

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Studijní program: Zoologie**



**Mgr. Barbora Kaftanová**

**Myš, potkan, krysa: prostor, pach a metody detekce**

**Mice and Rats: Space, Smell and Methods of Detection**

**Disertační práce**

**Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.**

**Praha 2018**

Prohlašuji, že jsem tuto závěrečnou práci vypracovala samostatně a že jsem řádně citovala veškeré použité informační zdroje. Můj celkový podíl práce na přiložených publikacích a rukopisech odpovídá pořadí a počtu spoluautorů. Tato práce ani její část nebyla předložena k získání stejného nebo jiného akademického titulu.

V Praze, dne 24. 7. 2018

Mgr. Barbora Kaftanová

## Poděkování

Největší dík patří mému školiteli doc. RNDr. Danielu Fryntovi, PhD. Umožnil mi věnovat se širokému okruhu témat z oblasti sociálního chování hlodavců a získat tak řadu neocenitelných zkušeností. Za poměrně dlouhou dobu mého studia mi věnoval nespočet hodin svého času a po celou dobu mi poskytoval zázemí jak pro praktické, tak i pro teoretické stránky mé práce.

Velice děkuji všem mým kolegům a kolegyním za pomoc během mnoha společných let práce, ať už při vlastní práci se zvířaty, se sběrem dat či s jejich dalším zpracováním - především Mgr. Barboře Žampachové, Mgr. Olze Šimkové, PhD., RNDr. Petře Frýdlové, PhD., RNDr. Evě Landové, PhD., Mgr. Silvii Rádlové, PhD., Mgr. Haně Káčeríkové, Mgr. Margarétě Balad'ové a Mgr. Petře Voráčkové.

Možnost podílet se na výzkumu hlodavců jakožto zemědělských škůdců a získat tak znalosti nejen laboratorního, ale i terénního charakteru, mně poskytli kolegové z Výzkumného ústavu rostlinné výroby - Ing. Václav Stejskal, PhD., Ing. Radek Aulický, PhD., RNDr. Marcela Fraňková, PhD. a dále pan doc. RNDr. Pavel Rödl, CSc. ze Státního zdravotního ústavu.

Za finanční podporu mých prací chci poděkovat zejména Národní agentuře pro zemědělský výzkum (projekt NAZV QH 91146), projektu SVV (260434/2018), Grantové agentuře Univerzity Karlovy (projekt č. 900217) a instituci Národní ústav duševního zdraví (LO1611 v rámci programu NPU I.).

V neposlední řadě patří dík mojí rodině za podporu během celého mého studia. A největší pak mému drahému manželovi Milanovi, že to se mnou všechno vydržel.

## Abstrakt

Společné soužití člověka s hlodavci se datuje již od počátku zemědělství. Mnohé populace hlodavců se přizpůsobily synantropnímu způsobu života, a jakožto komenzálové doprovázejí člověka až do dnešní doby. První studie sleduje, jakým způsobem člověk ovlivnil životní prostředí nekomenzálního druhu hlodavce - myši kyperské (*Mus cypriacus*). Tento ostrovní endemit se po většinu své existence vyvíjel v nepřítomnosti savčích konkurentů a predátorů. Během posledních 10.000 let však člověk do jeho prostředí zavlekl druhy, které životní prostředí myši značně ovlivnily. Zejména krysa (*Rattus rattus*) dnes na ostrově dominuje svou početností a je pravděpodobně výrazným kompetitorem kyperské myši. Přesto její pach na myš nepůsobí averzivně, naopak je preferován, zřejmě jakožto pach fylogeneticky příbuzného druhu. Naopak pach kočky, na Kypru rovněž rozšířený, vyvolává averzivní reakci.

Druhým řešeným tématem je sledování behaviorálních strategií různých typů myších populací (komezální *M. musculus musculus*, nekomenzální *M. m. musculus*, nekomenzální *M. m. domesticus*) pomocí exploračních testů. Komezální populace projevuje výraznou vertikální aktivitu - zřejmě proto, že komezální prostředí nabízí řadu příležitostí ke šplhání. Naopak je oproti nekomenzálům méně aktivní v testu volné explorační. V komezálním prostředí jsou zdroje obvykle nahlučené a jedinci tak nemusí udržovat a obcházet velká teritoria. Proto zřejmě ani v prostředí *open-field* testu nemají potřebu být příliš aktivní. Zaznamenali jsme i vliv poddruhové příslušnosti: poddruh *M. m. domesticus* se v testech projevoval aktivněji a odvážněji - ochotně navštěvoval střed arény v *open-field* prostředí a na zvýšeném křížovém bludišti se častěji naklání z otevřených ramen dolů (*head-dipping*). Podle literatury je *M. m. domesticus* zároveň také agresivnějším poddruhem. Právě agresivita bývá s odvážností spojována (jako tzv. "*Boldness-aggression syndrome*"), s čímž dobře korespondují i naše výsledky.

Poslední část práce sleduje aplikovatelnost netoxické monitorovací nástrahy s obsahem UV-fluorescentního barviva u tří druhů hlodavců (myš domácí, potkan, krysa). Všechny testované druhy návnadu přijímaly a po jejím pozření produkovaly po dostatečně dlouhou dobu fluorescentně označený trus, který byl dobře viditelný. Návnada je tedy použitelná k monitorování pohybové aktivity hlodavců v terénu. Trus s obsahem fluorescentního barviva navíc při monitorování zabraňuje falešně pozitivním detekcím.

## Abstract

The coexistence of humans and rodents lasts from the beginnings of the history of agriculture. Many rodent populations accepted to synanthropic way of life and as commensals accompany human societies until today.

In the first study we wanted to find out, how the evolution of non-commensal rodent species, a Cypriot mouse (*Mus cypriacus*), was influenced by people. This endemic island species evolved on the Cyprus Island without presence of any mammalian competitors or predators. In last 10.000 years humans arrived on the island, bringing several mammalian species, which affected the environment markedly. A black rat (*Rattus rattus*) is now dominant species there and presumably it is an important competitor for the Cypriot mouse. We supposed that the mice should avoid its odour. Nevertheless the rats odour was preferred by the mouse, probably as an odour of phylogenetically related species. On the contrary, the odour of domestic cat (species, which is also widespread on the island), was avoided. In conclusion, the long-term isolation from mammalian predators did not affect the antipredatory reactions of the Cypriot mouse.

Our next study was focus on changes in behavioural strategies of different populations of mice: the main question was how the commensal way of life affects their exploratory behaviour. For assessing the effect of commensalism we compared non-commensal population of *M. musculus musculus* with commensal one of the same species (*M. m. musculus*). To determine the effect of subspecies we used non-commensal population of *M. m. domesticus* for comparison. In commensal mice level of their vertical activity was increased. It suggests that the selection pressures of commensal way of life favour mice with higher affinity towards vertical dimension and elevated places. In comparison with *M. m. musculus* the *M. m. domesticus* subspecies was more active, exhibiting elements of behaviour, which are connected to boldness.

The final part of our work investigates an applicability of non-toxic monitoring bait containing fluorescent pigment. All three tested rodent species (*M. musculus domesticus*, *Rattus norvegicus*, *R. rattus*) accepted the bait and produced sufficient amount of UV-visible faecal pellets. The detectability of these pellets was very high (98 % when using the UV flashlight). Also the fluorescent pigment contained in faeces prevents human observers from false positives recordings. Thus, the bait is useful tool for monitoring activity of rodents in the field.

## Obsah

1. Úvod .....	8
2. Cíle práce .....	10
3. Literární přehled	
3.1 Historie rodů <i>Mus</i> a <i>Rattus</i> .....	12
3.2 Pach a jeho role v mezidruhových interakcích .....	16
3.3 Vliv komenzalismu na využívání prostoru .....	19
3.4 Hlodavci jako škůdci .....	21
3.4.1 Invazní druhy a jejich vliv na původní faunu .....	22
3.4.2 Hlodavci a choroby: Myš, potkan a krysa jako rezervoárové druhy infekčních onemocnění .....	24
3.4.3 Zemědělní škůdci: metody detekce a deratizace .....	26
4. Závěr .....	35
5. Použitá literatura .....	37
6. Publikace .....	59
6.1 Frynta D, Baladřová M, Eliášová B, Lišková S, Landová E (2015): Why not to avoid the smell of danger? Unexpected behaviour of the Cypriot mouse surviving on the island invaded by black rats. <i>Current Zoology</i> 61 (4): 781 – 791	
6.2 Frynta D, Kaftanová-Eliášová B, Žampachová B, Voráčková P, Sádlová J, Landová E ( <i>manuskript</i> ): Behavioural strategies of three wild-derived populations of the house mouse ( <i>Mus m. musculus</i> and <i>M. m. domesticus</i> ) in five standard tests of exploration and boldness: searching for differences attributable to subspecies and commensalism	
6.3 Frynta D, Eliášová B, Fraňková M, Aulický R, Rödl P, Stejskal V (2012): Production of UV-light detectable feces in house mouse ( <i>Mus musculus</i> <i>domesticus</i> ) after consumption of encapsulated fluorescent pigment in monitoring bait. <i>Pest Management Science</i> 68: 355 – 361	
6.4 Fraňková M, Eliášová Kaftanová B, Rödl P, Aulický R, Frynta D, Stejskal V (2015): Monitoring of <i>Rattus norvegicus</i> based on non-toxic bait containing encapsulated fluorescent dye: Laboratory and semi-field validation study. <i>Journal of Stored Products Research</i> 64: 103 – 108	

6.5 Fraňková M, Kaftanová B, Aulický R, Rödl P, Frynta D, Stejskal V  
(*manuskript*): Temporal production of coloured faeces in wild roof rats (*Rattus rattus*) following consumption of fluorescent non-toxic bait and a comparison with wild *R. norvegicus* and *Mus musculus*

7. **Příloha** ..... 79

7.1 Žampachová B, Kaftanová B, Šimánková H, Landová E, Frynta D (2017):  
Consistent individual differences in standard exploration tasks in the black rat  
(*Rattus rattus*). *Journal of Comparative Psychology* 131 (2): 150 – 162

# 1. Úvod

Ačkoliv název slibuje pojednání na poměrně široké téma, předkládaná práce postihuje pouze některé jeho vybrané aspekty. Mé studijní zaměření se odvíjelo od touhy soustředit se na bezprostřední kontakt a manipulaci se zvířaty, zajímalo mě sledovat a interpretovat jejich behaviorální projevy. Postupně jsem se posunula až k obecné problematice soužití hlodavců a člověka – jaká byla historie a následný vývoj jejich prvních kontaktů, jak se dnes vzájemně ovlivňují a jakým způsobem si konkurují.

Myšovití hlodavci rodů *Mus* a *Rattus* jsou již dlouho neoddělitelně s člověkem provázáni. Mnohé jejich populace se staly synantropními - jakožto komenzálové s námi sdílí prostředí (Moore 1964) (kapitoly 3.1 a 3.3), jsou významnými škůdci potravin (kapitola 3.4.3) či přenašeči chorob (Lowe et al. 2000; Singleton et al. 2003, 2010) (kapitola 3.4.2), na druhou stranu však představují i neodmyslitelné pomocníky v laboratorním výzkumu (např. Birke 2003; Goios et al. 2007; Gregorová et al. 2008). Tato ambivalentnost vztahu nakonec není nic záhadného - vždyť komenzalismus je určitou preadaptací pro následnou domestikaci živočicha (Price 1984; Zeder 2012) a tak není divu, že tento osud potkal i synantropní hlodavce. Právě na jejich soužití s lidmi byl tak či onak zaměřen celý výzkum během mého doktorského studia.

V našem výzkumu nás zajímaly nejrůznější aspekty spojené právě s komenzálním způsobem života - jak přechod na komenzalismus hlodavce ovlivňuje po stránce ekologické, behaviorální, případně i morfologické, jaké výhody či jaká omezení z tohoto způsobu života plynou. Zatímco komenzální (synantropně žijící) hlodavci jsou jakožto potenciální škůdci často předmětem výzkumů a pozorování (např. Pelikán 1981; Readhead 1982; Hurst 1987; Sinclair et al. 1990; Krebs and Singleton 1995; Munclinger and Frynta 1997, 2000; Gray et al. 2000, 2002; Jacob et al. 2004; Pocock et al. 2004, 2005; Singleton et al. 2005; Gomez et al. 2008; Hiadlovská et al. 2012), o jejich divoce (nekomenzálně) žijících příbuzných existuje daleko méně zpráv (např. Kotenkova 2003; Frynta et al. 2005; Milishnikov 2005; Slábová and Frynta 2007). Tím, že žijí mimo antropogenní prostředí a v mnohem nižších populačních hustotách, jsou obtížně sledovatelní a výzkumníkům hůře dostupní. Ovšem teprve porovnáním komenzálních a nekomenzálních druhů či populací si lze utvořit celkový obraz o vlivu komenzalismu na způsob života.

