

OBSAH

1	Úvod	2
2	Literárny prehľad	3
2.1	Rozšírenie a fylogenetické vzťahy rodu <i>Acomys</i>	3
2.2	Biológia druhu <i>Acomys cahirinus</i>	5
2.3	Reprodukcia a faktory, ktoré ju ovplyvňujú	8
2.3.1.	Reprodukcia hlodavcov	8
2.3.2.	Faktory ovplyvňujúce reprodukciu	11
2.3.2.1.	<u>Faktory prostredia</u>	11
2.3.2.2.	<u>Fyziologické faktory</u>	17
2.3.2.3.	<u>Sociálne faktory</u>	18
3	Metodika	24
3.1.	Materiál	24
3.2.	Záznam potrebných údajov	24
3.3.	Spracovanie zaznamenaných údajov a štatistické analýzy	26
4	Výsledky	32
4.1.	Analýza produkcie mláďat v skupine	32
4.2.	Analýza pohlavného dospievania samíc	37
4.3.	Analýza intervalov medzi pôrodmi	38
4.4.	Analýza prežívania mláďat	42
4.5.	Analýza mortality	46
5	Diskusia	48
5.1.	Produkcia mláďat v skupine	48
5.2.	Pohlavné dospievanie samíc	50
5.3.	Dĺžka Intervalov medzi pôrodmi	50
5.4.	Prežívanie mláďat	51
5.5.	Mortalita	51
6	Záver	52
7	Literatúra	53
8	Príloha I	66
9	Príloha II (CD)	70

1 Úvod

V predloženej diplomovej práci som sa zamerala na otázku, ako vplýva sociálne prostredie na reprodukciu myši bodlinatej (*Acomys cahirinus*). Ako je známe, sociálne interakcie pôsobia u hlodavčích samíc na ich estrálny cyklus, ovuláciu, implantáciu zárodka, priebeh tehotenstva i rýchlosť sexuálneho dospievania. V zapojení sa jedincov do reprodukcie v rámci sociálnej skupiny, v ktorej žijú, môžeme nájsť medzidruhové odchýlky. U niektorých druhov je príležitosť rozmnožiť sa približne rovnomerne distribuovaná medzi všetkými členmi skupiny, u iných sa podriadené jedince rozmnožujú len zriedkakedy a väčšina mláďat je splodená jedincami dominantnými. V tomto druhom prípade dominantné jedince potláčajú tak ako pohlavné dospievanie, tak i sexuálne správanie a reprodukčnú fyziológiu podriadených členov skupiny a to či už cestou navodenia chronického stresu alebo iným mechanizmom.

Čo sa týka *Acomys cahirinus* nielenže presne nevieme aká je štruktúra, príbuznosť či aké sú vzťahy medzi jedincami v kolóniách, ale taktiež nie je známe ako je šanca na rozmnoženie sa distribuovaná medzi členmi skupiny a aké faktory ovplyvňujú ich reprodukciu. Od doposiaľ skúmaných druhov sa myš bodlinatá vyznačuje nezvyčajnou rozmnožovacou stratégiou – má dlhú dobu gravidity, rodí nízky počet mláďat, ktoré sú prekociálne a prenatalná investícia matky je vysoká – a preto je výskum vplyvu sociálnych interakcií na jej reprodukciu témou nielen neprebádanou, ale z hľadiska prekociálnosti tohto druhu i veľmi zaujímavou.

Cieľom mojej diplomovej práce bolo objasniť trendy v reprodukcii bodlinatiek a vytypovať faktory, ktoré by ju mohli ovplyvňovať. Výsledky z prevedených analýz budú následne doplnené o ciele experimenty. V práci som sa pokúsila zodpovedať pár základných otázok a to:

- Aké faktory vplývajú na celkovú produkciu mláďat v skupine ?
- Dochádza k potlačeniu sexuálneho dospievania u mladých samíc v skupine?
- Ako súvisia intervaly medzi pôrodmi samice so zložením skupiny?
- Ako vplýva sociálne prostredie v skupinách na prežívanie mláďat?

2 Literárny prehľad

2.1. Rozšírenie a fylogenetické vzťahy rodu *Acomys*

Rozšírenie

Rod *Acomys* obýva krovinaté i skalnaté púšte, polopúšte, poprípade savany aridných oblastí Afriky (južná Afrika, západná Afrika, Maghreb, východná Afrika a polostrov Sinai), Blízkeho a Stredného Východu (úsek juhovýchodného pobrežia Turecka, Izrael, Jordánsko, Irán a Pakistan) ako aj ostrovy Stredozemného mora, konkrétne Krétu a Cyprus (Bates 1994).

Fylogenetické vzťahy

Hlodavce rodu *Acomys* radíme podľa tradičnej klasifikácie do podčel'ade pravých myšovitých (Murinae) (Ellerman 1941, 1949 ex Young 1976). S nástupom využívania molekulárnych, biochemických, elektroforetických a imunologických analýz v systematike (Sarich 1985, Denys et al. 1992, Chevret et al. 1993, Chevret a Hänni 1994, Hänni et al. 1995, Michaux et al. 2001, Steppan et al. 2004), tento rod získava svoju pozíciu mimo pravých myšovitých (Murinae) a niektorí bádatelia dokonca navrhujú zriadenie samostatnej podčel'ade Deomyinae, ktorá by okrem rodu *Acomys* zahrňovala i rody *Deomys*, *Uranomys* a *Lophuromys* (Hänni et al. 1995, Dubois et al. 1999), ako sesterskej skupiny k pieskomilom (Gerbillinae) a pravým myšovitým (Murinae).

Okrem tohto neistého postavenia v rámci čel'ade myšovitých (Muridae) je sporná i otázka vývojových vzťahov recentných druhov v samotnom rode *Acomys*. Od čias prvého popisu *Acomys* v roku 1819 (Desmarest 1819* ex Barome et al. 1998) bol systém viackrát upravovaný (Ellerman 1941 ex Barome et al. 1998, Honacki et al. 1982 ex Barome et al. 1998) a do dnešnej doby vznikajú na základe dentálnych, lebkových a karyotypických kritérií nové hypotézy (Denys et al. 1994, Macholán et al. 1995, Barome et al. 1998, Zima et al. 1999, Barome et al. 2000, Barome et al. 2001).

Hypotetický predok *Acomys* nie je známy ani karyotypicky, ani paleontologicky. Molekulárne datá naznačujú, že rod je starý zhruba 14 miliónov rokov, a že z pôvodného muridného kmeňa sa odštiepil veľmi včasne (Catzeflis et al. 1993 ex Denys et al. 1994). Najstarší uvádzaný, ale nie popísaný, zástupca pravdepodobne pochádza z horného miocénu

*, ** neuvedená citácia

z Namíbie (Senut et al. 1992 ex Denys et al. 1994). Viacerí autori predpokladajú, že k rozkvetu rodu došlo v priebehu neogénu. V tejto súvislosti je zaujímavé, že v severnej Afrike nebol nájdený žiaden zástupca z tohto obdobia, čo naznačuje, že *Acomys* bol pôvodne savanový hlodavec tropickej Afriky a pravdepodobne až v priebehu pleistocénu divergoval do foriem východnej a južnej Afriky. Príchod rodu do oblastí severného Egypta by tak mohol byť záležitosťou recentnou (Nevo 1985). Zástupci z lokalít Blízkeho Východu sú podľa doterajších znalostí priveľmi mladou skupinou na to, aby sme medzi nimi hľadali spoločného predka (Tchernov** 1975 ex Denys et al. 1994) a ak k tomu zoberieme do úvahy i geologickú históriu ostrovov Cyprus a Kréta, tak spoločný predok rodu *Acomys* pravdepodobne bude oveľa starší než predok zástupcov z týchto oblastí (tu sa uvažuje aj o možnosti zavlečenia zástupcov na ostrovy spolu s ľudským osídľovaním, no nie sú známe žiadne komenzálne formy na týchto ostrovoch) (Denys et al. 1994, Barome et al. 1998).

Prehľad zástupcov rodu *Acomys* s rokom popisu a autorom prevzatý od Van der Straetena (1994), plus doplnený o *A. cilicicus* a *A. nesiotes* :

<i>Acomys ablutus</i>	Dollman, 1911	<i>Acomys lowei</i>	Setzer, 1956
* <i>Acomys airensis</i>	Thomas & Hinton, 1921	<i>Acomys megalotis</i>	(Lichtenstein, 1829)
<i>Acomys albigena</i>	Heuglin, 1877	* <i>Acomys minous</i>	Bate, 1905
<i>Acomys bovonei</i>	De Beaux, 1934	* <i>Acomys mullah</i>	Thomas, 1904
<i>Acomys brockmani</i>	Dollman, 1911	* <i>Acomys nesiotes</i>	Atallah, 1976
* <i>Acomys cahirinus</i>	(Desmarest, 1819)	<i>Acomys nubicus</i>	Heuglin, 1877
* <i>Acomys chudeaui</i>	Kollman, 1911	<i>Acomys nubilus</i>	Dollman, 1914
* <i>Acomys cilicicus</i>	Spitzenberger, 1978	* <i>Acomys percivali</i>	Dollman, 1911
* <i>A. cineraceus</i>	Fitzinger & Heuglin, 1866	<i>Acomys pulchellus</i>	Dollman, 1911
* <i>Acomys dimidiatus</i>	(Cretzschmar, 1826)	* <i>Acomys russatus</i>	Wagner, 1839
<i>Acomys hawashensis</i>	Frick, 1914	<i>Acomys sabryi</i>	Kershaw, 1922
<i>Acomys hunteri</i>	De Winton, 1900	<i>Acomys selousi</i>	De Winton, 1896
<i>Acomys hystrella</i>	Heller, 1911	* <i>Acomys seurati</i>	Heim de Balsac, 1936
* <i>Acomys ignitus</i>	Dollman, 1910	* <i>Acomys spinosissimus</i>	Peters, 1852
<i>Acomys intermedius</i>	Wettstein, 1916	* <i>Acomys subspinosus</i>	(Waterhouse, 1837)
* <i>Acomys johannis</i>	Thomas, 1912	<i>Acomys transvaalensis</i>	Roberts, 1926
* <i>Acomys kempii</i>	Dollman, 1911	<i>Acomys viator</i>	Thomas, 1902
<i>Acomys lewisi</i>	Atallah, 1976	* <i>Acomys wilsoni</i>	Thomas, 1892
* <i>Acomys louisae</i>	Thomas, 1896	<i>Acomys witherbyi</i>	De Winton, 1901

V súčasnosti je uznaných 19 recentných druhov (Wilson a Reeder 2005) z týchto vymenovaných zástupcov, ktoré sú označené hviezdíčkou.

2.2 Biológia druhu *Acomys cahirinus*

Charakteristika

Samotné druhové pomenovanie – myš bodlinatá (poprípade anglický výraz „spiny mouse“) – odráža najvýraznejšiu morfológickú štruktúru a to bodliny, ktoré sú ploché, tuhé, vyrastajúce na chrbte namiesto pesíkov (Martin-Dennis a Peitz, 1981). Srsť na dorzálnej strane má nažltlé až hrdzavo-hnedé sfarbenie, ventrálna strana je biela. Ich šupinatý chvost je pomerne dlhý (8,5-13,5 cm) a lámavý, čím sa stáva dôležitým antipredačným, obranným mechanizmom (Shargal et al. 2000). Dospelí jedinci v našom chove (zmeraných 82 adultov) majú dĺžku tela v rozmedzí 79,4mm – 128,2mm s priemerom a mediánom 109mm (Benkovičová in verb.).

Ekológia

Myš bodlinatá je sociálnym druhom, ktorý v početných kolóniách obýva skalnaté a krovinaté biotopy stepí a polopúští Egypta a Stredného Východu (Bates 1994). Úspešnosť ich prežívania v týchto aridných oblastiach je umožnená etologickými a fyziologickými adaptáciami na vysoké teploty a nedostatok vody. K etologickým adaptáciám patrí posun povrchovej aktivity do súmráčnych a nočných hodín, teda do období s najnižšou teplotou a najvyššou relatívnou vlhkosťou vzduchu. Letálnym teplotám sa jedince počas dňa vyhýbajú pobytom v podpovrchových refúgiách, ktoré sa vyznačujú relatívne nízkou, stálou teplotou a vyššou vlhkosťou (Weissenberg a Shkolnik 1994). Významnými fyziologickými adaptáciami je úprava obličiek, ktorá umožňuje vylučovať moč s vyššou koncentráciou odpadných látok a tak obmedziť straty vody, a nižšia rýchlosť kľudového metabolizmu (Degen et al. 2004).

Voda má kľúčové postavenie i v potravnom spektre tohto druhu. Keďže je jej v prírodnom prostredí značne málo, sú závislí na živočíšnej potrave (hmyz, slimáky- v Izraeli bolo zistené selektívne vyhľadávanie rodu *Pomatias* (Broza a Nevo 1994)) a na častiach rastlín s vysokým obsahom vody (plody, zásobné orgány rastlín) (Broza a Nevo 1994, Kronfeld-Schor a Dayan 1999). Podstatnou zložkou potravy sú i rôzne semená, kde naklíčenosť semien (tj. dostatok vody v pôde) môže byť dôležitým signálom vhodného obdobia na reprodukciu.

Sociálne vzťahy v skupinách

Skupiny tohto sociálneho druhu tvorí niekoľko samcov a samíc s mláďatami. Podrobnejšie zloženie skupín a príbuzenské vzťahy v nich nie sú z prírodného prostredia známe. Predpokladáme, že *Acomys cahirinus* je matrilokálnym druhom a teda, že skupiny tvoria prevažne príbuzné samice a samce sú pohlavím migrujúcim. Porter uvádza, že samice sú v skupinách dominantné a že sa aspoň v laboratórnych podmienkach správajú agresívnejšie než samce (Porter 1976). Z našich skúseností ale vieme, že k agresívnym stretom dochádza i medzi samcami a počet prípadov, kedy sú samce zranené, je zreteľne vyšší než u samíc. Celkovo sú ale obe pohlavia voči členom skupiny tolerantné. K dobrým vzťahom bezpochybné prispieva znalosť členov skupiny, ktorá je dosiahnutá dvojitým spôsobom. Jednak samice koja nielen svoje, ale i cudzie mláďatá (Porter a Doane 1978), jednak sa starostlivo o potomstvo účastnia aj samce. Bolo pozorované, že dokonca asistujú i pri pôrode, čiastočne vypudený plod údajne olizujú, pridržiavajú ho a tak uľahčujú jeho príchod na svet (Dieterlen 1962). Vďaka tomuto rannému kontaktu s mláďatami sú schopné neomylné rozlíšiť svoje potomstvo od cudzích mláďat. Dôležitú úlohu v rozvoji rodičovského správania má predchádzajúca skúsenosť. S mláďatami trávia čas najmä v dobe neprítomnosti matky a zaujímavé je, že táto doba zotrvávania s mláďatami sa predlžuje s vekom mláďat zatiaľ čo u samíc je konštantná (Porter et al. 1980, Makin a Porter 1984). Svojím správaním napomáhajú ochrane, termoregulácii a redukcii lokomócie mláďat z hniezda počas neprítomnosti samice za účelom hľadania potravy.

Reprodukcia a pohlavná dospelosť

Tak ako presne nevieme, aké je v prírodnom prostredí zloženie a príbuznosť jedincov v skupinách myši bodlinatej, tak ani presne nevieme, aké sú vzťahy medzi jedincami a ako veľká je miera incestnej zábrany v týchto skupinách. Na základe analýzy kopulačného správania a miery sexuálneho dimorfizmu sa odhaduje, že by tento druh mohol byť polygynný (Dewsbury and Hodges 1987).

Z odchytovej jedincov z voľnej prírody v Egypte vyplýva, že najviac mláďat sa objavuje v rozmedzí mesiacov február až september (Walker 1964 ex Young 1976), na rozdiel napr. od oblasti Izraela, v ktorom je rozmnožovacia sezóna limitovaná na jarné mesiace (Bedrak et al. 1971 ex Young 1976). Novšie práce uvádzajú, že za priaznivých podmienok sa samice rozmnožujú takmer po celý rok i keď v zimných mesiacoch dochádza k zníženiu plodnosti (Sicard and Fuminier 1996, Shargal et al. 2000). Estrálny cyklus (11 dní) i doba gravidity (36-39 dní) sú pomerne dlhé (Peitz 1981), čo je spôsobené tým, že veľká časť vývoja mláďat

prebieha v prenatalnom štádiu (Brunjes 1990). Mláďatá sú teda prekociálne (čo je v rámci hlodavčích druhov ojedinelý jav), rodia sa v počte 1-5 (najčastejšie 2), sú osrstené, deň po pôrode otvárajú oči a sú schopné pohybu na krátke vzdialenosti (Young 1976).

Pohlavnej dospelosti samce dosahujú vo veku 55-65 dní (prvé spermie v testes vznikajú už medzi 35-45 dňom, vesiculae seminales sú plne vyvinuté až 55-65 dní po pôrode), samice pohlavne dospievajú vo veku 45 dní a prvé mláďatá rodia približne 100 dní po pôrode (Peitz 1981, Martin-Dennis a Peitz, 1981). Juvenilné resp. subadultné jedince rozpoznáme na prvý pohľad podľa kvality a sfarbenia srsti. Po pôrode majú mláďatá na povrchu tela jemný, hustý porast, ktorý sa v priebehu pár dní začína meniť na juvenilnú srst' (chlpy u tohto druhu rastú mozaikovo, tj. aktivita susediacich chlповých folikulov nie je synchronizovaná ako napr. je u myši domácej či potkana) (Martin-Dennis a Peitz, 1981). Táto juvenilná srst' sa vyznačuje tenkými, krátkymi bodlinami a výraznými pásmi sivej srsti po laterálnych stranách. Doba výmeny juvenilného pokryvu za srst' kvality a farby dospelých jedincov je sexuálne dimorfná. Samice ukončujú svoje presrstenie skôr než samce, u ktorých postupná výmena začína v 27-28 dni života. Zaujímavé je, že samce odstavené od matky po 21.dni od narodenia predlžujú čas výmeny srsti až do 66 dní, teda do plnej pohlavnej vyspelosti, čo sa odôvodňuje absenciou hormónov z materského mlieka (u samíc k podobnému fenoménu nedochádza) (Martin-Dennis a Peitz, 1981).

***Acomys cahirinus* ako modelový organizmus**

Od roku 1819, kedy bola myš bodlinatá prvýkrát popísaná, si tento druh musel počkať viac ako 100 rokov, kým sa na neho uprela pozornosť výskumníkov. Prvé výskumy, týkajúce sa behaviorálnych, fyziologických, genetických a postupne i parazitických štúdií, odštartovali približne v polovici 18. storočia prvého milénia (Young 1976). V súčasnosti je hlavný záujem o *Acomys cahirinus* spojovaný s výskumom obezity, cukrovky a hyperplázie Langerhansových ostrovčekov.

2.3 Reprodukcia a faktory, ktoré ju ovplyvňujú

2.3.1. Reprodukcia hlodavcov

K hlodavcom (Rodentia) patrí bezmála polovica žijúcich cicavcov (Mammalia). Prispôbili sa životu v rozmanitých podmienkach a len ťažko nájdeme oblasti nimi neosídlené (myš *Mus musculus* sa človekom dostala dokonca i do Antarktídy (Le Roux et al. 2002)). Značné rozšírenie druhov tohto radu podporuje ich vysoký reprodukčný potenciál, ktorý je daný krátkou dobou gravidity, väčším počtom mláďat a krátkou dobou dospievania. Hlodavce patria k polyestrickým cicavcom tj. obdobie, kedy je samica fyziologicky a psychicky schopná prijať samca – estrus (ruja), nastáva viackrát v priebehu ročného cyklu..

Estrálny cyklus (tj. obdobie medzi dvoma začiatkami po sebe nastávajúcich rujách, ktoré doprevádzajú cyklické zmeny ovárií, uterusu a vagíny) môžeme rozdeliť do troch charakteristík: estrus, ovulácia a aktivita žltého telieska (corpus luteum). U väčšiny hlodavcov estrus nastáva spontánne, v periodických cykloch (Conaway 1971), no u niektorých je estrus indukovaný samcom (Taylor et al. 1992). U hlodavcov s pohlavnou fotoperiodicitou tj. u ktorých je produkcia gonadotropných hormónov ovplyvňovaná množstvom svetla, ktorému sú v určitom ročnom období vystavení, hypotalamus (nadradený orgán hypofýzy, ktorá produkuje gonadotropné hormóny) prostredníctvom suprachiasmatického jadra sprostredkuje nervové impulzy zo zrakových orgánov. Počas estru môže dôjsť k ovulácii, ktorá opäť môže byť spontánna či indukovaná. Pri indukovanej ovulácii dochádza k zmenám hladín reprodukčných hormónov a následnej ovulácii len v prítomnosti samca (hmatovými, čuchovými, vizuálnymi alebo vaginálnymi stimulmi). V prípade pravej indukovanej ovulácie je stimulom vlastný akt párenia (coitus) a prostredníctvom sexuálnych nervových podráždení, ktoré opäť cez hypotalamus vyvolávajú produkciu gonadotropných hormónov v hypofýze, dochádza k ovulácii (Sundquist et al. 1989). Vývoj folikulu je v tomto prípade zastavený tesne pred ovuláciou (ale napr. u zajacovitých (Lagomorpha) aj skôr). Vďaka tejto modifikácii môže byť estrus značne predĺžený. Zdá sa, že provokovaná ovulácia je všeobecným pravidlom u solitérne žijúcich cicavcov. Táto črta je pravdepodobne adaptáciou na nepredvídateľné príležitosti k otehotneniu, čím samice zbytočne neplytvajú energiou na ovuláciu a ich ovária zostávajú pripravené na správny okamžik (Faulkes a Bennet 2001). Po ovulácii obyčajne dochádza k vývoji žltého telieska spontánne, avšak ani to nie je pravidlom. U niektorých druhov (*Mus*, *Rattus*, *Cavia*) vývoj funkčného žltého telieska nenastane bez kopulačných stimulov, v tomto prípade sa estrus navráti v priebehu niekoľkých

dní (Conaway 1971). Všetky tri charakteristiky estrálneho cyklu teda môžu nastať spontánne, alebo po vyvolaní extérmymi stimulmi. Na reprodukčné cykly ale majú vplyv rôznorodé faktory a nemožno ich rozdeliť do diskretných kategórií: indukovaný a spontánny reprodukčný cyklus sú extrémami na škále kontinua (Touma et al. 2001). Existujú druhy, kde časť samíc je v trvalom vaginálnom estre (napr. *Apodemus sylvaticus* (Jonsson a Silverin 1997)), ako i druhy, kde sa vaginálny estrus a behaviorálna receptivita úplne neprekrývajú (*Microtus* (Sawrey a Dewsbury 1985)).

Vývoj oplodneného vajíčka je u väčšiny cicavcov kontinuálny, behom krátkej doby (približne 5-14 dní) sa vajíčko uhniesdi v maternici a jeho vývoj pokračuje bez prerušenia až do pôrodu. U hlodavcov sa ale bežne stretávame i s fakultatívnou oneskorenou implantáciou vajíčka a to v prípadoch, keď je samica oplodnená skoro po pôrode (estrus post-partum). Oplodnené vajíčko sa v tomto prípade vyvíja až po štádium blastocysty, no jej implantácia je oneskorená o niekoľko dní. Napríklad u normíka *Clethrionomys glareolus* je implantácia oneskorená o necelý 1 deň v prípade, že samica z akéhokoľvek dôvodu nekojí narodené mláďatá, zatiaľ čo kojenie vrhu o veľkosti štyroch mláďat a viac oneskoruje implantáciu vajíčka už takmer o 4 dni. U mnohých hlodavcov (*Mus*, *Rattus*, *Cricetus* aj.) bolo zistené, že k oneskorenej implantácii dochádza len ak samica kojí väčší vrh mláďat (Gustafsson et al. 1980).

