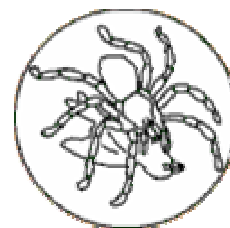


JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH



PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA ZOOLOGIE



Vliv bionomických faktorů a kooperativnosti
na rozlišování sourozenců u tří druhů hrabošů
a na dobu separace nutnou k jeho vymizení

MAGISTERSKÁ DIPLOMOVÁ PRÁCE

Bc. Lenka Brixová

VEDOUCÍ PRÁCE: RNDr. Věra Pavelková Řičánková, PhD., JČU

České Budějovice, 2010

Brixová, L. (2010): Vliv bionomických faktorů a kooperativnosti na rozlišování sourozenců u tří druhů hrabošů a na dobu separace nutnou k jeho vymizení. [The influence of life history and cooperativeness on sibling discrimination in three species of voles and time of separation necessary for its disappearance. Mgr. Thesis, in Czech], 64 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

This thesis is composed of two parts. In the first one, sibling discrimination in juveniles of three vole species (*Microtus arvalis*, *M.guentheri*, and *M.brandti*) was compared in order to assess which of the hypotheses proposed for the occurrence of kin discrimination best fits the observed differences in vole behaviour. The second part uses the same three vole species to assess which of them has the most developed capacity to remember its siblings after a period of time spent in separation, and whether this capacity can be explained by some of the proposed hypotheses.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, 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 dne 13. 12. 2010

.....
Lenka Brixová

Poděkování

Děkuji Věrce – za to že to se mnou všechno zvládla, i když měla svých starostí i tak dost, za veškeré rady a za dodávání optimismu ve chvílích kdy se mi ho nedostávalo. Děkuji svým kolegyním od hrabošů a také Radce za občasný záskok při odstavování zvířat nebo jejich přípravě na pokus, když jsem sama nemohla, a za fajn pracovní kolektiv ☺. Děkuji také Honzovi Riegertovi za pomoc se statistikou. Děkuji Petrovi za podporu a pomocnou ruku když to bylo třeba a taky za to, že přetrpěl všechny moje monology o hraboších a ještě dokázal předstírat zájem. A v neposlední řadě děkuji také rodičům, kteří mi poskytovali po celou dobu zázemí a umožnili mi dělat to, co mě baví.

Obsah

1. Úvod	- 1 -
1.1. Citovaná literatura	- 2 -
2. Rozlišování sourozenců a nesourozenců	- 4 -
2.1. Introduction	- 4 -
2.2. Materials and methods	- 9 -
2.2.1. Subjects and housing.....	- 9 -
2.2.2. Experimental apparatus.....	- 9 -
2.2.3. Procedure	- 10 -
2.2.4. Analysis	- 11 -
2.2.5. Ethical note	- 11 -
2.3. Results	- 12 -
2.3.1. Differences among the sex classes.....	- 12 -
2.3.2. Differences among the species.....	- 12 -
2.4. Discussion	- 15 -
2.5. References	- 18 -
3. Vliv délky izolace na rozpoznávání sourozenců	- 22 -
3.1. Úvod	- 22 -
3.1.1. Biologie hraboše polního	- 26 -
3.1.2. Biologie hraboše levantského	- 28 -
3.1.3. Biologie hraboše syrlího	- 30 -
3.1.4. Cíle.....	- 31 -
3.2. Materiál a metodika	- 32 -
3.2.1. Zvířata	- 32 -
3.2.2. Průběh pokusu.....	- 32 -
3.2.3. Zpracování dat	- 33 -
3.3. Výsledky	- 35 -
3.4. Diskuze	- 43 -
3.4.1. Design pokusu.....	- 43 -
3.4.2. Výběr prvků chování mnohorozměrnou analýzou	- 44 -
3.4.3. Porovnání izolace s kontrolou.....	- 46 -
3.4.4. Mezidruhové srovnání	- 49 -
3.4.5. Závěr	- 52 -
3.5. Citovaná literatura	- 53 -
4. Závěr	- 60 -

1. Úvod

Rozlišování sourozenců (nebo obecněji příbuzných) mezi ostatními jedinci svého druhu se v posledních několika desítkách let stalo oblíbeným předmětem výzkumu (review viz např. Waldman, 1988; Pfennig, 2002). Většinou bylo jeho cílem odhalit mechanismy, které zvířata různých druhů využívají k rozpoznání příbuzného jedince (review: Hauber and Sherman, 2001; Tang-Martínez, 2001; Mateo, 2003, 2004), některé ze studií se však zabývaly rovněž možnými faktory, které ovlivňují, zda budou jedinci vykazovat rozdílné chování na základě své příbuznosti či ne (např. Schwagmeyer, 1988). U druhů, které uplatňují k rozpoznání příbuzných známost, např. u většiny hrabošů (Ferkin, 1990), splývá rozlišování příbuzných s rozlišováním jednotlivých jedinců a postupně se v čase vytrácí, pokud spolu zvířata nejsou v kontaktu (Paz y Miño C. and Tang-Martínez, 1999). Faktory, které mohou mít vliv na schopnost zvířat pamatovat si jistou dobu své příbuzné (či všeobecně jiné jedince) navzdory odloučení, byly rovněž předmětem výzkumu a dosavadní poznatky naznačují, že budou do značné míry shodné s faktory ovlivňujícími samotný výskyt rozdílného chování vůči sourozencům (příbuzným) a cizím jedincům. Nejčastěji uváděnými jsou míra sociality (Balda et al., 1996; Mateo, 2002), úroveň kooperativního rozmnožování (Griffin and West, 2003), reprodukční systém, vzorec disperze a stabilita skupin (Fricke, 1974 ex Bshary et al., 2002; Wilson, 1982; Ferkin, 1990; Ferkin et al., 1992).

Hraboši jsou ideálním modelem pro komparativní studii zaměřenou na odhalení možných vlivů, které souvisejí s výskytem rozpoznávání příbuzných a dobou, po níž si jedinci tuto schopnost uchovají. Je tomu tak proto, že příslušníci rodu *Microtus* jsou si taxonomicky blízce příbuzní, vykazují výraznou uniformnost ve své morfologii, obývaných biotopech a potravních nárocích, jednotlivé druhy se však silně liší v míře své sociality, uplatňované reprodukční strategii, vzorci disperze, zapojení kooperativního rozmnožování a dalších bionomických znacích (Tamarin et al., 1990). V předkládané diplomové práci jsem se proto zaměřila na tři druhy hrabošů, v nichž jsou odlišnosti a shody ve zmiňovaných aspektech rovnoměrně rozloženy a tím usnadňují interpretaci výsledků z hlediska jejich souvislosti se zmiňovanými faktory: hraboše polního (*Microtus arvalis*), syslího (*M.brandti*) a levantského (*M.guentheri*). Cílem bylo zhodnotit, které z výše uvedených faktorů nejlépe odpovídají pozorovaným rozdílům v rozlišování sourozenců a době, po kterou přetrvává.

1.1. Citovaná literatura

- Balda, R.P., Kamil, A., Bednekoff, P.A., 1996. Predicting cognitive capacity from natural history: examples from four species of corvids. In: Nolan Jr., V., Ketterson, E.D. (Eds), *Current Ornithology*, 13. Plenum Press, New York, pp. 33-66.
- Bshary, R., Wickler, W., Fricke, H.W., 2002. Fish cognition: a primate's eye view. *Anim. Cogn.* 5, 1-13.
- Ferkin, M.H., 1990. Kin recognition and social behavior in microtine rodents. In: Tamarin, R.H., Ostfeld, R.S., Pugh, S.R., Bujalska, G. (Eds), *Social Systems and Population Cycles in Voles*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 11-24.
- Ferkin, M.H., Tamarin, R.H., Pugh, S.R., 1992. Cryptic relatedness and the opportunity for kin recognition in microtine rodents. *Oikos* 63, 328-332.
- Fricke, H.W., 1974. Öko-Ethologie des monogamen Anemonenfisches *Amphiprion bicinctus*. *Z. Tierpsychol.* 36, 429-512 [in German].
- Griffin, A.S., West, S.A., 2003. Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science* 302, 634-636.
- Hauber, M.E., Sherman, P.W., 2001. Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. *Trends Neurosci.* 24, 609-616.
- Mateo, J.M., 2002. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269, 721-727.
- Mateo, J.M., 2003. Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *J. Mammal.* 84, 1163-1181.
- Mateo, J.M., 2004. Recognition systems and biological organization: The perception component of social recognition. *Ann. Zool. Fenn.* 41, 729-745.
- Paz y Miño C., G., Tang-Martínez, Z., 1999. Effects of isolation on sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Anim. Behav.* 57, 1091-1098.
- Pfennig, D.W., 2002. Kin recognition. In: Pagel, M. (Ed), *Encyclopedia of Evolution*. Oxford University Press, Oxford, pp. 592-595.
- Schwagmeyer, P.L., 1988. Ground squirrel kin recognition abilities: are there social and life-history correlates? *Behav. Genet.* 18, 495-510.
- Tamarin, R.H., Ostfeld, R.S., Pugh, S.R., Bujalska, G. (Eds), 1990. *Social Systems and Population Cycles in Voles*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Tang-Martinez, Z., 2001. The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical re-evaluation. *Behav. Processes* 53, 21-40.
- Waldman, B., 1988. The ecology of kin recognition. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19, 543-571.

Wilson, S.C., 1982. The development of social behaviour between siblings and non-siblings of the voles *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus*. Anim. Behav. 30, 426-437.

2. Rozlišování sourozenců a nesourozenců

Následující kapitola byla napsána jako zamýšlený vědecký článek, o jehož otištění budeme usilovat. Můj podíl na článku spočívá ve sběru dat pro *M.guentheri* (data pro *M.arvalis* sbírala Věra Pavelková (Řičánková), pro *M.brandti* Michaela Eliášová), v jejich statistickém zpracování a v sepsání do současné podoby.

The influence of life history and cooperativeness on sibling discrimination in three species of voles.

Lenka Brixová, Michaela Eliášová & Věra Pavelková Řičánková

Sibling discrimination in juveniles of three vole species, the common vole (*Microtus arvalis*), Guenther's vole (*M.guentheri*), and Brandt's vole (*M.brandti*), was compared using behavioural observations of dyadic sibling and nonsibling encounters. The species were chosen with respect to their life-history traits, such as mating system or dispersal pattern, and to the level of cooperativeness, so that every species differed in several aspects from the other two. Our purpose was to assess which of the above-mentioned traits best explains the occurrence of sibling discrimination. We found that Brandt's vole juveniles discriminate the most and pay more attention to determine the identity of their conspecifics than Guenther's voles or common voles do. These results suggest that sibling discrimination correlates with the degree of cooperative breeding and benefits of helping more than with any other examined trait.

2.1. Introduction

Kin recognition, i.e. the ability to recognise one's relatives, is widely distributed across the animal kingdom and was shown in vertebrates as well as invertebrates (e.g., Porter et al., 1978; Grau, 1982; Gadagkar, 1985, and references therein; Blaustein and Waldman, 1992; Komdeur and Hatchwell, 1999). It can be inferred by differential behaviour of individuals towards different classes of their conspecifics depending on their genetic relatedness (Holmes and Sherman, 1983). This discriminative behaviour manifests during

mate choice, with close kin being avoided as sexual partners (Dewsbury, 1988; Barnard and Aldhous, 1991), and, according to Hamilton (1964), under circumstances when benefits of nepotistic behaviour (increase of inclusive fitness) outweigh costs (such as increased competition for resources). When the Hamilton's rule is not satisfied, discriminative behaviour should not appear, even though individuals may have the ability to recognize their relatives between other conspecifics (Sherman, 1981).

Kin selection theory predicts that recognition abilities will evolve with sociality, depending in part on species' social systems, rates of interactions with kin, and costs and benefits of nepotism (Sherman et al., 1997). Many studies investigated which parameters could act as a selective pressure that favours the evolution of greater discrimination abilities (e.g., Griffin and West, 2003; Mateo, 2003). Larger group size with social relationships that are more enduring, more numerous or more structured than in smaller groups have been hypothesized to promote better discrimination abilities (Bergman, 2010).

Hamilton (1964) suggested kin discrimination abilities to be related with cooperative breeding and increasing benefits of helping. This issues from his idea that non-breeding helpers act altruistically and care for the offspring of dominant couple because this behaviour increases their inclusive fitness. In order to satisfy this condition, they should preferentially help to raise young that are closely related to them, which requires highly developed ability of kin recognition. Species where benefits of helping are only low and therefore non-breeding helpers are absent should not have such a need. Helping directed only towards kin was found for example in cooperatively breeding long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*), in which young non-breeding individuals chose not to help at all if no close kin was present (Russell and Hatchwell, 2001), and the hypothesis was greatly supported by metaanalysis of Griffin and West (2003), who showed that stronger kin discrimination indeed occurs in species where the benefits of helping are greater.

Another aspect that might have an effect on the extent to which kin discrimination is developed is dispersal pattern. Philopatric species (or philopatric sex, if there is a sexual dimorphism in dispersal pattern) have many opportunities to meet their relatives throughout their adult life, which is a good basis for the development of kin discrimination. On the other hand, species that disperse soon after weaning may have only occasional or no contact with their relatives after they dispersed, and therefore there is no need to retain kin-discriminative behaviour (Ferkin, 1990).

In rodents, there are two major mechanisms of kin recognition: phenotype matching and familiarity, or association. In the former, kin is recognised on the basis of phenotypic similarity to self (self-referent phenotype matching) or to some learned family cue, which means that previous association is not necessary and animals are able to discriminate between unfamiliar related and unrelated individuals. The latter is based on association prior weaning and enables only individual recognition of littermates and adults providing parental care (Mateo, 2003).

Basic mechanism of kin recognition in voles is familiarity (Ferkin, 1990). This mechanism has been found in every vole species studied to date, and in some, it seems to be the only one used, such as in montane vole (*Microtus montanus*, Berger et al., 1997), gray-tailed vole (*Microtus canicaudus*, Boyd and Blaustein, 1985), prairie vole (*Microtus ochrogaster*, Gavish et al., 1984; Paz y Miño C. and Tang-Martínez, 1999a, b), or Brandt's vole (*Microtus brandti*, Li and Zhang, 2010). In some species, such as mandarin vole (*Microtus mandarinus*, Fadao et al., 2002), or bank vole (*Myodes glareolus*, Kruczek and Gołas, 2003; Kruczek, 2007), phenotype matching was also proven, but it seems that this mechanism is used only to differentiate between potential sexual partners and avoid incest mating. In other than sexual contexts, no kin discrimination under conditions where animals had only genetic cues to recognize kin from non-kin has been observed to date.

The fact that kin recognition in voles is basically achieved via familiarity means that it merges with individual recognition. According to the social complexity hypothesis (Jolly, 1966), individual recognition should be enhanced in animals that live in large, stable social groups. They must recognize other individuals in their group, continuously track the position, social behaviour and foraging success of other individuals, classify group members by age, sex, genetic relationship, reproductive status and dominance rank, and update this information as circumstances change (Cheney and Seyfarth, 1999; Bond et al., 2003). Increased cognitive demands could further enhance the importance of group size and social structure in the evolution of discriminative abilities.

In order to determine which of these hypotheses best explains the degree of kin discrimination, we carried out an experiment on sibling discrimination in juvenile voles of three social species differing in their life-history traits and cooperativeness (summed in Table 1): Brandt's vole (*Microtus brandti*), common vole (*M. arvalis*) and Guenther's vole (*M. guentheri*). The voles of genus *Microtus* represent suitable objects for comparative studies

as they share a relatively recent ancestor (Chaline and Graf, 1988) and are similar both ecologically and morphologically, but their social systems vary to a great degree, including monogamous or polygynous family groups as well as solitary promiscuous species (Tamarin et al., 1990).

We suppose that if the level of kin discrimination is best explained by kin selection theory, then the Brandt's vole should be the species that will investigate its partners the most. However, if it correlates with sociality (group size), it will result in no significant difference between Brandt's and common voles and the smallest degree of discrimination in Guenther's voles, species with the smallest maximum group size. We should expect great differences between males and females in the common vole exhibiting pronounced sexual dimorphism in dispersal pattern and sociality, while there should be no such sexual difference in the Brandt's vole and Guenther's vole. Finally, if dispersal pattern is the main factor standing behind kin discrimination, than Brandt's voles should show the most pronounced kin discrimination and Guenther's voles only small or none, common voles standing in between these and differing

Table 1
Basic characteristic of the study species.

Characteristics	Brandt's vole	Common vole	Guenther's vole	Reference
spring social organization	groups of 1-3 females and a male ¹	grouped (3-4) or solitary (under high population densities) females ² , solitary roaming males ³	groups of 1-2 females and a male ⁴	¹ Shi et al. (1998) ex Gromov (2005) ² Boyce and Boyce (1988a,b) ³ Reichstein (1964) ⁴ Ondrias (1965) ex Çolak et al. (1998); Cohen-Shlagman et al., 1984
occurrence of large groups	regularly form large groups ¹	may form large groups under favourable conditions ²	do not form large groups ³	¹ Dmitriev et al. (1980) ² Bashenina (1962) ³ Cohen-Shlagman et al. (1984)
dispersion	mostly delayed to the next reproductive season, male biased ¹	after weaning, males, occasionally (under high population densities) also females ²	presumably after weaning, both sexes ³	¹ Gromov (2003b) ² Heise and Rozenfeld (2002); Boyce and Boyce (1988b) ³ Gromov (2003a)
cooperative breeding	yes ¹	yes ²	yes ³	¹ Gromov (2003b); Huo et al. (2010) ² Boyce and Boyce (1988a) ³ German (1990)
non-breeding helpers	yes ¹	no	no	¹ Gromov (2003b)

according to their sex.

2.2. Materials and methods

2.2.1. Subjects and housing

Voles used in the experiment originated from the laboratory colony of the Department of Zoology, University of South Bohemia. Guenther's voles in this colony were originally trapped in Bulgaria in 1990's, common voles were first to eight generation descendants of wild voles caught in several places of South Bohemia (Czech Republic), and Brandt's voles were originally obtained from Pilsen zoological garden, whose breeding stock origin is in Berlin-Tierpark. The colony was maintained at a constant temperature ($20^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$) under a 12L:12D photoperiod in Guenther's and Brandt's voles and 16L:8D photoperiod in common voles. Breeding pairs were housed in standard polycarbonate rodent cages (T4 Velaz), measuring 54.5 x 39.5 x 20 cm. Wood shavings and hay were provided as bedding and nesting material, and the boxes were also enriched with plastic tubes and flower pots placed bottom-side up to provide a shelter. Mixed and alfalfa pellets (ST1 and MOK Velaz, Prague) and water were provided ad libitum, and supplemented with hard bread and carrot. Pups of Guenther's and Brandt's voles were weaned at the age of 19 to 21 days, common vole pups at the age of 17 days. After weaning, they were sexed, individually marked by fur-clipping and housed with their littermates. The experiment was conducted two to three days after weaning.

The tested subjects in a dyad were approximately of the same age (with a maximum three-day difference), and were either full siblings from the same litter, either nonsiblings that had never seen each other before, according to the experimental group. Both sibling and non-sibling category was further divided into three sex classes – female-female, female-male and male-male. However, the sex of Brandt's vole juveniles could not be determined with accuracy at the time of weaning, and therefore we could not assign them to appropriate sex-class and control for the effect of sex in this species. To examine possible sex-effect in Brandt's voles, we conducted additional experiments at the age of 40 to 43 days (the onset of sexual maturity), when the sex could be reliably determined.

