

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Valeriya Kostromskaya

Sociální chování pískomilů (Gerbillinae)

Social behaviour of gerbils (Gerbillinae)

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Konzultantky: Mgr. Iveta Štolhoferová, Ph.D.

Mgr. Veronika Rudolfová

Praha, 2024

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli prof. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D. za odborné vedení, trpělivost a mnoho dobrých rad. Současně bych chtěla vyjádřit poděkování konzultantkám, Mgr. Ivetě Štolhoferové Ph.D. a Mgr. Veronice Rudolfové za užitečné připomínky a vstřícný přístup. Velké díky patří také mé rodině a přátelům za neustálou podporu.

Prohlášení:

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

V Praze, 07.08.2024

Podpis

Valeriya Kostromskaya

Abstrakt

Pískomilové podčeledi Gerbillinae představují významný taxon hlodavců, který zahrnuje široké spektrum druhů obývajících aridní oblasti Starého světa. Tyto druhy vykazují pozoruhodnou mezidruhovou i vnitrodruhovou variabilitu sociálního chování, které se odráží na jejich rozmnožovacích systémech, agresivním a teritoriálním chování. Je stále otázkou výzkumu, zda za tuto variabilitu zodpovídají vnější či vnitřní faktory. Tato práce si klade za cíl seskupit poznatky o sociální organizaci vybraných zástupců dané podčeledi, porovnat je mezi sebou a nabídnout náhled na možnou příčinu těchto rozdílů. Z této práce vyplývá, že se nejedná jednoznačně o ekologické ani o fylogenetické faktory, roli může hrát jejich kombinace anebo faktor, který zatím nebyl brán v potaz.

***Klíčová slova:** Gerbillinae, pískomilové, socialita, kolonialita, teritorialita, rozmnožovací systémy*

Abstract

The gerbils of the subfamily Gerbillinae represent an important taxon of rodents that includes a wide range of species inhabiting arid regions of the Old World. These species exhibit remarkable inter- and intraspecific variation in social behaviour, which is reflected in their mating systems, aggressive and territorial behaviour. It is still a matter of research whether external or internal factors are responsible for this variability. This thesis aims to compile knowledge on the social organization of selected representatives of a given subfamily, compare them with each other and offer insights into the possible cause of these differences. This thesis suggests that the conclusions cannot be drawn simply from phylogenetical or ecological factors and there must be either their combination or some unexplored factor, which affects the differences of social behavior in gerbils.

***Key words:** Gerbillinae, gerbils, sociality, coloniality, territoriality, mating systems*

Obsah

1. Úvod	1
2. Fylogeneze a taxonomie	2
3. Ekologie.....	4
3.1. Geografické rozšíření jednotlivých rodů	4
3.2. Substrát	5
3.3. Potravní strategie	6
3.4. Teplota vzduchu	7
3.5. Aktivita	8
4. Socialita a kolonialita	8
4.1. <i>Meriones unguiculatus</i>	9
4.2. <i>Meriones meridianus</i>	10
4.3. <i>Meriones libycus</i>	11
4.4. <i>Meriones tamariscinus</i>	11
4.5. <i>Psammomys obesus</i>	13
4.6. <i>Rhombomys opimus</i>	13
4.7. <i>Gerbillus perpallidus</i>	14
5. Rozmnožovací systémy	15
5.1. <i>Meriones unguiculatus</i>	15
5.2. <i>Meriones meridianus</i>	16
5.3. <i>Meriones libycus</i>	17
5.4. <i>Meriones tamariscinus</i>	17
5.5. <i>Psammomys obesus</i>	18
5.6. <i>Rhombomys opimus</i>	18
5.7. <i>Gerbillus perpallidus</i>	18
6. Teritorialita a agrese	19
6.1. <i>Meriones unguiculatus</i>	19
6.2. <i>Meriones meridianus</i>	21
6.3. <i>Meriones libycus</i>	21
6.4. <i>Meriones tamariscinus</i>	22
6.5. <i>Psammomys obesus</i>	22
6.6. <i>Rhombomys opimus</i>	23
6.7. <i>Gerbillus perpallidus</i>	24
7. Shrnutí	24
8. Závěr.....	27
9. Bibliografie.....	29

1. Úvod

Pískomilové z podčeledi Gerbillinae jsou významným taxonem pro studium sociálního chování hlodavců. Mají široký areál výskytu, který zahrnuje aridní regiony Starého světa od stepí po pouště. Za jednoho z klíčových zástupců bývá považován dobře prozkoumaný *Meriones unguiculatus*, který je hojně využíván jako modelový druh v laboratorních podmínkách. To z pískomilů činí důležitou skupinu pro ekologické a etologické studie.

Výzkum zástupců dané podčeledi je obzvlášť zajímavý vzhledem k široké škále mezidruhových rozdílů v sociálním chování, kterou vykazují i přesto, že obývají ekologicky podobná prostředí. Tyto rozdíly hrají sice dílčí, avšak důležitou roli v hypotéze Sinerva et al. (2020), která říká, že za změny v rozmnožovacích strategiích odpovídá primárně vnitřní dynamika soutěže mezi alternativními strategiemi rozmnožování.

Literatura o sociálním chování pískomilů je poněkud roztržštěná v důsledku toho, že výzkumem se zabývá několik vědeckých škol, které používají odlišné metody i přístupy. K tomu přispívá i geografická vzdálenost mezi týmy pracujícími v Ruské federace, Izraeli, Číně, na Sahaře a v Jižní Africe. Hlavním cílem práce je tedy shrnout dosavadní znalosti o sociálním chování vybraných druhů pískomilů na základě pramenů pocházejících z různých zdrojů. Sociální chování pískomilů lze charakterizovat nejlépe v pojmech sociality, koloniality, rozmnožovacího systému a teritoriality, resp. agrese.

Jako možná příčina mezidruhových a mezipopulačních rozdílů v chování se nabízí ekologické faktory, které ve své práci rozeberu podrobněji. Nelze však zapomenout na vliv fylogenetických vztahů (přenos znaků od předků k dceřiným druhům) i dalších evolučních procesů. Proto shrnuji i současný stav poznání fylogenetických vztahů.

Toto shrnutí sociálního chování, ekologie a fylogenetických vztahů mezi pískomily má být podkladem pro následné evoluční interpretace.

2. Fylogeneze a taxonomie

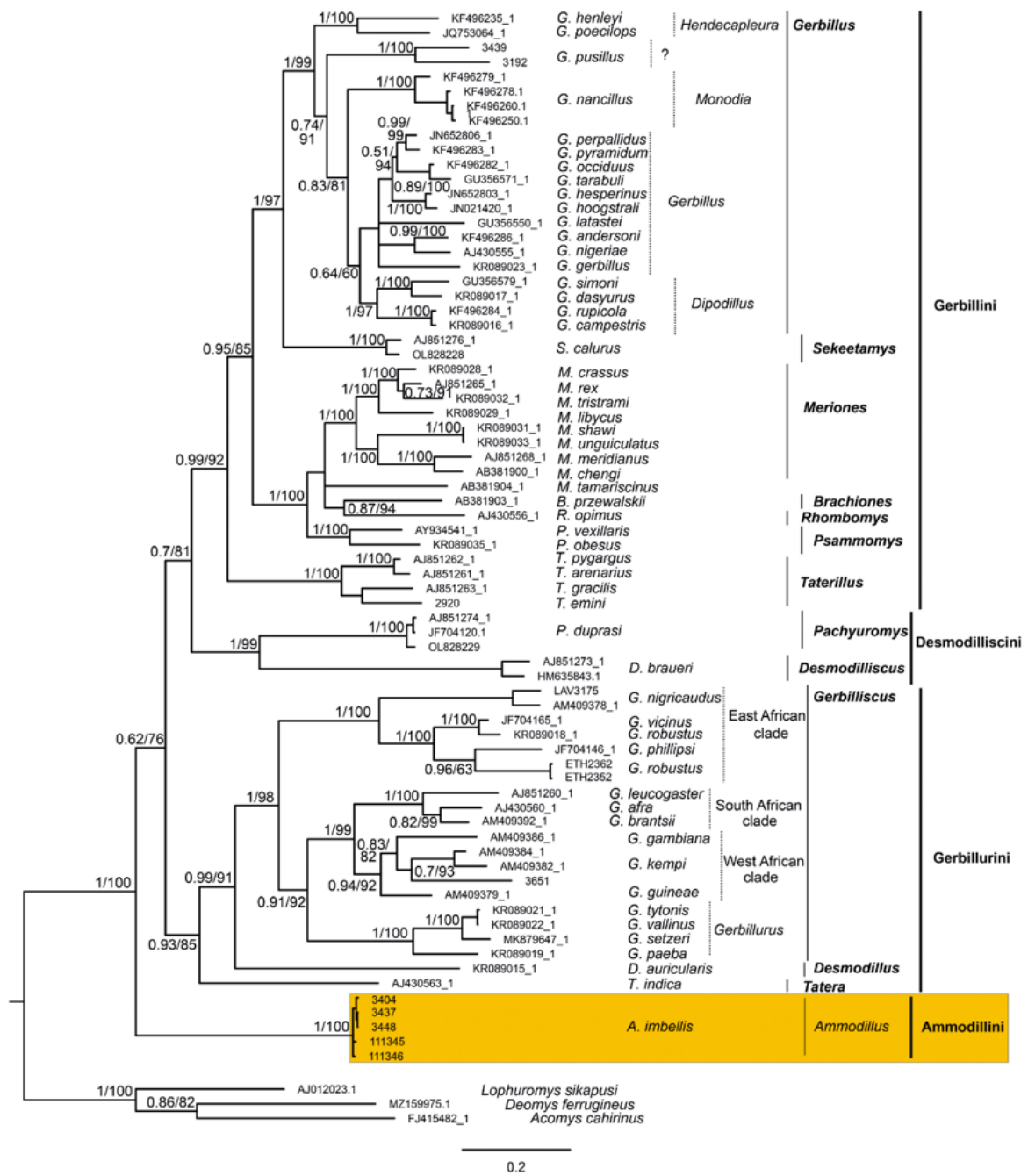
Fylogeneze podčeledi Gerbillinae je stále otevřeným tématem a předmětem výzkumu. Taxonomický systém u podčeledi Gerbillinae je momentálně neustálený, přestože výzkum v tomto směru probíhá již několik desítek let a jsou shromažďována stále novější molekulární i morfologická data. Dalším problematickým faktorem jsou nejasnosti v taxonomii určitých druhů a poddruhů (Nanova, 2014) a v určitých případech to může způsobovat nepřesnosti v porovnávání jednotlivých taxonů.

Dříve se považovala Gerbillidae za zvláštní čeleď, proto můžeme nalézt právě toto označení ve starších člancích; nyní se řadí podčeď Gerbillinae do čeledě Muridae (Kryštufek & Vohralík, 2001; Pavlinov, 2008).

Momentálně nejčastěji používaný taxonomický systém podčeledi Gerbillinae byl publikován I. Pavlinovem v r. 2008. Jedná se o interpretaci molekulární fylogeneze dle Chevreta a Dobignyho z r. 2005. Do taxonomického systému ovšem nebyly zařazeny rody *Ammodillus* a *Brachiones*, poněvadž nebyly zahrnuty do molekulárního výzkumu (shrnutí v Pavlinov, 2008).

Jeden z novějších výzkumů (Kostin et al., 2022) navazoval na taxonomický systém od Pavlinova z r. 2008. Výzkum se zaměřoval primárně na upřesnění fylogenetického zařazení rodu *Ammodillus* v rámci podčeledi Gerbillinae. Sestavený fylogenetický systém (Obrázek 1) na základě tohoto výzkumu z roku 2022 se velice podobá tomu od Pavlinova, jen s drobnými úpravami, včetně zařazení rodu *Ammodillus*. Dle tohoto výzkumu tak spadá do podčeledi přibližně 16 rodů a přes 100 druhů.

