

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Rodičovské investice u hrabošů s různým reprodukčním
systémem**

Bakalářská práce

Autor práce: Kateřina Ungrová

Vedoucí práce: RNDr. Věra Pavelková, Ph.D

České Budějovice, 2011

Ungrová, K., 2011: Rodičovské investice u hrabošů s různým reprodukčním systémem [Parental Investments of Voles with Varied Reproductive System. Bc. Thesis, in Czech] – 44 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The aim of this thesis was to define important characteristics of parental care for interspecific comparison of *Arvicolinae*. Next I matched as much as possible data to the socio-ecological and ontogeny array from scientific articles and I examined and added own ontogeny data for *Microtus guentheri* there.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 29. 4. 2011

.....
Kateřina Ungrová

Poděkování:

Nejprve bych ráda poděkovala své školitelce Věře Pavelkové, která se mnou měla neuvěřitelnou trpělivost a pevné nervy, za což jí budu ještě dlouho vděčná. Taktéž moc děkuji Lence Brixové, která mi mnohokrát pomohla v chovech a vysvětlila, co bylo potřeba. Nemohu ani zapomenout na mé spolubydlící, které mi byly oporou po celou dobu psaní i nepsaní. Jako vždy mnohokrát děkuji i Romče Kastlové, bez které by má čeština už ani nebyla češtinou. Milé poděkování patří i mým chlupatým kamarádkám, které mi neustále prosvětlují chmurné a těžké dny. Moc ráda bych poděkovala i celé rodině, zvláště dědovi a babičce Savičkovým, že na mě neustále mysleli a dodávali mi kuráže. Poslední a vlastně nejdůležitější poděkování patří mým rodičům, kteří mě podporují jak finančně, tak morálně při studiu, za což jsem jim moc vděčná a vážím si toho.

Obsah

1. Úvod	2
2. Cíle práce	4
3. Vztah rodičovské péče k sociálnímu a reprodukčnímu systému u hrabošovitých	5
4. Vliv ekologických podmínek na rodičovské investice	10
5. Vliv genetické příbuznosti mláďat na rodičovskou péči	14
6. Metodické problémy	17
7. Pozorování ontogeneze <i>M. guentheri</i>	19
7.1. Hraboš levantský (<i>M. guentheri</i>)	19
7.2. Materiál a metodika	20
7.2.1. Pokusná zvířata a prostory chovu	20
7.2.2. Metodika pokusů	20
7.2.3. Použité přístroje	21
7.3. Výsledky	21
8. Závěr	23
9. Literatura	25
10. Příloha	33

1. Úvod

V podčeledi *Arvicolinae*, patřící do čeledi *Muridae* (Mammalia; Rodentia; Myomorpha), je zařazeno 30 rodů čítající dohromady 150 druhů (Robovský et al. 2008). Rod *Microtus* patří mezi nejpočetnější rod s 65 žijícími druhy (Lemskaya 2010). Hrabošovité jsou rozšířeny po celé holarktické oblasti. K tomu zajisté dopomohla mimo jiné adaptace molárů, které dorůstají po celý život. Hrabošovité tak kromě semen, plodů, bylin, kořinek a kůry mladých stromků mohou konzumovat i trávy. Ty obsahují křemičitou kyselinu, která silně zbrušuje zuby při žvýkání. Např. *Microtus agrestis* se jako málokterý živočich živí výhradně sítinou (*Juncus sp.*) s vysokým obsahem křemičitanů (McGraw-Hill 1990).

Hrabošovité žijí v různorodých biotopech od stepi (e.g. *Microtus guentheri*), tundry (*Dicrostonyx torquatus*), polopouště (*Lagurus lagurus*) přes břehy řek (*Arvicola terrestris*), mokré louky (*M. ochrogaster*), slaniska (*M. oeconomus*) až po zalesněné krajiny (*M. pinetorum*) a hory (*Alticola macrotis*). Všichni si vyhrabávají nory různě hluboké i různě umístěné. Někteří v nich tráví většinu svého života (*M. subterraneus*), jiní se v nich pohybují méně často (*Clethrionomys glareolus*) (Nowak 1991).

Jedná se o malá zvířata s velikostí většinou okolo 7-20 cm kromě dvou rodů ondatery, které patří mezi největší obojživelně žijící hlodavce na zemi (Gaisler a Zejda 1995; Anděra 1999; Hagen et al. 2001). Tělo hrabošovitých je zakončeno jemně osrstěným krátkým ocasem v řádech několika málo centimetrů. Typické jsou pro ně malé osrstěné uši kulatého tvaru a umístěné po stranách hlavy, ke které přiléhají. Občas jsou v srsti špatně rozeznatelné (McDonald & Barret 1993). Sexuální dimorfismus není zřetelný, rozdíly můžeme najít pouze v hmotnosti nezávisle na reprodukčním systému (Boonstra et al. 1993).

Hrabošovité mohou žít soliterně (e.g. *M. pennsylvanicus*), v párech (*M. ochrogaster*), v rodinách s helpery (*M. pinetorum*) nebo v různě složených koloniích (*M. guentheri*) (McGuire & Novak 1984; Cohen-Shlagman et al. 1984; Wang & Novak 1992).

Z reprodukčního hlediska mohou hraboši žít monogamně, čímž je myšlena prodloužená asociace jednoho páru (e.g. *M. ochrogaster*, *M. pinetorum*). Dále mohou hraboši utvářet polygamní systémy, většinou polygynii (*M. brandti*, *M. richardsoni*). Své početné zástupce má i promiskuita, kdy se samec i samice opakovaně páří s různými partnery, se kterými

následně nezůstávají (*M. pennsylvanicus*, *M. montanus*) (Oliveras & Novak 1986; Ludwig 1984, Kozakiewicz et al. 2009).

S monogamií je obvykle spojována biparentální rodičovská péče. Péče pouze jednoho rodiče je pak naopak dávana do kontextu s promiskuitními systémy (Kleiman 1977; Dewsbury 1981). Spojení rodičovské péče a reprodukčního systému u hrabošovitých však zatím není plně objasněno (McGuire & Novak 1986).

Hrabošoviti patří mezi altriciální savce, kteří se o svá mláďata intenzivně starají, aby zajistili růst mláďat a jejich přežití do reprodukčního věku. Většinou veškerou péči o mláďata obstarává kojící samice, jelikož je na to jedinečně adaptována. Samice narozdíl od samce během březosti a kojení nemá možnost mláďata opustit. Přesto v některých případech samec samici s mláďaty pomáhá. Stejně tak mohou vypomoci starší potomci nebo jiní nepříbuzní jedinci stejného druhu (Brown 1993; Lonstein & De Vries 2000). Poslední variantou je společná výpomoc více kojících samic, které obývají společnou noru nebo hnízdo. Nejčastěji se jedná o sestry nebo o matku a její odchované dcery (e.g. *Microtus arvalis*) (Hanzák a Veselovský 1965). Kromě kojení tyto pomocníci vykazují veškerou potřebnou péči o mláďata jako je zahřívání, olizování, vracení mláďat do hnízda a podobně. U některých druhů má tato péče podobnou intenzitu jako u matky, zatímco u jiných druhů je minimální nebo toto chování zcela chybí (Lonstein & De Vries 2000). Zajímavý prvek chování byl pozorován u *M. guentheri*, kdy jeden rodič z páru nutí druhého hlídat mláďata v hnízdě po dobu, kdy není on sám přítomen v hnízdě. Převážně samec opakovaně táhne samici do hnízda, dokud se nepoddá a nezůstane u potomků (Libhaber & Eilam 2002).

2. Cíle práce

1. Vymezit parametry důležité pro mezidruhová srovnání rodičovského chování hrabošovitých
2. Doplnit matici socio-ekologických a ontogenetických parametrů hrabošovitých z literatury
3. Ověření ontogenetických parametrů *M. guentheri* na zvířatech z chovu

3. Vztah rodičovské péče k sociálnímu a reprodukčnímu systému u hrabošovitých

Hrabošoví (Arvicolinae; Cricetidae) jsou vhodným modelem pro zkoumání rodičovského chování. Nevýhodou jsou jejich menší rozměry a složitost při pozorování v přirozeném prostředí. Předností je fakt, že jsou si všichni velmi podobní morfologicky a zároveň obývají prostředí s různými klimatickými podmínkami (Eliášová 2009). Přesto i blízké příbuzné druhy mají různé reprodukční strategie, sociální systémy a rodičovské chování (McGuire & Novak 1984; Oliveras & Novak 1986).

U hrabošů je obecně známý spíše sociální systém, který se určuje podle překryvu teritorií samce a samice, než skutečný reprodukční systém, jež se určuje genetickou analýzou. Nedostatek informací potom značně komplikuje další výzkum. Spojení rodičovské péče a reprodukčního systému u hrabošovitých zatím není plně objasněno (McGuire & Novak 1986).

Nejčastěji je rodičovská péče zkoumána na rodu *Microtus*, zvláště na amerických a euroasijských druzích (Tang-Martínez 2003). McGuire & Novak (1984) se zabývali studiem mateřského a otcovského chování u hraboše pensylvánského (*M. pennsylvanicus*), hraboše prériového (*M. ochrogaster*) a hrabošika amerického (*M. pinetorum*). Tyto druhy zkoumali v laboratorních podmínkách, které byly upraveny tak, aby co nejlépe simulovaly podmínky jejich přirozeného prostředí, tedy včetně úkrytů a dostatečně velkého prostoru. Následně získané výsledky se vysoce shodují s terénními daty týkajícími se sociálního systému daných druhů.

M. pennsylvanicus je pravděpodobně promiskuitní druh, samci a samice neobývají společné hnízdo (Madison 1980; Getz 1972). Zatímco zbylé dva druhy žijí v relativně stabilních jednotkách (Getz & Carter 1980; FitzGerald & Madison 1983). *M. ochrogaster* se zdá být monogamní s přetrvávající vazbou k partnerovi (Getz et al. 1980).

Radiotelemetrickými a odchyťovacími metodami bylo zjištěno, že *M. pinetorum* žije v sadech v rozšířených rodinných jednotkách, jejichž území se nepřekrývá (FitzGerald & Madison 1983).

Rodičovské chování se mezi těmito druhy v experimentu výrazně lišilo. Samec *M. pennsylvanicus* nevykazoval žádnou přímou ani nepřímou péči o mláďata. Samec a samice

okupovali vlastní oddělená teritoria a když se samec přiblížil ke hnízdu, samice ho od hnízda agresivně odháněla (McGuire & Novak 1984; Oliveras & Novak 1986). Společně byli samec a samice viděni v hnízdě pouze při extrémní zimě (Webster & Brooks 1981) nebo nedostatku prostoru v laboratorních podmínkách (Wilson 1982 ex McGuire & Novak 1984). Zároveň se samice hraboše pensylvánského starala o mláďata nejkratší dobu a kojila v nejdelších intervalech v porovnání s ostatními zkoumanými druhy. Mláďata opouští hnízdo po 2 týdnech, kdy na ně samice začíná být agresivní (McGuire & Novak 1984). Na druhou stranu samec druhu *M. ochrogaster* samici značně pomáhá přímou péčí jako je zahřívání a čištění mláďat a jejich vracení do hnízda, ale i nepřímou péčí jako je stavba a údržba hnízda (Oliveras & Novak 1986). Příležitostně si samci staví druhé hnízdo, kam si berou část vrhu, zatímco samice kojí druhou část a poté si mláďata vymění. Odchovaná mláďata později zůstávají s rodiči a pomáhají jim s výchovou dalších potomků. V porovnání s druhem *M. pennsylvanicus* a *M. pinetorum* byla péče samice i samce nejintenzivnější, zatímco samec *M. ochrogaster* se zdaleka nejčastěji objevoval v hnízdě s mláďaty. Jakmile samice opustila hnízdo, samec její místo nahradil (McGuire & Novak 1984). Samci *M. pinetorum* také zůstávají se samicí a podílí se na přímé i nepřímé péči o mláďata (McGuire & Novak 1984; Oliveras & Novak 1986). Doba strávená s mláďaty v hnízdě je však menší než u *M. ochrogaster*. Prvky chování přímé péče jsou shodné s hrabošem preriiovým, zatímco nepřímá péče se skládá z budování tunelů a skladování potravy. Mláďata obou monogamních druhů se vyvíjejí pomaleji než potomci promiskuitního hraboše pensylvánského (Oliveras & Novak 1986).

