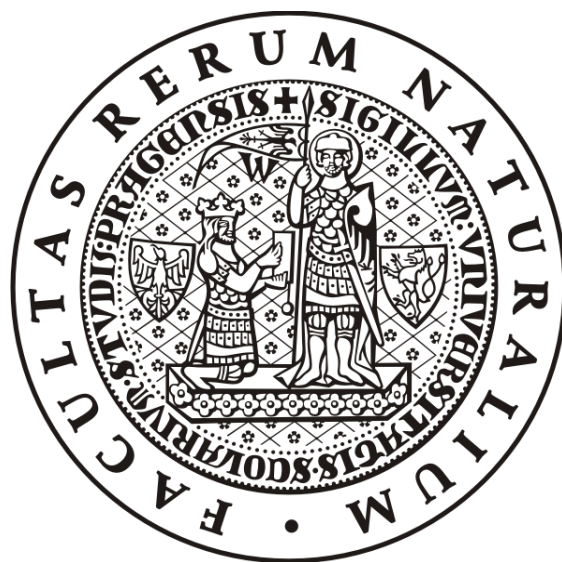


Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Alexandra Cingelová

Optimalizácia veľkosti vrhu pri hlodavcoch

Optimization of litter size in rodents

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Adam Dušek, Ph.D.

Konzultant: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2018

Prehlásenie:

Prehlasujem, že som záverečnú prácu vypracovala samostatne a že som uviedla všetky použité informačné zdroje a literatúru. Táto práca, ani jej podstatná časť, nebola použitá k získaniu iného alebo rovnakého akademického titulu.

V Prahe, 26. 4. 2018

Alexandra Cingelová

Pod'akovanie

Táto bakalárska práca vznikla vďaka podpore môjho školiteľa RNDr. Adama Dušeka, Ph.D., ktorému by som sa týmto chcela poďakovať za pripomienky, cenné rady, poskytnutie kľúčovej literatúry a metodické vedenie mojej záverečnej práce. Taktiež by som sa chcela poďakovať môjmu konzultantovi doc. RNDr. Danielovi Fryntovi, Ph.D.

Abstrakt

Optimalizácia veľkosti vrhu môže byť definovaná ako úprava veľkosti vrhu podľa aktuálnych podmienok prostredia alebo kondície matky pre dosiahnutie kompromisu medzi maximálnym možným počtom potomkov vo vrhu a ich individuálnou fitness. Hlodavce sú ideálnym taxónom na zdokumentovanie tejto problematiky vďaka veľkej medzidruhovej variabilite v životných stratégiách naprieč celým radom.

Variabilita vo veľkosti vrhu medzi jednotlivými druhmi hlodavcov bola počas evolúcie ovplyvnená nespočetnými ekologickými a sociálnymi faktormi. Medzi ne patrí geografické umiestnenie rozmnožujúcej sa populácie, rôzne životné a reprodukčné stratégie ako sú r-/K-stratégia, prítomnosť altriciálnych alebo prekociálnych mláďat, rôzne spôsoby života, prítomnosť vody v prostredí, miera predácie, schopnosť hibernácie a miera sociality druhu.

Ovplyvnenie veľkosti vrhu začína ešte pred samotným oplodnením, napríklad výberom partnera, načasovaním reprodukcie, kondíciou, vekom a sociálnym postavením matky. Genetické faktory ovplyvňujúce veľkosť vrhu sú napríklad polymorfizmus MHC glykoproteínov a *t*-haplotyp. Redukcia veľkosti vrhu môže nastať pred počatím ovplyvnením miery ovulácie, počas implantácie hladinou pohlavných hormónov samice a vystaveniu stresorom, po implantácii selektívnym potratom, a po pôrode infanticídou, siblicídou a odmietnutím potomka. Medzi reprodukčné parametre ovplyvňujúce veľkosť vrhu je veľkosť a pohlavie mláďat.

V evolúcií hlodavcov došlo k značnej diverzifikácii životných stratégií. Tomu zodpovedá aj veľká medzidruhovú variabilita vo veľkosti vrhu a v optimalizačných mechanizmoch, ktorými samice hlodavcov maximalizujú investíciu do svojich potomkov.

Kľúčové slová:

veľkosť vrhu, optimalizácia reprodukcie, materská investícia, evolúcia životných historíí, hlodavci, Rodentia

Abstract

Optimization of litter size can be defined as adjustment of litter size according to actual environmental conditions or condition of mother to reach a compromise between the maximum number of offspring and their individual fitness. Rodents are an ideal taxon to study this topic because of their enormous interspecific variability in life strategies across the whole order.

The variation in litter size among rodent species was influenced by countless ecological and social factors during their evolution. These include the geographical location of the breeding populations, various life and reproductive strategies such as r-/K-strategy, the presence of altricial or precocious offspring, various ways of life, the presence of water in the environment, predation rate, hibernation, and sociality.

Litter size can be adjusted already before fertilization, for example by choosing a partner, by timing reproduction, condition, age and social status of the mother. Genetic factors affecting litter size are, for example, MHC glycoprotein polymorphism and *t*-haplotype. Reduction of the litter size may occur before insemination by influencing the ovulation rate, female reproductive hormone levels and exposure to the stressors, during implantation by selective abortion, and postpartum by infanticide, siblicide, and offspring rejection. Reproductive parameters that affect litter size are the size and sex of the offsprings.

The evolution of rodents resulted in a great diversification of life strategies. This corresponds to an enormous interspecific variability in litter size and optimization mechanisms, by which female rodents maximize their investment in offsprings.

Key words

litter size, reproductive optimization, maternal investment, life-history evolution, rodents, Rodentia

OBSAH

1. Úvod	1
2. Hlodavce ako modelová skupina	2
POROVNÁVACIA ČASŤ	3
3. Priemerná veľkosť a rozsah vrhu	3
4. Životné a reprodukčné stratégie	6
4.1 <i>r-/K-stratégia</i>	6
4.2 <i>altriciálne/prekociálne mláďatá</i>	7
5. Ekologické a sociálne faktory	8
5.1 <i>aridné prostredie a semiakvatický spôsob života</i>	8
5.2 <i>arboreálny /terestrický spôsob života</i>	9
5.3 <i>subterestrický spôsob života</i>	10
5.4 <i>solitérny/ sociálny spôsob života</i>	10
5.5 <i>eusocialita</i>	12
VŠEOBECNÁ ČASŤ	13
6. Hlavné ontogenetické obdobia optimalizácie	13
7. Faktory ovplyvňujúce optimalizáciu veľkosti vrhu	15
7.1 <i>genetické faktory</i>	15
7.2 <i>fyziologicalké faktory</i>	18
7.3 <i>reprodukčné faktory</i>	21
7.4 <i>behaviorálne faktory</i>	23
8. Rodičovské investície	25
8.1 <i>nad-optimálne vrhy</i>	27
8.2 <i>význam redukcie veľkosti vrhu</i>	28
9. Záver	30
10. Použitá literatúra	31
11. Zoznam použitých skratiek	38

1. Úvod

Dynamika a nepredvídateľnosť prostredia si vyžadujú, aby rodičia optimalizovali reprodukčný výkon na základe prevládajúcich podmienok v prostredí a dostupnosti zdrojov v ich okolí (Morris 1987). Odpoveď rodičov na kolísajúce dostupnosti zdrojov môže mať rôzne formy. Nástup reprodukcie a počet potomkov sa môže líšiť; ich kvalita sa môže upraviť a rodičia môžu kontrolovať pomer pohlaví ich potomstva (Lindström 1999). Reprodukčná optimalizácia sa dá vysvetliť ako ideálne využitie času a energie získanej z prostredia na maximalizáciu reprodukčného výkonu (Williams 1966).

Práve počet potomkov vo vrhoch polytokných cicavcov (druhy s mnohopočetnými vrhmi) je druhovo špecifický. Počet mláďat v jednom vrhu závisí od dostupnosti potravy (Hamilton & Bronson 1985), prítomnosti či neprítomnosti vody (Beatley 1976), teploty okolia (Roth 1974), počtu predátorov (Oksanen & Lundberg 1995), dĺžky dňa a noci (Nelson *et al.* 1983), od sociálneho či solitérneho spôsobu života, (Bronson 1985) atď. Každý druh má na základe týchto podmienok určitý maximálny počet potomkov, ktoré dokáže odchovať. Toto číslo sa väčšinou nezhoduje s optimálnym počtom mláďat v jednom vrhu, pretože čím je počet potomkov vo vrhu väčší, tým klesá ich individuálna fitness (Smith & Fretwell 1974; Morris 1986; Morris 1987) a teda aj pravdepodobnosť, že sa jednotlivé mláďatá dožijú dospelosti a rozmnožia sa. „Optimálna fitness potomstva“ naznačuje tendenciu rodiča maximalizovať svoju vlastnú fitness tým, že maximalizuje efektívnosť konverzie zdrojov do fitness potomstva (Brockelman 1975). Samice môžu podľa individuálnej potreby udržiavať prežitie mláďat konštantné upravovaním veľkosti vrhu. Z tohto dôvodu matky dokážu redukovať počet mláďat vo vrhu z maximálneho na ideálny počet (Morris 1998). Zjednodušene povedané je optimalizácia veľkosti vrhu upravenie veľkosti vrhu pre dosiahnutie kompromisu medzi maximálnym možným počtom potomkov vo vrhu a ich individuálnou fitness (Morris 1987).

Miera reprodukcie každého druhu bola prispôbená prirodzeným výberom tak, aby vyrovнала mieru mortality a populácia mohla byť stabilná. Optimalizácia veľkosti vrhu je teda dôležitá aj kvôli zabráneniu premnoženiu (Lack 1948).

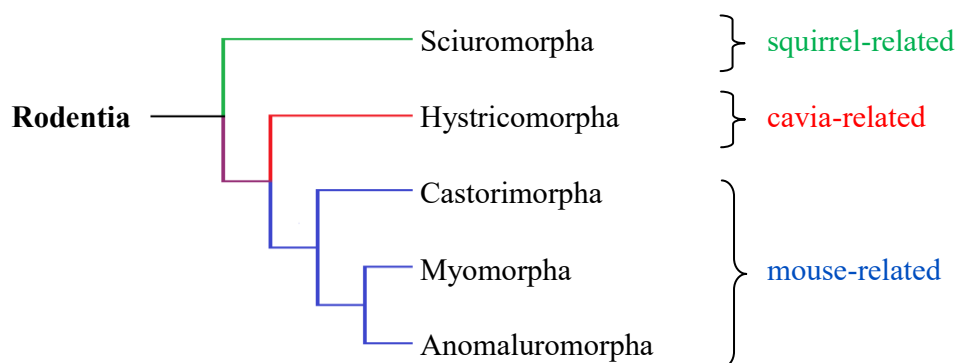
Hlodavce (*Rodentia*) sú ideálnym taxónom na zdokumentovanie optimalizácie veľkosti vrhu vďaka veľkej medzidruhovej variabilite v životných stratégiách naprieč celým radom. Väčšina druhov má rýchle rozmnožovanie spojené s krátkou graviditou, samice mávajú vrhy s rôznorodým počtom mláďat (od jedného až po niekoľko desiatok) a môžu sa páriť veľmi skoro po pôrode (*postpartum oestrus*) (Gilbert 1984).

V prvej časti tejto bakalárskej práce je mojím cieľom zdokumentovať variabilitu vo veľkosti vrhu medzi jednotlivými podradmi a predstaviť ekologické a behaviorálne faktory, ktoré ovplyvnili evolúciu veľkosti vrhu. V druhej časti si za cieľ dávam zdokumentovať faktory, ktoré ovplyvňujú inter-individuálne rozdiely vo veľkosti vrhu v rámci celého radu a taktiež mechanizmy optimalizácie veľkosti vrhu a jej biologický význam.

2. Hlodavce ako modelová skupina

Je všeobecne známe, že hlodavce sú druhovo najpočetnejším radom z triedy cicavce (*Mammalia*). Tvoria okolo 41 % všetkých druhov cicavcov (Wilson & Reeder 2005) a môžeme ich nájsť na každom kontinente okrem Antarktídy. Ako najviac diverzifikovaná skupina cicavcov dokážu obývať množstvo rôznych ekologických ník ako sú polia, lesy, púšte, stepi, arktické tundry, vysokohorské prostredie, ale aj v blízkosti vody, na vrcholoch stromov, v podzemných tuneloch, alebo v ľuďmi vytvorenom prostredí (Wolff & Sherman 2007). Okrem pár výnimiek sú hlodavce charakterizované relatívne malou veľkosťou a premeneným párom rezákov na stále dorastajúce hlodáky, ktoré vyrastajú zo spodnej aj z vrchnej čeľuste. Sklovinou sú hlodáky pokryté len na prednej strane, čo im umožňuje sa neustále dlátovito zbrusovať (Waggoner 2000). Hlodavcom úplne chýbajú očné zuby, na ich mieste je medzera (diastema) a po nej jedna alebo viac stoličiek poprípade črenových zubov. Zubný vzorec teda vyzerá nasledovne - 1/0/0-2/1-3 (Wilson & Reeder 2005). Avšak zajace a králiky (*Leporidae*) spolu s pikami (*Ochotonidae*) majú taktiež neustále dorastajúce hlodáky, čo ich v minulosti zaradilo medzi hlodavce. Dnes patria do samostatného radu zajacovce (*Lagomorpha*) (Asher *et al.* 2005).

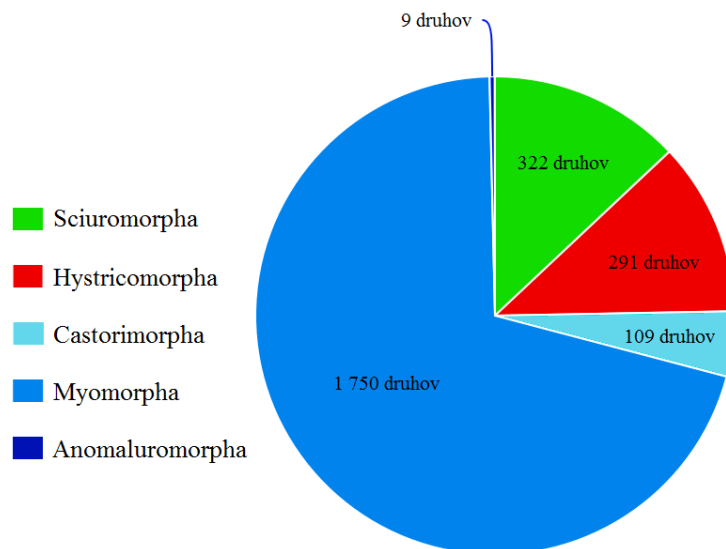
Celkový počet druhov hlodavcov sa momentálne odhaduje na 2481 (Wilson *et al.* 2016, 2017). Molekulárne analýzy ukazujú, že hlodavce sú rozdelené do piatich podradov: Anomaluromorpha, Myomorpha, Castorimorpha, Hystricomorpha a Sciuromorpha. Týchto päť podradov možno rozdeliť do troch hlavných línií: Anomaluromorpha, Castorimorpha a Myomorpha patria do tzv. „mouse-related“ línie, Sciuromorpha do tzv. „squirrel-related“ línie a Hystricomorpha tvoria samostatnú skupinu, niekedy sa používa označenie Ctenohystrica alebo „cavia-related“ (Blanga-Kanfi *et al.* 2009; Fabre *et al.* 2012). Vzťahy medzi jednotlivými skupinami sú uvedené na obrázku č. 1.



Obrázok č. 1: Fylogenetický strom ukazujúci vzťahy medzi jednotlivými skupinami hlodavcov.

Prevzaté a upravené z Blanga-Kanfi *et al.* 2009 a Fabre *et al.* 2012.

Najväčším podradom hlodavcov sú Myomorpha s 1750 druhmi (Wilson *et al.* 2017). Nasleduje podrad Sciuromorpha s 322 druhmi, nie o veľa menší je podrad Hystricomorpha, kde sa radí 291 druhov a do Castorimorpha patrí 109 druhov. Najmenej zástupcov má podrad Anomaluromorpha s 9 druhmi (Wilson *et al.* 2016). Grafické znázornenie pomerov počtu druhov je uvedené na obrázku č. 2.



Obrázok č. 2: koláčový graf znázorňujúci veľkosť podradov v rámci radu hlodavce (*Rodentia*).

POROVNÁVACIA ČASŤ

V tejto časti bakalárskej práci sa zameriam na ilustrovanie variability vo veľkosti vrhu pri hlodavcoch a predstavenie ekologických a behaviorálnych faktorov, ktoré ovplyvnili evolúciu veľkosti vrhu. Všetky porovnania uvádzam s použitím dát od niekoľkých vybraných modelových druhov, ku ktorým je publikovaný dostatočný počet odborných štúdií s minimálnym počtom sledovaných vrhov 40.

3. Priemerná veľkosť a rozsah vrhu

Priemerná veľkosť vrhu je dobrým ukazovateľom stavu jedinca alebo populácie. Pokiaľ majú samice v populácii vrhy rovnaké alebo väčšie než je priemerná veľkosť vrhu pre daný živočíšny druh, môžeme populáciu označiť za úspešnú a prosperujúcu (Oksanen & Lundberg 1995).

Avšak dôležitejší je fakt (hlavne pre túto bakalársku prácu), že môže veľkosť vrhu poskytnúť cenné informácie ohľadom určitého živočíšneho druhu. Či už sa jedná o prostredie v ktorom žije, potravu, správanie, alebo evolúciu (Kasparian *et al.* 2005).

Hlodavce ako skupina majú veľkú variabilitu v počte mláďat vo vrhu - jedno až skoro tridsať mláďat. Jednotlivé podrady sa nelíšia len medzi sebou, ale môžeme vidieť značný rozdiel v rozsahu veľkosti vrhu aj v rámci jedného podradu. Ako dobrý príklad posluži podrad Hystricomorpha, kde druh rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) máva vrhy každých 74 až 86 dní priemerne s jedenástimi mláďatami. Najpočetnejší zaznamenaný vrh tohto druhu mal až dvadsať osem mláďat (Sherman *et al.* 1999). Na druhú stranu samica dikobraza juhoafrického (*Hystrix africae australis*) porodí raz ročne jedno mláďa (van Aarde 1985).

Priemerný počet mláďat vo vrhu a rozsah veľkosti vrhu vybraných modelových druhov je uvedený v tabuľke č. 1.

