

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Tetičkovské chování savců se zaměřením na
vybrané druhy rodu *Acomys***

Bakalářská práce 2009



Vladimíra Tučková

Vedoucí práce: Mgr. Radim Šumbera, PhD.

Tučková V (2009) Tetičkovské chování savců se zaměřením na vybrané druhy rodu *Acomys*. [Alloparental behaviour of mammals with direction to elect species of genus *Acomys*]. Bc Thesis in Czech-29 pp., The Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Annotation:

Despite the widespread interest in alloparental behaviour, relatively little is known about the factors that affect participation of alloparent in the care of strange young. The review of this issue was made with the direction to possible factors leading to this phenomenon and the consequence of this behaviour. It was insisted on the most demanding activities of cooperation in care of young-nursing and retrieving of pups. A separate charter was made for the abundantly studied species egyptian spiny mouse (*Acomys cahirinus*). Possible factors influencing nursing and retrieving of pup of eastern spiny mouse (*Acomys dimidiatus*) were examined in the practical section of this Bc.thesis.

Prohlašuji, že bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury.

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

V Českých Budějovicích dne 29. 4. 2009

Vladimíra Tučková

Poděkování:

První, komu bych ráda touto cestou poděkovala, je školitel Radim Šumbera, a to především za jeho trpělivost, odborné rady a pomoc při tvorbě této práce. Velký dík patří též Barboře Vašákové za poskytnutí chovného materiálu a dat o charakteristikách jednotlivých zvířat, ale hlavně za ochotu, rady, spolupráci a pomoc při zpracování dat. Za nezbytnou odbornou pomoc při zpracování dat chci též poděkovat Simoně Polákové a Petru Šmilauerovi. Za skvělou péči o zvířata v chovech bych ráda poděkovala Radce Peškové. V neposlední řadě patří vřelý dík mým rodičům, kteří mne neustále podporují nejenom finančně, ale zejména psychicky. Velice děkuji také všem svým kamarádkám, které byly vždy ochotny vyslechnout mé starosti, a také svému příteli Lukáši Veselému za jeho trpělivost, pochopení a povzbuzení nejen během psaní této práce.

Obsah

1. Úvod	2
1.1 Altruismus a kooperace při péči o mláďata	2
1.2 Cíle práce.....	3
1.3 Důsledky kooperace tetičkovského chování	4
1.4 Projevy tetičkovského chování.....	6
1.4.1 Kojení	6
1.4.2 Nošení	8
1.5 Bodlinatka nilská (<i>Acomys cahirinus</i>).....	9
1.5.1. Biologie druhu	9
1.5.2 Kooperace u bodlinatek nilských: Známi nebo příbuzní?	10
1.5.3. Projevy tetičkovského chování u bodlinatky nilské	11
1.5.3.1 Sociální termoregulace.....	11
1.5.3.2 Kojení.....	12
1.5.3.3 Nošení	13
2. Materiál a metodika	14
2.1 Testovaná zvířata	14
2.2 Pozorování a experimenty	14
2.2.1 Experiment I: Kojení	15
2.2.2 Experiment II: Nošení	15
2.3 Statistické zpracování.....	16
3. Výsledky	16
3.1 Experiment I: Kojení	16
3.2 Experiment II: Nošení	17
3.3 Porovnání kojení a nošení mláďat.....	18
4. Diskuze	19
5. Závěr	23
6. Literatura	24
7. Příloha	I

1. Úvod

1.1 Altruismus a kooperace při péči o mlád'ata

Mezi živočichy se v průběhu evoluce vyvinul různý stupeň sociability. Existují živočichové s nízkou potřebou sociability, či vyloženě soliterní druhy, a naopak živočichové vysoce sociální. Pro sociální druhy je typická různá míra kooperativního a altruistického chování, které mohou sloužit jako prostředky k udržování sociality (Clutton-Brock 2002). Altruismus můžeme definovat jako chování, při kterém jedinec (dárce) redukuje vlastní zdatnost (fitness, tj. schopnost organismu předat své geny do další generace) ve prospěch obdarovaného jedince (Sigmund & Hauert 2002; Flégr 2005; Fletcher & Zwick 2006). Na první pohled se může zdát, že toto chování dárce spíše poškozuje, ale z dlouhodobého hlediska tomu tak být nemusí. Výhoda se může projevit v podobě budoucí pomoci od obdarovaného (v případě recipročního altruismu), či zvýšení inkluzivní zdatnosti, pokud altruismus probíhá mezi blízkce příbuznými jedinci (Sigmund & Hauert 2002).

Při recipročním altruismu (tj. na první pohled neúčelné strategii) se může uplatňovat tzv. půjčka za oplátku (tit for tat), což je herní strategie pro Věžňovo dilema (Flégr 2005; Forster et al. 2006; Fletcher & Zwick 2006). Věžňovo dilema modeluje situaci, kdy dva nepříbuzní jedinci mají možnost spolupracovat a získat částečnou výhodu pro oba, nebo jeden z nich může zradit, přičemž tento získá vše a druhý nic (zradit mohou samozřejmě oba). Při půjčce za oplátku nabízíme spolupráci, ale trestáme zradu (Sigmund & Hauert 2002; Fletcher & Zwick 2006). Záleží tedy na ochotě jedinců altruistické činy oplácet. Tento systém je ovšem náchylný k různým podvodům, viz třeba falešní čističi u ryb (Veselovský 2005).

Jiným typem je altruismus příbuzenský, který se vyskytuje mezi živočichy mnohem častěji (např. Sherman 1977; Sera & Gaines 1994; Queller 1995; Mappes et al. 1995; Lucas et al 1996; Mateo 2003). Studium této problematiky se začal zabývat W. D. Hamilton, který v roce 1964 zformuloval teorii inkluzivní zdatnosti (Hamilton 1964 v Foster et al. 2006). Pojem inkluzivní zdatnost by se dal vysvětlit jako součet vlastní zdatnosti jedince a zdatnosti jeho příbuzných. Jedinec si může zvyšovat vlastní zdatnost tím, že bude „nezištně“ pomáhat příbuzným, kteří s ním sdílí geny. Živočich tedy nemusí investovat jen do produkce vlastních potomků, ale může pomáhat při reprodukci příbuzného (např. Riedeman 1982; Magrath 2001; Mateo 2002; Fletcher & Zwick 2006; Foster et al. 2006).

Z pochopitelných důvodů se altruismus a kooperace projevují nejnápadněji u společné výchovy mlád'at (tzv. alloparentální péče, kdy se o mlád'ata starají i jiní jedinci, než rodiče). Altruista se může uplatňovat jako pomocník (helper), který se dočasně či trvale

nerozmnožuje. Takový pomocník je většinou příbuzný, ale známe i případy, kdy se jako pomocník může uplatnit i jedinec nepříbuzný, např. osmák degu (*Octodon degus*) či myš domácí (*Mus musculus f. domesticus*). Tento systém je také dobře zdokumentovaný u ptačích druhů jako je sojka křovinná (*Aphelocoma coerulescens*) či drozdec bělokrký (*Nesomimus parvulus*) (Manning et al. 1995; Jesseau et al. 2008). Kromě možného zvyšování vlastní inkluzivní zdatnosti, mají pomáhající jedinci možnost získat zkušenosti s péčí o mláďata, ochranu, v budoucnu zdědit teritorium, a tedy přístup ke zdrojům, nebo zvýšení sociálního statutu (Riedeman 1982; König 1994; 1997; Woodroffe & Vincent 1994).

Mezi mnoha druhy živočichů se vyskytuje typ péče, kdy se matky starají o mláďata navzájem (tzv. communal breeding). U savců je známo, že matky mívají společná hnízda a často pečují o mláďata společně; tato péče zahrnuje i společné kojení (allonursing), nošení, čištění, zahřívání či obranu hnízda před predátory (Sayler & Salmon 1969; 1971; Epensperger et al. 2002; Roulin 2002; Eberle & Kappeler 2006; Jesseau et al. 2008). Kojení mláďat různými samicemi bývá často vysvětlováno jako nevyhnutelný důsledek společného hnízdění (např. Manning et al. 1995). Toto tzv. tetičkovské chování je nejčastěji způsobeno různými ekologickými faktory, např. mozaikovitostí a nedostatkem zdrojů (potravy, hnízdních příležitostí nebo sexuálních partnerů), vysokou hustotou populace nebo přirozenou filopatrií druhu (mláďata, často samice, zůstávají po odstavu v rodné skupině) (Sayler & Salmon 1971; König 1997).

1.2 Cíle práce

1. Literární rešerše na téma tetičkovské chování savců se zaměřením na hojně studovaného hlodavce bodlinatku nilskou (*Acomys cahirinus*).
2. Analýza tetičkovského chování u bodlinatky sinajské (*Acomys dimidiatus*) a vyhodnocení faktorů, které mohou ovlivnit zapojení „samic-tetiček“ do péče (kojení, nošení) o cizí mláďata. Hlavním předpokladem práce je, že největší vliv na péči o cizí mláďata bude mít příbuznost a známost mezi samicemi (viz Porter 1986).
3. Zjištění, zda dochází k preferenčnímu kojení a nošení vlastních mláďat. Nošení bylo zvoleno jako náročnější aktivita, předpokládala jsem proto, že samice budou nosit zejména vlastní mláďata.

1.3 Důsledky tetičkovského chování

Rodičovské investice do postnatálního vývoje mláďat obvykle mívají zásadní důsledky nejen pro potomky, ale i pro rodiče. Mláďata, která přijímají více rodičovské péče, rostou rychleji, což se může odrazit ve zvýšené zdatnosti v dospělosti. Jedinci, kterým se takové péče nedostalo, musí deficit dohánět, což zdatnost naopak může snižovat. Selektce proto v průběhu evoluce upřednostňovala druhy s vysokou postnatální investicí, která maximalizuje růst před odstavem. To ovšem nutně vyústí v „trade-off“ (zvýšení zdatnosti jedním směrem vede ke snížení zdatnosti směrem druhým) mezi rodičem a potomkem (viz Hayes & Solomon 2004). Matky, které investují příliš v jedné rozmnožovací sezóně, nemusí být úspěšné v další (König 1993). To se projevuje zejména u malých druhů, jako jsou hlodavci. Ti vynakládají na péči o mládě značné množství energie, kterou je nutné nahrazovat zvýšeným příjmem potravy, což může být příčinou vyšší predace (např. díky větší aktivitě při jejím vyhledání). Strategie společné výchovy mláďat se zdá být východiskem, kdy matky mohou efektivněji investovat do mláďat a zároveň snižovat rizika plynoucí z rodičovské péče. Díky kooperativní výchově mohou samice věnovat více času příjmu potravy, jelikož jejich mláďata jsou v péči tetiček (Hayes & Solomon 2004).

Mláďatům navíc z takového typu péče plynou výhody v podobě vyššího přenosu imunitních látek, vyšší hmotnosti, a tedy vyššího přežívání (Epensperger et al. 2002; Roulin 2002; Becker et al. 2007). Kooperace může být pro mláďata výhodnější z hlediska krátkodobého, ale i dlouhodobého. Mláďata, která odchovávaly samice s pomocí dalšího jedince, mohou mít v dospělosti vyšší reprodukční úspěch (Hodge 2005). Kooperace bývá často interpretována jako obrana proti infanticidnímu chování (König 1997).