McGuire & Novak (1986) se také zabývali studiem rodičovského chování u druhu *M. montanus* ve stejném prostředí jako u výše zmíněných tří druhů. Ve své práci zjistili, že partneři obývají oddělená hnízda a samci se téměř nikdy nedostávají do kontaktu s mláďaty. Mateřská péče je podobná jako u *M. pennsylvanicus*. Intenzita mateřské péče se od porodu postupem času zmenšuje a přibližně ve dvou týdnech věku mláďat je samice opustí a začne budovat nové hnízdo.

Tyto výsledky podporují i studie dvou druhů *Cavidae* – *Cavia aperea* a *Galea musteloides*. Oba druhy žijí v rodinných skupinách, ale mají odlišné sociální i reprodukční systémy. *C. aperea* mají polygynní systém, samec se stará o mláďata a dospělí samci jsou netolerantní k sobě navzájem. Na druhou stranu *G. musteloides* jsou promiskuitní, samci se o

mláďata nestarají, ale dospělí samci jsou k sobě tolerantní (Keil et al. 1999; Sachser et al. 1999; Adrian et al. 2005).

Z výše zmíněných výsledků studií tedy vyplývá, že hrabošovitě lze rozdělit podle reprodukčních systémů a rysů rodičovského chování do dvou hlavních skupin. Do první bychom řadili druhy s prodlouženou asociací mezi samcem a samicí (monogamie, popřípadě polygamie), kde se o mláďata starají oba rodiče. Otcovská péče je poměrně intenzivní, prodloužená a zahrnuje jak nepřímou, tak i přímou péči. Jednotlivé prvky péče se však mohou druhově lišit. Vývoj mláďat je pomalejší (e.g. *M. ochrogaster*, *M. pinetorum*). Pro druhou skupinu by byla charakteristická absence přetrvávajícího vztahu mezi partnery (promiskuita). O mláďata se stará pouze samice, samec se nezapojuje a přiblíží-li se k hnízdu, je samicí odehnán. Vývoj mláďat je rychlý (e.g. *M. pennsylvanicus*, *M. montanus*). Toto rozdělení se shoduje s předpoklady pro výskyt monogamie od Dewsburyho (1981). Neumožňuje však přesně zařadit druhy jako je například *M. arvalis*, pro něhož je typická promiskuita a na péči o mláďata se nejspíše mohou podílet společně dvě až tři samice, které spolu sdílí hnízdo (Boyce & Boyce 1988).

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

Spojením sociálních a reprodukčních systémů u hrabošovitých se zabývala nověji Eliášová (2009). Sledovala rodičovské chování třech sociálních druhů hrabošů s různými

sociálními a reprodukčními systémy a snažila se mezi jejich vlastnostmi najít souvislosti. Jednalo se o hraboše levantského (*M. guentheri*), hraboše Brandtova (*Lasiopodomys brandti*) a hraboše polního (*M. arvalis*). *L. brandti* žije ve velkých koloniích, které se skládají z rodinných skupin, kde se nachází různě staří jedinci. Každá rozmnožující se samice má vlastní teritorium v rámci skupinového teritoria, které hájí a nepouští do něj nikoho kromě svého samce. Samci jsou pak k sobě navzájem nesnášenliví až agresivní (Gromov 2003a). O mláďata se starají oba rodiče, i když mateřský podíl je vyšší, samci pomáhají helperei (Stubbe & Janke 1994). *M. arvalis* patří mezi další hraboše s nejistým sociálním systémem. Boyce & Boyce (1988) tvrdí, že *M. arvalis* disponuje dvěma strategiemi. Buď samice žijí soliterně a samci taktéž nebo je sociální jednotkou skupina samic, která si hájí své teritorium, zatímco samci žijí soliterně a samice navštěvují jen kvůli páření. Bashenina (1994) určila za sociální jednotku samici s mláďaty. Nejspíše tedy *M. arvalis* žije buď soliterně nebo ve skupinách složených ze samic. Vazba mezi samcem a samicí je také diskutabilní, ale nejspíše je velmi slabá. Mláďata dispergují ihned po odstavu (Bashenina 1994; Eliášová 2009). *M. guentheri* žije taktéž v koloniích. Ty se však skládají buď z reprodukčního páru nebo se k němu může přidat jedna či více samic z předešlých vrhů (Gromov 2003b; Libhaber & Eilam 2004). Otec výrazně samici pomáhá v péči o mláďata, která opouští hnízdo až po dosažení pohlavní zralosti (Gromov 2003b).

Nejintenzivnější péči vykazovali hraboši Brandtovi, u kterých samec pomáhá samici a krátce před odstavem se o potomky dokonce stará více než samice. O něco méně intenzivní péči předvedli hraboši polní, i když rozdíl v celkové interakci rodičů s mláďaty oproti předchozímu druhu nebyl signifikantní. Podstatně méně rodičovské péče než oba předchozí druhy poskytují svým potomkům hraboši levantští. Získané údaje o rodičovském chování tedy evidentně nekorelují se sociálním systémem. Byla však zjištěna možná souvislost reprodukční strategie druhu s otcovskou péčí, kterou však nelze s jistotou potvrdit (Eliášová 2009).

V několika studiích se tedy začalo porovnávat, kolik procent z celkového pozorovaného času tráví s mláďaty matka a kolik otec (McGuire & Novak 1984; McGuire & Novak 1986; Oliveras & Novak 1986; Salomon 1993; Smorkatcheva 2003; Gromov 2010). Prozatím však existuje velmi málo prací a navíc mají všechny odlišné metodické postupy. Proto dosud není možné širší mezidruhové srovnání (Gromov 2010). Nejbližší metodický postup mají práce

Solomon (1993) a Gromov (2010). Oba zkoumali monogamní druhy typické pro své pevné pouto v páru. Samice *M. ochrogaster* trávila s mláďaty v hnízdě 96% pozorovaného času, zatímco samice *L. lagurus* pouze 79%. Doba pobytu samců v hnízdě s mláďaty byla naopak srovnatelná – 92% pro *L. lagurus* a 93% pro *M. ochrogaster*. Je tedy vidět, že doba, kterou věnují jak otcové, tak matky svým potomkům se druhově liší, i když reprodukční systém zůstává stejný. Nicméně další pokusy pod sjednocenou metodikou jsou potřebné pro zjištění, s čím takové chování souvisí a proč se tak děje.

4. Vliv ekologických podmínek na rodičovské investice

Volba reprodukční strategie může být ovlivněna mnoha faktory, zvláště prostředím, ve kterém druh žije. Sociální struktura tedy může být reakce na přítomnost predátora, na dostupnost potravy, či na vliv abiotických faktorů, zvláště pak na teplotu, která je důležitá při odchovu mláďat (Korpimaki et al. 1994; Getz et al. 1994; Cushing et al. 2001; Schradin & Pillay 2004; Silva et al. 2008).

Koro bambusový (*Kannabateomys amblyonyx*) je arborikolní hlodavec živící se v brazilských lesích pouze bambusovými stonky a listy druhu *Bambusa tuldoidea* (Silva & Vieira 2006 ex Silva et al. 2008). Na jihu Brazílie je menší hustota dispergovaných bambusových ostrůvků, které jsou od sebe vzdáleny 600m. U populace žijící v této oblasti byly pozorovány monogamní páry, které mají snížený stupeň sexuálního dimorfismu. Samec pomáhá s péčí o potomstvo jako je zahřívání, čištění mláďat a shánění potravy. Samec dokonce dokáže velmi dlouho pečovat o mládě sám v případě úhynu samice. Mláďata mají odloženou disperzi. Velká teritoria si zabírá samice, která do něj poté pustí pouze svého samce a své starší potomky (Silva et al. 2008). Na druhou stranu na jihovýchodě země je hustota bambusových oblastí větší. Ostrůvky jsou od sebe vzdáleny maximálně 1m. U zdejší populace korů je znatelnější sexuální dimorfismus, samec je větší. Větší teritoria zde zabírá samec a ty se překrývají s 1-2 teritorii samic. Reprodukčním systémem je polygynie (Stallings et al. 1994).

Z evolučního hlediska existují dvě hypotézy, proč u savců vzniká monogamie. Jedna hovoří o neschopnosti samce udržet si více než jednu samici a druhá o potřebě biparentální péče pro přežití potomků (Kleiman 1977). Jižní populace splňuje obě teorie. Samice si zabírají velké oblasti a to snižuje možnost samce k přístupu i obraně více jak jedné samice. Lesní porost pravděpodobně zvyšuje riziko pádu nezkušených mláďat z větví a zároveň se zvyšuje riziko predace při jejich otevřeném pohybu ve větvích. Tato rizika snižuje biparentální péče. Monogamie je flexibilní strategií korů na nízkou hustotu bambusových ostrůvků. Ty jsou nedávným výsledkem environmentálních změn způsobených nahrazením původní přirozené bambusové vegetace bambusovými ostrůvků (Silva et al. 2008).

Důvodem k přítomnosti samce, který pečuje o mláďata, může být i teplota okolí (Schradin & Pillay 2004). Myš čtyřpruhá (*Rhabdomys pumilio*) je rozšířeným druhem na jihu a

východě Afriky a osidluje různorodé biotopy od mokrých luk až po suché pouště (Nowak 1991). Zatímco na mokrých loukách žije *R. pumilio* jako solitér, v pouštích se formuje do sociálních skupin. Polygamní samci myši čtyřpruhé z mokrých luk navštěvují samice ve svém okolí, oplodní je a pokračují k další. Na péči o potomstvo se nepodílí. Naopak samci z pouště jsou stálými členy sociálních skupin složených z několika samců a samic, kteří vytváří komunitu (Schradin & Pillay 2005). Samci se podílí na péči o mláďata hlavně zahříváním, ale i dalšími činnostmi v hnízdě (Schradin & Pillay 2004).

Schradin & Pillay (2004) pomocí pokusů zjistili, že přítomnost samce nemá vliv na přežití mláďat, ale pouze na rychlejší vývoj mláďat u *R. pumilio* žijícím v suchých pouštích. Nejdůležitější jsou první 3 noci mláďat, kdy teplota klesá k nízkým hodnotám a díky tomu může být rychlost vývoje mláďat negativně ovlivněna. Ontogeneze mláďat myši čtyřpruhé žijící na mokrých lukách není limitována teplotou, ani přítomností samce.

Různé chování v odlišných biotopech bylo také pozorováno u hraboše *M. ochrogaster* (Getz et al. 2003). Reprodukčním systémem hraboše prériového je ve většině případů monogamie. Přirozený biotop, kde se druh vyvinul, je oblast Velkých planin v USA, která je chudá na potravu a typická vysokými trávami (Getz & Carter 1996). Jako adaptace na tyto podmínky se vyvinuly prvky chování jako jsou společné hnízdění, filopatrie, teritorialita a tzv. „mate guarding“. Mate guarding je hlídání samice vlastním samcem, který se stará o to, aby se cizí samec nespáril s jeho samicí. Populační hustota je relativně nízká po celou dobu. Sociální jednotkou jsou nejčastěji páry a samice, které přišly o samce. Jednotlivé rodinné skupiny jsou od sebe dispergovány na značnou vzdálenost. Samců samotářů je málo kvůli nedostatku potravy a predátorů a tak samec zvládá odhánět cizí samce a zamezit tím páření s jejich samicemi (Getz et al. 2003).