Fylogenetický systém hraje velkou roli nejen kvůli obecnému přehledu o daném taxonu, ale i kvůli možné interpretaci rozdílných behaviorálních projevů jednotlivých rodů. Dle hypotézy Sinerva et al. (Sinervo et al., 2020) se předpokládá, že vnitřní faktory, jako jsou např. genetické mutace, mají značný vliv na formování rozmnožovacích strategií u hlodavců.



Obrázek 1: Mitochondriální (CYTB) fylogeneze podčeledi Gerbillinae. Čísla nad nody ukazují posteriorní pravděpodobnosti podle BI/podporu bootstrapu podle maximální věrohodnosti (převzato z Kostin et al., 2022)

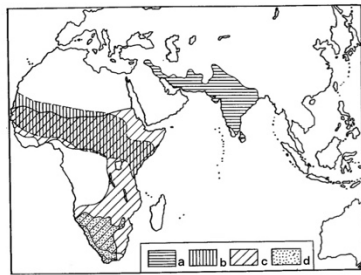
3. Ekologie

Všichni zástupci Gerbillinae žijí v podobném prostředí a shodují se v mnohých ekologických faktorech, dokonce i morfologicky jsou si vzájemně velice podobní. Zajímavé ale je, že přes všechny tyto shody mají velice odlišné behaviorální projevy. Mimo jiné si různé druhy i jinak organizují nory, mají rozdílné potravní strategie, dělí se na noční nebo denní tvory a mají jinak strukturované rodinné skupiny, případně můžeme najít i samotářské druhy. To, proč se etologie druhů tak liší při téměř shodné ekologii, je stále otevřenou otázkou ve výzkumu. (M. E. Goltsman et al., 1994; Volodin & Goltsman, 2003).

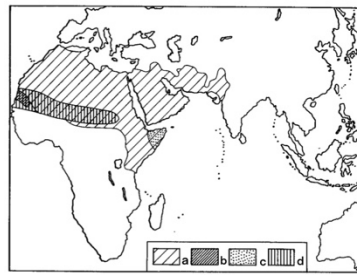
V následujícím textu jsou uvedeny základní ekologické faktory ovlivňující život pískomilů podčeledi Gerbillinae s ohledem na behaviorální projevy dané podčeledi.

3.1. Geografické rozšíření jednotlivých rodů

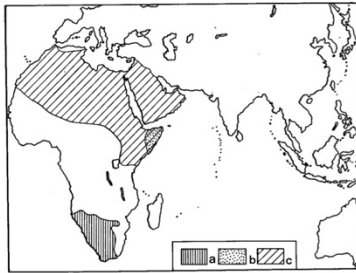
Zástupci podčeledi Gerbillinae jsou rozšířeni téměř ve všech suchých regionech Starého světa (Pavlinov et al., 1990) (Obrázek 2), jejich rozšíření ovšem není rovnoměrné. Ve svém výzkumu písčitých oblastí Izraele, Abramsky et al. (1985), přišli na to, že počet jedinců druhu na určitém teritoriu koreluje s velikostí daného teritoria. Také množství srážek a preferovaný typ substrátu má vliv na distribuci druhu (Shenbrot et al., 1997). V rámci výzkumu v terénu Negevské pouště v Izraeli a v laboratorních podmínkách se ukázalo, že zkoumané druhy *Gerbillus allenbyi* a *Gerbillus pyramidum* si vybírají substrát na základě lepších podmínek k získání potravy. Zjistilo se, že oba druhy preferují spíše semi-stabilizované duny oproti stabilizovaným pískům (Ziv et al., 1995). V jiném výzkumu se naopak ukázalo, že *Gerbillus dasyurus* preferuje spíše kamenité a hlinité substráty spraši oproti písku (Shenbrot et al., 1997).



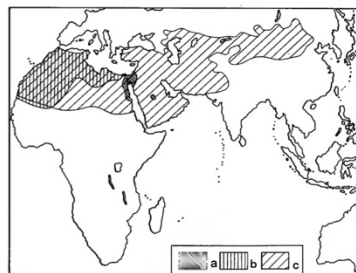
A



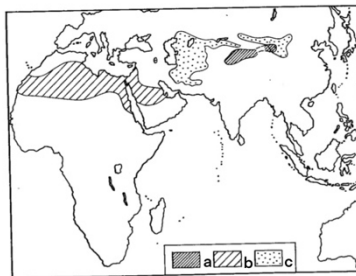
C



B



D



E

Obrázek 2: Geografické rozšíření rodů podčeledi Gerbillinae

A: a) *Tatera* b) *Taterillus* c) *Gerbilliscus* d) *Gerbillurus*

B: a) *Gerbillus* b) *Monodia* c) *Microdillus* d) *Desmodilliscus*

C: a) *Desmodillus* b) *Ammodillus* c) *Dipodillus*

D: a) *Seketamys* b) *Pachyuromys* c) *Meriones*

E: a) *Brachiones* b) *Psammomys* c) *Rhombomys*

(převzato z Pavlinov et al., 1990, upraveno)

3.2. Substrát

Pískomilové žijí v suchých a polosuchých regionech na různých typech substrátu. Jsou rozšířeny v savanách, stepích, pouštích a polopouštích (V. Gromov, 2021; Nokelainen et al., 2020; Pavlinov et al., 1990). Substrát může být jak písčité, tak i kamenitý či hlinitý (Ranck, 1968) a zvířata se musí na rozličné typy substrátu adaptovat.

Příkladem písčitého substrátu mohou být barchány Thárské pouště, kde najdeme rod *Tatera*, který se mimo jiné ukázal jako vysoce přizpůsobivý a zůstal v regionu i po zavedení zavlažovacích systémů a následným zvýšením vlhkosti substrátu (Prakash, 2001). Dalším příkladem jsou izraelské duny, kde žije asi 8 druhů pískomilů z rodů *Gerbillus* a *Meriones* (Abramsky et al., 1985). Mezi konkrétní druhy, preferující písčité substrát se řadí také *Meriones meridianus* (V. Gromov, 2024a), *Meriones libycus* (Adham et al., 2011), *Meriones tamariscinus* (V. Gromov, 2024b). Jako adaptace na suchý písčité substrát se dá uvést to, že

v něm musí zvířata kopat hlubší nory (Abramsky et al., 1985). Dají se pozorovat i morfologické adaptace, jako je např. světlejší zbarvení či specifická tenká stavba končetin, přizpůsobená sypkému substrátu (Nokelainen et al., 2020).

Na hlinitém substrátu je oáza Tazerbo v Lybijské poušti se vyskytuje druh *Gerbillus gerbillus* (Ranck, 1968), v rámci jiných studií však byl zpozorován i na písčitém substrátu (Daly & Daly, 1975b).

Kamenitý substrát najdeme například v Sahelu (Nokelainen et al., 2020). Jedním s druhů přizpůsobených tomuto prostředí je např. *Gerbillus dasyurus* (Shenbrot et al., 1997).

Často se pískomilové nespécializují pouze na jeden typ substrátu a dají se potkat v různém prostředí. *Meriones unguiculatus* žije na písčitém či hlinitém substrátu (Liu et al., 2009), *Psammomys obesus* také obývá prostředí s písčitém až hlinitým substrátem, což je úzce spojeno s jeho potravní strategií (viz níže) (El-Bana, 2009). Podobný substrát obývá i *Rhombomys opimus* (Randall et al., 2005).

3.3. Potravní strategie

Pokud se zaměříme na potravní strategie pískomilů, často se chybně shrnuje, že jsou to zvířata semenožravá. To ovšem není zcela pravda, protože se jejich potrava skládá nejen ze semen, ale i z vegetativních částí rostlin (včetně podzemních částí) a členovců (většinou hmyzu). U každého druhu zpravidla převažuje jistý typ potravy (Pavlinov et al., 1990).

Mezi druhy s primárně rostlinnou potravou a velkým podílem semen patří většina druhů *Meriones*, a to např. *Meriones unguiculatus* (V. Gromov, 2021), *Meriones meridianus* (Shuai & Song, 2010), *Meriones libycus* (Daly & Daly, 1975b). *Rhombomys opimus* (Randall et al., 2005) patří také mezi druhy, které mají primárně rostlinnou potravu, řadí se však spíše mezi folivory.

Příkladem druhů s méně obvyklou potravní specializací jsou např. *P. duprasi* a *D. simoni*, které můžeme zařadit mezi pískomily se zvýšenou konzumací členovců. *P. obesus* je potravním specialistou a preferuje celoročně zelené části sukulentních rostlin s vysokým obsahem soli, a to hlavně z podčeledi Chenopodioideae jako je např. lebeda slanomilná (*Atriplex halimus*) (Daly & Daly, 1974; V. Gromov, 2001).

Většina pískomilů je adaptovaná na omezený příjem vody, jsou ale i výjimky; *Meriones tamariscinus* vyžaduje vysoký příjem vody v porovnání s ostatními druhy. Z toho vyplývá i jeho specifická potravní strategie, živí se totiž primárně mladými listy rostlin či jejich generativními částmi (Tchabovsky & Bazykin, 2004).

Také poměr přijímané potravy se liší v závislosti na ročním období. Během období vlhka, převážně na jaře, převažují v potravě zelené části rostlin, zatímco členovců je více v druhé polovině léta. Po zbytek roku se většina druhů živí převážně podzemními částmi rostlin a semeny (Pavlinov et al., 1990).

S potravou jsou u pískomilů spojené i další zajímavé projevy chování. U druhu *Meriones unguiculatus* se například v rámci experimentu (Forkman, 1996) poukázalo na pozoruhodnou behaviorální vlastnost týkající se právě jeho potravní strategie. Zvíře ve dvou pokusech projevilo prokazatelně větší zájem o potravu, která byla určitým způsobem zakrytá a nebylo možné ji vidět, aniž by o to zvíře projevilo snahu. Pokaždé při těchto experimentech preferovalo zvíře právě tuto možnost před tou, kde byla potrava dobře viditelná a přístupná. Zajímavé také je, že v průběhu pěti dní, kdy probíhaly experimenty, se prokazatelně zvyšovala preference právě vůči určitým způsobem zakryté potravě v obou případech.

Nicméně ve zbylých dvou experimentech, kde měla zvířata na výběr mezi oloupanými a neoloupanými semeny v jednom případě a semeny přilepenými na tyčku a volně přístupnými v druhém případě, preferovali pískomilové tu „jednodušší“ možnost, tedy oloupaná semena a volně přístupná semena v misce. Podobné chování by se nejspíš dalo vysvětlit pomocí *Information Primacy Theory* (IPT) (Inglis & Ferguson, 1986) která předpokládá, že zvíře dává větší prioritu získávání informací před získáním potravy.

3.4. Teplota vzduchu

Rozličné druhy pískomilů obývají rozsáhlé území Afriky a Asie a teplota prostředí i její kolísání v průběhu roku se v různých oblastech tohoto území výrazně liší. V oblastech Střední Asie teplota výrazně klesá během zimního období, zatímco kolem rovníku se teplota v průběhu roku tak výrazně nemění.

Pouště, které pískomilové obývají, se obecně vyznačují vysokými teplotami v průběhu dne a rapidním poklesem teplot v noci, pouštní zvířata se tedy na podobné podmínky musí adaptovat. Vyšší teploty během dne mohou zvířata přinutit k primárně noční aktivitě a delšímu pobytu v podzemních norách (Randall, 2008).

V rámci série experimentů (Thiessen et al., 1977) se zdokumentoval vliv teploty prostředí na projevy sociálního chování u *Meriones unguiculatus*. Zvýšení okolní teploty nad optimálních 28 °C způsobilo u třech skupin samců zvýšení intenzity vlastního groomingu (*self grooming*). Ovlivňuje to i dominantně-submisivní vztahy, jelikož submisivní samci jsou

nuceni pobývat v prostorech experimentálního prostředí s nižší teplotou, zatímco dominantnější samci se naopak dostali do teplejších zón. Dané experimenty tedy naznačují vztahy mezi teplotou prostředí, termoregulací a sociálními vztahy.