Na tento výzkum jsme se mohli zaměřit i díky populacím myší, které jsme měli k dispozici. Tyto populace se podařilo založit z divokých jedinců odchycených při různých



terénních expedicích. Získali jsme tak celkem tři pokusné skupiny domácích myší (nekomenzální *Mus musculus domesticus* ze Sýrie, nekomenzální *M. musculus musculus* ze severního Íránu a komenzální *M. musculus musculus* z České republiky). Navíc se podařilo vytvořit ještě čtvrtou chovnou populaci dalšího druhu myši, nekomenzální myši kyperské, *Mus cypricus* (ten byl shodou okolností popsán až roku 2006 - ve stejném roce, ve kterém jsem s ním začal pracovat i já; Cucchi et al. 2006).

Zde si dovolím drobnou poznámku k názvosloví. V literatuře nepanuje úplná shoda ohledně toho, zda v rámci komplexu *Mus musculus* mluvit o druzích, či o poddruzích. Například Auffray a kol. (1990) používají členění na poddruhy (*M. m. musculus*, *M. m. domesticus*), autoři Sage a kol. (1993) naopak mluví o druzích (*Mus musculus*, *M. domesticus* a *M. castaneus*), jiní jako samostatný druh vydělují pouze *M. domesticus*, ostatní populace uvádějí jako poddruhy (*M. m. musculus*, *M. m. castaneus*, *M. m. molossinus*) (Tucker et al. 1992). Náš autorský kolektiv ve svých pracech označuje tyto populace domácích myší jako poddruhy (*M. m. musculus* a *M. m. domesticus*, viz také Auffray and Britton-Davidian 2012), proto se i já této terminologie přidržím.

O několik let později se nám podařilo založit také experimentální chov divokých krys, *Rattus rattus* (jedná se o komenzální populaci pocházející z České republiky). Mohli jsme se tedy zaměřit na behaviorální výzkum tohoto pro člověka tak důležitého druhu. Krysa je dnes celosvětově jedním z nejvýznamnějších souputníků lidí (v negativním slova smyslu). Podrobněji se tímto tématem zabývám v kapitole 3.4 (Hlodavci jako škůdci).

Drtivá většina prací, které jsou o krysách k nalezení, se zabývá tím, jaké choroby krysa přenáší (Keeling and Gillian 2000; Nitatpattana et al. 2002; Waugh et al. 2006; Lapuz et al. 2008; Matthias et al. 2008; Banks and Hughes 2012), jakými způsoby škodí v zemědělství (Belmain et al. 2003, 2015; Brown et al. 2005), jak zdatným je invazním druhem (Lowe et al. 2000; Harris and Macdonald 2007; Caut et al. 2008; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Banks and Hughes 2012; Capizzi et al. 2014) a jak ji nejlépe vyhubit (Kaur and Parshad 1997; Parkash et al. 2003; Leung and Clark 2005; Capizzi et al. 2014). Výstižnými ukázkami jsou také mnohá review (Singleton and Petch 1994; Courchamp et al. 2003; Singleton et al. 2003a; Clapperton 2006; Harris 2009; Ruffino et al. 2015) na toto téma. Tyto práce však zpravidla sledují krysy přímo v terénu, "na dálku" (např. prostřednictvím různých odchyťových metod). My jsme měli díky naší laboratorní populaci jedinečnou možnost pozorovat behaviorální projevy krys z bezprostřední blízkosti.

## 2. Cíle práce

V průběhu studia jsem se postupně dostala k řešení několika experimentů, které jsou na první pohled zdánlivě odlišně zaměřené. Při bližším zkoumání však zjistíme, že je různým způsobem spojuje právě téma soužití člověka s hlodavci. Zjišťovali jsme odpovědi na následující otázky:

- **Jaká bude reakce naivních jedinců myši kyperské na pachy potenciálních predátorů a kompetitorů?** Druh vznikl v dlouhodobé ostrovní izolaci, bez přítomnosti konkurentů a savčích predátorů. V historické době však do jeho vývoje zasáhl člověk, když na ostrov dovezl druhy savců, které pro kyperskou myš představují potenciální riziko. Především nás zajímalo, zda (a jak) se u myši projevila její následná koevoluce s kočkou a krysou.

**I. Frynta D, Balad'ová M, Eliášová B, Lišková S, Landová E (2015): Why not to avoid the smell of danger? Unexpected behaviour of the Cypriot mouse surviving on the island invaded by black rats. *Current Zoology* 61 (4): 781 – 791**

- **Jakým způsobem ovlivňuje prostředí fyzické (nekomenzální vs. komenzální) a prostředí sociální (poddruhová příslušnost) behaviorální strategie myši?** Mění tato prostředí strategii chování vůči novému (explorační chování)? V sérii standardních exploračních testů jsme srovnávali chování myši domácích ze tří různých populací: nekomenzální *M. musculus domesticus*, nekomenzální *M. musculus musculus* a komenzální *M. musculus musculus*.

**II. Frynta D, Kaftanová-Eliášová B, Žampachová B, Voráčková P, Sádlová J, Landová E (manuskript): Behavioural strategies of three wild-derived populations of the house mouse (*Mus m. musculus* and *M. m. domesticus*) in five standard tests of exploration and boldness: searching for differences attributable to subspecies and commensalism.**

- **Aplikovatelnost nejedovaté nástrahy s obsahem UV-fluorescentního barviva a její použitelnost při monitoringu výskytu zemědělských škůdců (myš, krysa, potkan).** Testovali jsme, zda budou pelety s obsahem UV-fluorescentního barviva hlodavci přijímány a zda bude barvivo ve vyprodukovaném trusu viditelné natolik, aby umožnilo trus při monitorovacích akcích v zemědělských provozech snadno objevit. Řešili jsme i problematiku falešně pozitivních detekcí (kdy mohou být při běžném monitoringu různé nečistoty mylně detekovány jako hlodavčí trus). Dále nás zajímala časová dynamika celého procesu - rychlost průchodu barviva trávicí soustavou a množství vyprodukovaného obarveného trusu.

- III. Frynta D, Eliášová B, Fraňková M, Aulický R, Rödl P, Stejskal V (2012):**  
**Production of UV-light detectable feces in house mouse (*Mus musculus domesticus*) after consumption of encapsulated fluorescent pigment in monitoring bait. *Pest Management Science* 68: 355 – 361**
- IV. Fraňková M, Eliášová Kaftanová B, Rödl P, Aulický R, Frynta D, Stejskal V (2015):**  
**Monitoring of *Rattus norvegicus* based on non-toxic bait containing encapsulated fluorescent dye: Laboratory and semi-field validation study. *Journal of Stored Products Research* 64: 103 – 108**
- V. Fraňková M, Kaftanová B, Aulický R, Rödl P, Frynta D, Stejskal V (manuskript):**  
**Temporal production of coloured faeces in wild roof rats (*Rattus rattus*) following consumption of fluorescent non-toxic bait and a comparison with wild *R. norvegicus* and *Mus musculus*.**

### 3. Literární přehled

#### 3.1 Historie rodů *Mus* a *Rattus*

V této kapitole se stručně zmíním o historii druhů, jejichž výzkumu jsem se během mého studia věnovala (myš kyperská, myš domácí, krysa, potkan).

Rody *Mus* a *Rattus* náleží do nejpočetnější hlodavčí čeledi myšovitých (*Muridae*) (Carleton and Musser 2005), konkrétně do podčeledi Murinae, která se objevila v jižní Asii asi před 13,75 miliony let (fosilní data - Jacobs and Downs 1994). Poslední společný předek obou rodů žil přibližně před 10 miliony let (odhady na základě molekulárních dat: 8,8 - 10,3 mil. let - Stepan et al. 2004 / 9,7 mil. let - Rowe et al. 2008).

Vznik dnešního rodu *Mus* je datován do doby přibližně před 5 - 7 miliony let (7,5 - 7,8 mil. let - Chevret et al. 2005; Schenk et al. 2013 / 5,3 - 7,2 mil. let - Stepan and Schenk 2017). V současnosti je popsáno kolem 40 druhů, přesný počet se však neustále mění - např. Chevret a kol. (2005) udávají 38 druhů, autoři Auffray a Britton-Davidian (2012) 41 druhů.

Myš kyperská (*Mus cypriacus*) je endemitem ostrova Kypr. Žije zde nekomezálně - zdržuje se mimo lidské osídlení, v habitatech s křovinatým vegetačním krytem (Kryštufek and Vohralík 2009). Její předek se oddělil od sesterského druhu *Mus macedonicus* asi před půl milionem let (430.000 - 610.000 let), kdy se na Kypr dostal přes moře z poloostrova Malá Asie (Cucchi et al. 2006; Macholán et al. 2007a). Zde se druh až do příchodu člověka vyvíjel bez přítomnosti kompetitorů (na ostrově se nevyskytovali žádní jiní hlodavci – Cucchi et al. 2006). Také predáční tlak byl výrazně snížený. Ze savčích predátorů zde byl zaznamenán jediný druh, pleistocénní ženetka (*Genetta cf. plesictoides*), dnes již vyhynulá (Bate 1903; Theodourou et al. 2007). V historické době (zhruba v devátém tisíciletí př. n. l.) začali Kypr osídlovat první lidé, se kterými se na ostrov postupně dostaly i některé synantropní druhy – kočka (*Felis silvestris*; Vigne et al. 2004, 2012), potkan (*Rattus norvegicus*; Becker 1978; Carleton and Musser 2005), krysa (*Rattus rattus*; McCormick 2003; Landová et al. 2006; Aplin et al. 2011; **publikace I.**), myš domácí (*M. musculus domesticus*; Cucchi et al. 2002; Vigne et al. 2011) a myš bodlinatá (*Acomys nesiotis*; Barome et al. 2001). Ty dnes mohou pro kyperskou myš představovat konkurenci či riziko predace. Je samozřejmě otázka, do jaké

míry se myš kyperská s těmito synantropními druhy setkává. Například potkan a myš domácí se zřejmě s myší kyperskou syntopicky vyskytují jen vzácně, rovněž myš bodlinatá obývá přednostně jiné typy biotopů (Cucchi et al. 2006; Kryštufek and Vohralík 2009).

Myš domácí (*Mus musculus*) pochází pravděpodobně ze severu Indického subkontinentu (Boursot et al. 1993; Berry and Scriven 2005). Odsud se zhruba před půl milionem let začala šířit do dalších oblastí Eurasie (Boursot et al. 1993; Karn et al. 2002; Geraldès et al. 2008). Z jednotlivých migračních proudů vznikly dnešní poddruhy: *M. m. musculus* (vyskytující se od střední a severovýchodní Evropy po severovýchodní Asii), *M. m. domesticus* (západní a jižní Evropa, severní pobřeží Afriky, Přední Východ až po severozápadní Írán), *M. m. castaneus* (střední a jihovýchodní Asie) a *M. m. gentilulus* (Arabský poloostrov a ostrov Madagaskar). Na Dálném Východě a v Japonsku se vyskytuje populace vzniklá zkřížením *M. m. musculus* a *M. m. castaneus* označovaná jako *M. m. molossinus* (Auffray et al. 1990; Boursot et al. 1993, 1996; Din et al. 1996; Geraldès et al. 2008; Auffray and Briton-Davidian 2012; Macholán et al. 2012; Yonekawa et al. 2012). Novější studie ovšem posouvá dobu vzájemné divergence poddruhů *M. m. musculus* a *M. m. domesticus* do ještě dřívějšího data (730.000 - 770.000 let - Macholán et al. 2012).

V holocénu se dva z výše zmíněných poddruhů (*M. m. musculus* a *M. m. domesticus*) rozšířily z jihozápadní části Asie (Írán, Írák, Pákistán) do oblasti Předního Východu (Prager et al. 1998; Cucchi et al. 2005). Právě zde, v oblasti Úrodného půlměsíce, se dostaly do kontaktu s prvními zemědělci - myši obývající lidská obydlí jsou zde popisovány z archeologických nálezů o stáří 10.000 let př. n. l. (Auffray et al. 1990; Prager et al. 1998; Cucchi et al. 2005; Cucchi and Vigne 2006; Rajabi-Maham et al. 2008; Cucchi et al. 2012). Přejít do synantropního prostředí otevřel myším zcela novou niku - s relativním dostatkem potravních zdrojů a sníženým predacním tlakem. Není tedy divu, že se myším v novém prostředí dařilo a postupně přešly na komenzální způsob života (Cucchi and Vigne 2006).\*

\* Drobná poznámka na okraj - dokladem úspěšnosti myši coby komenzála je mimo jiné i fakt, že zhruba ve stejném období zřejmě započala na Předním Východě také domestikace kočky (Vigne et al. 2011). Například na ostrov Kypr byla myš (konkrétně *M. musculus domesticus*) zavlečena již s prvními lidmi (asi 8.000 let př. n. l.) (Cucchi et al. 2002; Vigne et al. 2011). Nedlouho poté se pak v archeologických nálezech začíná objevovat i kočka (*Felis silvestris lybica*) (Vigne and Guilaine 2004; Vigne et al. 2004; Vigne et al. 2012). Není bez zajímavosti, že nejstarší nález kočičí kostry na Kypru (datovaný do doby 7.500 let př. n. l.) pochází z lidského hrobu, kam bylo zvíře úmyslně pohřbeno. Zjevně tedy nešlo o náhodně zavlečeného divokého jedince (Vigne et al. 2004).