Nidikolia versus nidifugia

Väčšina hlodavcov rodí altriciálne (nidikolné) mláďatá, ktoré sa rodia málo vyvinuté, bez srsti, s uzatvorenými očami a zvukovodmi. U niektorých rodov (*Acomys*, *Gerbillus*) ako i v celej skupine Caviomorpha sa v rôznom stupni stretávame s prekociálnosťou (nidifugiou). Investícia samíc do prenatalného vývoja mláďat je u prekociálnych mláďat oveľa väčšia. Mláďatá sa na rozdiel od altriciálnych rodia v menšom počte, dobre osrstené, majú otvorené oči i zvukovody, sú schopné samostatného pohybu a prijímať pevnú potravu už pár dní po narodení (Künkele a Trillmich 1997). Hľadať pôvod nidikolie či nidifugie v diametrálne odlišnom vnútromaternicovom vývine zárodka by bolo scestné. Prevažná časť vnútromaternicového vývoja mláďat môže byť u oboch týchto foriem rovnaká. Rýchlosť rastu a vývoja mláďat je determinovaná geneticky a je obrazom pôsobnosti všetkých činiteľov prostredia, ktoré jednotlivé druhy v súčasnosti, ale i minulosti obývali. Napriek zvýšeným energetickým nákladom počas gravidity a nižším reprodukčným potenciálom prekociálnych druhov dosahujú populácie týchto druhov vysokých početností. Ako napríklad možno uviesť: samica morčat'a divokého (*Cavia aperea*) môže v dobrých podmienkach vyprodukovať 10

prekociálnych mláďat za rok, zatiaľ čo rovnako veľká samica potkana (*Rattus norvegicus*), altriciálny druh, môže mať ročne viac ako 100 priamych potomkov (Bilenca et al. 1995). Otázkou je, ako sú prekociálne druhy schopné obstáť v konkurencii s druhmi altriciálnymi a aké faktory by mohli vyselektovať túto nezvyčajnú stratégiu rozmnožovania?

Künkele a Trillmich (1997) ukázali na príklade domestikovaného morčáťa *Cavia porcellus*, že energetické náklady spojené s laktáciou nedosahujú tak veľké hodnoty nad úroveň bazálneho metabolizmu (BMR) ako tomu je u hlodavcov s altriciálnymi mláďatami. Zobecnením tohto poznatku môžeme nastoliť hypotézu, že prekociálne druhy môžu, a je to pre ne i výhodné, zvýšiť svoj reprodukčný potenciál asezónnym rozmnožovaním keďže ich energetické nároky behom kojenia mláďat (teda nároky na sezónny výskyt vhodnej, na energiu bohatej potravy v prostredí) nie sú tak extrémne ako u hlodavcov s mláďatami altriciálnymi (Künkele a Trillmich 1997).

Ďalšou vlastnosťou napomáhajúcou kompenzovať nízky reprodukčný potenciál prekociálnych druhov môže byť ich extrémne skoré zapojenie do reprodukcie. Trillmich (2000) popisuje, že v laboratórnych podmienkach je samica morčáťa divokého (*Cavia aperea*) chovaná v prítomnosti dospelého samca schopná otehotnieť už vo veku 1 mesiaca po pôrode, kedy je jej telesná hmotnosť nižšia ako polovičná hmotnosť dospeljej samice. Či je tento potenciál včasného zapojenia do reprodukcie realizovaný i v prírodných podmienkach zatiaľ nevieme.

Prekociálne druhy teda môžu aspoň čiastočne kompenzovať svoj nízky reprodukčný potenciál oportunistickým rozmnožovaním kedykoľvek sú podmienky prostredia priaznivé a skorým zapojením do reprodukcie. Oveľa ťažšie je uspokojivo vysvetliť, ktoré faktory by mohli vyselektovať túto rozmnožovaciu stratégiu. Case v roku 1978 navrhol hypotézu vzniku nidifugie ako reakcie na vysoký predačný tlak (Case 1978 ex Kraus et al. 2005). Napríklad, mnoho druhov z rodu *Cavia* odchováva svoje mláďatá (u nich sa stretávame s extrémnou prekociálnosťou) na otvorenom priestranstve, čím sa stávajú ľahko dostupnou a populárnou korisťou (Kraus a Rödel 2004). Zaujímavé je, že u iných druhov zo skupiny Caviomorpha, ktoré odchovávajú svoje potomstvo v norách (napr. rod *Galea*, *Microcavia*), sa vyskytuje prekociálnosť v nižšom stupni t.j. vrhy sú početnejšie a mláďatá sa rodia menšie v porovnaní s rodom *Cavia* (Rood 1972 ex Kraus et al. 2005). Neal neskôr (1986) vysvetľoval vznik nidifugie ako adaptácie na konštantné a predvídateľné potravné zdroje o nízkej kvalite (Neal 1986 ex Trillmich 2000). V súčasnosti sa ale uvažuje o prekociálnosti ako o adaptácii na nekonštantnú a nepredikovateľnú dostupnosť potravy (Kraus et al. 2005). Ku príkladu, množstvo prací popisuje rozsiahle migrácie morčáťa divokého (*Cavia aperea*) po exploatacii

poľnohospodárskych plôch (Galante a Cassini 1994, Bilenca et al. 1995). Takáto vysoká schopnosť mobility by bola nemožná s mláďatami altriciálnymi. Inými slovami, trávnatý porast sa stáva konštantným, predvídateľným zdrojom potravy ako výsledok vysokej mobility dospelcov a mláďat rodu *Cavia* (Kraus et al. 2005). Ďalším príkladom, ktorý podporuje súčasnú hypotézu neprediktabilného prostredia môže byť semiakvatilný druh *Cavia magna*, ktorého prírodný habitat je často vystavený nepredvídateľným, náhlym záplavám. Šanca altriciálnych mláďat na prežitie by za takýchto okolností, kedy im hrozí utopenie, hypotermia či stratenie sa z dohľadu matky, bola minimálna. To by mohlo vysvetliť prečo sú mláďatá *Cavia magna* ešte viac prekociálne, než mláďatá *Cavia aperea* (Kraus et al. 2005). Predpokladá sa, že asezónne, oportunistické rozmnožovanie a lepšie prežívanie mláďat takto poskytuje prekociálnym druhom priaznivejšiu východziu pozíciu v konkurenčnom boji s druhmi altriciálnymi.

2.3.2. Faktory ovplyvňujúce reprodukciu

Reprodukcia hlodavcov je kompromisom medzi evolučným tlakom na kontinuálne rozmnožovanie v priebehu ich krátkeho života a senzitivitou k nepriaznivým podmienkam prostredia (vyplývajúca z ich malej veľkosti a s ňou spojenými termoregulačnými problémami) (Bronson 1989 ex Jackson a Bernard 2001). Načasovanie reprodukcie u hlodavcov je tak ovplyvnené spleťtými interakciami medzi faktormi prostredia (ako napríklad klimatickou variabilitou a dostupnosťou potravy, ktoré sa menia v závislosti na zemepisnej šírke, nadmorskej výške a vzdialenosti od morského pobrežia), faktormi fyziologickými (vek, kondícia, veľkosť tela, diéta,..) a faktormi sociálnymi (Partridge a Harvey 1985, Read a Harvey 1989, Promislow a Harvey 1990).

2.3.2.1. Faktory prostredia

Medzi významné adaptácie reprodukčných cyklov patrí ich sezónna synchronizácia, ktorá zaisťuje rodenie mláďat v takom období roku, ktoré im poskytuje maximálne výhodné podmienky (potrava, teplota ai.) v období osamostatňovania sa. V trópoch a subtrópoch býva rozmnožovanie často synchronizované s obdobím dažďov, v miernom a arktickom pásme sa väčšina mláďat rodí na jar a v lete (Nelson et al. 1989, Fitzgerald a McManus 2000).

I keď sa budem snažiť pojednávať o každom faktore prostredia (fotoperioda, teplota, voda a potrava) zvlášť, je potrebné mať na pamäti, že žiaden z nich nespôsobí na organizmy sám osve.

Fotoperiódá

Fotoperiódá je u mnohých hlodavcov hlavným faktorom ovplyvňujúcim načasovanie reprodukcie a pohlavného dospievania. Keďže k najväčším zmenám osvetlenia zemského povrchu (fotoperiódá, intenzita a kvalita svetla) v priebehu ročného cyklu dochádza v polárnych oblastiach a k najmenším v rovníkových oblastiach, je fenomén fotoperiodicity častejší u hlodavcov vyskytujúcich sa vo vyšších než v nižších zemepisných šírkach (Lofts 1970 ex Muteka et al. 2005, Reiter a Follett 1980 ex Muteka et al. 2006).

Hlodavce temperátnej oblasti

Rozmnožovanie hlodavcov temperátnej zóny je vo väčšine prípadov vyvolané predĺžovaním fotoperiódy v jarých mesiacoch tj. dlhým dňom. Vzácnjšie sa môžeme stretnúť i s opačným trendom, kedy jedince pohlavne dospievajú s nástupom krátkeho dňa v jesenných a zimných mesiacoch (napr. laboratórne bol zistený stimulujúci efekt krátkej fotoperiódy na rozmnožovanie u hraboša *Microtus pinetorum* (Derting a Cranford 1988) a u lumíka *Dicrostonyx groenlandicus* (Mallory et al. 1981)). Definícia dlhého či krátkeho dňa sa rôzni od druhu k druhu a i medzi jedincami jedného druhu sa môžu vyskytnúť odchýlky (Muteka et al. 2006). Jedinci jedného druhu obývajúce rozdielne zemepisné šírky či dĺžky môžu vykazovať rôzne hodnoty kritickej fotoperiódy potrebnej k vývoji reprodukčných funkcií. Napríklad, juvenilné jedince škrečka (*Peromyscus maniculatus*, *Peromyscus leucopus*) žijúce vo vyšších zemepisných šírkach majú dlhšiu hodnotu kritickej fotoperiódy pre rozvoj reprodukčného systému než jedince obývajúce nižšie zemepisné šírky temporálnej zóny (Millar a Innes 1985, Carlson et al. 1989).

Hlodavce subtropickej a tropickej oblasti

Čo sa týka hlodavcov subtropickej a tropickej zóny, existujú dva hlavné dôvody využívania fotoperiódy (ako signál pre načasovanie reprodukcie) v menšej miere. Za prvé, s klesajúcou nadmorskou šírkou je zmena sezóny menej zreteľná, klíma je menej predvídateľná a zimné mesiace nie sú nevyhnutne nevhodné pre rozmnožovanie hlodavcov. Za druhé, poniže 10° zemepisnej šírky nemusia byť zmeny v dĺžke dňa dostatočné aby sa stali podnetom pre zahájenie rozmnožovacej sezóny (Heideman a Bronson 1993), čo potvrdzujú i dostupné dáta z ktorých vyplýva, že pod 10° zemepisnej šírky sa ani asezónne ani sezónne rozmnožujúce druhy hlodavcov neriadia zmenou dĺžky dňa (Heideman a Bronson 1990, Bernard a Hall 1995). Nad 10° zemepisnej šírky nájdeme populácie niektorých druhov

vykazujúce fotosenzitivitu i druhy necitlivé k zmenám fotoperiódou (Sicard et al. 1992), čo závisí na konkrétnom výskyte daného druhu v súčasnosti i minulosti.

Teplota

Teplotné zmeny súvisia so zmenami osvetlenia zemského povrchu v priebehu ročného cyklu. Opäť, v rovníkových oblastiach dochádza k najmenším teplotným zmenám v priebehu roka, zatiaľ čo v temporálnych oblastiach dochádza k sezónnym zmenám teplôt, ktoré sú do istej miery predvídateľné. Len u malého počtu druhov je geografické rozšírenie ovplyvnené teplotou priamo, vo väčšine prípadov teplota pôsobí nepriamo a to najčastejšie cez vodnú rovnováhu rastlín, ktorou je určený kryt a potravná ponuka. Teplotná tolerancia hlodavcov je zvyčajne nízka. Ich prežitie je závislé najmä na existencii vhodných mikrobiotopov a mnohých fyziologických (hibernácia, estivácia ai.) a etologických adaptáciách (zásoby potravy, forma aktivity, tvorba vhodného mikroprostredia – kolektívne obývanie zimných hniezd (*Cricetidae*, *Arvicolidae*, *Ondatra*, *Castor*, ai.).

Hlodavce temperátnej oblasti

Extrémne teploty zvyšujú termoregulačné požiadavky organizmu, ktoré následne môžu znížiť dostupnosť energie potrebnej k reprodukcii (Sicard et al. 1993). Zaujímavý pokus uskutočnili Tast a Kaikusalo (1981), v ktorom preverili vplyv teploty na päť temporálnych druhoch hlodavcov (*Microtus oeconomus*, *M. agrestis*, *Clethrionomys rufocanus*, *C. rutilus*, *Lemmus lemmus*). Zvieratá boli umiestnené pod 50 až 320cm vrstvou snehu v klietkach s prebytkom potravy a u všetkých došlo k rozmnožovaniu. Z jedincov umiestnených v rovnakých klietkach na povrchu snehu sa rozmnožoval len hraboš severný (*Microtus oeconomus*) (Tast a Kaikusalo 1981 ex Vlasák 1986). Z uvedeného príkladu jednak vyplýva, že niektoré druhy hlodavcov s vyššou chladovou toleranciou sú schopné rozmnožovania i v extrémne nízkych teplotných podmienkach na povrchu pôdy v zimnom období ak majú dostatok potravy, no podstatnejšie je, že v subniválnom či subterránom prostredí (teda prostredie nôr a úkrytov, kde je teplota relatívne stálejšia než na povrchu a často zmierená kolektívnou termoreguláciou) za dostatku potravy k rozmnožovaniu dochádza a teplota prostredia sama o sebe nemá výrazne inhibujúci vplyv na reprodukciu. U mnohých hlodavcov temperátnej zóny bolo laboratórne preukázané, že pokles teplôt v kombinácii s krátkou fotoperiódou alebo s nedostatkom potravy podporuje inhibíciu reprodukcie, zatiaľ čo priaznivejšie teploty v kombinácii s dlhou fotoperiódou majú na rozmnožovanie stimulujúci vplyv (*Microtus ochrogaster*: Nelson et al. 1989, *Rhabdomys pumili*: Jackson a Bernard 2001).

Hlodavce subtropickej a tropickej oblasti

Výskum vplyvu teploty na rozmnožovanie hlodavcov zo subtropických a tropických oblastí nie je tak rozsiahly ako u hlodavcov z temporálnej zóny. Napríklad u myši *Arvicanthis niloticus* bolo laboratórne zistené (Sicard et al. 1993), že vysoké teploty (30-35°C) v kombinácii so suchými podmienkami (zvieratá boli umiestnené do špeciálnych klietok s dvojitémi stenami, ktoré umožnili udržiavať konštantne vysokú relatívnu vlhkosť vzduchu (70-90%) alebo v klietkach s otvorenými stenami, čím relatívna vlhkosť vzduchu bola maximálne 20% a predstavovala suché podmienky) inhibujú rozmnožovanie tohto druhu, zatiaľ čo nižšie teploty (20-25°C) v kombinácii s vlhkými podmienkami podporujú indukciu rozmnožovania. Snáď dôležitejšie než absolútna teplota sú u subtropických a tropických hlodavcov vlhkosť pomery prostredia, ktoré súvisia nielen s teplotou, ale i s množstvom zrážok a ako je známe, rozmnožovanie hlodavcov týchto oblastí je často synchronizované s obdobím dažďov, ktoré predzvestuje podmienky pre rast zelených rastlín a je teda signálom dostatku vhodnej potravy. White et al. (1997) zistili, že u pieskomila *Gerbillurus paeba* reprodukčná aktivita vykazuje pozitívnu závislosť na priemernom, mesačnom úhrne zrážok a negatívnu závislosť na aktuálnych zrážkach v spojení s nízkymi teplotami (White et al. 1997).

Voda

Positívna korelácia medzi sezónnymi zrážkami a rozmnožovaním bola zaznamenaná u mnohých afrických (napr. *Gerbillurus paeba*: White et al. 1997), austrálskych (Hydromyinae: Breed 1990), ázijských (Dipodidae: Rogovin 1985 ex Degen et al. 2004) a severoamerických (Heteromyidae: Randall 1993) púštnych hlodavcov.

Dôležitosť dostupnosti samotnej vody na reprodukciu skúmal Christian (1979) u hlodavcov Namíbskej púšte. Zistil, že samice pieskomila *Gerbillurus paeba* a *Rhabdomys pumilio* majú za podmienok zvýšenej dostupnosti k vodným zdrojom viac vrhov, vyššiu produkciu mlieka a ich rozmnožovacia sezóna zasahuje i do horúcich, suchých období roka, kedy sa kontroly s prirodzenou, neobohatenou ponukou vody už nerozmnožujú (Christian 1979). Obdobne, i u škrečka (*Peromyscus truei*) bol zistený pozitívny vplyv prídavku zásob vody na reprodukciu (Bradford 1975).

Potrava

Od roku 1954, kedy Lack prvýkrát navrhol hypotézu, že veľkosť populácie je limitovaná predovšetkým potravnými zdrojmi (Lack 1954 ex McAdam a Millar 1999), bolo mnoho výskumov zameraných na zodpovedanie otázky vplyvu kvality či kvantity potravy na reprodukciu a iné aspekty života cicavcov (Boutin 1990). Tieto výskumy odhalili, že dostupnosť vhodnej potravy ovplyvňuje a pozitívne podporuje rozmnožovanie v mnohých jeho charakteristikách, ako napríklad pohlavné dospievanie, vek prvého zapojenia do reprodukcie, dĺžku rozmnožovacej sezóny, intenzitu množenia sa či veľkosť vrhu (Boutin 1990, Sullivan 1991, Dobson 1995, Duquette a Millar 1995, Hubbs a Boonstra 1997, McAdam a Millar 1999).

Vplyv kvality potravy na reprodukciu hlodavcov

Z nazhromaždených výsledkov vyplýva, že potrava pozitívne vplyva na reprodukciu hlodavcov svojím nutričným zastúpením (najmä obsahom proteínov) a zložkami obsiahnutými v zelených rastlinách.

- **Proteíny**

Laboratórne pokusy manipulujúce s obsahom proteínov v podávanej potrave dokázali, že vysokoproteínová diéta u skúmaných druhov hlodavcov urýchľuje rast a sexuálne dospievanie jedincov (*Spermophilus columbianus*: Dobson a Kjelgaard 1985, *Microtus agrestis*: Spears a Clarke 1987, *Sigmodon hispidus*: Cameron a Eshelman 1996, *Peromyscus maniculatus*: McAdam a Millar 1999).

- **Zložky zelených rastlín**

Terénny výskum Negusa a Bergera (1977), pri ktorom došlo k iniciácii zimného rozmnožovania u voľne žijúcej populácie hraboša *Microtus montanus* po prikrmovaní čerstvo naklíčeným zrnom, odštartoval hľadanie substancie majúcej takýto stimulujúci vplyv na reprodukciu (Negus a Berger 1977). Výsledok na seba nenechal dlho čakať a tak bola izolovaný sekundárny metabolit 6-methoxy-benzoxazolinon (6-MBOA) (Berger et al. 1981). Následne, bol účinok tohto sekundárneho metabolitu (6-MBOA) overený i na populácii hraboša *Microtus townsendii* behom zimného obdobia v prírodnom prostredí. Po prezimovaní samice s dodatkom 6-MBOA sexuálne dospeli skôr a pri nižšej telesnej hmotnosti než samice kontrolné (bez 6-MBOA). U samcov tento rozdiel hmotností v čase pohlavného dospievania medzi experimentálnou a kontrolnou skupinou nebol zistený.

U mláďat samíc z experimentálnych plôch došlo k štvrtýždňovému urýchleniu odstavenia od matky a nástupu pohlavnej dospelosti v porovnaní s kontrolnými jedincami (Korn a Taitt 1987). Pozitívny účinok 6-MBOA na reprodukciu hlodavcov sa ale neprejavuje u všetkých druhov. Výskum jeho účinku u krysy *Saccostomus campestris* nepriniesol očakávané výsledky. Medzi samicami ošetrované týmto sekundárnym metabolitom a neošetrovanými kontrolami neboli pozorované žiadne signifikantné rozdiely vo vývoji ovárií, uterusu či v rýchlosti sexuálneho dospievania (White a Bernard 1999). Takže i keď vieme, že prikrmovanie zelenými rastlinami pôsobí stimulujúco na reprodukciu hlodavcov a môže pôsobiť i napríklad proti inhibujúcemu vplyvu krátkej fotoperiôdy (*Microtus californicus*: Nelson et al. 1983, *Arvicanthis niloticus*: Sicard et al. 1993, *Saccostomus campestris*: Bernard a Hall 1995, *Rhabdomys pumilio*: Jackson a Bernard 1999) a nízkych teplôt (*Rhabdomys pumilio*: Jackson a Bernard 2005), konkrétne zložky či molekuly v zelených častiach rastlín s týmto stimulujúcim účinkom nie sú presne definované a reakcia na rôzne z nich sa môže u jednotlivých druhov líšiť.

Vplyv kvantity potravy na reprodukciu hlodavcov

Vplyv dostupnosti potravy na rozmnožovanie hlodavcov bol skúmaný na základe krátkodobého zvýšenia prísunu potravy (*Microtus montanus*: Pinter a Negus 1965 ex Jackson and Bernard 2001), dlhodobého zvýšenia prísunu potravy (*Clethrionomys glareolus*: Alibhai 1985, *Akodon azarae*: Cittadino et al. 1994, *Peromyscus mexicanus*: Duquette a Millar 1995, *Peromyscus difficilis*: Galindo-Leal a Krebs 1998) či krátkodobého zníženia (*Arvicola terrestris*: Bezhan et al. 1996) alebo dlhodobého obmedzenia množstva potravy (*Mus musculus*: Hamilton a Bronson 1985, *Rhabdomys pumilio*: Jackson a Bernard 2001). I keď boli v týchto výskumoch použité rozdielne prístupy štúdia efektu dostupnosti potravy, podstatné výsledky sú zhodné. Zvýšenie dostupnosti potravy spôsobilo u všetkých skúmaných druhov zvýšenie reprodukčnej aktivity, zatiaľ čo krátkodobé alebo dlhodobé obmedzenie dostupnosti potravy vyústilo v pokles reprodukčnej aktivity.

Pokusy zahrňujúce obe pohlavia (Hamilton a Bronson 1985, Cittadino et al. 1994, Galindo-Leal a Krebs 1998, Jackson a Bernard 2001) došli k záveru, že odozva samíc na zmenu dostupnosti potravy je väčšia než odozva samcov, čo naznačuje, že samice sú viac chýlostivé na inhibíciu rozmnožovania než samce. Predpokladá sa, že táto rozdielna citlivosť oboch pohlaví sa mohla vyvinúť na základe nerovnomernej investície samcov a samíc do prenatalného i postnatalného vývoja mláďat.

2.3.2.2. Fyziologické faktory

Fyziologické parametre ako kondícia zvierat'a, veľkosť jeho tela či hladiny hormónov sú výsledkom súčinnosti vonkajších vplyvov prostredia s vplyvmi sociálnymi (vyplývajúcimi z početnosti a zloženia skupín), ktoré sú rozoberané v príslušných kapitolách. Snáď jediný fyziologický faktor, ktorý je nezávislý na okolitom prostredí jedincov je faktor starnutia.

