něco rychlejší vývoj. Hraboš polní obývá velmi rozdílné typy biotopů a některé populace se tedy potýkají s podobným problémem jako hraboši Brandtovi. Samice tohoto druhu se však nemůže spolehnout na pomoc otce a helperů, značně proto do mláďat investuje již během březosti. Naproti tomu *M. guentheri* žije v prostředí méně náročném na termoregulaci a s delší vegetační sezónou. Mláďata rostou pomalu a poměrně rovnoměrně a vyznačují se rychlým vývojem. S tím souvisí i nízká míra rodičovské péče; rodiče si mohou dovolit snížit investice do péče o mláďata, neboť ta zvládnou po odstavu dorůst sama.

Studie rodičovského chování u amerických druhů hrabošů se dosud zaměřovaly především na srovnání solitérních a vysoce sociálních druhů (McGuire & Novak 1984, 1986; Oliveras & Novak 1986). Srovnání několika sociálních druhů s různým stupněm sociality a reprodukčním systémem přináší nový pohled na vývoj rodičovského chování. Míra intenzity rodičovské péče je do určité míry podmíněna epigeneticky a rodičovské prostředí, které na mládě během jeho vývoje působí, ovlivňuje jeho rodičovské chování v dospělosti (McGuire 1988; Roberts et al. 1998; Francis et al. 1999). V rámci sociálních druhů by proto mohla existovat určitá vnitrodruhová variabilita v intenzitě rodičovské péče a zapojení samce a helperů, která by umožňovala vyrovnat se při odchovu mláďat s aktuálními nároky prostředí a termoregulace (Schradin & Pillay 2005). U solitérních druhů se pravděpodobně taková

variabilita vyskytovat nebude (např. Timonin & Wynne-Edwards 2006; Wang & Novak 1992; ale viz Parker & Lee 2001).

5. Závěr

Z výsledků mé práce vyplývá, že intenzita rodičovské péče zřejmě nesouvisí přímo ani se sociálním, ani s reprodukčním systémem daného druhu. Koresponduje však jak s rychlostí růstu mlád'at, tak s rychlostí jejich vývoje. Tyto parametry mohou přitom úzce souviset s životním prostředím daného druhu. Mlád'ata hraboše Brandtova, který se potýká s krátkou vegetační sezónou a velkým kolísáním teplot, se vyznačují pomalejším vývojem a rychlejším růstem, což z důvodu termoregulace vyžaduje intenzivní rodičovskou péči. Hraboš polní se potýká s podobným problémem. Samice ho však řeší zvýšenou prenatalní investicí, čímž urychluje postnatalní vývoj mlád'at. Naopak mlád'ata hraboše levantského, který žije v prostředí méně náročném na termoregulaci a s delší vegetační sezónou, mají rychlejší vývoj a rostou pomaleji, což umožňuje rodičům snížit investice do rodičovské péče.

6. Literatura

- Ader R. & Grotta L. J. (1970). Rhythmicity in the maternal behaviour of *Rattus norvegicus*. *Anim. Behav.* 18: 144–150.
- Adrian O., Brockmann I., Hohoff Ch. & Sachser N. (2005). Paternal behaviour in wild guinea pigs: a comparative study in three closely related species with different social and mating systems. *J. Zool., Lond.* 265: 97-105.
- Bashenina N. V. (1962). Ekologiya obyknovennoi polevki i nekotorye cherty e geograficheskoi izmenchivosti. In: *Izd-vo MGU* pp. 308. [in Russian]
- Bashenina N. V. (1977). Puti adaptacii myshevidnykh gryzunov. In: *Nauka* pp. 356. [in Russian]
- Bashenina N. V. (1994). Territorial'naya struktura populyacii. Obyknovennaya polevka: vidy-dvoyniki. In: *Nauka* pp. 288-289. [in Russian]
- Blumenberg D. (1986). Telemetrische und endoschopische Untersuchungen zur Soziologie, zur Aktivität und zum Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). *Z. Angew. Zool.* 73: 301 – 344. [in German]
- Boyce C. C. K. & Boyce J. L. (1988a). Population biology of *Microtus arvalis*. 1. Lifetime reproductive succes of solitary and grouped breeding females. *J. Anim. Ecol.* 57: 711 – 723.
- Boyce C. C. K. & Boyce J. L. (1988b). Population biology of *Microtus arvalis*. 2. Natal and breeding dispersal of females. *J. Anim. Ecol.* 57: 723-736.
- Boyce C. C. K. & Boyce J. L. (1988c). Population biology of *Microtus arvalis*. 3. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *J. Anim. Ecol.* 57: 737-754.
- Brown R. E. (1993). Hormonal and experiential factors influencing parental behaviour in male rodents: an integrative approach. *Behav. Proc.* 30: 1–28.
- Cohen-Shlagman L. (1981). The biology of the Guenther's vole (*Microtus guentheri*) in Israel. M. Sc. Thesis, Tel-Aviv University, Israel. [in Hebrew]
- Cohen-Shlagman L., Yom-Tov Y. & Hellwing S. (1984). The biology of the Levant vole, *Microtus guentheri* in Israel: II. The reproduction and growth in captivity. *Z. Säugetierkunde* 49: 148-156.
- Cohen-Shlagman L., Yom-Tov Y. & Hellwing S. (1984). The biology of the Levant vole, *Microtus guentheri* in Israel: I. Population dynamics in the field. *Z. Säugetierkunde* 49: 135-147.

