

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Zemědělská fakulta  
Katedra biologických disciplín

Etogram hraboše Güntherova  
(*Microtus guentheri*) se zaměřením na  
sociální prvky chování

Magisterská diplomová práce



Bc. Lenka Brixová

Vedoucí práce:  
RNDr. Věra Pavelková, PhD., PŘF JČU

České Budějovice, 2011

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH  
Zemědělská fakulta  
Akademický rok: 2009/2010

**ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE**  
(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Bc. Lenka BRIXOVÁ**  
Osobní číslo: **Z09720**  
Studijní program: **N4106 Zemědělská specializace**  
Studijní obor: **Biologie a ochrana zájmových organismů**  
Název tématu: **Etogram hraboše Güntherova (*Microtus guentheri*) se zaměřením na sociální prvky chování**  
Zadávající katedra: **Katedra biologických disciplin**

Z á s a d y p r o v y p r a c o v á n í :

Cíl: 1) vytvořit etogram pro *M.guentheri* se zaměřením na sociální prvky chování;  
2) porovnat chování *M.guentheri* s dalšími druhy hrabošů.  
Zpracování etogramu na základě 15ti minutových nahrávek chování dvojic adultních i juvenilních zvířat obou pohlaví.

Rozsah grafických prací: tabulky, grafy, mapy a fotografická příloha  
Rozsah pracovní zprávy: 40 stran textu  
Forma zpracování diplomové práce: tištěná

Seznam odborné literatury:

Lehner, 1998: Handbook of ethological methods, 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 692 pp.

Grant & Mackintosh, 1963: A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. Behaviour, 21: 246-259.

Colvin, 1973: Agonistic behaviour in males of five species of voles Microtus. Animal Behaviour, 21: 471-480.

Dewsbury & Hartung, 1982: Copulatory behavior of three species of Microtus. Journal of Mammalogy, 63(2): 306-309.

McGuire & Novak, 1982: A comparison of maternal behavior in three species of voles (Microtus pennsylvanicus, M. pinetorum, and M. ochrogaster) using a laboratory system. Pp. 139-146. In Byers (ed.), 1982: Proceedings of the Sixth Eastern Pine and Meadow Vole Symposium, Harpers Ferry, WV (Covers, Frontmatter, Contents).

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Věra Řičánková, Ph.D.  
Přírodovědecká fakulta

Datum zadání diplomové práce: 15. února 2010

Termín odevzdání diplomové práce: 30. dubna 2011

V. Z.  
prof. Ing. Miloslav Šoch, CSc.

děkan

JIHOČESKÁ UNIVERZITA  
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH  
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA  
studijní oddělení  
Studentská 13  
370 05 České Budějovice

doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.

vedoucí katedry

V Českých Budějovicích dne 3. března 2010

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 18. 4. 2011

.....  
Lenka Brixová

## **Souhrn**

Předkládaná diplomová práce obsahuje podrobný popis jednotlivých prvků sociálního chování hraboše Güntherova, od agonistických, přes investigativní a přátelské až po reprodukční. Uvedená chování byla pozorována především při pokusech, v nichž byli do neutrálního prostředí pokusného terária umístěni dva známí nebo cizí jedinci stejného či opačného pohlaví, zařazena však byla také anekdotická pozorování vzniklá mimo vlastní pokusy. Sledováno bylo jak chování mladých jedinců, tak chování dospělců. Každý z pozorovaných prvků chování je popsán, zasazen do kontextu, interpretován a porovnán s chováním uváděným u jiných druhů hrabošů, případně dalších hlodavců. Výsledkem je podrobný etogram, který bude moci být využit pro budoucí etologické studie tohoto druhu.

**Klíčová slova:** etogram; hraboš Güntherův; *Microtus guentheri*; sociální chování.

## **Summary**

This master thesis contains detailed description of the elements of Günther's vole social behaviour, from agonistic, investigative, and amicable, to reproductive behaviour. The behaviour of voles was observed primarily in experiments, although some anecdotic observations made outside the experiments were also used. During the experiments, two same-sex or opposite-sex individuals, familiar or strange to each other, were placed in novel environment of experimental terrarium, and their behaviour was recorded. Adult as well as young voles were used. Each of the observed behavioural elements is described, put into context, interpreted and compared with behaviour reported from other vole species. Sometimes, the comparison with other rodents is also included. The resulting ethogram will be helpful in future ethological studies of this species.

**Key words:** ethogram; Günther's vole; *Microtus guentheri*; social behaviour.

## **Poděkování**

Můj dík patří Věře, která mi vždy byla ochotná pomoci a poradit, Míše Eliášové za zapůjčení kazet s videonahrávkami jejích pokusů, a docentu Františku Sedláčkovi za laskavé zapůjčení digitální videokamery, bez které by bylo celé následné hodnocení zaznamenaného chování výrazně složitější.

# OBSAH

<b>1. ÚVOD</b> .....	<b>1</b>
<b>1.1. BIOLOGIE HRABOŠE GÜNTHEROVA</b> .....	<b>2</b>
<b>1.2. POZNATKY Z ETOLOGIE JINÝCH DRUHŮ HRABOŠŮ</b> .....	<b>6</b>
<b>1.3. CÍLE</b> .....	<b>8</b>
<b>2. MATERIÁL A METODIKA</b> .....	<b>10</b>
<b>2.1. CHOVNÁ KOLONIE</b> .....	<b>10</b>
<b>2.2. POKUSNÉ PROSTŘEDÍ</b> .....	<b>10</b>
<b>2.3. PRŮBĚH POKUSU</b> .....	<b>10</b>
<b>2.4. POČET POKUSŮ A JEJICH HODNOCENÍ</b> .....	<b>11</b>
<b>3. VÝSLEDKY A DISKUZE</b> .....	<b>12</b>
<b>3.1. AGONISTICKÉ PRVKY CHOVÁNÍ</b> .....	<b>19</b>
<b>3.2. INVESTIGATIVNÍ (NEUTRÁLNÍ) A PŘÁTELSKÉ PRVKY CHOVÁNÍ</b> .....	<b>25</b>
<b>3.3. REPRODUKČNÍ CHOVÁNÍ</b> .....	<b>30</b>
<b>4. ZÁVĚR</b> .....	<b>33</b>
<b>5. CITOVANÁ LITERATURA</b> .....	<b>34</b>

# 1. Úvod

Znát repertoár prvků chování živočišného druhu, který má být předmětem etologických výzkumů, je jednou ze základních podmínek, které je nutné před zahájením takového výzkumu splňovat. Jedním ze způsobů, jak toho docílit, je zajistit si etogram daného druhu. Ten však pro mnoho druhů není dostupný a ve výzkumech proto bývá používán popis pozorovaných prvků chování od jiných zástupců stejného taxonu, často nijak blízce příbuzných (pro hraboše např. myší nebo potkanů), což ovšem může vést k poněkud zkreslenému výběru jednotlivých kategorií chování. Je tomu tak obzvláště tehdy, pokud studovaný druh vykazuje běžně chování, které je u výchozího druhu (z jehož etogramu vycházíme) natolik vzácné, že mu nebyla přiřazena samostatná kategorie a bylo zařazeno pod širší definici jiného chování. Důsledkem pak je, že u studovaného druhu bude výzkumník hodnotit dva samostatné výrazové projevy jako projev jeden, i když mají každý poněkud odlišný význam.

Rod hraboš (*Microtus*, Arvicolinae) zahrnuje přes šedesát blízce příbuzných druhů z holarktické oblasti (Nowak, 1991; Musser & Carleton, 2005), které se však výrazně odlišují svým sociálním uspořádáním, reprodukčním systémem a dalšími bionomickými znaky (Tamarin et al., 1990). Díky tomu jsou zástupci tohoto rodu vyhledávaným modelem pro komparativní eto-ekologické studie, především v Severní Americe. Žádoucí je doplnění těchto studií o evropské a asijské druhy hrabošů, čímž by při potvrzení výsledků studií severoamerických druhů získaly testované hypotézy na síle. V České republice probíhají tyto výzkumy téměř výhradně na hraboši polním (*M. arvalis*), který je jedním ze tří druhů zastupujících rod *Microtus* v české fauně. Druhé dva druhy – hraboš mokřadní (*M. agrestis*) a hraboš podzemní (*M. subterraneus*) – využívány nebývají pro svou větší vzácnost a problematičtější množení v chovu. Bylo by však možné zapojit do výzkumu euroasijské druhy, které na našem území sice nežijí, ale bývají chovány českými zoologickými zahradami nebo soukromníky a jsou proto dostupné – nejdostupnějším a pro své bezproblémové množení nejvhodnějším z nich je hraboš Güntherův (*M. guentheri*). Jakýkoliv popis jeho etologických projevů uplatňovaných při setkání s jinými jedinci ovšem v literatuře chybí, veškeré prozatímní výzkumy tohoto druhu



byly směřovány na jeho taxonomii, ontogenezi, reprodukci a výskyt. Předkládaná diplomová práce má za cíl tuto mezeru ve znalostech zacelit sestavením etogramu zaměřeného na sociální prvky chování, který by mohl být využit pro účely budoucích etologických výzkumů tohoto druhu.

## 1.1. Biologie hraboše Güntherova

Hraboš Güntherův, také nazývaný hraboš levantský (*Microtus guentheri* Danford & Alston, 1880), je koloniální druh hlodavce obývající otevřené travnaté oblasti jihovýchodní části Balkánského poloostrova, Malé Asie, SZ Iránu a středomořského pobřeží Sýrie, Libanonu a Izraele s centrem výskytu v turecké Anatólii (Çolak et al., 1998; Kryštufek & Vohralík, 2005). S oblibou obývá zemědělskou krajinu, především okraje obilných polí, uvnitř se však trvale nedokáže udržet, neboť při orbě jsou jeho nehluboko uložené podzemní systémy zničeny (Yavuz et al., 2010). Vzhledem k tomu, že jeho populace stejně jako u jiných druhů hrabošů výrazně fluktuují a v některých letech dochází k silnému přemnožení, je v oblasti svého výskytu považován za významného polního škůdce (Kryštufek & Vohralík, 2005).

Jeho taxonomické zařazení podle Mussera a Carletona (2005) je následující:

**Řád:** Hlodavci (Rodentia)

**Nadčeleď:** Muroidea

**Čeleď:** Křečkovití (Cricetidae)

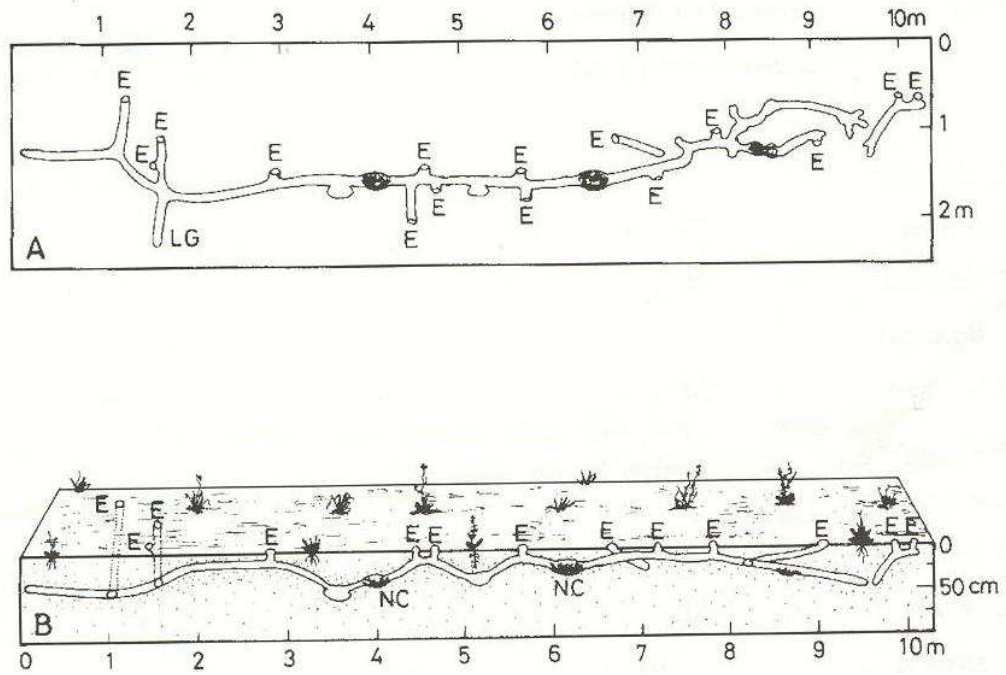
**Podčeleď:** Hrabošovité (Arvicolinae)

**Rod:** Hraboš (*Microtus*)

**Podrod:** *Microtus*

**Species group:** *socialis*

Hraboši Güntherovi si vytvářejí podzemní systémy chodeb, vybavené mnoha vstupními otvory propojenými na povrchu ochozy ušlapané trávy, několika hnízdními komorami vystlanými suchou travou a někdy rovněž slepými chodbami (obr. 1, 2). Obvyklá délka těchto systémů je okolo deseti metrů, někdy i více. Celý systém bývá umístěn 10-15 cm pod povrchem půdy, ale některé z jeho chodeb mohou vést až 80 cm pod povrch. Hraboši Güntherovi si nezřizují žádné specializované spížirny ani podzemní latríny, namísto toho chodí kálet na povrch nor



**Obr. 1:** Nákres vzhledu a umístění systémů chodeb hraboše levantského (převzato z Çolak et al., 1998). A – celkový tvar, B – umístění v zemi, E – vstupní chodba, NC – hnízdní komora, LG – boční chodba.



