

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy

katedra zoologie

zaměření ekologie a etologie

DIPLOMOVÁ PRÁCE

**SEKUNDÁRNÍ POMĚR POHLAVÍ U MYŠI BODLINATÉ
(*ACOMYS CAHIRINUS*) V LABORATORNÍCH PODMÍNKÁCH**

Marcela Nováková

DP 2817

UNIVERZITA KARLOVA v Praze
Přírodovědecká fakulta
knihovna katedry zoologie
Viničná 7, 120 04 Praha 2
UK-84

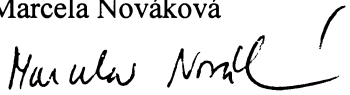
2965/05

Vedoucí diplomové práce: Daniel Frynta

Praha 2005

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pouze s použitím citované literatury.

Marcela Nováková

Handwritten signature of Marcela Nováková in black ink, written in a cursive style.

Poděkování

Děkuji především RNDr. Danielu Fryntovi, Dr. za poskytnutí zajímavého tématu a veškerý čas, který mi věnoval při jeho zpracovávání. Doc. RNDr. Petru Šmilauerovi, PhD. děkuji za finální výpočet statistické analýzy.

Dále děkuji Kataríně Galeštokové za pomoc při péči o myši v chovech.

V neposlední řadě děkuji svým rodičům Janě a Jaroslavu Novákovým a svému příteli Petru Fraňkovi za podporu v průběhu celého studia.

Obsah

1	ÚVOD	1
2	CÍLE	3
3	LITERÁRNÍ PŘEHLED	4
3.1	Biologie rodu <i>Acomys</i>	4
3.2	Proximální a ultimální příčiny změn v poměru pohlaví	7
3.3	Poměr pohlaví u hlodavců – empirické ověření adaptivních hypotéz	15
3.3.1	Myši rodu <i>Mus</i>	15
3.3.2	Ostatní Myomorpha	16
3.3.3	Sciuromorpha	19
3.3.4	Caviomorpha	20
4	METODIKA	22
4.1	Materiál	22
4.2	Sběr dat	22
4.3	Statistické analýzy	24
5	VÝSLEDKY	33
5.1	Analýza velikosti vrhu	33
5.2	Binomická distribuce ve vrzích	36
5.3	Analýza poměru pohlaví	38
5.4	Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla.....	42
6	DISKUSE	44
6.1	Velikost vrhu.....	44
6.2	Celkový poměr pohlaví.....	46
6.3	Binomická distribuce ve vrzích	47
6.4	Faktory ovlivňující sekundární poměr pohlaví ve vrhu.....	47
6.5	Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla.....	51
7	ZÁVĚR	54
8	LITERATURA	55
9	PŘÍLOHA I	68
10	PŘÍLOHA II (CD)	69

1 Úvod

Studium alokace pohlaví je jednou z významných oblastí evoluční biologie. Přestože je této problematice věnována velká pozornost, u savců doposud nebylo spolehlivě prokázáno, že k manipulaci s poměrem pohlaví skutečně dochází. I když se nějaké odchylky objevují, není stále jasné, zda je to v důsledku skutečné manipulace nebo se jedná pouze o náhodný jev. Jednou z možností, jak na to přijít, je studovat takové zvíře, které má k případné manipulaci zjevné důvody.

Základní hypotéza říká, že rodičovské náklady na samčí i samičí potomky by měly být stejné, a proto je sekundární poměr pohlaví potomků přibližně roven 1:1 (Fisher 1930). Z velkého množství adaptivních hypotéz, které se snaží vysvětlit výchyly v poměru pohlaví, jsou nejznámější dvě. Trivers & Willard (1973) upozornili na to, že zvýšená investice do potomka samčího pohlaví pozitivně ovlivní nárůst jeho fitness více než zvýšená investice do potomka samičího pohlaví. Tato závislost se týká polygynních savců (viz str. 8). Druhá je hypotéza *local resource competition* (lokální kompetice o vzácný zdroj). U sociálně žijících živočichů nastává u filopatrického pohlaví kompetice o zdroje, což vede k nadprodukcí disperzního pohlaví (viz str. 8) (Clark 1978).

Tato práce je věnována myši bodlinaté (*Acomys cahirinus*). Je to polopouštní druh hlodavce, který zažívá veliké rozdíly ve fyziologickém stavu (množství srážek a dostatek potravy) a žije v prostředí, jehož kvalita kolísá. Kondice samic se tedy výrazně mění, což ovlivňuje jejich potenciální investici do reprodukce. Tato rozdílná investice by se mohla projevit právě změnami v poměru pohlaví potomků.

Myši bodlinaté žijí v rodinných skupinách a jsou pravděpodobně matrilokální (filopatrickým pohlavím jsou samice). Při vyšší početnosti jedinců by tedy mělo docházet k nadprodukcí disperzního pohlaví (samců) (hypotéza *local resource competition*, viz výše). Nízká míra pohlavního dimorfismu ve velikosti těla (samec je nákladnější pohlaví) je důkazem toho, že reprodukční systém je pravděpodobně polygynní. Do reprodukce se pravděpodobně zapojují hlavně silní samci, což je v souladu s Trivers-Willardovou hypotézou (viz výše). Mělo by se tedy očekávat, že k manipulaci s poměrem pohlaví bude docházet.

V rámci myšovitých hlodavců se *Acomys* vyznačuje neobvyklou rozmnožovací strategií – má dlouhou dobu březosti, rodí malý vrh a mláďata jsou prekociální. Prenatální investice matky je tedy velmi vysoká, a proto by případná regulace poměru pohlaví mláďat měla nastat právě v tomto období.

Způsob života myší bodlinatých umožňuje snadno otestovat, zda v souladu s výše zmíněnými hypotézami o poměru pohlaví (Trivers-Willardova a local resource competition) dochází k příslušným změnám v sekundárním poměru pohlaví, které by bylo možno interpretovat jako manipulace.

Je tedy řada důvodů proč předpokládat, že rod *Acomys* bude za určitých podmínek manipulovat s poměrem pohlaví a že je ideálním modelem pro studium této problematiky.

2 Cíle

Cílem této práce o *Acomys cahirinus* je:

1. Shromáždit a zpracovat dostatečně velký datový materiál, protože poměry pohlaví jsou na velikost vzorku velmi senzitivní.
2. Zjistit, zda distribuce pohlaví ve vrzích odpovídá binomickému rozdělení.
3. Analyzovat faktory ovlivňující velikost vrhu.
4. Zjistit, zda se v celém materiálu objevuje efekt manipulace se sekundárním poměrem pohlaví.
5. Analyzovat faktory (životní historie, sociální struktura), které případně sekundární poměr pohlaví ovlivňují.

3 Literární přehled

3.1 Biologie rodu *Acomys*

Rozšíření

Zástupci rodu *Acomys* jsou rozšířeni především v Africe. Mimo ni se dále vyskytují na poloostrově Sinai, v Israeli, Jordánsku, Sýrii, na Arabském poloostrově, pobřeží Perského a Ománského zálivu (Írán, Pákistán), některých mediteránních ostrovech (Kréta, Kypr) a přilehlém pobřeží Turecka. Jejich typickým biotopem jsou aridní oblasti, a to skalnaté a křovinaté polopouště a savany (Bates 1994).

Fylogenetické vztahy

Myšovití hlodavci rodu *Acomys* byli na základě morfologických znaků tradičně řazeni k pravým myšovitým do podčeledi Murinae (Denys et al. 1992, Ellerman 1941 ex Chevret & Hänni 1994, Misonne 1969 ibidem, Honacki et al. 1982 ibidem, Carleton & Musser 1984 ibidem). Elektroforetická a imunologická data toto postavení zpochybňují (Bonhomme et al. 1985 ex Fragedakis-Tsolis et al. 1993, Sarich 1985 ibidem). Pozdější biochemické a molekulární analýzy došly také k závěru, že *Acomys* k myšovitým *sensu stricto* nepatří (Agulnik & Silver 1996, Bronner et al. 2003, Dubois et al. 1999, Hänni et al. 1995, Chevret et al. 1993, Fragedakis-Tsolis et al. 1993, Graur 1994, Michaux et al. 2001, Steppan et al. 2004). Tyto studie jsou nejednotné v určení sesterské skupiny rodu *Acomys* (shrnutí v Chevret & Hänni 1994), v poslední době bývá stále častěji řazena jako sesterská skupina pískomilů (Gerbillinae) (Agulnik & Silver 1996, Chevret et al. 1993, Michaux et al. 2001, Steppan et al. 2004). Někteří autoři navrhují novou podčeď Acomyinae, která zahrnuje *Acomys*, *Deomys*, *Uranomys* a *Lophuromys* (Dubois et al. 1999, Hänni et al. 1995).

Fylogenetické vztahy uvnitř rodu *Acomys* nejsou také úplně vyřešeny (Denys et al. 1994, Janecek et al. 1991). Některé druhy jsou morfologicky podobné, ale liší se karyotypem (sibling species) (Kivanc et al. 1997, Kunze et al. 1999, Macholán et al. 1995, Sokolov et al. 1993, Volobouev et al. 1996a, b, Volobouev et al. 2002, Zima et al. 1999). V současné době je uznáváno 14 recentních druhů (Bates 1994, Nowak 1999), vzájemné vztahy se však nadále revidují (Barome et al. 1998, Barome et al. 2000, Barome et al. 2001).

Charakteristika

Dospělí jedinci dosahují délky těla 70-175mm a váhy 11-90g (Nowak 1999). Hřbet a ocas jsou pokryty tvrdými bodlinami, ocas je částečně nebo úplně autotomický, což je pravděpodobně antipredační obranný mechanismus (Shargal et al. 1999). Zbarvení srsti je světle nažloutlé, rezavě hnědé nebo tmavě šedé; spodní části těla jsou bílé. Přinejmenším u tří druhů se vyskytují i melanické formy.

Ekologie

Myši bodlinaté mají primárně noční aktivitu, ale někdy aktivují brzy ráno a pozdě odpoledne. Jsou to všežraví hlodavci, živí se plži, hmyzem, semeny a dalším rostlinným materiálem (Nowak 1999). Protože žijí v prostředí, kde se nevyskytuje voda, musí ji získávat z potravy. Pokud je jim předkládána pouze suchá strava (semena), ztrácejí svou tělesnou hmotnost (Degen & Kam 1992). V suchém období je zdrojem vody právě živočišná potrava (Broza & Nevo 1994, Kam & Degen 1993, Kronfeld-Schor & Dayan 1999, Neal 1984) a stává se tak více zastoupenou složkou potravy (Broza & Nevo 1994). Jako přizpůsobení se aridnímu prostředí mají nižší rychlost klidového metabolismu a vylučují koncentrovanější moč (Weissenberg & Shkolnik 1994).

Sociální vztahy

Zástupci rodu *Acomys* se řadí mezi sociálně žijící druhy hlodavců, skupiny tvoří několik samců a samic s mláďaty. Podrobnější složení a vzájemné vztahy ve skupinách žijících ve volné přírodě však nejsou známy. V laboratorních chovech jsou samice agresivnější než samci, jsou tedy ve skupině dominantní (Porter 1976). Agresivita samic je zaměřena více na sexuálně nezkušené samce, vůči zkušeným je toto chování slabší (Andres & Deni 1982). V době laktace jsou cizí samice vysoce agresivní i vůči sobě navzájem (Porter 1976).

Rozmnožování

Na základě míry pohlavního dimorfismu a analýzy kopulačního chování se zdá, že je reprodukční systém pravděpodobně polygynní (Dewsbury & Hodges 1987). Za dobrých podmínek se samice množí téměř po celý rok, ke snížení plodnosti dochází v zimních měsících (Shargal et al. 2000, Sicard & Fuminier 1996, Young 1976). Estrální cyklus trvá 11 dní, je tedy docela dlouhý (Peitz 1981). Také doba březosti je dlouhá, 36-42 dní (pro *A. cahirinus* 38-39 dní (Peitz 1981)) protože velkou část vývoje prodělávají mláďata v prenatálním vývoji (Brunjes 1990). Samice rodí poměrně malý vrh 1-5 mláďat, nejčastěji

však 2 (Young 1976), a po porodu následuje estrus postpartum (Dieterlen 1961 ex Peitz 1981, Peitz 1981). Mláďata se rodí osrstěná, den po porodu otevírají oči a jsou schopna pohybu na krátké vzdálenosti (Dieterlen 1963). Patří tedy mezi prekociální druhy, což je v rámci hlodavců výjimečné. Pohlavní dospělosti dosahují samci ve věku 55-65 dní a samice ve věku 45 dní. Samice rodí první mláďata přibližně ve stáří 100 dní (Peitz 1981).

Rodičovská péče

Péče o potomky se účastní také samci. Při porodu olizují částečně vytlačený plod, přidrží jej a tím zřejmě usnadňují jeho narození (Dieterlen 1962 ex Makin & Porter 1984). Samice kojí svoje i cizí mláďata. (Porter et al. 1980). Takovéto chování se vyskytuje převážně u dominantních samic. Submisivní samice se vyhýbá kontaktu jak s dominantní samicí, tak s jejími i s vlastními mláďaty. To naznačuje, že v přírodě je toto chování buď reciproční mezi všemi jedinci ve skupině, nebo se tak chová pouze jedna samice, která by měla být se všemi mláďaty dostatečně příbuzná (např. samice ve skupině jsou sestry) (Porter & Doane 1978).

Pro rozvoj paternálního rodičovského chování je důležitá předchozí zkušenost, samci dokáží rozeznávat vlastní a cizí mláďata (Makin & Porter 1984). Tráví hodně času se svými potomky převážně v době, kdy není přítomna matka (Makin & Porter 1984, Porter et al. 1980, Szjiarto et al. 1985). Svým chováním napomáhají ochraně, termoregulaci a redukci lokomoce mláďat, což udržuje kohezi rodiny. Vytváří tím také prostředí pro přenos sociální informace.

3.2 Proximální a ultimální příčiny změn v poměru pohlaví

Genetické určení pohlaví

U savců je primární určení pohlaví dáno geneticky neboli chromozomálně, a to samčí heterogamií. Samice mají pohlavní chromozomy XX a samci XY. Sekundární poměr pohlaví potomstva je roven poměru 1:1 (Kraak & Pen 2002). Výjimka existuje u lumíků *Dicrostonyx torquatus* a *Myopus schisticolor* a některých jiných hlodavců např. rod *Akodon*, kteří mají polymorfní pohlavní chromozomy. Tito hlodavci mají navíc chromozom X*, který potlačuje účinky samčího Y chromozomu. Jedinci s chromozomy X*Y jsou tedy samičího pohlaví a poměr pohlaví v populaci je posunut ve prospěch samic (Cockburn et al. 2002, Frank 1990).

Evolučně stabilní strategie sekundárního poměru pohlaví

Evolučně stabilní strategií přírodního výběru je za běžných podmínek stejná investice do potomků obou pohlaví, protože samci i samice produkují stejný počet potomků. Protože je produkce potomků samčího i samičího pohlaví obvykle přibližně stejně nákladná, není ve většině případů důvod jedno z nich upřednostňovat. Následkem toho je sekundární poměr pohlaví potomků (poměr pohlaví po porodu) přibližně 1:1 (Fisher 1930 ex Cockburn et al. 2002). Pokud by nastal případ, že by se poměr pohlaví odchýlil, budou po určité době ve výhodě ty rodičovské páry, které produkují vzácnější pohlaví, a rovnováha se opět brzy obnoví.

Fisherova teorie predikuje poměr pohlaví v celé populaci. To znamená, že na úrovni rodin nebo menších skupin se mohou objevovat výchyly, které nemají vliv na celkový poměr v populaci (Kolman 1960 ex Hardy 1997).

Primární a sekundární poměr pohlaví

U člověka je celkový poměr pohlaví po narození mírně vychýlen ve prospěch mužských potomků (51,46%) (Kirby et al. 1967). Přestože při oplození je poměr pohlaví 1:1, během období gravidity dochází k výrazným změnám, které jsou v desítkách procent. V časném období gravidity (prvních 16 týdnů) je v důsledku úspěšnější implantace samčích zygot poměr vychýlen směrem k samcům (56-70%). Během období organogeneze je tato výchylna snížena na konečný poměr pohlaví při narození. Po skončení období organogeneze se již odlišná mortalita samčích a samičích plodů neobjevuje (Kellokumpu-Lehtinen & Pelliniemi

1984). Z toho je patrné, že sekundární poměr pohlaví není v žádném případě přímým důsledkem primárního poměru pohlaví a nelze to tedy ani očekávat.

Většina savců má tedy sekundární poměr pohlaví 1:1. Odchylky se vyskytují pouze u několika řádů, ale i v rámci těchto řádů je většinou poměr pohlaví vyrovnaný a jen velice malé procento vykazuje nějaké změny. Přírodní výběr může tedy za určitých dobře definovaných podmínek upřednostňovat odchylky od poměru pohlaví 1:1. Existuje velké množství adaptivních hypotéz a modelů, které se tyto odchylky snaží vysvětlit.

Adaptivní hypotézy

Trivers-Willardova hypotéza

Asi nejznámější je Trivers-Willardova hypotéza (TW hypotéza) (Trivers & Willard 1973), která by měla platit pro polygamní druhy živočichů. Vychází z několika předpokladů:

1. Samice v dobré kondici je více schopna rodit a starat se o své potomky než samice ve špatné kondici. Na konci období rodičovské investice budou mít tedy matky s nejlepší kondicí nejzdravější, nejsilnější a největší mláďata.
2. Rozdíly v kondici mláďat na konci období rodičovské investice přetrvávají až do dospělosti.
3. Tyto rozdíly ovlivní reprodukční úspěch samců mnohem více než samic, tzn. dospělý samec v dobré kondici se bude pářit s velkým množstvím samic a vyřadí tak ostatní samce v kondici horší; zatímco dospělá samice v dobré kondici bude oproti ostatním jen mírně zvýhodněna.

Za těchto předpokladů zanechá dospělá samice, která plodí samce, více vnoučat než podobná samice, která by plodila samice. Pro dospělou samici ve špatné kondici je výhodnější plodit samice, protože zvýší její budoucí reprodukční úspěch více než potenciální samci (samec ve špatné kondici bude pravděpodobně reprodukčně neúspěšný). Naopak pro samici v dobré kondici je výhodnější rodit potomky samčího pohlaví, protože tito samci budou mít vzhledem ke své kvalitě hodně potomků.

Hypotéza local resource competition (lokální kompetice o vzácný zdroj, LRC)

Tato druhá nejznámější hypotéza byla formulována na základě pozorování afrických komb velkých (*Galago crassicaudatus*) (Clark 1978). Týká se živočichů žijících v sociálních skupinách, ve kterých se vyskytuje kompetice o nějaký vzácný zdroj mezi matkou a mládětem a mezi sourozenci. Tato kompetice zahrnuje pouze jedno pohlaví – v tomto

případě samice. Blízce příbuzné samice soutěží o vzácný zdroj hlavně v období pozdní gravidity a po porodu, kdy je jejich pohyblivost značně omezena. Samci takto omezení nikdy nejsou, takže samicím nekonkurují. Dcery zůstávají v mateřském okrsku déle než synové a po dosažení dospělosti sdílejí s matkou velkou část jejího okrsku. Dospělé samice mohou být velmi nepřátelské vůči nepřibuzným samicím, proto je skupina složena pouze z blízce příbuzných jedinců. Z těchto faktů vychází předpoklad, že samice zvýší svou fitness i fitness svých dcer tím, že bude plodit syny.

Ostatní hypotézy

Jak už jsem zmínila, existuje velké množství adaptivních hypotéz, které se snaží vysvětlit výchylky v poměru pohlaví (sex ratio, SR). Proto zde uvádím už jen stručný přehled, který je převzat od Cockburn et al. (2002):

1. Alokace pohlaví odráží výhodu produkce vzácnějšího pohlaví.
 - **Fisherova hypotéza.** Rodiče směřují k evolučně stabilnímu poměru pohlaví, kde investice do samců i samic jsou stejné (Fisher 1930 ex Cockburn et al. 2002).
 - Hypotéza homeostáze (**homeostasis hypothesis**). Rodiče odpovídají na nízký počet jednoho pohlaví produkcí pohlaví vzácnějšího (Verner 1965 ex Cockburn et al. 2002).
2. Rodiče v dobré kondici investují více do toho pohlaví, které bude mít za daných rodičovských investic vyšší reprodukční hodnotu.
 - **Trivers-Willardova hypotéza** v úzkém smyslu, viz výše (Trivers & Willard 1973).
 - Hypotéza výhody dcer (**advantaged daughter hypothesis**). V societách založených na seskupování samic mohou dcery získat podobné postavení jako jejich matka. Vysoce postavené samice plodí dcery a nízko postavené samice plodí syny, kteří jsou obvykle disperzní (Altmann et al. 1988 ex Cockburn et al. 2002).
 - Hypotéza přitažlivosti (**attractiveness hypothesis**). Pokud mohou samice zvýšit fitness svých potomků tím, že se páří s atraktivními partnery (mají životaschopnější a atraktivnější geny), tak takovýmto pářením dojde k nadprodukcí synů. Naopak při páření s neatraktivním partnerem budou rodit dcery (Burely 1981 ex Cockburn et al. 2002).