Z kooperace mohou profitovat i matky, zejména pokud jsou příbuzné. Například u hrabošů prériových (*Microtus ochrogaster*) mají matky-sestry často vyšší hmotnost (a to i při simulovaném nedostatku potravy v laboratorních podmínkách) a s větší pravděpodobností odchovají zdatnější vrhy (Hayes & Solomon 2004). Podobná laboratorní studie na osmácích degu (potrava byla dostupná ad libitum) takový trend neukázala a samice se kondicí nelišily (Epensperger et al. 2007). Ovšem výsledky této laboratorní studie nemusí odrážet reálnou situaci. V přirozeném prostředí je třeba počítat i s kvalitou teritoria, dostupností zdrojů potravy apod.; pak se výhody kooperace s příbuznými mohou projevit (Hodge 2005). Na druhou stranu existuje názor, že ke kooperaci nemusí v přirozených podmínkách (za přítomnosti mnoha stresových faktorů) vůbec docházet. Samice raději upřednostní vlastní mláďata a vychovává je sama (Hayes 2000). Příkladem může být myšice křovinná (*Apodemus*

sylvaticus). U tohoto druhu se kooperativní výchova mláďat nevyskytuje, pokud přirozené podmínky dovolují solitérní rozmnožování. Přestože kooperující samice (příbuzné i nepříbuzné) mají větší reprodukční úspěch než solitérní, uchylují se matky často k solitérní výchově mláďat, pokud je dostatek vhodných hnízd. Je to způsobeno pravděpodobně vysokou mírou infanticidy ve skupině samic (Gerlach & Bartmann 2002). Samice také mohou díky kooperaci odchovat vyšší počet vrhů. Při laboratorních experimentech samice osmáků degu společně zahnízdily před porodem a odchovaly větší počet mláďat než solitérní jedinci (Epensperger et al. 2007).

Na druhou stranu společné hnízdění má i celou řadu nevýhod; např. zvýšené riziko přenosu parazitů, vyšší sociální stres, vyšší úmrtnost a později nižší reprodukční úspěch matky či vysoké energetické nároky, které vyžaduje kojení většího počtu mláďat. Dochází též k vyšší kompetici o zdroje mezi samicemi (Sayler & Salmon 1969; Riedeman 1982; Clutton-Brock 2002; Roulin 2002; Hayes & Salomon 2004; Epensperger et al. 2007).

Reprodukční důsledky kooperativního hnízdění mohou být samozřejmě vnitrodruhově variabilní. Kooperace může dočasně snížit zdatnost jedince. Například tukotuko (*Ctenomys sociabilis*) může dispergovat a žít jednu rozmnožovací sezónu solitérně, či zůstat v hnízdě a vychovávat mláďata s příbuznými členy skupiny (kvůli vysokému riziku disperze). Solitéři odstaví více mláďat, než kooperující jedinci v první sezóně, později se však jejich reprodukční úspěch vyrovná (Lacey 2004).

Do alloparentální péče se může zapojovat i samec, který je dokonce u některých hlodavců (bodlinatka nilská *Acomys cahirinus*, křeček kalifornský *Peromyscus californicus*) schopen interagovat s cizími mláďaty, aniž by došlo k infanticidě (Makin & Porter 1984).

Kooperace může být pro samice oboustranně výhodná. Z řady studií je však evidentní, že matky nemusejí pečovat o mladá zvířata stejnou měrou (König 1993; Clutton-Brock 2002; Cant 2003). Příčinou je zřejmě rozdílná kondice; velcí a starší jedinci mohou nabídnout kvalitnější pomoc. Určitou roli zde hraje i agresivita, kdy větší matky mohou být vůči pomocníkům agresivní, a tím je mohou donutit k péči o jejich mláďata (Cant 2003).

Vliv na tuto asymetrii může mít také sociální postavení. Např. u surikat (*Suricata suricatta*) přispívají do kooperace více podřízení jedinci než dominantní, kteří se do péče ve vyšší míře zapojují pouze při nedostatku pomocníků (Clutton-Brock et al. 2004).

1.4 Projevy tetičkovského chování

Vzájemná pomoc samic může nabývat různé povahy, jako je např. kojení mlád'at a jejich nošení, čištění, zahřívání či obrana před predátory (König 1997). Jednotlivé činnosti jsou různě energeticky náročné. Samice si proto vypomáhají podle stupně náročnosti těchto činností (Eberle & Kappeler 2006) či podle individuálních vlastností každého kooperujícího jedince (König 1993; Clutton-Brock 2002; Cant 2003). Pro demonstraci kooperativní péče o mlád'ata jsem zvolila kojení a nošení mlád'at. Tyto typy kooperativní péče jsou totiž nejnákladnější (König 1997; Eberle & Kappeler 2006). Může být tedy zajímavé vyčlenit faktory, které ovlivňují zapojení tetiček do těchto aktivit.

1.4.1 Kojení

Základním projevem mateřského chování savců je kojení mlád'at. Náročnost této činnosti si můžeme demonstrovat na laktaci laboratorní myši domácí. Solitérní samice musí vyprodukovat až 100 ml mléka, aby odchovala jeden vrh (König 1997). Výdaje spojené s kojením může kooperace s jinými samicemi snížit; navíc kooperující jedinci často odchovávají více mlád'at než solitéři (Sayler & Salmon 1971; König 1994). Přítomnost tetiček u bílých laboratorních myší (*Mus musculus f. domesticus var. alba*) a jejich výpomoc při kojení zvyšuje rychlost růstu a hmotnost mlád'at, ačkoliv matky do nich investují stejně nebo méně, než kdyby je vychovávaly samy (Sayler & Salmon 1969). Matka však často nabízí mnohem kvalitnější péči, než kooperující samice. Bylo pozorováno, že tetičky u laboratorní myši domácí vypomáhají při kojení cizích mlád'at hlavně v době po porodu. Potom má matka sklon krmit mlád'ata solitérně, jelikož její mléko má vyšší kvalitu než po porodu (Sayler & Salmon 1969).

Společné krmení mlád'at je typické zejména pro ptačí druhy, zatímco u savců je poměrně limitováno. U savců kooperující samice nemůže ihned zareagovat na poporodní hormonální změny u své hnízdící partnerky a okamžitě začít pomáhat s kojením jejich mlád'at. Laktace navíc vyžaduje značný přísun potravy, jejíž vyhledávání je spojeno s vyšším rizikem predace (König 1997). Kooperace při kojení je proto nákladnější, zejména pokud se jedna samice nachází v rozdílné fázi laktace než druhá. Pravděpodobně tedy bude výhodné, aby měly samice synchronizovanou březost. Díky ní se budou mlád'ata rodit přibližně ve stejné době. Navíc samice, jejichž mlád'ata jsou stejného věku, mají podobné složení mléka (Sayler & Salmon 1971). V neposlední řadě jsou-li mlád'ata různě stará, mohou mezi sebou

kompetovat o mléko. V této kompetici uspějí spíše starší mláďata. Z tohoto hlediska by pro matku mladších mláďat nebyla kooperace příliš výhodná (Hayes 2000).

Jak již bylo uvedeno výše, adaptivním chováním je péče o mláďata blízké příbuzných samic. Jedním z pozitivních důsledků kooperativního kojení je vyšší hmotnostní přírůstek mláďat. Nepříbuzné samice laboratorní myši domácí vychovávají svá mláďata samostatně, zatímco sestry společně (Rusu & Krackow 2004). V řadě studií na myši domácí se však hmotnost mláďat při odstavu mezi mláďaty odchovávanými příbuznými nebo nepříbuznými samicemi nelišila (König 1993; Manning et al. 1995). Mláďata příbuzných samic do odstavu však měla vyšší úspěšnost přežití a vyšší velikost vrhů; to bylo vysvětleno vyrovnaným obsahem výživných látek v mléce příbuzných samic (König 1993). Jiné výsledky byly zjištěny u hraboše prériového v laboratorních podmínkách, kde mláďata samic-sester měla výrazně vyšší hmotnost, než mláďata nepříbuzných samic (Hayes & Solomon 2004). Také jedna ze studií u laboratorní myši domácí potvrdila vyšší hmotnosti mláďat kojených sestrami (Gager & Johnstone 2005).

Na hmotnostní přírůstek však mohou mít vliv i jiné faktory; např. sociální termoregulace (Sayler & Salmon 1969). Se sociální termoregulací také úzce souvisí socializace mláďat; sociální termoregulace, společné kojení i vzájemná péče o srst jsou prostředky k interakcím mezi členy skupiny. Tetičkovská péče může mít tedy vliv mimo jiné i na psychiku mláďat – čím větší počet stimulů přichází od ostatních jedinců ve skupině, tím více je mládě socializované (Sayler & Salmon 1971).

Vysoký počet sociálních stimulů mezi členy skupiny má pozitivní vliv i na kojící samice. Sayler & Salmon (1971) uvádí, že samice laboratorní myši domácí, které kojily velký vrh, kde byla i cizí mláďata, měly vyvinutější mléčnou žlázu, než solitérní samice. Je to logické, protože pokud samice porodí početný vrh, musí kojit více mláďat. Samice s větším vrhem je tedy schopna kojit i cizí mláďata, a to zejména v případě, pokud o svá přišla (Gager & Johnstone 2005).

I přes fungující altruismus při kooperativní péči o mláďata samice u většiny savců (např. laboratorní myš domácí, hraboš prériový) pečují přednostně o mláďata vlastní (König 1997; Jesseau 2007). Preference pro vlastní mládě se pochopitelně vyskytuje především u druhů s dobře rozvinutou schopností rozpoznávání. Schopnost diskriminovat mláďata se pozná podle toho, že vlastní mláďata mají prokazatelně vyšší hmotnost, i když samice kojí i cizí (Gager & Johnstone 2005).

Kooperativní kojení však nemusí být vůbec altruistické povahy. Samice se může chtít zbavit přebytečného mléka. Například samice rypoušů sloních (*Mirounga leonina*) musí po

rozmnožovací sezóně redukovat tukové zásoby, jinak si nejsou schopny obstarat potravu (Roulin 2002). Nejsnazší způsob, jak se zbavit přebytečného mléka je právě kojení cizích mláďat. Takové chování je charakteristické i pro matky, které přišly o mládě (Avital et al. 1998). U některých druhů savců dochází v přítomnosti kojící samice ke spontánní produkci mateřského mléka u nulliparních samic. Například mangusta jižní (*Helogale parvula*) je schopná kojit mláďata dominantní samice, přestože se sama ještě nerozmnožuje (König 1997).

1.4.2 Nošení

Další možnou aktivitou, kde se může projevat příbuzenský altruismus, je nošení mláďat. Matky mláďata nosí např., když se vzdálí od hnízda nebo je mohou přenášet i na delší vzdálenosti; např. při budování nového hnízda nebo při přesunu do nového teritoria (Gilchrist 2004).