Nyní *M. ochrogaster* obývá různé biotopy zahrnující i ty bohaté na potravu (Getz & Carter 1996). Hraboši zde utváří rodinné skupiny sestavené hlavně z párů a volných samic. Samotářských samců je více díky dostatku potravy a samci tak nedokážou efektivně zamezit oplodnění vlastních samic. To vede k větší hustotě populace a menšímu počtu reprodukčně neaktivních samic, které by mohly pomáhat s vrhy aktivním samicím (Getz et al. 2003).

Pevnost monogamních vztahů hraboše prériového se v posledních letech stal mezi americkými vědci často diskutovanou věcí. Vnitrodruhové rozdíly ze tří oblastí (Illinois, Kansas, Tennessee), kde se *M. ochrogaster* vyskytuje, ukázaly, že úroveň monogamie se může

lišit a dokonce přecházet do polygynie (Roberts et al. 1998; Cushing et al. 2001; Wolff et al. 2002; Tang-Martínez 2003). Hraboši z Illinois, kde je dostatek potravy, vykazovali větší stupeň monogamie i alloparentálního chování a sexuální dimorfismus chyběl (Roberts et al. 1998; Wolff et al. 2002). Byli více družní a vůči sobě navzájem méně agresivní, i když samci si pečlivěji hlídali blízké okolí hnízda před jinými samci (Roberts et al. 1998). Teritoria samců a samic jsou podobně velká. Pouto mezi páry je stálejší (Cushing et al. 2001). Hraboši preriovní ze suché oblasti Kansasu tíhnou více k polygynii. Samci jsou větší než samice a mají větší teritoria. Hraboši jsou vůči sobě vysoce agresivní, i když obrana hnízda již není tolik intenzivní a pouto mezi páry není tolik stálé (Roberts et al. 1998; Cushing et al. 2001). V suché a travnaté Tennessee jsou hraboši méně monogamní a méně družní než hraboši z Illinois a pouto mezi párem není tolik stálé (Wolff et al. 2002).

Výsledky terénního i laboratorního výzkumu Ophir et al. (2007) se však s výše zmíněnými neshodují. Rozdíly jak morfologické, tak ekologické nejsou tak znatelné. Sexuální dimorfismus u Kansaských hrabošů nebyl nalezen a teritoria jsou u obou pohlaví stejně rozsáhlá. Samci z Tennessee jsou naopak družnější než ti z Illinois, i když rozdíly jsou téměř nepatrné. Stálost sociálního systému je u hrabošů z Tennessee i Illinois stejná. I když jsou tyto dvě populace geneticky odlišné, zachovávají si i na dlouhou vzdálenost podobné prvky chování. Vzhledem k těmto výsledkům se objevuje otázka, zda předešlé výsledky byly skutečně tak významné, jak autoři vyzdvihují. Ophir et al. (2007) navíc zdůrazňuje, že výzkumy byly dělány na dvou populacích, které pocházely z dlouhodobého laboratorního chovu a tak mohlo snadno dojít k umělé selekci nebo driftu, což vedlo k popsáním změnám. Na podobný problém upozornil i Tang-Martínez (2003).

Další rozdíly v sociálním uspořádání a reprodukčním chování u populací žijících v různých biotopech stejného druhu byly zkoumány u hraboše mandarínského. Tito hraboši jsou vysoce sociální monogamní zvířata rozšířená po celé Číně (Nowak 1991). Sociálně monogamní *M. mandarinus* vykazuje signifikantní behaviorální tvárnost. Xinzheng je vlhkou oblastí, kde je dostatek potravy. Chengcun je sušší oblast s méně potravními zdroji a velkými teplotními rozdíly mezi dnem a nocí. Samci z oblasti Chengcun vykazovali přátelštější a méně agresivní chování vůči novým jedincům stejného pohlaví v porovnání se samci z druhé oblasti. Samci z Chengcun se také pečlivěji starali o mláďata olizováním než samci z Xinzheng. Výsledky nasvědčují tomu, že Chengcun populace má rysy monogamního chování, zatímco

Xinzheng populace má rysy téměř polygamní. Samci z obou oblastí však vykazovali rodičovskou péči, tedy se předpokládá, že sociálním systémem tohoto druhu je monogamie charakterizovaná odlišnými stupni rodičovské péče napříč různými populacemi (Wu et al. 2011).

5. Vliv genetické příbuznosti mláďat na rodičovskou péči

Genetické složení sociálních skupin u savců je ovlivňováno reprodukčním systémem a filopatrií. Genetická příbuznost jedinců je rozhodující pro pochopení sociálního uspořádání hlodavců, jelikož se obecně předpokládá, že existuje pozitivní korelace mezi poskytovanou otcovskou péčí a jistotou otcovství. Obvyklým sociálním uspořádáním u *Muridae*, zvláště u *Arvicolinae*, je systém, kdy samice jsou teritoriální a samci mají velký akční rádius, ve kterém se nachází několik samic i samců (Wolff 1985). Zvláště u hrabošů je potřeba brát na vědomí, že monogamií je obvykle označována sociální monogamie, která se určuje podle překryvu teritorií samce a samice, tedy by teritoria měla být stejná. Není tím myšlena reprodukční monogamie, jež se určuje genetickou analýzou, což znamená, že má samice mláďata pouze se svým samcem (McGuire & Novak 1986).

Takové uspořádání více nahrává promiskuitě než monogamii (Borkowska et al. 2009). Monogamie je definována jako výhradní a pevná asociace mezi samcem a samicí, jež se objevuje u méně než 5% savců a to hlavně u primátů, psovitých šelem a hlodavců (Kleiman 1977). Hlavním modelem pro monogamii nejen u hlodavců je *Microtus ochrogaster*. Tento druh tvoří páry s pevnou vazbou, samec sdílí hnízdo se samicí a pomáhá jí s péčí o mláďata (McGuire & Novak 1984; Oliveras & Novak 1986; Getz et al. 1994). Časté je i společné hnízdění rodinných skupin a filopatrie s alloparentíí odchovaných mláďat (Getz et al. 2003). Kromě těchto pevných párů však existují i potulní samci a samice, přičemž tyto samice osaměly zřejmě po ztrátě svého partnera (Ophir et al. 2008; Ganev et al. 2009). Ganev et al. (2009) sledoval u divoké populace a u populace chované v laboratoři pevnost vazby samce a samice společně s genetickou příbuzností chyceného samce s mláďaty v hnízdě. Samice žijící v hnízdě se svým samcem byla z 64% chycena vždy se samcem ze své rodinné skupiny. Samice s hnízdem v rodinné skupině, ale bez samce, byla z 84% chycena s potulným samcem. Potulné samice byly ze 75% chyceny s potulnými samci. Z 85% chycených párů byl chycený samec aspoň jedním z otců mláďat. Vyskytovalo se vícenásobné otcovství ve vrhu. Partner samice neefektivněji hlídá samicí před pářením se samci ze sousední rodinné skupiny. Zároveň však bylo zjištěno, že každá samice měla aspoň jednou za život vrh se samcem ze sousední skupiny (Ganev et al. 2009). Další výzkum ukázal, že hraboši prérioví žijící v páru měli větší úspěch při rozmnožování než potulní jedinci. Tento úspěch však nebyl podmíněn

páření s partnerem v páru (Ophir et al. 2008). Navíc samice žijící v páru neprodukují více mláďat než samice samotářky (Getz & McGuire 1993).

Další genetické analýzy ukázaly, že vícenásobné otcovství je frekventovanějším jevem i u dalších sociálně monogamních druhů hrabošů. Vícenásobné otcovství bylo objeveno z 56% u druhu *M. ochrogaster* (Solomon et al. 2004) a z 46% u *M. brandti* (Huo et al. 2010), což jsou větší či srovnatelná zjištěná čísla jako u promiskuitních druhů, např. *M. arvalis* má z 50% vícenásobné otcovství (Borkowska et al. 2009), *M. oeconomus* z 38% (Borkowska et al. 2009) a *Myodes glareolus* z 22% (Ratkiewicz & Borkowska 2000). Starající se samec zřejmě není schopen rozlišit příbuzná od nepříbuzných mláďat, jinak by to ze strany samce bylo silně neadaptivní chování. Samci si však očividně mohou samici geneticky monopolizovat. Z 62% se to podařilo u *M. oeconomus* (Borkowska et al. 2009). Taková monopolizace je však náročná a je ještě těžší při zvýšené populační hustotě (Getz et al. 2003).

Zda samec bude po jistém úspěšném páření vyhledávat další možnosti k páření nebo zůstane se samicí závisí také na distribuci zdrojů a samic v okolí (Adrian et al. 2005). Výhoda, kterou samec získává péčí o potomstvo, závisí na stupni příbuznosti samce s mláďaty, o která se stará (Trivers 1972). Proto se obecně předpokládá, že existuje pozitivní korelace mezi poskytovanou otcovskou péčí a jistotou otcovství.

Adrian et al. (2005) sledovali, zda se liší výskyt a rozsah otcovské péče a agresivita vůči mláďatům při rozdílné jistotě v otcovství u tří druhů morčat s odlišným sociálním a reprodukčním systémem (*Cavia aperea*, *Galea musteloides* a *Galea monasteriensis*). Předpokladem bylo, že u druhů, kde má samice malou možnost extra-párových kopulací, by měla být otcovská péče častější než u druhů, kde ve skupině žije více samců. Tento předpoklad byl potvrzen. Nejvýraznější otcovské chování objevili u monogamních druhů *C. aperea* a *G. Monasteriensis*, zatímco u promiskuitního druhu *G. Musteloides* se samci k mláďatům chovali vysoce agresivně a s péčí o mláďata samicím nepomáhali.

Dřívější studie Stubbe & Endepols (1990) a Stubbe & Janke (1994) zjistily, že rodiče druhu *M. Brandti* nejsou schopni rozlišovat jejich vlastní od cizích mláďat jak čichovými, tak ani akustickými signály. Nicméně současné práce ukazují, že *M. Brandti* může přímým fyzickým kontaktem s tělem vlastní mláďata odlišit a projevuje se to na rodičovském chování a infanticidě (Yu & Fang 2003 ex Yu et al. 2005). Samotný výzkum Yu et al. (2005) neukázal signifikantní rozdíly v otcovském chování mezi příbuznými a nepříbuznými mláďaty, i když

samice více očichávaly nepříbuzná mláďata v ontogenetickém období od napřímení ucha (6. – 9. den) do otevření očí (10. – 14. den).

V této oblasti výzkumu je zatím nedostatek prací na toto téma a dosavadní výsledky jsou rozporuplné.

6. Metodické problémy

Výzkum rodičovského chování u hlodavců, zvláště u zástupců čeledi *Cricetidae*, funguje již 40 let (Gromov 2009). Nicméně odborné studie a pokusy chybují v jednom z hlavních bodů a tou je extrémně nejednotná metodika (Lonstein & De Vries 2000; McGuire & Bemis 2007; Gromov 2009; Gromov 2010). Práce se mnohdy výrazně liší v pozorování, v nahrávacích technikách i v jakých podmínkách jsou zvířata držena či zkoumána (Gromov 2010). Důvodem nejednotnosti v pozorování daných prvků chování může být složitá odpověď na otázku: Jak kvantifikovat rodičovské investice hrabošů?

Gromov (2010) zdůrazňuje důležitost času stráveného v hnízdě jako důležitou charakteristiku rodičovského chování, jelikož i dospělá zvířata zůstávají v blízkém kontaktu nejen s novorozenci, ale také se staršími mláďaty, které již dokážou udržet vlastní teplotu těla. Společné hnízdění udržuje pouto mezi skupinově žijícími zvířaty. Dalším důležitým projevem péče je olizování, které je potřebné pro normální vývoj mláďat. To se později změní na vzájemné čištění srsti. U zvířat ztvárňuje scelovací funkci, poskytuje údržbu těla a zpevňuje sociální vztahy jak mezi rodiči a mláďaty, tak mezi mláďaty a rodiči navzájem.