3. Ve skupinách, kde se vyskytuje odlišná pohlavní disperze, odráží rodičovská investice náklady nebo výhody. Filopatrické pohlaví zůstává dlouhou dobu v blízkosti matky.
 - Hypotéza lokální kompetice o pohlavní partnery (**local mate competition hypothesis**). V prostředí, kde žije více jedinců na jednom místě a dochází k páření mezi nimi navzájem, by měl být SR posunut více ve prospěch dcer. Toto uspořádání by mělo snižovat vzájemnou kompetici mezi samci, kteří se páří se svými sestrami (kompetice se zvyšuje s klesajícím počtem jedinců) (Hamilton 1967).
 - Hypotéza lokální kompetice o vzácný zdroj (**local resource competition hypothesis**), viz výše (Clark 1978).
 - Hypotéza lokální zvýšení (splátka) zdrojů (**local resource enhancement (repayment) hypothesis**). Ve skupinách, kde přítomnost filopatrických potomků zvyšuje fitness rodičů, je výhodné posunout SR ve prospěch filopatrického pohlaví (Silk 1983).
4. V případě omezení zdrojů investic mohou rodiče manipulovat poměrem pohlaví tak, aby snížili reprodukční ztrátu a/nebo zvýšili své šance na přežití a budoucí rozmnožování.
 - Hypotéza nákladů na reprodukci (**cost of reproduction hypothesis**). Samice ve špatné kondici by neměly investovat do pohlaví, které má vyšší nároky na zdroje. Minimalizují tak riziko neúspěchu nebo snížení počtu mláďat (Myers 1978).

Teorie postnatální manipulace

Manipulace poměrem pohlaví může nastat nejen před či při, ale také až po narození potomků (Maynard Smith 1980). Tato hypotéza vychází z předpokladů, že primární poměr pohlaví je jednotný a že fitness synů a dcer závisí na rodičovských investicích. Proto je evolučně stabilní odlišná investice do obou pohlaví:

a) Pokud je pro danou investici pravděpodobnost přežití samců větší než přežití samic, tak je evolučně stabilní strategií (ESS) investovat více do samic a naopak.

b) Jestliže má jedno pohlaví frekvenčně závislou složku fitness, tak budou mít jedinci přijímající nadprůměrnou investici lepší kondici a selekce podpoří větší investici do tohoto pohlaví.

c) Pokud může být rozpoznáno pohlaví potomka po určité míře investic, potom může být ESS investovat dále jen do určitého podílu pohlaví, které je v celkových investicích dražší a druhou část pohlaví opustit. Takové chování se může vyvinout pouze v případě, že míra investic vložených na počátku byla velice malou částí z celku.

Poměr pohlaví a velikost vrhu

Schopnost rodičovské investice nezávisí jen na reprodukčním úsilí (reproductive effort, RE), ale také na velikosti vrhu. Existuje optimální míra tohoto úsilí do jednoho mláděte (jednotka) bez ohledu na to, jaké množství RE má samice k dispozici (Smith & Fretwell 1974 ex McGinley 1984). McGinley (1984) a Williams (1979) upozorňují, že v některých případech může slabá samice investovat do jednoho mláděte více než silná samice. Samice s velkým množstvím RE může mít vrh se třemi mlád'aty, zatímco samice s nízkým RE jen jedno mládě. Tak např. stresované samice, jejichž RE je nižší než dvě jednotky, budou mít jen jedno mládě, ale mohou do něj „extra“ investovat a zajistit tak jeho vitalitu na konci období rodičovské péče. Pokud tato výhoda přetrvá až do dospělosti, potomek by měl být samec (viz předpoklad Trivers-Willardovy hypotézy). Z této úvahy vycházejí následující predikce (McGinley 1984): (1) Více samčích potomků by měly rodit stresované samice, které redukují velikost svého vrhu. (2) Zvýšený podíl samců by měl být společný pro malé vrhy.

Empirická evidence:

Clark et al. (1991) zjistili u pískomilů, že u vrhů porozených císařským řezem není korelace mezi velikostí vrhu a SR. Naopak u normálně porozených vrhů bylo zjištěno, že větší vrhy obsahují signifikantně více samic než vrhy menší. Z těchto výsledků vyplývá, že k manipulaci dochází až po porodu. Stejnou korelaci mezi velikostí vrhu a SR našli i Huck et al. (1990) u křečka.

Binomická distribuce vrhů

Mezi zajímavé jevy patří zastoupení pohlaví v jednotlivých vrzích. Uspořádání by mělo být podle binomického rozdělení, kdy jsou extrémní poměry pohlaví ve vrhu (pouze samice nebo pouze samci) zastoupeny nejméně a naopak vrhy se stejným rozložením pohlaví nejvíce. Odchylek od tohoto uspořádání si všimá více autorů, např. James (1975) uvádí, že u králíků, myši a prasat se u většího vrhu málo vyskytují unisexuální vrhy a poměr pohlaví je velmi často 1:1 (sub-binomické rozdělení, *underdispersion*). Častější vyrovnaný poměr pohlaví byl

zaznamenán také u myšic (Frynta & Žižková 1994), křečků (Huck et al. 1990), myší (Clark et al. 1991, Krackow 1992, 1997b) a pískomilů (Clark et al. 1991).

Toto zjištění je překvapující, protože pokud k manipulaci dochází (tzn. některé samice rodí samčí a jiné samičí potomky), tak by dalo očekávat opačné vychýlení ve prospěch unisexuálních vrhů (super-binomické rozdělení, *overdispersion*).

Přestože jsou známy různé odchylky od binomického rozdělení, nebyly dosud popsány mechanismy, které by tyto výchyly způsobovaly. Navíc u distribuce *underdispersion* si není snadné takovýto mechanismus ani představit. Zatím tedy nebyla formulována teorie, která by tyto jevy komplexně vysvětlovala.

Proximální mechanismy ovlivňující poměr pohlaví

Pohlaví u savců je tedy určeno geneticky, pohlavními chromozomy – samci jsou heterogametičtí (XY) a samice homogametické (XX).¹ Zákonitostmi Mendelovského dělení pohlavních chromozomů je dán primární SR 1:1.

Načasování oplození a páření

Vliv na poměr pohlaví může mít také načasování oplození, kdy poměr pohlaví závisí na tom, zda k páření dojde v rané či pozdní fázi estru.

Empirická evidence:

U jelenců má oplození v časně fázi ovulačního cyklu za následek posunutí poměru pohlaví směrem k samicím, zatímco pozdní oplození ve prospěch samců (Verme & Ozoga 1981). Stejný posun v poměru pohlaví se objevuje u některých kmenů laboratorních myší v závislosti na načasování páření (Krackow & Burgoyne 1998). Závislost poměru pohlaví na načasování reprodukce byla zjištěna také u laboratorních kryš (Hornig & McClintock 1996), u křečků (Huck et al. 1990), jezevců (Dugdale et al. 2003), skotu (Martinez et al. 2004), makaků (Paul & Kuester 1987) a lidí (James 1980a).

Rodičovské hormony

S načasováním oplození bezprostředně souvisí také hladiny gonadotropinu a steroidních hormonů, které se během ovulačního cyklu mění. Hladina pohlavních hormonů v krvi rodičů

¹ Přítomnost 2 kopií chromozomu X u samic a jedné u samců je vyrovnána inaktivací jednoho z nich (kompenzace) (Cockburn et al. 2002). Kompenzace u placentálů spočívá v tom, že každý jedinec je jakousi mozaikou tkání, které se liší tím, že jejich inaktivní X chromozom je buď maternálního nebo paternálního původu. U vačnatců pocházejí všechny inaktivní X od otce a inaktivace je neúplná a méně stabilní (Graves 1996 ex Cockburn et al. 2002).

je důležitá v okamžiku, kdy dojde k oplození (James 1980a, James 1980b ex James 1996). Poměr pohlaví se zvýší, když je vysoká hladina testosteronu a estrogenu. James (1996) tímto zdůvodňuje, že alespoň určitá míra změny poměru pohlaví je způsobena mechanismy, které působí v okamžiku početí, a ne pohlavně specifickou mortalitou zárodku (ta je spojena s hladinami steroidních hormonů během gravidity). Hladina hormonů v době početí by mohla být klíčovým faktorem i v době před oplozením.

Vliv intrauterinní pozice

U myši domácí byl zjištěn vliv dřívějšího intrauterinního umístění (IUP – intrauterine position) matky na SR jejích mlád'at a jejich anogenitální vzdálenost (AGD – anogenital distance) (Vandenbergh & Huggett 1994). Samice s IUP mezi 2 samci (2M), vedle 1 samce (1M) a vedle 2 samic (0M) měly různé SR svého prvního vrhu. 2M samice měly nejvyšší a 0M samice nejnižší podíl samců. Tato tendence pokračovala i ve 2. vrhu. 2M samice tedy rodily signifikantně více samců než 0M samice. AGD měla také významnou rostoucí tendenci od 0M k 2M samicím. Stejný vliv IUP matky na poměr pohlaví jejích potomků byl zjištěn i u pískomilů (Clark & Galef 1995). Naopak Dušek (2003) neprokázal u myši domácích vliv AGD samice na poměr pohlaví potomků.

Teoretické fyziologické mechanismy ovlivňující primární poměr pohlaví

Bylo navrženo několik hypotéz, které proximálně vysvětlují vychýlený poměr pohlaví, ale žádná z nich zatím nebyla pečlivě testována. Hypotézy nejsou vzájemně exklusivní, protože v rámci jednoho druhu může působit více mechanismů, které se pak také mohou lišit interspecificky. Tyto mechanismy se dělí do dvou základních skupin podle toho, zda působí před početím nebo až v období po oplození (podle Krackow 1995a a Rosenfeld & Roberts 2004):

1. Před oplozením

- Spermie jednoho pohlaví mohou mít odlišnou pohyblivost nebo přímější cestu k oocytu. To závisí na podmínkách v reprodukčním traktu samice, např. na stavu dozrávajícího oocytu (Gutiérrez-Adán et al. 1999) nebo na vaginálním pH, které se mění v průběhu estrálního cyklu (Pratt et al. 1987 ex Rosenfeld & Roberts 2004). Záleží tedy na tom, v které fázi cyklu dojde k oplození.
- Po dosažení vajíčka mohou mít spermie jednoho pohlaví větší úspěšnost při oplození. K tomu dochází v důsledku např. nemoci, postavení ve společnosti (člověk) nebo léčby hormony (James 1998). Tato rozdílná úspěšnost může také

záviset na podmínkách v reprodukčním traktu samice a propustnosti *zony pellucidy*, a tudíž také na načasování oplození. V závislosti na stavu dozrávání vajíčka při oplození může oocyt selektivně upřednostňovat spermie jednoho pohlaví (Dominko & First 1997). Zuccotti et al. (2005) ale experimentálně dokázali, že savčí oocyty v selekci X- nebo Y- nesoucích spermií roli nehrají.

2. Po oplození

- Odlišnosti ve vývoji nebo v citlivosti XX a XY embryí mohou být příčinou selektivní ztráty embrya jednoho pohlaví před placentací. Takováto selekce by mohla působit pomocí nutričních složek nebo pomocí vývojové asynchronie mezi embryi a dělohou (Krackow 1995b, 1997a). Tato hypotéza se týká asymetrie rychlosti vývoje mezi embryi (resp. blastocystami) obou pohlaví a stupněm vývoje dělohy. Byla formulována na základě několika studií (Krackow 1990, 1992, 1997b,c, Krackow & Gruber 1990, Krackow & Hoeck 1989) a poté byla také cíleně testována (Krackow & Burgoyne 1998, Krackow et al. 2003). Je známo, že samčí blastocysty se vyvíjejí rychleji než samičí. Pokud děložní synchronizace zvýhodňuje rychlý vývoj, měli by převládat ve vrhu samci, a pokud pomalý vývoj, měly by převládat samice. Posunu v poměru pohlaví v závislosti na hypotéze vývojové asynchronie lze dosáhnout množstvím změn různých faktorů (populační struktura, postavení samice, reprodukční podmínky, sexuální vyčerpání, stres, sezóna, výživa a klimatické podmínky).
Současné výzkumy zabývající se rolí glukózy po oplození ukázaly, že vyšší hladina glukózy v krvi matky podporuje vývoj samčích blastocyst a naopak inhibuje vývoj samičích blastocyst. Hladina glukózy se tedy jeví jako další možný mechanismus, který ovlivňuje poměr pohlaví (Cameron 2004, Gutiérrez-Adán et al. 2001, Kimura et al. 2005, Larson et al. 2001).
- Poslední možností, jak ovlivnit poměr pohlaví, je selektivní resorpce nebo potrat plodů, kdy dochází k redukci velikosti vrhu ve prospěch zvýšení rodičovského fitness (ponechané pohlaví má vyšší pravděpodobnost reprodukčního úspěchu) (Bacon & McClintock 1999, Gosling 1986, Hornig & McClintock 1996, Peaker & Taylor 1996, Pratt & Lisk 1989).

3.3 Poměr pohlaví u hlodavců – empirické ověření adaptivních hypotéz

Hlodavci jsou vhodným a často užívaným modelem při ověřování různých hypotéz vysvětlujících posuny v poměru pohlaví. Mnohaleté zkušenosti s laboratorním chovem a jejich krátký životní cyklus umožňují snadné pozorování i několika generací. Hlodavci se vyznačují velkou plodností, liší se stupněm vývoje mlád'at (různá míra altriciálnosti) a také mírou účasti samce v péči o potomstvo. Rodí většinou více mlád'at a mohou tedy snadno manipulovat s investicí připadající na jedno mládě. Lze tedy teoreticky předpokládat, že k manipulaci s poměrem pohlaví může z různých důvodů docházet.

3.3.1 Myši rodu *Mus*

Myši jsou kosmopolitní savci, kteří jsou adaptováni k životu za různých podmínek. Normálně tvoří menší společenstva, jejichž základem je rodičovský pár a několik generací potomků. Obývají určité teritorium a hierarchie je přesně definována. Během roku mohou mít 5-10 vrhů a jejich reprodukční potenciál patří u savců mezi největší (Kotenkova & Bulatova 1994). Míra prenatalní investice matky do jednoho mláděte není velká, proto lze očekávat regulaci poměru pohlaví prenatalně i postnatalně.

Trivers-Willardova hypotéza

Clutton-Brock & Iason (1986) shrnuli výsledky dostupných studií a zjistili, že samice hlodavců mají tendenci snižovat SR v závislosti na různých formách stresu.

K posunům SR dochází např. účinkem stresu potravního, který je v korelaci s kondicí samice (Wright et al. 1988). Autoři testovali tuto hypotézu u myší domácích u třech typů potravní dostupnosti (*ad libitum*, 80% a 65% *ad libitum*). Skupina s 65% dietou měla nejnižší SR (nejméně samců), což je v souladu s TW hypotézou, ale nejvyšší SR měla skupina s 80% dietou.

Potravním stresem u myši domácí (laboratorní i divoké) se zabývali také Meikle & Drickamer (1986). Přerušili dodávání potravy v období před pářením na jeden nebo dva týdny. Myši, které neměly dostupnou potravu týden, měly posunutý SR potomstva ve prospěch samic (SR=40% pro divoké a 46% pro laboratorní). U myší s dvoutýdenní přestávkou se ale žádná výchylka neprojevila. Tyto výsledky ukazují, že se myši po týdnu bez potravy chovají jinak, než když jsou bez potravy déle. Autoři tato fakta podpořili i popisem chování zvířat. Zatímco po týdnu bez potravy byly samice letargické, tak v druhém

týdnu se aktivitou blížily kontrolní skupině. Manipulace tedy nesouvisí s momentální ztrátou energie, ale spíše má nedostatek potravy vliv na psychiku, která se může měnit podle aktuálních podmínek. Tyto výsledky jen částečně podporují TW hypotézu. Další experiment autorů Meikle & Thornton (1995) byl také založen na omezení potravy před pářením a během gravidity. Obě skupiny potravně stresovaných myší měly vrhy se SR posunutým k samicím (SR=42% a 44%), zatímco kontrolní skupina měla SR posunutý ve prospěch samců (SR=55%). Vliv potravního stresu před obdobím páření zkoumal také Dušek (2003) a nezaznamenal posun v poměru pohlaví potomků.

Zajímavý experiment provedl Maestripieri (1991), který uspořádal mláďata myši domácí krátce po narození do skupin po deseti (pouze samci=MM, pouze samice=FF a samci:samice=1:1=MF). Zkoumal chování samice k mláďatům, její reakce na příchod cizího samce a zaznamenával agresivní chování. Samice krmené *ad libitum* vykazovaly vyšší míru agresivního chování u MM vrhů. Samice omezené potravně redukovaly velikost vrhu, protože by nemohly všechna mláďata úspěšně odchovat. U MF skupin to bylo 56% samců a celkově u MM skupin byl tento jev častější než u MF a FF skupin. Samice od MM vrhů projevovaly vyšší tendenci redukovat počet jedinců ve vrhu, což je v souladu s TW hypotézou, ale hypotéza nekorespondovala s výsledky u FF vrhů.

3.3.2 Ostatní Myomorpha

U samic těchto drobných hlodavců je stejně jako u myší vysoká rozmnožovací schopnost a malá prenatalní investice (plodí větší množství malých mláďat), takže lze předpokládat prenatalní i postnatalní regulaci SR.

Trivers-Willardova hypotéza

Lamb & Aarde (2001) sledovali vliv potravního stresu na SR u krysy (*Mastomys coucha*). Autoři testovali tři typy stravy, která obsahovala stejné množství všech výživných komponent kromě obsahu stravitelných proteinů, který se měnil v závislosti na variantě pokusu (10%, 15% a 20%). Tyto proteiny ovlivňují velikost těla samice, tzn. i její kondici. Pouze u 20% dietní hladiny byl SR signifikantně vychýlený ve prospěch samců (SR=56,0%), což podporuje TW hypotézu.

Blumberg et al. (1992) sledovali dva po sobě následující vrhy u samic potkana (*Rattus norvegicus*). Mezi těmito dvěma vrhy existuje v důsledku asynchronního rozmnožování samic kompetice. Naopak ke kompetici dochází velice zřídka, pokud se samice rozmnožují

synchronně. Na základě TW hypotézy by měl být uspořádán SR podle toho, zda ke kompetici dojde (SR ve prospěch samic) či nikoli (SR ve prospěch samců). Odchylka byla nalezena pouze u vrhů vystavených kompetici (92% vrhů s poměrem pohlaví vychýleným k samicím).

Lacy & Horner (1997) zkoumali vliv inbreedingu u australského potkana (*Rattus villosissimus*). Ve své hypotéze formulovali inbreeding jako možný stresor, který by mohl způsobit změny v SR. Celkový poměr pohlaví se signifikantně nelišil od 1:1 (SR=47%), ale byl zaznamenán vztah mezi SR a velikostí vrhu, protože v malých vrzích bylo 45% samic a ve větších 54% samic.

Eurasijští křečci (Cricetinae) – vyznačují se mimořádně velkou plodností a nízkou prenatalní investicí samice.

Labov et al. (1986) provedli u křečka zlatého (*Mesocricetus auratus*) podobný experiment jako Meikle & Thornton (viz výše), ve kterém omezili samicím potravu během laktace nebo během gravidity i laktace. Poměr pohlaví jejich mláďat se signifikantně lišil u omezení v obou obdobích (SR=40,7%) a v období postpartum se ještě snížil (SR=34,0%). Samice jsou tedy schopny manipulovat SR a v postnatálních investicích zvýhodňují dcery, které vyžadují méně nákladů.

Huck et al. (1986) testovali uspořádání SR u křečka zlatého. Kontrolní skupina samic byla po celou dobu krmena *ad libitum* a dále byly samice rozděleny na tři další skupiny. Byla jim omezena potrava 1.-25. den po narození, 25.-50. den po narození a 1.-50. den po narození. Jinak byly tyto samice krmeny *ad libitum* a asi po třech měsících byly spářeny. Procento samčích potomků bylo vyšší u kontrolní skupiny (SR přibližně roven 1:1) než u všech experimentálních skupin a SR se významně nelišil mezi jednotlivými potravně omezenými skupinami. Převaha samic u těchto skupin je výsledkem neznámé maternální manipulace a je příkladem TW hypotézy. Autoři potvrzují, že toto uspořádání se přenáší i do další generace, přestože tyto samice už nebyly vystaveny potravnímu stresu (Huck et al. 1987).

