

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Ekologická a evoluční biologie



**Kateřina Kopcová**

Samčí rodičovská péče u hlodavců  
Male parental care in rodents

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Daniel Frynta Ph.D.

Praha, 2012

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 26.8.2012

Kateřina Kopcová

**Poděkování:**

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli, docentu Fryntovi za přátelskou a fundovanou pomoc s výběrem této práce, rady nejen během přípravy mé bakalářské práce a za shovívavost, kterou projevil k mému pracovnímu tempu.

**Abstrakt:** Samčí rodičovská péče u savců není běžná tam, kde se samci častěji účastní sexuální kompetice o samice než aby poskytovali péči svým vlastním potomkům. Nicméně některé druhy vykazují větší rozvoj otcovské péče, než-li je pouhá metabolická investice do vývoje pohlavních buněk a většinou je tento fenomén spojován s monogamním párovacím systémem. Přímé náklady otcovské péče jsou relativně dobře zdokumentovány u primátů, navzdory tomu bylo provedeno velmi málo výzkumů tohoto druhu chování u monogamních hlodavců a ještě méně u polygynních hlodavců. Relativně vzácný výskyt monogamie a s ní spjatého otcovského chování byl vykládán ve světle vztahu mezi rodičovskou investicí a pohlavním výběrem. Hlavním problémem tohoto předpokladu je, že většina současných hypotéz týkajících se samčího rodičovského chování je založena na datech vybraných pouze z několika druhů žijících v temperátním podnebí, převážně „křečcích“ a „myších“, pozorovaných v kontrolovaném prostředí za speciálních podmínek.

**Klíčová slova:** Otcovská péče, Rodičovské investice, Monogamie, Hlodavci

**Abstract:** Paternal care is uncommon in mammals where males are more often involved in sexual competition for females than in providing care for their own offspring. However some species present greater form of paternal care than metabolic investment in sex cells, and most of the time, this phenomenon is associated with a monogamous mating system. The direct costs of paternal behaviour are relatively well documented in primates, despite little research has explored these effects in monogamous rodents and even less in some polygynous rodents. The relative rarity of monogamy and associated paternal care has been interpreted in light of the relationship between parental investment and sexual selection. The major drawback of such bias is that most current hypothesis on rodent paternal behaviour are based mostly on data obtained from a few species from temperate regions, mainly cricetids and murids, performed in controlled environment and in special conditions.

**Key words:** Paternal care, Parental investment, Monogamy, Rodents

## **Obsah**

### **Poděkování**

### **Abstrakt**

### **Úvod**

## **1. Rodičovské chování u hlodavců**

### **1.1. Základní definice rodičovské péče**

### **1.2. Druhy rodičovské péče**

#### **1.2.1. Přímé versus nepřímé rodičovské investice**

(direct/indirect parental investment)

#### **1.2.2. Odepisovatelné versus neodepisovatelné rodičovské investice**

(depreciable/nondepreciable parental investment)

### **1.3. Hormonální regulace rodičovské péče**

## **2. Samčí rodičovská péče**

### **2.1. Evoluční faktory ovlivňující samčí rodičovské chování**

#### **2.1.1. Neschopnost samce monopolizovat více jak jednu samici**

#### **2.1.2. Nutnost biparentální péče o mláďata před odstavením**

### **2.2. Projevy samčí rodičovské péče**

### **2.3. Dopady poskytované rodičovské péče na samce**

## **3. Samčí rodičovská péče u vybraných druhů hlodavců**

### **3.1. Caviidae**

#### **3.1.1. *Galea monasteriensis***

### **3.2. Echimyidae**

#### **3.2.1. *Kannabateomys amblyonyx***

### **3.3. Nesomyidae**

#### **3.3.1. *Hypogeomys antimena***

### **3.4. Cricetidae**

**3.4.1. *Phodopus campbelli***

**3.4.2. *Neotomodon alstoni***

### **3.5. Muridae**

**3.5.1. *Meriones unguiculatus***

**3.5.2. *Rhabdomys pumilio***

**3.5.3. *Mus spicilegus***

**3.5.4. *Mus spretus***

**Závěr**

**Seznam literatury**

## Úvod

Hlodavci jsou druhově nejbohatším savčím řádem, obsahujícím více jak 40 % savčích druhů (Wilson and Reeder, 2005) a vzhledem k dnešním poznatkům o kryptických druzích a naší schopnosti je rozeznat, se nedá předpokládat, že by se toto číslo mohlo měnit jiným směrem než nahoru. Nicméně monogamní druhy vykazující samčí rodičovskou péči jsou pouhým smítkem v tomto množství a ještě menším smítkem jsou druhy, na jejichž projevy samčí rodičovské péče se zaměřuje literatura. Většina znalostí, které máme o samčím rodičovském chování u hlodavců, vychází ze studií prováděných v kontrolovaných podmínkách, jen malé množství prací přibližuje přirozené chování v přírodě.

Samčí rodičovské chování je obvykle vázáno na monogamii, ale i u polygynních druhů hlodavců se projevuje otcovská péče o mláďata, ba i promiskuitní druhy žijící sociálně mohou vykazovat mnoho typů samčí rodičovské péče.