Nejčastějšími sledovanými prvky rodičovského, potažmo otcovského, chování v prostudovaných pracích jsou přítomnost samce v hnízdě s mláďaty (62,50 %), kam se dají zařadit i prvky chování jako je olizování mláďat (43,75 %), čištění srsti (68,75 %) a zahřívání mláďat (68,75 %), které je pouze specifitější chování vně hnízda. Dohromady jsou tyto 4 prvky zastoupené ve všech daných pracích. Vracení mláďat do hnízda sleduje 68,75 % prací a různým prvkům nepřímé péče jako je stavba a úprava hnízda, skladování potravy a stavba tunelů se věnuje 62,50 % vybraných prací. Pouze 56,25 % prací se věnuje rodičovskému chování mimo hnízdo. Kojení jako prvek rodičovského chování pochopitelně není předmětem zkoumání (viz. Tab. 1 v příloze).

Tyto prvky chování však mohou být u různých druhů různě intenzivní a u některých i chybět. Například potkani svá mláďata pohotově vrací do hnízda při jeho opuštění, ale hraboš preriiový ne (McGuire & Novak 1984; Oliveras & Novak 1986; Lonstein & Vries 1999; Lonstein & Vries 2000). Otcovská péče také může kolísat podle vlivu prostředí (McCarty & Southwick 1977; Korpimaki et al. 1994; Getz et al. 1994; Schradin & Pillay 2004; McGuire et al. 2007; Silva et al. 2008,).

Studium sociálního chování v laboratoři může být výzvou, jelikož je mnoho aspektů sociálního chování optimálně vyjádřeno pouze za určitých podmínek. Kromě toho je sociální chování citlivé na environmentální faktory, které jsou v chovech běžně ovlivňovány. Důležitá je doba trvání a načasování pokusů, fotoperioda, minimalizace hluku a stresu, správné teplotní a pachové podmínky (Wersinger & Martin 2009).

Samotné pokusy jsou často ovlivněny nedostačujícími podmínkami pro zvířata při pokusech, obzvláště co se týče velikosti pokusné nádoby a dostatečného množství úkrytů a hnízdního materiálu. Takové podmínky mohou podněcovat vznik otcovské péče (McGuire & Novak 1984; Oliveras & Novak 1986; McGuire & Bemis 2007; Gromov 2009; Gromov 2010). McCarty & Southwick (1977) zkoumali v laboratorních podmínkách křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus*) v plastových boxech s velmi malými rozměry (44 x 19 x 22cm) a samci v nich trávili čas v hnízdě se samicemi a mláďaty. Samci pečovali o mláďata hlavně olizováním a to i přestože k nim samice byly vysoce agresivní. Zmenšený prostor stěžuje samici odhánění samce od hnízda, zvláště v době porodu a před odstavením mláďat (McGuire & Bemis 2007). Pokud byli chováni ve velkém prostoru 4,3 m² se 4 hnízdy a běhacím kolečkem, samci byli v hnízdě pouze během březosti samice a po porodu se separovali (Xia & Miller 1988).

Úkryty jsou též kritickým prvkem u hrabošů držených v zajetí, jelikož je to nejdůležitější prvek v biotopu ovlivňující lokální distribuci hrabošů v přírodní populaci (McGuire & Bemis 2007). Mnoho druhů hrabošů si staví hnízda v podzemních norách nebo na zemi v trávě a tvoří si v okolí chodby ve vegetaci (Getz 1985). Samci se v zajetí zdržují více času v hnízdě než je jejich přirozeným chováním, pokud je to jediný možný úkryt nebo je málo hnízdního materiálu (McGuire & Novak 1984; McGuire & Bemis 2007).

Nakonec je potřeba podtrhnout důležitost nepříbuzenského krytí zvířat v chovu, společně s pářením s divokými jedinci. Umělá selekce a drift mohou vézt až ke změně chování zvířat oproti divoké populaci (Ophir et al. 2007).

7. Pozorování ontogeneze *M. guentheri*

7.1. Hraboš levantský (*M. guentheri*)

Přestože je hraboš levantský poměrně rozšířeným druhem v severní části Středního Východu, odborných prací o tomto hlodavci je jen velmi málo. Donedávna byl dokonce *M. guentheri* pokládán za poddruh hraboše pospolitého (*M. socialis*), který je však pouze blízce příbuzným druhem. *M. socialis* má s hrabošem levantským velmi podobnou ekologii i vzhled, ale rozšíření se liší (Nowak 1991, Tsytulina 2008).

Hraboši levantští žijí v mělkých norách, které jsou 10 - 15cm pod zemí podle Çolaka (1998). McDonald & Barrett (1993) uvádějí hloubku 20cm. Hraboši jsou aktivní po celý rok ve dne i v noci, nehibernují. Ve dne se vyskytují mimo nory a byli viděni ve vlhku i na sněhu (Cohen-Shlagman 1983, Çolak 1998). Obvykle obývají stepy, pastviny a travnaté pláně. Pokud je nedostatek surovin, stahují se na okraje polí a na úhory. Hraboš levantský se živí zelenou vegetací a semeny. Pokud si může vybrat, dává přednost rostlinám (Çolak 1998).

M. guentheri žije v koloniích. Rodinnou skupinu tvoří reprodukční pár, ke kterému se může přidat mladší samice (Gromov 2003). Jiná studie uvádí, že hraboši levantští žijí v páru nebo v rozšířených rodinách skládajících se z rodičovského páru a mladších samic z předchozích vrhů (Libhaber & Eilam 2004). Ve skupině je patrná hierarchie (Gromov 2003). Samec pomáhá s péčí o mláďata. Kromě kojení se podílí na všech činnostech, které obstarává samice, jen méně intenzivně. Může však dojít k situaci, kdy jeden rodič z páru - nejčastěji samec, nutí toho druhého zůstat v hnízdě po dobu, kdy není on sám přítomen v hnízdě. V experimentálních chovech byla také zjištěna nadstandardní péče některých párů, která může mít za úkol utužení sociálních a rodinných vztahů (Libhaber & Eilam 2004).

Mláďata opouští hnízdo až po dosažení pohlavní zralosti (Gromov 2003). Březost u hrabošů levantských trvá 21 dní (Cohen-Shlagman 1984, Çolak 1998). Průměrná velikost vrhu je 5,5 mláďat, kdy se počet mláďat ve vrhu pohyboval mezi 2 až 10 jedinci podle Çolaka (1998). Ovšem Cohen-Shlagman (1984) uvádí průměrný počet 6,1 se škálou 1-10 mláďat ve vrhu. Sexuální zralost nastává 30. den dle Cohen-Shlagmana (1984), podle Çolaka (1998) nastává 30.-35. den vývoje mláďat.

Ontogeneze hraboše levantského se u dvou hlavních prací v mnoha bodech liší (Cohen-Shlagman 1984 – CS, Çolak 1998 – Ç). Nejvýraznější rozdíl je u kompletního oddělení prstů na zadních nohách (CS – 9. den, Ç – 11.-12. den) a bohužel u dvou stěžejních ontogenetických znaků, kterými jsou otevření očí (CS – 10. den, Ç – 16. den) a příjem pevné stravy (CS – 10. den, Ç – 15. den). Mé vlastní pozorování vývoje mláďat *M. guentheri* by mělo ověřit správná data a přiklonit se k jedné ze dvou prací. Zjištěná data poté budou použita pro doplnění matice socio-ekologických a ontogenetických znaků. Do té mělo být také doplněno co nejvíce chybějících dat z literatury.

7.2. Materiál a metodika

7.2.1. Pokusná zvířata a prostory chovu

K pokusům byli použiti hraboši levantští (*M. guentheri*) chovaní na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity. Hraboši byli získáni z chovu v ZOO Plzeň, kteří pochází zřejmě z bulharské divočiny. Nutno dodat, že i přes snahu křížit ty nejméně příbuzné jedince, je již chov vysoce inbrední. Jedná se zhruba o 16. generaci chovanou na fakultě. Krmení byli kompletní krmnou směsí pro hlodavce St-1 a MOK firmy VELAZ, čerstvou zeleninou a k dispozici měli i každý den seno. Voda byla přístupná ve skleněných napáječkách ad libitum.

Hraboši byli chováni v nádobách T4 VELAZ s rozměry 55,5 x 34,5 x 20,0 cm. Boxy jsou umístěny v polosklepních klimatizovaných prostorách se stálou teplotou 22°C a 12hodinovou fotoperiodou. Jako podestýlka byly používány hobliny. Nádoby byly dále vybaveny senem na hnízdní materiál, převráceným rozbitým květináčem a umělohmotnými ruličkami pro úkryt. Pokusné páry hrabošů byly po celou dobu ponechány ve stejné místnosti a za stejných podmínek jako ostatní chovaní jedinci, aby se předešlo stresu ze změny prostředí a aby se co nejvíce zachovaly podmínky, na které jsou hraboši zvyklí. V každém boxu se nacházel jeden pár *M. guentheri* a poté jejich vrh, který byl vždy odstaven ve věku 20 - 21 dní. Samec byl po celou dobu přítomen v boxu.

7.2.2. Metodika pokusů

V jarním období bylo pokusováno několik rodin hrabošů levantských. K pokusům byly použity ty páry, které již odchovaly nejméně jeden vrh a nejednalo se tak o nezkušené rodiče. Podle březosti samice, která je nejčastěji cca 20-25 dní po porodu předešlých mláďat,

byla odhadnuta přibližná doba porodu. Okolo očekávaného porodu byl box denně kontrolován. Po narození mláďat byl spočítán počet živých a mrtvých mláďat, každé bylo jednotlivě prohlédnuto a zváženo a nakonec byla zjištěna i hmotnost samice. To vše probíhalo vždy nejdříve 2 hodiny po porodu, aby samice nebyla pod velkým stresem a mláďata posléze nezabila. Další dny byl opakovaně každý narozený jedinec zvážen a individuálně prohlédnut v rukavicích, které na mláďeti nezanechaly pach člověka. Tyto kontroly byly v 18 až 30 hodinovém intervalu, nejčastěji však přesně ve 24 hodinovém. Na každém jedinci se hlídal vznik vybraných znaků: vibrisy na čumáku, pigment kůže, první srst na dorzální a abdominální straně těla, formace ucha, proříznutí spodních a horních řezáků, oddělení prstů u končetin, příjem pevné stravy, otevření očí a kdy se dá jasně určit pohlaví. Nakonec bylo vybráno několik jedinců, kteří nejlépe odpovídali vývoji v daném věku a ti byli jako vzorový jedinci pro dané stádium vývoje vyfotografováni (viz. Obr. 1-9 v příloze).

7.2.3. Použité přístroje

Pro vážení hrabošů byla použita digitální váha Kern & Sohn typu EMB 220-1 s rozsahem vážení 0,1-220g s přesností na 0,1g. Pro focení byl použit fotoaparát značky Konika Minolta, typ Dimage Z20.

7.3. Výsledky

K experimentu bylo vybráno 6 párů *M. guentheri*, z toho měl každý po jednom vrhu. Dohromady bylo 54 narozených mláďat, z toho 5 bylo narozeno mrtvých a 4 další umřeli pár dní po porodu. Pokusovaných tedy bylo 43 mláďat, z toho 22 samců a 21 samic. Pokusy probíhaly v období od 16. 4. do 18. 5. 2010.

