

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Reprodukční systémy krypticky žijících savců se
zaměřením na podzemní hlodavce**

Bakalářská práce

Lucie Šolcová

Školitel: Doc. Mgr. Radim Šumbera, Ph.D.

České Budějovice 2014

Šolcová, L., 2014: Reprodukční systémy krypticky žijících savců se zaměřením na podzemní savce [Mating systems cryptically living mammals with a focus on underground mammals. Bc. Thesis, in Czech.] – 52 p., Faculty of Science, Univerzity of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Mating systems describe how are animals paired and with how many sexual partners reproduce. In my study, I have reviewed different mating systems in vertebrates and methods how to assess mating systems in mammals. I focused mainly on genetic methods, because they provide the most reliable tool in assessing mating systems of a particular species. Special interest is devoted to mating systems of mammals with cryptic activity such as subterranean rodents. I also tested the methodology of microsatellite analysis for further study on genetic relationships across the population and mating system of the blind mole rat (*Spalax galili*) from Israel.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, 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, 24. dubna 2014

.....
Lucie Šolcová

Poděkování

Na prvním místě patří mé velké nepopsatelné děkuji mému školiteli Radimovi Šumberovi a to nejen za zajímavé téma, sběr vzorků, vedení ale hlavně za nekončící trpělivost. Dále bych chtěla poděkovat Josefu Bryjovi, který mi umožnil zpracovávat vzorky v laboratoři Oddělení populační biologie UBO ve Studenci. Hance Patzenhauerové a Vladimíru Mazochovi za veškerou pomoc v laboratoři, dále Matějovi Lövy za ochotu mi odpovídat na veškeré dotazy.

Obsah

1	Úvod.....	5
1.1	Reprodukční systémy obratlovců.....	5
2	Reprodukční systémy savců	7
2.1	Na základě čeho se dá usoudit na reprodukční systémy savců?	9
2.1.1	Přímé pozorování	9
2.1.2	Experimentální testování preferencí.....	10
2.1.3	Morfologické charakteristiky	10
2.1.4	Poměr pohlaví a populační hustota	12
2.1.5	Genetické metody.....	13
3	Analýza reprodukčního systému na základě analýzy paternity	15
3.1	Přínosy genetických metod pro analýzu reprodukčních systémů skrytě žijících savců.....	15
4	Populační struktura podzemních savců	17
4.1	Prostředí podzemních chodeb	17
4.2	Sociální organizace podzemních savců	18
4.3	Populační hustota.....	18
4.4	Poměr pohlaví	19
4.5	Věková struktura.....	19
4.6	Rozmnožování a natalita.....	20
4.7	Mortalita a disperze	21
5	Genetické analýzy reprodukčních systémů podzemních savců	23
6	Slepec <i>Spalax ehrenbergi</i> superspecies	26
7	Cíl práce	28
8	Materiál a metodika	29
9	Použitá literatura.....	35
10	Příloha	50

1 Úvod

1.1 Reprodukční systémy obratlovců

Termín „mating systems“ (reprodukční systémy, párovací systémy) popisuje uspořádání, ve kterém se zvířata rozmnožují. Tento výraz zavedl v letech 1972 Trivers a v letech 1977 ho více rozpracovali Emlen a Oring (Emlen & Oring 1977; Trivers 1972). Reprodukční systémy obratlovců se dělí na základní typy podle počtu pohlavních partnerů během jedné reprodukční události na monogamii, polygamii (polygynie, polyandrii, polygynandrii) a promiskuitu (Danchin et al. 2008; Kleiman 1977). Reprodukční systémy jsou ovlivněny mnoha faktory např. nabídkou zdrojů (potrava, množství hnízdních příležitostí, nor) nebo denzitou zvířat, která může vést ke zvýšení frekvence mimopárové kopulace (Bryja et al. 2008; Dean et al. 2006; Say et al. 1999).

Monogamie představuje sexuální vztah jednoho samce a jedné samice během jedné reprodukční sezóny nebo i po více sezón. Tento pár se může společně starat o mláďata. Z ptáků sem můžeme zařadit např. potáplici lední (*Gavia immer*) (Piper et al. 1997), z ryb např. okounka pstruhového (*Micropterus salmoides*) (DeWoody et al. 2000). Z obojživelníků lze zmínit žábu např. pralesničku klamavou (*Ranitomeya imitator*) (Brown et al. 2010).

Polygynie je reprodukční systém, kdy se samec páří s více samicemi, které se už s dalším samcem během konkrétního reprodukčního období nepáří. Samec se páří se samicemi buď v krátkém časovém období (simultánní polygynie) nebo postupně (sekvenční polygynie). Samice se většinou starají o potomstvo samy. Náleží zde ryby jako je např. cichlida (*Lamprologus callipterus*), která je známá tím, že samice kladou vajíčka do ulit. Samci tyto ulity sbírají. Čím je větší samec a čím více vlastní ulit, tím je více samicemi preferován. Samci dokonce ulity kradou jiným samcům (Sato et al. 2004). Skokan lesní (*Rana sylvatica*) tvoří tzv. explozivní rozmnožovací spolky, protože rozmnožovací sezóna je omezena na jeden až několik dnů v roce. Samci mohou monopolizovat až několik samic (Bee 2007). Z ptáků lze uvést např. pipulku bělobradou (*Manacus manacus*). Samci pipulek se shromažďují na jednom místě a předvádí se. Samice tyto místa navštěvují a vybírají si,

s jakým samcem se spáří a pak odletí, samci se páří s několika samicemi (Shorey et al. 2000). Podobným případem je i leguán mořský (*Amblyrhynchus cristatus*) samci se shromažďují taktéž na jednom místě, samice preferují větší samce bez souvislosti s velikostí. Úspěšnost menších samců se naopak odvíjí od velikosti teritoria (Wikelski et al. 1996).

Třetím reprodukčním systémem je *polyandrie*, kdy se samice páří s více samci postupně nebo najednou (simultánní a sekvenční páření). Samci obvykle pečují o mláďata. Do tohoto systému můžeme například zařadit tropické ptáky z rodu ostnákovitých (Emlen & Wrege 2004) Samice ostnáka jihoamerického (*Jacana jacana*) jsou dominantnější než samci a jsou větší v průměru o 48%, také mají více rozvinuté sekundární pohlavní znaky (vybarvenější a mohutnější hlavu, na křídlech ostruhy). Čím je samice větší, tím má lepší úspěšnost u samců. Samci staví hnízda, sedí na vejcích a také poskytují péči mláďatům. Káně galapážské (*Buteo galapagoensis*) tvoří nepřibuzní samci skupiny (2-8 samců) a kooperují spolu na obraně svého území a péči o mláďata (1-2 mláďata každý rok) i v případě, že nejsou jejich vlastní (Faaborg et al. 1995). Papoušek eklektus různobarvý (*Eclactus roratus*) má výrazný pohlavní dimorfismus, samci mají peří zelené barvy a samice nápadně červeno-modré. Samci kompetují o samice a starají se o ně, samců může být až pět na jednu samici (Heinsohn et al. 2007).

Polygynandrie je sexuální vztah několika samců a samic, kteří mohou vytvářet pevnější svazky, vzájemně se mezi sebou pářit a společně starat o potomstvo. Například pěvuška modrá (*Prunella modularis*) vykazuje několik reprodukčních systémů, mezi ně patří i polygynandrický, kdy dva nebo tři samci sdílí dvě až čtyři samice. Mezi samci dochází k ustanovení dominantního (alfa) samce a submisivních (beta samců). Dominantní samec se snaží oplodnit všechny samice, čehož využívají podřízení samci, kteří snaží spářit s již nehlídanou samicí (Davies 1985). Taktéž sem patří např. ryba jehla černopruhá (*Syngnatus abaster*). Samice přenáší vajíčka do samčího vaku a samec přijímá vajíčka od dvou až čtyř samic (Hübner et al. 2013).

Poslední reprodukční systém je *promiskuita*, která nepředstavuje v podstatě žádný svazek. Samci i samice se páří s několika jedinci opačného pohlaví a samci neposkytují péči svým mláďatům. Typickými představiteli z ptáků je např. tabon lesní (*Alectura lathamii*). Samci tvoří hnízdní kupy, do nich různé samice kladou velká vejce a dále zanechávají veškeré péče. Kuřata jsou po vylíhnutí plně soběstačná (Danchin et al. 2008).

Alternativní reprodukční strategie obratlovců

V přírodě se u konkrétního druhu může vyskytovat několik reprodukčních strategií. Alternace je dána většinou změnou podmínek prostředí a následnými změnami v populaci (např. nárůst populační hustoty). Využitím alternativní strategie si jedinec může zvýšit úspěšnost při páření (Reichard et al. 2004). Nejvíce známé alternativní strategie jsou u ryb. U oválka trpasličího (*Caracanthus unipinna*) který obývá korálové útesy, je pářící systém závislý na velikosti korálového útesu. Je-li korálový útes velký (láká více samic), převládá polygamie. Je-li malý, vyskytuje se převážně monogamie (Wong et al. 2005). Podobný scénář nalezneme i u komorníka arabského (*Dascyllus marginatus*), kdy se pářící systém pohybuje od monogamie, harémové polygynie až po promiskuitu také podle velikosti korálového útesu (Fricke 1980). Samci slunečnice pestré (*Lepomis macrochirus*) mají tři alternativní reprodukční strategie. Samce, kteří pohlavně dospívají později a starají se jak o lákání a hájení samic, tak o stavění hnízd a i o potomstvo. Dále dva odlišné „parazitické“ samce, kteří pohlavně dospívají rychleji. Jeden „parazitický“ samec má podobné zbarvení jako samice, toto zbarvení využívá ke zmatení dominantních samců. Další typ „parazitického“ samce využívá rychlého plížení a „přepadávání“ samic ze zálohy (Neff et al. 2003). Alternativní reprodukční strategie najdeme i u ptáků např. tzv. kvaziparasitismus. Samice slípky zelenonohé (*Gallinula chloropus*) spolu buď kooperují (páří se s jedním samcem, sedí společně v hnízdě a společně se starají o potomstvo) nebo parazitují (kladou svá vajíčka do cizích hnízd, pokud se spáří s vlastníkem hnízda) (Gibbons 1986).

2 Reprodukční systémy savců

Monogamii vykazuje přibližně 3-5% savců, což je nápadný rozdíl oproti ptákům, kdy je až 90% druhů monogamních (Kleiman 1997). Obligátní monogamie se vyvinula na základě potřeby samčí péče o potomstvo. Např. u křečka kalifornského (*Peromyscus californicus*) bylo v laboratorních testech prokázáno, že samice bez pomoci samce selhávala, když hledala potravu pro mláďata a nezvládala mláďata dostatečně zahřívát (Gubernick & Teferi 2000). Jindy může být monogamie savců fakultativní a to v případě, pokud jsou samice příliš rozptýlené a samci nejsou schopni monopolizovat více než jednu samici (Wittenberger & Tilson 1980). Některé studie tuto teorii nepotvrzují např. samci kopytníků jako dikdik

Kirkův (*Madoqua kirkii*), kdy se samci nesnaží monopolizovat více samic, i když k tomu mají možnosti (Brotherton & Rhodes 1996).

Monogamii můžeme rozdělit na sociální (samec a samice jsou převážně spolu, ale mohou se zde vyskytovat mimo-párové kopulace) a genetickou (samec a samice se páří pouze spolu) (Reichard 2003). Mezi sociálně monogamní savce můžeme zařadit např. tanu velkou (*Tupaia tana*) (Munshi-South 2007), possuma skalního (*Petropseudes dahli*) (Runcie 2000), mirikinu Azaraovu (*Aotus azarai*) (Fernandez-Duque et al. 2007) nebo bobra kanadského (*Castor canadensis*) (Crawford et al. 2008), lišku šedohnědou (*Vulpes velox*) (Darden & Dabelsteen 2008), psa ušatého (*Otocyon megalotis*) (Wright 2006). Mezi druhy se sociální i genetickou monogamií lze zařadit např. křečka kalifornského (*Peromyscus californicus*) (Ribble 1991), křečka huňatoocasého (*Neotoma cinerea*) (Topping & Millar 1998) nebo hraboše tchajwanského (*Microtus kikuchii*) (Wu et al. 2012).

Vzácným pářicím systémem u savců je polyandrie (Emlen & Oring 1977). Samice mohou být větší, agresivnější a vzájemně si kompetují o samce. Polyandrický pářicí systém praktikuje např. pes hyenový (*Lycaon pictus*), smečka se skládá z dominantní samice, nadřazených a podřízených samců a mlád'at. Dominantní samci se sice páří častěji než submisivní samci, ale i tak submisivní samci zplodí až 10% mlád'at (Girman 1997). U mangusty jižní (*Helogale parvula*) (Keane et al. 1994) je popisován podobný systém, kdy podřízení samci zplodili 24% mlád'at ve vrhu. Dále sem lze zařadit např. tamarína sedlového (*Saguinus fuscicollis*) (Goldizen 1987), normíka rudého (*Clethrionomys glareolus*) (Klemme et al. 2008).

Páření s různými samci (ať už ve formě mimo-párových kopulací, polyandrického systému či promiskuity) má výhody i rizika. Co se týče výhod, tak samice si často vybírají samce na základě fenotypových projevů dobrých genů, které zvyšují jejich zdatnost (Cohas et al. 2006). Páření s více samci přináší větší jistotu v podobě oplodnění, např. psoun Gunnisonův (*Cynomys gunnisoni*) se stává na 100% březí, kdežto u monogamních jedinců byla pravděpodobnost početí 92% (Hoogland 1998). Mimo-párová kopulace může snižovat infanticidu mlád'at, protože cizí samci mohou zabít nepříbuzná mlád'ata, aby zkrátili období bez říje (Hrdy 1979). Rizika páření s více samci zahrnují - ztrátu vlastního samce, ztráta času, možný přenos parazitů nebo nemocí či úrazu (Alcock 2001).

Většina savců žije v polygynním reprodukčním systému. V harémové polygynii si samec brání harém samic např. svišť žlutobřichý (*Marmota flaviventris*) a samčí reprodukční

úspěch se zvyšuje s počtem samic (Downhover et al. 1971). U kaloňe krátkonosého (*Cynopterus sphinx*) může být velikost harému 1 – 37 dospělých samic (Storz et al. 2000). U zdrojové polygynie si samec hájí teritorium, na kterém se nachází zdroje (potravní, samice), patří sem např. rypouši (*Mirounga*) (Berta 2009). Naháněcí polygynie je častá u hlodavců (Waterman 2007) např. burunduk (*Tamias sibiricus*), kdy samice jsou široce rozptýlené po okolí a samci si konkurují pasivně – vytrvalostí v nahánění než bráněním samic před ostatními samci (Marmet et al. 2012) dále sem patří např. i primát (Primates) maki žlutohnědý (*Mirza coquerel*) (Kappeler 1997). U lekové polygynie se samci shromažďují na jednom místě a samice tyto místa vyhledávají pouze kvůli páření, po páření samice zase odchází (Emlen and Oring 1977). Vyskytuje se např. u několika druhů kopytníků - antilopa jelení (*Antilope cervicapra*), voduška červená (*Kobus leche kafuensis*) nebo daňek evropský (*Dama dama*) (Apollonio et al. 1992; Isvaran & Jhala 2000; Nefdt et al. 1997).