Vplyv veku

„**Triangulárny**“ model u hrabošovitých (*Arvicolinae*) predpokladá nízku fekunditu samíc v mladých a starých vekových kategóriách a vysokú fekunditu v stredných vekových kategóriách (Roof 2002 ex Havelka a Millar 2004). Takýto vplyv veku na fekundity, presne kopírujúci triangulárny model, bol zistený napríklad u populácie škrečka *Peromyscus leucopus* v Ontáriu, Kanade. Zistená veľkosť vrhu bola u mladých samíc malá, zvyšovala sa k maximu v stredných vekových kategóriách (u tohto druhu je to vek 150-250dní) a opäť poklesla u starých rodičiek (Havelka a Millar 2004).

Tento model ale nie je univerzálne platný v celej skupine Rodentia. Výskum vplyvu veku na plodnosť napríklad u pieskomila *Meriones unguiculatus* tento model nepodporuje. Samice, ktoré sexuálne dospeli skôr a následne sa rozmnožili, mali početnejšie vrhy než samice, ktoré dospeli neskôr a následne rodili (Mertice et al. 1986). V novšom výskume u tohto druhu, ktorý porovnával plodnosť mladých samíc (35-70dní) s plodnosťou starších samíc (90-120dní), bol zistený mierny pokles veľkosti vrhu u starších samíc. So stúpajúcim vekom samice ale už bola preukázaná znížená pravdepodobnosť následného otehotnenia, dlhšie intervaly medzi pôrodmi a znížená početnosť nasledujúceho, druhého vrhu (Mertice et al. 2002).

Overovanie triangulárneho modelu u hraboša *Microtus arvalis* celú situáciu ešte viac zamotal. Samice boli rozdelené do troch vekových skupín a následne bola porovnávaná početnosť prvého a druhého vrhu. Mladé samice (oplodnené približne vo veku 2 týždňov) mali veľkosť druhého vrhu zníženú v porovnaní s prvým vrhom, zatiaľ čo samice starších vekových skupín (oplodnené vo veku 3-4 mesiacov a 1 roku) mali početnejšie druhé vrhy než prvé (Tkadlec a Krejčová 2001).

Čo sa týka vplyvu veku matky na kondíciu jej potomstva, bolo v laboratórnom výskume u myši *Mus musculus* zistené, že materstvo vo vyššom veku je spojené so zvýšenou mortalitou mláďat, nižšou hmotnosťou tela ako i s retardovanými senzomotorickými funkciami mláďat (Tarin et al. 2005).

2.3.2.3. Sociálne faktory

Sociálne prostredie je dôležitým faktorom ovplyvňujúcim reprodukciu cicavcov. U samíc hlodavcov sociálne interakcie pôsobia na rôzne reprodukčné funkcie ako estrus, ovuláciu, implantáciu vajíčka, donosenie mláďat a rýchlosť dosiahnutia pohlavnej zrelosti.

Sociálne skupiny hlodavcov môžeme na základe zapojenia sa jedincov do reprodukcie rozdeliť na dve skupiny. Prvú skupinu tvoria society, kde šanca na rozmnoženie sa je rovnomerne distribuovaná medzi adultnými jedincami a väčšina (alebo všetky) z nich sa rozmnožujú tj. ide o takzvané nízke reprodukčné vychýlenie (low reproductive skew). Druhú skupinu tvoria society, kde je rozmnožovanie limitované na dominantný pár, poprípade na malú skupinu dominantných jedincov oboch pohlaví, a podriadené jedince sa len zriedkakedy účastnia reprodukcie až kým nedosiahnu dominantné postavenie. V takomto prípade hovoríme o vysokom reprodučnom vychýlení (high reproductive skew). (Keller a Reeve 1994). Na otázku čo riadi mieru reprodukčného vychýlenia v sociálnych skupinách je zameraných množstvo súčasných prác. Doterajšie výsledky viedli k zhotoveniu troch modelov. **Model ústupku** („concession model“) predpokladá, že dominantné jedince dovoľia niektorým podriadeným jedincom rozmnožovať sa z dôvodu zachovania mierumilovných vzťahov v skupine, obmedzenia bojov o dominantné postavenie a kontrolu reprodukcie tj. motív mieru („**peace incentives**“), alebo z dôvodu výhodnosti udržania pomocných podriadených jedincov („helpers“) v skupine („**staying incentives**“) (Reeve 2000). Druhý model, **model neúplnej kontroly** („incolpete model“) predpokladá, že k rozmnožovaniu podriadených jedincov dochádza z jednoduchého dôvodu a to že dominantné jedince nie sú schopné potlačiť ich reprodukciu, alebo náklady na ich obmedzenie prevyšujú získané výhody. Podiel podriadených jedincov na reprodukcii je tak výsledkom kompetenčného boja s dominantnými jedincami (Clutton-Brock 1998). Napriek rozdielnym predpokladom obe modely v sebe zahrňujú snahu dominantných jedincov o potlačenie reprodukcie jedincov podriadených. Takéto potlačenie sa môže prejaviť rôznymi spôsobmi ako napríklad infanticídou mláďat nižšie postavených samíc, prekážanie dominantných jedincov pri pokusoch podriadených jedincov o párenie či potlačením reprodukčnej fyziológie nižšie postavených jedincov (Faulkes a Bennet 2001). Rozhodnutie podriadených jedincov či radšej ostanú v skupine kde je ich možnosť rozmnoženia sa pod kontrolou dominantných jedincov, alebo či opustia skupinu a pokúsia sa rozmnožovať na inom mieste, samostatne, je ovplyvnené faktormi prostredia a to predovšetkým dostupnosťou potravy a vhodných úkrytov (Gerlach a Bartmann 2002). Faktory prostredia a rozhodnutie jedincov či emigrovať alebo

ostať v skupine vo funkcii pomocníka zohľadňuje tretí model, **model hrozby vyhnanja** („threat of eviction model“) (Johnson a Cant 1999).

Život v skupinách má dve hlavné výhody: kooperáciu a sociálnu podporu. Zvieratá, ktoré žijú v skupinách alebo v blízkosti jedincov rovnakého druhu si zvyčajne ustanovujú hierarchiu. Stabilná sociálna hierarchia vedie k minimalizácii agresie a kompetície v skupine (Ray et al. 1992 ex DeVries et al. 2003). Sociálne interakcie môžu znamenať tak ako zdroj stresu (DeVries et al. 2003, Rogvin et al. 2003), tak i ochranu pred ním (DeVries et al. 2003). Pozitívne sociálne interakcie môžu zlepšiť zdravie a pohodu jedincov, no ako tento mechanizmus pôsobí nie je známe (DeVries et al 2003).

Vplyv dominantných samíc

Vysoké reprodukčné vychýlenie je uspokojivo objasnené u dvoch druhov slepcov *Heterocephalus glaber* a *Cryptomys damarensis*, ktoré spadajú do klasickej definície eusociality ako ju poznáme u eusociálneho hmyzu, kde kráľovná je jedinou rozmnožujúcou sa samicou v kolónii (Jarvis a Bennett 1993).

Reprodukcia slepca *Heterocephalus glaber* predstavuje nielen vrcholný stupeň kooperatívneho rozmnožovania u všetkých cicavcov, ale i sociálne indukovanej infertility. Viac než 99% jedincov sa nikdy nerozmnoží (Jarvis et al. 1994) a fyziologické potlačenie reprodukčných funkcií kráľovnou sa týka oboch pohlaví. U oboch pohlaví je zreteľne redukovaná hypofýzová sekrécia gonadotropných a luteinizačných hormónov. Sociálny kontakt s kráľovnou vedie u samíc k blokácii estrálneho cyklu a ovulácie kdežto u samcov (s výnimkou 1-3 samcov s ktorými sa pári) spôsobuje zníženie pohyblivosti a počtu spermií (Faulkes a Bennet 2001). Zaujímavé je, že u slepca *Cryptomys damarensis* k potlačeniu reprodukčných funkcií dochádza len u samíc. K tejto blokácii opäť dochádza prostredníctvom redukcie hypofýzovej sekrécie luteinizačného hormónu vedúcej k absencii ovulácie (Bennett et al. 1994). U samcov boli zistené zväčšené proporcie nezrelých spermií, no význam tejto abnormality je nejasný (Maswanganye et al 1999). V laboratórnych podmienkach nikdy nebolo pozorované, že by sa podriadené samice a samce pokúšali páriť, čo bude pravdepodobne výsledok mechanizmu incestnej zábrany (Bennett 1994). Tento efekt je tak silný, že tak ako v laboratórnych tak i prírodných podmienkach po smrti dominantnej samice (kráľovny) nedochádza k reprodukcii až kým sa do kolónie nezačlení cudzí, nepríbuzný samec alebo kým nedôjde k disperzii či fragmentácii kolónie (Rickard a Bennett 1996).

Výskum vplyvu matky na dcéry u hraboša *Microtus pinetorum* odhalil rovnaký mechanizmus potlačenia reprodukcie. Ovulácia dcér bola potlačená v prítomnosti matky a to

i v prípade, že bol do pokusu začlenený aj dospelý, nepríbuzný samec. Hladiny luteinizačného hormónu v pokusných skupinách, kde boli dcéry držané s nepríbuzným, dospelým samcom a vlastnou matkou, boli rovnako nízke ako u izolovaných dcér a výrazne nižšie než v skupinách dcéra bez matky a dospelý nepríbuzný samec. Takže, prítomnosť matky (tj. vyššie postavenej samice v porovnaní so statusom dcéry) pravdepodobne vplýva opäť mechanizmom zníženia hladiny luteinizačného hormónu na blokáciu ovulácie u dcér (Solomon et al. 2001). Použité usporiadanie pokusu poukázalo i na samčiu preferenciu matky. Viac než polovica samcov sa páriť výhradne len s matkou a väčšina ostatných samcov sa páriť s oboma samicami (teda matkou i dcérou). Samce trávili signifikantne viac času s matkou než s dcérou, čo by mohlo prispievať k nedostatočnému zvýšeniu estrogénu a luteinizačného hormónu u dcér. Nízke hladiny týchto hormónov pravdepodobne neboli postačujúce pre indukciu estru a ochoty dcér páriť sa. Rovnakú behaviorálnu charakteristiku u samcov popísali i Brant et al. (Brant et al. 1998). Samce trávili menej času s dcérami a menej často vykazovali očuchávanie anogenitálneho regiónu dcér a „mounting“ (tj. vyskakovanie na samicu v snahe páriť sa) v prítomnosti matky. Z výsledkov teda nie je úplne zrejmé, či k páreniu dcér nedochádzalo vďaka nedostatočnej stimulácii samcov, alebo alternatívne, či samotná prítomnosť matky spôsobila zníženie hladín estrogénu a luteinizačného hormónu, ktoré následne znížili atraktivitu dcér pre samcov.

Samice pieskomila *Meriones unguiculatus* chované v prítomnosti matky mali taktiež potlačenú reprodukčnú fyziológiu (Saltzman et al. 2006). Dcéry mali znížené hladiny progesterónu v krvnej plazme a vývoj ventrálnych pachových žliaz bol inhibovaný v porovnaní s kontrolami, samicami izolovanými. Tieto rozdiely hodnoverne odrážajú nízke hladiny estrogénu (a možno i androgénu) v krvnom obeh samíc chovaných v skupinách s matkami. Zatiaľ čo kontrolné samice dosiahli plnú fyzickú a reprodukčnú dospelosť medzi 16-18 týždňom života, samice v skupinách s matkou v rovnakom veku vykazovali pokračujúci fyzický a reprodukčný vývoj. Vývoj samíc bol teda v prítomnosti nadriadených samíc spomalený, no k úplnému zamedzeniu pohlavného dospetia nedošlo. V skoršom výskume Payman a Swanson opísali, že u mladých samíc tohto druhu pieskomila, ktoré boli chované s matkou a súrodencami, dochádza k potlačeniu reprodukcie iba ak sú prítomní i súrodenci (Payman a Swanson 1980).

Vplyv samcov

Whittenova staršia práca (1956) ako prvá dokázala, že prítomnosť sexuálne dospelého samca spôsobuje synchronizáciu estrálnych cyklov u samíc myši *Mus domesticus* (Whitten 1956 ex Dodge et al. 2002). Pokiaľ boli samice myši izolované, vykazovali 4-5 denné estrálne cykly. Samice chované spoločne už ale mali dlhšie a nepravidelné cykly. Začlenením dospelého samca do samičích skupín, alebo ich umiestnenie do kliebok kde bol predtým samec a teda podstielka obsahovala jeho moč, došlo k synchronizácii estrálnych cyklov samíc do 3 dní (Whitten 1959 ex Ma et al. 1999). Od roku 1960 bol samčí moč podozrievaný, že je zdrojom „primer“ feromónov, ktoré sú zodpovedné za synchronizáciu estrov u samíc a urýchlenie ich sexuálneho dospievania (Vandenbergh 1969 ex Jemiolo a Novotny 1993). Ďalšie roky sa ale ešte uvažovalo, či by týmto zdrojom nemohli byť predkožkové žľazy („preputial glands“). Zatiaľ čo jedna skupina vedcov toto tvrdenie striktnie odmietala, druhá skupina túto možnosť pripúšťala. Dnes už vieme, že tak ako moč tak i predkožkové žľazy samcov obsahujú chemosignály ovplyvňujúce reprodukčné funkcie samíc (Ma et al. 1999).

Hypotéza vplyvu samčích feromónov na synchronizáciu estrálnych cyklov samíc ako i na urýchlenie pohlavného dospievania samíc bola mnohokrát potvrdená u rôznych hlodavčích druhov. Tak napríklad, indukcia estru samčími feromónmi bola zistená u *Microtus pennsylvanicus* (Baddaloo a Clulow 1980), *Pitymys subterraneus* (Jemiolo 1987), *Mus domesticus* (Ma et al. 1999), *Rattus norvegicus* (Schank 2001), *Phodopus sungorus sungorus* (Dodge et al. 2002), *Mus spicilegus* (Féron a Gheusi 2003) a mnohých ďalších. Rovnako i urýchlenie sexuálneho dozrievania samíc pod vplyvom samčích feromónov bolo zistené u všetkých testovaných altriciálnych druhov hlodavcov. Zaujímavé je, že u prekociálnych druhov bola táto hypotéza po prvýkrát overovaná len nedávno (Trillmich et al. 2006). Autori predpokladali, že u prekociálnych druhov ako je *Cavia aperea* a *Cavia aperea* f. *porcellus* by mohol byť selekčný tlak na čo najskoršie dospieť tak silný, že by už prítomnosť samcov nemala mať na dospievanie samíc odozvu. Ich predpoklad ale nebol potvrdený a i u týchto prekociálnych druhov samčia prítomnosť urýchľuje sexuálne dospievanie samíc (Trillmich et al 2006).

U mnohých druhov hlodavcov bolo zistené, že oplodnená samica vystavená interakciám s cudzím samcom (iný ako ten s ktorým sa páčila) často potratí vyvíjajúce sa embryá. Tehotenský blok („pregnancy block“) bol zistený napríklad u *Mus musculus*, (deCatanaro a Murji 2004), *Mus domesticus* (Coopersmith a Lenington 1996), *Microtus pennsylvanicus* (Storey 1996), *Microtus ochrogaster* (Mahady a Wolff 2002), *Peromyscus maniculatus* (Kenney et al. 1977) ai. K zamedzeniu implantácie blastocysty dochádza

prostredníctvom neurohormonálnych zmien samíc, ktoré sa prejavujú zníženou sekréciou prolaktínu z hypofýzy a následne zníženými hladinami progesterónu. Priamy kontakt samice s cudzím samcom nie je nevyhnutný, k prerušeniu tehotenstva môže dôjsť aj vystavením samice pachovým stimulom z moču cudzieho samca (Marchlewska-Koj 1997). Tento fenomén je známy ako Bruceovej efekt a je jedným z prvých popísaných feromonálnych efektov u cicavcov.

Vplyv sociálneho stresu a agresivity

S narastajúcou populačnou hustotou či s rastúcim počtom jedincov v skupinách dochádza v súvislosti s konkurenciou (napr. o potravu, priestor, postavenie, sexuálneho partnera..) k zvýšeniu agresívnych stretov medzi jedincami a teda k sociálnemu stresu.. Sociálny stres sa prejavuje zvýšenou aktivitou hypothalamo-pituitárno-adrenálnej osi (HPA) a hypothalamo-pituitárno-gonadálnej osi (HPB) (Fritzsche et al. 2000) čo sa následne prejavuje zvýšenou produkciou glukokortikoidov (stresových hormónov stavovcov (Vertebrata)) (Sapolsky et al. 2000) Mechanizmus tejto reakcie je spustený pôsobením adrenalínu na hypothalamus, ktorý pod jeho pôsobením produkuje CRF (corticotropin releasing factor). CRF putuje do hypofýzy, ktorá na tento signál reaguje produkciou ACTH (adrenokortikotropný hormón). ACTH po vyplavení do krvného riečišťa stimuluje kôru nadobličiek k produkcii glukokortikoidov (Maruna 2002). Z pozorovaní prírodných populácií hrabošovitých (Microtidae) vyplýva, že intenzita agresívnych prejavov je maximálna za vrcholových populačných denzit (Mihok 1981 ex Marchlewska-Koj 1997). Jedince, ktoré vo vzájomných stretoch prehrávajú (podriadené jedince), vykazujú vyššie hladiny glukokortikoidov doprevádzané znížením hladiny testosterónu i luteinizačného hormónu v krvi (Sachser a Lisk 1989). Hladiny glukokortikoidov teda vyplývajú už zo sociálneho postavenia jedincov. Jedince s nižším postavením v sociálnej hierarchii majú vyššie koncentrácie glukokortikoidov než jedince s vyšším postavením (Stavisky et al. 2001).

Jedince sa vždy pokúšajú zvýšiť svoju zdatnosť na úkor ostatných jedincov v skupine, čo môže byť dosiahnuté viac alebo menej priamym spôsobom. Zatiaľ čo priamy spôsob zvýšenia zdatnosti pomocou agresívnych prejavov vedie k eliminácii rivalov alebo ich potomstva, menej priama cesta spočíva v zamedzení ich šancí na reprodukciu (Marchlewska-Koj 1997). Jednou z možností takéhoto zamedzenia reprodukcie podriadených jedincov je indukcia chronického stresu (Young et al. 2006). Zvýšená aktivita hypofýzy a kôry nadobličiek (HPA osy) za sociálneho stresu, a s tým súvisiace zvýšené hladiny glukokortikoidov, sa časom prejavuje na celkovej vyčerpanosti organizmu s čím súvisí

aj pokles alebo úplné zastavenie rozmnožovania. Bolo zistené, že zvýšené hladiny glukokortikoidov môžu u samíc potlačiť sekréciu gonadotropínu a prerušiť vývoj oocyty pred oplodnením i implantáciu zárodka po fertilizácii (de Catanzaro a Macniven 1992). U samcov vysoké hladiny glukokortikoidov spôsobujú inhibíciu syntézy testosterónu a navodenie apoptózy Leydigových buniek v testes (Michael et al. 2003).

Výsledky výskumu Younga a kol. u surikaty *Suricata suricata* potvrdzujú, že u tohto druhu dochádza k potlačeniu reprodukcie podriadených samíc práve cestou sociálneho stresu (Young et al. 2006). Vyhrotená situácia nastáva počas gravidity dominantnej samice, kedy sú jej agresívne útoky zamerané na podriadené samice v snahe vyhnáť ich zo skupiny. Tieto útoky nie sú rovnomerne distribuované voči všetkým podriadeným samiciam v skupine a ako dôležitý sa javí i faktor početnosti skupiny. Útoky dominantných, tehotných samíc sú zamerané najmä na samice s ktorými sú v priamom reprodukčnom konflikte, teda na samice v reprodukčnom veku (samice mladšie než 9 mesiacov u tohto druhu zriedkakedy otehotnejú a agresívne útoky voči nim neboli pozorované), na samice staršie, gravidné a na tie s ktorými je dominantná samica menej príbuzná. Pravdepodobnosť vyhnania podriadených samíc zo skupiny stúpa s nárastom početnosti jedincov v skupine čo môže odrážať malé nevýhody spojené so stratou pomocníka („helper“) vo veľkých skupinách. Podriadené samice boli vyhnané zo skupiny v priemere 20 dní pred termínom pôrodu dominantnej samice (doba tehotenstva je u tohto druhu 70 dní) a návrat vyhnaných do skupiny nastal až po pôrode dominantnej samice (v priemere po 3 dňoch od pôrodu). Agresívne útoky dominantných samíc a následné vyhnanie podriadených samíc tak môžu mať súvislosť nielen s reprodukčnou kompetíciou, ale i s ochranou práve narodených mláďat pred infanticídou. Bolo zistené, že infanticída mláďat zo strany podriadených samíc nastáva len ak sú samé gravidné, zatiaľ čo infanticída mláďat vo veku 4 dní už pozorovaná nebola (Young a Clutton-Brock 2006). Zistené chronicky zvýšené hladiny glukokortikoidov u podriadených samíc *Suricata suricata* podporujú hypotézu potlačenia ich reprodukcie pod vplyvom sociálneho stresu (Young et al. 2006).

Zhrnutím poznatkov o doposiaľ skúmaných sociálnych skupinách je zrejmé, že potlačenie reprodukcie podriadených jedincov nie je spôsobené u všetkých druhov bezvýhradne len sociálnym stresom. Podriadené jedince často vykazujú rovnaké, ba dokonca i znížené, hladiny glukokortikoidov v porovnaní s jedincami dominantnými (Creel 2001) a k otvoreným agresívnym prejavom v rámci skupiny dochádza s nízkou frekvenciou (Abbott et al. 1997, Creel 2001).

3 Metodika

3.1. Materiál

Skúmaným materiálom boli bodlinatky (*Acomys cahirinus*). Zakladajúce jedince našej chovnej kolónie boli odchytené z voľnej prírody v južnom Egypte, v lokalite Abu Simbel. Kolónia síce bola založená z malého počtu jedincov, no v dôsledku následného dlhodobého chovu vo veľkom počte nepredpokladáme, že by medzi jedincami bola nulová genetická variabilita. Pred započatím výskumu reprodukcie *Acomys cahirinus* boli jedince, ktoré už boli potomkami dovozených zvierat, premiestnené do 55 sklenených terárií o veľkosti 60x50x40 cm s podstielkou z pilín, kvetináčom ako úkrytom a s vetvami na šplhanie. Chov prebiehal za štandardných laboratórnych podmienok s prírodným svetelným cyklom. Potrava (štandardné krmivo pre myši a potkany ST1, pšenica, chlieb, sezónne jablká a čerstvá tráva) a voda boli bodlinatkám poskytované ad libitum.

Štruktúra skupín

Pri utváraní skupín sme sa inšpirovali skúsenosťami Younga (Young 1976), ktorý popisuje, že z hľadiska reprodukcie je najvýhodnejšie zoskupenie dvoch samíc a jedného samca. Základ skupiny teda tvorili dve príbuzné samice (vo väčšine prípadov vlastné sestry, no ojedinele i nevlastné) a nepríbuzný samec vo veku minimálne troch mesiacov, kedy sa bodlinatky začínajú účastniť reprodukcie (Peitz 1981). Nasledujúce mesiace bol ponechaný voľný priebeh rozmnožovania sa skupín, pričom sme zaznamenávali potrebné údaje. K zásahom do štruktúry skupín dochádzalo len v prípadoch neúnosných početností ako aj v prípadoch agresívnych interakcií medzi jedincami, ktoré sa niekedy vyskytovali medzi zakladajúcim samcom a jeho pohlavne aktívnymi samčými potomkami (medzi samicami takéto agresívne strety pozorované neboli).