3.5. Aktivita

Většina druhů z podčeledi Gerbillinae je aktivní v nočním období, což je opět těsně spjaté s vyšší teplotou vzduchu během dne v prostředí, které obývají. Noční druhy se většinou vyznačují menší tělesnou velikostí a méně komplikovaným chováním (Pavlinov et al., 1990). Jedná se např. o druhy *Tatera indica* (Goyal & Ghosh, 1993), *Gerbillus gerbillus* (Sinai et al., 2003) či *Gerbillus perpallidus* (V. Gromov & Ilchenko, 2007). Během teplejších ročních období jsou převážně v noci aktivní také *Meriones libycus*, který v zimě vykazuje denní aktivitu (Alagaili et al., 2013) a *Meriones meridianus*, který v zimě může být aktivní přes den i přes noc (V. Gromov, 2024a). Primárně v noci je aktivní i *Meriones tamariscinus* (V. Gromov, 2024b)

Méně častá je pro pískomily denní aktivita. Denní druhy se vyznačují tím, že často tvoří rodinné skupiny. Pro tyto skupiny jsou typické komplikované vnitřní vztahy mezi jedinci. Páry jsou často stálé a odrostlá mláďata mohou po dlouhou dobu zůstat v rodičovské skupině (Pavlinov et al., 1990). Mezi denní druhy se řadí hlavně *Rhombomys opimus* (Wen et al., 2020) a *Psammomys obesus* (Daly & Daly, 1975a), také *Meriones vinogradovi* (Randall, 2008) a *Meriones hurrianae* (Volodin et al., 1996). Je důležité dodat, že během teplejšího období jsou tyto druhy aktivní převážně během rána a večera, a to právě kvůli vysokým teplotám (shrnutí v Pavlinov et al., 1990).

Co se týče *Meriones unguiculatus*, Gromov ve svém review (2021) podotýká, že aktivita u tohoto druhu není zcela jednoznačná. V různých výzkumech se pískomilové chovají jinak. Důvodem mohou být různé podmínky a způsoby provedení pokusů.

4. Socialita a kolonialita

Mezi hlodavci najdeme řadu vysoce sociálních živočichů a jejich sociální chování je již dlouhou dobu předmětem etologického výzkumu (V. Gromov, 2018). Ovšem kvůli tomu, že se zástupci podčeledi Gerbillinae řadí mezi živočichy s převážně noční aktivitou, je obtížné jejich socialitu dokonale prozkoumat (V. Gromov, 2008, 2017).

Randall (1994) nicméně předpokládá, že by se právě pískomilové mohli řadit mezi nejvíce sociální živočichy ze skupiny pouštních hlodavců. Ovšem, jak již bylo zmíněno výše, druhy v rámci této podčeledi se velice liší v rámci chování i sociality (Volodin & Goltsman, 2003).

Daly a Daly (1974, 1975b) popisují naprostou většinu pískomilů rodu *Meriones* jako samotářská zvířata a předpokládají, že agregace vícero jedinců u vybraných druhů jsou pouze důsledkem společně strávené první zimy u sourozenců ze stejného vrhu. V tomto případě je nicméně potřeba si ujasnit obecné rozdíly mezi formováním agregací a pravou kolonialitou; jelikož zvířata mají tendenci se shlukovat v místech s dobrým přístupem k potřebným zdrojům, určitou formu agregace spatříme vždy, pokud se budeme na vybrané teritorium dívat z dostatečného nadhledu. Kolonialita je však komplexnějším jevem a požaduje nejen náhodné seskupení zástupců stejného druhu v místech s dostupnými zdroji, ale i určitou míru sociálních interakcí mezi členy jedné skupiny (V. Gromov, 2017).

V rámci experimentu provedeného v laboratorních podmínkách (Goltsman & Borisova, 1993), kdy byly sledovány doby trvání jednotlivých sociálních interakcí u třech druhů *Meriones*: *M. unguiculatus*, *M. libycus* a *M. meridianus* se ukázalo, že více sociální druhy, a to právě *M. unguiculatus* a o něco méně sociální *M. libycus* mají sociální interakce časově delší než samotářský *M. meridianus*.

Je nesmírně důležité vyzdvihnout, že v rámci stejného druhu se mohou projevy a míra sociality a ostatních behaviorálních projevů výrazně lišit v terénu a v laboratorních podmínkách (Volodin, 1998, 1999). Jedním z možných odůvodnění těchto razantních rozdílů je nejspíš to, že odlišné podmínky a ekologické faktory vedou například ke snížené kompetenci o potravu, partnery a úkryt, absenci predace a potřebných adaptací či jiné (Daly & Daly, 1975b).

4.1. *Meriones unguiculatus*

Jako modelový organismus pro srovnání behaviorálních projevů v rámci podčeledi se dá použít *Meriones unguiculatus*. Jedná se totiž o nejvíce prozkoumaný druh z dané podčeledi (Goltsman et al., 1994; V. Gromov, 2021).

Rozlišné výzkumy a experimenty prokázaly, že tento druh preferuje koloniální způsob života a obecně se dá považovat za sociální druh (Ågren, 1984; Liu et al., 2009; Tchabovsky et al., 2019). V rámci výzkumu Ågren et al. (1989) se stanovilo, že zástupci tohoto druhu

formují během reprodukčního období sociální skupiny, skládající se ze 2-17 jedinců různého pohlaví a věku. Ovšem během jiných výzkumů se vyskytovaly skupiny o počtu až 28 zvířat (V. Gromov, 2021), kde spolu jedinci sdíleli teritorium se společným systémem nor. Co se týče samotného složení skupin, jedná se o rodinné skupiny, tzn. pár samec-samice a jejich potomci. V některých případech může dojít k tomu, že skupina přijde o jednoho nebo oba členy zakládajícího páru, či se bude jednat o pár bez potomstva.

Mezi neagonické projevy sociality se u tohoto druhu dá zařadit například vzájemné značkování (*mutual marking*), kdy docházelo k označování jednoho zvířete sekretem z ventrální žlázy druhého zvířete. Po označování mohl následovat vzájemný grooming, při kterém jedno zvíře si lehá na zem a druhé mu vyčesává a čistí srst. Nebylo zaznamenáno, že by vzájemné značkování či grooming předcházely či by se projevovaly naráz s agresivním chováním (Roper & Polioudakis, 1977).

4.2. *Meriones meridianus*

Meriones meridianus je naopak typicky považován za samotáře. V divoké přírodě vedou zvířata během reprodukčního období samotářský způsob života, samci a samice tvoří páry. Samice žije s mláďaty z posledního vrhu, o která se stará, dokud nedospějí. Pokud ovšem jsou tato dospělá zvířata z nějakého důvodu pohlavně neaktivní, mohou formovat menší skupiny a sdílet stejné nory (Goltsman et al., 1994; Verevkin, 1985). Například samci vykazují tendenci k formování agregací během zimního období. Tyto skupiny jsou ovšem zajímavé tím, že interakce mezi členy jsou velmi omezené a zvířata vedou spíše samotářský způsob života (Verevkin, 1985).

Neznamená to však, že zvířata neprojevují žádné formy sociálního chování. Během jednoho experimentu ve volné přírodě (ovšem za podmínek omezeného teritoria kvůli obydlení lidmi) byla například zpozorována podoba „hry“ mezi dvěma samicemi, kdy po krátkou dobu poskakovaly naproti sobě a u toho naskakovaly i na sebe navzájem. Podobné chování se ale nepodařilo vícekrát zdokumentovat, tím pádem je poněkud diskutabilní, zda nesou podobné interakce sociální funkci v rámci vztahu dospělých zvířat (Shilova et al., 1983).

Zajímavé také je, že jsou tato zvířata velice adaptivní. V rámci experimentu na zvířatech v zajetí se ukázalo, že pokud u samice s mláďaty po porodu zůstal i samec, vedlo to k tomu, že se změnilo chování této samice. Mohla svá mláďata buďto přestat krmit nebo dokonce sežrat. Ovšem po 4-5 letech v zajetí se zvířata přizpůsobila a výchova mláďat

probíhala v pořádku, dokonce se postupem času ukázalo, že samice, pobývající se samcem začaly být produktivnější než ty bez něj. Samci v zajetí se o potomstvo dokonce starali stejně jako samice (Verevkin, 1985; Volodin, 1998).

Dalším rozdílem mezi chováním zvířat ve volné přírodě a v zajetí jsou obecné projevy sociality. Interakce typu pronásledování, grooming, vzájemné značkování (*mutual marking*) atd. jsou mnohem častěji pozorovány právě u zvířat v zajetí, zatímco ve volné přírodě téměř nejsou (Shilova et al., 1983).

4.3. *Meriones libycus*

Během terénního výzkumu bylo zaznamenáno, že tato zvířata netvoří sociální skupiny a preferují samotářský způsob života. Jedinou formou skupiny je matka se svými potomky, kteří s ní zůstávají, dokud nedosáhnou věku pro emigraci. U samotářských zvířat v terénu se zaregistrovalo jen velmi málo interakcí, mezi které patří například vzájemné očichávání či „*sidling*“, což by se dalo popsat jako plížení se zvířete bokem (viz Obrázek 4). U tohoto druhu obvykle zabraňuje konfliktu mezi dvěma zvířaty; tento jev se dá pozorovat většinou mezi samci (Daly & Daly, 1975b). Zajímavé je, že stejný pohyb u *M. unguiculatus* naopak boji předchází a odehrává se většinou těsně před ním (Nyby et al., 1970). Obecně většina interakcí mezi zvířaty má právě agonistický charakter. Mezi ty neagonistické patří mimo páření primárně pronásledování samice samcem, ať už v souvislosti se sexuálním chováním či z jiných neupřesněných důvodů (Ågren, 1979; Goltsman et al., 1994).

Na začátku rozmnožovacího období nicméně vznikají agregace, kdy se překrývají teritoria samic a samců a tvoří je přibližně 15 jedinců. Některé studie dokonce naznačují, že po ukončení rozmnožovacího období se z těchto agregací formují rodinné skupiny, které tvoří samec, 1-3 samice a jejich potomstvo. I v těchto případech však zvířata nevykazovala vysokou sociální aktivitu (Goltsman et al., 1994; V. Gromov, 1997).

I u těchto zvířat se vyskytují rozdíly v socialitě, pokud se jedná o jedince chované v zajetí; samci a samice tak mohou formovat páry, často ale dochází k tomu, že samec sežere jejich společná mláďata (Daly & Daly, 1975b).

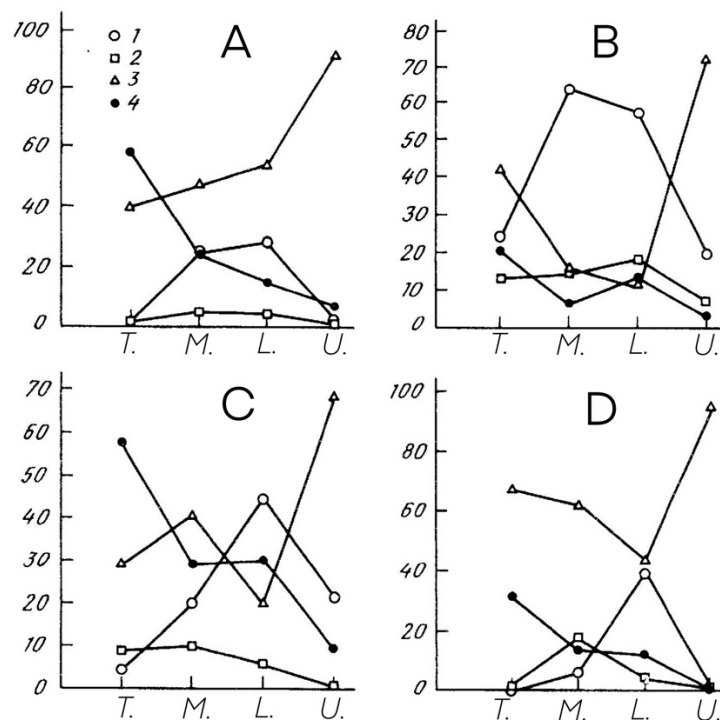
4.4. *Meriones tamariscinus*

Meriones tamariscinus se řadí mezi převážně noční a samotářská zvířata a vyznačuje se změnami v prostorovém i sociálním chování v závislosti na tom, zda se zrovna jedná o rozmnožovací období či nikoliv (V. Gromov, 2017, 2024b; Tlegenov & Bekmuratov, 2022).