(Jednotlivá ontogenetická data (denní hmotnost mláďat a dny vzniku ontogenetického znaku viz. Tab. 4-17 v příloze)

Tab. 2 – Ontogenetické srovnání vlastních výsledků s 3 dosavadními studiemi, část I

	vibrisy na čenichu	pigment kůže	první srst dorzálně	první srst abdominálně	formace ucha	spodní řezáky	horní řezáky
Cohen-Shlagman 1983	-	-	4	7	-	5	5
Çolak 1998	0	2	2	7	-	2. - 3.	7
Çolak 1999	-	-	-	-	-	3	6
Výsledky pozorování	0,0	0,0	1,1	4,2	2,2	4,0	5,2

Tab. 3 – Ontogenetické srovnání vlastních výsledků s 3 dosavadními studiemi, část II

	začínající oddělení předních prstů	kompletní oddělení předních prstů	začínající oddělení zadních prstů	kompletní oddělení zadních prstů	jasná determinace pohlaví	příjem pevné stravy	otevření očí
Cohen-Shlagman 1983	-	7	-	9	-	10	10
Çolak 1998	-	5. - 8.	-	11. - 12.	-	15	16
Çolak 1999	-	-	-	-	-	15	-
Výsledky pozorování	5,9	7,9	7,3	10,4	5,9	8,8	10,7

Výsledná ontogenetická data se blíží více datům získaným u izraelských *M.guentheri*, tedy pokusům Cohen-Shlagmana (1983) a ne ontogenezi Çolaka (1998) z Turecka. Nedávná studie ukázala, že na území Turecka a Bulharska žije jiný druh hraboše, nyní popsáný jako *Microtus hartingi* (Yiğit et al. 2010). Donedávna byl vydáván za *M. guentheri* a je možné, že právě ontogenetická práce Cohen-Shlagmana (1983) se týkala tohoto nového druhu. Na druhou stranu to vypadá, že mnou zkoumaní *M. guentheri* jsou skutečně druh *M. guentheri*, i když pochází zřejmě z Bulharska. Zjištěný původ zvířat však není zcela jistý vzhledem ke složitému zpětnému dohledání původu.

Data byly přidány do matice socio-ekologických a ontogenetických znaků. Do tabulky bylo také doplněno co nejvíce chybějících dat z literatury. Bylo doplněno 45 znaků ke 12 druhům (viz. Tab. 18 a 19 v příloze). Barevná data jsou mnou dohledané informace, ke kterým jsou v Tab. 19 uvedené citace. Jestliže byla data u jednoho druhu čerpána z více zdrojů, jsou data barevně odlišena. Tmavé číslice jsou data RNDr. Věry Pavelkové, Ph.D. Tyto data budou přidána k probíhajícímu sběru dat a vyhodnocena v příštích letech.

8. Závěr

I když se nabízela možnost, že reprodukční strategie koreluje se sociálním systémem hrabošovitých, poslední studie ukázala, že tomu tak není. Je však možné, že reprodukční systém souvisí s otcovskou péčí (Elišková 2009). Při srovnání dvou metodicky podobných prací docházíme k tomu, že dva monogamní a ekologicky podobné druhy hrabošů *M. ochrogaster* a *L. lagurus* se procentuálně odlišně starají o mláďata vzhledem k času stráveným v hnízdě u samic, ale u samců zůstává péče podobně intenzivní (Smorkatcheva 2003; Gromov 2010). Bohužel se zatím jedná o ojedinělé studie svého druhu, zvláště co se podobné metodiky týče. Těžko tedy můžeme odhadovat, jestli se jedná o náhodu nebo se skutečně reprodukční systém váže na otcovskou péči. Je potřeba nadále zkoumat, co vše může chování samic a samců ovlivňovat kromě zmíněné reprodukční strategie.

Osobně si myslím, že největší vliv na reprodukční systém mají environmentální faktory. Limitující prvky jako je nedostatek potravy nebo kolísající teplota mají dle mnoha výzkumů jednoznačné důsledky na změnu chování (Schradin & Pillay 2004; Silva et al. 2008;), což se nedá říci o zbylých oblastech výzkumu sociálního chování.

Výzkum genetického pozadí v sociálním uspořádání hrabošů přinesl na mnoho věcí nové pohledy. Potvrdilo se, že druhy označované za monogamní jsou skutečně pouze sociálně monogamní (Solomon et al. 2004; Ganey et al. 2009; Borkowska et al. 2009). Samci se často starají o cizí mláďata, což je velmi nevýhodné pro jejich geny. Proč se tak děje? Je možné, že samci, kteří nejsou dostatečně vynalézaví na to, aby neustále oplodňovali samice a zároveň se nemuseli starat o mláďata, na toto chování rezignovali a radši se snaží o genetickou monopolizaci jedné partnerky i přes risk, že ne vždy budou vychovávat vlastní mláďata.

Faktorů, které mohou ovlivňovat sociální a reprodukční chování je velmi mnoho. Proto je potřeba, aby se metodika pokusů na rodičovské chování sjednotila. Je zjevné, že podmínky laboratorního chovu mohou významně měnit charakter rodičovského chování. Omezený prostor, nedostatek krytu a hnízdního materiálu v laboratorním prostředí může podporovat vznik otcovské péče (McGuire & Bemis 2007; Gromov 2010). V případě jednotné a optimální metodiky pokusů a pokusného prostředí dojde ke zkvalitnění pokusů a výsledků. Data z takových prací se navíc poté mohou použít do souhrnné matice a je možné, že se

v budoucnu ukáže nejpravděpodobnější a nejzásadnější vliv na rodičovské chování nebo aspoň cesta, kudy se ubírat ve výzkumu dále.

9. Literatura

- **Adrian, O., Brockmann, I., Hohoff, Ch., Sachser, N.** (2005). Paternal Behaviour in Wild Guinea Pigs: A Comparative Study in Three Closely Related Species with Different Social and Mating Systems. *Journal of Zoology* 265: 97-105.
- **Anděra, M.** (1999). Svět zvířat II – savci (2), Albatros, 106-109.
- **Bashenina, N. V.** (1994). Territorial'naya struktura populyacii. Obyknoennaya polevka: vidy-dvojniki. Nauka pp. 288-289. [in Russian]
- **Boonstra, R., Gilbert, B. S., Krebs, C. J.** (1993). Mating Systems and Sexual Dimorphism in Mass in Microtines. *Journal of Mammalogy* 74: 224-229.
- **Borkowska, A., Borowski, Z., Krysiuk, K.** (2009). Multiple Paternity in Free-living Root Voles (*Microtus oeconomus*). *Behavioural Processes* 82: 211-213.
- **Boyce, C. C. K. & Boyce, J. L.** (1988). Population Biology of *Microtus arvalis*. 1. Lifetime Reproductive Success of Solitary and Grouped Breeding Females. *Journal of Animal Ecology* 57: 711-723.
- **Brown, R. E.** (1993). Hormonal and Experiential Factors Influencing Parental Behaviour in Male Rodents: an Integrative Approach. *Behavioural Processes* 30: 1–28.
- **Caroli, L., Capizzi, D., Luiselli, L.** (2000). Reproductive Strategies and Life-history Traits of the Savi's Pine Vole, *Microtus savii*. *Zoological Science* 17: 209-216.
- **Cohen-Shlagman L., Yom-Tov Y., Hellwing S.** (1984). The Biology of the Levant Vole, *Microtus guentheri* in Israel: I. Population Dynamics in the Field. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 49: 135-147.
- **Çolak, E., Sözen, M., Yiğit, N.** (1998). A Study on Ecology and Biology of *Microtus guentheri*, Danford and Alston, 1880 (Mammalia: Rodentia) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology* 22, 289-296.
- **Cole, R. F., Wilson, D. E.** (2010). *Microtus miurus* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species* 42: 75-89.

- **Cushing, B. S., Martin, J. O., Young, L. J., Carter, C. S.** (2001). The Effects of Peptides on Partner Preference Formation Are Predicted by Habitat in Prairie Voles. *Hormones and Behavior* 39: 48-58.
- **Dewsbury, D. A.** (1981). An Exercise In the Prediction Of Monogamy In the Field From Laboratory Data On 42 Species Of Muroid Rodents. *The Biologist* 63: 138-162.
- **Elišová M.** (2009). Rodičovské chování a jeho vztah k sociálnímu a reprodukčnímu systému u hrabošů (*Microtus*, Arvicolinae). [Parental Behaviour and Its Relationship To Social and Reproductive System in Voles (*Microtus*, Arvicolinae)]. Master Thesis, in Czech - 38 pp., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- **Fernández-Salvador, R., García-Perea, R., Ventura, J.** (2001). Reproduction and Postnatal Growth of the Cabrera Vole, *Microtus cabreræ*, in Captivity. *Canadian Journal of Zoology*: 79: 2080-2085.
- **FitzGerald, R. W. & Madison, D. M.** (1983). Social Organization of a Free-ranging Population of Pine Voles, *Microtus pinetorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 183-187.
- **Gaisler, J., Zejda, J.** (1995). Savci. *Aventinum*, 314-317.
- **Gajda, A. M., Brooks, R. M.** (1993). Paternal Care in Collared Lemmings (*Dicrostonyx richardsoni*): Artifact or Adaptation?. *Arctic* 46: 312-315.
- **Ganev, I. V., Solomon, N. G., Lucia, K. E., Keane, B.** (2009). Multiple Captures of Adult Prairie Voles are Correlated with Residency Status and Genetic Parentage. *Journal of Mammalogy* 90: 696-703.
- **Getz, L. L.** (1972). Social Structure and Aggressive Behavior in a Population of *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy* 53: 310-317.
- **Getz, L. L.** (1985). Habitats. In: Tamarin, R. H. (1985). *Biology of New World Microtus*. American Society of Mammalogists, 286-309.
- **Getz, L. L. & Carter, C. S.** (1980). Social Organization in *Microtus ochrogaster* Populations. *Biologist* 62: 56-69.

- **Getz, L. L. & Carter, C. S.** (1996). Prairie-vole Partnerships. *American Scientist* 84: 56-62.
- **Gezt, L. L., Carter, C. S., Gavish, L.** (1981). The Mating System of the Prairie Vole, *Microtus ochrogaster*: Field and Laboratory Evidence for Pair-bonding. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 189-194.
- **Getz, L.L., McGuire, B.** (1993). A Comparison of Living Singly and in Male–female Pairs in the Prairie Vole, *Microtus ochrogaster*. *Ethology* 94: 265-278.
- **Getz, L. L., McGuire, B., Carter, C. S.** (2003). Social Behavior, Reproduction and Demography of the Prairie Vole, *Microtus ochrogaster*. *Ethology Ecology & Evolution* 15: 105-118.
- **Getz, L. L., McGuire, B., Hofmann, J. E., Pizzuto, T., Frase, B.** (1994). Natal Dispersal and Philopatry in Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*) – Settlement, Survival and Potential Reproductive Success. *Ethology Ecology & Evolution* 6: 267-284.
- **Gromov, V. S.** (2003a). Territorial Structure and Social Organization in the Brandt's Vole (*Lasiopodomys brandti*) Under Semi-natural Conditions. *Zoologicheskyy Zhurnal* 82: 852-861. [in Russian]
- **Gromov, V. S.** (2003b). Social Structure of Family Groups in the Social Vole *Microtus socialis* under Laboratory and Semi-natural Conditions. *Zoologicheskyy Zhurnal* 82: 94-103. [in Russian]
- **Gromov, V. S.** (2005). Types of Spatial and Ethological Population Structure in Rodents. *Zoologicheskyy Zhurnal* 84: 1003-1014. [in Russian].
- **Gromov, V. S.** (2007). Parental Care in Captive Social Vole (*Microtus socialis*). *Zoologicheskyy Zhurnal* 86: 1389-1397. [in Russian].
- **Gromov, V. S.** (2009). Parental Care in Captive Red-Backed Vole (*Clethrionomys rutilus*). *Contemporary Problems of Ecology* 2: 269-274.
- **Gromov, V. S.** (2010). Interactions in Family Pairs and Parental Care in Captive Steppe Lemmings (*Lagurus lagurus*). *Contemporary problems of Ecology* 3: 133-139.
- **Hagen, H. a spol.** (2001). *Zoologická encyklopedie – Savci*, Knížní klub, 42-51.
- **Hanzák, J., Veselovský, Z.** (1965). *Světlem zvířat, 1. díl – savci*, Albatros, 239-250.