**Obr. 2:** Hraboš Güntherův ve vstupním otvoru do podzemního systému chodeb. Foto Důrzan Cířano.

těsně ke vstupním otvorům a hromádky čerstvého trusu u vstupních otvorů tak jsou bezpečnou známkou toho, že systém chodeb je obýván (Çolak et al., 1998).

Aktivní jsou hraboši Güntherovi v průběhu celého roku, nehibernují (Çolak et al., 1998). Na povrch nor vycházejí v jakoukoliv denní dobu, pokud teplota nepřesahuje 25°C; při vyšších teplotách zůstávají ve svých podzemních chodbách, aby se vyhnuli přehřátí (Cohen-Shlagman et al., 1984a).

Hlavní složkou potravy jsou jednoleté rostliny rašící s příchodem dešťů, především různé druhy trav, z nichž upřednostňují zelené části před semeny (Cohen-Shlagman et al., 1984a; Çolak et al., 1998). Hraboši si rostliny často zatahují do svého podzemního systému chodeb, ovšem speciální potravní komory v norách přítomny nejsou a potrava bývá záhy zkonsumována (Çolak et al., 1998).

K rozmnožování dochází v průběhu celého roku s výjimkou nejsušších letních měsíců, nejintenzivnější rozmnožování pak nastává během mírné, deštivé zimy, kdy je dostatek potravy (Cohen-Shlagman et al., 1984a; Çolak et al., 1998). V laboratoři se množí během celého roku (German, 1990).

Samičky dosahují pohlavní dospělosti někdy již poměrně záhy po odstavu – byly zaznamenány případy 26 dnů staré samičky v prokazatelně reproduktivní kondici a chycena byla rovněž březí samice stará jen 36 dní (Cohen-Shlagman et al., 1984a) – přesto většina samic poprvé zabřeze až přibližně ve dvou měsících věku (Cohen-Shlagman et al., 1984b) a s rychlostí pohlavního dospívání např. hrabošů polních, jejichž samičky dospívají někdy již ve 14 dnech, typicky do 28 dnů (Boyce & Boyce, 1988a; Tkadlec & Zejda, 1995) se tak nemohou rovnat. Samci dospívají později, obvykle ne dříve než v 73 dnech (ale ne později než v 98 dnech, German, 1993), i když jsou známy případy třicetidenních plodných samců (Cohen-Shlagman et al., 1984b; Çolak et al., 1998). Přesto celých 83% zvířat je ve věku 32 dní ještě pohlavně nedospělých (German, 1993).

Reprodukční systém není znám, některé studie však naznačují, že by se mohlo jednat o monogamii (Libhaber & Eilam, 2002), na kterou nasvědčuje především významný podíl otcovské péče v laboratorních podmínkách. Pro monogamii rovněž svědčí terénní studie, při nichž byl pravidelně v jednom podzemním systému chodeb nacházen jen pár dospělých zvířat (Çolak et al., 1998), na druhou stranu Ondrias (1965) uvádí nálezy hnízd s mláďaty různého stáří, tedy od několika různých samic, což by nasvědčovalo na polygynii a společnou hnízdní péči. Společná hnízdní péče byla rovněž pozorována při harémovém chovu v laboratoři (German, 1990).



**Obr. 3:** Nahore: čtyři dny stará mláďata; uprostřed: mláďata ve věku sedm dní; dole: odstavený juvenilní jedinec ve věku 22 dní (na boku do srsti vystřížený trojúhelník za účelem individuální identifikace jedinců). Foto autorka.



Ovulace je stejně jako u jiných druhů hrabošů indukovaná pářením, které je proto velice intenzivní – až 30 kopulací během jediné říje (Bodenheimer & Sulman, 1946; Çolak et al., 1998). Březost trvá 20-21 dní a ihned po porodu samice přichází opět do říje (post-partum estrus) (Cohen-Shlagman et al., 1984b). Průměrný počet mláďat ve vrhu se liší podle oblasti – v Izraeli je to 8,82 (Cohen-Shlagman et al., 1984a), v Řecku jen 5,6 (Ondrias, 1965). V laboratorních podmínkách bývá počet mláďat ve vrhu nižší než v přírodě (Cohen-Shlagman et al., 1984b).

Mláďata jsou altriciální, holá a slepá, až na několik 1-2 mm dlouhých vibrisů na čenichu (Çolak et al., 1998). Srst jim začíná růst poprvé na zádech, která se ve dvou dnech věku tmavě zbarví a ve čtyřech dnech již jsou patrné krátké chlupy (obr.3). V sedmi dnech jsou již znatelné rovněž chlupy na břiše (Cohen-Shlagman et al., 1984b; Çolak et al., 1998). Zuby prorážejí 5. den, oči a uši se otevírají mezi desátým a třináctým dnem (Cohen-Shlagman et al., 1984b; Çolak et al., 1998) a ve stejnou dobu mláďata začínají přijímat kromě mateřského mléka rovněž zelenou potravu. Nejpozději do dvaceti dnů věku jsou pak samicí odstavena (Cohen-Shlagman et al., 1984b).

## **1.2. Poznatky z etologie jiných druhů hrabošů**

Výzkum chování hrabošů a podrobný popis jeho jednotlivých prvků byl v minulosti orientován především do oblastí agonistických projevů, méně také na páření a okrajově na hru. Jiné přátelské či neutrální projevy byly zkoumány jen minimálně.

Pro několik druhů hrabošů existuje poměrně podrobný etogram agonistického chování. Zřejmě nejrozsáhlejšími studiemi jsou v tomto směru Clarkeova (1956), zaměřená na agresivní chování hraboše mokřadního, a Dienskeova (1979), zabývající se chováním hrabošů polních a mokřadních při vzájemných střetech a zahrnující vedle agonistického chování i další pozorované projevy. Dienske (1979) vedle podrobného popisu chování obou druhů zjišťoval také, do jaké míry se vzájemně ve svých projevech liší. Ukázalo se, že samotné prvky chování, které zvířata projevují, jsou u obou druhů stejné a je možné pro ně použít stejný etogram, výrazně se ale liší jejich intenzita a četnost užití v daném kontextu. Dvojice dospělých hrabošů polních stejného pohlaví vykazovaly všeobecně mnohem vyšší míru agonismu ve formě

boxování, honiček a zápasů, které často vedly po jisté době k úmrtí jednoho ze zvířat; naopak u hrabošů mokřadních se agonismus mezi zvířaty téhož pohlaví projevoval spíše ve své pasivní formě, tedy vzájemným vyhýbáním se.

Dienske rovněž u obou druhů pozoroval, že příslušníci opačných pohlaví obvykle nejpozději do tří dnů od společného umístění do jedné ubikace utvoří sociální skupinu, a to dříve u hraboše polního, který je sociálnějším z obou druhů. V prvních několika minutách či hodinách po setkání, kdy se ještě zvířata neznají, se sice obvykle vyskytuje trocha agonismu, ten ale postupně vyprchává a spolu s tím stoupá četnost kontaktního sezení a vzájemného čištění (allogroomingu). U dobře se znajících jedinců zabírá kontaktní sezení poměrně značný podíl společně tráveného času a typické je sdílení hnízda, allogrooming již však bývá pozorován jen výjimečně. Z toho Dienske usuzoval, že allogrooming souvisí s obdobím, kdy je skupina teprve v raných fázích své formace a ještě není stabilní; po její stabilizaci mizí. Agonismus u jedinců z jedné sociální skupiny měl podle jeho pozorování u obou druhů nanejvýše formu hrozeb, bránění potravy nebo dominantních střetů, opravdové boje se však prakticky nevyskytovaly.

Další doklad o tom, že prvky agonistického chování bývají u hrabošů stejné, ale výrazně se liší frekvence a kontext jejich užití, přinesli např. Pierce et al. (1991) svou studií na hraboši préríjním (*Microtus ochrogaster*) a hraboši horském (*M. montanus*). Dospělí hraboši horští stejného pohlaví se v pokusech výrazně častěji uchýlovali ke vzpřímené hrozbě a útěku, zatímco u hrabošů préríjních byl častěji pozorován výpad proti druhému jedinci. Také cíle útoků se u obou druhů lišily: u hrabošů préríjních to byl zadek, zatímco u hrabošů horských boky.

Hravým chováním mláďat se u několika druhů hlodavců včetně hrabošů rozsáhle zabývali Pellis a kolektiv jeho spolupracovníků (např. Pellis & Pellis, 1987; Pellis et al., 1989; Pierce et al., 1991; Pellis & McKenna, 1995; Pellis & Pellis, 1997). Jejich poznatky naznačují, že na rozdíl od křečků nebo potkanů, kde je hravé chování juvenilní formou bojů, u hrabošů je spíše juvenilní formou sexuálních interakcí. Hravé chování je u hrabošů typické tím, že i když připomíná agresivní boj, chybí při něm kousání a namísto toho „útočící“ jedinec pouze projíždí svým čenichem srst druhého a případně ji může i začít lízat čistit (Pellis et al., 1989).

Reprodukční chování hrabošů bývá v předkopulační fázi rovněž výrazně odlišné podle toho, o který druh se jedná. Naproti tomu samotná kopulační fáze je u všech hrabošů i ostatních hlodavců skupiny Muroidea velice podobná, liší se jen

frekvence jednotlivých prvků – tedy zda páření končí s první ejakulací, nebo je ejakulací více, zda samec vykonává kopulační pohyby, nebo ejakuluje ihned po zavedení penisu do pochvy apod. (Dewsbury, 1975).

Samice hrabošů horských se v předkopulační fázi z velké části brání samcovým pokusům o přiblížení, ať už hrozbou (především vzpřímenou), výpady, nebo boxováním. Naopak samice hrabošů préríjních se samcovu přiblížení obvykle nebrání (Pierce et al., 1991). Odlišuje se rovněž chování samců těchto dvou druhů: samci hraboše horského se snaží dostat k hlavě a šíji samice, která nejdříve reaguje tím, že se vztyčí na zadní a případně začne samce odstrkovat a tlouct předními končetinami, s postupujícím časem však začne být tolerantnější a samci přístup ke své hlavě a šíji umožní. Samec, kterému se podařilo očichat samici šíji, pak pokračuje do anogenitální oblasti, odtamtud se vrací zpět k šíji a následně na samici naskočí. Po první kopulaci již samice samce tolik neodhání a ten se více věnuje její šíji než hlavě. Naopak samci hraboše préríjního směřují svůj zájem ihned na šíji samice a pokud se samice brání, což je vzácné, pak spíše útekem nebo přetočením na záda, než postavením na zadní končetiny a boxováním. Typické je pro předkopulační fázi hrabošů préríjních vzájemné očichávání celého těla, při kterém jedinci stojí proti sobě a postupují od hlavy podél boků až k anogenitální oblasti (Pierce et al., 1991).

Rodičovské chování u hrabošů Güntherových bylo studováno Libhaberovou a Eilamem (2002, 2004) a podle jejich zjištění samec vykonává všechny prvky rodičovského chování jako samice, jen v menší míře, což potvrzuje také studie Eliášové (2010). Stejně jako u jiných druhů hrabošů, např. hraboše préríjního, pensylvánského (*M. pennsylvanicus*) a hrabošíka amerického (*M. pinetorum*) (McGuire & Novak, 1984) spočívá rodičovské chování především v zahřívání mláďat a jejich kojení samicí, přenášení mláďat zpět do hnízda a jejich čištění bývá výrazně méně časté.

### 1.3. Cíle

Tato diplomová práce si klade dva cíle:

- 1) vytvořit etogram pro hraboše Güntherova zaměřený na sociální prvky chování;
- 2) porovnat chování hraboše Güntherova s dalšími druhy hrabošů.

Získaný etogram by měl být podkladem, podle kterého budou zaznamenávány pozorované projevy zvířat v budoucích etologických výzkumech na tomto druhu.



## **2. Materiál a metodika**

### **2.1. Chovná kolonie**

Hraboši Güntherovi použítí v pokusech byli 5.-6. generací vzešlou ze dvou párů dovezených v létě 2008 ze zoo Plzeň. Kolonie byla držena v polosklepní klimatizované místnosti při konstantní teplotě 20°C a světelné periodě 12 hodin. Chovné páry byly umístěny v nádobách pro chov laboratorních zvířat Velaz T4 (54.5 x 39.5 x 20 cm), ve kterých byly pro obohacení prostředí a lepší pohodu zvířat umístěny úkryty z rozpůlených hliněných květináčů a tmavé plastové trubky umožňující zvířatům pohyb “v tunelech”. Jako podestýlka sloužily hobliny, za hnízdní materiál zvířata dostávala seno. Základem potravy byly směsné a vojtěškové granule (ST1 a MOK Velaz), které měla zvířata k dispozici ad libitum. Dále všechna zvířata pravidelně dostávala tvrdé pečivo, chovným párům byl jídelníček navíc zpestřován usmrcenými cvrčky, kočičími granulemi a v letní sezóně trávou a jetelem, které byly v zimě nahrazovány pekingským zelím. Během březosti a kojení jsem rovněž třikrát týdně podávala mrkev, a to až do úspěšného odstavu mlád'at. Voda byla k dispozici v napáječkách ad libitum. Mlád'ata byla odstavována ve věku 19-21 dní a držena společně jako vrh až do věku 40 dní, kdy byla rozdělena podle pohlaví a nadále chována v jednopohlavních skupinách až do sestavení nových chovných párů.

### **2.2. Pokusné prostředí**

Pro účely pokusů bylo použito neutrální prostředí v podobě pokusného terária o rozměrech 60 x 30 x 30 cm. Terárium bylo podestlané hoblinami a tři ze čtyř stěn mělo neprůhledné, aby byla zajištěna optická izolace zvířat od okolí. Mezi jednotlivými pokusy bylo vždy vyčištěno horkou mýdlovou vodou a etanolem, vysušeno papírovými utěrkami a podestláno čerstvými hoblinami, aby se odstranil pach předchozích zvířat a podmínky pokusu byly standardizované.