2.2.2. Experimental apparatus

The experimental enclosure consisted of a clear glass terrarium (60 x 30 x 30 cm). The outer sides of its walls were covered with white paper to isolate the interior space visually. The enclosure was open at the top and divided in two sections using an opaque

partition. Animals were provided with pellets, hard bread and water *ad libitum* during the tests. The cage was thoroughly cleaned by ethanol and hot water between trials. Wood shavings were used as bedding that was changed before each test.

The enclosure was screened by a camera connected to a TV, so that the behaviour of tested animals could be directly observed, but the animals could not see the observer. The experiments with Guenther's and Brandt's voles were conducted 0.5 to 5 hours after the light onset, whereas experiments with common voles started at the beginning of the dark phase of photoperiod. The experimental field was illuminated by a single 25-W red light bulb (common vole tests) or by the same illumination imitating daylight used in the laboratory colony.

2.2.3. Procedure

In the experiment, dyadic interactions of young vole conspecifics were observed. At the beginning of the experiment, two subjects were gently put into the enclosure, each individual to its own section physically and visually isolated at opposite sides of the partition, and permitted to explore it and habituate for two to three minutes. Then, the partition was removed and the 15-minute observation started. The behavioural characteristics recorded were as follows: i) individual activity – no interaction between the two subjects; ii) social interaction – amicable or neutral behaviour consisting of sniffing, following, running side-by-side, allogrooming, play-fighting, touching etc.; iii) contact – animals touching one another, but otherwise without interaction, staying at the same place for at least 5 seconds; iv) agonistic behaviour – squeaking, teeth-chattering, pursuing, evading, boxing, upright threat etc.

The experiments continued till all the animals from one litter were tested. Every animal was tested only once. Ten pairs were tested for each combination of sex class, experimental group and species, e.g. 60 pairs per species (30 sibling and 30 nonsibling pairs).

The experiments on common voles were held in 2002, Brandt's voles were tested in 2006 and Guenther's voles in 2009.

2.2.4. Analysis

The behaviour was recorded at real time using the Activities program, version 2.1 (Donát and Vrba, 1993). Frequency and total amount of time spent manifesting specific activity is strongly influenced by the time allocated to other activities, since the duration of the experiment is limited. The only independent variables are latency and mean duration of a behaviour. Therefore, on the basis of obtained frequencies and durations of social interactions, mean durations of social interactions were computed and these, as well as the obtained latencies, were further analysed in Statistica 8.0. Mean durations of agonism were not analysed because of its absence in Brandt's vole juveniles.

The normality of the data was assessed using Kolmogorov-Smirnov test, probability plots and histograms and if necessary, variables were log-transformed to fit the assumptions of parametric analysis of variance. The effect of interaction between species and experimental group (i.e. the relative change in the behaviour between sibling and nonsibling dyads) was assessed using factorial ANOVA with "species" and "experimental group" as the main effects. Differences among the three species and among the sex classes were assessed using Kruskal-Wallis test, and Mann-Whitney *U*-test was used for computing differences between the two experimental groups, and between two of the three species.

2.2.5. Ethical note

Procedures of animal care and experimental manipulation were in accordance with the principles and guidelines of the ethic standards and the project was permitted by the Departmental Commission for Animal Protection of the Ministry of Education, Youth and Sports under the reference number 12933/2007-30.

2.3. Results

2.3.1. Differences among the sex classes

No differences among the sex classes were found either in the mean duration of social interactions (Kruskal-Wallis: Guenther's voles: $H = 0.59$, $df = 2$, $p = 0.7$ in nonsiblings and $H = 4.9$, $df = 2$, $p = 0.09$ in siblings; common voles: $H = 1.21$, $df = 2$, $p = 0.5$ in nonsiblings and $H = 2.98$, $df = 2$, $p = 0.2$ in siblings), either in the latency of social interactions (Kruskal-Wallis: Guenther's voles: $H = 0.2$, $df = 2$, $p = 0.9$ in nonsiblings and $H = 2.05$, $df = 2$, $p = 0.36$ in siblings; common voles: $H = 0.22$, $df = 2$, $p = 0.9$ in nonsiblings and $H = 2.7$, $df = 2$, $p = 0.27$ in siblings; $N = 10$ for each sex class in both species). Therefore, all three sex classes were pooled together for further analyses. Brandt's voles were not analysed for the sex effect in this experiment and the sexes were pooled together since the beginning. Nevertheless, we found no differences between male and female behaviour towards siblings in additional experiments conducted at the age of 40 to 43 days (Mann-Whitney: $N_m = 9$, $N_f = 4$, $U = 13$, $p = 0.44$ for the mean duration and $U = 16$, $p = 0.76$ for the latency of social interactions).

2.3.2. Differences among the species

Mean durations of social interactions were significantly different among the species, and that was both for sibling and for nonsibling dyads (Tables 2 and 3). Inter-species differences in the latencies of social interactions were significant in all pair-wise comparisons except sibling and nonsibling common vole-Guenther's vole (Tables 2 and 3).

Table 2

Inter-species differences in mean duration and latency of social interactions during sibling and nonsibling encounters. Durations and latencies are in seconds. Mean values and standard error of deviation are displayed. (Kruskal-Wallis test; $N = 30$ for every single group, 180 totally).

	Species			H	p-value
	common vole	Guenther's vole	Brandt's vole		
Mean dur. of soc.int.					
siblings	4.67 ± 0.35	1.43 ± 0.07	2.51 ± 0.18	56.11	< 10 ⁻⁴
nonsiblings	4.79 ± 0.38	1.78 ± 0.18	3.73 ± 0.2	50.83	< 10 ⁻⁴
Latency of soc.int.					
siblings	29.7 ± 5.4	31.3 ± 5.2	7.2 ± 1.4	32.58	< 10 ⁻⁴
nonsiblings	36.36 ± 8.89	26.29 ± 4.57	7.23 ± 1.00	21.61	< 10 ⁻⁴

Table 3

Between-species comparison of differences in mean duration and latency of social interactions during sibling and nonsibling dyadic encounters. (Mann-Whitney *U*-test; *N* = 30 for both experimental groups – sibling and nonsibling – in all the three species; *p*-values were set by Bonferroni correction at the $\alpha/3$ to be significant when less than 0.016).

	Species combination analyzed					
	common vole - Guenther's vole		Guenther's vole - Brandt's vole		common vole - Brandt's vole	
	U	<i>p</i> -value	U	<i>p</i> -value	U	<i>p</i> -value
Mean dur. of soc.int.						
siblings	23	< 10 ⁻⁶	99	< 10 ⁻⁶	141	< 10 ⁻⁵
nonsiblings	33	< 10 ⁻⁶	51	< 10 ⁻⁶	314	0.04
Latency of soc.int.						
siblings	443	0.37	68.5	< 10 ⁻⁶	186	< 10 ⁻⁴
nonsiblings	443	0.9	151	< 5 x 10 ⁻⁵	206.5	< 5 x 10 ⁻⁴

Both the mean durations and the latencies of social interactions showed log-normal distribution (Kolmogorov-Smirnov test for logarithmed mean durations of social interactions: $d = 0.78$, $p > 0.2$; logarithmed latencies of social interactions: $d = 0.04$, $p > 0.2$). Therefore, logarithmed values were used for ANOVA. The effect of “species”-“experimental group” interaction was significant for mean durations of social interactions (2-way ANOVA: $F = 4.2$,

$df = 2$, $p = 0.016$),

but not for their

latencies (2-way

ANOVA: $F = 0.54$,

$df = 2$, $p = 0.58$).

Subsequent Mann-

Whitney *U*-test

carried for the non-

logarithmed mean

durations of social

interactions

showed that the

social interactions

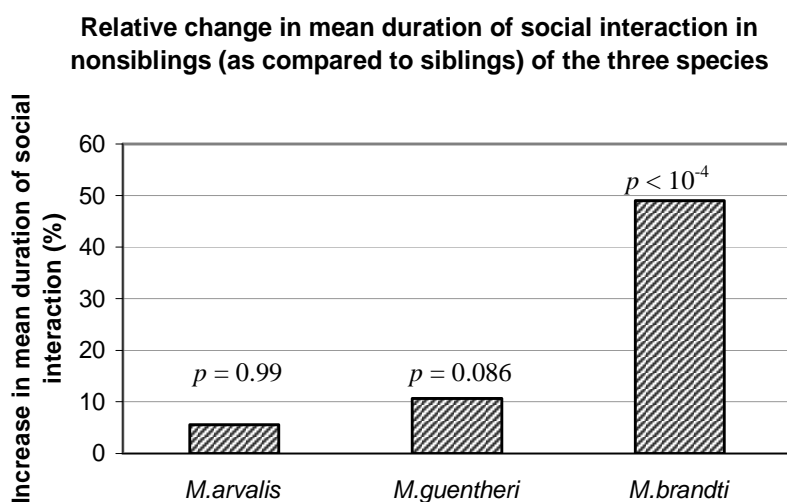


Fig. 1. Relative changes in mean duration of social interactions in nonsiblings as compared to siblings in all the three species (non-logarithmed data). The levels of significance are displayed. (Mann-Whitney *U*-test).

were significantly longer between nonsiblings than between siblings in the Brandt's vole (Mann-Whitney: $U = 176$, $p < 10^{-4}$), representing an increase of 48% (Fig. 1). In the Guenther's vole, the pattern was similar (increase of 10% in the mean duration of social interactions in nonsiblings), but the difference was slightly nonsignificant (Mann-Whitney: $U = 334$, $p = 0.086$). No significant difference between siblings and nonsiblings was found in the common vole (Mann-Whitney: $U = 449$, $p = 0.99$).

2.4. Discussion

The results showed that Brandt's vole juveniles discriminated between their siblings and unfamiliar juveniles the most, as to their mean duration of social interactions, while there was no discrimination in common voles and only small in Guenther's voles. The difference between sibling and nonsibling dyads reflects the tendency to determine the status of another vole and perhaps also the ability of kin discrimination.

Latencies of social interactions did not differ between siblings and nonsiblings in the Brandt's vole, but were four times shorter than in the other two species. This may signify that identification of a conspecific plays very important role in the Brandt's vole, while the common and Guenther's voles put more importance on exploration of new environment.

The observed absence of agonistic interactions in Brandt's vole weanlings is probably caused by their age and sexual immaturity. Gromov (2002, 2003a) also did not observe agonistic behaviour among the nonbreeding subadult and adult offspring of the year and the nonbreeding Brandt's voles that were artificially separated from their natal groups formed their own groups with common territory and peaceful interactions.

The ability to distinguish siblings from nonsiblings is supposed to be common for all species, but the magnitude of the difference between sibling and nonsibling dyads may indicate particular life-history traits acting as a selective pressure on the ability of kin discrimination. All the examined species are social, cooperative breeders living in family groups with developed social hierarchy (Reichstein, 1964; Çolak et al., 1998; Cohen-Shlagman, 1981 ex Libhaber and Eilam, 2004; Boyce and Boyce, 1988a,b; German, 1990; Gromov, 2005). The main difference between Brandt's voles and the other two studied species lays in their dispersal pattern and the presence of helpers in family groups (Gromov, 2005).

The Brandt's vole, as the only one from the examined species, incorporate nonbreeding helpers in family groups. Subadults help with the territory defence and food storage in the second half of the breeding season, when family group size increase and adult males are not able to defend whole home range (Gromov, 2003b). Some young females of higher social rank can occasionally breed before overwintering, but sexual maturation of young males is suppressed and they have to wait to the next breeding season to start breeding (Gromov, 2002). Both male and female offspring stay within their family group at least for

the reproductive season in which they were born (Fang and Sun, 1991 ex Li and Zhang, 2010).

We supposed that species' dispersal pattern could display in the different degree of sibling discrimination between sexes. However, no difference among the sex-classes was found in either of the study species. This is particularly interesting in the common vole, since this species is characterized by pronounced sexual dimorphism in life-history traits, early sexual maturation and highly polygynous (or promiscuous) mating system. Ferkin et al. (1992) hypothesized that polygynous microtine species, which usually show male dispersal and female philopatry, should have different kin recognition abilities in relation to their sex. Our findings, however, do not fully support this hypothesis, since common voles showed no evident sexual difference in sibling discrimination.

However, common vole females may display an alternative mode of social organization: under high population densities, they may switch to solitary way of life. Solitary-breeding females can represent up to 75% of the total number of reproductively active females under high population densities, while they are absent under low or medium population densities, and female offspring born to these females disperse at the time of weaning (Boyce and Boyce, 1988b). This reflects strong plasticity of females as to their social system and dispersal pattern, and renders the sexes more similar in these traits, which could result in the observed similarity between sexes. Under this light, the absence of discriminative behaviour in the common vole juveniles may not necessarily mean that the dispersal pattern has no effect on sibling discrimination, and therefore this hypothesis cannot be rejected.

One may object that this lack of difference between the sexes was due to low age of tested animals, which did not attain sexual maturity at the time of the experiment. However, immature Brandt's vole juveniles did show differential behaviour between siblings and nonsiblings. Moreover, common vole females may breed when 14-days old (Tkadlec and Zejda, 1995). Therefore, low age of tested animals could not be the reason why common vole females did not discriminate between their siblings and unknown individuals from other families.

We expected that if group size is the main effect influencing kin discrimination, then both the common and Brandt's voles would discriminate between their siblings and nonsiblings more than the Guenther's vole. This not being observed indicates that the

hypothesis was not supported. Both common and Brandt's voles can establish large societies, consisting of breeding adults and 4-5 generations of their offspring, counting several tens of individuals (Bashenina, 1962; Dmitriev et al., 1980). Guenther's voles groups consist only of a breeding male and one or two breeding females, since their offspring disperse soon after weaning (Cohen-Shlagman et al., 1984; Gromov, 2003a).

The role of cooperative breeding, on the other hand, seems to correlate quite well with the observed behavioural differences in sibling discrimination. The species that relies the most on cooperative breeding and is typical by the presence of non-breeding helpers – the Brandt's vole – discriminated the most between siblings and nonsiblings. In the Guenther's and common voles, i.e. species without non-breeding helpers, the difference was only small or none. This is in agreement with findings of Griffin and West (2003), who showed that stronger kin discrimination occurs in species where the benefits of helping are greater, as predicted by Hamilton's rule (Hamilton, 1964). Similar results were also obtained for prairie voles (*Microtus ochrogaster*) and meadow voles (*M. pennsylvanicus*) (Wilson, 1982). In these two species, greater sibling discrimination was observed in the prairie vole, which is a singular breeder with helpers at the nest (philopatric offspring providing allo-parental care to their younger siblings) (Solomon, 1991; Getz et al., 1993), while the meadow vole, which is an occasional plural breeder without non-breeding helpers (Thomas and Birney, 1979; McShea and Madison, 1984) and with a tendency to solitary life and early dispersal (Getz, 1972; Madison, 1980), showed smaller discrimination.

To conclude, cooperative breeding and benefits of helping seem to explain the best the pattern of sibling discrimination observed in the three voles species studied, which is in agreement with kin selection theory (Hamilton, 1964). However, the effect of philopatry could not be fully rejected and it is possible that these traits act in concert. Other factors proposed previously as having influence on kin or individual discrimination were not supported.

2.5. References

- Barnard, C.J., Aldhous, P., 1991. Kinship, kin discrimination and mate choice. In: Hepper, P.G. (Ed.), *Kin Recognition*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 125-147.
- Bashenina, N.V., 1962. Ekologiya obyknovennoi polevki i nekotorye cherty ee geograficheskoi izmenchivosti. Izdatel'stvo Moskovskogo Gosudarstvennogo universiteta, Moscow [in Russian].
- Berger, P.J., Negus, N.C., Day, M., 1997. Recognition of kin and avoidance of inbreeding in the montane vole, *Microtus montanus*. *J. Mammal.* 78, 1182-1186.
- Bergman, T.J., 2010. Experimental evidence for limited vocal recognition in a wild primate? implications for the social complexity hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond. B* 277, 3045-3053.
- Blaustein, A.R., Waldman, B., 1992. Kin recognition in anuran amphibians. *Anim. Behav.* 44, 207-221.
- Bond, A.B., Kamil, A.C., Balda, R.P., 2003. Social complexity and transitive interference in corvids. *Anim. Behav.* 65, 479-487.
- Boyce, C.C.K., Boyce, J.L., 1988a. Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *J. Anim. Ecol.* 57, 711-722.
- Boyce, C.C.K., Boyce, J.L., 1988b. Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *J. Anim. Ecol.* 57, 723-736.
- Boyd, S.K., Blaustein, A.R., 1985. Familiarity and inbreeding avoidance in the gray-tailed vole (*Microtus canicaudus*). *J. Mammal.* 66, 348-352.
- Chaline, J., Graf, J.D., 1988. Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): biochemical and paleontological evidence. *J. Mammal.* 74, 224-229.
- Cheney, D.L., Seyfarth, R.L., 1999. Recognition of other individuals' social relationships by female baboons. *Anim. Behav.* 58, 67-75.
- Cohen-Shlagman, L., 1981. The biology of the Guenther's vole (*Microtus guentheri*) in Israel. M. Sc. Thesis, Tel-Aviv University, Israel [in Hebrew].
- 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. *Z. Säugetierkd.* 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. *Turk. J. Zool.* 22, 289-295.
- Dewsbury, D.A., 1988. Kin discrimination and reproductive behavior in muroid rodents. *Behav. Genet.* 18, 525-536.

- Dmitriev, P.P., Tamir, Zh., Davaa, N., 1980. Kharakteristika stacii perezhivaniya polevki Brandta v Vostochnom Khangae. Zool. Zh. 59, 274-282 [in Russian].
- Fadao, T., Ruyong, S., Tingzheng, W., 2002. Does low fecundity reflect kin recognition and inbreeding avoidance in the mandarin vole (*Microtus mandarinus*)? Can. J. Zool. 80, 2150-2155.
- Fang, J.M., Sun, R.Y., 1991. Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's voles. Acta Ecol. Sinica 11, 111-116 [in Chinese].
- Ferkin, M.H., 1990. Kin recognition and social behavior in microtine rodents. In: Tamarin, R.H., Ostfeld, R.S., Pugh, S.R., Bujalska, G. (Eds.), Social Systems and Population Cycles in Voles. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 11-24.
- Ferkin, M.H., Tamarin, R.H., Pugh, S.R., 1992. Cryptic relatedness and the opportunity for kin recognition in microtine rodents. Oikos 63, 328-332.
- Gadagkar, R., 1985. Kin recognition in social insects and other animals – A review of recent findings and a consideration of their relevance for the theory of kin selection. P. Indian A. S.-Anim.Sci. 94, 587-621.
- Gavish, L., Hofmann, J.E., Getz, L.L., 1984. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. Anim. Behav. 32, 362-366.
- German, A., 1990. Harem breeding of Levant vole (*Microtus guentheri*) in the laboratory. Israel J. Zool. 37, 89-95.
- Getz, L.L., 1972. Social structure and aggressive behavior in a population of *Microtus pennsylvanicus*. J. Mammal. 53, 310-317.
- Getz, L.L., McGuire, B., Pizzuto, T., Hofmann, J.E., Frase, B., 1993. Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). J. Mammal. 74, 44-58.
- Grau, J.H., 1982. Kin recognition in white-footed deermice (*Peromyscus leucopus*). Anim. Behav. 30, 497-505.
- Griffin, A.S., West, S.A., 2003. Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. Science 302, 634-636.
- Gromov, V.S., 2002. Behavior of Brandt voles (*Lasiopodomys brandti*) in experimental groups. 2. Use of space and social organization of groups under semi-natural conditions. Zool. Zh. 81, 105-110 [in Russian].
- Gromov, V.S., 2003a. Social structure of family groups in the social vole *Microtus socialis* under laboratory and semi-natural conditions. Zool. Zh. 82, 94-103 [in Russian].
- Gromov, V.S., 2003b. Territorial structure and social organization in the Brandt's vole (*Lasiopodomys brandti*) under semi-natural conditions. Zool. Zh. 82, 852-861 [in Russian].
- Gromov, V.S., 2005. Parental care in captive Brandt vole (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1861). Russian J. Theriol. 4, 137-145.