Do promiskuitního systému bychom mohli zařadit některé primáty např. makaky - rhesus (*Macaca mullata*) (Hoffman et al. 2008), makak jávský (*Macaca fascicularis*) (Nikitopoulos et al. 2005) nebo paviány jako pavián pláštíkovaný (*Papio hamadryas*) (Swedell & Saunders 2006) či šimpanze (Muller et al. 2007).

2.1 Na základě čeho se dá usoudit na reprodukční systémy savců?

2.1.1 Přímé pozorování

Informace o reprodukčních systémech se dají zjistit pouhým pozorováním, i když to samozřejmě není zcela spolehlivý způsob. Nejvhodnější je pozorovat jedince během reprodukčního období a s tím související chování (např. jak probíhají námluvy, kolikrát a s kým kopulují) a to především v přirozeném prostředí bez ovlivnění člověka (Mitani 1990). Například Goodallová (1968) pozorovala šimpanze a zjistila, že samice se páří s různými samci a samci s různými samicemi, takže tento reprodukční systém byl definován jako promiskuitní. Ze studie na gibonech malých (*Hylobates klossii*) se zjistilo, že rodina se skládá ze samce, samice a mláďat a páří se spolu pouze rodiče. Dospělá zvířata jsou velmi teritoriální, samec chrání rodinu, proto se předpokládá monogamní způsob života (Tenaza 1975). Studie na víceméně solitérních orangutanech prokázala, že samice se páří s několika samci, jedná se tedy o polyandrický reprodukční systém (Schürmann & Hoff 1986). U jelena

evropského (*Cervus elaphus*) bylo pozorováno, že se shlukují do skupin, v nichž dominantní samec/samci vládou a páří se s několika samicemi a to poukazuje na polygenní reprodukční systém (Bonenfant et al. 2004). Gese et al. (1996) pozorovali kojota (*Canis latrans*) a zjistili u něj, že se jeden samec páří s jedinou samicí, tudíž mají monogamní reprodukční systém.

2.1.2 Experimentální testování preferencí

Při těchto testech se analyzuje věrnost jedinců stávajícímu partnerovi a jejich ochota k mimo-párové kopulaci. Fanjul a Zenuto (2013) například zkoumali preference u polygynního tuko-tuka talarského (*Ctenomys talarum*). Autoři použili nejen přímý kontakt zvíře se zvířetem ale také nepřímý kontakt, kdy předkládaly pachy na hoblinách. Výsledky ukázaly, že samice daly vždy přednost novým cizím samcům, tudíž zvířata nejsou monogamní. Oproti tomu Bappert et al. (2012) přišli při testování na to, že reprodukční samci rypoše Ansellova (*Fukomys anelli*) upřednostňují své samice a že jsou tedy věrní - monogamní. Podobně Řičánková et al. (2007) testovali monogamní hraboše polní (*Microtus arvalis*). Samice těchto hrabošů jsou víceméně věrné, samice strávily více času se svým partnerem a vůči jiným samcům byly agresivní, ale i přesto se objevil jeden případ, kdy se samice pářila s oběma samci.

2.1.3 Morfologické charakteristiky

Sexuální dimorfismus

Podle sexuálního dimorfismu zejména ve velikosti můžeme v některých případech usuzovat na to, jaký mají konkrétní druhy reprodukční systém. Zvířata s odlišným reprodukčním systémem se liší ve strategii zvyšování fitness, proto mohou existovat rozdíly v sexuálním dimorfismu mezi samci a samicemi. Tento fenomén může být nápadný, zejména ve srovnání blízkce příbuzných druhů. Výrazný pohlavní dimorfismus mají polygynní druhy (Ralls 1977). Samci jsou větší a agresivnější než samice, to jim pomáhá v kompetici s ostatními samci a tedy při oplodnění více samic. Např. samci mnoha ploutvonožců jako jsou například rypouši (Mirounga) jsou až 5x těžší než samice, mají prodloužené čenichy, větší špičáky, silnější a volnější kůži na krku (Berta 2009). Čím je samec větší, tím má větší šanci monopolizovat více samic, naproti tomu ploutvonožci bez pohlavního dimorfismu jsou většinou

monogamní. Pohlavní dimorfismus je patrný i u některých kopytníků např. žiraf (*Giraffa camelopardalis*). Samci mají delší a silnější krky než samice, kompetují si o samice a jsou polygynní (Simmons & Scheepers 1996). Monogamní druhy jsou méně agresivní a mají malý pohlavní dimorfismus. Fitness si zvyšují společnou péčí o mláďata (Kleiman 1977). Např. monogamní primáti (Primates) a přežvýkavci (Ruminantia) jsou méně dimorfní než druhy z polygamních systémů (Weckerly 1998).

Relativní velikost varlat a charakteristiky spermií

Druhy s relativně velkými varlaty jsou považované za promiskuitní a s malými varlaty za monogamní či polygynní, jako je tomu např. u netopýrů či některých hlodavců (Kenagy & Trombulak 1986; Sachter et al. 1999). Páří-li se samice s více samci, může docházet ke kompetici spermií o oplodnění vajíčka (Simmons & Firman 2011). Taková soutěž spermií má významný vliv na velikost varlat a jejich účinnost (Hosken 1997) a také na tvar a funkci spermií (Gomendio et al. 2006).

Navíc kvalita spermií se často odlišuje u monogamních a polygamních druhů. Polygamní samci mají vyšší počet a lepší pohyblivost spermií než monogamní samci. Například myš západoevropská (*Mus musculus*) je přirozeně polygamní druh. Simmons a Firman (2011) provedli laboratorní testy, ve kterých tyto myši chovali monogamně a polygamně a všimli si, že už u osmé generace je rozdíl v kvalitě ejakulátu. Polygamní myši oplodnili větší část vrhu 33%, zatímco monogamní menší část vrhu 14%. Zdá se, že myší spermie polygamních samců jsou rychlejší a tak dosáhnou vajíčka jako první nebo pronikají jako první. Zajímavostí je, že eusociální hlodavci (kteří jsou primárně monogamní) pravděpodobně nemají důvody investovat do kvality spermií, protože jak je známo, rozmnožuje se zde pouze jen jediný pár z celé rodiny (Burda et al. 2000), tudíž ke kompetici spermií nedochází např. rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) má abnormální spermie a to co struktury, velikosti. Tyto spermie mají navíc nízkou pohyblivost a koncentraci. Je zajímavé, že tyto spermie dokážou oplodnit více vajíček, je tedy možné, že samice to kompenzuje množstvím kvalitních oocytů (Horst et al. 2011).

Morfologie penisu a pyjové kosti

S kompeticí spermií a reprodukčními strategiemi má spojitost i morfologie penisu a pyjové kosti. Parag et al. (2006) předpokládal, že složitost morfologie penisu, zejména povrchových struktur má spojitost se sociálním a reprodukčním systémem u rypošů. Zjistil, že u

soliterních druhů se na penisu nachází hojné množství epidermálních výstupků, u sociálních druhů je jich méně a u eusociálních druhů žádné. Důvodem je pravděpodobně snižující se kompetice u monogamních sociálních druhů. Tuto hypotézu podpořil svým výsledkem i Rocha-barbosa (et al. 2013), kdy bylo zaznamenáno hojné množství epidermálních výstupků na penisu u tří různých soliterních druhů tuko-tuků (*Ctenomys minutus*, *C. flamarion*, *C. torquatus*). Tyto struktury můžou mít i další význam např. vyvolání ovulace (Altuna & Lessa 1985; Parag et al. 2006).

Velikost mozku

Vytvořit velký mozek a udržovat ho, je metabolicky velmi nákladné, důsledkem toho by se měly zmenšovat tkáně, které jsou taktéž energeticky nákladné. Tuto hypotézu drahých tkání potvrdil výzkum na primátech, kde srovnávali velikost mozku a gastrointestinálního traktu. Tyto orgány jsou stejně metabolicky nákladné, velký mozek má zvíře, které má malý gastrointestinální trakt a naopak zvíře s malým mozkem má velký gastrointestinální trakt (Aiello & Wheeler 1995).

Předpokládalo, že promiskuitní druhy budou mít relativně větší mozek než druhy monogamní, neboť s rostoucí sociální složitostí systému, rostou i požadavky na kognitivní schopnosti (Dunbar 1995). Jedinci s větším mozkem by měli lépe manipulovat s ostatními jedinci ve svůj prospěch (Byrne & Whiten 1997).

Pitnick et al. (2006) provedl výzkum hypotézy drahých tkání na 334 druzích letounů, protože samci mají velká varlata k poměru svému tělu (až 8,4% z tělesné hmotnosti), jsou tedy dobrým ukazatelem energetické investice. Podle hypotézy drahých tkání by měla mít promiskuitní zvířata menší mozek (Wilkinson & McCracken 2003). Výsledky však nepotvrdily tuto hypotézu, protože se ukázalo, že velikost mozku se nelišila u promiskuitních či monogamních samců. Zato samice, které se pářily s více samci, měly velikost mozku menší než monogamní samice.

2.1.4 Poměr pohlaví a populační hustota

Živočichové žijící v nízkých populačních hustotách mohou mít tendenci k monogamii, protože samice jsou široce rozptýlené a samci si tak nemohou dovolit monopolizovat více samic. Naopak vysoké populační hustoty umožňují výskyt polygynních nebo promiskuitních pářících systémů (Emlen & Oring 1977; Komers & Brotherton 1997) Nicméně Dobson et al.

(2010) zjistili, že hustota zvířat je podobná jak u monogamních tak u polygynních 64 různých druhů savců. Navíc hustota a velikost teritorií populace je závislá především na dostupných zdrojích a to především potravních. Reprodukční systémy se pak mohou flexibilně měnit. Například liška polární (*Alopex lagopus*) má většinou monogamní pářící systém, avšak vyskytnou-li se hojnější zdroje, změní samci svůj pářící systém na polyandrický (Carmichael et al. 2007).

Při velké populační hustotě dochází ke zvýšeným střetům mezi zvířaty (hlavně samci) a to má často za následek nevyrovnaný poměr pohlaví (Clutton Brock et al. 1991; Emlen & Oring 1977).

2.1.5 Genetické metody

Genetické metody nám umožňují stanovit reprodukční systémy i u obtížně pozorovatelných druhů nebo u druhů bez dalších indikátorů reprodukčních systémů. Je to také nejpřesvědčivější důkaz, jaké reprodukční systémy konkrétního druhu jsou. Analýzou paternity můžeme zjistit, kolik samců se podílelo na vytvoření jednoho vrhu. Vícenásobná paternita značí, že se v jednom vrhu jedné samice objevuje více než jeden otec (Baker et al. 1999). K této analýze se používá DNA matky a mláďat, kde lze počet podílejících otců na vrhu zjistit pomocí počtu alel u mláďat. Aby se předešlo omylům, analyzuje se více úseků DNA (alel). Hlavní pomůckou ke studiu je tzv. marker. Ten označuje úsek DNA, který nese určitý znak, objevující se ve více formách – tzv. alelách. Díky variabilitě každého znaku můžeme dělat genetické analýzy u různých živočichů i rostlin. Používají se různé druhy markerů pro odlišení každé alely (Zima et al. 2004).

- a) DNA *fingerprinting* (*variable number of tandem repeats*) analýza je založena na studiu krátkých opakovaných sekvencí tzv. minisatelitů tvořící hypervariabilní oblasti genomu. Genomová DNA se rozštěpí restričním enzymem a elektroforézou jsou pak jednotlivé části rozděleny podle délek. Po přenosu těchto částí na membránu (Southern blotting), jsou pak minisatelity detekovány hybridizací značenou sondou. Výhodou je, že se můžou jednotlivé alely přiřadit ke konkrétním lokusům a tak identifikovat jednotlivé genotypy (Zima et al. 2004).
- b) Alozymová metoda vychází z enzymů. Genotyp lokusu se určuje podle určitého enzymu (má několik forem), jehož informaci nese DNA. K detekci se nejčastěji

používá elektroforéza. Výhodou této metody je finanční nenáročnost a kodominance. Nevýhodou této metody je, že má málo variabilní znaky a dnes se už pro analýzu paternit nepoužívají (Zima et al. 2004).

- c) RAPDs (*random amplified polymorphic DNA*) je citlivá metoda, ve které se pomocí PCR amplifikují nahodilé segmenty DNA, a používá se jen jeden krátký primer. Pak se elektroforeticky analyzují, kde jeden konkrétní proužek označuje jednoho jedince. Nevýhodou je malá opakovatelnost experimentů, amplifikace nevyskytujících se fragmentů v DNA, dominance fragmentů – nerozlišíme dominantní heterozygoty od dominantních homozygotů. Výhodou je, že je to univerzální, levná a rychlá metoda (Williams et al. 1990; Zima et al. 2004).
- d) SNPs (*single nucleotide polymorphisms*) alely se liší bodovou mutací (odchytkou nukleotidů v sekvenci DNA). Jsou málo polymorfní, většinou se vyskytují jen dvě alely a jsou často v nekódujících částech genomu (např. introny). Tato technika je vhodná při studiu identity příslušné populace, taxonů a dynamiky hybridních zón (Barreiro et al. 2008; Drabovich & Krylov 2006; Zima et al. 2004).
- e) RFLPs (*restriction fragment length polymorphisms*) je podtyp SNPs metody. Principem této metody je, že se DNA štěpí restričními enzymy v dané sekvenci. Polymorfismus je tedy založený na zisku nebo ztrátě specifického restričního místa v DNA, který můžeme identifikovat pomocí elektroforézy. Pokusy jsou sice nenáročné, dají se opakovat a rozlišíme dominantní heterozygoty od dominantních homozygotů. Nevýhodou je nízká detekce polymorfismu, proto je lepší ho užít pro geny s vysokým polymorfismem nebo nekódující sekvence (Botstein et al. 1980; Zima et al. 2004).
- f) AFLPs (*amplified fragment length polymorphisms*) tato metoda má několik kroků, první je, že štěpí DNA restričními enzymy, přitom každý z nich štěpí řetězec s jinou frekvencí. Dalším krokem je připojování konců fragmentů s úseky DNA se známou sekvencí nukleotidů, díky kterým může poté proběhnout PCR, která se dělá dvakrát. Pro vyhodnocení výsledku se může použít sekvenátor. Tato metoda má na rozdíl od RAPDs (které je podobná) vyšší opakovatelnost, další výhodou je kodominantnost a velké množství znaků. Na druhou stranu je však náročnější a to jak po stránce technické tak finanční i časové (Mueller & Wolfenbarger 1999; Vos et al. 1995; Zima et al. 2004).

g) Mikrosatelity (STRs – *short tandem repeats*, VNTRs – *variable number of tandem repeats*). Se vzestupem PCR (od roku 1980) rostla i hodnota využití mikrosatelitů, které jsou označovány jako jedny z nejsilnějších markerů, které byly kdy objeveny (Jarne and Lagoda 1996). Jsou to krátké úseky DNA s tandemově opakujícími repeticemi (2 až 6 bp). Vyskytují se ve všech kódujících i nekódujících částích genomů jak u eukaryot tak i prokaryot (Zima et al. 2004). Využívají se např. pro mapování, určování příbuznosti, v populační biologii, ale i pro určování genetických nemocí. Dalším významným rysem je, že se dá lehce zjistit jejich molekulární struktura i rychlost mutagenese (Jarne & Lagoda 1996). Největší výhodou je vysoká proměnlivost, velký počet a rozmístění po celém genomu, snadná analýza a to i u nežijících organismů, kodominantnost alel a přesná identifikace alel. Při analýzách vícenásobné paternity a podobných příbuzenských vztahů se využívá jejich délkový polymorfismus – což je rozdíl v délkách mikrosatelových lokusů mezi jednotlivými alelami (Zima et al. 2004).

