

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta**



BAKALÁŘSKÁ DIPLOMOVÁ PRÁCE



**Vliv kooperace na rozlišování příbuzných u sociálních
druhů hrabošů (*Microtus arvalis* a *Microtus brandti*)**

Vypracovala: Michaela Eliášová

Vedoucí práce: Mgr. Věra Řičánková

České Budějovice 2007

Eliášová M. (2007). Vliv kooperace na rozlišování příbuzných u sociálních druhů hrabošů (*Microtus arvalis* a *Microtus brandti*). [The effect of cooperation on kin recognition in social species of voles (*Microtus arvalis* and *Microtus brandti*)]. Bc Thesis, in Czech - 28 pp., Faculty of Biological Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

I compared juvenile behavior in siblings and nonsiblings dyads of two species of voles with different social systems, *Microtus brandti* and *Microtus arvalis*. I examined a correlation of the ability of kin recognition and benefits of helping in a particular species.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou 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 bakalářské 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 26.4.2007

Michaela Eliášová

Poděkování:

Nejprve bych chtěla poděkovat své školitelce Věře Řičánkové za její trpělivost a ochotu mi kdykoliv poradit a pomoci, Radce Peškové za nezbytnou péči o chovy, hrabošům za jejich vstřícnou spolupráci, své spolubydlící Máje, že vydržela všechny mé špatné nálady, a všem svým přátelům, nejen lidským, ale i zvířecím, Denisce a Julíkovi, že mi vždy odpustili nedostatek pozornosti. A především děkuji svým rodičům za jejich podporu a za to, že mi umožňují studovat tuto školu.

Obsah

1. Úvod	2
1.1. Význam identifikace jednotlivců a rozlišování příbuzných	2
1.2. Familiarita jako hlavní mechanismus rozpoznávání příbuzných	3
1.3. Sociální systém <i>M. brandti</i>	6
1.4. Sociální systém <i>M. arvalis</i>	7
1.5. Cíle práce.....	10
2. Materiál a metodika	11
2.1. Pokusná zvířata	11
2.2. Pokusné prostředí	11
2.3. Metodika pokusů	11
2.4. Hodnocení výsledků a statistické zpracování.....	12
3. Výsledky	13
3.1. Sociální interakce u mláďat <i>M. brandti</i>	13
3.2. Srovnání sociálních interakcí mláďat <i>M. brandti</i> a <i>M. arvalis</i>	14
4. Diskuze	17
5. Závěr	22
6. Literatura	23
7. Příloha	

1. Úvod

1.1. Význam identifikace jednotlivců a rozlišování příbuzných

Pravděpodobně všechny druhy savců umějí rozeznávat ostatní jedince svého druhu a rozlišovat příbuzné a nepříbuzné jedince. Jednotlivé druhy se však v míře této schopnosti liší (např. Wilson 1982, Griffin & West 2003). Obecně se předpokládá, že život ve skupinách klade větší nároky na kognitivní schopnosti (např. Holekamp 2007, Perez-Barberia & Gordon 2005). Schopnost individuálního rozlišování a následného vyhodnocení informací o svém protějšku je nezbytným předpokladem pro život v komplexnějších societách (Stevens et al. 2005). Druhy žijící ve stabilnějších skupinách s dobře vyvinutou sociální strukturou se vyznačují lepšími kognitivními schopnostmi (D'Amato & Colombo 1990).

Do této kategorie náležejí především druhy s kooperativním rozmnožováním, u nichž dominantnímu páru vypomáhají s péčí o potomstvo jedinci, kteří se sami nemnoží. Obecně přijímaným vysvětlením tohoto altruistického chování je Hamiltonova představa, že tito pomocníci péčí o příbuzné zvyšují svou inkuzivní fitness. Z této teorie tedy vyplývá, že více budou rozlišovat mezi příbuznými a nepříbuznými jedinci druhy, u nichž je zisk z pomoci větší a u nichž je tedy výraznější role pomocníků (Hamilton 1964). Hamiltonova teorie příbuzenské selekce navíc říká, že bude existovat pozitivní korelace mezi pravděpodobností nebo mírou pomoci a příbuzností, s tím, že pomocníci budou přednostně pomáhat bližším příbuzným.. Jiným vysvětlením pro variabilitu schopnosti rozlišovat příbuzné mezi druhy může být skutečnost, že velikost zisku z pomoci se u jednotlivých druhů liší. Z toho důvodu se bude rozlišování příbuzných pravděpodobněji vyskytovat u druhů s větším ziskem. Těmito předpoklady se ve své srovnávací studii zabývali Griffin a West (2003). Jejich výsledky potvrdily obecnou roli příbuzenské selekce a také to, že její relativní význam není u všech druhů stejný.

Pro zvířata je výhodné rozlišovat příbuzné ze dvou hlavních důvodů. Zaprvé může rozpoznávání příbuzných zabránit nežádoucímu inbreedingu či sloužit k dosažení rovnováhy mezi inbreedingem a outbreedingem (např. Hoogland 1982, Berger et al. 1997). Zadruhé může schopnost rozpoznávat příbuzné napomáhat protekci a bránit jejímu špatnému nasměrování. Tato funkce vychází z Hamiltonovy představy, že jedinec ovlivňuje svoji fitness nejen produkcí vlastních potomků, ale také tím, že v této činnosti pomáhá svým příbuzným.

Přeneseně tedy schopnost rozlišování příbuzných u řady druhů obratlovců snižuje kompetici a zvyšuje kooperaci (Holmes & Sherman 1983).

Mezi nejdůležitější mechanismy rozpoznávání příbuzných patří 1/ přímá zkušenost (fyzický či olfaktorický kontakt s příbuzným jedincem a zapamatování si jeho charakteristických rysů – rozpoznání na základě familiarity), 2/ nepřímá zkušenost (phenotype matching; jedinec pozná svého neznámého příbuzného, jež má stejné fenotypové znaky jako jedinec z předchozí zkušenosti či jiní příbuzní jedinci jako rodiče či sourozenci) a 3/ rozpoznání stejného genotypu či alel (mechanismus nezávislý na jakémkoliv učebním procesu) (Holmes & Sherman 1983). Familiarita a nepřímá zkušenost jsou považovány za dva nejčastější mechanismy, jimiž hlodavci v sociálním chování rozlišují příbuzné od nepříbuzných (např. *Microtus ochrogaster* McGuire & Getz 1981, *Microtus pennsylvanicus* Bollinger et al. 1993, *Microtus townsendii* Lambin 1994, *Microtus montanus* Berger et al. 1997, *Spermophilus columbianus* Hare 1994, *Mus musculus* Smith et al. 1994).

Familiarita mezi příbuznými či nepříbuznými jedinci může často ovlivnit tendenci k disperzi, která ovlivňuje inbreeding nebo outbreeding u některých druhů hrabošů (*Microtus ochrogaster* McGuire & Getz 1981, *M. canicaudus* Boyd & Blaustein 1985, *M. pennsylvanicus* Bollinger et al. 1993, *M. townsendii* Lambin 1994, *M. montanus* Berger et al. 1997). I při výběru partnera hraje u rodu *Microtus* zřejmě hlavní roli familiarita (Boyd & Blaustein 1985, McGuire & Getz 1981), zatímco například u myši domácí (*Mus musculus*) byla zaznamenána schopnost rozlišit příbuzné jedince od nepříbuzných pomocí čichových podnětů, tudíž na základě genotypu (Winn & Vestal 1986, Barnard & Fitzsimons 1988).

1.2. Familiarita jako hlavní mechanismus rozpoznávání příbuzných

Familiarita je základním mechanismem rozpoznávání příbuzných pro všechny studované druhy hrabošů a je dokonce považována za nejrozšířenější mechanismus identifikace příbuzných v přírodě. Schopnost rozpoznávat příbuzné na základě genotypu nebyla u hrabošů zjištěna a možnost rozpoznávání na základě nepřímé zkušenosti naznačují pouze nejednoznačné (neprůkazné) výsledky při testech a partnerské preference (např. Yu et al. 2004). Familiarita je obvyklý mechanismus rozpoznávání mezi matkou a mláďaty a rozlišování mezi sourozenci také u řady druhů závisí na familiaritě mezi juvenilními jedinci (Holmes & Sherman 1983).