Američtí křečci (Sigmodontinae) – ekologicky nahrazují myši a krysy; vyznačují se také mimořádně vysokou plodností a nízkou prenatalní investicí samice.

McClure (1981) zkoumala chování samic křečka floridského (*Neotoma floridana*), které byly po porodu krmeny *ad libitum* nebo jim byla potrava omezena. Po porodu se SR nelišil od 1:1, přestože všechny samice byly ve výborné kondici a dal by se očekávat posun SR ve prospěch samců. V době laktace se u potravně omezených samic snižovaly investice do samčích

potomků, došlo ke zvýšení mortality, sníženému růstu a SR se upravil na 40%. Toto chování koresponduje s TW hypotézou. V podobném pokusu, ale s *Onychomys leucogaster* nebyla prokázána pohlavně specifická míra investic potravně omezených samic (Sikes 1996).

Moses et al. (1995) zaznamenali vliv věku matky na SR mláďat. Materiál tvořilo 78 vrhů od ročních a dospělých samic křečka (*Neotoma cinerea*). Roční samice měly nezměněný SR, ale u dospělých samic byla prokázána pozitivní korelace váhy samice a SR posunutým ve prospěch samců.

Vliv teploty a srážek na SR byl zaznamenán u křečka *Peromyscus maniculatus bairdii* (Myers et al. 1985). Vysoké jarní teploty měly za následek větší vrhy s vyšším podílem samic a naopak vysoké teploty na podzim menší vrhy s vyšším podílem samců. Tendence měnit SR během sezóny se objevila i u křečka *P. maniculatus borealis* (Havelka & Millar 1997), naopak vliv potravního stresu zaznamenán nebyl (McAdam & Millar 1999).

Vliv sezonality na SR byl zjištěn i u křečka *P. leucopus*. Samice rodí na jaře více samců (60%) a na podzim naopak více samic (SR=38%) (Goundie & Vessey 1986).

Duquette & Millar (1998) zkoumali SR u křečka *P. mexicanus*. Tento křeček má nízký reprodukční potenciál, a proto je strategie uspořádání SR velmi náročná a riskantní. Autoři nezjistili v závislosti na potravě, teplotě a množství srážek žádnou signifikantní odchylku v SR.

Hypotéza local resource competition (LRC)

Hraboši se odlišují od výše zmíněných hlodavců, protože jejich populační hustota není konstantní, ale dochází pravidelně k jejich velkému přemnožování. Jejich sociální systém je flexibilní, samice jsou filopatrické a samci disperzní. Matka a její dcery žijí tedy pohromadě a vzájemně kooperují. Tento systém je výhodný při nízkých populačních hustotách, protože přítomnost dcer zvyšuje reprodukční úspěch matky. Naopak při vysoké populační hustotě dochází ke konkurenci a je výhodné plodit syny (Lambin 1994, Aars et al. 1995).

Korelaci mezi posunem SR a sezónním zvýšením populační hustoty zaznamenal Lambin (1994). Při přemnožení hrabošů *Microtus townsendii* se SR nelišil, ale při nízké hustotě se rodilo signifikantně více samicích potomků (1. rok: SR=66% a 3. rok: SR=69%).

Aars et al. (1995) zkoumali SR u hraboše *Microtus oeconomus* v oblastech s fragmentovaným habitatem na různých úrovních prostoru i populací. Signifikantně odlišný SR ve prospěch samic byl shledán pouze jeden rok u jedné skupiny na území tvořeném malými fragmenty (SR=27,5%). Dále byl SR posunut k samicím u takových populací, kde se vyskytovaly soliterně se rozmnožující samice, tzn. že samice žije ve svém domovském

okrsku spolu se svými potomky samičího pohlaví a při vyšší populační hustotě tak dojde ke kompetici o zdroje. Při nízké denzitě je přítomnost dcer pro samici výhodná, protože zvyšují její reprodukční úspěch.

Změny v SR v závislosti na fluktuaci populací u hraboše *Microtus pennsylvanicus* zjistili i McShea & Madison (1986). Zatímco na jaře vrhy obsahovaly více samic (1. rok SR=38,5% a 2. rok SR=33,0%), na podzim tomu bylo naopak (SR=70,5% a SR=50,5%). K manipulaci dochází až po porodu, protože SR embryí na jaře a na podzim se významně neliší. Bylo zjištěno, že velké a těžké samice mají spíše malé vrhy s převahou dcer, ale lehké samice opačný trend nevykazovaly. Samicím se tedy vyplatí rodit dcery na jaře, když je nízká denzita a teritoria jsou volná. Naopak na podzim dochází mezi samicemi ke kompetici o prostor, proto plození dcer už výhodné není.

Podobnou práci u dvou druhů hrabošů ze severní a jižní lokality v Norsku provedli Hansson (1987) a Ims (1994). Oba zkoumali SR v laboratorních podmínkách. Hansson se zabýval výzkumem hraboše *Microtus agrestis* a zjistil posun SR u severních populací (59% samic) i u jižních populací (46% samic). Ims zjistil u hraboše *Microtus oeconomus* posun v SR pouze u populací severních (57,2% samic), jižní populace odchylku nevykazovaly (48,4% samic). Tyto posuny v celkovém poměru pohlaví potomků při narození jsou jen částečně vysvětlovány pomocí geografického modelu populační dynamiky u hrabošů, u nichž dochází k cyklickému přemnožování. Zatímco u hraboše *M. oeconomus* vykazují obě populace cyklickou dynamiku, tak u *M. agrestis* se tato dynamika objevuje jen u severních populací.

Koskela et al. (2004) doplňovali potravu během zimy a sledovali její vliv na kondici a následně na SR potomstva u hrabošů *M. agrestis*. Přestože nezaznamenali posun v SR oproti kontrolní skupině, samice s doplňovanou potravou rodily větší samčí potomky.

3.3.3 Sciuromorpha

Hypotéza helperů

Svišti horští (*Marmota marmota*) žijí v rodinných skupinách, které tvoří rodičovský pár (udržující teritorium) a více generací mláďat. Při páření je důležitá kooperace mezi jednotlivými členy. Přestože jsou monogamní, vyskytuje se u nich mimopárová paternita. Všichni jedinci sdílejí stejný domovský okrsek a hibernují pohromadě (Blumstein & Armitage 1999 ex Allainé et al. 2000).

Poměr pohlaví u svišťů horských je posunut ve prospěch samců v celé populaci. Pokud v rodině chybí helperi (pomocníci), tak samice rodí více samčích potomků. Existence tohoto uspořádání je vysvětlována pomocí hypotézy, že přítomnost samčích helperů zvyšuje přežívání potomků, takže pro rodiče je výhodnější plodit více samčích než samičích potomků (Allainé 2004, Allainé et al. 2000).

Hypotéza local resource competition (LRC)

Armitage (1987) studoval sviště *Marmota flaviventris*, kteří žijí také ve skupinách. Dospělý samec má harém samic, který tvoří jedna nebo více mateřských linií. Mladí samci odcházejí ze skupiny a mladé samice zůstávají. Díky tomu může samice porodit dcery, které budou reprodukčně úspěšné, u synů tento úspěch nemůže zajistit. Autor zkoumal vliv několika faktorů (velikost vrhu, věk samice, sociální struktura, sociální stav) na SR (n=446 mlád'at). Velikost vrhu prokazatelně SR neovlivnila, ale u malých vrhů byla tendence mít více samců a u větších více samic. U mladých matek byl pozorován trend rodit více samic. Signifikantní byl až SR u mladých samic v rámci mateřské linie (SR=35,6%). Naopak sociálně stresované samice rodily více samců než se předpokládalo. Tyto výsledky jsou v protikladu s předpověďmi hypotézy LRC (i TW hypotézy) a autor se domnívá, že samice plodí to pohlaví, které má vyšší pravděpodobnost budoucího reprodukčního úspěchu bez ohledu na náklady.

3.3.4 Caviomorpha

Tato různorodá starobylá skupina hlodavců se skládá z velkého počtu čeledí. Pro většinu jejích zástupců je typický dlouhý prenatalní vývoj a s tím spojená prekocialita mlád'at (Burda 1989). Matčina investice je tedy ve srovnání s většinou ostatních hlodavců vysoká. Předpokládá se tedy, že případná regulace SR by měla být prenatalní, protože pozdější manipulace by matku stála neúměrně mnoho energie.

Trivers-Willardova hypotéza

U morčete domácího (*Cavia porcellus*) byly zjištěny odchylky v SR v závislosti na velikosti vrhu. Samice, které byly chovány jednotlivě (samec byl přítomen pouze v období estru), rodily malé vrhy s převahou samců (SR=80%) nebo velké vrhy s převahou samic (SR=41%) (Peaker & Taylor 1996).

U nutrií (*Myocastor coypus*) je tedy vysoká prenatalní investice ze strany matky, protože hmotnost vrhu je oproti hmotnosti samice vysoká a mláďata se rodí velká. Gosling (1986) zjistil, že pokud vrh obsahoval převážně samičí potomky, docházelo k spontánním potratům. Tyto výsledky se týkaly především mladých samic, které měly velké tukové rezervy a rodily v létě. Asi ¼ mladých samic potratila své malé vrhy (tzn. velká embrya) složené převážně ze samic. Naopak velké i malé vrhy, které obsahovaly hlavně samce, potraceny nebyly. Potrat nastal okolo 13.-14. týdne gravidity (gravidita trvá 19 měsíců) a brzy poté došlo k opětovnému početí. Nový vrh byl signifikantně větší a embrya byla stejně velká jako ta předchozí (samice za tu dobu vyrostla a zvýšila své tukové rezervy). Došlo tedy ke zvýšení počtu samců (SR=73,2%), jelikož samice-matky měly dostatečné množství tukových rezerv, aby mohly být po potratu svého vrhu v krátké době znovu gravidní. Tato regulace je vysvětlována jako adaptace samice, která tak zvýší svůj budoucí reprodukční úspěch (TW hypotéza).

Shrnutí

Z výše uvedených studií lze shrnout, že výraznější rozdíly v poměru pohlaví potomků se objevují v následujících případech:

- V důsledku sezonality a populační hustoty u hrabošů rodí samice na jaře více samičích potomků, protože denzita je nízká a jsou volná teritoria. Naopak na podzim dochází mezi samicemi ke kompetici o prostor a je tedy výhodné родit samčí potomky.
- U nutrií je prenatalní investice samice vysoká; pokud je samice v dobré kondici a její vrh je malý se samičími potomky, samice tento vrh potratí a brzy dojde k opětovnému početí. Nový vrh je větší a je v něm více samčích potomků.
- V závislosti na načasování páření během estrálního cyklu se u křečků objevují odchylky v binomické distribuci vrhů a také v sekundárním poměru pohlaví. Pokud dojde k páření v časně fázi estrálního cyklu, samice rodí více samičích potomků a naopak páření v pozdější fázi estru vede k nadprodukci samců. Tato studie patří mezi nejlepší z hlediska velikosti materiálu, který tvořilo přes 850 vrhů.

4 Metodika

4.1 Materiál

Studovaným materiálem byly myši bodlinaté (*Acomys cahirinus*), jejichž zakládající jedinci byli odchyceni ve volné přírodě v lokalitě Abu Simbel v jižním Egyptě. Kolonie byla sice založena z malého počtu jedinců, ale poté byla držena dlouhodobě ve velkém počtu. V důsledku toho se neočekává, že by mezi jedinci byla nulová genetická variabilita. Studovaná zvířata byla umístěna v 55 skleněných akváriích o velikosti 60x50x40 cm a chována za standardních laboratorních podmínek s přírodním světelným cyklem. V každém akváriu byla podestýlka z hoblin, úkryt z květináče a větev na šplhání. Potrava (standardní krmivo pro potkany a myši ST1, pšenice, chléb, sezónně jablka a čerstvá tráva) i voda byly poskytovány bez omezení.

Struktura skupin

Do každého akvária byla dána zakládající skupina třech zvířat, což je výhodné uspořádání z hlediska rozmnožování (Young 1976). Tuto skupinu tvořili 2 blízce příbuzné samice (vlastní nebo nevlastní sestry) a 1 blízce nepříbuzný samec. Skupina byla založena ve stáří zvířat minimálně 3 měsíce, kdy dosahují pohlavní dospělosti. Po následující měsíce se skupina nechala volně množit. K manipulaci se strukturou skupiny docházelo při vysoké denzitě nebo v případě agresivních interakcí mezi jedinci, které se někdy objevovaly mezi zakládajícím samcem a jeho pohlavně aktivními samčými potomky (mezi samicemi se toto chování neobjevilo).

4.2 Sběr dat

Záznam jednotlivých vrhů

Akvária byla kontrolována každý 2.(3.) den. Pro každý nový vrh bylo zapsáno datum nálezů, počet mláďat ve vrhu a jejich pohlaví. Pohlaví bylo určeno na základě velmi dobře viditelných mléčných bradavek u samic, takže bylo dosaženo téměř 100% spolehlivosti. Doplňujícím znakem bylo porovnání anogenitální vzdálenosti, která sama o sobě může být nespolehlivým znakem. Každé mládě bylo potom individuálně označeno a zváženo (váhy

značky OHAUS LS 200 s přesností 0,1g). U některých mrtvých mláďat byla nalezena pouze část jejich těla, a proto se nedalo určit ani jejich pohlaví ani hmotnost. Dále byla určena matka vrhu na základě těchto znaků: krvavá či otevřená vagina, mléčné bradavky v laktaci, viditelná gravidita před porodem, případně vytahaná kůže; a zaznamenána její hmotnost.

Všichni jedinci byli individuálně značeni. Protože se neosvědčily různé typy barvení ani zastřihávání srsti, přešli jsme nakonec k metodě „toe-clipping“ (stříhání posledních článků prstů) na předních nebo zadních končetinách.

Za dobu od června 2003 do prosince 2004 bylo zaznamenáno 526 vrhů od 183 samic. Celkem se narodilo 1233 mláďat.



Obr. 1: Mláďe *A. cahirinus* jeden den staré.

Vztahy mezi jedinci

Vzhledem k individuálnímu značení všech zvířat byly známy přesné vztahy jedinců uvnitř rodinné skupiny (tzn. sourozenci z jednoho vrhu, sourozenci jedné matky). Pouze u skupin, které se skládaly z velkého počtu jedinců, bylo na základě výše zmíněných znaků někdy nemožné určit samici-matku.

Vážení mláďat

Všechna mláďata byla vážena v den nálezu vrhu. U vybraných vrhů, které zahrnovaly mláďata obou pohlaví, bylo vážení opakováno 35. a 90. den. Tyto hmotnosti slouží ke stanovení míry pohlavního dimorfismu ve velikosti těla.

4.3 Statistické analýzy

Struktura proměnných

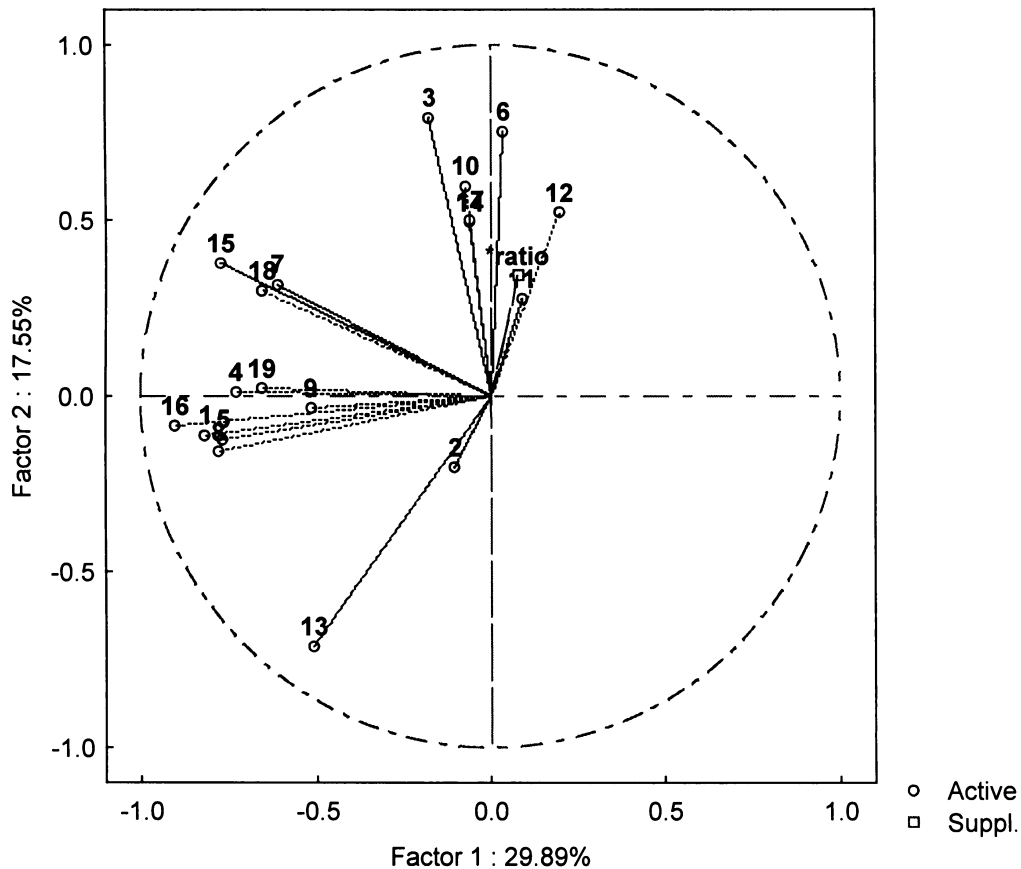
Pro každý vrh byly zaznamenávány následující proměnné:

- číslo skupiny
- číslo matky
- váha matky (g)
- věk matky² (dny)
- status samice
- pořadí vrhu samice
- pořadí vrhu ve skupině
- stáří skupiny
- měsíc narození
- počet rozmnožujících se samic ve skupině
- interval mezi 2 následujícími vrhy samice (dny)
- početí v estru postpartum
- velikost vrhu
- počet samců ve vrhu
- počet samic ve vrhu
- počet mláďat neurčeného pohlaví ve vrhu
- poměr pohlaví ve vrhu (podíl samců)
- počet dospělých samců ve skupině
- počet dospělých samic ve skupině
- operační poměr pohlaví (dospělých jedinců)
- počet všech samců ve skupině
- počet všech samic ve skupině
- celkový poměr pohlaví ve skupině
- počet juvenilních samců ve skupině
- počet juvenilních samic ve skupině

² V počáteční fázi experimentu muselo být stáří zvířat ze zakládající kolonie odhadnuto.

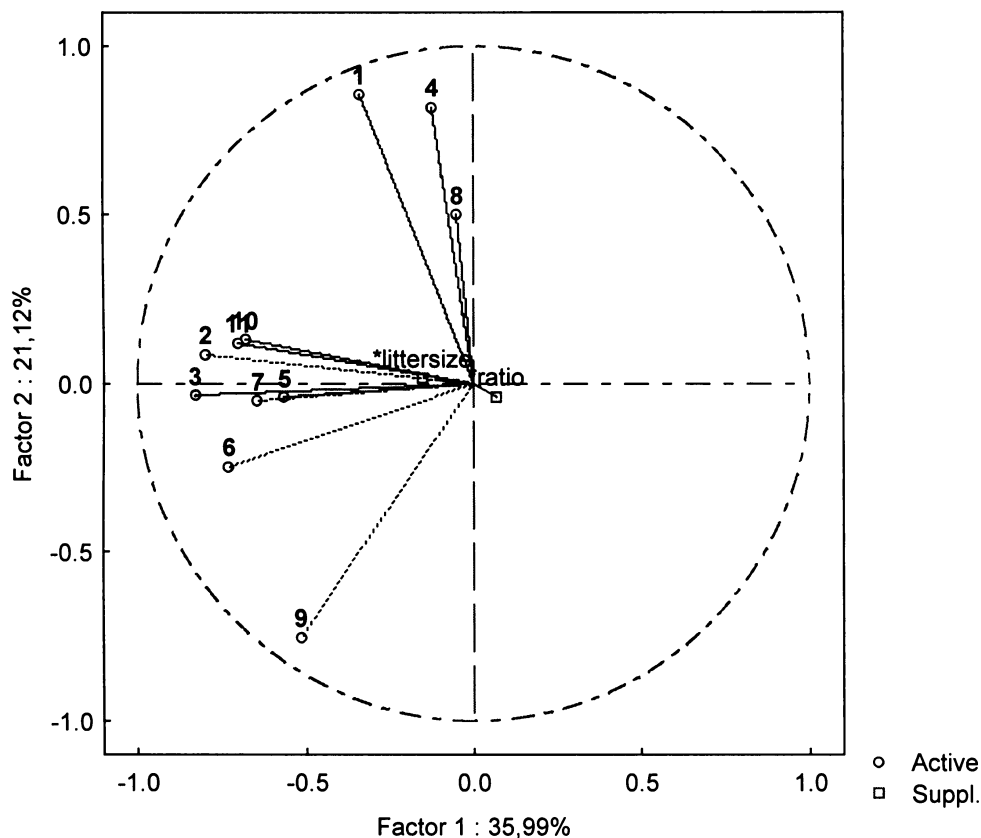
Grafické znázornění proměnných

Z důvodu lepší orientace ve velkém počtu možných vysvětlujících proměnných byla provedena analýza hlavních komponent, která ukazuje, že se možné vysvětlující proměnné dají rozdělit na dvě hlavní skupiny. PC1 vysvětluje 29.9% variance a PC2 17.6%. K PC1 přispívají zejména proměnné týkající se převážně samice-matky (věk, hmotnost, pořadí vrhu...) a k PC2 proměnné týkající se skupiny (stáří, počty jedinců různého stáří a pohlaví...). Primární data jsou uvedena v Příloze II (Tab. 13).