- Hamilton, W.D., 1964. The genetical evolution of social behaviour I, II. *J. Theor. Biol.* 7, 1-52.
- Heise, S.R., Rozenfeld, F.M., 2002. Effect of odour cues on the exploratory behaviour of female common voles living in matriarchal groups. *Behaviour* 139, 897-911.
- Holmes, W.G., Sherman, P.W., 1983. Kin recognition in animals. *Am. Sci.* 71, 46-55.
- Huo, Y-J., Wan, Y-R., Wolff, J.O., Wang, G., Thomas, S., Iglay, R.B., Leopold, B.D., Liu, W., 2010. Multiple paternity increase genetic diversity of offspring in Brandt's voles. *Behav. Processes* 84, 745-749.
- Jolly, A., 1966. Lemur social behavior and primate intelligence. *Science* 153, 501-506.
- Komdeur, J., Hatchwell, B.J., 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends Ecol. Evol.* 14, 237-241.
- Kruczek, M., 2007. Recognition of kin in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Physiol. Behav.* 90, 483-489.
- Kruczek, M., Gołas, A., 2003. Behavioural development of conspecifics odour preferences in bank voles, *Clethrionomys glareolus*. *Behav. Processes* 64, 31-39.
- Li, Q., Zhang, L., 2010. Parent-offspring recognition in Brandt's voles, *Lasiopodomys brandti*. *Anim. Behav.* 79, 797-801.
- Libhaber, N., Eilam, D., 2004. Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size. *J. Mammal.* 85, 748-755.
- Madison, D.M., 1980. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7, 65-71.
- Mateo, J.M., 2003. Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *J. Mammal.* 84, 1163-1181.
- McShea, W.J., Madison, D.M., 1984. Communal nesting by reproductively active females in a spring population of *Microtus pennsylvanicus*. *Can. J. Zool.* 62, 344-346.
- Ondrias, J.C., 1965. Contribution to the knowledge of *Microtus guentheri hartingi* from Thebes, Greece. *Mammalia* 29, 489-506.
- Paz y Miño C., G., Tang-Martínez, Z., 1999a. Social interactions, cross-fostering, and sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Can. J. Zool.* 77, 1631-1636.
- Paz y Miño C., G., Tang-Martínez, Z., 1999b. Effects of exposure to siblings or sibling odors on sibling recognition in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Can. J. Zool.* 77, 118-123.
- Porter, R.H., Wyrick, M., Pankey, J., 1978. Sibling recognition in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, 61-68.

- Reichstein, H., 1964. Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). Z. Wiss. Zool. 170, 112-222 [in German].
- Russell, A.F., Hatchwell, B.J., 2001. Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. Proc. R. Soc. Lond. B 268, 2169-2174.
- Sherman, P.W., 1981. Kinship, demography, and Belding's ground squirrel nepotism. Behav. Ecol. Sociobiol. 8, 251-259.
- Sherman, P.W., Reeve, H.K., Pfennig, D.W., 1997. Recognition systems. In: Krebs, J.R.; Davies, N.B. (Eds.), Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 69-96.
- Shi, D., Hai, S., Zheng, S., Zhang, Z., 1998. Studies of social behaviour in colonies of Brandt's voles (*Microtus brandti*). International Conference on Rodent Biology and Management. October 5-9, 1998. Beijing, China. Abstracts of Papers, p. 71.
- Solomon, N.G., 1991. Current indirect fitness benefits associated with philopatry in juvenile prairie voles. Behav. Ecol. Sociobiol. 29, 277-282.
- Tamarin, R.H., Ostfeld, R.S., Pugh, S.R., Bujalska, G. (Eds), 1990. Social Systems and Population Cycles in Voles. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Thomas, J., Birney, E., 1979. Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. Behav. Ecol. Sociobiol. 5, 171-186.
- Tkadlec, E., Zejda, J., 1995. Precocious breeding in female common voles and its relevance to rodent fluctuations. Oikos 73, 231-236.
- Wilson, S.C., 1982. The development of social behaviour between siblings and non-siblings of the voles *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus*. Anim. Behav. 30, 426-437.

3. Vliv délky izolace na rozpoznávání sourozenců

3.1. Úvod

Jak bylo uvedeno v předchozím oddíle, mnoho živočišných druhů je charakteristických schopností rozpoznat své příbuzné a chovat se k nim odlišně než k nepříbuzným jedincům. Velice zajímavým aspektem rozpoznávání příbuzných je ovšem také doba, po kterou u různých druhů tato schopnost přetrvává navzdory odloučení.

U druhů uplatňujících jako mechanismus k rozpoznání příbuzných porovnávání fenotypu druhého jedince se svým vlastním (*self-referent phenotype matching*) je doba, po kterou si pamatují své příbuzné, neomezená, neboť vzor, podle kterého jedinec porovnává, je vždy k dispozici. Avšak u druhů uplatňujících mechanismus rozpoznávání na základě společného rodinného znaku (*family cue*), memorizovaného během raných období ontogeneze, a také u druhů schopných rozpoznat své příbuzné pouze na základě předchozí asociace (známosti), se schopnost rozpoznat příbuzné v čase postupně vytrácí, pokud s nimi jedinec není v kontaktu. Vzhledem k tomu, že u hrabošů je hlavním mechanismem rozpoznávání příbuzných známost (Gavish et al., 1984; Boyd and Blaustein, 1985; Ferkin, 1990; Berger et al., 1997; Paz y Miño C. and Tang-Martínez, 1999a, b) a *phenotype matching* byl prokázán pouze u několika málo druhů a to pouze jako mechanismus obrany proti incestnímu páření (hraboš mandarínský, *Microtus mandarinus*, Fadao et al., 2002; norník rudý, *Myodes glareolus*, Kruczek and Gołas, 2003; Kruczek, 2007), lze očekávat, že na své příbuzné stejného pohlaví při odloučení časem zapomenou.

Zapomínání je postupný proces, proto přesně kvantifikovat počet dnů, po kterém už si na sebe zvířata nepamatují, je komplikovaný úkol. Lze ovšem snadno změřit, který druh projevuje po předem stanoveném počtu dní výraznější změnu chování. Nejlepší paměť a tedy nejmenší změnu chování bychom mohli očekávat u příslušníků těch druhů (případně toho pohlaví), které jsou výrazně filopatrické a i v dospělosti se tak se svými příbuznými pravidelně potkávají, např. na společných ochozech. Naopak druhy, které záhy po odstavu dispergují daleko od rodného areálu, mají později jen malou šanci, že své příbuzné opět potkají, a tak potřeba rozpoznat je po delším odloučení je jen nízká. Tento předpoklad byl v praxi částečně potvrzen studií dvou druhů hrabošů s různým reprodukčním systémem a

vzorcem disperze: hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*) a pensylvánského (*M.pennsylvanicus*), v níž monogamní, filopatričtí *M.ochrogaster* projevovali po 20ti dnech odloučení sexuální nezájem o své sourozence opačného pohlaví, kdežto polygamní až promiskuitní *M.pennsylvanicus* s dispergujícími samci po takto dlouhé době vykazovali nad pachem svých sourozenců chování značící sexuální zájem srovnatelný se zájmem o cizí nepříbuzná zvířata (Paz y Miño C. et al., 2002), z čehož autoři vyvodili, že si na sebe již nepamatují. Podobně také monogamní, filopatričtí hraboši mandarínští (*M.mandarinus*), odloučení při odstavu na 45 dní, se i po takto dlouhé době – dalece převyšující čas, který spolu před odstavem mohli strávit – rozmnožovali se svými sourozenci mnohem méně ochotně než nepříbuzná a vzájemně si cizí zvířata (Fadao et al., 2002).

Zřejmě relevantnější výsledky však přinášejí pokusy uskutečněné na sourozencích téhož pohlaví. To vyplývá z faktu, že různé druhy se mezi sebou liší svou neochotou k příbuzenskému páření: např. u *M.ochrogaster* k němu nedochází ani tehdy, kdy jsou sourozenci nebo mláďata s rodiči drženi pohromadě po dlouhé časové úseky (McGuire and Getz, 1981), kdežto naopak *M.pennsylvanicus* se mu nijak zvlášť nevyhýbají (Pugh and Tamarin, 1988). Vyvozovat z ochoty k incestnímu páření, že si na sebe zvířata již nepamatují, tedy může být zavádějící.

Pokusy, v nichž se testovaly sourozenecké dvojice téhož pohlaví, ukázaly, že *M.ochrogaster* se prokazatelně poznávají ještě po 15ti dnech odloučení, ale po 20ti dnech již ne (Paz y Miño C. and Tang-Martínez, 1999a). Jiná situace ovšem nastává, pokud je odloučení přerušováno krátkými setkáními s druhým jedincem nebo jeho pachem. Při pokusu, kdy měli *M.ochrogaster* jednou za tři dny po dobu třiceti minut možnost přímého kontaktu se sourozencem, pamatovali si na sebe ještě po 21 dnech, u samiček k zachování vzpomínky dokonce stačil pouhý kontakt s pachem druhého jedince (Paz y Miño C. and Tang-Martínez, 1999b). Také mladé samičky *M.arvalis orcadensis*, které byly drženy ve skupinkách se dvěma nepříbuznými samicemi, ovšem dvakrát týdně přicházely do kontaktu s pachem svých sester, začaly upřednostňovat pach svých nových spolubydlících (což naznačuje že si již na své sestry nepamatovaly) teprve po pěti týdnech; u samců však podobný vzorec nebylo možné odhalit, neboť se pachem svých bratrů po celých pět týdnů vyhýbali, což je možné vysvětlit jejich motivací k disperzi (Lambin and Mathers, 1997).

Kontakt se sourozencem nebo jeho pachem může prodloužit nejenom dobu, po kterou si jedinec druhého bude pamatovat, ale dokonce může napomoci i delšímu zapamatování jiného sourozence z téhož vrhu. Experimentálně to dokládají např. pokusy na psech domácích (*Canis familiaris*), u kterých se prokazatelně poznávají dvouletí sourozenci, kteří se neviděli od odstavu v 8-12 týdnech. Psi ovšem poznají svého sourozence po takto dlouhé době pouze tehdy, pokud alespoň s jedním dalším sourozencem celou dobu žili. Kontinuální kontakt s jedincem nesoucím rodinné znaky je tedy zřejmě pro rozpoznání sourozenců i po dlouhém odloučení nezbytný (Hepper, 1994).

Kromě vzorce disperze by na schopnost pamatovat si své sourozence mohla mít vliv také socialita druhu. Sociální druhy by měly mít oproti solitérním větší prospěch z rozlišování příbuzných, neboť pro solitérní jsou příslušníci téhož druhu především konkurenty a prospěch z upřednostňování příbuzných je jen minimální, zatímco sociální druhy žijí ve skupinách složených ze zvířat různého stupně příbuznosti a správné rozlišení mezi nimi, doprovázené preferenčním chováním vůči blíže příbuzným, může zvýšit inkluzivní fitness jedince. Vzhledem k tomu, že u solitérních druhů by neměla být potřeba rozlišovat své příbuzné tolik rozvinutá, neměla by být rozvinutá ani schopnost delší dobu si je pamatovat. Kromě toho, sociálnější druhy se vyznačují lepšími sociálně-kognitivními schopnostmi (Balda and Kamil, 2002), mezi něž schopnost identifikace a zapamatování si jiných jedinců patří.

Výše uvedená myšlenka se sice obzvláště mezi primatology značně prosadila, ovšem empirické důkazy pro její platnost jsou zatím nedostatečné. Jinak je tomu ovšem s další hypotézou, uváděnou Snowdonem (2001), který navrhl že kooperativní rozmnožování se u primátů (mimo člověka) pojí s lepšími socio-kognitivními schopnostmi. Podobný argument byl později rozvinut i pro člověka v tzv. hypotéze kooperativního rozmnožování, zdůrazňující význam kooperativního množení pro vznik lidských kognitivních schopností (Burkart et al., 2009; van Schaik and Burkart, 2009). Najít podpůrné důkazy pro tuto hypotézu se snažili Burkartová a van Schaik (2010) na kosmanovitých (Callitrichidae), tedy taxonu s nejrozvinutějším kooperativním rozmnožováním mezi primáty (Digby et al., 2007). Kosmanovití, podobně jako *Microtus brandti* (kap. 3.1.3.), žijí ve stabilních rodinných skupinách charakteristických nízkou mírou agrese a vysokou vzájemnou tolerancí (Digby, 1994; Schaffner and Caine, 2000). Skupiny jsou tvořeny rozmnožujícím se párem nebo polygamní skupinkou, neodstavenými mláďaty a potomky z předchozích vrhů, kteří fungují jako nemnožící se pomocníci (Digby et al., 2007). Celá skupina se chová agresivně vůči

jiným skupinám, z čehož se usuzuje na teritorialitu zvířat (Koenig and Rothe, 1991). Výsledky rešerše Burkartové a van Schaika byly zcela v souladu s původní hypotézou – kosmanovití coby kooperativně se množící taxon vykazovali vyšší socio-kognitivní schopnosti než sesterské, soliterně se množící malpy (*Cebus*) a kotulové (*Saimiri*), i když jejich kognitivní schopnosti jiného než sociálního charakteru byly stejné nebo horší.

Několik prací bylo publikováno rovněž jako doklad možné souvislosti socio-kognitivních schopností a reprodukčního systému. Např. u ptáků velikost mozku (indikátor kognitivních schopností) pozitivně koreluje s rozmnožovacími systémy v závislosti na stabilitě vztahu: druhy tvořící stabilní monogamní páry a druhy s kooperativním rozmnožováním (rovněž mající pevné dlouhodobé vztahy) mají mozek relativně největší, naopak promiskuitní či polygamní druhy netvořící stálé svazky jej mají menší (Emery et al., 2007). Pokročilou schopnost pamatovat si konkrétní jedince vykazují rovněž sociálně monogamní klauni špičatopruzí (*Amphiprion bicinctus*) tvořící stálé svazky, v nichž hájí společné teritorium (Fricke, 1974 ex Whiteman and Côté, 2004). Ti v pokusech prokázali schopnost poznat jedince, který byl na jednu hodinu umístěn do jejich teritoria, ještě třicet dní od této události, a bezpečně ho i po takto dlouhé době odlišovali od jiných jedinců (Fricke, 1974 ex Bshary et al., 2002). Výsledky pokusů na hraboších, které jsem výše uváděla jako podporu pro vliv filopatrie na schopnost pamatovat si své sourozence, mohou být ostatně také interpretovány ve světle reprodukčních systémů, neboť uváděné druhy s ranou disperzí jsou zároveň promiskuitní a druhy filopatrické jsou zároveň monogamní. Je však těžké rozhodnout, zda za vyššími (či, v případě ptáků, alespoň předpokládanými vyššími) socio-kognitivními funkcemi stojí opravdu reprodukční systém, nebo spíše stabilita vztahu, kterou s sebou přináší. K rozhodnutí mezi těmito dvěma možnostmi by bylo zapotřebí zaměřit se na studium skupinově žijících druhů bez monogamních svazků, jejichž society se liší svou stálostí v čase (např. rychlostí imigrace a emigrace). Teprve nenalezení odlišností v sociálně-kognitivních schopnostech těchto dvou krajních skupin by bylo přesvědčivějším dokladem, že roli hraje spíše reprodukční systém než stabilita vztahů.

Aby bylo možné rozhodnout na základě komparativního srovnání, která z výše uvedených hypotéz nejlépe vysvětluje schopnost pamatovat si své sourozence i po delším odloučení, je nezbytné znát aspekty biologie srovnávaných druhů, proto budou následující podkapitoly věnovány jim.

3.1.1. Biologie hraboše polního

Hraboš polní (*Microtus arvalis*) je druh obývající téměř celou Evropu s výjimkou nejsevernějších a nejjihnějších oblastí a proniká také dál na východ až do centrálních částí Ruska (obr. 3). Stejně jako mnoho jiných druhů hrabošů vykazuje sezónní proměnlivost sociální organizace: zimu tráví ve skupinách smíšeného pohlaví složených obvykle z příbuzných, ale někdy i z původně si cizích zvířat, což je umožněno zvýšenou sociální tolerancí (Kratochvíl, 1959). Naopak během období rozmnožování, které v našich podmínkách začíná už v březnu (Bryja et al., 2005), se sociální systém může posunovat až k solitérnímu, jak popisují následující odstavce.



Obr. 3. Výskyt druhu *Microtus arvalis* podle údajů IUCN (zdroj: www.iucnredlist.org).

Samice žijí během období rozmnožování obvykle ve skupinkách o třech až čtyřech a běžné je u nich sdílení hnízda a kooperativní péče o mláďata (de Jonge, 1983; Boyce and Boyce, 1988a). Skupinky jsou obvykle tvořeny buď sestrami, neboť při disperzi mají mladé samičky tendenci zůstat spolu, nebo matkou s dcerami – samičky bývají filopatrické a i po dosažení pohlavní dospělosti zůstávají obvykle v rodné skupině (Heise and Rozenfeld, 2002), k disperzi dochází jen při vysokých populačních hustotách (Boyce and Boyce, 1988b). Vyloučen však není ani vznik skupiny z nepříbuzných samic, jak ukázaly laboratorní pokusy při kterých byla počáteční nedůvěra a agrese cizích samic zakrátko nahrazena přátelskými, afiliativními projevy a sdílením hnízda (Dobly and Rozenfeld, 2000). Zdá se však, že tato

tolerance mizí jakmile se samice začnou rozmnožovat a skupiny složené z nepříbuzných samic pak projevují vyšší agresivitu a dochází k supresi rozmnožování u podřízených (Dobly, 2009), což dokládají i poznatky Zakharova a Zorenkové (1995), kteří v laboratorních podmínkách rovněž pozorovali vyšší agresivitu mezi společně drženy samicemi a následné zhoršené rozmnožování oproti jednotlivě držným samicím. Za nepříznivých okolností, kdy soužití více zvířat pohromadě není možné (např. z důvodu vlastností půdy neumožňujících vyhrabání rozsáhlejšího systému chodeb) se samice uchylují k solitérnímu životu (Boyce and Boyce, 1988a). Celá samičí skupina (případně samotná samička, pokud hovoříme o samotářsky žijících jedincích) projevuje silnou teritorialitu a společně agresivně brání své území před samicemi z jiných skupin (de Jonge, 1983; Boyce and Boyce, 1988b). Obzvláště vysokou míru agrese pak samičky vykazují vůči neznámým mláďatům (de Jonge, 1983).

