

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA



**Metody zjišťování sociálního statutu u
hlodavců a urinální značkování samců hraboše
polního (*Microtus arvalis*)**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Lenka Brixová

2008

VEDOUCÍ PRÁCE: Mgr. Petra Lantová

Brixová, L. (2008): Metody zjišťování sociálního statutu u hlodavců a urinální značkování samců hraboše polního (*Microtus arvalis*). [Methods for assessing social status in rodents and urinary marking behaviour in male common voles (*Microtus arvalis*). Bc. Thesis, in Czech], 47 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

The aim of this study was to make a review of methods commonly used for assessing social status in rodents and to evaluate their usefulness with a special regard to the common vole (*Microtus arvalis*) and to map urinary marking behaviour of adult common vole males in reaction to the urine marks of an unknown adult male.

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.

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

V Českých Budějovicích dne 26.4.2008

.....
Lenka Brixová

Poděkování

Ráda bych poděkovala své školitelce Petře Lantové za všechnu pomoc a rady, kterých se mi od ní dostalo, za podnětné připomínky ke vznikající práci a za výraznou pomoc se statistickým zpracováním dat. Dále bych chtěla poděkovat svým kolegyním, především Kláře Šíchové, za rozhovory, které mi pomáhaly utřídit si myšlenky. Veliký dík patří Petru Janochovi, který výraznou měrou přispěl k odchytnu zvířat a v průběhu celé tvorby této práce byl kdykoliv připraven poskytnout mi morální oporu. A samozřejmě děkuji také svým rodičům, kteří mi studium umožňují.

Obsah

1. Úvod	1
2. Dominance	2
2.1. Definice pojmu	2
2.2. Podmínky zkoumání dominance	2
2.3. Příbuzné prvky chování	3
2.4. Sociální systém a aktivita hraboše polního (<i>Microtus arvalis</i>)	4
3. Metody zjišťování sociálního statutu u hlodavců	6
3.1. Agonistické interakce	6
3.1.1. Spontánní	6
3.1.2. Indukované.....	7
3.2. Kompetice o vodu nebo potravu.....	9
3.3. Průlez trubkou	12
3.4. Hmotnost	13
3.5. Ostatní.....	15
3.5.1. Hravé chování.....	15
3.5.2. Sexuální chování.....	16
3.5.3. Značkování.....	17
4. Urinální značkování	19
4.1. Přehled literatury	19
4.1.1. Cíle práce	22
4.2. Materiál a metodika	23
4.2.1. Pokusná zvířata	23
4.2.2. Metodika pokusů.....	23
4.2.3. Hodnocení výsledků a statistické zpracování.....	24
4.3. Výsledky	26
4.3.1. Shrnutí.....	31
4.4. Diskuse	32
4.5. Závěr.....	36
5. Citovaná literatura	37
6. Přílohy	45

1. Úvod

Sociální statut jedince, jeho schopnost konkurence a jeho sebevědomí jsou jevy, které zasahují do téměř všech ostatních aspektů jeho života. Ovlivňují morfologii (dominantní jedinci často dosahují většího vzrůstu - Buhl et al., 1978; Lore & Stipo-Flaherty, 1984), aktivitu (jedinci nízkého sociálního statutu bývají málo aktivní - Hilakivi-Clarke & Lister, 1992), reprodukční úspěch (Dewsbury, 1982; Sachser, 1998; Zhang et al., 2006) apod. Stres vyvolaný postavením v hierarchii skupiny či sousedskými vztahy pak ovlivňuje rovněž fyziologii (např. odolnost vůči infekčním chorobám, citlivost vůči léčivům, návykovým látkám apod. - Pohorecky, 2006). Umístění zkoumaného jedince v hierarchii skupiny, stejně jako jeho sebehodnocení (vědomí převahy, mající prakticky totožné projevy jako dominantní chování, ovšem mimo kontext skupiny), může mít značný vliv na výsledky prováděných testů a mělo by být při většině výzkumů bráno v úvahu. Přitom panuje značný nesoulad na poli metod, jež se k odhalení dominantních a jim příbuzných vztahů mezi hlodavci používají. Proto jsem se rozhodla shrnout zde metody, jež se užívají ke zjištění sociálního statutu hlodavců, a pokusit se kriticky zhodnotit jejich užitečnost a možnosti využití.

Protože mnohé výzkumy naznačují těsný vztah mezi statutem zvířat a značkováním (Desjardins et al., 1973; Gregory & Cameron, 1989; Drickamer, 1995, 2001; Horne & Ylönen, 1998), je druhá část práce experimentálního charakteru, kdy se zaměřuji na urinální značkování samců hraboše polního (*Microtus arvalis*) a jeho význam. Vycházeli jsme z předpokladu, že značkování má u vzájemně nesnášenlivých, neteritoriálních samců funkci upozorňování na svou osobu (*self-advertisement*) a slouží k odpuzení cizího jedince a zamezení případnému agresivnímu střetu (Dobly, 2005). Samec by tak měl zvýšit frekvenci značkování v přítomnosti cizího samce či jeho pachu. Vedle toho u potkaních samců žijících ve skupině vždy aktivně zahání vetřelce především dominantní samec (Smith et al., 1999) a je možné, že podobný jev by mohl existovat i u hraboše polního. V tom případě by měl jeden ze samců skupiny (kolonie) značkovat výrazně víc než jeho blízcí příbuzní, protože právě značkování slouží k odrazení cizince a vyhnutí se vzájemnému kontaktu.

2. Dominance

2.1. Definice pojmu

Dominance je vztah mezi dvěma jedinci, ve kterém jsou spory řešeny vždy ve prospěch jednoho člena dvojice a druhý člen dvojice ustupuje, namísto aby se pustil do vyhroceného boje. Status jedince, který ustupuje, se označuje jako podřízený, a status toho, který spory vyhrává, jako nadřazený, dominantní (Drews, 1993). Dominantním zvířetem je tedy to, které v případě konfliktu zájmů prosadí zájem vlastní na úkor úmyslů druhého jedince (Hand, 1986).

Rozhodujícím aspektem pro zhodnocení, zda se v pozorované situaci jedná o projevy dominance, není chování „dominantního“ zvířete, ale reakce zvířat podřízených – zda svůj statut uznávají (Rowell, 1973 *in* Bernstein, 1981). Níže postavený jedinec se podřizuje, aniž by muselo dojít ke střetu (Richards, 1974; Hand, 1986), čímž vztah dominance-subordinace získává funkci tlumení sociálních konfliktů. O dominanci nelze hovořit, pokud jedinec neví, že by rozbroj prohrál (svého soupeře si z předchozího střetu nepamatuje; nedokáže soupeře individuálně rozpoznat od ostatních členů skupiny; nedokáže na základě protivníkových fyzických atributů či jinak odhadnout jeho sílu).

Je vhodné rozlišovat agresivní dominanci od dominance sociální, kde sociální dominance je širší pojem (Beaugrand, 1983; Hand, 1986). Vztah agresivní dominance lze snadno pozorovat, proto se vědci často uchylují ke zjednodušenému výkladu, kdy zkoumanou agresivní dominanci považují za rovnou dominanci sociální. Je ovšem důležité na toto zjednodušení vždy upozornit, být si ho vědom a nespoléhat na zaměnitelnost obou pojmů. Sociálně dominantní jedinec většinou nebývá nijak zvlášť agresivní, neterorizuje podřízené; k agresivnímu chování se uchyluje jedině tehdy, když je jeho postavení jiným členem skupiny zpochybňováno (Bernstein, 1981).

2.2. Podmínky zkoumání dominance

Hierarchii lze zkoumat jen ve stabilní skupině, tedy v takové, kde spolu zvířata již nějakou dobu žijí, aniž by některá z nich vykazovala zhoršování zdravotního stavu a složení skupiny se nemění (kromě přirozených příčin jako je narození či úhyn). U malých skupin (3-4

jedinci) obvykle k ustanovení hierarchie stačí 1 den, u větších skupin několik týdnů. Jakmile všichni jedinci skupiny přijmou své postavení, vztahy nadřazenosti/podřízenosti mezi nimi se už příliš nemění (Chase, 1974).

Jakákoliv změna ve velikosti ubikace nebo přidání cizích zvířat vyvolá zvýšenou míru interakcí, především agresivních, které však pro účely výzkumu nejsou použitelné – vítězové soubojů dominují ostatním často jen velmi krátkou dobu a mohou být rychle sesazeni, hierarchie je nestabilní až do nastolení nového pořádku (Chase, 1974; Richards, 1974). Obecně platí, že čím častěji se zvířata zapojují do vzájemných potyček, tím nestabilnější je hierarchie.

Koncept hierarchie se používá pouze u přirozených skupin. V tomto ohledu je proto neúčelné zjišťovat, který ze samců držených společně je dominantní vůči druhému, pokud se jedná o teritoriální zvířata, jež v přírodě nežijí spolu a prakticky nepřijdou do kontaktu (Richards, 1974). Z těchto důvodů byly vzneseny námitky vůči zjišťování dominantních vztahů mezi dospělými, nepříbuznými potkanými či myšimi samci žijícími ve společné kleci. Domnělá despotická dominance, kterou zde lze pozorovat, je dle Braina (1981) spíše výrazem teritoriality - „alfa“ samec se pokouší slabší samce vyhnat agresivním chováním ze svého území, ale oni prostor klece opustit nemohou a tak se alespoň snaží smířlivým chováním zmírnit míru agrese, jíž jsou vystaveni. Přesto i tyto výzkumy mají svůj význam, jak uvádím v následující kapitole, a neměly by být odsuzovány. Pouze je třeba rozlišovat skutečnou sociální dominanci od „dominance“ v širším slova smyslu, tedy prvků chování s dominancí souvisejících.

2.3. Příbuzné prvky chování

O dominanci tak, jak je všeobecně přijímána, lze hovořit pouze u sociálních druhů, neboť dominantní vztahy mezi jedinci mohou existovat pouze tehdy, když tito jedinci tvoří sociální skupinu (viz předchozí kapitoly). Ovšem vztahy, které se projevují téměř totožně jako dominantní, jsou běžně pozorovány i u vzájemně si cizích zvířat či jedinců soliterních druhů držených společně (Huck et al., 1986 – křeček zlatý, *Mesocricetus auratus*). Jedná se většinou o projevy teritoriality (Rozenfeld et al., 1987) či konkurenceschopnosti a sebehodnocení (Gosling et al., 1996) a mnozí autoři je zahrnují do pojmu „dominance“ definovaného v širším slova smyslu (Desjardins et al., 1973; Spritzer et al., 2006; Shier et al., 2007). Tyto prvky

chování mají s dominancí *sensu stricto* mnoho společného. Jediným významnějším rozdílem je vzájemné chování zvířat, které zůstává trvale nepřátelské. To je činí v případě hlodavců o to přitažlivějšími, neboť dominanci s jejich převážně neagresivními, nenápadnými projevy lze u hlodavců jen těžko pozorovat, kdežto nesnášenlivé chování cizích jedinců, při kterém je vždy jeden z dvojice zahrán na ústup, lze snadno sledovat i v laboratorních podmínkách. Proto ve své práci obě tyto skupiny behaviorálních projevů spojuji a používám jednotnou terminologii. Ke snadné orientaci pouze označuji chování nespádající do úzké definice dominance uvozovkami.

2.4. Sociální systém a aktivita hraboše polního (*Microtus arvalis*)

Hraboš polní vykazuje sezónní změny v sociální organizaci. V zimě se zvířata sdružují do velkých skupin smíšeného pohlaví i věku a vykazují vysokou míru vzájemné tolerance. Na jaře z těchto skupin jedinci migrují do míst s příhodnými podmínkami (půda vhodná k hrabání, dostatek potravy), kde zakládají hnízda. Hlavní rozmnožovací sezóna nastává na sklonku března a dubna, ale zvířata jsou schopna se množit po celý rok (Bryja et al., 2005).

Samice mohou žít během rozmnožovací sezóny samotářsky, činí tak však jen tehdy, když podmínky prostředí neumožňují život více zvířat pohromadě (Boyce & Boyce, 1988b). Jinak žijí ve skupinách o obvykle 2-6 dospělých zvířatech (Boyce & Boyce, 1988b; de Jonge, 1984), sdílejí společné hnízdo a kooperativně pečují o mladá. Mladé samičky mohou zůstávat s matkou i po dosažení pohlavní dospělosti a v případě disperze mají tendenci zůstávat spolu (Heise, 2002). Novou kolonii tak nejčastěji zakládají sestry, i když bylo prokázáno, že matriarchální skupiny mohou vznikat i z nepříbuzných samic, především ze sousedek, které se obvykle po krátkém nepřátelském období rychle spřátelí (Dobly & Rozenfeld, 2000).

Samci opouštějí matku a sourozence pravděpodobně ještě před dosažením pohlavní dospělosti a nadále žijí samotářsky (Boyce & Boyce, 1988b; Reichstein, 1964 *in* Heise & Rozenfeld, 2002). Sexuálně aktivní samci jsou vůči cizím samcům vysoce nesnášenliví a vyhýbají se životu v těsné blízkosti; konkurenčně zdatnější samec prakticky vždy méně zdatného samce obtěžuje, dokud ho nepřiměje k odchodu (Dobly & Rozenfeld, 2000). Jedinou výjimkou je situace, kdy prostorové podmínky neumožňují mladým samcům

dispergovat – tehdy zůstávají v mateřské kolonii i po dosažení pohlavní dospělosti a vzájemně se tolerují (de Jonge, 1984). Tato jistá míra tolerance platí u příbuzných zvířat z jedné kolonie; vůči cizím dospělým samcům z jiných kolonií nejsou hraboší samci snášenliví nikdy. Samci hrabošů polních jsou obvykle považováni za polygamní, protože jejich domovské okrsky se výrazně překrývají s několika okrsky samic (Reichstein, 1960 *in* Dobby & Rozenfeld, 2000). Podle Boyce & Boyce (1988a) navštěvují samice jen na dobu nezbytně nutnou k oplodnění, i když byly pozorovány i případy, kdy se samicí zůstali až do narození mláďat, o která se pak spolu s ní starali (de Jonge, 1984). Kratochvíl (1959) tuto skutečnost vysvětluje na základě pravděpodobnosti nalezení nové partnerky – při velké populační hustotě je pravděpodobnost nalezení jiné říjné samice vysoká a proto zůstává samec s jednotlivou samicí jen po dobu nutnou k oplodnění, kdežto je-li pravděpodobnost nalezení další samičky svolné k páření minimální, zůstává s již oplozenou.

Aktivní jsou hraboši polní v průběhu celého roku především za svítání a za soumraku. Během světelné fáze dne aktivují mimo nory synchronně každé dvě hodiny, kdy se krmí (Gerkema & Verhulst, 1990). Během noci z podzemního komplexu chodeb téměř nevychází, pokusně však bylo prokázáno, že v té době jsou aktivnější – v laboratoři projevují zvýšenou míru běhání na kolečku (Lehmann & Sommersberg, 1980). Studie na myši domácí, která vykazuje podobný režim aktivity jako hraboš polní, však prokázaly, že projevy zvířat v běžných behaviorálních testech jako je open-field test, vodní labyrint či explorační nového předmětu se v průběhu dne neliší a nezávisí tedy na cirkadiánní fázi, ve které byl pokus konán (Beeler et al., 2006).

3. Metody zjišťování sociálního statutu u hlodavců

Následující kapitola shrnuje metody, jež bývají používány k odhalení statutu jedince u hlodavců. Ke každé z metod uvádím příklady jejího užití, její klady i zápory a kritické zhodnocení jejího všeobecného uplatnění se speciálním ohledem na hraboše polního (*Microtus arvalis*).