Využívání prostoru během rozmnožovacího období, které trvá kolem 8 měsíců, se u samců tohoto druhu v celku podobá tomu u samců *Meriones meridianus*; teritoria samců se mohou překrývat a hranice nejsou tak přísně dodržovány. Teritoria samic se v tomto období nepřekrývají; jako možné vysvětlení se uvádí potřeba izolace hnízdní nory kvůli úspěšnému odchovu mláďat. Z rozhraničení teritorií v této době vyplývají i projevy sociálního chování; naprostá většina jejich sociálních interakcí agonistická, a to jak mezi samci, tak mezi jedinci různého pohlaví. Z toho se dá odvodit, že vnitrodruhové interakce *Meriones tamariscinus* během rozmnožovacího období jsou založeny na agonistickém chování (V. Gromov, 2017).

Mimo rozmnožovací období, tedy v době osamostatňování odrostlých mláďat, se chování samců mění a začnou si teritoria bránit aktivněji. Navíc už se nepozoruje vzájemné překrývání a celková plocha teritorií se zmenšuje. Počet sociálních interakcí mezi jedinci obou pohlaví také rapidně klesá. Samice mezi sebou nemají téměř žádné interakce, to je ostatně neměnné během celého roku (V. Gromov, 1997, 2017).

Dále jsou zobrazeny mezidruhové rozdíly v projevech sociálního chování u výše popsaných čtyř druhů *Meriones*, zpozorované v rámci výzkumu v polopřirozených podmínkách (voliéry o ploše 400 m²) (Obrázek 3). Důležité je zmínit, že výzkum probíhal během rozmnožovacího období, což má značný vliv na projevy agrese v rámci teritoriálního chování (V. Gromov, 1997).



Obrázek 3: Relativní souhrnná četnost mírumilovných (1), rituálních agonistických (2), agresivních interakcí (3) a vyhýbání se kontaktu (4) u dospělých jedinců ve skupinách *Meriones tamariscinus* (T.), *meridianus* (M.), *libycus* (L.) a *unguiculatus* (U.).

A: chování samců vůči samicům, B: chování samců vůči samicím, C: chování samic vůči samcům, D: chování samic vůči samicím. Na ose y jsou uvedeny relativní četnosti v procentech z celkového součtu interakcí. (V. Gromov, 1997)

Samice všech čtyř druhů projevuje během rozmnožovacího období zvýšenou míru teritoriálního chování, z toho vyplývají i častější agresivní interakce. Samci se naopak snaží obsadit rozsáhlejší teritoria, která by se překrývala s teritorií samic. Během rozmnožovacího období se projevuje zvýšená kompetice mezi samci, tudíž i zvýšený počet agresivních interakcí mezi samci a naopak mírumilovných interakcí vůči samicím (V. Gromov, 1997).

4.5. *Psammomys obesus*

Psammomys obesus se vyznačuje denní aktivitou a řadí se mezi nejméně sociální druhy pískomilů vůbec (Daly & Daly, 1975b; Ilan & Yom-Tov, 1990).

Toto zvíře neformuje dlouhodobé páry samec-samice ani v zajetí. Když se zvířata sesadila spolu, k pohlavnímu styku mohlo dojít již během několika prvních minut. Co se týče formování skupin, dochází k němu pouze v rozmnožovacím období (V. Gromov, 2001).

V případech, kdy dochází k poměrně vzácným sociálním interakcím, se jedná většinou o kontakt samce a samice spíše než dvou jedinců stejného pohlaví, kteří se sobě navzájem spíše vyhýbali. Většina těchto interakcí se navíc řadí mezi projevy agonistického chování (V. Gromov, 2001). Při sociálních kontaktech s jiným zvířetem je pro tento druh běžný hrabavý pohyb předními tlapami. Taky je to specifický pohyb samic v říji při námluvách (Daly & Daly, 1975b).

4.6. *Rhombomys opimus*

Rhombomys opimus je považován za zvíře s obecně komplexnější sociální strukturou (Daly & Daly, 1975b). Daly a Daly (1975b) připisují tuto komplexitu větší stabilitě prostředí a tím pádem i lepší dostupnosti potravy. V tomto kontextu srovnávají tento druh s psounem (*Cynomys*, Sciuridae) rozšířeným v aridních oblastech Severní Ameriky, který vykazuje podobnou zvýšenou míru komplexity sociability a žije v ekologicky podobném prostředí a má i podobnou potravu. Nicméně autoři podotýkají, že ne vždy je korelace mezi prostředím a

sociálním chováním zvířat tak jasná a hodně záleží také na typu prostředí a konkrétním zdroji potravy.

Pozoruhodnou vlastností tohoto druhu je to, že formování agregací u něj závisí na populační hustotě. Výzkum prováděný v letech 1996 a 1998-2004 v terénních podmínkách v Uzbekistánu (Randall et al., 2005) prokázal flexibilní sociální strukturu *Rhombomys opimus*. S rostoucí populační hustotou rostla taky tendence formovat sociální skupiny. Populační hustotu zase ovlivňovaly ekologické podmínky; v letech s vysokým úhrnem srážek a bohatou jarní vegetací vedl dostatek potravních zdrojů k úspěšnému jarnímu rozmnožení a tím pádem i vysoké populační hustotě; ta vedla k formování větších rodinných skupin. Dvouleté sucho mělo opačný efekt, vedlo k menší populační hustotě spojené s vyšší úmrtností a následně i k menší velikosti skupin.

Samice *Rhombomys opimus* se vyznačují menší tendencí k disperzi v prostředí než samci při stejné populační hustotě a spíše tíhnou k filopatřii a formování skupin s příbuznými samicemi. Sociální skupiny formují pouze samice a v rámci těchto skupin dochází ke kooperativnímu chování jedinců, které přispívá k vyšší míře přežití (*survival rate*), kterou mají samice tohoto druhu obecně vyšší než samci. Ovšem i při zvýšené populační hustotě se vyskytují samotářsky žijící samice.

4.7. *Gerbillus perpallidus*

Gerbillus perpallidus je samotářské zvíře s málo výraznými projevy sociability a velmi výraznými projevy agresivního chování, které tvoří naprostou většinu nepočtených sociálních interakcí mezi jedinci. V rámci výzkumu v polopřirozených podmínkách (V. Gromov & Ilchenko, 2007) se ukázalo, že zástupci tohoto druhu mohou formovat agregace, přesto že v přirozených podmínkách se to neděje a jedinci tíhnou k samotářskému životu, kdy jsou teritoria jednotlivých zvířat zcela izolovaná, či se pouze částečně překrývají. Při chovu v laboratorních podmínkách jsou projevy agresivity také velmi výrazné, a to dokonce mezi jedinci různého pohlaví (Volodin et al., 1996). Přesto se ukázalo že postupem času dochází při chovu v laboratorních podmínkách k výraznému snížení vnitrodruhové agrese (V. Gromov & Ilchenko, 2007).

Samotářské a teritoriální chování tohoto druhu se potvrdilo i v rámci experimentu (Tchabovsky et al., 2019), kdy zkoumaní samci preferovali samotu před časem stráveným se samicí a neprojevili žádnou preferenci vůči známé samicí oproti té neznámé.

5. Rozmnožovací systémy

Napříč druhy pískomilů z podčeledi Gerbillinae bývají zpravidla rozeznávány celkem 3 typy pářících (*mating*) systémů: promiskuita, monogamie a polygynie.

Promiskuita je pářícím systémem, při kterém nedochází k formování dlouhodobých mezipohlavních vztahů; jak samci, tak samice tedy mohou mít vícero sexuálních partnerů. Nejčastěji ji najdeme u zvířat žijících solitérně, nebo žijících v početných skupinách složených z jedinců obou pohlaví.

Monogamie se vyznačuje dlouhodobou sociální vazbou v páru samec-samice, při tom oba jedinci v páru mají právě jednoho stálého partnera. Mezi další faktory typické pro monogamii patří např. *mate guarding*, kdy si zvíře hlídá svého partnera a projevují agresi k jiným jedincům svého druhu stejného pohlaví; biparentální péče a také disperze samic v prostředí z důvodu zabránění samcům si vytvářet páry s více samicemi (shrnuto v Brotherton & Komers, 2003). Důležitým znakem monogamie je i možná přítomnost mimopárového páření, která umožňuje oběma partnerům se pářit s jedinci mimo daný pár, což má své výhody pro obě pohlaví: samec se tak vyhne paternální péči o mimopárová mláďata, samice zase dostanou šanci se pářit i s geneticky zdatnějším samcem (Westneat, 1987; Yu et al., 2023).

Polygynie se vyznačuje tím, že samec se páří s více než jednou samicí, zatímco samice má omezenou možnost pářit se s jinými samci. Často se vyskytuje u druhů, kde samice žijí nedaleko od sebe; ať už je to z důvodu působení vnějších faktorů, jako je např. dostupnost zdrojů pouze na omezeném území, či kvůli sociálním faktorům, např. kooperace mezi samicemi jednoho druhu. Tomuto systému přísluší také silná kompetice mezi samci, výrazné projevy teritoriality a hlídání partnerek.

5.1. *Meriones unguiculatus*

Gromov (2021) shrnuje, že na reprodukční strategii tohoto druhu stále napanuje jednotná shoda. Tradičně se považuje za druh monogamní (Ågren, 1984), což ale není zcela jednoznačné, protože se v rámci mnoha výzkumů projevovalo naopak promiskuitní chování tohoto druhu a jako důvod se uvádí, že samci neudrží samici na svém teritoriu (Ågren et al., 1989; Liu et al., 2009; Wang, 2017).

Gromov (2021) též podotýká na rozdíly v chování jedinců stejného druhu žijících ve volné přírodě oproti jedincům žijících v zajetí. U dospělých samců v zajetí je běžné, že samec žije se dvěma dospělými samicemi v rámci stejné skupiny a páří se s oběma, ovšem ve volné

přírodě tento případ nenastává často. Aby se toto mohlo stát ve volné přírodě, musela by každá z těchto samic mít obsazené své území v rámci tohoto teritoria.

Přesto se polygynní skupiny objevují i ve volné přírodě, a to dokonce ve stejné oblasti, jako skupiny monogamní. V republice Tuva (Ruská federace) byly v rámci více výzkumů zpozorovány jak polygynní, tak monogamní skupiny, a to v poměru přibližně 1:2 (shrnutí v Gromov, 2021).

V rámci výzkumu Ågren et al. (Ågren et al., 1989) se ukázalo, že samice v říji se páří jak se samcem ze své skupiny, tak i se samci z jiných skupin. Důvodem nejspíše je snaha vyhnout se inbreedingu. Výzkum poukazuje, že ani samci neprojevili monogamní chování. Důležité je podotknout, že v rámci tohoto výzkumu bylo reproduktivní chování pozorováno pouze u tří samic.

