

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Ekologická a evoluční biologie



Kateřina Kopcová

Samčí rodičovská péče u hlodavců
Male parental care in rodents

Bakalářská práce

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

Praha, 2013

Prohlášení:

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

V Praze, 22. 8. 2013

Kateřina Kopcová

Poděkování:

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

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

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

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

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

Obsah

Poděkování

Abstrakt

Úvod

1. Rodičovské chování u hlodavců

1.1. Základní definice rodičovské péče

1.2. Druhy rodičovské péče

1.2.1. Přímé versus nepřímé rodičovské investice

(direct/indirect parental investment)

1.2.2. Odepisovatelné versus neodepisovatelné rodičovské investice

(depreciable/nondepreciable parental investment)

1.3. Hormonální regulace samčí rodičovské péče u hlodavců

2. Samčí rodičovská péče

2.1. Evoluční faktory ovlivňující samčí rodičovské chování

2.1.1. Neschopnost samce monopolizovat více jak jednu samici

2.1.2. Nutnost biparentální péče o mláďata před odstavením

2.2. Projevy samčí rodičovské péče

2.3. Dopady poskytované rodičovské péče na samce

3. Jednotlivé prvky samčí rodičovské péče u vybraných hlodavců

3.1. Caviidae

3.1.1. *Galea monasteriensis*

3.2. Echimyidae

3.2.1. *Kannabateomys amblyonyx*

3.3. Octodontidae

3.3.1. *Octodon degus*

3.4. Nesomyidae

3.4.1. *Hypogeomys antimena*

3.5.2. *Microtus ochrogaster*

3.5.3. *Phodopus campbelli*

3.5.4. *Peromyscus californicus*

3.5.5. *Peromyscus leucopus*

3.5.6. *Neotomodon alstoni*

3.6. Muridae

3.6.1. *Meriones unguiculatus*

3.6.2. *Rhabdomys pumilio*

3.6.3. *Mus spicilegus*

3.6.4. *Mus spretus*

Závěr

Seznam literatury

Úvod

Hlodavci jsou druhově nejbohatším savčím řádem, obsahujícím více jak 40 % savčích druhů (Wilson and Reeder, 2005), což je asi 2 277 druhů ve 33 čeledích, z čehož u pouhých 6 % byly pozorovány projevy samčí rodičovské péče (Dewsbury, 1981). Sociální systémy hlodavců mohou být klasifikovány jako solitérní, monogamní (kde samec a samice zůstávají spolu po dobu odchovu mláďat) a polygamní (kde se samec pouze spáří se samicí a samice se stará o mláďata sama). Monogamní druhy vykazují nejvyšší míru otcovského chování (Dewsbury, 1981). Na volbu sociální strategie mají vliv vnější podmínky a za nepříznivých environmentálních faktorů může přítomnost samce zvýšit pravděpodobnost přežití mláďat (Gavish et al., 1981). Monogamie vzniká v důsledku neschopnosti samce monopolizovat více než jednu samici (Ostfeld, 1985) nebo z potřeby péče obou rodičů o mláďata před odstavením (Clutton-Brock, 1989). Jak sexuální, tak sociální zkušenosti jsou významnými faktory ve vývoji individuálního otcovského chování. Samci, kteří již mají zkušenosti s přítomností a vývojem mláďat, budou pravděpodobněji vykazovat otcovské chování (Jakubowski and Terkel, 1985). Dokonce i naivní dospělí samci, kteří jsou opakovaně vystaveni kontaktu s mláďaty, reagují zvýšením rodičovské péče (Jakubowski and Terkel, 1985). Rozeznáváme několik podtypů samčí rodičovské péče, nejdůležitější dělení je na přímou, která obvykle obsahuje nějaký druh fyzického kontaktu a nepřímou, do které spadají všechny ostatní, jako je ochrana teritoria, jeho značení či stavba úkrytů. U nepřímé péče je obtížné rozhodnout, zda samci vznikají z jeho investice skutečné náklady (Kleiman, 1977), u přímé už máme možnosti je změřit třeba konfrontací změn hmotnosti (Campbell et al., 2009) či hladin stresových hormonů před a v průběhu odchovu. Počáteční a konečné faktory motivující samce k péči o mláďata nejsou tak zřejmé jako u samic a mohou souviset s hormonálním prostředím jedince. Hormonální schémata se u jednotlivých druhů mohla vyvinout s cílem usnadnit projevy rodičovského chování (Ziegler, 2000). Pečující samci hlodavců tlumí přirozené tendence k infanticidě a zároveň aktivují přímé rodičovské chování, ke změně samčího chování dochází, aniž by u nich byl přítomen porod, poporodní ovulace a kojení. Rodičovsky se chovající samci mohou využívat stejné hormony jako samice k aktivaci již existujících drah v mozku podmiňujících mateřské chování. Cílem této práce je definovat a shrnout současné poznatky o projevech, dopadech a evolučních faktorech ovlivňujících samčí rodičovské chování. Čerpala jsem jak ze studií založených na výzkumu v terénu, tak z laboratorních studií. V práci konfrontuji často protichůdné názory různých autorů.

1. Rodičovské chování u hlodavců

1.1. Základní definice rodičovské péče

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

Trivers (1972) definuje rodičovskou péči „jakákoli investice rodiče do jednotlivého potomka, která zvýší šanci tohoto potomka na přežití (a proto reprodukční úspěch) za cenu schopnosti rodiče investovat do jiného potomka“. Takto definováno, rodičovská investice obsahuje i metabolické náklady na tvorbu pohlavních buněk, ve většině výzkumů se však počítá pouze s postnatálními náklady, jako je krmení či hlídání mlád'at, ze kterých mají potomci prospěch. Naopak neobsahuje úsilí vynaložené při hledání partnera opačného pohlaví nebo vynaložené na oslabování jedinců stejného pohlaví.

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

1.2. Druhy rodičovské investice

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

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

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

odkazy týkající se samčí rodičovské péče se zabývají převážně přímými rodičovskými investicemi.

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

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

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

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

1.3. Hormonální regulace samčí rodičovské péče u hlodavců

Výzkumy na hlodavcích se soustřeďují převážně na centrální regulaci otcovského chování (Young et al., 2011) a poskytují cenné informace týkající se nervových mechanismů otcovského chování, narozdíl kupříkladu od primátů, kde studie charakterizují hlavně otcovské chování a zobrazují efekty manipulace se sociálním prostředím. Soudobé souhrnné práce na toto téma se zabývají převážně neuroendokrinologií párování (Young et al., 2011, Yu et al., 2012, Sommer, 2005, Gromov, 2012) u monogamních hlodavců, oproti tomu hormony přímo ovlivňující otcovské chování jsou rozebírány osamoceně, obvykle s hledanou spojitostí ke konkrétnímu chování a pouze u jednoho konkrétního druhu. Fyziologické procesy ovlivňují sociální chování hlodavců. Ačkoli počáteční a konečné faktory motivující samce k péči o mláďata nejsou tak zřejmé jako u samic, mohou částečně souviset s hormonálním prostředím jedince. Hormonální schémata se u jednotlivých druhů mohla vyvinout s cílem usnadnit projevy rodičovského chování (Ziegler, 2000).