3.2. Záznam potrebných údajov

Jednotlivé vrhy

Skupiny boli kontrolované každý druhý (poprípade tretí) deň. U každého nového vrhu bol zaznamenaný dátum, počet a pohlavie mláďat vo vrhu a matka. Pohlavie mláďat bolo určené porovnávaním anogenitálnej vzdialenosti a na základe veľmi dobre viditeľných mliečnych bradaviek u narodených samíc. Zatiaľ čo anogenitálna vzdialenosť bola používaná len ako doplnujúci znak, pretože môže byť sama o sebe dosť nespoľahlivá, viditeľnosť mliečnych

bradaviek poskytla takmer 100% spoľahlivosť pri určení pohlavia. Mláďatá boli následne individuálne označené a zvážené (váhami značky OHAUS LS 200 s presnosťou na 0,1g). Keďže z niektorých mláďat, ktoré boli po narodení zabitú, boli nájdené len časti tela, nebolo v týchto prípadoch možné zistiť ich pohlavie a váhu. Matka mláďat bola určená na základe znakov ako krvavá či otvorená vagína, mliečne bradavky v laktácii, zistená gravidita pred pôrodom, prípadne vyťahaná koža; a zaznamenaná jej hmotnosť.

Všetky jedince boli individuálne označené metódou „toe-clipping“ (zastrihnutie posledných prstných článkov) na predných alebo zadných končatinách, čo nám vďaka množstvu možností (teda 20 rôznych značiek) a ich kombinácií (v prípade nutnosti boli zastrihávané články na dvoch prstoch) umožnilo individuálne rozlíšenie zvierat i za vysokých početností v skupine. K tejto metóde sme pristúpili po neosvedčení metód s rôznymi typmi farbenia a zastrihávania srsti, ktoré boli pre svoju dočasnú nevyhovujúcu.

Výskum prebiehal v období od júna 2003 do mája 2006. Za túto dobu bolo založených 78 skupín, v ktorých sa dohromady rozmnožilo 298 samíc. Tieto samice – rodičky porodili 976 samíc a 1056 samcov v 1090 vrhoch.



Vzťahy v skupinách

Vďaka individuálnemu značeniu jedincov boli známe presné rodinné vzťahy bodlinatiek v jednotlivých skupinách (tj. súrodenci z jedného vrhu a súrodenci od jednej matky). Nejasnosti sa vyskytli len u niektorých skupín, ktoré dosahovali vysokých početností. V týchto skupinách sa rozmnožovania účastnilo viacero samíc, ktoré rodili i súčasne alebo

s odstupom pár dní, a tak bolo nemožné priradiť to ktoré mláďa ku konkrétnemu vrhu a konkrétnej matke.

3.3. Spracovanie zaznamenaných údajov a štatistické analýzy

Spracovanie údajov

Z nazbieraných údajov vznikla rozsiahla dátová sústava. Pre účely sledovania trendov reprodukcie u bodlinatiek bol celkový súbor dát spracovaný do troch primárnych tabuliek, ktoré boli konštruované na základe rozdielnych východných premenných ^{1, 2, 3}, čo nám umožnilo nazerať na danú problematiku z viacerých hľadísk.

Výchdzie premenné

1. číslo skupiny ^{1,2,3}
2. počet mesiacov od založenia skup. ^{1, 3}
3. kalendárny mes. existencie skupiny ¹
4. sezóna (jar, leto, jeseň, zima) ¹
5. počet rozmnožujúcich sa samíc do daného mesiaca (**BreedF**)¹
6. počet nových rodičiek v danom mes. ¹
7. počet samic - zakladateľiek (Dom.F.) v danom mesiaci ¹
8. počet rozmnožujúcich sa Dom.F v danom mesiaci ¹
9. počet vrhov Dom.F v danom mesiaci ¹
10. počet samcov vo vrhoch Dom.F v danom mesiaci ¹
11. počet samíc vo vrhoch Dom.F v danom mesiaci ¹
12. počet mláďat neistého pohlavia vo vrhoch Dom.F v danom mesiaci ¹
13. počet narodených mláďat Dom.F v danom mesiaci ¹
14. počet narodených samcov Dom.F, ktorí sa dožili 1. týždňa v danom mesiaci ¹
15. počet narodených samíc Dom.F, ktoré sa dožili 1. týždňa v danom mesiaci ¹
16. počet mláďat Dom.F, kt. sa dožili 1. týždňa v danom mesiaci ¹
17. počet adultných samíc - dcér Dom.F. (Ad.F.) v danom mesiaci ¹
18. počet rozmnožujúcich sa Ad.F. v danom mesiaci ¹
19. počet vrhov Ad.F. v danom mesiaci ¹
20. počet samcov vo vrhoch Ad.F. v danom mesiaci ¹
21. počet samíc vo vrhoch Ad.F. v danom mesiaci ¹
22. počet mláďat neistého pohlavia vo vrhoch Ad.F. v danom mesiaci ¹
23. počet narodených mláďat Ad.F. v danom mesiaci ¹
24. počet narodených samcov Ad.F., ktorí sa dožili 1. týždňa v danom mesiaci ¹
25. počet narodených samíc Ad.F., ktoré sa dožili 1. týždňa v danom mesiaci ¹
26. počet mláďat Ad.F., kt. sa dožili 1. týždňa v danom mesiaci ¹
27. počet juvenilných samíc v danom mes. ¹
28. počet juvenilných samcov v danom mes. ¹
29. prítomnosť samca - zakladateľa (**Dom.M**) v danom mesiaci ¹
30. počet adultných samcov- synov (**Ad.M**) v danom mesiaci ¹
31. celkový počet samíc v danom mesiaci ¹

- | | |
|--|--|
| 32. celkový počet samcov
v danom mesiaci ¹ | (Litters (Dom.F.+od Ad.F)) ¹ |
| 33. celkový počet mláďat
v danom mesiaci (od
Dom.F. + od Ad.F) ¹ | 35. číslo samice ² |
| 34. celkový počet vrhov
v danom mesiaci na skupinu | 36. status samice ² |
| 39. príčina úmrtia samice (či odstránenia zo
skupiny) ² | 37. dátum narodenia samice ² |
| 40. dĺžka života samice ² | 38. dátum úmrtia samice ² |
| 41. vek samice v deň prvého pôrodu ² | 59. upravený IBI*120 ³ |
| 42. vek samice v deň posledného pôrodu ² | 60. počatie v estre post-partum ³ |
| 43. počet dní od posledného pôrodu do
smrti (či odstránenia zo skupiny) ² | 61. počet narodených samcov ³ |
| 44. počet mláďat samice za život (v skup.) ² | 62. počet narodených samíc ³ |
| 45. počet vrhov samice za život (v skup.) ² | 63. počet mláďat neistého pohlavia ³ |
| 46. číslo samca ² | 64. mesiac narodenia mláďat ³ |
| 47. status samca ² | 65. sezóna narodenia (jar, leto, jeseň, zima) ³ |
| 48. dátum narodenia samca ² | 66. veľkosť vrhu ³ |
| 49. dátum úmrtia samca ² | 67. pomer pohlavia vo vrhu (podiel samcov) ³ |
| 50. príčina úmrtia samca (či odstránenia zo
skupiny) ² | 68. počet narodených samcov, ktorí sa dožili
1. týždňa ³ |
| 51. dĺžka života samca ² | 69. počet narodených samíc, ktoré sa dožili 1.
týždňa ³ |
| 52. číslo matky ³ | 70. počet rozmnožujúcich sa samíc (BreedF) ³ |
| 53. status matky ³ | 71. počet juvenilných samcov v skupine ³ |
| 54. váha matky (g) ³ | 72. počet juvenilných samíc v skupine ³ |
| 55. vek matky ³ * | 73. počet dospelých samcov v skupine ³ |
| 56. poradie vrhu matky ³ | 74. počet dospelých samíc v skupine ³ |
| 57. poradie vrhu v skupine ³ | 75. operačný pomer pohlaví (dospelých
jedincov) ³ |
| 58. interval medzi dvoma nasledujúcimi
pôrodmami samice (počet dní, IBI) ³ | 76. počet všetkých samcov (Dom+Ad+juv) ³ |
| | 77. počet všetkých samíc (Dom+Ad+juv) ³ |
| | 78. celkový pomer pohlaví ³ |
| | 79. celkový počet jedincov v skupine ³ |

* V počiatočnej fáze experimentu bol vek jedincov zo zakladajúcej kolónie odhadnutý.

Štatistické analýzy

Primárne tabuľky skonštruované na základe rozdielnych východziech premenných ^{1, 2, 3} boli spracované v štatistickom programe STATISTICA 6.0. Vybrané východzie premenné pre konkrétne analýzy mali rôzne rozdelenie a tak boli v prípade potreby kategorizované do skupín alebo transformované (logaritmická či arcsinová transformácia). **Vo všetkých analýzach bolo pracované s hladinou významnosti testu $\alpha = 0,05$.**

Analýza produkcie mláďat v skupine

Produkcija mláďat v jednotlivých skupinách v závislosti na sociálnom prostredí skupín bola analyzovaná na základe primárnej tabuľky obsahujúcej východzie premenné označené indexom¹. Analýza bolo prevedená metódou *General Linear Mixed Models* (GLMM) s predpokladom normálneho rozdelenia a s použitím identity skupiny ako náhodného „RANDOM“ faktoru.

Pri vyšetrowaní celkovej produkcie mláďat, teda celkového počtu vrhov v skupine za jeden mesiac (závislá, vysvetľovaná premenná), bolo spomedzi faktorov, ktoré by mohli mať na túto premennú vplyv, skúmané:

- vplyv skupiny
- vplyv sezóny
- vplyv veku skupiny
- vplyv celkového počtu dospelých samíc v skupine
- vplyv celkového počtu dospelých samcov v skupine
- vplyv počtu juvenilných samíc
- vplyv počtu juvenilných samcov

Následne, bol overený vplyv týchto faktorov (nezávislých, vysvetľovaných premenných) aj na celkovú produkciu mláďat vzťahnutú na samicu–zakladateľku (Litters/Dom.F) a zvlášť i na samicu–dcéru (Litters/Ad.F). Na záver analýzy bola urobená Spearmanova korelácia pre vyhodnotenie vzťahu medzi produktivitou dominantnej samice a produktivitou samice adultnej (dcéry) (Litters/Dom & Litters/AD).

Analýza pohlavného dospievania samíc

Analýza pohlavného dospievania samíc vychádzala z primárnej tabuľky zhotovenej na základe východziech premenných označených indexom².

Táto analýza spočívala vo výpočte veku samice v deň jej prvého pôrodu a v následnom, jednoduchom vynesení distribúcie tohto veku u dominantných samíc-zakladateľiek a u ich adultných dcér. Počet rozmnožujúcich sa samíc-zakladateľiek bol 131 zo 152 zakladateľiek a počet rozmnožujúcich sa adultných dcér bol 167 zo všetkých (452) dcér, ktoré sa dožili do reprodukčného veku.

Analýza intervalov medzi pôrodmi („Inter Birth Interval“- IBI)

Analýza intervalov medzi pôrodmi bola spracovaná z primárnej tabuľky, ktorá obsahovala východzie premenné označené indexom³.

Ako prvá bola na overenie vplyvu skúmaných faktorov urobená Spearmanova neparametrická korelácia. Keďže skúmané premenné nemali normálne rozdelenie, boli vysvetľujúce faktory logaritmicke transformované a následne použité v *General Linear Models* (GLM), ktorým boli analyzované všetky faktory naraz, bez interakcií. *General Linear Mixed Models* (GLMM) nebol použitý z dôvodu, že užitá štatistika nebola ochotná pracovať s tak rozsiahlym súborom dát v prípade ak bola matka³ zadaná ako „RANDOM“ faktor. Pre tento problém v analýze je teda potrebné vziať do úvahy, že výsledná signifikantnosť faktorov je trochu „nadhodená“. Výsledná štatistika pre tento model bola overená metódou *Generalized Linear Models* (GLZ) s normálnym rozdelením a log link funkciou. Premenné, ktorých vplyv vyšiel signifikantne, boli na záver analýzy verifikované metódou *Backward elimination* pod procedúrou GLZ.

Na tomto mieste je ešte potrebné vysvetliť úpravu hodnôt intervalov medzi pôrodmi (IBI). Sociálne okolnosti sú vzťahnuté vždy k prvému z dvoch po sebe nasledujúcich vrhov konkrétnej matky. Pôvodný IBI (u ktorého prvý vrh matky bol označený hodnotou 0 a k druhému vrhu bola priradená hodnota vyjadrujúca počet dní medzi 1. a 2. vrhom (napr. 46) čím následne k tretiemu vrhu zase počet dní medzi 2. a 3. vrhom atd.) bol upravený tak, že hodnota medzi 1. a 2. vrhom matky (napr. 46) bola priradená k prvému vrhu (namiesto 0, čiže hodnoty IBI boli posunuté o riadok vyššie v tabuľke po sebe nasledujúcich vrhov u každej matky). Takýmto spôsobom, bola u posledného vrhu matky uvoľnená bunka (ktorá predtým obsahovala hodnotu IBI medzi predposledným a posledným vrhom matky) do ktorej bol dopočítaný počet dní od posledného vrhu do smrti samice, čím vznikla premenná IBI* (viz. Príloha II). Ak matka od posledného vrhu nežila aspoň 120 dní bola z analýzy vylúčená. V prípade, že hodnota IBI* medzi jednotlivými vrhmi presiahla hodnotu 120, bol IBI*

upravený na hodnotu 120 a ak matka porodila do 120dní, tak v tom prípade boli použité skutočné hodnoty intervalov medzi pôrodmi (IBI*)

Analýza prežívania mláďat

Prežívanie mláďat, konkrétne dožitie narodených mláďat do jedného týždňa po narodení (kedy už nie je pozorované ich ohrozenie infanticídou), je spracované v primárnej tabuľke z ktorej vychádza i analýza produkcie mláďat na skupinu. Východzie premenné pre túto analýzu je teda možné nájsť pod indexom ¹.

Analýza počtu mláďat v danom vrhu, ktoré sa dožili do jedného týždňa života, bola prevedená metódou *General Linear Models* (GLM).

Dožitie sa narodených samcov a samíc do jedného týždňa bolo v analýze spojené do jednotnej premennej – celkové prežívanie mláďat (SURVcelk) - dosahujúcej hodnôt od 0 do 1. Keďže táto premenná nespĺňa predpoklad normálneho rozdelenia, boli v analýze použité neparametrické metódy: Spearmanova korelácia (kvantitatívne premenné) a Kruskal-Wallisov test (kategoriálne premenné). Výsledky týchto neparametrických metód boli na záver analýzy podrobené Bonferroniho korekcii. Bonferroniho korekcia spočíva v podiele hladiny významnosti testu α (0,05) (v čitateli) s počtom porovnávaných premenných v Spearmanovej korelácii (v našom prípade to bolo 18 kvantitatívnych premenných) a s počtom analyzovaných kategoriálnych premenných v Kruskal-Wallisovom teste (pre túto analýzu 2, status a sezóna). Bonferroniho korekcia pre našu analýzu teda bola: $0,05/(18+2) = 0,0025$.

Analýza mortality

Analýza mortality bodlinatiek je zhotovená na základe primárnej tabuľky, ktorá pozostáva z východzích premenných označených indexom ². Pre všetky jedince bol zaznamenaný dátum narodenia, dátum úmrtia, dĺžka života a príčina smrti. Smrť ale nenastala v pravom zmysle slova vo všetkých prípadoch, ako mortalitný faktor bolo totiž brané do úvahy i odobratie

zvieratá z rodnej skupiny za účelom založenia skupiny novej. Príčiny smrti boli rozdelené do dvoch kategórií a to smrť prirodzená (Nat.Death) a smrť neprirodzená (Unnat.Death).

Kategória prirodzenej smrti zahrňovala: úmrtie v skupine či už z dôvodu staroby alebo choroby, mŕtvy po pôrode, úhyn mláďatá v nasledujúcich dňoch po pôrode (bez materskej starostlivosti), nenájdenej jedince (mláďatá sú často zabití a aj celé zožrané) a zabitie ostatnými členmi skupiny (tento faktor je diskutabilný či patrí do kategórie prirodzenej alebo neprirodzenej smrti a práve preto boli zhotovené dve mortalitné tabuľky, kde je tento faktor zahrnutý raz v jednej a raz v druhej kategórii). Do kategórie neprirodzená smrť patrí: likvidácia skupiny, odobratie zo skupiny za účelom založenia novej, odobratie pokúšaných jedincov zo skupiny (aby sa v skupine netrápili), faktor našej nepozornosti (kedy nám zviera ušlo pri kontrolovaní vrhov, alebo iná náhodná smrť) a faktor vyhodnotenia výsledkov, kedy zvieratá ešte stále žijú, no pre analýzy sú k dňu 30.máj akože mŕtve.

Zo zhotovených mortalitných tabuliek bola vypočítaná pravdepodobnosť prirodzenej mortality a celková mortalita v jednotlivých vekových skupinách, ako aj priemerná prirodzená mortalita.

4 Výsledky

4.1. Analýza produkcie mláďat v skupine

Analýza celkovej produkcie mláďat v skupine za jeden mesiac prevedená metódou *General Linear Models* (s použitím identity skupiny ako náhodného faktoru tj. GLM - mixed model) dospela k výsledku (tab.1), že na celkové množstvo pôrodov v skupine má vplyv sezóna, vek skupiny a celkový počet dospelých samíc v skupine (teda suma samíc-zakladateľiek (Dom.F) a ich dospelých dcér (Ad.F)). Rozdelenie reziduálov pre tento model viz. Príloha I, obr.18.

tab.1: Závislosť celkovej produkcie (mláďat v skupine za 1 mesiac) na skúmaných premenných.

	Effect	d.f.	F	p
Intercept	Fixed	1	0,051	0,822
skupina	Random	77	1,933	0,000
sezóna	Fixed	3	29,706	0,000
vek skupiny	Fixed	1	12,041	0,001
ln F (Dom+Ad)	Fixed	1	27,601	0,000
ln M (Dom+Ad)	Fixed	1	3,948	0,047
ln juv F	Fixed	1	2,564	0,110
ln juv M	Fixed	1	2,132	0,145

Model vysvetľuje 31,2 % celkovej variability v produktivite mláďat na skupinu za jeden mesiac ($F = 6,799$; $p < 0,001$).

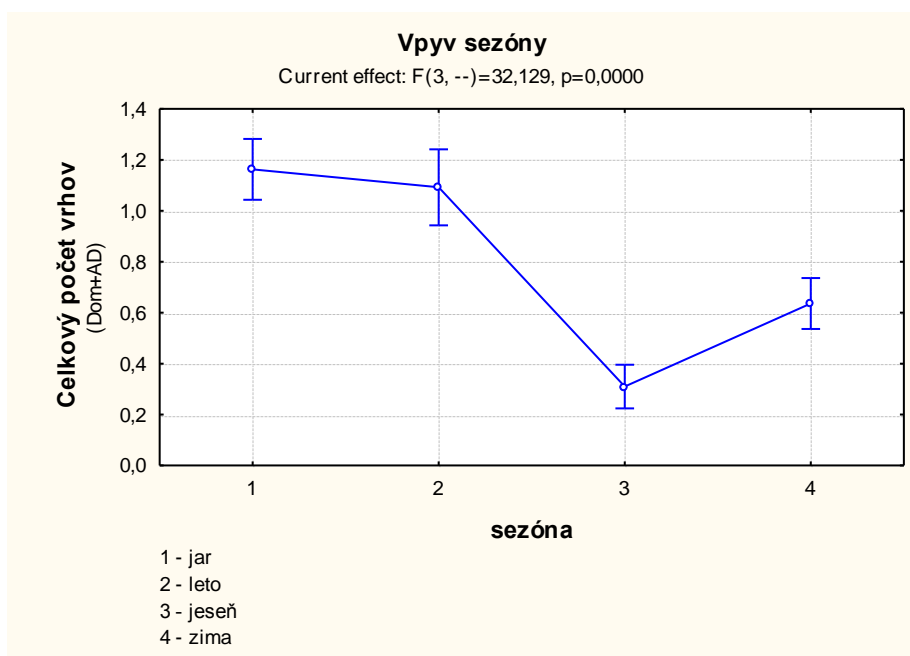
Keďže je možné nazerať na faktor vek skupiny ako na premennú, ktorá je už z definície korelovaná s faktorom početnosť skupiny, bola analýza prevedená ešte raz bez tejto premennej (tab.2).

tab.2: Celková produkcia mláďat na skupinu za 1 mesiac bez faktoru vek skupiny.

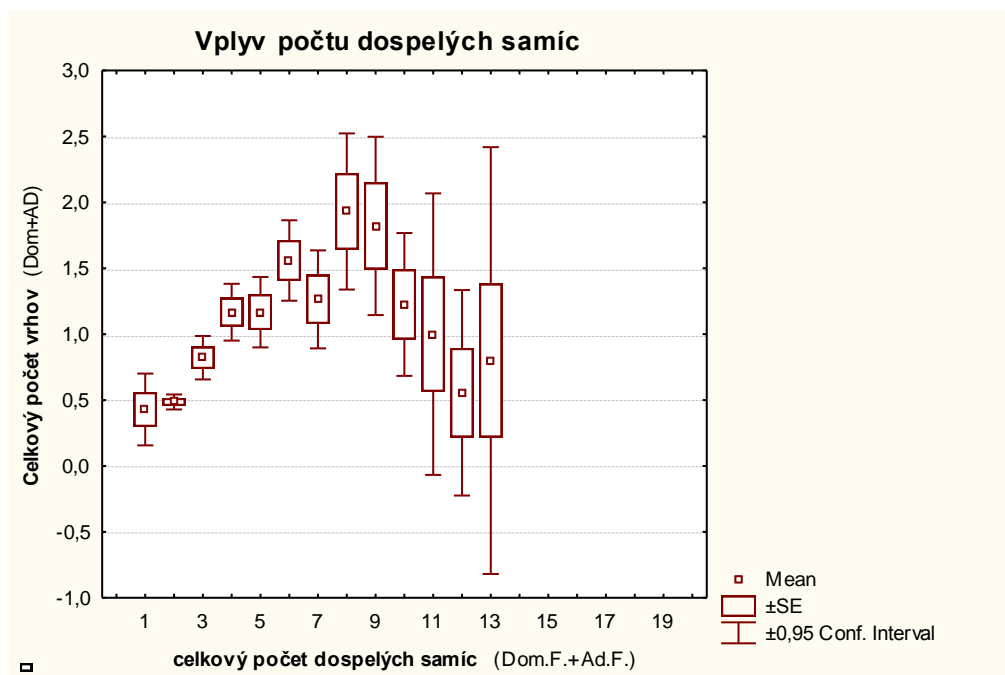
	Effect	d.f.	F	p
Intercept	Fixed	1	4,085	0,044
skupina	Random	77	1,802	0,000

sezóna	Fixed	3	32,129	0,000
In F (Dom+Ad)	Fixed	1	37,722	0,000
In M (Dom+Ad)	Fixed	1	1,237	0,266
In juv F	Fixed	1	4,021	0,045
In juv M	Fixed	1	2,926	0,087

Z upravenej analýzy opäť vyplýva, že na celkovú pôrodnosť v skupine za jeden mesiac má signifikantný vplyv sezóna a počet dospelých samíc (Dom.F.+Ad.F.). Závislosť celkovej pôrodnosti na týchto faktoroch znázorňuje obr.1 a obr.2.



obr.1: Vplyv sezóny na celkovú produkciu mláďat v skupine



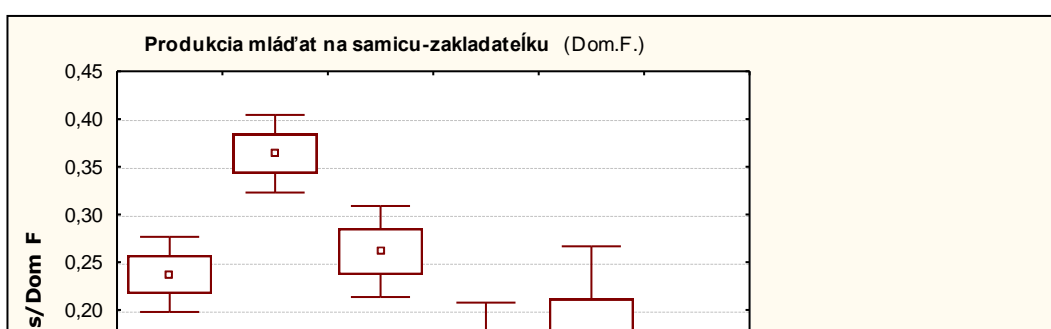
obr.2: Vplyv početnosti dospelých samíc (Dom.F.+Ad.F.) na celkovú produkcie mláďat v skupine

Následne bola celková produktivita mláďat vzťahnutá na samicu– zakladateľku (Litters/Dom.F) a použitá rovnaká analýza s rovnakými vysvetľujúcimi premennými (tab.3), Rozdelenie reziduálov je uvedené v Prílohe I (obr. 19).