U některých druhů savců tetičky sice cizí mláďata kojí, ale nenosí je. Například maki trpasličí (*Microcebus murinus*) kojí a čistí i cizí mláďata, nosí však pouze svá. Ke kooperaci při kojení dochází zřejmě kvůli minimalizaci úmrtnosti mláďat, která je u tohoto druhu poměrně vysoká (Eberle & Kappeler 2006). Preferenční nošení vlastních mláďat může mít dva důvody. V jistých ohledech může být nošení mláďat tohoto druhu nákladnější než kojení, ve smyslu zvýšeného rizika predace kvůli omezení pohyblivosti. Nosit těžké mládě (zejména, pokud je starší) je energeticky vysoce náročné. Pohyb mimo doupě je nebezpečný i pro samotná mláďata (Gilchrist 2004). Matka se při nošení raději spoléhá sama na sebe a není ochotna své mládě „půjčit“ jiné samici. Podobnou situaci ale můžeme nalézt i u značně odlišného druhu savce. Létavec stěhovavý (*Miniopterus schreibersii*) začne po porodu kojit první mládě, které spatří, to však nemusí být jeho. K nošení mláďat již nedochází, a pokud mládě spadne na zem, je ponecháno vlastnímu osudu. Naopak netopýr třásnitý (*Myotis thysanodes*) kojí a taktéž nosí i cizí mláďata (Riedman 1982).

U několika druhů hlodavců tetičky pomáhají nejen s kojením, ale i s nošením mláďat. Například samice osmáka degu odnášejí do hnízda mláďata vlastní i cizí (příbuzná i nepříbuzná) a latence tohoto chování se neliší. Důvodem může být nedostatečná schopnost rozlišování mláďat (Epensperger et al. 2006). Je ovšem známo, že společná hnízda osmáků se skládají z několika chodeb, které umožňují separaci mláďat a jejich lepší rozeznání. Jesseau et al. (2008) experimentálně dokázali, že osmáci jsou schopni rozpoznávání, pouze jej při nošení mláďat a jejich kojení nevyužívají. V jejich experimentu byly samice s mláďaty v době

porodu odděleny přepážkou (simulace přirozených podmínek) a bylo zjištěno, že samice do jisté míry rozeznávají vlastní mláďata i mláďata cizích samic, která se lišila příbuzností a známostí.

Samice laboratorní myši domácí také nosí cizí mláďata, a to obzvláště ty samice, které žily ve společném hnízdě. Solitérní samice nosí cizí mláďata minimálně (Sayler & Salmon 1971). Pokud mají myši domácí podobně jako osmáci k dispozici více hnízd, samice si mláďata oddělí od ostatních. Při testu nošení pak preferenčně nosí vlastní mláďata (Gager & Johnstone 2005).

1.5 Bodlinatka nilská (*Acomys cahirinus*)

1.5.1 Biologie druhu

Pro výzkum kooperativní péče a rozpoznávání příbuzných je jedním z velmi vhodných druhů bodlinatka nilská (*Acomys cahirinus*) (Acomyinae, Muridae). Laboratorní chov těchto hlodavců je u většiny druhů poměrně nenáročný, protože bodlinatka nepodléhá stresovým faktorům tolik jako jiná laboratorní zvířata a i v zajetí se dobře rozmnožuje (Frynta et al. submitted).

Výskyt bodlinatky nilské je vázán na skalnaté stepi a polopouště jihozápadní Asie a severovýchodní Afriky. Bodlinatky jsou všežravci živící se rostlinou potravou (hlavně semeny a trávou), příležitostně doplňovanou živočišnou složkou (Nowak 1999).

Tito hlodavci jsou vysoce sociální. Skupina se skládá většinou z pěti až osmi samic a dvou až pěti samců. Rozmnožování je kontinuální, samice mají postpartum estrus (schopnost zabřeznout ihned po porodu) (Peitz 1981). Březost je poměrně dlouhá (38-39 dní), což zajišťuje, že důležité etapy vývinu mláďete proběhnou v prenatalním období. Mláďata jsou prekociální – rodí se osrstěná, s vysokými motorickými a senzorickými schopnostmi, díky nimž mohou následovat matku ihned po porodu (Nowak 1999). Průměrně mají ve vrhu tři mláďata, maximálně jich je šest (D'Udine et al. 1980; Frynta et al. submitted). Samice věnuje více než 40% své péče o mláďata jejich kojení, což ukazuje i na vysoké postnatalní investice. Růst mláďat před odstavem je tedy velmi rychlý (D'Udine et al. 1980). Samice nestaví hnízda, i když mají k dispozici vhodný materiál a využívají spíše přirozených úkrytů. (D'Udine et al. 1980). Mláďata jsou nejčastěji odstavována ve věku 14-20 dní, kdy prudce klesá míra kojení. Pohlavně dospívají ve dvou měsících věku (Peitz 1981).

Dosavadní laboratorní výzkum sociálního života bodlinatek byl zaměřený hlavně na

rozpoznávání příbuzných (např. Porter & Doane 1979; Porter et. al 1980; Porter 1986; Porter et al. 1989; Skolnick et. al 1992). Pouze v malé míře byla věnována pozornost samotnému tetičkovskému chování a faktorům, které jej mohou ovlivňovat.

Cílem mé bakalářské práce byla, kromě literární rešerše na téma tetičkovské chování savců se zaměřením na bodlinatku nilskou, také analýza tetičkovského chování u bodlinatky sinajské (*Acomys dimidiatus*), která je blízcě příbuzná právě hojně studované bodlinatce nilské (Volobouev et al. 2007). Dokonce bývá často považován za její poddruh (Bates 1994) a ve starších pracích mohou být oba druhy zaměněny. Biologie těchto zvířat je velmi podobná (Volobouev et al. 2007), proto jsem zobecňovala dosavadní výsledky tetičkovského chování bodlinatky nilské i na svůj studovaný druh.

1.5.2 Kooperace u bodlinek nilských: Známí nebo příbuzní?

Schopnost rozpoznávání příbuzných (mechanismy rozpoznávání příbuzných viz Tab. 4 v Příloze) je u bodlinek částečně získaná zkušeností, nicméně určitou roli hrají i vrozené dispozice (Porter & Doane 1979; Porter & Wyrick 1979; Porter et al. 1980; 1984; Porter 1986). Při rozeznávání kooperujících partnerů se uplatňují fenotypové asociace i fenotypové vtiskávání (Porter 1986). Pomocí tzv. „cross-fostering“ experimentů bylo zkoumáno, zda k rozpoznávání mezi jedinci dochází na základě příbuznosti nebo známosti. Metoda spočívá v záměně mláďat mezi vrhy, takže se mláďata liší ve vzájemné příbuznosti i známosti. Testovaná mláďata se vždy párovala se známými jedinci. Mláďata si tedy vybírají partnery ke kooperaci na základě známosti a při rozpoznávání se uplatňuje fenotypová asociace (Porter et al. 1980; Porter 1986).

Schopnost rozpoznávání příbuzných na základě fenotypové asociace není ovšem udržována neustále. Mláďata bodlinatky nilské, u nichž byl proveden „cross-fostering“, byla po odstavu na osm dní izolována od adoptivních sourozenců, které potom již nerozpoznávala. Tato mláďata se poté párovala prokazatelně více s vlastními sourozenci, přestože spolu neměla dříve kontakt. To svědčí i o využívání fenotypového vtiskávání, které se vyvíjí v pozdějším věku nejspíše kvůli nebezpečí inbrídingu (rozmnožování s příbuznými). Matky jej také mohou používat k rozeznávání vlastních mláďat a preferenčnímu kojení. U mláďate v průběhu ontogeneze dochází nejspíše k vývoji individuálního pachu, který byl původně překryt pachem hnízda (Porter 1986; Mateo 2006). Na to ukazuje zejména využití fenotypových asociací pro rozpoznávání příbuzných těsně po narození (Porter 1987). Pozdější rozvoj fenotypového vtiskávání pravděpodobně umožňuje samicím i rozpoznávání

případných partnerů pro pozdější kooperaci (Waldman 1987). K výběru sociálního partnera u dospělých jedinců dochází nejspíše na základě příbuznosti i známosti (Porter et al. 1980; Porter 1986). Zajímavou paralelu můžeme vidět u hraboše polního (*Microtus arvalis orcadensis*). Pokud jsou samice tohoto druhu v dospělosti odděleny od svých sester, dávají před sestrami přednost novým partnerkám, se kterými jsou umístěny po delší dobu v hnízdě. Známost získaná během dospělosti má zřejmě stejný efekt na preference jako příbuznost (Lambin & Mathers 1997). Podrobnější studie výběru partnera pro kooperaci může u bodlinatky nilské ukázat podobné výsledky.

1.5.3 Projevy tetičkovského chování u bodlinatky nilské

U rodu *Acomys* bylo pozorováno ve velké míře tetičkovské chování, které zahrnuje jednak kojení cizích mláďat, ale i jejich nošení a společnou termoregulaci (Porter et al. 1980; Porter 1986; Porter & Doane 1978).

1.5.3.1 Sociální termoregulace

Dobře prozkoumanou oblastí mateřského chování bodlinatky nilské je sociální termoregulace a zahřívání mláďat, která ještě nejsou schopna udržovat stabilní teplotu těla. Na sociální termoregulaci se podílejí všichni členové skupiny. Zdá se, že tato činnost není pro zvířata příliš nákladná. Mláďata mladší 14 dnů nevykazují při společné termoregulaci žádné preference pro příbuzné a známé partnery (Porter 1986). Je to pravděpodobně proto, že v mladším věku není mládě schopno udržovat tělesnou teplotu a sedává tak s jakýmkoliv jedincem. Po 14. dnu věku, kdy je teplota těla již stabilní, si mláďata sedají s partnery na základě vzájemné známosti (Porter et al. 1982). Po odstavu se ovšem začínají párovat spíše nepříbuzná zvířata opačného pohlaví (Porter 1987).

Pro dostatečný vývin sociálních schopností mláďat je důležité vyrůstat v hnízdě s dalšími jedinci. Pokud mládě vyrůstá osamoceně, nemá při preferenčním testu tendenci k jakémukoliv sociální termoregulaci s jinými mláďaty. Naproti tomu mládě, které vyrůstalo s několika sourozenci, je ochotno sedat i s neznámým jedincem (Porter et al. 1982).

Samice zahřívají nejčastěji známá mláďata, a to i nepříbuzná. Samci nevykazují preference pro známá či příbuzná mláďata, spíše naopak. Samec (za nepřítomnosti samic) tráví více času v blízkosti neznámého nepříbuzného mláděte (než mláděte známého příbuzného) a také jej zahřívá. Zřejmě u něj hraje roli vliv nového stimulu, kterým je cizí

mládě (Makin & Porter 1984).

1.5.3.2 Kojení

Index kojení u bodlinaté myši (případy kojení mlád'at vlastních/kojení všech mlád'at v hnízdě) je v průměru poměrně nízký (0,52), což vypovídá o akceptování cizích mlád'at. Tato schopnost je však u samic vysoce individuální. Některé akceptují všechna mlád'ata v hnízdě, některé jen vlastní. Navíc samice v časně fázi laktace více tolerují cizí mlád'ata, zatímco samice v pozdější fázi laktace jsou vůči nim méně tolerantní (Porter & Doane 1978).