3 Analýza reprodukčního systému na základě analýzy paternity

Genetické analýzy reprodukčním systémů jsou jedny z nejvíce využívaných metod v oblasti behaviorální ekologie živočichů (Johnson et al. 2009). Použití těchto metod mnohokrát vedlo k nečekaným zjištěním. Údaje o párovacím systému u volně žijících savců (zvláště když jsou noční, podzemní či jinak obtížně pozorovatelní) jsou ve srovnání s ptáky vzácnější (např. Griffith et al. 2002).

3.1 Přínosy genetických metod pro analýzu reprodukčních systémů skrytě žijících savců

Genetické analýzy vyvrací do nedávna uznávané názory o reprodukčních systémech celé řady druhů savců. Například u subtropické bělozubky (*Crocidura shantungensis*), u které se přepokládala monogamie, se pomocí osmi mikrosatelitů odhalilo, že samice i samci se pářili s několika jedinci a mimo-párovými kopulacemi bylo zplozeno až 28% vrhů, což ukazuje

spíše na promiskuitní systém (Lin et al. 2009). Striktní monogamie byla vyloučena i u severní populace sviště brýlového (*Marmota caligata*), neboť použití 21 mikrosatelitů ukázalo jak na monogamii tak i polygynii (19 vrhů z celkového počtu 33 vrhů) (Kyle et al. 2007). Lenochod krátkonohý (*Choloepus hoffmanni*) tráví veškerý svůj čas skrytě převážně ve větvích a nevykazují pohlavní dimorfismus. Peery and Pauly (2012) předpokládali, že jeho reprodukční systém bude monogamní nebo promiskuitní. Genetická analýza pomocí 15 mikrosatelitů (95 dospělých, 32 dospívajících a 30 mladých lenochodů) prokázala polygynii i promiskuitu. Pět ze 14 otců zplodilo potomstvo s více než s jednou samicí v jednom rozmnožovacím období. Křeček huňatoocasý (*Neotoma cinerea*) byl na základě sexuálního dimorfismu považovaný za polygynní druh (Escherich 1981). Topping a Millar (1998) provedli analýzu reprodukčního systému. Tato studie jej překvapivě identifikovala jako geneticky monogamního, neboť všech (36) vrhů mělo vždy jednoho otce.

Ribble (1991) testoval pomocí DNA fingerprintingu křečky kalifornské (*Peromyscus californicus*) a to 28 rodin a 99 mláďat potvrdil u tohoto druhu monogamii. Autoři předpokládali monogamní systém, neboť samci tráví hodně času se samicemi v hnízdě a i poskytují také péči o potomstvo (Gubernick & Alberts 1987). Monogamie se opravdu geneticky potvrdila, každý vrh byl zplozený jediným samcem. Křečci si začali hledat jiného partnera pouze tehdy, když se jeden z páru ztratil. Na základě informací z chovů byl hraboš tchajwanský (*Microtus kikuchii*) považovaný taktéž za monogamního. Pomocí 11 mikrosatelitů Wu et al. (2012) analyzovali devět vrhů a výsledky potvrdily genetickou monogamie. Pouze dva samci měli dva vrhy s různými samicemi v jiných letech a to z důvodů zmizení jejich partnerky. U afrického drobného kopytníka dikdika Kirkova (*Madoqua kirkii*) se předpokládala monogamie, neboť partneři spolu tráví většinu svého času a samci si partnerky hlídají. Otec se nikterak nestará o svá mláďata. Brotherton et al. (1997) testovali, zda je tento druh skutečně monogamní. Mikrosatelity neodhalily žádnou mimo-párovou kopulaci. U kojota (*Canis latrans*) se na základě observačních záznamů se předpokládalo, že jsou monogamní (Gese et al. 1996). Hennessy et al. (2012) analyzovali 18 vrhů pomocí 12 mikrosatelitů a vyvrátili polygamii. Výsledky tedy ukázaly, že kojoti spolu udržují dlouhodobé monogamní svazky.

Oproti tomu u jiných monogamních druhů byly pomocí genetických metod zjištěny mimo-párové kopulace (EPP), takže se jedná pouze o sociální monogamii. Mezi takové druhy patří např. tana velká (*Tupai tana*) kdy bylo prokázáno, že až 50% vrhů bylo zplozeno

mimopárovou kopulací (Munshi-South 2007), pes hyenový (*Lycaon pictus*) 10% (Girman et al. 1997), maki tlustoocasý (*Cheirogaleus medius*) 44% (Fietz et al. 2000) nebo liška šedohnědá (*Vulpex velox*) až 52% (Kitchen et al. 2006).

4 Populační struktura podzemních savců

Podzemní savci se vyskytují po celém světě, nevyskytují se pouze v Antarktidě. Díky podzemnímu způsobu života a obtížnému způsobu odchytu je studium jejich populační biologie poměrně obtížné (Malizia & Busch 1997).

4.1 Prostředí podzemních chodeb

Výhoda života v podzemním prostředí spočívá v jeho mikroklimatické stabilitě a absenci predátorů. Z hlediska lidského, je to život velmi náročný, neboť savci se musí vyrovnat s celou řadou extrémů. Podzemní savci totiž žijí v neustále tmě, vysoké vzdušné vlhkosti, s nedostatkem kyslíku a nadbytkem oxidu uhličitého, musí čelit nízké produktivitě prostředí a hrabání nor je energeticky náročné (Busch et al. 2000).

Tyto podmínky samozřejmě prostředí ovlivňují fyziologii a morfologii zvířat, komunikaci, velikost populace, reprodukci, natalitu, mortalitu a disperzi (Busch et al. 2000, Nevo 1999). Savce s dominantně podzemní aktivitou můžeme rozdělit na striktně podzemní (subteránní) např. slepcovité (Spalacidae) nebo fosoriální, kteří sice tráví část svého dne v podzemí, ale na rozdíl od subteránních se vyskytují běžně i na povrchu např. tuko-tukovité (Ctenomidae) (Busch et al. 1989).

Velikost systémů se snižuje s přibývajícím potravou a zvýšeným obsahem jílu v půdě, protože se zvyšují náklady na hrabání. Například pytlonoš (*Geomys attwateri*) má velký rozsah systémů, protože hloubí tunely v písčitéch tj. snadno prohrabatelných půdách (Romaňach et al. 2005). Naopak slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*) má kratší tunely v humózních půdách, kdežto v červených půdách jsou mnohem delší, důvodem je bohatší nabídka potravy (Heth 1989).

Obecně většina podzemních savců konzumují širokou škálu rostlin např. tuko-tukovití (*Ctenomys talarum*, *C. australis*) (Comparatore et al. 1995), pytlonoš *Geomys attwateri* (Williams & Cameron 1986) nebo rypoš obří (*Fukomys mechowii*) (Scharf et al. 2001). Ale najdou se i takoví, kteří preferují určité typy rostlin např. tuko-tuko mendóžský (*C. mendocinus*) upřednostňuje nadzemní části rostlin (Camin & Madoery 1994).

4.2 Sociální organizace podzemních savců

U podzemních savců se vyvinulo několik i typů sociálního uspořádání, které můžeme rozdělit podle různé míry sociality od soliterně žijících jedinců až po druhy žijící v složitě strukturovaných societách. Dělíme je na sociální (např. některé druhy rypošovitých) soliterní (např. slepcovití, někteří rypošovití, krtci, zlatokrti, pytlonošovití) a eusociální (rypošovití) (Busch et al. 2000).

Oproti tomu soliterní zvířata žijí samotářským životem, obývají vlastní systém podzemních nor a vykazují různé stupně agrese k jedincům stejného druhu v mimopáříci období. Soliterní podzemní savci se setkávají se pouze jen za účelem páření (Bennett 1989).

4.3 Populační hustota

Populační hustoty savců s podzemní aktivitou jsou obecně nižší než u drobných savců žijících na povrchu, neboť málokdy překročí 80 jedinců/ha (např. Geomyidae Smolen et al. 1980). Najdou se i výjimky o vyšších hustotách populace např. hlodoun východoafrický (*Tachyoryctes splendens*) 201 jedinců/ha (Jarvis 1973). Hustota zvířat může být velmi variabilní, je závislá na různých faktorech, jako je např. sociální způsob života (solitarita je provázeno nízkou sociální tolerancí a tedy většími vzdálenostmi a nižšími populačními hustotami), charakteristiky půdy a potravní produktivitou stanoviště (Bush et al. 2000). Například u soliterního slepce egyptského je v průměru od 0,1 – 23 jedinců/ha a počet jedinců klesá s ariditou stanoviště a tedy nižší potravní nabídkou (Nevo et al. 1982; 1979), rypoše stříbřitého je zaznamenáno průměrně 4.6 jedinců/ha (Patzenhauerová et al. 2010). V rámci sociálních druhů, např. rypoš Ansellův (*Fukomys anelli*) 3,7 jedinců/ha (Patzenhauerová et al. 2013). Rypoš hotentotský (*Cryptomys hottentotus*) na aridních stanovištích pouze 1,8 /ha, ale na mesických stanovištích s vysokoupotravní nabídkou až

18,7/ha (Spinks et al. 2000). Podobnou závislost mezi potravní nabídkou a denzitou byla nalezena u tuko-tuků (*Ctenomys*), kde je populační hustota tuko-tuka vysokohorského (*C. optimus*) z xerothermních stanovišť jen 10 /ha (Rosi et al. 1992), kdežto tuko-tuko talarský (*C. talarum*), který obývá pastviny s vysokou rostlinnou biomasou až 65/ha (Busch et al. 1989). Jedinci z míst s vysokou biomasou ale tvrdou půdou dosahují hustoty pouze 11/ha u tuko-tuka jižního (*C. australis*) (Malizia et al. 1991).

4.4 Poměr pohlaví

Poměr pohlaví (PP) v populacích jednotlivých druhů se může hodně lišit. U solitérních druhů je PP většinou vyrovnaný, ale existují informace o převaze jedinců samičího pohlaví např. pytlonošovití, tukotukovití a rypošovití (Busch et al. 2000, Šumbera et al. 2008). Převaha zastoupení samic může být důsledkem vyšší úmrtnosti samců, protože s rostoucí hustotou populace může růst množství interakcí mezi samci, jež jsou často agresivní povahy. Takto např. u tuko-tuka talarského (*Ctenomys talarum*) je při nízké hustotě (13 jed/ha) poměr pohlaví téměř vyrovnaný, kdežto při vysoké hustotě (65 jed/ha) jsou jasné rozdíly v PP - samců je méně (pouze 37%) (Busch et al. 1989; Malizia 1998). Nevyváženému PP může přispívat i disperze, protože samci dispergují dál než samice (Gazit et al. 1998) a využíváním nadzemní disperze při hledání sexuálních partnerek se značně přispívá k úmrtnosti samců např. u rypoše stříbřitého (Patzenhauerová et al. 2010). Naopak u ostatních podzemních savců je spíše popisován vyvážený PP, jako můžeme najít např. u tukotuko (*Ctenomys maulinus brunneus*) a u rypoše písečného (*Bathyergus janetta*) (Herbst and Bennett 2006; Gallardo & Anrique 1991).

4.5 Věková struktura

Věková struktura označuje podíl různých věkových kategorií v populaci. Často používaným ukazatelem při určování věku hlodavců je stupeň opotřebení stoliček (Hart et al. 2007). Věková struktura je závislá na natalitě, mortalitě a disperzi. U podzemních hlodavců je většinou oproti ostatním hlodavcům větší podíl dospělých jedinců např. u tuko-tuka tatarského (*Ctenomys talarum*) bylo v populaci zjištěno 55% dospělých (Busch et al. 1989), u tuko-tuka mendózskeho (*Ctenomys mendocinus*) 71% (Rosi et al. 1992), u pytlonoše (*Thomomys monticola*) 65% (Ingles 1952). Je to způsobeno většinou větší natalitou a kratší

délkou života běžných hlodavců, jako jsou hraboši nebo myšovití (Muridae), kteří se dožívají většinou jediné sezóny např. krysa mnohobradovková (*Mastomys natalensis*) se málokdy dožije 12 měsíců (Monadjem 1998). Nižšího věku se dožívají např. i tuko-tukovití (Ctenomyidae) např. *Ctenomys talarum* 22 - 25 měsíců, naopak vyššího věku např. pytlonošovité (Geomyidae), např. pytlonoš mexický (*Pappogeomys castonops*) 30 - 56 měsíců (Busch et al. 1989; Smolen et al. 1980). Beze sporu nejdéle žijící podzemní savec je rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), který se dožívá obvykle 30 i více let (Sherman & Jarvis 2002).

4.6 Rozmnožování a natalita

Pohlavní dospělost u podzemních savců je většinou dosahována v pozdějším věku. Přesto se samice některých solitérních druhů mohou rozmnožovat už v roce, ve kterém se narodily, kdežto samci většinou až v následujícím roce (Daly & Patton 1990; Smolen et al. 1980; Šumbera et al. 2003). Někdy se samice i samci rozmnožují v nadcházejícím období rozmnožování (Patton and Brylski 1987). Délka březosti je různá např. rypoš obří (*Fukomys mechowii*) 90 až 100 dní (Bennett & Aguilar 1995), tuko-tuko mendózký (*Ctenomys mendocinus*) 96 dní (Camin 2010), hlodoun východoafrický (*Tachyoryctes splendens*) 37 až 40 dní (Jarvis 1973), slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*) 36 dní (Gazit et al. 1996), křeček dlouhoocasý (*Peromyscus maniculatus*) 23 až 26 dní (Millar & Millar 1989).

V porovnání s nadzemními hlodavci mají podzemní savci většinou kontinuální rozmnožování tzv. asezonní např. *Fukomys darlingi* nebo rypoš Anselův (*Fukomys anseli*). (Bennett et al. 1994; Sichilima et al 2011). Avšak reprodukce může být i omezena na určité období tzv. sezonní reprodukce, ta se vyskytuje např. u rypoše prasečího (*Bathyergus suillus*) nebo *Cryptomys hottentotus pretoriae* (Hart et al. 2006; Rensburg et al. 2002). Velikost vrhu je různá u různých druhů ale i v rámci uvnitř druhu. Liší se i v závislosti na ekologii jako jsou klimatické podmínky a produktivita stanoviště např. stanoviště s vysokou produktivitou u tuko-tuka tatarského (*Ctenomys talarum*) byly vrhy průměrně početnější než na stanovištích s nízkou produktivitou jako je např. u tuko-tuka mendózkého (*Ctenomys mendocinus*) (Malizia & Busch 1997; Rosi et al. 1992).