3.1. Agonistické interakce

Zřejmě nejčastěji se za ukazatel sociálních vztahů považují střety mezi jednotlivými zvířaty, proto je zde uvádím na prvním místě. Tyto střety mohou být buď spontánní, kde pozorovatel v určitou hodinu zaznamenává veškeré prvky chování související s agresí, hrozbami, případně obranou (tedy submisivní postoje, útěk před druhým zvířetem), nebo může být jejich vzniku pomoheno umístěním zvířat, jež se vzájemně neznají, do nového, čistého prostředí – tzv. *neutral arena* – a zaznamenáváním jejich vzájemného chování po dobu pobytu v tomto prostředí.

3.1.1. Spontánní

Spontánně vzniklé střety jsou takové, které mezi zvířaty vznikají v jejich domácím prostředí bez vnějšího zásahu člověka. Umožňují odhalit dominantní vztahy ve skupině zvířat a jejich sociální hierarchii, stejně jako prvky chování s dominancí související, ovšem skýtají řadu úskalí. Předně, agresivní interakce může nastat kdykoliv během dne a je časově, finančně i technicky náročné zajistit, aby byla skupina trvale pozorována a vždy byli vidět všichni pozorovaní jedinci. Někdy se to řeší rozmístěním množství kamer do výběhu, které 24 h denně snímají veškeré události (Blanchard et al., 1992), což je ovšem pro většinu výzkumných pracovišť neproveditelné jak z důvodů finančních, tak časových. Běžným řešením proto bývá pozorovat skupinu zvířat jen ve vymezenou dobu, kdy dochází k sociálním a agonistickým interakcím ve zvýšené míře. To je např. u potkanů (*Rattus norvegicus*) začátek temné fáze dne (Baenninger, 1970; Mitchell & Redfern, 1992; Smith et al., 1994), u morčat lasicovitých (*Galea musteloides*) konec fáze světelné (Keil et al., 1999). Předmětem výzkumu bývají téměř vždy pouze samci, ovšem držení společně se samicemi,

aby vznikla jasná hierarchie a zvýšenou měrou se projevovaly dominantní vztahy ve formě agonistických interakcí (Blanchard et al., 1988, 1992; Hinson et al., 2006). Ve všech výše uvedených pracích (s výjimkou Smithovy) byla skupina sestavena z nepříbuzných jedinců, protože v přirozenějších skupinách sestávajících z příbuzných zvířat se agresivní projevy prakticky neobjevují a hierarchie mezi jedinci vzniká pomocí zcela nenápadných prvků chování, které je velmi obtížné pozorovat (Benton, 1982). To je však dalším zdrojem problémů, protože u mnohých druhů hlodavců je setkání cizích nepříbuzných zvířat doprovázené vysokou mírou agrese (Blakley & Pohorecky, 2006; Pohorecky, 2006) vyjadřující jejich sociální nesnášenlivost. Zkoumaná zvířata se vzájemně zraňují a stres vyvolaný dlouhodobým držením v nepřátelském prostředí může vést až k jejich úhynu.

Jistý problém skýtá rovněž individuální značení zkoumaných zvířat. To musí být provedeno tak, aby i ve ztížených podmínkách členitého domácího prostředí a většího množství přítomných jedinců bylo vždy možné každého jednotlivce odlišit od ostatních. Většinou je to řešeno vystřiháváním různých vzorů do srsti, ovšem nejedná se o metodu dostačující k bezpečnému rozpoznání jedince za všech okolností.

Pozorování spontánních interakcí je v případě hraboše polního v našich podmínkách problematické. Bylo by třeba ubytovat zkoumaná zvířata zcela jiným způsobem, než jaký je v našich chovech praktikován, neboť plastové nádoby Velax neumožňují snadné pozorování projevů v domácím prostředí. Zvířata by musela být zbavena možnosti úkrytu, aby byl zajištěn trvalý přehled o jejich aktivitách, ovšem ztráta úkrytů by negativně ovlivnila jejich welfare. Individuální značení pravidelným vystřiháváním vzorů do srsti by představovalo u tohoto druhu další stresující faktor (mnohem větší než u laboratorních potkanů či myší, kteří jsou manipulaci přivyklí už řadu generací) a zásah, který by mohl negativně ovlivnit přirozené projevy zvířat. Největším problémem by ale byl úhyn zvířat, ke kterému by docházelo v důsledku zvýšené stresové zátěže. Ze všech těchto důvodů se mi nejvíce tento způsob výzkumu dominance u hraboše polního vhodný.

3.1.2. Indukované

Pozorování agonistických střetů, jejichž vzniku bylo dopomoženo uměle, je pro snadnost svého provedení zřejmě nejběžnějším způsobem, jakým se určuje „dominance“ hlodavců.

Nejužívanější podskupinou těchto střetů jsou tzv. *staged encounters* ve zvířatům neznámém prostředí (*neutral arena*), kde se dva vzájemně si cizí jedinci vpustí zároveň do k tomu určeného výběhu a zaznamenává se jejich chování. Aby nedošlo k rušení zvířat během pokusu a také kvůli možnosti snadnějšího vyhodnocení bývá celý střet natáčen na kameru bez přítomnosti člověka. Tuto metodu používalo pro rozličné druhy hlodavců včetně několika druhů hrabošů množství vědců, mezi nimi např. Huck & Banks (1982b), Schüler & Renne (1988), Drickamer et al. (1995), Kruczek (1997), Thomas (2002), Luque-Larena et al. (2002, 2003), Radwan et al. (2004), Spritzer et al. (2004, 2006), Zhang et al. (2006). Uplatňována bývá až na výjimky (Gregory & Cameron, 1989) výhradně u samců, protože právě s nimi je dosahováno lepších výsledků. Zvířata se běžně nechávají pohromadě v novém prostředí po dobu pěti až patnácti minut; výjimkou z pravidla je Thomas, který nechal samce hrabošů prériových (*Microtus ochrogaster*) pohromadě čtyři hodiny a jako stimulus mající za úkol usnadnit vznik vztahu dominance/podřízenost navíc doprostřed arény umístil samici v pletivové kličce.

Velmi běžným postupem je bodově hodnotit prvky chování zvířete, přičemž „dominantní“ projevy dostávají vyšší bodové ohodnocení. Všechna zvířata zkoumané „skupiny“ se postupně ve střetech vzájemně utkají, body z každého střetu se sečtou a následně je zvíře, jež dosáhlo nejvyššího celkového bodového ohodnocení, označeno za „nejvýše postavené“.

Tato metoda má jistě své výhody, mezi které patří především technická nenáročnost a snadné vyhodnocování, ale setkává se i s množstvím problémů. Především je vzhledem k riziku poranění eticky sporné nechávat zkoumané jedince střetnout v agresivním souboji. Mnozí vědci užívající tuto metodu sice prohlašují, že střet v případě výskytu přílišné agrese předčasně ukončí, ovšem pokusy bývají monitorovány videem a sledovány z vedlejší místnosti. Zásah proto nikdy nemůže přijít dostatečně včas, aby se předešlo zraněním. Kromě toho jistá míra agrese musí být v těchto pokusech vždy tolerována, neboť pokud by byl střet skutečně ukončen, jakmile by hrozby přešly v agresi (pronásledování, boxování, kousání), nebylo by technicky možné získat jakákoliv data. Agresivní střet však zvířata značně stresuje a není proto vhodné jej vyvolávat.

Možnou obměnou je pustit k sobě zvířata, která spolu v období předcházejícím pokusu měla kontakt přes pletivovou bariéru (Desjardins et al., 1973; Pohorecky et al., 2004). Takový střet se odehrává v prostředí, které zvířatům není cizí, protože v něm již nějakou dobu

přebývala, a navíc se zvířata znají, ale doposud neměla možnost poznat se „zblízka“ a ujasnit si mezi sebou vztahy. Uspořádání pokusu hraničí s *resident-intruder* testem, kdy vždy jedno ze zvířat je vetřelcem na území druhého, a výsledky svědčí o sousedských vztazích a s nimi související teritorialitě. Opět zde však dochází ke zvýšené míře agrese (i když ne natolik jako v případě testů v *neutrální aréně*), zvířata nemají možnost utéct či se stáhnout a vyhnout se tak napadnutí „dominantním“ jedincem a takový test se mi proto nejeví jako vhodný.

Další variantou indukovaných střetů je situace, kdy se sice zaznamenává vzájemné agonistické chování zvířat, jež se ocitla v neznámém prostředí, ovšem zvířata spolu mimo čas pokusu bydlí (Buhl et al., 1978; Pellis & Pellis, 1993), nebo se už alespoň někdy dříve setkala a měla čas se seznámit (Shier et al., 2007). To je poměrně dobrý přístup – držení zvířat ve skupině je u sociálních druhů přirozenější stav a zabraňuje rozvoji přehnané agresivity, která vzniká u individuálně držných jedinců. Kontakt s příslušníky stejného druhu je prospěšný (zabraňuje rozvoji agresivity) i u solitérních druhů, jakým je např. Shierem zkoumaná tarbíkomyš Heermannova (*Dipodomys heermanni*), proto Shier držel zvířata v „sociálních klecích“ – klecích, kde je drženo několik zvířat, která od sebe vzájemně odděluje pletivo. Zde ovšem za „sousedy“ posloužila nepokusná zvířata a testovaní jedinci se setkávali skutečně jen během pokusu, kterému předcházela seznamovací fáze. I u solitérních druhů je tento přístup vhodnější, protože lze předpokládat, že jednotlivá zvířata v přirozeném prostředí znají své sousedy a vědí, komu ustoupit a koho naopak dokážou přeprat.

3.2. Kompetice o vodu nebo potravu

Určování dominance na základě výsledků kompetice o vodu nebo potravu je založeno na hypotéze, že vysoce postavení jedinci mají v kritických situacích, kterou bezesporu hrozící smrt žízní či hladem je, právo ukojit své potřeby před ostatními a na úkor ostatních. V principu jde tedy o to sebrat pokusným zvířatům žijícím v sociální skupině na určitou dobu vodu či potravu a ve chvíli, kdy je jim zdroj vrácen, sledovat jejich chování.

Běžněji užívanou z těchto dvou metod je vyžínivění. To u hlodavců jako jeden z prvních použil Baenninger (1970) když zjišťoval, zda se různými metodami stanovené hierarchické žebříčky ve stejné skupině zvířat, v tomto případě potkanů, shodují. Jedině při shodě je možné usuzovat na spolehlivost konkrétní metody; v ostatních případech zřejmě výsledky spíše než o dominantních vztazích vypovídají o motivaci konkrétního jedince či

ještě jiných věcech. Baenninger pracoval s mladými potkany, kteří byli drženi v klecích po čtyřech. Pro záměry pokusu jim na 14 hodin sebral napáječku a po jejím navrácení pozoroval po dobu šesti minut, kdy bylo zvířatům umožněno pít, které zvíře tráví u znovuzískaného zdroje nejvíc času. Zdroj byl přitom umístěn takovým způsobem, aby k němu mělo najednou přístup max. jedno zvíře. Po skončení této kratičké chvíle vodu opět zvířatům sebral na dalších 5 hodin a teprve pak jim ji vrátil na delší dobu. Ihned po navrácení přitom opět zaznamenával čas strávený jedinci u zdroje. Tento postup opakoval obden po dobu 12-ti týdnů, aby viděl, zda se denní výsledky pokusu opakují – tedy zda má jedno zvíře trvale prioritní přístup k omezenému zdroji; takové zvíře považoval za nejvýše postavené. Jedná se o velmi podrobně promyšlený a provedený experiment, který poskytl zajímavá data. Výsledky kompetice o vodu byly stále v čase a korelovaly s výsledky kompetice o potravu, které Baenninger rovněž prováděl. Lze se tedy domnívat, že tato metoda poskytuje spolehlivé indicie, ze kterých je možné usuzovat na dominantní vztahy mezi zvířaty.

Poněkud náročnější je správné provedení výše popsané metody, protože je nutné zvířata nechat vyžízňovat až na samou hranici jejich možností, aby opravdu cítila naléhavou potřebu získat zdroj, a přitom ne natolik, aby jim hrozila smrt dehydratací. To vyžaduje poměrně přesný odhad času, který daný druh a kategorie jedinců (věk, hmotnost) snese. Vedle toho je nutné zjistit pro danou skupinu zvířat, jak dlouho pijí po vyžízňování v nekompetitivní situaci a podle toho se rozhodnout, jak dlouho bude jejich chování u zdroje zaznamenáváno. Doba pozorování musí být taková, aby během ní stihlo svou žízeň uhasit jen jedno zvíře, jak poznamenal Syme et al. (1974). V opačném případě nelze měřit čas strávený u napáječky jako významný ukazatel dominance, protože jakmile první jedinec uhasí žízeň, přenechá prostor dalším. Tak např. tříměsíční potkaní samci, kterým byla po 24 hodinovém žízňování poskytnuta „soukromá“ napáječka (taková, od které je žádné zvíře nevyhánělo a nebránilo jim v pití), strávili pitím téměř všechnu poskytnutou dobu, pokud směli pít dvě minuty, ale pouze něco málo přes polovinu možného času, pokud jim bylo umožněno pít čtyři minuty (Syme et al., 1974). Proto jim při vlastním pokusu bylo dovoleno pít jen 2 minuty a ne 4; delší časový úsek by umožnil ukojit z velké části žízeň více než jednomu zvířeti a nebyl by jako ukazatel dominance spolehlivý.

Omezení přístupu k vodě jako jeden ze způsobů zjištění dominantních vztahů mezi zvířaty testoval i Benton et al. (1980), který ho ovšem prováděl u myší a nedosáhl s ním nijak dobrých výsledků. Jím testovaná zvířata byla zbavena vody na 24 hodin a pak jim bylo umožněno 2 minuty pít; přitom byl měřen čas, po který pila. Při srovnání takto získaných dat

s postavením zvířat určeným na základě pozorování submisivních postojů (zvíře které nikdy vůči ostatním nevyjadřovalo submisi = dominantní) nebyly mezi dobami, jež trávil pitím nejvýše postavený samec a samci jemu podřízení, nalezeny žádné signifikantní rozdíly. Zde pouze odkáží o odstavec výš, který nabízí možné vysvětlení – autoři předem nezjišťovali dobu nutnou k ukojení žízně pro jednotlivá zvířata a tak jsou dvě minuty možná příliš dlouhý časový úsek, postačující na to, aby se napila všichni.

Mírnou obměnou je nechat o vodu soupeřit jen dvě zvířata. Tak se projeví jasný vztah dominance/podřízenost, na rozdíl od Baenningerovy kompetice ve skupině, která sice dokáže spolehlivě odhalit nejvýše postaveného jedince, ale vztahy mezi ostatními už tak dobře neukáže. Kompetici v páru využili u potkanů Lucion & Vogel (1994), a rovněž Ferguson et al. (1995), kteří nechali zvířata žíznivět 24 hodin a pak shodně s Baenningerem po dobu 6-ti minut zaznamenávali, jak dlouho je jedinec u zdroje, navíc s frekvencí s níž k lahvi s vodou přistupoval. Podobný test využili i Lanctot & Best (2000) pro hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*), kde se zvířata musela bez vody obejít po dobu 8 hodin před vlastním testováním. Ze skupiny tvořené jedinci stejného pohlaví byla vždy testována jen dvě zvířata, kterým byl na 3 minuty poskytnut přístup k vodě a zaznamenáváno kdo „vlastnil“ napáječku déle. Ve všech možných kombinacích dvojic byla postupně otestována celá skupina, aby se mohl sestavit hierarchický žebříček. V obou případech se autoři zaměřili nejen na samce, jak bývá běžné, ale i na samice, ovšem vždy testovali jen zvířata stejného pohlaví mezi sebou.