Z Předního Východu se nyní již komenzální populace myši šířily dále do Středomoří. Východní část mediteránu byla kolonizována v osmém tisíciletí př. n. l. (Cucchi et al. 2005; Cucchi and Vigne 2006), kdežto západní až v prvním tisíciletí př. n. l., kdy se do této oblasti výrazněji rozšířila námořní doprava (Auffray et al. 1990; Cucchi et al. 2005; Cucchi and Vigne 2006). Komenzální způsob života totiž přinesl domácí myši ještě jednu výhodu: nemusela již cestovat "po svých", ale mohla se svézt jako černý pasažér v dopravních prostředcích člověka (Suzuki and Aplin 2012).

Na základě dnešního rozšíření obou komenzálních poddruhů autoři usuzují, že se každý z nich dále do Evropy vydal jinou cestou: *M. m. musculus* se zřejmě šířil podél severního pobřeží Černého moře, zatímco *M. m. domesticus* postupoval jižněji, přes poloostrov Malá Asie (Boursot et al. 1993; Sage et al. 1993; Rajabi-Maham et al. 2008; Baird and Macholán 2012; Macholán et al. 2012). Z pozdějšího rozvoje lodní dopravy tak těžil především *M. m. domesticus*, který postupně obsadil pobřeží Středozevního moře (Bonhomme et al. 2011). Cesty obou postupujících populací se nakonec opět setkaly a vytvořily poměrně úzkou hybridní zónu táhnoucí se od Jutského poloostrova na severu po Balkánský poloostrov na jihu Evropy (Boursot et al. 1993; Macholán et al. 2007b; Duvaux et al. 2011; Baird and Macholán 2012; Macholán et al. 2012).

Díky lodní dopravě jsou dnes komenzální myši (především *M. m. domesticus*) rozšířeny prakticky po celém světě (Schwarz and Scharz 1943; Singleton and Redhead 1990; Searle et al. 2009; Auffray and Britton-Davidian 2012). Jejich přizpůsobivost jim umožňuje úspěšně se množit dokonce i v arktických podmínkách (Pelikán 1981). Tito komenzálové dokonce v některých oblastech vytvořily i druhotně nekomenzální (ferální) populace - například v Austrálii (Redhead 1982; Singleton & Redhead 1990; Singleton et al. 2005), v severní Americe (Breakey 1963) či na některých malých evropských ostrovech (Berry 1964).

Rod *Rattus* se objevil v Asii již před sedmi až osmi miliony let (cca 7,5 mil. let - Verneau et al. 1998; cca 8,4 mil. let - Suzuki and Aplin 2012) a po většinu této doby také zřejmě v Asii setrval - alespoň z třetihorního fosilního záznamu jiných oblastí (př. Evropy či Austrálie) není znám (Aplin et al. 2003; Kryštufek and Vohralík 2009). Přibližně před třemi miliony let (2,7 mil. let - Verneau et al. 1998; 3,5 mil. let - Robins et al. 2008) pak u něj došlo k intenzivní speciaci. Vznikl tak velmi početný rod hlodavců, zahrnující více než 60 druhů - například Aplin a kol. (2003) udávají 61, Carleton a Musser (2005) již 65 druhů.

Samostatnou kapitolou je krysa obecná (*Rattus rattus*). Podle autorů Aplin a kol. jde ve skutečnosti o celý druhový komplex, rozdělený do šesti hlavních fylogenetických linií, v rámci nichž je známo 11 chromozomálních variant ( $2n = 38 - 42$  chromosomů) (Aplin et al. 2003, 2011). Studie Aplin a kol. (2011) navíc označila druh *R. rattus* za parafyletický taxon: druh *R. tanezumi* (který je považován za sesterský druh, oddělený od *R. rattus* asi před 0,4 mil. let - Robins et al. 2008) byl na základě fylogenetické analýzy zařazen jako vnitřní skupina druhu *R. rattus*. Sesterským druhem dvojice *rattus-tanezumi* pak je krysa ostrovní (*R. exulans*), která se od nich oddělila asi před 2,2 mil. let (Robins et al. 2008).

Krysa pochází z jihovýchodní Asie a některé její fylogenetické linie také zůstaly na Asii omezeny. Jedna z linií se však posléze rozšířila z Indie na Přední Východ a odtud dále do Evropy. Krysa je například známa z archeologických nálezů v Izraeli a Jordánsku datovaných do doby 17.400 let př. n. l. (Belmaker et al. 2001) či z evropských nálezů z období 1.400 – 400 let př. n. l. (Toškan and Kryštufek 2006).

Také krysa se stejně jako myš domácí stala komenzálním druhem. A co je zajímavější, přechod ke komenzálnímu způsobu života zřejmě u ní nastal několikrát nezávisle na sobě, často ve vzájemně vzdálených geografických oblastech (Aplin et al. 2011). Je tedy zřejmé, že už ancestrální forma krysy vlastnila preadaptace vhodné pro soužití s člověkem (například specializaci na obývání narušeného prostředí) (Aplin et al. 2011; Banks and Smith 2015). Některé z fylogenetických linií druhu svým rozšířením odpovídají tomu, jak se v historické době šířili lidé a přibývalo dopravy (Martin et al. 2000; Blench 2007; Tollenaere et al. 2010; Aplin et al. 2011). S nástupem námořní dopravy pak byla krysa rozvezena prakticky po celém světě (Harris 2009; Tollenaere et al. 2010; Aplin et al. 2011; Banks and Hughes 2012). Například i na poměrně izolovaných pacifických ostrovech dnes představuje závažné riziko pro místní faunu (je ovšem třeba podotknout, že na mnoha oceanických ostrovech se vyskytuje též další invazní druh, blízce příbuzná krysa ostrovní, *Rattus exulans*) (Martin et al. 2000; Courchamp et al. 2003; Caut et al. 2008; Harris 2009; viz též kapitolu 3.4.1).

Posledním objektem mého studijního zájmu je potkan (*Rattus norvegicus*). Tento druh vznikl zřejmě před dvěma až třemi miliony let (1,8 mil. let - Verneau et al. 1998; 2,9 mil. let - Robins et al. 2008) v oblasti jihovýchodní Sibíře a severní Číny (Carleton and Musser 2005; Kryštufek and Vohralík 2009; Song et al. 2014). Ze své domoviny se patrně začal šířit výrazně později než krysa (například z období před začátkem našeho letopočtu není z fosilního záznamu Evropy a Předního Východu vůbec znám - Kryštufek and Vohralík 2009). Stejně jako krysa se i potkan připojil k lidem, kteří jeho dalšímu šíření nechtěně napomáhali

(Aplin et al. 2003; Puckett et al. 2016). V Evropě se objevil zřejmě až v 15. či 16. století, výrazněji se zde pak rozšířil až ve století osmnáctém (Aplin et al. 2003; Puckett et al. 2016). Zhruba v této době byl také zavlečen kolonisty do Severní Ameriky, Austrálie a na Nový Zéland (Atkinson 1973; Aplin and Singleton 2003; Puckett et al. 2016). Na území České republiky potkan od 18. století postupně nahrazoval do té doby hojnou krysou. Dnes se potkan vyskytuje na celém našem území, zatímco krysa jen na několika málo místech, především ve středních Čechách (Anděra a Horáček 2005).

Potkani jsou popisováni jako agresivnější než krysy a v mezidruhových agresivních interakcích také bývají nad krysami dominantní (Dzhemukadze 2007; King et al. 2011). Například ve Velké Británii potkan nahradil krysou na většině území a autoři Kingová a kol. (2011) předpokládají, že se tak stalo právě prostřednictvím agresivní kompetice. Agresivita však nemusí být vždy hlavním důvodem úspěšnosti potkana nad krysou. Kupříkladu nahrazení krysy potkanem na našem území bývá připisováno spíše změnám v synantropním habitatu: namísto budov ze dřeva, které dobře vyhovovaly suchomilné a teplomilné kryse, se začaly stavět kamenné domy, v nichž bylo chladněji a vlhčeji a kde se lépe dařilo vlhkemilnějšímu potkanovi (Anděra a Horáček 2005). Oblibu suššího teplejšího prostředí u krys a naopak vlhčího u potkanů potvrzují i pozorování z dalších studií (př. King et al. 1996; Traweger et al. 2006). Na Novém Zélandu nastala dokonce opačná situace - původně hojně rozšířený potkan byl postupně nahrazen krysou. Ta totiž oproti potkanovi daleko lépe a ochotněji šplhá (Foster et al. 2011), což ji v místních lesních habitatech zřejmě přineslo kompetiční výhodu (King et al. 1996, 2011; Innes et al. 2001).

### 3.2 Pach a jeho role v mezidruhových interakcích

Kyperská myš je druh se zajímavou evoluční historií. Po velkou část svého vývoje byla osvobozena od predáčního a kompetičního tlaku ze strany savců. Poté však do jejího prostředí zasáhl člověk – s prvními osadníky, kteří zhruba před 10.000 lety začali ostrov osídlovat, dorazily i synantropní druhy savců, které místní prostředí značně ovlivnily (viz kapitola 3.1).

Zajímalo nás proto, jak bude tento druh reagovat na pachy savců, se kterými se na ostrově může setkat a kteří pro něj mohou znamenat konkurenci či hrozbu (**publikace I:** kočka *Felis silvestris* – predátor; krysa *Rattus rattus* – kompetitor a potenciální predátor; potkan *R. norvegicus* – kompetitor a potenciální predátor; myš domácí *Mus musculus*



*domesticus* - kompetitor; bodlinatka *Acomys cahirinus* sensu lato - kompetitor). Připomínám, že pokusní jedinci byli již narození v našem chovu a s testovanými pachy neměli žádnou dřívější zkušenost. V každém jednotlivém experimentu měla testovaná myš na výběr mezi jedním ze vzorků (podestýlka s testovaným pachem) a bezpachovou kontrolou (čistá podestýlka).

V přírodě se u hlodavců můžeme setkat s asymetrickou mezidruhovou kompeticí: slabší druh (obvykle jde přímo o "fyzicky slabší" druh, menšího vzrůstu než je jeho konkurent) se vyhýbá střetnutí s druhem silnějším a pach tohoto dominantního druhu působí na jeho menšího konkurenta averzivně. Znamé jsou příklady z hlodavčích společenstev aridních oblastí: v izraelské poušti Negev se malý druh pískomila (*Gerbillus allenbyi*) vyhýbá svému většímu a agresivnějšímu příbuznému (*G. pyramidum*) (Abramsky and Pinshow 1989; Kotler et al. 1993; Abramsky et al. 1998); myš bodlinatá druhu *Acomys russatus* v přítomnosti kompetičně silnějšího druhu *A. cahirinus* mění svou denní aktivitu (aktivuje přes den místo v noci), aby se dominantnímu konkurentovi vyhnula (Izrael, oblast Mrtvého moře - Haim and Rozenfeld 1993); na myši (*M. m. musculus*) ze stepí kaspické nížiny působí averzivně pach kompetičně silnějšího pískomila (*Meriones meridianus*) (Krasnov and Khokhlova 1996); na jihozápadě USA větší a agresivnější druh tarbíkomyši (*Dipodomys stephensi*) dominuje nad menším druhem *D. agilis* (Bleich and Price 1995). I na našem území ovšem můžeme narazit na podobné mezidruhové vztahy - druhy myšice lesní, *Apodemus flavicollis* (Čiháková and Frynta 1996) a myšice polní, *A. agrarius* (Frynta et al. 1995a) jsou dominantní nad myšicí křovinnou (*A. sylvaticus*).

Ne vždy je však pach jiného druhu vnímán jako averzivní. Kromě toho, že myšovití hlodavci obecně preferují pach jedinců vlastního druhu, jsou v mnoha případech přitahováni i pachem příbuzných druhů (Frynta et al. 1995b; Munclinger and Frynta 1997; Heth et al. 2001; Smadja and Ganem 2002).

Hlodavčí pachy by tedy na kyperskou myš mohly působit averzivně (vyhýbání se potenciální konkurenci), nebo atraktivně (preferance příbuzných druhů). Abychom tedy prověřili hypotézu fylogenetické příbuznosti (tzn. myši budou přitahovány pachem příbuzných druhů), předložili jsme k otestování pachové vzorky sympatrického příbuzného druhu (myš domácí, *M. m. domesticus*), sympatrického a jen vzdáleně příbuzného druhu (myš bodlinatá, *Acomys cahirinus* sensu lato), alopatrického příbuzného druhu (myšice malooká, *Apodemus microps*) a alopatrického vzdáleně příbuzného druhu (morče domácí, *Cavia porcellus*). V případě platnosti hypotézy by myši preferovaly zejména pach domácí myši a myšice, méně už pach bodlinaté myši a nejméně vzorek morčete.