Kojení mlád'at (vlastních i cizích) je ovlivněno zejména věkovým rozdílem mezi vrhy. Pokud jsou všechna mlád'ata v hnízdě přibližně stejně stará, matky se o ně starají bez ohledu na příbuznost. Ovšem pokud je rozdíl ve věku vlastních a cizích velký, krmí matky jen vlastní mlád'ata (Porter 1986; 1988). Příčinou mohou být podle mého názoru buď rozdílné nároky mlád'at na energetické složení mléka, nebo větší riziko pro samice. Starší mlád'ata mohou být totiž agresivnější při kompetici o mléko a ohrozit kojící samici případným pokousáním. Samice jsou tedy schopny mezi mlád'aty různého věku rozlišovat. K preferenčnímu kojení vlastních mlád'at dochází hlavně u starších zkušených samic, které mají dostatečně vyvinutou schopnost rozeznávání (Hayes 2000).

Na úroveň kooperace při kojení může mít vliv i vztah dominance a submisivity. U bodlinatky nilské jsou dospělé samice mezi sebou velmi agresivní a dominují nad samci během odchovu mlád'at (Porter & Doan 1978). Dominantní samice vykazují častou monopolizaci všech vrhů a kojí vlastní i cizí mlád'ata s vyšší frekvencí než submisivní samice. Submisivní jedinci se zřejmě chtějí vyhnout agresivitě dominantních, tak jim postupují svá mlád'ata. Pokud mezi samicemi vztah dominance a submisivity není, kojí obě samice vrhy v hnízdě se stejnou frekvencí a kojení vlastního vůči cizímu vrhu je stejně frekventované pro obě samice (Porter & Doan 1978). Podrobnější studie dominance a asymetrické reprodukce u bodlinatky nilské ovšem chybí.

Ochota tetiček kojít i cizí mlád'ata může být ovlivněna také jejich kondicí. Samice s vyšší hmotností jsou schopny odchovat větší vrhy a mohou proto spíše akceptovat cizí mlád'ata (König 1994). Větší a těžší jedinci jsou navíc často dominantními zvířaty monopolizující všechny vrhy v hnízdě (Porter & Doan 1978). Kojení může být také ovlivněno kondicí samotných mlád'at. Mezi mlád'aty bodlinatky nilské existuje vysoká hmotnostní variabilita. Starší či větší mlád'ata mohou lépe využívat zdroje, které jim poskytuje samice. Mlád'ata s nižší vahou také méně reagují na mateřské chování samice a nestimulují ji tím ke

kojení. Samice tedy mohou nabízet své zdroje rovnoměrně mezi všechna mláďata v hnízdě, záleží ale na samotných mláďatech a jejich kondici, jestli budou schopna zdroje využívat. Zdá se ovšem, že vliv na frekvenci kojení vlastních vůči cizím mláďatům má u tohoto druhu spíše kondice samic. I mládě s nízkou poporodní váhou je schopno dohnat deficit, pokud je odchováno samicí s lepší kondicí, než je kondice vlastní matky. Tato samice je ochotna mládě s nízkou váhou přijmout a kojit se stejnou frekvencí jako svá mláďata (Porter et al. 1986).

Kojení několika samicemi má vliv i na vývoj vzájemného rozpoznávání mláďat a pravděpodobně i na vývoj pozdějšího tetičkovského chování. Matky přenáší na mláďata během kojení pachové značky, které slouží k vzájemnému rozpoznávání mláďat na základě fenotypových asociací. Mláďata kojená oběma samicemi v hnízdě se budou párovat spíše, než mláďata kojená pouze vlastními matkami. Vzájemné párování mláďat může vyústit v jejich společnou kooperaci v dospělosti (Porter et al. 1980; Porter 1986).

1.5.3.3 Nošení

Minimálně zkoumanou oblastí mateřského chování u bodlinetek je nošení mláďat, které nastává při vzdálení mláďat od hnízda, nebo pokud se matka s mláďaty cítí ohrožena.

Samice bodlinatky nilské při testu nošení, při kterém byla využita přepážka, nosí vlastní i cizí mláďata. Po ustanovení skupin samic v rozdílné fázi laktace, dojde ke zvýšenému nošení mláďat (i cizích) pouze u samic těsně po porodu (do 2-4 dny). Samice 28-30 dní po porodu nosí mláďata již s nižší frekvencí, ale více než nekojící samice ve stejném poporodním věku (mláďata jí byla odebrána). Dá se očekávat, že s věkem tendence k nošení cizích mláďat bude klesat. Starší jedinci jsou zřejmě příliš těžcí a pro samice se takové altruistické chování stává značně nákladným. Nuliparní samice bodlinetek nenosí mláďata vůbec (Porter & Doan 1978).

Samice nosí mláďata zejména na základě vzájemné známosti. Nošení nastává i v případě, pokud se pach neseného cizího mláděte podobá známému pachu vlastních mláďat dané samice. Mláďata nízkého věku nemají ještě vyvinut individuální pach, který je zatím maskován pachovými značkami matky. Je známo, že individuální pach u dospělých jedinců bodlinetek může být ovlivněn složením potravy. Samice je proto ochotna nosit jeden den stará neznámá mláďata, která se narodila matce na stejné dietě (Porter 1988).

2. Materiál a metodika

2.1 Testovaná zvířata

Pro experimenty bylo založeno 85 rodinných skupin bodlinatky sinajské. Zvířata byla chována ve standardních nádobách na chov laboratorních hlodavců T2 VELAZ v chovech Přírodovědecké fakulty za světelného režimu 14L/10D a teploty 20-23°C. Podestýlkou byly hobliny. Hliněný květináč sloužil jako úkryt. Zvířata byla krmena granulemi ST1, napájena *ad libitum* a přikrmována suchým pečivem. Každá rodina se skládala ze dvou dospělých nuliparních samic (samice A a B) a nepříbuzného samce. Rodinné skupiny byly podle známosti a příbuznosti rozděleny do čtyř kategorií:

Příbuzné známé (PZ) – sestry, které spolu vyrůstaly od narození

Příbuzné neznámé (PN) – sestry, které spolu nevyrostaly (do cca 24 hodin po narození mlád'at byl proveden „cross fostering“; jedno z novorozených mlád'at – samic – přemístěno do vrhu v jiné skupině a do dospělosti (věk cca 60 dní) vychováváno náhradními rodiči; tato samice se poté se svou biologickou sestrou stala zakladatelkou nové skupiny)

Nepříbuzné známé (NZ) – nepříbuzné, které vyrůstaly od narození spolu

Nepříbuzné neznámé (NN) – nepříbuzné, které spolu nevyrostaly

2.2 Pozorování a experimenty

Každý den probíhala kontrola, zda se ve skupinách narodila mlád'ata, sloužící k identifikaci jejich matek. Pokud byly obě samice ve srovnatelném stádiu březosti, probíhaly kontroly několikrát denně. Mlád'ata byla po narození individuálně značena stříhem v uchu. Dospělí jedinci byli označeni zastřížením srsti na hřbetu v různých kombinacích. Samice se vážily jednou týdně.

2.2.1 Experiment I: Kojení

Denně byla prováděna jednoduchá kontrola kojících samic. Samice z každé skupiny byly nadzvednuty za kořen ocasu, aby mohlo být přesně zaznamenáno, která mláďata kojila. Nadzvednutím samice bylo jednoznačně odlišeno zahřívání mláďat od kojení. Pro každý případ kojení byly zaznamenány parametry, které byly použity v analýze:

Vztah mezi samicemi-příslušnost samic k jednotlivým skupinám lišícím se příbuzností a známostí (PZ, PN, NZ, NN)

Zkušenost samice-vyjádřena jako počet vrhů, které samice měla za svůj život

Hmotnost samice-váha kojící samice v gramech; samice byly váženy jednou týdně

Věkový rozdíl mezi vrhy-ve dnech; pro vrhy narozené ve stejném dnu bylo užito označení 0

Velikost vrhu-velikost vrhu, ze kterého pocházela kojena mláďata

Počet mláďat-počet mláďat kojících samicí

Věk mláďat-den narození byl zaznamenán jako den nula

Pohlaví mláďat-přepočítáno na poměr pohlaví (počet kojících samců/počet kojících mláďat)

Rodina-příslušnost konkrétní kojící samice k určité rodině

Příbuzenský vztah mláďat a samice -zda kojena mláďata byla vlastní či cizí

2.2.2 Experiment II: Nošení mláďat

U rodin s mláďaty do 14. dnu věku (přibližný věk odstavu spojený s vysokou pohyblivostí mláďatek a neochotou samic k jejich přenášení) byl proveden experiment s nošením. Mláďata byla odebrána z hnízda a umístěna na opačný konec boxu. Bylo sledováno, za jak dlouho a která ze samic odnese mláďě do hnízda (tzv. *Latence*). Čas byl zaznamenáván v minutách. Po odnesení, či po uplynutí pěti minut byl pokus ukončen. Vzdálenost, na kterou samice mláďě nosila, byla 30 cm. V druhé fázi byla při nošení použita 6 cm vysoká přepážka nepřekonatelná pro mláďata. Samice mohly přepážku s jistými obtížemi překonat. Mláďata byla umístěna na druhou stranu přepážky. Pokus byl rovněž ukončen po odnesení prvního mláďěte zpět do hnízda či po uplynutí pěti minut. Mimo faktorů *Počet mláďat* byly zaznamenány stejné údaje o nošených mláďatech i nosících samicích jako u kojení, které byly v analýze použity jako vysvětlující faktory. Byl také zaznamenán faktor *Přepážka* – zda byla užita v pokusu či ne.

2.3 Statistické zpracování

K testování vlivu jednotlivých faktorů na tetičkovské chování bylo využito programu R (R - project, 2006) a metody zobecněného lineárního modelu se smíšenými efekty (GLMM). *Příbuzenský vztah mláděte a samice* byl použit jako vysvětlovaná proměnná s binomickým rozdělením. Kvůli možnému riziku vzniku pseudoreplikací vyplývajících z opakovaných pozorování byl faktor *Rodina* zahrnut jako proměnná s náhodným efektem. Podobná analýza byla použita i pro porovnání četností péče o vlastní mláďata vůči všem v závislosti na činnosti mateřské péče (kojení, nošení). Pro zhodnocení času *Latence* bylo tohoto faktoru užito jako závislé proměnné za pomoci lineárního modelu se smíšenými efekty (LMM) (Šmilauer 2007).

Grafy byly tvořeny v programu Statistika 8.0 (StatSoft Inc. 1998 – 2010). V programu statistika byl též spočten průměrný index kojení, tj. případy kojení vlastních mláďat vůči případům kojení cizích.

3. Výsledky

3.1 Experiment I: Kojení

Bylo provedeno 1682 kontrol kojení. Celkem bylo pozorováno 447 případů kojení. Z toho bylo 311 případů, kdy samice kojila vlastní mláďe a 136 případů, kdy došlo ke kojení cizího mláďete.