Na promiskuitní chování samic podotýká i výzkum Roper a Polioudakis (1977). Ve výzkumu se ukázalo, že v rámci jedné sociální skupiny se snažil samec udržet kontrolu nad samicí v říji a nepouštěl do její blízkosti jiného samce ze skupiny. Ovšem v případech, kdy se druhému samci přece jen podařilo se dostat do blízkosti této samice, neprojevila samice na rozdíl od prvního samce žádnou agresi, naopak byla páření s druhým samcem nakloněná. K projevům agrese samců mezi sebou nedocházelo během experimentu v jiném období, než když byla samice v říji, dalo by se tudíž předpokládat, že je jejich agresivní chování těsně spjato s chováním sexuálním.

5.2. *Meriones meridianus*

Rozmnožovací strategie *Meriones meridianus* není jednoznačně prozkoumaná a vykazuje znaky promiskuity a polygynandrie. Některé studie (shrnutí v V. S. Gromov, 2024a) že přírodní podmínky, ve kterých daný druh žije nasvědčují tomu, že by mohl projevovat monogamní chování, avšak žádné znaky sociální monogamie nebyly zpozorovány. V rámci terénních výzkumů nebyla zpozorována biparentální péče, ani pevné vazby v párech samec-samice a podobné znaky sociální monogamie. Během reprodukčního období samci aktivně vyhledávají samice; nevznikají partnerské páry, samci a samice jsou spolu jen po dobu oplodnění (Verevkin, 1985).

Přesto v rámci studie z r. 2023, která se zaměřovala na výzkum *Meriones meridianus* odchycených v poušti v okrese Minqin v Číně (Yu et al., 2023), se pomocí mikrosatelitní genetické analýzy ukázalo, že u daného druhu v této oblasti se vyskytují 3 typy rozmnožovacích strategií: monogamie, polygynie a polyandrie. Z celkového množství

pozorovaných skupin na daném teritoriu se 19 ukázalo jako monogamní, 5 jako polygynní a 4 jako polyandrické. Autoři uvádějí jako možnou příčinu koexistence těchto strategií právě prostředí, ve kterém pískomilové žijí, a to převážně vysoké množství predátorů, kterému se zvířata přizpůsobují tím, že se snaží udržet hustotu své populace a zvýšit genetickou diverzitu například mimopárovým pářením v rámci monogamie či obecně pářením s více partnery. Tím se dá vysvětlit i to, že žijí v tzv. skupinách; nejedná se o sociální skupiny, spíše o příbuzné živočichy, kteří sdílí území kvůli vnějším faktorům. Je pozoruhodné, že tato genetická analýza by odpovídala chování tohoto druhu v laboratorních podmínkách, kdy se vyskytuje např. biparentální péče o mláďata (Volodin, 1998). Ovšem Gromov (2024a) poukazuje na to, že výsledky daného výzkumu jsou v rozporu s odpozorovaným sociálním chováním *Meriones meridianus* v přirozených podmínkách. Ve zdokumentovaných případech také chybí údaje o prostorové organizaci pozorovaných jedinců. Gromov uvádí jako možné vysvětlení těchto výsledků to, že jelikož pískomilové v této oblasti mají nízkou populační hustotu, tak nemají takové množství potenciálních partnerů, tudíž to může vyústit v občasné monogamní či polygynní vztahy, ale ne v sociální monogamii. Daný aspekt života tohoto druhu stále není dostatečně jasný a vyžaduje do budoucna další výzkum.

5.3. *Meriones libycus*

Nebyly zpozorovány dlouhodobé vztahy mezi samci a samicemi (Goltsman et al., 1994), dalo by se tedy předpokládat, že se jedná o promiskuitní zvířata.

Co se týče následné disperze odrostlých mláďat, emigrují napřed po matčině teritoriu a postupem času i dál, přičemž samci se dostávají do vzdálenějších území v porovnání se samicemi (Daly & Daly, 1975b).

5.4. *Meriones tamariscinus*

Meriones tamariscinus se jeví jako primárně promiskuitní druh, s určitými znaky polygynandrie. Překrývání samčích a samičích teritorií přispívá k ustanovení právě těchto strategií. Také mobilita samců, rostoucí právě během reprodukčního období, zvyšuje jejich šance na oplodnění vícero samic. Samci projevují určitou kompetici o samice, právě proto by se dala hlavní strategie popsat jako polygynie; ovšem samice vykazují znaky typické pro promiskuitu, a to tím, že mají během reprodukčního období vícero samičích partnerů, se kterými nemají příliš pevné vazby (V. Gromov, 2024b; Tchabovsky & Bazykin, 2004).

5.5. *Psammomys obesus*

Tento druh stále není dokonale prozkoumaný, co se týče behaviorálních aspektů jeho reprodukčních strategií. Jeví se nicméně nejspíše jako promiskuitní druh, jelikož se jedná a velice málo sociální zvíře, mezi samcem a samicí nevznikají dlouhodobé vztahy a nebyla zpozorována paternální péče o potomstvo. Kopulace jsou navíc doprovázeny agonistickými interakcemi mezi samcem a samicí. Samotné rozmnožovací období probíhá v chladnějších měsících (Daly & Daly, 1975a; V. Gromov, 2001; Khati et al., 2023).

5.6. *Rhombomys opimus*

Rozmnožovací strategie tohoto pískomila se dá charakterizovat jako polygynie. Jak již bylo zmíněno výše, samice tohoto druhu tíhnou k formování skupin s jinými příbuznými samicemi v místech svého původu na rozdíl od samců, kteří své původní teritorium opouští. Samci nežijí ve skupinách se samicemi stále; namísto toho je z reprodukčních důvodů navštěvují či se u nich na krátkou dobu zdrží, většinou z důvodu zvýšené populační hustoty, nikdy tam ale nezůstanou napořád. Samci si kontrolu nad reprodukčním chováním samic udržují prostřednictvím teritoriality, viz níže.

Neprokázalo se, že by samice, žijící v sociální skupině měly nějaké výhody co se reprodukce týče; dá se teda odvodit, že populační hustota a s ní spojené formování sociálních skupin nemá na úspěšnost rozmnožování vliv (Randall et al., 2005).

5.7. *Gerbillus perpallidus*

Rozmnožovací strategie a behaviorální projevy *Gerbillus perpallidus* v tomto směru doposud nebyly dostatečně dobře prozkoumány. Přesto na základě dosavadních znalostí by se dal označit jako promiskuitní druh, jelikož se jedná o vysoce teritoriální zvíře, kdy samci se samicemi nesdílí teritorium ani po čas rozmnožovacího období a nevznikají tak žádné dlouhodobé vazby. Mláďata také dospívají poměrně rychle a během krátké doby dochází k jejich emigraci, a to jak mladých samců tak i samic (V. Gromov & Ilchenko, 2007; Tchabovsky et al., 2019).

6. Teritorialita a agrese

Pro samice velkého množství druhů je v období rozmnožování typické striktní dodržování hranic jednotlivých teritorií (V. Gromov & Ilchenko, 2007). I v případech, kdy se teritoria lehce překrývají (a to hlavně v případech vysoké populační hustoty), jejich „jádra“ (*core areas*) jsou vždy samostatná a výrazně izolovaná od ostatních. Tento jev se objasňuje snahou o ochranu a úspěšný odchov mláďat jednotlivých samic. Podobné chování se vyskytuje jak u samic samotářských druhů (např. *Meriones meridianus* a *Meriones tamariscinus*) tak i u více sociálních (*Meriones unguiculatus* a *Meriones libycus*); méně sociální druhy se však vyznačují výraznějším agresivním chováním v rámci teritoriality než ty více sociální (V. Gromov, 1997).

Samci se naopak snaží zaujmout co největší teritorium, které se navíc bude překrývat s teritorií samic. Je možné pozorovat mezidruhové rozdíly v projevech teritoriality u samců; např. méně sociální *Meriones meridianus* a *Meriones tamariscinus* nemají tak jasně výrazné hranice teritorií v porovnání se sociálnějším *Meriones unguiculatus*.

Dá se tedy předpokládat, že pro druhy s výraznějším sociálním chováním jsou přímé projevy sociálního chování (mezi které se řadí i agresivní chování) častější než u méně sociálních druhů, kteří dávají přednost vzájemnému vyhýbání. Podobný úsudek se dá odvodit z výzkumu provedeného na čtyřech druzích pískomilů s odlišným sociálním chováním, (viz Obrázek 3) (V. Gromov, 1997).

Je potřeba ujasnit vztah mezi agonistickým a agresivním chováním. Agonistické chování je širším termínem a spadá do něj „*siddling*“, vynucený grooming, výpady a jiné kontaktní i bezkontaktní projevy chování; nemusí obsahovat přímý útok a zahrnují jak agresivní, tak obranné strategie. Agresivní chování je specifickým projevem v rámci chování agonistického, většinou vede k fyzickému kontaktu a přímému útoku (V. Gromov, 1997).

6.1. *Meriones unguiculatus*

Agrese

Zvířata projevovala agresi primárně vůči jedincům, kteří do jejich sociální skupiny nepatřili, přesto se podobné chování může zřídka vyskytnout i vůči členům jejich skupiny. Agonistické chování v rámci jedné skupiny se vyskytuje převážně v období říje samice (Roper & Polioudakis, 1977).

Agrese mezi jedinci uvnitř sociálních skupin se dle Scheiblera et al. (2004) dá vysvětlit změnami ve struktuře a hierarchii skupiny samotné, případně navýšením počtu jedinců ve skupině. Například kvůli tomu, že se v rodinné skupině rozmnožuje většinou nejstarší samice (Ågren et al., 1989), snaží se mladší samice dostat na její místo a vytlačit dominantní samici z její hierarchické pozice právě projevením agrese.

Co se týče interakcí mezi členy různých sociálních skupin, naprostá většina z nich by se dala popsat jako projevy agrese a teritoriality. Jen 9 % interakcí členů různých skupin bylo popsáno jako neutrální, což je velký rozdíl, oproti 57 % u členů stejné sociální skupiny. Mezi agresivní interakce patří například typicky vzájemné nahánění (Ågren et al., 1989).

Co se týče podoby samotných agresivních interakcí, jsou to spíše krátce trvající a rychlé, často taktilní interakce (Volodin & Goltsman, 2003). Roper a Poliousdakis (1977) ve svém výzkumu popsali, že při projevech agrese nedocházelo k úrazům, které by se staly bezprostřední příčinou smrti. Většinou se jednalo o poranění a pokousání zadních končetin, zatímco případný úhyn zvířete byl vyvolán spíše následným stresem či celkovým vyčerpáním organismu.

V rámci experimentu (Hull et al., 1973), provedeného v laboratorních podmínkách na skupinách *Meriones unguiculatus* se ukázalo, že skupiny s větší populační hustotou vykazují celkově sníženou míru afiliativního chování a naopak zvýšenou míru agresivního chování. Pravděpodobným odůvodněním podobných změn v chování je pravděpodobně zvýšená kompetice o zdroje, způsobená zvýšenou populační hustotou. V přirozených podmínkách by zvířata na podobnou situaci reagovala nejspíše oddělením se od původní skupiny, což v laboratorních podmínkách samozřejmě nebylo možné.

Teritorialita

Dospělí samci *Meriones unguiculatus* projevují teritorialitu a aktivně brání hranice svého území (Ågren et al., 1989). Plocha odlišných teritorií se v rámci tohoto experimentu pohybovala v rozmezí 325–1550 m² a kladně korelovala s počtem jedinců příslušející skupiny. Vliv na rozsah teritoria mělo také to, jak bohaté na potravu bylo dané území, s tím že „bohatší“ teritoria byla také rozlehlejší.

Základním cílem teritoriálního chování je zisk a ochrana území s dostatkem potravy pro všechny členy agregace. Ågren (1984) předpokládá, že během reprodukčního období to však může mít ještě další benefit. Samice byly zpozorovány při promiskuitním chování, tudíž se mohou pářit i se samci z jiných skupin. Proto je pro samce výhodné si udržovat větší teritorium, aby zvýšili své šance na páření.