Otázkou dále bylo, jak se kyperská myš zachová vůči pachu potkana a krysy. Rod *Rattus* je myším poměrně blízce příbuzný (viz str. 12), mohla by jej tedy rovněž preferovat. Na druhou stranu je známo, že jak krysy (Bridgeman et al. 2013), tak i potkani (divocí, méně i laboratorní - Karli 1956) mnohdy myši zabíjejí. Podle další studie myši (laboratorní i divoké) považují potkana za hrozbu a prchají před ním či se chovají defenzivně (Blanchard et al. 1995, 1998a). Na Kypru se navíc krysa vyskytuje poměrně hojně (Landová et al. 2006). Předpokládali jsme tedy, že pro myš bude představovat kompetitora či dokonce predátora a bude tedy na ni působit averzivně. Potkan sice přednostně obývá jiné biotopy než kyperská myš (viz str. 13), i tak by ale (jakožto blízce příbuzný krysy) mohl myši odpuzovat. Pachový vzorek krysy použitý v pokusu byl získán od divokého jedince odchyceného přímo na ostrově Kypr. Divokého potkana jsme neměli k dispozici, proto jsme použili pach křížence potkana divokého a laboratorního.

Jako poslední vzorek jsme do experimentu zařadili pach kočky (*Felis catus*). Pach šelem obecně hlodavce odpuzuje (např. severoamerická tarbíkomyš *Dipodomys merriami* vyhýbající se pachu kojota *Urocyon cinereoargenteus* - Herman and Valone 2000; viz také review Apfelbach et al. 2005) a vyvolává u nich výrazné změny chování, např. útlum pohybové aktivity (Norrdahl and Korpimäki 1998), omezení potravního chování (vyhledávání potravy, krmení se - Koivisto and Pusenius 2003) či potlačení rozmnožování (Ylönen et al. 1992; Ylönen and Ronkainen 1994; Sih et al. 1998). Zvláště pach kočky je pro hlodavce výrazným averzivním podnětem (File et al. 1993; Blanchard et al. 1998b; Dielenberg et al. 2001; Fendt 2006). Protože kyperská myš se však po dobu téměř půl milionu let vyvíjela bez přítomnosti tohoto predátora a znovu se s ním setkala teprve "nedávno", zajímalo nás, zda se její reakce na kočku nebude nějakým způsobem lišit (např. Dickman 1992 uvádí, že myši domácí žijící v Austrálii na lokalitách, kde se kočky nevyskytují, se pachu tohoto predátora nevyhýbají).

Hypotéza ohledně fylogenetické příbuznosti se potvrdila, a to ještě lépe, než jsme očekávali: kyperská myš preferovala pachy všech hlodavců z čeledi *Muridae*, včetně krysy a potkana. Tyto dva druhy tedy zjevně nepovažovala za nebezpečné. Doba, po kterou se s nimi má možnost na Kypru setkávat (zhruba dva tisíce let - McCormick 2003; Aplin et al. 2011), tedy nebyla dostatečná k fixaci averzivní reakce na jejich pach.

Jediný vzorek, vůči kterému myš nejevila ani preferenci, ani averzi, byl pach morčete. Toto zjištění odpovídá výsledkům dřívějších studií (Bramley et al. 2000; Bramley and Waas 2001) podle kterých myšovití hlodavci na pach morčete jakožto nepřibuzného alopatrického

herbivora nijak nereagují (morče náležející do hlodavčího taxonu Ctenohystrica je myšovitým hlodavcům fylogeneticky značně vzdálené - Blanga-Kanfi et al. 2009).

Averzivní reakci testovaná myš projevila jen vůči pachu kočky. Averze na pach šelem je u hlodavců obecně zřejmě vrozená (Apfelbach et al. 2005; Voznessenskaya 2014). Projevuje se i u potkanů a myši odchovaných v zajetí či u laboratorních kmenů těchto hlodavců – tedy u jedinců „naivních“ vůči pachu predátorů (Blanchard et al. 1998b; Roy et al. 2001; Fendt 2006; Yin et al. 2011). Patrně jde o reakci na specifické chemické sloučeniny vylučované masožravci (produkty rozkladu pozřené masa) (Ferrero et al. 2011). Kyperskou myš tedy ani dlouhá izolace na ostrově nezbavila vrozené averze ke kočičímu predátorovi.

Zajímavé také je, že pach kočičího predátora vnímají hlodavci nikoli normálním čichovým aparátem, ale pomocí vomeronasálního orgánu (Panksepp 1998). Tento orgán běžně slouží k detekci feromonů, tedy především k vnitrodruhové pachové komunikaci (Apfelbach et al. 2005; Døving & Trotier 1998). Jeho vjemy jsou také vyhodnocovány jinou částí mozku (neputují přes čichový nerv do hlavního čichového laloku, ale jsou zpracovávány samostatně v přidatném čichovém laloku) (Apfelbach et al. 2005; McGregor et al. 2004). Pach kočičího predátora tedy v případě hlodavců působí jako kairomon – chemický signál, který kočka produkuje v rámci vnitrodruhové komunikace a který je zároveň využíván jako pachový signál jiným druhem (Cocke & Thiessen 1986; Dicke & Grostal 2001).

### 3.3 Vliv komenzalismu na využívání prostoru

V naší další studii jsme se rozhodli zjistit, jakým způsobem ovlivňuje prostředí behaviorální strategie různých myších populací. Mám na mysli jak prostředí fyzické (komezální a nekomezální), tak „prostředí“ sociální či genetické (poddruhovou příslušnost). S nekomezální populací *M. musculus musculus* jsme porovnávali explorační strategii komezálů (téhož poddruhu - *M. m. musculus*) a také nekomezálů jiného poddruhu (*M. m. domesticus*) (**publikace II.**).

Na základě výsledků dřívějších studií (Frynta 1994; Kotenkova et al. 1994, 2003) jsme předpokládali, že jedinci komezální populace budou oproti svým nekomezálním příbuzným preferovat šplh a explorační vyvýšených ploch. Synantropní prostředí totiž obecně bývá komplexnější (Gray et al. 2000; Pocock et al. 2005) a poskytuje tak ke šplhání daleko více příležitostí.

O poddruhu *M. m. domesticus* literatura uvádí, že bývá v porovnání s poddruhem *M. m. musculus* agresivnější (Frynta et al. 2005; Hiadlovská et al. 2014; Munclinger and Frynta 2000; van Zegeren 1979; Volfová et al. 2002). S vyšší agresivitou se podle některých studií pojí větší odvážnost (*boldness*) (Armitage and Van Vuren 2003; Hurtado and Mabry 2017), autoři Kendall a kol. (2017) mluví přímo o „syndromu“ (*Boldness-aggression syndrome*). Zajímalo nás tedy, zda při našich exploračních testech zaznamenáme mezi poddruhy rozdíly v chování, které by bylo možno spojit s rozdílnou mírou odvážnosti.

Jedince našich tří laboratorně chovaných populací (nekomenzální *M. m. domesticus*, nekomenzální *M. m. musculus* a komenzální *M. m. musculus*; viz též Úvod, str. 9) jsme otestovali v pěti standardních exploračních testech (volná explorace, nucená explorace, hole-board test, test vertikální aktivity a zvýšené křížové bludiště). Jejich chování (zachycené na videozáznam) jsme vyhodnotili a statisticky zanalyzovali.

Komenzální myši (poddruh *M. m. musculus*) se vyznačovaly daleko vyšší vertikální aktivitou – ve vertikálním testu ochotně šplhali po drátěné mřížce, déle na ní setrvali a méně často padaly dolů. Současně však byly oproti nekomenzálům méně aktivní v testu volné explorace.

Ve výsledcích se projevil i efekt poddruhové příslušnosti. Poddruh *M. m. musculus* (komenzální i nekomenzální) se oproti *M. m. domesticus* projevoval signifikantně méně aktivně a méně odvážně (*less bold*). Jedinci *M. m. domesticus* v jednotlivých testech ochotněji vstupovali do středu arény a ve zvýšeném křížovém bludišti se častěji se dívali přes okraj ramene dolů (*head-dipping*). Tyto prvky chování bývají obecně s odvážností spojovány (Wall and Messier 2000; Vošlajerová Bímová et al. 2016).

V synantropním (komenzálním) prostředí se hlodavci setkávají se specifickými selekčními tlaky, odlišnými od tlaků v nesynantropních habitatech (Pocock et al. 2004; Žampachová et al. 2017). Specifické výhody komenzálního prostředí spočívají například ve snadno dostupných a relativně bohatých potravních zdrojích. Obvykle se zde také méně projevují sezónní změny (dostupnost potravy, teplotní či srážkové výkyvy). Toto prostředí bývá komplexnější, což může být někdy předností, jindy nevýhodou (Redhead 1982; Singleton and Redhead 1990; Pocock et al. 2004, 2005). A naopak nesmíme zapomenout na specifická rizika. Predační tlak bývá v synantropním prostředí pozměněn – vlivem člověka zde ubylo velkých predátorů (Banks and Smith 2015), místo nich však přibýli predátoři noví, domestikovaní (pes, kočka) (Shochat et al. 2006; Dickman 2009; Young et al. 2011). Komenzálové také naráží na deratizační aktivity člověka (pasti, otrávené nástrahy) (Singleton et al. 2003a, 2007b; Klemann and Pelz 2006; Clapperton 2006).

Toto vše nezanedbatelně ovlivňuje ekologii i chování komenzálních hlodavců. Jejich populace se vyznačují zvýšenou mírou reprodukce a dosahují celkově vyšších populačních hustot (Pocock et al. 2004); díky dostatku potravy si jedinci vystačí s mnohem menšími domovskými okrsky (Brown 1953; Bronson 1979; Hurst 1987; Pocock et al. 2004); vnitropopulační agresivita je výrazně snížena (není nutné soupeřit o potravní zdroje) (Simeonovska 1994; Suchomelová et al. 1998; Frynta et al. 2005). A právě schopnost šplhat a využívat tak všechny tři dimenze prostoru je jednou z možností, jak v prostředí s vysokou populační hustotou snižovat vnitrodruhovou kompetici. (Innes et al. 2001; Buesching et al. 2008; King et al. 2011). Navíc je pohyb ve vertikálním směru mnohdy nezbytný pro dosažení potravních zdrojů (Redhead 1982).

Fakt, že komenzální jedinci projevovali při testu volné explorace nižší aktivitu, připisujeme rovněž jejich adaptaci na komenzální podmínky. Zatímco v nekomenzálním prostředí potřebují jedinci často velká teritoria (kvůli příliš roztroušeným či chudým potravním zdrojům) (Hurst et al. 1996; Gray and Hurst 1997), v synantropním prostředí mnohdy postačuje domovský okrsek o velikosti několika metrů čtverečních (Brown 1953; Crowcroft and Rowe 1963; Bronson 1979; Hurst, 1987). Komenzální myši tak zřejmě nemají potřebu vyvíjet při exploraci takovou aktivitu jako jedinci v nesynantropním prostředí.

### 3.4 Hlodavci jako škůdci

Hlodavci jsou nejpočetnějším řádem savců, čítajícím přes 2.200 druhů (Carleton and Musser 2005). Hned několik druhů z této skupiny patří mezi nejzávažnější savčí škůdce a invazní druhy světa (Lowe et al. 2000; Singleton and Petch 2014). Myš domácí (*M. musculus*) a krysa (*R. rattus*) byly dokonce zařazeny mezi 100 nejhorších invazních organismů vůbec (seznam zahrnující mikroorganismy, rostliny, houby, bezobratlé živočichy i obratlovce - Lowe et al. 2000).

Autoři Capizzi a kol. (2014) na základě review odborné literatury stanovili patnáct nejzávažnějších hlodavčích škůdců světa: jedná se o druhy *Rattus rattus* (krysa), *R. norvegicus* (potkan), *Mus musculus* (myš domácí), *R. exulans* (krysa ostrovní), *Sciurus carolinensis* (veverka popelavá), *Spermophilus beecheyi* (sysel veveří), *Mastomys natalensis* (krysa mnohobradavková), *R. argentiventer* (krysa rýžová), *Bandicota bengalensis* (bandikota menší), *Thomomys* spp. (pytlonoš), *Myocastor coypus* (nutrie), *Calomys laucha* (křeček

skákový), *Aplodontia rufa* (bobruška), *Bandicota indica* (bandikota indická) a *Cynomys ludovicianus* (psoun prériový). První tři z uvedených druhů jsou jednoznačně nejrozšířenější. Plných 44 % publikací zabývajících se kontrolou a regulací populací hlodavců se týká právě jich - myši (*M. musculus*), krysy (*R. rattus*) a potkana (*R. norvegicus*) (Capizzi et al. 2014).

Nesmíme však také zapomínat, že ne každý hlodavec je obtížný a nepříjemný živočich. Jen asi 5 - 7 % druhů hlodavců je nějakým způsobem škodlivých. Velká většina z nich člověka nijak neohrožuje. Řada druhů je dokonce zařazena v seznamu IUCN jako do různé míry ohrožená; mnoho jich ani není detailně prozkoumáno, takže o jejich biologii nevíme téměř nic (Singleton et al. 2003a; Capizzi et al. 2014). Příkladem může být třeba čeleď korovitých (*Echimyidae*) ze střední a jižní Ameriky. Tato poměrně početná skupina zahrnuje přes 80 druhů (Galewski et al. 2005). V některých oblastech jde o poměrně hojné živočichy (např. druh *Proechimys semispinosus* se v lesích střední Ameriky vyskytuje v početných populacích a zřejmě hraje i důležitou roli v lesním ekosystému), přitom je o jejich způsobu života a sociálním chování známo jen velmi málo (Lacey and Sherman 2007; Freitas et al. 2008; Oaks et al. 2008).