- Colak E., Sözen M. & Yigit N. (1998). A study on ecology and biology of *Microtus guentheri* Danford and Alson 1880 (Mammalia: rodentia) in Turkey. *Tr. J. of Zoology* 22: 289-295.
- Dewsbury D. A. (1981). An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 species of muroid rodents. *Biologist* 63: 138-162.
- Dewsbury D. A. (1985). Paternal behavior in rodents. *Am. Zool.* 25: 841-52.
- Dobly A. & Rozenfeld F. M. (2000). Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. *Behaviour* 137: 1443-1462.
- Dobly A. (2009). Breeding suppression between two unrelated and initially unfamiliar females occurs with or without social tolerance in common voles (*Microtus arvalis*). *J. Ethol.* 27(3): 299-306.
- Dudley D. (1974a). Contributions of paternal care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus*. *Behav. Biol.* 11: 155-166.
- Elwood R. W. & Broom J. M. (1978). The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups. *Anim. Behav.* 26: 438–454.
- Fang J. & Sun R. (1991). Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's vole. *Acta Ecol. Sin.* 11: 111-116. [In Chinese]
- FitzGerald R. W. & Madison D. M. (1983). Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 183-187.
- Francis D., Diorio J., Liu D. & Meaney M. J. (1999). Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat. *Science* 286: 1155-1158.
- Frank F. (1954). Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.) – Teil 1: Gehegeversuche. *Zool. Jb. (Syst.)* 82: 354-404. [in German]
- German A. (1990). Harem breeding of Levant voles (*Microtus guentheri*) in the laboratory. *Isr. J.Zool.* 37: 89-95.
- Getz L. L. & Carter C. S. (1980). Social organization in *Microtus ochrogaster* populations. *Biologist* 62: 56-69.
- Getz L. L. & McGuire B. (1993). A comparison of living singly and in male-female pairs in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Ethology* 94: 265-278.
- Getz L. L. (1961). Home ranges, territoriality and movement of the meadow vole. *J. Mammal.* 42: 24-36.
- Getz L. L. (1972). Social structure and aggressive behavior in a population of *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mammal.* 53: 310-317.