Samci hlodavců musí tlumit přirozené tendence k infanticidě a zároveň aktivovat přímé rodičovské chování, ke změně samčího chování dochází, aniž by u nich byl přítomen porod, poporodní ovulace a kojení. Rodičovsky se chovající samci mohou využívat stejné hormony jako samice k aktivaci již existujících drah v mozku podmiňujících mateřské chování. Stoupající a klesající spojitost mezi hladinou prolaktinu, pohlavními steroidními hormony (estradiol, testosteron, progesteron), glukokortikoidy, oxytocinem, vazopresinem a otcovským chováním jsou stále přezkoumávány. Mezi biparentálními hlodavci je spojení mezi hormony a rodičovským chováním u samců široce podporováno. Experimentální manipulace (do značné míry omezené na druh *Phodopus campbelli*) naznačují, že vztah mezi hormony a otcovským chováním nemusí být příčinnou rodičovského chování u samců (Wynne-Edwards and Timonin, 2007). Možná tyto hormony ovlivňují jiné chování sdílené mezi rodičovsky jednajícími samci, které se projevuje ve stejnou dobu jako otcovská péče, kupříkladu páření během poporodní říje. Musíme počítat i s tím, že neexistují žádné univerzální mechanismy a každý druh s otcovskou péčí má unikátní neuroendokrinní cesty k otcovskému chování. Podle Schradina (2007) nemůžeme očekávat, že změny v hladinách hormonů jsou tím

mechanismem, který změní samce s infanticidním chováním na pečujícího otce. Samci nemusí přepínat jen mezi infanticidou a rodičovskou péčí, je možné, že existují dva odlišné mechanismy, jeden zodpovědný za přepínání mezi hledáním samic a setrváváním s jednou partnerkou na hnízdě, jiný zodpovědný za přepínání mezi infanticidou a rodičovskou péčí.

Hormony se mohou vyvíjet společně se změnou chování během evoluce rozmnožování a sociálního systému a lišit se stupněm otcovské péče, kterou vyvolají (Ketterson and Nolan, 1994). Hormony jsou také důležitou mechanickou spojkou mezi biologií jedince a evoluční ekologií. Variace ve změnách hormonální sekrece může odrážet mezi- a vnitrodruhové variace sociálního chování, uspořádání a párovacího systému obratlovců. Jednotlivé hormony mohou být spojeny s různorodými znaky a přírodní výběr, který reguluje působení hormonů, může také regulovat různé aspekty mezidruhových rozdílů v sociální organizaci (Ketterson and Nolan, 1994). U několika hormonů bylo prokázáno, že souvisí s otcovskou péčí hlodavců a ty tu blíže rozeberu.

Zahájení a udržování mateřského chování u samic hlodavců závisí na mnoha hormonálních a smyslových podnětech v průběhu březosti, porodu a podnětů od mláďat (Bridges, 1990; Rosenblatt et al., 1988; Stern, 1989), zatímco samci mohou být ovlivněni během kopulace, pachovými podněty vycházejícími od samice a podněty mláďat (Brown, 1993). Existuje několik hypotéz pokoušejících se vysvětlit mechanismus, který sníží agresi a iniciuje otcovské chování: 1) páření může vyvolat mechanismy, které zabrání infanticidě, 2) samičí pachové signály mohou změnit samčí chování a 3) samice se stane dominantním jedincem (Elwood, 1986).

Zvýšené hladiny prolaktinu, spojené se samčím rodičovským chováním byly zjištěny u monogamních druhů hlodavců, například u *Peromyscus californicus* (Gubernick and Nelson, 1989) a *Meriones unguiculatus* (Brown et al., 1995). Samci *P. californicus* vykazovali otcovskou péči od narození mláďat až do jejich odstavu (Gubernick and Nelson, 1989). Samci i samice trávili s mláďaty ekvivalentní dobu a samci věnovali více času olizování mláďat než samice. Hladiny prolaktinu v plazmě byly podle očekávání signifikantně zvýšené u samic a samců odchovávajících mláďata oproti nastávajícím otcům a izolovaným samcům. Navíc se u samců žijících se samicí a mláďaty snížila hladina testosteronu, což ale neplatí pro *Meriones unguiculatus* (Juana et al., 2010). U *P. californicus* také nebyly zaznamenány žádné změny hladiny prolaktinu vyvolané změnou fotoperiody (která u tohoto druhu neovlivňuje sezonu rozmnožování, narozdíl od jiných druhů rodu *Peromyscus*), což je v souladu se zvýšenou hladinou prolaktinu ve spojitosti s otcovským chováním (Nelson et al., 1995). U samců

M. unguiculatus byla prokázána zvýšená hladina prolaktinu po celou dobu těhotenství samice, období po porodu až do odstavení mláďat, s nejvyšší úrovní 20 dní po porodu (Brown et al., 1995).

Hladina testosteronu se u samců *M. unguiculatus* zvýšila v průběhu březosti samice, ale výrazně poklesla po porodu. I když první studie, zabývající se korelací mezi otcovským chováním a hladinami testosteronu v plazmě uváděly, že tento hormon může mít inhibiční účinek na rodičovské chování savců, následné studie ukázaly potřebnost testosteronu pro projevení otcovského chování (Luis et al., 2012). Výběr mezi rodičovskou péčí a sháněním nových partnerek může být u samců hlodavců zprostředkován právě testosteronem (Smorkatcheva, 2010). Samicím se zvýšila hladina prolaktinu poté, co jim byla odebrána mláďata a následně navrácena, narozdíl od samců, u kterých nebyla žádná změna hladin prolaktinu nebo testosteronu zaznamenána. Tyto výsledky ukazují, že samci mohou hormonálně reagovat na narození mláďat, ale samice mohou být vnímavější k dlouhodobým podnětům ze strany mláďat (Brown et al., 1995).

Neuroendokrinní reakce na přítomnost samice a mláďat se mohou mezi monogamními a polygamními hlodavci lišit. Monogamní druhy jako *Microtus ochrogaster* a *Peromyscus californicus* mají hladiny receptorů oxytocinu v oblastech mozku zprostředkovávajících otcovské chování vyšší než samci polygynních druhů jako je *Microtus montanus* (Insel, 1992; Insel et al., 1991). Oxytocin uvolněný během páření a soužití se samicí může být zapojen do iniciace otcovského chování u hlodavců, ale nemusí se podílet na jeho přetrvávání, protože po narození mláďat hladiny oxytocinu v plazmě u samců *P. californicus* klesají (Gubernick et al., 1995).

Samčí rodičovské chování může být také ovlivněno úrovní arginin-vazopresinu. Samci *M. ochrogaster* vykazují zvýšené rodičovské chování po injekční aplikaci vazopresinu do laterálního septa v mozku (Wang et al., 1994). U samců *M. ochrogaster* dochází po porodu k zvýšené genové expresi vazopresinu v paraventriculárním jádru hypotalamu (Wang et al., 1997). Olizování hypertonické moči mláďat zvyšuje centrální expresi genů argininu-vazopresinu, stejně jako pití hypertonického fyziologického roztoku, což vypovídá o spojitosti mezi osmoregulační funkcí vazopresinu a jeho roli v rodičovském chování (Wang et al., 1997).