### 3.4.1 Invazní druhy a jejich vliv na původní faunu

Nepříjemným škůdcem se druh stává mnohdy až poté, co se dostane mimo svůj původní areál rozšíření (Capizzi et al. 2014). Je-li (zpravidla nechtěně) zavlečen do nové oblasti (Vitousek et al. 1997), mnohdy zde nenarazí na dostatečně "schopného" potenciálního predátora či parazita, který by jej dokázal regulovat (Dickman 1992; Leirs 2003; Torchin et al. 2003). Komenzálové (tedy druhy, které se s člověkem jako černí pasažéři svezou nejčastěji) jsou typicky potravními generalisty, schopnými využívat nejrůznější zdroje a jsou tak v porovnání s místní faunou kompetičně zdatnější (Ruffino et al. 2011; Capizzi et al. 2014; Banks and Smith 2015). Hlodavci se navíc snadno a rychle rozmnožují, a tak i malý počet jedinců často stačí k vytvoření životaschopné populace (Singleton and Petch 1994; Russell et al. 2008b). Zejména v zemědělských oblastech mohou škůdci dosahovat vysokých populačních hustot (Smith et al. 2003; Singleton et al. 2010). Nechvalně proslulá jsou v tomto ohledu periodická přemnožování myši domácí v Austrálii (přiléhavě označovaná jako "myši mor", *mouse plague*) (Singleton 1989; Singleton and Redhead 1990; Krebs and Singleton 1995).

Specifickou kapitolou jsou invaze na ostrovy (Courchamp et al. 2003; Russell et al. 2008b; Harris et al. 2012). Druhy původní ostrovní fauny mívají malý areál rozšíření (některé jsou endemitem jediného ostrova) a jsou tak snadno zranitelné. Na ostrovech často chybí původní predátoři nebo výrazní kompetitoři a místní druhy se tak neumí před predací a konkurencí účinně chránit (Courchamp et al. 2003; tímto tématem se také zabýváme v úvodu k naší **publikaci II.**). Ohrožujícími invazními druhy nejsou samozřejmě jen hlodavci (zejména krysy, potkani a myši, ale také například nutrie, *Myocastor coypus*), ale i řada dalších savců (domestikantů - pes, kočka, prase, koza - i nedomestikovaných - př. liška obecná *Vulpes vulpes*, hranostaj *Mustela erminea*, jelen lesní *Cervus elaphus*, makak jávský *Macaca fascicularis*) a jiných obratlovců (př. skokan volský *Lithobates catesbeianus*, bojga hnědá, *Boiga irregularis*) (Carter and Leonard 2002; Courchamp et al. 2003; Towns et al. 2006; Lowe et al. 2008; Oppel et al. 2010; Ruscoe et al. 2011).

V současnosti je asi 80 % ostrovů po celém světě obsazeno nepůvodními druhy rodu *Rattus* (zejména krysou *R. rattus*) a invaze na další ostrovy stále probíhají (Russell et al. 2008a; Harris 2009). Právě toto šíření hlodavců je považováno za největší riziko pro biodiverzitu ostrovní fauny i flóry (Grant-Hoffman and Barboza 2010; Harris et al. 2012; Harper and Bunbury 2015). Na tropických ostrovech mohou druhy rodu *Rattus* dosáhnout značné populační hustoty - přes 100 jedinců na hektar (Harper and Bunbury 2015). Jsou nejen zdatnými kompetitory, ale také predátory místních druhů živočichů (např. hnízdících mořských ptáků či vylíhlých mořských želv - Caut et al. 2008). Jsou již zodpovědny za vyhubení celé řady druhů (ať už bezobratlých, plazů, ptáků či drobných savců) (Towns et al. 2006; Harris 2009).

Dnes na celé řadě ostrovů probíhají snahy o vyhubení (eradikaci) těchto nežádoucích škůdců (Towns et al. 2006; Howald et al. 2007). Zejména na menších ostrovech bývají eradikace úspěšné (Howald a kol. 2007 např. uvádějí úspěch na 284 ostrovech o celkové rozloze 47.628 hektarů) a původní druhy na ně také často pozitivně reagují nárůstem populační početnosti (Towns et al. 2006). Je třeba podotknout, že krysy nejsou jedinými hlodavci, na které cílí eradikační programy. Celosvětově významným invazním druhem je také nutrie (*Myocastor coypus*). Jedním z velkých úspěchů bylo její vyhubení na celém území Velké Británie. Nutrie sem byla dovezena v roce 1929 jako kožešinové zvíře, ale již od 40. let začaly první pokusy o redukci jejích stavů v přírodě. V 80. letech pak proběhla dlouhodobá (10 let trvající) kampaň, během které se nutrii skutečně podařilo v Británii kompletně vyhubit (Singleton et al. 1999; Carter and Leonard 2002).

Zdaleka nejčastějším způsobem hubení invazních druhů na ostrovech je pokládání otrávených nástrah, což je metoda sice účinná, ale s možným negativním dopadem na ostatní druhy živočichů. Je tedy vždy třeba zvážit, které druhy by na daném ostrově mohly být aplikací rodenticidů ohroženy a jaký způsob aplikace nástrahy pro ně bude nejméně rizikový (Thorsen et al. 2000; Clapperton 2006; Howald a kol. 2007). Autoři Harris a kol. (2012) dále upozorňují, že při eradikacích je nutné zohledňovat i riziko opětné invaze hlodavců z okolních ostrovů či z pevniny a tomuto riziku eradikační programy přizpůsobit.

### **3.4.2 Hlodavci a choroby: Myš, potkan a krysa jako rezervoárové druhy infekčních onemocnění**

Jak se zmiňují již v úvodu, nezanedbatelným aspektem soužití hlodavců s člověkem je riziko přenosu infekčních onemocnění. Myši, potkani a krysy samozřejmě nejsou mezi hlodavci jedinými potenciálními zdroji infekcí. I mnoho jiných druhů je hostiteli nejrůznějších patogenů, ať už virových (hantaviry vyvolávající hemoragické horečky; *Flavivirus* jakožto původce virové encefalitidy; *Hepevirus* způsobující hepatitidu), bakteriálních (*Bartonella*; *Borrelia* - lymeská borelióza; *Campylobacter*; *Coxiella* - Q horečka; *Francisella* - tularémie; *Leptospira*; *Listeria*; *Mycoplasma*; *Rickettsia* - skvrnitý tyfus; *Salmonella* - břišní tyfus; *Streptobacillus*; *Yersinia* - mor), protozoárních (*Babesia*; *Cryptosporidium*; *Leishmania*; *Toxoplasma*; *Trypanosoma* - Chagasova choroba) či mnohobuněčných (tasemnice - *Taenia* a *Echinococcus*; motolice - *Fasciola* a *Schistosoma*; hlísti - *Angiostrongylus*, *Toxascaris*, *Trichinella*) (Singleton and Petch 1994; Laakkonen et al. 2003; Singleton et al. 2003b; Meerburg et al. 2009; Banks and Hughes 2012; Capizzi et al. 2014). Tento výčet není samozřejmě zdaleka vyčerpávající, má pouze nastínit bohatost a různorodost patogenů spjatých s hlodavci.

Zatímco v Austrálii jsou hlavními hlodavčími přenašeči infekcí zavlečené komenzální druhy myš, krysa a potkan (Singleton et al. 2003b), na většině ostatních kontinentů jsou významnými zdroji infekcí i místní druhy hlodavců. Kupříkladu norník rudý (*Clethrionomys glareolus*) jako hostitel hantavirů v Evropě (Niklasson et al. 1998); severoameričtí (*Microtus*, *Ochrotomys*, *Oryzomys*, *Peromyscus*, *Reithrodontomys*, *Sigmodon*) a jihoameričtí (*Calomys*, *Oligoryzomys*, *Necromys*) hlodavci jako rezervoárové druhy virů (arenaviry a hantaviry) či bakterií (*Rickettsia*) (Meerburg et al. 2009); krysa obrovská (*Cricetomys gambianus*) jako hostitel bakterie *Leptospira* a myš rodu *Arvicanthis* jako přenašeč prvoka *Leishmania* v



Africe (Desjeux 1992; Machang' u et al. 2003). Specifickou oblastí je jihovýchodní Asie, která je původním domovem téměř 40 druhů krys rodu *Rattus* (Carleton and Musser 2005; viz též kapitolu 3.1, s. 15). Zástupci tohoto rodu jsou zde velmi rozšířeni, představují hlavní zemědělské škůdce (Singleton and Petch 1994), ale také významný zdroj potravy (např. ve Vietnamu v oblasti delty Mekongu se každoročně na tržištích prodá kolem 3.500 tun krysího masa) (Singleton et al. 2003b). Vzhledem k tomu, že se u nich často vyskytují např. hantaviry a bakterie (*Leptospira*) a že místní obyvatelé o tomto potenciálním riziku infekce obvykle vůbec nevědí, není žádným překvapením, že dochází k četným přenosům těchto infekcí na člověka (Khiem et al. 2003; Singleton et al. 2003b). Rod *Rattus* v Asii hostí také další bakterie (*Rickettsia*, *Salmonella*) a několik druhů helmintů (*Angiostrongylus*, *Capillaria*, *Echinostome*, *Nippostrongylus*, *Paragonimus*, *Schistosoma*, *Taenia*, *Trichinella*, *Vampirolepis*, *Viktorocara*). Tasemnice (*Taenia*) byla zaznamenána i u dalšího asijského hlodavce, bandikoty (*Bandicota*) (Singleton and Petch 1994; Singleton et al. 2003b; Waugh et al. 2006).

Snad nejznámější chorobou spojenou s hlodavci je mor. Původcem tohoto zoonotického onemocnění je bakterie *Yersinia pestis* (McCormick 2003; Gage and Kosoy 2005; Meerburg et al. 2009). Jejím hlavním vektorem je blecha morová (*Xenopsylla cheopis*), není však jediná. Tuto bakterii dokáže přenášet více než 80 druhů blech, i když obvykle s nižší efektivitou než *X. cheopis* (Gratz 1999b; Eisen et al. 2008). Mor provází lidstvo již stovky let (první známou pandemií je Justiniánský mor, který se začal šířit roku 541 n. l.) a vždy byl spojován především s výskytem krys (*R. rattus*) (Perry and Fetherston 1997; McCormick 2003; Eisen et al. 2008). Do dnešní doby byl ovšem výskyt bakterie *Y. pestis* popsán celkem u 203 druhů hlodavců a také u 14 druhů zajícovců (Lagomorpha) po celém světě (Pollitzer 1960; Gage and Kosoy 2005) - například v severní Americe (*Cynomys*, *Glaucomys*, *Microtus*, *Oryzomys*, *Neotoma*, *Peromyscus*, *Sigmodon*), v Asii (*Apodemus*, *Bandicota*, *Citellus*, *Gerbillus*, *Marmota*, *Meriones*, *Microtus*, *Rhombomys*, *Tatera*) či v Africe (*Arvicanthis*, *Lophuromys*, *Mastomys*) (Singleton and Petch 1994; Perry and Fetherston 1997; Gratz 1999a; Makundi et al. 2003; Rao 2003; Davis et al. 2004; Eisen et al. 2008; Meerburg et al. 2009). Pro úplnost dodávám, že mor se zřejmě může vyskytnout u většiny savců - dosud byl zaznamenán u řádu sudokopytníků (Artiodactyla), šelem (Carnivora), damanů (Hyracoidea), hmyzožravců (Insectivora), primátů (Primates) a dokonce i u vačnatců (Marsupialia). Naopak obojživelníci, plazi a ptáci jsou vůči moru patrně imunní (Gage 1999; Gage and Kosoy 2005).

Samotní hlodavci na infekci bakterií *Y. pestis* reagují různě. Některé druhy jsou velice náchylné a po nakažení hynou téměř ve 100 % případů. To platí především pro čeled' veverkovitých, *Sciuridae* (např. americké druhy psoun prériový *Cynomys ludovicianus*, sysel veveří *Spermophilus beecheyi*, sysel skalní *S. variegatus*) (Quan et al. 1985; Cully et al. 1997; Biggins and Kosoy 2001). Naopak severoamerické tarbíkomyši (*Dipodomys*) jsou vůči moru vysoce rezistentní (Holdenried and Quan 1956). Hlodavci středoasijských stepí a pouští také bývají poměrně odolní (př. u pískomila velkého *Rhombomys opimus* bylo v jedné ze sledovaných populací rezistentních 40 - 60 % jedinců, v jiné populaci dokonce 50 - 80 % jedinců; u pískomila jižního *Meriones meridianus* bylo rezistentních 44 – 60 % populace; dokonce i u sysla malého *Spermophilus pygmaeus* byla zaznamenána rezistence u 50 – 70 % jedinců) (Gage and Kosoy 2005). Tato odolnost pravděpodobně do značné míry souvisí s historií dané populace: setkala-li se populace dříve s morem, dochází u ní ke vzniku (alespoň částečné) rezistence. Například u amerického křečka *Onychomys leucogaster* se vyskytuje rezistentní populace (pocházející z Colorada, kde se v minulosti již mor objevil) i populace vůči moru náchylná (pocházející z Oklahomy, kde se s morem dříve nesetkala) (Thomas et al. 1998). Minimálně pro americké veverkovité však toto pravidlo neplatí - i populace, které se v minulosti s morem setkaly, zůstávají vůči této infekci náchylné (Quan et al. 1985).