Obr. 2: Analýza hlavních komponent všech vysvětlujících proměnných pro *sex ratio* a *littersize* (1-vrh, 2-matka, 3-pořadí vrhu samice, 4-měsíc narození, 5-stáří skupiny, 6-věk matky, 7-počet adultních samců ve skupině, 8-počet adultních samic ve skupině, 9-počet rozmnožujících se samic, 10-interval mezi dvěma vrhy samice, 11-estrus postpartum, 12-hmotnost samice, 13-status samice, 14-operační poměr pohlaví, 15-počet všech samců ve skupině, 16-počet všech samic ve skupině, 17-celkový poměr pohlaví, 18-počet juvenilních samců, 19-počet juvenilních samic).

Protože některé proměnné spolu bezprostředně korelují, byly pro konečné analýzy vybrány jen ty z nich, které skupinu korelovaných proměnných zastupují. PC1 vysvětluje 35,9% variance a PC2 21,1%. K PC1 opět přispívají zejména proměnné týkající se převážně samice-matky (věk, pořadí vrhu, estrus postpartum) a k PC2 proměnné týkající se skupiny (stáří, počty jedinců různého stáří a pohlaví).

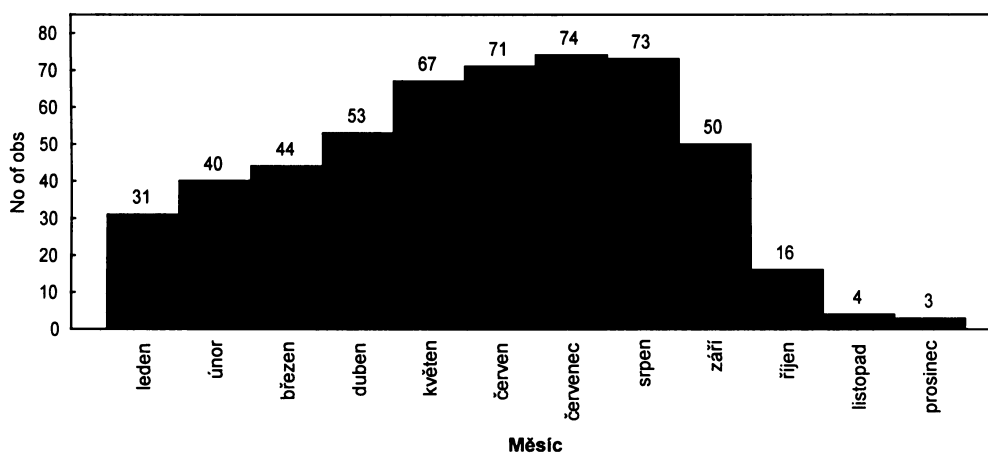


Obr. 3: Analýza hlavních komponent vysvětlujících proměnných použitých ve výsledných analýzách (1-pořadí vrhu samice, 2-měsíc narození, 3-stáří skupiny, 4-věk matky, 5-počet adultních samců ve skupině, 6-počet adultních samic ve skupině, 7-počet rozmnožujících se samic, 8-estrus postpartum, 9-status samice, 10-počet juvenilních samců, 11-počet juvenilních samic).

Distribuce proměnných

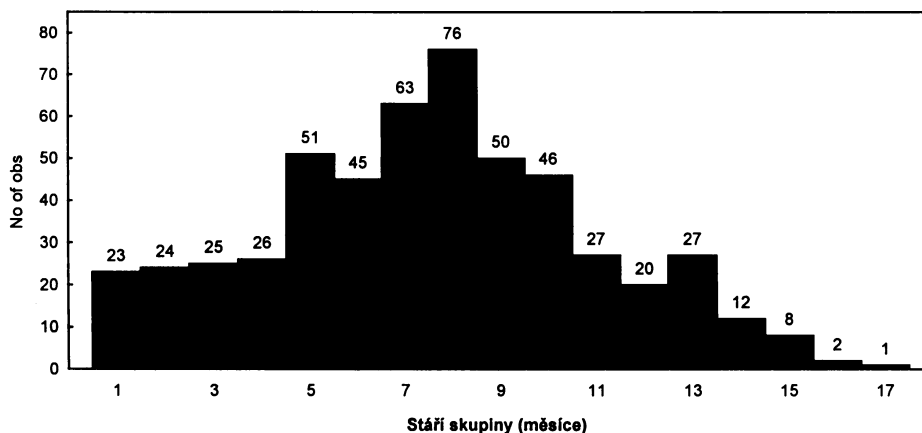
Celkový soubor zahrnuje velké množství proměnných s různým rozložením, které byly v případě potřeby kategorizovány nebo zlogaritmovány. Jak bylo řečeno výše, pro výsledné analýzy byly vybrány pouze některé. Korelační koeficienty těchto proměnných jsou uvedeny na konci této kapitoly (Tab.2).

Měsíc porodu (*Season*): Mláďata se nejvíce rodila od května do srpna, naopak v listopadu a prosinci nebyly zaznamenány téměř žádné vrhy (Obr. 4). Pro výsledné analýzy byly měsíce z kategorizovány podle ročních období (*4season*) (jaro, léto, podzim, zima).



Obr. 4: Histogram četností vrhů v jednotlivých měsících.

Stáří skupiny v měsících (*Groupage*): Se zvyšujícím se stářím skupin narůstá počet vrhů, nejvyšší počty vrhů byly ve skupinách starých 7-8 měsíců. Protože průměrná délka trvání skupiny byla jeden rok, u nejstarších skupin je četnost vrhů nízká (Obr. 5).



Obr. 5: Histogram četností vrhů v závislosti na stáří skupiny v měsících.

Počet dospělých samic (*AdFemales*): Nejčastěji se vyskytovaly dvě dospělé samice, které zakládaly skupinu (v několika případech došlo k úmrtí jedné z nich). Vyšší počet než 7 samic byl málo častý (viz Tab.1). Pro analýzy byla proměnná logaritmičtě transformována.

Počet rozmnožujících se samic (*BreedFemales*): Nejčastěji se rozmnožovaly dvě zakládající samice, později se do rozmnožování začaly zapojovat i jejich dcery (viz Tab. 1). Pro analýzy byly rozmnožující se samice rozděleny do dvou kategorií: pouze jedna (tj. zakládající samice, která se rozmnožila jako první tj. dominantní) a více než jedna množící se samice.

Počet juvenilních samic (*JuvFemales*): Zahrnuje počet samic ve skupině v době vrhu, které nebyly starší než 3 měsíce. Nejčastěji se objevovaly 0-4 samice, o vyšší počty se jednalo v případě, že se ve skupině množilo už více samic a měly několik vrhů v krátké době po sobě (viz Tab. 1). Pro analýzy byla proměnná logaritmičtě transformována.

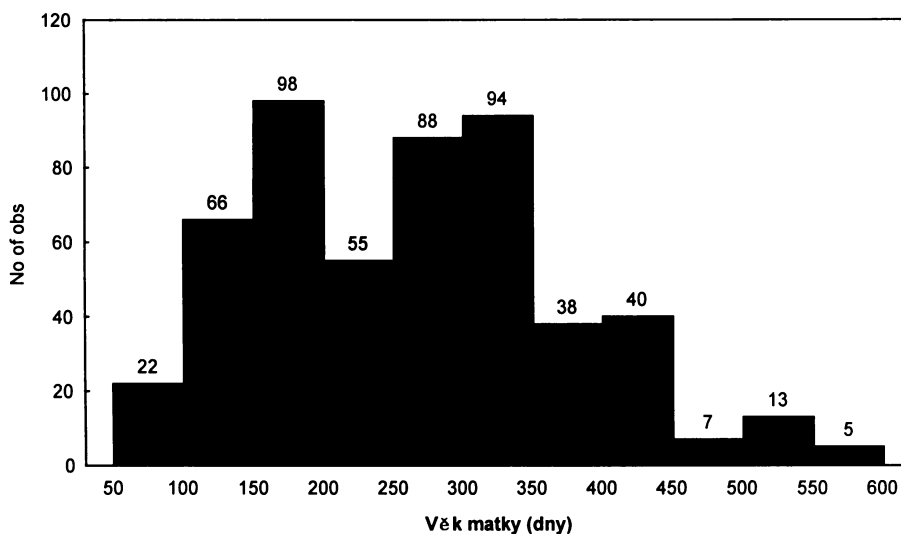
Počet dospělých samců (*AdMales*): Nejčastější počet dospělých samců je 1, protože skupina se zakládala s jedním samcem a trvalo určitou dobu, než dospěli i jeho potomci (viz Tab. 1). V případě agresivních interakcí musel být počet samců regulován. Pro analýzy byly vytvořeny tři kategorie: pouze jeden (tj. zakládající), dva nebo tři (tj. i jeho potomci), více než tři dospělí samci.

Počet juvenilních samců (*JuvMales*): Zahrnuje počet samců v době vrhu, kteří nebyli starší než 3 měsíce. Nejčastější počet byl 0-4, vyšší počty se objevovaly v případě, že se ve skupině množilo už více samic a měly několik vrhů v krátké době po sobě (viz Tab. 1). Pro analýzy byla proměnná logaritmičtě transformována.

Tab. 1: Počty vrhů v závislosti na jednotlivých kategoriích počtu samců a samic ve skupině. Nejvyšší hodnota každé proměnné je vyznačena tučně.

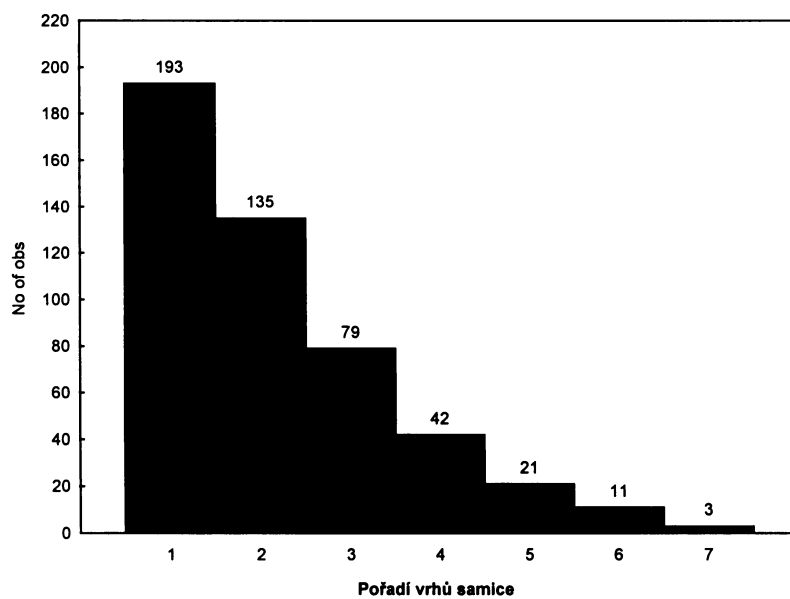
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11 a více
AdFemales		6	167	69	52	80	56	31	18	17	14	13
BreedFemales		66	162	97	71	64	34	20	8	1		
JuvFemales	107	78	66	61	71	49	33	25	12	15	1	5
AdMales		248	82	55	47	30	26	10	12	7	6	
JuvMales	101	90	75	88	47	38	34	34	8	7		1

Věk matky (*MotherAge*): Samice se začínají rozmnožovat ve stáří 3 měsíců, nejčastěji se množily ve věku 100-350 dní (tj. přibližně ve stáří 3-10 měsíců) (Obr. 6).



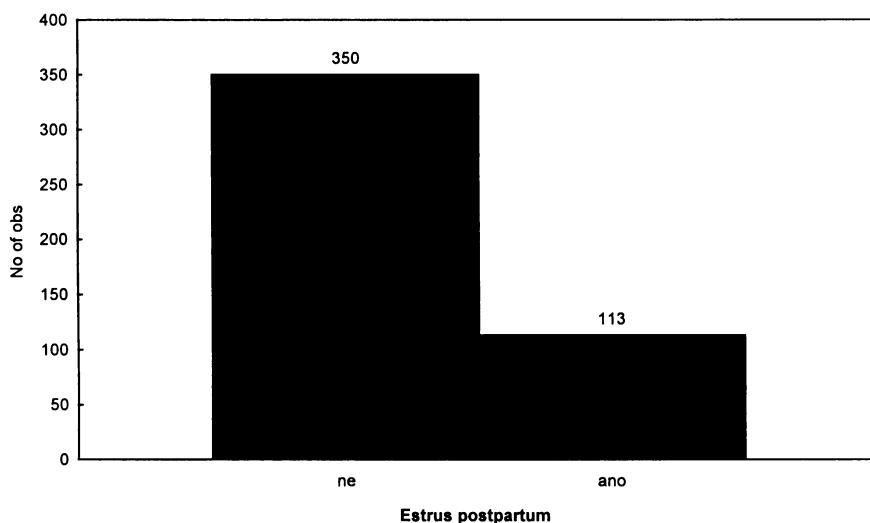
Obr. 6: Histogram četností vrhů v závislosti na stáří samice při porodu.

Pořadí vrhu u samice (*Order*): Většina samic měla jeden nebo dva vrhy, se zvyšujícím se pořadím počet vrhů nápadně klesá, maximální počet vrhů u jedné samice je 7 (Obr. 7). Pro analýzy byla proměnná logaritmičsky transformována.



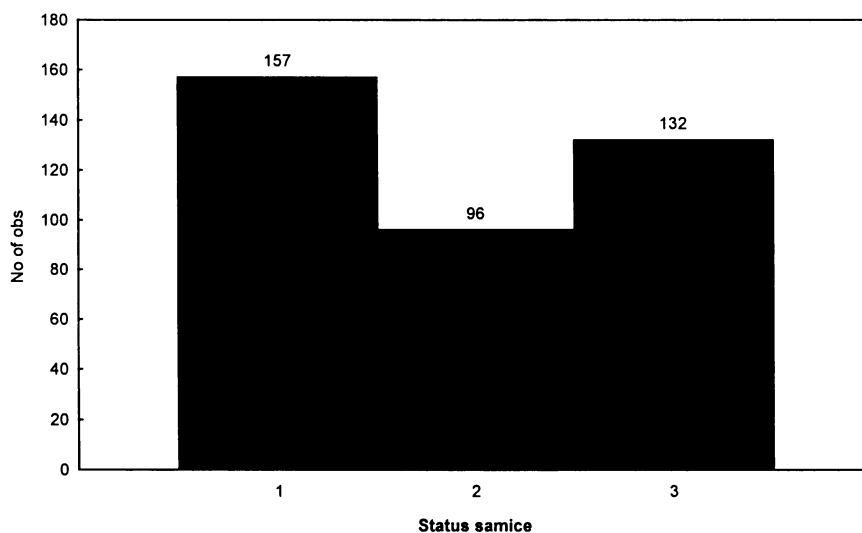
Obr. 7: Histogram četností vrhů v závislosti na pořadích vrhů samic.

Estrus postpartum (*Postpartum*): Pokud byl interval mezi dvěma porody u jedné samice 40 dní nebo kratší, byl druhý vrh počat v estru postpartum. Pokud byl interval delší, k oplození došlo v dalším normálním estrálním cyklu. Do této kategorie byly řazeny i samice, které porodily svůj první vrh (Obr. 8).



Obr. 8: Histogram četností vrhů v závislosti na početi vrhu v estru postpartum.

Status samice (*Status*): Samice byly rozděleny dle následujících kritérií: status 1 má zakládající samice, která se rozmnožila jako první (je dominantní), status 2 druhá zakládající samice a status 3 všechny dcery těchto zakládajících samic. Dominantní samice se rozmnožovaly nejčastěji (Obr. 9).



Obr. 9: Histogram četností vrhů v závislosti na statusu samice.

Tab. 2: Spearmanovy korelační koeficienty proměnných.

	Order	Season	Groupage	MotherAge	AdMales	AdFemales	BreedFemales	Postpartum	Status	JuvFemales	JuvMales
Order		0,000	0,003	0,000	0,153	0,395	0,649	0,000	0,000	0,000	0,000
Season	0,000		0,000	0,243	0,000	0,000	0,000	0,048	0,000	0,000	0,000
Groupage	0,003	0,000		0,000	0,000	0,000	0,000	0,438	0,000	0,000	0,000
MotherAge	0,000	0,243	0,000		0,030	0,017	0,777	0,010	0,000	0,000	0,000
AdMales	0,153	0,000	0,000	0,030		0,000	0,000	0,503	0,000	0,000	0,000
AdFemales	0,395	0,000	0,000	0,017	0,000		0,000	0,075	0,000	0,000	0,000
BreedFemales	0,649	0,000	0,000	0,777	0,000	0,000		0,129	0,000	0,000	0,000
PostPartum	0,000	0,048	0,438	0,010	0,503	0,075	0,129		0,000	0,001	0,017
Status	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,000	0,000
JuvFemales	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000		0,000
JuvMales	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	

Zpracování dat

Poměr pohlaví ve vrhu

Data byla nejdříve zpracována ve formě tabulky pro každé narozené mládě (binární data) v programu Statistica 6.0 metodou *Generalized Linear Models* (GLZ), s volbou binomické distribuce a logit link function. Z důvodu zanedbání faktoru identity vrhu je tento model nekorektní a může způsobit statistické signifikance, které nejsou relevantní. Tento postup není chybný pouze v případě, že nebude nalezena statistická signifikance. Statisticky významná odchylka by pak pravděpodobně nebyla nalezena ani v následném korektním modelu.

Protože jsou data strukturována hierarchicky, je potřeba pro korektní analýzu použít metodu *Generalized Linear Mixed Models* (GLMM) (doporučují Krackow & Tkadlec 2001). Používání této metody není triviální, proto po navržení designu modelu provedl vlastní výpočet Doc. RNDr. Petr Šmilauer, PhD. v programu R 2.1.0. Data byla analyzována ve formě tabulky pro jednotlivé vrhy, v modelu byla zvolena binomická distribuce a logit link function. Proměnné *Skupina* a *Matka* jsou faktory s náhodným efektem. Byl fitován pevný model s těmito prediktory: *Order* (pořadí vrhu dané matky), *Groupage* (stáří skupiny), *MotherAge* (stáří matky), *AdMales* (počet dospělých samců), *AdFemales* (počet dospělých

samic), *Postpartum* (jako faktor s hodnotami 0 nebo 1), *Status* (faktor s hodnotami 1, 2 nebo 3), *Littersize* (počet mlád'at ve vrhu), *JuvMales* (počet juvenilních samců), *JuvFemales* (počet juvenilních samic), *BreedFemales* (počet rozmnožujících se samic jedna nebo více) a *4season* (4 roční období).

Do tohoto modelu byly zahrnuty pouze kompletní záznamy tj. 384 vrhů. K další redukci (o 3 vrhy) došlo po vyřazení vrhů, kde součet samců a samic ve vrhu byl roven 0 (jednalo se o mlád'ata s neurčeným pohlavím).

Velikost vrhu

Velikost vrhu byla analyzována v programu Statistica 6.0 metodou *General Linear Models* (GLM), s volbou normální distribuce. Odchyly od binomické distribuce byly určeny neparametrickými metodami.