U hraboše préríjního (*M. ochrogaster*) je rozeznávání sourozenců spojeno s přímou zkušeností před odstavem, jak bylo zjištěno v laboratorních podmínkách (Gavish et al. 1984). Schopnost rozeznat sourozence na základě familiarity si tento druh uchovává i po dvaceti dnech separace (Paz-y-Miño et al. 2002), což je pravděpodobně důsledek výrazné filopatrie mláďat (McGuire et al. 1993) a malé vzdálenosti mezi sourozenci po disperzi (McGuire et al. 1990 a 1993, Carter & Getz 1993, Getz et al. 1993 a 1994, Getz & Carter 1996). Po třiceti dnech separace se však tato schopnost kompletně vytratí (Paz-y-Miño et al. 2002).

Lambin & Mathers (1997) se zabývali rozlišováním příbuzných u poddruhu hraboše polního, *Microtus arvalis orcadensis*. Čím déle byly samice separovány od svých sester a čím delší byl jejich kontakt s novými neznámými samicemi, tím více dávaly přednost novým partnerkám před sestrami. Samci naopak dávali přednost neznámým samcům před svými bratry. Tato preference se však s narůstající délkou separace známých bratrů vytrácela. Zdá se tedy, že schopnost rozlišit příbuzné u tohoto druhu s narůstající separací rychle klesá a známost získaná během dospělosti má u samic stejný efekt na preference jako příbuznost (Lambin & Mathers 1997).

U druhu *Microtus canicaudus* je rozlišování příbuzných též založeno na familiaritě a schopnost odlišit příbuzného, respektive známého, jedince si při výběru partnera plně uchovává i po 12-denní separaci (Boyd & Blaustein 1985). Ferkin & Rutka (1990) zjistili u hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus*), že se chová agonisticky vůči neznámým sourozencům, ne však vůči známým nesourozencům, a vyvodili z toho závěr, že rozpoznávání sourozenců tohoto druhu je založeno na dřívější asociaci při společném odchovu. Tento závěr potvrdili i Paz-y-Miño et al. (2002). Familiarita je zásadní pro rozeznávání příbuzných také u hraboše horského (*Microtus montanus*) (Berger et al. 1997) či hrabošíka amerického (*Microtus pinetorum*) (Brant et al. 1998).

Stejně je tomu i u hraboše mandarinského (*Lasiopodomys mandarinus*), který je pravděpodobně druhem blízce příbuzným hraboši Brandtovu a pro nějž jsou typické rozšířené rodinné skupiny a přítomnost pomocníků (Smorkatcheva 1999). Na rozdíl od většiny ostatních hrabošů, u nichž bylo prokázáno, že nepoznají příbuzného jedince bez předchozí přímé zkušenosti, se u tohoto druhu uvažuje i o schopnosti rozlišovat příbuzné mechanismem nepřímé zkušenosti, který byl zaznamenán u samic v říji (Fadao et al. 2000).

Rozpoznávání příbuzných na základě familiarity není typické jen pro hraboše. Vyskytuje se nejen u další hlodavců, ale i u jiných skupin živočichů. Jako příklad lze uvést sysla kolumbijského (*Spermophilus columbianus*) (Hare 1992, Stevens 1998, King 1989), sysla páskovaného (*Spermophilus tridecemlineatus*) (Holmes 1984b), pískomila mongolského

(*Meriones unguiculatus*) (Agren 1984, Halpin 1976) či křečka dlouhoocasého (*Peromyscus maniculatus*) (Hill 1974). Z jiných živočichů jsou to například larvy některých druhů bezocasých obojživelníků, u nichž je familiarita mechanismem, na základě něhož se v přírodě shlukují (O'Hara & Blaustein 1982).

U některých druhů hlodavců se vedle familiarity objevuje i mechanismus nepřímé zkušenosti. Bylo zjištěno, že u samic norníka rudého (*Clethrionomys glareolus*) existují dva mechanismy rozlišování příbuzných v závislosti na věku. Nedospělé samice rozlišují příbuzné na základě familiarity a dávají přednost známým sourozencům, včetně adoptivních, před neznámými nesourozenci či sourozenci. Dospělé samice naopak preferují pach nepříbuzných samců před sourozenci bez ohledu na familiaritu, což odkazuje na mechanismus nepřímé známosti (Kruczek 2007). Dalšími druhy, u kterých byl zjištěn mechanismus nepřímé zkušenosti, jsou například myš bodlinatá (*Acomys cahirinus*) (Porter et al. 1983), sysel Beldingův (*Spermophilus beldingi*) (Holmes & Sherman 1982), čipmank tmavý (*Tamias townsendii*) (Fuller & Blaustein 1990) nebo křeček zlatý (*Mesocricetus auratus*) (Heth et al. 1998, Mateo & Johnston 2000a, Todrank et al. 1998). Myš domácí (*Mus musculus*) či krysa obecná (*Rattus rattus*) dokonce dokáží olfaktoricky rozpoznat stejný genotyp přes MHC (Winn & Vestal 1986, Barnard & Fitzsimons 1988).

Holmes & Sherman (1982) naznačili, že rozlišování příbuzných pomocí familiarity se objevuje u těch druhů, u kterých je malá pravděpodobnost setkání s jedinci nepříbuznými nebo různého stupně příbuznosti.

Cílem této studie je popsat a srovnat chování dvou druhů rodu *Microtus* s odlišným sociálním systémem, *M. brandti* a *M. arvalis*, během kontaktu dvou stejně starých mláďat a kvantifikovat tak rozdíly mezi jednotlivými prvky juvenilního sociálního chování. Předchozí výzkumy naznačují, že síla a trvání sourozeneckých vztahů během juvenilní periody mohou odrážet sociální strukturu savčích druhů (Wilson 1973). Otázkou vlivu příbuznosti na sociální chování u hraboše Brandtova se zabývali také Yu et al. (2004). Testovali, zda se dospělí hraboši obou pohlaví chovají odlišně k neznámému příbuznému a nepříbuznému jedinci a roli příbuznosti při výběru partnera. Ve své studii došli k závěru, že sama příbuznost nemá u hraboše Brandtova žádný signifikantní vliv na asociace jedinců stejného pohlaví a z výsledků svých pokusů vyvodili, že jedinci *M. brandti* nedokáží rozpoznávat neznámé sourozence od nesourozenců podle pachu. Pokusy testující vliv příbuznosti na výběr partnera naopak naznačily, že by *M. brandti* mohl rozlišovat mezi příbuznými a nepříbuznými jedinci na základě nepřímé zkušenosti. Tento závěr by ale mohl být ovlivněn skutečností, že autoři při svých experimentech předpokládali, že dva měsíce separace stačí tomuto druhu k tomu,

aby se sourozenci přestali rozpoznávat. Tento předpoklad však netestovali. Yu et al. (2005) také zkoumali vliv příbuznosti na rodičovskou péči. Ve své studii došli k závěru, že příbuznost mezi rodiči a mláďaty u hraboše Brandtova pravděpodobně nehraje roli v přímé regulaci rodičovské péče a infanticidy (Yu et al. 2005).

1.3. 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, která se i při nepřítomnosti dospělých drží pohromadě na společném teritoriu i po dlouhou dobu a nemají tendenci se rozdělit, a to až do začátku další rozmnožovací sezóny, kdy se začíná objevovat agresivní chování a skupina se po přezimování rozpadá a vytváří se páry nebo menší skupinky (Gromov 2003). Mladí jedinci z jiných rodin se mohou k rodinným skupinám připojovat (Gromov 2002). Jde především o dispergující samce. Ve skupinách jsou interakce 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. Mladí samci se před přezimováním nerozmnožují. Pouze mladé samice, které mají vyšší postavení ve skupině, se mohou párovat s dospělými samci a mít potomstvo (Gromov 2003). 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 resorbce embrya mají regulační funkci při vysokých populačních hustotách. Tuto teorii podkládají Stube & Janke (1994) svou studií prováděnou v laboratorních podmínkách.

Z výše zmíněného je tedy patrné, že hraboši Brandtovi pravděpodobně nevykazují solitérní 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 mláďaty 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). 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). 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 i monogamie a rodinnou skupinku tvoří pár s mláďaty.

Yu et al. (2004) zjistili, že příbuznost nemá u hraboše Brandtova žádný signifikantní vliv na asociace jedinců stejného pohlaví. Naznačují však, že by hraboši Brandtovi mohli rozlišovat mezi příbuznými a nepříbuznými jedinci při výběru partnera a že příbuznost tedy může hrát roli při snaze vyhnout se inbreedingu.