Obdobný přístup jako omezení vody vyžaduje i omezení potravy, které navíc poskytuje podobné výsledky – pokud je správně provedeno. Je zde o něco těžší zajistit, aby k potravě mělo přístup vždy jen jedno zvíře, což např. Baenninger (1970) řešil užitím potravy ve formě prášku, který nasypal do „napáječky“. Někteří autoři nabízejí zvířatům kousky potravy, které by mohlo společně jíst víc zvířat najednou, a spoléhají se na to, že výše postavení jedinci si je budou aktivně bránit proti těm stojícím v hierarchii níže (Lanctot & Best, 2000). Při tomto přístupu není veskrze možné měřit čas strávený konzumací potravy, proto se do sbíraných dat zahrnují i agresivní interakce vzniklé bráněním potravy proti jiným jedincům (Bragin et al., 2007) a čas strávený vlastnictvím potravy (tedy nejen její konzumací, ale i znemožněním konzumace jiným). Stále zde však přetrvává problém rychlosti konzumace potravy: na rozdíl od napáječky, kde je rychlost příjmu vody limitována technickými možnostmi nádoby, je u potravy vždy riziko, že některý jedinec bude hltat a za kratší časový úsek tak přijme více potravy než jiný (Syme et al., 1974). To je jeden z dalších důvodů proč

se kompetice o potravu vedená touto formou nejeví příliš vhodnou metodou ke zjišťování dominantních vztahů. Přesto ji někteří autoři (Li et al., 2007) používají.

3.3. Průlez trubkou

Jednou z méně používaných metod, které jsou typické pro výzkum hlodavců (nesetkala jsem se s použitím této metody u žádného jiného zvířecího taxonu) je nechat testovanou dvojici prolézat trubkou natolik úzkou, aby umožňovala průchod jen jednomu zvířeti. Oba jedinci se do trubky pustí z opačných stran a sleduje se, který z nich bude druhým vytlačen zase ven. Za dominantního je považován ten člen dvojice, který projde na druhou stranu. Jedinec, který byl vytlačen do svého výchozího bodu je považován za podřízeného. Důležité je v tomto případě zajistit, aby zvířata byla motivována prolézt trubkou na druhou stranu, proto samotným testům často předchází „výcvik“, kdy se zvířata učí najít na druhém konci trubky odměnu ve formě např. oblíbené potraviny nebo potraviny všeobecně, pokud testu předcházelo vyhladovění zvířat (Lindzey et al., 1961 *in* Benton et al., 1980; Lanctot & Best, 2000). Ovšem přinejmenším u myši není předběžný výcvik pro úspěšný průběh experimentu třeba (Messeri et al., 1975 *in* Benton et al., 1980).

Tato metoda má dvě varianty. Buď se testuje zkoumané zvíře proti sérii standardních oponentů a na základě výsledků se bodově hodnotí (bod za každý test, ve kterém testovaný jedinec vytlačil oponenta), čímž se zjišťuje všeobecná „dominance“ (Benton et al., 1980), nebo se nechávají prolézat trubkou vždy dvě zkoumaná zvířata proti sobě a zjišťuje se tak jejich vzájemný vztah. Použití metody se ovšem setkává s problémy. Především je možné ji použít jen u těch druhů, kde je přirozenou součástí života pohyb v úzkých chodbách, kde zákonitě dochází k potřebě zvířat vzájemně se vyhnout. Dále pak není zcela jasné, zda výsledek takového pokusu má skutečně nějakou výpovědní hodnotu ohledně dominantního vztahu zkoumané dvojice. Prakticky všichni autoři, kteří se snažili porovnat výsledky průchodu trubkou s výsledky získanými jinými způsoby testování sociálního statutu jedinců (např. kompetice o vodu, jídlo, nebo pozorování submisivních postojů zvířat a jiných projevů které vyjadřují dominantní a jim příbuzné vztahy), nenašli žádnou souvislost. Problém nastává i v samotném výběru trubky. Ta musí být natolik těsná, aby se do ní vešlo vždy jen jedno zvíře; u druhů kde bývá velké váhové a velikostní rozpětí (samci hraboše polního se mohou – aniž by byli přetlustlí – pohybovat ve svých hmotnostech v rozmezí od dvaceti až

po téměř padesát gramů) je to problém, protože tam, kde jedno zvíře téměř neprojde, jiné se pohodlně vejde bok po boku se svým partnerem v testu. Pro hraboše polní to znamená, že trubka musí být vždy menší než 35 mm ve vnitřním průměru a je nutno použít několik různých velikostí pro různé váhové kategorie. Už jen vzhledem k těmto problémům, navíc vedle spornosti celé metody, se mi nejeví průlez trubkou vhodným způsobem zjišťování sociálního statutu hrabošů polních.

Odlišný – avšak ze stejných základů vycházející – způsob určení dominance je pozorování zvířat, která mají ve své ubikaci uměle utvořený systém chodeb. Ty jsou přitom průhledné, aby do nich výzkumník viděl, a dost široké na to, aby v nich zvířata mohla projít kolem sebe. V takové situaci je běžným jevem, že se dvě zvířata v chodbě potkají a musí se minout. Zajímavým poznatkem, ke kterému došli Ziporyn & McClintock (1991) je, že v případě samic laboratorních i divokých potkanů během takového setkání vždy jedna samice z dvojice zcela strne a nechá druhou projít. Přitom se jedná v konkrétní dvojici vždy o stejného jedince, který navíc odpovídá jedinci vycházejícímu jakožto podřízený v testech s kompeticí o vodu či jídlo. To by naznačovalo, že se jedná vskutku o chování reflektující dominantní vztah mezi danými zvířaty. V tom případě se přinejmenším u potkanů jeví taková pozorování jako vhodná metoda k určení dominance, která má navíc tu výhodu, že k setkáním v chodbách dochází desetkrát častěji než k šarvátkám a jiným agonistickým projevům, jak Ziporyn a McClintock uvádějí.

3.4. Hmotnost

V případech, kdy agonistické projevy ve skupině jsou vzácné a výzkumníci nechtějí ztrácet čas sérií kompetičních experimentů o vodu či potravu, aby odhalili dominantní vztahy mezi zvířaty, bývá zvykem zjednodušeně určit dominanci na základě hmotnosti zvířat. To má své opodstatnění, neboť těžší zvířata mají větší predispozice přeprat ostatní v konfliktních situacích a stát se tak nejvýše postavenými členy sociální skupiny (Drickamer et al., 1973; Oakeshott, 1974). Po vzniku skupiny či prohraném agresivním střetu s cizím samcem pak podřízená/prohraná zvířata často vlivem stresu ztratí na váze (Blanchard et al., 1992; Zielinski & Vandenberg, 1993), kdežto dominantní si svou hmotnost uchovávají nebo alespoň nezhubnou natolik jako podřízená, čímž se rozdíl ještě více prohloubí. Vedle toho bylo u potkanů prokázáno, že samci vyrůstající se svými bratry se rychle rozrůzní co do hmotnosti -

dominantní jedinci rychleji přibývají na váze a nakonec dosáhnou větší velikosti a hmotnosti než jedinci podřízení, kteří v porovnání se svými nadřazenými bratry špatně rostou a hmotností propast se tak prohlubuje (Barnett, 1975 *in* Smith et al., 1999; Lore & Stipo-Flaherty, 1984). Jak se zdá, podobná situace nastává i u lumíků grónských (*Dicrostonyx groenlandicus*), kde se ani nemusí jednat o sourozence z jednoho vrhu – stačí když spolu cizí samci začnou bydlet ještě ve chvíli neukončeného růstu a brzy se projeví rozdíl, dominantní bude nejtěžším členem skupiny (Buhl et al., 1978). V Buhlově případě dominantní samci vážili zhruba stejně jako samci držení izolovaně, což velmi pravděpodobně svědčí o zhoršeném růstu podřízených zvířat vlivem jejich postavení.

Na pravidlo o větší hmotnosti dominantního jedince, ať už jsou její příčiny jakékoliv, však nelze stoprocentně spoléhat. Někdy jsou naopak těžšími členy skupiny níže postavená zvířata. K tomu existují dvě protichůdná vysvětlení. První říká, že udržet si nejvyšší postavení v hierarchii je nákladné, obzvláště tam, kde už na začátku je nadřazený člen dvojice tím lehčím, a cena se projeví v úbytku hmotnosti (Collins et al., 1997; Gosling et al., 2000 – myši). Druhé kontruje, že nejnižší stojící jedinec vlivem stresu tloustne a směřuje k obezitě (Tamashiro et al., 2007 – potkani). Výsledek je v obou případech stejný - lehčí zvíře je tím nadřazeným. Zajímavé na těchto datech je především to, že při stejných podmínkách chovu a prakticky totožném určování dominantních vztahů ve skupině podřízení potkani v Tamashirově výzkumu tloustli, kdežto Blanchardovi potkani v podřízené pozici hubli, k čemuž nejsem schopná najít jediné srozumitelné odůvodnění.

Existují i práce, které žádný signifikantní rozdíl v hmotnostech zvířat stojících na různých příčkách „sociální hierarchie“ nezaznamenaly – např. práce na samcích křečků zlatých (*Mesocricetus auratus*), myši domácích (*Mus domesticus*) a norníků rudých (*Clethrionomys glareolus*) (Pellis & Pellis, 1993; Drickamer et al., 1995; Kruczek, 1997). Ve všech těchto případech se však jednalo o vzájemně si cizí jedince, kteří se setkali jen u příležitosti testu, případně o jedince přísně samotářských druhů zvířat. Nebyl zde tedy prostor pro změny v hmotnostech vlivem dlouhodobé interakce .

Vážení v našich chovech hrabošů polních ukázala výrazné hmotnostní rozdíly mezi dospělými samčími sourozenci obývajícími tutéž chovnou nádobu, ale už ne rozdíl mezi sourozenci samičího pohlaví (u samců činil rozdíl mezi nejtěžším a druhým nejtěžším zvířetem 9 až 22% s polovinou případů v hodnotách 15% a více, u samic pak pouze 2 až 13% kdy téměř polovina případů spadala do škály 5% a méně). To by mohlo naznačovat existenci

sociální hierarchie u samců a její neexistenci u samic. Výrazná lineární hierarchie obvykle vzniká u druhů zvířat závislých na monopolizovatelných zdrojích (např. shlukovitých či nepravidelně rozmístěných), za které lze vzhledem k biologii druhu u hraboších samců považovat samičky. Naopak u druhů závislých na rovnoměrně rozmístěných nemonopolizovatelných zdrojích jsou dominantní vztahy spíše chabě definované (tedy jedná se o rovnostářskou společnost, kde každému patří co jako první našel) (Wittemyer & Getz, 2007). Přitom samičky hrabošů z jedné kolonie spadají do této kategorie, neboť o samce nesoupeří, hnízdo sdílejí společně a jejich základní potrava – tráva, vojtěška apod. – je nemonopolizovatelným typem zdroje. Proto je tato domněnka velmi pravděpodobná. V tom případě by se zároveň námi získané údaje o hmotnosti zvířat připojily k poznatkům z výzkumu potkanů a lumíků, kde rovněž vznikají mezi zvířaty vyrůstajícími společně výrazné hmotností rozdíly v důsledku dominance ((Barnett, 1975; Buhl et al., 1978; Lore & Stipo-Flaherty, 1984).

Ze všech výše uvedených skutečností vyplývá, že hmotnost může být dobrým ukazatelem existující dominance, ale nelze ji používat jako výhradní zdroj informací o postavení zvířat ve skupině. Spíše než rozhodovat na základě hmotnosti o statutu zvířat, je dobré pomocí vážení rozhodnout, zda má smysl dominanci dané skupiny zkoumat (tedy zda lze předpokládat existenci dominance), a teprve potom přistoupit na jiné metody, kterými zjistíme pozici konkrétních jedinců v hierarchii.

3.5. Ostatní

Do této skupiny spadají všechny ostatní metody, které někdy byly či pravidelně bývají ke stanovení dominance u hlodavců používány. Jsou to techniky, které často uplatňuje pouze malá skupinka spolupracujících výzkumníků a nejsou nijak všeobecně rozšířené.

3.5.1. Hravé chování

Hravé chování analyzují pravidelně Pellis a jeho kolegové (Pellis & Pellis, 1992; Pellis et al., 1992; Pellis et al., 1993; Smith et al., 1996; Smith et al., 1999), a to převážně u laboratorních potkanů, i když se objevily snahy rozšířit skupinu zkoumaných zvířat o křečky zlaté (*Mesocricetus auratus*). Jejich původní experimenty porovnávaly hravé chování (hravé

útočení) mladých potkanů z jednoho vrhu a odhalily, že jeden z potkanů vždy iniciuje hru mnohem častěji než druhý. Přitom zde byla podivuhodná shoda mezi dalšími projevy méně hravého potkana a všeobecně uznávanými projevy dominantního zvířete, na základě čehož autoři vyvodili, že hravost reflektuje hierarchii potkanů a hravější potkan je podřízeným členem dvojice. Byla by to podobná situace jako u smečkových psovitých šelem, kde podřízená zvířata ve vztahu k vůdci smečky napodobují chování štěňat, např. olizování koutku úst jako přenesené chování vzniklé ze štěněčího žebrání o potravu. Zároveň to vysvětluje, proč některým výzkumníkům, kteří zkoumali dominanci mezi potkany na základě útočného chování (viz Smith et al., 1994), vyšly podivné výsledky. Zřejmě zaměnili skutečné útočné chování s hravým útočením. V takové situaci ovšem zvíře, které pokládali za dominantní (častěji útočilo) skutečně nemohlo vycházet jako dominantní i v dalších testech zjišťujících hierarchii.

Tato metoda už se osvědčila jako velmi vhodná u mladých potkanů z jednoho vrhu a výsledky přinesla i u křečků zlatých (*Mesocricetus auratus*), kde ovšem naopak „dominantní“ zvíře častěji hravě útočí na zvíře podřízené (Pellis & Pellis, 1993). Už právě proto ji nelze zevšeobecňovat, vždy je třeba přihlížet ke specifikám zkoumaného druhu. U hrabošů hravé chování zatím popsáno nebylo, navíc by bylo obtížně odlišitelné od jiných typů chování, proto u nich tato metoda není použitelná.

3.5.2. Sexuální chování

Jedním z předpokladů týkajících se samčí dominance a s ní souvisejících projevů je zajištění prioritního přístupu k samicím (Dewsbury, 1982). Na základě této myšlenky se pak jeví zcela přirozeným zohlednit při výzkumu „hierarchie“ i množství páření či potomků, kterých konkrétní samec dosáhl. Prakticky vždy se však jedná pouze o zohlednění, případy, kdy by byla hlodavčí „hierarchie“ stanovena pouze na základě sexuálního chování, jsou velmi vzácné (Shimozuru et al., 2006). Navíc, ač skutečně může mít dominantní či kompetičně nadřazený samec větší úspěch u samic (Horne & Ylönen, 1996), ne vždy tomu tak je. Např. Spritzer et al. (2006), který zjišťoval „dominanci“ v přírodě odchycených samců hrabošů pensylvánských (*Microtus pennsylvanicus*) pomocí střetu v *neutrální aréně* a po opětovném vypuštění na ohrazené pole sledoval, jak si vedou u samic, zjistil, že „vysoko postavení“ samci sice mají větší teritoria, ale paradoxně zplodí méně potomků. Je možné, že samičky

upřednostňují méně agresivní – „podřízené“ – samce, protože jim od nich nehrozí zranění a pomáhají s výchovou mláďat.

Mezi další případy, kdy nebyl pozorován pozitivní vliv vysokého postavení na počet sexuálních styků či potomků, patří výzkum Oakeshotta (1974) či Hinsona et al. (2006). Oakeshott nezjistil žádný výrazný rozdíl v reprodukčním úspěchu vysoko postavených a nízko postavených samců laboratorních myši a stejně tak Hinson a jeho spolupracovníci pozorovali u potkanů různého postavení zhruba stejné počty zplozených potomků. Huck & Banks (1982a) pak shledali, že ač samičky lumíků hnědých (*Lemmus trimucronatus*) mají sklon preferovat dominantní samce, samci samotní se ve své sexuální aktivitě s ohledem na status liší pouze tehdy, když je dominantní jedinec přítomen a aktivně podřízenému samci v páření zabrání; když dominantní samec přítomen není, podřízený samičku páří se stejnou intenzitou jako nadřazený (1982b).

Právě pro výše uvedené důvody zůstává nadále zjišťování sociálního statutu na základě intenzity sexuální aktivity spornou metodou, která není vhodná pro všeobecné užívání.