Tabuľka č. 1: Priemerný počet mláďat vo vrhu a rozsah vrhu modelových druhov hlodavcov. Modelové druhy boli vybrané podľa minimálneho počtu študovaných vrhov ($n < 40$) a sú usporiadané podľa príslušných podradov.

podrad	modelový druh	priemer vrhu (P)	rozsah veľkosti vrhu (R)	počet vrhov za rok (V)	počet príkladov (n)	zdroj
Sciuromorpha	<i>Aplodontia rufa</i>	2,6	2 - 4	1	56	(Carraway & Verts 1993)
	<i>Sciurus vulgaris</i>	3,8	1 - 11	2	46	P+V+n: (Lurz <i>et al.</i> 2005) R: (Wauters & Dhondt 1995)
	<i>Glis glis</i>	5,5	1 - 8	1	237	(Kryštufek 2010)
Hystricomorpha	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	4,0	1 - 7	1 - 2	68	P+R+n: (Ojasti 1973) V: (Mones & Ojasti 1986)
	<i>Hystrix africaeaustralis</i>	1,5	1 - 3	1	165	P+R+n: (van Aarde 1985) V: (Barthelmess 2006)
	<i>Chinchilla lanigera</i>	1,6	1 - 6	2	273	P+n: (Neira <i>et al.</i> 1989) R+V: (Spotorno <i>et al.</i> 2004)
	<i>Heterocephalus glaber</i>	11,3	3 - 28	3 - 5	272	P+R+n: (Sherman <i>et al.</i> 1999) V: (Jarvis & Sherman 2002)
Castorimorpha	<i>Castor canadensis</i>	3,5	1 - 6	1	215	P+V+n: (Jenkins & Busher 1979) R: (Lahti & Helminen 1974)
	<i>Thomomys bottae</i>	3,9	1 - 12	1 - 4	205	P+n: (Jones & Baxter 2004) R+V: (Loeb 1990)
	<i>Perognathus parvus</i>	5,2	2 - 8	1 - 3	182	P+R+n: (Verts & Kirkland 1988) V: (Iverson 1967)
Myomorpha	<i>Microtus miurus</i>	8,2	4 - 12	1 - 3	46	(Cole & Wilson 2010)
	<i>Rattus norvegicus</i>	7,0	6 - 14	2 - 7	261	P+R+n: (Perry 1945) V: (Calhoun 1963)
	<i>Zapus princeps</i>	5,2	2 - 8	1 - 2	187	(Blake Hart <i>et al.</i> 2004)
Anomaluromorpha	<i>Anomalurus beecrofti</i>	1,0	1 - 2	1	-	P+R: (Jackson 2012) V: (Jackson 2016)
	<i>Pedetes capensis</i>	1,0	1 - 2	2 - 3	152	P+R+n: (Butynski 1979) V: (Jackson 2016)

Priemerná veľkosť vrhu však ešte neznamená, že sa tento počet vyskytuje najčastejšie. Nie je možné, aby samica porodila napríklad tri a pol mláďaťa.

Napríklad dikobraz juhoafrický máva v 58,8 % prípadoch jedno mláďa, v 32,1 % prípadoch sa narodí dvojčička a v 9,1 % má samica troch potomkov v jednom vrhu (van Aarde 1985; Barthelmess 2006). Táto skutočnosť poukazuje na to, že síce priemerný počet mláďat je 1,5, ale najčastejšie sa vyskytujúci počet (modus) potomkov v jednom vrhu je 1. Ďalšie príklady sú uvedené v tabuľke č. 2.

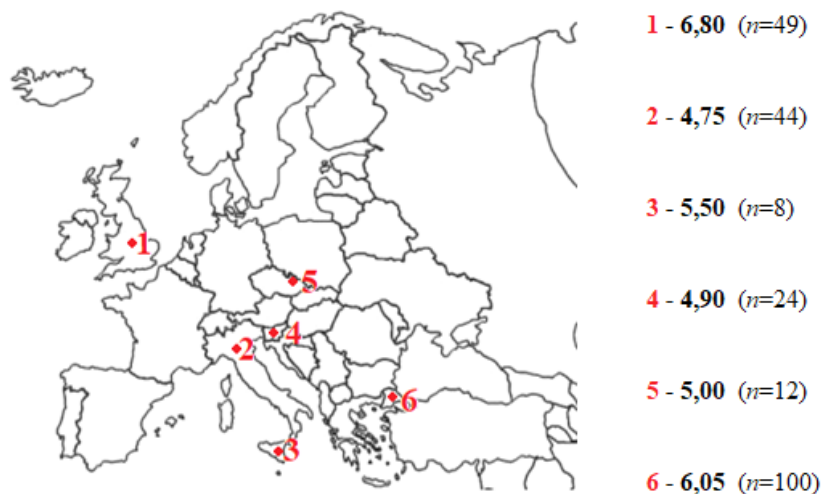
Avšak tieto informácie často nie sú dostupné, najmä v literatúre staršieho dátumu sa vyskytuje len hodnota priemeru, preto budem v tejto práci používať priemerný počet.

Tabuľka č. 2: Priemerný počet a najčastejší počet (modus) mláďat vo vrhu vybraných druhov hlodavcov.

druh (podrad)	priemer vrhu	modus vrhu
<i>Apodontia rufa</i> (Scuiromorpha)	2,6 ($n = 56$) (Carraway & Verts 1993)	3 ($n = 47$) (Pfeiffer 1958)
<i>Hystrix africaeaustralis</i> (Hystricomorpha)	1,5 ($n = 165$) (van Aarde 1985)	1 ($n = 165$) (van Aarde 1985)
<i>Chaetodipus formosus</i> (Castorimorpha)	5,7 ($n = 77$) (French <i>et al.</i> 1974)	5 ($n = 77$) (French <i>et al.</i> 1974)
<i>Microtus miurus</i> (Myomorpha)	8,2 ($n = 46$) (Bee & Hall 1956)	8 ($n = 46$) (Bee & Hall 1956)

Priemerná veľkosť vrhu uvádzaná v literatúre je ovplyvnená geografickou oblasťou, v ktorej sa výskum uskutočnil. Aj malá vzdialenosť, napríklad 200 kilometrov, môže znamenať rozdiel vo veľkosti vrhu o pol mláďaťa. Ako príklad uvádzam rozdielnu priemernú veľkosť vrhu pri druhu plch veľký (*Glis glis*). Na obrázku č. 3 je vyobrazených šesť lokalít, z ktorých Kryštufek (2010) určil priemernú veľkosť vrhu, ktorá má hodnotu 5,5 mláďat: 1- Anglicko vo Veľkej Británii, 2 - severná časť Talianska, 3 - Sicília, 4 - Slovinsko, 5 - severná časť Moravy v Českej republike, 6 - európska časť Turecka.

Geografické rozdiely v priemernej veľkosti vrhu môže byť ovplyvnené dĺžkou rozmnožovacej sezóny, ktorá závisí na geografickej šírke, geografickej výške, pobrežnom alebo vnútrozemskom podnebí. Práve vplyv geografickej šírky môžeme dobre pozorovať pri priemernej veľkosti vrhu pri rode škrekoch (*Peromyscus*). Smith a McGinnis (1968) našli pri tomto druhu pozitívnu koreláciu medzi priemernou veľkosťou vrhu a geografickou šírkou - čím severnejšie sa populácia nachádzala, tým bola priemerná veľkosť vrhu väčšia. Pravdepodobne sa jedná o adaptáciu na krátku rozmnožovaciu sezónu spôsobenú klimatickými podmienkami (Smith & McGinnis 1968).



Obrázok č. 3: Rozdielna veľkosť vrhu pri druhu plch veľký (*Glis glis*).
Prevzaté a upravené z Kryštufek 2010.

4. Životné a reprodukčné stratégie

4.1 r-/K-stratégia

Optimálna veľkosť vrhu je ovplyvnená aj tým, či je živočích r- alebo K-stratég (Tuomi 1980). K-stratégia sa väčšinou vyznačuje životom v stabilnom prostredí, malým počtom prekociálnych mláďat vo vrhu, rozmnožovaním v neskoršom veku a viac krát za život (iteroparia), veľkým telom a dlhým životom. Naopak r-stratégia je charakterizovaná životom v rýchlo sa meniacom alebo sezónnom prostredí, početnými vrhmi s altriciálnymi mláďatami, rozmnožovanie nastáva v mladšom veku a niekedy len jeden krát za život (semelparia) (Nichols *et al.* 1976).

Za typických K-stratégov v rade Rodentia môžeme považovať zástupcov podradu Anomaluromorpha. Veľmi málo sa vie o reprodukcii druhov patriacich do tejto skupiny, ale u väčšiny zástupcov, ktorí boli zdokumentovaní, sa rodí jedno mláďa, ktoré sa narodí osrstené, s otvorenými očami a schopné pohybu (Kingdon 1974; Butynski 1979; Hayssen *et al.* 1993; Jones *et al.* 2009).

Naopak charakteristiky r-stratégov spĺňa podrad Myomorpha. Väčšina druhov nežije dlhšie ako dva až tri roky. Napriek ich krátkovekosti majú zástupcovia tohto podradu vysoký reprodukčný potenciál (Nowak 1999). Napríklad myš domáca (*Mus musculus*) môže mať 5 až 10 vrhov do roka s priemerne siedmymi mláďatami (Sage *et al.* 1993).

r- a K-stratégia nie sú iba druhovo špecifické, ale môžu sa za rôznych podmienok prostredia vyskytovať v jednom a tom istom druhu. Dobrým príkladom v rámci hlodavcov je rod hraboš (*Microtus*). Populačná dynamika hrabošov je nestabilná a vyznačuje sa veľkou sezónnou a viacročnou premenlivosťou s periodicitou 2 - 4 roky. Hraboši sa dožívajú maximálne 18 mesiacov a prezimujú iba raz, čo znamená, že takáto fluktuácia populácie závisí na reprodukčnom správaní, ktoré sa odlišuje hlavne medzi generáciami a nie medzi jednotlivcami v jednej generácii (Tkadlec & Zejda 1995). V

rokoch, kedy je počet hrabošov najvyšší, rodia samice v jednom vrhu priemerne viac mláďat a viackrát do roka než v rokoch, kedy je hustota populácie najmenšia. Pre príklad uvádzam druh hraboš horský (*Microtus montanus*). V rokoch s najvyššou hustotou populácie majú samice priemerne 6,5 mláďat v jednom vrhu, v rokoch s najnižšou hustotou sa vo vrhoch nachádza priemerne 4,8 mláďat (Pinter 1986).

4.2 altriciálne/prekociálne mláďatá

Veľkosť vrhu závisí aj na tom, či matka porodí mláďa altriciálne alebo prekociálne. Altriciálne mláďatá sa pri hlodavcoch rodia bez srsti, nedokážu si udržať telesnú teplotu, nemajú otvorené uši ani oči, nedokážu sa pohybovať na viac ako pár centimetrov a vyžadujú pomerne dlhodobú starostlivosť (Kellman & Arterberry 2000). Ešte pred pôrodom samice stavajú hniezda, v ktorých zostávajú s mláďatami až do ich odstavu. Naopak prekociálne mláďatá sa zvyčajne rodia (aspoň čiastočne) osrstené, sú schopné termoregulácie, samostatného pohybu na väčšiu vzdialenosť než altriciálne, majú otvorené oči a uši a niekedy aj čiastočne vyrastené hľadáky (Martin & Maclarnon 1985). Aj keď sú prekociálne mláďatá relatívne samostatné, matky ich počas prvých dní a niekedy aj týždňov stále koja (Wolff 2007). Samice do stavania hniezda investujú len veľmi málo, niektoré druhy dokonca nestavajú hniezda vôbec - napríklad kapybara močiarna (*Hydrochoerus hydrochaeris*) rodí potomkov kdekoľvek v habitate (Mones & Ojasti 1986).

Všetky tri čeľade, ktoré patri do podradu Sciuromorpha (Aplodontiidae, Gliridae a Sciuridae) majú výhradne altriciálne mláďatá (Carraway & Verts 1993; Wilson *et al.* 2016). Tento podrad je zároveň vnímaný ako bazálna vývojová vetva pri hlodavcoch (Blanga-Kanfi *et al.* 2009; Fabre *et al.* 2012). Všetky ostatné podrady majú prítomnosť altriciálnych aj prekociálnych mláďat. Hlodavce teda na začiatku svojej evolúcie mali najprv len altriciálne mláďatá a až v neskoršom čase sa objavili mláďatá prekociálne.

Až na pár výnimiek môžeme najväčšie zastúpenie druhov s prekociálnymi mláďatami nájsť v podrade Hystricomorpha (Ojasti 1973; Woods & Boraker 1975; van Aarde 1985). Aj napriek tomu, že pri iných cicavcoch sa prekociálne mláďatá rodia hlavne skupinám s veľkými druhmi (párnokopytníky, nepárnokopytníky, veľryby, plutvonožce, primáty, netopiere a málozubce) (Sibly & Brown 2009), pozorujeme prekociálnych potomkov v podrade Hystricomorpha nie len pri väčších druhoch ako je kapybara močiarna (Ojasti 1973) a dikobraz juhoafrický (van Aarde 1985), ale aj pri menších druhoch, ktoré reprezentuje napríklad osmák degu (*Octodon degu*) (Woods & Boraker 1975; Long & Ebensperger 2010), činčila vlnatá (*Chinchilla lanigera*) (Spotorno *et al.* 2004) a gundi saharský (*Ctenodactylus gundi*) (George 1978). Prenatálny vývoj prekociálnych mláďat je energeticky náročnejší než u altriciálnych, preto druhy s takýmito potomkami majú priemernú veľkosť vrhu menšiu než druhy s altriciálnymi mláďatami. Zároveň však prekociálne mláďatá majú vyššiu pravdepodobnosť prežitia vďaka ich relatívnej samostatnosti (Smith & Fretwell 1974).

Práve jednou zo spomínaných výnimiek v podrade Hystricomorpha je druh rypoš lysý, mláďatá sú pri tomto druhu altriciálne. Viac o tomto druhu je uvedené v nasledujúcej kapitole, konkrétne podkapitola 5.5 eusocialita (str. 12).

5. Ekologické a sociálne faktory

Hlavné environmentálne faktory ovplyvňujúce reprodukciu cicavcov sú dostupnosť potravy, teplota okolia, množstvo zrážok, cyklus dňa a noci a rôznorodosť spoločenských podnetov (Bronson 1985).

5.1 aridné prostredie a semiakvatický spôsob života

Vplyv malého množstva zrážok, teda aridného prostredia, môžeme pozorovať pri druhu gundi saharský. Tento druh žije v skalnatom a púštnom prostredí severnej Afriky, kde ročný úhrn zrážok činí 51 až 207 mm (Nicholson 2000). Mláďatá sa rodia prekociálne, prakticky sú miniatúrami svojich rodičov - majú otvorené oči, uši a plne vyvinuté hlodáky. Vo vrhu ich býva jedno až tri, najčastejšie však dve. Prvé kojenie prebieha hneď po narodení, pretože matka v suchom prostredí má len veľmi obmedzený prístup k vode. Už na tretí deň mláďatá začínajú prijímať čerstvé rastliny a do skončenia druhého týždňa tvorí väčšiu časť ich potravy tuhá strava (Gouat & Gouat 1987; Honigs & Greven 2003). Matky si nemôžu dovoliť investovať do väčšieho počtu mláďat než spomínané jedno až tri, pretože samé majú v takomto prostredí problém so zháňaním potravy. Taktiež reprodukcia je prispôbena množstvu zrážok a teplote prostredia. Mláďatá sa rodia v mesiacoch marec až máj, kedy teploty po zime stúpajú, ale ešte nedosahujú svoj vrchol ako v mesiacoch júl a august. Najväčšie množstvo zrážok v spomínanej oblasti padne v mesiacoch január až apríl. Priemerný počet mláďat narodených v mesiacoch marec a apríl je väčší (2-3) než v mesiaci máj (1-2), práve kvôli stúpajúcim teplotám a znižujúcemu sa počtu zrážok (George 1978).

Naopak vplyv neustálej prítomnosti vody môžeme nájsť v čeľadi Gastoridae v podrade Castorimorpha, ktorá má len jeden recentný rod zahrnujúci dva druhy - bobor kanadský (*Castor canadensis*) a bobor európsky (*Castor fiber*). V podrade Castorimorpha sú okrem spomínanej čeľade aj Geomyidae a Heteromyidae. Väčšina druhov z týchto dvoch čeľádí má priemerný počet mláďat v jednom vrhu väčší ako obaja zástupcovia rodu *Castor* (viz tabuľka č. 1) a rodia altriciálne mláďatá, ktoré sú odstavené najneskôr po 28 dňoch a po krátkom čase opúšťajú brloh. Na rozdiel od bobrov druhy čeľádí Geomyidae a Heteromyidae hľbia dúpätá v pôde, kam sa predátori dostanú jednoduchšie ako do bobrieho brlohu s prístupom jedine cez vodu, preto je pre nich výhodnejšie mať viac altriciálnych mláďat (Chew & Butterworth 1964; Garrison & Best 1990; Loeb 1990; Geluso 1999; Jones & Baxter 2004). Bobor európsky aj bobor kanadský naopak rodia mláďatá prekociálne, ktoré sú kojené po dobu šiestich týždňov. Po tom, čo sú odstavené, sa o ich potravu ďalší približne jeden mesiac starajú nielen matky ale aj ostatní členovia rodinnej skupiny. Vďaka tomu môžu matky porodiť viac mláďat (priemerne 3,5) než keby sa o potomkov starali samé (Lahti & Helminen 1974). Prekociálne

mláďatá bobrov sú schopné plávať do 24 hodín po narodení a potápať sa dokážu v priebehu prvého týždňa. Táto schopnosť je nevyhnutná pri ich semiakvatickom spôsobe života (Jenkins & Busher 1979).

5.2 arboreálny/terestrický spôsob života

V podrade Sciuromorpha sa vyskytujú dve hlavné životné stratégie - arboreálny a pozemný život. Klasickým zástupcom stromových veveríc je napríklad čikari červený (*Tamiasciurus hudsonicus*) žijúci v celej severnej časti Severnej Ameriky (Steele 1998). Rozšíreným druhom pozemnej veverice je sysel' veveričí (*Otospermophilus beecheyi*), ktorý žije v západnej časti Severnej Ameriky (Evans & Holdenried 1943). Na týchto dvoch relatívne príbuzných druhoch môžeme porovnať ako sa veľkosť a frekvencia vrhu v prispôsobila životnej stratégii. Pre prehľadnosť sú všetky spomínané rozdiely uvedené v tabuľke č. 3.

Čikari červený na rozdiel od sysľa veveričieho nehibernuje, môže mať teda dva vrhy do roka (McAdam *et al.* 2007). Sysel' veveričí máva kvôli hibernácii vrh len raz do roka (Tomich 1962).