Samci obvykle dispergují krátce po odstavu a nadále žijí samotářsky (Reichstein, 1964 ex Heise and Rozenfeld, 2002; Boyce and Boyce, 1988b) – životu s jinými samci se vyhýbají a pokud se přeci jen ocitnou pohromadě, silnější samec slabšího vyžene (Dobly and Rozenfeld, 2000). Na rozdíl od samic nejsou samci teritoriální, spíše se zdá že vedou potulný život během kterého střídavě navštěvují teritoria jednotlivých samičích skupin; v každé samičí skupině se tak v daném čase nachází vždy jen jeden dospělý samec (Zorenko, 1979). K neznámým mláďatům jsou poměrně tolerantní, ovšem k dospělým příslušníkům svého pohlaví projevují vysokou nesnášenlivost. Jedinou výjimkou je situace, kdy prostorové podmínky neumožňují mladým samcům dispergovat – tehdy zůstávají v mateřské kolonii i po dosažení pohlavní dospělosti a vzájemně se tolerují (de Jonge, 1983).

Jako pářicí systém u druhu *Microtus arvalis* bývá uváděna polygamie, což pramení z faktu, že domovské okrsky samců se výrazně překrývají s několika okrsky samic (Reichstein, 1960 ex Dobly and Rozenfeld, 2000; Bashenina, 1962) a samci se samicemi zůstávají obvykle jen na dobu nezbytně nutnou k oplození (Boyce and Boyce, 1988a). Vzhledem k tomu, že polygamní jsou prokazatelně také samice a v přírodních podmínkách mívá i více než polovina vrhů dva a více otců (Fink et al., 2006; Borkowska and Ratkiewicz, 2010), bylo by přesnější uvádět jako pářicí systém promiskuitu. Některá pozorování sice naznačují, že samci mohou zůstávat se samicemi až do porodu a o narozená mláďata následně pečují (Bashenina, 1962; Mackin-Rogalska, 1979; de Jonge, 1983), vazba mezi partnery je však slabá (Zorenko, 1979; Bashenina, 1994; Gromov, 2004) a při vyšších populačních

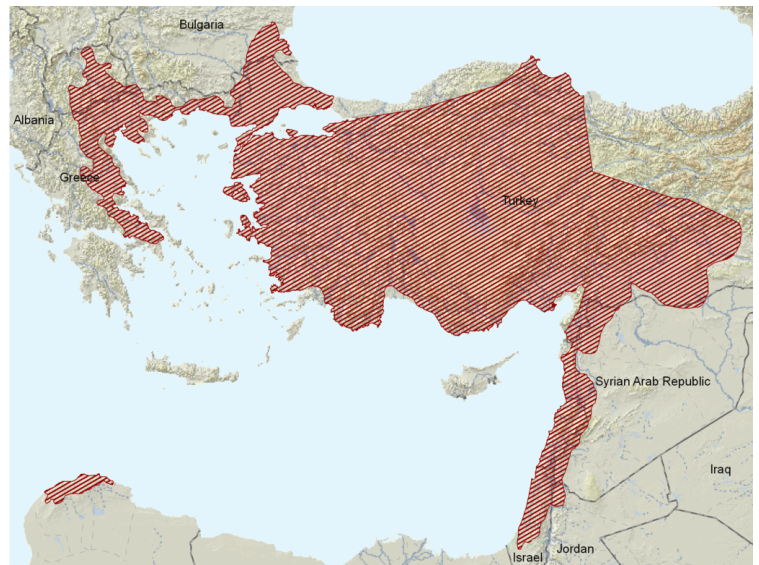
hustotách, umožňujících snadné nalezení další říjné samice, samec oplodněnou samicí záhy opouští (Kratochvíl, 1959).

3.1.2. Biologie hraboše levantského

Hraboš levantský (*Microtus guentheri*) je sociálním druhem hraboše obývajícím Balkánský poloostrov, Malou Asii a středomořské pobřeží Sýrie, Libanonu a Izraele (Kryštufek and Vohralík, 2005; obr. 4). Vzhledem k tomu, že tento druh byl ještě nedávno součástí druhu *M.socialis* a taxonomické přerazování a vyčleňování nových druhů stále ještě probíhá (viz např. Kryštufek a Vohralík, 2005), je těžké dopátrat se informací o biologii hrabošů přímo z námi zkoumané populace. Mnoho faktů uváděných v dostupné literatuře pro *M.guentheri* se týká jiných populací, u kterých je v současnosti diskutována možnost vyčlenění do samostatného druhu. Lze však předpokládat, že biologie jednotlivých populací, které byly nebo dosud jsou řazeny do druhu *M.guentheri*, bude velice podobná, a také *M.socialis* se s největší pravděpodobností nijak výrazně neliší, takže lze do jisté míry aplikovat i poznatky z jeho biologie, která je prozkoumaná o něco lépe.

U *M.socialis* sestává podle Gromova (2003a) rodinná skupina ze samce a jedné či dvou samic. Mláďata dispergují jakmile dosáhnou pohlavní dospělosti, tj. za 1,5-2

měsíce od narození. Starší jedinci, obzvláště samci, bývají k dospívajícím agresivní, což je zřejmě hlavním faktorem stojícím za ranou disperzí mladých zvířat. Potomci starší než 3 měsíce již nejsou svými rodiči tolerováni.



Obr. 4. Výskyt druhu *Microtus guentheri* podle údajů IUCN (zdroj: www.iucnredlist.org).

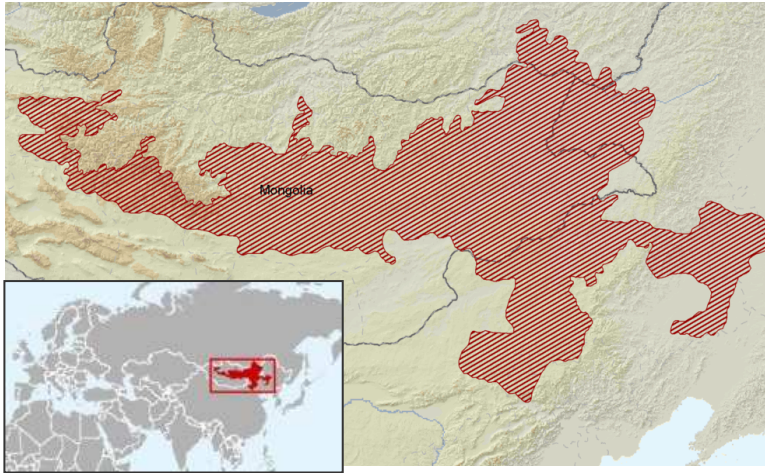
Podle několika málo studií zabývajících se přímo druhem *M.guentheri* žijí zvířata buď v párech, nebo v rozsáhlejších rodinách sestávajících z rozmnožujícího se páru a mláďat z několika předchozích vrhů (Cohen-Shlagman, 1981 ex Libhaber and Eilam, 2004; Mendelssohn and Yom-Tov, 1999) a samec vykazuje všechny prvky péče o mláďata jako samice (samozřejmě s výjimkou kojení), jen s nižší frekvencí (Levy, 1995 ex Libhaber and Eilam, 2004). Rodičovské chování u tohoto druhu odpovídá chování pozorovanému u monogamních druhů hrabošů jako je hraboš prériový (*Microtus ochrogaster*) nebo hrabošík americký (*M.pinetorum*) a liší se od chování zaznamenaného pro polygamní či promiskuitní druhy, konkrétně hraboše horského (*M.montanus*) a h.pensylvánského (*M.pennsylvanicus*). Reprodukčním systémem je tedy zřejmě spíše monogamie (Libhaber, 2001 ex Libhaber and Eilam, 2002), než dříve uváděné pomezí mezi monogamií a polygynií/promiskuitou (Levy, 1995 ex Libhaber and Eilam, 2004). Pro převažující monogamii svědčí také terénní výzkumy, při kterých bylo v systémech podzemních chodeb pravidelně nacházeno po jednom dospělém samci a jedné dospělé samici (Çolak et al., 1998). Na druhou stranu Ondrias (1965 ex Çolak et al., 1998) uvádí z Řecka nálezy hnízd s mláďaty z různých vrhů, což by svědčilo spíše pro polygynii a společnou péči o mladé mezi samicemi. Společnou péči o mladé a sdílení hnízda u laboratorně chovaných samic uvádí také Germanová (1990).

Cohen-Shlagman et al. (1984) uvádějí, že při terénním výzkumu bylo pouze 40% samců odchyceno na jedné lokalitě opakovaně po několik měsíců; to nasvědčuje buď v jejich vysokou mortalitu, nebo migraci. U samic byl tento podíl lehce vyšší a představoval 49%. Během vrcholícího období rozmnožování se do pastí chytal mnohem vyšší poměr samců než samic, což si autoři vysvětlují jejich větší pohyblivostí v důsledku zvýšené agrese starších samců k mladým, vedoucí k vyšší disperzi samců oproti samicím.

Mladí *M.guentheri* se mohou množit velmi záhy po odstavu, což platí obzvláště pro samičky. Cohen-Shlagman et al. (1984) uvádějí odchyt samičky vážící 28 g (odhadovaný věk 36 dní) s devíti embryi v děloze. Většina sameček však během roku, kdy se narodili, pohlavně nedospívá, soudě podle absence pohyblivých spermatozoí (Cohen-Shlagman et al., 1984).

3.1.3. Biologie hraboše syzlího

Hraboš syzlí (*Microtus brandti*) je silně sociálním druhem hraboše ze severní Číny a Mongolska (obr. 5). Typickým sociálním uspořádáním tohoto druhu jsou rodinné skupiny, které se v létě skládají obvykle z jednoho či více přezimovavších samců a jedné či více přezimovavších samic plus z jedinců narozených toho roku, včetně již dospělých samců i



Obr. 5. Výskyt druhu *Microtus brandti* podle údajů IUCN (zdroj: www.iucnredlist.org).

samic (Zhang and Zhong, 1981 ex Shi et al., 2002). Celkově tak skupina může čítat až dvanáct dospělých jedinců obou pohlaví v poměru zhruba 1:1 a spolu s nedospělými mláďaty se počet zvířat snadno vyšplhá na 30 (Zhang et al., 2003; Zhong et al., 2007). Zvířata přezimují pouze jednou za život, druhé zimy už se nedožijí (Zhang and Zhong, 1981 ex Shi et al., 2002). Zimu tráví celá skupina společně, na jaře se však v důsledku narůstající agrese uskupení rozpadá do menších podjednotek složených z několika málo samic a k nim se přidávají migrující samci z jiných skupin, čímž vznikne základ pro novou rodinnou skupinu (Gromov, 2002, 2003b).

Jednotlivé rodinné skupiny obývají výlučné území, které si agresivně brání proti příslušníkům jiných skupin. Každá samička má pak v rámci skupinového teritoria ještě své vlastní území, které brání před ostatními dospělými jedinci a vpouští do něj jen svého sexuálního partnera (Zhang and Zhong, 1981 ex Yu et al., 2004). Pouze někdy sdílí hnízdo s jinou samičkou, jíž bývá nejčastěji sestra nebo dospělá dcera z některého z raných vrhů toho roku (Huo et al., 2010).

O reprodukčním systému *M.brandti* stále panují nejasnosti. Zhang a Zhang (2003) na základě svých laboratorních výzkumů uvádějí monogamii až polygynii, podle výzkumu Huo et al. (2010) je však v přírodě poměrně běžné páření s více samci a až 46% vrhů je tak zplozeno více než jedním samcem – pářícím systémem (alespoň genetickým) by tedy byla

promiskuita. Nejpravděpodobnější se zdá přecházení z monogamie přes polygynii až k promiskuitě podle toho, který systém je za stávajících okolností nejvýhodnější, jak to uvádějí Stubbe a Janke (1995). Za nízkých populačních hustot by potom hraboši vykazovali spíše monogamní chování, za vysokých přecházeli k promiskuitě.

Mladí jedinci zůstávají v rodné skupině v průběhu celého prvního roku a teprve po přezimování, se začátkem nové vegetační sezóny, samci dispergují; samičky jsou výrazně filopatričné a zůstávají i po zimě žít poblíž místa svého narození (Fang and Sun, 1991 ex Li and Zhang, 2010). Pohlavně aktivní jsou zvířata obvykle teprve po přezimování, menší část jedinců, narozených v prvních vrzích daného roku, se však ke konci téhož roku je již schopna sama zapojit do rozmnožování (Shi et al., 2002). Většina jedinců se ale v roce, kdy se narodili, nerozmnožuje a namísto toho pomáhají s výchovou mladších sourozenců, fungují tedy jako pomocníci (helpři). Toto období v životě zvířat je zároveň typické výrazně přátelskými projevy a absencí vzájemné agrese (Gromov, 2003b).

3.1.4. Cíle

Cílem práce bylo srovnat schopnost *M.arvalis*, *M.guentheri* a *M.brandti*, tedy druhů lišících se svým vzorcem disperze, mírou kooperativity, socialitou a stabilitou skupin a dalšími bionomickými znaky, pamatovat si své sourozence navzdory odloučení. Zajímalo mne, zda bude schopnost uchovat si vzpomínku na sourozence i po delší době korelovat s úrovní kooperativního rozmnožování a přítomností helperů, jak naznačují výzkumy primátů (Burkart and van Schaik, 2010), se vzorcem disperze, stupněm sociality, nebo spíše se stabilitou skupin či rozmnožovacím systémem (Emery et al., 2007).

3.2. Materiál a metodika

3.2.1. Zvířata

Do pokusů byly použity stejné druhy jako u předchozího experimentu na rozlišování mezi sourozenci a cizími jedinci a také způsob držení chovných párů a péče o ně se v obou experimentech nelišily. Původ zvířat byl shodný s výjimkou *M.arvalis*, kteří byli 3.-6.generací narozenou v chovech, vzešlou ze čtrnácti párů divokých zvířat chycených v létě 2007 na lokalitách v Českých Budějovicích a v Třeboni.

Mláďata všech druhů byla odstavována ve věku 19-22 dní, při odstavu u nich bylo určeno pohlaví a poté byla umístěna buď ve dvojici se sourozencem stejného pohlaví do chovné nádoby Velaz T3 (39,5 x 23,5 cm), nebo individuálně do chovné nádoby Velaz T2 (24,5 x 18,5 cm). Pokud při odstavu nemohlo být pohlaví určeno s přesností, bylo mládě odstaveno do nádoby T2 a pohlaví určeno dodatečně 2-6 dní před pokusem. Tímto způsobem (individuálně nebo ve dvojicích) byla mláďata držena 15 nebo 20 dní od odstavu, dokud neproběhl pokus.

Původním záměrem bylo uskutečnit alespoň 10 pokusů v každé experimentální skupině (izolace-kontrola/15-20 dní/samci-samice), tedy 80 pokusů pro každý z testovaných druhů. Bohužel, vzhledem k problémům s rozmnožováním *M.brandti* se toto nepovedlo splnit a pro uvedený druh byla získána data pouze z padesáti pěti pokusů. Celkem bylo v experimentech použito 160 mláďat *M.guentheri* z osmnácti rodin a čtyřiceti vrhů, 110 mláďat *M.brandti* z dvanácti rodin a dvaceti devíti vrhů, a 188 mláďat *M.arvalis* ze sedmnácti rodin a šedesáti sedmi vrhů (zde však muselo být jedenáct pokusů vyřazeno, protože jedno nebo obě zvířata strávila celý pokus nehnutě v rohu pokusné nádoby, a do analýz tedy bylo zahrnuto pouze 166 mláďat ze šedesáti dvou vrhů a šestnácti rodin).

3.2.2. Průběh pokusu

Byly porovnávány dvojice sourozenců, kteří od sebe byli od odstavu odděleni po dobu 15 nebo 20 dnů, se sourozenci, kteří od sebe nikdy odděleni nebyli (kontrola). Dvojice byly tvořeny výlučně zvířaty téhož pohlaví, aby se předešlo pohlavním projevům, které se už 20 dní od odstavu mohou vyskytnout. Tento design pokusu odpovídá designu použitým pro

M.ochrogaster Paz y Miñem a Tang-Martínezovou (1999a) s tou výjimkou, že byl vynechán pokus po 10ti dnech izolace, a byl takto zvolen se záměrem umožnit porovnání mých výsledků s výsledky uváděnými těmito autory pro *M.ochrogaster*.

Pokusná nádoba byla táž jako při testech rozlišování sourozenců a cizích zvířat, tedy skleněné terárium 60 x 30 x 30 cm, na jehož vnější stěny byl z důvodu optické izolace nalepen bílý papír. Terárium bylo podestláno hoblinami, které byly mezi jednotlivými pokusy měněny, a v protilehlých koncích byl umístěn kousek tvrdého pečiva a napáječka s vodou. Napáječky i vnitřní prostor akvária byly mezi jednotlivými pokusy vždy omyty horkou vodou a etanolem, aby se odstranil pach předchozích zvířat a standardizovaly se podmínky pokusu. Celé terárium bylo svrchu snímáno kamerou napojenou na videopřehrávač s televizí a chování pokusných jedinců bylo v reálném čase vyhodnocováno z obrazovky.

Pokusy probíhaly v dopoledních hodinách (první čtyři hodiny po začátku světlé části dne) v samostatné místnosti oddělené od vlastních chovů. Průběh pokusu byl stejný jako u předchozího experimentu: na začátku pokusu byla zvířata v pokusné nádobě opticky a fyzicky izolovaná neprůhlednou stěnou, která byla po třech minutách vyjmuta a započalo 15ti minutové zaznamenávání jejich projevů. Zaznamenávanými prvky chování byly opět sociální interakce, agonismus, individuální činnost a kontakt, kromě toho jsem však rovněž zaznamenávala self-grooming (olizování, vykusování či škrábání a čechrání srsti na vlastním těle), prováděný během individuálních činností i během kontaktního sezení. Učinila jsem tak z toho důvodu, že čištění těla bylo u hrabošů prokázáno jako způsob vzájemné komunikace mezi zvířaty (Wiepkema, 1977; Ferkin and Leonard, 2005) a proto mezi prvky chování, které nezahrnují vzájemnou komunikaci – individuální činnost a částečně rovněž kontakt – nepatří. V předchozím experimentu toto chování nebylo vyčleněno z důvodu zamýšleného srovnání mnou testovaného druhu (*Microtus guentheri*) s druhy *M.arvalis* a *M.brandti* testovanými v pracích M. Eliášové a V. Pavelkové (Řičánkové), u kterých tyto kategorie nebyly samostatně hodnoceny.