3.5.3. Značkování

Je známo, že míra, s níž jedinec značkuje své území, souvisí s jeho postavením v hierarchii skupiny a konkurenceschopností – výše postavení jedinci značkují (ať už pokládáním anogenitálních značek, močením, či kálením) s větší intenzitou, naopak jedinci žijící v přítomnosti nadřazeného jedince značkují mnohem méně, mnohdy dokonce neznačkují vůbec a omezují se na vyprazdňování (Rozenfeld et al., 1987; Drickamer, 1995, 2001). To platí především pro samce. Příčina a následek zde přitom mohou být – podobně jako u vztahu hmotnosti a dominance – obousměrné. Např. samec laboratorní myši, který v osamocení značkoval nejvíc ze všech, bude při setkání s ostatními cizími samci silně agresivní a s vysokou pravděpodobností se stane dominantním jedincem skupiny (Drickamer, 2001). U samic celou věc ztěžuje jejich estrální cyklus, který u mnoha druhů ovlivňuje frekvenci urinálního značkování (Coquelin, 1992; Ferkin et al., 2004).

Z výše uvedených důvodů už dnes nejsou výzkumy, při kterých je samčí sociální statut stanoven právě na základě značkování, nijak ojedinělými. Např. Horne & Ylönen (1998) drželi dva samce norníka rudého (*Clethrionomys glareolus*) přes noc v jedné nádobě,

oddělené jen pletivovou přepážkou. Za „dominantního“ člena dvojice byl považován ten, který umístil ve své části nádoby více tenkých, dlouhých stop po moči – právě tento typ močení byl prohlášen za značkování, na rozdíl od větších loužiček v rozích, které představují pouze vyměšování. Každý samec byl testován postupně s pěti různými „protivníky“ a na základě výsledků těchto testů bylo určeno jeho celkové postavení. Podobný test zvolili rovněž Sun et al. (2007) když určovali, který ze dvou sourozenců hrabošů hospodárných (*Microtus oeconomus*) samčího pohlaví je v nadřazeném postavení vůči druhému. Během čtyřminutového testu, kdy byli oba bratři umístěni do nádoby a odděleni pletivovou přepážkou, bylo sledováno, který z nich více značkuje – dominantním byl podle autorů ten člen dvojice, který ve své sekci přepážky umístil více urinálních značek či trusu.

Značkování je dnes u mnoha hraboších druhů prověřené jako dobrý ukazatel statutu a sebehodnocení. Existují však i druhy, kde naopak bylo prokázáno, že močení či kálení žádný význam signalizování statutu nemají (*Microtus ochrogaster*, Thomas & Wolff, 2002). U hraboše polního (*M. arvalis*) některé studie svědčí ve prospěch domněnky, že funkcí samičího značkování je signalizace statutu ostatním samicím kolonie (Heise, 1999), u samců však žádná obdobná studie dosud neproběhla. Nelze proto zevšeobecňovat a zjišťovat vztahy mezi samci hraboše polního pouze na základě míry urinálního značkování, bez podpory jinou metodou. Přesto má samčí značkování mnoho co sdělit o daném jedinci, což byl důvod, proč jsme se rozhodli zabývat se jím podrobněji.

4. Urinální značkování

4.1. Přehled literatury

Značkování močí má množství různých funkcí, od sdělování informací o původci značky (druh, věk, pohlaví, zdraví), přes signalizování reprodukčního stavu, připravenosti k páření a vábení partnera, až po vyjadřování postavení v sociální hierarchii či projev teritoriality (Desjardins et al., 1973; Rozenfeld & Rasmont, 1991; Ferkin et al., 2004).

V kontextu spojitosti značkování s postavením v hierarchii skupiny lze zmínit pozorované souvislosti s dalšími projevy. Např. u myši domácí (*Mus domesticus*) bylo pokusně prokázáno, že méně močí nejen samci postavení nížeji, ale také samci vykastrovaní (Drickamer, 1995). Yamaguchi et al. (2005) pak zjistil, že míra značkování samců pískomilů mongolských (*Meriones unguiculatus*) pozitivně koreluje s hladinou testosteronu v těle. Vedle toho také více značkují sexuálně aktivnější samci pískomilů (Schimozuru et al., 2006). Vzhledem k tomu, že testosteron zvyšuje intenzitu samčích sexuálních projevů a rovněž míru jejich vzájemných agresivních projevů (Simpson, 2001; Giammanco et al., 2005), a že většina autorů určuje postavení jednotlivých zvířat v hierarchii skupiny právě na základě výsledků jejich agresivních střetů, může být Yamaguchim zjištěná korelace mezi množstvím testosteronu v těle a frekvencí značkování výsledkem toho, že jedinci s větším množstvím testosteronu jsou agresivnější, a tak mnohem spíše dominantní vůči ostatním. Základem by tedy bylo postavení jedince v hierarchii podmíněné u samců hladinou testosteronu a korelace ostatních projevů by byly jeho důsledkem. Menší míra značkování u vykastrovaných samců by pak byla v dobré shodě s touto domněnkou, neboť kastráti jsou u mnoha savců včetně hlodavců, jako je např. křečík krysí (*Cricetulus triton*) nebo laboratorní potkan, v hierarchii skupiny na nejspodnější příčce (Albert et al., 1986; Zhang et al., 2001). U samic (přinejmenším myši domácích, *Mus domesticus*) souvislosti mezi hierarchickým zařazením, případně ovariektomií, a množstvím vyloučené moči nebyly pozorovány (Drickamer, 1995).

V moči „dominantních“ samců myši domácí (*Mus domesticus*) jsou obsaženy feromony E,E- α -farnesen a E- β -farnesen sloužící jakožto výstražný signál; tyto látky se povedlo izolovat a namíchané do vody sloužily k odrazení cizích samců stejně dobře, jako samotná moč (Novotny et al., 1990). Odradit močí cizího „alfa“ samce se ovšem nechá jen ten samec, který už předem cítí, že případný střet by vzhledem ke své nízké konkurenceschopnosti prohrál. Naopak samec, který má o sobě dobré mínění, a to i tehdy,

pokud v hierarchii své skupiny není samcem nejvýše postaveným, ale např. pouze „subdominantním“, značky cizích dominantních samců aktivně vyhledává a přebíjí vlastní močí. To je výzvou k souboji a zpochybněním postavení cizího samce. Pokud pak k souboji opravdu dojde, má vyzyvatel reálnou šanci jej vyhrát a značně si tak polepšit ziskem nového území se všemi jeho zdroji (Gosling et al., 1996; Hurst, 1993).

U samic bývají frekvence značkování, vzhled a umístění značek ovlivněny jejich reprodukčním cyklem (Coquelin, 1992; Drickamer, 1995, Ferkin et al., 2004) - mohou frekvenci zvyšovat (např. primáti, *Canis lupus*, *Mesocricetus auratus*, *Meriones unguiculatus*, *Microtus pennsylvanicus*) či snižovat (*Oryctolagus cuniculus*, *Rattus norvegicus*) v období okolo ovulace (Ferkin et al., 2004), stejně jako krátce po porodu (*Mus musculus*, Coquelin, 1992). Zároveň jsou počet či umístění značek ovlivněny přítomností ostatních příslušníků stejného druhu. Tak např. samice domácích myší (ať už jsou nebo nejsou právě receptivní) značkují více v přítomnosti samců a pokud se v prostředí nacházejí rovněž značky jiných pohlavně aktivních samic, umisťují moč selektivně tak, aby přebily pach cizí samice (Coquelin, 1992; Hurst, 1990). Vysoce receptivní samice hrabošů pensylvánských (*Microtus pennsylvanicus*) zase vyhledávají a přebíjejí svým pachem značky samců (Ferkin et al., 2004), čímž se na sebe pravděpodobně snaží upozornit a přilákat tak partnera. Samci téhož druhu přebíjejí urinální značky samic jakéhokoliv reprodukčního stavu (Ferkin et al., 2004), naopak ke značkám jiných samců jsou lhostejní a místo k označení spíše vybírají podle vzhledu prostředí (Thomas & Wolff, 2002). U některých druhů pak značkování močí prakticky neexistuje a moč slouží pouze vyměšování; funkci sdělování informací přebírá anogenitální značkování (*M. ochrogaster*, Thomas & Wolff, 2002; Wolff et al., 2002).

Styl značkování u hrabošů do značné míry souvisí s jejich sociálním systémem. Např. hraboš prériový (*M. ochrogaster*) je vysoce sociální, monogamní druh (Getz et al., 1993), jedinci se důvěrně znají a značkování proto nevyjadřuje postavení v hierarchii či nárokování si určitého území, ale jen poskytuje informace o svém původci. To vede k tomu, že jednotlivá zvířata se cíleně snaží předejít umístění svých značek přes značky ostatních, aby se pachy vzájemně nemísily (Thomas & Wolff, 2002). Dominanční vztahy mezi dvěma zkoumanými samci frekvenci značkování nijak neovlivňují - nadřazený samec se snaží vyhýbat značkám druhého samce stejnou měrou, jakou se jeho značkám vyhýbá samec podřízený (Thomas, 2002). Protože samci mohou získat informaci o ochotě samice k páření přímo, a ne zprostředkovaně pomocí moči či zanechaných anogenitálních značek, frekvence značkování je u samic během celého reprodukčního cyklu stálá, nekolísá (Wolff et al., 2002). Typické

rovněž je, že tento druh prakticky neužívá urinální značkování (Thomas & Wolff, 2002; Wolff et al., 2002), jak jsem již zmiňovala výše. Uvedená fakta se tak vztahují k anogenitálnímu značkování.

U hraboše pensylvánského (*M. pennsylvanicus*) se vyskytuje zcela jiný sociální systém a s ním souvisí i jiný styl značkování. Jedná se o spíše asociální, promiskuitní druh s teritoriálními samicemi, kde samci mají velké domovské okrsky zahrnující několik samičích teritorií a překrývající se s domovskými okrsky jiných samců (Boonstra et al., 1993). Sexuálně receptivní samice zde proto zvyšují frekvenci značkování, aby včas upozornily okolní samce na svůj stav a samci na jejich značky reagují vyšší mírou vlastního značkování (Ferkin et al., 2004). Rovněž přebíjení značek jiných samců bylo u samců tohoto druhu zaznamenáno, nejedná se však o úmysl – pokusy Thomase a Wolffa (2002) prokázaly, že procento překrytí se statisticky neliší od náhodného a k *over-markingu* tak dochází pouze proto, že samci se mu nesnaží (na rozdíl od samců hraboše prériového) cíleně předcházet.

U hraboše polního (*M. arvalis*) močí dospělá samice víc než jejich dcery (Heise & Rozenfeld, 1999), ovšem nemusí se nutně jednat o způsob vyjadřování nadřazeného postavení vůči dcerám. Vyšší míra značkování může být pouze podmíněna věkem a s ním související větší velikostí, případně se může jednat o způsob, jak ve stísněných podmínkách zamezit rozmnožování dcer (neboť v uváděném výzkumu se rozmnožovaly pouze matky a moč by mohla obsahovat feromony zpomalující či inhibující pohlavní dospívání). Značkování obou pohlaví zkoumal Dobly (2005), ten však bohužel neupřesňuje, zda se zabýval urinálními, či anogenitálními značkami. Na začátku práce sice zmiňuje, že zvířata močila v koutě ubikace (na „záchodku“) a ve zbytku teritoria byly přítomny především protáhlé značky z olejovité tekutiny, která nebyla močí, ovšem v diskusi hovoří o změnách *urinálního* značkování; jeho článek je tedy v tomto ohledu zmatený. Ať už se jednalo o urinální, nebo o anogenitální značky, Doblyho výzkumy s individuálně drženy zvířaty, která měla přes pletivo kontakt se sousedem stejného pohlaví, ukazují, že samci hraboše polního značkují po celém území, kde se momentálně pohybují, čímž dávají jiným samcům na vědomí svou přítomnost a mohou tak zabránit vzájemnému setkání, které by s největší pravděpodobností vyústilo v agresivní střet. Naopak samice značkují především na hranicích teritoria, aby tak daly sousedním samicím jasně najevo nárokování si daného území. Přitom čím víc samice značkuje, tím nesnášenlivější bude vůči případným vetřelkyním. Výzkumy zaměřené na *over-marking* nebyly u hraboše polního prováděny.

4.1.1. Cíle práce

Samci hrabošů polních značkují rovnoměrně po celém území, kde se momentálně pohybují, pokud mají povědomí o blízkosti jiných, cizích samců. Funkcí samčího značkování tak je u tohoto druhu zřejmě upozornění na svou přítomnost (Dobly, 2005). Vedle toho je u potkanů, myší, norníků rudých i dalších hlodavců znám vliv hmotnosti a sociálního statutu na značkování (Desjardins et al., 1973; Gregory & Cameron, 1989; Drickamer, 1995, 2001; Horne & Ylönen, 1998), stejně jako vliv velikosti a skladby sociální skupiny na chování obecně (Benton & Brain, 1979; Moragrega et al., 2003; Pohorecky, 2006). Cílem práce bylo zmapovat značkovací chování adultních samců hraboše polního v reakci na značky cizího jedince stejného pohlaví a pokusit se tak zodpovědět následující otázky:

- (i) Zvyšují samci hrabošů polních frekvenci značkování v reakci na pach jiného samce?
- (ii) Existuje u samců hrabošů polních tzv. *over-marking*, tedy překrývání značek cizího samce svými vlastními značkami?
- (iii) Souvisí samčí značkování s jejich hmotností? Značkují těžší samci více?
- (iv) Je intenzita značkování ovlivněna velikostí vrhu, ze kterého testovaný jedinec pocházel?
- (v) Souvisí samčí značkování s množstvím sourozenců stejného pohlaví, kteří s testovaným jedincem sdílejí chovnou nádobu?
- (vi) Chovají se příbuzní jedinci podobně?

4.2. Materiál a metodika

4.2.1. Pokusná zvířata

Pokusná zvířata byla první generací potomků divokých hrabošů polních, odchycených v průběhu jara a léta 2007 na lokalitách v Českých Budějovicích a Třeboni. Při párování hrabošů za účelem založení chovu jsme upřednostňovali spojení rodičů z odlišných lokalit, abychom se vyhnuli případné příbuzenské plemenitbě. Všem rodičovským párům se postupně narodily tři vrhy, které byly použity pro pokusy.

Po dosažení pohlavní dospělosti byli hraboši chováni se sourozenci z jednoho vrhu v nádobách určených pro chov laboratorních zvířat T4 VELAZ rozdělených uprostřed pletivovou přepážkou tak, aby v každé polovině byli jen sourozenci téhož pohlaví. U vrhů, kde bylo zastoupeno jen jedno pohlaví, byla za přepážku umístěna cizí zvířata opačného pohlaví a zhruba stejného věku, povětšinou rovněž z jednopohlavních vrhů, případně z vrhů velmi početných. Tím se zabránilo nežádoucímu páření a přitom byla zvířata držena ve standardizovaných podmínkách v kontaktu s druhým pohlavím, který napomáhá rozvoji přirozených projevů chování.

Chovné prostory nacházející se v polosklepní klimatizované místnosti byly udržovány v konstantní teplotě 20°C a světelné periodě 12 hodin. Jako podestýlka byly používány hobliny, zvířatům byl rovněž poskytnut úkryt v podobě tmavých trubek a případně seno jako hnízdní materiál. Potravu tvořily směsné a vojtěškové granule (ST1 a MOK Velaz, Praha), které měla zvířata k dispozici ad libitum, doplňované tvrdým pečivem, čerstvou trávou a obilím. Voda byla k dispozici v napáječkách ad libitum.

Pokusy byly prováděny s 34 samci ve věku 123 až 133 dní, tedy s dospělými jedinci, pohlavně nezkušenými.