Přestože mor je dnes léčitelný, stále na lidi působí děsivě. Od 50. let 20. století (kdy začaly být ve velkém používán insekticidy jako obrana proti malárii) se počet případů nakažení člověka morem značně snížil (z několika desítek tisíc na několik desítek případů ročně). Roku 1994 ovšem vypukla epidemie plicní formy moru v Indii. Podle tehdejších zpráv došlo k úmrtí 54 osob (což samozřejmě není zanedbatelné číslo, přesto je však nesrovnatelně nižší než miliony mrtvých, které si vyžádaly epidemie a pandemie před začátkem 20. století), přesto tato událost vyvolala obrovskou paniku (například z jednoho z měst hned po ohlášení výskytu moru uprchlo přes 200.000 obyvatel) (Dennis 1994; Gratz 1999b; Gage and Kosoy 2005; Meerburg et al. 2009).

### **3.4.3 Zemědělství škůdci: metody detekce a deratizace**

Patrně největší problémy působí hlodavci jakožto zemědělství škůdci v jižní a jihovýchodní Asii. Jen v Indonésii způsobují krysy (různých druhů) ročně ztrátu přibližně 17 % úrody rýže (autoři odhadují, že toto množství by ročně uživilo asi 25 milionů obyvatel) (Singleton and Petch 1994). V jiných částech Asie jsou udávané roční ztráty výrazně nižší

(např. 1 - 3 % na Filipínách, 3 - 5 % v Malajsii), tato čísla však mohou být zavádějící. Na území uvedených států totiž dochází k poškozování úrody hlodavci značně nerovnoměrně - v některých oblastech může roční ztráta úrody činit až 60 % (Singleton and Petch 1994; Singleton et al. 1999; Singleton 2003). Také v Indii jsou každoroční ztráty na rýži a pšenici odhadovány na 5 - 15 % úrody. Nejsou za ne zodpovědné pouze krysy, ale i několik dalších druhů (pískomil *Tatera indica*, krysa *Millardia melitana* či myš *Mus booduga*). Indie rovněž trpí častým lokálním přemnožováním těchto hlodavců - například v letech 1990 - 2000 proběhlo v různých částech Indie 11 takových událostí (největší z nich, přemnožení ve státě Ándhra Pradéš v letech 1997-98, postihlo oblast o rozloze 2.100 km<sup>2</sup>; odhadnutá ztráta činila přibližně 3,3 miliardy tun rýže) (Rao 2003). Rovněž Austrálii (především její jihovýchodní část) nepravidelně postihují podobné pohromy (již zmiňované "myší mory") (Singleton 1989; Singleton et al. 2001, 2005). Tváří v tvář těmto ohromným číslům tedy není divu, že se lidé snaží zemědělské škůdce likvidovat všemi dostupnými prostředky.

Existuje celá řada metod, kterými lze populace hlodavců omezovat. Tyto metody se ovšem liší náročností na provedení i úspěšností, některé zase lze aplikovat jen za určitých podmínek (Leirs 2003). Bezsporně nejpoužívanějšími způsoby populační kontroly hlodavců jsou jedy (otrávené nástrahy). Podle review shrnujícího různé kontrolní a eradikační studie jsou jedy používány ve 44 % případů. Dalšími metodami je pokládání pastí (ať už živolovných, nebo sklapovacích - v 16 % případů), úprava habitatu (*habitat management*; 16 %), biologická kontrola (za použití př. predátorů, parazitů, patogenů, kontroly plodnosti - 6 %) nebo instalace fyzických bariér (4 %). Používají se ještě další metody, ty však už spíše okrajově, neboť bývají méně účinné, případně jsou náročné na předběžný výzkum, přípravu či pracovní síly (chemické či akustické repelenty, snaha předcházet škodám pomocí prognóz vývoje populací */damage prevention and forecasting/*, lov či použití fumigantů a výbušnin ap.) (Capizzi et al. 2014). Například Rao (2003) shrnující používání kontrolních a deratizačních metod v Indii uvádí chemické repelenty a akustické odpuzovače jako neúčinné.

Hubení škůdců není rozhodně ničím novým. Přestože současná věda se této problematice věnuje přibližně od konce 19. století (Singleton et al. 1999), využívání jedů jakožto pesticidů známe již z dob antického Řecka a Říma. Už v textech datovaných do doby 500 let př. n. l. nacházíme doporučení ohledně prostředků vhodných k trávení obtížných druhů - nejen hlodavců, ale také dalších obratlovců (drobné šelmy, netopýři, hadi), bezobratlých (štíři, hmyz), plevelných druhů rostlin či hub. Využívaly se především různé rostlinné alkaloidy (př. výtažek z bolehlavu, blínu či čemeřice) (Smith and Secoy 1975).

V druhé polovině 20. století se na celosvětovém trhu objevilo široké spektrum rodenticidních preparátů a také výzkumy té doby se zaměřovaly především na metody využívající jedy. Nejpoužívanějšími toxiny k likvidaci malých savců jsou antikoagulanty, které se začaly používat v 50. letech 20. století (Pelz et al. 2005; Hoare and Hare 2006; Capizzi et al. 2014). Chemicky jde o sloučeniny odvozené od ketonů: deriváty 4-hydroxykumarinu (warfarin, bromadiolon, brodifakum) či indan-1,3-dionu (chlorofacinon, difacinon). Tyto sloučeniny inhibují syntézu koagulačních faktorů v játrech (prostřednictvím blokace enzymu, který zpracovává vitamin K). Srážlivost krve je tak silně narušena a u otráveného jedince dochází k vnitřnímu krvácení, na které posléze hyne (Pelz et al. 2005; Hoare and Hare 2006; Wang et al. 2008). Výhodou tohoto typu jedů je jejich pozvolný účinek. Otrava se neprojevuje ihned po požití první dávky a jedinec proto nemusí včas rozpoznat riziko (Pelz et al. 2005). Méně se využívají i toxiny fungující na jiném než antikoagulačním principu: například strychnin (indolový alkaloid s neurotoxickým mechanismem působení), bromethalin (cyklická sloučenina odvozená od anilinu; neurotoxický mechanismus působení), cholekalciferol (vitamin D3, při předávkování vyvolává hyperkalcemii) nebo fluoroctan sodný (narušuje Krebsův cyklus a tím ovlivňuje buněčný metabolismus) (Peterson and Fluegeman 2013; Bautista et al. 2014; Eason 2018).

Metody využívající jedy a pasti jsou dodnes zdaleka nejpoužívanější. Oblíbené jsou mimo jiné i proto, že v podstatě ihned přinášejí viditelné výsledky (v podobě mrtvých či odchycených jedinců nebo zkonsumované nástrahy). Ostatní metody se mnohdy projeví až v delším časovém intervalu a navíc zpravidla vyžadují předběžný výzkum, aby mohly být správně aplikovány (např. kontrola plodnosti, úprava habitatů) (Capizzi et al. 2014). Někteří autoři ovšem upozorňují, že množství usmrcených jedinců automaticky neudává míru úspěšnosti. Natalita a mortalita v populaci je hustotně závislá (*density-dependent*) a velký úbytek jedinců (způsobený deratizačním zásahem) postižená populace dokáže kompenzovat - zbylí jedinci v populaci přežívají s vyšší pravděpodobností, samice se začínají množit v nižším věku a mají více vrhů ap. (Singleton et al. 1999; Leirs 2003).

Postupem času se tak ukázalo, že k účinné regulaci hlodavců pouhé otrávené nástrahy a pasti nepostačí. Je s nimi spojena celá řada problémů: v řadě případů jsou neselektivní a ohrožují i ostatní druhy místní fauny (Thorsen et al. 2000; Clapperton 2006; Capizzi et al. 2014); cílové druhy hlodavců jsou mnohdy neofobní (nedůvěřiví k neznámému, neochotní podávané nástrahy akceptovat) (Priyambodo and Pelz 2003; Clapperton 2006); u hlodavců opakovaně dochází ke vzniku geneticky přenášené rezistence vůči používaným toxinům (Heiberg et al. 2003; Pelz et al. 2005; Clapperton 2006; Markussen et al. 2008; Wang et al.

2008). Navíc v prostředí, kde mají dostatek jiné potravy (typicky sklady obilnin, stáje s hospodářskými zvířaty ap.), si hlodavci nástrah často vůbec nevšímají nebo je přijímají jen v nedostatečném množství (Hussain and Prescott 2003; Leung and Clark 2005).

Další nedostatky jsou spojeny s chybami v aplikaci nástrah. Například drobné farmáře v Indii často trápí opětovné invaze (*reinfestation*) škůdců (Guruprasad 1992; Singleton and Petch 1994): podaří-li se majiteli vyhubit hlodavce na vlastním pozemku (obvykle se jedná o plochy o velikosti dvou hektarů nebo menší), je toto uvolněné místo brzy opět obsazeno škůdci z okolních farem. Majitelé všech pozemků v oblasti se proto musí dohodnout na koordinované akci a provést deratizaci současně (Guruprasad 1992). Studie z Vietnamu popisuje další chyby farmářů snižující efektivitu použití otrávených nástrah: návnada není řádně promíchána a má tak dost variabilní toxicitu, je pokládána na nevhodná místa, nebo její aplikace není správně načasovaná s ohledem na reprodukční cyklus škůdce. Farmáři často aplikují jed až poté, co se na jejich pozemcích projeví první škody, místo aby se vzniku těchto škod snažili předcházet (Tuan et al. 2003). Obdobně na Havaji v sadech pěstujících makadamové ořechy byly původně otrávené nástrahy proti krysám (*R. rattus*) rozmístěny na zemi. Populační studie však ukázala, že se krysy ve sledovaném habitatu zdržují především na stromech. Díky této informaci bylo možno změnit strategii pokládání nástrah, zvýšit tak pravděpodobnost jejich konzumace cílovým škůdcem a regulaci krys tak celkově zefektivnit (Tobin et al. 1997).

Koncem 20. století se stále více vynořovaly obavy ohledně negativního účinku rodenticidů na životní prostředí a lidské zdraví (př. Margni et al. 2002; Fisher et al. 2003; Thomas et al. 2011), a tak se pozornost postupně obrátila i k ekologické stránce věci. V roce 1996 byl navržen koncept "*Ecologically-based pest management*" (EBPM) (Singleton et al. 1999), tedy jakési "ekologické potírání škůdců", regulace škůdců na základě poznatků o jejich ekologii. Cílem tohoto konceptu je mírnit negativní dopady hubení škůdců na ostatní druhy živočichů a na životní prostředí a dále vyvinout postupy, které budou ekonomické a dlouhodobě udržitelné i pro běžné uživatele (míněno především drobné zemědělce). Tímto směrem se tedy od 90. let orientuje snažení řady jak rozvinutých, tak i rozvojových zemí (především v Asii, východní Africe a v Austrálii) (Stenseth et al. 2003; Brown et al. 2004; Singleton et al. 1999, 2007a, 2010).

Porozumíme-li chování a ekologii sledovaných druhů, jejich způsobu využívání habitatů a vezmeme-li v úvahu geografické a demografické aspekty dané oblasti, bude možné provádět regulační metody mnohem efektivněji. Toto pravidlo lze vztáhnout i na používání

jedů - nástraha položená na správné místo ve správný čas bude s vyšší pravděpodobností zkonsumována cílovým škůdcem, riziko jejího pozření ostatními druhy živočichů naopak poklesne a celkovou spotřebu otrávených nástrah bude možné snížit (Singleton and Petch 1994; Singleton et al. 1999). Pozornost by se měla věnovat i parametrům nástrah - ty mají často podobu boxů ("staniček") s toxickou návnadou ukrytou uvnitř. Box by měl mít takové rozměry a být vyroben z takového materiálu, aby se v něm příslušný cílový druh hlodavce cítil bezpečně a ochotně do něj vstupoval (Tobin et al. 1997; Clapperton 2006).

Mezi tyto "ekologické" postupy patří právě řada metod zmiňovaných na začátku této kapitoly - úpravy habitatů, biologická kontrola, využití fyzických bariér, modelování a "předvídaní" populačního vývoje ap. Tyto metody jsou používány mnohem méně, protože obvykle bývají náročnější na přípravu či údržbu nebo nejsou tak spolehlivé. I tak se ale najde několik příkladů jejich využití.