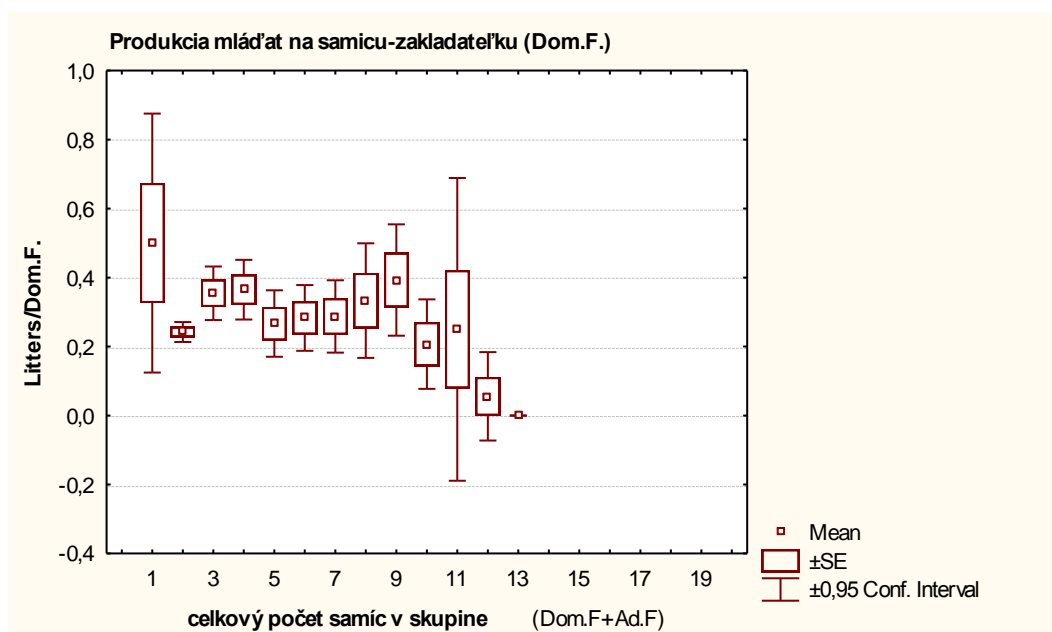
tab.3: Závislosť Litters/Dom.F. na skúmaných premenných.

	Effect	df	F	p
Intercept	Fixed	1	62,165	0,000
skupina	Random	77	2,418	0,000
sezóna	Fixed	3	17,684	0,000
vek skupiny	Fixed	1	21,811	0,000
In F (Dom+Ad)	Fixed	1	16,861	0,000
In M (Dom+Ad)	Fixed	1	0,307	0,579
In juv F	Fixed	1	0,253	0,615
In juv M	Fixed	1	1,611	0,205

Výsledok analýzy poukazuje na signifikantný vplyv sezóny, veku skupiny (kladná závislosť, regresný koeficient „estimate“ = 0,094) (obr.3) a vplyv celkového počtu samíc v skupine (záporná závislosť, regresný koeficient „estimate“ = -0,163) (obr.4).



obr.3: Vplyv veku skupiny na produkciu mláďat samice-zakladateľky (Dom.F.).

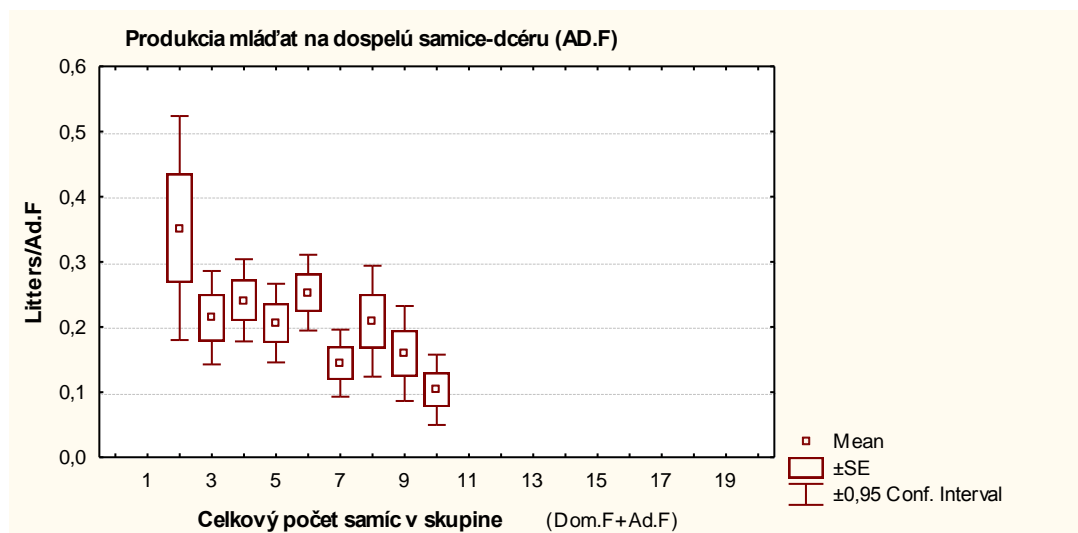


obr.4: Vplyv početnosti dospelých samíc (DomF+AdF) na produkciu mláďat samice-zakladateľky (Dom.F.).

Obdobne bola celková produktivita mláďat vzťahnutá i na dospelú samicu-dcéru (Litters/Ad.F), pričom bol zistený signifikantný vplyv sezóny a vplyv celkového počtu samíc v skupine (tab.4, obr.5).

tab.4: Závislosť Litters/Ad.F na skúmaných premenných.

	df	F	p
Intercept	1	28,682	0,000
sezóna	3	10,221	0,000
vek skupiny	1	1,628	0,203
ln F (Dom+Ad)	1	5,165	0,023
ln M (Dom+Ad)	1	1,329	0,249
ln juv F	1	0,861	0,354
ln juv M	1	0,475	0,491



obr.5: Vplyv početnosti dospelých samíc (DomF+AdF) na produkciu mláďat samice-dcéry (Ad.F).

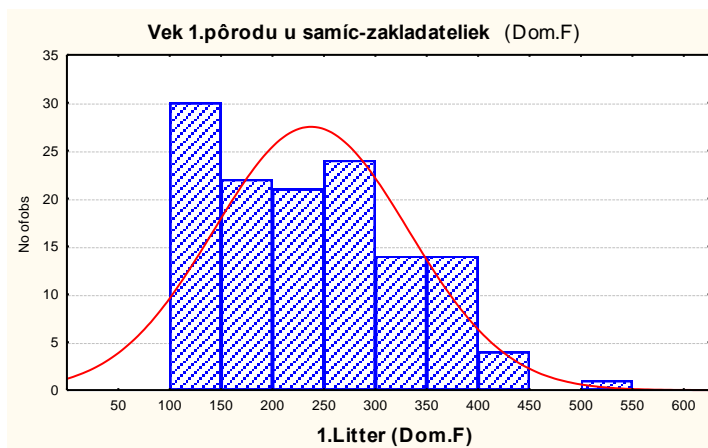
Na záver tejto analýzy bola spočítaná Spearmanova korelácia (tab.5) pre zistenie vzťahu medzi produktivitou samice-zakladateľky a produktivitou samice-dcéry (Litters/Dom.F & Litters/Ad.F).

tab.5: Výsledok Spearmanovej korelácie

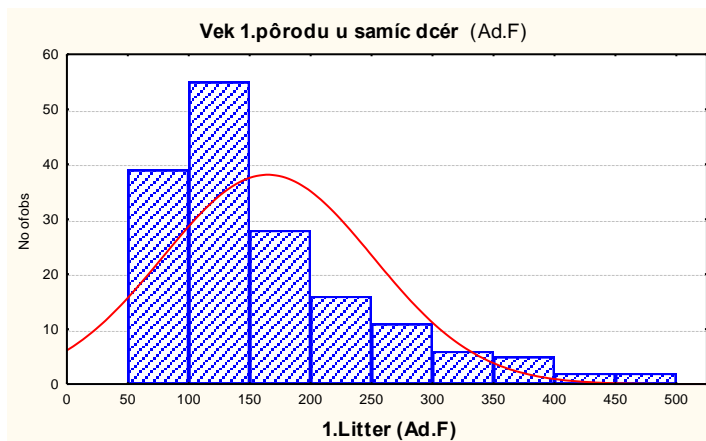
	Spearman	p-level
--	----------	---------

4.2. Analýza pohlavného dospievania samíc

Analýza pohlavného dospievania samíc bola uskutočnená jednoduchým porovnaním distribúcie veku prvého pôrodu dominantných samíc-zakladateľiek a u ich adultných dcér (obr.6 a obr.7).



obr.6: Distribúcia zapojenia sa do reprodukcie samíc-zakladateľiek. (min.= 100dní; max.= 535dní).



obr.7: Distribúcia zapojenia sa do reprodukcie samíc-dcér. (min.= 66dní; max.= 458dní).

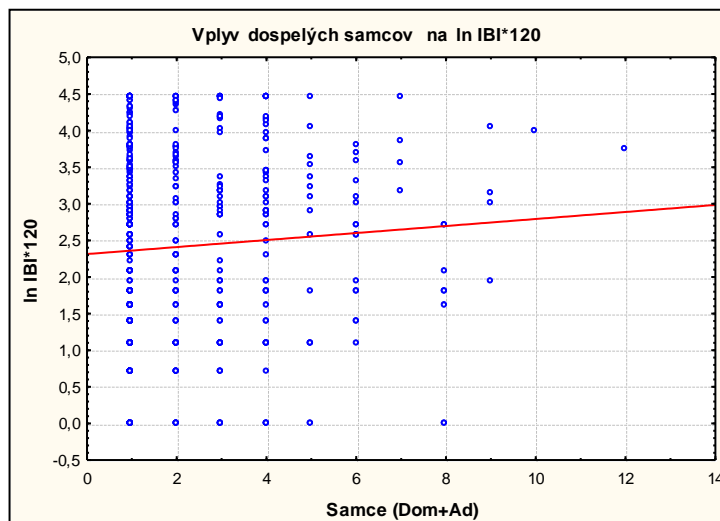
4.3. Analýza intervalov medzi pôrodmi

Analýza intervalov medzi pôrodmi pozostávala v overovaní vplyvu vybraných premenných následnými metódami: Spearmanova neparametrická korelácia, *General Linear Models (GLM)*, *Generalized Linear Models (GLZ)* a *Backward elimination* v GLZ. Ako prvá bola prevedená Spearmanova neparametrická korelácia, ktorej výsledky znázorňuje tab.6.

tab.6: Výsledok Spearmanovej korelácie

	Spearman	p-level
IBI*120 & status	0,181	0,000
IBI*120I*120 & poradie vrhu	0,075	0,058
IBI*120 & IBI	0,107	0,007
IBI*120 & postpartum	-0,091	0,023
IBI*120 & vek skupiny	0,258	0,000
IBI*120 & vek matky	-0,012	0,756
IBI*120 & M (Dom+Ad)	0,161	0,000
IBI*120 & F(Dom+Ad)	0,269	0,000
IBI*120 & Breed F	0,258	0,000
IBI*120 & váha matky	-0,101	0,017
korIBI120 & lveľkost vrhu	0,020	0,617
IBI*120 & operačný pomer pohlaví	-0,088	0,027
IBI*120 & all M (Dom+Ad+juv)	0,194	0,000
IBI*120 & all F (Dom+Ad+juv)	0,267	0,000
IBI*120 & celkový pomer pohlaví	-0,036	0,363

IBI*120 & celkový počet jedincov	0,251	0,000
IBI*120 & juv F	0,155	0,000
IBI*120 & juv M	0,146	0,000



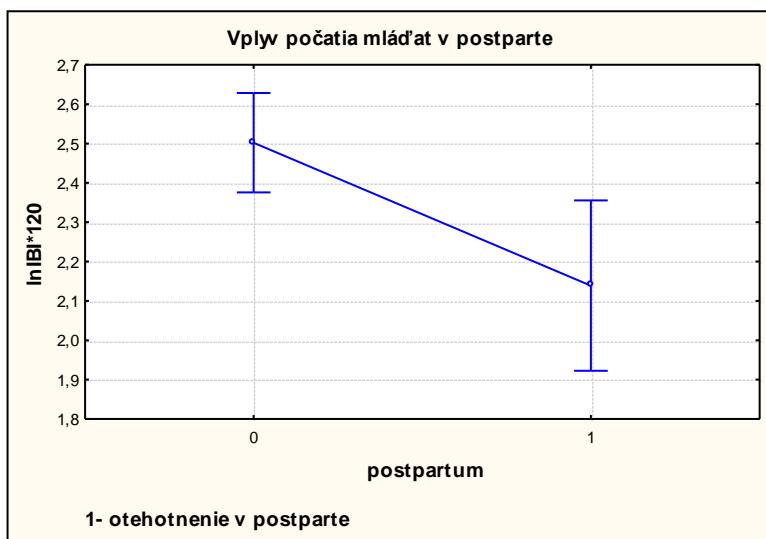
obr.8: Vplyv dospelých samcov na dĺžku intervalov medzi pôrodmi samíc

Po následnej, logaritmickej transformácii vysvetľujúcich premenných bola použitá metóda *General Linear Models* (GLM). Rozdelenie reziduálov pre tento model je uvedený v Prílohe I. (obr.20). Výsledky poukázali na signifikantný vplyv pôrodu v postparte (obr.9), sezóny (obr.10) a celkového počtu dospelých samíc na dĺžku intervalu medzi pôrodmi samíc (tab.7). I keď status samice vyšiel nesignifikantne obr.11 ukazuje, že tu je určitá slabá závislosť. Obrázok 12 vyjadruje vplyv počtu dospelých samíc v skupine (F (Dom+Ad)) na dĺžku intervalov medzi pôrodmi.

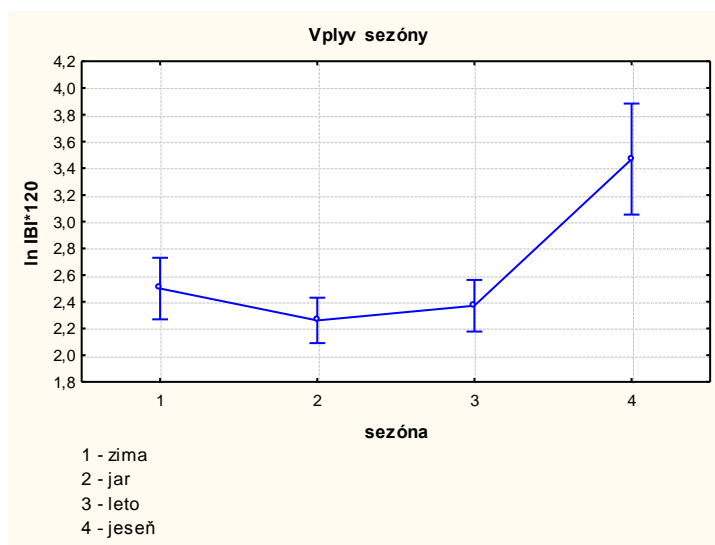
tab.7: Výsledok *General Linear Models*

	d.f.	F	p
Intercept	1	15,101	0,000
Status	2	0,875	0,418
Postpartum	1	3,890	0,049
Sezóna	3	7,531	0,000
In poradie vrhu matky	1	0,007	0,933
In vek skupiny	1	1,166	0,281
In vek matky	1	2,336	0,127
In M (Dom+Ad)	1	1,748	0,187
In F(Dom+Ad)	1	4,134	0,043
In Breed F	1	0,018	0,893
celkový pmer pohlaví	1	0,159	0,690
In veľkosť vrhu	1	0,843	0,359

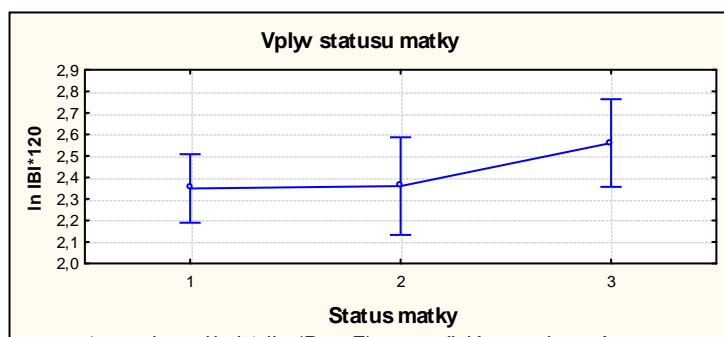
In juv F	1	0,002	0,962
In juv M	1	0,067	0,797



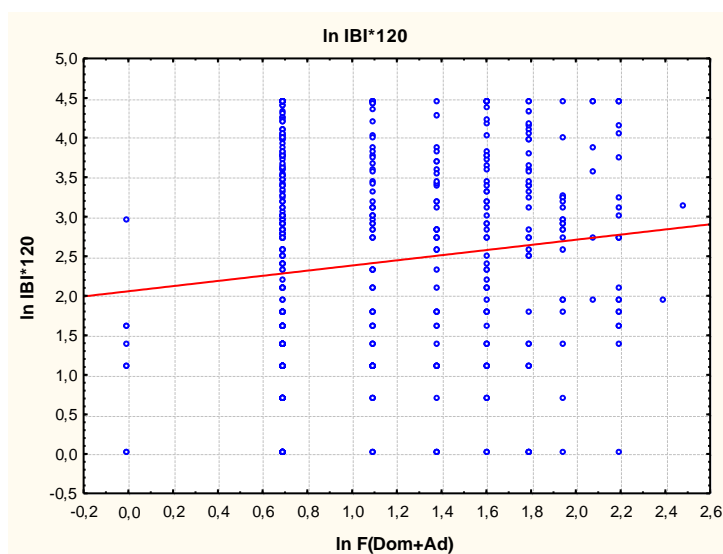
obr.9: Vplyv počatia v postparte na dĺžku intervalov medzi pôrodnami samíc.



obr.10: Vplyv sezóny na dĺžku intervalov medzi pôrodnami samíc



obr.11: Vplyv statusu matky na jej dĺžku intervalov medzi pôrodmi.



obr.12: Vplyv počtu dospelých samíc (Dom.+Ad) na dĺžku intervalov medzi pôrodmi.

Overenie týchto výsledkov metódou *Generalized Linear Models* (GLZ, normálne rozdelenie, identity link function) prinieslo rovnaké závery (tab.8) významnosti vplyvu analyzovaných premenných ako GLM. Následne bola použitá metóda *Backward elimination*,

ktorá umožňuje zjednodušenie modelu. Výsledok tejto procedúry je uvedený v tabuľke 9., kde sú prezentované výsledky tejto záverečnej analýzy.

tab.8: Výsledok celkového modelu v *Generalized Linear Models* (GLZ)

	Estimate	p
Intercept	3,468	0,000
status	0,072	0,528
status	0,120	0,243
postpartum	0,146	0,045
4season	-0,164	0,167
4season	-0,362	0,000
4season	-0,311	0,002
In poradie vrhu matky	0,013	0,932
In vek skupiny	0,134	0,272
In vek matky	-0,276	0,120
In M (Dom+Ad)	-0,164	0,179
In F(Dom+Ad)	0,437	0,039
In Breed F	0,028	0,891
celkový pomer pohlaví	0,059	0,685
In veľkosť vrhu	-0,127	0,351
In juv F	0,005	0,962
In juv M	0,028	0,793

tab.9: Výsledok *Backward elimination* v GLZ

	d.f.	F	p
Intercept	1	242,325	0,000
In F(Dom+Ad)	1	6,960	0,009
postpartum	1	1,749	0,187
sezóna	3	7,138	0,000
postpartum*sezóna	3	0,473	0,701

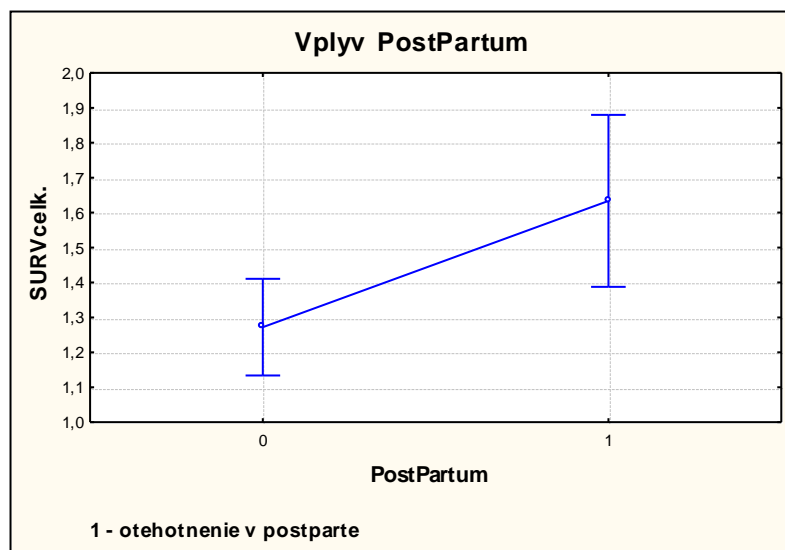
4.4. Analýza prežívania mláďat

Analýza počtu mláďat, ktoré dožili do jedného týždňa života (SURVcelk), bola prevedená metódou *General Linear Models* (GLM). Signifikantné prediktory, majúce vplyv na vysvetľovanú premennú, boli faktor počatie v postparte (obr.13) a faktor počet dospelých samcov (Dom.M+Ad.M) (tab.10). Modelom bolo vysvetlené 12,092 % variability v prežívaní mláďat ($F = 6,268$; $p < 0,001$). Obrázok 21.v Prílohe I znázorňuje rozdelenie reziduálov tejto analýzy.

tab.10: Výsledok *General Linear Models* v analýze počtu SURVcelk.

	d.f.	F	p
--	------	---	---

Intercept	1	56,599	0,000
PostPartum	1	4,206	0,041
status	2	0,075	0,928
sezóna	3	1,579	0,194
In poradie vrhu matky	1	0,177	0,674
In M (Dom+Ad)	1	36,615	0,000
In F (DOM+AD)	1	1,379	0,241
In Breed F	1	2,757	0,098



obr.13: Vplyv pôrodu v postparte na prežívanie mláďat.

Percentuálne vyjadrenie prežívania mláďat (SURVcelk) bolo analyzované Spearmanovou koreláciou. Faktory, ktoré vyšli ako významné sú zvýraznené v tabuľke 11.