- Getz L. L., Carter C. S. & Gavish L. (1981). The mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: field and laboratory evidence for pair-bonding. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 189-194.
- Getz L. L., Larson C. M. & Lindstrom K. A. (1992). *Blarina brevicauda* as a predator on nestling voles. *J. Mammal.* 73(3): 591-596.
- Gromov I. M. & Erbayeva M. A. (1995). The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents. Russian Academy of Science, Zoological Institute, St. Peterburg, Russia. [in Russian]
- Gromov V. S. (2003). Social structure of family groups in the social vole *Microtus socialis* under laboratory and semi-natural conditions. *Zool. Zh.* 82: 94-103. [in Russian]
- Gromov V. S. (2003). Territorial structure and social organization in the Brandt's vole (*Lasiopodomys brandti*) under semi-natural conditions. *Zool. Zh.* 82: 852-861. [in Russian]
- Gromov V. S. (2004). Social behavior of the common vole, *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolae), in family groups under laboratory conditions. *Zool. Zh.* 83: 493-502. [in Russian]
- Gromov V.S. (2005a). Types of spatial-and-ethological population structure in rodents. *Zool. Zh.* 84: 1003-1014. [in Russian].
- Gromov V.S. (2007). Parental care in captive social vole (*Microtus socialis*). *Zool. Zh.* 86: 1389-1397. [in Russian].
- Gubernick D. J. & Teferi T. (2000). Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. *Proc. R. Soc. London, B.* 267: 147-150.
- Guerra R. F. & Nunes C. R. (2001). Effects of litter size on maternal care, body weight and infant development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behav. Process.* 55:127–142.
- Hartung T. G. & Dewsbury D. A. (1979). Paternal behavior in six species of muroid rodents. *Behav. Neur. Biol.* 26: 466-478.
- Hayes L. D. & Solomon N. G. (2006). Mechanisms of maternal investment by communal prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Anim. Behav.* 72: 1069-1080.
- Hayssen V., Van Tiehoven A. & Van Tiehoven A. (1993). Asdell's patterns of mammalian reproduction: a compendium of species-specific data. Cornell University Press, Comstock.

- Heise S. (1999). Urine marking in relation to the social structure in groups of related and unrelated common voles (*Microtus arvalis*, Pallas, 1779). In: Johnston R. E., Muller-Schwarze D. & Sorensen P. (ed.). *Advances in chemical communication in vertebrates*. New York: Plenum, pp. 257 – 265.
- Heise S. R. & Rozenfeld F. M. (2002). Effect of odour cues on the exploratory behaviour of female common voles living in matriarchal groups. *Behaviour* 139: 897-911.
- Jannett F. J. Jr. (1978). The density-dependent formation of extended maternal families of the montane vole (*Microtus montanus nanus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 245-263.
- Jannett F. J. Jr. (1981). Sex ratios in high-density populations of the montane vole, *Microtus montanus*, and the behavior of territorial males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 297-307.
- Jannett F. J. Jr. (1982). Nesting patterns of adult voles, *Microtus montanus*, in field populations. *J. Mammal.* 63: 495-498.
- Jonge G. de (1982). Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition. *Behaviour* 84: 1-73.
- Kratochvíl J. (1959). Hraboš polní, *Microtus arvalis*. Nakladatelství ČSAV, Praha.
- Lazarus J. & Inglis I. R. (1986). Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Anim. Behav.* 34: 1791-1804.
- Levy N. (1995). Parental behavior in the Guenther's vole (*Microtus guentheri*). M. Sc. thesis, Hebrew University, Israel. [in Hebrew]
- Li X. S. & Wang D. H. (2005). Suppression of thermogenic capacity during reproduction in primiparous brandt's voles (*Microtus brandti*). *J. Therm. Biol.* 30: 431-436.
- Libhaber N. & Eilam D. (2004). Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size. *J. Mammal.* 85(4): 748-755.
- Lonstein J. S. & De Vries G. J. (2001). Social influences on parental and nonparental responses towards pups in virgin female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *J. Comp. Psychol.* 115: 53-61.
- MacDonald D. & Barrett P. (1993). Collins Field Guide – Mammals of Britain & Europe. Harpers Collins, pp. 256-258.
- Mackin-Rogalska R. (1979). Elements of the spatial organisation of a common vole population. *Acta Theriol.* 24: 171–199.