Výpočet míry pohlavního dimorfismu ve velikosti těla

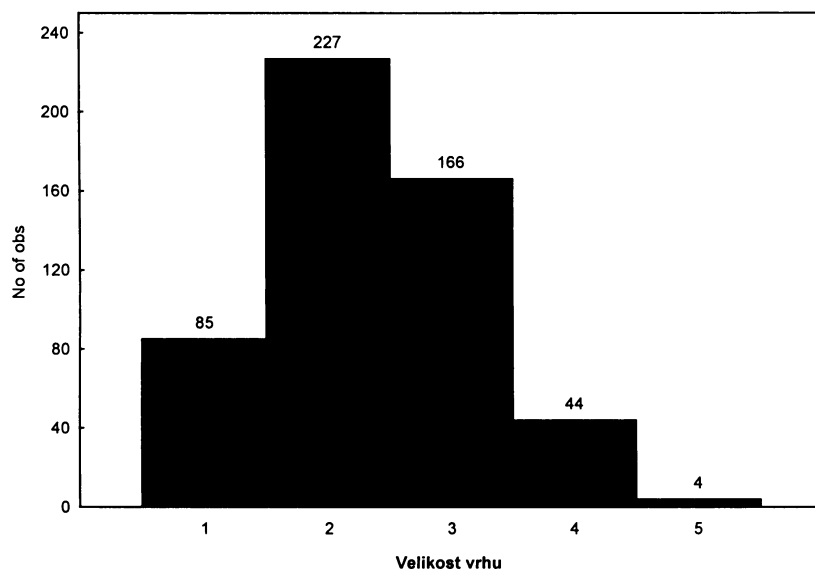
Index pohlavního dimorfismu se zjišťoval u jedinců ve věku 35 ± 1 a 90 ± 1 dní (podle Dewsbury et al. 1980, Dewsbury & Hodges 1987). Soubor původně zahrnoval hmotnosti mlád'at ze 35 vrhů, ale u pěti vrhů se minimálně jedno mládě nedožilo věku 90 dní. Analýza tedy zahrnuje 30 vrhů. Pro výpočet byla nejdříve zjištěna průměrná hmotnost samců (M) a samic (F) v každém vrhu, a následně difference těchto hmotností. Z difference byla vypočtena míra dimorfismu (Lovich & Gibbons 1992, Smith 1999):

1. jestliže je hmotnost $M \geq F$, pak dimorfismus = M/F
2. jestliže je hmotnost $F \geq M$, pak dimorfismus = $2 - F/M$.

5 Výsledky

5.1 Analýza velikosti vrhu

Samice rodily 1 – 5 mlád'at, průměrná velikost vrhu byla 2.3 ± 0.87 ($N = 526$). Nejčastější velikost vrhu byla 2 mlád'ata, vrhy s 5 mlád'aty se vyskytly velmi vzácně (Obr. 10).



Obr. 10: Histogram četností jednotlivých velikostí vrhů.

Vyhodnocení významnosti jednotlivých proměnných

Závislost velikosti vrhu na sledovaných proměnných byla analyzována metodou GLM. Nejprve byly jednotlivé proměnné vyhodnoceny univariálně. Byl zjištěn signifikantní vliv těchto proměnných: stáří skupiny (*Groupage*), počet rozmnožujících se samic (*BreedFemales*), váha matky (*MotherWeight*), pořadí vrhu samice (*InOrder*) a status samice (*Status*) (Tab. 3). Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory jsou uvedeny v Tab. 4.

Tab. 3: Závislost velikosti vrhu na jednotlivých proměnných (univariálně).

	F	p
Groupage	6.755	0.0096
AdMalesCAT	1.261	0.2842
lnJuvMales	0.007	0.9344
lnAdFemales	2.197	0.1389
lnJuvFemales	0.635	0.4260
BreedFemalesCAT	6.772	0.0095
MotherAge	3.674	0.0558
MotherWeight	13.752	0.0002
lnOrder	5.825	0.0162
InterbirthInterval	3.831	0.0509
Postpartum	1.483	0.2239
Status	3.071	0.0475
4season	1.301	0.2732
SexRatio	1.186	0.2766

Tab. 4: Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory.

	Estimate
Groupage	0.0289
BreedFemalesCAT	0.2939
MotherWeight	0.0250
lnOrder	0.1649
Status1	-0.0487
Status2	-0.1021

Úplný model

Protože nebyla nalezena korelace mezi 1. a 2. vrhem samice (Spearmanova korelace: $p=0.9289$), byl z analýzy vyřazen faktor *Matka*. Výsledný model prokázal signifikantní vliv této kombinace faktorů: váha samice (*MotherWeight*), sekundární poměr pohlaví ve vrhu

SexRatio) a roční období (*2season*)³ (Tab. 5). Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory jsou uvedeny v Tab. 6.

Tab. 5: Závislost velikosti vrhu na jednotlivých proměnných (úplný model).

	df	F	p
(Intercept)	1	0.0012	0.9719
Groupage	1	0.5322	0.4664
MothAge	1	0.0078	0.9297
BreedFemalesCAT	1	2.3500	0.1266
Postpartum	1	1.5560	0.2134
MotherWeight	1	4.7418	0.0304
SexRatio	1	5.4432	0.0204
lnOrder	1	0.3222	0.5708
lnAdFemales	1	0.0017	0.9670
2season	1	5.5595	0.0192
lnJuvMales	1	0.0653	0.7986
lnJuvFemales	1	0.1795	0.6722
AdMalesCAT	2	1.8807	0.1546
Status	2	0.1558	0.8558
AdMalesCAT*Status	4	1.8556	0.1188

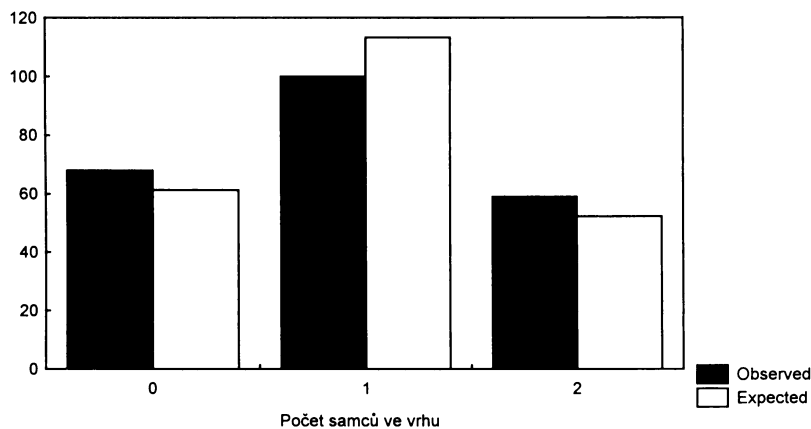
Tab. 6: Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory.

	Estimate
MotherWeight	0.0232
SexRatio	-0.3320
2season	0.3269

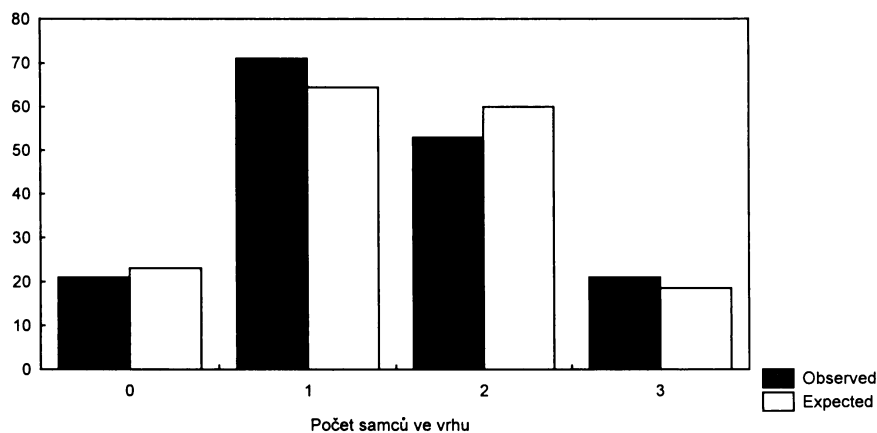
³ Z důvodu příliš složitého designu výsledného GLM modelu musela být proměnná *4season* (jaro/léto/podzim/zima) kategorizována pouze jako *2season* (zima/léto).

5.2 Binomická distribuce ve vrzích

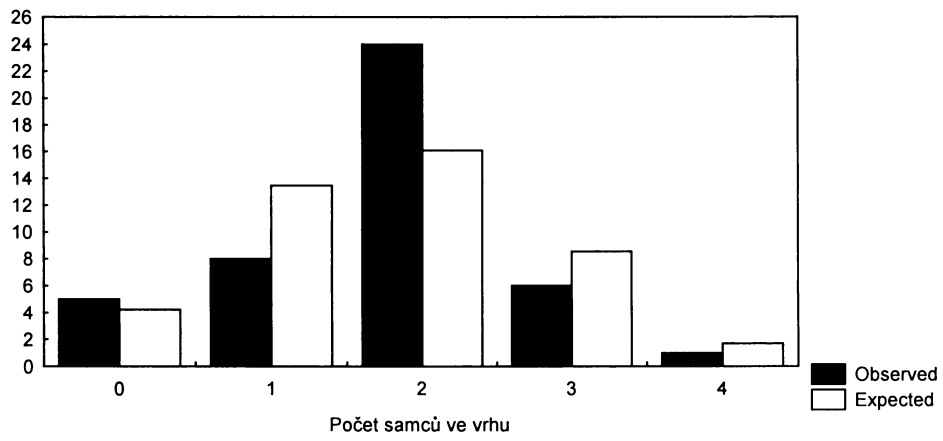
Porovnáním očekávaných a pozorovaných distribucí samců pro jednotlivé velikosti vrhu byla zjištěna odchylka od binomické distribuce u vrhů se 4 mládřaty ($\chi^2=6.1697$, $p=0.0130$) (Obr. 13). Vrhů se 2 a 3 mládřaty odpovídaly binomické distribuci ($\chi^2=3.1370$, $p=0.0765$ a $\chi^2=1.9755$, $p=0.3724$; v tomto pořadí) (Obr. 11 a 12).



Obr. 11: Očekávaná a pozorovaná distribuce samců pro velikost vrhu 2 mládřata (N=227).



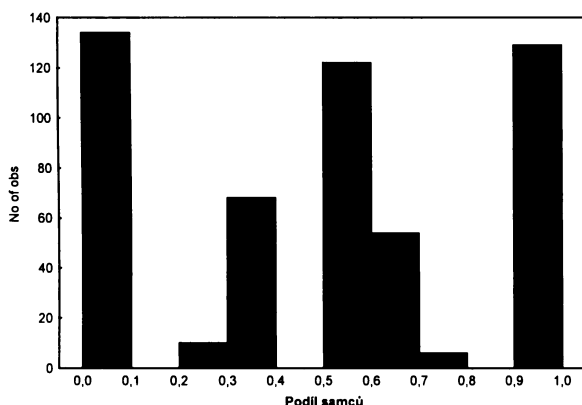
Obr. 12: Očekávaná a pozorovaná distribuce samců pro velikost vrhu 3 mládřata (N=166).



Obr. 13: Očekávaná a pozorovaná distribuce samců pro velikost vrhu 4 mládřata (N=44).

5.3 Analýza poměru pohlaví

V celkem 526 vrzích se narodilo 1233 mlád'at (583 samců, 627 samic, 23 neurčené pohlaví), což je 47.3% samců a 50.9% samic. Celkový poměr pohlaví se neliší od poměru 1:1 ($\chi^2=1.600$; $p=0.2059$). Četnosti jednotlivých poměrů pohlaví (vyjádřeny jako podíl samců) jsou vyneseny v histogramu (Obr. 14 a kap. Příloha I Obr. 20), nejčastější četnosti jsou podíly 0.0 (žádný samec), 0.5 (poměr 1:1) a 1.0 (žádná samice).



Obr. 14: Četnosti podílu samců ve vrzích.

Předběžná analýza

Závislost poměru pohlaví na sledovaných proměnných v binárním souboru byla nejprve analyzována univariátně metodou GLZ. Primární data jsou uvedena v Příloze II (Tab. 14). Byl zjištěn signifikantní vliv těchto proměnných: počet rozmnožujících se samic (*BreedFemalesCAT*), váha matky (*MotherWeight*) a roční období (*2season*)⁴ (Tab. 7). Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory jsou uvedeny v Tab. 8.

Poté byl vytvořen model, který ukázal signifikanci těchto proměnných: velikost vrhu (*Littersize*) a počet dospělých samců (*AdMalesCAT*) (Tab. 9). Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory jsou uvedeny v Tab. 10.

⁴ Z důvodu příliš složitého designu úplného GLZ modelu musela být proměnná *4season* (jaro/léto/podzim/zima) kategorizována pouze jako *2season*: zima (září-únor)/léto (březen-srpen).

Tab. 7: Závislost poměru pohlaví mlád'at na jednotlivých proměnných (univariálně).

	Wald Stat	p
Groupage	3.1436	0.0762
MotherAge	1.7363	0.1876
AdMalesCAT	1.0358	0.5958
BreedFemalesCAT	11.6126	0.0007
Postpartum	1.4868	0.2227
MotherWeight	4.3650	0.0367
Status	0.4725	0.7896
Littersize	2.6115	0.1061
lnOrder	1.2635	0.2610
lnAdFemales	0.0211	0.8845
lnJuvMales	0.0734	0.7865
lnJuvFemales	0.7896	0.3742
2season	4.5143	0.0336

Tab. 8: Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory.

	Estimate
BreedFemalesCAT3	0.6352
MotherWeight	0.0219
2season	0.2790

Tab. 9: Závislost poměru pohlaví mláďat na jednotlivých proměnných (úplný GLZ model).
Signifikantní odchylky jsou vyznačeny tučně.

	df	Wald Stat	p
(Intercept)	1	2.7012	0.1003
Groupage	1	1.9318	0.1646
MotherAge	1	0.0392	0.8431
BreedFemalesCAT	1	0.3062	0.5800
Postpartum	1	0.3195	0.5719
Littersize	1	8.8327	0.0030
lnOrder	1	2.0648	0.1507
lnAdFemales	1	1.4257	0.2325
lnJuvMales	1	2.3697	0.1237
lnJuvFemales	1	0.8577	0.3544
2season	1	0.0037	0.9515
AdMalesCAT	2	8,7461	0.0126
Status	2	0.2972	0.8619
AdMalesCAT*Status	4	3.3651	0.4987

Tab. 10: Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory.

	Estimate
Littersize	-0.3029
AdMalesCAT1	0.3151
AdMalesCAT2	0.1360

Konečná analýza

Data byla analyzována metodou GLMM (viz kap. Metodika). Předmětem analýzy byl počet samic ve vrhu. V datovém souboru nebyl zjištěn rozdíl mezi jednotlivými skupinami (L.Ratio=0.2374, p=0.6261), faktor skupina tedy nemá efekt a mohl být z modelu odstraněn. Úplný model neprokázal na hladině $p < 0.05$ vliv žádné proměnné. Na hladině $p < 0.1$ jsou

signifikantní tyto prediktory: počet dospělých samců (*AdMalesCAT*), velikost vrhu (*Littersize*) a počet juvenilních samic (*JuvFemales*) (Tab. 11). Regresní koeficienty pro tyto signifikantní prediktory jsou uvedeny v Tab. 12.

Tab. 11: Závislost poměru pohlaví na jednotlivých proměnných v úplném GLMM modelu. Signifikantní odchylky na hladině $p < 0.1$ jsou vyznačeny kurzívou.

	df	F-value	p
(Intercept)	1	0.7046	0.4021
4season	3	1.3106	0.2718
BreedFemalesCAT	1	2.1345	0.1454
AdMales	1	3.4972	<i>0.0628</i>
JuvMales	1	0.9340	0.3349
AdFemales	1	0.1263	0.7227
Order	1	0.5045	0.4783
Littersize	1	3.1860	<i>0.0756</i>
JuvFemales	1	3.0633	<i>0.0814</i>
Groupage	1	2.0911	0.1496
MotherAge	1	0.0653	0.7985
Postpartum	1	1.0139	0.3151
Status	2	0.0575	0.9442

Tab. 12: Regresní koeficienty pro signifikantní prediktory.

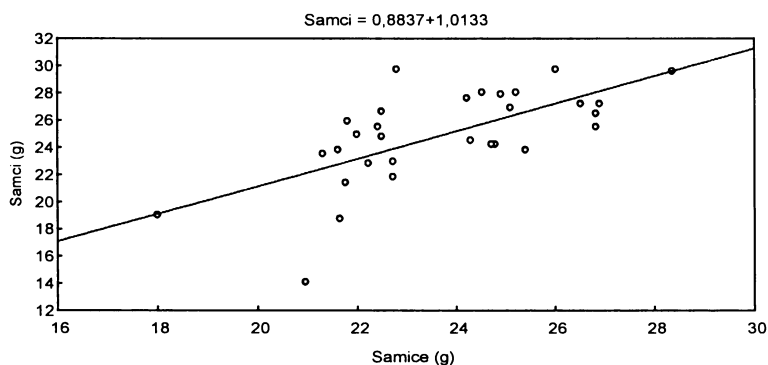
	Estimate
AdMales	-0.0707
Littersize	0.1526
JuvFemales	-0.0895

5.4 Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla

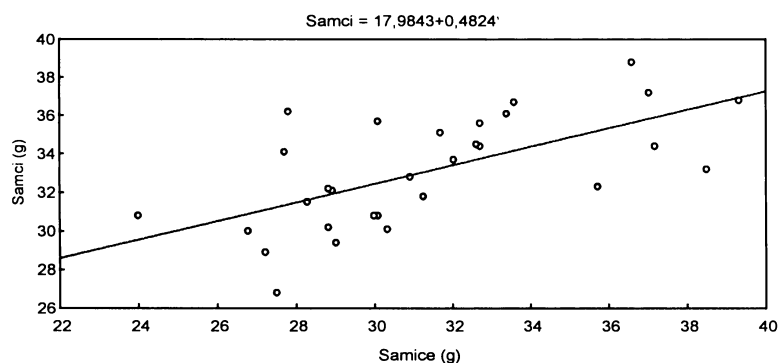
Pohlavní dimorfismus (Sexual Size Dimorphism, SSD) byl určen na základě hmotnosti jedinců ve stáří 35 a 90 dnů. Průměrná hmotnost mláďat ve věku 35 dní je 24.5 ± 2.9 g (rozpětí 14.1-29.7g, N=79) a ve věku 90 dní 32.3 ± 3.7 g (rozpětí 22.1-40.2g, N=79). Hmotnosti všech jedinců jsou uvedeny v Příloze II (Tab. 15).

Ve věku 30 dnů byla průměrná hmotnost samců ve vrhu 24.9 ± 3.5 g (N=30) a samic ve vrhu 23.7 ± 2.3 g (N=30). Hmotnosti se mezi pohlavími signifikantně lišily ($t=2.5246$, $p=0.0173$). Ve věku 90 dnů byla průměrná hmotnost samců 33.1 ± 2.9 g (N=30) a samic 31.3 ± 3.7 g (N=30). Hmotnosti se mezi pohlavími také signifikantně lišily ($t=3.2524$, $p=0.0029$). Hmotnosti všech jedinců jsou vyneseny na Obr. 15 a 16.

Samci jsou od narození signifikantně větší než samice a v ontogenezi se tento rozdíl nezvyšuje: index SSD byl stanoven pro stáří 35 dnů 1.05 a pro stáří 90 dnů také 1.05.



Obr. 15: Závislost váhy samce na váze samice ve věku 35 dní. Regresní přímka proložena ordinary least square regression.



Obr. 16: Závislost váhy samce na váze samice ve věku 90 dní. Regresní přímka proložena ordinary least square regression.

Pohlavní dimorfismus a poměr pohlaví

Pohlavní dimorfismus by mohl být jedním z vysvětlujících faktorů, které ovlivňují náklady samice a tím případně i poměr pohlaví potomků. Celý datový soubor obsahuje 583 samčích a 627 samičích potomků. Po narození byla průměrná hmotnost samců 5.4 ± 0.5 a samic 5.2 ± 0.5 . Investice samic do počtu mláďat je vyšší ve prospěch samičích potomků ($627/583 = 1:1.08$), investice do hmotnosti je větší u samčích potomků ($5.4/5.2 = 1.05:1$). Celková investice matky do samců je 3164.7g a do samic 3248.6g, výsledný poměr těchto investic je tedy 1:1.03 ve prospěch samic.

6 Diskuse

6.1 Velikost vrhu

Naše výsledky ukázaly, že velikost vrhu je větší v teplém období roku (březen až srpen), roste s váhou samice a naopak klesá se zvyšujícím se sekundárním poměrem pohlaví ve vrhu. Vliv těchto proměnných je sice signifikantní, ale zjištěné odchylky jsou poměrně slabé a nezpůsobují tedy výraznější změny ve velikosti vrhu. Pokud byly proměnné analyzovány separátně, tak se ukázalo, že signifikantní odchylky se objevily i u jiných prediktorů. Tento rozdíl je částečně způsobený tím, že některé proměnné jsou korelované a do výsledného modelu byly vybrány jen ty z nich, které danou skupinu zastupují.