Úprava habitatu byla účinně použita proti krysám (*R. rattus*) v Austrálii v sadech pěstujících makadamové ořechy (*Macadamia integrifolia*). Pozorováním bylo zjištěno, že nejvíce jsou poškozovány ty části sadů, které se nacházející v blízkosti husté plevelné vegetace. Po úpravě zarostlých ploch na udržované travní porosty pokleslo poškozování sadu krysami o 65 %. V takto přehledném prostředí již krysí populace nedokázala dosáhnout dostatečné denzity, aby nadále v sadech způsobovala závažné škody (White et al. 2003).

Biologickou kontrolou se obvykle myslí regulování cílové populace pomocí jejich parazitů, patogenů či predátorů, případně ovlivnění plodnosti. Úspěchy těchto metod však doposud nejsou velké. Výjimkou bylo úspěšné využití myxomatózy proti přemnoženým králíkům v Austrálii (Singleton and Petch 1994).

Pro hlodavce (*Mus*, *Rattus*) je obtížné nalézt dostatečně specifický druh parazita či patogenu, který by zároveň neohrožoval také další druhy. Zkoumány byly možnosti využití bakterie *Salmonella enteritidis*, či prvoků *Sarcocystis singaporensis* a *Trypanosoma evansi*. *Salmonella* se ukázala u krys (*Rattus*, *Bandicota*) jako neúčinná (Rao 2003); *Sarcocystis* zase vyžaduje pro svůj životní cyklus mezihostitele (hlodavce) a hostitele (hada) - jeho přenos z hlodavce na hlodavce je tedy značně pomalý (Singleton and Petch 1994). Nadějněji vypadají výsledky s parazitem *Trypanosoma* - ten hlodavce (*Rattus*, *Bandicota*) spolehlivě hubil, u březích samic způsoboval úhyn embryí a na základě vyšetření vnitřních orgánů autoři usoudili, že by mohl být i sexuálně přenosný. Člověk je vůči tomuto parazitovi imunní a ani

přenos na jiné druhy savců nepovažují autoři za pravděpodobný. Tento parazit by tedy mohl být vhodným adeptem pro biologickou kontrolu hlodavců (Singla et al. 2003).

Další možností je biologická kontrola pomocí predátorů. Ta naráží na jiný problém - predátoři jsou efektivní jen při určitých populačních početnostech kořisti. Pokud populace kořisti (škůdce) přesáhne tuto hranici, množí se nadále rychleji než ji predátoři stačí likvidovat. Naopak při poklesu populace kořisti pod určitou mez mají zase predátoři potíže udržet vlastní populaci na dostatečné početnosti. Tento vztah byl popsán například mezi krysou (*R. tiomanicus*) a sovou pálenou (*Tyto alba*) na plantážích v Malajsii (Sinclair et al. 1990; Singleton and Petch 1994). Australská studie sledující sovu pálenou (*T. alba*) jako predátora myši (*M. domesticus*) zase uvádí, že sovy ve sledované populaci lovily disproporčně více juvenilních samic myši (tyto mladé samice byly méně opatrné, více se vydávaly na otevřená prostranství, kde mohly být uloveny). Sovy tak měly na početnost myši populace jen malý vliv, protože ztráta juvenilních, ještě se nerozmnožujících jedinců byla touto populací poměrně rychle kompenzována (Dickman et al. 1991). Dalšími hlodavčími predátory jsou hadi - hlodavci sice mnohdy tvoří podstatnou část jejich potravy, hadi ovšem loví (v porovnání s ptáky a savci) relativně málo, obvykle jen jednoho hlodavce za několik dní. Navíc jde často o hady jedovaté (ve zmiňované studii např. kobry, zmije řetízková *Daboia russelli*), jejichž vysazování na plantáže a pole by bylo krajně nevhodné (Rao 2003).

Zajímavou možností je ovlivňování plodnosti škůdcovského druhu. Cílem je vyvolat imunosterilitu, tedy navodit u jedince pomocí specifického proteinu imunologickou reakci vůči vlastním pohlavním buňkám. Tuto imunitní reakci by měl spustit speciálně upravený virus, kterým budou hlodavci infikováni. Ideálně by jak protein, tak i virus-přenašeč měly být druhově specifické, aby se zamezilo negativním dopadům na jiné živočichy. Výzkum myších virů za účelem jejich možného využití v tomto oboru probíhá například v Austrálii (Singleton and Petch 1994; Leirs 2003).

Fyzických bariér (oplocení) se proti hlodavcům využívá především v jihovýchodní Asii, kde tyto ploty společnými silami budují a udržují místní farmářské komunity. Základní myšlenka je jednoduchá - v polích rýže jsou jako "návnady" rozmístěny plochy (typicky 25 x 25 m), na kterých se rýže vysazuje o 2 - 3 týdny dříve. Celá plocha je obehnána jednoduchým plotem (obvykle postačí pevná plastová folie), ve kterém jsou v pravidelných intervalech ponechány průchody. Na konci každého z těchto trychtýřovitě tvarovaných tunelů se nachází živochytná past, uzpůsobená k vícenásobnému odchytu - tzn. není ji třeba vyprazdňovat po každém uloveném zvířeti (za jednu noc se do jediné pasti může chytit i více než 100 krys).

Rýže na těchto plochách dozrává dříve a přitahuje krysy ze širokého okolí (jedna tato "návnada" údajně ochrání až 16 hektarů polí). V době, kdy začíná dozrávat rýže na polích, je tak početnost krysí populace natolik snižená, že nedochází k velkým škodám na úrodě. Metoda je hned v několika ohledech náročná: je třeba investovat finance a čas do zbudování bariéry a do její pravidelné údržby, každodenní vyprazdňování pastí zase vyžaduje dostatek pracovních sil. Jinak je poměrně účinná - celkovou populaci škůdců sice dlouhodobě příliš neovlivní, ale uchrání zemědělskou úrodu před zničením (Singleton and Petch 1994; Jacob et al. 2003).

Jednou z možností je také prevence - snaha dopředu odhadnout vývoj hlodavčích populací a předvídat jejich přemnožování (*outbreaks*). K těm totiž dochází značně nepravidelně a farmáři tak na ně nebývají včas připraveni (Leirs 2003). Autoři proto navrhují různé hypotézy a prediktivní modely, které by měly napomoci včas odhalit blížící se populační nárůst (př. Singleton 1989; Pech et al. 1999; Singleton et al. 2010). Z dat je patrné, že tato přemnožování jsou obvykle důsledkem zvýšené intenzity pěstování plodin. V některých zemích (zejména asijských) nutí vzrůstající spotřeba potravin farmáře vypěstovat až tři úrody ročně. Pokud navíc není dozrávání plodin synchronizováno (každé pole dozrává v jinou dobu), mohou se hlodavci v průběhu roku množit téměř nepřetržitě (v jejich reprodukci mizí sezonalita) a riziko přemnožení výrazně vzrůstá. Takové situace je třeba bedlivě monitorovat a pokusit se cílenými zásahy přemnožení utlumit hned v počátku (Singleton et al. 2010).

Monitoringem škůdců se zabýval i náš výzkum (**publikace III., IV. a V.**). V zemědělských i potravinářských provozech je třeba neustále sledovat, zda se v objektech či na obhospodařovaných plochách nevyskytují hlodavci. Jejich přítomnost jako první zpravidla odhalí trus a nahlolané zbytky potravy (Klemann and Pelz 2006). Právě hlodavčí trus (zejména myší, který je velmi drobný) lze ovšem snadno přehlédnout - například v hospodářských budovách, kde je podlaha pokrytá podestýlkou nebo ve vegetaci okolo sledovaných budov. Může také dojít naopak k falešně pozitivním detekcím - nalezené drobné nečistoty jsou mylně považovány za trus (**publikace III.**). Je sice možné preventivně rozmístit otrávené návnady, ale v blízkosti hospodářských zvířat a zejména v objektech potravinářských provozů to není zcela žádoucí. V těchto situacích je vhodné využívat netoxické monitorovací nástrahy, které na výskyt hlodavců včas upozorní, aniž by ohrožovaly zdraví pracovníků či hospodářských zvířat (**publikace III.**).



Ke sledování pohybové aktivity hlodavců v terénu byly již dříve využívány fluorescentní pigmenty, které jsou pod ultrafialovým osvětlením dobře viditelné (Lemen and Freeman 1985; Savarie et al. 1992). Pigmenty se po pozření hlodavcem ukládaly v jeho tkáních (kosti, zuby, srst) a pokud byl takový jedinec později chycen, dokazovala tato pigmentace, že se živil na předložené nástraze (a že se tudíž pohyboval v jejím okolí) (Tobin et al. 1996). Tato metoda však vyžadovala následné odchytení hlodavců a prohlídku jejich tkání, což je časově (i finančně) náročné.

Když se polské firmě ICB Pharma podařilo vytvořit návnadu s inkapsulovaným fluorescentním barvivem, které by mělo vydržet průchod trávicím traktem a zůstat viditelné ve vyloučeném trusu, byl to vítaný příspěvek k monitorování aktivity hlodavců v terénu. Nejprve ovšem bylo třeba ověřit, jak bude monitorovací návnada fungovat - zda ji budou hlodavci ochotně konzumovat v dostatečném množství, zda bude fluorescentní barvivo ve vyloučeném trusu skutečně dobře viditelné a jaká bude dynamika průchodu barviva trávicím traktem.

Návnadu jsme postupně otestovali na námi chovaných populacích divoké myši (*M. musculus domesticus*) (**publikace III.**), potkana (*R. norvegicus*) (**publikace IV.**) a krysy (*R. rattus*) (**publikace V.**). Všichni hlodavci ji přijímali ochotně a po jejím strávení produkovali trus, který byl pod ultrafialovým světlem již z dálky dobře viditelný (i při běžném osvětlení bylo na trusu patrné výrazné oranžové zbarvení). Nejvyšší produkce obarveného trusu nastávala několik hodin po pozření návnady (5 - 8 h u myši, 9 - 15 u potkana, 8 - 18 u krysy). Ještě řadu dalších hodin pak bylo barvivo v trusu patrné (u myši byl poslední obarvený trus produkován 16 - 17 h po pozření návnady, u potkana 26 - 27 h, u krysy 28 - 30 h).

Návnada byla posléze vyzkoušena i v terénních podmínkách (ve venkovním výběhu potkanů a v hospodářské budově, kde se volně vyskytovaly myši *M. musculus musculus*). I tam se osvědčila dobře - hlodavci ji ochotně přijímali a pomocí vyprodukovaného obarveného trusu bylo možno další den sledovat jejich pohybovou aktivitu.

S myším trusem jsme ještě provedli dodatečný test - detekci lidským pozorovatelem (**publikace III.**). Dobrovolníci byli požádáni, aby se ve sklepní chodbě pokusili nalézt co nejvíce kusů myšího trusu. V jednotlivých fázích pokusu jim byl předkládán buď trus normální, nebo obarvený fluorescentním barvivem; vyhledávali jej na třech typech různě přehledných podkladů (kachličky, novinový papír, betonová podlaha) a za odlišných světelných podmínek (denní osvětlení / tmavá místnost s použitím UV-lampy). Za světla a na přehledném podkladu byli o něco málo úspěšnější v nalézání normálního nebarevného trusu, hlásili nám však i značné množství falešných detekcí (nečistoty omylem považované za trus).

Naproti tomu za podmínek "terénních" (nedostatečné osvětlení s přisvícením UV-lampou, nepřehledný podklad) našli nebarevného trusu jen naprosté minimum (2 %) a opět hlásili i falešně pozitivní nálezy, zatímco trus s fluorescentním barvivem v těchto podmínkách nacházeli s vysokou úspěšností (98 %). U fluorescentního trusu jsme navíc v žádném z experimentálních uspořádání neměli hlášeny falešně pozitivní detekce.

Testovaná návnada se tedy prokázala jako použitelná, dobře aplikovatelná a užitečná pomůcka pro průběžný monitoring výskytu divokých hlodavců.

## 4. Závěry

Studie v předkládané disertační práci sledují různé aspekty soužití člověka a hlodavců. Zabývají se třemi hlavními okruhy témat: vliv člověka na evoluci ostrovního druhu nekomenzálního hlodavce; působení antropogenního (komezálního) prostředí na myší populace; a nakonec otázkou hlodavců jakožto škůdců.

### 1)

Myš kyperská (*Mus cypriacus*) je ostrovním endemitem, který se po dlouhou dobu vyvíjel v izolaci - v jeho životním prostředí se nevyskytovali ani kompetitoři, ani savčí predátoři. V průběhu posledních 10.000 let však člověk na Kypr zavlekl několik druhů, které mohou kyperskou myš kompeticí či predací ohrožovat (krysa, potkan, myš domácí, myš bodlinatá, kočka). Snažili jsme se zjistit, jak se tato koevoluční epizoda na chování kyperské myši podepsala - naivním jedincům jsme předkládali pachové vzorky všech výše zmíněných druhů.