Ďalším faktorom ovplyvňujúcim veľkosť vrhu je počet predátorov a ročná miera predácie u dospelých jedincov. Jedince druhu čikari červený majú prevažne len arboreálnych predátorov ako sú kuny, sovy, jastraby, hranostaje a stromové hady (Gurnell 1987) a ročná miera predácie u dospelých jedincov dosahuje 38 % (Goheen & Swihart 2005). Na druhú stranu sysel' veveričí má ročnú mieru predácie u dospelých jedincov 50 % (Fitch 1948) kvôli svojej každodennej aktivite a otvorenému priestranstvu, v ktorom jedince žijú (Hanson & Coss 1997). Pri vyššej miere predácie si musia rozmnožujúce sa jedince zaistiť, že sa ich genetická informácia presunie aj do ďalších generácií - zvýši sa počet mláďat vo vrhu.

Taktiež minimálna hmotnosť potomkov pri opúšťaní hniezda je rozdielna. Čikari červený opúšťa hniezdo s hmotnosťou aspoň 115 g (Larsen & Boutin 1994) čo predstavuje približne 45 % priemernej hmotnosti dospelého jedinca (250 g) (Smith 1968). Mladé jedince sysľa veveričieho opúšťajú hniezdo s hmotnosťou minimálne 140 g (Fitch 1948), ktorá odpovedá 25 % priemernej hmotnosti dospelého jedinca (560 g) (Smith *et al.* 2016). Tento rozdiel v percentuálnej hmotnosti mláďat ukazuje na mieru investície do reprodukcie. Čím je potomok relatívne väčší (dlhšie zostal v hniezde, investícia je väčšia), tým má väčšiu šancu, že po disperzii z hniezda prežije do najbližšej reprodukčnej sezóny (Armitage 1981).

Priemerná veľkosť vrhu pri druhu čikari červený sa uvádza na 3,8 mláďat a rozsah sa pohybuje od jedného až po päť mláďat (Humphries & Boutin 2000). Počet mláďat pri druhu sysel' veveričí sa pohybuje od štyroch až po jedenásť, najčastejšie ich však vo vrhu býva šesť (Tomich 1962).

Tabuľka č. 3: Porovnanie rozdielov medzi arboreálnym a pozemným spôsobom života v rámci dvoch druhov v podrade Sciuromorpha.

druh	čikari červený	syseľ veveričí
spôsob života	arboreálny	pozemný
hibernácia	nie	áno
ročná miera predácie u dospelých jedincov	38 %	50 %
min. hmotnosť mláďat pri opúšťaní hniezda	115 g (~ 45 % hmotnosti v dospelosti)	140 g (~ 25 % hmotnosti v dospelosti)
rozsah veľkosti vrhu	1 - 5	4 - 11
priemer vrhu	3,8	6,1

5.3 subterestrický spôsob života

Množstvo pozemných hlodavcov si vyhrabáva a stavia brlohy pod povrchom. To časom viedlo k tomu, že niektoré druhy si osvojili subterestrický spôsob života (Lessa 2000). Dalo by sa očakávať, že na rozdiel od druhov žijúcich na povrchu, si môžu podzemné hlodavce vďaka trvalému úkrytu pred predátormi dovoliť početnejšie vrhy. Avšak veľkosť vrhu podzemných druhov hlodavcov je typicky nižšia v porovnaní s druhmi, ktoré žijú na povrchu pri podčeľadiach Murinae, Arvicolinae, Cricetinae (podrad Myomorpha) a čeľadi Ctenomyidae (podrad Hystricomorpha) (French *et al.* 1975; Lacey & Patton 2000). Tento menší počet mláďat vo vrhu pri podzemných druhoch je pravdepodobne spôsobený vysokou mierou prežitia potomkov v ochrannom prostredí tunelov - samice nepotrebujú mať veľký počet mláďat aby zaistili presun svojich génov do ďalších generácií (Hayssen *et al.* 1993), prakticky sa jedná o K-stratégiu. Ako dobrý príklad posluží rod tukotuko (*Ctenomys*) patriaci do čeľade Ctenomyidae a jeho dva druhy tukotuko vysokohorský (*Ctenomys opimus*) a tukotuko peruánsky (*Ctenomys peruanus*). Podzemný druh tukotuko vysokohorský má priemerne vo vrhu 1,6 mláďat, zatiaľ čo priemerná veľkosť vrhu druhu tukotuko peruánsky, ktorý žije na povrchu, je 3,5 mláďat (Pearson 1959).

5.4 solitérny/sociálny spôsob života

Optimálna veľkosť vrhu môže byť ovplyvnená mierou sociality druhu. Sociálne správanie súvisí s distribúciou a predvídateľnosťou zdrojov; časové a priestorové modely dostupnosti zdrojov môžu ovplyvniť veľkosť skupiny (Johnson *et al.* 2002).

Pre solitérny a sociálny spôsob života sú dobrým príkladom hlodavce žijúce v púšti. Pre solitérny spôsob konkrétne rod tarbíkomyš (*Dipodomys*). Behaviorálne rozdiely medzi jednotlivými druhmi v tomto rode súvisia s veľkosťou tela, teritorialitou, skladovaním potravy, reakciou na predátorov a sociálnou toleranciou (Randall *et al.* 2007). Práve sociálna tolerancia sa mení od najmenej sociálne tolerantnej tarbíkomyši púštnej (*Dipodomys deserti*) až po najviac tolerantnú tarbíkomyš Merriamovu (*Dipodomys merriami*). Pre prehľadnosť sú všetky spomínané rozdiely uvedené v tabuľke č. 4.

Tarbíkomyš púštna je väčšia, teritórium (so skrýšou, v ktorej si uchováva potravu) si bráni samce aj samice proti rovnakému aj opačnému pohlaviu. Rozmnožovanie prebieha raz, výnimočne dva krát do roka. Vo vrhu môže byť jedno až päť mláďat, najčastejšie sa však vyskytujú tri (Nader 1978; Best *et al.* 1989). Naopak menšia tarbíkomyš Merriamova si potravu schováva po celej ploche svojho teritória. Keďže semená rastlín sú v púštnom prostredí cenným zdrojom energie, jedince sa navzájom vyhľadávajú a potravu z jednotlivých skrýši iného zástupcu svojho druhu kradnú, nedochádza však ku skoro žiadnemu agresívnemu správaniu. Rozmnožovanie môže prebiehať až tri krát do roka. Vrhly mávajú dva až šesť potomkov, najčastejšie však štyri (Chew & Butterworth 1964; Perri & Randall 1999; Randall *et al.* 2007).

Tabuľka č. 4: Porovnanie rozdielov medzi druhmi tarbíkomyš púštna a tarbíkomyš Merriamova.

druh	tarbíkomyš púštna	tarbíkomyš Merriamova
hmotnosť tela dospelého jedinca	83 - 148 g	33 - 54 g
teritorialita	áno	nie
skladovanie potravy	komora	rozptýlene
aktívna obrana proti predátorom	áno	nie
sociálna tolerancia	nízka	vysoká
zokupovanie	iba kvôli reprodukcii, následne okamžité rozdelenie	často aj mimo reprodukčnú sezónu
počet vrhov do roka	1 - 2	3
rozsah veľkosti vrhu	1 - 4	2 - 6
priemer vrhu	2,5	4,0

Sociálna tolerancia je teda dôležitá pre ušetrenie času a energie a pre minimalizáciu efektu agresivity na fyziologický stres a stratu vody a môže byť spojená s relatívne väčšou veľkosťou vrhu (Nader 1978; Yoerg 1999; Randall *et al.* 2007).

Dobrym príkladom pre hlodavca žijúceho sociálnym životom je druh pieskomil veľký (*Rhombomys opimus*). Skupina sa väčšinou skladá z jedného samca, jednej až šesť samíc, odstavených potomkov a novonarodených jedincov. Samice nemajú úplne pravidelnú reguláciu gravidity, teda vrhy sa vyskytujú počas celého roka, najčastejšie jeden až tri krát do roka (mesiace apríl až september). Vo vrhu môže byť jedno až štrnásť altriciálnych mláďat, priemerne ich býva šesť (Nowak 1999; Randall *et al.* 2007). Všetky samice v rodinnej skupine sa starajú nielen o svoje potomstvo, ale aj o mláďatá iných samíc (Tchabovsky *et al.* 2001; Randall *et al.* 2005). Vďaka tomu môže mať pieskomil veľký aj v púštnom prostredí relatívne veľký vrh.

5.5 eusocialita

V rámci všetkých druhov hlodavcov mávajú najväčší počet mláďat vo vrhu samice druhu rypoš lysý. Súvisí to s ich eusociálnym spôsobom života. Na čele skupiny/rodiny so zložitou sociálnou štruktúrou je jedna samica - kráľovná, ktorá plodí potomstvo. Ostatní členovia sú rozdelení do kast: jeden až traja samci, ktorí sa rozmnožujú, vojaci chrániaci skupinu, robotníci hľbiaci brlohy atd. Zaradenie do jednotlivých kast sa mení vekom. Najmladšie jedince sa najprv starajú o mláďatá (samice ich aj koja), neskôr hľbia tunely a nakoniec najstarší bránia brloh. Zo samíc sa rozmnožuje len dominantná samica. Neplodnosť ostatných samíc nie je vrodenná ale iba dočasná - dominantná samica ich plodnosť potlačuje feromónmi, ktoré vylučuje (Jarvis 1981).

U väčšiny cicavcov sa optimálna veľkosť vrhu rovná polovici počtu bradaviek a maximálna veľkosť vrhu odpovedá celkovému počtu bradaviek (Gilbert 1986). Rypoš lysý však porušuje toto pravidlo. Priemerný počet mláďat vo vrhu je 11,3 a priemerný počet bradaviek 11,5. Výnimkou nie sú vrhy s až dvadsiatimi ôsmimi potomkami (Sherman *et al.* 1999; Jarvis & Sherman 2002). Toto je spôsobené spomínanou eusocialitou. Veľký počet narodených a preživších mláďat je umožnený prítomnosťou helprov. Vďaka tomu môže rypoš lysý odchovať veľké vrhy.

Eusocialita pri rypošoch je výsledkom kooperatívnej monogamie zosilnená životom pod povrchom zeme, ktorý zabraňuje disperzii a umožňuje kontinuálne rozmnožovanie, čo vedie k rýchlemu prekryvaniu generácií. Dlhovekosť, pomalý prenatalný a ešte pomalší postnatalný vývoj môžu hrať rolu vo vytváraní eusociálnych rodín pri rypošovi (Burda *et al.* 2000). Jednou z hypotéz vzniku eusociality je hypotéza distribúcie potravy v aridnom prostredí. Tá tvrdí, že sa eusocialita vyvinula kvôli potrebe prehľadávania veľkej plochy prostredia za účelom nájdania potravy, nakoľko sa v aridnom prostredí hľuzy rastlín vyskytujú ďaleko od seba. Vďaka eusocialite je možné úspešne odchovať veľký počet mláďat, ktoré v dospelosti ostanú pri rodine. To má za následok vysoký počet jedincov v kolónií a tým aj rýchlejší a efektívnejší nález potravy (Jarvis & Bennett 1991). Eusocialita by sa pri rypošovi lysom mohla vyskytovať aj z toho dôvodu, že príbuzenský koeficient má hodnotu $r = 0,81$ a koeficient inbreedingu $F = 0,45$, čo je najvyšší koeficient nameraný medzi cicavcami (Reeve *et al.* 1990). To znamená, že pre helprov je z hľadiska inkluzívnej fitness výhodnejšie pomáhať potomkom dominantnej samice, než keby mali vlastné potomstvo ($r = 0,5$) (Jarvis 1981).

VŠEOBECNÁ ČASŤ

V tejto časti bakalárskej práce zdokumentujem faktory, ktoré ovplyvňujú inter-individuálne rozdiely vo veľkosti vrhu v rámci celého radu a taktiež mechanizmy optimalizácie veľkosti vrhu spolu s jej biologickým významom.

6. Hlavné ontogenetické obdobia optimalizácie

Optimálna veľkosť vrhu sa v jednotlivých ontogenetických obdobiach líši. Počet vajíčok uvoľnených pri ovulácii, implantovaných vajíčok, embryí *in utero* v skoršom štádiu, embryí v neskoršom štádiu, narodených potomkov a odstavených potomkov nemusí byť rovnaký (Lack 1948). Jednotlivé príklady sú uvedené v tabuľke č. 5.

Tabuľka č. 5: Rozdielne optimálne veľkosti vrhu v priebehu ontogenézy pri zástupcoch z jednotlivých podradov hlodavcov.

druh (podrad)	veľkosť vrhu		
	pri počatí	pri pôrode	pri odstavení
<i>Urocitellus columbianus</i> (Sciuromorpha)	4,60 ($n = 229$) (Millesi <i>et al.</i> 1999)	4,00 ($n = 181$) (Murie <i>et al.</i> 1980)	3,32 ($n = 181$) (Murie <i>et al.</i> 1980)
<i>Chinchilla lanigera</i> (Hystricomorpha)	1,75 ($n = 273$) (Neira <i>et al.</i> 1989)	1,59 ($n = 273$) (Neira <i>et al.</i> 1989)	1,31 ($n = 273$) (Neira <i>et al.</i> 1989)
<i>Thomomys bottae</i> (Castorimorpha)	5,60 ($n = 505$) (Lay 1978)	4,10 ($n = 159$) (Patton & Smith 1990)	3,20 ($n = 134$) (Bandoli 1981)
<i>Microtus miurus</i> (Myomorpha)	10,40 ($n = 78$) (Batzli & Henttonen 1990)	8,40 ($n = 78$) (Batzli & Henttonen 1990)	8,20 ($n = 136$) (Bee & Hall 1956)

Prenatálna mortalita mláďat pri hlodavcoch dosahuje 10 - 30 % a je rozdelená približne rovnako medzi mortalitu pred uhnieszením a po uhnieszení embrya (Bradford 1969).

Mortalita pred uhnieszením

Počet vajíčok uvoľnených pri ovulácii býva skoro vždy vyšší, než je konečná veľkosť vrhu. Napríklad Perry (1945) zdokumentoval, že pri 131 samiciach potkana hnedého (*Rattus norvegicus*) sa dokopy uvoľnilo 1420 vajíčok, uhnieszených ale bolo len 1238, čo predstavuje 12,8 % stratu (Perry 1945). Strata vajíčok môže byť spôsobená neúspešnou fertilizáciou, nesprávnym vývojom alebo genetickými faktormi (Bradford 1969). Falconer vo svojich prácach z rokov 1960 a 1963 na druhu myš

domáca dokázal, že selekcia pre malý počet mláďat vo vrhu neovplyvní počet uvoľnených vajíčok pri ovulácií, ale zvýši prenatalnú mortalitu (Falconer 1960, 1963).

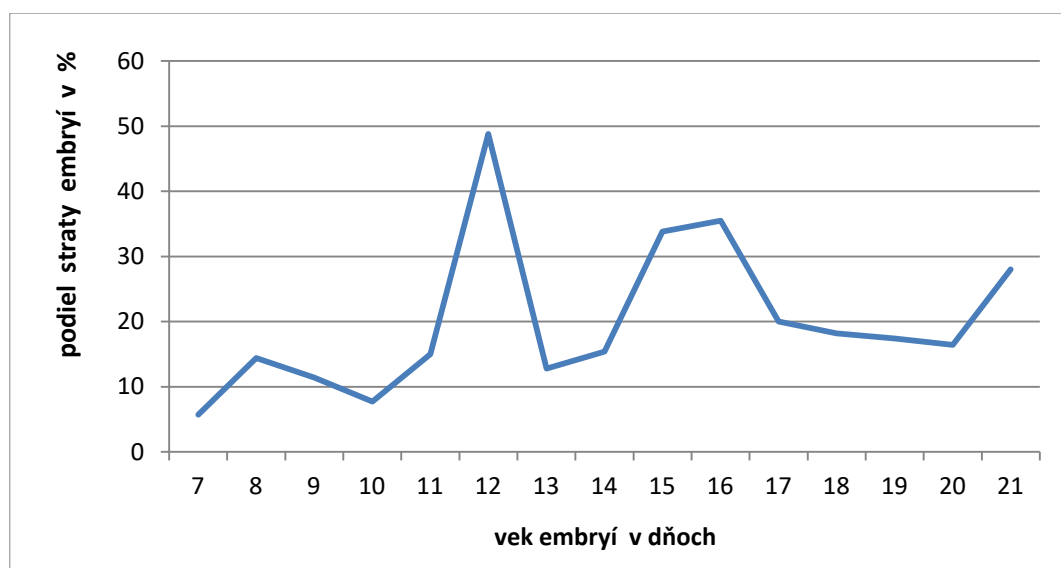
Zlyhanie uhniesdenia môže byť spôsobené buď materskými faktormi alebo embryonálnymi faktormi. Materské faktory zahŕňajú abnormality maternice, imunologické faktory a iné. Neúspešné uhniesdenie v dôsledku embryonálnych faktorov súvisí s genetickými abnormalitami, neschopnosťou embrya sa vyvíjať a uhniesdiť sa v maternici (Simon & Laufer 2012).

Mortalita po uhniesdení

Vyššie uvedená práca o prenatalnej mortalite potkanov (Perry 1945) ukazuje aj to, že zo 1238 uhniesdených vajíčok sa do neskoršieho štádia vývoja dostalo 1135 zdravých embryí, čo predstavuje mortalitu vo výške 8,3 % (Perry 1945). Strata embryí počas gravidity bola najvyššia počas 12. dňa kde dosahovala až 48,8 %, druhým obdobím bol 15. až 17. deň kde dosahovala 20,0 - 35,5 %. Podiel straty embryí je uvedená na obrázku č. 4.

Mortalita po uhniesdení má niekoľko príčin. Rovnako ako pri strate embryí pred uhniesdením môžeme aj v tomto prípade hovoriť o genetických faktoroch (napríklad letálne gény, selekcia pre malý/veľký počet mláďat vo vrhu) (Bradford 1969), fyziologických faktoroch (napríklad prenatalný stres, hormonálne poruchy, hypertermia) (Baumgartner & Chrisman 1987), reprodukčných faktoroch (prítomnosť cudzieho samca - tzv. efekt Bruceovej) (Bronson 1979), ekologické faktory (Brambell 1948), atď. Všetky faktory sú uvedené a zdokumentované v nasledujúcej kapitole.

Embryonálna úmrtnosť *in utero* by sa mohla vysvetliť ako spôsob na produkciu menšieho počtu mláďat, ktoré budú mať zvýšené šance na prežitie (Delany & Delany 1974).



Obrázok č. 4: Graf podielu mortality embryí *in utero* pri druhu potkan hnedý. Prevzaté a upravené z Perry 1945.

Mortalita po pôrode

Úmrtie mláďat medzi pôrodom a odstavom môže byť spôsobené materskou (myš domáca, potkan hnedý, sysel' veveričí) a/alebo súrodeneckou infanticídou (hraboš pensylvánsky, *Microtus pennsylvanicus*) (Mock & Parker 1997; Blumstein 2000), predátorom (Goheen & Swihart 2005), nedostatkom zdrojov v prostredí (Oksanen & Lundberg 1995), genetickou abnormalitou (Bradford 1969), imunologickým problémom (Weber *et al.* 2007; Sibly & Brown 2009), nedostatočnou veľkosťou potomka (Kasparian *et al.* 2005), rýchlosťou rastu (Kraus *et al.* 2005), atď.