V chladnější polovině roku měly samice asi o polovinu méně vrhů⁵ (viz Obr. 4, kap. Metodika), které byly zároveň tedy i menší. Proto můžeme usuzovat, že v méně příznivém období dochází k poklesu fertility a rozmnožují se pouze některé samice. Podobný pokles v laboratorních chovech zaznamenali i Young (1976) a Vodičková (2000). U přírodních populací rodu *Acomys* je sezónní rozmnožování spojeno se střídáním období sucha a dešťů, v prostředí s příznivými podmínkami se rozmnožují po celý rok (Fleming & Nicolson 2002, Neal 1983, Shargal et al. 2000). Naše *A. cahirinus* jsou původem z jižního Egypta, z velmi suché lokality, kde se během roku téměř nevyskytují srážky. Přesné klimatické podmínky pro lokalitu Abu Simbel nejsou k dispozici, ale lze je přirovnat k podmínkám v lokalitě Asuán. Průměrný měsíční úhrn srážek je po celý rok 0mm. Úhrn srážek vyšší než 1mm se objevuje pouze v dubnu (0.1 dne) a květnu (0.5 dne) (www.bbc.co.uk). Čím je tedy sezonalita v přírodních populacích způsobena? Protože se pokles fertility objevil i v laboratorních podmínkách, můžeme vyloučit vliv fotoperiody. Zvířata byla chována v přirozeném světelném cyklu, který byl v zimním období narušován při pravidelných kontrolách. Takovéto svícení ve večerních hodinách by po určité době muselo fotoperiodu prodloužit, což by pokles v rozmnožování zastavilo. Navíc tyto myši žijí v blízkosti rovníku, kde nedochází k větším změnám fotoperiody. Dalším faktorem by mohla být teplota prostředí. Vzhledem k tomu, že naše chovy byly od poloviny října do poloviny dubna vytápěny, tak teplota odpovídala průměrným hodnotám naměřeným v jižním Egyptě (Obr. 17). Absolutní teploty jsou ovšem v přírodních podmínkách mnohem vyšší. V zimních měsících mohou

⁵ Kontrola skupin probíhala celkem rok a půl - teplé a studené měsíce jsou zastoupeny v poměru 9:10.

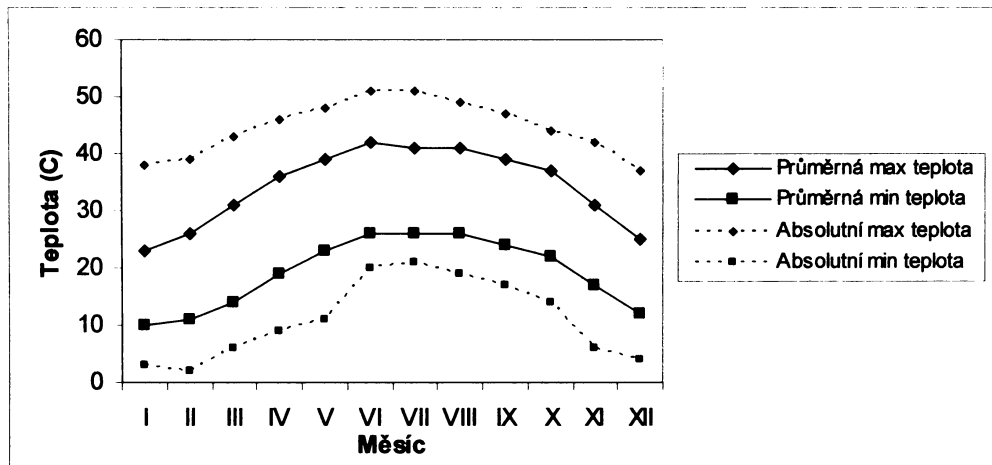
poklesnout až mírně nad bod mrazu a v letních měsících mohou dosáhnout až 50°C (Obr. 17). Bohužel není známo, jaké reprodukční výkyvy v přírodě tyto podmínky způsobují, ale dá se předpokládat, že dochází minimálně k poklesu (ne-li přerušení) fertility. Je tedy těžké rozhodnout o vlivu teploty na pokles v rozmnožování, protože se neví, zda podmínky v přírodě kopírují podmínky v zajetí. Sezonalita v rozmnožování by v přírodě také mohla být regulována vegetací (přítomnost klíčících semen) a příjmem vody, kterou *Acomys* získává z živočišné potravy.

Naše výsledky naznačují, že první vrhy v nově založených skupinách bývají menší. Se zvyšujícím se stářím skupiny se logicky zvyšuje i stáří a hmotnost samice a s rostoucím počtem porodů se zvyšuje i velikost vrhu. Samice mají tedy fyzické predispozice a jsou i zkušenější, také žijí ve známém prostředí, kde jsou vytvořeny vztahy mezi jedinci a mohou tedy investovat do většího počtu mláďat. Je také nutné poznamenat, že některé nově založené skupiny se vůbec nezačaly rozmnožovat, případně došlo k agresivním interakcím, což svědčí o důležitosti vytvořených vztahů mezi jedinci. Pozitivní korelace mezi počtem porodů samice a velikostí vrhu byla zjištěna i u *Acomys dimidiatus* (Charvátová 2005). U křečka *Peromyscus maniculatus bairdii* byla zjištěna stejná závislost, ale od parity > 6 se trend obrátil, což může být důsledek snížené míry růstu starších samic (Myers & Master 1983). V našem experimentu je velmi málo samic, které porodily více než 6 vrhů, takže se podobná tendence se nedá vyloučit ani potvrdit.

V naší práci má dominantní samice (začala se rozmnožovat první) větší vrhy než druhá ze zakládajících samic. Vliv postavení samice na velikost vrhu zaznamenali i Pratt & Lisk (1989, 1991) u křečka *Mesocricetus auratus*, naopak u sociálních svišťů *Marmota flaviventris* prokázán nebyl (Armitage 1987). V naší studii tvoří početnou skupinu samice, které jsou dcery dvou zakládajících samic. Všechny tyto samice ale nemusí mít v závislosti na struktuře skupiny stejné postavení, pro přesnější určení jejich statusu by byla potřeba detailnější analýza vztahů ve skupině. Tyto samice mají největší vrhy, což může být důsledek přítomnosti starých zakládajících samic, které zpožďují nástup jejich rozmnožování. Mladé samice se tedy začnou množit v lepší kondici a mohou plodit větší vrhy.

Námi zjištěná pozitivní korelace mezi váhou samice a velikostí vrhu je u hlodavců poměrně běžná a bývá negativně korelována s hmotnostmi mláďat při narození (např. Allainé 2004, McClure 1981, Myers & Master 1983). Hmotnost samice je hrubým odhadem její kondice. V naší studii je kondice všech zvířat dobrá (dostatek potravy), proto by mohla být korelace hmotnosti s velikostí vrhu zastřena. Ovšem působí zde také sociální faktory, které

kondici samice ovlivňují, a tím mohou způsobovat rozdíly ve velikosti vrhu. Rozdílná investice samice do velikosti vrhu souvisí zároveň s pohlavím potomků. Zjištěná korelace mezi těmito proměnnými je v souladu s hypotézou, že pokud samice rodí malý vrh, tak by měla investovat do samců (McGinley 1984).



Obr. 17: Průměrné minimální a maximální denní teploty během roku v lokalitě Asuán (hodnoty vyneseny dle dat získaných z www.bbc.co.uk).

6.2 Celkový poměr pohlaví

Celkový sekundární poměr pohlaví (583 samců a 627 samic) je vyrovnaný, neliší se tedy od poměru 1:1. Odchylku od tohoto poměru by předpokládala hypotéza lokální kompetice o vzácný zdroj (local resource competition, LRC). U sociálně žijících živočichů nastává u filopatrického pohlaví kompetice o zdroje, což vede k nadprodukcí disperzního pohlaví (Clark 1978). *Acomys* splňuje základní podmínky této hypotézy: žije v rodinných skupinách, které jsou pravděpodobně matrilokální a přítomnost více samic na místě zvyšuje jejich fitness, protože samice kojí i cizí mláďata (Porter et al. 1980). Dalo by se tedy očekávat, že při určitém počtu samic bude docházet ke kompetici o zdroje a následně dojde k nadprodukcí samců. V našem datovém souboru se naopak narodilo více samic, ale zjištěný rozdíl nebyl průkazný.

Naše výsledky podporují Fisherovu hypotézu, která v důsledku přibližně stejných nákladů na produkci obou pohlaví předpovídá vyrovnaný poměr pohlaví potomků (viz

kap.3.2). Námi zjištěná nevýznamná odchylka v počtu mlád'at (vyšší počet samic) a na druhé straně vyšší investice matky do potomků samčího pohlaví (samci jsou od narození o trochu větší než samice) přibližuje výsledný poměr pohlaví ještě blíže k hodnotě 1:1. Tento poměr je všeobecně rozšířen (výjimkou jsou lumíci), odchylka byla zjištěna pouze v ojedinělých případech např. u hrabošů (Hansson 1987, Ims 1994).

6.3 Binomická distribuce ve vrzích

Distribuce ve vrzích odpovídá binomickému rozložení, pouze vrhy se čtyřmi mlád'aty se od této distribuce odchylojí ($p=0.0130$). V těchto vrzích se objevuje častěji vyrovnaný poměr pohlaví tzv. sub-binomické rozdělení (viz Obr. 13, kap. Výsledky). Tato odchylka není velká a nelze vyloučit, že je to jen důsledek malé velikosti materiálu ($N=44$ vrhů). Ostatní velikosti vrhu, které byly dostatečně zastoupeny ($N=227$ a 166), binomické distribuci odpovídají.

Výrazné odchylky od binomické distribuce zaznamenal Huck et al. (1990) u křečků (*Mesocricetus auratus*). V datech od 854 vrhů byly u všech velikostí vrhů pozorované odchylky menší, než jaké by předpokládala binomická distribuce. Navíc pozorované odchylky byly v průměru menší než 70% očekávané odchylky. Ta je určena na základě hypotézy, že každé mládě ve vrhu má stejnou pravděpodobnost stát se samcem či samicí. Míra pravděpodobnosti, že mládě bude samec není tedy pro všechny jedince stejná, což se odrazí v sekundárním poměru pohlaví. Odchylky od binomické distribuce, které byly zjištěny v ostatních studiích, neprokázaly žádnou konzistentní závislost (Clark et al. 1991, Krackow 1992, 1997b).

Absence signifikantních odchylek v binomické distribuci nemusí nutně znamenat nepřítomnost mechanismů, které ovlivňují variabilitu v sekundárním poměru pohlaví. Tyto mechanismy mohou být totiž rušeny vzájemnými efekty, takže se navenek neprojeví (Krackow et al. 2002).

6.4 Faktory ovlivňující sekundární poměr pohlaví ve vrhu

Zjištěné výsledky ukazují, že přestože se v našem souboru vyskytly nějaké odchylky, při kompletní analýze jejich vliv zmizí a neprojeví se výraznější změnou v uspořádání poměrů pohlaví. Pro studium této problematiky jsme si vybrali zvíře, které má na základě své life-

history dostatečné důvody pro to, aby za některých okolností s poměrem pohlaví „manipulovalo“ (viz kap. Úvod). Náš datový materiál byl dostatečně velký na to, aby se případná biologicky významná „manipulace“ projevila. Tento typ experimentu není zaměřen pouze jedince, ale na celou skupinu s příslušnými sociálními vztahy. Z toho vychází poměrně velký počet možných vysvětlujících proměnných, z nichž některé spolu vzájemně korelují. Pokud spolu proměnné korelují, tak nelze rozhodnout, která z nich případnou odchylku vysvětluje a jestliže nějakou proměnnou vybereme, senzitivita rozlišení je nízká. U některých proměnných je korelace navíc nevyhnutelná, např. parita a stáří samice.

Naše výsledky lze interpretovat jako důsledek toho, že k biologicky významné manipulaci nedochází. Na hranici signifikance se objevují efekty, o nichž nelze říct, že jsou nevýznamné, ovšem jejich biologická významnost je omezená. Náš experiment je tedy dalším kritickým testem, který manipulaci se sekundárním poměrem pohlaví u savců zpochybňuje (Krackow 2002). Krackow upozorňuje, že zjištěné odchylky se nemusí objevovat v důsledku cílené manipulace, ale mohou být pouze výsledkem náhody. Stále více autorů také poukazuje na skutečnost, že velmi záleží na typu statistické analýzy a velikosti materiálu (viz níže), protože se setkáváme s protichůdnými výsledky i u stejných druhů (Cameron 2004, Clutton-Brock & Iason 1986, Cockburn et al. 2002, Festa-Bianchet 1996, Krackow 2002). Z množství publikovaných prací o sekundárním poměru pohlaví by se mohlo zdát, že se jedná o všeobecně platný jev, který se objevuje u některých savčích řádů. Ve skutečnosti jde o důsledek publikační politiky, protože většinou dochází snáze k publikování dat se signifikantními výsledky. Festa-Bianchet (1996) dále upozorňuje, že z velkého počtu studií, které se zabývají sledováním změn poměru pohlaví a jsou analyzovány *a posteriori*, by měla být náhodně 1 z 10 se signifikantní odchylkou od rovnosti.

Ve studiích, které se zabývají poměrem pohlaví, je důležitá otázka velikosti analyzovaného materiálu. Protože se pracuje s procentuálním vyjádřením a velikost uvažovaného efektu je v řádu odchylky několika procent od rovnosti (tj. 50%), je třeba velikost materiálu v řádu stovek nezávislých pozorování. Pokud máme 100 pozorování a odchylka je 5%, efekt se objevuje u 5 jedinců a nemusí být tedy významný. Se zvyšující se velikostí materiálu (v řádu stovek) roste také významnost zjištěné odchylky. Krackow (2002) upozornil na to, že jestliže je analyzována dlouhodobá studie nebo velký materiál, obvykle zmizí odchylky, které se vyskytly v krátkodobých experimentech nebo při malém počtu vzorků. K tomuto vymizení dojde buď ze statistických důvodů nebo proto, že se zvyšuje heterogenita materiálu. Naše studie může být názorným příkladem tohoto jevu.

Jak již bylo řečeno výše, v našem materiálu se objevilo několik slabších efektů, které sekundární poměr pohlaví ovlivňují. Poměr pohlaví roste např. se zvyšující se hmotností samice. Stejná závislost byla zjištěna také u hrabošů (*Microtus oeconomus*), ovšem tento vztah byl negativní (Aars et al. 1995). Jiné studie u hrabošů nezaznamenali žádný vztah mezi těmito dvěma proměnnými (Ims 1994, McShea & Madison 1986). Fakt, že poměr pohlaví ve vrhu závisí na hmotnosti a ne na věku samice ukazuje, že kondici samice určuje spíše její aktuální hmotnost (viz Příloha I, obr. 21). V naší studii bylo navíc zjištěno, že vztah mezi kondicí a hmotností je konzistentní s daty, která ukazují pozitivní vztah mezi hmotností samice a velikostí vrhu. Stejnou závislost zaznamenali i Aars et al. (1995) u hrabošů.

Zjištěný vztah mezi hmotností samice a poměrem pohlaví ve vrhu je v souladu s predikcemi Trivers-Willardovy hypotézy, podle níž by samice v dobré kondici měly rodit syny (viz kap. 3.2). Zdá se, že rod *Acomys* patří mezi druhy živočichů, pro které by mohl být tento model platný – má pravděpodobně polygynní reprodukční systém, samci jsou od narození o trochu větší než samice a tento rozdíl se v ontogenezi nemění. Samci jsou vzájemně agresivní, z čehož lze vyvodit, že úspěšnost samce by mohla být pozitivně korelována s jeho velikostí.

V úplném modelu byla zjištěna negativní korelace mezi poměrem pohlaví a velikostí vrhu, stenou závislost zjistili i Clark et al. (1991), Huck et al. (1990), Krackow & Hoeck (1989) a Peaker & Taylor (1996). Malé velikosti vrhu se mohou objevovat v důsledku resorpce embryí, samice může selektivně potracet jedno pohlaví. U hlodavců je embryonální mortalita vysoká (Bacon & McClintock 1999, Gosling 1986, Hornig & McClintock 1996, Krackow 1990, 1992, Peaker & Taylor 1996, Pratt & Lisk 1989). Mohou nastat dvě situace, otázkou zůstává co je příčina a co následek: (1) Pokud má samice více samců ve vrhu, celková velikost vrhu je malá, protože samčí pohlaví je nákladnější. (2) Samice investuje od počátku pouze do malé velikosti vrhu, ve kterém přežije více samčích potomků, do kterých může vložit více reprodukčního úsilí.

Negativní závislost mezi velikostí vrhu a poměrem pohlaví predikuje hypotéza, která říká, že stresované samice by měly rodit malé vrhy s větším podílem samčích potomků (McGinley 1984, viz kap. 3.2). V naší studii je ale velikost vrhu pozitivně korelována s paritou, což by znamenalo, že samice jsou nejvíce stresované v období prvních vrhů.

V našich chovech můžeme vyloučit potravní stres, protože myši byly krmeny *ad libitum* a měly i neomezený přístup k vodě. Komerční dieta obsahuje i živočišnou složku, která tvoří v přírodě nezanedbatelnou část potravy. Živočišná složka je totiž pro *Acomys* zdrojem vody a tvoří ji převážně plži a hmyz (např. Kam & Degen 1993). Neomezený

přístup k potravě může mít na druhou stranu negativní vliv na kondici zvířat, protože v laboratorních chovech mají tendenci tloustnout a jsou náchylná k cukrovce (Nesher & Cerasi 1994). Hmotnosti našich zvířat se ve věku 35 a 90 dní téměř shodovaly s hodnotami z chovu Younga (1976) (podrobně viz níže). Young měl údaje o hmotnostech svých myši i z původního chovu a tyto hmotnosti byly vyšší než zaznamenal on sám (myši byly obézní). V původní laboratoři vážily myši ve stáří 30 dní v průměru o 8g více a ve věku 70 dní dosahovaly v průměru vyšší hmotnosti než ve stáří 90 dní v Youngově laboratoři. Protože se tedy námi zjištěné hodnoty shodovaly s Youngovými, můžeme obezitu v našich chovech zamítnout.

Podrobnější složení skupin v přírodě není známo, a proto se mohly v jednotlivých skupinách vyskytnout nepřírozené sociální situace, které vyvolávají stres. Abychom minimalizovali stres při zakládání nové skupiny, vybírali jsme dvě blízkce příbuzné samice, které se narodily a vyrůstaly spolu. Struktura skupiny byla dle možností přirozená, ovšem se vzrůstajícím stářím skupiny se dá předpokládat určitá míra sociálního stresu. Tento stres souvisí spíše s postavením dospělých samců než se vzájemnými vztahy mezi samicemi. V některých případech byly zaznamenány agresivní interakce mezi zakládajícím samcem a jeho dospívajícími syny, kteří museli být ze skupiny následně odstraněni. Stejný problém se vyskytl i u *A. dimidiatus* (Charvátová 2005). V přírodě mají samci možnost ze skupiny odcházet, i když přinejmenším v některých oblastech je tato možnost diskutabilní.

Vliv sociálního stresu na poměr pohlaví se křečků projevuje sníženým podílem samčích potomků ve vrhu u submisivních samic (Pratt & Lisk 1989). Naše výsledky ukazují, že se zvyšujícím se počtem dospělých samců ve skupině roste i podíl samců ve vrhu bez ohledu na postavení samice. Toto uspořádání může být reakcí na sociální stres. Vyšší počet dospělých samců ve skupině je nepřírozený, samice se může snažit snížit míru kompetice ve skupině tím, že rodí disperzní pohlaví.

U hrabošů bývá sekundární poměr pohlaví ovlivňován denzitou a sezonalitou. Některé druhy hrabošů jsou stejně jako *Acomys* sociální, a proto může mezi jedinci docházet ke kompetici o prostor. Samice hrabošů rodí na začátku sezóny (jaro) více samičích potomků, dochází k obsazování volných teritorií a tyto mladé samice se v této sezóně ještě stihnou rozmnožit. Naopak na podzim jsou teritoria již zaplněná a samice narozené v tuto dobu přežijí zimu s nižší pravděpodobností než samci. Poměr pohlaví bývá v tuto dobu vyrovnaný nebo posunut ve prospěch samců (Konečný 2005, Lambin 1994, McShea & Madison 1986).

6.5 Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla

Průměrná hmotnost samců a samic se liší od narození, ale tento rozdíl není velký. Zjištěný rozdíl se během ontogeneze téměř nemění. Samice tedy během prenatalního vývoje investuje více do samců, v postnatálním období je investice do obou pohlaví stejná.