Model, ve kterém se vyskytovaly všechny proměnné, ukázal průkazný vliv dvou faktorů na kojení vlastních mláďat vůči všem mláďatům. Těmito faktory byla *Zkušenost* kojící samice a *Věkový rozdíl mezi vrhy* (Tab. 1). Konečný model (GLMM, $df = 1$; *Zkušenost* $F = 19,79$; $p < 0,0001$; respektive *Věkový rozdíl mezi vrhy* $F = 9,89$, $p = 0,002$) s těmito faktory ukazuje, jakým způsobem dané proměnné ovlivňují kojení vlastních mláďat oproti všem mláďatům. Pokud je samice méně zkušená, kojí více cizí mláďata než samice zkušená; tedy se stoupající zkušeností preferuje samice vlastní mláďata (Obr. 1 v Příloze). Matky kojí cizí mláďata zejména v případě, kdy je mezi vrhy malý věkový rozdíl (Obr. 2 v Příloze). Průměrný index kojení byl $0,72 \pm 0,25$.

Tab. 1. Vliv jednotlivých faktorů na kojení vlastních mlád'at vůči všem mlád'atům (GLMM; $p < 0,05$)

Faktor	F	P	df
<i>Vztah mezi samicemi</i>	1,26	0,29	3
<i>Zkušenost samice</i>	12,72	0,0004	1
<i>Hmotnost samice</i>	3,09	0,08	1
<i>Věkový rozdíl mezi vrhy</i>	8,99	0,003	1
<i>Velikost vrhu</i>	0,49	0,49	1
<i>Počet mlád'at</i>	0,18	0,67	1
<i>Věk mlád'at</i>	1,82	0,18	1
<i>Pohlaví mlád'at</i>	2,04	0,15	1

3.2 Experiment II: Nošení mlád'at

Bylo provedeno 907 experimentů s nošením mlád'at. Celkem bylo pozorováno 626 případů nošení mlád'at. Z toho bylo 514 případů, kdy samice nosila vlastní a 112 případů, kdy mládě cizí.

V počátečním modelu, který zahrnoval všechny proměnné, měla průkazný vliv jediná proměnná, a to *Věkový rozdíl mezi vrhy* (Tab. 2). Konečný model (GLMM $df = 1$; *Věkový rozdíl mezi vrhy* $F = 14,30$; $p < 0,0001$) prozradil, jakým způsobem daný faktor ovlivňuje nošení vlastních mlád'at oproti všem mlád'atům. Samice nosí cizí mlád'ata zejména v případě, kdy je mezi vrhy malý věkový rozdíl; tzn. mlád'ata obou vrhů jsou přibližně stejně stará (Obr. 3 v Příloze). *Latence* nošení se nelišila mezi vlastními a cizími mlád'aty (LMM, $df = 1$; $F=3,45$; $p=0,0637$).

Tab. 2. Vliv jednotlivých faktorů na nošení vlastních mlád'at vůči všem mlád'atům (GLMM; $p < 0,05$)

Faktor	F	p	df
<i>Vztah mezi samicemi</i>	0,53	0,66	3
<i>Zkušenost samice</i>	0,24	0,63	1
<i>Hmotnost samice</i>	1,54	0,24	1
<i>Věkový rozdíl mezi vrhy</i>	15,30	0,0001	1
<i>Velikost vrhu</i>	0,87	0,35	1
<i>Věk mláděte</i>	0,009	0,92	1
<i>Pohlaví mláděte</i>	0,56	0,45	1
<i>Přepážka</i>	0,00045	0,98	1

3.3 Porovnání kojení a nošení mlád'at

Počty případů kojení vlastních mlád'at vůči všem se signifikantně lišily od nošení (GLMM, $df = 1$; $F = 17,69$; $p < 0,0001$). Při nošení upřednostňovaly samice spíše vlastní mlád'ata, kdežto při kojení byl poměr kojených vlastních mlád'at vůči všem mnohem nižší než u nošení (Obr. 4 v Příloze).

4. Diskuze

Tetičkovská péče o mláďata je komplexním problémem, na který může mít vliv celá řada faktorů (viz kapitola 1.4.3 v Úvodu). Působení těchto faktorů je stále nevyřešenou a často debatovanou otázkou (např. Sayler & Salmon 1971; König 1997; Heth et al. 1998; Gager & Johnstone 2005). Zdá se, že pro různé druhy savců existují jiná kritéria, která určují, zda se jedinec do kooperativní péče zapojí či ne (Lacey 2004). Výrazné rozdíly také existují mezi studii v laboratorních a přirozených podmínkách. Aplikovatelnost výsledků dosažených v laboratorních podmínkách na podmínky přirozené je často diskutabilní a může se lišit od reálné situace (Hayes 2000; Hodge 2005).

Kooperativní péče o mláďata by podle teorie zvyšování inkluzivní zdatnosti měla být výsledkem příbuzenských vztahů mezi zvířaty (např. Mateo 2003; Fletcher & Zwick 2006). Významnou roli hraje také to, zda se jedinci mezi sebou znají. To by mělo být jedním ze základních předpokladů pro poskytování recipročního altruismu (Rusu et al. 2004; Rutte & Taborsky 2008). Hlavním cílem této studie bylo zjistit, zda budou samice kojit a nosit i cizí mláďata a zda má na tyto typy péče vliv příbuznost a známost samic. Podle dosavadních výsledků tyto faktory zásadně ovlivňují chování při kooperaci u bodlinatky nilské (Porter et al. 1980; Porter 1986). U bodlinatky sinajské se tento vliv potvrdit nepodařilo. Možným důvodem může být, že matky mláďata nerozpoznávaly, což se stává v případech, kdy byly vrhy přibližně stejně staré (Porter 1986). Pro výzkum rozpoznávání mláďat samicemi u bodlinatek ovšem zatím nebyla užita tzv. habituačně-diskriminační technika. Ta spočívá v tom, že zvíře je vystavováno určitému pachu po několik zkušebních testů, kdy si na tento pach navyká. Poté je jedinec vystaven novému pachu. Pokud se doba, kterou zvíře věnuje jeho očichávání, liší od doby strávené v blízkosti původního pachu během konečných habituačních testů, je jasné, že zvíře je schopno mezi původním a novým pachem rozeznávat (Jesseau et al. 2008). Pokud k rozpoznávání mláďat u bodlinatek dochází, kojení cizích mláďat nejspíš nebude ovlivněno příbuzenským vztahem či známostí mezi samicemi, což jsou faktory, jejichž vliv se v laboratorních podmínkách nemusí projevit (např. Epensperger et al. 2007). Dalším důvodem může být to, že různé typy skupin byly založeny v jiný rok. Dvě skupiny zvířat (příbuzné známé, nepříbuzné neznámé) byly založeny na jaře v roce 2007, tedy předtím, než proběhly mé experimenty. V těchto skupinách probíhala ustálená reprodukce a mezi jedinci byly pravděpodobně vyjasněny hierarchické vztahy dominance. Skupiny příbuzných neznámých a nepříbuzných známých samic byly založeny o rok později, tedy

2008, a kontrola a experiment byly provedeny ihned po prvním namnožení skupin. Je možné, že jedinci v těchto rodinách zřejmě neměli vyjasněné sociální postavení, a že docházelo k vyšší monopolizaci cizích vrhů (a tedy k větší péči o cizí mláďata) jedinci usilujícími o dominantní pozici (Porter & Doane 1978). Vliv na výsledek experimentů mohly mít i jiné faktory, které se lišily mezi jednotlivými roky a které se zatím nepodařilo objasnit.

Odlišné založení skupin a načasování experimentů naopak umožnilo porovnávat samice dle zkušenosti, která se při kojení mláďat pravděpodobně uplatňuje. Nezkušené primiparní samice (prvorodičky) kojí cizí mláďata ve větší míře než multiparní samice. Zkušené samice zřejmě již dobře znají pach mláďat druhé samice a díky tomu jsou snáze schopny mláďata rozpoznávat (Hayes 2000; Maniscalco et al. 2006). Zkušené matky mohou také lépe ubránit mláďata před případnými monopolizačními snahami druhé samice (Cant 2003). Je ovšem možné, že pokud mají obě samice první vrh, nedochází ke krmení cizích mláďat omylem či z důvodu získání dominantního postavení. Naopak, samice si mohou pomáhat cíleně. Primiparní samice často produkují menší množství mléka a vzájemná pomoc je pro ně tedy výhodná (Maniscalco et al. 2006). Není vyloučeno, že podobný jev platí i pro bodlinatku sinajskou. Primiparní samice bodlinek mají méně početné vrhy, než samice multiparní (D'Udine et al. 1980), vzájemná péče by tedy neměla být pro samice příliš nákladná.

Podle naší analýzy, nemá hmotnost samice na kojení cizích mláďat vliv. Podle dosavadních výsledků, jsou větší a těžší jedinci u bodlinek nilských ve skupině často dominantní a mohou mít tendence k monopolizaci vrhů (Porter & Doan 1978). Námi testovaná zvířata byla krmena *ad libitum*, takže hmotnostní rozdíly mezi samicemi nebyly tolik výrazné. Nižší hmotnost samic nebyla překážkou pro kojení cizích mláďat. Vysoká hmotnost předpokládaná u samic kojících cizí mláďata (König 1994) nemusí svědčit pouze o dobré kondici, ale o případné březosti samice. Březí samice často šetří zdroje pro další vrh a nezapouje se do péče o cizí mláďata v takové míře, jako samice, která březí není (König 1993).

Kojení vlastních mláďat je ovlivněno zejména věkovým rozdílem mezi vrhy. Samice spíše kojily cizí mláďata, která byla zhruba stejně stará, jako jejich vlastní. Pro toto chování může být několikero vysvětlení. Samice nemusí být schopny rozeznat vlastní mláďata od cizích kvůli podobnému věku. Podle našich výsledků však i tehdy dochází k preferenčnímu kojení vlastních mláďat, přičemž preference pro vlastní mláďata není patrná pouze u vrhů narozených ve stejný den, což potvrzuje výsledky dřívější studie (Porter 1986). Rozpoznávání vlastních mláďat bude zřejmě do jisté míry omezené a neustálé zahánění mláďat je pro samici

vysoce náročné. Klesající trend kojení cizích mlád'at se stoupajícím věkovým rozdílem mezi vrhy může být způsoben také tím, že u starších mlád'at dochází k vývoji individuálního pachu a samice je tedy lépe rozeznají (Porter 1986; Mateo 2003). Bodlinatka sinajská bude nejspíš uplatňovat i rozpoznávání na základě rozdílného věku mlád'at, podobně jako laboratorní myš domácí (Manning et al. 1995). Dalším možným důvodem, proč samice kojí ve velké míře cizí mlád'ata přibližně stejného věku jako vlastní, může být cílená kooperace samic vzhledem k vysokému počtu mlád'at v hníždě (Epensperger et al. 2007). Samice, mezi jejichž vrhy je malý věkový rozdíl, navíc mají podobné energetické složení mléka (Epensperger et al. 2007). Třetím vysvětlením může být vliv vztahu dominantní a podřízené samice a monopolizace věkově podobných vrhů dominantní samicí (Porter & Doane 1978). V našich skupinách však nebyl vztah dominance jasný. Pro samici je výhodnější kojit mlád'ata ze zhruba stejně starých vrhů, při kompetici o mléko totiž uspějí spíše starší mlád'ata a ta by mohla zabránit kojení mladších mlád'at samice (Hayes 2000). Jedním z vysvětlení, proč samice kojí spíše vlastní mlád'ata, když je mezi nimi a cizími vyšší věkový rozdíl, je šetření zdrojů pro další vrh. Je patrné, že kojení cizích mlád'at ustává zejména v případech, kde je mezi vrhy věkový rozdíl 13-14 a více dnů (Obr 2. v Příloze). Podobný trend byl pozorován i u laboratorní myši domácí (Sayler & Salmon 1969). Když mlád'ata dosáhnou věku odstavu, samice je při pokusech o kojení sama odhání (Porter & Doane 1978).