1.4. 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 mláďaty. 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).

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).

1.5. Cíle práce

Cílem mé práce je srovnání schopnosti rozlišovat příbuzné a nepříbuzné (ev. známé a neznámé) jedince na základě agonistického a sociálního chování mezi mláďaty u dvou druhů hrabošů s odlišným sociálním systémem (*Microtus arvalis* a *Microtus brandti*).

Předpokladem je, že výraznější rozlišování příbuzných a nepříbuzných jedinců se bude objevovat u druhů, kteří více profitují z asistence pomocníků při rozmnožování (Griffin & West 2003).

2. Materiál a metodika

2.1. Pokusná zvířata

K pokusům byli použiti hraboši Brandtovi z chovů na BF JU. Zvířata původně pochází ze dvou párů získaných ze Zoo v Plzni a i přes opakované výměny chovných párů jsou již vysoce inbrední. 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 a chována v sourozeneckých skupinách. Testovaná zvířata byla pohlavně nedospělá, ale byla již samostatná a schopná disperse.

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. Prostor terária byl snímán kamerou a chování bylo vyhodnocováno z obrazovky. Terárium bylo mezi jednotlivými pokusy vždy vyčištěno etanolem. Jako podestýlka byly používány hobliny, které byly mezi jednotlivými pokusy vyměňovány. Během pokusů byla zvířatům k dispozici voda a suchý chléb jako potrava.

2.3. Metodika pokusů

V pokusech byly sledovány sourozenecké a nesourozenecké dvojice. V první fázi pokusů byla testována zvířata ve věku 2-3 dnů po odstavu, ve druhé fázi pak hraboši ve věku dvou měsíců. Dvě minuty před začátkem pokusu byla zvířata vložena do výše popsaného terária, rozděleného na dvě poloviny pohyblivou přepážkou, aby se seznámila s prostředím. Poté byla přepážka odstraněna a po následujících 15 minut bylo sledováno jejich chování. Zaznamenávány byly tyto aktivity:

sociální interakce: veškeré sociální aktivity vyjma kontaktu a agresivity, nejčastěji očichávání a následování, kdy vzdálenost mezi jedinci byla 1 cm a méně

individuální činnost: většinou explorační

agonistické chování: útočné chování, hlasové projevy

kontakt: setrvání v klidu v tělesném kontaktu po dobu minimálně 5 sekund

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, doba trvání a latence jednotlivých aktivit.

Statistická zpracování byla provedena v programu STATISTICA verze 6.0 for Windows. K vyhodnocení interakcí mezi sourozenskými a nesourozenskými dvojicemi byl použit Mann-Whitney U test pro párová pozorování.

3. Výsledky

3.1. Sociální interakce u mláďat *M. brandti*

Výsledky shrnuté v tab.1 ukazují rozdíly v chování sourozeneckých a nesourozeneckých dvojic hraboše Brandtova v první fázi pokusů, tedy u mláďat starých 22-24 dní. Signifikantní rozdíly se objevily zejména v délce trvání jednotlivých aktivit (viz. příloha Graf 1). Nesourozenecké dvojice vykazovaly výrazně delší trvání sociálních interakcí a kontaktu a kratší individuální činnost. Ke kontaktu u nich také docházelo dříve. U žádné z dvojic, jak sourozeneckých, tak nesourozeneckých, se neobjevilo agonistické chování.

Tab.1. Srovnání sourozeneckých a nesourozeneckých dvojic u *M. brandti* ve stáří tří týdnů. Trvání a latence jsou uvedeny v sekundách. (Mann-Whitney U test).

<i>M. brandti</i>	Sourozenci (n = 30)		Nesourozenci (n = 30)			
	M	SE	M	SE	U	p
Sociální interakce-frekvence	66,0	2,4	70,6	2,97	373	0,25
Indiv. činnost - frekvence	64,6	2,5	67,5	2,8	381,5	0,31
Agresivita – frekvence	0,0	0,0	0,0	0,0	450	1,0
Kontakt – frekvence	3,3	0,47	5,03	0,63	318	0,051
Sociální interakce-trvání	163,2	11,2	261,3	16,4	163	0,000022*****
Indiv. činnost – trvání	688,6	13,8	548,6	18,9	134	0,000003*****
Agresivita – trvání	0,0	0,0	0,0	0,0	450	1,0
Kontakt - trvání	48,2	8,8	90,1	13,3	284	0,014*
Sociální interakce-latence	7,2	1,4	7,2	0,10	413,5	0,59
Agresivita – latence	900,0	0,0	900,0	0,0	450	1,0
Kontakt – latence	472,4	50,5	333,2	49,0	305	0,032*

M-průměr, SE-standardní odchylka, *p<0,05, ****p<0,0001, *****p<0,00001

Ve druhé fázi pokusů, tedy u hrabošů ve věku dvou měsíců, se mezi sourozenci a nesourozenci neukázaly prakticky žádné signifikantní rozdíly, s výjimkou délky trvání sociálních interakcí, která byla u nesourozeneckých dvojic větší. Opět se u žádné dvojice neprojevovalo agonistické chování (viz. příloha Tab. 2).

3.2. Srovnání sociálních interakcí mlád'at *M. brandti* a *M. arvalis*

Toto srovnání bylo provedeno jen pro mlád'ata po odstavu. Data pro druh *M. arvalis* byla převzata z práce Věry Řičánkové (2002). Rozdíly mezi interakcemi sourozeneckých i nesourozeneckých dvojic jsou u hraboše polního vysoce průkazné (viz. příloha Tab. 5 a Graf 2). Mezi dvojicemi samec-samec, samec-samice, samice-samice se neobjevily žádné rozdíly (viz. příloha Tab. 6 a 7).

V tab.3 jsou shrnuty výsledky srovnání chování sourozeneckých dvojic *M. brandti* a *M. arvalis*. Mlád'ata *M. brandti* vykazovala větší frekvenci sociálních interakcí a individuální činnosti a také delší individuální činnost. V délce sociálních interakcí se druhy nelišily. Hraboši Brandtovi ale dříve očichávali své partnery než hraboši polní. Druhy se nelišily ve frekvenci kontaktu, lišily se ale v délce jeho trvání, která byla průkazně větší u *M. arvalis*. Na rozdíl od *M. brandti* se u *M. arvalis* již objevila agresivita, ale v tak malé míře, že nelze mluvit o prokazatelném rozdílu.

Srovnání nesourozeneckých dvojic je uvedeno v tab.4. U *M. brandti* se opět objevila větší frekvence i délka sociálních interakcí a větší frekvence individuální činnosti, zatímco délka individuální činnosti byla u obou druhů stejná. Ve frekvenci kontaktu se druhy také nelišily, délka kontaktu však byla větší u *M. arvalis*. Rozdíl se objevil také v latenci sociálních interakcí, která byla výrazně delší u *M. arvalis*. Na rozdíl od *M. brandti* se u *M. arvalis* opět objevila agresivita.

Grafy 3. a 4. (viz. příloha) ukazují srovnání frekvence a délky trvání sociálních interakcí u sourozeneckých a nesourozeneckých dvojic druhů *M. brandti* a *M. arvalis*.

Tab.3. Srovnání sourozeneckých interakcí u *M. arvalis* a *M. brandti*. Trvání a latence jsou uvedeny v sekundách. (Mann-Whitney U test).

Sourozenci	<i>M. brandti</i> (n = 30)		<i>M. arvalis</i> (n = 30)			
	M	SE	M	SE	U	p
Sociální interakce-frekvence	66,0	2,4	30,6	2,6	26,0	< 10 ⁻⁶ *****
Indiv. činnost - frekvence	64,6	2,5	30,0	2,7	18,0	< 10 ⁻⁶ *****
Agresivita – frekvence	0,0	0,0	0,37	0,18	360,0	0,18
Kontakt – frekvence	3,3	0,5	2,2	0,33	344,5	0,12
Sociální interakce-trvání	163,2	11,2	132,5	12,1	338,0	0,098
Indiv. činnost – trvání	688,6	13,8	621,6	27,1	307,0	0,035*
Agresivita – trvání	0,0	0,0	0,21	0,15	360,0	0,18
Kontakt - trvání	48,2	8,8	145,7	29,1	292,0	0,019*
Sociální interakce-latence	7,2	1,4	29,7	5,4	186,0	0,000095****
Agresivita – latence	900,0	0,0	815,9	33,4	360,0	0,18
Kontakt – latence	472,4	50,5	444,9	50,2	426,0	0,72

M-průměr, SE-standardní odchylka, *p<0,05, ****p<0,00001, *****p<10⁻⁶

Tab.4. Srovnání nesourozeneckých interakcí u *M. arvalis* a *M. brandti*. Trvání a latence jsou uvedeny v sekundách. (Mann-Whitney U test).