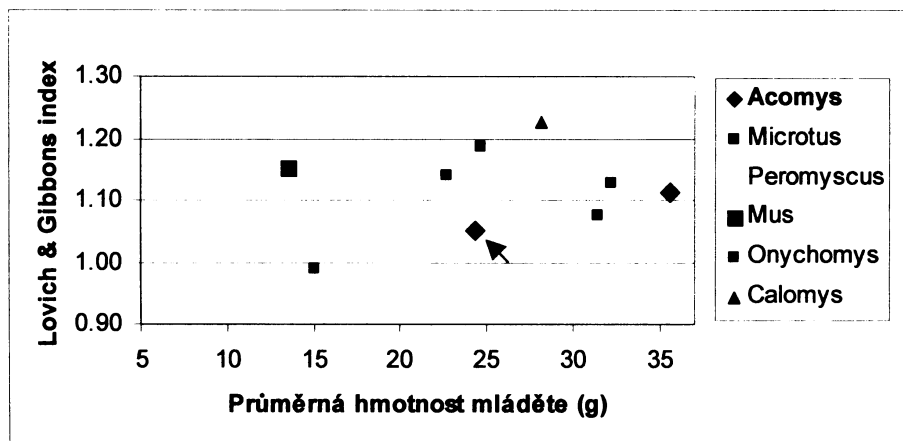
Hmotnosti jedinců stejného pohlaví se ve stejném stáří dost liší, tento rozdíl může být i větší než 10g (viz Obr. 15 a 16, kap. Výsledky). Tato variabilita je způsobena jednak geneticky, ale také prostředím, ve kterém mláďata z jednotlivých vrhů vyrůstají. Každý vrh vyrůstal v jiném prostředí, protože jednotlivé rodinné skupiny se lišily absolutním počtem jedinců i relativním zastoupením jedinců různých věkových kategorií a pohlaví. Toto uspořádání může odrážet skutečné podmínky v přírodních populacích. Poslední vážení probíhalo ve stáří 90 dní, což je věk, kdy jsou zvířata již pohlavně dospělá. Samice tedy mohly být v některých případech gravidní a mít tedy vyšší hmotnost. Tato gravidita nemusela být v případě potratu vůbec zaznamenána.

U ostatních hlodavců se míra pohlavního dimorfismu během ontogeneze většinou zvyšuje. Na Obr. 18 a 19 jsou vyneseny hodnoty pro index pohlavního dimorfismu u několika druhů hlodavců pro stáří 35 a 90 dní. Grafy jsou zhotoveny na základě hodnot, které uvádí Dewsbury et al. (1980) a Dewsbury & Hodges (1987), a jsou uvedeny v Příloze II (Tab 16a, b). Námi zjištěná hodnota je označena šipkou. Ve srovnání s ostatními hlodavci se naše *A. cahirinus* vyznačuje nízkou mírou pohlavního dimorfismu, která je srovnatelná s americkými křečkami rodu *Peromyscus*. Pro druhou hodnotu u rodu *Acomys* je nutné poznamenat, že studovaná populace byla autory označena jako *A. cahirinus* (Dewsbury & Hodges 1987). Protože se ale jedná o kolonii původně pocházející z Blízkého východu, je oprávněné se domnívat, že ve skutečnosti jde o *A. dimidiatus*. To by vysvětlovalo hmotnostní rozdíl obou pozorování i vyšší míru pohlavního dimorfismu. Dieterlen (1963) uvádí pro *A. dimidiatus* ve stáří 32 dní hmotnost 32.0g, což odpovídá hodnotě zjištěné ve studii Dewsburyho a Hodgese.

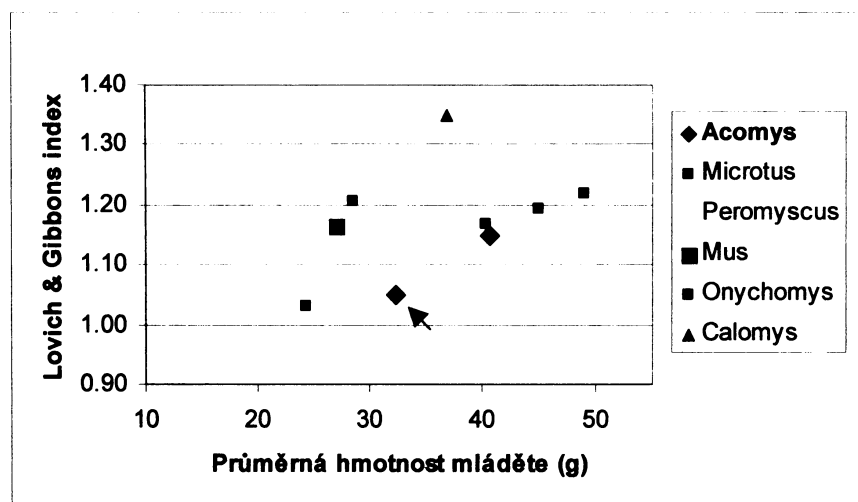
Young (1976) uvádí pro *A. cahirinus* v laboratorních podmínkách téměř shodné hmotnosti mláďat ve věku 30 a 90 dní (3 měsíce) jako byly zjištěny u našich zvířat. Rozdíl mezi oběma studiemi je 0.3g pro stáří 30 dnů (naše vážení bylo ve stáří 35 dnů, takže jsou tyto dvě hodnoty srovnatelné) a 2.2g pro 90 dní. Jeho materiál tvořilo pouze 5 jedinců pro každou věkovou kategorii.

Zjištěné hmotnosti a indexy dimorfismu se mohou lišit i vnitrodruhově, a to v rámci různých populací nebo v důsledku různých laboratorních podmínek. Hodnoty tedy nelze brát

jako obecně platná čísla pro jednotlivé druhy a nelze srovnávat s hodnotami zjištěnými v přírodních podmínkách.



Obr. 18: Pohlavní dimorfismus některých druhů hlodavců v závislosti na hmotnosti ve věku 35 dní. Šipkou je označena námi zjištěná hodnota pro *Acomys cahirinus*.



Obr. 19: Pohlavní dimorfismus některých druhů hlodavců v závislosti na hmotnosti ve věku 90 dní. Šipkou je označena námi zjištěná hodnota pro *Acomys cahirinus*.

Naše výsledky ukázaly, že samice prenatalně investuje více do samců a tento rozdíl se udržuje během ontogeneze. Rychlost růstu (minimálně do stáří 30 dní) je stejná bez ohledu na počáteční hmotnosti mláďat (Porter et al. 1986). Celková investice samice by se ovšem měla měřit až při odstavení mláďat. Porodní váha je vzhledem k výše uvedeným skutečnostem dobrým odhadem této investice. Dalo by se tedy očekávat, že samice v dobré kondici může

více investovat do samců (Trivers-Willardova hypotéza, viz str. 8). Celková investice samic do samčích a samicích potomků (tj. počet mláďat daného pohlaví vynásobený jejich průměrnou hmotností při narození) je téměř shodná u obou pohlaví (1:1.03 ve prospěch samic). To je v souladu s Fisherovou hypotézou, která na základě shodné investice do obou pohlaví predikuje sekundární poměr pohlaví potomstva 1:1.

7 Závěr

Acomys cahirinus splňuje většinu podmínek, které by umožnily evoluci manipulace se sekundárním poměrem pohlaví. Přesto tato studie, která zahrnuje dostatečně velký materiál, ukazuje, že k této manipulaci přinejmenším v laboratorních podmínkách nedochází buď vůbec nebo pouze v takové míře, která se nejeví jako významná. To podporuje skeptický pohled na dosud rozšířený názor v literatuře, že k manipulaci se sekundárním poměrem pohlaví běžně dochází.

8 Literatura

1. Aars J., Andressen H. P. & Ims R. A. 1995. Root voles: litter sex ratio variation in fragmented habitat. *Journal of Animal Ecology* **64**: 459-472.
2. Agulnik S. I. & Silver L. M. 1996. The Cairo spiny mouse *Acomys cahirinus* shows a strong affinity to the mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Molecular Biology and Evolution* **13**(1): 3-6.
3. Allainé D. 2004. Sex ratio variation in the cooperatively breeding alpine marmot *Marmota marmota*. *Behavioral Ecology* **15**(6): 997-1002.
4. Allainé D., Brondex F., Graziani L., Coulon J. & Till-Bottraud I. 2000. Male-biased sex ratio in litters of Alpine marmots supports the helper repayment hypothesis. *Behavioral Ecology* **11**: 507-514.
5. Altmann J., Hausfater G. & Altmann S. A. 1988. Determinants of reproductive success in savannah baboons. Pp. 403-418. In: Clutton-Brock T. H. (ed.), *Reproductive success*. Chicago: University of Chicago Press.
6. Andres S. L. & Deni R. 1982. Social and individual behavior of female spiny mice (*Acomys cahirinus*) paired with sexually experienced and inexperienced males. *Bulletin of the Psychonomic Society* **19**(5): 311-314.
7. Armitage K. B. 1987. Do female yellow-bellied marmots adjust the sex ratios of their offspring? *American Naturalist* **129**: 501-519.
8. Bacon S. J. & McClintock M. K. 1999. Sex ratio bias in postpartum-conceived Norway rat litters is produced by embryonic loss in midpregnancy. *Journal of Reproduction and Fertility* **117**: 403-411.
9. Barome P.-O., Lymberakis P., Monnerot M. & Gautun J.-C. 2001. Cytochrome *b* sequences reveal *Acomys minous* (Rodentia, Muridae) paraphyly and answer the question about the ancestral karyotype of *Acomys dimidiatus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **18**(1): 37-46.
10. Barome P.-O., Monnerot M. & Gautun J.-C. 1998. Intrageneric phylogeny of *Acomys* (Rodentia, Muridae) using mitochondrial gene cytochrome *b*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**(3): 560-566.
11. Barome P.-O., Monnerot M. & Gautun J.-C. 2000. Phylogeny of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) based on the cytochrome *b* mitochondrial gene: implications on taxonomy and phylogeography. *Mammalia* **64**(4): 423-438.

12. Bates P. J. J. 1994. The distribution of *Acomys* (Rodentia: Muridae) in Africa and Asia. *Israel Journal of Zoology* **40**: 199-214.
13. Blumberg M. S., Mennella J. A., Moltz H. & McClintock M. K. 1992. Facultative sex-ratio adjustment in Norway rats: litters born asynchronously are female biased. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **31**: 401-408.
14. Blumstein D. T. & Armitage K. B. 1999. Cooperative breeding in marmots. *Oikos* **84**: 369-382.
15. Bonhomme F., Iskandar D., Thaler L. & Petter F. 1985. Electromorphs and phylogeny in muroid rodents. Pp. 671-683. In: Luckett W. P. & Hartenberger J.-L. (eds), *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. New York: Plenum Press.
16. Bronner G. N., Hoffmann M., Taylor P. J., Chimimba C. T., Best P. B., Matthee C. A. & Robinson T. J. 2003. A revised systematic checklist of the extant mammals of the southern African subregion. *Durban Museum Novitates* **28**: 56-106.
17. Broza M. & Nevo E. 1994. Selective land snail predation by the spiny mouse *Acomys cahirinus*, in Nahal Oren, Mt. Camel Israel. *Israel Journal of Zoology* **40**: 173-176.
18. Brunjes P. C. 1990. The precocial mouse, *Acomys cahirinus*. *Psychobiology* **18**(3): 339-350.
19. Burda H. 1989. Relationships among rodent taxa as indicated by reproductive biology. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **27**: 49-57.
20. Burely N. 1981. Sex ratio manipulation and selection for attractiveness. *Science* **211**: 721-722.
21. Cameron E. Z. 2004. Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **271**: 1723-1728.
22. Carleton M. D. & Musser G. G. 1984. Muroid rodents. Pp 289-379. In: Anderson S. & Jones J. K. (eds), *Orders and families of recent mammals of the world*. New York: Wiley and Sons.
23. Charvátová V. 2005. Poměr pohlaví a velikost vrhu u myši sinajské (*Acomys dimidiatus*). Bakalářská práce, JČU BF České Budějovice, 25 stran.
24. Chevret P. & Hänni C. 1994. Systematics of the spiny mouse (*Acomys*: Muroidea): Molecular and biochemical evidence. *Israel Journal of Zoology* **40**: 247-254.
25. Chevret P., Denys C., Jaeger J.-J., Michaux J. & Catzefelis F. M. 1993. Molecular evidence that the spiny mouse (*Acomys*) is more closely related to gerbils (Gerbillinae)

- than to true mice (Murinae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **90**: 3433-3436.
26. Clark A. B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a Prosimian primate. *Science* **201**: 163-165.
 27. Clark M. C. & Galef B. G. Jr. 1995. A gerbil dam's fetal intrauterine position affects the sex ratios of litters she gestates. *Physiology & Behavior* **57**(2): 297-299.
 28. Clark M., Galef B. G. Jr. & vom Saal F. S. 1991. nonrandom sex composition of gerbil, mouse, and hamster litters before and after birth. *Developmental Psychobiology* **24**(2): 81-90.
 29. Clutton-Brock T. H. & Iason G. R. 1986. Sex ratio variation in mammals. *The Quarterly Review of Biology* **61**(3): 339-374.
 30. Cockburn A., Legge S. & Double M. C. 2002. Sex ratios in birds and mammals: can the hypotheses be disentangled? Pp. 266-286. In: I. C. W. Hardy (ed.), *Sex ratios: concepts and research methods*. Cambridge: Cambridge University Press.
 31. Degen A. A. & Kam M. 1992. Water intake in two coexisting desert rodents, *Acomys cahirinus* and *Gerbillus dasyurus*. *Journal of Mammalogy* **73**(1): 201-205.
 32. Denys C., Gautun J.-C., Tranier M. & Volobouev V. 1994. Evolution of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) from dental and chromosomal patterns. Israel. *Israel Journal of Zoology* **40**: 215-246.
 33. Denys C., Michaux J., Petter F., Aguilar J. P. & Jaeger J. J. 1992. Molar morphology as a clue to the phylogenetic relationship of *Acomys* to the Murinae. *Israel Journal of Zoology* **38**: 253-262.
 34. Dewsbury D. A. & Hodges A. W. 1987. Copulatory behavior and related phenomena in spiny mice (*Acomys cahirinus*) and hopping mice (*Notomys alexis*). *Journal of Mammalogy* **68**(1): 49-57.
 35. Dewsbury D. A., Baumgardner D. J., Evans R. L. & Webster D. G. 1980. Sexual dimorphism for body mass in 13 taxa of muroid rodents under laboratory conditions. *Journal of Mammalogy* **61**(1): 146-149.
 36. Dieterlen F. 1961. Beitrage zur Biologie der Stachelmaus, *Acomys cahirinus dimidiatus* Cretzschmar. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **26**: 1-13.
 37. Dieterlen F. 1962. Geburt und Geburtschilfe bei der Stachelmaus (*Acomys cahirinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **19**: 191-222.

38. Dieterlen F. 1963. Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus (*Acomys*) und Wanderratte (*Rattus norvegicus*) Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **28**: 193-227.
39. Dominko T. & First N. L. 1997. Timing of meiotic progression in bovine oocytes and its effect on early embryo development. *Molecular Reproduction and Development* **47**: 456-467.
40. Dubois J.-Y. F., Catzeflis F. M. & Beintema J. J. 1999. The phylogenetic position of "Acomyinae" (Rodentia, Mammalia) as sister group of a Murinae + Gerbillinae clade: evidence from the nuclear ribonuclease gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**(1): 181-192.
41. Dugdale H. L., Macdonald D. W. & Newman C. 2003. Offspring sex ratio variation in the European badger, *Meles meles*. *Ecology* **84**: 40-45.
42. Duquette L. S. & Millar J. S. 1998. Litter sex ratios in a food-supplemented population of *Peromyscus mexicanus*. *Canadian Journal of Zoology* **76**: 623-629.
43. Dušek A. 2003. Vliv potravního stresu a prenatální androgenizace samice na poměr pohlaví u myši domácí (*Mus musculus*). Magisterská diplomová práce, JČU BF České Budějovice, 47 stran.
44. Ellerman J. R. 1941. *The families and genera of living rodents*. Vol. 2. British Museum (Natural History), London.
45. Festa-Bianchet 1996 Festa-Bianchet S. A. 1996. Offspring sex ratio studie of mammals: does publication depend upon the duality of the research or the direction of the results? *Ecoscience* **3**: 42-44.
46. Fisher R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon.
47. Fleming P. A. & Nicolson S. W. 2002. Opportunistic breeding in the Cape spiny mouse (*Acomys subspinosus*). *African Zoology* **37**(1): 101-105.
48. Fragedakis-Tsolis S. E., Chondropoulos B. P. & Nikolettopoulos N. P. 1993. On the phylogeny of the genus *Acomys* (Mammalia: Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde* **58**: 240-243.
49. Frank S. A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual review of ecology and systematics* **21**: 13-55.
50. Frynta D. & Žižková M. 1994. Sex ratio in *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae): A comparison of field and laboratory data. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* **57**: 183-192.

51. Gosling L. M. 1986. Selective abortion of entire litters in the coypu: adaptive control of offspring production in relation to quality and sex. *American Naturalist* **127**: 772-795.
52. Goundie T. R. & Vessey S. H. 1986. Survival and dispersal of young white-footed mice born in nest boxes. *Journal of Mammalogy* **67**(1): 53-60.
53. Graur D. 1994. Molecular evidence concerning the phylogenetic integrity of the Murinae. *Israel Journal of Zoology* **40**: 255-264.
54. Graves J. A. M. 1996. Mammals that break the rules: genetics of marsupials and monotremes. *Annual Review of Genetics* **30**: 233-260.
55. Gutiérrez-Adán A., Granados J., Pintado B., & De La Fuente J. 2001. Influence of glucose on the sex ratio of bovine IVM/IVF embryos cultured in vitro. *Reproduction Fertility and Development* **13**(5-6): 361-365.
56. Gutiérrez-Adán A., Pérez-Garnelo, Granados J., Garde J.J., Pintado B. & De La Fuente J. 1999. Relationship between sex ratio and time of insemination according to both time of ovulation and maturational state of oocyte. *Zygote* **7**: 37-43.
57. Hamilton W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* **156**: 477-478.
58. Hänni C., Laudet V., Barriel V. & Catzeflis F. M. 1995. Evolutionary relationships of *Acomys* and other murids (Rodentia, Mammalia) based on complete 12S rRNA mitochondrial gene sequences. *Israel Journal of Zoology* **41**: 131-146.
59. Hansson L. 1987. Vole sex ratios: the importance of mating systems and maternal condition. *Oikos* **49**: 161-164.
60. Hardy I. C. W. 1997. Possible factors influencing vertebrate sex ratios: an introductory overview. *Applied Animal Behaviour Science* **51**: 217-241.
61. Havelka M. A. & Millar J. S. 1997. Sex ratio of offspring in *Peromyscus maniculatus borealis*. *Journal of Mammalogy* **78**(2): 626-637.
62. Honacki J. H., Kinman K. E. & Koepl J. W. 1982. *Mammal species of the world*. New York: Allen Press.
63. Hornig L. E. & McClintock M. K. 1996. Male sexual rest affects litter sex ratio of newborn Norway rats. *Animal Behaviour* **51**: 991-1005.
64. Huck U. W., Labov J. B. & Lisk R. D. 1986. Food restricting young hamsters (*Mesocricetus auratus*) affects sex-ratio and growth of subsequent offspring. *Biology of Reproduction* **35**: 592-598.
65. Huck U. W., Labov J. B. & Lisk R. D. 1987. Food restricting first generation juvenile female hamsters (*Mesocricetus auratus*) affects sex-ratio and growth of third generation offspring. *Biology of Reproduction* **37**: 612-617.