- **Huo, Y., Wan, X., Wolff, J. O., Wang, G., Thomas, S., Iglay, R. B., Leopold, B. D., Liu, W.** (2010). Multiple Paternities Increase Genetic Diversity of Offspring in Brandt's Voles. *Behavioural Processes* 84: 745-749.
- **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: 1257-1263.
- **Kleiman, D. G.** (1977). Monogamy in Mammals. *Quarterly Review of Biology* 52: 39-69
- **Korpimäki, E., Norrdahl, K., Valkama, J.** (1994). Reproductive Investment under Fluctuating Predation Risk – Microtine Rodents and Small Mustelids. *Evolutionary Ecology* 8: 357-368.
- **Kozakiewicz, M., Choluj, A., Kozakiewicz, A., Sokol, M.** (2009). Familiarity and Female Choice in the Bank Vole – Do Females Prefer Strangers? *Acta Theriologica* 54: 157-164.
- **Lemskaya, N. A., Romanenko, S. A., Golenishchev, F. N.** et al. (2010). Chromosomal Evolution of *Arvicolinae* (*Cricetidae*, *Rodentia*). III. Karyotype Relationships of Ten *Microtus* Species. *Chromosome Research* 18: 459-471.
- **Libhaber N., Eilam D.** (2002). Social Vole Parents Force Their Mates to Baby-sit. *Developmental Psychobiology* 41: 236-240.
- **Libhaber, N. & Eilam, D.** (2004). Parental Investment in Social Voles Varies and Is Relatively Independent of Litter Size. *Journal of Mammalogy* 85: 748-755.
- **Lonstein, J. S., De Vries, G. J.** (1999). Comparison of the Parental Behavior of Pair-bonded Female and Male Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). *Physiology & Behavior* 66: 33-40.
- **Lonstein, J. S., De Vries, G. J.** (2000). Sex Differences in the Parental Behavior of Rodents. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 24: 669-686.
- **Ludwig, R.** (1984). *Microtus richardsoni*. *Mammalian Species* 223: 1-6.
- **Madison, D. M.** (1980). Space Use and Social Structure in Meadow Voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7: 65-71.

- **McCarty, R., Southwick, Ch.** (1977). Patterns of Parental Care in Two Cricetid Rodents, *Onychomys-torridus* and *Peromyscus-leucopus*. *Animal Behaviour* 25: 945-948.
- **McDonald, D., Barret P.** (1993). *Collins Field Guide Mammals of Britain & Europe*. Harper Collins Publisher, 240-257.
- **McGraw-Hill** (1990). *Grzimek's Encyclopedia of Mammals*, Vol. 3, McGraw-Hill Publishing Company: 226-257.
- **McGuire, B., Bemis, W. E.** (2007). Litter Size Influences Maternal but Not Paternal Care in Three Species of Voles, As Measured By Nest Attendance. *Journal of Mammalogy* 88: 1420-1426.
- **McGuire, B., Novak, M.** (1984). A Comparison of Maternal Behaviour in the Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*), Prairie Vole (*M. ochrogaster*) and Pine Vole (*M. pinetorum*). *Animal Behaviour* 32: 1132-1141.
- **McGuire, B., Novak, M.** (1986). Parental Care and Its Relationship to Social Organization in the Montane Vole (*Microtus montanus*). *Journal of Mammalogy* 67: 305-311.
- **McGuire, B., Parker, E., Bemis, W. E.** (2007). Sex Differences, Effects of Male Presence and Coordination of Nest Visits in Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*) During the Immediate Postnatal Period. *The American Midland Naturalist* 157: 187-201.
- **Nazarova, G. G., Evsikov, V. I.** (2010). Physical State of Mother at the Period of Pregnancy and Sexual Maturation of Descendants Sons of the Water Vole (*Arvicola terrestris L.*). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* 46: 173-178.
- **Nowak, R. M.** (1991). *Walker's Mammals of the World*, Vol. II, John Hopkins University Press, 739-758.
- **Oliveras, D., Novak, M.** (1986). A Comparison of Paternal Behaviour in the Meadow Vole *Microtus pennsylvanicus*, the Pine Vole *M. pinetorum* and the Prairie Vole *M. ochrogaster*. *Animal Behaviour* 34: 519-526.
- **Ophir, A. G., Phelps, S. M., Sorin, A. B., Wolff, J. O.** (2007). Morphological, Genetic, and Behavioral Comparisons of Two Prairie Vole Populations in the Field and Laboratory. *Journal of Mammalogy* 88: 989-999.

- **Ratkiewicz, M. & Borkowska, A.** (2000). Multiple Paternity in the Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*): Field and Experimental Data. *Mammalian Biology* 65: 6-14.
- **Roberts, R. L., Williams, J. R., Wang, A. K., Carter, C. S.** (1998). Cooperative Breeding and Monogamy in Prairie Voles: Influence of the Sire and Geographical Variation. *Animal Behaviour* 55: 1131-1140.
- **Robovský, J., Říčánková, V. & Zrzavý, J.** (2008). Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): Utility of Morphological and Molecular Data Sets In a Recently Radiating Clade. *Zoologica Scripta* 37: 571–590.
- **Sachser, N., Schwarz-Weig, E., Keil, A., Epplen, J. T.** (1999). Behavioural Strategies, Testis Size, and Reproductive Success in Two Caviomorph Rodents with Differing Mating Systems. *Behaviour* 136: 1203-1217.
- **Schradin, C. & Pillay, N.** (2004). The Influence of the Father on Offspring Development in the Striped Mouse. *Behavioral Ecology* 16: 450-455.
- **Schradin, C. & Pillay, N.** (2005). Intraspecific Variation in the Spatial and Social Organization of the African Striped Mouse. *Journal of Mammalogy* 86: 99-107.
- **Silva, R. B. & Vieira, E. M.** (2006). Sobre ratos e pandas. *Ciência Hoje* 38: 69–72. [in Portugese]
- **Silva, R. B., Vieira, E. M., Izar, P.** (2008). Social Monogamy and Biparental Care of the Neotropical Southern Bamboo Rat. *Journal of Mammalogy* 89: 1464-1472.
- **Smorkatcheva, A.** (2003). Parental Care in the Captive Mandarin Vole, *Lasiopodomys mandarinus*. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1339-1345.
- **Solomon, N. G.** (1993). Comparison of Parental Behavior in Male and Female Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). *Canadian Journal of Zoology* 71: 434-437.
- **Solomon, N. G., Keane, B., Knoch, L. R., Hogan, P. J.** (2004). Multiple Paternity in Socially Monogamous Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). *Canadian Journal of Zoology* 82: 1667-1671.

- **Stallings, J. R., Kierulff, M. C. M., Silva, L. F. B. M.** (1994). Use of Space and Activity Patterns of Brazilian Bamboo Rats (*Kannabateomys amblyonyx*) in Exotic Habitat. *Journal of Tropical Ecology* 10: 431-438.
- **Stubbe, A. & Endepols, S.** (1990). Acoustic Communication of Young and Parental Response in *Microtus brandti* (Radde, 1861). *Zoologische Jahrbuecher Systematik* 117: 383-397. [in German]
- **Stubbe, A., Janke, S.** (1994). Some Aspects of Social Behaviour in the Vole *Microtus brandti* (Radde, 1861). *Polish Ecological Studies* 20: 449-457.
- **Tang-Martínez, Z.** (2003). Emerging Themes and Future Challenges: Forgotten Rodents, Neglected Questions. *Journal of Mammalogy* 84: 1212-1227.
- **Trivers, R. L.** (1972). Parental Investment and Sexual Selection. In: Campbell, B., *Sexual Selection and the Descent of Man*, Aldine-Atherton, 136-179.
- **Tsytsulina, K., Kryštufek, B., Yiğit, N., Bukhnikashvili, A. & Shenbrot, G.** (2008). *Microtus socialis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 15 November 2010.
- **Wang, Z., Novak, M.** (1992). Influence of the Social Environment on Parental Behavior and Pup Development of Meadow Voles (*Microtus pennsylvanicus*) and Prairie Voles (*M. ochrogaster*). *Journal of Comparative Psychology* 106: 163-171.
- **Webster, A. B., Brooks, R. J.** (1981). Social Behavior of *Microtus pennsylvanicus* in Relation to Seasonal Changes in Demography. *Journal of Mammalogy* 62: 738-751.
- **Wersinger, S. R., Martin, L. B.** (2009). Optimization of Laboratory Conditions for the Study of Social Behavior. *Ilar Journal* 50: 64-80.
- **Wilson, S. C.** (1982). Parent-young Contact in Prairie and Meadow Voles. *Journal of Mammalogy* 63: 300-305.
- **Wolff, J.O.** (1985). Behavior. In: Tamarin, R.H., *Biology of New World Microtus*. American Society of Mammalogists, 340-366.

- **Wolff, J. O., Mech, S. G., Dunlap, A. S., Hodges, K. E.** (2002). Multi-male Mating by Paired and Unpaired Female Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). *Behaviour* 139: 1147-1160.
- **Wu, R., Yuan, A., Yuan, Q., Guo, R., Tai, F., Song, Z., Yu, Ch.** (2011). Comparison of Sociability, Parental Care and Central Estrogen Receptor Alpha Expression Between Two Populations of Mandarin Voles (*Microtus mandarinus*). *Journal of Comparative Physiology A* 197: 267-277.
- **Xia, X. H., Millar, J. S.** (1988). Paternal Behavior by *Peromyscus-leucopus* in Enclosures. *Canadian Journal of Zoology* 66: 1184-1187.
- **Yiğit, N., Kankilic, T., Colak, E.** (2007). Reproductive Biology and Postnatal Development of *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 (Mammalia: Rodentia) Distributed in Turkey. *Turkish Journal of Zoology* 31: 287-294.
- **Yiğit, N., Markov, G., Çolak, E., Kocheva, M., Akdi, Y.** (2010). Contributions to Taxonomy and Morphological Diversity of the “guentheri” group vole (Mammalia: Rodentia) in the Southeast of the Balkan Peninsula. In: 12th Rodens et Spatium, The International Conference on Rodent Biology, 19-23 July 2010, Zonguldak, Turkiye, 39-39.
- **Yu, X. & Fang, J.** (2003). A Preliminary Study on Effects of Kinship on Parental Care and Infanticide of Brandt's Voles (*Microtus brandti*). *Acta Theriol. Sin.* 23: 326-331. [in Chinese]
- **Yu, X., Sun, R., Fang, J.** (2005). Effect of Kinship on Parental Care and Infanticide in Brandt's Voles (*Microtus brandti*). *Biologia, Bratislava* 60: 221-226.