Další hormony mohou být zapojeny do samčí rodičovské péče, spolu s interakcí série hormonů a neurosekretických reakcí na podněty samic a mláďat, které usnadňují otcovské chování (Brown et al., 1995). Souhrnem se dá říct, že prolaktin, hormon u samic stimulující růst mléčné žlázy a tvorbu mléka, hraje významnou roli v projevech samčího rodičovského

chování u hlodavců. Otcové mají vyšší hladiny prolaktinu než samci bez mláďat. Dále se zdá, že zvýšené hladiny prolaktinu jsou doprovázeny sníženými hladinami testosteronu. Další zkoumané hormony jako oxytocin, mající vliv na porodní stahy, kojení a vývoj vztahu mezi matkou a mládětem, a vazopresin, v základu ovlivňující tvorbu moči, mají u obou pohlaví přímý vliv na oblasti mozku spojené s rodičovským chováním.

2. Samčí rodičovské chování u hlodavců

Během posledních 40 let bylo intenzivně studováno sociální chování hlodavců (Lacey and Solomon, 2003) a objevilo se velké množství nových studií na toto téma. Pouze asi u 6 % druhů hlodavců bylo pozorováno otcovské chování (Dewsbury, 1981), u těchto druhů pak dlouhodobé studie ukázaly, že samci mohou výrazně přispět k péči o mláďata. Literatura popisující u hlodavců samčí rodičovské chování obsahuje různorodé zprávy o velkém množství druhů, nicméně otcovské chování se zdá převládat u skupin Hystricomorpha a Muridae.

Velké množství výzkumů je založeno na malém počtu zvířat pozorovaných za speciálních podmínek (Dewsbury, 1985), což snižuje jejich hodnověrnost. V případech, kdy nejsou k dispozici systematické studie, se zdá být nejvýraznějším rysem otcovského chování hlodavců jeho labilita, jako u *Kannabateomys amblyonyx* (Silva et al., 2008) nebo rodu *Peromyscus* (Ribble, 2003), kde můžeme pozorovat mnoho typů sociálních strategií. Výskyt otcovského chování se liší podle toho, jaká byla omezení pozorovatelů, genotyp, zkušenosti samců i samic, sociální podmínky ve skupině během pozorování a podle druhu stimulů. Tato vnitrodruhová variabilita činí evoluci otcovské péče obtížně pochopitelnou, ale může poskytnout klíč k pozoruhodné adaptaci hlodavců na různá stanoviště (Wu et al., 2011).

Přes existenci druhových rozdílů se zdá, že vývoj otcovského chování závisí na změnách prahových hodnot a podmínek pro výskyt relativně málo základních vzorů v otcovském chování. Na základě pozorování hlodavců navrhl Brown (1993), sedm faktorů, které mají vliv na vyvolání a udržení otcovského chování, které druh vykáže. Jsou to: 1) systém párování; 2) přírodní podmínky, ve kterých žijí; 3) předchozí sociální zkušenosti samce; 4) sexuální zkušenosti a podněty od samic; 5) podněty od mláďat; 6) hormonální změny u samce v reakci na stimuly od samic a mláďat; 7) hladiny hormonů po narození. Tyto faktory dobře ilustrují složitost mechanismů ovládajících mužské otcovské chování u savců. I u nepečujících a polygynních samců *Mus musculus* se může projevit otcovské chování podobné mateřskému

(Liu et al, 2012), stačí k tomu zvukové signály samic izolovaných od mláďat, aby povzbudily samce k péči o mladé.

Samčí rodičovské chování bylo častěji zaznamenáno u temperátních druhů hlodavců než u tropických, ale tento fakt pravděpodobně odráží pouze výběr vzorků a distribuci výzkumníků a vědců po světě. Samci monogamních druhů hlodavců projevují významně více rodičovské péče, než samci druhů polygamních či promiskuitních (McGuire and Novak, 1984) a většina projevů otcovské péče je zaznamenána během výzkumů zabývajících se monogamií u hlodavců (Luis et al., 2000).

2.1. Evoluční faktory ovlivňující samčí rodičovské chování

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

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

2.1.1. Neschopnost samce monopolizovat více jak jednu samici

První hypotéza je založena na základě toho, že párovací systémy odrážejí prostorovou distribuci a početnost klíčových zdrojů, které mají vliv na rozptýlenost jedinců. Distribuce potravních zdrojů je jedním z hlavních faktorů, jenž ovlivňuje typ vzorce rozmístění samic hlodavců v prostoru a vzorec rozmístění objevený u samců odráží samčí strategie pro získání přístupu k co největšímu množství oplodnitelných samic (Ims, 1987; Ostfeld, 1985). Pokud jsou potravní zdroje vzácné, nerovnoměrně rozmístěné a pomalu obnovitelné, a zároveň je populační hustota druhu nízká až střední, dá se očekávat, že samice se budou chovat teritoriálně. Pokud jsou samičí teritoria příliš rozptýlená, jednotlivé samice mohou být

bráněny jednotlivými samci, což vede k monogamii (Ostfeld, 1985). Tyto předpoklady jsou v souladu se závěry založenými na fylogenetické analýze, na jejímž základě Komers a Brotherton (1997) vyvodili, že monogamie u savců vzniká nejčastěji, když jsou samice solitérní a obsazují malá území.

2.1.2. Nutnost biparentální péče o mláďata před odstavem

Druhá hypotéza říká, že pokud není samice schopna úspěšně odchovat potomstvo bez pomoci svého druha nebo pokud samčí výpomoc zvyšuje rychlost reprodukce samic, samci se budou pářit s jedinou samicí (Clutton-Brock, 1989). V souladu s touto hypotézou známe případy, kdy u monogamních druhů samčí péče pozitivně ovlivňuje přežívání mláďat, např. *Peromyscus californicus* (Gubernick and Teferi, 2000, Wright and Brown, 2002, Ribble, 2003) a *Phodopus campbelli* (Wynne-Edwards, 1987).

2.2. Projevy rodičovského chování u samců

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

První z nich jsou nepřímé investice, kdy je chování spojené se zajišťováním zdrojů pro samice a mláďata, mezi ně se řadí získávání zdrojů, vytváření zásob potravy, krmení a ochrana samice, pachové značení teritoria (Becker et al., 2012), obchůzky teritoria, vokální značení teritoria a vokální varování, které bylo pozorováno u *Hypogeomys antimena* (Sommer, 2003), vyhánění vetřelců a stavba úkrytů. Ze všech nepřímých druhů péče, pouze krmení a ochrana samice nepřispívá ani k přežívání samců, ani mláďat (po odstavu).

Další jsou přímé investice, které zahrnují veškeré druhy kontaktu s mláďaty, do této kategorie spadá u mladších mláďat tulení se a choulení k otci, zdokumentované ve volné přírodě u *Rhabdomys pumilio* (Schradin and Pillay, 2005), čištění a lízání mláďat, přenášení nebo transport, hledání ztraceného mláděte, přinášení potravy, které můžeme pozorovat u

Kannabateomys amblyonyx (Silva et al., 2008), aktivní obrana, hlídání mlád'at, hraní si s mlád'aty a jejich socializace a hra, například u *Galea monasteriensis* (Adrian et al., 2005). Jako naprosto ojedinělá přímá investice poskytovaná samci je pomoc při porodu u křečička *Phodopus campbelli* spočívající v olizování vulvy a děložních tekutin, následné protržení porodních obalů mlád'at a jejich očištění a dokonce u samců naprosto ojediněle zaznamenané požíráání placenty (Jones and Wynne-Edwards, 2000).