6.2. *Meriones meridianus*

Agrese

Agresivní chování *Meriones meridianus* má poněkud odlišný charakter od pískomila mongolského. U tohoto druhu bývají projevy agrese spíše náhodného charakteru. Pokud na sebe dvě zvířata přímo nenarazí, zpravidla netíhnou k agresi. Jako příklad může posloužit situace, kdy zvíře, které zrovna vylezlo z nory a zahlédlo jiného jedince, nezaútočí ani nevyhledává žádný jiný kontakt, pouze ho ignoruje.

Také na rozdíl od *Meriones unguiculatus* se u tohoto druhu nedají vytýčit jedinci, kteří by k projevům agrese tíhli více než ostatní. Samci i samice různých věkových skupin mohou rovnocenně jak napadat jiná zvířata tak i být jimi napadeni (Shilova et al., 1983). Během reprodukčního období se však i přesto dají pozorovat časté souboje dvou samců, snažících se získat samici (V. Gromov, 2024a).

Teritorialita

Samci a samice netvoří páry a zaujímají zvláštní teritoria v prostoru. Situace se mění v průběhu reprodukčního období, kdy samci přestávají projevovat teritorialitu a jejich území se začne překrývat s území jiných samců a samic, což umožňuje vznik tzv. „*breeding colonies*“. Samičí území se ani při tom nepřekrývají.

Obecně teritoriální chování projevují spíše samice, a to právě během reprodukčního období, zatímco samci projevují chování, založené spíše na interakcích dominance-submise (V. Gromov, 2024a).

6.3. *Meriones libycus*

Agrese

Naprostá většina nepočetných sociálních interakcí mezi zástupci daného druhu nese agonistický charakter; řadí se mezi ně „*sidling*“, kopání končetinami, „*boxování*“ předními končetinami a přímý boj, často doprovázené značkováním teritoria sekretem z ventrální žlázy. Podobné projevy agrese se vyskytují většinou v rámci teritoriálního chování či nastolení dominance (Ågren, 1979).

Teritorialita

U těchto pískomilů se projevují výrazné mezipohlavní rozdíly v udržování teritorií; zatímco samice tohoto druhu se v rámci výzkumu Daly a Daly (1975b) ukázaly jako zvířata s větší tendencí zůstat na jednom teritoriu po delší dobu, samci naopak více tíhli k migrování mezi teritorii. Velikost samotných teritorií se mezi pohlavími taky lišila. Samice obsazovaly poněkud menší území než samci, teritoria samců se navíc překrývala s teritorii jiných samců. Důvodem k tomu může být rozdílná potřeba přístupu k potravě a jiným ekologickým zdrojům. Samice potřebují větší stabilitu a stálý přísun potravy, aby dokázaly uživit sebe a své potomstvo, samci naopak využívají větší území, aby si navýšili šance na potkání partnerky.

Ukázalo se, že populační hustota tohoto druhu významně ovlivňuje teritoriální chování; při rapidním poklesu počtu jedinců klesá i tendence k formování agregací, což vede k rovnoměrné distribuci na území (Goltsman et al., 1994).

6.4. *Meriones tamariscinus*

Jak již bylo zmíněno výše, teritoria samic tohoto druhu se v období rozmnožování navzájem nepřekrývají a jsou striktně izolovaná. S tím souvisí i projevy agresivního chování, které se u samic *Meriones tamariscinus* začínají objevovat již od raného věku. Pokud se jedná u samce, je u nich vidět jasný rozdíl v projevech teritoriality během různých období; v průběhu reprodukčního období se mohou teritoria samců překrývat a jejich hranice nejsou tak jasné, zatímco koncem tohoto období dochází k jasné izolaci jednotlivých teritorií (V. Gromov, 1997).

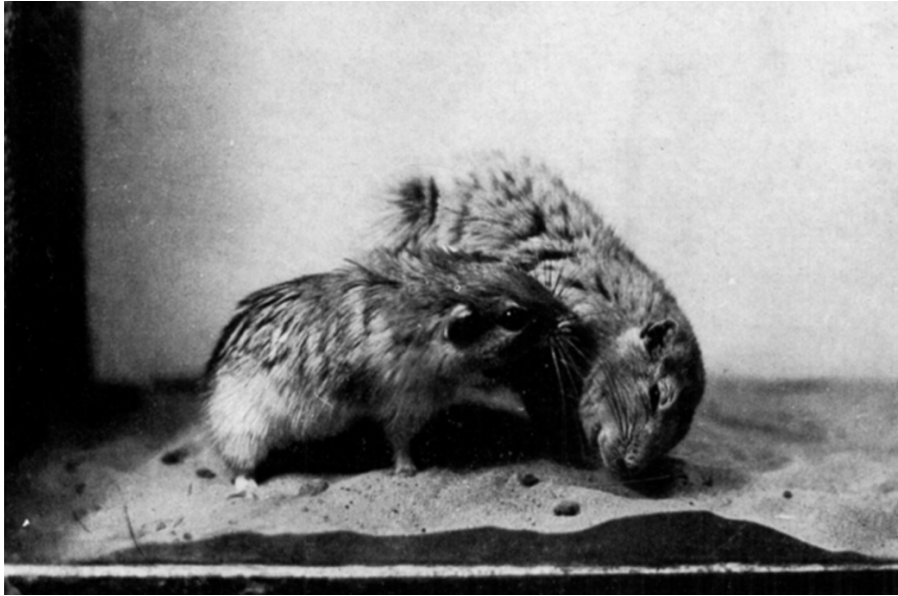
6.5. *Psammomys obesus*

Agrese

Projevy agonistického chování vůči jiným jedincům jsou u tohoto druhu téměř stejně časté jako u projevy neagonistického chování, u samců dokonce dvakrát častější (V. Gromov, 2001) Ještě ve větší míře než u *M. libycus* se u těchto zvířat vyskytuje „sidling“ (Obrázek), aneb specifický pohyb bokem, jako způsob předejit konfliktu (Daly & Daly, 1975a). Mezi další projevy agresivního chování se řadí vokalizace, pronásledování, a fyzické agresivní kontakty (V. Gromov, 2001).

Teritorialita

Samci a samice tohoto druhu vykazují značné rozdíly v teritoriálním chování. Zatímco samci k němu tíhnou více a aktivně své teritorium brání před jinými samci, a to jak pomocí projevů agresivity, tak i značkováním, teritoria samic se mohou navzájem překrývat a obecně jsou méně teritoriální i agresivní (V. Gromov, 2001).



Obrázek 4: „Sidling“ u *Psammomys obesus*: samec (vpravo) se přiblíží bokem k samici (vlevo) a položí svou pravou zadní končetinu na její bok (převzato z Daly & Daly, 1975a)

6.6. *Rhombomys opimus*

Agrese

Členové jedné sociální skupiny vůči sobě navzájem nevykazují agonistické chování, to se naopak objevuje hlavně vůči cizím zvířatům (Randall et al., 2005). Mezi samotné projevy patří odkládání přímého fyzického konfliktu, zvířata si od sebe většinu času drží odstup a celková doba konfliktu je delší než např. u *Meriones unguiculatus* (Goltsman & Volodin, 1997; Volodin & Goltsman, 2003).

Teritorialita

Teritoriální chování projevují u tohoto druhu hlavně samci, kteří si značkují a brání své teritorium proti cizím zvířatům (Rogovin et al., 2004). Mohou navštěvovat teritoria samotářských samic či skupin, dokonce se jejich teritoria mohou překrývat; oproti samicím mají teritoria také větší (Goltsman & Volodin, 1997).

6.7. *Gerbillus perpallidus*

Gerbillus perpallidus je vysoce teritoriální zvíře s výraznými projevy agresivního chování. Zástupci tohoto druhu tíhnou k udržování individuálních teritorií i při vysoké populační hustotě. Typickým mechanismem udržení svého teritoria pro samce jsou projevy agresivního chování vůči jiným samcům, zatímco samice projevují jak agresivní chování, tak se jiným samicím i vyhýbají. Míra agresivity je v rámci teritoriálního chování vysoká i mezi různopohlavními jedinci, což je pro pískomily poměrně atypické (V. Gromov & Ilchenko, 2007; Popov & Voshchanova, 1996).

7. Shrnutí

Přestože mezi pískomily panuje značná diverzita, lze sociální chování jednotlivých druhů aspoň hrubě rozdělit do několika kategorií. Získané poznatky jednotlivých aspektů sociality u třinácti nejprostudovanějších druhů jsou shrnuty v Tabulce 1.

Tabulka 1: Tabulka shrnující některé zjištěné ekologické faktory a aspekty sociality u 13 klíčových druhů pískomilů. Reference: 1 – (Ågren et al., 1989), 2 – (V. Gromov, 2021), 3 – (Ågren, 1984), 4 – (V. Gromov, 2024a), 5 – (Goltsman et al., 1994)*, 6 – (Shuai & Song, 2010), 7 – (Alagaili et al., 2013), 8 – (V. Gromov, 1997), 9 – (Daly & Daly, 1975b), 10 – (V. Gromov, 2024b), 11 – (Tchabovsky & Bazykin, 2004), 12 – (Randall, 2008), 13 – (Volodin et al., 1996)*, 14 – (Kumari & Prakash, 1981), 15 – (Daly & Daly, 1975a), 16 – (V. Gromov, 2001), 17 – (Wen et al., 2020), 18 – (Randall et al., 2005), 19 – (Rogovin et al., 2003), 20 – (Rogovin et al., 2003), 21 – (V. Gromov & Ilchenko, 2007), 22 – (Tchabovsky et al., 2019), 23 – (Goltsman & Volodin, 1997), 24 – (Sinai et al., 2003), 25 – (V. Gromov et al., 2001), 26 – (Lötter & Pillay, 2012), 27 – (V. S. Gromov et al., 2000), 28 – (Goyal & Ghosh, 1993)

Druh	Aktivita	Potrava	Kolonialita	Sociabilita	Rozmnožovací strategie	Teritorialita
<i>Gerbilliscus leucogaster</i>	noční (26)	primárně hmyz a zrní (26)	samotářský (26)	nízká (26)	promiskuita (26)	teritoriální samci (26)
<i>Gerbillus dasyurus</i>	noční (25)	primárně rostlinná strava (25)	koloniální (25)	nízká (27)	polygynie? (27)	teritoriální samice (27)
<i>Gerbillus gerbillus</i>	noční (24)	primárně zrní, také jiné části rostlin a členovci (24)	samotářský (24)	nízká (24)	X	teritoriální samci (24)
<i>Gerbillus perpallidus</i>	noční (21)	primárně rostlinná strava (23)	samotářský (21)	nízká (21)	promiskuita? (22)	teritoriální obě pohlaví (21)
<i>Meriones hurrianae</i>	noční (14)	primárně rostlinná strava (14)	koloniální (14)	nízká (14)	polygynie (14)	teritoriální samci (14)
<i>Meriones libicus</i>	primárně noční (7)	primárně rostlinná strava	agregace jen v rozmnožovacím	nízká (8)	promiskuita? (5)	teritoriální obě pohlaví (9)

		(9)	období (8)			
<i>Meriones meridianus</i>	primárně noční (4)	primárně zrní, také jiné části rostlin, členovci (6)	samotářský (5)	nízká (5)	promiskuita / polygynandrie (4)	teritoriální samice (4)
<i>Meriones tamariscinus</i>	primárně noční (10)	primárně zelené části rostlin, vysoký nárok na příjem vody (11)	samotářský, překryv teritorií samců v rozmnožovacím období (10)	nízká (10)	promiskuita (10)	teritoriální obě pohlaví (8)
<i>Meriones unguiculatus</i>	denní (1)	primárně rostlinná strava (2)	koloniální (2)	vysoká (1)	monogamie (3)/ promiskuita (1)	teritoriální samci (1)
<i>Meriones vinogradovi</i>	denní (12)	primárně rostlinná strava (12)	koloniální (13)	vysoká (13)	X	X
<i>Psammomys obesus</i>	denní (15)	potravní specialista: sukulenty s vysokou koncentrací soli (16)	samotářský (15)	nízká (15)	promiskuita? (16)	teritoriální samci (16)
<i>Rhombomys opimus</i>	denní (17)	primárně rostlinná (18)	agregace závisí na populační hustotě (18)	vysoká (19)	polygynie (18)	teritoriální samci (20)
<i>Tatera indica</i>	noční (28)	X	samotářský (28)	X	X	X

8. Závěr

Pískomilové podčeledě Gerbillinae se jednoznačně jeví jako zvířata s velmi výraznými mezidruhovými i mezipopulačními rozdíly, co se týče sociálního chování. Na základě literární rešerše vyšlo najevo, že reálně bylo podrobně prozkoumáno méně druhů, než jsem původně očekávala, které navíc projevily výraznou vnitrodruhovou variabilitu.