Monogamie vzniká pravděpodobně na základě dvou základních evolučních omezení. Prvním je nemožnost monopolizovat více samic k rozmnožování, nejčastěji proto, že samice jsou řídké rozptýlené a obhajují teritoria před jinými samicemi. V takovou chvíli samec svoje fitness nejspíše navýší tím, že se připoutá k jediné samici v monogamním svazku a investuje do výchovy mláďat místo do shánění dalších samic. Druhou možností je, že k odchovu mláďat je kvůli nepříznivému vlivu prostředí, ať už klimatickému, potravnímu omezení, omezení zdrojů vody či ohrožení dravci, zapotřebí obou rodičů, protože jeden by na úspěšný odchov mláďat nemohl poskytnout dostatek rodičovských investic a v páru se náklady na výchovu mláďat snáze rozdělí.

Rozeznáváme několik podtypů samčí rodičovské péče, nejdůležitější dělení je na přímou, která obvykle obsahuje nějaký druh fyzického kontaktu a nepřímou, do které spadají všechny ostatní.

## **1. Rodičovské chování u hlodavců**

### **1.1. Základní definice rodičovské péče**

Podle (Clutton-Brock, 1991), rodičovská péče odpovídá každé formě rodičovského chování, u které se zdá pravděpodobné, že zvyšuje fitness potomků a zároveň i reprodukční úspěch rodičů.

Trivers (1972) definuje rodičovskou péči „jakákoli investice rodiče do jednotlivého potomka, která zvýší šanci tohoto potomka na přežití (a proto reprodukční úspěch) za cenu schopnosti rodiče investovat do jiného potomka“. Takto definováno, rodičovská investice obsahuje i metabolické náklady na tvorbu pohlavních buněk, ale odkazuje i na jiné typy nákladů jako je krmení či hlídání mláďat, ze kterých mají potomci prospěch. Naopak neobsahuje úsilí vynaložené při hledání partnera opačného pohlaví nebo vynaložené na oslabování jedinců stejného pohlaví.

Konečně, samčí rodičovská péče u savců je „každé případné zvýšení savčí prerreprodukční fitness závislé na přítomnosti či jednání samce“ (Kleiman, 1977). To může obsahovat chování zaměřené na březí samici v době mezi početím a porodem i rodičovské chování jiného samce než je známý (nebo předpokládaný) otec. V kontextu toho, že u mnoha druhů je paternita nejistá, se dá použít i termín paternalistické chování (Redican, 1976).

### **1.2. Druhy rodičovské investice**

#### **1.2.1. Přímé versus nepřímé rodičovské investice (direct/indirect parental investment)**

První systém dělení spočívá v přímé či nepřímé formě rodičovských investic. Mezi přímé investice můžeme počítat jakoukoliv péči o právě přítomná mláďata a zahrnuje takové činnosti vykonávané v přítomnosti mláďat, které na ně mají bezprostřední fyzický vliv a zvyšují jejich šanci na přežití. Jako příklady lze uvést krmení nebo přenášení mláďat, podobně jako spaní s nimi, jejich zahřívání, čištění či hry mezi rodičem a mláďaty (Kleiman and Malcolm, 1981; Elwood, 1983).



Nezdá se, že by přímá rodičovská péče pozitivně korelovala s některým druhem výživy (herbivorie, karnivorie), nezdá se být omezena žádným způsobem života, jelikož byla pozorována u savců žijících terestricky, akvaticky, arboreálně i subterestricky. Literární odkazy týkající se samčí rodičovské péče se zabývají převážně přímými rodičovskými investicemi.

Nepřímá rodičovská investice zahrnuje chování prováděné v nepřítomnosti mlád'at, které posílí jejich šanci na přežití. Takové chování může mít zpožděný efekt na přežívání potomků a skládá se z takových prvků jako shánění, údržba a obrana zdrojů v rámci domovského okrsku či teritoria, dále eliminace kompetice o zdroje, stavba úkrytů a chování, které zlepšuje kondici kojící či březí samice. Velmi mnoho forem nepřímé rodičovské investice je také vedlejším projevem druhově charakteristického chování, ekologie nebo sociální organizace. Jedná se o takové činnosti, které mohou být prováděny bez ohledu na mlád'ata, například ochrana harému samic a mlád'at ve chvíli ohrožení. Lze předpokládat, že takovéto obranné chování se objeví jak v přítomnosti, tak nepřítomnosti mlád'at. Na základě toho se dají i takové projevy jako vokalizace a pachové značení okrsku či teritoria, které pomáhají zachovat prostředky pro přežití mlád'at, považovat za nepřímou rodičovskou investici.