4.2.2. Metodika pokusů

Pokusy probíhaly v ranních hodinách krátce po zahájení světelné fáze dne ve zvláštní místnosti oddělené od vlastních chovů. Testovaný jedinec byl v pachu prostém kelímku opatrně přenesen ze své chovné ubikace do pokusné nádoby (T3 VELAZ s vyříznutým dnem, položená přes filtrační papír) a tam ponechán o samotě po dobu 15-ti minut (etapa 1), což je doba postačující pro prozkoumání daného prostředí a umístění urinálních značek

v dostatečném počtu (Kohli & Ferkin, 1999 - *M. ochrogaster*; Ferkin et al., 2004 - *M. pennsylvanicus*). Poté byl vrácen do své ubikace a za pomoci UV lampy byla zjišťována přítomnost urinálních značek (hraboší moč, výměšek anogenitálních žláz a také stopy výkalů jsou viditelné v UV světle (Desjardins et al., 1973; Kohli & Ferkin, 1999; Koivula et al., 1999; Luque-Larena et al., 2002; Thomas, 2002)). Pokud se nějaké značky vyskytovaly, byly překresleny na průhlednou folii. Filtrační papír byl použit vzhledem ke své optimální savosti a i kvůli možnosti reprodukovatelnosti pokusu (Desjardins et al., 1973; Ferkin et al., 2005).

Následovala druhá etapa experimentu, kdy byl do stejné nádoby vpuštěn na dobu 15-ti minut standardní oponent, kterým byl dospělý solitérně držný samec, narozený divoké samici odchycené již jako březí. Po vypršení času následovalo opět jeho navrácení do ubikace a překreslování značek na průhlednou folii. Poslední a hlavní fází pokusu bylo patnáctiminutové ponechání testovaného jedince v nyní již na pachy bohaté nádobě (etapa 3), zakončené opět překreslením značek na folii. Při zanášení značek na folii byl pro každou etapu použit zvýrazňovač jiné barvy, aby bylo možné značky odlišit.

Během první etapy pokusu byli v chovné místnosti odebráni z ubikace testovaného samce případní sourozenci téhož pohlaví, aby před zahájením třetí etapy nemusel být testovaný jedinec mezi ostatními dlouho hledán. Tímto jsem se snažila co nejvíce omezit stres a standardizovat odchytovou proceduru. Po ukončení celého pokusu byli sourozenci opět do chovné nádoby vráceni. Testování byli nejdříve příští den, kdy už bylo možné očekávat odeznění stresu z manipulace a z pobytu mimo chovnou nádobu, a tedy relevantní výsledky pokusu.

Před testováním dalšího zvířete byly pokusná nádoba i podložka na které stála vždy pečlivě umyty vodou a etanolem, aby na nich nezůstaly žádné pachy, a byl vložen nový filtrační papír. Každý den byli proti standardnímu oponentovi testováni pouze dva jedinci, čímž jsem se snažila předejít únavě oponentního samce.

4.2.3. Hodnocení výsledků a statistické zpracování

Byl zaznamenáván počet urinálních značek a jimi pokrytá plocha pro všechny tři etapy téhož pokusu (1. - testovaný hraboš v čistém prostředí, 2. - standardní oponent v prostředí nesoucím pachy testovaného hraboše, 3. - testovaný hraboš v prostředí bohatém na pachy své i oponentního samce). Kulaté skvrny moči přesahující v průměru 4 cm (umístěné

většinou v rozích a viditelné i bez UV lampy) nebyly považovány za značky, ale za projev stresu, kdy se zvíře pomohlo strachem z neznámé situace, a jako takové nebyly do hodnocení započítávány. Dále byly zaznamenávány – (i) množství trusu pro každou etapu pokusu, (ii) hmotnost testovaných zvířat, (iii) počet samců (bratrů), se kterými testovaný jedinec trvale bydlel, (iv) poměr pohlaví ve vrhu a (v) velikost vrhu. Tyto prvky sloužily v analýzách jako vysvětlující proměnné.

Statistická zpracování byla provedena v programech STATISTICA 7 a R 2.6.2. K vyhodnocení vztahu míry značkování k ostatním parametrům (hmotnost, počet bratrů, množství trusu, velikost vrhu, poměr pohlaví ve vrhu) byl použit výpočet Spearmanova korelačního koeficientu, pro zjištění korelací mezi množstvím značek v jednotlivých testech jednoduchá regrese. Pro nalezení nejlepších prediktorů míry značkování byla použita metoda postupného výběru (*Forward Selection*) v GLM (srovnávání AIC kritérií jednotlivých modelů; Crawley, 2007). Význam jednotlivých prediktorů výsledného modelu byl následně hodnocen F testem (ANOVA).

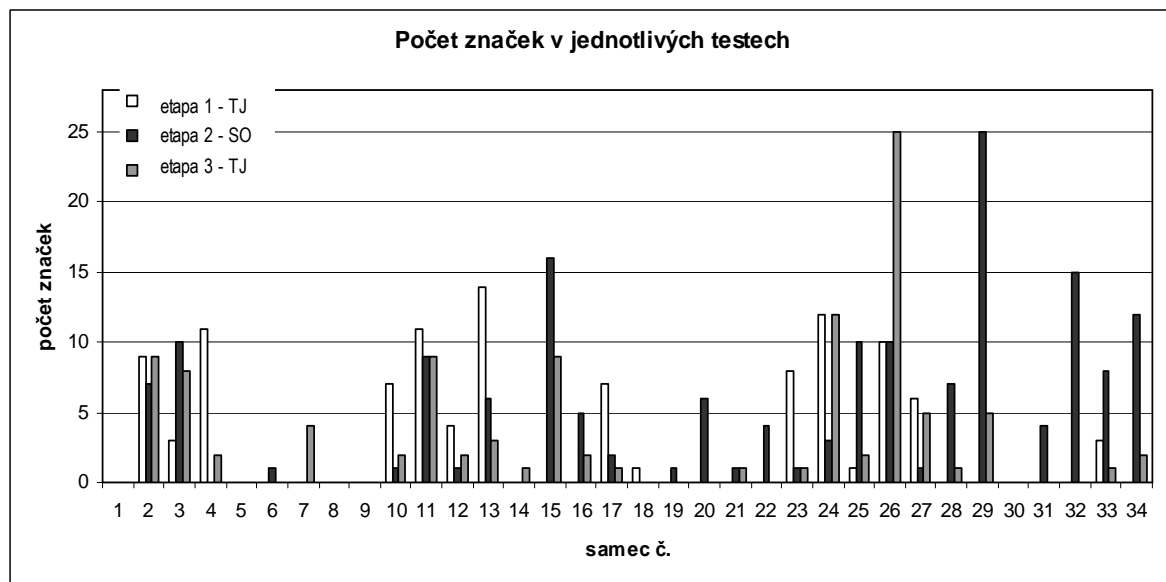
Prediktory použité v komplexním modelu byly: (i) původní frekvence značkování v čistém prostředí (kontinuální proměnná), (ii) počet značek oponentního samce (kontinuální proměnná), (iii) hmotnost testovaného samce (kontinuální proměnná), (iv) příslušnost k rodině (faktor „vrh“ zanořený ve faktoru „rodiče“, kategoriální proměnná), (v) počet bratrů (kontinuální proměnná), (vi) počet jedinců ve vrhu (kontinuální proměnná) a (vii) poměr pohlaví ve vrhu (kontinuální proměnná). Vysvětlovanými proměnnými bylo značkování testovaného jedince v první a třetí etapě pokusu.

4.3. Výsledky

Během pokusu byl zaznamenáván počet urinálních značek a jimi pokrytá plocha. Mezi těmito dvěma parametry však existuje těsná pozitivní korelace ($F_{1,32} = 26.47$, $R^2 = 0.45$, $p < 0.001$), proto byl v následujících statistických analýzách užíván pouze počet značek.

Nejdříve jsme zkontrolovali, jakým způsobem reagoval standardní oponent. Mezi prvním a druhým pokusem daného dne nebyl ve značkování oponentního samce statisticky významný rozdíl (ANOVA, $F = 1.44$, $p > 0.2$) (Příloha, Obr. 5) a lze tedy vyvozovat, že pořadí, ve kterém byl pokus daného dne prováděn, nemělo na výsledky vliv. Míra značkování oponentního samce však průkazně stoupala v průběhu času (jednoduchá regrese, $F_{2,31} = 6.7$, $R^2 = 0.26$, $p < 0.01$) (Příloha, Obr. 6), což svědčí o tom, že docházelo k jeho habituaci na danou situaci.

Experiment ukázal, že mezi testovanými jedinci jsou individuální rozdíly v reakci na standardního oponenta (Obr. 1). Někteří jedinci zvýšili intenzitu svého značkování, někteří ji naopak snížili, další nijak nereagovali. Proto jsme jedince rozdělili do tří kategorií („zvýšili“, „snížili“, „neutrální“) a kategorii „zvýšili“ a „snížili“ analyzovali zvlášť. Počet značek v první etapě ani rozdíl v počtu značek mezi první a třetí etapou nekoreloval ani s jedním



Obr. 1. Počet urinálních značek vyprodukovaných jednotlivými zvířaty ve třech etapách testu. TJ – testovaný jedinec, SO – standardní oponent.

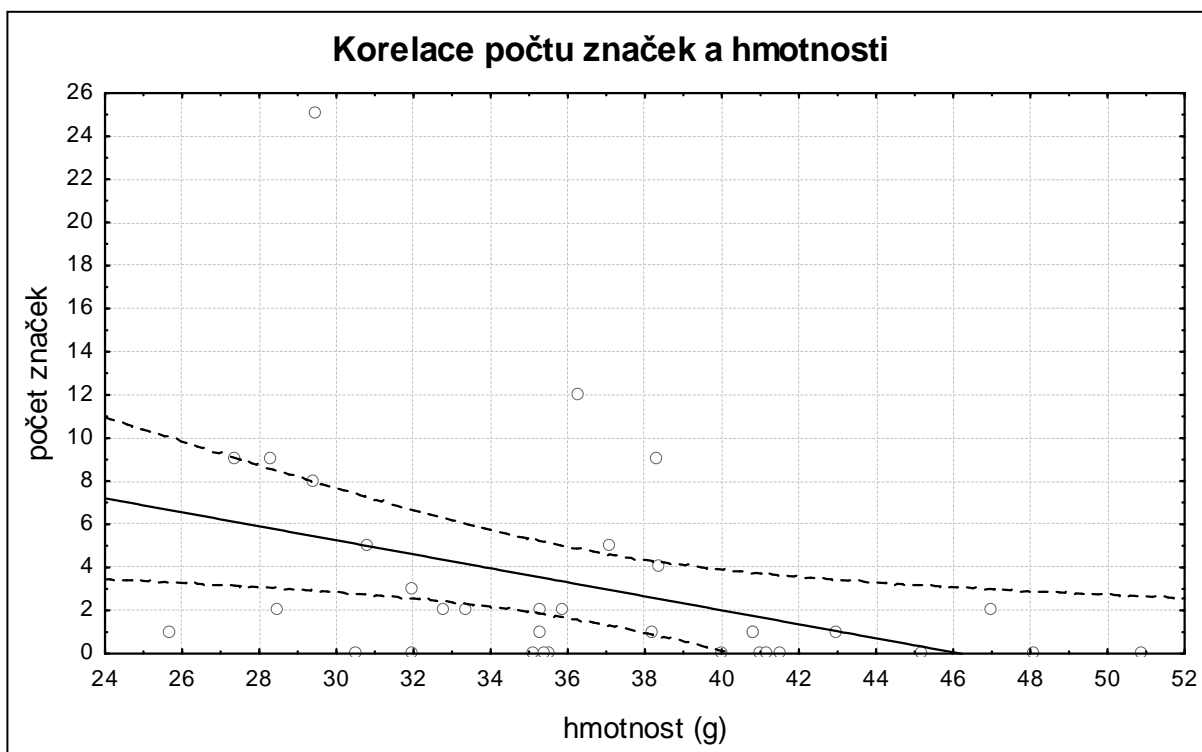
z testovaných parametrů (hmotnost, počet bratrů, velikost vrhu, poměr pohlaví ve vrhu, intenzita defekace) – a to pro žádnou testovanou kategorii (Spearman, $p > 0.05$). Výsledky jsou zobrazeny v Příloze v tabulce 4. Dále již proto byla všechna zvířata analyzována dohromady.

Nebyl prokázán vztah mezi počtem urinálních značek a ostatními parametry, s výjimkou negativní korelace s hmotností v třetí etapě pokusu (Spearman, $r_s = -0.46$, $t = -2.9$, $p < 0.01$) (Tab. 1) (Obr. 2). V první etapě pokusu byla korelace mezi hmotností a počtem značek jen těsně neprůkazná (Spearman, $r_s = -0.32$, $t = -1.9$, $p = 0.07$). Korelace mezi pokrytou plochou a hmotností ve třetí etapě byla rovněž průkazná (Spearman, $r_s = -0.4$, $t = -2.5$, $p < 0.05$), v první etapě však neprůkazná (Spearman, $r_s = -0.30$, $t = -1.8$, $p = 0.08$).

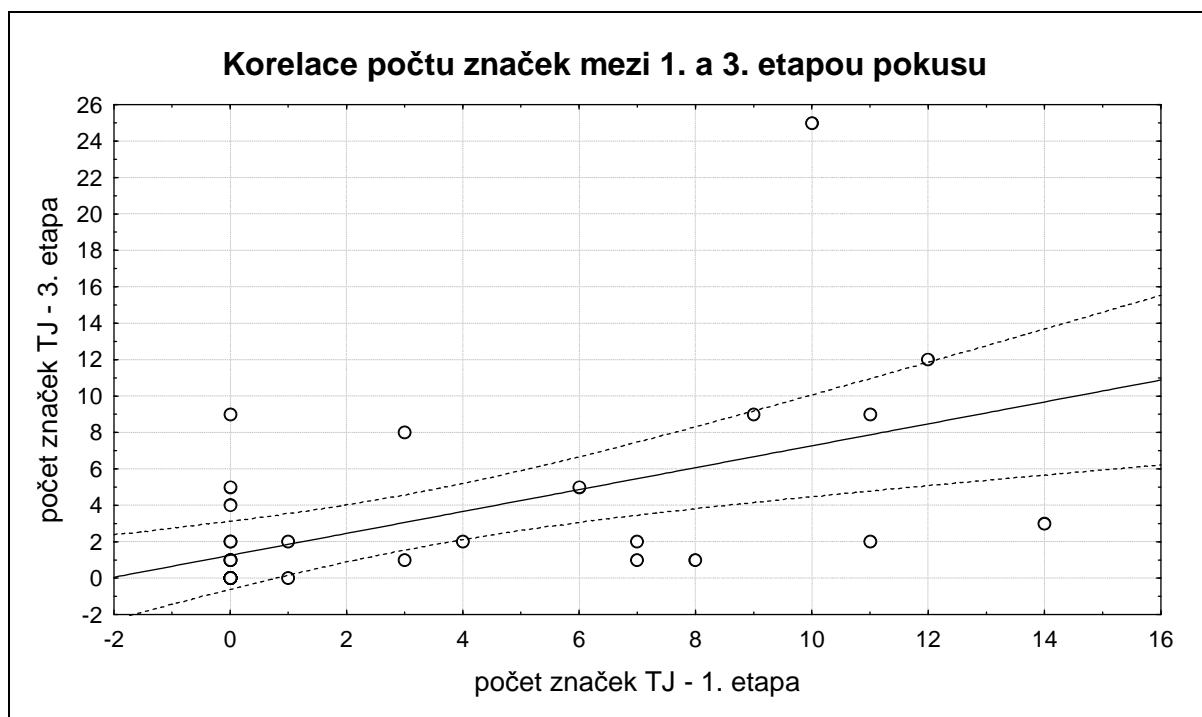
Tab. 1. Přehled průkazností korelací mezi počtem značek a jednotlivými parametry pro třetí etapu pokusu.