Mezidruhová variabilita obzvlášť vyniká, pokud mezi sebou srovnáme dva druhy, žijící ve velmi podobném prostředí, např. *Rhombomys opimus* a *Psammomys obesus*. Oba tyto druhy se řadí mezi zvířata s denní aktivitou, žijí na podobném substrátu a mají podobné potravní strategie. Přesto se však jejich sociální chování diametrálně liší; zatímco *Rhombomys opimus* se uvádí jako zástupce pískomilů s vysokou sociální komplexitou, *Psammomys obesus* patří mezi nejméně sociální zástupce dané podčeledě vůbec. Sesterské taxony rodu *Meriones* taky projevují značné mezidruhové rozdíly v chování, bez ohledu na téměř shodný potravní zdroj i některé další ekologické faktory.

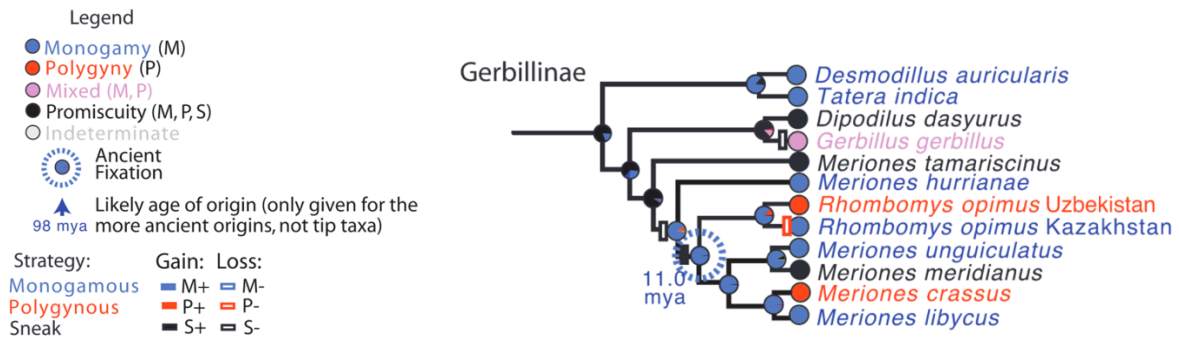
U většiny popsaných druhů byly zaznamenány vnitrodruhové rozdíly, obzvlášť pokud se jedná o srovnání zvířat žijících v přirozených podmínkách se zvířaty chovanými v zajetí. Důležité je poznamenat, že se tyto rozdíly mohou začít projevovat velmi rychle; např. *Meriones meridianus* již po 4-5 letech chovu v zajetí pozměnil své reprodukční chování a u původně promiskuitních zvířat začaly vznikat dlouhodobé vazby mezi samcem a samicí.

Vnitrodruhová a mezidruhová variabilita by mohla nasvědčovat, že hypotéza od Sinerva et al. (2020) se může jevit jako platná. Podle modelů zpracovaných v daném výzkumu může u pářících (*mating*) systémů dojít k přechodům mezi jednotlivými systémy, jako např. přechod od monogamie k polygynii, od polygynie k promiskuitě a od promiskuity k monogamii.

Přechody mohou být ovlivněny genetickými mutacemi, a to konkrétně mutací v genu *V1aR* (*vasopressin receptor gene*), který má pozitivní vliv na paternální chování a negativní vliv na agresivní chování. Mutace v daném genu mohou mít vliv na výběr partnera, sociální a teritoriální chování a následně vést i k přechodu k jiné pářící strategii. Důležité je však zmínit, že autoři neopomíjí ani vliv vnějších faktorů, jako je např. dostupnost potravních zdrojů či jiné ekologické aspekty, a předpokládají, že změny v pářících strategiích způsobuje určitá souhra vnitřních a vnějších podmínek.

Ve své práci Sinervo et al. (2020) uvádějí fylogenetický systém hlodavců včetně podčeledi Gerbillinae (Obrázek 5), na kterém jsou vyneseny pářící (*mating*) systémy

jednotlivých rodů. Co se týče konkrétně pískomilů, nejsou tam vyznačeny zdaleka všechny doposud známé druhy, jelikož u většiny z nich klíčové informace chybí.



Obrázek 5: Distribuce pářících (mating) systémů nanesená na fylogenetický strom Gerbillinae (převzato z Sinervo et al., 2020)

Na základě tohoto fylogenetického systému je zřejmé, že se některé blízce příbuzné druhy často dramaticky odlišují ve svém pářícím systému, a tudíž že se změny mezi pářícími systémy nedají objasnit pouze na základě fylogeneze. Zároveň však jde z tohoto stromu usoudit, že se určité sesterské linie oddělily už dávno, ale přesto mají stále stejné systémy. Zdá se tedy, že vnější ekologické podmínky samy o sobě změny v pářících systémech také nezpůsobují, protože během doby samostatné existence mnohých větví se tyto podmínky několikrát razantně měnily (např. během dob ledových).

Z výsledků vyplývá, že není jednoduché a jednoznačné vysvětlení pro variabilitu v sociálním chování pískomilů podčeleď Gerbillinae. V zásadě se zdá, že druhy mají tendenci vykazovat druhově specifické chování, které je ovlivněno jak vnitřními faktory, tak i vnějšími ekologickými podmínkami. Pro plné pochopení dané problematiky je potřeba rozsáhlejší analýza, která vyžaduje obsáhlejší sbírku dat. Nabízí se tak perspektiva zajímavé výzkumné příležitosti do budoucna.

V zásadě neexistuje jednoznačné ekologické či fylogenetické vysvětlení

9. Bibliografie

Sekundární citace jsou označeny *

- Abramsky, Z., Brand, S., & Rosenzweig, M. (1985). Geographical ecology of Gerbilline rodents in sand dune habitats of Israel. *Journal of Biogeography*, 363–372. <https://doi.org/10.2307/2844867>
- * Adham, K. G., Al-Eisa, N. A., & Farhood, M. H. (2011). Risk assessment of heavy metal contamination in soil and wild Libyan jird *Meriones libycus* in Riyadh, Saudi Arabia. *Journal of environmental biology*, 32(6), 813. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22471221>
- Ågren, G. (1979). Field observations of social behaviour in a Saharan gerbil: *Meriones libycus*. *Mammalia*, 43(2). <https://doi.org/10.1515/mamm.1979.43.2.135>
- Ågren, G. (1984). Pair formation in the Mongolian gerbil. *Animal behaviour*, 32(2), 528–535. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(84\)80291-2](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(84)80291-2)
- Ågren, G., Zhou, Q., & Zhong, W. (1989). Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot, Inner Mongolia, China. *Animal Behaviour*, 37, 11–27. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90002-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90002-X)
- Alagaili, A., Mohammed, O., Bennett, N., & Oosthuizen, M. (2013). A tale of two jirds: The locomotory activity patterns of the King jird (*Meriones rex*) and Lybian jird (*Meriones libycus*) from Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, 88, 102–112. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.09.005>
- Brotherton, P., & Komers, P. (2003). Mate guarding and the evolution of social monogamy in mammals. In Christophe & U. Reichard (Ed.), *Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals* (s. 42–58). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139087247.003>
- Daly, M., & Daly, S. (1974). Spatial distribution of a leaf-eating Saharan gerbil (*Psammomys obesus*) in relation to its food. *Mammalia*, 38(4). <https://doi.org/10.1515/mamm.1974.38.4.591>
- Daly, M., & Daly, S. (1975a). Behavior of *Psammomys obesus* (Rodentia: Gerbillinae) in the Algerian Sahara. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 37(3), 298–321. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1975.tb00882.x>
- Daly, M., & Daly, S. (1975b). Socio-ecology of Saharan gerbils, especially *Meriones libycus*. *Mammalia*, 39(2). <https://doi.org/10.1515/mamm.1975.39.2.289>
- El-Bana, M. I. (2009). Effects of the abandonment of the burrowing mounds of fat sand rat (*Psammomys obesus* cretzenschamar 1828) on vegetation and soil surface attributes along the coastal dunes of North Sinai, Egypt. *Journal of Arid Environments*, 73(9), 821–827. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.03.006>
- Forkman, B. (1996). The foraging behaviour of Mongolian gerbils: A behavioural need or a need to know? *Behaviour*, 133(1–2), 129–143. <https://doi.org/10.1163/156853996X00071>

- Goltsman, M., & Borisova, N. (1993). Comparative analysis of interaction duration in three species of gerbils (Genus *Meriones*). *Ethology*, 94(3), 177–186. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00558.x>
- Goltsman, M., Popov, S., Tchabovsky, A., & Borisova, N. (1994). Синдром социальности. Сравнительное исследование поведения песчанок [*The sociality syndrome. A comparative study of the behavior of gerbils*], in russian. *Zhurnal obshchei biologii*, 55, 49–69. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8160488>
- Goltsman, M., & Volodin, I. (1997). Temporal pattern of agonistic Interaction in two gerbil species (*Rhombomys opimus* and *Gerbillus perpallidus*) differing in resistance to social pressure. *Ethology*, 103(12), 1051–1059. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1997.tb00147.x>
- Goyal, S. P., & Ghosh, P. K. (1993). Burrow structure of two gerbil species of Thar desert, India. *Acta Theriologica*, 38(4), 453–456. <https://doi.org/10.4098/at.arch.93-37>
- Gromov, V. (1997). Пространственные отношения и социальная структура у песчанок рода *Meriones* (Gerbillinae, Rodentia) [*The spatial relationships and social structure of gerbils in the genus Meriones (Gerbillinae, Rodentia)*], in russian. *Zhurnal obshchei biologii*, 58, 35–54.
- Gromov, V. (2001). Daytime activities and social interactions in a colony of the fat sand rats, *Psammomys obesus*, at the Negev Highlands, Israel. *Mammalia*, 65(1), 13–28. <https://doi.org/10.1515/mamm.2001.65.1.13>
- Gromov, V. (2008). *Пространственно-этологическая структура популяций грызунов [The spatial-and-ethological population structure in rodents]*, in russian. KMK Press, Moscow.
- Gromov, V. (2017). The spatial-and-ethological population structure, cooperation, and the evolution of sociality in rodents. *Behaviour*, 154(6), 609–649. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003439>
- Gromov, V. (2021). Ecology and social behaviour of the Mongolian gerbil: A generalised review. *Behaviour*, 159(5), 403–441. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10128>
- Gromov, V. (2024a). Ecology and social behavior of the midday gerbil *Meriones meridianus*: Insights from long-term research in the wild and seminatural environments. *Research in Ecology*, 16–29.
- Gromov, V. (2024b). Ecology and social behavior of the tamarisk gerbil *Meriones tamariscinus*: Insights from long-term research in the wild and seminatural environments. *Current Zoology*. <https://doi.org/10.1093/cz/zoae004>
- Gromov, V., & Ilchenko, O. (2007). The use of space and social organization in *Gerbillus perpallidus* under semi-natural conditions. *Zoologicheskii Zhurnal*, 86, 1131–1140. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.16.1.05>
- Gromov, V., Krasnov, B., & Shenbrot, G. (2001). Behavioural correlates of spatial distribution in Wagner's gerbil *Gerbillus dasyurus* (Rodentia, Gerbillinae). *Mammalia*, 65(2), 111–120.