### **2.3. Průběh pokusu**

Bylo pozorováno vzájemné chování dvojic zvířat – buď sourozenců, kteří bydleli po celou dobu před pokusem spolu (u mlád'at včetně sourozenců opačného

pohlaví, u dospělých pouze stejného pohlaví), nebo cizích, vzájemně se neznajících zvířat. Pokusná zvířata byla umístěna do terária, 2-3 minuty ponechána nerušeně se seznámit s prostředím a poté byl zahájen vlastní pokus. Cizí jedinci byli během seznamování s prostředím vzájemně odděleni neprůhlednou přepážkou, u známých zvířat přepážka použita nebyla.

Průběh pokusu byl zaznamenáván shora kamerou připojenou k videorekordéru, většina z pokusů pak navíc ještě barevnou digitální kamerou snímající chování zvířat z bočního pohledu. Každý pokus trval 15 minut, v případě dospělých zvířat opačného pohlaví pak 30 minut, aby byla větší šance zaznamenat námluvy a páření. Všechny pokusy byly prováděny během světlé fáze fotoperiody v samostatné místnosti oddělené od vlastních chovů.

## **2.4. Počet pokusů a jejich hodnocení**

Celkem bylo provedeno 34 pokusů, z toho 16 na mladých zvířatech ve věku 29 až 34 dní (8 se sourozenci a 8 s neznajícími se zvířaty) a 18 na dospělých (zvířata starší než tři měsíce; 6 sourozeneckých, 6 na cizích zvířatech stejného pohlaví a 6 na cizích zvířatech opačného pohlaví, zaměřených na reprodukční chování). Každá konkrétní dvojice byla pozorována jen jednou, některá zvířata však byla pozorována dvakrát, jednou ve dvojici se sourozencem a jednou při párování s dospělým jedincem opačného pohlaví. V tom případě byla mezi oběma pozorováními tříměsíční pauza.

Pro vyhodnocení rodičovského chování bylo využito záznamu pěti pokusů M. Eliášové provedených pro účely její diplomové práce (2010), ve kterých byly 4x denně nahrávány 15ti minutové sekvence chování rodičovského páru a jeho 17-20 dní starých potomků, držných z důvodů habituace již 24 h před zahájením nahrávání ve výše popsaném teráriu.

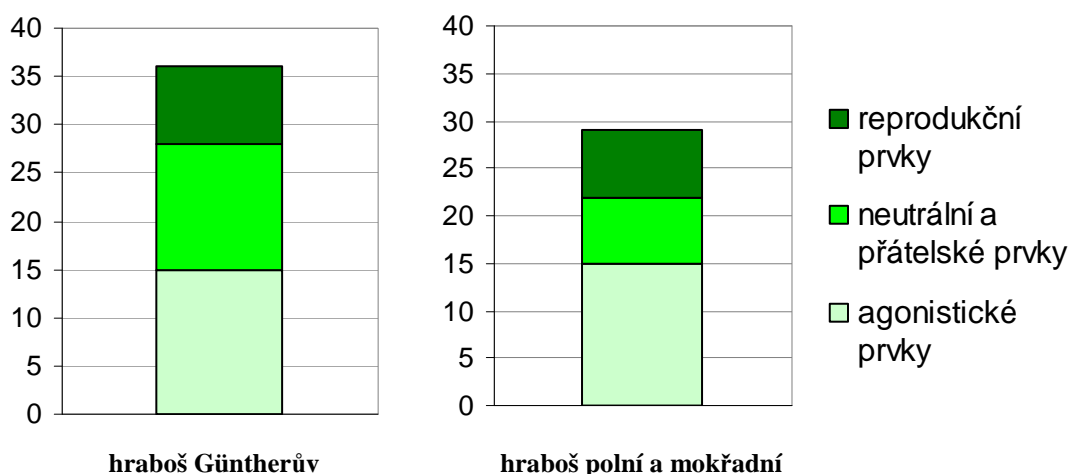
Celkem bylo zpracováno 15 hodin záznamu z vrchního pohledu a 9 hodin paralelního záznamu z bočního pohledu. Záznam byl podroben kvalitativní analýze s cílem sestavit popisný etogram; kvantitativní analýza prováděna nebyla, neboť pro zamýšlené účely nebyla potřeba. Při vyhodnocování záznamů byla kritická místa přehrávána v režimu krokování, aby nedošlo k opomenutí důležitých detailů.

### 3. Výsledky a diskuze

Během kvalitativních analýz sociálního chování bylo u hrabošů Güntherových zaznamenáno 36 samostatných behaviorálních prvků, z toho 15 agonistických, 13 neutrálních nebo přátelských a 8 souvisejících s reprodukcí (sexuální projevy a péče o mláďata) – obr. 4. Podobný počet prvků je uváděn i u jiných druhů hrabošů (Dienske, 1979; Zorenko & Rutovskaya, 2006) a překvapivě i u potkanů (Grant & Mackintosh, 1963; Hanson, 2011), kteří se liší pouze větším počtem různých druhů vokalizací, i když vzhledem k jejich vysoké inteligenci a životu ve velmi komplexních societách by u nich bylo možné očekávat větší množství jednotlivých behaviorálních prvků.

Odchytky v počtu uváděných prvků se vyskytují spíše s ohledem na záměr studie, kdy jsou některé prvky opomíjeny, než v důsledku reálné rozdílnosti. Příkladem mohou být vláček, těsné minutí nebo přelézání přes sebe, které v etogramu uvádím. Všechny tyto prvky se prokazatelně vyskytují i u dalších druhů hrabošů, např. hraboše polního, rákosního (*Microtus fortis*) nebo mokřadního, ale v dostupné literatuře jim není věnována pozornost, protože primárním objektem těchto studií bylo obvykle agonistické chování. V etogramech publikovaných pro

**Poměr množství behaviorálních prvků v jednotlivých kategoriích chování**



**Obr. 4:** Poměry množství behaviorálních prvků v jednotlivých kategoriích chování uváděné u tří druhů hrabošů. Graf pro hraboše mokřadního a polního zpracován s výjimkou reprodukčních prvků podle Dienskeho (1979), reprodukční prvky Milligan (1975) a *pers. obs.* Graf pro hraboše polního a mokřadního je typickou ukázkou posunu poměru jednotlivých prvků vlivem zaměření studie spíše na agonistické projevy; ve skutečnosti by mezi grafy prakticky nebyl rozdíl.

tyto hraboše proto chybí, přestože v jejich repertoáru chování se vyskytují.

Průběh jednotlivých prvků chování se neliší od chování popsánoho u jiných druhů hrabošů a dalších hlodavců skupiny Muroidea, liší se však míra uplatnění těchto prvků, což odpovídá dřívějším zjištěním (Getz, 1962; Adams, 1980). Např. v porovnání s hraboši polními nebo syslími (*Microtus brandtii*), se kterými mám rovněž zkušenosti, se hraboši Güntherovi výrazně častěji v reakci na úlek projevují vypísknutím; hraboši polní na stejnou situaci reagují obvykle zmrznutím a hraboši syslí ofenzivním výpadem bez vokalizace. Hraboši Güntherovi rovněž výrazně méně vokalizují v každodenním kontextu života ve skupině, např. při sporu o potravu; kromě vokalizace při páření nebo agresivním zápasu jsem u nich zaznamenala jen občasné hvízdání jako výraz nevole, nepoužívají ho však příliš často. V porovnání s tím jsou spory druhých dvou druhů hrabošů, se kterými mám zkušenost, mnohem vokálnější; obzvláště hraboši syslí se projevují celou škálou různých trylků a hvizdů s rozličným významem.

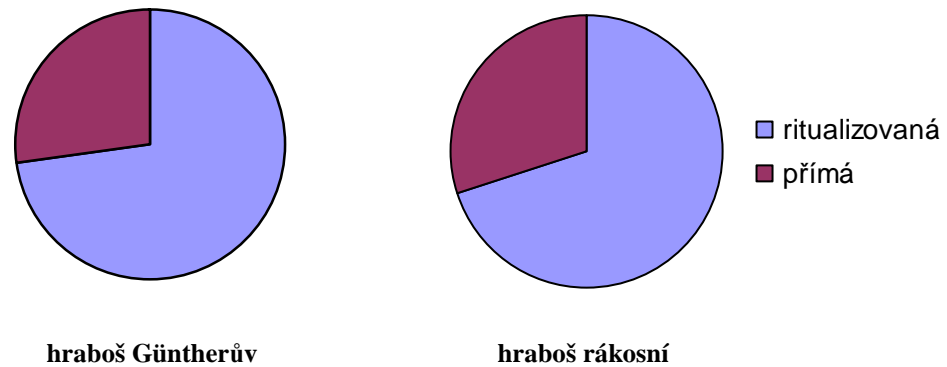
Jedním z mála prvků chování uváděných v literatuře o hraboších, které jsem vůbec nezaznamenala, je otáčení se na záda a strnulé ležení v této poloze jako výraz submise. Toto chování zdokumentoval Clarke (1956) pod pojmenováním „*supine posture*“ u hraboše mokřadního a podle jeho popisu při něm podřízený jedinec zaujme před jedincem agresivním polohu na zádech břichem vzhůru a takto nehnutě leží, čímž účinně odvrátí útok. Adams (1980) ve svém přehledu uvádí podobné chování coby „*full submissive posture*“ i u dalších druhů hrabošů, konkrétně hraboše prérijního, pensylvánského a hrabošíka amerického, zmiňuje však, že tato poloha nebývá obvykle zaujímana samostatně, ale až v důsledku působení druhého jedince, který se svými předními končetinami opře o hřbet jedince podřízeného, a že toto chování bylo pozorováno jen vzácně. Shodně s Clarkem však uvádí, že jakmile jedinec tuto polohu zaujme, zůstává v ní po dlouhé časové úseky, a to i když druhý jedinec již odešel, což je fakt pozorovaný také u potkanů (Grant & Mackintosh, 1963). U hrabošů Güntherových sice obranné otáčení na záda jako takové při pokusech příležitostně pozorováno bylo, ale jedinci v něm nikdy nesetřávali, naopak se vzápětí přetočili zase zpět. Navíc otočení bylo často jen naznačené, tedy jedinec zůstal sedět na zadních končetinách a směrem vzhůru nebo spíše do boku jen protočil přední polovinu těla, aby odvrátil šíji od druhého hraboše. Toto chování bylo typické především u samic, které se bránily samcově snaze dostat se čenichem k jejich šíji a důkladně ji očichat; částečné nebo úplné přetočení těla je účinným

způsobem, jak samci přístup k šíji znemožnit. Takovéto krátké nebo dokonce jen částečné přetočení související se snahou chránit si šíji je zdokumentováno i u jiných hlodavců, např. u potkanů (Pellis & Pellis, 1997), kde je typickou součástí hravého zápasu.

U mladých zvířat byly relativně běžně pozorovány různé formy chování, které bývá hodnoceno jako hravé. Hlavním cílem hravého chování se zdálo být dostat se čenichem k šíji druhého jedince, což je v souladu s poznatky získanými pozorováním hravého chování hrabošů préríjních a horských (Pellis et al., 1989) a také potkanů (Pellis & Pellis, 1987). Druhý jedinec se proti těmto pokusům často bránil přetočením na bok nebo na záda, což – jak již jsem výše uvedla – je chování typické pro hru u potkanů (Pellis & Pellis, 1997) a vyskytuje se rovněž u hrabošů préríjních (Pellis et al., 1989). Hra vykazovala často různé prvky popisované v následujícím etogramu jako agonistické, vždy se však od skutečného agonismu odlišovala absencí jakékoliv slyšitelné vokalizace a zcela uvolněným chováním obou jedinců, kteří se navíc obvykle střídali ve svých rolích.

Celkově se hraboši Güntherovi, a to i dospělí, vzájemně si cizí jedinci, projevovali neutrálně až přátelsky a většina pozorovaných agonistických prvků chování byla zapříčiněna strachem nebo ujasňováním dominančních vztahů, nikoliv ofenzivní agresí. Tomu odpovídá také početní nepoměr prvků chování reprezentujících jednotlivé typy agonismu: pro vyjádření hrozby mají hraboši celou škálu různých behaviorálních prvků s jemně odstupňovanou intenzitou od mírné hrozby až po hrozbu důraznou, zatímco prvků otevřeného boje je mnohem méně, a to nejen u hraboše Güntherova, ale např. rovněž u hraboše rákosního (viz obr. 5). Intenzivní otevřený boj byl pozorován za dva roky mého docházení do chovů celkem jen třikrát, vždy v souvislosti se setkáním dvou vzájemně si cizích zvířat téhož pohlaví. Ve všech ostatních případech a rovněž ve vlastních pokusech byl výraznější agonismus způsobený vystrašeným jedincem, který od sebe výpady a vypísknutím odháněl ostatní; ti se chovali přátelsky a smířlivě. Mírnější formy agonistických interakcí, jako např. různé typy hrozeb nebo vyjadřování dominance, však byly běžné. Převládající absence intenzivní ofenzivní agrese je ve výrazném kontrastu k dospělým neznajícím se jedincům hraboše polního, u nichž setkání příslušníků stejného pohlaví obvykle končí otevřeným bojem s prvky intenzivního boxování, zápasu i honičky (Dienske, 1979), či hraboše pensylvánského, u kterého se jedinci sobě snaží vyhybat a často při umístění do společného terária na dlouhé minuty

## Poměr množství behaviorálních prvků přímé a ritualizované agrese



**Obr. 5:** Poměr prvků chování reprezentujících ritualizovanou agresi (hrozby) vůči prvkům agrese přímé (otevřený boj). Graf pro hraboše rákosního vyroben podle Zorenko & Rutovskaya, 2006.

zmrznou v protilehlých rozích (Getz, 1962). Naopak v mnohém připomíná Getzem (1962) popisované chování dvou cizích jedinců hraboše prérijního.