10. Příloha



Obr. 1 – Mládě krátce po porodu – slepé, hluché, bez srsti, bez pigmentu, má vibrisy



Obr. 2 – Různé stupně formace ucha u tří různě starých mláďat



Obr. 3 – První srst abdominálně



Obr. 4 – Již viditelné horní i dolní řezáky



Obr. 5 – Lehce rozeznatelné pohlaví – vlevo samec, vpravo samice (viditelné struky)



Obr. 6 – Vpravo nahoře oddělené prsty u přední packy, u dolní ještě ne zcela, vlevo dole již kompletní oddělení prstů na zadní končetině



Obr. 7 – Otevření očí



Obr. 8 – Týdenní mláďata v hnízdě



Obr. 9 – Mláďata krátce před odstavem

Tab. 1 - Tabulka pozorovaných znaků rodičovského chování u studovaných prací (1 - je přítomen, 0 - není přítomen)

	přítomnost v hnízdě	olizování	čistění srsti	zahřívání mláďat bez kojení	vracení ml. do hnízda	kontakt s ml. mimo hnízdo	vlastní aktivity	stavba hnízda	nošení jídla	tvorba tunelů
McGuire & Novak 1986	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
Stubbe & Janke 1994	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1
Gromov 2010	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0
McGuire & Novak 1984	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1
Wang & Novak 1992	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0
Oliveras & Novak 1986	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1
Smorkatcheva 2003	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1
Stone et al. 2009	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lonstein & De Vries 1999	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Yu et al. 2005	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
Libhaber & Eilam 2004	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
Wu et al. 2011	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1
Libhaber & Eilam 2002	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Gajda & Brooks 1993	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
McGuire et al. 2007	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0
Eliášová 2009	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
	10 (62.50%)	7 (43.75%)	11 (68.75%)	11 (68.75%)	11 (68.75%)	3	9	8	6	7
							9 dohr. (56.25%)		9 dohr. (56.25%)	

Tab. 4 - Denní hmotnost mláďat hraboše levantského při pozorování ontogeneze (box 2)

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
box 2	3,2	5,1	5,2	5,8	6,2	7,3	8,0	8,9	10,6	10,7	11,5	10,4	12,2	13,6	13,0	16,0	18,7	17,1	21,0	22,0	22,0
	4,0	4,6	5,3	5,8	7,1	7,5	7,8	8,8	9,6	10,5	11,0	12,6	12,5	13,1	14,8	13,3	16,1	18,7	22,4	23,5	22,9
nar. 16.4.	4,0	5,0	5,5	5,9	6,3	7,5	8,3	8,9	9,9	9,3	11,0	11,6	13,2	12,0	12,4	14,9	19,5	19,8	19,6	24,8	23,7
	3,4	4,9	5,2	5,9	6,3	7,1	8,6	8,3	8,1	11,8	10,2	11,4	12,0	14,3	13,3	16,7	18,9	19,8	19,9	20,7	22,0
9 juv	3,8	4,8	4,2	5,0	6,4	7,4	7,8	7,7	8,7	10,7	11,2	12,4	11,4	12,7	12,7	15,0	18,6	18,1	21,6	25,2	25,7
	4,2	4,7	5,4	5,8	5,1	7,2	6,6	9,6	9,8	9,5	9,7	11,4	12,1	13,5	13,2	13,7	16,4	20,0	21,7	22,0	23,3
♂4,♀5	4,4	3,8	5,5	5,8	6,7	7,7	7,1	8,7	9,5	10,9	11,6	11,4	13,4	13,0	13,7	14,8	16,8	17,5	19,5	22,2	23,2
	4,1	4,9	5,7	4,6	5,4	6,3	8,3	9,1	9,7	10,7	11,1	11,8	11,3	12,2	14,5	16,4	17,4	20,7	22,9	21,6	26,0
Průměr	4,1	4,7	6,2	6,2	5,9	8,3	7,3	9,9	11,2	12,0	10,6	12,3	14,3	14,1	13,6	16,5	17,4	19,2	21,5	24,3	
	3,9	4,7	5,2	5,6	6,2	7,1	7,9	8,6	9,5	10,6	11,0	11,5	12,3	13,2	13,5	14,9	17,7	18,8	20,9	22,6	23,6

Tab. 5 - Denní hmotnost mláďat hraboše levantského při pozorování ontogeneze (box 3)

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
box 3	3,8	3,9	4,7	4,8	5,6	5,9	7,6	7,4	8,6	9,9	10,5	10,9	11,4	11,9	12,9	14,5	17,0	17,2	21,1	20,7	22,0
	3,4	4,2	4,2	4,7	6,1	6,7	7,3	7,6	9,2	9,4	10,1	11,0	11,4	12,0	13,2	14,2	15,3	18,1	19,9	19,8	24,2
nar. 17.4.	3,5	3,8	4,6	5,1	6,1	6,2	7,3	7,6	8,7	9,8	10,7	11,5	11,9	12,0	13,2	14,0	15,7	19,1	19,4	21,6	22,3
	3,6	3,8	4,2	4,7	6,0	6,7	6,7	8,1	9,5	9,9	10,2	10,8	12,2	12,1	12,4	14,3	14,9	16,9	18,9	21,5	23,4
9 juv	3,3	4,1	4,6	5,3	5,5	6,1	6,7	8,3	9,1	9,3	10,7	11,4	11,1	12,9	13,6	13,3	17,4	17,8	18,7	20,0	23,9
	3,9	3,9	4,3	5,2	5,6	6,1	6,7	7,5	8,5	9,1	10,8	11,6	11,3	11,8	12,4	14,4	16,0	16,9	18,9	20,0	24,2
♂4,♀5	3,9	4,3	4,4	4,6	5,6	6,7	7,4	8,1	9,5	10,1	10,0	11,0	12,4	12,6	12,8	15,8	16,3	18,3	20,1	22,2	22,3
	3,5	4,2	4,2	5,2	6,0	6,7	6,6	8,3	8,7	9,2	10,2	11,5	11,4	12,6	12,8	15,5	15,7	19,0	19,9	21,8	22,2
Průměr	3,8	4,0	4,7	4,6	5,4	6,2	6,8	7,5	8,6	9,1	9,9	10,8	12,1	12,3	12,7	14,0	16,5	17,2	19,4	20,0	23,0
	3,6	4,0	4,4	4,9	5,8	6,4	7,0	7,8	8,9	9,5	10,3	11,2	11,7	12,2	12,9	14,4	16,1	17,8	19,6	20,8	23,1

Tab. 6 - Denní hmotnost mláďat hraboše levantského při pozorování ontogeneze (box 5)

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
box 5	4,3	4,3	5,3	6,3	6,0	7,7	6,9	7,9	9,1	10,0	9,2	10,1	9,4	11,3	14,0	12,0	14,0	11,4	19,8	11,9	22,9
nar. 20.4.	3,8	4,8	4,9	5,7	7,0	6,6	8,7	8,8	8,5	8,2	11,6	12,3	10,8	13,7	11,5	13,9	15,7	18,3	10,5	22,7	17,8
8 juv	3,9	3,9	5,5	6,1	6,3	7,9	7,6	9,1	7,5	9,1	10,8	11,1	13,3	13,8	12,9	11,7	16,2	17,4	21,1	16,3	24,9
♂ 6.02	3,9	4,8	3,9	5,3	6,6	7,2	7,1	8,6	9,6	9,4	8,3	12,5	10,3	12,4	13,2	14,0	11,9	12,2	19,9	19,7	22,6
	4,1	3,4	5,0	5,6	6,4	8,2	8,6	8,4	9,3	8,7	12,1	11,4	11,8	10,1	11,0	10,7	15,0	15,9	11,2	13,1	21,2
	3,0	4,3	4,5	5,9	4,9	5,7	8,3	6,5	10,2	11,0	10,7	9,0	12,2	12,7	14,7	14,9	15,1	18,5	21,2	23,4	14,3
	4,3	4,4	5,2	5,2	6,0	6,5	7,7	7,7	8,4	10,9	9,7	9,6	13,1	12,8	12,9	15,4	11,6	17,4	14,6	21,1	24,5
	3,0	4,9	4,8	4,3	6,4	7,2	6,1	9,5	10,0	10,0	10,2	11,1	12,2	10,5	10,2	14,1	10,6	10,3	18,0	21,5	14,0
	3,5	2,9	2,6																		
Průměr	3,8	4,2	4,6	5,6	6,2	7,1	7,6	8,3	9,1	9,7	10,3	10,9	11,6	12,2	12,6	13,3	13,8	15,2	17,0	18,7	20,3

Tab. 7 - Denní hmotnost mláďat hraboše levantského při pozorování ontogeneze (box 7)

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
box 7	4,4	4,8	4,3	4,8	6,6	7,4	8,1	8,6	10,1	10,3	10,8	11,6	11,9	11,6	14,1	14,8	17,1	17,3	21,2	23,4	20,3
nar. 16.4.	4,3	4,6	5,1	5,9	6,1	6,2	8,2	7,8	9,8	10,3	10,5	10,5	12,4	12,7	13,4	13,9	13,9	18,5	19,7	19,0	22,8
4 juv. 02.02	4,7	4,8	5,3	5,7	5,2	7,1	7,7	9,1	9,4	9,3	9,7	10,5	11,1	13,4	12,5	15,4	17,6	19,1	17,4	22,0	24,2
	3,7	3,8	5,4	5,9	6,3	7,5	6,9	9,1	8,9	9,8	10,0	11,1	11,2	12,0	12,0	11,6	15,9	15,2	21,4	23,1	24,4
Průměr	4,3	4,5	5,0	5,6	6,1	7,1	7,7	8,7	9,6	9,9	10,3	10,9	11,7	12,4	13,0	13,9	16,1	17,5	19,9	21,9	22,9

Tab. 8 - Denní hmotnost mláďat hraboše levantského při pozorování ontogeneze (box 8)

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
box 8	2,8	2,6	4,0	4,3	5,2	5,7	6,8	5,4	8,6	8,9	9,3	10,7	10,7	11,9	13,6	13,0	15,3	14,3	18,9	19,0	19,1
nar. 22.4.	2,9	3,3	3,6	4,5	5,3	6,0	6,5	7,7	7,7	9,3	10,2	10,5	11,3	10,9	11,5	14,4	14,7	15,0	19,9	17,8	23,9
8. juv	3,2	3,2	2,9	4,7	5,2	5,0	5,9	7,4	8,6	8,6	10,2	10,0	11,1	11,6	11,2	10,3	13,4	16,7	11,5	18,7	20,1
♂3,♀5	3,3	3,2	3,7	3,7	4,9	4,9	5,8	8,0	8,4	9,5	9,5	10,6	10,3	12,5	12,3	12,0	14,1	17,5	16,1	22,2	15,0
Průměr	3,1	2,9	3,4	4,1	4,7	5,4	6,2	7,2	8,2	9,1	9,8	10,3	10,9	11,4	12,0	12,7	13,9	15,4	17,1	19,0	20,1

Tab. 9 - Denní hmotnost mláďat hraboše levantského při pozorování ontogeneze (box 9)

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
box 9	4,7	5,2	5,7	6,8	6,9	7,6	9,1	10,3	10,7	10,6	12,2	12,8	12,5	13,6	11,1	18,3	14,1	15,3	21,2	24,0	22,4
nar. 22.4.	4,5	5,0	5,6	6,8	6,1	8,3	7,7	9,7	10,9	11,5	12,1	10,7	13,1	13,9	12,9	13,1	18,9	16,6	18,1	22,3	23,6
5. juv	4,7	4,1	6,0	6,0	7,2	8,0	8,3	8,6	10,2	11,0	10,3	11,6	12,5	12,7	13,1	13,6	16,7	22,2	20,1	23,5	26,4
♂1,♀4	4,2	5,3	6,1	6,4	7,4	8,6	8,9	10,1	9,8	11,5	11,4	12,7	13,5	11,2	15,8	15,4	20,0	20,7	16,3	20,1	17,7
Průměr	4,4	4,9	5,6	6,3	7,0	7,9	8,6	9,6	10,1	10,9	11,4	11,9	12,5	12,8	13,8	15,5	16,8	18,7	19,8	21,4	23,0

Tab. 12 - Dny vyzorovaného vzniku daného ontogenetického znaku u jednotlivých mláďat hračše levantského (box 3)

hmotnost ♀ po porodu = 85,1g	vibrisy na čumáku	pigment kůže	první srst dorzálně	první srst abdominálně	formace ucha	spodní řezáky	horní řezáky	začínající oddělení předních prstů	kompletní oddělení předních prstů	začínající oddělení zadních prstů	kompletní oddělení zadních prstů	jasná determinace pohlaví	příjem pevné stravy	otevření očí
box 3	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
nar. 17.4.	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
9 juv ♂4, ♀5	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	4	2	4	5	6	8	7	10	6	9	10
Průměr	0,0	0,0	1,0	4,1	2,2	4,4	5,6	6,0	8,0	7,4	10,3	6,0	9,0	11,1