### **1.2.2. Odepisovatelné versus neodepisovatelné rodičovské investice (depreciable/nondepreciable parental investment)**

Druhá možnost jak rozdělit rodičovské investice je na odepisovatelné a neodepisovatelné (Altmann et al. 1977), toto dělení se vztahuje k tomu, do jaké míry investice do jednoho mláděte či vrhu brání v investici do dalších potomků (Maynard-Smith, 1977). Odepisovatelné investice se definují takto „odepisovatelný podíl investic je jako neobnovitelný nebo pomalu obnovitelný zdroj: dostupnost konkrétnímu jedinci je natolik snížena, že je vynaložena nebo použita jiným“. Zdá se, že Trivers (1972) vnímá odepisovatelné investice jako fixní objem, který je rozvržen do života jedince. Z toho vyplývá, že neodepisovatelné investice jsou snadno obnovitelné i poskytované. Rozdíl mezi odepisovatelnými a neodepisovatelnými investicemi je jasně viditelný pouze v extrémních případech, většina rodičovského chování se skládá jak z odepisovatelných, tak neodepisovatelných komponent. Typickým příkladem odepisovatelného chování je vyvrhování potravy nebo přenášení mlád'at, příklad neodepisovatelného chování je krčení se či choulení nad více mlád'aty. Na závěr je třeba zdůraznit, že totožný vzorec chování může být za určitých podmínek (nebo u konkrétních druhů) považován za odepisovatelný a v ostatních případech za neodepisovatelný.

Kategorizace je v tomto případě závislá na sociální organizaci druhu a reprodukčních charakteristikách.

Když tyto poznatky shrneme, vyjde nám, že většina forem nepřímých rodičovských investic patří mezi neodepisovatelné investice díky tomu, že mohou být přínosem pro více mláďat bez rozlišení. Výjimkou je krmení březí nebo kojící samice samcem, ze kterého může mít prospěch jen jedno mládě nebo vrh.

### 1.3. Hormonální regulace rodičovské péče

Samci hlodavců, kteří projevují přirozené rodičovské chování podobně jako všechny samice, musí tlumit přirozené tendence k infanticidě a zároveň aktivovat přímé rodičovské chování jakmile se stanou rodiči. Samci musí změnit své chování, aniž by u nich byl přítomen porod, poporodní ovulace a kojení, a tak nemají žádnou zkušenost s dynamikou hormonálních regulací spojených s takovými podmínkami. Přesto mohou rodičovsky se chovající samci využívat stejné hormony jako samice k aktivaci již existujících drah v mozku podmiňujících mateřské chování. Stoupající a klesající spojitost mezi hladinou prolaktinu, pohlavními steroidními hormony (estradiol, testosteron, progesteron), glukokortikoidy, oxytocinem, vazopresinem a otcovským chováním jsou přezkoumávány. V průřezu skrz skupinou biparentálních hlodavců je spojení mezi hormony a rodičovským chováním u samců široce podporováno. Nicméně, experimentální manipulace (do značné míry omezené na druh *Phodopus campbelli*) naznačují, že vztah mezi hormony a otcovským chováním není příčinnou rodičovského chování u samců (Wynne-Edwards and Timonin, 2007). Možná tyto hormony ovlivňují jiné chování sdílené mezi rodičovsky jednajícími samci, které se projevuje ve stejnou dobu jako otcovská péče, kupříkladu páření během poporodní říje. Na druhé straně, možná neexistují žádné univerzální mechanismy a každý druh s otcovskou péčí má unikátní neuroendokrinní cesty k rodičovskému chování.

Na druhou stranu, podle Schradina (2007) nesmíme očekávat, že změny v hladinách hormonů mohou být mechanismem, který změní samce s infanticidním chováním na pečujícího otce. Samci nemusí přepínat jen mezi infanticidou a rodičovskou péčí, ale také třeba mezi hledáním další partnerky až ke dlouhodobému spojení s jednou samicí a jejími potomky. Mohou existovat dva odlišné mechanismy, jeden zodpovědný za přepínání mezi hledáním samic a setrváváním s jednou partnerkou na hnízdě, jiný zodpovědný za přepínání mezi infanticidou a rodičovskou péčí.

## 2. Samčí rodičovské chování u hlodavců

Během posledních 40 let bylo intenzivně studováno sociální chování hlodavců (Lacey and Solomon, 2003) a objevilo se velké množství nových studií na toto téma. Dlouhodobé studie ukázaly, že samci mohou výrazně přispět k péči o mláďata. Literatura popisující u hlodavců samčí rodičovské chování obsahuje různorodé zprávy o velkém množství druhů, nicméně otcovské chování se zdá převládat u skupin Hystricomorpha a Muridae. Velké množství výzkumů je založeno na malém počtu zvířat pozorovaných za speciálních podmínek (Dewsbury, 1985), což snižuje jejich hodnověrnost. V případech, kdy nejsou k dispozici systematické studie, se zdá být nejvýraznějším rysem otcovského chování hlodavců jeho labilita. Výskyt otcovského chování se liší podle toho, jaká byla omezení pozorovatelů, genotyp, zkušenosti samců i samic, sociální podmínky ve skupině během pozorování a podle druhu stimulů. Tato vnitrodruhová variabilita činní evoluci otcovské péče obtížně pochopitelnou, ale může poskytnout klíč k pozoruhodné adaptaci hlodavců na různá stanoviště. Přes existenci druhových rozdílů se zdá, že vývoj otcovského chování závisí na změnách prahových hodnot a podmínek pro výskyt relativně málo základních vzorů v otcovském chování. Samčí rodičovské chování bylo častěji zaznamenáno u temperátních druhů hlodavců než u tropických, ale tento fakt pravděpodobně odráží pouze výběr vzorků. Samci monogamních druhů hlodavců projevují významně více rodičovské péče, než samci druhů polygamních či promiskuitních (McGuire and Novak, 1984) a většina projevů otcovské péče je zaznamenána během výzkumů zabývajících se monogamií u hlodavců (Luis et al., 2000).