Podle studie na laboratorní myši domácí, kde samice rodí altriciální mlád'ata s početnými vrhy (Sayler & Salmon 1971), jsme předpokládali, že ke kojení cizích mlád'at bude docházet u samic s početnějšími vrhy, kde je vysoce pravděpodobné, že se při kojení k samici „připlete“ i cizí mládě a ta není schopna ho v početném vrhu postřehnout a rychle odehnat. U bodlinatky sinajské, která rodí mlád'ata prekociální, jsme takový trend nezaznamenali. Pravděpodobně proto, že průměrný počet mlád'at odchovaných samicí je relativně nízký (Porter & Doane 1978) a samice je mezi malým počtem mlád'at schopna případného „cizince“ rozeznat.

Námi studované bodlinatky měly poměrně vysoký index kojení (0,72), což odporuje Porterovým závěrům o stejné frekvenci kojení vlastních a cizích mlád'at (index kojení 0,52) u bodlinatky nilské (Porter & Doane 1978). Je možné, že bodlinatka sinajská nemá takovou tendenci akceptovat cizí mlád'ata nebo u ní není monopolizace vrhů tolik frekventovaná. V předchozí studii byl ovšem k dispozici vzorek pouhých třinácti samic, i když s větším počtem pozorování. V práci Portera & Doane (1987) byly samice ve skupinách nepříbuzné a neznaly se; podle Epenspergera et al. (2002) k sobě nepříbuzné neznámé samice bývají agresivní a často se snaží jedna ze samic „přivlastnit“ oba vrhy; což by mohlo vysvětlovat

zvýšenou tendenci monopolizace vrhů bodlinatky nilské.

Pro nošení cizích mlád'at bylo zaznamenáno méně případů než pro jejich kojení; samice preferovaly spíše vlastní mlád'ata (Obr. 4 v Příloze). Tato činnost může být pro daný druh náročnější zejména proto, že se samice i mlád'ata pohybem mimo hnízdo vystavují nebezpečí predace (Gilchrist 2004).

Na nošení mlád'at má vliv pouze věkový rozdíl mezi vrhy. Samice mají slabší tendenci nosit cizí mlád'ata, pokud je mezi nimi a jejich mlád'aty vyšší věkový rozdíl. Tyto výsledky zřejmě opět souvisí s tím, že samice jsou spíše schopny rozlišit mlád'ata, která pocházejí z věkově rozdílnějších vrhů. Dalším důvodem může být zvyšující se hmotnost mlád'at. Pro samici je pochopitelně náročnější nosit těžká mlád'ata, což bylo pozorováno i u makiho trpasličího (Eberle & Kappeler 2006). V dalších studiích by tedy bylo vhodné zahrnout i hmotnost nošených mlád'at. U vrhů narozených ve stejný den samice dokonce nosily více cizí mlád'ata než vlastní (Obr. 3 v Příloze); rozpoznávání mlád'at je v tomto případě pravděpodobně velmi omezené (Porter 1986).

Z našich výsledků vyplývá, že nošení mlád'at není ovlivněno zkušeností samic, jako je tomu u kojení. Nošení mlád'at je ovšem více stresující záležitost (Gilchrist 2004). Stresovaná samice se snaží mládě co nejrychleji odnést zpět do hnízda a pravděpodobně nemá dost času, aby zkoumala, jestli je mládě její. To je vidět zejména u podobně starých vrhů (Obr. 3 v Příloze).

Ani latence se při nošení vlastních mlád'at oproti cizím nelišila, což potvrzují i předchozí výsledky (Porter & Doane 1978). Zde je ovšem otázkou, jakou roli hraje vzdálenost, na kterou je nutné mládě přenést. Já jsem použila relativně krátkou vzdálenost, při větší vzdálenosti (energeticky náročnější) by se již mohly rozdíly ukázat. Použití přepážky, která měla simulovat náročnější podmínky pokusu, však nošení cizích mlád'at neovlivnilo.

Pro jednoznačné určení, co samice bodlinatky sinajské vede ke kooperativnímu rozmnožování, je zapotřebí dalších experimentů a analýz. Bylo by vhodné určit pomocí habituačně-diskriminační techniky, zda tento druh dokáže mlád'ata rozpoznávat. Tato metoda se osvědčila např. při analýze rozpoznávání příbuzných u osmáků degu (Jesseau et al. 2008). Pokud k rozpoznávání mlád'at dochází, je možné, že pomoc mezi samicemi je cílená či je výsledkem monopolizačních snah dominantní samice. K tomu je zapotřebí zjistit vztahy mezi samicemi v dané rodině a odlišit rodiny s vysokou monopolizační aktivitou a rodiny, ve kterých k tomuto jevu nedochází. Bylo by též vhodné, aby byly provedeny manipulativní experimenty s limitovaným zdrojem potravy. Ty by přiblížily podmínky v laboratorních chovech podmínkám přirozeného prostředí.

5. Závěr

1. Z výsledků mé bakalářské práce vyplývá, že kojení cizích mlád'at u bodlinatky sinajské klesá se stoupajícím věkovým rozdílem mezi vlastním a cizím vrhem. Toto chování také ovlivňuje zkušenost samice. Čím je samice zkušenější, tím spíše kojí pouze vlastní mlád'ata.
2. Frekvence nošení cizích mlád'at klesá podobně jako u kojení se zvyšujícím se věkovým rozdílem mezi vrhy.
3. Samice cizí mlád'ata častěji kojí, než nosí. Ve většině případů kojení i nošení samice vykazují preferenci pro vlastní mlád'ata. Samice kojí i nosí cizí mlád'ata zejména tehdy, kdy jsou vlastní i cizí mlád'ata přibližně stejně stará.
4. Na míru kooperativní péče neměla vliv známost ani příbuznost samic.

6. Literatura

- Avital E, Jablonka E, Lachmann M (1998) Adopting adoption. *Anim Behav* **55**:1451-1459
- Bates PJ (1994) The distribution of *Acomys* (Rodentia: Muridae) in Africa and Asia. *Israel J Zool* **40**:199-214
- Becker MI, De Ionnes AE, León C, Ebensperger LA (2007) Females of the communally breeding rodent, *Octodon degus*, transfer antibodies to their offspring during pregnancy and lactation. *J Reprod Immunol* **74**:68-77
- Cant MA 2003, Patterns of helping effort in cooperatively breeding banded mongooses (*Mungos mungo*). *J Zool* **259**:115-121
- Clutton-Brock T (2002) Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* **296**:69-72
- Clutton-Brock T, Russell AF, Sharped LL (2004) Behavioural tactics of breeders in cooperative meerkats. *Anim Behav* **68**:1029-1040
- D'Udine B, Gerosa E, Drewett RF (1980) Maternal behavior and the milk ejection reflex in a precocial murid (*Acomys cahirinus*). *Behav Neural Biol* **28**:378-381
- Eberle M, Kappeler PM (2006) Family insurance: kin selection and cooperative breeding in a solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behav Ecol Sociobiol* **60**:582-588
- Ebensperger LA, Hurtado MJ, León C (2007) An experimental examination of the consequences of communal versus solitary breeding on maternal condition and the early postnatal growth and survival of degu, *Octodon degus*, pups. *Anim Behav* **73**:185-194
- Ebensperger LA, Hurtado MJ, Valdivia I (2006) Lactating females do not discriminate between their own young and unrelated pups in the comunally breeding rodent, *Octodon degus*. *Ethol* **112**:921-929
- Ebensperger LA, Veloso C, Wallem PK (2002) Do female degus communally nest and nurse their pups?. *Journal of Ethol* **20**:143-146
- Flégr J (2005) Evoluční biologie *Academia* **1**:311-312
- Fletcher JA, Zwick M (2006) Unifying the theories of inclusive fitness and reciprocal altruism. *Amer Nat* **168**:252-262

- Forster K, Wenseleers T, Ratnieks FLW, Queller DC (2006) There is nothing wrong with inclusive fitness. *Trend Ecol Evol* **21**:599-600
- Frynta D, Nováková M, Vašáková B, Kotalová H, Galeštoková K, Průšová K, Šumbera R, *submitted*
- Gager R, Johnstone R A (2005) Differential growth of own and alien pups in mixed litters of mice: A role for genomic imprinting?. *Ethol* **111**:705-714
- Gerlach G, Bartmann S (2002) Reproductive skew, costs and benefits of cooperative breeding in female wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Behav Ecol* **13**:408-418
- Gilchrist JS (2004) Pup escorting in the communal breeding banded mongoose: behavior, benefits and maintenance. *Behav Ecol* **6**:952-960
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. *J Theor Biol* **7**:1-52
- v Foster RK, Wenseleers T, Ratnieks FLW (2006) Kin selection is the key to altruism. *Trend Ecol Evol* **21**:57-60
- Hayes LD (2000) To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Anim Behav* **59**:677-688
- Hayes LD, Solomon NG (2004) Costs and benefits of communal rearing to female prairie voles (*Microtus orchogaster*). *Behav Ecol Sociobiol* **56**:585-593
- Heth G, Todrank J, Johnston RE (1998) Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. *Anim Behav* **56**:409-417
- Hodge SJ (2005) Helpers benefit offspring in both the short and long-term in the cooperatively breeding banded mongoose. *Proc R Soc Lond [Biol]* **272**:2479-2484
- Chapais B, Gauthier C, Prud'homme J, Vasey P (1997) Relatedness threshold for nepotism in Japanese macaques. *Anim Behav* **53**:1089-1101
- Jesseau SA, Holmes WG, Lee TM (2008) Mother-offspring recognition in communally nesting degus, *Octodon degus*. *Anim Behav* **75**:573-582
- König B (1993) Maternal investment of communally nursing female house mice (*Mus musculus domesticus*). *Behav Process* **30**:61-74