Tab. 13 - Dny vyzorovaného vzniku daného ontogenetického znaku u jednotlivých mláďat hračše levantského (box 5)

hmotnost ♀ po porodu = 88,2g	vibrisy na čumáku	pigment kůže	první srst dorzálně	první srst abdominálně	formace ucha	spodní řezáky	horní řezáky	začínající oddělení předních prstů	kompletní oddělení předních prstů	začínající oddělení zadních prstů	kompletní oddělení zadních prstů	jasná determinace pohlaví	příjem pevné stravy	otevření očí
box 5	0	0	1	4	2	4	5	5	8	7	11	6	9	10
nar. 20.4.	0	0	1	4	2	4	5	5	8	8	11	6	9	11
8 juv ♂6, ♀2	0	0	1	4	2	4	5	5	8	8	12	6	9	11
	0	0	1	4	2	4	5	5	9	8	12	6	9	11
	0	0	1	4	2	4	5	6	9	8	12	6	9	11
	0	0	1	4	2	4	5	6	9	8	12	6	9	11
	0	0	1	4	2	4	5	6	9	8	12	6	9	11
	0	0	1	4	2	4	5	6	9	9	13	6	9	11
	0	0	1	4	2	4	5	6	9	10	13	6	9	12
	0	0	1	4	2	4	5	6	9	10	13	6	9	12
Průměr	0,0	0,0	1,0	4,0	2,3	4,4	5,1	5,5	8,6	8,3	12,0	6,0	9,0	11,0

Tab. 14 - Dny vyzorovaného vzniku daného ontogenetického znaku u jednotlivých mláďat hraboše levantského (box 7)

hmotnost ♂ po porodu = 75,6g	vibrisy na čumáku	pigment kůže	první srst dorzálně	první srst abdominálně	formace ucha	spodní řezáky	horní řezáky	začínající oddělení předních prstů	kompletní oddělení předních prstů	začínající oddělení zadních prstů	kompletní oddělení zadních prstů	jasná determinace pohlaví	příjem pevné stravy	otevření očí
box 7	0	0	1	4	2	3	5	6	8	7	9	6	9	10
nar. 16.4. 4 juv. ♂2, ♀2	0	0	1	4	2	3	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	4	2	3	5	6	8	7	10	6	9	10
	0	0	1	5	2	3	5	6	8	7	10	6	9	15
Průměr	0,0	0,0	1,0	4,3	2,0	3,0	5,0	6,0	8,0	7,0	9,8	6,0	9,0	11,3

Tab. 15 - Dny vyzorovaného vzniku daného ontogenetického znaku u jednotlivých mláďat hraboše levantského (box 8)

hmotnost ♂ po porodu = 81,1g	vibrisy na čumáku	pigment kůže	první srst dorzálně	první srst abdominálně	formace ucha	spodní řezáky	horní řezáky	začínající oddělení předních prstů	kompletní oddělení předních prstů	začínající oddělení zadních prstů	kompletní oddělení zadních prstů	jasná determinace pohlaví	příjem pevné stravy	otevření očí
box 8	0	0	2	5	3	4	6	6	8	7	11	6	9	10
nar. 22.4. 8 juv ♂3, ♀5	0	0	2	5	3	5	6	6	8	7	11	6	9	11
	0	0	2	5	3	5	6	6	8	7	11	6	9	11
	0	0	2	5	4	5	6	6	8	7	11	6	9	11
	0	0	2	5	4	5	6	6	8	7	12	6	9	11
	0	0	2	5	4	5	6	6	8	7	12	6	9	11
	0	0	2	5	4	6	6	7	8	8	12	6	9	11
	0	0	2	5	4	6	6	7	8	8	12	6	9	11
	0	0	2	5	4	6	6	7	8	8	12	6	9	11
Průměr	0,0	0,0	2,0	5,0	3,6	5,0	6,0	6,1	8,0	7,1	11,4	6,0	9,0	10,9

Tab. 16 - Dny vyzorovaného vzniku daného ontogenetického znaku u jednotlivých mláďat hraboše levantského (box 9)

hmotnost ♀ po porodu = 75,6g	vibrisy na čumáku	pigment kůže	první srst dorzálně	první srst abdominálně	formace ucha	spodní řezáky	horní řezáky	začínající oddělení předních prstů	kompletní oddělení předních prstů	začínající oddělení zadních prstů	kompletní oddělení zadních prstů	jasná determinace pohlaví	příjem pevné stravy	otevření očí
box 9	0	0	0	3	0	2	4	4	7	7	10	5	8	9
nar. 22.4. 5 juv	0	0	0	3	1	2	4	6	7	7	10	5	8	9
♂1, ♀4	0	0	1	3	1	4	4	6	7	7	10	5	8	9
	0	0	1	4	1	4	4	6	8	7	10	5	8	10
	0	0	1	4	1	4	5	6	8	7	10	6	8	10
Průměr	0,0	0,0	0,6	3,4	0,8	3,2	4,2	5,6	7,4	7,0	10,0	5,2	8,0	9,4

Tab. 17 - Celkový průměr vzniku daných ontogenetických znaků u všech mláďat hraboše levantského

hmotnost ♀ po porodu = 75,6g	vibrisy na čumáku	pigment kůže	první srst dorzálně	první srst abdominálně	formace ucha	spodní řezáky	horní řezáky	začínající oddělení předních prstů	kompletní oddělení předních prstů	začínající oddělení zadních prstů	kompletní oddělení zadních prstů	jasná determinace pohlaví	příjem pevné stravy	otevření očí
Celkový průměr	0,0	0,0	1,1	4,2	2,2	4,0	5,2	5,9	7,9	7,3	10,4	5,9	8,8	10,7

Tab. 18 – Socio-ekologická a ontogenetická matice (1. část - ontogeneze)

Znaky	ear formation	lower incisors	upper incisors	forefeet digit	hindfeet digits	eye opening	solid food (weaning (days))
Arvter	2	6,5	6,5	7	9	10	11,0 15;21
Chiniv	3,5	6,5	6,5	9	10,5	13,5	? 21
Clegap	?	?	?	?	?	9-11	14,0 17
Clegla	5,5;	2;	2;7	9;	10;	12	14,0 17,3
Cleruf	?	?	?	?	?	?	?
Clerut	?	?	?	?	?	?	15?
Dicgro	?	?	?	?	?	?	14,0 14
Dictor	?	?	?	?	?	?	30
Elltan	?	?	?	?	?	?	60 rod
Elifus	?	?	?	?	?	?	60 rod
Eosmit	?	?	?	?	?	13,8	15,0 25
Laglag	?	?	?	?	?	?	11,5 20
Lemlem	?	?	?	?	?	10	10,5 15
Miagre	3	5	6	7,5	9,5	8	10,0 14
Miarva	2,5;	4;	5	10;	11;	9	14,0 16,4
Micabre	?	?	?	11	11	9-11	12 až 13 15
Micali	7-8?	?	?	?	?	10	14,0 16,3
Micani	?	?	?	?	?	?	17; 18
Mifort	2,5	5,5	5,5	6	7,5	7,5	?
Miguent	2;2,2	6*; 2,5;4,5	8*; 6,5;5,2;5	15*; 6;7,9;7	16*; 11,5; 10,4	13,5*; 13; 10	16, 10; 8,8; 20; 13,5*;20;20
Mijul	2,5	9	9	11	15,5	15,5	?
Mimiur	?	?	?	?	?	12	12,0 28
Mimonta	3	5	7	10-12	10-12	10,6	14,0 14
Mimonb	2,5	5,6	5,9	?	?	8,3	9,3 14
Miobsc	3	5	5	8,5	11,5	9,5	?
Miochr	1,5	0	1,5	4,5	7	9,1	15,0 20
Mioeco	2	5	6	7	8,5	8,5; 9;	12,0 14; 20;
Mioreg	2,5	5,5	5,5	?	?	11	11,5 14
Mipenn	8	6,5	7	?	?	9,4	13,0 13
Mipine	8?	2	3	?	?	11,7	17,0 21
Miross	3,5	5,4	5,5	8,6	10;13	10,5;7-9	? 14;17
Mirich	3	6	6	?	?	12	21
Misavii	?	5	5	?	?	13	13,0 21
Misoci	1	8	8	13	14	13,5	20,0 ?
Misubt	4; 14 (S76);	4	4	16 (S76);	16 (S76);	11,5	14,5 21; 14;
Mitatr	14 (S76);	?	?	16 (S76);	16 (S76);	?	?
Ondzib	?	6-7	6-7	?	?	14-16	? 4 weeks
Synbor	?	?	?	?	?	10-12	16-21
Lasbran	4	3,5	4,5	9,5	12	10	15,0 19,5
Lasmand	5	4	2	7,5	14	14,5	22,0 24
Lemncur	?	?	?	?	?	11	? 17-19-21
neofiber	?	?	?	?	?	?	?
Phenint	?	?	?	?	?	?	14,0 19

Tab. 19 - Socio-ekologická a ontogenetická matice (2. část – reprodukční a behaviorální znaky, citace k datům)

Značky	growth rate	Breeding season	No. Litters per Male-female pairs	female parenting - huddling	male parenting - huddling	time %	citace
Arvfer	?	8; 2,5; 2,5;	1	?	?		Nazarova & Evisikov 2010
Chiniv	?	5; 3	?	?	?		
Clegap	?	7; 2	?	?	?		
Clegap	0,4	8; 2,4	0	?	?		
Clegla	?	9; 2,3,3	?	?	?		
Clerut	?	5; 9; 2,3; 3,8	?	?	?		
Diogro	?	2,5; 1,2;	?	?	?		
Dictor	?	2,5	?	?	?		
Elltan	?	6,5	2 rod	?	?		
Elffus	?	6,5	2 rod	?	?		
Eosmit	?	?	?	?	?		
Laglag	?	12,5; 4,7;	2	79	93		Gromov 2010
Lemlem	?	12,2; 2,3	?	?	?		
Miagre	?	6; 3-5	0	?	?		
Miarva	0,5	7,3; 3-6	0,1	?	?		Fernandéz-Salvador et al. 2001
Micabre	?	?	?	?	?		
Micalli	0,8	10	?	?	?		
Micani	0,6	?	?	?	?		
Mifort	?	?	?	?	?		
Miguent	0,5	5 celý rok (popř.)	?	?	?		vlastní data; German 1993
Mijjul	?	?	?	?	?		
Mimir	?	5,6,7,8,9	0,1	?	?		Cole & Wilson 2010
Mimonta	0,6	6,6; 3-4	0	?	82,6 z 15min		McGuire & Novak 1986
Mimomb	?	11,1	?	?	?		
Miobsc	?	?	?	?	?		
Miochr	0,6	11,2	?	?	?		N. G. Solomon 1993; Oliveras & Novak 1986; McGuire & Novak 1984
Mioeco	0,7	4,9; 3-5	0,1	?	?		
Mioceg	0,6	7,5; 3-4,8-5	?	?	?		
Mipenn	0,7	7	?	?	?		
Mippine	0,4	10,1; 1-1,7-4	?	0	57 v 1-3.dni (kontakt s ml.)		Oliveras & Novak 1986; McGuire & Novak 1984
Mirosa	0,7; 0,45	8; 12-10	?	2	30 z 15min		Oliveras & Novak 1986
Mirich	1,2	4; 1-2	?	?	?		Yigit et al. 2007
Misavii	?	8; po celý rok, jen 11,8±3,4	?	?	?		Caroli et al. 2000
Misoci	?	?	?	?	?		
Misubt	0,4	8; 3-8	0	?	?		
Mitatr	?	6; 1-2	?	?	?		
Ondzib	?	3,75; 2-3;	1	?	?		
Synbor	?	1,8; 4-6?	?	?	?		
Lasbran	?	5,5	?	?	?		
Lasmand	?	5	?	81	78		Smorkatcheva 2003
Lemncurt	?	10; 12; 3-6	?	?	?		
neofiber	?	12; 4,5; 4-6	1	?	?		
Phenint	?	4; 4; 3-4	?	?	?		