2.3. Dopady poskytované rodičovské péče na samce

Měření samčích nákladů rodičovské péče, které se týkají energetických výdajů a rizik zranění je skutečně problematické, stejně jako měření výhod sestávajících ze zvýšeného přežívání potomků. Pouhý seznam přítomnosti či nepřítomnosti jednotlivých typů investic je naprosto nedostačující. Měření frekvencí nebo doby trvání otcovského chování je lepším řešením, ale stále nedostačujícím, protože nemůžeme změřit skutečné energetické náklady a rizika. Pro nepřímé a zejména pro náhodné formy investic je problematické rozhodnout, zda samci skutečně vzniknou z jeho investice nějaké náklady (Kleiman, 1977). Campbell et al.(2009) ve své studii vážili samce *Microtus ochrogaster* v průběhu jejich života a zjistili významný pokles hmotnosti po spárování se samicí, s největším úbytkem váhy v době odstavu prvního vrhu.

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

3. Jednotlivé prvky samčí rodičovské péče u vybraných hlodavců

3.1. Caviidae

3.1.1. *Galea monasteriensis*

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

3.2. Echimyidae

3.2.1. *Kannabateomys amblyonyx*

Korovití (Echimyidae) jsou široce rozšířeni v téměř celé neotropické oblasti. U většiny studovaných druhů mají samci větší domovské okrsky než samice a překryv s opačným pohlavím se pohybuje mezi 0 % a 100 %. Výskyt fakultativní monogamie a s ní i samčí péče o mláďata je častý, protože samice nejsou dostupné. Se zvýšením populačních hustot se ustanovuje promiskuita (Adler, 2011).

Vhodným zástupcem je *Kannabateomys amblyonyx*, potravní specialista živící se pouze bambusem a žijící arboreálně v bambusových houštinkách. Samci tohoto druhu vykazují podobné rodičovské chování jako samice, zahrnující čištění mláďat, jejich zahřívání a navíc donášení potravy s malou výživností (bambus), což je u savců zcela ojedinělé (Silva et al., 2008). Samci nosí mláďatům potravu do hnízda, aby je ochránili před rizikem predace či pádu ze stromu během volného pohybu po větvích.

3.3. Octodontidae

3.3.1. *Octodon degus*

Octodon degus je drobný sociálně žijící hlodavec vyskytující se v horském systému And v Chile, s denní aktivitou a labilní monogamií. Samci mláďata zahřívají a čistí, jiná péče zaznamenána nebyla. Ebensperger et al. (2010) zkoumali vliv přítomnosti samce během odchovu na počet a stav mláďat i samice. U samic žijících se samcem se počet a hmotnost odchovaných mláďat nelišila od odchovů samic chovaných osaměle nebo se samicí bez mláďat. Zaměřili se také na rozdíly v hmotnosti a v hladinách testosteronu a stresového hormonu kortizolu v plazmě ve vztahu k variabilitě v chování rodičů a překvapivě zjistili, že samice chované se samcem měly podobné hladiny kortizolu v plazmě a ztrátu hmotnosti jako osaměle chované samice. Z toho plyne, že přítomnost samce u *O. degus* nemá žádný vliv na potomstvo a samicím může dokonce škodit.

Seidel et al. (2011) analyzovali vliv otcovské péče na vývoj neuronů v prefrontální limbické oblasti mozku uvolňujících corticotrophin-releasing factor (CRF), což je polypeptidergický hormon nezbytný nejen pro regulaci stresu a emocionality, ale má i podíl na kognitivních funkcích. U odstavených mláďat ve věku 21 dnů měla deprivace způsobená nepřítomností

otce za následek zvýšení hustoty neuronů exprimujících CRF v orbitofrontálním cortexu a basolaterální amygdale. Tyto deprivací vyvolané změny nebyly ve věku 90 dnů již patrné, pravděpodobně byly normalizovány jinými sociálně-emočními zážitky. Tato studie je prvním důkazem toho, že otcovská péče zasahuje do vývojového vzoru CRF uvolňujících neuronů.

3.4. Nesomyidae

3.4.1. *Hypogeomys antimena*

Hypogeomys antimena je sociálně monogamní hlodavec žijící v suchých lesích na západním pobřeží Madagaskaru, s noční aktivitou, ukrývající se přes den v norách před predátory a horkem. Tyto nory jsou také nejdůležitější součástí teritoria páru, protože *H. antimena* jen zřídkakdy hrabou nové a stávající komplexní systémy jsou využívány po generace. Samčí rodičovská péče spočívá v ochraně mláďat a samic před predátory, jak dokazuje větší míra jejich úmrtnosti během sezony, kdy mláďata opouští nory (Sommer, 2003). Samci se snaží kontrolovat teritorium tak, aby věděli, kde jsou predátoři a mohli včas vydat varovné volání.

3.5. Cricetidae

3.5.1. *Lasiopodomys mandarinus*

Lasiopodomys mandarinus je drobný sociálně monogamní hraboš vyskytující se v centrální Číně a na Korejském poloostrově, u kterého můžeme pozorovat zajímavou behaviorální plasticitu. Podle Wu et al. (2011), kteří srovnávali chování jedinců z populací Xinzheng a Chengcun, tak zvířata z Chengcun byla méně agresivní vůči novým jedincům stejného pohlaví a čistili a olizovali mláďata více, než jedinci z lokality Xinzheng. Populace z Chengcun také vykazovala spíše monogamní chování oproti populaci z Xinzheng, chovající se polygamně.

Samci *L. mandarinus* jsou silně odměňováni samotnou přítomností mláďat, jejichž přítomnost jim vyvolává podobnou dopaminovou odezvu jako aplikace kokainu (Wang et al., 2012). Také se zdá, že pro vývin normálního sociálního chování potřebují otcovskou péči. Samice odchované bez přítomnosti otce mají problém s vytvořením páru a samci i samice vyhledávají méně tělesného kontaktu s opačným pohlavím a jsou agresivnější (Yu et al., 2012). Otcovská deprivace snižuje hladiny kortikosteroidů u samic, ale na samce má opačný účinek, což nejspíše způsobuje změnu sociálního chování a tvorby párů v pozdějším životě.

3.7.2. *Microtus ochrogaster*

Jeden ze dvou nejvíce zkoumaných druhů hlodavců v souvislosti s monogamií a samčím rodičovským chováním. *M.ochrogaster* je striktně monogamní malý hraboš vyskytující se v centrální části Severní Ameriky. Obě pohlaví jsou silně vázána na mláďata, po oddělení od mláďat starých 3-4 dny a 10-11 dnů na dobu dvou hodin, reagovali po shledání s nimi silně zvýšenou aktivitou, kontaktem s mláďaty a samci zaujmutím pozice v kyfóze, aniž by bylo přítomno sání mláďat (Lonstein and de Vries, 1999).