Za zmínku stojí poznamenat, že výrazně vyšší sklon k lekavosti a obranné (defenzivní) agresi vykazovaly samičky, samci se naopak projevovali vyrovnaněji a byli mnohem ochotnější k exploraci neznámého prostředí a sociální investigaci cizího jedince. Stejný rozdíl mezi pohlavími pozorovali rovněž Geyerová et al. (1981) na hrabošicích amerických, i když jejich výzkum byl zaměřen výhradně na chování dvojic opačného pohlaví a tyto poznatky tak mohou být v jejich případě podmíněny větším podílem samce při seznamování se samicí, který je pro hraboše typický.

Ani v jednom ze šesti půlhodinových pokusů zaměřených na pozorování reprodukčního chování se zvířata nespářila a průběh páření proto nebylo možné vyhodnotit z videozáznamu; z reprodukčního chování tak mohly být podrobně analyzovány jen projevy během předkopulační fáze. Ta byla typická výrazným zájmem samce o samici a jeho snahou podrobně ji očichat, především na šíji, a v pozdějších stádiích seznamování také v anogenitální oblasti; samice se těmito snahám obvykle bránila, nejčastěji útekem, různě odstupňovanými hrozbami (od kvadrupední přes zdviženou tlapku až po vzpřímenou hrozbu), přetáčením na záda, případně i výpadem nebo boxováním. Ani jednou však na toto chování nebyla pozorována agresivní odpověď ze strany samce. Toto pozorování je v souladu s chováním párů hrabošů amerických, zaznamenaným Geyerovou et al. (1981), a

poměrně dobře odpovídá také chování popsanému u hrabošů horských a préríjních (Pierce et al., 1991). Samotné páření jsem pozorovala pětkrát mimo záznam, což umožnilo alespoň hrubé porovnání s jinými druhy hrabošů. Jeho průběh byl jednotlivými prvky a jejich pořadím shodný s průběhem páření, jak je uváděno u jiných druhů hrabošů, a etogram, který v této práci uvádím, proto vychází především z nich. Nápadná byla hlasitá vokalizace zvířat během páření (včetně úseků mezi jednotlivými kopulacemi, kdy samec proháněl samici) podobná vokalizaci při zápase. Tu jsem pozorovala rovněž při páření hrabošů polních, i když u nich byla méně častá, ale v literatuře u hrabošů nebývá uváděna.

Pokusy, které by byly zaměřeny na sledování péče o mláďata od jejich narození až do 17 dnů věku, nebyly provedeny, aby rodičovský pár nebyl příliš rušen, což by mohlo vést k ohrožení mláďat (riziko jejich odvrhnutí či infanticidy). Veškerá pozorování rodičovského chování vůči mláďatům v tomto věku jsou tak pouze anekdotická a vznikla během běžné práce v chovech. Z videa bylo podrobně analyzováno pouze chování rodičů vůči mláďatům těsně před odstavem.

Nikdy se mi nepodařilo zaznamenat, že by samec přenášel mláďata jakéhokoliv věku. Přenášení mláďat však u samců hrabošů Güntherových bylo dříve zdokumentováno (Libhaber & Eilam, 2004), a fakt, že jsem jej nepozorovala, tedy bude nejspíše důsledkem menšího počtu pozorování. Starší potomky již zřejmě nepřenášela ani samice, a nebo jen vzácně – na pěti hodinách záznamu chování rodičů vůči mláďatům ve věku 17-20 dní nebylo přenášení mláďat pozorováno ani jednou. Nápadná byla jistá „lhostejnost“ rodičů vůči mláďatům – pokud se dosud slepé, ale již osrstěné mládě zatoulalo ven z hnízda, zůstávalo tam bez povšimnutí rodičů často značně dlouho, někdy až do doby, než samo našlo cestu zpět. Dospělí přitom běhali těsně kolem něj nebo dokonce přes něj, nevěnovali mu však pozornost. Přebíhání přes mláďata bylo běžné a často jsem pozorovala, jak jeden z rodičů starší mládě zcela porazil. Na druhou stranu, v prvním týdnu po porodu samice téměř vůbec neopouštěla hnízdo a neustále zůstávala s mláďaty, takže nižší rodičovská péče se projevovala jen v některých oblastech. Při kojení byla mláďata pevně prisáta ke strukům a pokud samice při vyrušení prudce opustila hnízdo, táhla je ještě nějakou dobu za sebou. Takovéto pevné prisátí bylo pozorováno rovněž u dvou dalších sociálních druhů hrabošů – hrabošíka amerického a hraboše préríjního, naopak u méně sociálních až soliterních hrabošů pensylvánských a horských bývají mláďata prisáta jen slabě (Salo et al., 1994).

Při hodnocení videozáznamů nebylo kromě kojení a setrvávání s mláděty v hnízdě zaznamenáno žádné jiné rodičovské chování a mimo hnízdo nebyla kromě kontaktu iniciovaného mláděty pozorována ani žádná jiná sociální interakce mezi dospělými a jejich potomky; mezi dospělými však byly různé sociální interakce poměrně časté, především krátké čumáčkování, těsné minuty a očichávání.

Pozorované rodičovské chování hrabošů Güntherových je v ostrém kontrastu s chováním hrabošů polních, u kterých jsem takovéto hrubé, neohrabané zacházení s mláděty nikdy nepozorovala a kteří mláďatům věnovali velkou péči, nosili zatoulaná menší mláďata ihned zpět do hnízda a poměrně často přenášeli i mláďata odrostlá (okolo dvaceti dnů). Rovněž u hrabošů syslích byla pozorovaná rodičovská péče výrazně vyšší a oba rodiče intenzivně nosili mláďata zpět do hnízda.

Pro celkové porovnání projevů hraboše Güntherova a jiných druhů hrabošů lze použít kategorizaci Tanyi Zorenkové (Zorenko, 1990). Ta se rozsáhle zabývala eurasijskými druhy hrabošů a zástupce rodu *Microtus* rozdělila na základě jejich sociálního chování do dvou skupin. První zahrnuje např. druhy hraboš hospodárný (*M. oeconomus*), hraboš rákosní nebo hraboš Middendorffův (*M. middendorffi*) a je pro ni charakteristické převládající distanční chování při setkání neznámých jedinců, „tanec“ při vzájemných konfliktech (samčí forma hrozby při které jedinec před druhým energicky našlapuje a mrská ocasem), očichávání pouze jako součást námluv a „waltz“ (součást námluv, jedná se o chování při kterém samec imponuje samici přešlapováním na místě a propínáním končetin, takže se celé tělo nadzdvihává). Do druhé skupiny pak patří druhy s rozsáhlým kontaktním chováním, uplatňující při vzájemných setkáních vzpřímenou hrozbu, následování a množství různých forem očichávání, např. hraboš polní nebo nejbližší příbuzný hraboše Güntherova, hraboš pospolitý (*M. socialis*). Podle tohoto rozdělení hraboš Güntherův patří spíše do skupiny zahrnující hraboše polního a pospolitého, i když s jistými výhradami (např. u hraboše Güntherova je běžná vokalizace při páření, podobně jako u skupiny zahrnující hraboše hospodárného a na rozdíl od skupiny zahrnující hraboše pospolitého).

Rozdělení Zorenkové je však poměrně hrubé a především v něm chybí americké druhy hrabošů. Podrobnější porovnání chování druhů hrabošů, pro něž jsou dostupná detailní data (hraboš polní, rákosní, syslí, mokřadní, pensylvánský, préríjní, či horský) ukazuje, že svými projevy je hraboš Güntherův nejbližší sociálnímu, monogamnímu hraboši préríjnímu (Getz et al., 1993), méně blízký extrémně



sociálnímu hraboši syzlímu (Zhong et al., 2007) a výrazně odlišný je od méně sociálního hraboše polního, který za jistých okolností přechází až k solitérnosti (Boyce & Boyce 1988a,b), a solitérního hraboše mokřadního (Dienske, 1979) či pensylvánského (Getz, 1972). Přitom např. hraboš polní nebo mokřadní jsou hraboši Güntherovu fylogeneticky výrazně bližší, než hraboš préríjní (Robovský et al., 2008). To naznačuje, že na repertoár a míru uplatnění jednotlivých prvků sociálního chování má vliv spíše socialita daného druhu, než společná evoluční historie.

**Tabulka 1:** Klíč k číselným symbolům reprezentujícím v etogramu citace jednotlivých autorů, kteří stejné chování pozorovali u jiných druhů hlodavců a pojmenovali uvedeným anglickým názvem, a výčet druhů u kterých bylo chování autorem pozorováno. *M.* = *Microtus*.

symbol	autor popisu	druhy, u nichž bylo chování popsáno
1	Adams, 1980	nadčeleď Muroidea
2	Paz y Miño & Tang-Martínez, 1999	<i>M. ochrogaster</i>
3	Pierce et al., 1991	<i>M. ochrogaster</i> , <i>M. montanus</i>
4	Philips & Tang-Martínez, 1998	<i>M. ochrogaster</i>
5	Turner & Iverson, 1973	<i>M. pennsylvanicus</i>
6	Dobly & Rozenfeld, 2000	<i>M. arvalis</i>
7	Clarke, 1956	<i>M. agrestis</i>
8	McElman & Morris, 1977	<i>M. pennsylvanicus</i> , <i>Myodes gapperi</i>
9	Hofmann et al., 1982	<i>M. ochrogaster</i> , <i>M. pennsylvanicus</i>
10	de Jonge, 1983	<i>M. arvalis</i> , <i>M. agrestis</i> , <i>Myodes glareolus</i>
11	Colvin, 1973	<i>M. ochrogaster</i> , <i>M. pennsylvanicus</i> , <i>M. montanus</i> , <i>M. longicaudus</i> , <i>M. californicus</i>
12	Dienske, 1979	<i>M. arvalis</i> , <i>M. agrestis</i>
13	Dluzen & Carter, 1979	<i>M. ochrogaster</i>
14	Witt et al., 1988	<i>M. ochrogaster</i>
15	Dewsbury & Hartung, 1982	<i>M. canicaudus</i> , <i>M. oeconomus</i> , <i>M. xanthognathus</i>
16	Dessi-Fulgheri et al., 2002	<i>Rattus norvegicus</i>
17	Dewsbury, 1973	<i>M. montanus</i>
18	Terranova & Laviola, 1995	<i>Mus domesticus</i>
19	Grant & Mackintosh, 1963	<i>Rattus norvegicus</i> , <i>Mus domesticus</i> , <i>Mesocricetus auratus</i> , <i>Cavia porcellus</i> f. <i>domesticus</i>
20	Wilson & Kleiman, 1974	<i>Octodon degus</i> , <i>Octodontomys gliroides</i>
21	McGuire & Novak, 1984	<i>M. ochrogaster</i> , <i>M. pennsylvanicus</i> , <i>M. pinetorum</i>

Následující etogram je výčtem pozorovaných prvků chování s jejich anglickým označením, pokud byly již dříve u jiných hlodavců nadčeledi Muroidea popsány. U každého chování uvádím nejen to, jak se projevuje, ale rovněž okolnosti, za kterých je možné ho pozorovat, jaké prvky chování po něm obvykle následují a zda se nějakým způsobem odlišuje od obdobných projevů jiných druhů hrabošů či dalších hlodavců skupiny Muroidea. Protože uvádění citací autorů, kteří dané chování popsali a užili pro něj uvedený anglický název, by při začlenění citace přímo do textu nadpisu etogram učinilo méně přehledným, uvádím tyto citace za každým z anglických názvů horním indexem ve formě číselného symbolu. Vysvětlivky k symbolům shrnuje tabulka 1.

### 3.1. Agonistické prvky chování

**hvízdání** = krátce po sobě následující hvizdy. Hvízdající zvíře nejeví známky úleku ani strachu. Pravděpodobně značí nevoli či nepohodlí, bez vyjádření dominačního statutu. Běžně se vyskytuje i mezi jedinci z jedné sociální skupiny. Typicky doprovází např. snahu vyprostit se zpod druhého jedince, pokud se zvíře během společného kontaktního odpočinku dostalo do nepohodlné polohy vespod. V dostupné literatuře o jiných druzích hrabošů se toto chování neuvádí, sama jsem ho ale pozorovala rovněž u hrabošů polních a o specifický projev hrabošů Güntherových se tedy nejedná. Vokalizaci, která odpovídá svým popisem hvízdání, uvádějí Wilsonová a Kleimanová (1974) u osmáků degu a plchovitých (*Octodon degus* a *Octodontomys gliroides*) a i ony usuzují na její „protestní“ charakter, kterým jedinec vyjadřuje svou nevoli.

**agresivní grooming** (*aggressive groom*<sup>19)</sup>) = jeden hraboš přitlačí předními končetinami druhého k zemi a začne ho důrazně olizovat a jemně tahat zuby za kůži v oblasti šíje. Druhý jedinec je přitom jakoby paralyzovaný a leží natažený do délky co nejtěsněji u země (tzv. *crouch*<sup>12, 19)</sup>) (obr. 6A). Vědci, kteří toto chování studovali u jiných druhů hlodavců (např. myši, potkani), se shodují, že je signálem dominance a lze je pozorovat především u nově vznikajících skupin, ve kterých nejsou dominanční vztahy mezi zvířaty ještě vyřešeny – tedy krátce po seznámení dvou původně cizích zvířat. Kromě myši a potkanů (viz např.