4.7 Mortalita a disperze

Mortalita je obecně u podzemních savců nízká, neboť v podzemí je velmi nízká úroveň predace (Buschet al. 2000). Např. u *Ctenomys talarum* je úmrtnost relativně nízká, největší úmrtnost byla zaznamenána u nedospělých jedinců, zřejmě z důvodů disperze (Malizia 1998).

Vliv disperze se odráží v populační dynamice, genetické struktuře a v sociálním chování (Busch et al. 2000). Samčí disperze má několik hypotéz, podle Solomon (2003) se vyskytuje zejména u polygynních druhů, kde je velká samčí konkurence. Další hypotéza Perrin a Mazalov (2000) naznačuje, že se jedinci rozcházejí na základě vyhýbání se konkurování mezi příbuznými jedinci a inbreedingu.

Podzemní savci dispergují dvěma způsoby. Buď rozšíří podzemní systém matky/rodiny o vlastní chodby, které pak přeruší nebo mohou dispergovat nad zemí. Druhý způsob zvyšuje pravděpodobnost predace, ale na druhou stranu šetří energii, která je nezbytná na hloubení nových tunelů (Rado et al. 1992). U podzemních savců dispergují běžně jedinci obou pohlaví (Busch et al. 2000). Nejčastěji se jedná o mladé jedince (Smolen et al. 1980; Williams & Baker 1976; Williams & Cameron 1984). U rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*) pravděpodobně dispergují obě pohlaví a existují i záznamy o disperzi nad zemí (Patzenhauerová et al. 2010). Nadzemní disperzi má i tuko-tuko jižní (*Ctenomys australis*) (Zenuto & Busch 1998), nebo pytlonoš horský (*Thomomys botae*). U tohoto druhu disperze probíhá nejčastěji během léta a jara, než pytlonoši dosáhnou pohlavní dospělosti. Samice podle pozorování dispergovaly dříve než samci (Daly & Patton 1990). Naopak dřívější samčí disperze se předpokládá u tuka-tuka talarského (*Ctenomys talarum*) a (*Ctenomys flamarioni*) na základě genetických analýz (Cutrera et al. 2005; Fernández et al. 2007).

Tab. 1: Přehled populační struktury podzemních savců (F = fosoriální, P = podzemní, * = EPC, N = počet jedinců, M = samci, F = samice, j = mláďata, a = dospělý, sub = dospívající).

Druh	Čeď	F/P	Soc. struktura	Reprodukční systém	N	Pop. hustota jed/ha	Poměr pohlaví M:F	Věková struktura	Hmotnost (g)	Gestace (dny)	Velikost vrhu	Zdroj
<i>Ctenomys talarum</i>	Ctenomyidae	F	solitérní	polygynie	1	13-65	1:1	79,5% a 19,5 % s	♀ 136 ♂ 172	± 102	1-8	Busch et al. 1989; Malizia 1998; Malizia & Busch 1997
<i>Bathyergus suillus</i>	Bathyergidae	P	solitérní	polyandrie*	1	0,27	1:1	a > s	♀ 779 ♂ 955	± 60	1-6	Davies & Jarvis 1986; Hart et al. 2007
<i>Tachyoryctes splendens</i>	Rhizomyidae	p	solitérní		1	7-201	2,1:1	a > s		37-40	1-3	Jarvis 1973; Kokiso & Bekele 2008
<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	Bathyergidae	P	solitérní	polygynie*	1	4,6	1:4 1:1	a > s	♀ 119 ♂ 162	± 90	2-5	Patzenhauerová et al. 2010, Šumbera et al. 2003, 2008
<i>Thomomys bottae</i>	Geomyidae	F	solitérní	monogamie	1	93-119	1:1	a > s	♀ 120 ♂ 160	± 19	1-12	Loeb 1990; Reichman et al. 1982; Schramm 1961
<i>Spalax ehrenbergi</i>	Spalacidae	P	solitérní	monogamie	1	0,1-23	F>M	a > s	♀ 124 ♂ 183	± 36	1-6	Gazit et al. 1998; Hadid et al. 2013; Heth 1989; Nevo et al. 1982, 1979
<i>Cryptomys hottentotus</i>	Bathyergidae	P	sociální	polygamie*	10 -12	0,2-18,7	1:1	a > s	♀ 114 ♂ 150	55-66	3	Bennett 1989; Genelly 1965; Spinks et al. 2000
<i>Fukomys damarensis</i>	Bathyergidae	P	eusociální	polygynie*	až 41			a > s	♀ 153, 144 ♂ 201, 178	78-92	1-6	Anyan et al. 2011; Bennett & Jarvis 2004; Jarvis & Bennett 1993
<i>Fukomys anselli</i>	Bathyergidae	P	eusociální	monogamie*	6 - 16	3,7	1:1,2	a > s	♀ 53 ♂ 63	84-112	1-4	Sichilima et al. 2011; Šklíba et al. 2012
<i>Fukomys darlingi</i>	Bathyergidae	P	sociální	monogamie	5 - 9		M>F	a > s	♀ 76 ♂ 86	56-61	1-2	Bennett et al. 1994
<i>Fukomys mechowii</i>	Bathyergidae	P	sociální	monogamie	3-20	0,2-2,5	1:1,2	8% j 39 % s 53% a	♀ 252 ♂ 345	97-111	1-2	Bennett and Aguilar 1994; Scharff et al. 2001; Sichilima et al. 2008

5 Genetické analýzy reprodukčních systémů podzemních savců

Mezi podzemními savci jsou párovací systémy nejvíce zkoumány a popsány u sociálních druhů rypošů. O reprodukčních systémech soliterních druhů existuje poměrně málo informací, i když je jim v poslední době věnována větší pozornost.

Sociální podzemní savci

U sociálně žijících rypošů hotentotských (*Cryptomys h. hottentotus*) se předpokládalo, že nemnozíci se jedinci v rodinách žijící v jednom systému nor, jsou potomky jediného monogamního páru. Genetické výsledky pomocí 7 mikrosatelitů získané na dvou populacích různých oblastí na 13 rodinách z Jižní Afriky ukázaly, že tento druh rozhodně není striktně monogamní. Potomci nepocházeli jen od největších samců (otců), jak se předpokládalo, ale byli zplozeni i malými samci. Navíc dominantní samci často zplodili potomky i ve vedlejších rodinách. U některých vrhů se prokázalo i mnohonásobné otcovství ve stejném období a to u obou populací (Bishop et al. 2004).

U největšího sociálního druhu rypoše - rypoše obřího (*Fukomys mechowii*) Šumbera et al. (2012) zkoumali dvě rodiny v Zambii pomocí 6 mikrosatelitů potvrdili monogamie. Nicméně tento výsledek se díky malému počtu studovaných rodin dá považovat za velmi předčasný.

U dalších sociálně žijících rypošů ze zambijské oblasti Patzenhauerová et al. (2013) zkoumali 16 skupin rypoše Anellova (*Fukomys anelli*) pomocí 9 mikrosatelitních markerů. Ačkoliv jejich podzemní systémy byly blízko sebe, některé z nich byly dokonce propojené, a navíc v rodinách existovali nepříbuzní imigranti. Autoři zjistili, že většina rodin se skládala z jednoho rozmnožujícího se páru a jejich potomků. V celém datovém souboru 119 jedinců (z toho 94 nereprodukujících jedinců) a 16 rodin se vyskytl pouze jediný případ mimopárové kopulace.

U dalšího (eu)sociálního druhu rypoše damarského (*Fukomys damarensis*) byl reprodukční systém považován za monogamní, s nízkou mírou disperze a téměř žádným kontaktem s cizími jedinci. U jedinců držených v lidské péči je rozmnožování omezeno na rodičovský pár. Avšak analýzou 18 rodin z přírody pomocí 11 mikrosatelitů se ukázalo, že

pouze pět rodin monogamii. Reprodukčním systémem může být i polygynní systém, protože velké množství mláďat neodpovídalo pouze samcům z rodiny, ale i z jiných rodin. Taktéž byl popsán vrh, který byl zplozen různými samci tzn. vícenásobná paternita (Burland et al. 2004).

Za eusociální druh je také považovaný rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), jemuž genetické testy fingerprinting prokázaly vysokou vnitrokoloniální příbuznost a proto se tomuto druhu přisuzoval inbrední pářící systém (Reeve et al. 1990). Později tyto výsledky byly vyvráceny laboratorními testy a pozorováním v přírodě, rypoš lysý preferuje páření s neznámými jedinci, má-li k dispozici dostatek nepříbuzných partnerů (Braude 2000; Ciszek 2000).

Solitérní podzemní savci

Zenuto et al. (1999) se zabývali fosoriálním tuko-tukem tatarským, u kterého se předpokládal polygynní reprodukční systém díky výraznému sexuálnímu dimorfismu. Ze vzorků dvou populací v oblasti Mar de Cobo a Necochea pomocí DNA analýzy – fingerprinting se ukázalo, že se skutečně jedná o polygynní druh, neboť u obou populací byly vrhy několika samic zplozeny většinou jedním samcem. U samců byla navíc nalezena odlišná velikost varlat (Zenuto 1999). Samci z Necochea měli sice varlata celkově větší i těžší než samci z Mar de Cobo, ale vzhledem k celkové velikosti těla měli varlata relativně větší samci z Mar de Cobo. To by mohlo vysvětlovat, proč se úroveň polygynie v Mar de Cobo vyskytovala ve větší míře než v oblasti Necochea.

Pářící systém nebyl dlouho znám také u rypoše prasečího (*Bathyergus suillus*). Pouze se předpokládalo, že jsou polygynní na základě sexuálního dimorfismu (samci jsou větší než samice a také mají větší systémy) dále podle výskytu v mesických oblastech (předpokládá se, že v těchto oblastech je více potravních zdrojů a tím pádem i vyšší populační hustoty) (Davies & Jarvis 1986; Kinahan et al. 2007). Ve studii Bray et al. (2012) bylo pro otestování reprodukčních systémů použita kombinace genetických a prostorových údajů. Výzkum byl proveden na dvou různých lokalitách. V první oblasti bylo odchyceno devět březích samic, které měly dvě až tři mláďata (dohromady 23 mláďat) a 143 potenciálních otců (v okruhu do 400m od matek). V druhé oblasti bylo šest březích samic s počtem mláďat od 1 až 4 a celkem bylo 152 potenciálních otců. Pomocí 19 mikrosatelitních markerů se zjistila

polyandrie i monogamie, protože dva z devíti vrhů mají vícenásobné otcovství v jednom lokusu a další dva vrhy ve dvou lokusech, ostatním vrhům byl přiřazený jeden otec.

U dalšího solitérního rypoše, rypoše stříbřitého se předpokládal monogamní systém z důvodu malého pohlavního dimorfismu, relativně malých varlat, nízkých populačních hustot a tedy nemožnosti kontaktovat více samic (Šumbera et al. 2003). Tato hypotéza se geneticky testovala na vrzích z různých populací v jižní Malawi. Celkem se analyzovalo 11 vrhů. Genetická analýza 8 mikrosatelitů ukázala, že minimálně v případě jedné lokality se může jednat o polygynní systém. Zajímavostí je, že jeden vrh z jiné lokality byl dokonce zplozen dvěma samci (Patzenhauerová et al. 2010). Šumbera et al. (2008) se domnívají, že polygynie může být způsobena nerovnoměrným poměrem pohlaví v populaci. Poměr pohlaví dospělých jedinců byl M1:4F, kdežto u mladých jedinců 1:2 a u mláďat dokonce 1:1. To by mohlo znamenat, že k úbytku samců dochází v dospělosti, který může souviset s jejich delší nadzemní hnízdní disperzí nebo také s kompeticí dospělých samců a nadzemní aktivitou při vyhledávání samic. Vícenásobné páření bylo poměrně překvapující, jelikož se očekával opak díky jejich solitérnímu způsobu života. Jelikož se objevil pouze jediný vrh s vícenásobným otcovstvím, nelze výsledky považovat za průkazné a označovat je za obecnou strategii. Takové vícenásobné otcovství může být umožněno např. vyšší nabídkou potravy a tedy vyšší hustoty populace (tato samice byla odchycena v poli sladkých brambor, tj. v místech s vysokou potravní nabídkou). Bohužel však nebyly bližší informace o hustotě populace v místě, kde se tento vrh vyskytoval (Patzenhauerová et al. 2010). Nicméně díky tomu, že byl tento vrh nalezen u samice v kulturní krajině, můžeme očekávat vyšší populační hustotu, pramenící z toho, že v kulturní krajině je nadbytek potravy a tedy i vyšší populační hustoty.

Solitérní hlodavec slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*) (Spalacidae) se považuje za monogamní druh (Nevo et al. 1976). Tento fakt se pokusili ověřit Malik et al. (2011). Autoři zkoumali celkem 15 vrhů (53 zvířat) z Izraele. Výsledky neukázaly mimopárové kopulace a potvrdily monogamii.

6 Slepec *Spalax ehrenbergi superspecies*

Slepec egyptský je agresivní, teritoriální a striktně soliterní podzemní hlodavec z čeledi slepcovití (*Spalacidae*) (Nevo et al. 1975, 1986). Jedná se o komplex kryptických druhů, který je v mnoha aspektech příliš odlišný na to, aby se dal považovat jako jeden druh (Nevo 1999). V Izraeli se vyskytují čtyři chromozomálně odlišné druhy, které jsou přizpůsobené odlišným klimatickým režimům *Spalax galili* $2n = 52$ (z chladných a vlhkých oblastí), *S.golani* $2n = 54$ (z chladných a suchých oblastí), *S.carmeli* $2n = 58$ (z teplých a vlhkých oblastí), *S. judaei* $2n = 60$ (z teplých a suchých oblastí) (Nevo 1985).

Populační hustoty závisí na prostředí, je v průměru od 0.1 – 23 jedinců/ha. V populaci převládají dospělí jedinci, zastoupení nedospělých jedinců a mláďat je nízké a rozdílné u jednotlivých druhů slepců (Nevo et al. 1982, 1979).

Tunely aktivně hloubí zejména v zimě (období páření) a na jaře, protože půda je půda dostatečně vlhká pro kopání. V létě a na podzim, kdy je půda tvrdá, tento druh hloubí tunely minimálně (Heth 1989). Slepec je potravní generalista, který nemá potravní preference. V potravních komorách se nejčastěji nacházejí geofyty a byliny. Strategie ukládání potravin je obzvláště výhodná v nepříznivých podmínkách např. při nedostatku potravy a v období, kdy je hrabání nor příliš nákladné na energii nebo během rozmnožování (Busch et al. 2000).

U slepců se vyvinula řada adaptací pro život v podzemním prostředí. Jejich oči jsou sice uloženy pod kůži (Sanyal et al. 1990), přesto si tento druh zachoval systém vnímání světla, termoregulaci a fotoperiodu. Tento druh orientuje pomocí hmatových chlupů (Kimchi and Terkel 2004), magnetické senzorycké schopnosti (Kimchi et al. 2004) a seizmické komunikace. Vibrace vydávané při seizmické komunikaci jsou nízkofrekvenční, druhově specifické. Slepce je používají jako účinnou komunikaci – hlavně na dálku, která pomáhá při disperzi jedinců, snižuje agresi při poznávání zvířat před pářením (Nevo et al. 1991).