Simoncelli et al. (2010) testovali podněty od samic nutné k plnohodnotnému otcovskému chování, kdy stanovili čtyři skupiny: samce, kteří měli fyzický kontakt se samicí, samce, kteří měli jen distální podněty od samice, samce, který neměl žádný kontak a podněty ze strany samice a nespárované samce, kteří dostávali distální podněty od cizí samice. V půlce odchovu byla vyměněna podestýlka a samice odstraněny a nahráváno chování samců. Většina samců poskytla mláďatům rodičovskou péči, ale samci, kteří měli fyzický kontakt se samicí, se o mláďata postarali nejrychleji a nejjistěji, také se jediní nad mláďaty hrbili v kyfóze. Tito samci také vykazovali nejméně antisociálního chování.

Samice si dle Ophir et al. (2008) volí partnera nikoliv podle jejich zkušeností s odchovem, ale podle jejich chování. Čím více je samec kontaktní, tím spíše mu dá samice přednost. Vysoká míra otcovského chování pozitivně korelovala s agresivním chováním k samicí, což je ale také druh kontaktu.

Pokud se jednotlivci v dospívání starali o sourozence, strávili později méně času péčí o vlastní mláďata, ale olizovali a čistili je více a jejich mláďata také rychleji přibírala na váze, oproti potomkům jedinců, kteří se nestarali o žádné sourozence (Stone et al., 2010).

3.7.4. *Peromyscus californicus*

Je jedním z největších druhů v taxonu *Peromyscus* a vyskytuje se na pobřeží jižní Kalifornie od San Francisco Bay až po Baja California a na západním úpatí pohoří Sierra Nevada (Merritt, 1978). Zdá se, že dostupnost vody má na samčí pohlavní aktivitu větší vliv než fotoperioda či zdroje potravy (Nelson et al, 1995), samci mají tendenci mít větší teritoria než samice, narozdíl od většiny členů rodu *Peromyscus* (Wolff, 1989) se ale obvykle minimálně kryjí se samičimi, což nám u zvířat opačného pohlaví, jejichž domovské okrsky se překrývají, poukáže na pár, který je statisticky odlišitelný od okolních párů (Ribble & Salvioni, 1990).

Páry spolu zůstávají tak dlouho, dokud jsou oba partneři naživu, jednotliví členové páru změni partnera, pouze pokud jejich původní partner zemře (Ribble, 1991).

Množství času, jež tráví samec v hnízdě, je srovnatelný s dobou, kterou na hnízdě tráví kojící samice. Otcovská péče byla důkladně zdokumentována v laboratorních podmínkách (Gubernick & Alberts, 1987, 1989) a přetrvala i po zvětšení ubikací, respektive nabídnutí nespárovaných samic (Gubernick and Addington, 1994). V přírodních populacích se zvířata páří pouze se svým protějškem, Ribble (1991) během dvouletého pozorování a sběru vzorků od 28 rodin, zjistil, že všechna mláďata jsou z párových svazků. Podle DNA "otisku prstů" nebylo nalezeno žádné mimopárové oplodnění.

Harris et al. (2011) zjišťovali stresový efekt injekce kortikosteronu na otcovské chování a nezaznamenali žádné změny samčí tělesné hmotnosti nebo teploty, růstu a přežívání mláďat, intervalu mezi porody či počtu a hmotnosti mláďat z druhého vrhu. Glukokortikoidy jsou známy pro svou roli v chronickém stresu, ale nezdá se, že by měli jakýkoli vliv na samčí rodičovskou péči.

Podle Gromova (2012) hmatová stimulace mláďat rodiči, jakož i omezení této stimulace, může vést k podstatným změnám chování, zejména rodičovského. Behaviorální změny způsobené omezením hmatové stimulace se projeví na oslabení párových vazeb a redukci otcovské péče. Velikost vrhu a počet mladých ovlivní intenzitu samičí péče, ale nijak se neprojeví u samců (McGuire and Bemis, 2007). Podle Vieira a Brown (2003) má přítomnost samce v hnízdě větší vliv na kontakty mezi různými členy vrhu, než na jejich růst a vývoj chování. Oproti tomu, pokud je nutné pro získání potravy vynaložit námahu, například běhat v kole (Wright and Brown, 2002), samčí přítomnost snižuje čas, který musí samice strávit sháněním potravy a výrazně zvyšuje přežívání.

3.7.5. *Peromyscus leucopus*

Peromyscus leucopus je drobný severoamerický hlodavec, se sociálním uspořádáním variujícím v závislosti na prostředí a konkrétní populaci od polygynie až k monogamii (Wolff and Cicirello, 1991). Tato variabilita může být způsobena chladnějším podnebím stejně jako distribucí samic. V chovu v zajetí u něj otcovskou péči zaznamenali Hartung and Dewsbury (1979), ale Xia a Millar (1988) ve větších výbězích a v přírodě žádné otcovské chování nepozorovali. V pozdějších výzkumech Wolff and Cicirello (1991) zaznamenali přítomnost samce na hnízdě u 32 % vrhů a také přítomnost samce ve společnosti mláďat po odstavu

(Schug et al., 1992). Schug et al. (1992) v přírodě pozorovali samce s mláďaty pátrající společně po potravě a ve většině případů prokázali otcovství pomocí DNA „otisku prstů“.

3.4.1. *Phodopus campbelli*

Polopouštní křeček žijící v trvalých monogamních párech, vykazující jeden z nejvyšších stupňů samčí rodičovské péče, do čehož spadá i účinná pomoc samici během a po porodu mláďat, olizování plodové vody, zprůchodnění nosních dírek mláďat po porodu pro usnadnění dýchání, jejich olizování, očištění od plodových obalů a dokonce i požívání placenty (Jones and Wynne-Edwards, 2000). Také během odchovu mláďat na hnízdě chrání samici před hyperthermií (Walton and Wynne-Edwards, 1997), protože samice díky přítomnosti druhá nemusí zahřívát mláďata tak intenzivně, jako když je osamocena.

Kastrace samce *P.campbelli* mu sníží hladiny testosteronu, estradiolu a teritoriální agresi, ale neovlivní jeho rodičovské chování (Hume and Wynne-Edwards, 2005), výsledky nepodporují závislost otcovského chování na aktuální hladině estradiolu a testosteronu. Experimentální výzkum Wynne-Edwards et al. (2004) zjistil, že u *P.campbelli* při umělém potlačení prolaktinu nedochází ke změně samčího chování během odchovu mláďat, dokonce ani ke zvýšení mateřské péče ve snaze kompenzovat otcovskou, ani ke změně růstu a přežívání mláďat, z čehož vyplývá, že dopaminem zprostředkované uvolnění prolaktinu v periferní plazmě není pro otcovskou reakci samce *P.campbelli* potřeba.

3.4.2. *Neotomodon alstoni*

Samci *Neotomodon alstoni* v zajetí předvádějí stejnou péči o mláďata jako samice, s výjimkou kojení. Samci tohoto druhu mají rodičovskou péči spojenou s poměrně vysokou hladinou testosteronu, navíc se hladina tohoto hormonu nezměnila v závislosti na přítomnosti nebo věku mláďat (Luis et al., 2008) a samci investující více času do zahřívání a choulení se mláďatům měli vyšší hladiny testosteronu (Luis et al., 2000). Po kastraci samců a následném substitučním podávání testosteronu se většina samců začala chovat k mláďatům otcovsky, navzdory tomu, že zpočátku se většina samců projevovala silně agresivně, když se poprvé setkali s mláďaty. Luis et al. (2012) vyvozují, že spíše než koncentrace testosteronu, je zvýšení jeho úrovně stimulem, který spustí otcovské chování.