3.2.3. Zpracování dat

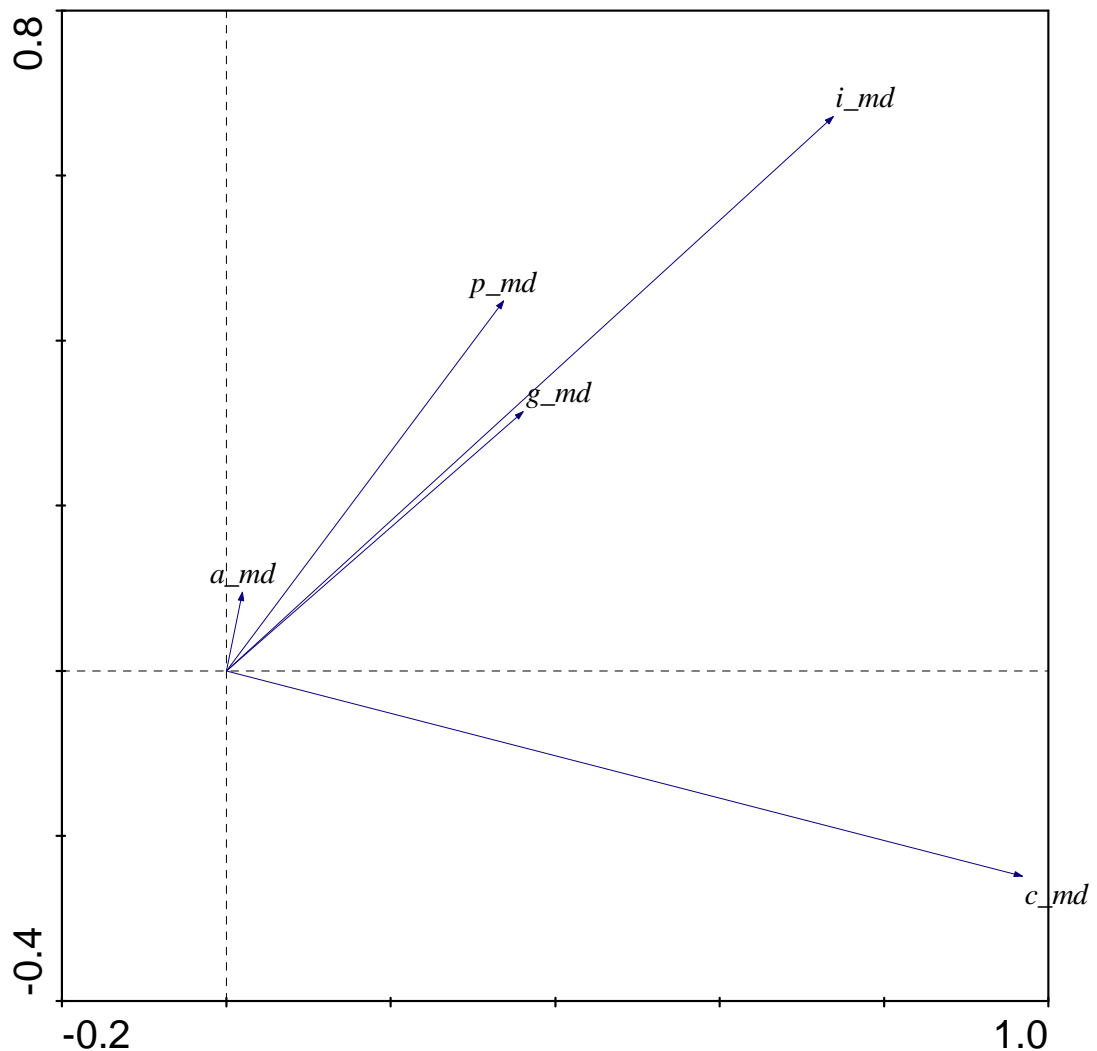
Chování zvířat bylo zaznamenáváno pomocí programu Activities, verze 2.1 (Donát and Vrba, 1993) a následně zpracováno přidruženým programem Read. Ze získaných hodnot

frekvencí a celkových délek trvání (za pokus) jsem dopočetla průměrné délky trvání každé ze zaznamenaných činností. Tyto hodnoty byly nejprve zpracovány mnohorozměrnou analýzou v programu CANOCO (ter Braak and Šmilauer, 2002) a hodnota vybraná na základě výsledků této analýzy byla poté otestována na normalitu svého rozložení a po úpravách zpracována faktoriální ANOVou v programu STATISTICA (verze 8.0). Ostatní hodnoty byly statisticky zpracovávány Mann-Whitneyho testem (porovnání dvou vzorků) nebo Kruskal-Wallisovým testem (porovnání tří a více vzorků).

3.3. Výsledky

Mnohorozměrná analýza průměrných délek jednotlivých činností ukázala, že první a druhá osa PCA vysvětlují 95,9 % variability. Průměrná délka jednotlivé agonistické interakce, sociální interakce, individuální činnosti a self-groomingu spolu do jisté míry korelovaly, pouze průměrná délka jednotlivého kontaktu byla na ostatních hodnotách nezávislá (obr. 6).

Ze vzájemně zkorelovaných hodnot byla pro další analýzu vybrána průměrná délka sociálních interakcí. Při testu normality rozdělení dat se ukázalo, že data mají lognormální rozdělení; po jejich zlogaritmování vyšlo v Kolmogorov-Smirnově testu pro normalitu rozdělení dat $p > 0,2$ a s takto upravenými daty bylo dále pracováno. Naměřené hodnoty



Obr. 6. PCA pro průměrné délky trvání jednotlivých zaznamenávaných činností. Vysvětlivky: a_{md} = průměrná délka trvání jedné agonistické interakce; p_{md} = průměrná délka trvání jedné sociální interakce; i_{md} = průměrná délka trvání individuální činnosti; g_{md} = průměrná délka trvání self-groomingu; c_{md} = průměrná délka trvání kontaktu.

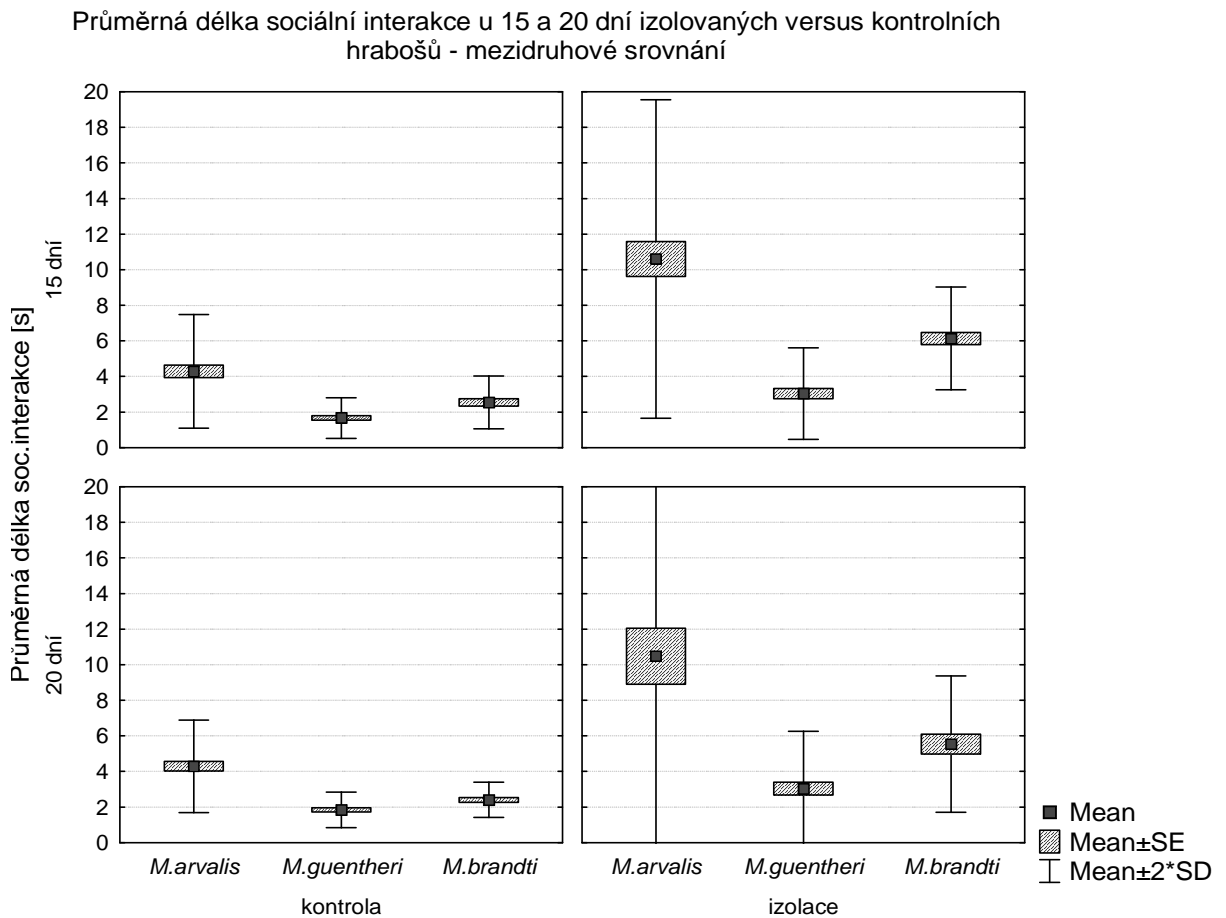
Tabulka 4

Průměrné délky sociálních interakcí u všech tří zkoumaných druhů a experimentálních skupin.

	Doba od odstavu			
	15 dní		20 dní	
	průměr ± směrodatná chyba	N	průměr ± směrodatná chyba	N
Kontrola				
<i>M.arvalis</i>	4,29 ± 0,35	21	4,29 ± 0,27	23
<i>M.guentheri</i>	1,67 ± 0,13	20	1,84 ± 0,11	20
<i>M.brandti</i>	2,54 ± 0,2	13	2,41 ± 0,14	13
Izolace				
<i>M.arvalis</i>	10,6 ± 0,98	21	9,95 ± 1,58	20
<i>M.guentheri</i>	3,04 ± 0,29	20	3,03 ± 0,36	20
<i>M.brandti</i>	6,13 ± 0,35	17	5,54 ± 0,55	12

průměrných délek sociálních interakcí pro všechny tři druhy jsou uvedeny v tabulce 4.

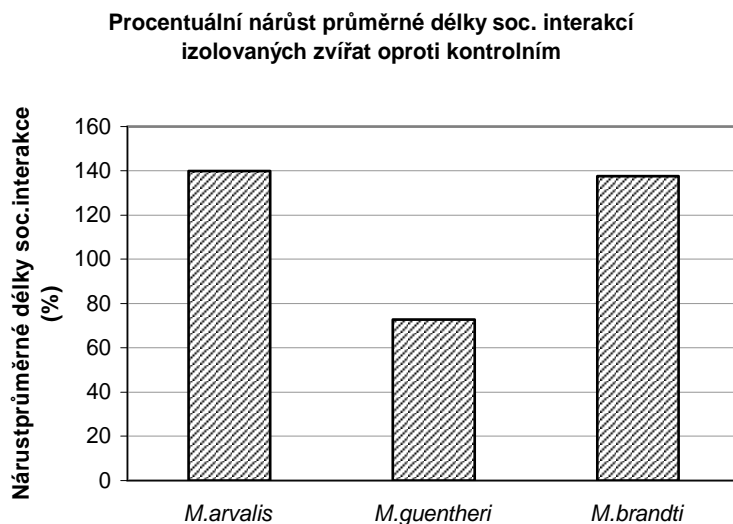
Faktoriální ANOVA 3 x 2 x 2 x 2 (druh x pohlaví x izolace x délka) provedená pro zlogaritmované hodnoty průměrných délek sociálních interakcí ukázala průkazný vliv



Obr. 7. Porovnání změn v průměrné délce trvání jednotlivé sociální interakce mezi kontrolními a izolovanými jedinci 15 a 20 dní od odstavu. V grafu jsou nezlogaritmované hodnoty.

faktorů druh ($p < 10^{-6}$) a izolace ($p < 10^{-6}$) a jejich interakce ($p < 5 \times 10^{-4}$). Vliv pohlaví ani délky izolace nebyl prokázán, a to ani v interakci s ostatními faktory. Rozdíly mezi kontrolními a izolovanými zvířaty všech tří druhů jsou graficky znázorněny na obrázku 7, který rovněž ilustruje shodnost projevů po 15ti a 20ti dnech od odstavu jak mezi kontrolními, tak mezi izolovanými zvířaty.

Abych zjistila, zda se od sebe liší skutečně všechny tři druhy, nebo je za průkazný rozdíl zodpovědný jen jeden ze tří zkoumaných druhů který se výrazně odlišuje od druhých dvou, provedla jsem ještě v ANOVě párová srovnání průměrné délky sociálních interakcí jednotlivých druhů (tedy *M.arvalis*-*M.guentheri*, *M.arvalis*-*M.brandti*, *M.guentheri*-*M.brandti*). Průkazný rozdíl byl nalezen pro faktory druh a izolace u všech tří kombinací

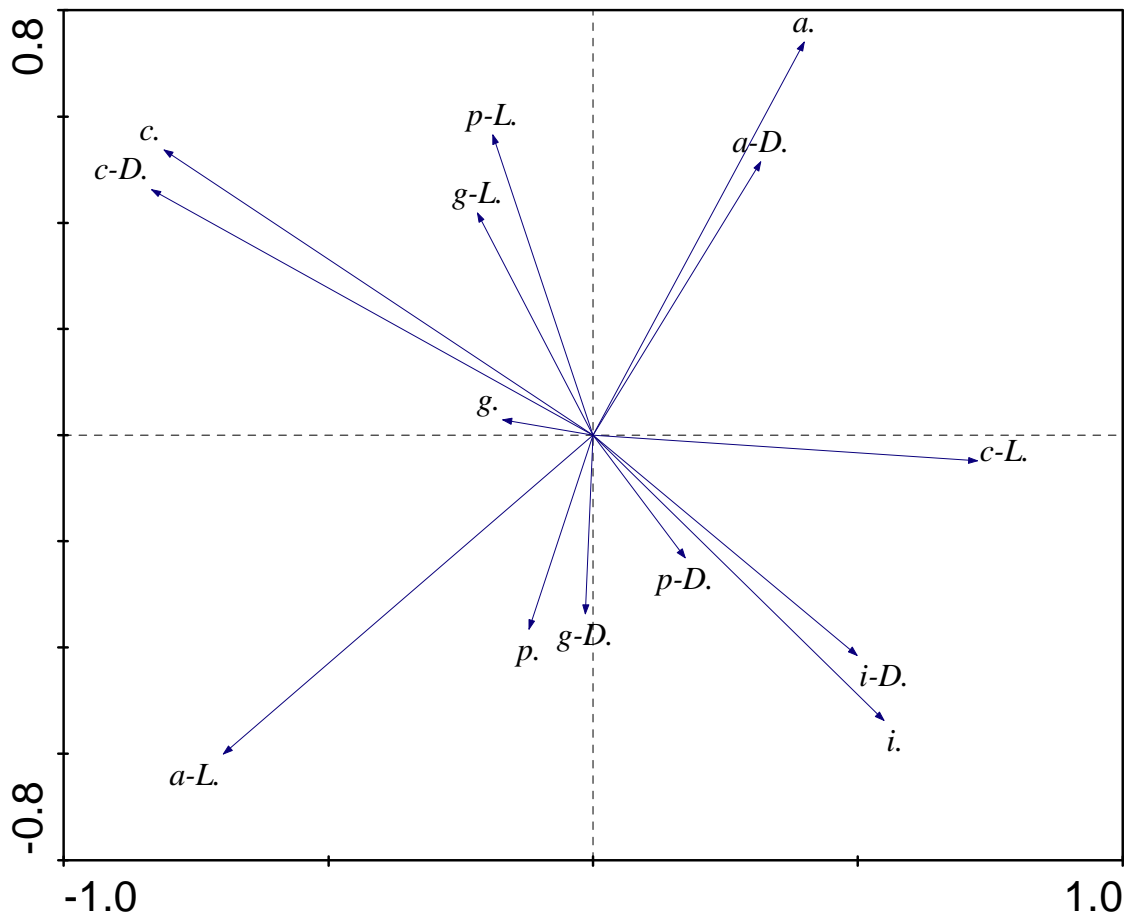


Obr. 8. Prodloužení průměrné délky sociální interakce u izolovaných zvířat oproti kontrolním, vyjádřené v procentech. Data nasbíraná 15 dní po odstavu a 20 dní po odstavu byla vzhledem k silně neprůkazným rozdílům sloučena.

Pouze příslušníci druhu *M.guentheri* se průkazně odlišovali od druhých dvou zkoumaných druhů i v interakci druh x izolace (při porovnání s *M.brandti* bylo $p < 10^{-3}$, při porovnání s *M.arvalis* pak dokonce $< 5 \times 10^{-4}$).

Frekvence jednotlivých činností, jejich celkové délky trvání a latence byly analyzovány u jednotlivých druhů samostatně. Vzhledem k tomu, že všechny tyto proměnné nejsou vzájemně nezávislé, byla nejprve provedena mnohorozměrná analýza která ukázala, že první a druhá osa PCA vysvětlují 62,7 % variability. Ze vzájemně pozitivně či negativně

párových srovnání (druh i izolace: $p < 10^{-6}$ pro všechny), ale již ne pro interakci druh x izolace u dvojice *M.arvalis*-*M.brandti* ($p = 0,65$). Průměrná délka jedné sociální interakce se sice mezi kontrolními skupinami obou druhů lišila, ale izolovaná zvířata obou druhů tuto délku navýšila srovnatelnou měrou: přibližně 2,5x (obr. 8).



Obr. 9. PCA pro frekvence, celkové délky trvání a latence jednotlivých zaznamenávaných činností. Vysvětlivky: a = frekvence agonismu; a_D = doba strávená během pokusu v agonistických interakcích; a_L = latence agonismu; p = frekvence sociálních interakcí; p_D = doba strávená v sociálních interakcích; p_L = latence sociálních interakcí; i = frekvence individuálních činností; i_D = doba strávená individuálními činnostmi; g = frekvence self-groomingu; g_D = doba strávená self-groomingem; g_L = latence self-groomingu; c = frekvence kontaktu; c_D = délka trvání kontaktu; c_L = latence kontaktu. U frekvencí a celkových délek trvání (doby strávené v dané činnosti) byly do analyzovány procentuální hodnoty namísto absolutních.

zkorelovaných hodnot frekvence a délky kontaktu, frekvence a délky individuálních činností a délky sociálních interakcí (obr. 9) byla vybrána pro další analýzy délka sociálních interakcí. Poměrně těsně spolu korelovaly rovněž frekvence, délka a latence agonismu, z těchto hodnot byla dále použita frekvence agonismu. Při výběru mezi frekvencí self-groomingu a latencí kontaktu jsem upřednostnila latenci kontaktu, z dvojice latence sociálních interakcí – latence self-groomingu byla vybrána latence sociálních interakcí. Frekvence sociálních interakcí a délka trvání self-groomingu nekorelovaly s žádnou z ostatních hodnot dostatečně těsně a proto jsem je považovala za relativně nezávislé a rovněž zařadila do dalších analýz. Průměry a směrodatné chyby těch proměnných, které byly dále analyzovány, zobrazuje tabulka 5.

Tabulka 5

Průměry a směrodatné chyby vybraných ukazatelů chování jednotlivých druhů v pokusu. Délky trvání a latence jsou uvedeny v sekundách, pohlaví jsou sloučena.