- Madison D. M. (1980). Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 65-71.
- Madison D. M. (1981). Time patterning of nest visitation by lactating meadow voles. *J. Mammal.* 62: 389-391.
- Maynard Smith J. (1977). Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.* 25: 1-9.
- McGuire B. & Bemis W. E. (2007). Litter size influences maternal but not paternal care in three species of voles, as measured by nest attendance. *J. Mammal.* 88(6): 1420-1426.
- McGuire B. & Bemis W. E. (2007). Parental care. In: Wolff J. O. and Sherman P. W. (ed.). *Rodent societies*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, pp. 231-242.
- McGuire B. & Novak M. (1984). A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*). *Anim. Behav.* 32: 1132-1141.
- McGuire B. & Novak M. (1986). Parental care and its relationship to social organization in the montane vole (*Microtus montanus*). *J. Mammal.* 67(2): 305-311.
- McGuire B. (1988). Effects of cross-fostering on parental behavior of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *J. Mammal.* 69(2): 332-341.
- McGuire B., Henyey E., McCue E. And Bemis W. E. (2003). Parental behavior at parturition in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *J. Mammal.* 84(2): 513-523.
- McGuire B., Russell K. D., Mahoney T. & Novak M. (1992). The effects of mate removal on pregnancy success in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) and meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Biol. Reprod.* 47: 37-42.
- Mendelsohn H. & Yom-Tov Y. (1999). *Fauna Palaestina: Mammalian of Israel*. Keterpress Enterprise, Jerulasem, Israel.
- Oliveras D. & Novak M. (1986). A comparison of paternal behavior in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), the pine vole (*M. pinetorum*), and the prairie vole (*M. ochrogaster*). *Anim. Behav.* 34: 519-526.
- Parker K. J. & Lee T. M. (2001). Social and environmental factors influence the suppression of pup-directed aggression and development of paternal behavior in captive meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *J. Comp. Psychol.* 115: 331-336.
- Piovanotti M. R. A. & Vieira M. L. (2004). Presence of the father and parental experience have differentiated effects on pup development in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Behav. Process.* 66(2): 107-117.

- Priestnall R. (1972). Effects of litter size on the behaviour of lactating female mice (*Mus musculus*). *Anim. Behav.* 20: 386–394.
- Reichstein H. (1960). Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). *Z. Säugetierkunde* 25: 150-169.
- Reichstein H. (1964). Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). *Z. Wiss. Zool.* 170: 112-222.
- Roberts R. L., Williams J. R., Wang A. K. & Carter C. S. (1998). Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: Influence of the sire and geographic variation. *Anim. Behav.* 55: 1131-1140.
- Robovský J., Řičánková V., Špoutil F. & Zrzavý J. Evolutionary polarization of arvicoline enamel characters and schmelzmusters of *Alticola strelzovi* and *Lasiopodomys brandti*. In prep.
- Sachser N., Schwarz-Weig E., Keil A. & Epplen J. T. (1999). Behavioural strategies, testis size, and reproductive success in two caviomorph rodents with different mating systems. *Behaviour* 136: 1203–1217.
- Schradin C. & Pillay N. (2005). The influence of the father on offspring development in the striped mouse. *Behav. Ecol.* 16(2): 450-455.
- Schubert M., Pillay N. & Schradin C. (2009). Parental and alloparental care in a polygynous mammal. *J. Mammal.* 90(3): 724-731.
- Smorkatcheva A. V. (1999). The social organisation of the mandarine vole (*Lasiopodomys mandarinus*) during the reproductive period. *Z. Säugetierkunde* 64: 344-355.
- Smorkatcheva A. V. (2003). Parental care in the captive mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus*. *Can. J. Zool.* 81: 1339-1345.
- Solomon N. G. (1993). Comparison of parental behavior in male and female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Can. J. Zool.* 71: 434-437.
- Stubbe A. & Janke S. (1994). Some aspects of social behaviour in the vole *Microtus brandti* (Radde, 1861). *Pol. Ecol. Stud.* 20: 449–457.
- Stube A. & Endepols S. (1990). Acoustic communication of young and parental response in *Microtus brandti* (Radde, 1861). *Zool. Jahrb. Syst.* 117:383-397.
- Thomas J. A. & Birney E. C. (1979). Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 171-186.