### 2.1. Evoluční faktory ovlivňující samčí rodičovské chování

Relativní vzácnost otcovské péče a monogamie je vykládána ve světle vztahu mezi rodičovskou investicí a pohlavním výběrem (Trivers, 1972). Samice savců jsou díky nemalým prostředkům, které vynakládají na těhotenství a kojení, limitujícím zdrojem pro samce soutěžící o přístup k reprodukčním partnerům, z čehož vyplývá, že je pro samce výhodnější polygynní reprodukční strategie. K dispozici jsou dvě hlavní hypotézy evoluce monogamie a související otcovské péče. Nicméně nesmí být opomenuto, že vztah mezi obligátní monogamií a otcovskou péčí u savců se ukazuje jako rozporuplný, protože vznikly studie odhalující výskyt monogamních druhů savců, u kterých se nevyskytuje otcovská péče (Komers, 1996; Tardif, 1994; Wright 1990).

Přes tyto poznatky se konkrétně u hlodavců uznává, že druhy s monogamním párovacím systémem obvykle vykazují vysokou úroveň otcovské péče (Brown, 1993; Dewsbury, 1985; Terleph et al., 2004; Wynne-Edwards, 1987, 1995).

### **2.1.1. Neschopnost samce monopolizovat více jak jednu samici**

První hypotéza je založena na základě toho, že párovací systémy odrážejí prostorovou distribuci a početnost klíčových zdrojů, které mají vliv na rozptýlenost jedinců. Distribuce potravních zdrojů je jedním z hlavních faktorů, jenž ovlivňuje typ vzorce rozmístění samic hlodavců v prostoru a vzorec rozmístění objevený u samců odráží samčí strategie pro získání přístupu k co největšímu množství oplodnitelných samic (Ims, 1987; Ostfeld, 1985). Pokud jsou potravní zdroje vzácné, nerovnoměrně rozmístěné a pomalu obnovitelné, a zároveň je populační hustota druhu nízká až střední, dá se očekávat, že samice se budou chovat teritoriálně. Pokud jsou samičí teritoria příliš rozptýlená, jednotlivé samice mohou být bráněny jednotlivými samci, což vede k monogamii (Ostfeld, 1985). Tyto předpoklady jsou v souladu se závěry založenými na fylogenetické analýze, na jejímž základě Komers a Brotherton (1997) vyvodili, že monogamie u savců vzniká nejčastěji, když jsou samice solitérní a obsazují malá území.

### **2.1.2. Nutnost biparentální péče o mláďata před odstavením**

Druhá hypotéza říká, že pokud není samice schopna úspěšně odchovat potomstvo bez pomoci svého druhu nebo pokud samčí výpomoc zvyšuje rychlost reprodukce samic, samci se budou pářit s jedinou samicí (Clutton-Brock, 1989). V souladu s touto hypotézou známe případy, kdy u monogamních druhů samčí péče pozitivně ovlivňuje přežívání mláďat, např. *Peromyscus californicus* (Gubernick and Teferi, 2000) a *Phodopus campbelli* (Wynne-Edwards, 1987).

## 2.2. Projevy rodičovského chování u samců

Samci savců se nemohou narozdíl od ryb či ptáků nikdy stát osamělými rodiči, protože savčí mláďata jsou závislá na mateřském mléce. Avšak pomoc kterou poskytují, může přispět k tomu, že si samice mohou dovolit investovat více energie do rozmnožování (Woodroffe and Vincent, 1994), a tím sobě i samčím partnerům zvýšit fitness. Pokud se navíc tyto pohlavní rozdíly neberou v úvahu, zdá se, že samci mají potenciál projevit stejné typy rodičovské péče jako samice a že jejich schopnost odchovat potomky je omezena stejnými faktory, které limitují samice. Shrnutí samčího rodičovského chování proto odpovídá obecně rodičovskému chování, které se dá rozdělit na několik pozorovatelných kategorií.

První z nich jsou nepřímé investice, kdy je chování spojené se zajišťováním zdrojů pro samice a mláďata, mezi ně se řadí získávání zdrojů, vytváření zásob potravy, krmení a ochrana samice, pachové značení teritoria, vokální značení teritoria, obchůzky teritoria, vyhánění vetřelců a stavba úkrytů. Ze všech nepřímých druhů péče, pouze krmení a ochrana samice nepřispívá ani k přežívání samců, ani mláďat (po odstavu).

Další jsou přímé investice, které zahrnují veškeré druhy kontaktu s mláďaty, do této kategorie spadá u mladších mláďat tulení se a choulení k otci, čištění a lízání mláďat, přenášení nebo transport, u hledání ztraceného mláďete, přinášení potravy, aktivní obrana, hlídání mláďat, hraní si s mláďaty a jejich socializace. Jako naprosto ojedinělá přímá investice poskytovaná samci je pomoc při porodu u křečička *Phodopus campbelli* spočívající v olizování vulvy a děložních tekutin, následné protržení porodních obalů mláďat a jejich očištění a dokonce u samců naprosto ojediněle zaznamenané požívání placenty.