66. Huck U. W., Seger J. & Lisk R. D. 1990. Litter sex ratios in the golden hamsters vary with time of mating and litter size and are not binomially distributed. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **26**: 99-109.
67. Ims R. A. 1994. Litter sex ratio variation in laboratory of two geographically distinct strains of the root vole *Microtus oeconomus*. *Ecography* **17**: 141-146.
68. James W. H. 1975. The distributions of the combinations of the sexes in mammalian litters. *Genetical Research Cambridge* **26**: 45-53.
69. James W. H. 1980a. Time of fertilization and sex of infants. *Lancet* **i**: 1124-1126.
70. James W. H. 1980b. Gonadotrophin and the human secondary sex ratio. *British Medical Journal* **281**: 711-712.
71. James W. H. 1996. Evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels at the time of conception. *Journal of Theoretical Biology* **180**: 271-286.
72. James W. H. 1998. Hypotheses on mammalian sex ratio variation at birth. *Journal of Theoretical Biology* **192**: 113-116.
73. Janecek L. J., Schlitter A. & Rautenbach I. L. 1991. A genic comparison of spiny mice, genus *Acomys*. *Journal of Mammalogy* **72**(3): 542-552.
74. Kam M. & Degen A. A. 1993. Effect of dietary preformed water on energy and water budgets of two sympatric desert rodents, *Acomys russatus* and *Acomys cahirinus*. *Journal of Zoology* **231**: 51-59.
75. Kellokumpu-Lehtinen P. & Pelliniemi L. J. 1984. Sex ratio of human conceptuses. *Obstetrics & Gynecology* **64**(2): 220-222.
76. Kimura K., Spate L. D., Green M. P. & Roberts R. M. 2005. Effects of D-glucose concentration, D-fructose, and inhibitors of enzymes of the pentose phosphate pathway on the development and sex ratio of bovine blastocysts. *Molecular Reproduction and Development* **72**: 207-207.
77. Kirby D. R. S., McWhirter K. G., Teitelbaum M. S. & Darlington C. D. 1967. A possible immunological influence on sex ratio. *The Lancet* **2**(7507): 139-140.
78. Kivanc E., Sözen M., Colak E. & Yigit N. 1997. Karyological and phallic aspects of the spiny mouse *Acomys cilicicus* Spitzenberger, 1978 (Rodentia: Muridae) in Turkey. *Tropical Journal of Zoology* **21**:167-169.
79. Kolman W. 1960. The mechanism of natural selection for the sex ratio. *American Naturalist* **94**: 373-377.

80. Konečný A. Variabilita sekundárního poměru pohlaví ve volně žijících populacích hraboše polního (*Microtus arvalis*). Diplomová práce, PřF MU Brno, 53 stran.
81. Koskela E., Huitu O., Koivula M., Korpimäki E. & Mappes T. 2004. Sex-biased maternal investment in voles: importance of environmental conditions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **271**(1546): 1385-1391.
82. Kotenkova E. V. & Bulatova N. S. (eds) 1994. *The house mouse: origin, distribution, systematic, behaviour*. Moskva: Nauka, pp. 267.
83. Kraak S. B. M. & Pen I. 2002. Sex-determining mechanisms in vertebrates. Pp. 158-177. In: I. C. W. Hardy (ed.), *Sex ratios: concepts and research methods*. Cambridge: Cambridge University Press.
84. Krackow S. & Burgoyne P. S. 1998. Timing of mating, developmental asynchrony and the sex ratio in mice. *Physiology & Behavior* **63**(1): 81-84.
85. Krackow S. & Gruber F. 1990. Sex ratio and litter size in relation to parity and mode of conception in three inbred strains of mice. *Laboratory Animals* **24**: 345-352.
86. Krackow S. & Hoeck H. N. 1989. Sex ratio manipulation, maternal investment and behaviour during concurrent pregnancy and lactation in house mice. *Animal Behaviour* **37**: 177-186.
87. Krackow S. & Tkadlec E. 2001. Analysis of brood sex ratios: implications of offspring clustering. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **50**: 293-301.
88. Krackow S. 1990. Sex-specific embryonic mortality during concurrent pregnancy and lactation in house mice. *Journal of Experimental Zoology* **256**: 106-112.
89. Krackow S. 1992. Sex ratio manipulation in wild house mice: the effect of fetal resorption in relation to the mode of reproduction. *Biology of Reproduction* **47**: 541-548.
90. Krackow S. 1995a. Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **70**: 225-241.
91. Krackow S. 1995b. The developmental asynchrony hypothesis for sex ratio manipulation. *Journal of Theoretical Biology* **176**: 273-280.
92. Krackow S. 1997a. Further evaluation of the developmental asynchrony hypothesis of the sex ratio variation. *Applied Animal Behaviour Science* **51**: 243-250.
93. Krackow S. 1997b. Effects of mating dynamics and crowding on sex ratio variance in mice. *Journal of Reproduction and Fertility* **110**: 87-90.
94. Krackow S. 1997c. Maternal investment, sex-differential prospects, and the sex ratio in wild house mice. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **41**: 435-443.

95. Krackow S. 2002. Why parental sex ratio manipulation is rare in higher vertebrates (invited article). *Ethology* **108**: 1041-1056.
96. Krackow S., Meelis E. & Hardy I. C. W. 2002. Analysis of sex ratio variances and sequences of sex allocation. Pp 112-131. In: I. C. W. Hardy (ed.), *Sex ratios: concepts and research methods*. Cambridge: Cambridge University Press.
97. Krackow S., Schmidt T. A. & Elepfandt A. 2003. Sexual growth dimorphism affects birth sex ratio in house mice. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**: 943-947.
98. Kronfeld-Schor N. & Dayan T. 1999. The dietary basis for temporal partitioning: food habits of coexisting *Acomys* species. *Oecologia* **121**: 123-128.
99. Kunze B., Dieterlen F., Traut W. & Winking H. 1999. Karyotype relationship among four species of spiny mice (*Acomys*, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde* **64**: 220-229.
100. Labov J. B., Huck U. W., Vaswani P. & Lisk R. D. 1986. Sex ratio manipulation and decreased growth of male offspring of undernourished golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behavioral Ecology & Sociobiology* **18**: 241-249.
101. Lacy R. C. & Horner B. E. 1997. Effects of inbreeding on reproduction and sex ratio of *Rattus villosissimus*. *Journal of Mammalogy* **78**: 877-887.
102. Lamb C. E. & Aarde R. J. 2001. Maternal dietary protein intake and sex-specific investment in *Mastomys coucha* (Rodentia: Muridae). *Journal of Zoology* **253**: 505-512.
103. Lambin X. 1994. Sex ratio variation in relation to female philopatry in Townsend's voles. *Journal of Animal Ecology* **63**: 945-953.
104. Larson M. A., Kimura K., Kubisch H. M. & Roberts R. M. 2001. Sexual dimorphism among bovine embryos in their ability to make the transition to expanded blastocyst and in the expression of the signaling molecule IFN-tau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 9677-9682.
105. Lovich J. E. & Gibbons J. W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development and Aging* **56**: 269-281.
106. Macholán M., Zima J., Červená A. & Červený J. 1995. Karyotype of *Acomys cilicicus* Spitzenberger, 1978 (Rodentia: Muridae). *Mammalia* **59**(3): 397-402.
107. Maestripieri D. 1991. Litter gender composition, food availability, and maternal defence of the young in house mice (*Mus domesticus*). *Behaviour* **116**: 239-251.

108. Makin J. W. & Porter R. H. 1984. Paternal behavior in the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Behavioral and Neural Biology* **41**: 135-151.
109. Martinez F., Kaabi M., Martinez-Pastor F., Alvarez M., Anel E., Boixo J. C., de Paz P. & Anel L. 2004. Effect of the interval between estrus onset and artificial insemination on sex ratio and fertility in cattle: a field study. *Theriogenology* **62**: 1264-1270.
110. Maynard Smith J. 1980. A new theory of sexual investment. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **7**: 247-251.
111. McAdam A. G. & Millar J. S. 1999. Dietary protein constraint an age at maturity: an experimental test with wild deer mice. *Journal of Animal Ecology* **68**: 733-740.
112. McClure P. A. 1981. Sex-biased litter reduction in food-restricted wood rats (*Neotoma floridana*). *Science* **211**: 1058-1060.
113. McGinley M. A. 1984. The adaptive value of male-biased sex ratios among stressed animals. *American Naturalist* **124**: 597-599.
114. McShea W. J. & Madison D. M. 1986. Sex ratio shifts within litters of meadow voles. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **18**: 431-436.
115. Meikle D. B. & Drickamer L. C. 1986. Food availability and secondary sex ratio variation in wild and laboratory house mice (*Mus musculus*). *Journal of Reproduction and Fertility* **78**: 587-591.
116. Meikle D. B. & Thornton M. W. 1995. Premating and gestational effects of maternal nutrition on secondary sex ratio in house mice. *Journal of Reproduction and Fertility* **105**: 193-196.
117. Michaux J., Reyes A. & Catzefflis F. 2001. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents. *Molecular Biology and Evolution* **18**(11): 2017-2031.
118. Missone X. 1969. African and Indo-Australian Muridae. Evolutionary trends. Musée Royal Afrique Centrale, Tervuren, Belgique **172**: 1-219.
119. Moses R. A., Hickling G. J. & Millar J. S. 1995. Variation in sex ratios of offspring in wild bushy-tailed woodrats. *Journal of Mammalogy* **76**: 1047-1055.
120. Myers J. H. 1978. Sex ratio adjustment under food stress: maximization of quality or numbers of offspring. *American Naturalist* **112**: 381-388.
121. Myers P. & Master L. L. 1983. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise. *Journal of Mammalogy* **64**(1): 1-18.

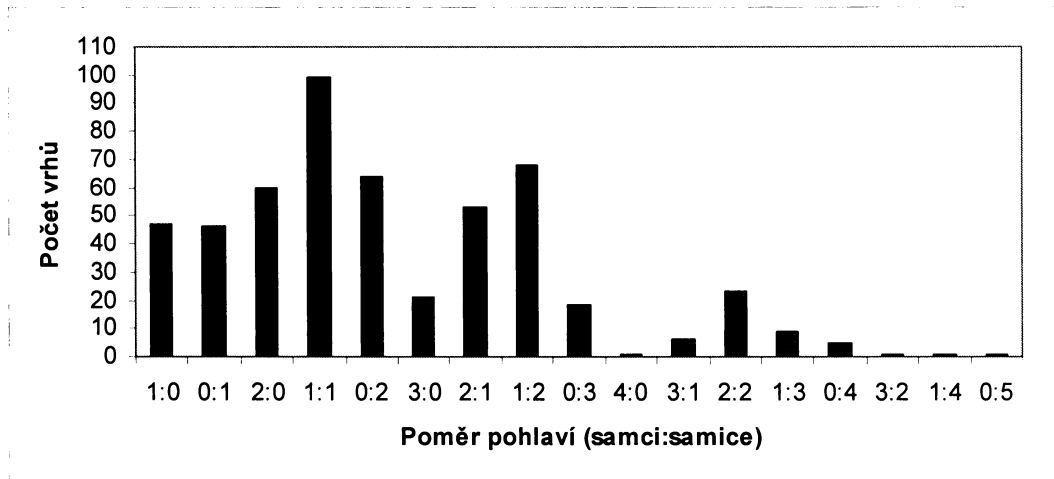
122. Myers P., Master L. L. & Garrett R. A. 1985. Ambient temperature and rainfall: an effect on sex ratio and litter size in deer mice. *Journal of Mammalogy* **66**(2): 289-298.
123. Neal B. R. 1983. The breeding pattern of two species of spiny mice, *Acomys percivali* and *A. wilsoni* (Muridae: Rodentia), in central Kenya. *Mammalia* **47**(3): 311-321.
124. Neal B. R. 1984. Seasonal feeding habits of small mammals in Kenya. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **49**: 226-234.
125. Nesher R. & Cerasi E. 1994. The spiny mouse: in search of an animal model for the pathogenesis of type 2 diabetes mellitus. *Israel Journal of Zoology* **40**: 185-197.
126. Nowak R. M. (ed.) 1999. *Walker's mammals of the world vol. 2*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, pp. 1590-1592.
127. Paul A. & Kuester J. 1987. Sex ratio adjustment in a seasonally breeding primate species: evidence from a Barbary macaque population at Affenberg Salem. *Ethology* **74**: 117-132.
128. Peaker M. & Taylor E. 1996. Sex ratio and litter size in the guinea-pig. *Journal of Reproduction and Fertility* **108**: 63-67.
129. Peitz B. 1981. The oestrous cycle of spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Journal of Reproduction and Fertility* **61**: 453-459.
130. Porter R. H. & Doane H. M. 1978. Studies of maternal behavior in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **47**: 225-235.
131. Porter R. H. 1976. Sex-differences in the agonistic behavior of spiny-mice (*Acomys cahirinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **40**: 100-108.
132. Porter R. H., Cavallaro S. A. & Moore J. D. 1980. Developmental parameters of mother-offspring interactions in *Acomys cahirinus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **53**: 153-170.
133. Porter R. H., Makin J. W. & Matochik J. A. 1986. Physical and behavioral sequelae of low birthweight in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Developmental Psychobiology* **19**(5): 463-472.
134. Pratt N. C. & Lisk R. D. 1989. Effects of social stress during early pregnancy on litter size and sex ratio in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Reproduction and Fertility* **87**: 763-769.
135. Pratt N. C. & Lisk R. D. 1991. Role of progesterone in mediating stress-related litter deficits in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Reproduction and Fertility* **92**(1): 139-146.

136. Pratt N. C., Huck U. W. & Lisk R. D. 1987. Offspring sex ratio in hamsters is correlated with vaginal pH at certain times of mating. *Behavioral and Neural Biology* **48**: 310-316.
137. R Development Core Team (2005). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. www.R-project.org.
138. Rosenfeld C. S. & Roberts R. M. 2004. Maternal diet and other factors affecting offspring sex ratio: a review. *Biology of Reproduction* **71**: 1063-1070.
139. Sarich V. M. 1985. Rodent macromolecular systematics. Pp. 423-452. In: Luckett W. P. & Hartenberger J.-L. (eds), *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. New York: Plenum Press.
140. Shargal E., Kronfeld-Schor N. & Dayan T. 2000. Population biology and spatial relationships of coexisting spiny mice (*Acomys*) in Israel. *Journal of Mammalogy* **81**(4): 1046-1052.
141. Shargal E., Kronfeld-Schor N. & Dayan T. 1999. Ecological and histological aspects of tail loss in spiny mice (Rodentia: Muridae, *Acomys*) with a review of its occurrence in rodents. *Journal of Zoology* **249**: 187-193.
142. Sicard B. & Fuminier F. 1996. Environmental cues and seasonal breeding patterns in Sahelian rodents. *Mammalia* **60**(4): 667-675.
143. Sikes R. S. 1996. Tactics of maternal investment of northern grasshopper mice in response to postnatal restriction of food. *Journal of Mammalogy* **77**: 1092-1101.
144. Silk J. B. 1983. Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities. *American Naturalist* **121**: 56-66.
145. Smith C. C. & Fretwell S. D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* **108**: 499-506.
146. Smith R. J. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution* **36**: 423-459.
147. Sokolov V. E., Orlov V. N., Baskevich M. I., Bekele A. & Mebrate A. 1993. A caryological study of the spiny mouse *Acomys* Geoffroy 1838 (Rodentia Muridae) along the Ethiopian Rift Valley. *Tropical Zoology* **6**: 227-235.
148. Statsoft Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
149. Steppan S. J., Adkins R. M. & Anderson J. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biologists* **53**(4): 533-553.

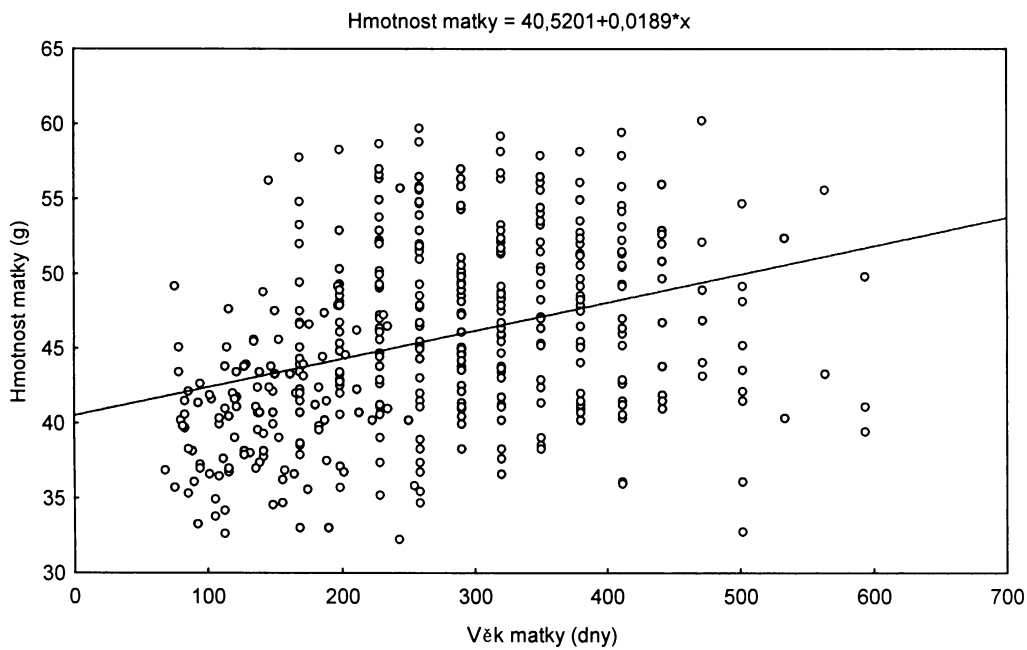
150. Szjiarto K., Coffee R. J., Boyle C., Bailey D., Mulé M., Iacovone D. & Deni R. 1985. Postpartum social interactions in families of spiny mice (*Acomys cahirinus*) observed in a laboratory environment. *Bulletin of the Psychonomic Society* **23**(3): 253-255.
151. Trivers R. L. & Willard D. E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* **179**: 90-92.
152. Vandenberg J. G. & Huggett C. L. 1994. Mother's prior intrauterine position affects the sex ratio of her offspring in house mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**: 11055-11059.
153. Verme L. J. & Ozoga J. J. 1981. Sex ratio of white-tailed deed and the estrus cycle. *Journal of Wildlife Management* **45**: 710-714.
154. Verner J. 1965. Selection for the sex ratio. *American Naturalist* **99**: 419-422.
155. Vodičková I. 2000. Postnatální vývoj dvou druhů rodu *Acomys* z východního Středomoří. Bakalářská práce, JČU BF České Budějovice, 32 stran.
156. Volobouev V., Aniskin V. M., Lecompte E. & Ducroz J.-F. 2002. Patterns of karyotype evolution in complexes of sibling species within three genera of African murid rodents inferred from the comparison of cytogenetic and molecular data. *Cytogenetic and Genome Research* **96**: 261-275.
157. Volobouev V., Gautun J.-C. & Tranier M. 1996a. Chromosome evolution in the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae): Chromosome banding analysis of *Acomys cahirinus*. *Mammalia* **60**(2): 217-222.
158. Volobouev V., Gautun J.-C., Sicard B. & Tranier M. 1996b. The chromosome complement of *Acomys* spp. (Rodentia, Muridae) from Oursi, Burkina Faso - the ancestral karyotype of the *cahirinus-dimidiatus* group? *Chromosome Research* **4**: 526-530.
159. Weissenberg S. & Shkolnik A. 1994. Metabolic rate and water economy in the desert and mediterranean populatinos of the common spiny mouse (*Acomys cahirinus*) in Israel. *Israel Journal of Zoology* **40**: 135-143.
160. Williams G. C. 1979. The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **205**: 567-580.
161. Wright S. L., Crawford C. B. & Anderson J. L. 1988. Allocation of reproductive effort in *Mus domesticus*: responses of offspring sex ratio and quality to social density and food availability. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **23**: 357-365.

162. Young D. A. B. 1976. Breeding and fertility of the egyptian spiny mouse, *Acomys cahirinus*: Effect of different environments. *Laboratory Animals* **10**: 15-24.
163. Zima J., Macholán M., Piálek J., Slivková L. & Suchomelová E. 1999. Chromosomal banding pattern in the Cyprus spiny mouse, *Acomys nesiotis*. *Folia Zoologica* **48**(2): 149-152.
164. Zuccotti M., Sebastiano V., Garagna S. & Redi C. A. 2005. Experimental demonstration that mammalian oocytes are not selective towards X- or Y-bearing sperm. *Molecular Reproduction and Development* **71**: 245-246.

9 Příloha I



Obr. 20: Histogram četností poměrů pohlaví ve vrzích (samci:samice).



Obr. 21: Závislost hmotnosti samice na jejím věku po porodu.

10 Příloha II (CD)

Příloha obsahuje tyto tabulky:

Tab. 13: Primární data pro jednotlivé vrhy.

Tab. 14: Primární data pro jednotlivá mláďata.

Tab. 15: Hmotnosti všech jedinců pro analýzu pohlavního dimorfismu.

Tab. 16 a: Vstupní data pro výpočet míry pohlavního dimorfismu u několika druhů hlodavců pro stáří 35 dní (převzato od Dewsbury et al. 1980 a Dewsbury & Hodges 1987).

Tab. 16 b: Vstupní data pro výpočet míry pohlavního dimorfismu u několika druhů hlodavců pro stáří 90 dní (převzato od Dewsbury et al. 1980 a Dewsbury & Hodges 1987).