Nesourozenci	<i>M. brandti</i> (n = 30)		<i>M. arvalis</i> (n = 30)			
	M	SE	M	SE	U	p
Sociální interakce-frekvence	70,6	3,0	40,3	2,8	68,0	<10 ⁻⁶ *****
Indiv. činnost - frekvence	67,5	2,8	37,0	2,6	60,0	<10 ⁻⁶ *****
Agresivita – frekvence	0,0	0,0	3,9	1,0	135,0	0,000003*****
Kontakt – frekvence	5,0	0,6	5,1	0,8	436,0	0,84
Sociální interakce-trvání	261,3	16,4	180,2	14,8	225,0	0,000880***
Indiv. činnost – trvání	548,6	18,9	544,9	33,1	449,5	0,99
Agresivita – trvání	0,0	0,0	6,7	2,9	135,0	0,000003*****
Kontakt - trvání	90,1	13,3	168,1	27,5	316,5	0,048*
Sociální interakce-latence	7,2	1,0	36,4	8,9	206,5	0,000318***
Agresivita – latence	900,0	0,0	465,7	60,7	135,0	0,000003*****
Kontakt – latence	333,2	49,0	324,8	51,1	428,0	0,745

M-průměr, SE-standardní odchylka, *p<0,05, *** p<0,001****p<0,0001, *****p<0,00001, *****p<10⁻⁶

Při kontaktu se známým sourozencem tedy hraboši Brandtovi svého partnera očichávali dříve a častěji ve srovnání s hraboši polními. Doba strávená očicháváním

sourozenců se mezi oběma druhy neliší. Hraboši polní déle setrvali v kontaktu. *M. brandti* se častěji a déle zabývali individuální činností.

Při kontaktu s nesourozencem, čili s neznámým jedincem, opět hraboši Brandtovi očíhávali svého partnera častěji a s kratší latencí, na rozdíl od sourozeneckých dvojic však také prokazatelně déle než hraboši polní. Kontakt byl opět delší u *M. arvalis*, u kterého se také prokazatelně objevila agresivita.

Obecně byla u *M. brandti* zaznamenána větší četnost sociálních interakcí než u *M. arvalis*, bez ohledu na pokusné uspořádání.

4. Diskuze

Z výsledků pokusů jasně vyplývá, že *Microtus brandti* věnuje více pozornosti identifikaci ostatních příslušníků svého druhu a pravděpodobně lépe rozlišuje sourozence od cizích jedinců než *Microtus arvalis*. Oba druhy jsou sociální a mohou tvořit velké skupiny, ale liší se jak mírou kooperace při rozmnožování, tak i strukturou skupin a sociálním chováním (Boyce & Boyce 1988c, Gromov 2003, Gromov 2004). Tyto výsledky podporují testovanou hypotézu, že *M. brandti*, jakožto druh, u něhož se vyskytují pomocníci, by měl více rozpoznávat příbuzné a nepříbuzné (respektive známé a neznámé) jedince (Griffin & West 2003).

Hraboši Brandtovi svého partnera očichávali častěji a dříve než hraboši polní, ať šlo o sourozence nebo nesourozence. Délka trvání sociálních interakcí se u sourozeneckých dvojic mezi druhy nelišila. Tato skutečnost je v souladu s charakteristikou daných dvou druhů, neboť jde v obou případech o druhy sociální s odloženou disperzí mláďat, mezi nimiž se tudíž vytváří sociální vazby, i když míra sociality je různá. *M. brandti* žije v rozsáhlých rodinných skupinách skládajících se z dospělých hrabošů a odrostlých mláďat, čítajících 10-38 jedinců na ploše okolo 25 m² (Zhong et al. 2007) a jedinci v rámci kolonie k sobě nejsou agresivní (Stube & Janke 1994, Yu et al. 2003). *M. arvalis* má na rozdíl od *M. brandti* skupiny nestabilní, bez pevných vazeb a typická je pro něj hierarchie a agresivita (Gromov 2004). Své neznámé sourozence však *M. brandti* očichávali výrazně déle a dříve než *M. arvalis*. Z těchto výsledků vyplývá, že hraboš Brandtův více než hraboš polní odlišuje známé sourozence od neznámých jedinců, což podporuje mnou testovanou hypotézu o korelaci mezi ziskem z pomoci kooperativně se rozmnožujících druhů a schopností rozpoznávat příbuzné (Griffin & West 2003). Pro hraboše Brandtova je, na rozdíl od hraboše polního, typické kooperativní rozmnožování a přítomnost pomocníků a příbuznost proto hraje významnější roli v sociálním systému tohoto druhu, než je tomu u hraboše polního (Gromov 2003).

Testovanou hypotézu podporují i výsledky Wilsonové (1982), která zjistila, že hraboši préríjní (*M. ochrogaster*) jasněji odlišovali mezi sourozenci a nesourozenci než hraboši pensylvánští (*M. pennsylvanicus*). Zatímco u druhu *M. pennsylvanicus* se pomocníci nevyskytují a mláďata dispergují z rodného hnízda během deseti dnů po odstavu (Getz 1972), je *M. ochrogaster* typický přítomností pomocníků a odloženou disperzí mláďat (Thomas & Birney 1979).

U dvojice *M. ochrogaster* – *M. pennsylvanicus* jsou rozdíly v chování výraznější než u dvojice *M. brandti* – *M. arvalis*. Hraboši préríjní více očichávali svého partnera a více s ním setrvali v kontaktu než hraboši pensylvánští, ať už šlo o sourozence či nesourozence (Wilson 1982). Naproti tomu hraboši Brandtovi se ve frekvenci kontaktu od hrabošů polních nelišili ani v sourozeneckých ani v nesourozeneckých dvojicích, zato byl zjištěn velký rozdíl ve frekvenci sociálních interakcí. Tyto odlišnosti jsou v souladu se sociálními charakteristikami daných druhů. Wilsonová (1982) srovnávala druh zcela nesociální (*M. pennsylvanicus*) s druhem sociálním, pro nějž je navíc typická přítomnost pomocníků (*M. ochrogaster*) (Getz 1972, Thomas & Birney 1979, Getz et al. 1993). Druhy *M. brandti* a *M. arvalis* jsou naproti tomu oba sociální. Liší se stabilitou skupin, která je podstatně větší u *M. brandti*, složením skupin a především onou přítomností pomocníků (Boyce & Boyce 1988c, Gromov 2003, Gromov 2004). Zajímavý je rozdíl ve zjištěných latencích interakcí. Wilsonová (1982) u svých dvou druhů nezjistila žádnou odlišnost. Druhy *M. brandti* a *M. arvalis* se však výrazně lišily v latenci sociálních interakcí. Hraboši Brandtovi se začali očichávat podstatně dříve než hraboši polní, a to jak u sourozenců, tak u nesourozenců.

Mláďata *M. brandti* svého neznámého partnera očichávala signifikantně déle než sourozence, a to jak ve věku tří týdnů, tak dvou měsíců, přestože u dvouměsíčních mláďat se žádné jiné prokazatelné rozdíly neobjevily. Právě rozdíl v délce trvání sociálních interakcí mezi sourozeneckými a nesourozeneckými dvojicemi je pravděpodobně nejvýznamnějším ukazatelem schopnosti hraboše Brandtova rozeznávat známé sourozence od neznámých nesourozenců, zatímco frekvence sociálních interakcí mohou být výrazně ovlivněny druhově specifickým exploračním chováním, v tomto případě větší aktivitou *M. brandti* v otevřeném prostoru (Šumbera 1998).