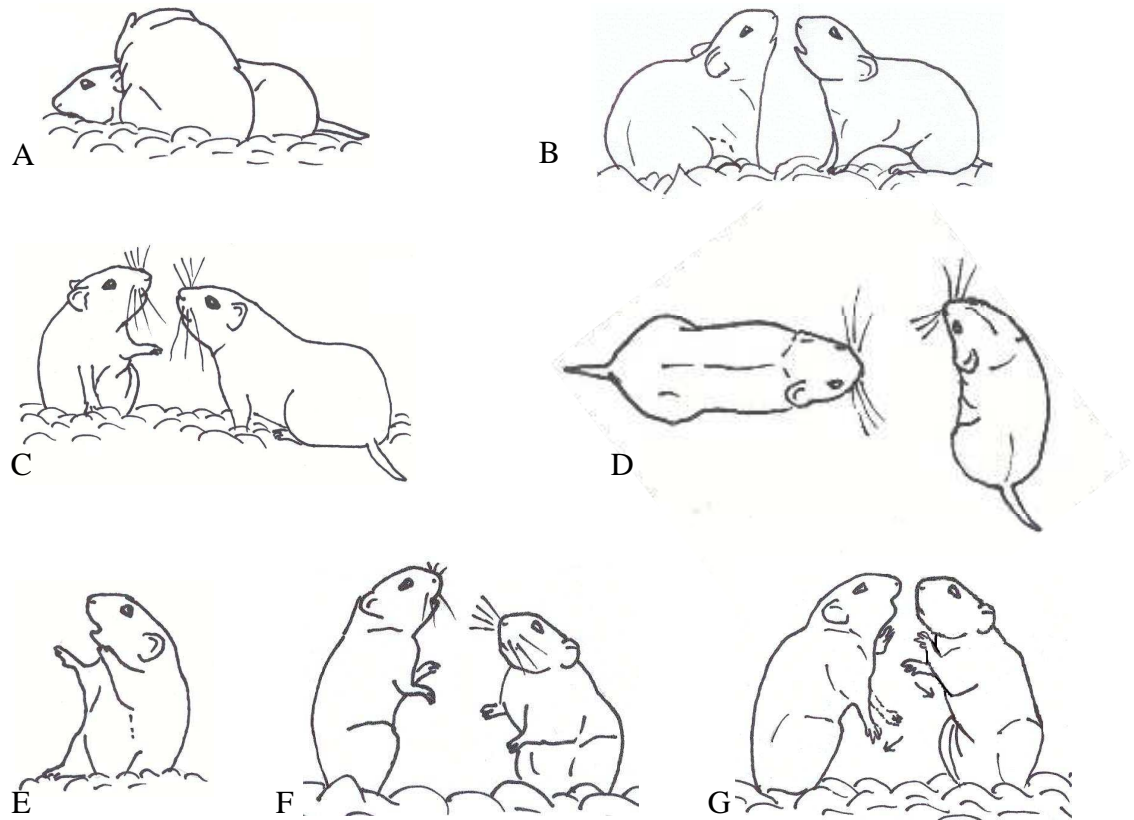
Grant & Mackintosh, 1963; Kudryavtseva et al., 2000; Miczek & de Boer, 2004) je známé také např. u křečků *Peromyscus polionotus* (Garten, Jr., 1976), naopak u hrabošů nebývá v literatuře výslovně uváděno a někdy je směřováno s přátelským groomingem. Přesto je zřejmé, že se vyskytuje i u nich, neboť ztuhnutí těsně u země (*crouch*) bývá v souvislosti s groomingem zmiňováno např. u hraboše polního nebo mokřadního (Dienske, 1979) – v těchto případech se tedy očividně jednalo o agresivní grooming – a při popisu přátelského groomingu mezi hraboši bývá autory zdůrazňováno, že se skutečně jedná o *přátelský* grooming, při kterém jsou oba jedinci uvolnění a nedochází k tahání za kůži (např. Philips & Tang-Martínez, 1998; Paz y Miño & Tang-Martínez, 1999).

**kvadrupední hrozba** (*defensive quadrupedal posture*<sup>1</sup>; *head-lift*<sup>12</sup>) = jedinec stojí nehnutě na všech čtyřech končetinách čelem k druhému, s vysoko zdviženou hlavou a obnaženými zuby (obr. 6B). Jedná se o mírnou defenzivní hrozbu, pozorovanou obvykle během seznamování dvou cizích zvířat. Může se vystupňovat do intenzivnějších forem hrozby nebo přejít k neutrální až přátelské sociální investigaci. Kromě hraboše Güntherova se vyskytuje rovněž u jiných druhů hrabošů – uváděna je např. u hraboše prérijního, hraboše pensylvánského (Krebs, 1970) a hraboše mokřadního (Clarke, 1956) – a u dalších myšovitých hlodavců. Zdá se, že se vyskytuje u druhů, kterým chybí boční hrozba nebo je u nich vzácná (Adams, 1980). Clarke (1956) popisuje, že při přiblížení druhého jedince nebo jeho pohybu na místě zdvihá hrozící jedinec hlavu výš, zatímco pokud druhý jedinec odchází, hrozba utichá a hrozící jedinec hlavu sklání; tento popis dokonale odpovídá pozorovanému chování hrabošů Güntherových.

**zdvižená tlapka** (*up-one*<sup>2</sup>) = hraboš zaujímá pozici v sedě, s jednou přední tlapkou zdviženou do vzduchu, otočený čelem k poblíž stojícímu druhému jedinci kterého pozorně sleduje (obr. 6C). Může být doprovázeno zdviháním a lehkým zakláněním hlavy, takže čenich se nachází výš než čenich druhého jedince. Významově se jedná o ekvivalent kvadrupední hrozby, snad jen o něco důraznější – jedinec je v této pozici připraven v případě nutnosti rychle zvednout i druhou přední tlapku a zaujmout vzpřímenou hrozbu, ze které se může účinněji bránit. Toto běžné chování odpovídá projevům hrabošů prérijních a pensylvánských popsaným Getzem (1962).

**boční hrozba** (*lateral threat*<sup>3</sup>; *side threat*<sup>4</sup>; *sideways posture*<sup>1, 19</sup>; *sideways*<sup>12</sup>) = hrozící jedinec se natočí bokem k čenichu druhého, vzdálený od něj zhruba na délku hlavy a prohnutý do oblouku s hlavou a zadní částí těla orientovanými směrem k druhému jedinci, a stojí takto několik vteřin nehnutě, dokud první jedinec neodejde (obr. 6D). Jedná se o obdobný signál jako zdvižená tlapka, mající za cíl zabránit druhému jedinci více se přiblížit, je ale uplatňovaný na o něco větší vzdálenost a vyskytuje se výrazně méně často; sama jsem ho zaznamenala jen jednou u mladých sourozenců a literatura o jiných druzích hrabošů o něm převážně mlčí, zmiňuje se o něm pouze Clarke u hraboše mokřadního (1956). Vyskytuje se však běžně u některých jiných druhů hlodavců skupiny Muroidea, např. potkanů (Blanchard & Blanchard, 1977), a rovněž u hlodavců z jiných taxonů, např. morčat (Grant & Mackintosh, 1963).

**vzpřímená hrozba** (*upright*<sup>2, 3, 9, 12</sup>; *upright posture*<sup>1, 19</sup>; *defence*<sup>11</sup>) = hraboš sedí nebo stojí ve vzpřímené pozici na zadních končetinách čelem k poblíž stojícímu druhému jedinci s oběma předními končetinami ve vzduchu. Na zadní si hraboši stoupají také při panáčkování, jehož funkcí je zjistit, zda se v okolí nevyskytuje nebezpečí, na rozdíl od hrozícího jedince je však panáčkující jedinec vytažený zcela na špičky, neseď na patách, a jeho pozornost se soustředí do dále, nikoliv na druhé zvíře. Vzpřímená hrozba je o něco silnějším signálem hrozby než zdvižená tlapka či boční hrozba. Uplatňuje se jak při ofenzivní agresi, tak při obraně. Ofenzivní zvíře se naklání směrem k druhému a může se je snažit kousnout, obranná motivace se naopak vyznačuje odkláněním se od druhého zvířete směrem na zad, do kterého se mohou zapojit přední končetiny, kterými jedinec druhého odstrkuje pryč od sebe (obr. 6E). Zdánlivě nevyprovokovaná defenzivní hrozba jednoho zvířete v situaci, kdy se druhý jedinec chová neutrálně nebo přátelsky, je typická pro samice odmítající samcovy pokusy o seznámení. Při ambivalentním vyladění si jedinci v této pozici vzájemně měří své síly, přičemž stojí téměř nehnutě proti sobě až 30 vteřin a hodnotí se (tzv. *mutual upright*<sup>5</sup> – vzájemná vzpřímená pozice, obr. 6F). Tato situace obvykle končí rozchodem obou jedinců, méně často může vést k boxování v případě vyrovnaných sil obou jedinců. Jedná se o chování typické a hojné u všech hlodavců nadčeledi Muroidea (Grant & Mackintosh, 1963; Adams, 1980), i když u hrabošů jej ne všechny druhy uplatňují stejně často – některé, např. hraboš pensylvánský (Getz, 1962) nebo polní (*pers.*



**Obr. 6:** Agonistické prvky chování. A – agresivní grooming; B – vzájemná kvadrupední hrozba; C – zdvižená tlapka; D – boční hrozba (hrozí zvíře vpravo); E – defenzivní vzpřímená hrozba; F – vzájemná vzpřímená pozice (*mutual upright*); G – boxování. Ilustrace autorka.

*obs.*) spíše než relativně proaktivní vzpřímenou hrozbu volí reaktivní zmrznutí či vyhýbání se.

**zmrznutí** (*freeze*<sup>1, 19</sup>; *freezing*<sup>6</sup>) = hraboš zcela nehnutě sedí, často i několik minut.

Jedná se stejně jako v případě vypísknutí o projev strachu a pocitu ohrožení, zde však pasivního charakteru. Při vystupňovaném pocitu ohrožení, např. když se ke zmrzlému jedinci přiblíží druhý a začne ho očichávat, obvykle přechází ve vypísknutí a odskočení nebo výpad. Delší periody zmrznutí jako reakce na setkání s cizím jedincem bývají pozorovány u mladých jedinců, u dospělců ke zmrznutí dochází spíše na kratší dobu bezprostředně po výpadu a odskočení nebo jiných projevech otevřené agrese, a poté následuje buď neutrální činnost (*self-grooming*, *explorace prostředí* apod.), nebo nový výpad. Jedná se o chování běžně uváděné u všech hlodavců nadčeledi *Muroidea* včetně hrabošů, obzvláště typické je pro setkání dvou cizích jedinců u hraboše mokřadního (Diencke, 1979) a pensylvánského (Getz, 1962).

**vypísknutí** (*squeal*<sup>1</sup>; *chit*<sup>1</sup>) = ostré, krátké, pronikavé vypísknutí. Zdá se, že se jedná o projev strachu vydávaný zvířaty při pocitu vrcholného ohrožení, neboť ho vydávají zvířata při setkání s cizím hrabošem kterého se bojí (zrychlené dýchání, doširoka otevřené oči, snaha vtisknout se co nejvíce do rohu nebo vyskočit pryč z terária) a rovněž při setkání s predátorem či při nenadálém zvuku. Obvykle jej doprovází prudké odskočení nebo výpad a odskočení. Jeho častý výskyt ve vypjatých situacích střetnutí dvou cizích jedinců je popsán rovněž u hraboše mokřadního (Clarke, 1956), préríjního a pensylvánského (Getz, 1962).

**výpad** (*lunge*<sup>7, 9</sup>; *lunge-and-bite attack*<sup>1</sup>; *threat*<sup>5</sup>; *attack*<sup>8, 11</sup>; *pounce*<sup>2, 4</sup>) = hraboš učiní prudký výpad dopředu, nejčastěji ze vzpřímené defenzivní hrozby, a naznačí nebo provede kousnutí druhého jedince do nejbližší části těla. Ihned po výpadu se jedinec opět stáhne; v případě defenzivního výpadu obvykle přitom obvykle prudce odstrčí druhého jedince předními tlapkami a odskočí, nebo se může pouze stáhnout a na několik vteřin zmrznout. Bývá doprovázen vypísknutím. Toto chování, včetně doprovodného vypísknutí, je běžně uváděno i u dalších druhů hrabošů (Colvin, 1973; Dienske, 1979; Pierce et al., 1991). Vzhledem k tomu, že výpad často následuje po zmrznutí a zmrznutí zase po výpadu, bývá setkání dvou cizích zvířat (pokud nejsou neutrálně či přátelsky vyladěná) velice často sledem mnoha výpadů a následných zmrznutí. Takovéto sledy zmrznutí a výpadů byly u hrabošů levantských obvykle nejvýraznější agresí, kterou jsem pozorovala, neboť skutečný otevřený boj (boxování, zápas) byl zaznamenán jen velice vzácně.

**odskočení** (*escape leaping*<sup>1</sup>; *avoidance leap*<sup>4</sup>) = jedinec ohrožovaný druhým prudce odskočí pryč. Po odskočení obvykle následuje krátký útěk jednoho nebo obou zvířat a po něm často několikavteřinové zmrznutí, nebo okamžité zmrznutí bez útěku, kdy oba jedinci zůstávají v relativní blízkosti a může tak záhy následovat nový výpad.