<https://doi.org/10.1515/mamm.2001.65.2.111>

- Hart, D., Alghamdi, A., Bennett, N., Mohammed, O., Amor, N., & Alagaili, A. (2019). The pattern of reproduction in the Libyan jird (*Meriones libycus*; Rodentia: Muridae) from central Saudi Arabia in the absence of rainfall. *Canadian Journal of Zoology*, 97(3), 210–219. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0317>
- Hoogland, J., Trott, R., & Keller, S. (2019). Polyandry and polygyny in a social rodent: An integrative perspective based on social organization, copulations, and genetics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00003>
- Hull, E., Langan, C., & Rosselli, L. (1973). Population density and social, territorial, and physiological measures in the gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 84(2), 414–422. <https://doi.org/10.1037/h0035318>
- Ilan, M., & Yom-Tov, Y. (1990). Diel activity pattern of a diurnal desert rodent, *Psammomys obesus*. *Journal of Mammalogy*, 71(1), 66–69. <https://doi.org/10.2307/1381317>
- Inglis, I., & Ferguson, N. (1986). Starlings search for food rather than eat freely-available, identical food. *Animal behaviour*, 34(2), 614–617. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(86\)80136-1](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(86)80136-1)
- Khati, W. H., Al Mutery, A. F., Ricken, A., & Akhigbe, R. E. (2023). Progress in research on the reproductive function in the sand rat (*Psammomys obesus*): A review. *General and Comparative Endocrinology*, 331, 114161. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2022.114161>
- Kostin, D., Martynov, A., Lebedev, V., Zemlemerova, E., Gromov, A., & Lavrenchenko, L. (2022). Position of the ammodile and the origin of Gerbillinae (Rodentia): Out of the Horn of Africa? *Zoologica Scripta*, 51(5), 522–532. <https://doi.org/10.1111/zsc.12553>
- Kryštufek, B., & Vohralík, V. (2001). *Mammals of Turkey and Cyprus*. Zgodovinsko društvo za južno Primorsko. https://www.researchgate.net/profile/Vladimir-Vohralik/publication/325973437_Mammals_of_Turkey_and_Cyprus_Rodentia_II_Cricetinae_Muridae_Spalacidae_Calomyscidae_Capromyidae_Hystricidae_Castoridae/links/5b3107384585150d23d032d0/Mammals-of-Turkey-and-Cyprus-Rodentia-II-Cricetinae-Muridae-Spalacidae-Calomyscidae-Capromyidae-Hystricidae-Castoridae.pdf
- Kumari, S., & Prakash, I. (1981). Observations on the social behaviour of the Indian desert gerbil, *Meriones hurrianae*. *Proceedings: Animal Sciences*, 90(4), 463–471. <https://doi.org/10.1007/BF03186024>
- Liu, W., Wang, G., Wang, Y., Zhong, W., & Wan, X. (2009). Population ecology of wild Mongolian Gerbils *Meriones unguiculatus*. *Journal of Mammalogy*, 90(4), 832–840. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-265.1>
- Lötter, T. K., & Pillay, N. (2012). Social interactions associated with reproduction in the bushveld gerbil *Gerbilliscus leucogaster*. *Acta Theriologica*, 57(1), 29–39. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0054-9>
- Nanova, O. (2014). Geographical variation in the cranial measurements of the midday jird *Meriones*

- meridianus* (Rodentia: Muridae) and its taxonomic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 52(1), 75–85. <https://doi.org/10.1111/jzs.12032>
- Nokelainen, O., Sreelatha, L. B., Brito, J. C., Campos, J., Scott-Samuel, N., Valkonen, J., & Boratyński, Z. (2020). Camouflage in arid environments: The case of Sahara-Sahel desert rodents. *Journal of Vertebrate Biology*, 69(2), 20007.1. <https://doi.org/10.25225/jvb.20007>
- Nyby, J., Thiessen, D., & Wallace, P. (1970). Social inhibition of territorial marking in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Psychonomic Science*, 21(5), 310–312. <https://doi.org/10.3758/BF03330725>
- Pavlinov, I. (2008). A review of phylogeny and classification of Gerbillinae (Mammalia: Rodentia). Moscow University Publishing. https://zmmu.msu.ru/files/images/musei/publication/Zool_Issl_9_2008.pdf
- Pavlinov, I., Dubrovskii, Y., Rossolimo, O., & Potapova, E. (1990). *Песчанки Мировой Фауны* [*Gerbils of the World Fauna*]. Moscow: Nauka.
- Popov, S., & Voshchanova, I. (1996). Динамика агрессивных взаимодействий у „социальных“ и „несоциальных“ видов песчанок (Rodentia, Cricetidae) [*The dynamics of the aggressive interaction in „social“ and „solitary“ species of gerbils (Rodentia, Cricetidae)*], in russian. *Zoologicheskii Zhurnal*, 75(1), 125–132.
- Prakash, I. (2001). Nature watch: Biological invasion and loss of endemic biodiversity in the Thar desert. *Resonance*, 6(3), 76–85. <https://doi.org/10.1007/BF02837674>
- Ranck, G. L. (1968). The rodents of Libya: Taxonomy, ecology, and zoogeographical relationships. *Bulletin of the United States National Museum*. https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/10175/1/USNMB_2751968_unit.pdf
- Randall, J. A. (1994). Convergences and divergences in communication and social-organization of desert rodents. *Australian Journal of Zoology*, 42(4), 405–433. <https://doi.org/10.1071/zo9940405>
- Randall, J. A. (2008). Chapter 31. Environmental constraints and the evolution of sociality in semifossorial desert rodents. In *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective* (s. 368–379). University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226905389-033>
- Randall, J. A., Rogovin, K., Parker, P. G., & Eimes, J. A. (2005). Flexible social structure of a desert rodent, *Rhombomys opimus*: Philopatry, kinship, and ecological constraints. *Behavioral Ecology*, 16(6), 961–973. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari078>
- Rogovin, K., Randall, J. A., Kolosova, I., & Moshkin, M. (2004). Predation on a social desert rodent, *Rhombomys opimus*: Effect of group size, composition, and location. *Journal of Mammalogy*, 85(4), 723–730. <https://doi.org/10.1644/bns-014>
- Roper, T. J., & Polioudakis, E. (1977). The Behaviour of Mongolian gerbils in a semi-natural environment, With special reference to ventral marking, dominance and sociability. *Behaviour*, 61(3–4), 207–236. <https://doi.org/10.1163/156853977X00351>

- Shenbrot, G., Krasnov, B., & Khokhlova, I. (1997). Biology of Wagner's gerbil *Gerbillus dasyurus* (Wagner, 1842) (Rodentia: Gerbillidae) in the Negev Highlands, Israel. *Mammalia*, 61(4), 467–486. <https://doi.org/10.1515/mammalia-1997-610401>
- Shilova, S., Derviz, N., Shilov, A., Stchipanov, N., Marova, I., & Pojariski, D. (1983). Некоторые черты территориального распределения и поведения полуденных песчанок *Meriones meridianus* (Rodentia, Cricetidae) в условиях измененных антропогенным воздействием [Some features of territorial distribution and behaviour in *Meriones meridianus* (Rodentia, Cricetidae) under the conditions changed by anthropogenic effects], in russian. *Zoologicheskii Zhurnal*, 62(6), 916–921.
- Shuai, L.-Y., & Song, Y.-L. (2010). Foraging behavior of the midday gerbil (*Meriones meridianus*): Combined effects of distance and microhabitat. *Behavioural Processes*, 86, 143–148. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.11.001>
- Scheibler, E., Weinandy, R., & Gattermann, R. (2004). Social categories in families of Mongolian gerbils. *Physiology & Behavior*, 81(3), 455–464. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.02.011>
- Sinervo, B., Chaine, A. S., & Miles, D. B. (2020). Social games and genic selection drive mammalian mating system evolution and speciation. *The American Naturalist*, 195(2), 247–274. <https://doi.org/10.1086/706810>
- Tchabovsky, A., & Bazykin, G. (2004). Females Delay Dispersal and Breeding in a Solitary Gerbil, *Meriones tamariscinus*. *Journal of Mammalogy*, 85(1), 105–112. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2004\)085<0105:FDDABI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2004)085<0105:FDDABI>2.0.CO;2)
- Tchabovsky, A., Savinetskaya, L., Ovchinnikova, N., Safonova, A., Ilchenko, O., Sapozhnikova, S., & Vasilieva, N. (2019). Sociability and pair-bonding in gerbils: A comparative experimental study. *Current Zoology*, 65(4), 363–373. <https://doi.org/10.1093/cz/zoy078>
- Tlegenov, M., & Bekmuratov, B. (2022). Ecological features of the population of *Meriones tamariscinus* in the lower reaches of the Amu Darya. *Universum*, 93(3). <https://cyberleninka.ru/article/n/ekologicheskie-osobennosti-populyatsii-meriones-tamariscinus-v-nizovyah-amudari/viewer>
- Verevkin, M. (1985). Биология размножения полуденной песчанки [*Biology of reproduction of Meriones meridianus* (Rodentia)], in russian. *Zoologicheskii Zhurnal*, 64, 276–281.
- Volodin, I. (1998). Изменения в системе размножения светлых песчанок в условиях неволи [*Gradual changes in a light gerbil's reproductive system in captivity*], in russian. [Autoreferát disertační práce]. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution
- Volodin, I. (1999). *Видовые особенности поведения песчанок в условиях неволи* [*Specific features of the behavior of gerbils in captivity*], in russian (doktorská disertace). M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow. <https://dissercat.com/content/vidovye-osobennosti-povedeniya-peschanok-v-usloviyakh-nevoli>
- Volodin, I., & Goltsman, M. (2003). Strategies of aggressive fighting reflect degree of sociality in three species of gerbils. *ACIAR MONOGRAPH SERIES*, 96, 169–172.

- Volodin, I., Ilchenko, O., & Popov, S. (1996). *Песчанки: содержание и демография популяций разных видов в неволе* [Gerbils: Captive management and population demography of different species in laboratory], *in russian*. Moscow Zoo Press.
- Wang, G. (2017). Sexual size dimorphism of group-living Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus* (Muridae: Gerbillinae). *The European Zoological Journal*, *84*(1), 536–540. <https://doi.org/10.1080/24750263.2017.1387942>
- Wen, X., Cheng, X., Dong, Y., Wang, Q., & Lin, X. (2020). Analysis of the activity rhythms of the great gerbil (*Rhombomys opimus*) and its predators and their correlations based on infrared camera technology. *Global Ecology and Conservation*, *24*, e01337. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01337>
- Westneat, D. F. (1987). Extra-pair copulations in a predominantly monogamous bird: Observations of behaviour. *Animal Behaviour*, *35*(3), 865–876. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(87\)80122-7](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(87)80122-7)
- Yu, P., Miao, F., Kong, Z., Cao, R., & Chen, P. (2023). Genetic evidence for variability in the social mating system of the Midday Gerbil (*Meriones meridianus*). *Journal of Mammalogy*, *104*(6), 1434–1442. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyad080>
- Ziv, Y., Kotler, B. P., Abramsky, Z., & Rosenzweig, M. L. (1995). Foraging efficiencies of competing rodents: Why do gerbils exhibit shared-preference habitat selection? *Oikos*, *73*(2), 260. <https://doi.org/10.2307/3545916>