	Druh					
	<i>M.arvalis</i>		<i>M.guentheri</i>		<i>M.brandti</i>	
	15 dní	20 dní	15 dní	20 dní	15 dní	20 dní
Kontrola						
frekv. agonismu	2,5 ± 1	1,3 ± 0,7	0,1 ± 0,1	0 ± 0	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1
frekv. soc.inter.	29,6 ± 3,2	29,9 ± 3	119,9 ± 9,2	105,6 ± 8,2	59,1 ± 3,6	64,1 ± 3,1
délka soc.inter.	116,4 ± 12	123,3 ± 11,7	182,6 ± 9,7	181,6 ± 10,4	150,1 ± 15,1	152,5 ± 9,3
délka self-groom.	71,4 ± 14,6	97,3 ± 11,7	72,9 ± 7,6	81,8 ± 10,5	64,4 ± 13,5	92 ± 15
latence soc.inter.	74,1 ± 16,5	71,3 ± 14,2	21,2 ± 3,6	27,6 ± 6,9	6,6 ± 1,5	7,3 ± 1,6
latence kontaktu	180,2 ± 32	122,4 ± 16,6	319,8 ± 61	356,9 ± 65,7	238 ± 56,6	405 ± 76,8
Izolace						
frekv. agonismu	1,9 ± 0,5	8,4 ± 2,2	12,7 ± 3,8	11 ± 3	0,6 ± 0,1	0,6 ± 0,2
frekv. soc.inter.	26,9 ± 3,5	32 ± 4,2	85,7 ± 7,8	66,2 ± 10,1	75,5 ± 3,8	74,7 ± 4,9
délka soc.inter.	276 ± 34,8	269,1 ± 31,1	243,6 ± 18,1	196,8 ± 25	448,3 ± 17,5	396,4 ± 33,8
délka self-groom.	31,9 ± 5,8	55,9 ± 8,1	64,4 ± 7,5	54,4 ± 6,1	31,9 ± 3,8	51 ± 9,5
latence soc.inter.	108,1 ± 28,5	209,8 ± 50,9	20 ± 5,1	53,2 ± 12,6	6,1 ± 1,1	8,3 ± 1,6
latence kontaktu	228,8 ± 41,8	422,3 ± 55,3	642,6 ± 65,9	709,5 ± 50,3	460,9 ± 53,5	463,3 ± 65,4

U druhu *M.arvalis* Mann-Whitneyho test neprokázal žádné rozdíly mezi pohlavími, a to v žádné z testovaných hodnot, pohlaví proto byla sloučena. Následný Kruskal-Wallisův test pro srovnání jednotlivých experimentálních skupin odhalil průkazný rozdíl v latenci kontaktu ($H = 22,39$, $df = 3$, $p < 5 \times 10^{-4}$). Mann-Whitneyho testy provedené pro jednotlivé kombinace dvojic zvláště (vyjma dvou možných dvojic srovnávajících izolaci s kontrolou, kdy izolovaná zvířata byla jinak stará než kontrolní) ukázaly, že za tento rozdíl byla zodpovědná delší latence kontaktu u 20 dní izolovaných zvířat oproti ostatním skupinám; zvířata izolovaná 15 dní se od kontroly v latenci kontaktu průkazně nelišila (tab. 5 a 6). Průkazné rozdíly mezi skupinami byly zjištěny rovněž pro frekvenci agonismu (Kruskal-Wallis: $H = 20,73$, $df = 3$, $p < 5 \times 10^{-4}$), od ostatních skupin se přitom opět lišila 20 dní izolovaná zvířata, která vykazovala vyšší počet agonistických projevů (tab. 5 a 6). Naopak u délky sociálních interakcí, v níž se skupiny mezi sebou rovněž průkazně lišily (Kruskal-Wallis: $H = 24,3$, $df = 3$, $p < 10^{-4}$), spočíval rozdíl v odlišném chování izolovaných zvířat oproti kontrolním, a to bez ohledu na délku izolace: izolovaní jedinci trávili všeobecně více času v sociálních interakcích než kontrolní (tab. 5 a 6). Poslední dva prvky chování, které vyšly při srovnávání skupin průkazně, tedy délka self-groomingu (Kruskal-Wallis: $H = 18,62$, $df = 3$, $p < 5 \times 10^{-4}$)

a latence sociálních interakcí (Kruskal-Wallis: $H = 9,43$, $df = 3$, $p = 0,02$), vykazovaly v následných Mann-Whitneyho testech spíše slabé průkaznosti; v obou případech se lišila zvířata izolovaná 20 dní od kontrolních, u self-groomingu pak rovněž od 15 dní izolovaných, mezi ostatními skupinami průkazné rozdíly nebyly (tab. 6).

Tabulka 6

Párové srovnání jednotlivých experimentálních skupin u *M.arvalis* pro proměnné mezi nimiž byly nalezeny průkazné rozdíly v předchozím Kruskal-Wallisově testu. (Mann-Whitneyho test; hladina průkaznosti stanovena po Bonferroniho korekci pro $\alpha/4$ na 0,0125, hodnoty průkazné i po korekci označeny hvězdičkou.)

	Analyzovaná dvojice							
	kontrola 15 - kontrola 20 dní		izolace 15 - izolace 20 dní		kontrola 15 - izolace 15 dní		kontrola 20 - izolace 20 dní	
	U	p	U	P	U	p	U	p
Testovaná činnost								
frekv. agonismu	211	0,47	102,5	< 10 ⁻² *	179,5	0,3	73,5	< 5 x 10 ⁻⁴ *
délka soc.inter.	232,5	0,83	204	0,88	85	< 10 ⁻³ *	85	< 5 x 10 ⁻⁴ *
délka self-groom.	593	0,08	111,5	0,01*	142	0,048	124	< 10 ⁻² *
latence soc.inter.	521	0,9	134	0,047	184	0,36	120	< 10 ⁻² *
latence kontaktu	195	0,27	103	< 10 ⁻² *	186	0,39	45	< 10 ⁻⁵ *

Tabulka 7

Párové srovnání jednotlivých experimentálních skupin u *M.guentheri* pro proměnné mezi nimiž byly nalezeny průkazné rozdíly v předchozím Kruskal-Wallisově testu. (Mann-Whitneyho test; hladina průkaznosti stanovena po Bonferroniho korekci pro $\alpha/4$ na 0,0125, hodnoty průkazné i po korekci označeny hvězdičkou.)

	Analyzovaná dvojice							
	kontrola 15 - kontrola 20 dní		izolace 15 - izolace 20 dní		kontrola 15 - izolace 15 dní		kontrola 20 - izolace 20 dní	
	U	p	U	P	U	p	U	p
Testovaná činnost								
frekv. agonismu	180	0,59	173	0,47	57	< 5 x 10 ⁻⁴ *	20	< 5 x 10 ⁻⁶ *
frekv. soc.inter.	152,5	0,2	136,5	0,09	102	< 10 ⁻² *	99,5	< 10 ⁻² *
délka soc.inter.	199,5	0,99	138	0,09	87	< 5 x 10 ⁻³ *	157	0,24
latence kontaktu	196	0,9	182,5	0,64	92	< 5 x 10 ⁻³ *	74	< 10 ⁻³ *

U druhu *M.guentheri* nebyly zjištěny žádné rozdíly mezi pohlavími a ta byla proto sloučena. Po sloučení pohlaví byl proveden Kruskal-Wallisův test, v němž byly vzájemně srovnávány všechny čtyři experimentální skupiny (izolace a kontrola, po patnácti nebo po dvaceti dnech). Ten odhalil nejsilnější průkaznost pro meziskupinové rozdíly ve frekvenci agonismu (Kruskal-Wallis: $H = 48,4$, $df = 3$, $p < 10^{-4}$). Kontroly v 15ti a 20ti dnech se mezi sebou nelišily a stejně tak se mezi sebou nelišily izolace, lišilo se však chování izolovaných zvířat oproti kontrolním – izolovaná zvířata vykazovala vyšší četnost agonismu (tab. 5 a 7). Také měla bez ohledu na délku izolace průkazně delší latenci kontaktu (Kruskal-Wallis: $H = 21,51$, $df = 3$, $p < 5 \times 10^{-4}$, tab. 5 a 7) a nižší frekvenci sociálních interakcí (Kruskal-Wallis: $H = 16,86$, $df = 3$, $p < 10^{-3}$, tab. 5 a 7). Naopak délka sociálních interakcí byla u izolovaných zvířat vyšší (tab. 5), pouze u 15ti denní izolace byl však tento rozdíl průkazný (tab. 7; Kruskal-Wallis: $H = 12,56$, $df = 3$, $p < 10^{-2}$).

Nebyly zjištěny rozdíly mezi pohlavími u *M.brandti* až na odlišnou délku sociálních interakcí mezi samci a samicemi izolovanými 15 dní, kdy samice věnovaly méně času sociálním interakcím (Mann-Whitney: $U (N_f = 9, N_m = 8) = 8$, $p < 10^{-2}$). Při následném Mann-Whitneyho testu srovnávajícím 15 dní izolovaná zvířata s kontrolními (také 15 dní od odstavu), provedeném pro každé pohlaví zvlášť, v obou případech vyšlo, že izolovaní jedinci měli sociální interakce delší než kontrolní, a to při téměř stejné průkaznosti pro obě pohlaví (Mann-Whitney: samice: $U (N_i = 9, N_k = 13) = 0$, $p < 10^{-4}$, samci: $U (N_i = 8, N_k = 13) = 140$, $p < 5 \times 10^{-4}$). Vzhledem k této okolnosti byla pohlaví pro další testy sloučena, neboť jediný rozdíl mezi samci a samicemi byl ve velikosti rozdílu od kontrolní skupiny, trend však byl stejný. Po sloučení pohlaví byl proveden Kruskal-Wallisův test porovnávající izolace a kontroly (15 a 20 dní zvlášť). Ten odhalil silně průkazný rozdíl mezi skupinami v celkové délce sociálních interakcí (Kruskal-Wallis: $H = 40,74$, $df = 3$, $p < 10^{-4}$), jehož příčinou byl větší čas investovaný do sociálních interakcí u izolovaných zvířat oproti kontrolním, bez ohledu na věk (tab. 5 a 8). Také délka self-groomingu se průkazně lišila mezi skupinami (Kruskal-Wallis: $H = 15,15$, $df = 3$, $p < 5 \times 10^{-3}$), kontrolní zvířata trávila self-groomingem více času než izolovaná a starší více než mladší (tab. 5), průkazný však byl tento rozdíl při následném párovém porovnání pomocí Mann-Whitneyho testu jen u dvojice „izolace 20 dní“ – „kontrola 20 dní“. Ostatní prvky chování vykazovaly při meziskupinovém porovnání jen slabě průkazné nebo neprůkazné odlišnosti (Kruskal-Wallis: frekvence agonismu: $H = 10,89$, $df = 3$, $p = 0,01$; frekvence sociálních interakcí: $H = 10,3$, $df = 3$, $p = 0,016$; latence

kontaktu: $H = 8,34$, $df = 3$, $p = 0,04$), v Mann-Whitneyho testech pak frekvence agonismu již průkazná nebyla a u druhých dvou proměnných se slabě průkazně lišila 15 dní izolovaná zvířata od kontrolních, ale již ne 20 dní izolovaná zvířata od kontrolních (tab. 8) – izolovaní jedinci všeobecně měli delší latenci kontaktu a vyšší frekvenci sociálních interakcí než kontrolní (tab. 5).

Tabulka 8

Párové srovnání jednotlivých experimentálních skupin u *M.brandti* pro proměnné mezi nimiž byly nalezeny průkazné rozdíly v předchozím Kruskal-Wallisově testu. (Mann-Whitneyho test; hladina průkaznosti stanovena po Bonferroniho korekci pro $\alpha/4$ na 0,0125, hodnoty průkazné i po korekci označeny hvězdičkou.)

	Analyzovaná dvojice							
	kontrola 15 - kontrola 20 dní		izolace 15 - izolace 20 dní		kontrola 15 - izolace 15 dní		kontrola 20 - izolace 20 dní	
	U	p	U	P	U	p	U	p
Testovaná činnost								
frekv. agonismu	78	0,74	92	0,66	61,5	0,04	50,5	0,13
frekv. soc.inter.	66	0,34	100	0,93	50	0,01*	41,5	0,047
délka soc.inter.	82	0,9	71	0,17	0	$< 5 \times 10^{-6}$ *	0	$< 5 \times 10^{-5}$ *
délka self-groom.	54,5	0,12	52	0,027	70	0,09	32	0,01*
latence kontaktu	54	0,12	99	0,89	50	0,01*	63,5	0,43

Výsledky tedy prokázaly, že zvířata izolovaná 15 a 20 dní se od sebe ani u jednoho druhu v průměrné ani celkové délce sociálních interakcí nelišila, stejně jako se vzájemně nelišili jedinci kontrolní. Vyšší délky sociálních interakcí vykazovali *M.arvalis* a *M.brandti*, *M.guentheri* trávili v jednotlivých sociálních interakcích méně času. U *M.guentheri* a *M.brandti* se od sebe různě dlouho izolovaná zvířata nelišila ani v ostatních analyzovaných proměnných, lišili se však izolovaní *M.guentheri* od kontrolních frekvencí agrese a sociálních interakcí a latencí kontaktu. Jistý rozdíl mezi 15 a 20 dní izolovanými jedinci byl nalezen pouze u *M.arvalis*, u kterého měli déle izolovaní jedinci vyšší latenci kontaktu a frekvenci agonismu.

3.4. Diskuze

Z výsledků vyplývá, že nejdéle si své sourozence pravděpodobně pamatují *M.brandti* – minimálně 20 dní (vysvětlení viz kap. 3.4.3. z diskuze). U *M.arvalis* si jedinci na sebe po dvaceti dnech již nepamatují a u *M.guentheri* se zapomnění nejspíše dostavuje dokonce již po 15ti dnech, nebo ještě dříve.

3.4.1. Design pokusu

Dalo by se namítnout, že výsledky mohly být zkresleny designem pokusu, tedy držením zvířat po jednom, v izolaci. Je známo, že izolace má na zvířata mnoha druhů dalekosáhlé důsledky. Např. hraboši mandarínští (*Microtus mandarinus*) odebírání v raných stádiích ontogeneze denně na tři hodiny rodičům pak v pozdějším životě vykazují vyšší úzkostnost (Jia et al., 2009). Také samci hrabošů prériových (*M.ochrogaster*), kteří byli od odstavu chováni izolovaně po dobu 42 dní, pak projevovali v pokusu vyšší míru úzkostných projevů než kontrolní samci držení po celou dobu ve dvojici s bratrem (Pan et al., 2009). Co se sociálních projevů týče, u laboratorních potkanů, myši i hrabošů prériových byla izolovaně držená zvířata v pokusech mnohem přátelštější a afiliativnější vůči neznámému jedinci, než zvířata, která izolaci nezažila (Terranova et al., 1993; Ferdman et al., 2007; Pan et al., 2009). Zdá se tedy, že přinejmenším u těchto tří druhů nedostatek sociálních podnětů zvyšuje apetenci jedinců vůči nim. Na druhou stranu, vyšší úzkostlivost izolovaných zvířat může stejně tak vést k vyšší agresivitě, kdy zvířata vykazují nepřiměřenou obrannou reakcí i na neškodné sociální podněty ze strany druhého jedince (Wongwitdecha and Marsden, 1996). Laboratorní potkani v těchto pokusech však byli izolováni 9-10 (Ferdman et al., 2007) nebo 6 (Wongwitdecha and Marsden, 1996) týdnů, laboratorní myši téměř čtyři týdny a hraboši prerioví 7 týdnů, což je výrazně delší doba než 2-3 týdny izolace u mnou testovaných hrabošů. Dopad izolace na chování zvířat v pokusech proto v mém případě nemusel být tak výrazný.

Hlavním důvodem, proč jsem se i přes jisté riziko ovlivnění výsledků samotným faktem izolace rozhodla pro tento design pokusu, bylo, že držení zvířat v párech a testování proti sourozencům z jiných párů nebylo z praktických důvodů možné. Pro provedení pokusu v takovém designu by totiž bylo potřeba mít v jednom vrhu alespoň čtyři jedince stejného pohlaví, tak aby bylo možné držet vždy dva a dva spolu a testovat je proti sourozencům z druhé dvojice. Vzhledem k tomu, že nejčastěji byla velikost vrhu *M.arvalis* v podmínkách

našich chovů 3 nebo 4 mlád'ata, u *M.guentheri* pak šest a u *M.brandti* sice osm, ovšem tento počet vzhledem k poměrně vysoké mortalitě mlád'at obvykle do doby než byl proveden pokus klesl na 3-4, počet jedinců téhož pohlaví se obvykle pohyboval mezi dvěma a třemi. Jen vzácně dosáhl počet sourozenců téhož pohlaví až pěti, pokud byl poměr pohlaví výrazně vychýlen, což činilo takovýto design neproveditelným.

Kromě toho, i když se zdá, že hraboši své příbuzné rozpoznávají převážně na základě známosti, možnost rozpoznávání pomocí určitého znaku společného všem rodinným příslušníkům (*family cue*) nebyla dosud vyvrácena a při chovu zvířat s alespoň jedním sourozencem by tak mohlo dojít k uměle vyvolanému prodloužení paměti – jako tomu bylo v pokusu se psy, kde si na sebe sourozenci pamatovali i po dvou letech, pokud s jiným sourozencem z téhož vrhu po celé dva roky žili a měli tak kontinuální kontakt s rodinným znakem (Hepper, 1994).

3.4.2. Výběr prvků chování mnohorozměrnou analýzou

Z provedené mnohorozměrné analýzy průměrných délek činností byla pro další hodnocení ve faktoriální ANOVě vybrána průměrná délka sociálních interakcí. Ta byla upřednostněna před dalšími zkorelovanými hodnotami, protože se domnívám, že je nejlépe schopna odpovědět na otázku, jak velký rozdíl v chování se objevil u odloučených zvířat a tedy jak dobře si na sebe zvířata po odloučení pamatují. Průměrná délka individuálních činností není schopna tuto otázku plně zodpovědět, protože její navýšení může znamenat dvě značně odlišné věci: buď to, že zvířata se dobře znají a proto je pro ně zajímavější explorační pokusné nádoby než vzájemná interakce, nebo to, že zvířata si jsou cizí a vzájemně nedůvěřivá, proto s jakoukoliv vzájemnou interakcí otálejí a déle jim trvá než si troufnou přiblížit se k druhému jedinci, např. i proto, že při posledním přiblížení došlo k agonismu. Interpretaci změn v průměrné délce agonismu ztěžuje fakt, že u „cizích“ zvířat (tedy těch, která si na sebe již nepamatují) je ovlivněna konkurenceschopností jedinců: u výrazně asymetrické dvojice stačí pouze krátký agonismus na to, aby zdatnější jedinec slabšího zastrašil a odehnal, kdežto u dvojice srovnatelně silné se oba jedinci zdráhají ustoupit a dochází k delšímu otevřenému boji. Při výběru mezi dvěma zbylými zkorelovanými hodnotami, tedy průměrnou délkou self-groomingu a sociální interakce, jsem dala přednost sociální interakci jakožto snadno interpretovatelné a srozumitelné hodnotě: jedinci, kteří si

vzájemně nejsou důvěrně známi, se budou vzájemně pečlivěji (tedy déle) očichávat a všeobecně se o sebe zajímat, aby zjistili svou identitu, než jedinci, kteří spolu bydlí a k identifikaci jim stačí jen krátké čichnutí.

Průměrná délka kontaktu dále analyzována nebyla, i když se ukázala být na ostatních hodnotách nezávislou. Učinila jsem tak z toho důvodu, že při kontaktu se zvířata věnují v podstatě individuálním činnostem, např. žraní chleba, spíše než jakékoliv vzájemné interakci. Kontakt je užitečná hodnota pro zjištění míry, do jaké se zvířata vzájemně tolerují, neboť vzájemně nepřátelsky naladěni nebo nedůvěřiví jedinci se k němu uchýlí méně často nebo ještě pravděpodobněji vůbec, ale to, jak dlouho v konkrétním případě bude kontakt trvat, je spíše ovlivněno motivací jedince k vykonávání činnosti, která kontakt provází. Pro zjištění rozdílů ve vzájemném chování odloučených a neodloučených zvířat tedy nemá výraznou výpovědní hodnotu.