3.5. Muridae

3.5.1. *Meriones unguiculatus*

Pískomil mongolský (*Meriones unguiculatus*) je středoasijský polopouštní hlodavec s noční aktivitou, často chovaný jako domácí „pet“. Přítomnost otce v rodině průkazně zvyšuje fyzický kontakt mezi mládřaty a rodiči, navíc mládřata vyrůstající s otcem, otevírají oči dříve ve srovnání s mládřaty ze skupin bez otce. Dále předchozí zkušenosti samce s odchovem měly jednoznačný vliv na chování potomků (pohyb uvnitř i mimo hnízdo a samostatná očista) (Piovanotti and Vieira, 2004).

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

3.5.2. *Rhabdomys pumilio*

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

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

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

3.5.3. *Mus spicilegus*

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

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

3.5.4. *Mus spretus*

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

s terénním pozorováním vztahů samec - mládě ve volném prostoru, můžeme usuzovat na výskyt otcovského chování u tohoto druhu a pravděpodobný výskyt monogamie.

Závěr

Výzkum rodičovského chování savců se primárně soustředí na interakce mezi matkou a mládětem, a jen velmi malá část literatury je zaměřena směrem k hlubšímu pochopení chování otců. Ve studiích na zvířatech výzkumníci srovnávají samčí rodičovské chování s takovými projevy, které se dají pozorovat u matek, často v situacích, které sledují chování jako ochrana hnízda, choulení se k potomkům, čištění mláďat a jejich vyhledávání. Tyto situace jsou navíc často uměle vyvolané. Možnost, že samčí rodičovské chování obsahuje takové prvky, které jsou striktně maskulinní, je obvykle opomíjena (Kentner et al., 2010) a přínosu přítomnosti samce při hrách a socializaci se dotýká jen několik výzkumů (Adrian et al. 2005; Seidel et al., 2011) Naprostá většina literatury, týkající se samčího rodičovského chování u hlodavců, se zabývá srovnáváním samčích projevů na neurologické, hormonální i behaviorální úrovni s projevy samičimi. Když víme, že méně než 10% savců, včetně našeho vlastního druhu, projevuje nějakou formu monogamie spojenou s rodičovským chováním (Kleiman, 1977), je porozumění samčí péči o mláďata, bez ohledu na neustálé pokusy o srovnávání nesrovnatelného, velkou výzvou do budoucna. Dalším, neméně složitým úkolem do budoucna je pozorování hlodavců a jimi projevované rodičovské péče v přirozených podmínkách, což vyžaduje mnohem větší množství terénních studií, v posledních deseti letech spočítatelných na prstech ruky (Cassaing et al., 2010; Mahady and Wolff, 2002; Silva et al., 2008; Sommer, 2003) v poměru k pracím, jejichž výsledky vzešly z pozorování v kontrolovaných podmínkách a za speciálních omezení v laboratoři. Studie v přirozených podmínkách vyžadují také lepší připravenost a delší dobu pozorování i sběru dat, kvalitně provedená terénní studie by však mohla poskytnout mnohem průkaznější výsledky, než jaké máme povětšinou k dispozici v současnosti. Terénní výzkum v sobě samozřejmě nese i nevýhody a omezení, zvláště u hlodavců, kteří jsou obvykle malí, nenápadní a aktivující v noci, ale výhody typu nulových nákladů na krmení a držení experimentálních zvířat by tyto nedostatky jistě částečně vyvážily. Jestliže se jen u 10% savčích druhů vyskytuje otcovské chování (Kleiman and Malcolm, 1981), také méně jak 10 % výzkumů zabývajících se otcovským chováním hlodavců vychází z přirozeného stavu v terénních podmínkách. Zatímco rozšíření samčí rodičovské péče u savců nemůžeme ovlivnit, u studií chování v přírodních podmínkách bychom to snad mohli zvládnout a podpořit výzkum tohoto typu.

Seznam literatury

- Adler, G. H. (2011). Spacing patterns and social mating systems of echimyid rodents. **Journal of Mammalogy** 92 (1): 31-38.
- Adrian, O., Brockmann, I., Hohoff, C. & Sachser, N. (2005). Paternal behaviour in wild guinea pigs: a comparative study in three closely related species with different social and mating systems. **Journal of Zoology** 265: 97-105.
- Altmann, S. A., Wagner, S. S. & Lenington S. (1977). Two models for the evolution of polygyny. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 2 (4): 397-410.
- Becker, E. A., Petruno, S., Marler & C. A. (2012). A comparison of scent marking between a monogamous and promiscuous species of *Peromyscus*: Pair bonded males do not advertise to novel females. **PLoS ONE** 7(2): e32002. doi:10.1371/journal.pone.0032002
- Bridges, R. S. (1990). Endocrine regulation of parental behavior in rodents. **Mammalian Parenting**. Oxford University Press, Oxford: 93–117.
- Brown, R. E. (1993). Hormonal and experiential factors influencing parental behaviour in male rodents: an integrative approach. **Behavioural Processes** 30: 1-28.
- Brown, R. E., Murdoch, T., Murphy, P. R. & Moger, W. H. (1995). Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. **Hormones and Behavior** 29: 474–491.
- Campbell, J. C., Laugero, K. D., Van Westerhuyzen, J. A., Hostetler, C. M., Cohen, J. D., Bales, K. L. (2009). Costs of pair-bonding and paternal care in male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). **Physiology and Behavior**, 98: 367-373.
- Cassaing, J., Cervera, S. & Isaac, F. (2010). Laboratory and field evidence of paternal care in the Algerian mouse (*Mus spretus*). **Journal of Ethology** 28: 7–13.
- Clutton-Brock, T. H. (1989). Mammalian mating systems. **Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences** 236: 339-372.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). *The Evolution of Parental Care. Monographs in behavior and ecology*. Princeton University Press, New Jersey.

Dewsbury D. A. (1981). An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 species of muroid rodents. **The Biologist 63:** 138–162.

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

Ebensperger, L. A., Ramírez-Otarola, N., León, C., Ortiz, M. E. & Croxatto, H. B. (2010). Early fitness consequences and hormonal correlates of parental behaviour in the social rodent, *Octodon degus*. **Physiology & Behavior 101:** 509–517.

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

Elwood, R. W. (1986). What makes male mice paternal? **Behavioral Neural Biology 46:** 54–63.

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

Gavish L., Carter C. S. & Getz L. L. (1981). Further evidence for monogamy in the prairie vole. **Animal Behaviour 29:** 955–957.

Gromov, V. S. (2012). Pair-bonding and parental care in cricetid rodents: a comparative study. **Acta theriologica 56 (1):** 23–33.

Gubernick, D. J. & Addington, R. L. (1994). The stability of female social and mating preferences in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. **Animal behaviour 37:** 559-567.

Gubernick, D. J. & Alberts, J. R. (1987). The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus*. **Journal of comparative psychology 101:** 169-177.