Parametr	N	Spearman R	t	p
Hmotnost	34	-0.46	-2.92	< 0.01
Počet bratrů	34	0.01	0.04	0.97
Velikost vrhu	34	0.11	0.63	0.53
Poměr pohlaví ve vrhu	34	-0.07	-0.39	0.7

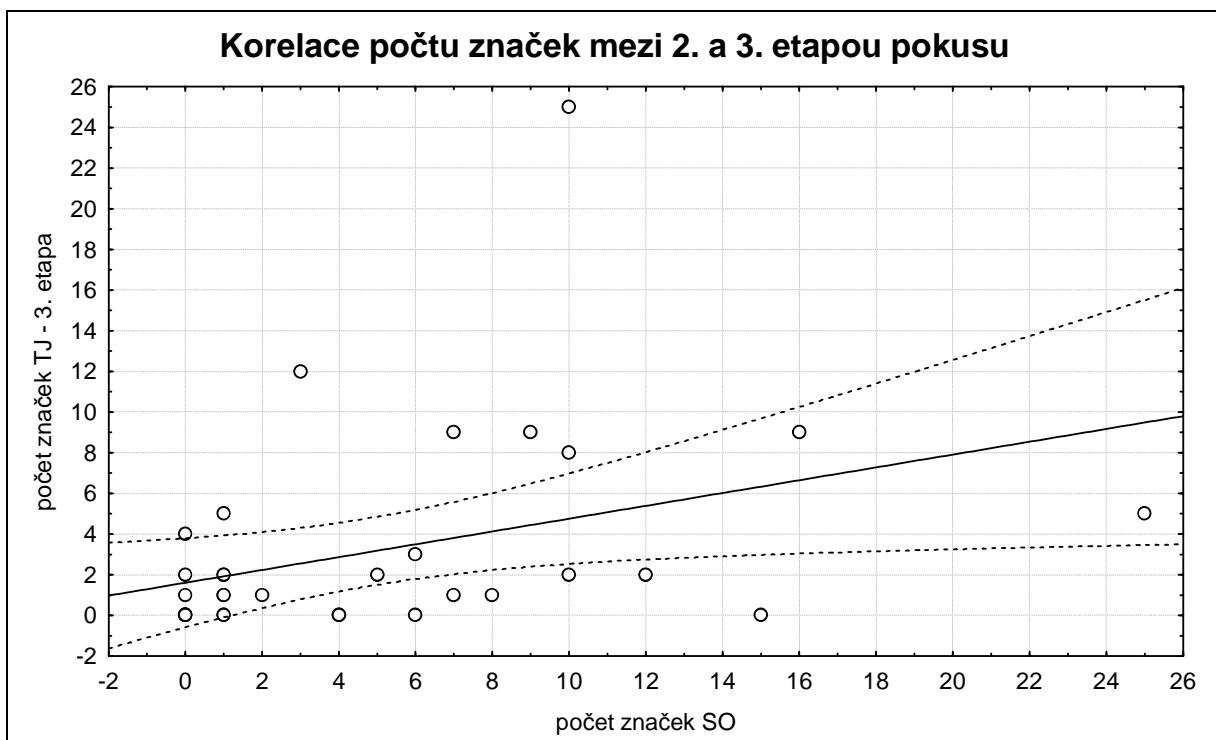
Byl prokázán pozitivní vliv počtu značek v první a druhé etapě pokusů na etapu třetí (mnohonásobná regrese, $N = 34$, $\beta_1 = 0.46$, $\beta_2 = 0.42$, $p < 0.01$). Tato závislost byla o něco silnější pro první etapu (jednoduchá regrese, $F_{1,30} = 7.36$, $R^2 = 0.2$, $p = 0.01$) než pro etapu druhou (jednoduchá regrese, $F_{1,30} = 5.71$, $R^2 = 0.16$, $p < 0.05$), počet značek ve třetí etapě tedy pozitivně koreluje s oběma předchozími etapami, ale větší vliv než počet značek oponentního samce má původní frekvence značkování testovaného jedince (Obr. 3, 4). Mezi frekvencí značkování oponentního samce a počtem značek testovaného jedince v první etapě testu vztah prokázán nebyl (jednoduchá regrese, $F_{1,30} = 0.06$, $R^2 = 0.002$, $p = 0.82$).



Obr. 2. Korelace počtu značek a hmotnosti jednotlivých samců ve třetí etapě pokusu.



Obr. 3. Korelace počtu značek testovaného samce mezi první a třetí etapou pokusu. TJ – testovaný jedinec.



Obr. 4. Korelace počtu značek testovaného samce ve třetí etapě pokusu s počtem značek standardního oponenta. TJ – testovaný jedinec, SO – standardní oponent.

Nejlepší prediktory pro vysvětlení značkování pokusných zvířat v třetí etapě pokusů jsme hledali statistickým zpracováním v programu R. AIC pro komplexní GLM model zahrnující všechny prediktory (původní frekvence značkování v čistém prostředí, počet značek oponentního samce, hmotnost testovaného samce, rodiče, příslušnost k vrhu (faktor vrh zanořený ve faktoru rodiče), počet bratrů, počet jedinců ve vrhu a poměr pohlaví ve vrhu) vyšla 53.9. Metodou *Forward Selection* v GLM byly do nejlepšího modelu vysvětlujícího nejvíce variability vybrány jako nejlepší prediktory pouze původní frekvence značkování (etapa 1), počet značek oponentního samce a hmotnost (AIC = 25.4). F statistiky pro jednotlivé prediktory tohoto modelu byly signifikantní a jsou shrnuty v tabulce 2.

Stejným způsobem jsme zjišťovali rovněž nejlepší prediktory pro počet značek v první etapě pokusu. Prediktory zůstaly stejné, až na počet značek v první etapě a počet značek ve druhé etapě, které byly z logických důvodů vyloučeny z analýzy (AIC komplexního modelu = 63.67). Jako nejlepší prediktory byly vybrány hmotnost, rodiče a vrh zanořený v rodičích (AIC = 55.85). Průkazný efekt byl nalezen pouze pro hmotnost (Tab. 3).

Tab. 2. Průkaznosti nejlepších prediktorů pro značkování ve třetí etapě pokusu. Počet značek byl zlogaritmován ($\log(x+0.5)$). TJ – testovaný jedinec, SO – standardní oponent.

Prediktor	df	F	p
Počet značek TJ v 1. etapě	1, 32	30.84	< 0.001
Počet značek SO v 2. etapě	1, 31	13.5	< 0.001
Hmotnost	1, 30	8.44	< 0.01

Tab. 3. Průkaznosti nejlepších prediktorů počtu značek pro první etapu testu.

Prediktor	df	F	p
Hmotnost	1, 32	5.94	< 0.05
Rodiče	12, 20	1.9	0,13
Vrh zanořený v rodičích	7, 13	1.61	0,22

Urinace na místě již nesoucím stopy moči, ať už vlastní, nebo cizí (*over-marking*), byla zaznamenána jen ve třech případech z šedesáti osmi možných. Ve všech těchto případech se jednalo o zvířata, která byla nervózní z nového prostředí a během celého testu neopustila roh pokusné nádoby. Nejedná se tedy o značkovací chování – jedinec si aktivně nevolil místo, kam umístit svou značku, nýbrž se (nejspíše vlivem stresu) pomočil. Tyto případy nebyly do analýzy značkovacího chování zahrnuty.

4.3.1. Shrnutí

- Značkovací chování adultních samců hraboše polního v provedeném testu negativně korelovalo s jejich hmotností. Souvislost s velikostí vrhu, počtem bratrů, poměrem pohlaví ve vrhu a intenzitou defekace nebyla prokázána.
- Určitý (i když neprůkazný) vliv na frekvenci urinálního značkování měla příbuznost.
- Nejvíce byla frekvence značkování v prostředí nesoucím stopy nedávné přítomnosti cizího dospělého samce ovlivněna původní intenzitou značkování (v čistém neznámém prostředí) a intenzitou značkování standardního oponenta.
- Nebyl zjištěn *over-marking*.

4.4. Diskuse

Počet urinálních značek velmi těsně koreloval s jimi pokrytou plochou. Důvodem, proč byla v dalších analýzách používána frekvence značkování a ne pokrytá plocha, je větší spolehlivost frekvence jakožto ukazatele míry, s níž jedinec reagoval na cizí značky. Plocha, kterou samec svou močí pokryje (tedy velikost jednotlivých značek), totiž do značné míry závisí na koncentraci moči a jejím množství v močovém měchýři (Lacey et al., 2007). Naopak počet značek mnohem lépe reflektuje skutečnou reakci testovaného jedince na cizí prostředí či pach neznámého samce.

Hmotnost zvířat negativně korelovala s počtem urinálních značek, které jedinci vytvořili během první a třetí etapy pokusu, i když pro první etapu byla korelace těsně neprůkazná. Zjištění, že těžší zvířata značkovala méně než zvířata lehčí, je poněkud překvapivé, neboť by se zdálo logičtější, že větší zvířata budou značkovat víc, jak ostatně dokládají pokusy na myších (Drickamer, 1995). Existují však i práce, které se k pozitivnímu vztahu hmotnosti a značkování nestaví tak jednoznačně. Např. Gosling et al. (2000) u laboratorních myší uvádí, že dominantní samci, kteří jsou menší než jejich sociální partneři, značkují více, než dominantní samci, jejichž nadřazenost je podložena většími tělesnými rozměry (neboť značkovací chování slouží samci k signalizaci nadřazeného statutu a ten je pro malého samce těžší si udržet), takže ve výsledku menší zvířata značkují více než větší. Dominanční vztahy mezi námi zkoumanými zvířaty nejsou známy, ale zjištěná negativní korelace hmotnosti a počtu značek by se mohla zdát být následkem různého postavení jedinců v hierarchii skupiny, v souladu s Goslingovou prací.

Svůj vliv může hrát personalita zvířat. Při manipulaci se zvířaty před jednotlivými pokusy se větší zvířata jevila jako klidnější (v terminologii personalit by se jednalo o jedince *slow, reactive* – Šichová, 2008). Menší aktivita v pokusné nádobě by pak mohla vést k menšímu počtu umístěných značek. Pokusy, na základě kterých by bylo možné zařadit jednotlivá zvířata do vymezených osobnostních profilů, však teprve probíhají, a proto nelze prozatím ověřit opodstatněnost této domněnky.

Jiné možné vysvětlení negativní korelace počtu urinálních značek a hmotnosti skýtá socialita samců hraboše polního. Ti jsou neteritoriální, ale přitom vzájemně vysoce nesnášenliví a značkování u nich slouží k odpuzení jiných samců a zamezení vzájemnému nežádoucímu kontaktu. Je možné, že samci výrazně větší než průměr se vzhledem ke své

fyzické převaze nad ostatními příslušníky svého druhu vyznačují zvýšeným sebevědomím. Jsou si vědomi faktu, že v případě střetu jim nebude činit problém soupeře přeprat, a proto pro ně není natolik nezbytné snažit se střetu zamezit. Naopak malým samcům vyplývají ze střetnutí s nepřátelsky naladěným cizincem značná rizika, proto se mu snaží předem zabránit právě zvýšenou mírou značkování.

Velikost změny počtu značek mezi první a třetí etapou pokusu s hmotností nijak nesouvisela – nelze tedy říci, že by lehčí zvířata výrazně zvyšovala míru značkování v reakci na pach cizího samce, ani že by tuto míru těžší zvířata snižovala. Míra značkování v první etapě pokusu byla se značkováním ve třetí etapě těsně svázána: čím víc jedinec značkoval v první etapě, tím vyšší bylo jeho značkování rovněž v etapě třetí. Množství značek cizího samce ovlivňovalo míru značkování testovaného jedince menší měrou, ale rovněž hrálo významnou roli.

Počet značek v druhé etapě pokusu byl vzhledem k první etapě zcela nahodilý, samec používaný jako standardní oponent tedy počet svých značek nepřizpůsoboval počtu značek jedince, který pobýval v testovací nádobě před ním. Míru značkování ale zvyšoval spolu s tím, jak si zvykal na průběh pokusu a prostředí pokusné nádoby, což je výsledkem nežádoucí habituace. Možná řešení tohoto problému by však nepřinesla kýžené výsledky: větší časové rozestupy mezi jednotlivými pokusy by vedly k testování zvířat ve velkém věkovém rozpětí; při použití několika různých oponentů by pak nebylo možno hovořit o standardních podmínkách pokusu.

Ze třech faktorů, které se ukázaly mít vliv na frekvenci značkování testovaného samce ve třetí etapě testu – tedy z jeho hmotnosti, původní frekvence značkování (v čistém prostředí) a z počtu značek cizího dospělého samce – byl nejvýznamnějším počet značek v první etapě pokusu. Z toho lze usuzovat, že každý samec je charakteristický určitou mírou značkování, pro něj typickou, kterou jen lehce pozměňuje v reakci na pachy jiných dospělých samců a která je z části ovlivněna rovněž jeho hmotností. To by mohlo opět svědčit ve prospěch souvislosti urinálního značkování a personality jedince, neboť výsledky naznačují, že míra značkování v prostředí, které jedinec důvěrně nezná, je velkou měrou ovlivněna nervozitou způsobenou pobytem v tomto neznámém prostředí. Podporou této domněnky je rovněž postupné zvyšování frekvence, s níž značkoval oponentní samec, v čase. Ta rostla spolu s tím, jak si zvykal na prostředí pokusné nádoby a podmínky pokusu. Pozorované

behaviorální projevy oponentního samce směřovaly v čase od úzkostných k nenuceným a uvolněným, kdy se pro něj postupně přestalo jednat o neznámou stresující proceduru.

Vedle hmotnosti měla jistý, i když neprůkazný, vliv na značkování rovněž rodinná příslušnost, tedy příslušnost k vrhu a k rodičům. Lze shrnout, že všechny tři vrhy některých rodičů se vyznačovaly malou až nulovou mírou značkování, jejich jednotliví členové vykazovali známky nejistoty a strachu z cizího prostředí a většinu pokusu strávili na jednom místě (povětšinou v rohu), aniž by prostředí prozkoumali a označili, zatímco jiné rodiny byly typické zvědavými, nebojácnými zvířaty, která prostředí pokusné nádoby aktivně prozkoumávala a označovala. Výše popsané chování nasvědčuje na přítomnost různých osobnostních profilů. Ty jsou dědičné (Carere & Eens, 2005) a zvířata v rámci rodiny většinou spadají do jednoho osobnostního typu (Roubová, 2007), tedy vykazují podobné chování. To by opět naznačovalo na těsné sepětí personality a značkovacího chování. Obdobná míra značkování u rodinných příslušníků je dobrým náznakem, že by se mohlo jednat o jeden z projevů personality či prvek chování s personalitou těsně související.

Naopak velikost vrhu vliv na značkovací chování neměla. Rovněž neměla vliv na intenzitu defekace (neuveřejněné výsledky). To je v rozporu s výsledky pokusů prováděných na myších (Egan & Royce, 1973 in Dimitsantos et al., 2007), u kterých byl potvrzen pozitivní vztah mezi velikostí vrhu a intenzitou urinace a defekace v dospělosti. Možné vysvětlení spočívá v rozdílné biologii těchto dvou druhů.

Over-marking přes vlastní či cizí značky nebyl pozorován (až na tři případy, ve kterých se jednalo s vysokou pravděpodobností o náhodu a nejednalo se o značkování, nýbrž o vymočení se – nejspíše vlivem stresu). To je zcela v souladu s poznatky u samců hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus*) a hraboše prériového (*M. ochrogaster*), kteří rovněž značky své ani jiných samců nepřebíjejí (Thomas, 2002; Thomas & Wolff, 2002). Stejně jako ve studii Thomase & Wolffa i v našem případě hraboši značkovali především po obvodu obdélníkové nádoby. Oblast, kterou zvířata označovala, tak je menší než skutečně poskytnutá plocha, čímž se stává nepřítomnost *over-markingu* ještě výraznější. To silně svědčí pro fakt, že u samců hraboše polního, stejně jako u zmiňovaných amerických druhů hrabošů, slouží značkování ke sdělování informací o své osobě a upozorňování na svou přítomnost (*self-advertisement*), ne ke kompetitivním účelům. Mísení pachů by ztížilo individuální rozpoznání původce značky, naopak jejich hojné rozmístění pomáhá zviditelnit skutečnost, že se jedinec právě nachází v dané oblasti. Námi získaná data se tak připojují

k Doblyho práci (2005) a potvrzují, že původní předpoklad, ze kterého jsme vycházeli (značkování jakožto *self-advertisement*), byl správný. Celá problematika však vyžaduje další výzkum.