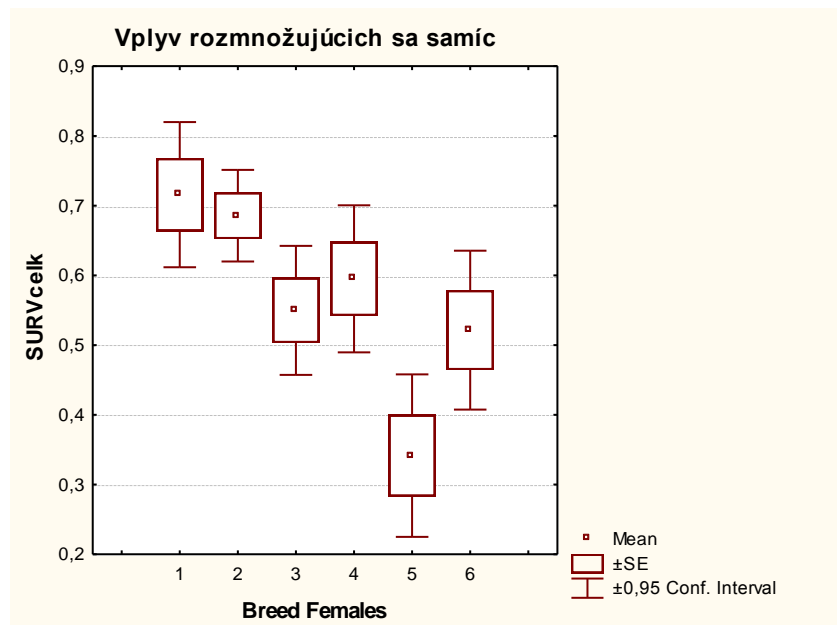
tab.11: Výsledok Spearmanovej korelácie.

	Spearman	p-level
SURVcelk & poradie vrhu	-0,015	0,739
SURVcelk & vek vrhu	-0,040	0,359
SURVcelk & Dom.M	-0,015	0,733
SURVcelk & Dom.F	0,118	0,007
SURVcelk & vek matky	-0,209	0,025
SURVcelk & Ad.M	0,129	0,003
SURVcelk & Ad.F	-0,105	0,016
SURVcelk & Breed F	-0,203	0,000
SURVcelk & InterbirthInterval	-0,077	0,099
SURVcelk & PostPartum	0,103	0,026
SURVcelk & váha matky	-0,059	0,220
SURVcelk & pomer pohlaví vo vrhu	0,106	0,016
SURVcelk & veľkosť vrhu	0,028	0,518
SURVcelk & operačný pomer pohlaví	0,250	0,000
SURVcelk & suma dospelcov (F+M)	-0,010	0,824
SURVcelk & all M (Dom+Ad+juv)	0,192	0,000
SURVcelk & all F (Dom+Ad+juv)	0,004	0,934
SURVcelk & celkový pomer pohlaví	0,266	0,000

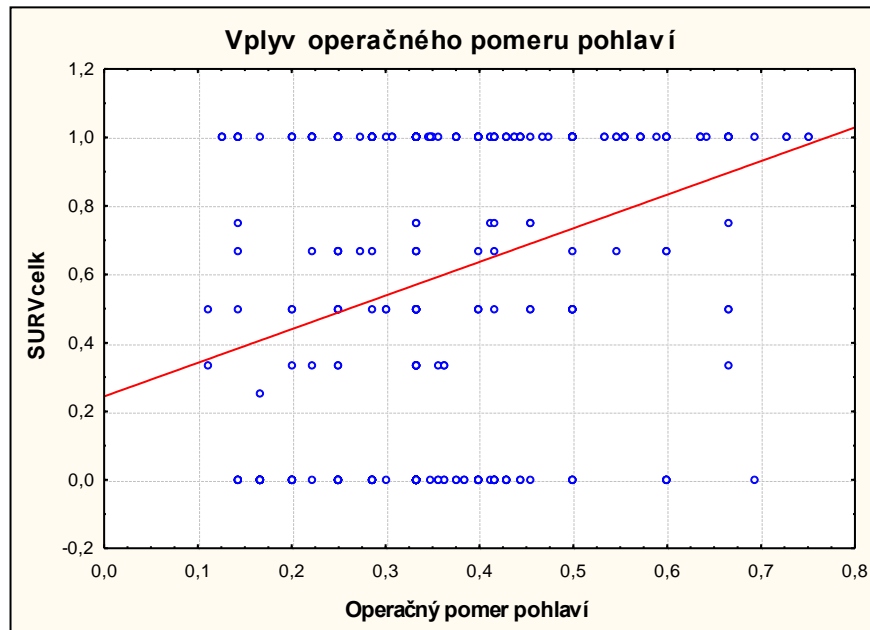
Z týchto faktorov, ktoré vyšli ako signifikantné v Spearmanovej korelácii, sa ale ako významné aj po Bonferroniho korekcii ($\alpha / 20$ tj. 0,0025) javia: počet rozmnožujúcich sa samíc (Breed F) (obr.14), operačný pomer pohlaví (obr.15), celkový počet samcov v skupine (Dom+Ad+juv) (obr.16) a celkový pomer pohlaví v skupine. Z kategoriálnych premenných analyzovaných Kruskal-Wallisovým testom (status samice a sezóna) (tab.12) po Bonferroniho korekcii obstál len faktor statusu samice (obr.17).

tab.12: Výsledok Kruskal-Wallisovho testu pre status samice ($p = 0,0006$) a pre sezónu ($p = 0,01$).

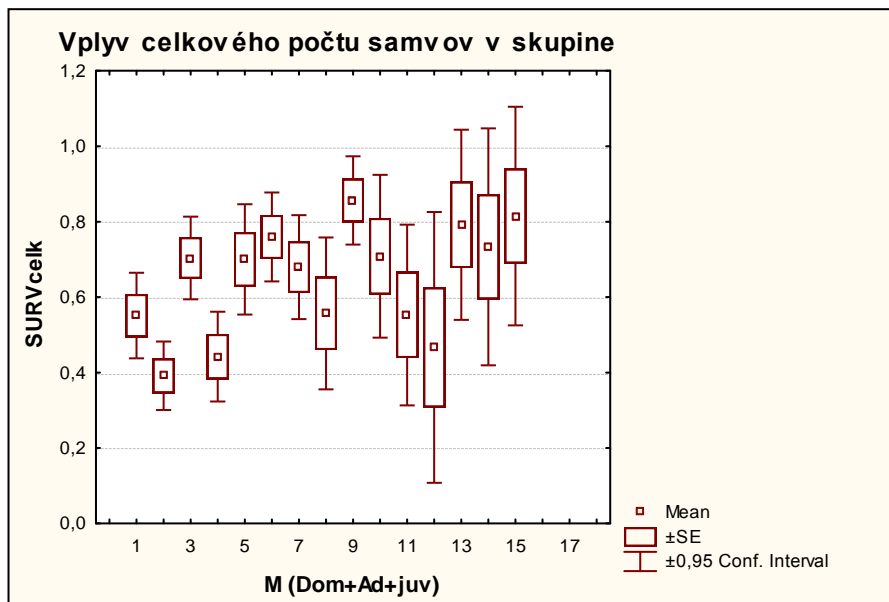
status	SURVcelk
1	0,667
2	0,595
3	0,461
Season	SURVcelk
1	31
2	40
3	44
4	53
5	67
6	71
7	74
8	73
9	50
10	16
11	4
12	3



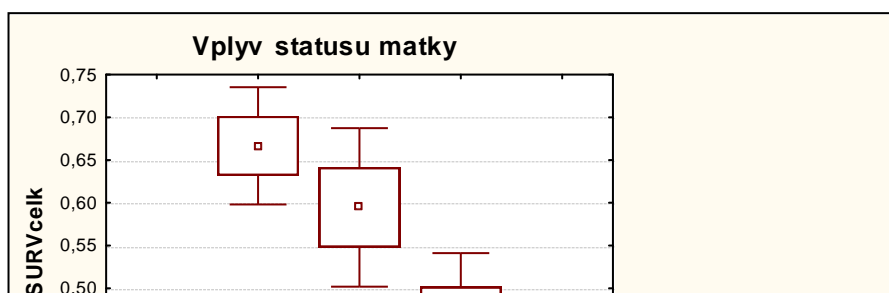
obr.14: Vplyv rozmnožujúcich sa samíc na percento mláďat dožitých jedného týždňa.



obr.15: Vplyv operačného pomeru pohlaví na percento mláďat dožitých jedného týždňa



obr.16: Vplyv celkového počtu samcov v skupine na percento mláďat dožitých jedného týždňa.



obr.17: Vplyv statusu matky na percento mláďat dožitých jedného týždňa.

4.5. Analýza mortality

tab.13: Tabuľka prežívania **samcov** v jednotlivých vekových kategóriach.

dni	males	alive	MalesDeath	Nat.Death	Unnat.Death	still alive	p(Nat.Mort.)	celk.mort.
30	1135	747	388	326	62	36	0,304	0,342
60	747	670	77	6	71	18	0,009	0,103
90	670	550	120	16	104	35	0,028	0,179
120	550	454	96	8	88	12	0,017	0,175
150	454	369	85	10	75	10	0,026	0,187
180	369	300	69	10	59	3	0,032	0,187
210	300	249	51	9	42	0	0,035	0,170
240	349	314	35	2	33	1	0,006	0,100
270	214	166	48	2	46	5	0,012	0,224
300	166	140	26	4	22	2	0,028	0,157
330	140	109	31	4	27	7	0,035	0,221
360	109	91	18	3	15	2	0,032	0,165
390	91	78	13	3	10	3	0,037	0,143
420	78	71	7	0	7	3	0,000	0,090
450	71	65	6	0	6	4	0,000	0,085
480	65	48	17	1	16	1	0,020	0,262
510	48	41	7	0	7	1	0,000	0,146
540	41	33	8	2	6	0	0,057	0,195
570	33	32	1	0	1	0	0,000	0,030

600	32	26	6	1	5	0	0,037	0,188
630	26	21	5	0	5	1	0,000	0,192
660	21	17	4	0	4	1	0,000	0,190
690	17	14	3	0	3	0	0,000	0,176
720	14	10	4	0	4	1	0,000	0,286
750	10	7	3	1	2	1	0,125	0,300
780	7	4	3	0	3	0	0,000	0,429
810	4	0	4	1	3	1	1,000	1,000

Na základe tabuliek prežívania bola vypočítaná pravdepodobnosť prirodzenej smrti a celková mortalita v jednotlivých vekových kategóriách, zvlášť pre samce (tab.13) a zvlášť pre samice (tab.14). V tabuľkách 13. a 14. je faktor zabitý v skupine priradený do kategórie prirodzenej smrti (Nat.Death). V prílohe I (tab.15 a tab.16) sú uvedené obdobné tabuľky prežívania jedincov s tým, že v nich je faktor zabitý v skupine súčasťou kategórie neprirodzená smrť (Unnat.Death). Celková priemerná mortalita je u samcov 0,162 (tj. 16,2 %). U samíc je táto celková priemerná mortalita 0,122 (tj. 12,2 %).

tab.14: Tabuľka prežívania **samíc** v jednotlivých vekových kategóriách.

dni	Fem.	alive	Fem.Death	Nat.Death	Unnat.Death	still alive	p(Nat.Mort.)	celk.mort.
30	1130	737	393	331	62	35	0,310	0,348
60	737	684	53	9	44	17	0,013	0,072
90	684	605	79	16	63	21	0,026	0,115
120	605	538	67	3	64	12	0,006	0,111
150	538	460	78	9	69	13	0,019	0,145
180	460	404	56	9	47	1	0,022	0,122
210	404	366	38	7	31	0	0,019	0,094
240	366	333	33	5	28	3	0,015	0,090
270	333	294	39	9	30	5	0,030	0,117
300	294	255	39	6	33	10	0,023	0,133
330	255	220	35	8	27	13	0,035	0,137
360	220	194	26	3	23	11	0,015	0,118
390	194	165	29	2	27	6	0,012	0,149
420	165	152	13	1	12	7	0,007	0,079
450	152	135	17	4	13	4	0,029	0,112
480	135	111	24	4	20	5	0,035	0,178
510	111	92	19	2	17	3	0,021	0,171
540	92	76	16	1	15	0	0,013	0,174
570	76	61	15	7	8	0	0,103	0,197
600	61	45	16	0	16	0	0,000	0,262

630	45	38	7	0	7	1	0,000	0,156
660	38	29	9	1	8	0	0,033	0,237
690	29	23	6	1	5	1	0,042	0,207
720	23	22	1	1	0	0	0,043	0,043
750	22	16	6	1	5	4	0,059	0,273
780	16	7	9	2	7	4	0,222	0,563
810	7	0	7	3	4	3	1,000	1,000

5 Diskusia

5.1. Produkcia mláďat v skupine

Celková produkcia mláďat je ovplyvnená najmä identitou skupiny. Niektoré, nové založené skupiny bodlinatiek sa vôbec nezačali rozmnožovať, prípadne došlo k agresívnym interakciám, čo svedčí o dôležitosti vytvorených vzťahov medzi jedincami v skupine. Z našich výsledkov vyplýva, že u skupín, ktoré sa rozmnožovali, má na celkovú produkciu mláďat vplyv sezóna, vek skupiny a počet dospelých samíc v skupine.

Vplyv sezóny je obtiažne interpretovať. S nástupom jesenných mesiacov dochádza takmer k štvornásobnému zníženiu celkového množstva pôrodov (obr.1). Tento efekt jednak môže spôsobovať vysoká produkcia mláďat v jarných a letných mesiacoch, ktorá sa následne odzrkadlí v zvýšenej početnosti jedincov v skupinách. V tejto súvislosti by mohlo dochádzať k vyhroteniu konkurenčných vzťahov medzi jedincami v skupine, teda k sociálnemu stresu. Ako je známe, stresové situácie zvyšujú hladiny glukokortikoidov, ktoré u samíc môžu viesť k potlačeniu sekrécie gonadotropínu a prerušiť vývoj oocyty pred oplodnením ako aj implantáciu zárodka po oplodnení (de Catanzaro a Macniven 1992). Alternatívne môžeme

usudzovať, že k poklesu celkovej produkcie mláďat v jesenných mesiacoch dochádza v dôsledku nástupu menej priaznivého obdobia roku. Podobný pokles reprodukcie v laboratórnych chovoch zaznamenali i Young (1976) a Vodičková (2000). V prírodnom prostredí je sezónne rozmnožovanie rodu *Acomys* spojené so striedajúcim sa obdobím sucha a dažďov, no za priaznivých podmienok s dostatkom potravy sa rozmnožujú v priebehu celého roka (Shargal et al. 2000, Fleming & Nicolson 2002). Naše bodlinatky sú pôvodom z veľmi suchých oblastí južného Egypta, kde sú zrážkové pomery behom roku minimálne. Konkrétne klimatické podmienky z lokality Abu Simbel (odkiaľ pochádza naša chovná kolónia) nemáme k dispozícii, no môžeme ich prirovnať k lokalite Asuán, kde je po celý rok priemerný, mesačný úhrn zrážok po celý 0mm (www.bbc.co.uk). Otázka, aké faktory spôsobujú sezónne rozmnožovanie *Acomys cahirinus* v prírodnom prostredí, je teda ešte stále nezodpovedaná. Keďže bol pokles reprodukcie pozorovaný i v laboratórnych podmienkach, kde je prirodzený svetelný cyklus narušovaný umelým osvetľovaním, nezdá sa pravdepodobné, že by za sezónne zmeny v produktivite mláďat bola zodpovedná fotoperiódá. Navyše, tento druh pochádza z oblastí v blízkosti rovníka, kde zmeny v dĺžke dňa nie sú výrazné a u mnohých hlodavcov (či už sezónne alebo asezónne sa rozmnožujúcich) obývajúcich oblasti pod 10° zemepisnej šírky bolo zistené, že zmena fotoperiódy nie je signálom pre načasovanie ich reprodukcie (Heideman a Bronson 1990, Bernard a Hall 1995). Ďalším faktorom, ktorý by mohol byť zodpovedný za sezónne výkyvy v produkcii mláďat, by mohla byť teplota. U *Acomys dimidiatus* v Izraeli sa javí, že rozmnožovanie tohto druhu je viazané na teplejšie obdobia roka (jar, leto), zatiaľ čo v chladných mesiacoch dochádza k poklesu produkcie mláďat (Schenbrod in verb.) Vzhľadom k tomu, že naše chovy sú zhruba od polovice októbra do polovice apríla vytápané, je ťažko rozhodnúť o vplyvu teploty na sezónny pokles produkcie mláďat.

Ďalším faktorom, ktorý mal významný vplyv na celkovú produkciu mláďat, bol vek skupiny. Tento výsledok nie je nijak prekvapivý pretože logicky môžeme očakávať, že s predlžujúcou sa dobou existencie skupiny (vekom skupiny) stúpa počet jedincov v skupine a teda i počet samíc, ktoré sa následne rozmnožujú, čo môže vyústiť do zvýšenia celkovej produktivity skupiny.

Kladný vplyv počtu dospelých samíc na celkovú produktivitu mláďat, opäť vyplýva z faktu, že čím viac samíc sa v skupine rozmnožuje, tým je i vyššia celková produktivita mláďat v skupine. Ako je zrejmé z obrázku 2, tento pozitívny trend sa už ale pri vysokých početnostiach samíc v skupine (9 a viac) zlomí.

Analýza celkovej produktivity mláďat vzťahujúcej na jednu samicu-zakladateľku dospela k významným vplyvom rovnakých faktorov ako analýza celkovej produkcie mláďat na skupinu za mesiac. Na obrázku 3 je vidieť, že so stúpajúcim vekom skupiny dochádza k povlnému poklesu celkovej produktivity mláďat, ale keďže vek samíc-zakladateľiek je korelovaný s dĺžkou existencie skupiny, je tento efekt skôr vyjadrením starnutia samíc.

Obdobná analýza vzťahujúca na samicu-dcéru už nepreukazuje vek skupiny ako významný faktor. Tu je zaujímavé porovnanie účinku celkového počtu dospelých samíc v skupine na celkovú produktivitu mláďat vzťahujúcu na samicu-zakladateľku a na samicu-dcéru. Porovnaním obrázkov 4 a 5 je vidieť, že produktivita samíc-dcér klesá výraznejšie so zvyšujúcim sa počtom dospelých samíc v skupine, než produktivita samíc-zakladateľiek. Z toho vyplýva, že zatiaľ čo samice-zakladateľky sú schopné obhájiť si svoj status a rozmnožovať sa i za vyššieho počtu dospelých samíc v skupine, rozmnožovanie samíc-dcér je už s nárastom počtu konkurentiek v skupine viac inhibované.

Záverečná Spearmanova korelácia porovnávajúca celkovú produkciu mláďat vzťahujúcu na samice-zakladateľku a na samicu-dcéru ukázala, že ak berieme do úvahy i skupiny, ktoré sa nerozmnožujú, sú tieto celkové produkcie vzťahujúce na DomF a na AdF asociované kladne.

Zaujímavým artefaktom tejto analýzy je, že vplyv samcov na celkovú produkciu mláďat vyšiel nesignifikantne.

5.2. Pohlavné dospievanie samíc

Z vynesení distribúcie veku prvého vrhu samíc (obr.6 a obr.7) vyplýva, že väčšina samíc bodlinatiek sa zapojuje do reprodukcie v rozsahu 100-150 dní života, no nie je ojedinelé ak sa do reprodukcie prvýkrát zapojí i samica v pokročilom veku. Tieto výsledky naznačujú, že šanca zapojenia sa do reprodukcie a rozmnožovania sa v skupine je medzi samicami distribuovaná približne rovnomerne, a že u tohto druhu nedochádza k vysokému reprodukčnému vychýleniu v prospech dominantných jedincov. Túto domnienku potvrdzuje i fakt, že mladé samice-dcéry sa vo väčšine prípadov zapájajú do reprodukcie krátko po pohlavnom dospení a na základe analýzy sa zdá pravdepodobné, že u samíc-dcér k inhibícii pohlavného dospievania zo strany matiek nedochádza.

5.3. Dĺžka intervalov medzi pôrodmi

Analýza dĺžky intervalov medzi pôrodmi rozmnožujúcich sa samíc prebiehala vo viacerých krokoch. Napríklad, Spearmanova korelácia poukázala okrem iného i na predĺžovanie intervalov medzi pôrodmi samíc v dôsledku zvyšujúceho sa počtu samcov v skupine (obr.8) a v dôsledku nižšieho postavenia (statusu) samice (obr.11). Následná analýza metódou *General Linear Models* však už signifikantnosť týchto faktorov nepreukázala. Tak ako *General Linear Models* tak aj metóda *Generalized Linear Models* poukázali na signifikantný vplyv sezóny, počtu dospelých samíc v skupine a postpartu. Z výsledkov vyplýva, že ak samica porodí v postparte zvyšuje sa tým pravdepodobnosť, že i následné počatie nastane v postparte tj. že medzi jej pôrodmi bude krátky interval (obr.9). Významnosť tohto faktoru už ale po použití metódy *Backward elimination* nebola signifikantná. Výsledná analýza teda potvrdila výsledky, ktoré vyplývali už z analýzy celkovej produkcie mláďat. Interval medzi pôrodmi samice sa v jesenných mesiacoch výrazne predlžuje (obr.10), čo znamená, že samica z nejakého dôvodu (početnosť skupiny, „nepriaznivé podmienky“) odloží ďalšie počatie mláďat. Predĺžovanie intervalov nastáva i v dôsledku zvyšovania počtu dospelých samíc v skupine.

5.4. Analýza prežívania mláďat

Počet mláďat, ktoré sa dožijú prvého týždňa života, je signifikante väčší ak samica tieto mláďatá porodila v postparte (obr.13). Prečo je tomu tak je ťažko objasniteľné. Počatie v postparte malo priaznivý (i keď slabý) vplyv aj na pravdepodobnosť skorého nasledujúceho pôrodu. Krátke intervaly medzi pôrodmi vypovedajú jednak o vysokej reprodukčnej zdatnosti samice, ktorá by mohla byť korelovaná i s určitými behaviorálnymi charakteristikami napomáhajúcimi úspešnému odchovu mláďat, a jednak o dobrej kondícii matky, ktorá zákonite pozitívne ovplyvňuje i kondíciu jej potomstva.

Rovnako zaujímavý je i výsledok, že počet mláďat dožitých jedného týždňa a celkové prežívanie mláďat je priaznivo ovplyvnené zvyšujúcim sa počtom dospelých samcov v skupine (obr.16). Je známe, že u *Acomys cahirinus* sa starostlivosť o potomstvo účastnia aj samce a doba ich zotrávania s mláďatami sa s vekom mláďat predlžuje, zatiaľ čo u samíc je konštantná (Dieterlen 1962, Porter et al. 1980, Makin a Porter 1984). Samce tak v skupinách bodlinatiek môžu predstavovať určitú sociálnu istotu a ich pozitívny vplyv na prežívanie mláďat by mohol súvisieť s ochranou ich potomstva pred infanticídou.

Z našich výsledkov ďalej vyplýva, že na celkové prežívanie mláďat má negatívny vplyv počet rozmnožujúcich sa samíc, čo podporuje zistenie Younga a kol. u surikat, že mláďatá sú ohrozené infanticídou zo strany samíc len v prípade ak sú tieto samice samy tehotné (Young et al. 2006).

Celkové prežívanie mláďat je významne ovplyvnené statusom samice. Mláďatá dominantných samíc-zakladateľiek majú signifikantne lepšie celkové prežívanie než mláďatá samíc-dcér, čo môže vyplývať z určitých výhod, ktoré majú dominantné jedince v skupine, alebo by to mohlo byť odrazom bohatších skúseností starších samíc v starostlivosti o mláďatá.