- Timonin M. E. & Wynne-Edwards K. E. (2006). Neither reduced photoperiod, nor female-related social cues, nor increased maternal thermal stress result in a paternally responsive *Phodopus sungorus* male. *Physiol. Behav.* 88: 309-316.
- Trivers R. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell B. (ed.). *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Chicago: Aldine, pp. 136-179.
- Wang Z. & Novak M. A. (1992). Influence of the social environment on parental behavior and pup development of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) and prairie voles (*M. ochrogaster*). *J. Comp. Psychol.* 106: 163-171.
- Werren J. H., Gross M. R. & Shine R. (1980). Paternity and the evolution of male parental care. *J. Theor. Biol.* 82: 619–631.
- Wilson C. (1982). Parent-young contact in prairie and meadow voles. *J. Mammal.* 63: 300-305.
- Winkler D.W. (1987). A general model for parental care. *Am. Nat.* 130: 526-543.
- Wolff J. O. & Macdonald D. W. (2004). Promiscuous females protect their offspring. *Trends Ecol. Evol.* 19: 127-134.
- Wolff J. O. & Sherman P. W. (2007). *Rodent Societies – An Ecological and Evolutionary Perspective*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Woodroffe R. & Vincent A. (1994). Mother's little helpers: patterns of males care in mammals. *Elsevier Science* 9(8): 294-297.
- Wynne-Edwards K. E & Lisk R. D. (1989). Differential effects of paternal presence on pup survival in two species of dwarf hamster (*Phodopus sungorus* and *Phodopus campbelli*). *Physiol. Behav.* 45: 465-469.
- Xie X., Sun R. & Fang J. (1994). The mating system and reproduction of Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Acta Zool. Sin.* 40: 262-265. [in Chinese]
- Yin F. & Fang J. (1998). Comparison of parental behavior in Brandt's voles. *Acta Theriol. Sin.* 18: 277-281. [In Chinese]
- Yu X. & Fang J. (2003). A preliminary study on effects of kinship on parental care and infanticide of Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Acta Theriol. Sin.* 23: 326-331. [In Chinese]
- Yu X., Sun R. & Fang J. (2004). Effect of kinship on social behavior in Brandt's voles (*Microtus brandti*). *J. Ethol.* 22: 17–22.
- Yu X., Sun R. & Fang J. (2005). Effect of kinship on parental care and infanticide in Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Biologia, Bratislava* 60(2): 221-226.

- Zakharov K. V. & Zorenko T. A. (1995). The main factors determining the domination of females in the groups of common voles *Microtus arvalis* form *obscurus* of different sexes (Rodentia, Arvicolinae). *Zool. Zhurn.* 74:124–135. [in Russian]
- Zhang J. & Zhong W. (1981). On the colonial structure of Brandt's vole in burrow units. *Acta Theriol. Sin.* 1: 51-56. [In Chinese]
- Zhong W., Wang G., Zhou Q. & Wang G. (2007). Communal food caches and social groups of Brandt's voles in the typical steppes of Inner Mongolia, China. *J. Arid. Environ.* 68: 398-407.
- Zorenko T. A. & Yakobsoche G. Kh. (1986). Osobennosti razvitiya polevki Brandta (*Lasiopodomys brandti*, Radde) v postnatal'nom ontogeneze. In: Okhrana, ekologiya i etologiya zivotnykh. Sbornik nauchnykh trudov. Riga, LGU im. P. Stychki, pp. 25-42.
- Zorenko T. A. (1979). Struktura poselenii obyknovЕННОI polevki *Microtus arvalis* Pall: Dinamika populyacii i povedenie pozvonochnykh zivotnykh v Latviiskoi SSR. *Riga:* 78-101. [in Russian]
- Zorenko T. A., Smorkatcheva A. V. & Aksyonova T. G. (1994). Reproduction and postnatal ontogenesis of the mandarine vole *Lasiopodomys mandarinus* Milne-Edwards, and a comparison with Brandt's vole *L. brandti* Radde (Rodentia, Cricetidae). *Zool. Zh.* 73: 120-129.

7. Příloha

Tab 5. Párové porovnání mezidruhových rozdílů mezi *M. arvalis* a *M. brandti*. (Mann-Whitney U test). Trvání je uvedeno v sekundách.

aktivity trvání (s)	<i>M. arvalis</i> (n = 15)		<i>M. brandti</i> (n = 15)		U	p
	M	SE	M	SE		
celková interak. s mlád'aty	3175,8	71,0	3372,0	71,0	69,00	0,074
oba rodiče a mlád'ata	2418,0	145,3	2886,8	127,6	58,00	0,025*

M-průměr, SE-standardní odchylka, *p<0,05

Tab 6. Párové porovnání mezidruhových rozdílů mezi *M. arvalis* a *M. guentheri*. (Mann-Whitney U test). Trvání je uvedeno v sekundách.

aktivity trvání (s)	<i>M. arvalis</i> (n = 15)		<i>M. guentheri</i> (n = 15)		U	p
	M	SE	M	SE		
celková interak. s mlád'aty	3175,8	71,0	2655,8	116,3	37,00	0,002**
oba rodiče a mlád'ata	2418,0	145,3	1604,2	131,6	33,00	0,001**

M-průměr, SE-standardní odchylka, **p<0,01

Tab 7. Párové porovnání mezidruhových rozdílů mezi *M. guentheri* a *M. brandti*. (Mann-Whitney U test). Trvání je uvedeno v sekundách.