4.5. Závěr

Většina metod běžně používaných k určení sociálních vztahů ve skupinách hlodavců se nejeví k použití u hraboše polního (*Microtus arvalis*) vhodná, ať už kvůli faktu, že představují pro zvířata značnou stresovou zátěž a nesou s sebou riziko poranění, nebo pro svou technickou náročnost. I omezení přístupu k vodě, které se jinak jeví jako poměrně slibná metoda, představuje pro zvířata značné riziko (možnost dehydratace a smrti), proto jej nelze doporučit. Zůstává tak pouze kontrola existence hierarchie pomocí rozdílů v hmotnosti.

Výsledky získané v experimentální části práce nasvědčují tomu, že urinální značkování je individuálně specifické a může souviset s osobnostním profilem jedince. Značkování nesouviselo se sociálním prostředím, ve kterém jedinec vyrůstal, a vliv příbuznosti není jasný. Naproti tomu toto chování souvisí s velikostí (hmotností) jedince, tento vztah je však překvapivě negativní. Nebyl zjištěn *over-marking*, výsledky spíše podporují hypotézu upozorňování na vlastní osobu (*self-advertisement*).

5. Citovaná literatura

- Albert, D.J.; Walsh, M.L.; Gorzalka, B.B.; Siemens, Y.; Louie, H. (1986): Testosterone removal in rats results in a decrease in social aggression and a loss of social dominance. — *Physiology & Behavior*, **36** (3): 401-407.
- Baenninger, L.P. (1970): Social dominance orders in the rat: “spontaneous,” food, and water competition. — *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **71** (2): 202-209.
- Barnett, S.A. (1975): The rat: A study in behavior. Chicago: The University of Chicago Press. in Smith, L.K.; Fantella, S.-L.N.; Pellis, S.M. (1999): Playful defensive responses in adult male rats depend on the status of the unfamiliar opponent. — *Aggressive Behavior*, **25**: 141-152.
- Beaugrand, J.P. (1983): Modèles de dominance et théorie de l'évolution. In: Lévy J., Cohen H.É., éditeurs. Darwin après Darwin. Québec: PUQ, 1983. pp 110-137.
- Beeler, J.A.; Prendergast, B.; Zhuang, X. (2006): Low amplitude entrainment of mice and the impact of circadian phase on behavior tests. — *Physiology & Behavior*, **87**: 870-880.
- Benton, D.; Brain, P.F. (1979): Behavioural comparisons of isolated dominant and subordinate mice. — *Behavioural Processes*, **4**: 211-219.
- Benton, D.; Dalrymple-Alford, J.C.; Brain, P.F. (1980): Comparisons of measures of dominance in the laboratory mouse. — *Animal Behaviour*, **28**: 1274-1279.
- Benton, D. (1982): Is the concept of dominance useful in understanding rodent behaviour? — *Aggressive Behavior*, **8**: 104-107.
- Bernstein, I.S. (1981): Dominance: the baby and the bathwater. — *The Behavioral and Brain Sciences*, **4**: 419-457.
- Blakley, G.; Pohorecky, L.A. (2006): Psychosocial stress alters ethanol's effect on open field behaviors. — *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, **84**: 51-61.
- Blanchard, R.J.; Hori, K.; Tom, P.; Blanchard, D.C. (1988): Social dominance and individual aggressiveness. — *Aggressive Behavior*, **14**: 195-203.
- Blanchard, R.J.; Flores, T.; Magee, L.; Weiss, S.; Blanchard, D.C. (1992): Pregrouping aggression and defense scores influences alcohol consumption for dominant and subordinate rats in visible burrow systems. — *Aggressive Behavior*, **18**: 459-467.
- Boonstra, R.; Xia, X.; Pavone, L. (1993): Mating system of the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. — *Behavioral Ecology*, **4**: 83-89.
- 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**: 723-736.
- Bragin, A.V.; Osadchuk, L.V.; Osadchuk, A.V. (2007): Competition for limited environmental resources on the social dominance model in laboratory mice. — *Zhurnal Vyssei Nervnoi Deyatelnosti imeni I. P. Pavlova*, **57** (3): 358-365.
- Brain, P.F. (1981): The concept of dominance also has problems in studies on rodents. — *The Behavioral and Brain Sciences*, **4**: 434-435.
- Bryja, J.; Nesvadbová, J.; Heroldová, M.; Jánová, E.; Losík, J.; Trebatická, L.; Tkadlec, E. (2005): Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation. — *Canadian Journal of Zoology*, **83**: 1391-1399.
- Buhl, A.E.; Hasler, J.F.; Tyler, M.C.; Goldberg, N.; Banks, E.M. (1978): The effects of social rank on reproductive indices in groups of male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*). — *Biology of Reproduction*, **18**: 317-324.
- Carere, C.; Eens M. (2005): Unravelling animal personalities: how and why individuals consistently differ. — *Behaviour*, **142** (9): 1149-1157.
- Chase, I.D. (1974): Models of hierarchy formation in animal societies. — *Behavioral Science*, **19**: 374-382.
- Collins, S.A.; Gosling, L.M.; Hudson, J.; Cowan, D. (19997): Does behaviour after weaning affect the dominance status of adult male mice (*Mus domesticus*)? — *Behaviour*, **134** (13-14): 989-1002.
- Coquelin, A. (1992): Urine-marking by female mice throughout their reproductive cycle. — *Hormones and Behavior*, **26** (2): 255-271.
- Crawley, M.J. (2007): *The R Book*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Desjardins, C; Maruniak, J.A; Bronson, F.H. (1973): Social rank in house mice: Differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking patterns. — *Science*, **182**: 939-341.
- Dewsbury, D.A. (1982): Dominance rank: Copulatory behavior, and differential reproduction. — *The Quarterly Review of Biology*, **57**: 135-159.
- Dobly, A.; Rozenfeld, F.M. (2000): Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. — *Behaviour*, **137** (11): 1443-1462.
- Dobly, A. (2005): Scent marking by common voles *Microtus arvalis* in the presence of a same-sex neighbour. — *Acta Theriologica*, **50** (3): 343-356.
- Drews, C. (1993): The concept and definition of dominance in animal behavior. — *Behaviour*, **125** (3-4): 283-313.
- Drickamer, L.C.; Vandenbergh, J.G.; Colby, D.R. (1973): Predictors of dominance in the male golden hamster (*Mesocricetus auratus*). — *Animal Behaviour*, **21** (3): 557-563.

- Drickamer, L.C.; vom Saal, F.S.; Marriner, L.M.; Mossman, C.A. (1995): Anogenital distance and dominance status in male house mice (*Mus domesticus*). — *Aggressive Behavior*, **21**: 301-309.
- Drickamer, L.C. (1995): Rates of urine excretion by house mouse (*Mus domesticus*): Differences by age, sex, social status, and reproductive condition. — *Journal of Chemical Ecology*, **21** (10): 1481-1493.
- Drickamer, L.C. (2001): Urine marking and social dominance in male house mice (*Mus musculus domesticus*). — *Behavioural Processes*, **53** (1-2): 113-120.
- Egan, O.; Royce, J.R. (1973): Litter size and emotionality in two strains of mice. — *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **82** (1): 55-59. *in* Dimitsantos, E.; Escorihuela, R.M.; Fuentes, S.; Armario, A.; Nadal, R. (2007): Litter size affects emotionality in adult male rats. — *Physiology & Behavior*, **92** (4): 708-716.
- Ferguson, S.A.; Arrowood, J.W.; Schultetus, R.S.; Holson, R.R. (1995): Decreased dominance in a limited access test but normal maternal behavior in micrencephalic rats. — *Physiology & Behavior*, **58** (5): 929-934.
- Ferkin, M.H.; Lee, D.N.; Leonard, S.T. (2004): The reproductive state of female voles affects their scent marking behavior and the responses of male conspecifics to such marks. — *Ethology*, **110**: 257-272.
- Ferkin, M.H.; Pierce, A.A.; Sealand, R.O.; delBarco-Trillo, J. (2005): Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, can distinguish more over-marks from fewer over-marks. — *Animal Cognition*, **8**: 182-189.
- Gerkema, M.P.; Verhulst, S. (1990): Warning against an unseen predator: a functional aspect of synchronous feeding in the common vole, *Microtus arvalis*. — *Animal Behaviour*, **40** (6): 1169-1178.
- 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** (1): 44-58.
- Giammanco, M.; Tabacchi, G.; Giammanco, S.; Di Majo, D.; La Guardia, M. (2005): Testosterone and aggressiveness. — *Medical Science Monitor*, **11** (4): RA136-RA145.
- Gosling, L.M.; Atkinson, N.W.; Dunn, S.; Collins, S.A. (1996): The response of subordinate male mice to scent marks varies in relation to their own competitive ability. — *Animal Behaviour*, **52** (6): 1185-1191.
- Gosling, L.M.; Roberts, S.C.; Thornton, E.A.; Andrew, M.J. (2000): Life history costs of olfactory status signalling in mice. — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48**: 328-332.
- Gregory, M.J.; Cameron, G.N. (1989): Scent communication and its association with dominance behavior in the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). — *Journal of Mammalogy*, **70** (1): 10-17.
- Hand, J.L. (1986): Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. — *The Quarterly Review of Biology*, **61** (2): 201-220.

- Heise, S.R. (1999): Urine marking in relation to the social structure in groups of related and unrelated female common voles (*Microtus arvalis*, PALLAS, 1779). In: Johnston R.E., Müller-Schwarze D., Sorensen P., editors. Advances in chemical communication in vertebrates. New York: Plenum, 1999. pp 257-265. in Heise, S.R. & Rozenfeld, F.M. (1999): Reproduction and urine marking in laboratory groups of female common voles, *Microtus arvalis*. — Journal of Chemical Ecology, **25**: 1671-1685.
- Heise, S.R.; Rozenfeld, F.M. (1999): Reproduction and urine marking in laboratory groups of female common voles, *Microtus arvalis*. — Journal of Chemical Ecology, **25**: 1671-1685.
- 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** (7): 897-911.
- Hilakivi-Clarke, L.A.; Lister, R.G. (1992): Are there preexisting behavioral characteristics that predict the dominant status of male NIH Swiss mice (*Mus musculus*)? — Journal of Comparative Psychology, **106** (2): 184-189.
- Hinson, E.R.; Hannah, M.F.; Norris, D.E.; Glass, G.E.; Klein, S.L. (2006): Social status does not predict responses to Seoul virus infection or reproductive success among male Norway rats. — Brain, Behavior, and Immunity, **20** (2): 182-190.
- Horne, T.J.; Ylönen, H. (1996): Female bank voles (*Clethrionomys glareolus*) prefer dominant males; but what if there is no choice? — Behavioral Ecology and Sociobiology, **38** (6): 401-405.
- Horne, T.J.; Ylönen, H. (1998): Heritabilities of dominance-related traits in male bank voles (*Clethrionomys glareolus*). — Evolution, **52** (3): 894-899.
- Huck, U.W.; Banks, E.M. (1982a): Male dominance status, female choice and mating success in the brown lemming, *Lemmus trimucronatus*. — Animal Behaviour, **30** (3): 665-675.
- Huck, U.W.; Banks, E.M. (1982b): Differential attraction of females to dominant males: Olfactory discrimination and mating preference in the brown lemming (*Lemmus trimucronatus*). — Behavioral Ecology and Sociobiology, **11** (3): 217-222.
- Huck, U.W.; Lisk, R.D.; Allison, J.C.; van Dongen, C.G. (1986): Determinants of mating success in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*): Social dominance and mating tactics under seminatural conditions. — Animal Behaviour, **34** (4): 971-989.
- Hurst, J.L. (1990): Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Rutt. II. Communication between females. — Animal Behaviour, **40**: 223-232.
- Hurst, J.L. (1993): The priming effects of urine substrate marks on interactions between male house mice, *Mus musculus domesticus* Schwarz&Schwarz. — Animal Behaviour, **45** (1): 55-81.
- de Jonge, G. (1984): 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.

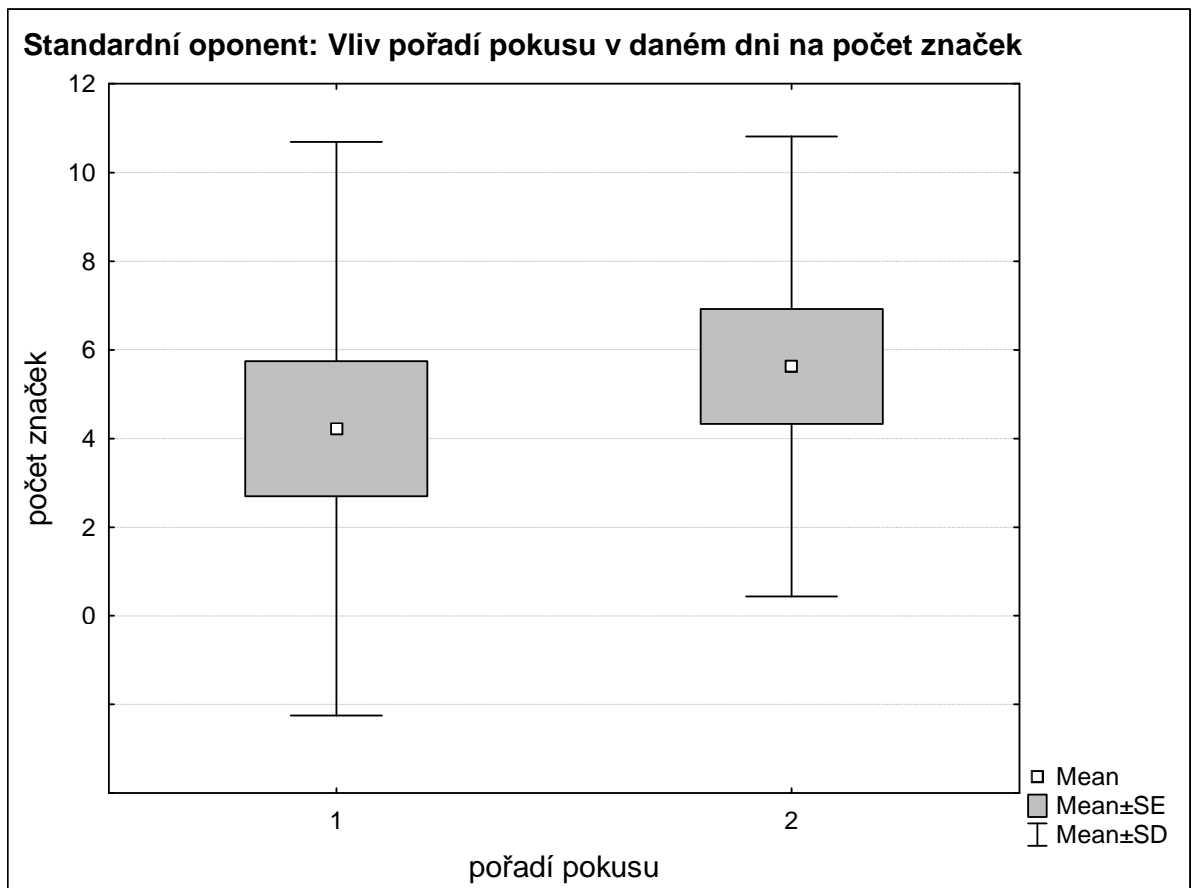
- Keil, A.; Epplen, J.T.; Sachser, N. (1999): Reproductive success of males in the promiscuous-mating yellow-toothed cavy (*Galea musteloides*). — Journal of Mammalogy, **80** (4) :1257-1263.
- Kohli, K.L.; Ferkin, M.H. (1999): Over-marking and adjacent marking are influenced by sibship in male prairie voles, *Microtus ochrogaster*. — Ethology, **105**: 1-11.
- Koivula, M.; Koskela, E; Viitala, J. (1999): Sex and age-specific differences in ultraviolet reflectance of scent marks of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). — Journal of Comparative Physiology, **185**: 561-564.
- Kratochvíl, J. (1959): Hraboš polní (*Microtus arvalis*). Praha, ČSAV.
- Kruczek, M. (1997): Male rank and female choice in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. — Behavioural Processes, **40**: 171-176.
- Lacey, J.C.; Beynon, R.J.; Hurst, J.L. (2007): The importance of exposure to other male scents in determining competitive behaviour among inbred male mice. — Applied Animal Behaviour Science, **104**: 130-142.
- Lanctot, R.B.; Best, L.B. (2000): Comparison of methods for determining dominance rank in male and female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). — Journal of Mammalogy, **81** (3): 734-745.
- Lehmann, U.; Sommersberg, C.W. (1980): Activity patterns of the common vole, *Microtus arvalis* – Automatic recording of behavior in an enclosure. — Oecologia, **47** (1): 61-75.
- Li, F.-H.; Zhong, W.-Q.; Wang, Z.; Wang, D.-H. (2007): Rank in a food competition test and humoral immune functions in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). — Physiology & Behavior, **90** (2-3): 490-495.
- Lindzey, G.; Winston, H.; Manosevitz, M. (1961): Social dominance in inbred mouse strains. — Nature, **191**: 474-476.
- Lore, R.K.; Stipo-Flaherty, A. (1984): Postweaning social experience and adult aggression in rats. — Physiology & Behavior, **33**: 571-574.
- Lucion, A.; Vogel, W.H. (1994): Effects of stress on defensive aggression and dominance in a water competition test. — Integrative Psychological and Behavioral Science, **29** (4): 415-422.
- Luque-Larena, J.J.; López, P.; Gosálbez, J. (2002): Relative dominance affects use of scent-marked areas in male snow vole *Chionomys nivalis*. — Ethology, **108**: 273-285.
- Luque-Larena, J.J.; López, P.; Gosálbez, J. (2003): Male dominance and female chemosensory preferences in the rock-dwelling snow vole *Chionomys nivalis*. — Behaviour, **140**: 665-681.
- Messeri, P.; Eleftheriou, B.E.; Oliverio, A. (1975): Dominance behavior: A phylogenetic analysis in the mouse. — Physiology & Behavior, **14**: 53-58. in Benton, D.; Dalrymple-Alford, J.C.; Brain, P.F. (1980): Comparisons of measures of dominance in the laboratory mouse. — Animal Behaviour, **28**: 1274-1279.