Wilsonová (1982) ve své laboratorní studii došla k závěru, že hlavní funkcí vzájemného očichávání jak u hraboše préríjního, tak u hraboše pensylvánského je identifikace jedince, v tomto případě tedy rozlišení jedince jako sourozence či nesourozence. U myši bodlinaté (*Acomys cahirinus*) bylo dokázáno, že očichávání je nezbytné pro rozpoznání sourozenců u mláďat po odstavu (Porter et al. 1978). Intenzivní očichávání by dokonce mohlo podporovat tvorbu sociálních vazeb mezi účastníky (Wilson 1982).

Mláďata obou druhů byla testována ve věku, kdy dispergují z rodného hnízda a zakládají vlastní teritoria či skupiny, nebo zůstávají s rodiči a působí jako pomocníci. V tomto věku mláďata nedosahují pohlavní dospělosti, s výjimkou samic hraboše polního (Boyce & Boyce 1988). Lze předpokládat, že pohlavní dospělost samic *M. arvalis* by mohla mít vliv na interakce mezi známými a neznámými jedinci. Tento předpoklad však nebyl

potvrzen. Mezi samci a samicemi hraboše polního nebyl zjištěn žádný rozdíl v interakcích ani v sourozenských ani v nesourozenských dvojicích (Řičánková 2002). U hraboše Brandtova nelze ve věku tří týdnů určit pohlaví, proto tento faktor nemohl být do pokusů zahrnut. Ve věku dvou měsíců je sice rozlišení pohlaví teoreticky možné, z důvodu nedostatku zkušeností se mi to bohužel s jistotou nepodařilo.

Pokusní hraboši Brandtovi byli na rozdíl od hrabošů polních vysoce inbrední. Na základě dříve zjištěných poznatků o tomto druhu lze však předpokládat, že inbrednost neměla vliv na získané výsledky. Základním mechanismem rozpoznávání příbuzných pro všechny studované druhy hrabošů je familiarita (např. Gavish et al. 1984, Boyd & Blaustein 1985, Berger et al. 1997, Ferkin & Rutka 1990). Schopnost rozpoznávat příbuzné na základě genotypu nebyla u hrabošů zjištěna. Bylo zjištěno, že příbuznost nemá u hraboše Brandtova žádný signifikantní vliv na asociace dospělých jedinců stejného pohlaví (Yu et al. 2004), ani nedokáže rozlišovat mezi vlastními a cizími novorozenaty pomocí čichu či akustických signálů (Stube & Janke 1994).

M. arvalis déle setrvali v kontaktu v případě sourozenských i nesourozenských dvojic, zatímco *M. brandti* se častěji zabývali individuální činností. Vysvětlením těchto odlišností by mohly být mezidruhové rozdíly v explorativním chování. *M. brandti* je aktivnější a daleko více se pohybuje v otevřeném prostoru, naopak *M. arvalis* tráví více času v úkrytu a v nehybnosti (Šumbera 1998). Toto chování může odrážet rozdílné antipredační strategie spojené s odlišnou mírou sociality daných druhů.

U hraboše polního se na rozdíl od hraboše Brandtova objevila agresivita. Rozdíl v agresivitě u těchto dvou druhů odpovídá dříve zjištěným faktům. Zatímco *M. brandti* žije v rodinných skupinách typických absencí hierarchie, vysokou úrovní tolerance mezi členy skupiny a absencí agresivity ve skupině letošních nerozmnožujících se mláďat (Gromov 2003), je charakteristickým znakem sociálního chování hraboše polního dominantní hierarchie založená na agonistickém chování (Gromov 2004). Nepřítomnost agresivity při střetech s neznámými jedinci však může být u hraboše Brandtova dána i jinými faktory. U třítydenních hrabošů může být příčinnou nízký věk mláďat, která ještě nemají důvod k agresivnímu chování. U dvouměsíčních jedinců by toto chování mohlo být ovlivněno způsobem laboratorního odchovu, kdy jsou mláďata při odstavu vytržena ze sociálního kontextu rodinné skupiny. Příčinou utlumení agresivity by eventuálně mohla být také celková inbrednost pokusných zvířat (Eklund 1996). Na druhou stranu v jiných situacích, jako je například setkání březí samice s cizím samcem, se agresivita vyskytuje zcela běžně.

Velikost rozdílů mezi sourozeneckými a nesourozeneckými dvojicemi u mláďat po odstavu podporuje dříve zjištěná fakta o sociálním systému hraboše Brandtova, který žije v rozsáhlých rodinných skupinách a jedinci uvnitř kolonie k sobě nejsou agresivní (Stube & Janke 1994, Yu et al. 2003). Tomu také odpovídá naprostá absence agresivity jak u mláďat po odstavu, tak ve věku dvou měsíců.

Velký rozdíl v míře rozlišování příbuzných mezi mláďaty po odstavu a ve věku dvou měsíců může být způsoben řadou faktorů. Příčinou by mohl být opět již zmíněný způsob laboratorního odchovu. Dvouměsíční mláďata byla už dlouho oddělena od rodiny, čímž došlo ke zrušení všech sociálních vazeb. To je pro tento druh velmi nepřírozené a mohlo to vést ke ztrátě motivace k rozlišování příbuzných (chybí potřeba obrany teritoria apod.). Jinou příčinnou výraznějších rozdílů u třítydenních mláďat by mohla být existence „kritické periody“ v době odstavu, během níž se u mláďat vyvíjí sociální chování a upevňují sociální vazby. Shromažďování se a opakované očichávání jsou hlavní způsoby kontaktu mláďat s ostatními členy rodiny a tudíž jde pravděpodobně o velmi významné faktory při tvorbě a udržování sociální struktury (Wilson 1982). Výskyt takovéto periody u hraboše Brandtova nebyl dosud zkoumán, ale byla nalezena u jiných druhů hlodavců. Kareem (1983) ve své práci zjistil, že nejsilnější vliv na pozdější sourozenecké chování u myši domácí (*Mus musculus*) má familiarita získaná mezi 14. a 21. dnem věku. Také u myši bodlinaté (*Acomys cahirinus*) se toto období věku ukázalo důležitým pro rozpoznávání sourozenců (Porter & Wyrick 1979). Holmes & Sherman (1982) jsou přesvědčeni, že asociace během kritické periody (právě před dobou, kdy se mláďata poprvé setkávají s nepříbuznými jedinci) je pro rozlišení příbuzných důležitější než celková doba asociace. Tato kritická perioda není omezena na prvních několik dní života, u *Spermophilus beldingi* a *S. parryii* se vyskytuje okolo doby odstavu (Holmes & Sherman 1982).

Z mé práce tedy vyplývá, že *M. brandti* výrazněji rozlišuje příbuzné a nepříbuzné jedince než *M. arvalis*, přičemž hlavním ukazatelem této odlišnosti je délka trvání sociálních interakcí. V obou případech jde o druh sociální, schopný tvořit velké skupiny, existuje mezi nimi ale značný rozdíl v míře kooperativního rozmnožování. Zatímco u hraboše polního existuje kooperace pouze mezi skupinově hnízdícími samicemi, je pro hraboše Brandtova typická přítomnost pomocníků. Je tedy pravděpodobné, že schopnost rozlišovat příbuzné koreluje s mírou kooperace a ziskem z pomoci, spíše než s mírou sociality a velikostí skupiny. Na základě těchto výsledků by se dalo usuzovat, že druhy, jejichž sociální uspořádání je založeno na kooperaci, pravděpodobně věnují větší pozornost identifikaci ostatních jedinců než druhy s méně stabilní sociální strukturou, založenou spíše na agresivní kompetici

a dominantní hierarchii. Kooperace zřejmě klade větší nároky na získávání informací o ostatních účastnících než kompetice. Důležitou roli pravděpodobně hraje stabilita skupiny a tedy i vzájemných vztahů jednotlivců.

V dalším výzkumu by bylo zajímavé do tohoto srovnání zavést některý ze solitérních druhů rodu *Microtus*, jako je například *M. agrestis*. Dále by bylo možné se zaměřit na srovnání množství sociálních interakcí v závislosti na věku a reprodukční aktivitě zvířete, eventuálně i na srovnání doby, po kterou si daný druh pamatuje své známé příbuzné, jako určitého měřítka stability sociálních vazeb ve skupině.

5. Závěr

Z výsledků mé práce je zřejmé, že hraboš Brandtův odlišuje známé sourozence od neznámých jedinců více než hraboš polní. Schopnost rozlišovat jedince (příbuzné) pravděpodobně koreluje s mírou kooperativního rozmnožování a ziskem z přítomnosti pomocníků spíše než s mírou sociality a velikostí skupiny daného druhu. V sociálním systému druhu, pro nějž je typická přítomnost pomocníků (*Microtus brandti*), hraje proto příbuznost pravděpodobně výraznější roli.