V tabuľke č. 6 sú uvedené príklady miery mortality mláďat medzi pôrodom a odstavom pri jednotlivých druhoch hlodavcov. Každý druh má rozdielny počet predátorov, rozsah a typ preferovanej potravy, sociálnu štruktúru, rýchlosť dospievania mláďat a všetky tieto faktory ovplyvňujú mieru mortality medzi pôrodom a odstavom (Sibly *et al.* 1997).

Tabuľka č. 6: Mortalita mláďat medzi pôrodom a odstavom pri jednotlivých druhoch hlodavcov.

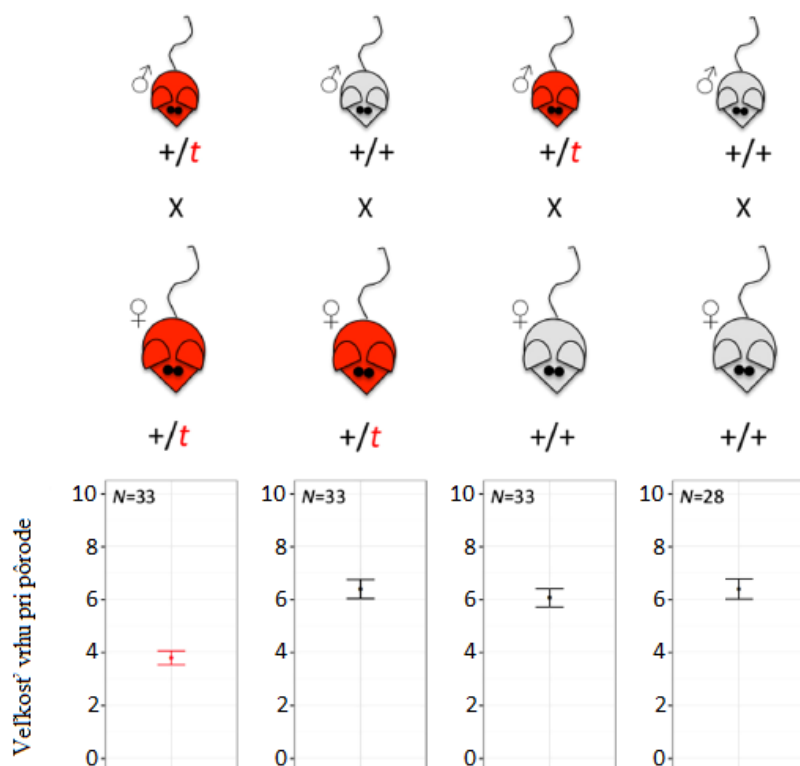
druh	mortalita mláďat pred odstavom v %	zdroj
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i> (Sciuromorpha)	39 - 51 (<i>n</i> = 219)	(Larsen & Boutin 1994)
<i>Cavia magna</i> (Hystriomorpha)	25 - 58 (<i>n</i> = 179)	(Kraus <i>et al.</i> 2005)
<i>Castor canadensis</i> (Castorimorpha)	28 - 52 (<i>n</i> = 169)	(Brooks <i>et al.</i> 1980)
<i>Microtus townsendii</i> (Myomorpha)	49 - 63 (<i>n</i> = 128)	(Lambin & Yoccoz 1998)

7. Faktory ovplyvňujúce optimalizáciu veľkosti vrhu

7.1 genetické faktory

Veľkosť vrhu má zložitý kvantitatívny charakter. Táto zložitosť vychádza najmä z faktu, že spomínaný charakter je ovplyvnený čiastočne generáciou rodičov a čiastočne generáciou potomkov. To znamená, že počet narodených mláďat vo vrhu je z jednej časti ovplyvnený fertilitou rodičov a z druhej časti viabilitou embryí, ktoré budú tvoriť vrh (Falconer 1960).

Jedným z genetických faktorov, ktoré ovplyvňujú veľkosť vrhu je *t* haplotyp - sebecký genetický element lokalizovaný na chromozóme 17, ktorý sa prirodzene vyskytuje v populáciách myši domácej (Silver 1993). Tento haplotyp sa riadi klasickým Mendelovým pravidlom - recesívny alela *a* sa vo fenotype prejaví len pri recesívnom homozygotovi *aa*. Pri reprodukcii samice *+/t* so samcom *+/t* sa teda veľkosť vrhu môže zredukovať až o 50% (Ferrari *et al.* 2014).



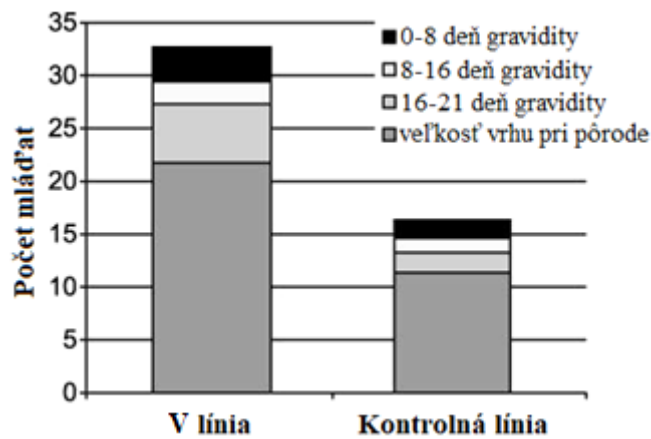
Obrázok č. 5: Veľkosť vrhu pri pôrode zobrazená pri štyroch rôznych typoch kríženia.

Prevzaté a upravené z Ferrari *et al.* 2014.

Taktiež vzťah medzi veľkosťou tela samice a veľkosťou vrhu je geneticky podmienený. Hmotnejšie samice dokážu produkovať vrhy s priemerným počtom mláďat väčším ako samice so štandardnou hmotnosťou tela (Fuente *et al.* 1986; Frynta *et al.* 2011).

To dokazuje Holt vo svojej práci s druhom myš domáca z roku 2004. Po 110 generáciách v línii selektovanej pre vysoký počet potomkov vo vrhu (ďalej len V línia) dosiahol priemerný počet mláďat vo vrhu 22. Samice z kontrolnej línie mali priemerne 11 mláďat vo vrhu. Selekcia pre početný vrh viedla zvýšeniu hmotnosti samice (Holt *et al.* 2004). Samice z V línie mali priemernú hmotnosť tela 46,1 g a samice z kontrolnej línie dosahovali priemerne hmotnosť 33,1 g. To znamená, že samice z V línie produkovali relatívne väčší počet potomkov vzhľadom na váhu ich tela (Rauw *et al.* 2003). Zdvojnásobenie počtu mláďat vo vrhu znamenalo zvýšenie hmotnosti samice o 39 %.

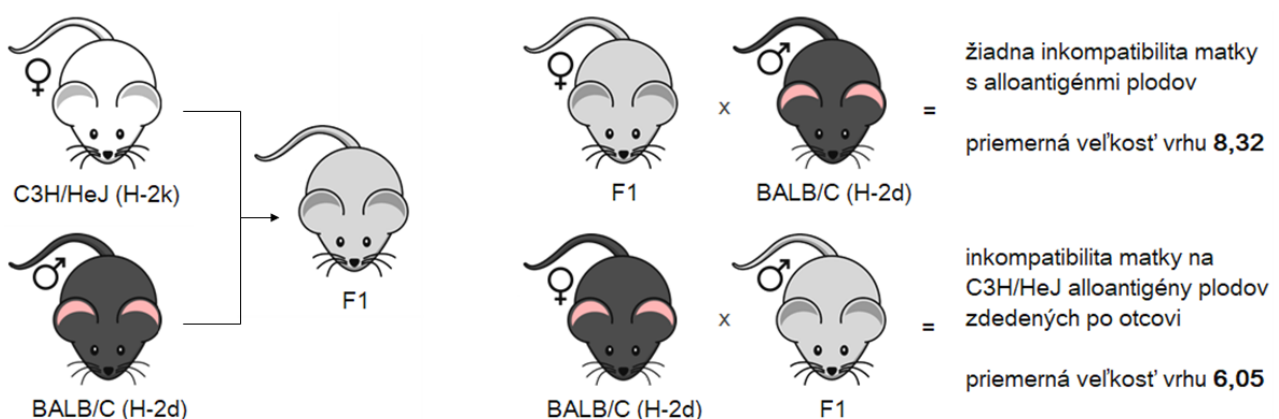
Zároveň samice s väčšou váhou majú vyššiu pravdepodobnosť, že odstavia vrh s rovnakým počtom potomkov s akým vrh porodili (Neuhaus 2000), znižuje sa teda mortalita mláďat pred odstavom. Avšak prenatalná mortalita je percentuálne vyššia pri hmotnejších samiciach. To je pravdepodobne spôsobené vyššími nákladmi na vlastný metabolizmus, čo má za následok spomalený vývoj mláďat a spomínanú zvýšenú prenatalnú mortalitu (Holt *et al.* 2004). Redukcia počtu mláďat je znázornená na obrázku č. 6.



Obrázok č. 6: Redukcia veľkosti vrhu pri jednotlivých štádiách gravidity pre samice myši domácej vo V lúnií a kontrolnej lúnií. Prevzaté a upravené z Holt *et al.* 2004.

Ďalším genetickým faktorom, ktorý môže mať vplyv na veľkosť vrhu je hlavný histokompatibilný komplex (v angl. skratke „MHC“). Ide o súbor bielkovín nachádzajúcich sa na povrchu T-lymfocytov, ktorý podporuje špecifickú imunitu. Génový komplex MHC sa u myši domácej nachádza na chromozóme 17 (Hořejší *et al.* 2013). MHC glykoproteíny sa vyznačujú extrémnym polymorfizmom, a práve táto diverzita je zodpovedná za odolnosť populácie proti patogénom (Potts & Wakeland 1990).

Zistenie, že myši a potkany dokážu v pachu moči rozpoznať mieru odlišnosti MHC glykoproteínov ich potenciálneho partnera viedlo mnoho vedeckých prác k záveru, že MHC by mohli ovplyvňovať sociálne správanie, konkrétne výber partnera a selektívne potraty, pre maximalizovanie reprodukčného potenciálu (Yamazaki *et al.* 1976; Egid & Brown 1989). Hamilton a Hellström (1978) dokázali, že pri spätnom krížení F_1 generácie s pôvodnými MHC lúniami dochádza k redukcii počtu mláďat vo vrhu spôsobenej inkompatibilitou matky s alloantigénmi plodov zdedených po F_1 otcovi. Priemerná veľkosť vrhu kde nedochádzalo ku inkompatibilite bola 8,32 a priemerná veľkosť vrhu s inkompatibilitou matky a plodov bola 6,05 mláďat (Hamilton & Hellström 1978).



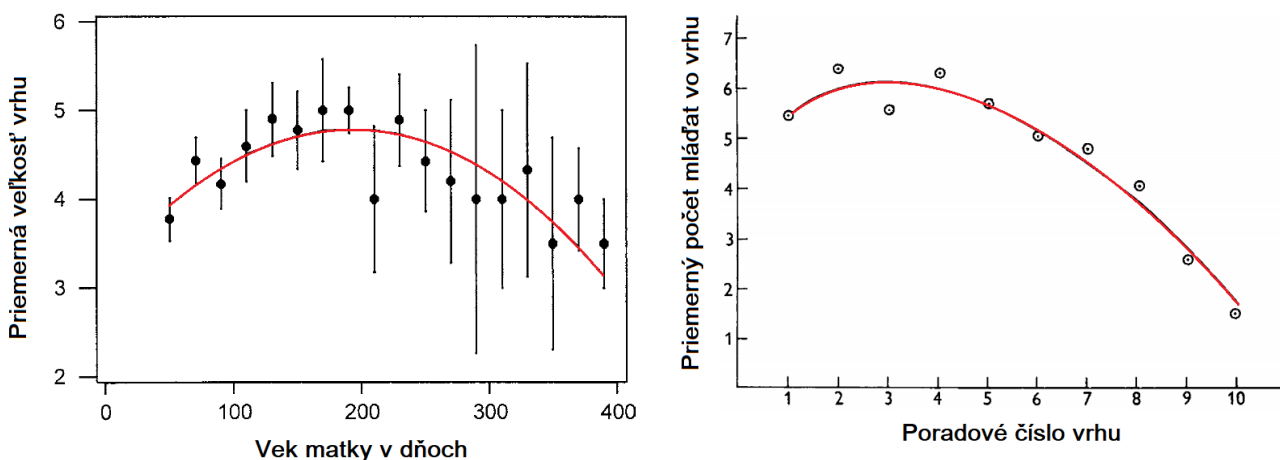
Obrázok č. 7: Schematické znázornenie spätného kríženia a vplyv MHC inkompatibility matky s alloantigénmi plodov na veľkosť vrhu. Prevzaté a upravené z Hamilton & Hellström 1978.

7.2 fyziologické faktory

Kondícia matky vo veľkej miere ovplyvňuje úspešnosť reprodukcie. V podkapitole rozoberiem vplyvy podmienok prostredia spôsobujúce fyziologické zmeny tela matky, ktoré sú zodpovedné za zmenu veľkosti vrhu. Najprv sa ale pozrieme na celkovú kondíciu tela matky, ktorú ovplyvňujú napríklad minimálna hmotnosť samice a jej vek.

Práca na samiciach druhu syseľ kolumbijský (*Spermophilus columbianus*) od Neuhausa (2000) je dobrým príkladom pre demonštrovanie vplyvu minimálnej hmotnosti tela samice na reprodukčný úspech. Výsledky tejto práce, že ľahšie samice (< 400 g) sa nerozmnožovali alebo s väčšou pravdepodobnosťou stratili svoje mláďatá po pôrode, jasne ukazujú, že telesná hmotnosť hrá dôležitú úlohu pri reprodukčnom úspechu samíc tohto druhu. Samice, ktoré neporodili mláďatá, však dokázali dohnať a vyrovnáť svoju nižšiu telesnú hmotnosť do konca leta, a k tomu ešte aj pred hibernáciou vážili viac (~ 580 g) než samice, ktoré sa v ten rok úspešne rozmnožili. Samice, ktoré boli hmotnejšie a úspešne sa v ten rok rozmnožili (> 415 g), vstupovali do hibernácie s nižšou váhou (~ 530 g) než neúspešné samice. Okrem toho reprodukčný úspech týchto samíc negatívne ovplyvnil váhu pri vylezení z hniezda na konci hibernácie v nasledujúcom roku (Neuhaus 2000).

Vplyv veku matky na veľkosť vrhu je mimoriadne podobný naprieč celou triedou cicavcov. Veľkosť vrhu najprv prudko vzrastie, neskôr čím je matka staršia a čím viac vrhov má za sebou, tým je priemerný počet mláďat vo vrhu nižší (Ingram *et al.* 1958). Ako príklad z radu hlodavcov posluží škrečok bielonohý (*Peromyscus leucopus*). Havelka a Millard (2004) vo svojej práci ukázali s týmto druhom ukázali, že vek matiek počas reprodukcie významne prispieva k sezónnym zmenám vo veľkosti vrhu. Staršie samice (tie, ktoré prežili zimu) produkovali 82,4 % vrhov počas jari, 19,2 % počas leta a iba 4 % počas zimy. Naproti tomu mladé samice (prvý vrh mali počas toho istého roka, v ktorom sa narodili) boli matkami väčšine vrhov narodených cez leto (Havelka & Millar 2004).



Obrázok č. 8: Grafy znázorňujúce vzťah veku matky a priemernej veľkosti vrhu. Naľavo druh škrečok bielonohý. Prevzaté a upravené z Havelka & Millar 2004. Napravo druh potkan hnedý. Prevzaté a upravené z Ingram *et al.* 1958.

Hlavné environmentálne podmienky ovplyvňujúce kondíciu matky sú dostupnosť potravy (Hamilton & Bronson 1985), prítomnosti či neprítomnosti vody (Beatley 1976), teplota okolia (Roth 1974), počet predátorov (Oksanen & Lundberg 1995), atď. Pokiaľ sa tieto podmienky vychýlia zo svojich ideálnych hodnôt, môžeme hovoriť o environmentálnych stresoroch. Environmentálne stresory patria medzi hlavné faktory, ktoré sú zodpovedné za reguláciu prirodzených populácií (Christian 1961). Materská stresová reakcia počas gravidity inhibuje reprodukciu zvýšením embryonálnej mortality a brzdením rastu zárodka (Pollard 1984). Toto je spôsobené zvýšenou hladinou estradiolu (pohlavný hormón, ktorý v ideálnych podmienkach pripravuje maternicu na uhniesdenie blastocysty), ktorý po dosiahnutí určitej koncentrácie zapríčiňuje oddelenie placenty od stien maternice (Petropoulos 1973; Velle 1974; Bartholomeusz *et al.* 1999; deCatanzaro 2011). Z pohľadu potomka sa jedná o prenatálny stres (Moore & Power 1986).

Nedostatok potravy

Najviac študovanou príčinou prenatálneho stresu je nedostatok potravy počas gravidity. Podvýživa počas gravidity znižuje veľkosť vrhu (Archunan & Dominic 1989) tým, že zvyšuje mieru resorpcie embryí a zvyšuje mortalitu embryí a spomaľuje ich vývoj (Zane 1976). Zároveň taktiež môže znížiť hmotnosť novonarodených mláďat, a teda zároveň aj ich fitness (Menendez-Patterson *et al.* 1985). Fyziologický mechanizmus poruchy reprodukcie pravdepodobne súvisí s poruchou hormonálnej regulácie gravidity v dôsledku obmedzenia potravy (Bazhan *et al.* 1996). Podvýživa počas gravidity vedie k akútnemu zníženiu hladín progesterónu a gonadotropínov u gravidných samíc, čo má za následok zníženie hmotnosti vaječníkov a maternice a následného potratu embryí (Rattner *et al.* 1979).

V Krackovej práci (1989) viedlo zníženie množstva potravy o 60 % počas gravidity a súčasnej laktácie pri samiciach druhu myš domáca k úplnej strate všetkých embryí nasledujúceho vrhu. Toto zlyhanie reprodukcie bolo pravdepodobne zapríčinené neúspešným uhniesdením vajíčka a/alebo resorpciou embryí krátko po uhniesdení. S veľkou pravdepodobnosťou sa jedná o materskú manipuláciu než o dôsledok energetického deficitu spôsobeného sajúcimi potomkami (Krackow 1989). Evolučný význam tejto taktiky môžeme popísať ako snahu matky o optimálne rozdelenie energie medzi reprodukciu a zaistenie vlastného prežitia (Sikes 1995; Rogowitz 1996).