**útěk** (*flight*<sup>1, 4, 6</sup>, *flee*<sup>3</sup>; *retreat*<sup>11</sup>) = rychlý pohyb pryč od druhého jedince, obvykle následně po výpadu druhého nebo po vzájemném zápase, druhý jedinec přitom prchajícího nepronásleduje.

**cvakání zubů** (*teeth-chattering*<sup>1</sup>; *teeth-chatter*<sup>2</sup>; *tooth chatter*<sup>12</sup>; *teeth-gnashing*<sup>7</sup>) = rychlé cvakání zubů vydávané v situacích ohrožení, např. při setkání s predátorem (člověkem) nebo těsně před intenzivním otevřeným bojem. Za

stejných okolností byl jeho výskyt uváděn rovněž u jiných druhů hrabošů (Clarke, 1956; Dienske, 1979). Na rozdíl od vypísknutí, které je výhradně pasivní, je cvakání zuby vydávané rovněž v situaci, kdy je jedinec odhodlaný bojovat; Lammers et al. (1988) ho u jiných hlodavců skupiny Muroidea interpretují jako konflikt vnitřní motivace k boji s motivací k útěku. Stejně jako vlastní otevřený boj bylo pozorováno jen příležitostně a zdá se, že je používáno výhradně proti cizím jedincům.

**boxování** (*box*<sup>11</sup>; *boxing*<sup>1, 8, 9, 10, 12</sup>) = oba jedinci sedí čelem proti sobě na zadních končetinách a předními pohybuji proti druhému zvířeti; může jít o náznakový pohyb, při kterém se jedinci ve skutečnosti vzájemně nedotknou, častěji se však oba jedinci dotýkají a tlapkami se snaží vzájemně odtlačit a vyvést z rovnováhy (obr. 6G). Jedná se o mírnou formu otevřeného boje, uplatňovanou především vzájemně si cizími zvířaty a zdokumentovanou u široké škály různých hlodavců (Adams, 1980). Ve své nápadné, intenzivní formě doprovázené často vokalizací se u hrabošů Güntherových vyskytuje jen vzácně, stejně jako zápas, který po takto intenzivním boxování obvykle následuje. Krátké boxování trvající mnohdy jen jednu vteřinu, při kterém není agresivní vyladění zvířat tak výrazné, však bývá mezi cizími jedinci poměrně běžné, i když zabírá jen zlomek celkového času který spolu zvířata stráví. Pierce et al. (1991) jej uvádějí jako jeden z prvků předkopulační fáze hrabošů horských, přičemž boxování je iniciováno samicí bránící se samcovým pokusům o seznámení; čerstvě sestavené páry hrabošů Güntherových se podle mého pozorování chovají stejně.

**zápas** (*fight*<sup>2</sup>; *fighting*<sup>5</sup>; *wrestle*<sup>9, 11</sup>; *wrestling*<sup>10, 12</sup>; *tumble*<sup>8</sup>) = intenzivní forma boje dvou útočně vyladěných jedinců, při které jsou oba většinou zaklesnutí do sebe, v rychlém sledu se vzájemně převrací břichem vzhůru, kopou se zadními končetinami a snaží se vzájemně kousnout. Často je doprovázen výrazně polysylabickou vokalizací, která v rychlém sledu mění výšku a hlasitost a poněkud připomíná prskavý zvuk vznikající při odpouštění nafouknutého poutřového balónku přes roztažený náustek; vzhledem k tomu, že jsem ji ani u jiných druhů hrabošů nikdy nezaznamenala za jiných okolností než při zápase, domnívám se, že její samostatné vyčlenění v etogramu není nutné. Zápas je zakončen útekem slabšího jedince nebo odskočením obou bojujících jedinců od sebe následovaným chvilkovým zmrznutím, po kterém může přijít další boj

nebo rozchod. Pozorován jen vzácně při setkání cizích jedinců téhož pohlaví a mimo záznam. Vzácné pozorování je uváděno rovněž u jiných druhů hrabošovitých (hraboš polní, hraboš mokřadní a norník rudý – *Myodes glareolus* – de Jonge, 1983). U mláďat hraboše Güntherova nebyl nikdy pozorován, zdá se tedy, že se začíná objevovat až během dospívání (nejmladší jedinci u nichž byl pozorován byli staří 40 dní).

**honička** (*chase*<sup>2, 3, 4, 8, 9, 11, 19</sup>) = jeden hraboš agresivně pronásleduje druhého jedince, který před ním prchá. Toto chování je zdokumentované v literatuře u každého druhu hraboše, u kterého bylo zkoumáno agonistické chování, sama jsem ho ale u hrabošů Güntherových nepozorovala. Přesto lze předpokládat, že se u nich vyskytuje, pravděpodobně však stejně jako zápas velice vzácně. Jen vzácný výskyt honičky uvádí rovněž Getz (1962) u hraboše prérijního a pensylvánského. Někteří autoři řadí honičku mezi zápas a samostatně ji nevyčleňují (např. Dluzen & Carter, 1979) – zřejmě v důsledku toho, že pokud se pronásledujícímu zvířeti podaří druhého jedince chytit, nastává obvykle další zápas, a v malém prostoru dojde k chycení záhy, takže honička je příliš krátká než aby bylo účelné snažit se ji zaznamenat samostatně.

### 3.2. Investigativní (neutrální) a přátelské prvky chování

**větření** (*stretch sniff*<sup>3</sup>) = jedinec stojí na všech čtyřech končetinách s hlavou a krkem nataženými co nejvíce před sebe směrem k druhému, vzdálenému zvířeti, a nasává pach. Jedná se o distanční investigativní projev, uplatňovaný v situacích, kdy se střetává snaha zjistit totožnost druhého jedince s opatrností a obavami z jeho případného útoku, obzvláště při setkání dvou cizích zvířat. I když není u hrabošů Güntherových vysloveně vzácné, vyskytuje se v mnohem menší míře než např. u hrabošů polních nebo norníků (*pers. obs.*), což je možné vysvětlit obvyklou agresivitou těchto dvou druhů při setkání cizích zvířat a její převládající absencí při setkání cizích jedinců hraboše Güntherova.

**přiblížení** (*approach*<sup>12, 19</sup>) = jedinec se pohybuje směrem k druhému, na nějž směřuje svou pozornost. Pokud chce druhý přiblížení zabránit, zaujme některou z hrozeb (kvadrupední, zdviženou tlapku, boční, vzprímenou), případně se



uchýlí k výpadu, když se první jedinec již přiblížil příliš. Obvyklejší však je, že následuje čumáčkování, které postupně přejde v očichávání hlavy a těla.

**čumáčkování** (*naso-nasal*<sup>5</sup>; *nosing*<sup>10</sup>; *nose*<sup>12, 19</sup>) = dva jedinci se zastaví čely proti sobě tak, že se jejich čenichy dotýkají nebo jsou v těsné blízkosti, a čenichají (obr. 7A). Slouží k základní identifikaci druhého jedince. Pokud se jedinci znají, jedná se jen o letmé čichnutí trvajícím zlomek vteřiny, po kterém zvířata pokračují v započaté činnosti, obvykle exploraci prostředí. V případě vzájemně cizích zvířat naopak očichávání trvá déle a postupně přechází v důkladné očichávání dalších partií těla. Toto chování se u známých i cizích jedinců hraboše Güntherova vyskytuje velice často, naopak u hrabošů polních či syseľů je natolik vzácné a nevýznamné (*pers. obs.*), že u nich prakticky není nutné vyčleňovat jej od ostatního očichávání hlavy.

**očichávání hlavy** = jeden hraboš vsune čenich pod hlavu druhého, protočí ho na stranu nebo spodní částí brady vzhůru a začne důkladně očichávat bradu a ústní koutky druhého jedince (obr. 7B), odkud může dále přecházet k tvářím. Obě tyto oblasti zřejmě odpovídají umístění pachových žláz, jak naznačuje nejen obzvláštní zájem hrabošů o tato místa, ale také umístění pachových žláz u jiných druhů hlodavců, např. svišťů nebo potkanů (Ouellet & Ferron, 1988; Rausch & Bridgens, 1989; Kannan & Archunan, 2001). Očichávání hlavy vždy trvá alespoň několik vteřin, nikdy není letmé jako očichávání čenichu. Je možné, že očichávající jedinec druhého v partiích koutků zároveň olizuje, ze záběrů kamer ani při přímém pozorování to však nebylo možné určit s jistotou, neboť tlama očichávajícího jedince byla vždy přivrácena směrem k druhému jedinci a nebylo na ni vidět.

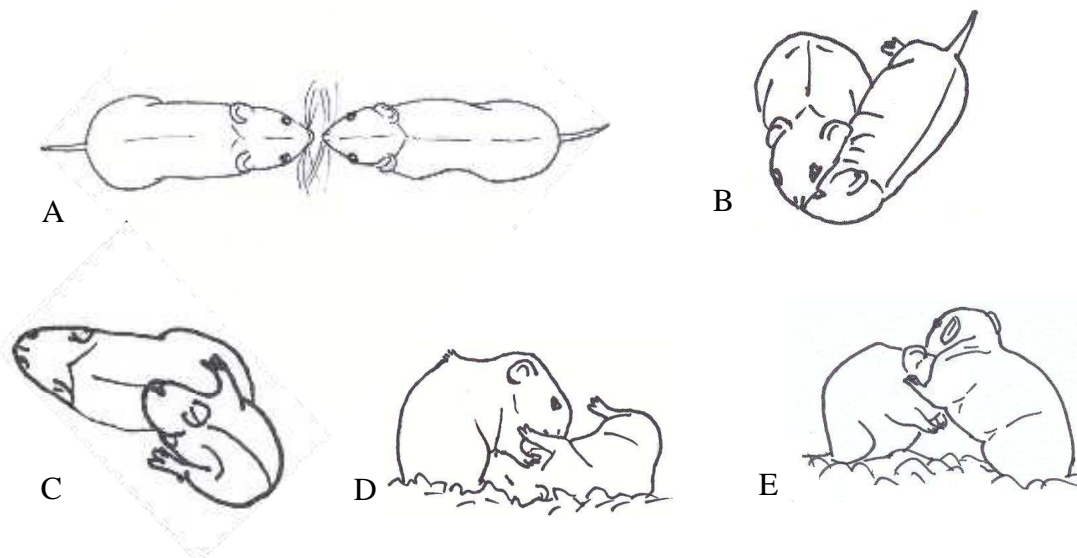
**očichávání těla** = jeden nebo oba jedinci se vzájemně očichávají na různých partiích těla. Časté především u zvířat, která se teprve seznamují, vyskytuje se ale poměrně běžně i u známých jedinců z jedné sociální skupiny. Očichávání se soustředí do týla těsně za uši a na šíji, na hrud' mezi přední končetiny, na boky a k horní části stehien, na zadek, kořen ocasu a anogenitální oblast, tedy převážně do míst kde jsou pachové žlázy (Quay, 1968). Jedinec, který druhého očichává, vykonává při očichávání obvykle jemné kývavé pohyby hlavou a druhého si často přidržuje tlapkami (obr. 7C). Pokud si jedinci očichávají spodní partie těla, často je možné pozorovat, že se jeden vsune břichem vzhůru mezi přední končetiny druhého a odtamtud pokračuje dál až do anogenitální

oblasti, takže pak očichávaný jedinec stojí nad ním. Jindy naopak může být očichávaný jedinec převrácen břichem nahoru a druhý pak stojí podélně nad ním v opačném směru (obr. 7D), nebo se vzájemně převalí a leží pak břichy proti sobě na boku, takže si mohou vzájemně očichávat břicha a anogenitální oblast. Převrácení břichem vzhůru však zde není zcela dobrovolné, a pokud je zvíře drženo v této poloze delší dobu, ohradí se hvízdnutím nebo vypísknutím a vyprostí se, přičemž někdy i učiní výpad proti druhému.

**allogrooming** = jeden hraboš jemně olizuje a čistí srst druhému, ten zůstává uvolněný. Tato činnost je obvykle směřována do oblasti hlavy, především temene, méně také šíje, a ve většině případů byla pozorována v návaznosti na čištění sebe sama – self-grooming – kdy jeden hraboš zastihl druhého uprostřed čištění a začal ho čistit sám (obr. 7E). U dospělých hrabošů Güntherových stejného pohlaví není allogrooming pozorován nijak často, běžnější je u příslušníků opačného pohlaví, kdy samec čistí samici jako součást namlouvacího rituálu. To odpovídá poznatkům u hrabošů pensylvánských a myšic malookých (*Apodemus microps*), kde je allogrooming rovněž spíše epigamním projevem (Stopka & Graciasová, 2001; Vaughn et al., 2011).

**následování** (*following*<sup>5</sup>; *follow*<sup>18</sup>) = dva jedinci se pohybují těsně jeden za druhým, maximálně do 20ti cm, přičemž zvíře vpředu se nesnaží utéct ani jinak bránit proti faktu, že je následováno. Obvyklé v situacích, kdy se jeden člen dvojice (následovaný) věnuje exploraci prostředí, zatímco druhý (následující) se snaží zapojit do sociální interakce. Pokud následující jedinec druhého dožene, obvykle se začnou oba očichávat.