- Mitchell, P.J.; Redfern, P.H. (1992): Chronic treatment with clomipramine and mianserin increases the hierarchical position of subdominant rats housed in triads. — *Behavioural Pharmacology*, **3**: 239-247.
- Moragrega, I.; Carrasco, M.C.; Vicens, P.; Redolat, R. (2003): Spatial learning in male mice with different levels of aggressiveness: effects of housing conditions and nicotine administration. — *Behavioural Brain Research*, **147** (1): 1-8.
- Novotny, M.; Harvey, S.; Jemiolo, B. (1990): Chemistry of male dominance in the house mouse, *Mus domesticus*. — *Experientia*, **46** (1): 109-113.
- Oakeshott, J.G. (1974): Social dominance, aggressiveness and mating success among male house mice (*Mus musculus*). — *Oecologia*, **15** (2): 143-158.
- Pellis, S.M.; Pellis, V.C. (1992): Juvenilized play fighting in subordinate male rats. — *Aggressive Behavior*, **18**: 449-457.
- Pellis, S.M.; Pellis, V.C. (1993): Influence of dominance on the development of play fighting in pairs of male Syrian golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). — *Aggressive Behavior*, **19**: 293-302.
- Pellis, S.M.; Pellis, V.C.; Kolb, B. (1992): Neonatal testosterone augmentation increases juvenile play fighting but does not influence the adult dominance relationships of male rats. — *Aggressive Behavior*, **18**: 437-447.
- Pellis, S.M.; Pellis, V.C.; McKenna, M.M. (1993): Some subordinates are more equal than others: play fighting amongst adult subordinate male rats. — *Aggressive Behavior*, **19**: 385-393.
- Pohorecky, L.A.; Blakley, G.G.; Kubovcakova, L.; Krizanova, O.; Patterson-Buckendahl, P.; Kvetnansky, R. (2004): Social hierarchy affects gene expression for catecholamine biosynthetic enzymes in rat adrenal glands. — *Behavioural Neuroendocrinology*, **80**: 42-51.
- Pohorecky, L.A. (2006): Housing and rank status of male Long-Evans rats modify ethanol's effect on open-field behaviors. — *Psychopharmacology*, **185**: 289-297.
- Radwan, J.; Kruczek, M.; Labocha, M.K.; Grabiec, K.; Koteja, P. (2004): Contest winning and metabolic competence in male bank voles *Clethrionomys glareolus*. — *Behaviour*, **141**: 343-354.
- Reichstein, H. (1960): Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus (*Microtus arvalis*, Pall.). — *Z. Säugetierkd.*, **25**: 150-169. in Dobly, A. & Rozenfeld, F.M. (2000): Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. — *Behaviour*, **137** (11): 1443-1462.
- Reichstein, H. (1964): Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). — *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, **170**: 112-222. in 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** (7): 897-911.

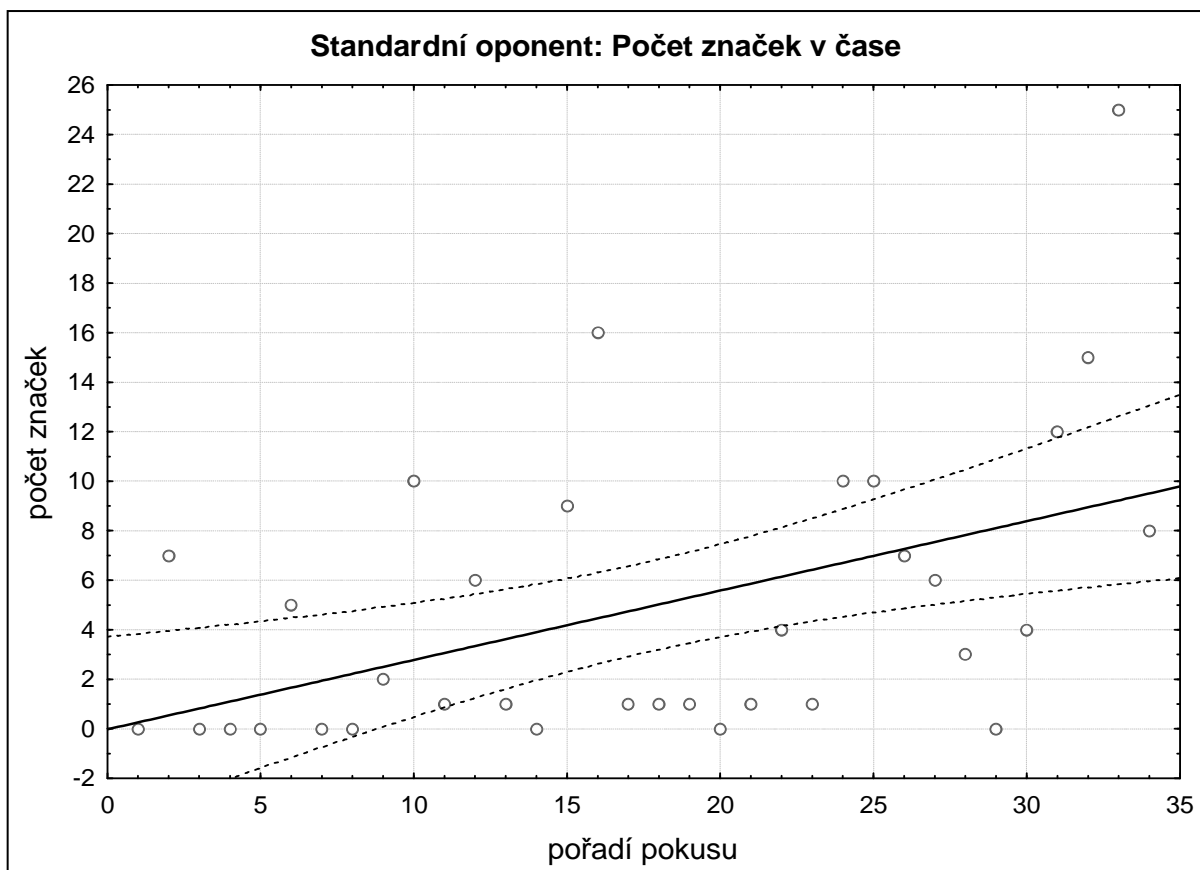
- Richards, S.M. (1974): The concept of dominance and methods of assessment. — *Animal Behaviour*, **22**: 914-930.
- Roubová, V. (2007): Personalita hraboše polního (*Microtus arvalis*): chování v novém prostředí. — Bakalářská práce, BF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.
- Rowell, T.E. (1973): The social behavior of monkeys. Baltimore, Md.: Penguin Books. *in* Bernstein, I.S. (1981): Dominance: the baby and the bathwater. — *The Behavioral and Brain Sciences*, **4**: 419-457.
- Rozenfeld, F.M.; Le Boulangé, E.; Rasmont, R. (1987): Urine marking by male bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780; Microtidae, Rodentia) in relation to their social rank. — *Canadian Journal of Zoology*, **65**: 2594-2601.
- Rozenfeld, F.M.; Rasmont, R. (1991): Odour cue recognition by dominant male bank voles, *Clethrionomys glareolus*. — *Animal Behaviour*, **41** (5): 839-850.
- Sachser, N. (1998): Of domestic and wild guinea pigs: studies in sociophysiology, domestication, and social evolution. — *Naturwissenschaften*, **85**: 307-317.
- Schimozuru, M.; Kikusui, T.; Takeuchi, Y.; Mori, Y. (2006): Scent-marking and sexual activity may reflect social hierarchy among group-living male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). — *Physiology & Behavior*, **89**: 644-649.
- Schüler, L.; Renne, U. (1988): Relationship of social rank in mice to growth, endurance, and fertility. — *Aggressive Behavior*, **14**: 205-211.
- Shier, D.M.; Randall, J.A. (2007): Use of different signalling modalities to communicate status by dominant and subordinate Heermann's kangaroo rats (*Dipodomys heermanni*). — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**: 1023-1032.
- Simpson, K. (2001): The role of testosterone in aggression. — *Journal of Medicine*, **6** (1): 32-40.
- Smith, L.K.; Field, E.F.; Forgie, M.L.; Pellis, S.M. (1996): Dominance and age-related changes in the play fighting of intact and post-weaning castrated male rats (*Rattus norvegicus*). — *Aggressive Behavior*, **22**: 215-226.
- Smith, L.K.; Fantella, S.-L.N.; Pellis, S.M. (1999): Playful defensive responses in adult male rats depend on the status of the unfamiliar opponent. — *Aggressive Behavior*, **25**: 141-152.
- Smith, P.; Berdoy, M.; Smith, R.H. (1994): Body weight and social dominance in anticoagulant-resistant rats. — *Crop Protection*, **13** (4): 311-315.
- Spritzer, M.D.; Meikle, D.B.; Solomon, N.G. (2004): The relationship between dominance rank and spatial ability among male meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). — *Journal of Comparative Psychology*, **118** (3): 332-339.
- Spritzer, M.D.; Solomon, N.G.; Meikle, D.B. (2006): Social dominance among male meadow voles is inversely related to reproductive success. — *Ethology*, **112**: 1027-1037.

- Sun, P.; Zhao, Y.; Zhao, X.; Wang, D. (2007): Behavioural reaction of root vole (*Microtus oeconomus* Pallas) males of different social ranks to familiar and novel odour of conspecific males. — Polish Journal of Ecology, **55** (3): 571-578.
- Syme, G.J.; Pollard, J.S.; Syme, L.A.; Reid, R.M. (1974): An analysis of the limited access measure of social dominance in rats. — Animal Behaviour, **22**: 486-500.
- Šíchová, K. (2008): Personalita hraboše polního (*Microtus arvalis*): chování ve dvou behaviorálních testech. — Bakalářská práce, PřF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.
- Tamashiro, K.L.K.; Hegeman, M.A.; Nguyen, M.M.N.; Melhorn, S.J.; Ma, L.Y.; Woods, S.C.; Sakai, R.R. (2007): Dynamic body weight and body composition changes in response to subordination stress. — Physiology & Behavior, **91** (4): 440-448.
- Thomas, S.A. (2002): Scent marking and mate choice in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. — Animal Behaviour, **63**: 1121-1127.
- Thomas, S.A.; Wolff, J.O. (2002): Scent marking in voles: a reassessment of over marking, counter marking, and self-advertisement. — Ethology, **108**: 51-62.
- Wittemyer, G.; Getz, W.M. (2007): Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. — Animal Behaviour, **73**: 671-681.
- Wolff, J.O.; Mech, S.G.; Thomas, S.A. (2002): Scent marking in female prairie voles: a test of alternative hypotheses. — Ethology, **108**: 483-494.
- Yamaguchi, H.; Kikusui, T.; Takeuchi, Y.; Yoshimura, H.; Mori, Y. (2005): Social stress decreases marking behavior independently of testosterone in Mongolian gerbils. — Hormones and Behavior, **47** (5): 549-555.
- Zhang, J.X.; Zhang, Z.B.; Wang, Z.W. (2001): Scent, social status, and reproductive condition in rat-like hamsters (*Cricetulus triton*). — Physiology & Behavior, **74** (4-5): 415-420.
- Zhang, J.; Shi, D.; Sun, L. (2006): The effect of male competition on female choice in Brandt's vole, *Lasiopodomys brandti*. — Folia Zoologica, **55** (2): 123-129.
- Zielinski, W.J.; Vandenbergh, J.G. (1993): Testosterone and competitive ability in male house mice, *Mus musculus*: laboratory and field studies. — Animal Behaviour, **45**: 873-891.
- Ziporyn, T.; McClintock, M.K. (1991): Passing as an indicator of social dominance among female wild and domestic Norway rats. — Behaviour, **118** (1-2): 26-41.

6. Přílohy



Obr. 5. Vliv pořadí pokusu v daném dni (dva pokusy/den) na počet značek oponentního samce. Pro statistické hodnocení byla použita transformovaná data ($\log(x+0.5)$), v grafu jsou data původní.



Obr. 6. Změny počtu značek standardního oponenta v čase.

Tab. 4. Přehled průkazností korelací mezi počty značek a ostatními parametry pro jednotlivé skupiny. TJ – testovaný jedinec.

	skupina ZVÝŠILI						skupina SNÍŽILI									
	počet značek TJ v 1. etapě			rozdíl v počtu značek TJ mezi 1. a 3. etapou			počet značek TJ v 1. etapě			rozdíl v počtu značek TJ mezi 1. a 3. etapou						
	N	r _s	t	p	N	r _s	t	p	N	r _s	t	p				
hmotnost	11	-0.08	-0.24	0.81	11	-0.5	-1.71	0.12	10	0.16	0.45	0.67	10	-0.13	-0.37	0.72
intenzita defekace	11	0.41	1.36	0.21	11	0.35	1.11	0.29	10	0.25	0.74	0.48	10	0.11	0.32	0.76
počet bratrů	11	0.37	1.19	0.26	11	0.18	0.55	0.6	10	0.23	0.67	0.52	10	-0.45	-1.44	0.19
velikost vrhu	11	-0.03	-0.09	0.93	11	0.27	0.83	0.43	10	0.53	1.76	0.12	10	-0.31	-0.93	0.38
poměr pohlaví ve vrhu	11	0.24	0.74	0.48	11	-0.04	-0.11	0.92	10	-0.16	-0.46	0.66	10	-0.29	-0.87	0.41