## 2.3. Dopady poskytované rodičovské péče na samce

Měření samčích nákladů rodičovské péče, které se týkají energetických výdajů a rizik zranění je skutečně problematické, stejně jako měření výhod sestávajících ze zvýšeného přežívání potomků. Pouhý seznam přítomnosti či nepřítomnosti jednotlivých typů investic je naprosto nedostačující. Měření frekvencí nebo doby trvání otcovského chování je lepším řešením, ale stále nedostačujícím, protože nemůžeme změřit skutečné energetické náklady a rizika. Pro nepřímé a zejména pro náhodné formy investic je problematické rozhodnout zda samci skutečně vzniknou z jeho investice nějaké náklady (Kleiman, 1977).

Obecně se dá říct, že samčí náklady spojené s rodičovskou péčí jsou mnohem nižší než ty samičí, protože samci nemohou sdílet náklady spojené s březostí a laktací, a tak i v případě, že v poporodním období projevují ve všech ostatních projevech rodičovského chování stejnou míru péče o mláďata jako samice, tak na ně rodičovství nemůže mít stejně intenzivní dopad jako na samice.

### **3. Samčí rodičovská péče u vybraných druhů hlodavců**

#### **3.1. Caviidae**

##### **3.1.1. *Galea monasteriensis***

Nově popsáný druh morčete s monogamním chováním. Ve srovnávací laboratorní studii, kde byli jednotliví samci umístěni s jednou samicí a neodstavenými potomky, samci *Galea monasteriensis* vykazovali vysoký výskyt otcovského chování, které se skládalo převážně z hraní si s mláďaty a jejich čištění (Adrian et al. 2005).

#### **3.2. Echimyidae**

##### **3.2.1. *Kannabateomys amblyonyx***

Korovití (Echimyidae) jsou široce rozšířeni v téměř celé neotropické oblasti. U většiny studovaných druhů mají samci větší domovské okrsky než samice a překryv s opačným pohlavím se pohybuje mezi 0 % a 100 %. Výskyt fakultativní monogamie a s ní i samčí péče o mláďata je častý, protože samice nejsou dostupné. Se zvýšením populačních hustot se ustanovuje promiskuita (Adler, 2011). Vhodným zástupcem je *Kannabateomys amblyonyx*, potravní specialista žijící se pouze bambusem a arboreálně žijící v bambusových houštinkách. Samci tohoto druhu vykazují podobné rodičovské chování jako samice, zahrnující čištění mládat, jejich zahřívání a donášení potravy (Silva et al., 2008).

#### **3.3. Nesomyidae**

##### **3.3.1. *Hypogeomys antimena***

*Hypogeomys antimena* je sociálně monogamní hlodavec žijící v suchých lesích na západním pobřeží Madagaskaru, se noční aktivitou, ukrývající se přes den v norách před predátory a horkem. Tyto nory jsou také nejdůležitější součástí teritoria páru, protože *H. antimena* jen

zřídka kdy hrabou nové a stávající komplexní systémy jsou využívány po generace. Samčí rodičovská péče spočívá v ochraně mláďat a samic před predátory, jak dokazuje větší míra jejich úmrtnosti během sezony, kdy mláďata opouští nory (Sommer, 2003).

### 3.4. Cricetidae

#### 3.4.1. *Phodopus campbelli*

Polopouštní křeček žijící v trvalých monogamních párech, vykazující jeden z nejvyšších stupňů samčí rodičovské péče, do čehož spadá i účinná pomoc samici během a po porodu mláďat, dokonce i požití placenty (Jones and Wynne-Edwards, 2006).

Také během odchovu mláďat na hnízdě chrání samici před hypothermií (Walton and Wynne-Edwards, 1997).

Kastrace samce *P. campbelli* mu sníží hladiny testosteronu, estradiolu a teritoriální agrese, ale neovlivní jeho rodičovské chování (Hume and Wynne-Edwards, 2005).

#### 3.4.2. *Neotomodon alstoni*

Samci *Neotomodon alstoni* v zajetí předvádějí stejnou péči o mláďata jako samice, s výjimkou kojení. Samci tohoto druhu mají rodičovskou péči spojenou s poměrně vysokou hladinou testosteronu, navíc se hladina tohoto hormonu nezměnila v závislosti na přítomnosti nebo věku mláďat a samci investující více času do chování se k mláďatům měli vyšší hladiny testosteronu (Luis et al., 2000)

### 3.5. Muridae

#### 3.5.1. *Meriones unguiculatus*

Pískomil mongolský (*Meriones unguiculatus*) je středoasijský polopouštní hlodavec s noční aktivitou, často chovaný jako domácí „pet“.

Přítomnost otce v rodině průkazně zvyšuje fyzický kontakt mezi mláďaty a rodiči, navíc mláďata vyrůstající s otcem, otevírají oči dříve ve srovnání s mláďaty ze skupin bez otce. Dále předchozí zkušenosti samce s odchovem měly jednoznačný vliv na chování potomků (pohyb uvnitř i mimo hnízdo a samostatná očista) (Piovanotti and Vieira, 2004).