Dospělé samice váží v průměru 124 g a samci 183 g. Obvykle se páří jednou do roka a to v zimě (Heth 1988). Počet mláďat je ve vrhu obvykle 1-6 (Gottreich et al. 1995). Březost slepců trvá v průměru pouhých 34 dnů a porodní hmotnost mláďat je 5 - 6 g. Mláďata začínají opouštět hnízdo ve věku kolem dvou týdnů. Přesto do jednoho měsíce věku tráví nejvíce času ve hnízdě. Během pěti až šesti týdnů mláďata shromažďují potravu a nosí ji do společné zásobárny, v sedmém týdnu si začínají tvořit vlastní zásoby. Jakmile mláďe

dosáhne věku 12 týdnů, matka a mláďata vůči sobě začnou vykazovat vysoký stupeň agrese. Mláďě pak opouští podzemní systém matky a zakládá si vlastní. Jak dlouho zůstává mláďě u matky závisí na pohlaví. Samice většinou zůstává v hnízdě o pár týdnů déle (Gazit et al. 1998). Jsou-li nevhodné podmínky pro disperzi, bylo zaznamenáno opožděné agresivní chování matky a mláďata dispergovala později (Zuri & Terkel 1998). Mláďata většinou opouští podzemní systém pomocí vykopaných tunelů. Samci kopou většinou rovné a delší tunely dále od matky, protože se tím vyhýbají inbreedingu, zatímco samice se drží blíž (Gazit et al. 1998).

7 Cíl práce

- 1) Vytvořit literární rešerši na téma populační struktury a pářících systémů u podzemních hlodavců.
- 2) Otestovat metodiku analýzy mikrosatelitů pro budoucí magisterskou diplomovou práci, ve které budu analyzovat příbuzenské vztahy v populaci slepce (*Spalax galili*), zda existují rozdíly v disperzi samců a samic a zda existuje vícenásobná paternita.

8 Materiál a metodika

Lokalita a vzorky zvířat

Jedinci pro budoucí magisterskou práci byli odchyceni v roce 2011 - 2012 v oblasti severního Izraele, nedaleko od Golanských výšin, poblíž vesnice Rehaniya (N 33°04 E 35°48). Studovaná lokalita se skládá ze dvou přírodních stanovišť, na dvou půdách „basalt“ a „chalk“. Lokalita byla ohraničena poli a silnicí (Obr. 1). Celkem bylo odchyceno 64 jedinců do živolovných pastí (typ Hickman), z tohoto počtu bylo 30 samců a 34 samic. Pro analýzu otcovství byly získány čtyři vrhy. V jednom vrhu byly přítomny pouze pozůstatky těl dvou mláďat, tento počet je pro určení otcovství dostačující, ale pro určení vícenásobné paternity už nelze použít. V dalších dvou hnízdech bylo nalezeno po pěti, čtyřech a čtyřech mláďatech. Pro každé odchycené zvíře byly zaznamenány tyto údaje: datum odchyty, nadmořská výška, GPS souřadnice podzemního systému, půda, váha, pohlaví, délka těla a délka zadního chodidla, poznámky (Tab. 2). Od všech odchycených jedinců byl odebrán vzorek tkáně - nejčastěji kousek části kůže a konzervován v 70% etanolu. Rozloha zkoumané basaltní lokality je přibližně 7,469 ha a zvápenatělé lokality 37,716 ha.



Obr. 1: Mapa výskytu jednotlivých zvířat na lokalitě, červeně jsou označeny samice, zeleně samci a černá čára naznačuje hranici mezi půdami chalk a bazalt.

Izolace a uchování DNA

Z konzervované tkáně byl oddělen menší kus tkáně (přibližně 1×2mm) a nechal se oschnout. Z těchto kusů tkání byla extrahovaná DNA pomocí sady komerčních kitů pro izolaci DNA (QIAGEN, Inc). Nejprve se tkáň rozloží proteinázou K v extrakčním pufru. Rozložená tkáň se přelije do zkumavek s kolonkou (což je silikátová membrána, která obsahuje chaotropní sůl, díky níž se na povrchu membrány zachytí DNA). Poté byly za pomoci různých pufrů a následných centrifugací odstraněny nečistoty např. nežádoucí proteiny. V posledním bodu izolace se použila čistá zkumavka, přendala se do ní kolonka a přidal se pufr (elution buffer), který je již bez obsahu chaotropních solí a díky němu se pak čistá extrahovaná DNA uvolní zpět do zkumavky. Koncentrace výsledné DNA byla kontrolována elektroforézou na agarózovém gelu.

Izolovaná čistá DNA se uchovává v malých plastových zkumavkách s víčky, aby se předešlo odpařování roztoku. Skladuje se při teplotě - 20°C.

Analýza DNA a mikrosatelitů

Analýza DNA byla provedena pomocí mikrosatelitů popsaných pro slepce egyptského (*Spalax ehrenbergi*) (Karanth et. al 2004). Byly použity lokusy CA11, CA19, CA21, CA22, CA28, CA86, 4b11, 4b12, 4b18, 4a15 (Tab. 3). Pro lokus CA11 se nám nepodařilo najít vhodné společné podmínky pro amplifikaci a lokus CA28 byl monomorfní, proto byly z analýzy vyřazeny. Na konec byly zhotovené 2 multiplex sety. V multi-mix set 1 byly dohromady amplifikovány primery CA22, CA21 CA19, 4b12, 4a15 a multi-mix set 2: CA86, 4b11 a 4b18 tak, aby se nepřekrývaly barvy, kterými byly značeny.

Osm použitých lokusů bylo amplifikováno pomocí standartní PCR. Metoda PCR je důležitá pro mnohonásobnou amplifikaci určitého lokusu DNA a jeho následnou analýzu. Reakční směs obsahuje nukleotidy (dNTPs) – pro replikaci DNA, DNA-polymerázu (Taq-polymeráza) – pro syntézu nového vlákna DNA a příslušné dva primery (forward a reverse) – pro ohraničení DNA, která má být namnožena. Ke každé reakci se pak přidá hořčík (2mM MgCl₂), pufr (*Taq* DNA buffer), destilovaná voda a vyzolovaná DNA. Zkumavky se směsí se vloží do termocykleru, ve kterém probíhají tři základní fáze, kde se střídají různé teploty. Proces začíná denaturací – dochází k zahřívání roztoku na 92° - 95°C a DNA je rozdělena na jednotlivé řetězce. Dále zchlazení na teplotu 45° – 60°C – navazují se primery („annealing“)

a extenze – syntéza nových řetězců při teplotě 72°C, poté se celý proces několikrát pravidelně opakuje.

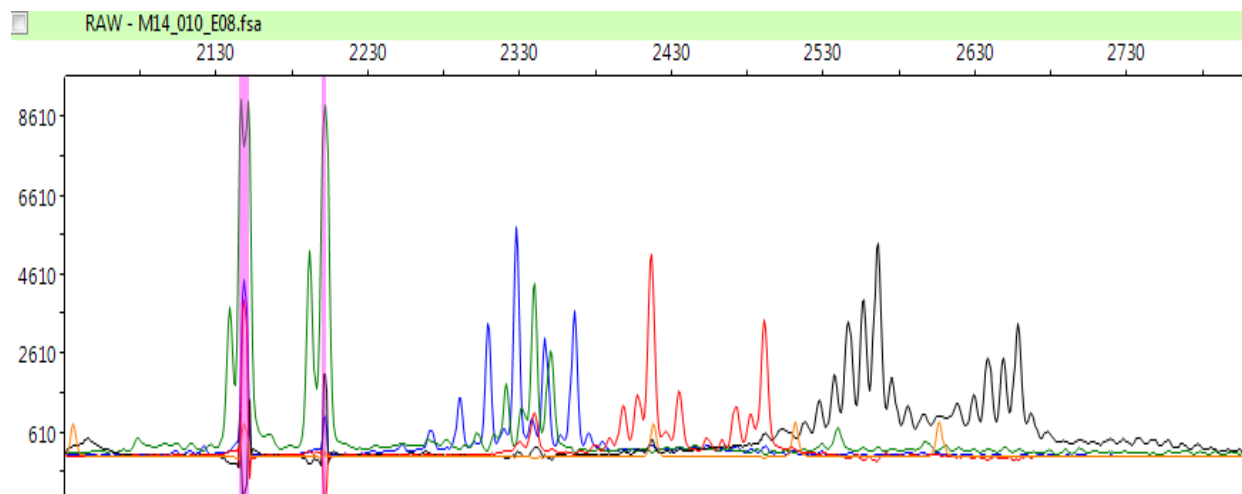
Tato reakce byla prováděna pomocí PCR 96-plate Mastercycler (Eppendorf). PCR reakce byly prováděny v celkovém objemu 10 ul, které obsahovaly následující složky: koncentrace roztoku pro multi-mix PCR byla 5 mM, koncentrace jednotlivých primerů od 0,05 až do 0,25 mM, DNA 1 ul a zbytek byl do 10 ul doplněn ddH₂O.

Díky reakci PCR jsou v konečné směsi zejména mikrosatelity a taky jednotlivé fragmenty označeny tak, že je vždy jeden z páru primerů fluorescenčně obarvený – NED, VIC, PET, FAM (Tab. 3). To je důležité pro další krok tzv. fragmentační analýzu amplifikovaných mikrosatelitů. K tomu byl použit automatický genetický analyzátor ABI PRISM 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Inc.), který funguje na principu kapilární elektroforézy fluorescenčně značených DNA fragmentů. V kapilárách jsou PCR fragmenty rozděleny podle délek, a když se setkají s laserovým paprskem, dojde k vyzáření fluorescenčního značení (různá barva i intenzita) a to je detekováno detektorem, jenž je převede do grafického znázornění, projeví se jako tzv. píky. Přepočtení elektroforetické rychlosti na délku jednotlivých fragmentů nám umožní směs fragmentů, která je v každém analyzovaném vzorku.

Konečný PCR produkt (1 ul každého produktu) byl smíchán s 12 ul formanidu a 0,3 ul velikostního standardu LIZ500 Size Standard (Applied Biosystems) a byl vložen do analyzátoru, kde proces analýzy probíhal po dobu přibližně 40 min podle velikosti analyzovaných lokusů. Výchozí genotypy jednotlivých zvířat pak byly zpracovány v programu Peak scanner software 1.0. (Applied Biosystems, Inc.) Tento program identifikuje výsledné píky z elektroforézy, určí vrcholy a velikost daných fragmentů. Na Obr. 2. můžeme vidět výstupní data pro zvíře M14 a jeho lokusy Ca21, Ca22, Ca19, 4a15.

Tab. 3: Seznam fluorescenčních značení použitých lokusů.

Název lokusu	Fluorescenční označení
CA86	FAM
CA19	FAM
CA22	PET
4b11	PET
4b18	VIC
4b12	VIC
CA21	VIC
4a15	NED



Obr. 2: Výstupní data z Peak scanner software 1.0. pro zvíře M14. Zelená barva značí lokus Ca21, modrá barva Ca19, červená je lokus Ca22, černý je lokus 4a15.

Genetická struktura a variabilita populace

V programu genopop 4.2.2. se bude analyzovat alelická a genotypová diferenciace a i zjišťovat odchylky od Hardy-Weibergovy rovnováhy (Guo & Thomson 1992; Rousset & Raymond 1995, 2008). Tato metoda vyjadřuje hojnost genotypů – heterozygotů a homozygotů, počítá se na základě testu dobré shody χ^2 . Pokud by výsledky neodpovídaly rovnováze, znamenalo by to, že populace je pravděpodobně tvořena více než jednou izolovanou subpopulací, výskyt neamplifikujících alel tzv. nulových alel (projevuje se jako

nedostatek heterozygotů) nebo křížení mezi příbuznými jedinci. Výskyt nulových alel může způsobit komplikace v určování paternit. Například pokud je v populaci přítomna matka, která je homozygotní, její mláďata by ji genotypově neodpovídala, protože by nevykazovala žádnou zděděnou alelu. Matka však není úplný homozygot, ale je to heterozygot s jednou nulovou alelou. Pokud by měl nulovou alelu i otec, hrozí špatné určení paternity např. mimo-párová paternita. Frekvence nulových alel bude vyhodnocena v programu FreeNa (Champuis & Estoup 2006).

Programu Genetix 4.05.2. se provede faktoriální korespondenční analýza (FCA) (Belkhir et al. 1996-2004). Výsledkem bude graf, ve kterém budou vytyčeny body znázorňující prostorové rozptřeni všech jedinců na základě genotypu.

Genetická variabilita populace se provede i v programu Structure 2.3.4. (Pritchard et al. 2000). Tento program obsahuje Bayesiánskou analýzu, kde jedinci budou rozděleny do různých barev na základě genotypu do K skupin (počet populací). Model věrohodnosti bude vypočítán pro každé K. Do programu bydu vložen vstupní protokol v csv formátu, který bude obsahovat ID zvířat a jejich genotypy. Výpočet bude následně zpracován na základě těchto parametrů: burn period 100 000, počet interakcí 500 000, alelová frekvenčnost je nezávislá, K 1 - 4, počet simulací pro každé K je 10.

Příbuzenské vztahy populace

Pro analýzu vzájemných genetických vztahů v rámci studované populace se budou porovnávat genotypy známých matek a jejich mláďat. Na základě mendelovských pravidel musí být jedna alela od mláďate vždy shodná s mateřskou alelou, druhou alelu mláďe dědí po otci. Vyskytne-li se více různých otcovských alel (3 a více), jedná se o mnohonásobnou paternitu.

Pomocí programu Cervus 3.0. (Kalinowski et al. 2007; Marshall et al. 1998) se zjistí paternita a maternita zvířat (ta se může určit zvlášť nebo dohromady). Tento program stanoví procentuální šanci na nejpravděpodobnější rodiče (prvního 95% a druhého 80% rodiče). Naše data budou zahrnovat známé genotypy matek a jejich mláďat a pravděpodobné otce. Vstupních protokolů v csv formátu bude několik podle typů analýz (známé matky bez genotypů, mláďata bez genotypů, otcové bez genotypů, pro všechny zvířata i s genotypy).

Pro co nepřesnější identifikaci rodičů se využije více možností programu a jednotlivé výsledky budou porovnány s váhou samců a také se záznamy vzdálenosti podzemních systémů jednotlivých párů. Podmínkou bude označení otce u všech mláďat s 95% či 80% pravděpodobností a bez neshod genotypů u všech zúčastněných (matka, otec, mláďat) tzv. mismatches.