Gubernick, D. J. & Alberts, J. R. (1989). Postpartum maintenance of paternal behaviour in the biparental California Mouse, *Peromyscus californicus*. **Animal behaviour 37:** 656-64.

Gubernick, D. J. & Nelson, R. J. (1989). Prolactin and paternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. **Hormones and Behavior** **23**: 203–210.

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

Gubernick, D. J., Winslow, J. T., Jensen, P., Jeanotte, L. & Bowen, J. (1995). Oxytocin changes in males over the reproductive cycle in the monogamous, biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. **Hormones and Behavior** **29**: 59–73.

Harris, B. N., Perea-Rodriguez, J. B. & Saltzman, W. (2011). Acute effects of corticosterone injection on paternal behavior in California mouse (*Peromyscus californicus*) fathers. **Hormones and Behavior** **60**: 666–675.

Hartung, T. G. & Dewsbury, D. A. (1979). Paternal behavior in six species of murine rodents. **Behavioral and neural Biology** **26**: 466–478.

Hume, J. & Wynne-Edwards, K. E. (2005). Castration reduces male testosterone, estradiol, and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*). **Hormones and Behavior** **48**: 303–310.

Ims, R. A. (1987). Male spacing systems in microtine rodents. **American Naturalist** **130**: 475–484.

Insel, T. R. (1992). Oxytocin and maternal behavior. **Mammalian Parenting**. Oxford University Press, Oxford: 260–280.

Insel, T. R., Gelhard, R. & Shapiro, L. E. (1991). The comparative distribution of forebrain receptors for neurohypophyseal peptides in monogamous and polygamous mice. **Neuroscience** **43**: 623–630.

Jakubowski M. & Terkel F. (1985). Transition from pup killing to parental behavior in male and virgin female albino rats. **Physiology & Behavior** **34**: 683–686.

- Juana, L., Bárbara, V., Martín, M., Agustín, C., Guillermo, R. & Guadalupe, O. (2010).** Neither testosterone levels nor aggression decrease when the male Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) displays paternal behavior. **Hormones and Behavior 57:** 271–275.
- Jones, J. S. & Wynne-Edwards, K. E. (2000).** Paternal Hamsters Mechanically Assist the Delivery, Consume Amniotic Fluid and Placenta, Remove Fetal Membranes, and Provide Parental Care during the Birth Process. **Hormones and Behavior 37:** 116–125.
- Kentner, A. C., Abizaid, A. & Bielajew, C. (2010).** Modeling dad: Animal models of paternal behavior. **Neuroscience and Biobehavioral Reviews 34:** 438-451.
- Ketterson, E. D. & Nolan, V. Jr. (1994).** Hormones and life histories: An integrative approach. In: **Evolutionary Ecology. Behavioral Mechanisms.** University of Chicago Press, Chicago: 327–353.
- Kleiman, D. G. (1977).** Monogamy in mammals. **Quarterly Review of Biology 52:** 39-69.
- Kleiman, D. G. & Malcolm, J. R. (1981).** The Evolution of Male Parental Investment in Mammals. In: **Parental Care in Mammals.** Plenum Press, New York: 347-387.
- Komers, P. E. (1996).** Obligate monogamy without paternal care in Kirk's dikdik. **Animal Behaviour 51:** 131-140.
- Komers, P. E. & Brotherton, N. M. (1997).** Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. **Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences 264:** 1261-1270.
- Lacey, E. A. & Solomon, N. G. (2003).** Social biology of rodents: trends, challenges, and future directions. **Journal of Mammalogy 84 (4):** 1135-1140.
- Lonstein, J. S. & De Vries, G. J. (1999).** Comparison of the Parental Behavior of Pair-Bonded Female and Male Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). **Physiology & Behavior 66:** 33–40.
- Luis, J., Cadena, C., Zedillo, B., Reyes, J., Ramos, G. & Martínez. M. (2012).** Testosterone replacement induced paternal behaviour in the Mexican volcano mouse *Neotomodon alstoni* (Rodentia, Muridae). **Ethology, Ecology & Evolution 24 (3):** 275-283.

- Luis, J., Carmona, A., Delgado, J., Cervantes, F. & Cardenas, R. (2000).** Parental behaviour of the volcano mouse, *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Muridae), in captivity. **Journal of Mammalogy 81:** 600-605.
- Luis, J., Ramírez L., Carmona, A., Ortiz, G., Delgado, J. & Cárdenas, R. (2008).** Paternal behavior and testosterone plasma levels in the Volcano Mouse *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Muridae). **Revista Biología Tropical 57:** 433-439.
- Mahady, S. J. & Wolff, S. J. (2002).** A field test of the Bruce effect in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*). **Behavioral Ecology and Sociobiology 52 (1):** 31-37.
- Maynard Smith, J. (1977).** Parental investment: A prospective analysis. **Animal Behaviour 25:** 1-9.
- Merritt, J. F. (1978).** *Peromyscus californicus*. **Mammalian species 85:** 1-6.
- McGuire, B. & Bemis W. E. (2007).** Litter Size Influences Maternal but not Paternal Care in Three Species of Voles, as Measured by Nest Attendance. **Journal of Mammalogy 88 (6):** 1420-1426.
- McGuire, B. & Novak, M. (1984).** A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. Ochrogaster*) and pine vole (*M. Pinetorum*). **Animal Behaviour 32 (4):** 1132–1141.
- Nelson, R. J., Gubernick, D. J. & Blom, J. M. (1995).** Influence of photoperiod, green food, and water availability on reproduction in male California mice (*Peromyscus californicus*). **Physiology and Behavior 57:** 1175–1180.
- Ophir, A. G., Crino, O. L., Wilkerson, Q. C., Wolff, J. O. & Phelps, S. M. (2008).** Female-Directed Aggression Predicts Paternal Behavior, but Female Prairie Voles Prefer Affiliative Males to Paternal Males. **Brain, Behavior and Evolution 71:** 32-40.
- Ostfeld, R. S. (1985).** Limiting resources and territoriality in microtine rodents. **American Naturalist 126:** 1-15.

Patris, B. & Baudoin, C. (1998). Female sexual preferences differ in *Mus spicilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience. **Animal Behaviour** **56**: 1465–1470.

Piovanotti, M. R. A. & Vieira, M. L. (2004). Presence of the father and parental experience have differentiated effects on pup development in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). **Behavioural Processes** **66**: 107–117.

Redican, W. K. (1976). Adult male-infant interactions in nonhuman primates, in: **The Role of the Father in Child Development**. Wiley, New York: 345-385.

Ribble, D. O. (1991). The monogamous mating system of *Peromyscus californicus* as revealed by DNA fingerprinting. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **29**: 161-166.

Ribble, D.O. (2003). The evolution of social and reproductive monogamy in *Peromyscus*, evidence from *Peromyscus californicus* (the California Mouse). In U. Reichard and C. Boesh (eds), **Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans, and other Mammals**. Cambridge University Press: 81-92.

Ribble, D. O. & Salvioni, M. (1990). Social organization and nest co-occupancy in *Peromyscus californicus*, a monogamous rodent. **Behavioral ecology and sociobiology** **26**: 9-15.