Mnohorozměrná analýza provedená pro frekvence, celkové délky trvání a latence jednotlivých činností ukázala, že mnoho prvků chování spolu koreluje, ať už pozitivně, nebo negativně. Při rozhodování mezi délkou a frekvencí kontaktu, délkou a frekvencí individuálních činností a délkou sociálních interakcí jsem vybrala sociální interakce, a to ze stejného důvodu jako v případě průměrných délek jednotlivých činností: nejlépe vyjadřují, do jaké míry jsou si jedinci známi – tedy do jaké míry si na sebe pamatují. Z jednotlivých ukazatelů agonismu byla vybrána jeho frekvence, protože se domnívám, že nejlépe reflektuje motivaci zvířat k boji. Latence byla vyloučena, protože mnoho jedinců v pokusu reagovalo po odstranění dělicí přepážky a spatření jiného zvířete okamžitým agonismem, který však trval jen zlomek vteřiny a jakmile si jedinci uvědomili svou totožnost, okamžitě přešli do investigativního či přátelského chování a agrese se již znovu neobjevila. Takoví jedinci pak sice měli velice nízkou latenci agonismu, ale jeho frekvence i délka trvání byly jen minimální, a latence tak příliš nevypovídala o skutečném vyladění zvířat. Naopak vyšší frekvence agonismu znamenala opakované zapojování jedinců do agresivních interakcí a tedy silnou motivaci zahnat druhého jedince k ústupu nebo mu dát najevo svou dominanci. Frekvence byla upřednostněna rovněž před délkou trvání, neboť celková doba strávená při pokusu agonismem je podmíněna společným působením jeho frekvence a průměrné délky trvání jednotlivých agonistických interakcí, která však z velké části závisí na konkurenceschopnosti jedinců (viz výše). Na rozdíl od sociálních interakcí, které spolu s individuálními činnostmi, zabíraly většinu pokusu a prodloužení jejich průměrné délky by proto vedlo ke snížení jejich

frekvence z důvodu experimentem omezeného času, který jim mohla zvířata věnovat, čas věnovaný agonismu představoval jen malý zlomek celkové délky pokusu a proto i při prodloužení jeho průměrné délky mohlo nadále docházet rovněž k navyšování frekvence (na úkor jiných prvků chování). Ta se tedy jevila být faktorem nejméně závislým na ostatních. Při výběru mezi latencí self-groomingu a latencí sociálních interakcí byly vybrány sociální interakce, neboť jsou spolehlivým ukazatelem toho, jakou důležitost jedinci přikládají seznámení se s identitou druhého zvířete. Z poslední zkorelované dvojice, tedy frekvence self-groomingu a latence kontaktu, byla vybrána latence kontaktu jakožto ukazatel afiliativního chování zvířat.

3.4.3. Porovnání izolace s kontrolou

Dvacet dní izolovaní *M.arvalis* vykazovali četnější agonismus a delší latenci sociálních interakcí než zvířata izolovaná 15 dní i než kontrola, zatímco 15 dní izolovaní jedinci se od kontroly nelišili. Naopak průměrná i celková délka sociálních interakcí byla u 15 i 20 dní izolovaných zvířat srovnatelná a výrazně vyšší než u kontroly. Z toho lze usuzovat, že po 15ti dnech izolace se mladí jedinci *M.arvalis* do určité míry stále ještě poznávají (málo agonismu, ranější kontakt), ale odloučení jejich vzpomínku oslabilo a proto je pro přesnou identifikaci druhého jedince potřeba více času. Po dvacetidenní izolaci se pak *M.arvalis* již zřejmě nepoznávají, vzhledem k mnohonásobně četnějšímu agonismu, téměř dvojnásobné latenci kontaktu oproti kontrole a vyšší průměrné i celkové délce sociálních interakcí. Pro tuto domněnku svědčí také latence sociálních interakcí, která byla nejdelší u 20 dní izolovaných zvířat a nekratší u obou kontrol; to naznačuje, že jedinci si na sebe po 15ti dnech ještě veskrze pamatují, ale s určitostí druhého poznají až po podrobnějším očichání a zpočátku proto poněkud váhají, zda se k sobě přiblížit (pravděpodobně z důvodu možné agrese). Po dvaceti dnech, kdy již vzpomínka vymizela, je počáteční nedůvěra zvířat a tedy otálení s prvním přiblížením se ještě vyšší, což se promítá do téměř dvojnásobné latence sociálních interakcí.

Self-grooming byl u *M.arvalis* delší u starších zvířat než u mladších, a u kontrolních zvířat delší než u izolovaných, ačkoli průkaznosti byly slabé. To by mohlo značit, že se jedná o chování stupňující se během ontogeneze a tedy rozvinutější u starších zvířat, jak do jisté míry dokládá rovněž pokus na mladých a starých samicích potkanů, v němž staří jedinci reagovali na přemístění do nového, neznámého prostředí delším self-groomingem než jedinci

mladí (Kametani et al., 1984). Kratší self-grooming u izolovaných zvířat může být důsledkem střetu s druhým jedincem, na nějž si jedinci již zcela nepamatují. Zvýšená sociální investigace u odloučených zvířat vede k omezení času, jenž je možné investovat do jiných činností, např. právě self-groomingu, a kromě toho může setkání s ne zcela známým jedincem zvířata stresovat. Stres byl přitom prokázán jako faktor omezující intenzitu self-groomingu (van Erp et al., 1994), především komplexnost a délku jednotlivých čistících epizod (Komorowska and Pisula, 2003), takže uvolněná, nestresovaná zvířata se čistí pečlivěji a déle. Self-grooming má rovněž komunikativní funkci (Wiepkema, 1977; Ferkin and Leonard, 2005), což byl důvod, proč byl v pokusech hodnocen zvlášť. Zdá se však, že tato funkce se u hrabošů omezuje na komunikaci mezi pohlavími (Ferkin, 2005) a při setkání s příslušníkem téhož pohlaví je intenzita self-groomingu podmíněna spíše jinými faktory. Z tohoto důvodu se zdá být délka self-groomingu prvkem chování, který pro vyhodnocení vlivu izolace na rozpoznávání sourozenců nemá žádnou výpovědní hodnotu a nebudu se jí proto dále zabývat.

Patnáct a dvacet dní izolovaní *M.guentheri* se od sebe nelišili, lišili se však izolovaní jedinci (bez ohledu na délku izolace) od kontroly. Izolovaným zvířatům trvalo déle, než projevila afiliativní chování v podobě kontaktu, měla vyšší průměrnou i celkovou délku sociálních interakcí, což značí že se důkladněji snažila identifikovat druhého jedince, a byla vzájemně mnohem agresivnější než zvířata kontrolní. Na základě toho je možné se domnívat, že se již nepoznávala, a to již po 15ti dnech. Nižší frekvence sociálních interakcí u izolovaných zvířat byla s vysokou pravděpodobností důsledkem jejich vyšší průměrné délky, takže během limitovaného času vymezeného délkou experimentu jich nebylo možné tolik stihnout.

Rovněž 15 a 20 dní izolovaní *M.brandti* se od sebe až na jedinou výjimku – celkovou délku trvání self-groomingu – nelišili, lišili se však izolovaní jedinci (bez ohledu na délku izolace) od kontroly. Izolovaní jedinci trávili výrazně více času sociálními interakcemi než kontrolní, tedy pečlivěji očichávali druhého jedince, intenzivně ho následovali, olizovali obličejové partie apod. Výrazný podíl na prodloužení sociálních interakcí mělo také „masírování“, jak bude vysvětleno dále. Rovněž frekvence sociálních interakcí byla o něco vyšší u izolovaných zvířat než u kontrolních, zde však průkaznost byla slabší a zdá se tedy, že jedinci spíše věnovali více času a péče každé jednotlivé sociální interakci, než aby zvyšovali jejich četnost. Izolovaní jedinci měli všeobecně první kontakt později než kontrolní, což zřejmě souvisí s intenzivnějším zapojením do sociálních interakcí: jedinci spolu při kontaktu

nijak neinteragují (kromě toho, že se dotýkají), proto počáteční úseky experimentů, kdy se zvířata očichávala ve snaze identifikovat druhého jedince, nevedly ke kontaktu. Teprve po vzájemné identifikaci, která u odloučených jedinců zákonitě trvala déle, a v případě izolovaných zvířat rovněž po masírování (viz dále) směřujícímu nejspíše k obnově vzájemných vztahů, mohlo ke kontaktu dojít. Agonismus byl ve větší míře přítomen u izolovaných jedinců, rozdíl však byl minimální, neprůkazný a zodpovědná za něj byla ta část izolovaných zvířat, která v prvních vteřinách pokusu, dříve než se stihla seznámit s identitou druhého jedince, učinila jeden či dva agresivní výpady; později během pokusu již agonismus až na jedinou výjimku přítomen nebyl. Self-grooming byl opět delší u starších zvířat než u mladších a u kontrolních zvířat delší než u izolovaných, podobně jak bylo pozorováno i u *M.arvalis*, možné vysvětlení však již bylo uvedeno a vzhledem k nízké výpovědní hodnotě tohoto chování po stránce rozpoznávání sourozenců se jím nebudu dále zabývat.

U izolovaných *M.brandti* bylo často (v případě 20ti denní izolace dokonce téměř vždy) pozorováno velice zajímavé chování, které jsem nezaznamenala u žádné jiné experimentální skupiny v rámci tohoto druhu ani u druhých dvou druhů. Jedno ze zvířat se při něm natáhlo do délky, břichem co nejnižší k podkladu, a v této pozici ztuhlo, zatímco druhé si stouplo z boku nad něj a intenzivně ho začalo očichávat v srsti na hřbetě, obzvláště v oblasti kolem lopatek a těsně za ušima, přičemž toto očichávání doprovázelo vytrvalým a někdy poměrně průbojným hrabáním v srsti nehybného zvířete, v pohybu ne nepodobným důrazné masáži zad. Podle té jsem toto chování pracovníčně nazvala „masírováním“. Zdánlivě pasivní masírovaný jedinec měl přitom v celém tomto procesu aktivní roli: byl to on, kdo vždy inicioval masírovací epizodu tím, že přišel před druhého jedince, postavil se tělem kolmo před jeho čenich, natáhl se a ztuhl. Teprve v tuto chvíli druhý jedinec zareagoval započítím masáže. Pokud se tak (výjimečně) nestalo, iniciátor ještě chvíli vyčkával ve ztuhlé pozici, ale nakonec pokusu zanechal a zahájil jinou činnost. Zajímavým aspektem je kromě aktivní role zdánlivě pasivního zvířete rovněž skutečnost, že oba jedinci se v rolích „maséra“ a „masírovaného“ rovnoměrně střídali a chování se vyskytovalo se stejnou četností u obou pohlaví. Význam tohoto chování je nejistý, u sourozenců bydlících spolu však pozorováno nebylo v 21, 35ti, 40ti ani 60ti dnech věku a u zcela cizích jedinců ve věku tří týdnů a dvou měsíců pozorováno rovněž nebylo (Eliášová, ústní sdělení) a zdá se tedy, že je omezeno na sourozence kteří strávili delší dobu v odloučení. Toto chování bylo často doprovázeno prudkou změnou vyladění: oba jedinci se při prvním zahlédnutí druhého ihned rozeběhli k

sobě a řečí těla signalizovali agresivní rozpoložení, započatý souboj byl však zprudka ukončen bezprostředně po svém započetí či dokonce ještě těsně před ním – ihned, jakmile se k jedincům prostřednictvím vzájemné fyzické blízkostí dostala pachová informace o identitě druhého. Původně agresivní vyladění se tak ve zlomku vteřiny změnilo ve vysoce zaujaté očichávání, které zakrátko vyústilo v popisované „masírování“. Na základě uvedených skutečností usuzuji, že jedinci *M.brandti* se po dvaceti dnech izolace stále ještě poznávají a toto chování možná slouží k obnovení odloučením narušeného vztahu.

3.4.4. Mezidruhové srovnání

Při srovnání všech tří druhů mezi sebou je patrné, že nejhorší paměť vykazuje *M.guentheri*, který si své sourozence již po patnácti dnech nepamatuje. Naopak nejdéle si své sourozence pamatuje *M.brandti*, přinejmenším 20 dní. *M.arvalis* pak stojí svými paměťovými schopnostmi přibližně uprostřed, neboť po 15ti dnech své příbuzné ještě rozpoznává, ale po 20ti dnech již ne. Znamená to tedy, že vyšší schopnost pamatovat si své sourozence i po období odloučení má druh s rozvinutějším kooperativním rozmnožováním (nemnožící se pomocníci) a odloženou disperzí mláďat; naopak stabilita skupin ani jejich velikost zřejmě nehraje roli, stejně jako reprodukční systém.

Tento závěr dobře podporuje srovnání mých výsledků s údaji získanými pro druh *M.ochrogaster* (Paz y Miño C. and Tang-Martínez, 1999a). *M.ochrogaster* je charakteristický převažující filopatričností (Getz et al., 1987) a monogamií spojenou s životem v párech nebo v malých, nejčastěji rodinných skupinách (obvykle jen 3-4 jedinci) tvořených rodiči a jejich dospělými potomky (Getz et al., 1993) fungujícími jako nerozmnožující se pomocníci (Carter and Getz, 1985 ex Solomon, 1991; Solomon, 1991; Wang a Novak, 1994). Při pokusech přitom vykazoval srovnatelně dlouhou paměť, jako promiskuitní *M.arvalis* žijící ve větších, nestabilních skupinách (Dobly and Rozenfeld, 2000; Gromov, 2004; Fink et al., 2006; Borkowska and Ratkiewicz, 2010), což svědčí pro nepřítomnost vlivu velikosti skupin nebo jejich stability.

Rovněž shodnost projevů mezi oběma pohlavími u *M.arvalis* může být dokladem, že socialita nemá na schopnost pamatovat si své sourozence vliv. *M.arvalis* je druhem, pro nějž je typický výrazně odlišný způsob života v závislosti na pohlaví: samci inklinují spíše

k solitérnímu životu a pohromadě žijí jen za podmínek, které jim znemožňují disperzi (Reichstein, 1964 ex Heise and Rozenfeld, 2002; de Jonge, 1983; Boyce and Boyce, 1988b), naopak samičky preferují společný život ve skupinách sester a matek s dcerami, které sdílejí hnízdo a společně pečují o mláďata (de Jonge, 1983; Boyce and Boyce, 1988a; Heise and Rozenfeld, 2002), i když za vysokých populačních hustot z velké části přecházejí k solitérnímu způsobu života (Boyce and Boyce, 1988a). V době pokusu již byla zvířata pohlavně dospělá a schopná rozmnožování, přesto nebyly zjištěny žádné rozdíly v jejich chování vůči jiným jedincům téhož pohlaví. Pokud by socialita měla vliv, dalo by se očekávat, že samičky *M.arvalis* si budou schopny zapamatovat své příbuzné po delší dobu než samci, tak se ale nestalo.

Tato skutečnost – tedy žádný vliv sociální organizace, potažmo velikosti skupin, na schopnost pamatovat si své sourozence (členy své sociální skupiny) – se na první pohled může zdát v rozporu s dostupnou literaturou. Především mezi primatology byla dlouhou dobu rozšířena hypotéza, že větší socialita a náročnost života ve skupině vede k lepším kognitivním schopnostem podmíněným relativně větším neokortexem (Humphrey, 1976; Dunbar, 1992, 1998; Barton, 1996; Mondragón-Ceballos, 2002), k nimž schopnost zapamatovat si jiného jedince a svůj vztah k němu bezesporu patří. Jak však vysvětlují van Schaik a Deaner (2003), tento předpoklad má jisté trhliny, neboť velikost skupiny sama o sobě mnoho neznamena – anonymní skupiny, ač sebevětší, na kognitivní schopnosti svých členů kladou nároky jen minimální. Důvodem, proč většina výzkumů primátů svědčí ve prospěch vazby mezi kognitivními schopnostmi a socialitou tak může být fakt, že u většiny zkoumaných druhů žijí jedinci v neanonymních societách, jejichž členové se vzájemně dobře znají a mají spolu pevná pouta (Shultz and Dunbar, 2007). To bylo nedávno podepřeno výzkumem Bergmana (2010), který prokázal že dželady (*Theropithecus gelada*), tedy primáti žijící v otevřených societách s volnými vztahy, svými sociálně kognitivními schopnostmi (konkrétně schopností rozpoznávat a pamatovat si jedince ze své skupiny) daleko zaostávají za paviány čakma (*Papio ursinus*), příbuzným druhem tvořícím uzavřené stabilní society, navzdory faktu že velikost dželadích skupin je oproti paviáním až desetinásobná.

Poněkud překvapivější může být fakt, že roli nehrála zřejmě ani stabilita skupin, ačkoliv schopnost individuálně rozlišovat příslušníky svého druhu a pamatovat si je by měla být vyšší u sociálních druhů žijících ve skupinách, v nichž spolu jednotliví členové opakovaně po delší časové úseky interagují (Balda et al., 1996), tedy ve skupinách stabilních. Přesto

projevoval nejkratší paměť *M.guentheri*, žijící podle dostupných poznatků v poměrně stálých skupinách, do nichž nejsou imigranti z jiných skupin akceptováni (German, 1990) a v nichž je přirozený přírůstek zvířat narozením do skupiny kompenzován jejich disperzí krátce po odstavu (Gromov, 2003a); skladba skupin je tak značně stálá. To by mohlo znamenat, že spíše než stabilita skupiny má na sociálně kognitivní funkce vliv rozmnožovací systém, jak uvádí Emery et al. (2007) pro ptáky. Ovšem ani to se nezdá pravděpodobné, vezme-li se v potaz, že převážně monogamní *M.ochrogaster* si dokázal pamatovat své sourozence stejně dlouhou dobu jako promiskuitní *M.arvalis*. Zbývá tedy vliv filopatrie a kooperativnosti.

Nejhorší schopnost pamatovat si své sourozence projevili v pokusu mladí jedinci *M.guentheri*. Ti se od druhých dvou testovaných druhů a také od *M.ochrogaster*, který v pokusech vedených Paz y Miñem a Tang-Martínezovou (1999a) rovněž dopadl lépe, odlišují zřejmě pouze svým vzorcem disperze, pokud předpokládáme že je u nich týž jako u *M.socialis*, za jehož poddruh byli v minulosti považováni; ostatní znaky jsou vždy sdíleny s alespoň jedním dalším druhem. K disperzi u *M.socialis* a snad tedy i u *M.guentheri* dochází záhy po odstavu, nejpozději však ve dvou až třech měsících věku (Gromov, 2003a), kdežto všechny ostatní druhy se alespoň po určitou část svého života projevují filopatricky.

U *M.ochrogaster*, stejně jako u *M.brandti*, se vyskytují nerozmnožující se pomocníci představovaní filopatrickými potomky z předchozích vrhů. Přesto se tyto dva druhy lišily v době, po kterou si pamatovaly své příbuzné – *M.ochrogaster* pouze mezi patnácti a devatenácti dny (Paz y Miño C. and Tang-Martínez, 1999a), zatímco *M.brandti* 20 dní či déle. Toto zjištění by se mohlo zdát v rozporu s mým závěrem, že vyšší schopnost pamatovat si své příbuzné (sourozence) mají druhy s rozvinutějším kooperativním rozmnožováním a odloženou disperzí, ve skutečnosti tak tomu ale není. *M.ochrogaster* jsou sice převážně filopatričtí, přesto přibližně 32% sameců a 25% samic disperguje krátce po odstavu (Getz et al., 1987). Naopak u *M.brandti* zůstávají s rodnou skupinou všichni potomci až do začátku příštího období rozmnožování, kdy se teprve rodinné skupiny rozpadají a vznikají nové (Gromov, 2003b). Skutečnost že u *M.brandti* zůstává s rodiči alespoň během prvního roku svého života drtivá většina potomků, kdežto u *M.ochrogaster* pouze jejich větší část, rovněž znamená, že podíl mladých zvířat na péči o sourozence je u *M.brandti* větší.