Příbuznost zvířat

Stanovením příbuznosti zvířat na dané lokalitě zjistíme, zda jsou zvířata v příbuzenském vztahu, nebo nikoliv. Ke zjištění příbuznosti mezi jedinci neznámého původu bude použit program ML-relate, kde se frekvence jednotlivých alel porovnávají s genotypem zvířat a vypočítávají se tak maximální odhady pravděpodobnosti příbuznosti. Koeficient příbuznosti (r) poukazuje na procento společných genů mezi dvěma jedinci, když se $r = 0$ není mezi zvířaty příbuzenský vztah, $r = 0,5$ znamená, že mládě zdědilo od svého rodiče polovinu genů, se svým prarodičem se $r = 0,25$ genů (tedy 0,5 genů od rodiče a prarodiče $0,5 \times 0,5$ genů) (Kalinowski et al. 2006; Queller & Goodnight 1989).

9 Použitá literatura

- Aiello, L. C. & Wheeler, P. (1995). The expensive tissue hypothesis. *Current anthropology* 36 (2), 199-221.
- Alcock, J. (2001). The Evolution of mating systems. In: *Animal behaviour*. Sinauer associates, United State, pp. 360-393.
- Altuna, C. A. & Lessa, E. P. (1985). Penial morphology in Uruguayan species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 483-488.
- Anyan, J. J., Seney, M. L., Holley, A., Bengston, L., Goldman, B. D., Forger, N. G. & Holmes, M. M. (2011). Social status and sex effects on neural morphology in Damaraland mole-rats, *Fukomys damarensis*. *Brain, behavior and evolution* 77 (4), 291-298.
- Apollonio, M., Festa-Bianchet, M., Mari, F., Mattioli, S. & Sarno, B. (1992). To lek or not to lek: mating strategies of male fallow deer. *Behavioral Ecology* 3 (1), 25-31.
- Baker, R. J., Makova, K., D. & Cheeser, R., K. (1999). Microsatellites indicate a high frequency of multiple paternity in *Apodemus* (Rodentia). *Molecular Ecology* 8, 107-111.
- Bappert, M. T., Burda, H. & Begall, S. (2012). To mate or not to mate? Mate preference and fidelity in monogamous Ansell's mole-rats, *Fukomys anseli*, Bathyergidae. *Folia Zoologica* 61 (1), 71-83.
- Barreiro, L. B., Laval, G., Quach, H., Patin, E. & Quintana-Murci, L. (2008). Natural selection has driven population differentiation in modern humans. *Nature genetics* 40 (3), 340-345.
- Bee, M. A. (2007). Selective phonotaxis by male wood frogs (*Rana sylvatica*) to the sound of a chorus. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61 (6), 955-966.
- Belkhir K., Borsa, P., Chilkhi, L., Raufaste, N. & Bonhomme, F. (1996-2004). Genetix 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- Bennett, N. C. & Aguilar, G. H. 1995. The reproductive biology of the giant Zambian mole-rat, *Cryptomys mechowii* (Rodentia: Bathyergidae). *South African Journal of Zoology* 30, 1-3.
- Bennett, N. C. (1989). The social structure and reproductive biology of the common mole-rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus* and remarks on the trends in reproduction and sociality in the family Bathyergidae. *Journal of Zoology London* 219, 45-59.

- Bennett, N. C., Jarvis, J. U. M. & Cotterill, F. P. D. (1994). The colony structure and reproductive biology of the afro-tropical Mashona mole-rat, *Cryptomys darlingi*. *Journal of Zoology* 234 (3), 477-487.
- Berta, A. (2009). Overview Pinnipedia. In: *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, United State, pp. 878–885.
- Bishop, J. M., Jarvis, J. U. M., Spinks, A. C., Bennett, N. C. & O'ryan, C. (2004). Molecular insight into patterns of colony composition and paternity in the common mole-rat *Cryptomys hottentotus hottentotus*. *Molecular Ecology* 13 (5), 1217-1229.
- Bonenfant Ch., Gaillard J. M., Klein F. & Maillard D. (2004). Variation in harem size of red deer (*Cervus elaphus L.*): the effects of adult sex ratio and age-structure. *Journal of Zoology* 264, 77-85.
- Botstein, D., White, R. L., Skolnick, M. & Davis, R. W. (1980). Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American journal of human genetics* 32 (3), 314.
- Braude S. (2000). Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. *Behavioral Ecology* 11, 7-12.
- Bray, T. C., Bloomer, P., O'Riain, M. J., Bennett, N. C. (2012). How Attractive is the girl next door? An assessment of spatial mate acquisition and paternity in the solitary Cape Dune mole-rat, *Bathyergus suillus*. *PLoS ONE* 7 (6): e39866.
- Brotherton, P. N. & Rhodes, A. (1996). Monogamy without biparental care in a dwarf antelope. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 263 (1366), 23-29.
- Brotherton, P. N., Pemberton, J. M., Komers, P. E. & Malarky, G. (1997). Genetic and behavioural evidence of monogamy in a mammal, Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 264 (1382), 675-681.
- Brown, J. L., Morales, V. & Summers, K. (2010). A key ecological trait drove the evolution of biparental care and monogamy in an amphibian. *The American Naturalist* 175 (4), 436-446.
- Bryja J., Patzenhauerová H., Albrecht T., Mosansky L., Stanko M. (2008). Varying levels of female promiscuity in four *Apodemus* mice species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63 (2), 251–260.
- Burda, H., Honeycutt, R. L., Begall, S., Locker-Grütjen, O. & Scharff, A. (2000). Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47 (5), 293-303.

- Burland, T. M., Bennett, N. C., Jarvis, J. U. & Faulkes, C. G. (2004). Colony structure and parentage in wild colonies of co-operatively breeding Damaraland mole-rats suggest incest avoidance alone may not maintain reproductive skew. *Molecular Ecology* 13 (8), 2371-2379.
- Busch, C., Antinuchi, C. D., del Valle, J. C., Kittlein, M., Malizia, A. I., Vassallo, A. I. & Zenuto, R. R. (2000). Population ecology of subterranean rodents. *Life underground: the biology of subterranean rodents* (EA Lacey, G. Cameron, and JL Patton, eds.). University of Chicago Press, Chicago, pp. 183-226.
- Busch, C., Malizia, A. I., Scaglia, O. A. & Reig, O. A. (1989). Spatial distribution and attributes of a population of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 204-208.
- Byrne, R. W. & Whiten, A. (1997). Machiavellian intelligence. In: *Machiavellian intelligence II. Extensions and evaluations*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–23.
- Camin, S. (2010). Gestation, maternal behaviour, growth and development in the subterranean caviomorph rodent *Ctenomys mendocinus* (Rodentia, Hystricognathi, Ctenomyidae). *Animal Biology* 60 (1), 79-95.
- Camin, S. R. & Madoery, L. A. (1994). Feeding behavior of the tuco-tuco (*Ctenomys mendocinus*): its modifications according to food availability and the changes in the harvest pattern and consumption. *Revista Chilena de Historia Natural* 67, 257-263.
- Carmichael, L. E., Szor, G., Berteaux, D., Giroux, M. A., Cameron, C. & Strobeck, C. (2007). Free love in the far north: plural breeding and polyandry of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Bylot Island, Nunavut. *Canadian journal of zoology* 85 (3), 338-343.
- Ciszek D. (2000). New colony formation in the “highly inbred” eusocial naked mole-rat: outbreeding is preferred. *Behavioral Ecology* 11, 1-6.
- Clutton-Brock, T. H. & Vincent, A. C. (1991). Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351 (6321), 58-60.
- Cohas, A., Yoccoz, N. G., Da Silva, A., Goossens, B. & Allainé, D. (2006). Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice. *Behavioral ecology and sociobiology* 59 (5), 597-605.
- Comparatore, V. M., Cid, M. S. & Busch, C. (1995). Dietary preferences of two sympatric subterranean rodent populations in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 68, 197-206.
- Crawford, J. C., Liu, Z., Nelson, T. A., Nielsen, C. K. & Bloomquist, C. K. (2008). Microsatellite analysis of mating and kinship in beavers (*Castor canadensis*). *Journal of Mammalogy* 89 (3), 575-581.

- Cutrerera, A. P., Lacey, E. A. & Busch, C. (2005). Genetic structure in a solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal. *Molecular Ecology* 14 (8), 2511-2523.
- Daly, J. C. & Patton, J. L. (1990). Dispersal, gene flow, and allelic diversity between local populations of *Thomomys bottae* pocket gophers in the coastal range of California. *Evolution* 44, 1283-1294.
- Danchin, É., Giraldeau, L., Cézilly, F. (2008). Mating system and parental care. In *Behavioural Ecology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 429-465.
- Darden, S. K. & Dabelsteen, T. (2008). Acoustic territorial signalling in a small, socially monogamous canid. *Animal Behaviour* 75 (3), 905-912.
- Davies, K. C. & Jarvis, J. U. (1986). The burrow systems and burrowing dynamics of the mole-rats *Bathyergus suillus* and *Cryptomys hottentotus* in the fynbos of the south-western Cape, South Africa. *Journal of Zoology* 209 (1), 125-147.
- Davies, N. B. (1985). Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. *Animal Behaviour* 33 (2), 628-648.
- Dean, M. D., Ardlie, K. G. & Nachman, M. W. (2006). The frequency of multiple paternity suggests that sperm competition is common in house mice (*Mus domesticus*). *Molecular Ecology* 15 (13), 4141-4151.
- DeWoody, J. A., Fletcher, D. E., Wilkins, S. D., Nelson, W. S. & Avise, J. C. (2000). Genetic monogamy and biparental care in an externally fertilizing fish, the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267 (1460), 2431-2437.
- Dobson, F. S., Way, B. M. & Baudoin, C. (2010). Spatial dynamics and the evolution of social monogamy in mammals. *Behavioral Ecology* 21(4), 747-752.
- Downhower, J. F. & Armitage, K. B. (1971). The yellow-bellied marmot and the evolution of polygamy. *American Naturalist*, 355-370.
- Drabovich, A. P. & Krylov, S. N. (2006). Identification of base pairs in single-nucleotide polymorphisms by MutS protein-mediated capillary electrophoresis. *Analytical chemistry* 78 (6), 2035-2038.
- Dunbar, R. I. (1995). Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *Journal of Human Evolution* 28 (3), 287-296.
- Emlen, S. T. & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197 (4300), 215-223.

- Emlen, S. T. & Wrege, P. H. (2004). Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in wattled jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in Panama. *The Auk* 121 (2), 391-403.
- Escherich, P. C. (1981). Social biology of the bushy-tailed woodrat, *Neotoma cinerea* (Vol. 110). University of California Press, California, pp. 1-5.
- Faaborg, J., Parker, P. G., DeLay, L., De Vries, T. J., Bednarz, J. C., Paz, S. M., Nranjo, J. & Waite, T. A. (1995). Confirmation of cooperative polyandry in the Galapagos hawk (*Buteo galapagoensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36 (2), 83-90.
- Fanjul, M. S. & Zenuto, R. R. (2013). When allowed, females prefer novel males in the polygynous subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Behavioural Processes* 92, 71 – 78.
- Fernandez-Duque, E., Juárez, C. P. & Di Fiore, A. (2008). Adult male replacement and subsequent infant care by male and siblings in socially monogamous owl monkeys (*Aotus azarai*). *Primates* 49 (1), 81-84.
- Fernández-Stolz, G. P., Stolz, J. F. B. & Freitas, T. R. O. D. (2007). Bottlenecks and dispersal in the tuco-tuco das dunas, *Ctenomys flamarioni* (Rodentia: Ctenomyidae), in southern Brazil. *Journal of Mammalogy* 88 (4), 935-945.
- Fietz, J., Zischler, H., Schwiegk, C., Tomiuk, J., Dausmann, K. H. & Ganzhorn, J. U. (2000). High rates of extra-pair young in the pair-living fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49 (1), 8-17.
- Fricke, H. W. (1980). Control of different mating systems in a coral reef fish by one environmental factor. *Animal Behaviour* 28 (2), 561-569.
- Gallardo, M. H. & Anrique, J. A. (1991). Populational parameters and burrow systems in *Ctenomys maulinus brunneus* (Rodentia, Ctenomyidae). *Medio Ambiente* 11, 48-53.
- Gazit, I. & Terkel, J. (1998). Chronological Development of Behavior in the Blind Mole Rat (*Spalax Ehrenbergi*). *International Journal of Comparative Psychology* 11 (1).
- Genelly, R. E. 1965. Ecology of the common mole-rat (*Cryptomys hottentotus*) in Rhodesia. *Journal of mammalogy* 46, 647-65.
- Gese, E. M., Ruff, R. L. & Crabtree, R. L. (1996). Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. *Animal Behaviour* 52 (5), 1025-1043.
- Gibbons, D. W. (1986). Brood parasitism and cooperative nesting in the moorhen, *Gallinula chloropus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19 (3), 221-232.
- Girman, D. J., Mills, M. G. L., Geffen, E. & Wayne, R. K. (1997). A molecular genetic analysis of social structure, dispersal, and interpack relationships of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40 (3), 187-198.

- Goldizen, A. W. (1987). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20 (2), 99-109.
- Gomendio M., Martin-Coello J., Crespo C., Magana C., Roldan E. R. S. (2006). Sperm competition enhances functional capacity of mammalian spermatozoa. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 103, 15113-15117.
- Gottreich, A., Hammel, I., Yogeve, L. & Terkel, J. (1995). Quantitative microscopic changes in the mole rat testes during an annual cycle. *The Anatomical Record* 243 (2), 195-199.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. & Thuman, K. A. (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* (11) 11, 2195–2212.
- Gubernick D. J. & Alberts, J. R. (1987). The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus*. *Journal Comparative Psychology* 101, 169-177.
- Gubernick, D. J. & Teferi, T. (2000). Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267 (1439), 147-150.
- Guo, S. W. & Thomson, E., A. (1992). Performing the exact test of hardy-weinberg proportions of for multiple alleles. *Biometric* 48, 361-372
- Hadid, Y., Tzur, S., Pavlíček, T., Šumbera, R., Šklíba, J., Lövy, M. & Nevo, E. (2013). Possible incipient sympatric ecological speciation in blind mole rats (*Spalax*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (7), 2587-2592.
- Hart, L., Chimimba, C. T., Jarvis, J. U., O'Riain, J. & Bennett, N. C. (2007). Craniometric sexual dimorphism and age variation in the South African cape dune mole-rat (*Bathyergus suillus*). *Journal of mammalogy* 88 (3), 657-666.
- Hart, L., O'Riain, M. J., Jarvis, J. U. M. & Bennett, N. C. (2006). Is the Cape dune mole-rat, *Bathyergus suillus* (Rodentia: Bathyergidae), a seasonal or aseasonal breeder? *Journal of Mammalogy* 87 (6), 1078-1085.
- Heinsohn, R., Ebert, D., Legge, S. & Peakall, R. (2007). Genetic evidence for cooperative polyandry in reverse dichromatic Eclectus parrots. *Animal Behaviour* 74 (4), 1047-1054.
- Hennessy, C. A., Dubach, J. & Gehrt, S. D. (2012). Long-term pair bonding and genetic evidence for monogamy among urban coyotes (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy* 93 (3), 732-742.
- Herbst, M. & Bennett, N. C. (2006). Burrow architecture and burrowing dynamics of the endangered Namaqua dune mole rat (*Bathyergus janetta*) (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology* 270 (3), 420-428.