Berg vo svojej práci z roku 1965 uvádza, že keď sa samiciam potkana hnedého počas gravidity zníži príjem potravy na 75 % ideálneho množstva, dôjde jednak k zníženiu hmotnosti novonarodených mláďat, ale aj k zníženiu počtu mláďat vo vrhu z obvyklých štrnástich na trinásť (Berg 1965). Ostatné príklady sú uvedené v tabuľke č. 7.

Tabuľka č. 7: Vplyv nedostatku potravy počas gravidity pri druhu potkan hnedý.

Prevzaté a upravené z Berg 1965.

množstvo dostupnej potravy počas gravidity	ideálne množstvo	75 % ideálneho množstva	50 % ideálneho množstva	25 % ideálneho množstva
počet potkaních samíc (<i>n</i>)	12	12	13	13
priemerná veľkosť vrhu	14	13	11	12
priemerná hmotnosť novonarodených mláďat	3,97 g	3,79 g	3,43 g	1,94 g
počet samíc, ktoré porodili	100 % (12 z 12)	92 % (11 z 12)	77 % (10 z 13)	15 % (2 z 13)

Podľa tabuľky je očividné, že spolu s počtom mláďat vo vrhu a ich hmotnosťou klesá spolu s rastúcou mierou potravnnej restriktie aj percento úspešných gravidít. Pri samiciach, ktoré mali k dispozícii len 25 % ideálneho množstva krmiva počas gravidity, bola síce veľkosť vrhu o jedno mláďa väčšia, než pri samiciach s polovičným množstvom krmiva, avšak len dve z trinástich samíc (čo predstavuje 15 %) boli schopné zaistiť prežitie plodov počas celej gravidity.

Optimálnu veľkosť vrhu môže ovplyvniť nielen dostupnosť potravy počas reprodukcie ale dokonca ešte pred oplodnením samice. Väčšina druhov hlodavcov sú r-stratégovia. V rámci r-stratégie pozorujeme komplexnú optimalizáciu veľkosti vrhu, ktorá zahŕňa maximalizovanie počtu potomkov vo vrhu v nepredvídateľných podmienkach (Mappes & Ylonen 1997). V ideálnych podmienkach prostredia by dalo predpokladať, že sa veľkosť vrhu zväčší so zvyšujúcim sa množstvom zdrojov (Morris 1987). Alternatívou k tejto taktike môže byť produkcia väčších vrhov v nepriaznivých podmienkach na kompenzáciu potenciálnej straty potomstva (Schaffer 1974). Tento efekt bol zaznamenaný napríklad u myši domácej (Dušek *et al.* 2017), u ktorej obmedzenie množstva potravy pred reprodukciou stimulovalo samicu k efektívnejšiemu investovaniu energie. Podľa Duška *et al.* (2017) vystavenie samice nepredvídateľnej dostupnosti potravy spôsobuje špecifickejšiu redukciu veľkosti vrhu, ktorá zlepši ich celkovú fitness (v zmysle teórie príbuzenského výberu: Hamilton 1964).

Hypertermia

Ďalším z faktorov, ktoré ovplyvňujú optimalizáciu veľkosti vrhu pri hlodavcoch, je stresová reakcia samice vyvolaná prehriatím jej tela v dôsledku vysokej teploty okolného prostredia (Arora *et al.* 1979). Vystavenie takémuto teplotnému stresu ovplyvňuje fertilitu matky a prežitie plodu v mnohých smeroch. Blokovanie mitózy, zaostávanie chromozómov, nechcené zdvojovanie chromozómov a smrť celých skupín buniek sú častými výsledkami vystavenia deliacich sa buniek nadmiernej teplote (MacFarlane *et al.* 1957; Pennycuik 1964; Arora *et al.* 1979).

V práci Baumgartnera (1978) bola mortalita embryí značne zvýšená pri samiciach druhu myš domáca, ktoré boli počas rozmnožovania a prvých dní gravidity vystavené teplote 35° C. Iba 60,7 % embryí prežilo (mortalita 39,3 %) pri samiciach vystavených vysokej teplote na rozdiel ku 86,8 % (mortalita 13,2 %) pri kontrolnej skupine, ktorá bola vystavená teplote 21° C. Vystavenie vysokej teplote nespôsobilo anatomické alebo cytologické abnormality v preživších potomkoch, ale znížila sa ich veľkosť a spomalil sa ich vývoj (Baumgartner & Chrisman 1987).

Pre porovnanie uvádzam prácu na druhu potkan hnedý od MacFarlaneho (1957). Samice žijúce pri teplote 35° C stratili až 58 % embryí na rozdiel od kontrolnej skupiny kde mortalita dosahovala 7 % (MacFarlane *et al.* 1957).

Sociálne stresory

Spoločenské interakcie môžu byť silným faktorom ovplyvňujúcim reprodukciu. Môžu sa realizovať buď cez neurálnu činnosť a endokrinný systém v rámci ovplyvňovania špecifických procesov akým je napríklad ovulácia, alebo môžu vyvolať nešpecifické emočné stavy, ktoré sekundárne ovplyvňujú reprodukciu (Bronson 1985). Neoptimálne podmienky *in utero* ovplyvňujú graviditu a taktiež majú dlhodobý efekt na vývojové „naprogramovanie“ potomka (Euker & Riegle 1973). Následky sociálneho stresu závisia na tom, kedy sa stres uskutoční. Sociálne stresory pôsobiace počas skorších fáz gravidity zvyčajne spôsobujú stratu embryí, zatiaľ čo stresory počas neskoršej fázy gravidity, kedy už samice investovali značné množstvo zdrojov do vývoja mláďat, spôsobujú zníženie pôrodnej hmotnosti (Patin *et al.* 2005; Lee *et al.* 2007). Tento efekt môže pretrvať až do dospelosti a môže negatívne ovplyvniť vlastnú reprodukciu potomka a tým aj inkluzívnu fitness matky (Amugongo & Hlusko 2014).

Sociálny stres vyvolaný prítomnosťou druhej samice počas skorších fáz gravidity pri druhu škrečok zlatý (*Mesocricetus auratus*) v práci od Pratta a Liska (1989) spôsobil zmenšenie veľkosti vrhu z 11,2 mláďat gravidity (kontrolná skupina, v ktorej nedochádzalo k stretom s druhou samicou počas gravidity a dominantné samice) na 8,9 mláďat (submisívne samice). Sociálny stres počas neskoršej fázy ovplyvnil zníženie hmotnosti potomka pri pôrode aj pri dominantných samiciach. V kontrolnej skupine vážili mláďatá pri pôrode priemerne 2,6 g, pri dominantných samiciach 2,49 g a pri submisívnych samiciach 2,41 g (Pratt & Lisk 1989).

7.3 reprodukčné faktory

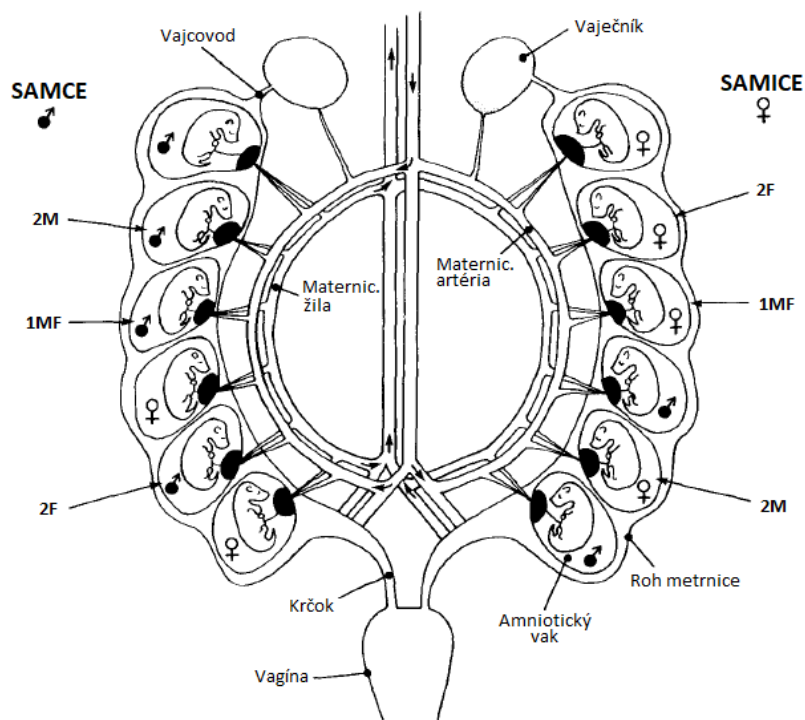
Veľkosť vrhu je ovplyvnená mnohými materskými faktormi ešte počas gravidity. V tejto podkapitole rozoberiem ako hladina pohlavných hormónov samice a vnútro maternicová pozícia ovplyvňujú veľkosť vrhu.

Pohlavné hormóny ako sú luteinizačný hormón (kontroluje ovuláciu), folikulo-stimulačný hormón (ovplyvňuje rast ovariálnych folikul), progesterón (podporuje rast maternicovej sliznice),

prolaktin (stimuluje rast mliečnej žľazy a tvorbu materského mlieka) a estradiol (riadi dozrievanie zárodočných buniek a vývoj tkanív pri uhniezdení blastocysty) menia svoju koncentráciu počas gravidity (Boyd *et al.* 2018). Hladina pohlavných hormónov samice môže ovplyvňovať úspešnosť gravidity. Napríklad znížená hladina progesterónu spôsobuje morfológické zmeny žltého telieska a neúspešné uhniezdenie embrya (Rattner *et al.* 1979; Chaffin & VandeVoort 2013). Toto môžeme pozorovať pri líniách druhu myš domáca, ktoré sú selektované pre malý počet mláďat vo vrhu - miera ovulácie je na rovnakej úrovni ako pri kontrolných líniách, avšak mortalita *in utero* je značne vysoká (Michael *et al.* 1975). Naopak pri experimentálnom zvýšení množstva progesterónu nad ideálnu hladinu sa môžeme stretnúť s predĺženou graviditou a vysokou mortalitou po uhniezdení (až 68 %) (Kroc *et al.* 1959). Materské správanie ako je kojenie, zahrievanie a čistenie mláďat je po pôrode regulované oxytocínom, estrogénom a progesterónom. Práve zníženie hladiny progesterónu spôsobuje pri samiciach myši domácej odmietnutie niektorých mláďat. Toto odmietnutie sa nevzťahuje na žiadny špecifický fenotyp potomka. Pri experimentálnom znížení hladiny progesterónu sa podiel odmietnutých mláďat pohyboval medzi 29 % až 38 % na rozdiel od kontrolnej skupiny, kde odmietnutie potomka dosahovalo priemerne 8 % (Wang *et al.* 1995).

Fenomén vnútro maternicovej pozície (ďalej len IUP - z angl. IntraUterine Position) je výsledkom hormonálneho transportu medzi prilahlými zárodkami pred pôrodom a bol popísaný pri veľkom počte druhov s početnými vrhmi (ako sú myši, potkany, pieskomily a prasatá) (Raouf *et al.* 1997; vom Saal *et al.* 1999). Efekty IUP boli rozsiahlo študované pri druhu myš domáca. Ako modelový druh môže dobre priblížiť význam a fungovanie IUP pri hlodavcoch - samčie zárodky majú vyššiu hladinu testosterónu než samice a samičie zárodky majú naopak vyššiu hladinu estradiolu než akú majú samce. Tieto steroidné hormóny sa počas gravidity rozptyľujú medzi prilahlými zárodkami čo spôsobuje, že samčie aj samičie zárodky, ktoré sú vo IUP situované medzi dvoma samcami (2M zárodky), majú hladinu testosterónu vyššiu (približne o 30 %) než súrodenci rovnakého pohlavia, ktorí sú vo IUP umiestnení medzi dvoma samicami (2F zárodky). Na druhú stranu majú 2F zárodky vyššiu koncentráciu estradiolu (približne o 30 %) než 2M zárodky. Tie zárodky, ktoré sú umiestnené medzi samcom a samicou (1MF zárodky) majú strednú koncentráciu testosterónu a estradiolu. V dospelosti sú tieto jedince akýmsi „medziproduktom“ medzi 2M a 2F zvieratami rovnakého pohlavia a taktiež sa vyznačujú strednými hodnotami v morfológických, fyziologických a behaviorálnych charakteristikách (Even *et al.* 1992; Vandenberg & Huggett 1994; Ryan & Vandenberg 2002).

IUP má vplyv aj na rozmnožovanie v dospelosti. 2M samice druhu myš domáca dospievajú neskoršie než ich 2F sestry, majú za svoj život menší počet vrhov a vo vrhoch býva menej mláďat (vom Saal *et al.* 1999). Pri druhu pieskomil mongolský (*Meriones unguiculatus*) môžeme pozorovať, že samice, ktoré boli počas svojho prenatalného vývoja umiestnené medzi dvoma samčiami zárodkami (2M), majú vo vrhoch percentuálne viac synov (62 %) než tie samice, ktoré boli umiestnené medzi dvoma samičiami zárodkami (2F: 43 %) (Clark & Galef 1995).



Obrázok č. 9: Schematický diagram zobrazujúci vnútromaternicovú pozíciu zárodkov na konci gravidity pri druhu myš domáca. Prevzaté a upravené z vom Saal *et al.* 1999.

7.4 behaviorálne faktory

Bolo preukázané, že dominancia samíc ovplyvňuje reprodukčný úspech mnohých cicavcov tým, že má priamy aj nepriamy vplyv na veľkosť vrhu a/alebo veľkosť mláďat (Davies *et al.* 2012). Význam vplyvu sociálneho postavenia matky na veľkosť vrhu veľmi dobre priblíži práca od Hucka (1988) na samiciach druhu škrekok zlatý. Všetky dominantné samice porodili vždy aspoň jedno mláďa, avšak len 65 % submisívnych samíc sa dokázalo úspešne rozmnožiť.

Dve samice boli počas dvanásteho až štrnásteho dňa gravidity umiestnené v jednej ubikácii. Pri neobmedzenom prísune potravy mali dominantné samice priemerne 11,8 mláďat vo vrhu a submisívne 8,0. Zníženie prísunu potravy počas týchto dní v spoločnej ubikácii viedol k zníženiu priemernej veľkosti vrhu na 10,8 pri dominantných samiciach a až na 5,7 pri submisívnych samiciach. Dominantná samica brala zo zásob potravy submisívnej samice, čo malo za následok nedostatočnú výživu matky počas gravidity a tým aj zvýšený potrat embryí (Huck *et al.* 1988).

Myš štvorpruhá (*Rhabdomys pumilio*), na rozdiel od solitérneho škrekka zlatého, žije v sociálnych skupinách, ktoré sa skladajú z rodičovského páru a jeho potomkov (Schradin 2005). Aj pri tomto druhu môžeme vidieť vplyv sociálneho postavenia na veľkosť vrhu. Pokiaľ sú samice držané oddelene, každá porodí približne rovnaký počet potomkov vo vrhu (priemerne 7,0 mláďat). Pokiaľ sú ale matky pozorované v skupine, dominantné samice majú priemerný počet mláďat vo vrhu vyšší (7,9 - 8,6) než submisívne samice (5,8 - 6,4) (Kinahan & Pillay 2008).

Z obidvoch štúdií nám vyplýva, že prítomnosť dominantnej samice je pre submisívnu samicu sociálny stresor, ktorý nepriamo cez hormonálnu reguláciu ovplyvňuje veľkosť vrhu. Priamy vplyv dominantnej samice je vidieť v rozdelení potravy a teda následnej potravinovej reskripii spôsobujúcej zvýšenú mortalitu embryí. Toto platí pre solitérne aj sociálne druhy hlodavcov (Beery & Kaufer 2015).

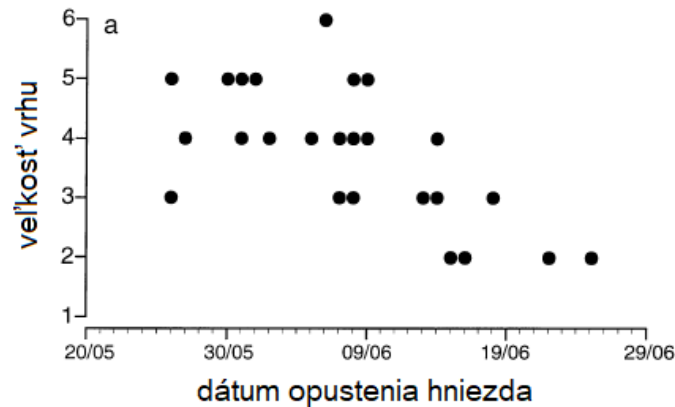
Ďalším dôležitým behaviorálnym faktorom ovplyvňujúcim reprodukciu je výber pohlavného partnera (Williams 1966). Veľkosť vrhu môže závisieť na tom, či sa samica spáрила so samcom, ktorého uprednostnila pri výbere pred reprodukciou. Drickamer *et al.* (2000) nechali 90 samíc myši domácej vybrať si medzi dvoma samcami podobných fenotypov, 45 samíc bolo spárovaných s preferovaným samcom a druhých 45 samíc bolo spárovaných so samcom, ktorého neuprednostnili. Výsledky práce sú uvedené v tabuľke č. 8.

Tabuľka č. 8: Úspešnosť reprodukcie a priemerná veľkosť vrhu pri samiciach spárovaných s preferovaným a nepreferovaným samcom pri druhu myš domáca. Prevzaté a upravené z Dickamer *et al.* 2000.

	počet vrhov	úspešnosť reprodukcie	priemerná veľkosť vrhu pri pôrode	priemerná veľkosť vrhu pri odstave	mortalita mláďat pred odstavom
preferovaný samec (P)	42	93,3 %	5,7	4,0	29,8 %
nepreferovaný samec (NP)	32	71,1 %	6,2	5,0	19,4 %

Z ich výsledkov vyplýva, že pokiaľ sa samica spáři s vybraným samcom, bude pravdepodobnosť úspechu reprodukcie vyššia než s nepreferovaným samcom a mortalita ich potomkov pred odstavom bude väčšia o 10,4 %. Na druhú stranu samice spárované so samcom, ktorého neuprednostnili, mali priemernú veľkosť vrhu vyššiu o 0,5 mláďat. P mláďatá boli úspešnejšie v novom teritóriu, väčšina z nich prežila vyše 60 dní. NP samice produkovali menej vrhov za svoj život než P samice. P samce boli dominantné a NP submisívne (Drickamer *et al.* 2000). Samice si vyberajú samcov tak, aby ich potomkovia mali čo najvyššiu fitness a boli čo najúspešnejší. Priemerná veľkosť vrhu s preferovaným samcom je síce menšia než u nepreferovaného a mortalita mláďat je vyššia, avšak úspešnosť reprodukcie a životaschopnosť potomkov v dospelosti zvyšujú inkluzívnu fitness matky viac, než keby mala viac nekvalitnejších mláďat s nepreferovaným samcom (Clutton-Brock & McAuliffe 2009).