**vláček** (*riding*<sup>16, 20</sup>) = dva jedinci se pohybují těsně za sebou, přičemž zadní jedinec využívá k pohybu pouze zadní končetiny a předními se opírá o hřbet jedince před sebou v poloze podobné naskočení. Cílem zadního jedince je dostat se čenichem k šíji jedince vpředu. V literatuře bývá vláček hodnocen jako hravé chování, zmiňován je v tomto kontextu např. u mladých potkanů (Dessi-Fulgheri et al., 2002), osmáků degu a osmáků plchovitých (Wilson & Kleiman, 1974). U hrabošů jsem o něm našla zmínku pouze v chovatelské příručce Nataši Velenskéé (2007), která ho uvádí beze snahy o vysvětlení jeho významu u hraboše rákosního a zmiňuje, že tuto pozici často zaujímá několik jedinců v řadě, takže jedinci uprostřed zároveň drží jedince před sebou a jsou sami drženi jedincem za sebou. Hraboši Güntherovi toto chování projevovali příleži-



**Obr. 7:** Investigativní a afiliativní prvky chování. A – čumáčkování; B – očichávání hlavy (zde koutků, zvíře vpravo očichává koutky zvířeti vlevo); C – očichávání těla (zde zad, čichající zvíře si druhé přidržuje); D – očichávání těla (břicha, odkud by se jedinec vlevo záhy dostal až k anogenitální oblasti jedince vpravo a takto by se očichávali vzájemně); E - allogrooming. Ilustrace autorka.

tostně, i když vysloveně vzácným by se označit nedalo. Pod stejným anglickým označením, *riding*, uvádí Eisenberg (1963) u pytloušovitých hlodavců (Heteromyidae) situaci, kdy se samec za pohybu snaží naskočit na samici a začít kopulovat; toto sexuální chování, které se u hrabošů Güntherových rovněž vyskytuje, však lze od spíše hravě motivovaného vláčku odlišit absencí snahy o kopulační pohyby a volnějším uchopením, směřovaným spíše do oblasti hrudi než slabín. U osmáků však starší mláďata zapojují do vláčku i kopulační pohyby (Wilson & Kleiman, 1974) a zmíněné rozlišení se proto vztahuje jen na hraboše.

**těsné minutí** (*passing*<sup>12</sup>; *push past*<sup>18, 19</sup>) = dva jedinci běžící proti sobě v opačných směrech se těsně minou tak, že se o sebe lehce otřou boky. Toto chování není důsledkem náhody nebo nedostatku prostoru – i ve velké ubikaci se jedinci takto těsně míjejí, aniž by je k tomu nutily podmínky prostředí. Typické je pro zvířata z jedné sociální skupiny; jedinci spolu takto během exploračního prostředí zřejmě udržují spojení a ujišťují se o vzájemné přítomnosti, podobně jako při letném očichávání čenichu. U hrabošů Güntherových velice běžné, známé také u dalších druhů hrabošů. Dienske (1979) jej ve své analýze chování hraboše polního a mokřadního hodnotil jako součást kontaktu, tedy afiliativní projev. Je známo i od potkanů a myší, kde ovšem bývá považováno za součást okruhu, do

něž patří přelézání, a hodnoceno poněkud rozporuplně buď jako dominantní projev (Ziporyn & McClintock, 1991), jako chování vyjadřující sexuální motivaci (Grant & Mackintosh, 1963), nebo jako výzva ke hře (Terranova & Laviola, 1995).

**přelézání** (*crawl over*<sup>18, 19</sup>) = jedinec podélně či příčně přelege či přeskočí druhého jedince. Bývá běžně uváděno u potkanů a myší (Pellis & McKenna, 1995), vědci se však rozcházejí v tom, zda je výrazem agrese, sexuální motivace, dominance, součástí hravého repertoáru chování (výzvou ke hře), nebo má spíše podobný význam jako těsné minutí, tedy udržování spojení během explorační (Grant, 1963; Ziporyn & McClintock, 1991; Terranova & Laviola, 1995; Dessi-Fulgheri et al., 2002; Cox & Rissman, 2011). U hrabošů Güntherových bylo pozorováno především u juvenilních a subadultních jedinců, dospělci za stejných okolností více uplatňují těsné minutí a zdá se málo pravděpodobné, že by bylo výrazem dominance, proto ho uvádím zde mezi investigativními a přátelskými projevy.

**hravý zápas** (*play-fighting*<sup>3</sup>) = připomíná agresivní zápas – také zde se zvířata „koulí“ jedno přes druhé břichy vzhůru – ale chybí jakákoliv vokalizace, pohyby jsou o něco pomalejší a mezi jednotlivými epizodami zápasu se oba jedinci chovají zcela uvolněně. Cílem není druhého jedince kousnout, ale projet čenichem srst, může se vyskytnout i olizování až grooming, což je typické pro hru nejen u hrabošů Güntherových, ale rovněž jiných hlodavců skupiny Muroidea, např. potkanů, křečků dlouhoocasých (*Peromyscus maniculatus*) nebo hrabošů préríjních a horských (Pellis et al., 1989). Toto chování jsem pozorovala především u mláďat těsně po odstavu v rámci sběru dat na svou předchozí diplomovou práci (rozlišování sourozenců a cizích jedinců u mláďat), a to jak u sourozenců, tak u jedinců, kteří se na začátku pokusu neznali, a u všech kombinací pohlaví stejně často. Jeho frekvence výskytu je v tomto věku zhruba střední – vyskytovalo se zhruba v každém druhém až třetím pokusu, obvykle jen jednou nebo dvakrát za pokus. Nejedná se tedy o vzácné chování, jako např. boční hrozba, kterou jsem pozorovala jen jednou, ale ani o chování časté, jako je čumáčkování nebo očichávání hlavy a těla, které se vyskytne několikrát až mnohokrát za pokus. U starších jedinců bylo pozorováno již méně, zhruba do věku 40 dnů, pak již vůbec; zdá se, že s postupujícím věkem odeznívá.

**přitažení** = jeden hraboš chytne svými zuby druhého, který odchází pryč, za kůži na těle, a přitáhne si ho zpět k sobě. Jedná se o chování popsané již dříve u párů hrabošů Güntherových s mládřaty (Libhaber & Eilam, 2002), interpretované tehdy jako snaha přimět partnera zůstat s mládřaty a prováděné především samcem. Já je však pozorovala rovněž u dospělých bratrů z jedné sociální skupiny a také u vzájemně si cizích mládřat – samců, a to již po několika minutách od seznámení. Zdá se tedy, že je toto chování u hrabošů Güntherových univerzálně rozšířené bez ohledu na vzájemný vztah nebo věk, a spíše než pobízení k hlídání mládřat reprezentuje snahu zachovat kontakt s druhým jedincem. Vyskytuje se však poměrně zřídka a častěji u samců. Stejně chování jsem pozorovala i u hrabošů polních a uvádí jej rovněž Dienske (1979) ve své studii zaměřené na dospělé hraboše polní a mokřadní, u hrabošů mokřadních jej pak okrajově zmiňuje také Clarke (1956). Dle mého pozorování se navíc u hrabošů polních vyskytuje výrazně častěji než u hrabošů Güntherových. Všeobecně však v literatuře bývá opomíjeno.

**kontakt** (*side-by-side*<sup>14</sup>; *huddling*<sup>10, 12</sup>; *huddle*<sup>2</sup>; *body-body contact*<sup>4</sup>) = sezení nebo ležení po delší časové úseky tak, že se těla obou zvířat těsně dotýkají, bez jakékoliv jiné vzájemné interakce. Kontakt bývá ve výzkumech používán jako ukazatel vzájemného pouta a přátelského vztahu mezi zvířaty, protože jedinci, kteří se příliš dobře neznají, jej nevyhledávají a spíše si od sebe drží odstup. Typický je kontakt hlavně pro mládřata před odstavením, která mimo chvíle samostatné explorační tráví prakticky veškerý čas v kontaktu s alespoň jedním dalším sourozencem nebo rodičem. Pro hraboše Güntherovy je rovněž typické kontaktní spaní, při kterém všechna zvířata ze skupiny leží natěsnaná jedno na druhé.

### 3.3. Reprodukční chování

**prohánění** (*pursuit*<sup>17</sup>) = samec honí samici, která utíká. Na rozdíl od agonistické honičky zde však nedochází po chycení druhého zvířete k zápasu, pronásledující jedinec (samec) se nechová agresivně, namísto toho se po dohonění samice na ni snaží naskočit nebo jí očichat a olízat anogenitální oblast.

Je velice typické pro fázi těsně před započítím vlastního páření (před prvním naskočením následovaným kopulací) a mezi jednotlivými kopulačními sériemi nejen u hrabošů Güntherových, ale i u dalších druhů hrabošů, přičemž samice jej mnohdy iniciuje tím, že přijde k samci, očichá ho v anogenitální oblasti, poté začne utíkat a pokud za ní samec neběží, vrátí se a znovu se ho snaží vyprovokovat. Funkcí tohoto samičího chování je možná stimulovat samce k páření (Beach, 1969), nebo si tak samice samce testuje (Vaughn et al., 2011). Toto samicí vyprovokované prohánění bylo pozorováno nejen u hrabošů Güntherových, ale rovněž zdokumentováno u norníků rudých (Christiansen & Døving, 1976).

**naskočení** (*mounting*<sup>14</sup>; *mount*<sup>13, 15</sup>) = samec naskočí zezadu na samici do kopulační pozice, tedy tak, že se vztyčí na zadních končetinách, položí přední polovinu těla samici na hřbet a pevně ji obejmě předními končetinami okolo slabin. Naskočení je doprovázeno chováním samice, která strne, přitiskne břicho k podkladu a zvedne zadek, takže výsledkem je konvexní prohnutí páteře zvané lordóza (*lordosis*<sup>13, 14, 17</sup>). Někteří autoři hodnotí lordózu zvlášť, což má opodstatnění pokud samec na samici naskočí až poté, co zaujala tuto polohu. Avšak vzhledem k tomu, že u hrabošů bývá tato poloha zaujata teprve v důsledku naskočení samce, se kterým se tak prakticky stoprocentně překrývá (Witt et al., 1988), nemá zde její samostatné hodnocení opodstatnění.

**kopulace** (*intromission*<sup>15</sup> + *thrust*<sup>17</sup>) = naskočení spojené s intromisí (zavedením penisu do pochvy) a kopulačními pohyby. U hrabošů je typické provedení více kopulačních pohybů (přírazů) během jedné kopulace, na rozdíl např. od potkanů, pískomila mongolského (*Meriones unguiculatus*), křečka rýžového (*Oryzomys palustris*), křečka prériového (*Onychomys torridus*) či některých křečků rodu *Peromyscus* (Dewsbury, 1975). Během jednoho páření dochází u hrabošů k mnoha kopulacím, u hrabošů Güntherových jich Çolak et al. (1998) uvádějí 20-30.

**ejakulace** (*ejaculation*<sup>15, 17</sup>) = výron semene ukončující kopulaci. Kopulaci s ejakulací u některých druhů hrabošů, jako např. právě hraboše Güntherova, jak nasvědčuje mé pozorování, předchází několik kopulací bez ejakulace (Dewsbury, 1975); tato série několika kopulací zakončená jedinou ejakulací pak tvoří kopulační sérii, přičemž u hrabošů typicky dochází k několika po sobě následujícím kopulačním sériím (Christiansen & Døving, 1976; Dewsbury

& Hartung, 1982). Ejakulaci lze snadno rozpoznat, neboť při ní samec při posledním přírazu, který je poněkud delší než ostatní, na okamžik znehybní (Dewsbury, 1973).

**zahřívání** (*brooding*<sup>21</sup>) = dospělý sedí nehybně nad mlád'aty, která se nacházejí pod jeho tělem, v pozici zvané kyfóza (*kyphosis*, Stern & Johnson, 1990) a celou spodinou těla se jich dotýká. U hrabošů Güntherových je zahřívání mlád'at prováděno ve větší míře samicí, a to především v prvním týdnu života mlád'at, později již méně (Libhaber & Eilam, 2004).

**kojení** (*nursing*<sup>21</sup>) = mlád'ata jsou přisáta ke struku samice. Typicky dochází ke kojení zároveň se zahříváním a při pobytu v hnízdě je pro pozorovatele těžké rozlišit, zda samice mlád'ata pouze zahřívá, nebo i kojí.

**čištění** (*grooming a pup*<sup>21</sup>) = dospělý olizuje mládě, velice často během kojení. Nejčastěji olizovanou částí těla je anogenitální oblast – toto olizování jednak udržuje mlád'ata v čistotě a jednak stimuluje jejich vyměšování. Olizování přetrvává i do doby, kdy již stimulace vyměšování není potřeba – pozorovala jsem jej ještě v 18 dnech věku mlád'at a rovněž Libhaberová a Eilam (2004) uvádějí, že i když se jeho frekvence snižuje spolu s přibývajícím věkem mlád'at, zcela nemizí ani po odstavu – má tedy zřejmě rovněž sociální funkci. V tom se hraboši Güntherovi neliší od hrabošů polních, u kterých jsem pozorovala čištění také ještě v 18 dnech věku mlád'at.

**přenášení** (*retrieving*<sup>21</sup>) = dospělý přenáší v zubech mládě z otevřeného prostranství do úkrytu. Mládě bývá většinou uchopeno za prostřední či zadní partii hřbetu a během přenášení nehybně visí hlavou dolů. U hrabošů Güntherových bylo pozorováno velice vzácně, což odpovídá poznatkům od hrabošů pensylvánských, préríjních a hrabošů amerických (McGuire & Novak, 1984) a je v kontrastu proti chování pozorovanému u hrabošů polních (*pers. obs.*).

## 4. Závěr

Byl sestaven etogram pro hraboše Güntherova zaměřený na sociální prvky chování, tedy veškeré situace, kdy spolu interaguje dva a více jedinců, a pozorované prvky chování byly porovnány s popisy chování jiných druhů hrabošů. Jednotlivé prvky chování obsažené v etogramu byly podrobně popsány, zasazeny do kontextu a interpretovány. Výsledkem je detailní přehled behaviorálních projevů, jež lze u hraboše Güntherova pozorovat, který bude moci být využit jako základ pro budoucí etologické výzkumy tohoto druhu.