Rosenblatt, F. S., Mayer, A. D. & Giordano, A. L. (1988). Hormonal basis during pregnancy for the onset of maternal behavior in the rat. **Psychoneuroendocrinology** **13**: 29–46.

Rymer, T. L. & Pillay, N. (2011). The influence of the early rearing environment on the development of paternal care in African Striped Mice. **Ethology** **117**: 284–293.

- Schradin, C. (2007).** Comments to K.E. Wynne-Edwards and M.E. Timonin 2007. Paternal care in rodents: Weakening support of hormonal regulation of the transition to behavioral fatherhood in rodent animal models of biparental care. **Hormones and Behavior** **52**: 557–559.
- Schradin, C. & Pillay, N. (2004).** Prolactin levels in paternal striped mouse (*Rhabdomys pumilio*) fathers. **Physiology & Behavior** **81**: 43– 50.
- Schradin, C. & Pillay, N. (2005).** Intraspecific variation in the spatial and social organization of the African striped mouse. **Journal of Mammalogy** **86 (1)**: 99-107.
- Schug, M. D., Vessey, S. H. & Underwood, E. M. (1992).** Paternal behavior in a natural population of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). **American Midland naturalist** **127**: 373-380.
- Seidel, K., Poeggel, G., Holetschka, R., Helmeke, C. & Braun, K. (2011).** Paternal deprivation affects the development of corticotrophin-releasing factor-expressing neurones in prefrontal cortex, amygdala and hippocampus of the biparental *Octodon degus*. **J Neuroendocrinol** **23 (11)**: 1166-76.
- Silva, R. B., Vieira, E. M. & Izar, P. (2008).** Social monogamy and biparental care of the neotropical southern bamboo rat (*Kannabateomys amblyonyx*). **Journal of Mammalogy**, **89 (6)**: 1464–1472.
- Simoncelli, L. A., Delevan, C. J., Al-Naimi, O. A. S., Bamshad, M. (2010).** Female tactile cues maximize paternal behavior in prairie voles. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **64**: 865–873.
- Smorkatcheva, A. V., Bychenkova, T. N. & Zavjalov, E. L. (2010).** Parental responsiveness negatively correlates with fecal testosterone concentration in male mandarin voles (*Microtus mandarinus*). **Journal of Ethology** **28 (1)**: 53-60.
- Sommer, S. (2003).** Social and reproductive monogamy in rodents: the case of the Malagasy giant jumping rat (*Hypogeomys antimena*). In: **Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and other Mammals**: 109-124.

- Sommer, S. (2005).** MHC-dependent mate choice in a monogamous rodent. **Behavioural Ecology and Sociobiology** **58**: 181-189.
- Stern, J. M. (1989).** Maternal behavior: Sensory, hormonal, and neural determinants. **Psychoneuroendocrinology**. Academic Press, New York: 105–226.
- Stone, A. I., Mathieu, D., Griffin, L. & Bales, K. L. (2010).** Alloparenting experience affects future parental behavior and reproductive success in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). **Behavior Processes** **83** (1): 8.
- Tardif, S. D. (1994).** Relative energetic cost of infant care in smallbodied neotropical primates and its relation to infant-care patterns. **American Journal of Primatology** **34**: 133-143.
- Terleph, T. A., Jean-Baptiste, N. & Bamshad, M. (2004).** Mechanisms and time course for induction of paternal behaviour in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). **Journal of Mammalogy** **85**: 1124-1129.
- Trivers, R. L. (1972).** Parental investment and sexual selection. in: **Sexual Selection and the Descent of Man**. Aldine Press, Chicago: 136-179.
- Vieira, M. L. & Brown, R. E. (2003).** Effects of the presence of the father on pup development in California mice (*Peromyscus californicus*). **Developmental psychobiology** **42** (3): 246-251.
- Walton, J. M. & Wynne-Edwards, K. E. (1997).** Paternal Care Reduces Maternal Hyperthermia in Djungarian Hamsters (*Phodopus campbelli*). **Physiology & Behavior**, Vol. **63** (1): 41–47.
- Wang, J., Tai, F., Yu, P. & Wu, R. (2012).** Reinforcing properties of pups versus cocaine for fathers and associated central expression of Fos and tyrosine hydroxylase in mandarin voles (*Microtus mandarinus*). **Behavioural Brain Research** **230** (1): 149-157.
- Wang, Z., Ferris, C. F. & De Vries, G. J. (1994).** Role of septal vasopressin innervation in paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). **Proceedings of the National Academy of Sciences** **91**: 400–424.

- Wang, Z., Young, L. J., Yu, G., Smith, M. T., De Vries, G. J. & Insel, T. R. (1997).** Parental experience altered vasopressin gene expression in the hypothalamus in male prairie voles. In: **Society for Behavioral Neuroendocrinology**, Baltimore: 104.
- Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (2005).** Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Wolff, J. O. (1989).** Social Behavior. In: **Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)**. Texas Tech University Press, Texas: 271-291.
- Wolff, J. O. & Cicirello, D. M. (1991).** Comparative paternal and infanticidal behavior of sympatric white-footed mice (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) and deermice (*P. maniculatus nubiterrae*). **Behavioral ecology 2**: 38-45.
- Woodrofe, R. & Vincent, A. (1994).** Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. **Trends in Ecology & Evolution 9**: 294-297.
- Wright, P. C. (1990).** Patterns of paternal care in primates. **International Journal of Primatology 11**: 89-102.
- Wright, S. L. & Brown, R. E. (2002).** The importance of paternal care on pup survival and pup growth in *Peromyscus californicus* when required to work for food. **Behavioural Processes 60**: 41-52.
- Wu, R., Yuan, A., Yuan, Q., Guo, R., Tai, F., Song, Z. & Yu, C. (2011).** Comparison of sociability, parental care and central estrogen receptor α expression between two populations of mandarin voles (*Microtus mandarinus*). **Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology 197 (3)**: 267-277.
- Wynne-Edwards, K. E. (1987).** Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster, *Phodopus campbelli*: pup survival under different parenting conditions. **Behavioral Ecology and Sociobiology 20**: 427-437.
- Wynne-Edwards, K. E. (1995).** Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*). **Animal Behaviour 70**: 829-837.

Wynne-Edwards, K. E. , Brooks, P. L. & Vella, E. T. (2004). Dopamine agonist treatment before and after the birth reduces prolactin concentration but does not impair paternal responsiveness in Djungarian hamsters, *Phodopus campbelli*. **Hormones and Behavior 47:** 358-366.

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

Young, K. A., Gobrogge, K. L. & Wang, Z. (2011). The neurobiology of pair bonding: insights from a socially monogamous rodent. **Front Neuroendocrinology 32 (1):** 53–59.

Yu, P., An, S., Tai, F., Zhang, X., He, F., Wang, J., An, X. & Wu, R. (2012). The effects of neonatal paternal deprivation on pair bonding, NAcc dopamine receptor mRNA expression and serum corticosterone in mandarin voles. **Hormones and behavior 61:** 669–677.

Xia, X. & Millar, J. S. (1988). Paternal behavior by *Peromyscus leucopus* in enclosures. **Canadian Journal of Zoology 66:** 1184-1187.

Ziegler, T. E. (2000). Hormones associated with non-maternal infant care: A review of mammalian and avian studies. **Folia Primatologica 71(1):** 6-21.