- Heth, G. (1989). Burrow patterns of the mole rat *Spalax ehrenbergi* in two soil types (terra-rossa and rendzina) in Mount Carmel, Israel. *Journal of Zoology* 217 (1), 39-56.
- Hoffman, C. L., Ruiz-Lambides, A. V., Davila, E., Maldonado, E., Gerald, M. S. & Maestripieri, D. (2008). Sex differences in survival costs of reproduction in a promiscuous primate. *Behavioral ecology and sociobiology* 62 (11), 1711-1718.
- Hoogland, J. L. (1998). Why do female Gunnison's prairie dogs copulate with more than one male? *Animal behaviour* 55 (2), 351-359.
- Hosken, D. J. (1997). Sperm competition in bats. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264 (1380), 385-392.
- Hrdy, S. B. (1979). Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology* 1 (1), 13-40.
- Hübner, K., Gonzalez-Wanguemert, M., Diekmann, O. E. & Serrão, E. A. (2013). Genetic Evidence for Polygynandry in the Black-Striped Pipefish *Syngnathus abaster*: A Microsatellite-Based Parentage Analysis. *Journal of Heredity* 104 (6), 791-797.
- Champuis, M., P. & Estoupa, A. (2006). Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24 (2), 1-11.
- Ingles, L. G. (1952). The Ecology of the Mountain Pocket Gopher, *Thomomys Monticola*. *Ecology* 33 (1), 87-95.
- Isvaran, K. & Jhala, Y. (2000). Variation in lekking costs in blackbuck (*Antelope cervicapra*): relationship to lek-territory location and female mating patterns. *Behaviour* 137 (5), 347-364.
- Jarne, P. & Lagoda, P. J. L. (1996). "Microsatellites, from molecules to populations and back". *Trends in Ecology and Evolution* 11 (10), 424-429.
- Jarvis, J. U. (1973). The structure of a population of mole-rats, *Tachyoryctes splendens*, (Rodentia: Rhizomyidae). *Journal of Zoology* 171 (1), 1-14.
- Jarvis, J. U. M. & Bennett, N. C. (1993). Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats-but occurs in no other subterranean mammal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33 (4), 253-260.
- Johnson, J. B., Peat, S. M. & Adams, B. J. (2009). Where's the ecology in molecular ecology? *Oikos* 118 (11), 1601-1609.
- Kalinowski S. T., Taper M. L., Marshall, T. C. (2007). Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology* 16, 1099-1106.

- Kalinowski, S. T., Wagner, A. P. & Taper, M. L. (2006). ML-RELATE: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6 (2), 576-579.
- Kappeler, P. M. (1997). Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41 (2), 115-127.
- Karanth, K. P., Avivi, A., Beharav, A. & Nevo, E. (2004). Microsatellite diversity in populations of blind subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi* superspecies) in Israel: speciation and adaptation. *Biological Journal of the Linnean Society* 83 (2), 229-241.
- Keane, B., Waser, P. M., Creel, S. R., Creel, N. M., Elliott, L. F. & Minchella, D. J. (1994). Subordinate reproduction in dwarf mongooses. *Animal Behaviour* 47 (1), 65-75.
- Kenagy, G. J. & Trombulak, S. C. (1986). Size and function of mammalian testes in relation to body size. *Journal of Mammalogy* 67, 1-22.
- Kimchi, T. & Terkel, J. (2004). Comparison of the role of somatosensory stimuli in maze learning in a blind subterranean rodent and a sighted surface-dwelling rodent. *Behavioural brain research* 153 (2), 389-395.
- Kimchi, T., Etienne, A. S. & Terkel, J. (2004). A subterranean mammal uses the magnetic compass for path integration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101 (4), 1105-1109.
- Kinahan, A. A., Bennett, N. C., O'Riain, M. J., Hart, L. & Bateman, P. W. (2007). Size matters: genital allometry in an African mole-rat (Family: Bathyergidae). *Evolutionary ecology* 21 (2), 201-213.
- Kitchen, A. M., Gese, E. M., Waits, L. P., Karki, S. M. & Schauster, E. R. (2006). Multiple breeding strategies in the swift fox, *Vulpes velox*. *Animal behaviour* 71 (5), 1029-1038.
- Kleiman, D. G. (1977). Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 39-69.
- Klemme, I., Ylönen, H. & Eccard, J. A. (2008). Long-term fitness benefits of polyandry in a small mammal, the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1638), 1095-1100.
- Kokiso, A. & Bekele, A. (2008). Ecology of mole rats *Tachyoryctes splendens* and its impact on farmlands at Angacha, Central Ethiopia. *Acta Zoologica Sinica* 54, 30-35.
- Komers, P. E. & Brotherton, P. N. (1997). Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264 (1386), 1261-1270.

- Kyle, C. J., Karels, T. J., Davis, C. S., Mebs, S., Clark, B., Strobeck, C. & Hik, D. S. (2007). Social structure and facultative mating systems of hoary marmots (*Marmota caligata*). *Molecular Ecology* 16 (6), 1245-1255.
- Lawick-Goodall, V. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal behaviour monographs* 1, 161-IN12.
- Lin, T. T., You, E. M. & Lin, Y. K. (2009). Social and genetic mating systems of the Asian lesser white-toothed shrew, *Crocidura shantungensis*, in Taiwan. *Journal of Mammalogy* 90 (6), 1370-1380.
- Loeb, S. C. (1990) Reproduction and population structure of pocket gophers (*Thomomys bottae*) from irrigated alfalfa fields. *Vertebrate Pest Conference* 14, 76-81.
- Malik, A., Frenkel, Z., Hernandez, A., Band, M., Nevo, E. & Avivi, A. (2011). Characterization of paternity relationships in the mole rat *Spalax ehrenbergi* by microsatellite genotyping. *Population ecology* 53 (3), 501-510.
- Malizia, A. I. & Busch, C. (1997). Breeding biology of the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Zoology* 242 (3), 463-471.
- Malizia, A. I. (1998). Population dynamics of the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Zoology* 244 (4), 545-551.
- Malizia, A. I., Vassallo, A. I. & Busch, C. (1991). Population and habitat characteristics of two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae). *Acta Theriologica* 36 (1-2), 87-94.
- Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J. L., Jacob, G. & Baudry, E. (2012). Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66 (11), 1449-1457.
- Marshall, T. C., Slate, J., Kruu, L. E. B. & Pemberton J. M. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7, 639-655.
- Millar J., S. & Millar W., D. (1989). Effects of gestation on growth and development in *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy* 70, 208-211.
- Mitani, J. C. (1990). Experimental field studies of Asian ape social systems. *International Journal of Primatology* 11 (2), 103-126.
- Monadjem, A. (1998). Reproductive biology, age structure, and diet of *Mastomys natalensis* (Muridae: Rodentia) in a Swaziland grassland. *Zeitschrift fur Saugetierkunde* 63, 347-356.
- Mueller, U. G. & Wolfenbarger, L. L. (1999). AFLP genotyping and fingerprinting. *Trends in Ecology and Evolution* 14 (10), 389-394.

- Muller, M. N., Kahlenberg, S. M., Thompson, M. E. & Wrangham, R. W. (2007). Male coercion and the costs of promiscuous mating for female chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 (1612), 1009-1014.
- Munshi-South, J. (2007). Extra-pair paternity and the evolution of testis size in a behaviorally monogamous tropical mammal, the large treeshrew (*Tupaia tana*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (2), 201-212.
- Nefdt, R. J. & Thirgood, S. J. (1997). Lekking, resource defense, and harassment in two subspecies of lechwe antelope. *Behavioral Ecology* 8 (1), 1-9.
- Neff, B. D., Fu, P. & Gross, M. R. (2003). Sperm investment and alternative mating tactics in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology* 14 (5), 634-641.
- Nevo, E. (1979). Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10 (1), 269-308.
- Nevo, E. (1985). Speciation in action and adaptation in subterranean mole rats: patterns and theory. *Italian Journal of Zoology* 52 (1-2), 65-95.
- Nevo, E. (1999). *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Regression, Progression*. Oxford University Press, Oxford, pp. 413.
- Nevo, E., Heth, G. & Beiles, A. (1982). Population structure and evolution in subterranean mole rats. *Evolution*, 1283-1289.
- Nevo, E., Heth, G. & Beiles, A. (1986). Aggression patterns in adaptation and speciation of subterranean mole rats. *Journal of Genetics* 65 (1-2), 65-78.
- Nevo, E., Heth, G. & Pratt, H. (1991). Seismic communication in a blind subterranean mammal: a major somatosensory mechanism in adaptive evolution underground. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88 (4), 1256-1260.
- Nevo, E., Naftali, G. & Guttman, R. (1975). Aggression patterns and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 72 (8), 3250-3254.
- Nikitopoulos, E., Heistermann, M., de Vries, H., van Hooff, J. A. & Sterck, E. H. (2005). A pair choice test to identify female mating pattern relative to ovulation in longtailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal behaviour* 70 (6), 1283-1296.
- Parag, A., Bennett, N. C., Faulkes, C. G. & Bateman, P. W. (2006). Penile morphology of African mole rats (Bathyergidae): structural modification in relation to mode of ovulation and degree of sociality. *Journal of Zoology* 270, 323-329.
- Patton, J. L. & Brylski, P. V. (1987). Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. *American Naturalist*, 493-506.

- Patzenhauerová, H., Bryja, J. & Šumbera, R. (2010). Kinship structure and mating system in a solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 64 (5), 757-767.
- Patzenhauerová, H., Šklíba, J., Bryja, J. & Šumbera, R. (2013). Parentage analysis of Ansell's mole-rat family groups indicates a high reproductive skew despite relatively relaxed ecological constraints on dispersal. *Molecular ecology* 22 (19), 4988-5000.
- Peery, M. Z. & Pauli, J. N. (2012). The mating system of a 'lazy' mammal, Hoffmann's two-toed sloth. *Animal Behaviour* 84 (3), 555-562.
- Perrin, N. & Mazalov, V. (2000). Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist* 155 (1), 116-127.
- Piper, W. H., Evers, D. C., Meyer, M. W., Tischler, K. B., Kaplan, J. D. & Fleischer, R. C. (1997). Genetic monogamy in the common loon (*Gavia immer*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41 (1), 25-31.
- Pitnick, S., Jones, K. E. & Wilkinson, G. S. (2006). Mating system and brain size in bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1587), 719-724.
- Pritchard J. K., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945-959.
- Queller, D. C. & Goodnight, K. F. (1989). Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43, 258-275.
- Rado, R., G. Bronchiti, Z. Wollberg & J. Terkel. (1992). Sensitivity to light of the blind mole rat: behavioral and neuroanatomical study. *Israel Journal of Zoology* 38, 323-331.
- Ralls K. (1977). Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist* 111, 917-938.
- Reeve H. K., Westneat D. F., Noon W. A., Sherman P. W. & Aquadro C. F. (1990). DNA 'fingerprinting' reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 87, 2496-2500.
- Reichard, M., Smith, C. & Jordan, W. C. (2004). Genetic evidence reveals density-dependent mediated success of alternative mating behaviours in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Molecular Ecology* 13 (6), 1569-1578.
- Reichard, U. H. (2003). Monogamy: past and present. In: *Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*. Cambridge university press, Cambridge, pp. 3-25.
- Reichman, O. J., Whitham, T. G. & Ruffner, G. A. (1982). Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology* 63 (3), 687-695.

- Rensburg, L. J. V., Bennett, N. C., Merwe, M. V. D. & Schoeman, A. S. (2002). Seasonal reproduction in the highveld mole-rat, *Cryptomys hottentotus pretoriae* (Rodentia: Bathyergidae). *Canadian Journal of Zoology* 80 (5), 810-820.
- Ribble, D. O. (1991). The monogamous mating system of *Peromyscus californicus* as revealed by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29 (3), 161-166.
- Rocha-Barbosa, O., Bernardo, J. S., Loguercio, M. F., Freitas, T. R., Santos-Mallet, J.R. & Bidau, C. J. (2013). Penial morphology in three species of Brazilian tuco-tucos, *Ctenomys torquatus*, *C. minutus*, and *C. flamarioni* (Rodentia: Ctenomyidae). *Brazilian journal of biology* 73, 9-201.
- Romañach, S. S., Seabloom, E. W., Reichman, O. J., Rogers, W. E. & Cameron, G. N. (2005). Effects of species, sex, age, and habitat on geometry of pocket gopher foraging tunnels. *Journal of Mammalogy* 86 (4), 750-756.
- Rosi, M. I., Puig S., Videla, F., Madoery, L. & Roig, V. G. (1992). Estudio ecologico del roedor subterraneo *Ctenomys mendocinus* en la precordillera de Mendoza, Argentina: ciclo reproductivo y estructura etaria. *Revista Chilena de Historia Natural* 65, 221-233.
- Rousset, F. & Raymond, M. (1995). Testing heterozygote excess and deficiency. *Genetics* 140 (4), 1413-1419.
- Rousset, F. (2008). Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resources* 8, 103-106.
- Runcie, M. J. (2000). Biparental care and obligate monogamy in the rock-haunting possum, *Petropseudes dahli*, from tropical Australia. *Animal behaviour* 59 (5), 1001-1008.
- Řičánková, V., Šumbera, R. & Sedláček, F. (2007). Familiarity and partner preferences in female common voles, *Microtus arvalis*. *Journal of ethology* 25 (1), 95-98.
- Sachster, N., Schwarz-Weig, E., Keil, A. & Epplen, J. T. (1999). Behavioural strategies, testis size, and reproductive success in two caviomorph rodents with different mating system. *Behaviour* 136, 1203-1217.
- Sanyal, S., Jansen, H. G., De Grip, W. J., Nevo, E. & De Jong, W. W. (1990). The eye of the blind mole rat, *Spalax ehrenbergi*. Rudiment with hidden function? *Investigative ophthalmology and visual science* 31 (7), 1398-1404.
- Sato, T., Hirose, M., Taborsky, M. & Kimura, S. (2004). Size-Dependent Male Alternative Reproductive Tactics in the Shell-Brooding Cichlid Fish *Lamprologus callipterus* in Lake Tanganyika. *Ethology* 110 (1), 49-62.