5.5. Analýza mortality

Mortalitné tabuľky boli pôvodne zhotovené za účelom zhodnotenia vplyvu zapojenia sa jedincov do reprodukcie na dĺžku ich života. Po spracovaní primárnych dát, sme ale zhodnotili, že takáto analýza nie je účelná, pretože zastúpenie prirodzenej mortality v skupinách bolo príliš nízke. Tento malý počet prípadov prirodzenej smrti je zapríčinený tým, že jedince, ktoré boli pokúšané alebo boli v zlej kondícii, boli zo skupín odoberané z dôvodu aby sa v skupine netrápili. Mortalitné tabuľky sú tak ilustráciou nášho chovu, zdravotného stavu jedincov a vekového zloženia skupín.

6 Záver

S nástupom jesenných mesiacov dochádza v našom chove bodlinatiek k útlmu rozmnožovania, klesá celková produktivita mláďat na skupinu a samice predlžujú svoj interval do nasledujúceho pôrodu. Či je za tento útlm zodpovedný niektorý z faktorov súvisiaci so zmenou sezóny, alebo či k nemu dochádza v dôsledku intenzívneho množenia v jarých a letných mesiacoch a následnej zvýšenej početnosti doprevádzanej vyhrotením konkurenčných vzťahov v skupinách, je diskutabilné. Pred vyslovením definitívneho záveru je preto nutné uskutočniť cieľový experiment, v ktorom faktor sezóna a faktor početnosť skupiny nebudú spolu korelované.

Počet dospelých samíc v skupine ovplyvňuje celkovú produktivitu mláďat a dĺžku intervalov medzi pôrodmi samíc, pričom rozmnožovanie samíc-zakladateľiek je na zvyšujúcu sa početnosť dospelých samíc menej citlivé ako rozmnožovanie sa mladých samíc-dcér. Zdá sa, že samice-zakladateľky sú zrejme schopné udržať si svoj status v skupine a rozmnožovať

sa i s nárastom počtu potencionálnych reprodukčných konkurentiek. Túto hypotézu potvrdzuje i zistenie, že i keď u samíc dochádza so zvyšujúcim sa počtom dospelých samíc v skupine k predlžovaniu intervalov medzi pôrodmi, medzipôrodové intervaly samíc-zakladateľiek bývajú zvyčajne kratšie než medzipôrodové intervaly samíc-dcér a ich mláďatá aj celkovo lepšie prežívajú.

U samíc, ktoré počali mláďatá v postpare (do 41 dní od predchádzajúceho pôrodu) bol interval do nasledujúceho pôrodu kratší a počet ich mláďat, ktoré sa dožili jedného týždňa bol vyšší. Celkové prežívanie mláďat bolo v skupinách negatívne ovplyvnené stúpajúcim počtom rozmnožujúcich sa samíc, no prekvapivo zvyšujúci sa počet samcov pozitívne ovplyvnil tak ako celkové prežívanie mláďat tak i ich dožitie sa prvého týždňa života. Rola samcov v skupinách tak bude pravdepodobne oveľa významnejšia než sme predpokladali. Výsledky je opäť potrebné doplniť o ďalšie ciele experimenty, v ktorých okrem iného otestujem i vplyv samcov na pohlavné dospievanie samíc-dcér keďže zo strany matiek nedochádzalo k jeho potlačeniu.

7 Literatúra

1. Abbott D.H., Saltzman W., SchultzDarken N.J. & Smith T.E. 1997. Specific neuroendocrine mechanisms not involving generalized stress mediate social regulation of female reproduction in cooperatively breeding marmoset monkeys. *Annals of the New York Academy of Science* **807**: 219-238.
2. Alibhai S. K. 1985. Effects of diet on reproductive performance of the Bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Journal of Zoology* **205**: 445-452.
3. Baddaloo E. G. Y. & Clulow F. V. 1981. Effects of the male growth, sexual maturation, and ovulation of young female meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Canadian Journal of Zoology* **59**: 415-421.
4. Barome P.-O., Lymberakis P., Monnerot M. & Gautun J.-C. 2001. Cytochrome *b* sequences reveal *Acomys minous* (Rodentia, Muridae) paraphyly and answer the

- question about the ancestral karyotype of *Acomys dimidiatus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **18**(1): 37-46.
5. Barome P.-O., Monnerot M. & Gautun J.-C. 1998. Intrageneric phylogeny of *Acomys* (Rodentia, Muridae) using mitochondrial gene cytochrome *b*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**(3): 560-566.
 6. Barome P.-O., Monnerot M. & Gautun J.-C. 2000. Phylogeny of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) based on the cytochrome *b* mitochondrial gene: implications on taxonomy and phylogeography. *Mammalia* **64**(4): 423-438.
 7. Bates P. J. J. 1994. The distribution of *Acomys* (Rodentia: Muridae) in Africa and Asia: Ecology, physiology, and systematics. *Israel Journal of Zoology* **40**: 199-214.
 8. Bedrak E., Samoilloff V. & Finkelstein Z. 1971. Testosterone biosynthesis in the desert mouse, *Acomys cahirinus*. *Journal of Endocrinology* **51**: 7-16.*
 9. Bennett N. C. 1994. Reproductive suppression in social *Cryptomys damarensis* colonies: a lifetime of socially-induced sterility in male and females (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology* **234**: 25-39.
 10. Bennett N. C., Jarvis J. U. M., Millar R. P. Sasano H. & Ntshinga K. V. 1994. Reproductive suppression in eusocial *Cryptomys damarensis* colonies: socially-induced infertility in females (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology* **233**: 617-630.
 11. Berger P. J., Negus N. C., Sanders E. H. & Gardner P.D. 1981. Chemical triggering of reproduction in a natural population of *Microtus montanus*. *Science* **214**: 69-70.
 12. Bernard R. T. F. & Hall J. 1995. Failure of the estrous cycle and spermatogenesis to respond to day length in a subtropical African rodent, the pouched mouse (*Saccostomus campestris*). *Biology of Reproduction* **52**:1291-1295.
 13. Bezhan 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**: 1078-1084.
 14. Bilenca D. N., Cittadino E. A. & Kravetz F. O. 1995. Influencia de la actividad de *Cavia aperea* sobre la estructura del habitat y la distribución de *Akodon azarae* y *Oryzomys flavescens* (Rodentia: Caviidae, Muridae) en borders de cultivos de la región pampeana (Argentina). *Iheringia Série Zoologia* **79**: 67-75.
 15. Boutin S. 1990 ak nie taj vyhodit'. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 203-220.

16. Bradford D. F. 1975. The effects of an artificial water supply on free-living *Peromyscus truei*. *Journal of Mammalogy* **56**: 705-707.
17. Brant C. L., Schwab T. M., Vandenberg J. G., Schaefer R. L. & Solomon N. G. 1998. Behavioral suppression of female pine voles after replacement of the breeding male. *Animal Behaviour* **55**: 615-627.
18. Breed W. G. 1990. Comparative studies on the timing of reproduction and foetal number in six species of Australian rodents (Muridae: Hydromyinae). *Journal of Zoology* **221**: 1-10.
19. Bronson F. H. 1989. Mammalian Reproductive biology. Pp 1-325. University of Chicago Press, Chicago.*
20. Broza M. & Nevo E. 1994. Selective land snail predation by the spiny mouse *Acomys cahirinus*, in Nahal Oren, Mt. Camel Israel. *Israel Journal of Zoology* **40**: 173-176.
21. Brunjes P. C. 1990. The precocial mouse, *Acomys cahirinus*. *Psychobiology* **18**(3): 339-350.
22. Cameron G. N. & Eshelman B. D. 1996. Growth and reproduction of hispid cotton rats (*Sigmodon hispidus*) in response to naturally occurring levels of dietary protein. *Journal of Mammalogy* **77**: 220-231.
23. Carlson L. L., Zimmermann A. & Lynch G. R. 1989. Geographic differences for delay of sexual maturation in *Peromyscus leucopus*: effects of photoperiod, pinealectomy, and melatonin. *Biology of Reproduction* **41**: 1004-1013.
24. Case T. J. 1978. Endothermy and parental care in the terrestrial vertebrates. *The American Naturalist* **112**: 861-874.*
25. Catzeflis F. M., Dickerman A. W., Michaux J. & Kirsch J. A. W. 1993. DNA hybridization and rodent phylogeny. Vol.2. Placentals. Pp. 159-172. in Szalay F. S., Novacek M. J. & McKenna M. C. eds. *Mammal phylogeny*. Springer-Verlag, New York.*
26. Chevret P. & Hänni C. 1994. Systematics of the spiny mouse (*Acomys*: Muroidea): Molecular and biochemical evidence. *Israel Journal of Zoology* **40**: 247-254.
27. Christian D. P. 1979. Comparative demography of two Namib Desert rodents: responses to the provision of supplementary water. *Journal of Mammalogy* **60**: 679-690.
28. Cittadino E. A., De Carli P., Busch M. & Kravetz F. O. 1994. Effects of food supplementation on rodents in winter. *Journal of Mammalogy* **75**: 446-453.
29. Clutton-Brock T. H. 1998. Reproductive skew, concession and limited control. *Trends in Ecology & Evolution* **13**(7): 288-292.

30. Conaway Ch. 1971. Ecological adaptation and mammalian reproduction. *Biology of Reproduction* **4**: 239-247.*
31. Coopersmith C.B. & Lenington S. 1996. The relationship between pregnancy block and infanticide in house mice (*Mus musculus domesticus*) during lactational pregnancy. *Behaviour* **133**: 1023-1050.
32. Creel S. 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(9):491-497.
33. de Catanzaro D. & Macniven E. 1992. Psychogenic pregnancy disruptions in mammals. *Neuroscience and Biobehavioral reviews* **16**(1): 43-53.
34. de Catanzaro D. & Murji T. 2004. Inseminated female mice (*Mus musculus*) investigate rather than avoid novel males that disrupt pregnancy, but sires protect pregnancy. *Journal of Comparative Psychology* **118**(3): 251-257.
35. Degen A. A., Khokhlova I. S., Kam M & Snider I. 2004. Water budget during reproduction in female common spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Journal of Mammalogy* **85**(6): 1106-1110.
36. Denys C., Gautun J.-C., Tranier M. & Volobouev V. 1994. Evolution of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) from dental and chromosomal patterns. Israel. *Israel Journal of Zoology* **40**: 215-246.
37. Denys C., Michaux J., Petter F., Aguilar J. P. & Jaeger J. J. 1992. Molar morphology as a clue to the phylogenetic relationship of *Acomys* to the Murinae. *Israel Journal of Zoology* **38**: 253-262.
38. Derting T. L. & Cranford J. A. 1988. Influence of photoperiod on postnatal growth, sexual development, and reproduction in a semifossorial microtine, *Microtus pinetorum*. *Canadian Journal of Zoology* **67**: 937-941.
39. DeVries A.C., Glasper E.R. & Delition C.E. 2003. Social modulation of stress responses. *Physiology & Behavior* **79**: 399-407.
40. Dewsbury D. A. & Hodges A. W. 1987. Copulatory behavior and related phenomena in spiny mice (*Acomys cahirinus*) and hopping mice (*Notomys alexis*). *Journal of Mammalogy* **68**(1): 49-57.
41. Dieterlen F. 1962. Geburt und Geburtschilfe bei der Stachelmaus (*Acomys cahirinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **19**: 191-222.
42. Dobson F. S. & Kjelgaard J. D. 1985. The influence of food resources on life-history in Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **63**: 2105-2109.

43. Dobson F. S. 1995. Regulation of population size: evidence from Columbian ground squirrels. *Oecologia* **102**: 44-51.
44. Dodge J. C., Kristal M. B. & Badura L. L. 2002. Male-induced estrus synchronisation in the female Siberian hamster (*Phodopus sungorus sungorus*). *Physiology & Behavior* **77**: 227-231.
45. Dubois J.-Y. F., Catzeflis F. M. & Beintema J. J. 1999. The phylogenetic position of "Acomyinae" (Rodentia, Mammalia) as sister group of a Murinae + Gerbillinae clade: evidence from the nuclear ribonuclease gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**(1): 181-192.
46. Duquette L. S & Millar J. S. 1995. The effect of supplemental food on life-history traits and demography of a tropical mouse *Peromyscus mexicanus*. *The Journal of Animal Ecology* **64**: 348-360.
47. Duquette L. S. & Millar J. S. 1995. Reproductive response of a tropical mouse, *Peromyscus mexicanus*, to changes in food availability. *Journal of Mammalogy* **76**: 596-602.
48. Ellerman J. R. 1941. The families and genera of living rodents. Vol. 2, pp. 269-275. British Museum (Natural History), London.*
49. Ellerman J. R. 1949. The families and genera of living rodents. Vol. 3, part 1, p.272. British Museum (Natural History), London.*
50. Faulkes Ch. G. & Bennett N. C. 2001. Family values: group dynamics and social control of reproduction in African mole-rats. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(4):184-190.
51. Féron Ch. & Gheusi G. 2003. Social regulation of reproduction in the female mound-builder mouse (*Mus spicilegus*). *Physiology & Behavior* **78**: 717-722.
52. Fitzgerald B. P. & McManus C. J. 2000. Photoperiodic versus metabolic signals as determinants of seasonal anestrus in the mare. *Biology of Reproduction* **63**: 335-340.
53. Fleming P. A. & Nicolson S. W. 2002. Opportunistic breeding in the Cape spiny mouse (*Acomys subspinosus*). *African Zoology* **37**(1): 101-105.
54. Fritzsche P., Riek M. & Gattermann R. 2000. Effects of social stress on behavior and corpus luteum in female golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Physiology & Behavior* **68**: 625-630.
55. Galante M. L. & Cassini M.H. 1994. Seasonal variation of a cavy population in the pampa region, east-central Argentina. *Mammalia* **58**: 549-556.

56. Galindo-Leal C. & Krebs C. J. 1998. Effects of food abundance on individuals and populations of the rock mouse (*Peromyscus difficilis*). *Journal of Mammalogy* **79**: 1131-1142.
57. Gerlach G. & Bartman S. 2002. Reproductive skew, costs, and benefits of cooperative breeding in female wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Behavioral Ecology* **13**: 408-418.
58. Gustafsson T., Anderson B. & Westlin L. 1980. Reproduction in a laboratory colony of bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Canadian Journal of Zoology* **58**: 1016-1021.
59. Hamilton G. D. & Bronson F. H. 1985. Food restriction and reproductive development in wild house mice. *Biology of Reproduction* **32**: 773-778.
60. Hänni C., Laudet V., Barriel V. & Catzeflis F. M. 1995. Evolutionary relationships of *Acomys* and other murids (Rodentia, Mammalia) based on complete 12S rRNA mitochondrial gene sequences. *Israel Journal of Zoology* **41**: 131-146.
61. Havelka M. A. & Millar J.S. 2004. Maternal age drives seasonal variation in litter size of *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* **85**(5): 940-947.
62. Heideman P. D. & Bronson F. H. 1990. Photoperiod, melatonin secretion and sexual maturation in a tropical rodent. *Biology of Reproduction* **43**: 745-750.
63. Heideman P. D. & Bronson F. H. 1993. Sensitivity of the Syrian hamster (*Mesocricetus auratus*) to amplitude and rates of photoperiodic change typical of the tropics. *Journal of Biological Rhythms* **8**: 113-127.
64. Honacki J. H., Kinman K. E. & Koepl. 1982. „Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference“. Allen Press Inc., and The Association of Systematics Collections, Lawrence, KS.*
65. Hubbs A. H. & Boonstra R. 1997. Population limitation in Arctic ground squirrels: effects of food and predation. *The Journal of Animal Ecology* **66**: 527-541.
66. Jackson C. & Bernard R. T. F. 1999. Short day alone does not inhibit spermatogenesis in the seasonally breeding four-striped field mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Biology of Reproduction* **60**: 1320-1323.
67. Jackson C. & Bernard R. T. F. 2001. Gender differences in the inhibitory effects of reproduction in ambient temperature and a reduction in food quantity on reproduction in the Southern African rodent, *Rhabdomys pumilio*. *Reproduction* **122**: 385-395.
68. Jackson C. & Bernard R. T. F. 2005. Effects of supplementary food on the winter inhibition of reproduction in male and female four-striped field mice (*Rhabdomys pumilio*). *Reproduction Fertility and Development* **17**(4): 393-400.

69. Jarvis J. U. M. & Bennett N. C. 1993. Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **33**: 353-360.
70. Jarvis J. U. M., O'Riain M. J., Bennett N. C. & Sherman P. W. 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology & Evolution* **9**: 47-51.
71. Jemiolo B. & Novotny M. 1993. The long-term effects of a urinary chemosignals on reproductive fitness in female mice. *Biology of Reproduction* **48**: 926-929.
72. Jemiolo B. 1987. Male-related activation of reproduction in adult female European pine voles (*Pitymys subterraneus*). *Journal of Mammalogy* **68**(3): 714-717.
73. Johnson R. A. & Cant M. A. 1999. Reproductive skew and the threat of eviction: a new perspective. *Proceeding of the Royal Society of London* **266**: 275-279.
74. Jonsson P. & Silverin B. 1997. The estrous cycle in female wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and the influence of the male. *Annales Zoologici Fennici* **34** (3): 197-204.
75. Keller L. & Reeve H. K. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends in Ecology & Evolution* **9**: 98-103.
76. Kenney A. M., Evans R. L. & Dewsbury D. A. 1977. Postimplantation pregnancy disruption in *Microtus ochrogaster*, *Microtus pennsylvanicus*, and *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Reproduction and Fertility*. **49**::365–367.
77. Korn H. & Taitt M. J. 1987. Initiation of early reproduction in a population of *Microtus townsendii* (Rodentia) with the secondary plant compound 6-MBOA. *Oecologia* **71**: 593-596.
78. Kraus C. & Rödel H. G. 2004. Where have all the cavies gone? Causes and consequences of predation by the minor grison on a wild cavy population. *Oikos* **105**: 489-500.
79. Kraus C., Trillmich F. & Kunkele J. 2005. Reproduction and growth in a precocial small mammal, *Cavia magna*. *Journal of Mammalogy* **86**(4): 763-772.
80. Kronfeld-Schor N. & Dayan T. 1999. The dietary basis for temporal partitioning: food habits of coexisting *Acomys* species. *Oecologia* **121**: 123-128.
81. Künkele J. & Trillmich F. 1997. Are precocial young cheaper? Lactation energetics in the guinea pig. *Physiological Zoology* **70**: 589-596.
82. Lack D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, Oxford.*

83. Le Roux V., Chapuis J-L., Frenot Y. & Vernon P. 2002. Diet of the house mouse (*Mus musculus*) on Guillou Island, Kerguelen archipelago, Subantarctic. *Polar Biology* **25**: 49-57.
84. Lofts B. 1970. Animal photoperiodism. Edward Arnold Series, London, United Kingdom.*
85. Ma W., Miao Z. & Novotny M. V. 1999. Induction of estrus in grouped female mice (*Mus domesticus*) by synthetic analogues of preputial gland constituents. *Chemical Senses* **24**: 289-293.
86. Macholán M., Zima J., Červená A. & Červený J. 1995. Karyotype of *Acomys cilicicus* Spitzenberger, 1978 (Rodentia: Muridae). *Mammalia* **59**(3): 397-402.
87. Mahady S. & Wolff J. O. 2002. A field test of the Bruce effect in the monogamous prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **52**::31–37.
88. Makin J. W. & Porter R. H. 1984. Paternal behavior in the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Behavioral and Neural Biology* **41**: 135-151.
89. Mallory F. F., Elliott J. R. & Brooks R. J. 1981. Changes in body size in fluctuating populations of the collared lemming: age and photoperiod influence. *Canadian Journal of Zoology* **59**: 174-182.
90. Marchlewska-Koj A. 1997. Sociogenetic stress and rodent reproduction. *Neuroscience and Behavioral Reviews* **21**: 699-703.
91. Martin-Dennis G. & Peitz B. 1981. Development of the adult pelage in normal and hormone-injected spiny mice (*Acomys cahirinus*). *The Journal of Experimental Zoology* **218**: 381-386.
92. Maruna P. 2002. Stres. Pp.197-207 in Nečas E. ed. *Obecná patologická fyziologie*. Praha, Karolinum.
93. Maswanganye K. A., Bennett N. C., Brinders J. & Cooney R. 1999. Oligospermia and azoospermia in non-reproductive male Damaraland mole-rats *Cryptomys damarensis* (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology* **248**: 411-418.
94. McAdam A. G. & Millar J. S. 1999. Dietary protein constraint on age at maturity: an experimental test with wild deer mice. *The Journal of Animal Ecology* **68**(4): 733-740.
95. Mertice M. C., Cheryl A. S. & Bennett G. G. 1986. Reproductive life history correlates of early and late sexual maturation in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Animal Behaviour* **34**: 551-560.

96. Mertice M. C., Moghaddas M. & Bennett G. G. 2002. Age at first mating affects parental effort and fecundity of female Mongolian gerbils. *Animal Behaviour* **63**: 1129-1134.
97. Michael A.E., Thurston L.M. & Rae M.T. 2003. Glucocorticoid metabolism and reproduction: a tale of two enzymes. *Reproduction* **126**: 425-441.
98. Michaux J., Reyes A. & Catzeflis F. 2001. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents. *Molecular Biology and Evolution* **18**(11): 2017-2031.
99. Mihok S. 1981. Chitty's hypothesis and behaviour in subarctic red-banked voles *Clethrionomys gapperi*. *Oikos* **36**: 281-295.*
100. Millar J. S. & Innes D. G. L. 1985. Breeding by *Peromyscus maniculatus* over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology* **63**: 124-129.
101. Muteka S. P., Chimimba C. T. & Bennett N. C. 2005. Reproductive photoresponsiveness in *Aethomys ineptus* and *Aethomys namaquensis* (Rodentia: Muridae) from southern Africa. *Journal of Zoology* **268**: 225-231.
102. Muteka S. P., Chimimba C. T. & Bennett N. C. 2006. Reproductive seasonality in *Aethomys namaquensis* (Rodentia: Muridae) from southern Africa. *Journal of Mammalogy* **87**: 67-74.
103. Neal B. R. 1986. Reproductive characteristics of African small mammals. *Cimbebasia* **8**: 113-127.*
104. Negus N. C. & Berger P. J. 1977. Experimental triggering of reproduction in a natural population of *Microtus montanus*. *Science* **196**: 1230-1231.
105. 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**: 473-477.
106. Nelson R. J., Frank D., Smale L. & Willoughby S. B. 1989. Photoperiod and temperature affect reproductive and non-reproductive functions in male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Biology of Reproduction* **40**: 226-232.
107. Nevo E. 1985. Genetic differentiation and speciation in spiny mouse, *Acomys*. *Acta Zoologica* **170**: 131-136.
108. Partridge L. & Harvey P. H. 1985. Costs of reproduction. *Nature* **316**: 20.
109. Payman B. C. & Swanson H. H. 1980. Social influence on sexual maturation and breeding in the female Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Animal Behaviour* **28**: 528-535.