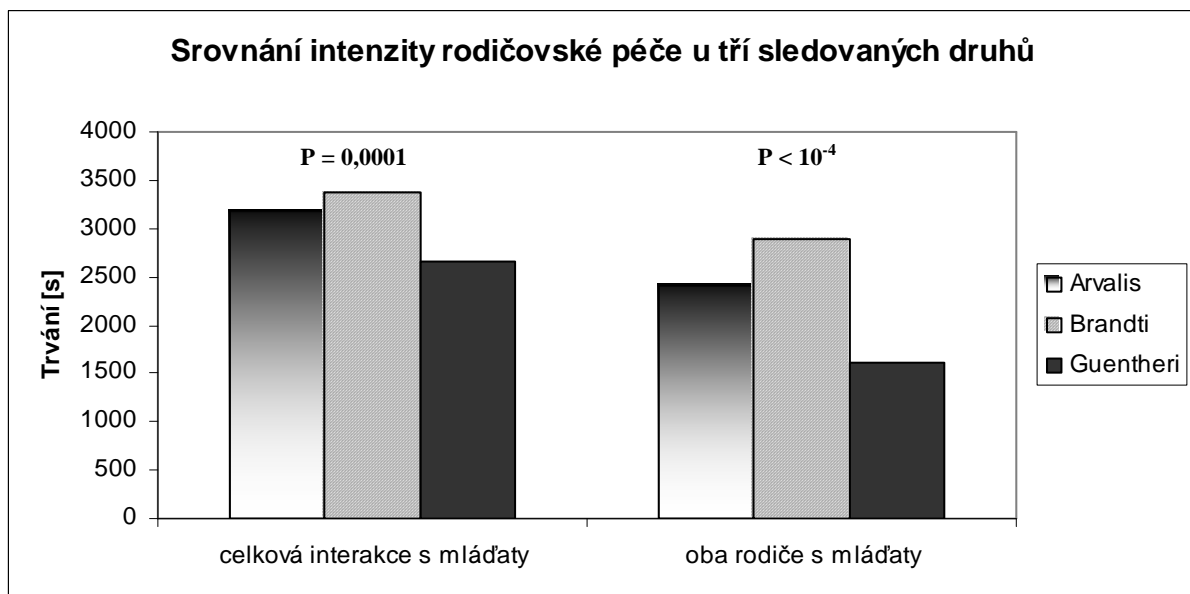
aktivity trvání (s)	<i>M. guentheri</i> (n = 15)		<i>M. brandti</i> (n = 15)		U	p
	M	SE	M	SE		
celková interak. s mlád'aty	2655,8	116,3	3372,0	71,0	19,00	0,0001***
oba rodiče a mlád'ata	1604,2	131,6	2886,8	127,6	7,50	0,00001****