6. Literatura

- Agren G. (1984). Incest avoidance and bonding between siblings in gerbils. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 161–169.
- Barnard C. J. & Fitzsimons J. (1988). Kin recognition and mate choice in mice: the effects of kinship, familiarity and social interference on intersexual interaction. *Anim. Behav.* 36: 1078–1090.
- 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]
- Berger P. J., Negus N. C. & Day M. (1997). Recognition of kin and avoidance of inbreeding in the montane vole, *Microtus monatanus*. *J. Mammal.* 78(4): 1182-1186.
- 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]
- Bollinger E. K., Harper S. J. & Barrett G. W. (1993). Inbreeding avoidance increase dispersal movements of the meadow vole. *Ecology* 74: 1153-1156.
- 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.
- Boyd S. K. and Blaustein A. R. (1985). Familiarity and inbreeding avoidance in the gray-tailed vole (*Microtus canicaudus*). *J. Mammal.* 66(2): 348-352.
- Brant C. L., Schwab T. M., Vandenbergh J. G., Schaefer R. L. & Solomon N. G. (1998). Behavioural suppression of female pine voles after replacement of the breeding male. *Anim. Behav.* 55: 615–627.
- Carter C. S. & Getz L. L. (1993). Monogamy in the prairie vole. *Sci. Am.* 268: 100-106.

- D'Amato M. R. & Colombo M. (1990). The symbolic distance effect in monkeys (*Cebus apella*). *Learn. Behav.* 18(2): 133-140.
- Dobby A. & Rozenfeld F. M. (2000). Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. *Behaviour* 137: 1443-1462.
- Eklund A. (1996). The effects of inbreeding on aggression in wild male house mice (*Mus domesticus*). *Behaviour* 133: 883-901.
- Fadao T., Tingzheng W. & Yajun Z. (2000). Inbreeding avoidance and mate choice in the mandarine vole (*Microtus mandarinus*). *Can. J. Zool.* 78: 2119–2125.
- Fang J. & Sun R. (1991). Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's vole. *Acta Ecol. Sin.* 11: 111-116. [In Chinese]
- Ferkin M. H. & Rutka T. F. (1990). Mechanisms of sibling recognition in meadow voles. *Can. J. Zool.* 68: 609–613.
- Frank F. (1954). Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.) – Teil 1: Gehegeversuche. *Zool. Jb. (Syst.)* 82: 354-404. [in German]
- Fuller C. A. & Blaustein A. R. (1990). An investigation of sibling recognition in a solitary sciurid, Townsend chipmunk, *Tamias townsendii*. *Behaviour* 112: 36-52.
- Gavish L., Hofmann J. E. & Getz L. L. (1984). Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Anim. Behav.* 32: 362-366.
- 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. (1996). Prairie-vole partnerships. *Am. Sci.* 84: 56-62.
- Getz L. L., McGuire B., Pizzuto T., Hofmann J. E. & Frase B. (1994). Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*): settlement, survival and potential reproductive success. *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 267-284.
- Getz L. L., McGuire B., Pizzuto T., Hofmann J. E. & Frase B. (1993). Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *J. Mammal.* 74: 44-58.
- Griffin A. S. & West S. A. (2003). Kin discrimination and benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science* 302: 634-636.
- Gromov V. S. (2002). Behavior of Brandt voles (*Lasiopodomys brandti*) in experimental groups. 2. Use of space and social organization of groups under semi-natural conditions. *Zool. Zh.* 81(1): 105-110. [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]
- Halpin Z. T. (1976). The role of individual recognition by odors in the social interactions of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Behaviour* 58: 117– 130
- Hamilton W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior. *J. Theor. Biol.* 7: 1–52.
- Hare J. F. (1992). Colony member discrimination by juvenile Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Ethology* 92: 301-315.
- Hare J. F. (1994). Group member discrimination by Columbian ground squirrels via familiarity with substrate-borne chemical cues. *Anim. Behav.* 47: 803-813.
- 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.
- Heth G., Todrank J. & Johnston R.E. (1998). Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. *Anim. Behav.* 56: 409–417.
- Hill J. L. (1974). *Peromyscus*: effect of early pairing on reproduction. *Science* 186: 1042-1044.
- Holekamp K. E. (2007). Questioning the social intelligence hypothesis. *Trends Cogn. Sci.* 11(2): 65-69.
- Holmes W. G. & Sherman P. W. (1982). The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Am. Zool.* 22: 491–517.
- Holmes, W.G. & Sherman, P.W. (1983). Kin recognition in animals. *Am. Sci.* 71: 46-55.
- Holmes W. G. (1984b). Sibling recognition in thirteenlined ground squirrels: effects of genetic relatedness, rearing association, and olfaction. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14:225–233.
- Hoogland J. L. (1982). Prairie dogs avoid extreme inbreeding. *Science* 215: 1639-1641.

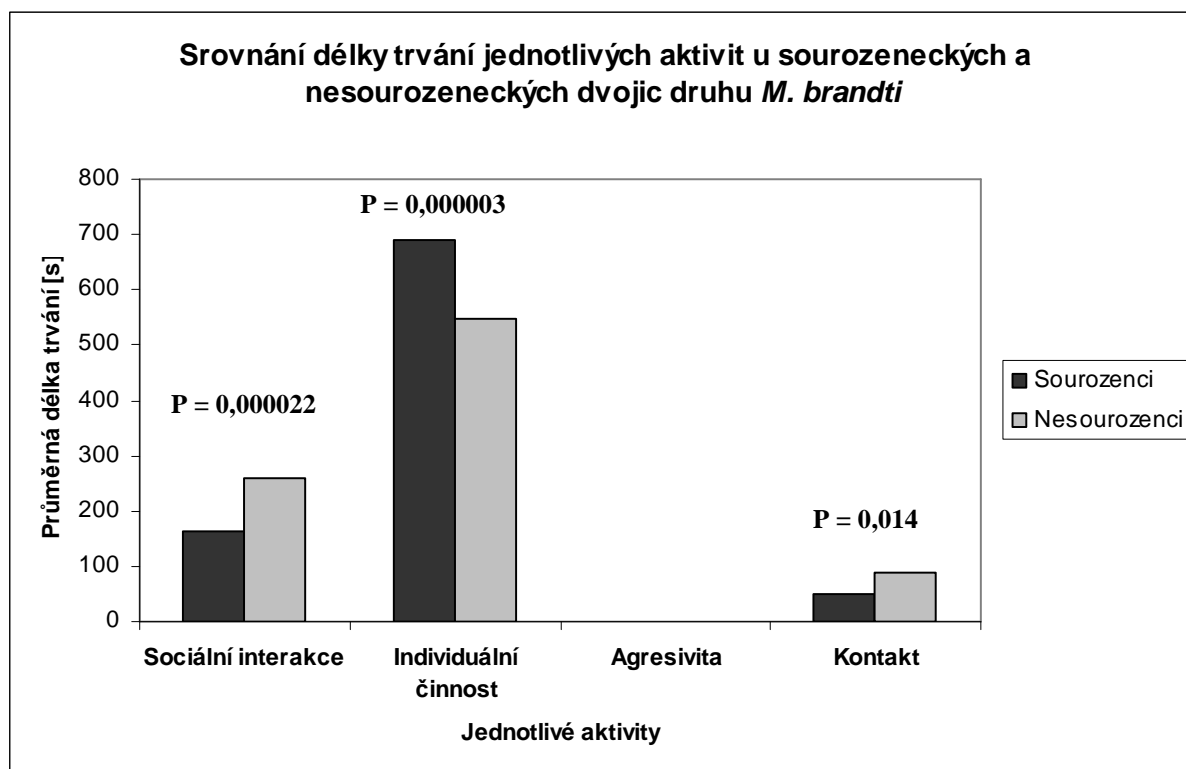
- Jonge G. de (1982). Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition. *Behaviour* 84: 1-73.
- Kareem A. M. (1983). Effect of increasing periods of familiarity on social interactions between male sibling mice. *Anim. Behav.* 31: 919–926.
- King W. J. (1989). Kin-differential behaviour of adult female Columbian ground squirrels. *Anim. Behav.* 38: 354–356
- Kruczek M. (2007). Recognition of kin in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Physiol. Behav.* 90: 483-489.
- Lambin X. & Mathers C. (1997). Dissipation of kin discrimination in Orkney voles, *Microtus arvalis orcadensis*: a laboratory study. *Ann. Zool. Fenn.* 34: 23–30.
- Lambin X. (1994). Natal philopatry, competition for resources and inbreeding avoidance in Townsend’s vole (*Microtus townsendii*). *Ecology* 75: 224-235.
- 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.
- Mateo J. M. & Johnston R. E. (2000a). Kin recognition and the ‘armpit effect’: evidence of self-referent phenotype matching. *Proc. Biol. Sci.* 267: 695–700.
- McGuire B., Getz L. L., Hofmann J. E., Pizzuto T. & Frase B. (1993). Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in relation to population density, season and natal social environment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 293-302.
- McGuire B., Pizzuto T. & Getz L. L. (1990). Potential for social interaction in a natural population of prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Can. J. Zool.* 68: 391-398.
- McGuire M. R. & Getz L. L. (1981). Incest taboo between sibling *Microtus ochrogaster*. *J. Mammal.* 62: 213-215.
- O’Hara R. K. & Blaustein A. R. (1982). Kin preference behavior in *Bufo boreas* tadpoles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 43-49.
- Perez-Barberia F. J. & Gordon I. J. (2005). Gregariousness increases brain size in ungulates. *Oecologia* 145(1): 41-52.
- Paz-y-Miño C. G., Leonardt S. T., Ferkin M. H. & Trimble J. F. (2002). Self-grooming and sibling recognition in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, and prairie voles, *M. ochrogaster*. *Anim. Behav.* 63: 331-338.