Jak je patrné, filopatrie a výskyt nerozmnožujících se pomocníků jsou spolu často velice těsně propojené a jejich vliv je těžké oddělit. Nejpravděpodobnější se zdá být možnost,

že spolu na konečném výsledku interagují, i když není jisté, zda se tak děje zcela rovným dílem. Výzkum zaměřený na oddělení těchto dvou komponent a na odhalení, která z nich ovlivňuje schopnost pamatovat si sourozence i po odloučení více, by mohl být zajímavým předmětem budoucích studií.

3.4.5. Závěr

Výsledky izolačních pokusů nasvědčují, že délka, po kterou se schopnost rozlišovat příbuzné udrží, souvisí s rozvinutějším kooperativním rozmnožováním ve formě zapojení nemnožících se pomocníků do péče o mláďata, a zřejmě také s odloženou disperzí potomků. Naopak stabilita skupin, jejich velikost, ani reprodukční systém nejspíše nehrají roli.

3.5. Citovaná literatura

- Balda, R.P., Kamil, A., 2002. Spatial and social cognition in corvids: an evolutionary approach. In: Bekoff, M., Allen, C., Burghardt, G.M. (Eds.), *The Cognitive Animal*. MIT Press, Massachusetts, pp. 129-134.
- Balda, R.P., Kamil, A., Bednekoff, P.A., 1996. Predicting cognitive capacity from natural history: examples from four species of corvids. In: Nolan Jr., V., Ketterson, E.D. (Eds.), *Current Ornithology*, 13. Plenum Press, New York, pp. 33-66.
- Barton, R.A., 1996. Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proc. R. Soc. B* 263, 173-177.
- Bashenina, N.V., 1962. *Ekologiya obyknovennoi polevki i nekotorye cherty ee geograficheskoi izmenchivosti*. Izdatel'stvo Moskovskogo Gosudarstvennogo universiteta, Moscow [in Russian].
- Bashenina, N.V., 1994. Territorial'naya struktura populyacii. In: *Obyknovennaya polevka: vidy-dvojniki*. Nauka, Moscow, pp. 288-289 [in Russian].
- Berger, P.J., Negus, N.C., Day, M., 1997. Recognition of kin and avoidance of inbreeding in the montane vole, *Microtus montanus*. *J. Mammal.* 78, 1182-1186.
- Bergman, T.J., 2010. Experimental evidence for limited vocal recognition in a wild primate: implications for the social complexity hypothesis. *Proc. R. Soc. B* 277, 3045-3053.
- Borkowska, A., Ratkiewicz, M., 2010. Promiscuity, male reproductive success and mate relatedness in a natural population of the common vole. *J. Zool.* 280, 195-201.
- Boyce, C.C.K., Boyce, J.L., 1988a. Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *J. Anim. Ecol.* 57, 711-722.
- Boyce, C.C.K., Boyce, J.L., 1988b. Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *J. Anim. Ecol.* 57, 737-754.
- Boyd, S.K., Blaustein, A.R., 1985. Familiarity and inbreeding avoidance in the gray-tailed vole (*Microtus canicaudus*). *J. Mammal.* 66, 348-352.
- Bryja, J., Nesvadbová, J., Heroldová, M., Jánová, E., Losík, J., Trebatická, L., Tkadlec, E., 2005. Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and variation. *Can. J. Zool.* 83, 1391-1399.
- Bshary, R., Wickler, W., Fricke, H.W., 2002. Fish cognition: a primate's eye view. *Anim. Cogn.* 5, 1-13.
- Burkart, J.M., Hrdy, S.B., van Schaik, C.P., 2009. Cooperative breeding and human cognitive evolution. *Evol. Anthropol.*

- Burkart, J.M., van Schaik, C.P., 2010. Cognitive consequences of cooperative breeding in primates? *Anim. Cogn.* 13, 1-19.
- Carter, C.S., Getz, L.L., 1985. Social and hormonal determinants of reproductive patterns in the prairie vole. In: Gilles, R., Balthazart, J. (Eds.), *Neurobiology*. Springer, Berlin, pp. 18-36.
- Cohen-Shlagman, L., 1981. The biology of the Guenther's vole (*Microtus guentheri*) in Israel. M. Sc. Thesis, Tel-Aviv University, Israel [in Hebrew].
- 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. *Z. Säugetierkd.* 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. *Turk. J. Zool.* 22, 289-295.
- Digby, L.J., 1994. Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behavior. *Primates* 36, 361-375.
- Digby, L.J., Ferrary, S.F., Saltzman, W., 2007. Callitrichines: the role of competition in cooperatively breeding species. In: Campbell, C.J., Fuentes, A., MacKinnon, K.C., Panger, M.A., Bearder, S.K. (Eds.), *Primates in Perspective*. Oxford University Press, New York, pp. 85-105.
- Dobly, A., 2009. Breeding suppression between two unrelated and initially unfamiliar females occurs with or without social tolerance in common voles (*Microtus arvalis*). *J. Ethol.* 27, 299-306.
- Dobly, A., Rozenfeld, F.M., 2000. Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. *Behaviour* 137, 1443-1462.
- Dunbar, R.I.M., 1992. Neocortex size as a constraint on group size in primates. *J. Hum. Evol.* 20, 469-493.
- Dunbar, R.I.M., 1998. The social brain hypothesis. *Evol. Anthropol.* 6, 178-190.
- Emery, N.J., Seed, A.M., von Bayern, A.M.P., Clayton, N.S., 2007. Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362, 489-505.
- van Erp, A.M.M., Kruk, M.R., Meelis, W., Willekens-Bramer, D.C., 1994. Effect of environmental stressors on time course, variability and form of self-grooming in the rat: Handling, social contact, defeat, novelty, restraint and fur moistening. *Behav. Brain Res.* 65, 47-55.
- Fadao, T., Ruyong, S., Tingzheng, W., 2002. Does low fecundity reflect kin recognition and inbreeding avoidance in the mandarin vole (*Microtus mandarinus*)? *Can. J. Zool.* 80, 2150-2155.
- Fang, J.M., Sun, R.Y., 1991. Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's voles. *Acta Ecol. Sinica* 11, 111-116 [in Chinese].

- Ferdman, N., Murmu, R.P., Bock, J., Braun, K., Leshem, M., 2007. Weaning age, social isolation, and gender interact to determine adult explorative and social behavior, and dendritic and spine morphology in prefrontal cortex of rats. *Behav. Brain Res.* 180, 174-182.
- Ferkin, M.H., 1990. Kin recognition and social behavior in microtine rodents. In: Tamarin, R.H., Ostfeld, R.S., Pugh, S.R., Bujalska, G. (Eds.), *Social Systems and Population Cycles in Voles*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 11-24.
- Ferkin, M.H., 2005. Self-grooming in meadow voles. In: Mason, R.T., LeMaster, M.P., Müller-Schwarze, D. (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates 10*. Plenum Press, New York, pp. 64-69.
- Ferkin, M.H., Leonard, S.T., 2005. Self-grooming by rodents in social and sexual contexts. *Acta Zool. Sin.* 51, 772-779.
- Fink, S., Excoffier, L., Heckel, G., 2006. Mammalian monogamy is not controlled by a single gene. *PNAS* 103, 10956-10960.
- Fricke, H.W., 1974. Öko-Ethologie des monogamen Anemonenfisches *Amphiprion bicinctus*. *Z. Tierpsychol.* 36, 429-512 [in German].
- Gavish, L., Hofmann, J.E., Getz, L.L., 1984. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Anim. Behav.* 32, 362-366.
- German, A., 1990. Harem breeding of Levant vole (*Microtus guentheri*) in the laboratory. *Israel J. Zool.* 37, 89-95.
- Getz, L.L., Hofmann, J.E., Carter, C.S., 1987. Mating system and population fluctuations of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Am. Zool.* 27, 909-920.
- Getz, L.L., McGuire, B., Pizzuto, T., Hofmann, J.E., Frase, B., 1993. Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *J. Mammal.* 74, 44-58.
- Gromov, V.S., 2002. Behavior of Brandt voles (*Lasiopodomys brandti*) in experimental groups. 2. Use of space and social organization of groups under semi-natural conditions. *Zool. Zh.* 81, 105-110 [in Russian].
- Gromov, V.S., 2003a. Social structure of family groups in the social vole *Microtus socialis* under laboratory and semi-natural conditions. *Zool. Zh.* 82, 94-103 [in Russian].
- Gromov, V.S., 2003b. Territorial structure and social organization in the Brandt's vole (*Lasiopodomys brandti*) under semi-natural conditions. *Zool. Zh.* 82, 852-861 [in Russian].
- Gromov, V.S., 2004. Social behavior of the common vole, *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolae), in family groups under laboratory conditions. *Zool. Zh.* 83, 493-502 [in Russian].
- Heise, S.R., Rozenfeld, F.M., 2002. Effect of odour cues on the exploratory behaviour of female common voles living in matriarchal groups. *Behaviour* 139, 897-911.

- Hepper, P.G., 1994. Long-term retention of kinship recognition established during infancy in the domestic dog. *Behav. Processes* 33, 3-14.
- Humphrey, N.K., 1976. The social function of intellect. In: Bateson, P.P.G., Hinde, R.A. (Eds.), *Growing Points in Ethology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 303-317.
- Huo, Y-J., Wan, Y-R., Wolff, J.O., Wang, G., Thomas, S., Iglay, R.B., Leopold, B.D., Liu, W., 2010. Multiple paternity increase genetic diversity of offspring in Brandt's voles. *Behav. Processes* 84, 745-749.
- Jia, R., Tai, F., An, S., Zhang, X., Broders, H., 2009. Effects of neonatal deprivation or early deprivation on anxiety and social behaviors of the adults in mandarin voles. *Behav. Processes* 82, 271-278.
- de Jonge, G., 1983. Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition. *Behaviour* 84, 1-73.
- Kametani, H., Osada, H., Inoue, K., 1984. Increased novelty-induced grooming in aged rats: a preliminary observation. *Behav. Neural. Biol.* 42, 73-80.
- Koenig, A., Rothe, H., 1991. Social relationships and individual contribution to cooperative behaviour in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. of Primatol.* 35, 311-317.
- Komorowska, J., Pisula, W., 2003. Does changing levels of stress affect the characteristics of grooming behavior in rats? *Int. J. Comp. Psychol.* 16, 237-246.
- Kratochvíl, J., 1959. Hraboš polní (*Microtus arvalis*). Praha, ČSAV.
- Kruczek, M., 2007. Recognition of kin in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Physiol. Behav.* 90, 483-489.
- Kruczek, M., Gołas, A., 2003. Behavioural development of conspecifics odour preferences in bank voles, *Clethrionomys glareolus*. *Behav. Processes* 64, 31-39.
- Kryštufek, B., Vohralík, V., 2005. Mammals of Turkey and Cyprus, Rodentia. I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae. Zgodovinsko društvo za južno Primorsko, Koper.
- Lambin, X., Mathers, C., 1997. Dissipation of kin discrimination in Orkney voles, *Microtus arvalis orcadensis*: a laboratory study. *Ann. Zool. Fenn.* 34, 23-30.
- Levy, N., 1995. Parental behavior in the Guenther's vole (*Microtus guentheri*). M. Sc. Thesis, Hebrew University, Israel [in Hebrew].
- Li, Q., Zhang, L., 2010. Parent-offspring recognition in Brandt's voles, *Lasiopodomys brandti*. *Anim. Behav.* 79, 797-801.
- Libhaber, N., 2001. Parental behavior in the social (Guenther's) vole (*Microtus socialis*). M. Sc. Thesis, Tel-Aviv University, Israel [in Hebrew].

- Libhaber, N., Eilam, D., 2002. Social vole parents force their mates to baby-sit. *Dev. Psychobiol.* 41, 236-240.
- Libhaber, N., Eilam, D., 2004. Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size. *J. Mammal.* 85, 748-755.
- Mackin-Rogalska, R., 1979. Elements of the spatial organisation of a common vole population. *Acta Theriol.* 24, 171-199.
- McGuire, M.R., Getz, L.L., 1981. Incest taboo between sibling *Microtus ochrogaster*. *J. Mammal.* 62, 213-215.
- Mendelssohn, H., Yom-Tov, Y., 1999. Fauna Palaestina: Mammalian of Israel. Keterpress Enterprise, Jerulasem.
- Mondragón-Ceballos, R., 2002. Machiavellian intelligence of primates and evolution of social brain. *Salud Mental* 25, 29-39 [in Spanish].
- Ondrias, J.C., 1965. Contribution to the knowledge of *Microtus guentheri hartingi* from Thebes, Greece. *Mammalia* 29, 489-506.
- Pan, Y., Liu, Y., Young, K.A., Zhang, Z., Wang, Z., 2009. Post-weaning social isolation alters anxiety-related behavior and neurochemical gene expression in the brain of male prairie voles. *Neurosci. Lett.* 454, 67-71.
- Paz y Miño C., G., Leonard, S.T., Ferkin, M.H., Trimble, J.F., 2002. Self-grooming and sibling recognition in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, and prairie voles, *M.ochrogaster*. *Anim. Behav.* 63, 331-338.
- Paz y Miño C., G., Tang-Martínez, Z., 1999a. Effects of isolation on sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Anim. Behav.* 57, 1091-1098.
- Paz y Miño C., G., Tang-Martínez, Z., 1999b. Effects of exposure to siblings or sibling odors on sibling recognition in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Can. J. Zool.* 77, 118-123.
- Pugh, S.R., Tamarin, R.H., 1988. Inbreeding in a population of meadow voles, *M.pennsylvanicus*. *Can. J. Zool.* 66, 1831-1834.
- Reichstein, H., 1960. Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus (*Microtus arvalis*, Pall.). *Z. Säugetierkd.* 25, 150-169 [in German].
- Reichstein, H., 1964. Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). *Z. Wiss. Zool.* 170, 112-222 [in German].
- Schaffner, C.M., Caine, N.G., 2000. The peacefulness of cooperatively breeding primates. In: Aureli, F., de Waal, F.B. (Eds.), *Natural Conflict Resolution*. University of California Press, Berkeley, pp. 155-169.

- van Schaik, C.P., Burkart, J.M., 2009. Mind the gap: cooperative breeding and the evolution of our unique features. In: Kappeler, P.M., Silk, J. (Eds.), *Mind the Gap: Tracing the Origins of Human Universals*. Springer, Berlin, pp. 477-496.
- van Schaik, C.P., Deaner, R.O., 2003. Life history and cognitive evolution in primates. In: de Waal, F.B.M., Tyack, P.L. (Eds.), *Animal Social Complexity: Intelligence, Culture, and Individualized Societies*. Harvard University Press, Cambridge, pp. 5-25.
- Shi, D., Wan, X., Davis, S.A., Pech, R.P., Zhang, Z., 2002. Simulation of lethal control and fertility control in a demographic model for Brandt's voles *Microtus brandti*. *J. Appl. Ecol.* 39, 337-348.
- Shultz, S., Dunbar, R.I., 2007. The evolution of the social brain: anthropoid primates contrast with other vertebrates. *Proc. Biol. Sci.* 274, 2429-2436.
- Snowdon, C.T., 2001. Social processes in communication and cognition in callitrichid monkeys: a review. *Anim. Cogn.* 4, 247-257.
- Solomon, N.G., 1991. Current indirect fitness benefits associated with philopatry in juvenile prairie voles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29, 277-282.
- Stubbe, A., Janke, S., 1995. Some aspects of social behaviour in the vole *Microtus brandti* (Radde, 1861). *Pol. Ecol. Stud.* 20, 449-457.
- Terranova, M.L., Laviola, G., Alleva, E., 1993. Ontogeny of amicable social behavior in the mouse: gender differences and ongoing isolation outcomes. *Dev. Psychobiol.* 26, 467-481.
- Wang, Z., Novak, M.A., 1994. Alloparental care and the influence of father presence on juvenile prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Anim. Behav.* 47, 281-288.
- Whiteman, E.A., Côté, I.M., 2004. Monogamy in marine fishes. *Biol. Rev.* 79, 351-375.
- Wiepkema, P.R., 1977. The social significance of self-grooming in rats. *Neth. J. Zool.* 29, 622-623.
- Wongwitdecha, N., Marsden, C.A., 1996. Social isolation increases aggressive behaviour and alters the effects of diazepam in the rat social interaction test. *Behav. Brain Res.* 75, 27-32.
- Yu, X., Sun, R., Fang, J., 2004. Effect of kinship on social behavior in Brandt's voles (*Microtus brandti*). *J. Ethol.* 22, 17-22.
- Zakharov, K.V., Zorenko, T.A., 1995. The main factors determining the domination of females in the groups of common voles *Microtus arvalis* form *obscurus* of different sexes (Rodentia, Arvicolinae). *Zool. Zh.* 74, 124-135 [in Russian].
- Zhang, Z., Pech, R., Davis, S., Shi, D., Wan, X., Zhong, W., 2003. Extrinsic and intrinsic factors determine the eruptive dynamics of Brandt's voles *Microtus brandti* in Inner Mongolia, China. *Oikos* 100, 299-310.

- Zhang, J., Zhang, Z., 2003. Influence of operational sex ratio and density on the copulatory behaviour and mating system of Brandt's vole *Microtus brandti*. Acta Theriol. Sin. 48, 335-346.
- Zhang, J., Zhong, W., 1981.: On the colonial structure of Brandt's vole in burrow units. Acta Theriol. Sin. 1, 51-56 [in Chinese].
- Zhong, W., Wang, G., Zhou, Q., Wang, G., 2007. Communal food caches and social groups of Brandt's voles in the typical steppes of Inner Mongolia, China. J. Arid Environ. 68, 398-407.
- Zorenko, T.A., 1979. Struktura poselenii obyknovennoi polevki *Microtus arvalis* Pall. In: Dinamika populyacii i povedenie pozvonochnykh zhyvotnykh. Izdatel'stvo Akademii Nauk Latviiskoi SSR, Riga, pp. 78-101 [in Russian].

4. Závěr

Výsledky mé diplomové práce naznačují, že rozlišování sourozenců nejlépe koreluje s intenzitou zapojení kooperativního rozmnožování do reprodukční strategie druhu a s výhodami plynoucími z přítomnosti pomocníků, zcela vyloučený však není ani vliv filopatrie druhu. Podobný závěr plyne rovněž z druhé části studie, v níž jsem hodnotila vliv jednotlivých bionomických faktorů na schopnost pamatovat si své sourozence navzdory odloučení. Zdá se tedy, že rozlišování sourozenců koreluje se schopností pamatovat si na ně i po delší časové úseky, během kterých spolu zvířata nepřicházejí do styku, a oba tyto faktory jsou podmíněny převážně mírou kooperativního rozmnožování a možná rovněž vzorcem disperze. Vliv ostatních bionomických faktorů nebyl s určitostí potvrzen.