Fyziologické a behaviorálne parametre spojené s reprodukčným úspechom sa skúmali u samíc sysľa obyčajného (*Spermophilus citellus*). Podiel reprodukujúcich sa samíc v študovanej skupine bol viac ako 89% a nesúvisel s vekom. Zistilo sa, že rozdiely v dátumoch ovulácie ovplyvňujú reprodukčný výkon z hľadiska veľkosti vrhu a pomeru pohlavia. Skoré vrhy boli väčšie a mali vyšší podiel synov (Millesi *et al.* 1999).

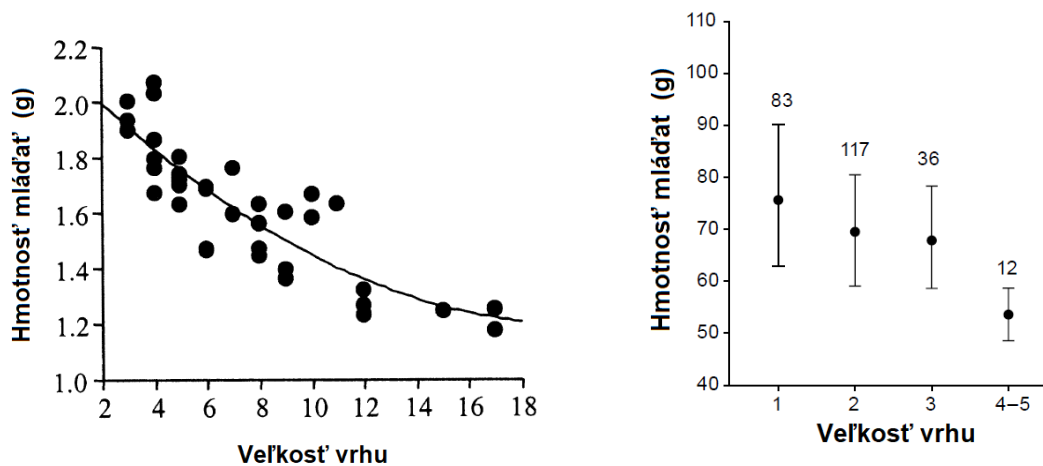


Obrázok č. 10: Schematický diagram zobrazujúci vzťah medzi veľkosťou vrhu a dátumom opustenia hniezda pri druhu syeľ obyčajný. Prevzaté a upravené z Millesi *et al.* 1999.

Predložené výsledky naznačujú, že syseľ obyčajný sú schopné meniť svoje rodičovské investície vo vzťahu k reprodukčnému načasovaniu a výstupu veľmi prispôsobivým spôsobom. Hoci sa musia reprodukovať v obmedzenom časovom období počas aktívnej sezóny (podobne ako všetky hibernujúce zvieratá), vykazujú vysokú mieru flexibility v jednotlivých reprodukčných stratégiách (Millesi *et al.* 1999).

8. Rodičovská investícia

Dôležitými parametrami, ktoré súvisia s optimalizáciou veľkosti vrhu, sú veľkosť a pohlavie mláďat. V každom okamihu životnej histórie organizmu existuje optimálne percento dostupnej energie, ktorá by sa mala presmerovať na reprodukciu, aby sa tak maximalizoval celkový príspevok rodičov k budúcim generáciám. Energia, ktorá je k dispozícii na reprodukciu, je teda obmedzená na stanovenú konečnú hodnotu v danom čase (Smith & Fretwell 1974). Aby mohli rodičia maximalizovať svoju fitness, musia zaistiť optimálne rozdelenie zdrojov medzi počet mláďat vo vrhu a ich veľkosťou (Schroderus *et al.* 2012). Ak sa počet mláďat vo vrhu zvyšuje, musí sa v určitom rozmedzí znížiť ich individuálna fitness (Morris 1987), ktorá je najčastejšie meraná ako veľkosť tela/telesná hmotnosť. To pri početnejších vrhoch vedie k zníženiu hmotnosti novonarodených mláďat (Oksanen *et al.* 2001; Kasparian *et al.* 2005).



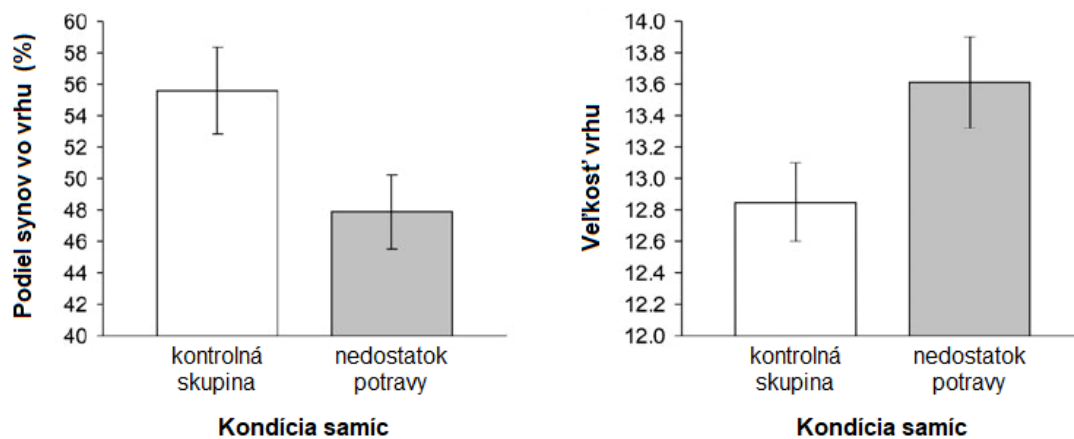
Obrázok č. 11: Schematický diagram zobrazujúci vzťah medzi hmotnosťou mláďat po pôrode a počtom mláďat vo vrhu. Naľavo druh hrdziak lesný (*Clethrionomys glareolus*). Prevzaté a upravené z Oksanen *et al.* 2001. Napravo druh morča divoké (*Cavia aperaea*). Prevzaté a upravené z Kasparian *et al.* 2005.

Tento vzťah však nie je definitívny. Schroderus a jeho tím vo svojej práci z roku 2012 dokázali, že sa môže počet mláďat vo vrhu zvýšiť zároveň aj s ich hmotnosťou. Ich výsledky naznačujú, že genetické zmeny v životaschopnosti potomstva a počet potomkov nie sú nevyhnutne antagonistické u cicavcov. Pozitívna genetická korelácia medzi priamymi genetickými vplyvmi na veľkosť vrhu a veľkosťou potomkov môže znížiť konflikt medzi rodičmi a potomstvom (ktorá sa týka veľkosti potomkov), pretože rovnaké gény zvyšujú fitness matky aj potomkov (Schroderus *et al.* 2012). Zároveň je možné uviesť, že náhodné environmentálne a genetické rozdiely medzi mláďatami, a prenatálne a postnatálne materské vplyvy sú všetky približne rovnako dôležité pri determinácii individuálnej váhy mláďat (Bateman 1954). Rýchlosť evolúcie smerom k optimálnej rovnováhe medzi počtom a veľkosťou potomstva závisí nielen od veľkosti fluktuáčného výberu, ale aj od kvantitatívneho genetického základu diverzifikácie a demografických vlastností populácie (Simons 2007).

Na druhej strane stojí vzťah medzi veľkosťou vrhu a pohlavím potomkov. Trivers a Willard (1973) poukázali na to, že u polygynózných alebo vysoko promiskuitných cicavcov môžu samce dosiahnuť vyšší reprodukčný úspech ako samice a zvýšené rodičovské investície môžu tak mať väčší vplyv na návrat fitness zo synov. Vzhľadom na tento aspekt Trivers a Willard (1973) predpokladali, že matky v dobrom stave by mali mať tendenciu produkovať synov, zatiaľ čo matky v zlom stave by mali mať tendenciu produkovať dcéry. Pri hľadaní mechanizmu, ktorým by samice mohli prispôsobiť pomer pohlavia mláďat, Trivers a Willard (1973) navrhli, že: „U druhov, ako sú cicavce, u ktorých samce určujú pohlavie potomkov, samičia kontrola pomeru pohlaví musí zahŕňať diferenciálnu úmrtnosť podľa pohlavia, buď buniek spermíí alebo rastúcich potomkov počas rodičovských investícií“ (Trivers & Willard 1973).

Napriek tomu, že z pôvodnej hypotézy Triversa a Willarda nie sú jednoznačne vylúčené polytokné cicavce (tzn. druhy, ktoré produkujú niekoľko mláďat vo vrhu), iní autori (napríklad Krackow 1997, Carranza 2004) neskôr naznačili, že Trivers-Willardova hypotéza nemusí byť pre tento typ

cicavca prijateľná. Dôvodom tohto návrhu je, že matky polytokných cicavcov môžu optimalizovať reprodukčnú spôsobilosť nielen prispôbením pomeru pohlavia potomkov, ale hlavne úpravou počtu potomkov (Krackow 1997; Carranza 2004). Dušek a kol. (2011) ukázali, že po tom, čo boli samice vystavené potravnjej restrikcii, produkovali percentuálne viac dcér než synov, ich vrhy boli zároveň väčšie než vrhy samic z kontrolnej skupiny. Na druhej strane matky z kontrolnej skupiny mali menšie vrhy a vyšší podiel samcov vo vrhu (Dušek *et al.* 2011).



Obrázok č. 12: Schematický diagram zobrazujúci percentuálny podiel synov vo vrhu a veľkosť vrhu pri druhu myš domáca. Prevzaté a upravené z Dušek *et al.* 2011.

8.1 nad-optimálne vrhy

Lackova hypotéza optimálnej veľkosti vrhu (1948) tvrdí, že najviac produktívna veľkosť vrhu by sa mala približovať priemernej veľkosti vrhu (Lack 1948). Na druhej strane stojí hypotéza individuálnej optimalizácie, ktorá tvrdí, že samice optimalizujú počet mláďat na základe ich schopnosti vychovať potomka, čo je závislé od kvality teritória alebo od rodičovskej kvality, meranej podľa kondície tela, veku alebo skúseností (Coulson & Porter 1985). Výsledky práce Rischa a kol. z roku 1995 na druhu sýseľ kolumbijský odmietajú Lackovu hypotézu ako vysvetlenie rozdelenia veľkosti vrhu pri samiciach tohto druhu a podporujú hypotézu individuálnej optimalizácie. Čím bola veľkosť vrhu väčšia než priemer (3,51), tým viac potomkov prežilo prvý rok svojho života, aj keď percentuálne prežitie mláďat bolo pri všetkých veľkostiach vrhu približne rovnaké (Risch *et al.* 1995).

Avšak pri druhu ondatra pižmová (*Ondatra zibethicus*) bolo pozorované, že medzi veľkosťou vrhu a prežitím mláďat sa nenachádza žiadny vzťah. Akákoľvek bola veľkosť vrhu, počet potomkov, ktoré prežili do dospelosti bol vždy mimoriadne podobný. V rovnakej práci bolo taktiež zistené, že pri tomto druhu vrhy najčastejšie prežili alebo umreli ako celé jednotky. Toto naznačuje, že predácia môže mať veľký vplyv na prežitie mláďat a úspešnosť vrhu môže závisieť na tom, či unikli detekcii predátora (Boutin *et al.* 1988).

Tabuľka č. 9: Úspešnosť vrhov v závislosti na ich veľkosti pri druhu syseľ kolumbijský. Prevzaté a upravené od Risch *et al.* 1995.

	veľkosť vrhu							
	1	2	3	4	5	6	7	8
počet vrhov (n)	26	41	49	75	32	19	4	2
podiel úmrtia celého vrhu (%)	58	43	42	25	9	11	0	0
percentuálne prežitie mláďat prvého roka	42	32	28	36	33	32	17	17

Ako tretí príklad posluži druh škrečok bielonohý. Vrhov o veľkosti päť mláďat boli jednoznačne úspešnejšie pri prežití potomkov do dospelosti než všetky ostatné veľkosti vrhu. Napriek tomu vrh o veľkosti päť mláďat neboli tak početné, ako by sa dalo očakávať na základe ich úspechu. Skutočná frekvencia vrhov s piatimi mláďatami (~ 27 %) bola skoro o polovicu nižšia než očakávaná frekvencia tejto veľkosti vrhu (~ 48 %). Tak isto nad-optimálne vrhy, ktoré čítali šesť a viac mláďat, neboli pozorované tak sporadicky ako sa očakávalo (~ 4 %), ale v skutočnosti boli oveľa početnejšie (~ 15 %). Vrhov o veľkosti piatich mláďat narodené počas jari dokázali produkovať percentuálne viac úspešných potomkov než vrh o iných veľkostiach. Na jeseň je dostupnosť zdrojov obmedzenejšia. Počas tohto obdobia boli vrhy väčšie než optimum schopnejšie produkovať viac jedincov, ktoré sa dožili dospelosti. Vrhov s optimálnou veľkosťou produkovali menej potomkov, ktoré dosiahli dospelosti (Morris 1992).

S poslednou zmienou informáciou súvisí aj ďalšia práca, ktorá približuje výskyt vrhov väčších ako priemer pri druhu myš domáca. Samice boli vystavené nedostatku potravy počas siedmich dní pred reprodukciou. Počas gravidity a laktácie boli kŕmené neobmedzene. Vrhov matiek z kontrolnej skupiny (neprebehlo sedem dňové zníženie množstva potravy) boli menšie než vrh samíc, ktoré boli vystavené nedostatku potravy. Vystavenie samíc potravným restrikcii pred reprodukciou zapríčinilo zlepšenie optimalizácie veľkosti vrhu. Potomkovia týchto matiek boli v lepšej kondícii a menej trpeli na mortalitu pred odstavom než mláďatá kontrolných samíc (Dušek *et al.* 2017).

Všetko vyššie zmienené poukazuje na to, že rola nad-optimálnych vrhov spočíva v zaistení prežitia dostatočného počtu potomkov do dospelosti v riskantnom prostredí, či už sa jedná o vyššiu mieru predácie alebo o nedostatok zdrojov.

8.2 význam redukcie veľkosti vrhu

Samice môžu podľa individuálnej potreby udržiavať prežitie mláďat konštantné upravovaním veľkosti vrhu. Mortalita môže slúžiť na produkciu menšieho počtu mláďat, ktoré budú mať zvýšené

šance na prežitie (Delany & Delany 1974). Redukcia vo veľkosti vrhu má mnoho príčin. Nastáva napríklad pri obmedzenej dostupnosti potravy (Hamilton & Bronson 1985), pretože samice majú iba určité množstvo energie, ktoré rozdeľujú medzi schopnosť ostať na žive a rozmnožiť sa. Pokiaľ dostupnosť zdrojov klesne, matky zredukujú počet potomkov a tým zvýšia ich individuálnu fitness (Smith & Fretwell 1974).

Fitness potomstva nie je určený výhradne materskou investíciou, ale ovplyvňuje ju aj kompetícia súrodencov počas dospievania (Brockelman 1975). Pretláčanie sa k najlepšej pozícii počas kojenia je do značnej miery ponechané na mláďatách a matka (zvyčajne nehybná pozícia) má zrejme len malú možnosť uprednostniť alebo odmietnuť konkrétneho potomka počas kojenia (Mock & Parker 1997). Rozdielnu mieru rivality môžeme vidieť medzi druhmi s prekociálnymi a s altriciálnymi mláďatami. Prekociálne druhy, ako je napríklad morča divoké, majú viac možností a menej zábran ako donútiť rodičov k starostlivosti než menej mobilné altriciálne mláďatá. To hrá dôležitú úlohu na začiatku života (Hudson & Trillmich 2008). Rivalita medzi mláďatami môže za určitých podmienok vyvrcholiť až v siblicídu. Na rozdiel od vtákov nebola medzi cicavcami zaznamenaná obligátne siblicída. S fakultatívnou siblicídou sa môžeme stretnúť napríklad pri druhu činchila vlnatá. Tento druh má priemerne vo vrhu 1,6 mláďat, ale môžeme sa stretnúť aj s vrhmi kde je až 6 mláďat (Spotorno *et al.* 2004). Práve v takto veľkých vrhoch dochádza k fatálnym súbojom medzi súrodencami (Weir 1967).

Ďalšou formou zabíjania potomkov je materská infanticída. Infanticída sa objavila nezávisle trikrát na sebe v priebehu evolúcie hlodavcov - v podrade Sciuromorpha, Myomorpha a Hystricomorpha. (Blumstein 2000). Všetky ďalšie uvedené príklady druhov budú pochádzať z týchto troch podradov. Prvým dôvodom infanticídy je nedostatok potravy. Tendencia kanibalizmu na vlastných potomkoch v rámci odpovede na nedostatok potravy je energeticky menej náročnejšia než zvýšenie laktácie (Weber *et al.* 2013). Pri druhu myš domáca 33 % samíc zabilo určitú časť potomstva pokiaľ boli 24 hodín vystavené absencii potravy. Po 48 hodinách sa podiel samíc zvýšil až na 100 % (Bronson & Marsteller 1985). Druhým dôvodom kanibalizmu vlastných potomkov je vystavenie samici stresu. Až 50 % samíc druhu myš domáca zabilo určitú časť mláďat po vystavení rôznym druhom stresu (znehynbenie, zabránenie úniku z nebezpečnej situácie, prítomnosť pachy jedincov z cudzej kolónie, atď.) (Poley 1974). Pri druhoch, ktoré majú flexibilný reprodukčný systém, ako je napríklad hraboš preriový (*Microtus ochrogaster*), sa môže vyskytnúť infanticída spôsobená samcom. Počas rozmnožovania pri nízkej denzite sú jedince odkázané na monogamný systém, pri vyššej denzite dochádza k polygynii. Práve pri polygynii niekedy samce tohto druhu zabíjajú potomkov iného samca (Streatfeild *et al.* 2011). Takto samec zaistí, že samici začne ďalšia ovulácia počas nasledujúcich dní a on bude otcom jej nasledujúceho vrhu.

Infanticída však nie je jediným spôsobom akým matky ovplyvňujú veľkosť vrhu. Pokiaľ sa nový samec objaví ešte počas gravidity, samica často potratí celý vrh - tzv. efekt Bruceovej. Je to spôsobené tým, že sa samica snaží znížiť investíciu energie do potomkov, ktoré sú ohrozené novým samcom (Bruce 1959). Tento efekt pri hlodavcoch môže byť adaptáciou vo fluktuujúcich populáciách na rozmnožovanie v skupinách jeden samec - jedna samica vo fáze nízkej denzity, a s tým súvisiaci vyšší

risk inbreedingu alebo infanticídy (Eccard *et al.* 2017). Pokiaľ samec nedokáže zabrániť gravidite pred alebo po tom, čo rival inseminoval samicu, môže prírodná selekcia preferovať evolúciu infanticídy (Labov 1981).