- Porter R. H. & Wyrick M. (1979). Sibling recognition in spiny mice (*Acomys cahirinus*): influence of age and isolation. *Anim. Behav.* 27: 761-766.
- Porter R. H., Matochik J. A. & Makin J. W. (1983). Evidence for phenotype matching in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Anim. Behav.* 31: 978–984.
- Porter R. H., Wyrick M. & Pankey J. (1978). Sibling recognition in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 61-68.
- Reichstein H (1960). Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). *Z. Säugetierkunde* 25: 150-169.
- Řičánová V. (2002). Life -History Patterns and Sociality in Voles (*Microtus, Arvicolidae*). MSc Thesis, South Bohemia University, České Budejovice (in Czech).
- Smith J., Barnard C. J. & Hurst J. L. (1994). Kin-biased behavior in male wild house mice: Mixed-paternity grouping and group member versus kin discrimination. *Ethology* 97: 141-160.
- Smorkatcheva A. V. (1999). The social organisation of the Mandarin vole (*Lasiopodomys mandarinus*) during the reproductive period. *Z. Säugetierkunde* 64: 344-355.
- Stevens J. R., Cushman F. A. & Hauser M. D. (2005). Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 36: 499-518.
- Stevens S. D. (1998). High incidence of infanticide by lactating females in a population of Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Can. J. Zool.* 76: 1183–1187.
- Stubbe A. & Janke S. (1994). Some aspects of social behaviour in the vole *Microtus brandti* (Radde, 1861). *Pol. Ecol. Stud.* 20: 449–457.
- Šumbera R. (1998). Srovnávací studie chování osmi druhů hrabošů rodu *Microtus* v experimentálním prostředí. MSc Thesis, South Bohemia University, České Budejovice (in Czech).
- Thomas J. & Birney E. (1979). Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 171-186.
- Todrank J., Heth G. & Johnston R. E. (1998). Kin recognition in golden hamsters: evidence for kinship odours. *Anim. Behav.* 55: 377–386.
- Wilson S. C. (1982). Parent-Young Contact in Prairie and Meadow Voles. *J. Mammal.* 63(2): 300-305.

- Wilson S. C. (1982). The development of social behaviour between siblings and non-siblings of the voles *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus*. *Anim. Behav.* 30: 426-437.
- Wilson, S. C. (1973). The development of social behaviour in the vole (*Microtus agrestis*). *Zool. J. Linn. Soc.* 52: 45-62.
- Winn B. E. & Vestal B. M. (1986). Kin recognition and choice of males by wild female house mice (*Mus musculus*). *J. Comp. Psychol.* 100: 72–75.
- 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., 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. (1979). Struktura poselenii obyknovvenoi polevki *Microtus arvalis* Pall: Dinamika populyacii i povedenie pozvonochnykh zivotnykh v Latviiskoi SSR. *Riga:* 78-101. [in Russian]

7. Příloha

Graf 1. Srovnání délky trvání jednotlivých aktivit u sourozeneckých a nesouzeneckých dvojic druhu *M. brandti*.



Tab.2. Srovnání souzeneckých a nesouzeneckých dvojic u *M. brandti* ve stáří dvou měsíců. Trvání a latence jsou uvedeny v sekundách. (Mann-Whitney U test).

<i>M. brandti</i>	Sourozenci (n = 25)		Nesourozenci (n = 25)			
	M	SE	M	SE	U	p
Sociální interakce- frekvence	44,1	3,1	47,3	3,2	252,5	0,47
Indiv. činnost - frekvence	44,1	2,9	48,7	3,2	237,5	0,302
Agresivita – frekvence	0,0	0,0	0,0	0,0	287,5	1,0
Kontakt – frekvence	4,4	0,46	6,3	0,77	201,5	0,076
Sociální interakce- trvání	135,6	12,3	190,4	15,2	161,0	0,009**
Indiv. činnost – trvání	697,5	17,4	641,0	20,7	199,0	0,068
Agresivita – trvání	0,0	0,0	0,0	0,0	287,5	1,0
Kontakt - trvání	66,9	10,0	68,6	16,8	247,5	0,41
Sociální interakce- latence	10,2	2,02	10,3	1,6	248,5	0,42
Agresivita – latence	900,0	0,0	900,0	0,0	287,5	1,0
Kontakt – latence	396,3	40,9	297,1	46,6	208,0	0,101

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

Tab. 5. Srovnání sourozeneckých a nesourozeneckých dvojic u *M. arvalis*. Trvání a latence jsou uvedeny v sekundách. (Mann-Whitney U test).

<i>M. arvalis</i>	Sourozenci (n=30)		Nesourozenci (n=30)			
	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
Sociální interakce- frekvence	30,6	2,6	40,3	2,8	289,5	0,018*
Indiv. činnost - frekvence	30,0	2,7	37,0	2,6	320,0	0,055
Agresivita – frekvence	0,37	0,18	3,9	1,0	195,5	0,00017**
Kontakt – frekvence	2,2	0,33	5,1	0,75	268,0	0,0071**
Sociální interakce- trvání	132,5	12,1	180,2	14,8	302,0	0,029*
Indiv. činnost – trvání	621,6	27,1	544,9	33,1	336,0	0,092
Agresivita – trvání	0,21	0,15	6,7	2,9	186,5	0,000098***
Kontakt - trvání	145,7	29,1	168,1	27,5	392,5	0,40
Sociální interakce- latence	29,7	5,4	36,4	8,8	445,5	0,95
Agresivita – latence	815,9	33,4	465,7	60,7	184,0	0,000084***
Kontakt – latence	444,9	50,2	324,8	51,1	310,0	0,038*

M-průměr, SE-standardní odchylka, *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.0001

Tab.6. Rozdíly mezi nesourozeneckými dvojicemi samec-samec, samice-samice a samec-samice u *M. arvalis*. Trvání a latence jsou uvedeny v sekundách. (Kruskal-Wallis ANOVA).