- König B (1994) Components of lifetime reproductive success in communally and solitarily nursing house mice—a laboratory study. *Behav Ecol Sociobiol* **34**:275-283
- König B (1997) Cooperative care of young in mammals. *Naturwissenschaften* **84**:95-104
- Lacey EA (2004) Sociality reduces individual direct fitness in a communally breeding rodent, the colonial tuco-tuco (*Ctenomys sociabilis*). *Behav Ecol Sociobiol* **56**:449-457
- Lambin X, Mathers C (1997) Dissipation of kin discrimination in Orkney voles (*Microtus arvalis orcadensis*): a laboratory study. *Ann Zool Fennici* **34**:23-30
- Lucas JR, Creel SR, Waser PM (1996) How to measure inclusive fitness, revisited, *Anim Behav.* **51**:225-228
- Magrath RD (2001) Group breeding dramatically increases reproductive success of yearling but not older female scrubwrens: a model for cooperatively breeding birds?. *J Anim Ecol* **70**:370-385
- Makin J.W., Porter R.H., 1984, Paternal behavior in the spiny mice (*Acomys cahirinus*), *Behav Neural Biol*, 41, 135-151
- Manning CJ, Dewsburry DA, Wakeland EK, Potts WK (1995) Communal nesting and communal nursing in mice, *Mus musculus domesticus*. *Anim Behav* **50**:741-751
- Maniscalco JM., Harris KR, Atkinson S, Parker P Alloparenting in Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*): correlations with misdirected care and other observations. *J Ecol* **25**:125-131
- Mappes T, Ylonen H, Vutala J (1995) Higher reproductive success among kin groups of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Ecology* **76**:1276-1282
- Mateo JM (2002) Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality. *R Soc* **269**:721-727
- Mateo JM (2003) Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *J Mammal* **84**:1163-1181
- Mateo JM (2006) Development of individually distinct recognition cues. *Dev Psychobiol* **48**:508-519

- Mateo JM, Holmes WG (2004) Cross-fostering as means to study kin recognition. *Anim Behav* **68**:1451-1459
- Nowak RM (1999) Walker's Mammals of the World. *The John Hopkins University Press*, 2:1590-1592
- Peitz B (1981) The oestrous cycle of the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *J Reprod Fertil* **61**:453-459
- Porter RH (1986) Chemical signals and kin recognition in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Chemical Signals in Vertebrates* **4**:397-411
- Porter RH (1987) Kin recognition: Functions and mediating mechanisms. *Sociobiol Psychobiol* **9**:175 – 203
- Porter RH (1988) The ontogeny of sibling recognition in Rodents: Superfamily Muroidea. *Behav Genet* **18**:483-492
- Porter RH, Doane HM (1978) Studies of maternal behavior in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Z Tierpsychol* **47**:225-235
- Porter RH, Doane HM (1979) Responses of spiny mice weanlings to conspecific chemical cues. *Physiol Behav* **23**:75-78
- Porter RH, Makin JW, Matochic JA (1986) Physical and behavioral sequelae of low birthweight in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Dev Psychobiol* **19**:463-472
- Porter RH, Matochic JA, Makin JW (1984) The role of familiarity in the development of social preferences in spiny mice. *Behav Processes* **9**:241-254
- Porter RH, McFayden-Ketchum SA, King GA (1989) Underlying bases of recognition signatures in spiny mice, *Acomys cahirinus*. *Anim Behav* **37**:638-644
- Porter RH, Moore JD (1981) Human kin recognition by olfactory cues. *Physiol Behav* **27**:493-495
- Porter RH, Tepper VJ, Baumeister AA, Cernoch JM, Matochik JA (1982) Interactions among unfamiliar spiny mouse (*Acomys cahirinus*) weanlings. *Behav Neural Biol* **34**:190-200
- Porter RH, Tepper VJ, White DM (1980) Experimental influences on the development of huddling preferences and sibling recognition in spiny mice. *Dev Psychobiol* **14**:375-382

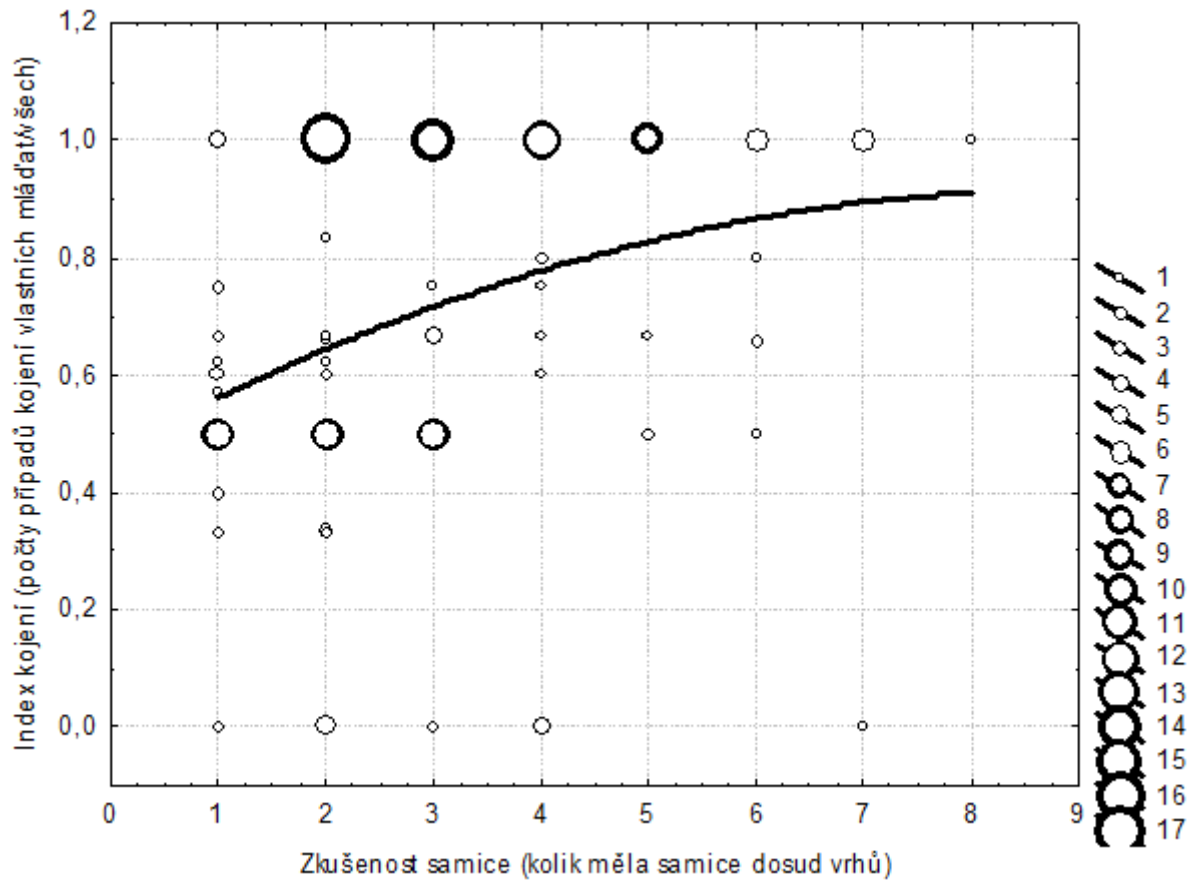
- Porter RH, Wyrick M (1979) Sibling recognition in spiny mice (*Acomys cahirinus*), Influence of age and isolation. *Anim Behav* **27**:761-766
- Queller DC (1995) The measurement and meaning of inclusive fitness. *Anim Behav* **51**:29-232
- R 2.4.0 (2006) A Language and Environment Copyright, The R Development Core Team, www.r-project.org
- Riedman ML (1982) The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Q Rev Biol* **57**:405-435
- Roulin A (2002) Why do lactating females nurse alien offspring? A review of hypotheses and empirical evidence. *Anim Behav* **63**:201-208
- Rusu AS, König B, Krackow S (2004) Pre-reproductive alliance formation in female wild house mice (*Mus domesticus*): the effects of familiarity and age disparity, *Acta ethologica* **6**:53-58
- Rusu AS, Krackow S (2004) Kin-preferential cooperation, dominance-dependent reproductive skew and competition for mates in communally nesting female house mice. *Behav Ecol Sociobiol* **56**:298-305
- Rutte C., Taborsky M., 2008, The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity, *Behav Ecol Sociobiol*, **62**, 499-505
- Sayler A, Salmon M (1969) Communal nursing in mice: Influence of multiple mothers on the growth of the young. *Science* **164**:1309-1310
- StatSoft, Inc. (2008) STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com
- Sayler A, Salmon M (1971) An ethological analysis of communal nursing by the house mouse (*Mus musculus*). *Behaviour XL* **20**:62-82
- Sera WE, Gaines MS (1994) The effect of relatedness on spacing behavior and fitness of female prairie voles. *Ecology* **75**:1561-1566

- Sherman PW (1977) Nepotism and evolution of alarm calls. *Science* **197**:1246-1253
- Sigmund K, Hauert Ch (2002) Altruism. *Curr Biol* **12**:270-272
- Skolnick AJ, Goldman M, Tobach E (1992) Approaches of *Acomys Cahirinus* to conspecifics of varying consanguinity. *Psych Rec* **42**:565-573
- Šmilauer P (2007) Moderní regresní metody. *Přírodovědecká fakulta JU* **1**:121-143
- Valsecchi P, Razzoli M, Choleris E (2002) Influence of kinship and familiarity on the social and reproductive behaviour of female Mongolian gerbils. *Ethol Ecol and Evol* **14**:239-253
- Veselovský Z (2005) Etologie. *Academia* **1**:65-66
- Volobouev V, Auffray JC, Debat C, Gautun JC, Tranier M (2007) Species delimitation in the *Acomys cahirinus-dimidiatus* complex (Rodentia, Muridae) inferred from chromosomal and morphological analysis. *Biol J Linnean Soc* **91**:203-214
- Waldman B (1987) Mechanism of kin recognition. *J Theor Biol* **128**:159-185
- Woodroffe R, Vincent A (1994) Mothers little helpers: patterns of male care in mammals. *Elsevier Science Ltd* **9**:294-297