110. Peitz B. 1981. The oestrous cycle of spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Journal of Reproduction and Fertility* **61**: 453-459.
111. Pinter A. J. & Negus N. C. 1965. Effects of nutrition and photoperiod on reproductive physiology of *Microtus montanus*. *American Journal of Physiology* **208**: 633-638.*
112. Porter R. H. & Doane H. M. 1978. Studies of maternal behavior in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **47**: 225-235.
113. Porter R. H. 1976. Sex-differences in the agonistic behavior of spiny-mice (*Acomys cahirinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **40**: 100-108.
114. Porter R. H., Cavallaro S. A. & Moore J. D. 1980. Developmental parameters of mother-offspring interactions in *Acomys cahirinus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **53**: 153-170.
115. Promislow D. E. L. & Harvey P. H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology* **220**: 417-437.
116. Randall J. A. 1993. Behavioural adaptations of desert rodents (Heteromyidae). *Animal Behaviour* **45**: 263-287.
117. Ray J., Sapolsky R., 1992. Styles of male social behavior and their endocrine correlates among high-ranking wild baboons. *American Journal of Primatology* **28**: 231-250.*
118. Read A. F. & Harvey P. H. 1989. Life history differences among eutherian radiation. *Journal of Zoology* **219**: 329-353.
119. Reeve H. K. 2000. A transactional theory of within-group conflict. *The American Naturalist* **155**: 365-382.
120. Reiter R. J. & Follett B. K. 1980. Seasonal reproduction in higher vertebrates. Progress in reproductive biology 5. Karger, Basel, Switzerland.*
121. Rickard C. A. & Bennett N. C. 1996. Recrudescence of sexual activity in a reproductively quiescent colony of the Damaraland mole-rat, by the introduction of an unfamiliar and genetically unrelated male – case of incest avoidance in “queenless” colonies. *Journal of Zoology* **241**: 185-202.
122. Rogovin K. A. 1985. A comparative analysis of behaviour in supergeneric groups of jerboas (Rodentia: Dipodidae). *Zoologicheskii Zhurnal* **64**: 1702-1711.*
123. Rogovin K., Randall J.A., Kolosova I. & Moshkin M. 2003. Social correlates of stress in adult males of the great gerbil, *Rhombomys opimus*, in areas of high and low population densities. *Hormones and behavior* **43**: 132-139.
124. Rood J. P. 1972. Ecological and behavioural comparisons of three genera of Argentina caviés. *Animal Behaviour Monographs* **5**: 1-83.*

125. Roof D. A. 2002. Life history evolution. Sinauer Associates. Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts.*
126. Sachser N. & Lisk C. 1989. Social stress in guinea pig. *Physiology & Behavior* **46**: 137-144.
127. Saltzman W., Ahmed S., Fahimi A., Wittwer D. J. & Wegner F. H. 2006. Social suppression of female reproductive maturation and infanticidal behavior in cooperatively breeding Mongolian gerbils. *Hormones and Behavior* **49**: 527- 537.
128. Sapolsky R. M., Romero L. M. & Munck A. U. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? *Endocrine reviews* **21**: 55-89.
129. Sarich V. M. 1985. Rodent macromolecular systematics. Pp. 423-452 in Luckett W. P. & Hartenberger J.-L. eds. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. Plenum Press. New York.
130. Sawrey D. K. & Dewsbury D. A. 1985. Control of ovulation, vaginal estrus, and behavioural receptivity in voles (*Microtus*). *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* **9**(4): 563-571.
131. Schank J. C. 2001. Do Norway rats (*Rattus norvegicus*) synchronize their estrous cycles? *Physiology & Behavior* **72**: 129-139.
132. Senut B., Pickford M., Mein P., Conroy G. & Van Couvering J. 1992. Discovery of 12 new late Cenozoic fossiliferous sites in palaeokarsts of the Otavi mountains, Namibia.. *C. R. Acad. Sci. Paris. 314, Sér. 2*: 727-733.*
133. Shargal E., Kronfeld-Schor N. & Dayan T. 2000. Population biology and spatial relationships of coexisting spiny mice (*Acomys*) in Israel. *Journal of Mammalogy* **81**(4): 1046-1052.
134. Shargal E., Kronfeld-Schor N. & Dayan T. 1999. Ecological and histological aspects of tail loss in spiny mice (Rodentia: Muridae, *Acomys*) with a review of its occurrence in rodents. *Journal of Zoology* **249**: 187-193.
135. Sicard B. & Fuminier F. 1996. Environmental cues and seasonal breeding patterns in Sahelian rodents. *Mammalia* **60**: 667-675.
136. Sicard B., Fuminier F., Maurel D. & Boissin J. 1993. Temperature and water conditions mediate the effects of day length on breeding cycle of a Sahelian rodent, *Arvicanthis niloticus*. *Biology of Reproduction* **49**: 716-722.
137. Sicard B., Maurel D., Fuminier F. & Boissin J. 1992. Circadian rhythm of photosensitivity and the adaptation of reproductive function to the environment in two

- populations of *Arvicanthis niloticus* from Mali and Burkina Faso. *Journal of Reproduction and Fertility* **95**: 159-165.
138. Solomon N.G., Brant C. L., Callahan P. A. & Steinly B. A. 2001. Mechanisms of reproductive suppression in female pine voles (*Microtus pinetorum*). *Reproduction* **122**: 297-304.
139. Spears N. & Clarke J. R. 1987. Effects of nutrition, temperature and photoperiod on the rate of sexual maturation of the field vole (*Microtus agrestis*). *Journal of Reproduction and Fertility*. **80**: 175-181.
140. Stavisky R. C., Adams M. R., Watson S. L. & Kaplan J. R. 2001. Dominance, cortisol, and behavior in small groups of female cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). *Hormones and Behavior* **39**: 232- 238.
141. Steppan S. J., Adkins R. M. & Anderson J. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biologists* **53**(4): 533–553.
142. Storey A. E. 1996. Behavioral interactions increase pregnancy blocking by unfamiliar male meadow voles. *Physiology & Behavior* **60**(4): 1093-1098.
143. Sullivan T. P. 1991. Responses of red squirrel (*Tamiascurus hudsonicus*) populations to supplemental food. *Journal of Mammalogy* **71**: 579-590.
144. Sundquist C., Amador A.G. & Bartke A. 1989. Reproduction and fertility in the mink (*Mustela vison*). *Journal of Reproduction and Fertility*. **85**(2): 413-441.
145. Tarin J. J., Gomez-Piquer V., Rausell F., Navarro S., Hermenegildo C. & Cano A. 2005. Delayed motherhood decreases life expectancy of mouse offspring. *Biology of Reproduction* **72**(6): 1336-1343.
146. Tast J. & Kaikusalo A. 1981. Winter reproduction of microtine rodents in subarctic conditions at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. Pp. 14-18. in Merritt eds. Abstracts of papers. Int. Colloquium: *Winter ecology of small mammals*. Powdermill Nat. Res. Carnegie Mus. Nat. His., Pennsylvania.*
147. Taylor S.A., Salo A. L. & Dewsbury D. A. 1992. Estrus induction in 4 species of voles (*Microtus*). *Journal of Comparative Psychology*. **106**(4): 366-373.
148. Tkadlec E. & Krejčová P. 2001. Age-specific effect of parity on litter size in the common vole (*Microtus arvalis*). *Journal of Mammalogy* **82**(2): 545-550.

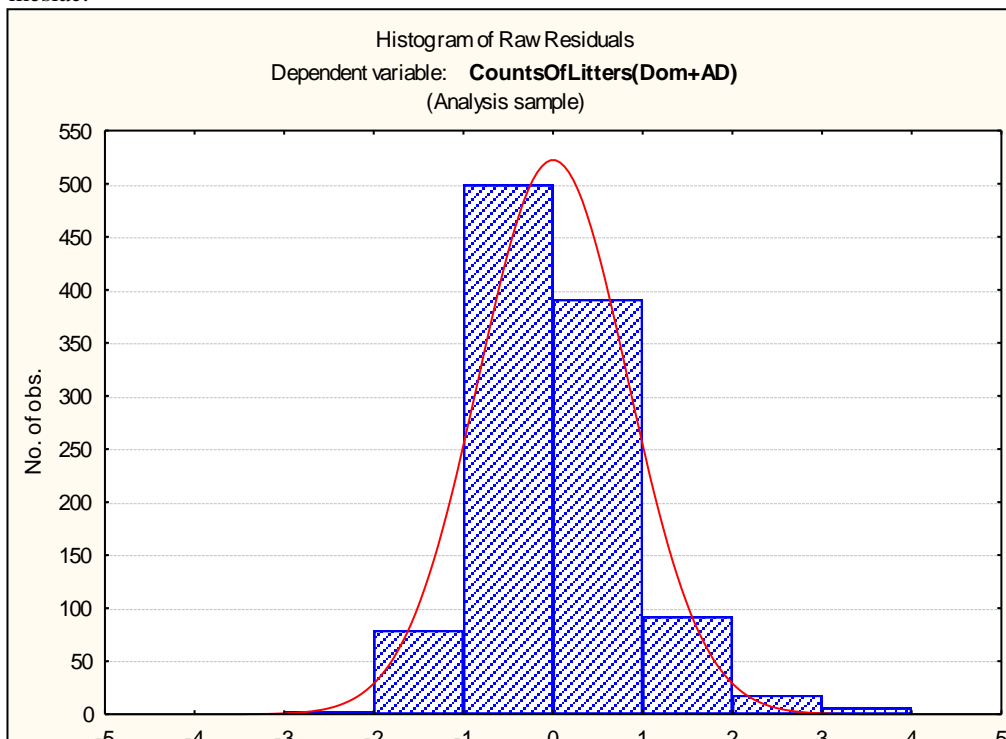
149. Touma C., Palme R. & Sachser N. 2001. Different types of oestrous cycle in two closely related South American rodents (*Cavia aperea* and *Galea musteloides*) with different social and mating systems. *Reproduction* **121**(5): 791-801.
150. Trillmich F. 2000. Effects of low temperature and photoperiod on reproduction in female wild guinea pig (*Cavia aperea*). *Journal of Mammalogy* **81**: 586-594.
151. Trillmich F., Laurien-Kehnen C., Adrian A. & Linke S. 2006. Age at maturity in cavies and guinea-pigs (*Cavia aperea* and *Cavia aperea* f. *porcellus*): influence of social factors. *Journal of Zoology* **268**: 285-294.
152. Van der Straeten E. 1994. A species- and subject-coded bibliography of *Acomys* from Africa and Middle East. *Israel Journal of Zoology* **40**: 265-289.
153. Vandenberg J. G. 1969. Male odour accelerates female sexual maturation in mice. *Endocrinology* **84**: 658-660.*
154. Vlasák P. 1986. Ekologie savců. Academia Press. Praha, ČR.
155. Vodičková I. 2000. Postnatální vývoj dvou druhů rodu *Acomys* z východního Středomoří. Bakalářská práce, JČU BF České Budějovice, 32 stran.
156. Walker A. 1964. Mammals of the world. Vol. 2. Pp. 647- 651. Johns Hopkins Press. Baltimore.*
157. Weissenberg S. & Shkolnik A. 1994. Metabolic rate and water economy in the desert and Mediterranean populations of the common spiny mouse (*Acomys cahirinus*) in Israel. *Israel Journal of Zoology* **40**: 135-143.
158. White R. M. & Bernard R. T. F. 1999. Lack of response of the sub-tropical rodent (*Saccostomus campestris*) to a secondary plant compound, 6-methoxybenzoxazolinone – consequences for reproductive strategy. *South African Journal of Zoology* **34**(3): 108-113.
159. White R. M., Kerley G. I. H. & Bernard R. T. F. 1997. Pattern and control of the southern African rodent *Gerbillurus paebe* in the semi-arid Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* **37**(3): 529-549.
160. Whitten W. K. 1956. Modification of the oestrus cycle of the mouse by external stimuli associated with the male. *Journal of Endocrinology* **13**: 399-404.*
161. Whitten W. K. 1959. Occurrence of anoestrus in mice caged in groups. *Journal of Endocrinology* **18**: 102-107.*
162. Wilson D. E. & Reeder D. M. (ed.) 2005. *Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference vol. 2*. Pp.1191-1210. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.

163. Young A. J. & Clutton-Brock T. 2006. Infanticide by subordinates influences reproductive sharing in cooperatively breeding meerkats. *Biology Letters* 2(3): 385 – 387.
164. Young D. A. B. 1976. Breeding and fertility of Egyptian spiny mouse, *Acomys cahirinus*: effect of different environments. *Laboratory Animals* 10: 15-24.
165. Young D. A. B., Carlson A. A., Monfort S. L., Russell A. F., Bennett N.C. & Clutton-Brock T. 2006. Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 12005-12010.
166. Zima J., Macholán M., Piálek J., Slivková L. & Suchomelová E. 1999. Chromosomal banding pattern in the Cyprus spiny mouse, *Acomys nesiotetes*. *Folia Zoologica* 48(2): 149-152.

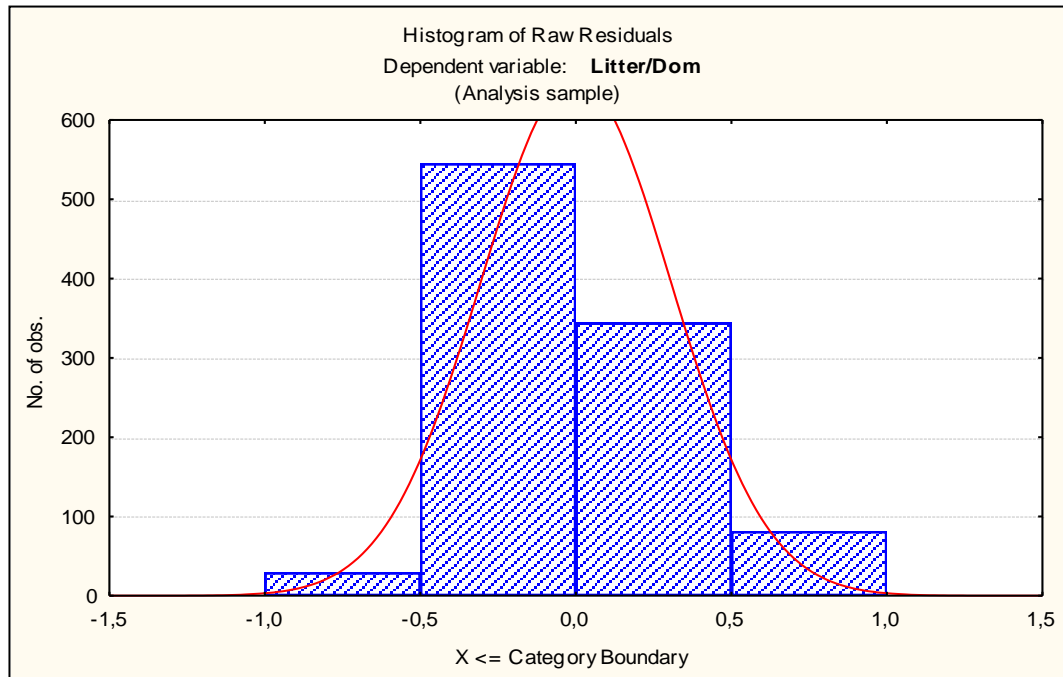
* Sekundárne citácie.

8 Príloha I

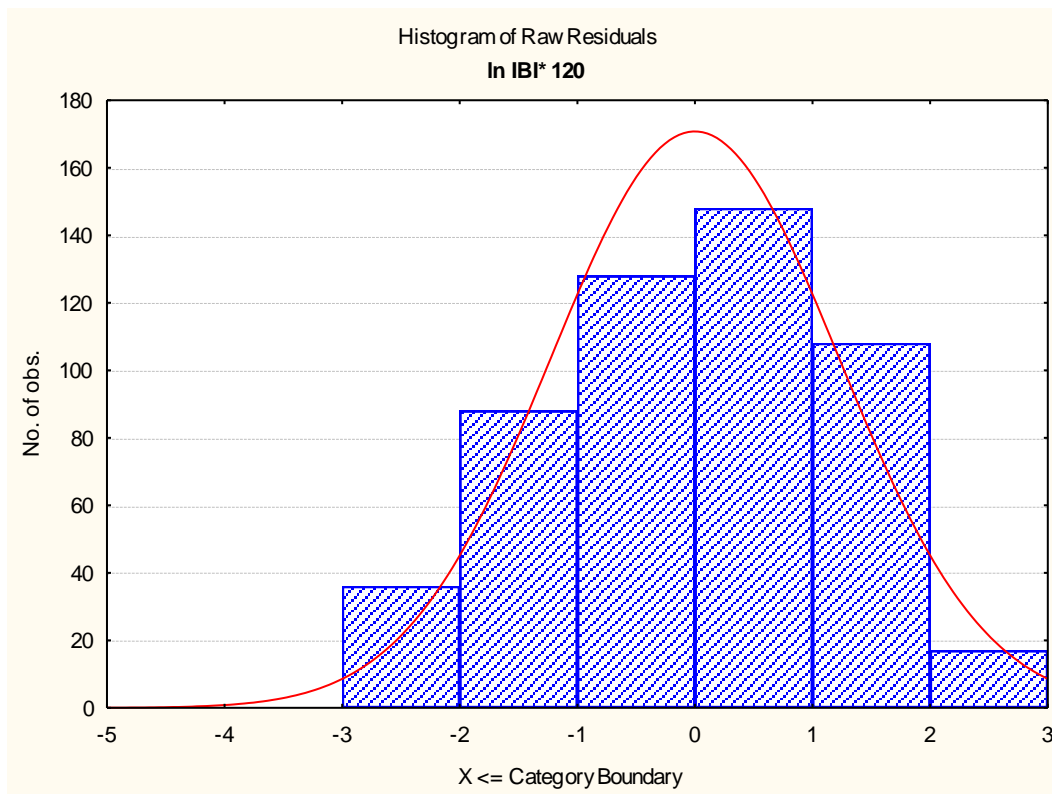
obr.18: Rozdelenie reziduálov pre GLMM model analýzy celkovej produktivity mláďat na skupinu za jeden mesiac.



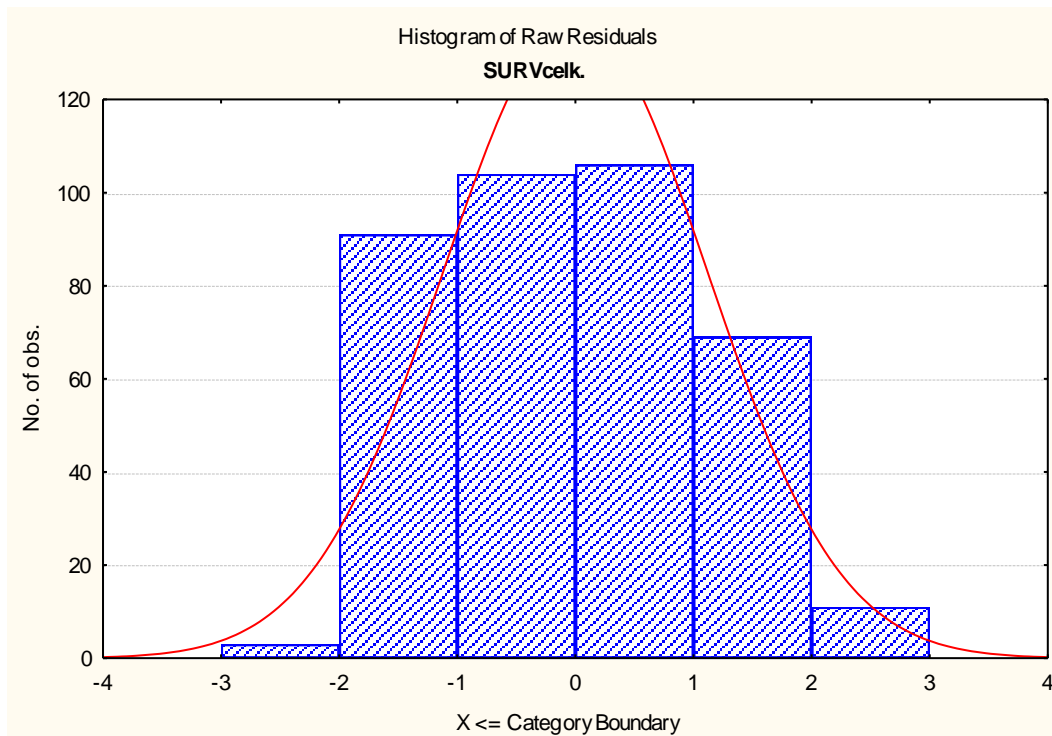
obr.19: Rozdelenie reziduálov celkovej produktivity mláďat vzťahnutej na samicu-zakladateľku.



obr.20: Rozdelenie reziduálov pre GLM model analýzy dĺžky inervalov medzi pôrodmi samíc



obr.21: Rozdelenie reziduálov pre GLM model analýzy počtu mláďat, ktoré sa dožili 1. týždňa života.



tab.15: Tabuľka prežívania **samcov** v jednotlivých vekových kategóriach (zabitý v skupine = Nat.Death).

dni	males	alive	MalesDeath	Nat.Death	Unnat.Death	still alive	p(Nat.Mort.)	celk.mort.
30	1135	747	388	276	112	36	0,270	0,342
60	747	670	77	3	74	18	0,004	0,103
90	670	550	120	10	110	35	0,018	0,179
120	550	454	96	5	91	12	0,011	0,175
150	454	369	85	8	77	10	0,021	0,187
180	369	300	69	8	61	3	0,026	0,187
210	300	249	51	7	44	0	0,027	0,170
240	349	314	35	1	34	1	0,003	0,100
270	214	166	48	2	46	5	0,012	0,224
300	166	140	26	3	23	2	0,021	0,157
330	140	109	31	4	27	7	0,035	0,221
360	109	91	18	3	15	2	0,032	0,165
390	91	78	13	3	10	3	0,037	0,143
420	78	71	7	0	7	3	0,000	0,090
450	71	65	6	0	6	4	0,000	0,085
480	65	48	17	0	17	1	0,000	0,262
510	48	41	7	0	7	1	0,000	0,146
540	41	33	8	2	6	0	0,057	0,195
570	33	32	1	0	1	0	0,000	0,030
600	32	26	6	1	5	0	0,037	0,188
630	26	21	5	0	5	1	0,000	0,192
660	21	17	4	0	4	1	0,000	0,190
690	17	14	3	0	3	0	0,000	0,176
720	14	10	4	0	4	1	0,000	0,286
750	10	7	3	1	2	1	0,125	0,300
780	7	4	3	0	3	0	0,000	0,429
810	4	0	4	1	3	1	1,000	1,000

tab.16: Tabuľka prežívania **samíc** v jednotlivých vekových kategóriach (zabitá v skupine = Nat.Death).

dni	fem.	alive	Fem.Death	Nat.Death	UnnatDeath	still alive	p(Nat.Mort.)	celk.mort.
30	1130	737	393	254	139	35	0,256	0,348
60	737	684	53	7	46	17	0,010	0,072
90	684	605	79	14	65	21	0,023	0,115
120	605	538	67	2	65	12	0,004	0,111
150	538	460	78	8	70	13	0,017	0,145
180	460	404	56	9	47	1	0,022	0,122
210	404	366	38	5	33	0	0,013	0,094
240	366	333	33	5	28	3	0,015	0,090
270	333	294	39	8	31	5	0,026	0,117
300	294	255	39	6	33	10	0,023	0,133
330	255	220	35	8	27	13	0,035	0,137
360	220	194	26	3	23	11	0,015	0,118
390	194	165	29	2	27	6	0,012	0,149
420	165	152	13	1	12	7	0,007	0,079
450	152	135	17	3	14	4	0,022	0,112
480	135	111	24	3	21	5	0,026	0,178
510	111	92	19	1	18	3	0,011	0,171
540	92	76	16	1	15	0	0,013	0,174
570	76	61	15	4	11	0	0,062	0,197
600	61	45	16	0	16	0	0,000	0,262
630	45	38	7	0	7	1	0,000	0,156
660	38	29	9	0	9	0	0,000	0,237
690	29	23	6	0	6	1	0,000	0,207
720	23	22	1	1	0	0	0,043	0,043
750	22	16	6	0	6	4	0,000	0,273
780	16	7	9	2	7	4	0,222	0,563
810	7	0	7	3	4	3	1,000	1,000

9 Príloha II (CD)

Príloha II obsahuje elektronickú formu diplomovej práce.