9. Záver

Optimalizácia veľkosti vrhu slúži na upravenie veľkosti vrhu pre dosiahnutie kompromisu medzi maximálnym možným počtom potomkov vo vrhu a ich individuálnou fitness. Rodičia sa teda snažia maximalizovať svoju individuálnu fitness tým, že efektívne konvertujú dostupné zdroje do fitness svojich potomkov.

Porovnanie hlavných taxónov hlodavcov ukázalo, že najviac druhov s prekociálnymi mláďatami nájdeme v podrade Hystricomorpha, čo súvisí s prijatím K-stratégie. Druhy v tomto podrade rodia malý počet dobre vyvinutých mláďat. Výnimkou sú rypoši - jediná eusociálna skupina cicavcov. Práve eusocialita je zodpovedná za ich mimoriadne veľké vrhy. Podrad Sciuromorpha je značne ovplyvnený mierou predácie, ktorú možno pozorovať na rozdielnom spôsobe života v tomto podrade - arboreálny, terestrický a subterestrický. Čím je miera predácie vyššia, tým majú druhy väčšiu priemernú veľkosť vrhu. Podrad Castorimorpha dobre prezentuje ako subterestrický život ovplyvnil veľkosť vrhu. Väčšina zástupcov žije v komplexných podzemných dúpätách, ktoré ich potomkov chránia pred predátormi a vďaka tomu im stačí aj menší počet mláďat na zaistenie predania svojej genetickej informácie do ďalších generácií. Najväčším a najrozmanitejším podradom je podrad Myomorpha. Sociálne interakcie ovplyvňujúce veľkosť vrhu môžeme nájsť v každom podrade. Všeobecne platí, že je sociálna tolerancia dôležitá pre ušetrenie času a energie a pre minimalizáciu efektu agresivity na fyziologický stres.

Optimálna veľkosť vrhu je rozdielna pri počatí, pri pôrode a pri odstave. Ešte pred insemináciou sa môže ovplyvniť napríklad výberom partnera. Kondícia a vek matky taktiež limitujú veľkosť vrhu. Pokiaľ sa snaží rozmnožiť malá a stará samica, bude mať priemernú veľkosť vrhu nižšiu než hmotnejšia a mladšia samica. Optimalizácia veľkosti vrhu je možná aj oddialenou ovuláciou, prípadným načasovaním pokiaľ nenastanú vhodnejšie podmienky pre väčší vrh. Vďaka genetickým faktorom dedených po rodičoch dokážeme ešte pred samotnou reprodukciou odhadnúť relatívnu veľkosť vrhu. Pokiaľ sa rozmnožia jedince s odlišnými MHC genotypmi, môže sa veľkosť vrhu zmenšiť. Rovnaký prípad nastáva pri párení dvoch jedincov s recesívnou alelou pre *t*-haplotyp. Redukcia veľkosti vrhu počas implantácie často súvisí s hladinou pohlavných hormónov samice, akým je napríklad progesterón. Vystavenie enviromentálnym stresorom ako je hypertermia zapríčiňuje stratu embryí. Odpoveď na potravnú restrikciiu pred a počas gravidity môže byť buď produkcia väčších vrhov v nepriaznivých podmienkach na kompenzáciu potenciálnej straty potomstva, alebo redukcia počtu potomkov vo vrhu a tým zvýšenie fitness zostávajúcim mláďatám. Dominancia matky pozitívne vplýva na veľkosť vrhu, naopak samica postavená nižšie v sociálnej hierarchii bude mať počet potomkov menší. Medzigeneračný vplyv na veľkosť vrhu pozorujeme pri vnútro maternicovej pozícii plodu. Mortalita

mláďat medzi pôrodom a odstavom má mnoho príčin - predácia, infanticída, odmietnutie potomka a siblicída. Posledné tri zmienené nastávajú pri zhoršených podmienkach v prostredí. Infanticída samcom, ktorý nie je otcom vrhu nastáva, aby uviedol samicu do ďalšej ovulácie. Proti takejto infanticíde sa vyvinul Bruceovej efekt - schopnosť matky samovoľne potrať pokiaľ je vystavená cudziemu samcovi. Medzi reprodukčné parametre ovplyvňujúce veľkosť vrhu je veľkosť a pohlavie mláďat. Samice majú len určité množstvo energie, ktoré môžu investovať do potomkov. Nakoľko je investícia do syna väčšia, väčší podiel synov vo vrhu majú samice, ktoré majú dostatok energie a zdrojov. Vzťah medzi veľkosťou a počtom mláďat vo vrhu sa riadi dvoma trendami - na jednej strane sa hmotnosť mláďat s pribúdajúcim počtom znižuje, na druhej strane stojí genetický vzťah medzi fitness (hmotnosťou) mláďat a fitness matky. Niekedy sa môžeme stretnúť s vrhmi, ktorých počet mláďat prevyšuje optimálny počet. Rola nad-optimálnych vrhov spočíva v zaistení prežitia dostatočného počtu potomkov do dospelosti v riskantnom prostredí, či už sa jedná o vyššiu mieru predácie alebo o nedostatok zdrojov.

10. Použitá literatúra

- Amugongo S.K. & Hlusko L.J. (2014)** Impact of Maternal Prenatal Stress on Growth of the Offspring. *Aging and Disease* 5, 1-16.
- Archunan G. & Dominic C. (1989)** Nutritional stress-induced implantation failure in newly inseminated mice: effect of the presence of stud males. *Experimental and Clinical Endocrinology & Diabetes* 94, 233-8.
- Armitage K.B. (1981)** Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. *Oecologia* 48, 36-49.
- Arora K., Cohen B. & Beaudoin A.R. (1979)** Fetal and placental responses to artificially induced hyperthermia in rats. *Teratology* 19, 251-9.
- Asher R.J., Meng J., Wible J.R., McKenna M.C., Rougier G.W., Dashzeveg D. & Novacek M.J. (2005)** Stem Lagomorpha and the Antiquity of Glires. *Science* 307, 1091-4.
- Bandoli J.H. (1981)** Factors influencing seasonal burrowing activity in the pocket gopher, *Thomomys bottae*. *Journal of Mammalogy* 62, 293-303.
- Barthelmess E.L. (2006)** *Hystrix africae australis*. *Mammalian Species*, 1-7.
- Bartholomeusz R., Bruce N. & Lynch A.-M. (1999)** Embryo survival, and fetal and placental growth following elevation of maternal estradiol blood concentrations in the rat. *Biology of Reproduction* 61, 46-50.
- Bateman N. (1954)** The measurement of milk production of mice through pre-weaning growth of suckling young. *Physiological Zoology* 27, 163-73.
- Batzli G.O. & Henttonen H. (1990)** Demography and resource use by microtine rodents near Toolik Lake, Alaska, USA. *Arctic and Alpine Research*, 51-64.
- Baumgartner A. & Chrisman C. (1987)** Embryonic mortality caused by maternal heat stress during mouse oocyte maturation. *Animal Reproduction Science* 14, 309-16.
- Bazhan N.M., Makarova E.N. & Yakovleva T.V. (1996)** Deprivation of Food During Pregnancy and Reproduction in the Water Vole (*Arvicola terrestris*). *Journal of Mammalogy* 77, 1078-84.
- Beatley J.C. (1976)** Rainfall and fluctuating plant populations in relation to distributions and numbers of desert rodents in southern Nevada. *Oecologia* 24, 21-42.
- Bee J.W. & Hall E.R. (1956)** *Mammals of northern Alaska on the Arctic Slope*. Museum of Natural History, University of Kansas.
- Beery A.K. & Kaufer D. (2015)** Stress, social behavior, and resilience: Insights from rodents. *Neurobiology of Stress* 1, 116-27.
- Berg B.N. (1965)** Dietary restriction and reproduction in the rat. *The Journal of Nutrition* 87, 344-8.
- Best T.L., Hildreth N.J. & Jones C. (1989)** *Dipodomys deserti*. *Mammalian Species*, 1-8.
- Blake Hart E., Belk M.C., Jordan E. & Gonzalez M.W. (2004)** *Zapus princeps*. *Mammalian Species*, 1-7.

- Blanga-Kanfi S., Miranda H., Penn O., Pupko T., DeBry R.W. & Huchon D. (2009)** Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *Bmc Evolutionary Biology* 9.
- Blumstein D.T. (2000)** The evolution of infanticide in rodents: a comparative analysis. In: *Infanticide by Males and its Implications* (pp. 178-97. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Boutin S., Moses R.A. & Caley M.J. (1988)** The Relationship Between Juvenile Survival and Litter Size in Wild Muskrats (*Ondatra-Zibethicus*). *Journal of Animal Ecology* 57, 455-62.
- Boyd K.L., Muehlenbachs A., Rendi M.H., Garcia R.L. & Gibson-Corley K.N. (2018)** Female Reproductive System. In: *Comparative Anatomy and Histology (Second Edition)* (eds. by Dintzis SM & Montine KS), pp. 303-34. Academic Press, San Diego.
- Bradford G. (1969)** Genetic control of ovulation rate and embryo survival in mice. I. Response to selection. *Genetics* 61, 905.
- Brambell F.W.R. (1948)** Prenatal mortality in mammals. *Biological Reviews* 23, 370-407.
- Brockelman W.Y. (1975)** Competition, fitness of offspring, and optimal clutch size. *American Naturalist* 109, 677-99.
- Bronson F.H. (1979)** The Reproductive Ecology of the House Mouse. *The Quarterly Review of Biology* 54, 265-99.
- Bronson F.H. (1985)** Mammalian reproduction: an ecological perspective. *Biology of Reproduction* 32, 1-26.
- Bronson F.H. & Marsteller F.A. (1985)** Effect of short-term food-deprivation on reproduction in female mice. *Biology of Reproduction* 33, 660-7.
- Brooks R.P., Fleming M.W. & Kennelly J.J. (1980)** Beaver colony response to fertility control: evaluating a concept. *The Journal of Wildlife Management*, 568-75.
- Bruce H.M. (1959)** An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature* 184, 105.
- Burda H., Honeycutt R.L., Begall S., Locker-Grütjen O. & Scharff A. (2000)** Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47, 293-303.
- Butynski T.M. (1979)** Reproductive ecology of the springhaas *Pedetes capensis* in Botswana. *Journal of Zoology* 189, 221-32.
- Calhoun J.B. (1963)** *Ecology and sociology of the Norway rat*. Bethesda, Md. : U.S. Dept. of Health, Education, and Welfare, Public Health Service.
- Carranza J. (2004)** Sex allocation within broods: the intrabrood sharing-out hypothesis. *Behavioral Ecology* 15, 223-32.
- Carraway L.N. & Verts B. (1993)** *Aplodontia rufa*. *Mammalian Species*, 1-10.
- Clark M.M. & Galef B.G. (1995)** A gerbil dam's fetal intrauterine position affects the sex ratios of litters she gestates. *Physiology & behavior* 57, 297-9.
- Clutton-Brock T. & McAuliffe K. (2009)** Female Mate Choice in Mammals. *The Quarterly Review of Biology* 84, 3-27.
- Cole F.R. & Wilson D.E. (2010)** *Microtus miurus* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species* 42, 75-89.
- Coulson J. & Porter J. (1985)** Reproductive success of the kittiwake *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth rates and parental quality. *Ibis* 127, 450-66.
- Davies N.B., Krebs J.R. & West S.A. (2012)** *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- deCatanzaro D. (2011)** Blastocyst implantation is vulnerable to stress-induced rises in endogenous estrogens and also to excretions of estrogens by proximate males. *Journal of reproductive immunology* 90, 14.
- Delany M.J. & Delany M. (1974)** *The ecology of small mammals*. Edward Arnold London.
- Drickamer L.C., Gowaty P.A. & Holmes C.M. (2000)** Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. *Animal behaviour* 59, 371-8.
- Dušek A., Bartoš L. & Sedláček F. (2011)** Mixed sex allocation strategies in a polytocous mammal, the house mouse (*Mus musculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 2209-17.
- Dušek A., Bartoš L. & Sedláček F. (2017)** Pre-breeding food restriction promotes the optimization of parental investment in house mice, *Mus musculus*. *PLOS ONE* 12, e0173985.
- Eccard J.A., Dammhahn M. & Ylönen H. (2017)** The Bruce effect revisited: is pregnancy termination in female rodents an adaptation to ensure breeding success after male turnover in low densities? *Oecologia* 185, 81-94.
- Egid K. & Brown J.L. (1989)** The major histocompatibility complex and female mating preferences in mice. *Animal behaviour* 38, 548-9.
- Euker J.S. & Riegle G.D. (1973)** Effects of stress on pregnancy in the rat. *Journal of Reproduction and Fertility* 34, 343-6.

- Evans F. & Holdenried R. (1943)** A population study of the Beechey ground squirrel in central California. *Journal of Mammalogy* 24, 231-60.
- Even M., Dhar M. & Vom Saal F. (1992)** Transport of steroids between fetuses via amniotic fluid in relation to the intrauterine position phenomenon in rats. *Journal of Reproduction and Fertility* 96, 709-16.
- Fabre P.-H., Hautier L., Dimitrov D. & P Douzery E.J. (2012)** A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *Bmc Evolutionary Biology* 12, 88.
- Falconer D. (1960)** The genetics of litter size in mice. *Journal of Cellular Physiology* 56, 153-67.
- Falconer D. (1963)** Qualitatively different responses to selection in opposite directions. *Statistical genetics and plant breeding*, 487-90.
- Ferrari M., Lindholm A. & Konig B. (2014)** A genetic tool to manipulate litter size. *Frontiers in Zoology* 11, 18.
- Fitch H.S. (1948)** Ecology of the California ground squirrel on grazing lands. *The American Midland Naturalist* 39, 513-96.
- French N., Maza B., Hill H., Aschwanden A. & Kaaz H. (1974)** A population study of irradiated desert rodents. *Ecological Monographs* 44, 45-72.
- French N.R., Stoddart D.M. & Bobek B. (1975)** Patterns of demography in small mammal populations. In: *Small mammals: their productivity and population dynamics* (pp. 73-102. Cambridge University Press, London.
- Frynta D., Fraňková M., Čížková B., Skarlandtová H., Galeštoková K., Průšová K., Šmilauer P. & Šumbera R. (2011)** Social and life history correlates of litter size in captive colonies of precocial spiny mice (*Acomys*). *Acta Theriologica* 56, 289-95.
- Fuente L.F., Primitivo F.S. & Bayon Y. (1986)** Genetic correlation between litter size and body-weight in mice. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 103, 249-54.
- Garrison T.E. & Best T.L. (1990)** *Dipodomys ordii*. *Mammalian Species*, 1-10.
- Geluso K. (1999)** Long-tailed pocket mouse. *Chaetodipus formosus*, 511-2.
- George W. (1978)** Reproduction in female gundis (Rodentia: Ctenodactylidae). *Journal of Zoology* 185, 57-71.
- Gilbert A.N. (1984)** Postpartum and lactational estrus: a comparative analysis in Rodentia. *Journal of Comparative Psychology* 98, 232.
- Gilbert A.N. (1986)** Mammary number and litter size in Rodentia: the "one-half rule". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 83, 4828-30.
- Goheen J.R. & Swihart R.K. (2005)** Resource selection and predation of North American red squirrels in deciduous forest fragments. *Journal of Mammalogy* 86, 22-8.
- Gouat P. & Gouat J. (1987)** Le répertoire comportemental du goundi *Ctenodactylus gundi* (Rongeurs, Ctenodactylidae). I. Description. *Mammalia* 51, 3-26.
- Gurnell J. (1987)** *Natural history of squirrels*. Christopher Helm.
- Hamilton G.D. & Bronson F.H. (1985)** Food restriction and reproductive development in wild house mice. *Biology of Reproduction* 32, 773-8.
- Hamilton M.S. & Hellström I. (1978)** Selection for histoincompatible progeny in mice. *Biology of Reproduction* 19, 267-70.
- Hamilton W.D. (1964)** The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7, 17-52.
- Hanson M.T. & Coss R.G. (1997)** Age differences in the response of California ground Squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to avian and mammalian predators. *Journal of Comparative Psychology* 111, 174.
- Havelka M.A. & Millar J.S. (2004)** Maternal Age Drives Seasonal Variation in Litter Size of *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* 85, 940-7.
- Hayssen V.D., Van Tienhoven A. & Van Tienhoven A. (1993)** *Asdell's patterns of mammalian reproduction: a compendium of species-specific data*. Cornell University Press.
- Holt M., Vangen O. & Farstad W. (2004)** Components of litter size in mice after 110 generations of selection. *Reproduction* 127, 587-92.
- Honigs S. & Greven H. (2003)** Biology of the gundi, *Ctenodactylus gundi* (Rodentia: Ctenodactylidae), and its occurrence in Tunisia. *Kaupia* 12, 43-55.
- Hořejší V., Bartůňková J., Brdička T. & Špišek R. (2013)** *Základy imunologie*. Triton.
- Huck U.W., Lisk R.D. & McKay M.V. (1988)** Social dominance and reproductive success in pregnant and lactating golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) under seminatural conditions. *Physiology & behavior* 44, 313-9.