Ve studii, která měřila hladiny testosteronu v plazmě v průběhu reprodukčního cyklu, korelovala koncentrace testosteronu s otcovskou péčí i agresivním chováním. Výsledky ukázaly, že hladina testosteronu u samců druhu *Meriones unguiculatus* není snižována poskytováním otcovské péče. Rovněž v průběhu předvádění otcovské péče vykazovali vysokou míru agrese, což napovídá absenci trade-off mezi agresí a otcovským chováním (Juana et al., 2010).

### 3.5.2. *Rhabdomys pumilio*

Myš čtyřpruhá (*Rhabdomys pumilio*) je denní polygynní hlodavec vyskytující se v jižní Africe. Otcové jsou v permanentním kontaktu s mláďaty během rozmnožovací sezóny a samci v přírodě vykazují v této době vyšší hladiny prolaktinu než mimo rozmnožovací sezónu, naopak samci v kontrolovaném prostředí nevykazovali žádné změny hladin prolaktinu, ať už byli v kontaktu s mláďaty či ne (Schradin and Pillay, 2004).

Rymer a Pillay (2011) zkoumali vlivy otcovské péče na dospělých samcích *Rhabdomys pumilio* ovlivněných jejich vlastními zkušenostmi s péčí otce. Samci vyrůstali při splnění jedné ze tří podmínek: oba rodiče vychovávali mladé; samotné matky vychovávaly potomky; a samotné matky vychovávaly mláďata, ale s otcem přítomný za bariérou. Oproti očekáváním, dospělí synové, které vychovaly samotné matky, vykazovali nejvyšší míru tulení a choulení se ke vlastním mláďatům ze všech tří skupin. Tento výsledek se zdá být ovlivněn raným vztahem matka - syn, kdy se matky vychovávající mláďata osamoceně snaží kompenzovat absenci otce prodloužením času stráveného s mláďaty oproti matkám odchovávajícím mláďata i s otcem.

Jiná studie, která sledovala dvě odlišné populace v různých prostředích, demonstrovala odlišnosti v sociální organizaci u *Rhabdomys pumilio* (Schradin and Pillay, 2005). Zvířata žijící v suchých společenstvích sukulentů, nazývaných karoo, žila ve skupinách skládajících se z více dospělých jedinců obou pohlaví, kteří sdíleli jedno hnízdo a společné teritorium. *R. pumilio* žijící ve vlhkých stepích, byli solitérní, samice obývaly exkluzivní teritoria a samčí teritoria překrývala několik samiček. Setkání mezi jedinci různých pohlaví se omezovala pouze na páření. Domovské okrsky stepních samic byly šestkrát větší a okrsky stepních samců dokonce desetkrát větší než jejich protějšků v sukulentním karoo. Jedinci ze stepí také dříve dospívali při nižší tělesné váze, narozdíl od karoo, kde pohlavně dospělí potomci zůstávali v rodné skupině, aniž by se rozmnožovali.



### 3.5.3. *Mus spicilegus*

Myš panonská (*Mus spicilegus*) je střeoevropský druh myši preferující stepní prostředí. Samice *Mus spicilegus* mají velmi krátký reprodukční život a mohou se rozmnožovat v průměru jen po dobu nepřesahující čtyři měsíce. Redukce intervalu mezi jednotlivými vrhy tak může účinně zvyšovat reprodukční úspěch. Pokus s vlivem přítomnosti samce (Féron and Gouat, 2007) ukázal, že doba mezi jednotlivými vrhy byla jeho přítomností skutečně zkrácena. Navíc se ukázalo, že otcovské chování koreluje s délkou intervalů mezi vrhy. Čím delší dobu samec trávil v hnízdě, tím kratší byla doba mezi porody.

Studie Patrise a Baudoina (1998) ukázala, že samice *Mus spicilegus* během říje preferují známé samce a jen zřídka se páří s neznámými samci. Tato studie také naznačila silné vazby v ustanovených párech odchovávajících mláďata a ukázala, že tyto vazby mohou být ustanoveny na základě seznámení se a přivyknutí partnerů.

### 3.5.4. *Mus spretus*

Myš střeozemní (*Mus spretus*) žije nočním způsobem života a vyskytuje se na pouštních stanovištích severní Afriky, Iberského poloostrova a jižní Francie. Cassaing et al. (2010) provedli srovnávací studii otcovské péče tohoto druhu a myši domácí (*Mus musculus domesticus*). Oba druhy se dramaticky lišily v otcovském chování, aniž by byl zaznamenána nějaká odchylka během vývoje mláďat. Samci *Mus spretus* věnovali polovinu svého času péči o svá mláďata, oproti méně než 10 % u samců *M. m. domesticus*. Dále předvedli stejné množství přímé péče jak v přítomnosti, tak v nepřítomnosti matky. Sdruží-li se tyto výsledky s terénním pozorováním vztahů samec - mládě ve volném prostoru, můžeme usuzovat na výskyt otcovského chování u tohoto druhu a pravděpodobný výskyt monogamie.