Aktivita	Samice (n=10)		Samci (n=10)		Samec-samice (n=10)			
	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>H₂</i>	<i>p</i>
Frekvence:								
Social. interakt.	39,8	4,0	40,4	4,3	40,7	6,4	0,03	0,98
Indiv. činnost	36,1	3,7	37,7	3,9	37,3	6,0	0,14	0,93
Agresivita	4,4	2,1	2,5	1,3	4,8	1,9	1,24	0,54
Kontakt	6,1	1,5	4,1	1,3	5,1	1,1	1,37	0,51
Trvání:								
Social. interakt.	197,8	29,8	182,7	27,0	160,1	20,7	0,90	0,64
Indiv. činnost	485,0	62,8	590,0	47,7	559,8	60,8	1,53	0,47
Agresivita	10,24	7,8	4,2	2,5	5,7	3,5	0,72	0,70
Kontakt	207,0	40,7	123,1	43,4	174,4	58,1	2,52	0,28
Latence:								
Social. interakt.	38,2	13,1	28,2	6,8	42,7	23,1	0,22	0,90
Agresivita	470,9	116,8	524,3	106,2	401,9	99,4	0,67	0,71
Kontakt	263,1	69,0	405,2	103,6	306,2	92,6	0,98	0,61

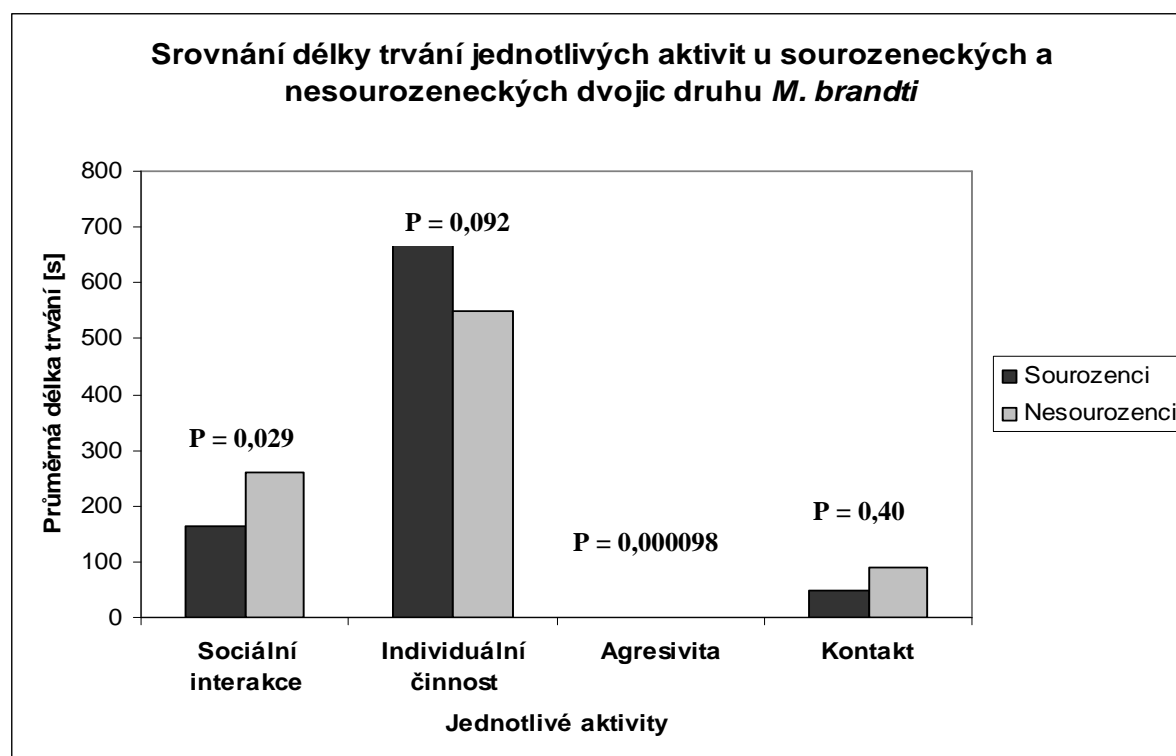
M-mean, SE-standard error

Tab.7. Rozdíly mezi sourozeneckými dvojicemi samec-samec, samice-samice a samec-samice u *M. arvalis*. Trvání a latence jsou uvedeny v sekundách. (Kruskal-Wallis ANOVA).

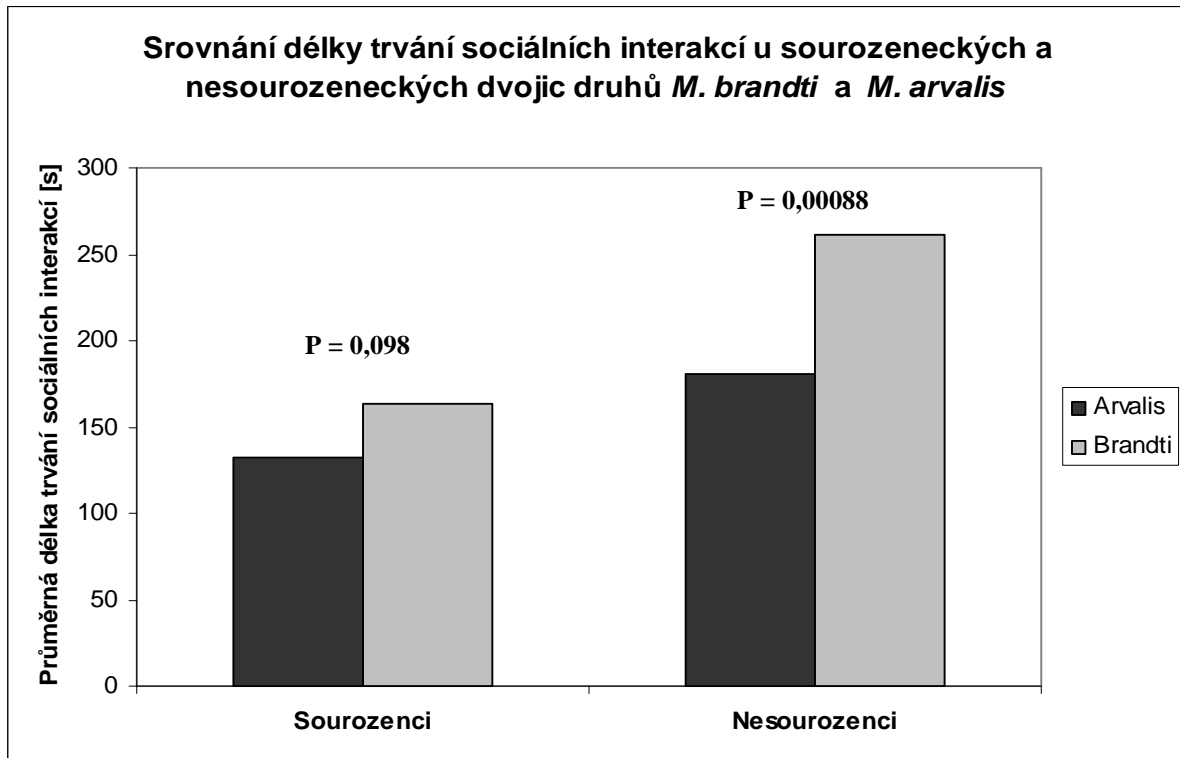
Aktivita	Samice (n=10)		Samci (n=10)		Samec-samice (n=10)		H_2	p
	M	SE	M	SE	M	SE		
Frekvence:								
Social. interakt.	28,1	5,4	27,5	3,4	36,1	4,6	1,9	0,38
Indiv. činnost	28,4	5,5	25,7	3,5	25,8	4,5	2,3	0,31
Agresivita	0,1	0,1	0,6	0,5	0,4	0,2	1,2	0,54
Kontakt	1,8	0,4	2,8	0,6	2,0	0,7	1,5	0,48
Trvání:								
Social. interakt.	98,1	19,7	147,3	21,3	152,0	19,6	3,8	0,15
Indiv. činnost	605,2	68,9	596,7	32,4	662,7	31,7	1,5	0,47
Agresivita	0,01	0,01	0,5	0,46	0,12	0,7	1,4	0,50
Kontakt	196,4	72,0	155,5	40,0	85,2	26,7	2,7	0,26
Latence:								
Social. interakt.	27,8	6,2	25,9	12,2	35,4	9,4	2,7	0,27
Agresivita	871,1	29,0	806,6	63,9	770,2	72,6	1,36	0,51
Kontakt	428,2	72,5	376,0	70,9	530,6	108,0	0,91	0,63

M-mean, SE-standard error

Graf 2. Srovnání délky trvání jednotlivých aktivit u sourozeneckých a nesourozeneckých dvojic druhu *M. arvalis*.



Graf 3. Srovnání délky trvání sociálních interakcí u sourozeneckých a nesourozeneckých dvojic druhů *M. arvalis* a *M. brandti*.



Graf 4. Srovnání frekvence sociálních interakcí u sourozeneckých a nesourozeneckých dvojic druhů *M. arvalis* a *M. brandti*.