M-průměr, SE-standardní odchylka, ***p<0,001, ****p<0,0001

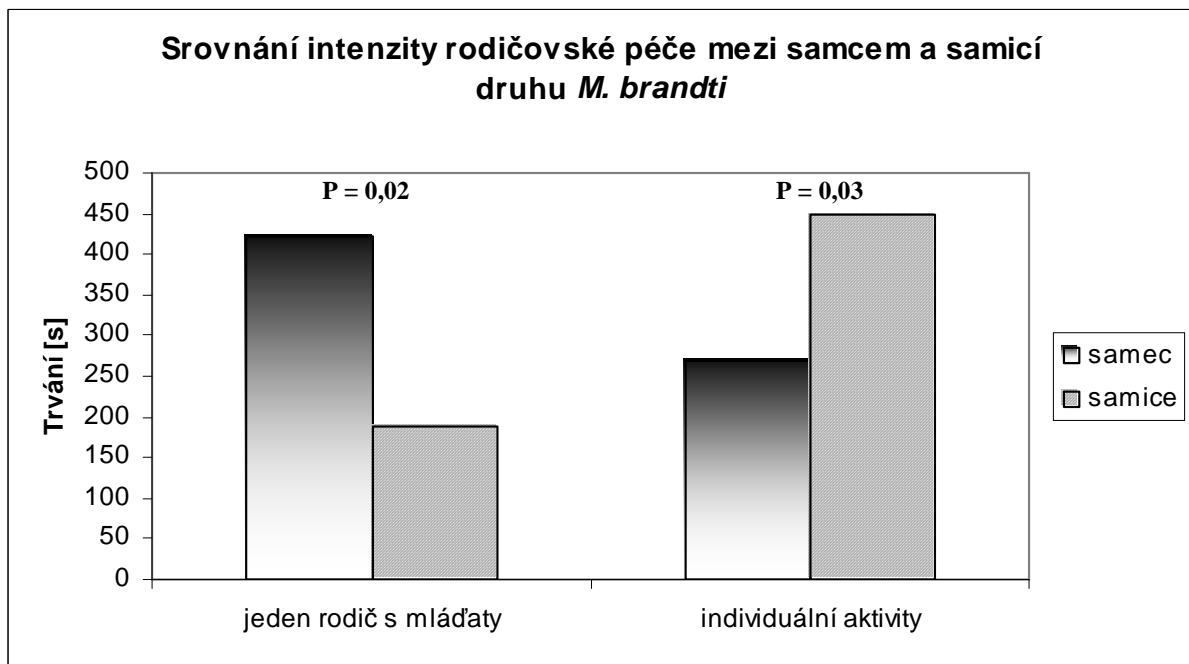
Tab. 9. Průměrná váha dospělé samice a mláďat v prvních třech týdnech života u tří studovaných druhů hrabošů (Reichstein 1964, Zorenko & Yakobsoche 1986, Cohen-Shlagman et al. 1984).

Věk [dny]	Váha [g]		
	<i>M. arvalis</i>	<i>M. brandti</i>	<i>M. guentheri</i>
0	1,98	2,10	2,80
2	2,63	2,76	3,33
4	3,44	3,62	4,03
6	4,12	4,76	5,08
8	4,91	6,25	6,27
10	5,57	8,20	7,00
12	6,31	9,53	7,78
14	7,01	11,08	9,17
16	7,84	12,88	10,55
18	8,44	14,96	13,05
20	8,90	17,39	16,15
samice	21,30	35,10	52,80

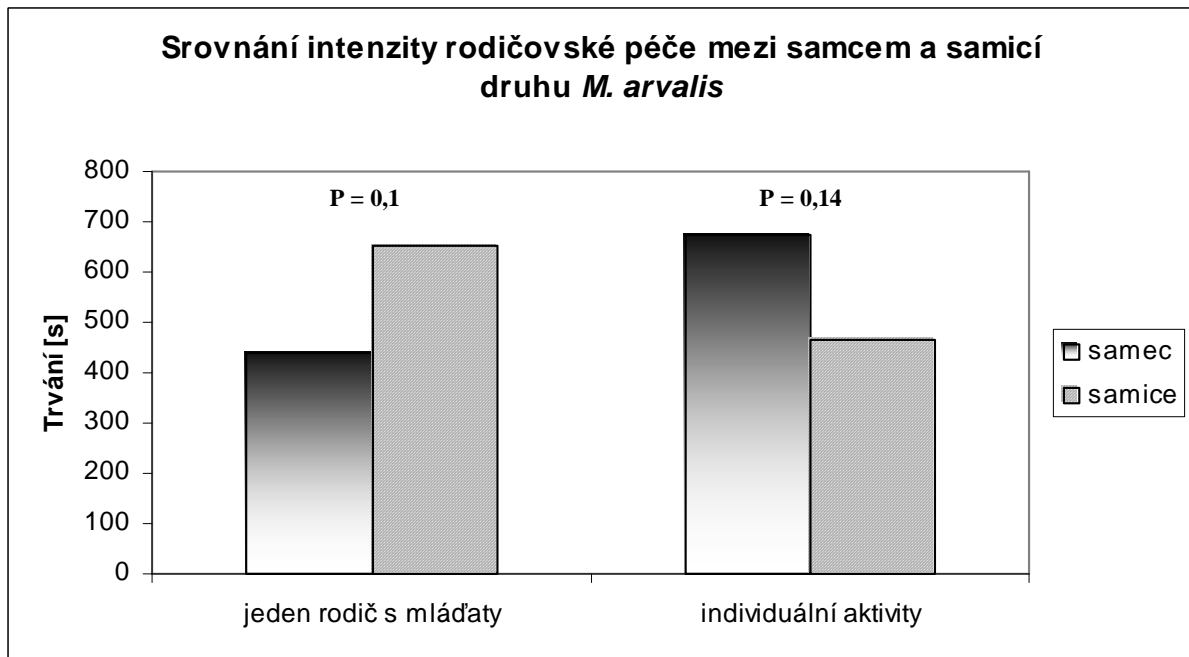
Graf 1. Srovnání intenzity rodičovské péče u druhů *M. arvalis*, *M. brandti* a *M. guentheri*.