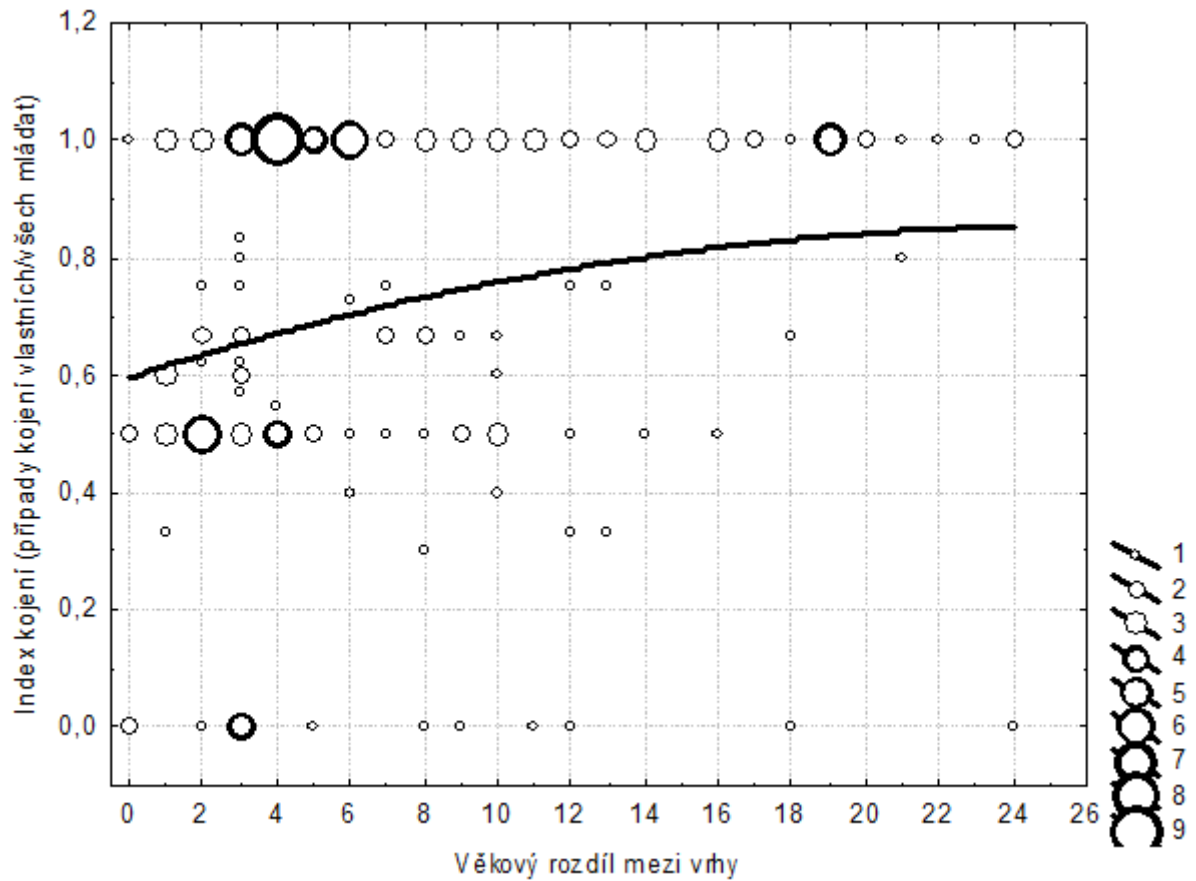
7. Příloha

Tab. 4 Typy mechanismů rozpoznávání příbuzných

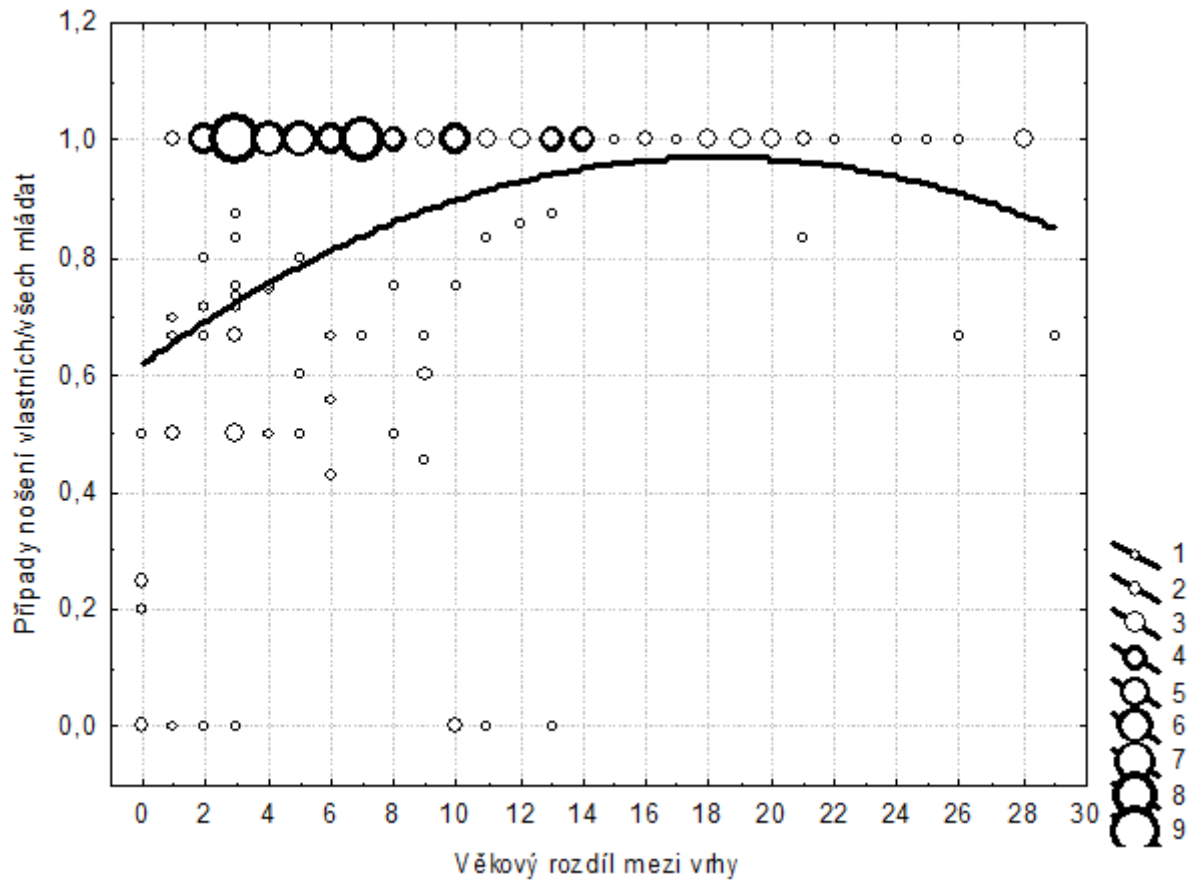
Mechanismus rozpoznávání příbuzných	Charakteristika
<i>Fenotypová asociace</i>	Jedinec se v průběhu postnatální ontogeneze naučí fenotyp rodičů či sourozenců, kteří s ním vyrůstají, a předpokládá, že tato zvířata jsou příbuzná (Waldman 1987). Vliv mají zejména pachy v hnízdě, či sama matka, která přenáší na potomky pachové značky (Porter 1988).
<i>Fenotypové vtiskávání</i>	Jedinec si uvědomuje vlastní fenotyp a srovnává jej s dalšími jedinci (Mateo 2003).
<i>Rozpoznávací alela</i>	Jedinec je nositelem alely, která určuje nápadnou fenotypovou vlastnost a zvíře se stejnou vlastností považuje za příbuzného (Mateo 2003).
<i>Prostorová asociace</i>	Jedinec vyrůstá v místě, kde je značně omezena pohyblivost. Rodiče předpokládají, že mládě v jejich hnízdě je jejich potomkem (Waldman 1987).



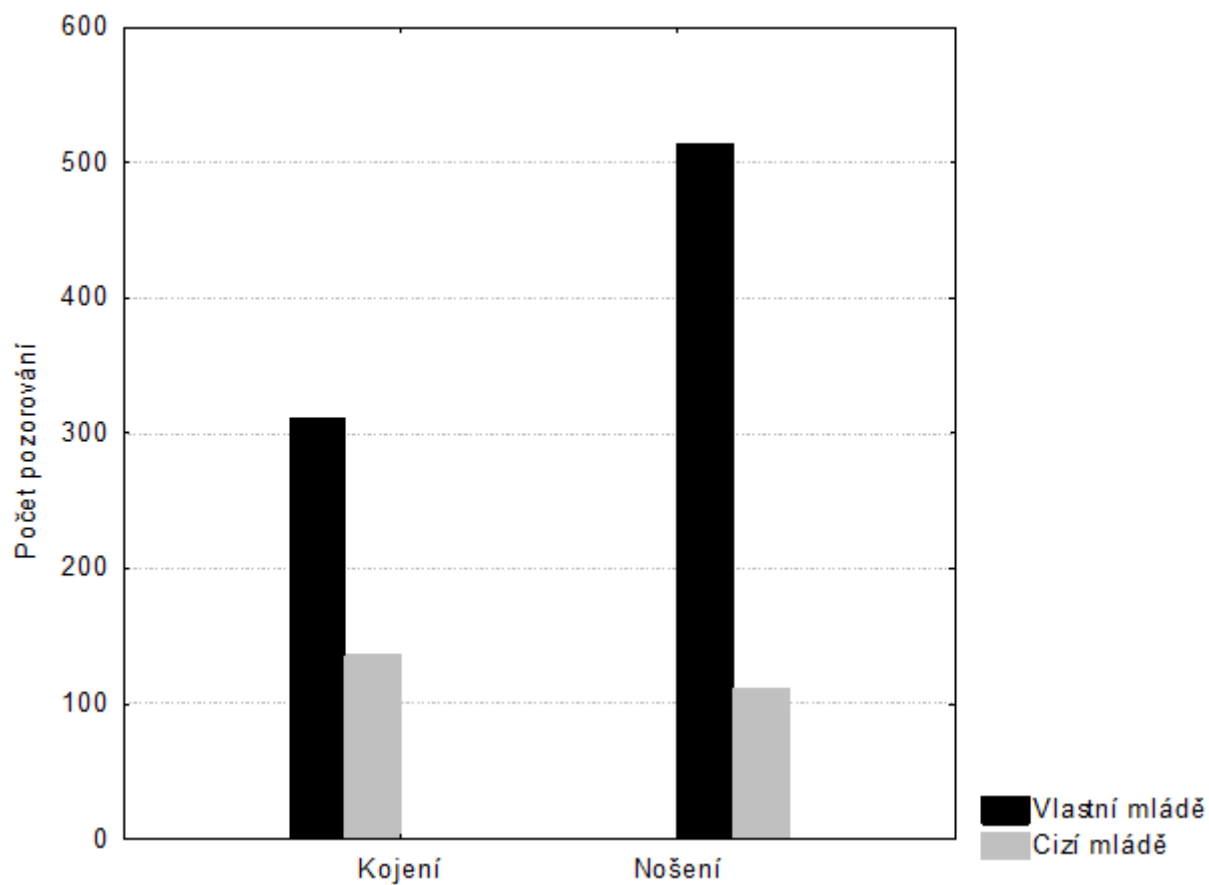
Obr. 1 Kojení vlastních mláďat vůči všem mláďatům v závislosti na zkušenosti samice (GLMM, $df = 1$; $t = 4,45$, $p < 0,0001$, regresní koeficient 0,304); velikost bodu odráží zastoupení samic v jednotlivých vzorcích



Obr. 2 Kojení vlastních mláďat vůči všem mláďatům v závislosti na věkovém rozdílu mezi vrhy (GLMM, $df = 1$; $t = 2,35$, $p = 0,0192$, regresní koeficient = $0,047$); velikost bodu odráží zastoupení samic v jednotlivých vzorcích



Obr. 3 Nošení vlastních mláďat vůči všem mláďatům v závislosti na věkovém rozdílu mezi vrhy (GLMM, $df = 1$; $t = 3,78$, $p < 0,0001$, regresní koeficient = 0,102); velikost bodu odráží zastoupení samic v jednotlivých vzorcích



Obr. 4 Porovnání četnosti kojení a nošení vlastních a cizích mláďat (GLMM, df = 1; $t = -4,21$, $p < 0,0001$, regresní koeficient = $-0,62$)