Srovnání s jinými druhy hrabošů odhalilo, že některé prvky chování pozorované u hraboše Güntherova byly u ostatních hrabošů až dosud opomíjeny, i když se u nich prokazatelně vyskytují. Jedná se především o vláček, agresivní grooming nebo přelézání a těsné míjení. Tyto projevy, doposud dobře známé a popsané spíše u myší a potkanů, se tak vůbec poprvé staly součástí hrabošího etogramu.

Nejbližší bylo chování hrabošů Güntherových projevům popsaným u hrabošů préríjních a do jisté míry i syslích, naopak chování hrabošů mokřadních, polních a pensylvánských bylo vzdálenější, a to přesto, že hraboši polní a mokřadní jsou hrabošům Güntherovým fylogeneticky výrazně blíže než např. právě hraboši préríjní. To naznačuje, že na repertoár a míru uplatnění jednotlivých prvků sociálního chování má vliv spíše sociální skladba daného druhu, než společná evoluční historie.



## 5. Citovaná literatura

- Adams, D.B. (1980): Motivational systems of agonistic behavior in muroid rodents: A comparative review and neural model. *Aggressive Behavior*, 6: 295-346.
- Beach, F.A. (1969): Locks and beagles. *American Psychologist*, 24(11): 971-989.
- Blanchard, R.J.; Blanchard, D.C. (1977): Aggressive behavior in the rat. *Behavioural Biology*, 21: 197-224.
- Bodenheimer, F.S.; Sulman, F. (1946): The estrous cycle of *Microtus guentheri* D. and A. and its ecological implications. *Ecology*, 27(3): 255-256.
- Boyce, C.C.K.; Boyce, J.L. (1988a): Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *Journal of Animal Ecology*, 57: 711-722.
- Boyce, C.C.K.; Boyce, J.L. (1988b): Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *Journal of Animal Ecology*, 57: 737-754.
- Christiansen, E.; Døving, K.B. (1976): Observations of the mating behavior of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Behavioral Biology*, 17: 263-266.
- Clarke, J.R. (1956): The aggressive behaviour of the vole. *Behaviour*, 9: 1-23.
- Cohen-Shlagman, L.; Yom-Tov, Y.; Hellwing, S. (1984a): The biology of the Levant vole, *Microtus guentheri* in Israel. I. Population dynamics in the field. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 49: 135-147.
- Cohen-Shlagman, L.; Hellwing, S.; Yom-Tov, Y. (1984b): The biology of the Levant vole, *Microtus guentheri* in Israel. II. The reproduction and growth in captivity. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 49: 148-156.
- Çolak, E.; Sözen, M.; Yiğit, N. (1998): A study on ecology and biology of *Microtus guentheri* Danford and Alston, 1880 (Mammalia: Rodentia) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 22: 289-295.
- Colvin, D.V. (1973): Agonistic behaviour in males of five species of voles *Microtus*. *Animal Behaviour*, 21: 471-480.
- Cox, K.H.; Rissman, E.F. (2011): Sex differences in juvenile mouse social behavior are influenced by sex chromosomes and social context. *Genes, Brain and Behavior*, accepted article.
- Dessi-Fulgheri, F.; Porrini, S.; Farabollini, F. (2002): Effects of perinatal exposure to bisphenol A on play behavior of female and male juvenile rats. *Environmental Health Perspectives*, 110(s3): 403-407.

- Dewsbury, D.A. (1973): Copulatory behavior of montane voles (*Microtus montanus*). Behaviour, 44: 186-202.
- Dewsbury, D.A. (1975): Diversity and adaptation in rodent copulatory behavior. Science, 190(4218): 947-954.
- Dewsbury, D.A.; Hartung, T.G. (1982): Copulatory behavior of three species of *Microtus*. Journal of Mammalogy, 63: 306-309.
- Dienske, H. (1979): The importance of social interaction and habitat in competition between *Microtus agrestis* and *M. arvalis*. Behaviour, 71: 1-26.
- Dluzen, D.E.; Carter, C.S. (1979): Ovarian hormones regulating sexual and social behaviors in female prairie voles, *Microtus ochrogaster*. Physiology & Behavior, 23: 597-600.
- Dobly, A.; Rozenfeld, F.M. (2000): Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. Behaviour, 137: 1443-1462.
- Eisenberg, J.F. (1963): The behavior of Heteromyid rodents. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Elišová, M. (2010): Rodičovské chování a jeho vztah k sociálnímu a reprodukčnímu systému u hrabošů (*Microtus*, Arvicolinae). Magisterská diplomová práce, PřF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.
- Garten, Jr., C.T. (1976): Relationships between aggressive behavior and genic heterozygosity in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus*. Evolution, 30(1): 59-72.
- German, A. (1990): Harem breeding of Levant voles (*Microtus guentheri*) in the laboratory. Israel Journal of Zoology, 37: 89-95.
- German, A. (1993): Weaning weight and subsequent growth and development of the Levant vole (*Microtus guentheri*). Israel Journal of Zoology, 39: 263-270.
- Getz, L.L. (1972): Social structure and aggressive behavior in a population of *Microtus pennsylvanicus*. Journal of Mammalogy, 53: 310-317.
- Getz, L.L. (1962): Aggressive behavior of the meadow and prairie voles. Journal of Mammalogy, 43: 351-358.
- Getz, L.L.; McGuire, B.; Pizzuto, T.; Hofmann, J.E.; Frase, B. (1993): Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). Journal of Mammalogy, 74: 44-58.
- Geyer, L.A.; Beauchamp, G.K.; Seygal, G.; Rogers, J.G.Jr. (1981): Social behavior of pine voles, *Microtus pinetorum*: Effects of gender, familiarity, and isolation. Behavioral and Neural Biology, 31: 331-341.

- Grant, E.C. (1963): An analysis of the social behaviour of the male laboratory rat. *Behaviour*, 21: 260-281.
- Grant, E.C.; Mackintosh, J.H. (1963): A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour*, 21: 246-259.
- Hanson, A. (2011): Rat behavior [online]. Accessed 14th April 2011 at <<http://www.ratbehavior.org>>
- Hofmann, J. E., Getz, L. L.; Klatt, B. J. (1982): Levels of male aggressiveness in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. – *Canadian Journal of Zoology*, 60: 898-912.
- de Jonge, G. (1983): 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.
- Kannan, S.; Archunan, G. (2001): Rat cheek gland compounds: behavioural response to identified compounds. *Indian Journal of Experimental Biology*, 39(9): 887-891.
- Krebs, C.J. (1970): *Microtus* population biology: Behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Ecology*, 51: 34-52.
- Kryštufek, B.; Vohralík, V. (2005): Mammals of Turkey and Cyprus, Rodentia. I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae. Zgodovinsko društvo za južno Primorsko, Koper.
- Kudryavtseva, N.N.; Bondar, N.P.; Alekseyenk, O.V. (2000): Behavioral correlates of learned aggression in male mice. *Aggressive Behavior*, 26: 386-400.
- Lammers, J.H.; Kruk, M.R.; Meelis, W.; van der Poel, A.M. (1988): Hypothalamic substrates for brain stimulation-induced attack, teeth-chattering and social grooming in the rat. *Brain Research*, 449(1-2): 311-327.
- Libhaber, N.; Eilam, D. (2002): Social vole parents force their mates to baby-sit. *Developmental Psychobiology*, 41: 236-240.
- Libhaber, N.; Eilam, D. (2004): Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size. *Journal of Mammalogy*, 85: 748-755.
- McElman, J.F.; Morris, R.D. (1977): Patterns of behaviour and outcomes of staged laboratory encounters between two vole species. *Oikos*, 28(2-3): 276-284.
- 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*). *Animal Behaviour*, 32: 1132-1141.

- Miczek, K.A.; de Boer, S.F. (2004): Aggressive, defensive, and submissive behavior. In: Wishaw, I.Q.; Kolb, B. (editors): The behavior of the laboratory rat: a handbook with tests. Oxford University Press, New York, pp. 344-352.
- Milligan, S.R. (1975): The copulatory behavior of *Microtus agrestis*. Journal of Mammalogy, 56: 220-224.
- Musser, G.G.; Carleton, M.D. (2005): Superfamily Muroidea. In: Wilson, D.E.; Reeder, D.M. (editors): Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, pp. 894-1531.
- Nowak, R.M. (1991): Walker's Mammals of the World, Volume II. 5th edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Ondrias, J.C. (1965): Contribution to the knowledge of *Microtus guentheri hartingi* from Thebes, Greece. Mammalia, 29: 489-506.
- Ouellet, J.P.; Ferron, J. (1988): Scent-marking behavior by woodchucks (*Marmota monax*). Journal of Mammalogy, 69: 365-368.
- Paz y Miño, G.; Tang-Martínez, Z. (1999): Effects of isolation on sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. Animal Behaviour, 57: 1091-1098.
- Pellis, S.M.; McKenna, M. (1995): What do rats find rewarding in play fighting? An analysis using drug-induced non-playful partners. Behavioural Brain Research, 68(1): 65-73.
- Pellis, S.M.; Pellis, V.C. (1987): Play-fighting differs from serious fighting in both target of attack and tactics of fighting in the laboratory rat *Rattus norvegicus*. Aggressive Behavior, 13: 227-242.
- Pellis, S.M.; Pellis, V.C. (1997): The prejuvenile onset of play fighting in laboratory rats (*Rattus norvegicus*). Developmental Psychobiology, 31(3): 193-205.
- Pellis, S.M.; Pellis, V.C.; Dewsbury, D.A. (1989): Different levels of complexity in the play-fighting by muroid rodents appear to result from different levels of intensity of attack and defense. Aggressive Behavior, 15: 297-310.
- Philips, M.L.; Tang-Martínez, Z. (1998): Parent-offspring discrimination in the prairie vole and the effects of odors and diet. Canadian Journal of Zoology, 76(4): 711-716.
- Pierce, J.D.Jr.; Pellis, V.C.; Dewsbury, D.A.; Pellis, S.M. (1991): Targets and tactics of agonistic and precopulatory behavior in montane and prairie voles: their relationship to juvenile play-fighting. Aggressive Behavior, 17: 337-349.
- Quay, W.B. (1968): The specialized posterolateral sebaceous glandular regions in Microtine rodents. Journal of Mammalogy, 49: 427-445.

- Rausch, R.L.; Bridgens, J.G. (1989): Structure and function of sudoriferous facial glands in nearctic marmots, *Marmota* spp. (Rodentia: Sciuridae). *Zoologischer Anzeiger*, 223: 265-282.
- Robovský, J.; Řičánková, V.; Zrzavý, J. (2008): Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): utility of morphological and molecular data sets in a recently radiating clade. *Zoologica Skripta*, 37(6): 571-590.
- Salo, A.L.; Shapiro, L.E.; Dewsbury, D.A. (1994): Comparisons of nipple attachment and incisor growth among four species of voles (*Microtus*). *Developmental Psychobiology*, 27(5): 317-330.
- Stern, J.M.; Johnson, S.K. (1990): Ventral somatosensory determinants of nursing behavior in Norway rats: I. Effects of variations in the quality and quantity of pup stimuli. *Physiology & Behavior*, 47: 993-1011.
- Stopka, P.; Graciasová, R. (2001): Conditional allogrooming in the herb-field mouse. *Behavioral Ecology*, 12(5): 584-589.
- Tamarin, R.H.; Ostfeld, R.S.; Pugh, S.R.; Bujalska, G. (editors) (1990): *Social systems and population cycles in voles*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Terranova, M.L.; Laviola, G. (1995): Individual differences in mouse behavioural development: effects of precocious weaning and ongoing sexual segregation. *Animal Behaviour*, 50: 1261-1271.
- Tkadlec, E.; Zejda, J. (1995): Precocious breeding in female common voles and its relevance to rodent fluctuations. *Oikos*, 73: 231-236.
- Turner, B.N.; Iverson, S.L. (1973): The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters. *Ecology*, 54(5): 967-981.
- Vaughn, A.A.; Ferkin, D.A.; delBarco-Trillo, J.; Ferkin, M.H. (2011): The duration and of sociosexual behaviors in male meadow voles *Microtus pennsylvanicus* varies before, during, and after copulation. *Current Zoology*, 57(1): 43-49.
- Velenská, N. (2007): *Hlodavci. Robimaus, Rudná u Prahy*.
- Wilson, S.C.; Kleiman, D.G. (1974): Eliciting play: A comparative study. *American Zoologist*, 14: 341-370.
- Witt, D.M.; Carter, C.S.; Carlstead, K.; Read, L.D. (1988): Sexual and social interactions preceding and during male-induced oestrus in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour*, 36: 1465-1471.
- Yavuz, M.; Öz, M.; Albayrak, I. (2010): Levant vole (*Microtus guentheri* Danford and Alston 1880) prefers southerly-facing slopes in agricultural sites at Antalya, Turkey. *North-Western Journal of Zoology*, 6(1): 36-46.

- 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. *Journal of Arid Environments*, 68: 398-407.
- Ziporyn, T.; McClintock, M.K. (1991): Passing as an indicator of social dominance among female wild and domestic Norway rats. *Behaviour*, 118: 26-41.
- Zorenko, T.A. (1990): Etologičeskii analiz v sistematike gryzunov na primere polevok triby Microtini fauny SSSR. Avtoreferat, Akademia Nauk SSSR, Zoologičeskii Institut, Leningrad, pp. 41. [in Russian]
- Zorenko, T.A.; Rutovskaya, M.V. (2006): Social behavior of the reed vole, *Microtus fortis*, (Rodentia, Arvicolinae). *Zoologičeskij Žurnal*, 85: 983-997.