## Závěr

Výzkum rodičovského chování savců se primárně soustředí na interakce mezi matkou a mládětem, a jen velmi malá část literatury je zaměřena směrem k hlubšímu pochopení chování otců. Ve studiích na zvířatech výzkumníci srovnávají samčí rodičovské chování s takovými projevy, které se dají pozorovat u matek, často v situacích, které sledují takové chování jako ochrana hnízda, choulení se k potomkům, čištění mláďat a jejich vyhledávání, a navíc jsou uměle vyvolané. Možnost, že samčí rodičovské chování obsahuje takové prvky, které jsou striktně maskulinní, je obvykle opomíjena (Kentner et al., 2010). Naprostá většina literatury, týkající se samčího rodičovského chování u hlodavců, se zabývá srovnáváním samčích projevů na neurologické, hormonální i behaviorální úrovni se samičými. Je to pravděpodobně výsledek toho, že méně jak 10 % savců projevuje nějakou formu monogamie spojenou s rodičovským chováním (Kleiman, 1977). Porozumění samčí péči o mláďata bez ohledu na neustálé pokusy o srovnávání nesrovnatelného, tedy samců se samicemi je velkou výzvou do budoucna.

Dalším, neméně složitým úkolem do budoucna je pozorování hlodavců a jimi projevované rodičovské péče v přirozených podmínkách, což vyžaduje mnohem větší množství terénních studií v poměru k pracím, jejichž výsledky vzešly z pozorování v kontrolovaných podmínkách a za speciálních omezení. Studie v takových podmínkách vyžadují také lepší připravenost a delší dobu pozorování i sběru dat, než ty vzešlé z laboratoře, ale pokud by byly dobře provedené, poskytly by mnohem průkaznější výsledky, než jaké máme povětšinou k dispozici dnes. Samozřejmě, jsou tu nevýhody a omezení takového typu výzkumu, zvláště u hlodavců, kteří jsou obvykle malí, nenápadní a aktivující v noci, ale výhody typu nulových nákladů na krmení a držení experimentálních zvířat by to jistě mohly alespoň částečně vyvážit. Jestliže je méně jak 10 % savců monogamních, jsem si jistá, že méně jak 10 % výzkumů zabývajících se chováním hlodavců vychází z přirozeného stavu v terénních podmínkách. Zatímco rozšíření monogamie u savců, ba dokonce ani u našeho vlastního druhu zatím nedovedeme příliš ovlivnit, u studií chování za přírodních podmínek bychom to snad mohli zvládnout a podpořit výzkum tohoto druhu.

## **Seznam literatury**

**Adler, G. H. (2011).** Spacing patterns and social mating systems of echimyid rodents. **Journal of Mammalogy** **92** (1): 31-38.

**Adrian, O., Brockmann, I., Hohoff, C. & Sachser, N. (2005).** Paternal behaviour in wild guinea pigs: a comparative study in three closely related species with different social and mating systems. **Journal of Zoology** **265**: 97-105.

**Altmann, S. A., Wagner, S. S. & Lenington S. (1977).** Two models for the evolution of polygyny. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **2** (4): 397-410.

**Brown, R. E. (1993).** Hormonal and experiential factors influencing parental behaviour in male rodents: an integrative approach. **Behavioural Processes** **30**: 1-28.

**Cassaing, J., Cervera, S. & Isaac, F. (2010).** Laboratory and field evidence of paternal care in the Algerian mouse (*Mus spretus*). **Journal of Ethology** **28**: 7–13.

**Clutton-Brock, T. H. (1989).** Mammalian mating systems. **Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences** **236**: 339-372.

**Clutton-Brock, T. H. (1991).** *The Evolution of Parental Care. Monographs in behavior and ecology.* Princeton University Press, New Jersey.

**Dewsbury, D. A. (1985).** Paternal Behavior in Rodents. **American Zoologist** **25** (3): 841-852.

**Elwood, R. W. (1983).** Paternal care in rodents. In: **Paternal behaviour of rodents.** Wiley, New York: 235-257.

**Féron, C. & Gouat, P. (2007).** Paternal care in the mound-building mouse reduces inter-litter intervals. **Reproduction, Fertility and Development** **19** (3): 425–429.

**Gubernick, D. J. & Teferi, T. (2000).** Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. **Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences** **267**: 147-150.