- Hudson R. & Trillmich F. (2008)** Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 299-307.
- Humphries M.M. & Boutin S. (2000)** The determinants of optimal litter size in free-ranging red squirrels. *Ecology* 81, 2867-77.
- Chaffin C.L. & VandeVoort C.A. (2013)** Follicle growth, ovulation, and luteal formation in primates and rodents: a comparative perspective. *Experimental biology and medicine* 238, 539-48.
- Chew R.M. & Butterworth B.B. (1964)** Ecology of rodents in Indian cove (Mojave desert), Joshua tree national monument, California. *Journal of Mammalogy* 45, 203-25.
- Christian J. (1961)** Phenomena associated with population density. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 47, 428-&.
- Ingram D., Mandl A. & Zuckerman S. (1958)** The influence of age on litter-size. *Journal of Endocrinology* 17, 280-5.
- Iverson S.L. (1967)** Adaptations to arid environments in *Perognathus parvus* (Peale). University of British Columbia.
- Jackson S.M. (2012)** *Gliding mammals of the world*. Csiro Publishing.
- Jackson S.M. (2016)** Family Anomaluridae (anomalures). In: *Handbook of Mammals of the World* (pp. 270-9. Lynx Edicions.
- Jarvis J. (1981)** Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212, 571-3.
- Jarvis J. & Bennett N. (1991)** Ecology and behavior of the family Bathyergidae. In: *The biology of the naked mole-rat* (p. 97.
- Jarvis J.U. & Sherman P.W. (2002)** *Heterocephalus glaber*. *Mammalian Species*, 1-9.
- Jenkins S.H. & Busher P.E. (1979)** *Castor canadensis*. *Mammalian Species*, 1-8.
- Johnson D.D.P., Kays R., Blackwell P.G. & Macdonald D.W. (2002)** Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology & Evolution* 17, 563-70.
- Jones C.A. & Baxter C.N. (2004)** *Thomomys bottae*. *Mammalian Species*, 1-14.
- Jones K.E., Bielby J., Cardillo M., Fritz S.A., O'Dell J., Orme C.D.L., Safi K., Sechrest W., Boakes E.H. & Carbone C. (2009)** PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90, 2648-.
- Kasparian K., Geissler E. & Trillmich F. (2005)** Optimal offspring size in a small mammal: an exception to the tradeoff invariant life-history rule. *Oikos* 111, 271-8.
- Kellman P.J. & Arterberry M.E. (2000)** *The cradle of knowledge: Development of perception in infancy*. MIT press.
- Kinahan A.A. & Pillay N. (2008)** Dominance status influences female reproductive strategy in a territorial African rodent *Rhabdomys pumilio*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 579.
- Kingdon J. (1974)** *East African Mammals: Hares and Rodents*. IIB. Chicago: University of Chicago Press.
- Krackow S. (1989)** Effect of food restriction on reproduction and lactation in house mice mated post partum. *Journal of Reproduction and Fertility* 86, 341-7.
- Krackow S. (1997)** Maternal investment, sex-differential prospects, and the sex ratio in wild house mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41, 435-43.
- Kraus C., Thomson D.L., Künkele J. & Trillmich F. (2005)** Living slow and dying young? life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. *Journal of Animal Ecology* 74, 171-80.
- Kroc R.L., Steinetz B.G. & Beach V.L. (1959)** The effects of estrogens, progestagens, and relaxin in pregnant and nonpregnant laboratory rodents. *Annals of the New York Academy of Sciences* 75, 942-80.
- Kryštufek B. (2010)** *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species* 42, 195-206.
- Labov J.B. (1981)** Pregnancy blocking in rodents: adaptive advantages for females. *The American Naturalist* 118, 361-71.
- Lacey E.A. & Patton J.L. (2000)** *Life underground: the biology of subterranean rodents*. University of Chicago Press.
- Lack D. (1948)** The significance of litter-size. *Journal of Animal Ecology* 17, 45-50.
- Lahti S. & Helminen M. (1974)** The beaver *Castor fiber* (L.) and *Castor canadensis* (Kuhl) in Finland. *Acta Theriologica* 19, 177-89.
- Lambin X. & Yoccoz N.G. (1998)** The impact of population kin-structure on nestling survival in Townsend's voles, *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology* 67, 1-16.
- Larsen K.W. & Boutin S. (1994)** Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology* 75, 214-23.

- Lay D.M. (1978)** Observations on reproduction in a population of pocket gophers, *Thomomys bottae*, from Nevada. *The Southwestern Naturalist*, 375-80.
- Lee P.R., Brady D.L., Shapiro R.A., Dorsa D.M. & Koenig J.I. (2007)** Prenatal stress generates deficits in rat social behavior: reversal by oxytocin. *Brain research* 1156, 152-67.
- Lessa E.P. (2000)** The evolution of subterranean rodents: a synthesis. In: *Life underground: the biology of subterranean rodents* (pp. 389-420. University of Chicago Press.
- Lindström J. (1999)** Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 343-8.
- Loeb S.C. (1990)** Reproduction and population structure of pocket gophers (*Thomomys bottae*) from irrigated alfalfa fields. In: *Proceedings of the Fourteenth Vertebrate Pest Conference 1990*, p. 56.
- Long C. & Ebensperger L. (2010)** Pup growth rates and breeding female weight changes in two populations of captive bred degus (*Octodon degus*), a precocial caviomorph rodent. *Reproduction in domestic animals* 45, 975-82.
- Lurz P.W., Gurnell J. & Magris L. (2005)** *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species*, 1-10.
- MacFarlane W., Pennycuik P.R. & Thrift E. (1957)** Resorption and loss of foetuses in rats living at 35 C. *The Journal of physiology* 135, 451-9.
- Mappes T. & Ylonen H. (1997)** Reproductive effort of female bank voles in a risky environment. *Evolutionary Ecology* 11, 591-8.
- Martin R.D. & Maclarnon A.M. (1985)** Gestation period, neonatal size and maternal investment in placental mammals. *Nature* 313, 220-3.
- McAdam A.G., Boutin S., Sykes A.K. & Humphries M.M. (2007)** Life histories of female red squirrels and their contributions to population growth and lifetime fitness. *Ecoscience* 14, 362-9.
- Menendez-Patterson A., Menendez E., Fernandez S., Fernandez M. & Marin B. (1985)** Influence of undernutrition during gestation and suckling on development and sexual maturity in the rat. *Journal of Nutrition* 115, 1025-32.
- Michael S.D., Geschwind I.I., Eric Bradford G. & Stabenfeldt G.H. (1975)** Pregnancy in mice selected for small litter size: reproductive hormone levels and effect of exogenous hormones. *Biology of Reproduction* 12, 400-7.
- Millesi E., Huber S., Everts L.G. & Dittami J.P. (1999)** Reproductive decisions in female European ground squirrels: Factors affecting reproductive output and maternal investment. *Ethology* 105, 163-75.
- Mock D.W. & Parker G.A. (1997)** Mammalian sibling rivalry. In: *The Evolution of Sibling Rivalry* (pp. 295-323. Oxford University Press.
- Mones A. & Ojasti J. (1986)** *Hydrochoerus hydrochaeris*. *Mammalian Species*, 1-7.
- Moore C.L. & Power K.L. (1986)** Prenatal stress affects mother-infant interaction in Norway rats. *Developmental Psychobiology* 19, 235-45.
- Morris D.W. (1986)** Proximate and ultimate controls on life-history variation: the evolution of litter size in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Evolution* 40, 169-81.
- Morris D.W. (1987)** Optimal allocation of parental investment. *Oikos* 49, 332-9.
- Morris D.W. (1992)** Optimum brood size - tests of alternative hypotheses. *Evolution* 46, 1848-61.
- Morris D.W. (1998)** State-dependent optimization of litter size. *Oikos* 83, 518-28.
- Murie J.O., Boag D.A. & Kivett V.K. (1980)** Litter size in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Journal of Mammalogy* 61, 237-44.
- Nader I.A. (1978)** *Kangaroo rats: intraspecific variation in Dipodomys spectabilis Merriam and Dipodomys deserti Stephens*. Urbana: University of Illinois Press.
- Neira R., García X. & Scheu R. (1989)** Análisis descriptivo del comportamiento reproductivo y de crecimiento de chinchillas (*Chinchilla laniger* Grey) en confinamiento. *Avances en Producción Animal*, 14 (1-2), 109-19.
- Nelson R.J., Dark J. & Zucker I. (1983)** Influence of photoperiod, nutrition and water availability on reproduction of male California voles (*Microtus californicus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 69, 473-7.
- Neuhaus P. (2000)** Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48, 75-83.
- Nichols J., Conley W., Batt B. & Tipton A. (1976)** Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r-and K-selection. *The American Naturalist* 110, 995-1005.
- Nicholson S.E. (2000)** The nature of rainfall variability over Africa on time scales of decades to millenia. *Global and Planetary Change* 26, 137-58.

- Nowak R.M. (1999)** *Walker's Mammals of the World*. JHU Press.
- Ojasti J. (1973)** *Estudio biológico del chigüire o capibara*. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias.
- Oksanen L. & Lundberg P. (1995)** Optimization of reproductive effort and foraging time in mammals - the influence of resource level and predation risk. *Evolutionary Ecology* 9, 45-56.
- Oksanen T.A., Jonsson P., Koskela E. & Mappes T. (2001)** Optimal allocation of reproductive effort: manipulation of offspring number and size in the bank vole. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268, 661-6.
- Patin V., Lordi B., Vincent A. & Caston J. (2005)** Effects of prenatal stress on anxiety and social interactions in adult rats. *Developmental Brain Research* 160, 265-74.
- Patton J.L. & Smith M.F. (1990)** *The evolutionary dynamics of the pocket gopher Thomomys bottae, with emphasis on California populations*. Univ of California Press.
- Pearson O.P. (1959)** *Biology of the subterranean rodents, Ctenomys, in Peru*. Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Pennycuik P.R. (1964)** The effects on rats of chronic exposure to 34° C IV. Reproduction. *Australian Journal of Biological Sciences* 17, 245-60.
- Perri L.M. & Randall J.A. (1999)** Behavioral mechanisms of coexistence in sympatric species of desert rodents, *Dipodomys ordii* and *D. merriami*. *Journal of Mammalogy* 80, 1297-310.
- Perry J.S. (1945)** The reproduction of the wild brown rat (*Rattus norvegicus* Erxleben). *Journal of Zoology* 115, 19-46.
- Petropoulos E.A. (1973)** *Maternal and fetal factors affecting the growth and function of the rat placenta*. Periodica.
- Pfeiffer E.W. (1958)** The Reproductive Cycle of the Female Mountain Beaver. *Journal of Mammalogy* 39, 223-35.
- Pinter A.J. (1986)** Population dynamics and litter size of the montane vole, *Microtus montanus*. *Canadian journal of zoology* 64, 1487-90.
- Poley W. (1974)** Emotionality related to maternal cannibalism in BALB and C57BL mice. *Animal Learning & Behavior* 2, 241-4.
- Pollard I. (1984)** Effects of stress administered during pregnancy on reproductive capacity and subsequent development of the offspring of rats - prolonged effects on the litters of a 2nd pregnancy. *Journal of Endocrinology* 100, 301-6.
- Potts W.K. & Wakeland E.K. (1990)** Evolution of diversity at the major histocompatibility complex. *Trends in Ecology & Evolution* 5, 181-7.
- 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, 763-9.
- Randall J.A., Rogovin K., Parker P.G. & Eimes J.A. (2005)** Flexible social structure of a desert rodent, *Rhombomys opimus*: philopatry, kinship, and ecological constraints. *Behavioral Ecology* 16, 961-73.
- Randall J.A., Wolff J. & Sherman P. (2007)** Environmental constraints and the evolution of sociality in semifossorial desert rodents. In: *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective* (pp. 368-79). The University of Chicago Press.
- Raouf S.A., Parker P.G., Ketterson E.D., Nolan V. & Ziegenfus C. (1997)** Testosterone Affects Reproductive Success by Influencing Extra-Pair Fertilizations in Male Dark-Eyed Juncos (*Aves: Junco hyemalis*). *Proceedings: Biological Sciences* 264, 1599-603.
- Rattner B., Michael S.D. & Brinkley H. (1979)** Plasma gonadotrophins and progesterone concentrations during various degrees of underfeeding in pregnant mice. *Journal of Reproduction and Fertility* 56, 587-91.
- Rauw W., Knap P., Gomez-Raya L., Varona L. & Noguera J. (2003)** Reallocation of body resources in lactating mice highly selected for litter size. *Journal of animal science* 81, 939-44.
- Reeve H.K., Westneat D.F., Noon W.A., Sherman P.W. & Aquadro C.F. (1990)** DNA "fingerprinting" reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87, 2496-500.
- Risch T.S., Dobson F.S. & Murie J.O. (1995)** Is Mean Litter Size the Most Productive - a Test in Columbian Ground-Squirrels. *Ecology* 76, 1643-54.
- Rogowitz G.L. (1996)** Trade-offs in energy allocation during lactation. *American Zoologist* 36, 197-204.
- Roth R.R. (1974)** The effect of temperature and light combinations upon the gonads of male red-back voles. *Biology of Reproduction* 10, 309-14.

- Ryan B.C. & Vandenberg J.G. (2002)** Intrauterine position effects. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 26, 665-78.
- Sage R.D., Atchley W.R. & Capanna E. (1993)** House mice as models in systematic biology. *Systematic Biology* 42, 523-61.
- Sherman P.W., Braude S. & Jarvis J.U. (1999)** Litter sizes and mammary numbers of naked mole-rats: breaking the one-half rule. *Journal of Mammalogy* 80, 720-33.
- Schaffer W.M. (1974)** Optimal Reproductive Effort in Fluctuating Environments. *The American Naturalist* 108, 783-90.
- Schradin C. (2005)** When to live alone and when to live in groups: ecological determinants of sociality in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*, Sparrman, 1784). *Belgian Journal of Zoology* 135, 77-82.
- Schroderus E., Koivula M., Koskela E., Mappes T., Oksanen T. & Poikonen T. (2012)** Can number and size of offspring increase simultaneously? - a central life-history trade-off reconsidered. *Bmc Evolutionary Biology* 12, 1-7.
- Sibly R., Collett D., Promislow D., Peacock D. & Harvey P. (1997)** Mortality rates of mammals. *Journal of Zoology* 243, 1-12.
- Sibly R.M. & Brown J.H. (2009)** Mammal reproductive strategies driven by offspring mortality-size relationships. *The American Naturalist* 173, E185-E99.
- Sikes R.S. (1995)** Maternal Response to Resource Limitations in Eastern Woodrats. *Animal behaviour* 49, 1551-8.
- Silver L.M. (1993)** The peculiar journey of a selfish chromosome: mouse t haplotypes and meiotic drive. *Trends in Genetics* 9, 250-4.
- Simon A. & Laufer N. (2012)** Assessment and treatment of repeated implantation failure (RIF). *Journal of assisted reproduction and genetics* 29, 1227-39.
- Simons A.M. (2007)** Selection for increased allocation to offspring number under environmental unpredictability. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 813-7.
- Smith C.C. (1968)** The adaptive nature of social organization in the genus of three squirrels *Tamiasciurus*. *Ecological Monographs* 38, 31-64.
- Smith C.C. & Fretwell S.D. (1974)** The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108, 499-506.
- Smith J.E., Long D.J., Russell I.D., Newcomb K.L. & Muñoz V.D. (2016)** *Otospermophilus beecheyi* (Rodentia: Sciuridae). *Mammalian Species* 48, 91-108.
- Smith M.H. & McGinnis J.T. (1968)** Relationships of latitude, altitude, and body size to litter size and mean annual production of offspring in *Peromyscus*. *Researches on Population Ecology* 10, 115-26.
- Spotorno A.E., Zuleta C.A., Valladares J.P., Deane A.L. & Jiménez J.E. (2004)** *Chinchilla laniger*. *Mammalian Species*, 1-9.
- Steele M.A. (1998)** *Tamiasciurus hudsonicus*. *Mammalian Species*, 1-9.
- Streatfeild C.A., Mabry K.E., Keane B., Crist T.O. & Solomon N.G. (2011)** Intraspecific variability in the social and genetic mating systems of prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Animal behaviour* 82, 1387-98.
- Tchabovsky A.V., Popov S.V. & Krasnov B.R. (2001)** Intra-and interspecific variation in vigilance and foraging of two gerbillid rodents, *Rhombomys opimus* and *Psammomys obesus*: the effect of social environment. *Animal behaviour* 62, 965-72.
- Tkadlec E. & Zejda J. (1995)** Precocious breeding in female common voles and its relevance to rodent fluctuations. *Oikos*, 231-6.
- Tomich P.Q. (1962)** *The annual cycle of the California ground squirrel Citellus beecheyi*. University of California Press.
- Trivers R.L. & Willard D.E. (1973)** Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179, 90-2.
- Tuomi J. (1980)** Mammalian reproductive strategies - a generalized relation of litter size to body size. *Oecologia* 45, 39-44.
- van Aarde R.J. (1985)** Reproduction in captive female Cape porcupines (*Hystrix africaeaustralis*). *Journal of Reproduction and Fertility* 75, 577-82.
- 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, 11055-9.

- Velle W. (1974) Induction of abortion by oestrogens in animals. A review (author's transl). *Nordisk veterinærmedicin* 26, 563.
- Verts B. & Kirkland G.L. (1988) *Perognathus parvus*. *Mammalian Species*, 1-8.
- vom Saal F.S., Clark M.M., Galef B.G., Jr., Drickamer L.C. & Vandenberg J.G. (1999) Intrauterine Position Phenomenon. In: *Encyclopedia of Reproduction* (pp. 893-900. Academic Press.
- Waggoner B. (2000) *Introduction to the Rodentia*. University of California Museum of Paleontology.
- Wang M., Crombie D., Hayes J. & Heap R. (1995) Aberrant maternal behaviour in mice treated with a progesterone receptor antagonist during pregnancy. *Journal of Endocrinology* 145, 371-7.
- Wauters L. & Dhondt A.A. (1995) Lifetime reproductive success and its correlates in female Eurasian red squirrels. *Oikos*, 402-10.
- Weber E.M., Algers B., Hultgren J. & Olsson I.A.S. (2013) Pup mortality in laboratory mice - infanticide or not? *Acta Veterinaria Scandinavica* 55.
- Weber E.M., Olsson A.S. & Algers B. (2007) High mortality rates among newborn laboratory mice – is it natural and which are the causes? *Acta Veterinaria Scandinavica* 49, 1-2.
- Weir B.J. (1967) The care and management of laboratory hystricomorph rodents. *Laboratory Animals* 1, 95-104.
- Williams G.C. (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100, 687-90.
- Wilson D.E., Lacher Jr T.E. & Mittermeier R.A. (2016) *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 6. Lagomorphs and Rodents I*. Lynx Edicions Barcelona, Spain.
- Wilson D.E., Lacher Jr T.E. & Mittermeier R.A. (2017) *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 7. Rodents II*. Lynx Edicions Barcelona, Spain.
- Wilson D.E. & Reeder D.A.M. (2005) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press.
- Wolff J.O. (2007) Social biology of rodents. *Integrative Zoology* 2, 193-204.
- Wolff J.O. & Sherman P.W. (2007) *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. University of Chicago Press, Chicago.
- Woods C.A. & Boraker D.K. (1975) *Octodon degus*. *Mammalian Species*, 1-5.
- Yamazaki K., Boyse E., Mike V., Thaler H., Mathieson B., Abbott J., Boyse J., Zayas Z. & Thomas L. (1976) Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. *Journal of Experimental Medicine* 144, 1324-35.
- Yoerg S.I. (1999) Solitary is not asocial: effects of social contact in kangaroo rats (Heteromyidae: *Dipodomys heermanni*). *Ethology* 105, 317-33.
- Zane C.E. (1976) Effects of various degrees of undernutrition of mice on pregnancy and conceptus. *Cellular and Molecular Life Sciences* 32, 1291-2.

11. Zoznam použitých skratiek

1MF	jedinec medzi samicou a samcom	one male, one female
2F	jedinec medzi dvoma samicami	two females
2M	jedinec medzi dvoma samcami	two males
IUP	vnútro maternicová pozícia	intrauterine position
MHC	hlavný histokompatibilný komplex	major histocompatibility complex
NP	nepreferovaný samec/spojenie	
P	preferovaný samec/spojenie	