- Say, L., Pontier, D. & Natoli, E. (1999). High variation in multiple paternity of domestic cats (*Felis catus* L.) in relation to environmental conditions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266 (1433), 2071-2074.
- Sherman, P. W. & Jarvis, J. U. (2002). Extraordinary life spans of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*). *Journal of Zoology* 258 (3), 307-311.
- Shorey, L., Piertney, S., Stone, J. & Höglund, J. (2000). Fine-scale genetic structuring on *Manacus manacus* leks. *Nature* 408 (6810), 352-353.
- Scharff, A., Locker-Grütjen, O., Kawalika, M. & Burda, H. (2001). Natural history of the giant mole-rat, *Cryptomys mechowii* (Rodentia: Bathyergidae), from Zambia. *Journal of Mammalogy* 82 (4), 1003-1015.
- Schramm, P. (1961). Copulation and gestation in the pocket gopher. *Journal of Mammalogy* 42, 167-170.
- Schürmann, C. L. & van Hooff, J. A. (1986). Reproductive strategies of the orang-utan: new data and a reconsideration of existing sociosexual models. *International journal of Primatology* 7 (3), 265-287.
- Sichilima, A. M., Bennett, N. C. & Faulkes, C. G. (2011). Field evidence for colony size and aseasonality of breeding and in Ansell's mole-rat, *Fukomys anelli* (Rodentia: Bathyergidae). *African Zoology* 46 (2), 334-339.
- Sichilima, A. M., Bennett, N. C., Faulkes, C. G. & Le Comber, S. C. (2008). Evolution of African mole-rat sociality: burrow architecture, rainfall and foraging in colonies of the cooperatively breeding *Fukomys mechowii*. *Journal of zoology* 275 (3), 276-282.
- Simmons, R. E. & Scheepers, L. (1996). Winning by a neck: sexual selection in the evolution of giraffe. *American Naturalist*, 771-786.
- Smolen, M. J., Genoways, H. H. & Baker, R. J. (1980). Demographic and reproductive parameters of the yellow-cheeked pocket gopher (*Pappogeomys castanops*). *Journal of Mammalogy* 61, 224-236.
- Solomon, N. G. (2003). A reexamination of factors influencing philopatry in rodents. *Journal of Mammalogy* 84 (4), 1182-1197.
- Spinks, A. C., Bennett, N. C. & Jarvis, J. U. (2000). A comparison of the ecology of two populations of the common mole-rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus*: the effect of aridity on food, foraging and body mass. *Oecologia* 125 (3), 341-349.
- Storz, J. F., Bhat, H. R. & Kunz, T. H. (2000). Social structure of a polygynous tent-making bat, *Cynopterus sphinx* (Megachiroptera). *Journal of Zoology* 251 (2), 151-165.

- Swedell, L. & Saunders, J. (2006). Infant mortality, paternity certainty, and female reproductive strategies in hamadryas baboons. In: *Reproduction and fitness in baboons: Behavioral, ecological, and life history perspectives*. Springer US, pp. 19-51.
- Šumbera, R., Burda, H., Chitaukali, W. N. & Kubová, J. (2003). Silvery mole-rats (*Heliophobius argenteocinereus*, Bathyergidae) chase their burrow architecture seasonally. *Naturwissenschaften* 90 (8), 370-373.
- Šumbera, R., Mazoch, V., Patzenhauerová, H., Lövy, M., Šklíba, J., Bryja, J. & Burda, H. (2012). Burrow architecture, family composition and habitat characteristics of the largest social African mole-rat: the giant mole-rat constructs really giant burrow systems. *Acta Theriologica* 57 (2), 121-130.
- Šumbera, R., Šklíba, J., Elichová, M., Chitaukali, W. N. and Burda, H. (2008), Natural history and burrow system architecture of the silvery mole-rat from *Brachystegia* woodland. *Journal of Zoology* 274, 77–84.
- Tenaza, R. R. (1975). Territory and monogamy among Kloss' gibbons (*Hylobates klossii*) in Siberut Island, Indonesia. *Folia Primatologica* 24 (1), 60-80.
- Topping, M. G. & Millar, J. S. (1998). Mating patterns and reproductive success in the bushy-tailed woodrat (*Neotoma cinerea*), as revealed by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43 (2), 115-124.
- Topping, M. G., & Millar, J. S. (1998). Mating patterns and reproductive success in the bushy-tailed woodrat (*Neotoma cinerea*), as revealed by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43 (2), 115-124.
- Trivers R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Aldine Publishing Company, Chicago, pp. 136-179.
- Van Der Horst, G., Maree, L., Kotzé, S. H., & O'Riain, M. J. (2011). Sperm structure and motility in the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*: a case of degenerative orthogenesis in the absence of sperm competition? *BMC evolutionary biology*, 11 (1), 351.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., van De Lee, T., Hornes, M. & Zabeau, M. (1995). AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic acids research* 23 (21), 4407-4414.
- Waterman, J. (2007). Male mating strategies in rodents. *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*, 27-41.
- Weckerly, F. W. (1998). Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy*, 33-52.

- Wikelski, M., Carbone, C. & Trillmich, F. (1996). Lekking in marine iguanas: female grouping and male reproductive strategies. *Animal Behaviour* 52 (3), 581-596.
- Wilkinson, G. S. & McCracken, G. F. (2003). Bats and balls: sexual selection and sperm competition in the Chiroptera. In: *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 128-155.
- Williams, J. G., Kubelik, A. R., Livak, K. J., Rafalski, J. A., & Tingey, S. V. (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic acids research* 18 (22), 6531-6535.
- Williams, L. R. & Cameron, G. N. (1984). Demography of dispersal in Attwater's pocket gopher (*Geomys attwateri*). *Journal of mammalogy*, 67-75.
- Williams, L. R. & Cameron, G. N. (1986). Food habits and dietary preferences of Attwater's pocket gopher, *Geomys attwateri*. *Journal of Mammalogy*, 489-496.
- Williams, S. L. & Baker, R. J. (1976). Vagility and local movements of pocket gophers (Geomyidae: Rodentia). *American Midland Naturalist* 96, 303-316.
- Wittenberger, J. F. & Tilson, R. L. (1980). The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 (1), 197-232.
- Wong, M. Y., Munday, P. L. & Jones, G. P. (2005). Habitat patch size, facultative monogamy and sex change in a coral-dwelling fish, *Caracanthus unipinna*. *Environmental Biology of Fishes* 74 (2), 141-150.
- Wright, H. W. Y. (2006). Paternal den attendance is the best predictor of offspring survival in the socially monogamous bat-eared fox. *Animal behaviour* 71 (3), 503-510.
- Wu, J. S., Chiang, P. J. & Lin, L. K. (2012). Monogamous system in the Taiwan vole *Microtus kikuchii* inferred from microsatellite DNA and home ranges. *Zoological Studies* 51, 204-212.
- Zenuto, R. R. (1999). Sexual size dimorphism, testes size and mating system in two populations of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Natural History* 33 (2), 305-314.
- Zenuto, R. R., Lacey, E. A. & Busch, C. (1999). DNA fingerprinting reveals polygyny in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Molecular Ecology* 8 (9), 1529-1532.
- Zima J., Macholán, M., Munclinger, P. & Piálek J. (2004). *Genetické metody v zoologii*. Karolinum, Praha, 239 pp.
- Zuri, I. & Terkel, J. (1998). Ontogeny of agonistic behaviour in dispersing blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Aggressive Behavior* 24 (6), 455-470.

10 Příloha

Tab. 2: údaje chyčených zvířat (ID = označení slepce, m.n.m. = nadmořská výška, F = samice, M = samec, m = hmotnost slepce, z.ch. = zadní chodidlo).

ID	GPS	sever	východ	m.n.m	1. odchyt	pohlaví	1. m (g)	délka těla	délka z.ch.	půda	2. odchyt	2. m (g)	poznámky
S01	N33.04277 E35.48884	33,0428	35,4888	771	29.11.2011	F	101	151	20,7	bazalt			
S02	N33.04133 E35.48866	33,0413	35,4887	771	29.11.2011	F	119	155	20,4	bazalt			predace
S03	N33.04191 E35.48810	33,0419	35,4881	786	29.11.2011	M	150	179	21,9	bazalt	8.3.2012	137	
S04	N33.04148 E35.48796	33,0415	35,4880	787	29.11.2011	F	112	153	20,5	bazalt			
S05	N33.04333 E35.48929	33,0433	35,4893	767	29.11.2011	F	93	152	19,9	bazalt			
S06	N33.04086 E35.49016	33,0409	35,4902	739	29.11.2011	M	91	146	20,4	chalk			
S07	N33.04239 E35.48756	33,0424	35,4876	763	30.11.2011	F	105	159	21	bazalt			
S08	N33.04224 E35.48737	33,0422	35,4874	775	30.11.2011	F	107	155	20,1	bazalt			
S09	N33.04037 E35.48643	33,0404	35,4864	768	1.12.2012	F	122	160	19,9	chalk			
S10	N33.04159 E35.48800	33,0416	35,4880	765	1.12.2012	M	159	174	21,7	bazalt			
S11	N33.04215 E35.48756	33,0422	35,4876	761	1.12.2012	F	125	171	21,5	bazalt			
S12	N33.04258 E35.48806	33,0426	35,4881	756	1.12.2012	M	155	176	22	bazalt			
S13	N33.04045 E35.48520	33,0405	35,4852	770	1.12.2012	F	126	161	21,1	chalk	10.3.2012	119	
S14	N33.04177 E35.48837	33,0418	35,4884	757	1.12.2012	M	116	166	21,6	bazalt			
S15	N33.04146 E35.48820	33,0415	35,4882	762	1.12.2012	M	94	150	19,2	bazalt			
S16	N33.04135 E35.48749	33,0414	35,4875	767	1.12.2012	F	122	163	20,7	chalk	10.3.2012	117	
S17	N33.04076 E35.48603	33,0408	35,4860	743	1.12.2012	F	94	150	19,1	chalk			
S18	N33.04128 E35.48898	33,0413	35,4890	744	4.12.2012	M	105	154	20,3	bazalt			
S19	N33.04131 E35.48850	33,0413	35,4885	700	4.12.2012	F	145	172	20,5	bazalt			na povrchu
S20	N33.04204 E35.48812	33,0420	35,4881	764	5.12.2012	M	210	194	22,9	bazalt	6.3.2012	168	
S21	N33.04022 E35.48630	33,0402	35,4863	761	5.12.2012	M	154	180	22,9	chalk			
S22	N33.04006 E35.48396	33,0401	35,4840	771	5.12.2012	M	205	192	22,4	chalk	10.3.2012	192	

ID	GPS	sever	východ	m.n.m	1. odchyt	pohlaví	1. m (g)	délka těla	délka zad.chod.	půda	2. odchyt	2. m (g)	poznámky
S23	N33.04163 E35.48773	33,0416	35,4877	762	6.12.2012	F	101	148	18	bazalt	14.2.2012	89	
S24	N33.04153 E35.48600	33,0415	35,4860	764	6.12.2012	M	125	164	21,5	chalk			
S25	N33.03972 E35.48455	33,0397	35,4846	754	6.12.2012	F	126	167	20,1	chalk	9.3.2012	108	2 z části sněžené mlád'ata
S26	N33.04187 E35.48893	33,0419	35,4889	744	6.12.2012	M	167	189	22,3	bazalt			
S27	N33.04172 E35.48650	33,0417	35,4865	769	8.12.2012	F	111	153	19,5	bazalt			
S28	N33.04061 E35.48434	33,0406	35,4843	773	9.12.2012	F	124	165	19,9	chalk			na povrchu
S29	N33.04192 E35.48776	33,0419	35,4878	768	9.12.2012	F	159	176	20,4	bazalt	12.3.2012	141	
S30	N33.04167 E35.48758	33,0417	35,4876	771	9.12.2012	M	248	198	22,7	bazalt	7.3.2012	212	
S31	N33.04182 E35.48804	33,0418	35,4880	768	9.12.2012	M	119	165	19,9	bazalt	8.3.2012	117	
S32	N33.04094 E35.48871	33,0409	35,4887	759	9.12.2012	F	125	173	20,3	mix	13.3.2012	128	
S33	N33.04049 E35.48556	33,0405	35,4856	770	9.12.2012	M	108	155	21,3	chalk			
S34	N33.04150 E35.48841	33,0415	35,4884	765	9.12.2012	F	137	167	20,2	bazalt	6.3.2012	121	laktace, přítomné mlád'ata nechyceny
S35	N33.04066 E35.48771	33,0407	35,4877	766	10.12.2012	F	126	167	19,7	chalk	6.3.2012	128	laktace?
S36	N33.04231 E35.48772	33,0423	35,4877	769	10.12.2012	M	136	175	22	bazalt	10.3.2012	127	
S37	N33.04059 E35.48665	33,0406	35,4867	772	11.12.2012	F	144	170	20,7	chalk	6.3.2012	114	žádná mlád'ata
M01	N33.04145 E35.48595	33,0415	35,4860	772	7.2.2012	M	104			chalk			
M02	N33.04179 E35.48647	33,0418	35,4865	766	7.2.2012	F	110			bazalt			
M03	N33.04202 E35.4879	33,0420	35,4880	780	8.2.2012	F	123			bazalt			
M04	N33.04153 E35.48834	33,0415	35,4883	767	8.2.2012	F	135			bazalt			břeží (17.2. 20:05) 4 mlád'ata
M05	N33.04273 E35.48890	33,0427	35,4889	755	8.2.2012	F	116			bazalt			
M06	N33.04251 E35.48908	33,0425	35,4891	747	9.2.2012	F	177			bazalt			břeží 11.2., vše pozřela
M07	N33.04157 E35.48921	33,0416	35,4892	750	9.2.2012	F	88			bazalt			
M08	N33.04208 E35.48688	33,0421	35,4869	766	10.2.2012	F	117			bazalt			
M09	N33.04209 E35.48887	33,0421	35,4889	759	10.2.2012	M	171			bazalt			
M10	N33.04194 E35.48915	33,0419	35,4892	748	12.2.2012	M	214			bazalt			
M11	N33.04116 E35.47831	33,0412	35,4783	792	12.2.2012	M	214			chalk			

ID	GPS	sever	východ	m.n.m.	1. odchyt	pohlaví	1. m (g)	délka těla	délka zad.chod.	půda	2. odchyt	2. m (g)	poznámky
M12	N33.03994 E35.47955	33,0399	35,4796	760	12.2.2012	F	136			chalk			břeží?
M13	N33.04093 E35.47840	33,0409	35,4784	778	12.2.2012	M	129			chalk			
M14	N33.04101 E35.47909	33,0410	35,4791	783	12.2.2012	M	98			chalk			
M15	N33.03748 E35.48232	33,0375	35,4823	752	13.2.2012	M	166			chalk			
M16	N33.03815 E35.48236	33,0382	35,4824	783	13.2.2012	F	168			chalk			břeží (14.2. 13:31) 5 mlád'at
M17	N33.04012 E35.47861	33,0401	35,4786	772	13.2.2012	F	120			chalk			
M18	N33.04092 E35.47942	33,0409	35,4794	790	14.2.2012	M	183			chalk			
M19	N33.03750 E35.48049	33,0375	35,4805	766	14.2.2012	F	110			chalk			
M20	N33.03762 E35.48026	33,0376	35,4803	763	14.2.2012	F	137			chalk			
M21	N33.03925 E35.48159	33,0393	35,4816	810	14.2.2012	F	156			chalk			břeží (15.2. 17:10) 4 mlád'ata
M22	N33.04174 E35.48796	33,0417	35,4880	767	9.3.2012	F	145			bazalt			laktace
M23	N33.04074 E35.48411	33,0407	35,4841	766	11.3.2012	M	145			chalk			
M24	N33.04131 E35.48816	33,0413	35,4882	756	12.3.2012	M	218			bazalt			zabit jiným slepcem
M25	N33.04231 E35.48823	33,0423	35,4882	756	13.3.2012	F	?			bazalt			laktace?
M26	N33.04188 E35.48855	33,0419	35,4886	752	14.3.2012	F	133			bazalt			
M27	N33.04084 E35.48873	33,0408	35,4887	731	5.3.2012	M	91			mix			