- Hume, J. & Wynne-Edwards, K. E. (2005).** Castration reduces male testosterone, estradiol, and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*). **Hormones and Behavior** **48**: 303 – 310.
- Ims, R. A. (1987).** Male spacing systems in microtine rodents. **American Naturalist** **130**: 475-484.
- Juana, L., Bárbara, V., Martín, M., Augustín, C., Guillermo, R. & Guadalupe, O. (2010).** Neither testosterone levels nor aggression decrease when the male Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) displays paternal behavior. **Hormones and Behavior** **57**: 271–275.
- Jones, J. S. & Wynne-Edwards, K. E. (2006).** Paternal Hamsters Mechanically Assist the Delivery, Consume Amniotic Fluid and Placenta, Remove Fetal Membranes, and Provide Parental Care during the Birth Process. **Hormones and Behavior** **37**: 116–125.
- Kentner, A. C., Abizaid, A. & Bielajew, C. (2010).** Modeling dad: Animal models of paternal behavior. **Neuroscience and Biobehavioral Reviews** **34**: 438-451.
- Kleiman, D. G. (1977).** Monogamy in mammals. **Quarterly Review of Biology** **52**: 39-69.
- Kleiman, D. G. & Malcolm, J. R. (1981).** The Evolution of Male Parental Investment in Mammals. In: **Parental Care in Mammals**. Plenum Press, New York: 347-387.
- Komers, P. E. (1996).** Obligate monogamy without paternal care in Kirk's dikdik. **Animal Behaviour** **51**: 131-140.
- Komers, P. E. & Brotherton, N. M. (1997).** Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. **Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences** **264**: 1261-1270.
- Lacey, E. A. & Solomon, N. G. (2003).** Social biology of rodents: trends, challenges, and future directions. **Journal of Mammalogy** **84 (4)**: 1135-1140.
- Luis, J., Carmona, A., Delgado, J., Cervantes, F. & Cardenas, R. (2000).** Parental behaviour of the volcano mouse, *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Muridae), in captivity. **Journal of Mammalogy** **81**: 600-605.

- Maynard Smith, J. (1977).** Parental investment: A prospective analysis. **Animal Behaviour** **25**: 1-9.
- McGuire, B. & Novak, M. (1984).** A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. Ochrogaster*) and pine vole (*M. Pinetorum*). **Animal Behaviour** **32 (4)**: 1132–1141.
- Ostfeld, R. S. (1985).** Limiting resources and territoriality in microtine rodents. **American Naturalist** **126**: 1-15.
- Patris, B. & Baudoin, C. (1998).** Female sexual preferences differ in *Mus spicilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience. **Animal Behaviour** **56**: 1465–1470.
- Piovanotti, M. R. A. & Vieira, M. L. (2004).** Presence of the father and parental experience have differentiated effects on pup development in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). **Behavioural Processes** **66**: 107–117.
- Redican, W. K. (1976).** Adult male-infant interactions in nonhuman primates, in: **The Role of the Father in Child Development**. Wiley, New York: 345-385.
- Rymer, T. L. & Pillay, N. (2011).** The influence of the early rearing environment on the development of paternal care in African Striped Mice. **Ethology** **117**: 284–293.
- Schradin, C. (2007).** Comments to K.E. Wynne-Edwards and M.E. Timonin 2007. Paternal care in rodents: Weakening support of hormonal regulation of the transition to behavioral fatherhood in rodent animal models of biparental care, *Horm & Behav* **52**: 114–121. **Hormones and Behavior** **52**: 557–559.
- Schradin, C. & Pillay, N. (2004).** Prolactin levels in paternal striped mouse (*Rhabdomys pumilio*) fathers. **Physiology & Behavior** **81**: 43– 50.
- Schradin, C. & Pillay, N. (2005).** Intraspecific variation in the spatial and social organization of the African striped mouse. **Journal of Mammalogy** **86 (1)**: 99-107.

- Silva, R. B., Vieira, E. M. & Izar, P. (2008).** Social monogamy and biparental care of the neotropical southern bamboo rat (*Kannabateomys amblyonyx*). **Journal of Mammalogy**, **89** (6): 1464–1472.
- Sommer, S. (2003).** Social and reproductive monogamy in rodents: the case of the Malagasy giant jumping rat (*Hypogeomys antimena*). In: **Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and other Mammals**: 109-124.
- Tardif, S. D. (1994).** Relative energetic cost of infant care in smallbodied neotropical primates and its relation to infant-care patterns. **American Journal of Primatology** **34**: 133-143.
- Terleph, T. A., Jean-Baptiste, N. & Bamshad, M. (2004).** Mechanisms and time course for induction of paternal behaviour in prairie wolves (*Microtus ochrogaster*). **Journal of Mammalogy** **85**: 1124-1129.
- Trivers, R. L. (1972).** Parental investment and sexual selection. in: **Sexual Selection and the Descent of Man**. Aldine Press, Chicago: 136-179.
- Walton, J. M. & Wynne-Edwards, K. E. (1997).** Paternal Care Reduces Maternal Hyperthermia in Djungarian Hamsters (*Phodopus campbelli*). **Physiology & Behavior**, Vol. **63** (1): 41–47.
- Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (2005).** Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Woodrofe, R. & Vincent, A. (1994).** Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. **Trends in Ecology & Evolution** **9**: 294–297.
- Wright, P. C. (1990).** Patterns of paternal care in primates. **International Journal of Primatology** **11**: 89-102.
- Wynne-Edwards, K. E. (1987).** Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster, *Phodopus campbelli*: pup survival under different parenting conditions. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **20**: 427-437.
- Wynne-Edwards, K. E. (1995).** Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*). **Animal Behaviour** **70**: 829-837.

**Wynne-Edwards, K. E. & Timonin, M. E. (2007).** Paternal care in rodents: Weakening support of hormonal regulation of the transition to behavioral fatherhood in rodent animal models of biparental care. **Hormones and Behavior** **52**: 114–121.