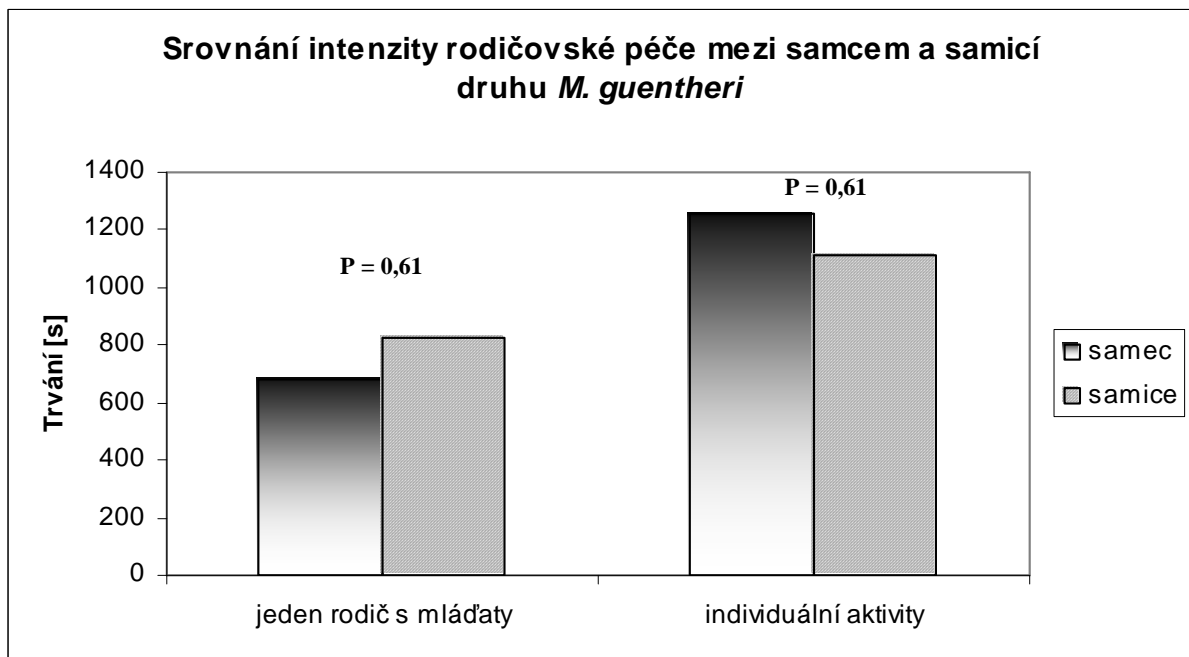
Graf 2. Srovnání intenzity rodičovské péče mezi samcem a samicí druhu *M. brandti*.



Graf 3. Srovnání intenzity rodičovské péče mezi samcem a samicí druhu *M. arvalis*.



Graf 4. Srovnání intenzity rodičovské péče mezi samcem a samicí druhu *M. guentheri*.



Graf 8. Srovnání intenzity otcovské a mateřské péče u druhů *M. arvalis*, *M. brandti* a *M. guentheri*.