Pachy všech hlodavců, se kterými se na Kypru může setkat, myš preferovala. Nepotvrdilo se tedy naše očekávání, že pach konkurentů (zejména krysy, která je značně rozšířená po celém ostrově a mohla by pro myš znamenat nejen konkurenta, ale i predátora) bude myš odpuzovat. Spíše se zde projevil vliv fylogenetické příbuznosti - myš preferovala pachy příbuzných druhů (vůči pachu morčete, který jsme v pokusu použili jako fylogeneticky nepříbuznou kontrolu, myš žádnou preferenci neprojevovala).

Pach kočky ovšem působil averzivně. Hlodavci obecně mají averzi k pachu šelem pravděpodobně vrozenou. Kyperská myš v tomto není výjimkou - ani přes dlouhodobou ostrovní izolaci (trvající přibližně půl milionu let).

### 2)

Druhá studie sledovala za pomoci pěti exploračních testů změny v behaviorálních strategiích myších populací lišících se poddruhovou příslušností a typem prostředí, ze kterého pocházejí (komezální / nekomenzální).

Komezální jedinci (poddruhu *M. musculus musculus*) byly mnohem aktivnější ve vertikálním směru - dobře šplhali, déle setrvali na vertikálních plochách (a rovněž z nich méně padaly). Tento fakt vysvětlujeme odlišnostmi v komezálním a nekomenzálním typu prostředí. Nekomezální myši (pocházející většinou z aridnějších otevřených oblastí) se

pohybují především v horizontální rovině, příležitostí ke šplhu mají málo a (s ohledem na ptačí a savčí predátory) pro ně ani není bezpečné se na vyvýšených plochách vyskytovat. Komenzální prostředí naopak bývá výrazně trojrozměrně členité a myši mnohdy šplhat přímo potřebují, aby se dostaly k potravním zdrojům.

Nekomenzálové (obou poddruhů - *M. musculus musculus* i *M. musculus domesticus*) byli naopak aktivnější v testu volné explorace. V nekomenzálním prostředí obvykle jedinci obývají velká teritoria, která musí často procházet kvůli řídké roztroušeným zdrojům. Komenzálové naopak často vystačí s malým domovským okrskem, ve kterém jsou zdroje mnohem více koncentrovány a nemají tak patrně potřebu vyvíjet při exploraci vysokou aktivitu.

Podruh *M. musculus domesticus* byl v exploračních testech signifikantně aktivnější a odvážnější - ochotně navštěvoval střed arény v *open-field* prostředí a na zvýšeném křížovém bludišti se častěji nakláněl z otevřených ramen dolů (*head-dipping*). O tomto poddruhu je navíc známo, že je v porovnání s *M. musculus musculus* agresivnější. Právě agresivita bývá s odvážností spojována (v literatuře se setkáváme s označením "*Boldness-aggression syndrome*"), což dobře koresponduje s našimi závěry.

### 3)

Zbývající tři studie testovali použitelnost netoxické monitorovací nástrahy s obsahem UV-fluorescentního barviva. Všechny tři sledované populace hlodavců (myš domácí, krysa, potkan) předložené pelety bez problémů přijímaly. UV-fluorescentního trusu hlodavci produkovali dostatečné množství a po dostatečně dlouhou dobu, aby bylo možno využívat jej k monitoringu jejich pohybové aktivity v terénu. Trus s obsahem fluorescentního barviva navíc při monitorování zabraňuje vzniku falešně pozitivních detekcí.

## 5. Použitá literatura

- Abramsky Z, Pinshow B (1989): Changes in foraging effort in two gerbil species with habitat type and intra- and interspecific activity. *Oikos* 56 (1): 43 - 53
- Abramsky Z, Rosenzweig ML, Subach A (1998): Do gerbils care more about competition or predation? *Oikos* 83 (1): 75 - 84
- Anděra M, Horáček I (2005): *Poznáváme naše savce* (2. doplněné vydání). Sobotales, Praha.
- Apfelbach R, Blanchard CD, Blanchard RJ, Hayes RA, McGregor IS (2005): The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 1123 – 1144
- Aplin KP, Singleton GR (2003): Balancing rodent management and small mammal conservation in agricultural landscapes: Challenges for the present and the future. *In*: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 80 - 88
- Aplin KP, Chesser T, Have JT (2003): Evolutionary biology of the genus *Rattus*: Profile of an archetypal rodent pest. *In*: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 487-498
- Aplin KP, Suzuki H, Chinen AA, Chesser RT, ten Have J, Donnellan SC, Austin J, Frost A, Gonzalez JP, Herbreteau V, Catzefflis F, Soubrier J, Fang Y-P, Robins J, Matisoo-Smith E, Bastos ADS, Maryanto I, Sinaga MH, Denys C, Van Den Bussche RA, Conroy C, Rowe K, Cooper A (2011): Multiple geographic origins of commensalism and complex dispersal history of Black rats. *PloS ONE* 6 (11): e26357
- Armitage KB, Van Vuren DH (2003): Individual differences and reproductive success in yellow-bellied marmots. *Ethology Ecology and Evolution* 15: 207 – 233
- Atkinson IAE (1973): Spread of the Ship rat (*Rattus r. rattus*) III New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 3 (3): 457 - 472
- Auffray J-C, Vanlerberghe F, Britton-Davidian J (1990): The House mouse progression in Eurasia: A paleontological and archaeozoological approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 13 - 25

- Auffray J-C, Britton-Davidian J (2012): The house mouse and its relatives: Systematics and taxonomy. *In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds): Evolution of the House Mouse. Cambridge University Press, 2012, p. 1 - 34*
- Baird SJE, Macholán M (2012): What can the hybrid zone tell us about speciation? *In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds): Evolution of the House Mouse. Cambridge University Press, 2012, p. 334 - 372*
- Banks PB, Hughes NK (2012): A review of the evidence for potential impacts of Black rats (*Rattus rattus*) on wildlife and humans in Australia. *Wildlife Research* 39: 78 – 88
- Banks PB, Smith HM (2015): The ecological impacts of commensal species: Black rats, *Rattus rattus*, at the urban-bushland interface. *Wildlife Research* 42 (2): 86 - 97
- Barome PO, Lymberakis P, Monnerot M, Gautun JC (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
- Bate DMA (1903): On an extinct species of genet (*Genetta plesic-toides*, sp. n.) from the Pleistocene of Cyprus. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2: 121–124
- Bautista AC, Woods LW, Filigenzi MS, Puschner B (2014): Bromethalin poisoning in a raccoon (*Procyon lotor*): Diagnostic considerations and relevance to nontarget wildlife. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* 26 (1): 154 – 157
- Becker K (1978): *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) – Wanderratte. *In: Niethammer J, Krapp F (eds): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1/I, Rodentia I. Wiesbaden: Aula Verlag.*
- Belmain SR, Meyer AN, Timbrine R, Penicela L (2003): Managing rodent pests in households and food stores through intensive trapping. *In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 440 - 445*
- Belmain SR, Htwe NM, Kamal NQ, Singleton GR (2015): Estimating rodent losses to stored rice as a means to assess efficacy of rodent management. *Wildlife Research* 42 (2): 132 - 142
- Belmaker M, Nadel D, Tchernov E (2001): Micromammal taphonomy in the site of Ohalo II (19 ky., Jordan Valley). *Archaeofauna* 10: 125 - 135
- Berry RJ (1964): The evolution of an island population of the House mouse. *Evolution* 18: 468-483

- Berry RJ, Scriven PN (2005): The House mouse: A model and motor for evolutionary understanding. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 335 - 347
- Biggins DE, Kosoy MY (2001): Influences of introduced plague on North American mammals: Implications from ecology of plague in Asia. *Journal of Mammalogy* 82 (4): 906 - 916
- Birke L (2003): Who - or what – are the rats (and mice) in the laboratory. *Society and Animals* 11 (3): 207-224
- Blanga-Kanfi S, Miranda H, Penn O, Pupko T, DeBry RW, Huchon D (2009): Rodent phylogeny revised: Analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology* 9: 71 - 82
- Blanchard RJ, Parmigiani S, Agullana R, Weiss SM, Blanchard DC (1995): Behaviors of Swiss-Webster and C57/BL/6N sin mice in a fear/defense test battery. *Aggressive Behavior* 21: 21 – 28
- Blanchard RJ, Hebert MA, Ferrari P, Palanza P, Figueira R, Blanchard DC, Parmigiani S (1998a): Defensive behaviors in wild and laboratory (Swiss) mice: The mouse defense test battery. *Physiology and Behavior* 65 (2): 201 – 209
- Blanchard RJ, Nikulina JN, Sakai RR, McKittrick C, McEwen B, Blanchard DC (1998b): Behavioral and endocrine change following chronic predatory stress. *Physiology and Behavior* 63 (4): 561 – 569
- Bleich VC, Price MV (1995): Aggressive behavior of *Dipodomys stephensi*, an endangered species, and *Dipodomys agilis*, a sympatric congener. *Journal of Mammalogy* 76 (2): 646 - 651
- Blench R (2007): New palaeozoogeographical evidence for the settlement of Madagascar. *Azania* 42 (1): 6 - 82
- Bonhomme F, Orth A, Cucchi T, Rajabi-Maham H, Catalan J, Boursot P, Auffray J-C, Britton-Davidian J (2011): Genetic differentiation of the House mouse around the Mediterranean basin: Matrilinial footprints of early and late colonization. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 1034 – 1043
- Boursot P, Auffray J-C, Britton-Davidian J, Bonhomme F (1993): The evolution of House mice. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 119 - 152
- Boursot P, Din W, Anand R, Darviche D, Dod B, Von Deimling F, Talwar GP, Bonhomme F (1996): Origin and radiation of the House mouse: Mitochondrial DNA phylogeny. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 391 - 415

- Bramley GN, Waas JR (2001): Laboratory and field evaluation of predator odors as repellents for Kiore (*Rattus exulans*) and Ship Rats (*R. rattus*). *Journal of Chemical Ecology* 27 (5): 1029 – 1047
- Bramley GN, Waas JR, Henderson HV (2000): Responses of wild Norway Rat (*Rattus norvegicus*) to predator odors. *Journal of Chemical Ecology* 26 (3): 705 – 719
- Breakey DR (1963): The breeding season and age structure of feral house mouse populations near San Francisco Bay, California. *Journal of Mammalogy* 44(2): 153-168
- Bridgman LJ, Innes J, Gillies C, Fitzgerald NB, Miller S, King CM (2013): Do Ship rats display predatory behaviour towards house mice? *Animal Behaviour* 86: 257 - 268
- Bronson H (1979): The reproductive ecology of the House mouse. *Quarterly Reviews of Biology* 54: 265 - 299
- Brown RZ (1953): Social behavior, reproduction, and population changes in the House mouse (*Mus musculus* L.). *Ecological Monographs* 23 (3): 218 - 240
- Brown PR, Davies MJ, Singleton GR, Croft JD (2004): Can farm-management practices reduce the impact of House mouse populations on crops in an irrigated farming system? *Wildlife Research* 31: 597-604
- Brown PR, Tuan NP, Singleton GR, Hue DT, Hoa PT, Ha PTT, Tan TQ, Tuat NV (2005): Population dynamics of *Rattus argentiventer*, *Rattus losea*, and *Rattus rattus* inhabiting a mixed-farming system in the Red River Delta, Vietnam. *Population Ecology* 47: 247 – 256
- Buesching CD, Newman C, Twell R, Macdonald DW (2008): Reason for arboreality in wood mice *Apodemus sylvaticus* and Bank voles *Myodes glareolus*. *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde* 73 (4): 318 – 324
- Capizzi D, Bertolino S, Mortelliti A (2014): Rating the rat: Global patterns and research priorities in impact and management of rodent pests. *Mammal Review*, p. 1 -15
- Carleton MD, Musser GG (2005): Order Rodentia. In: Wilson DE, Reeder DAM (eds.): *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Third Edition, Vol. 2.* The John Hopkins University Press, 2005, Baltimore.
- Carter J, Leonard BP (2002): A review of the literature on the worldwide distribution, spread of, and efforts to eradicate the coypu (*Myocastor coypus*). *Wildlife Society Bulletin* 30 (1): 162-175
- Caut S, Angulo E, Courchamp F (2008): Dietary shift of an invasive predator: Rats, seabirds and sea turtles. *Journal of Applied Ecology* 45: 428 - 437



- Clapperton BK (2006): A review of the current knowledge of rodent behaviour in relation to control devices. *Science for Conservation 263, Science and Technical Publishing, Wellington, New Zealand*
- Cocke R, Thiessen DD (1986): Chemocommunication among prey and predator species. *Animal Learning and Behavior 14 (1): 90 - 92*
- Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M (2003): Mammal invaders on islands: Impact, control and control impact. *Biol. Rev. 78: 347 – 383*
- Crowcroft P, Rowe FP (1963): Social organization and territorial behaviour in the wild House mouse (*Mus musculus* L.). *Proceedings of Zoological Society of London 140: 517-531*
- Cucchi T, Vigne JD, Auffray JC, Croft P, Peltenburg E (2002): Passive transport of the House mouse (*Mus musculus domestica*) to Cyprus at the Early Pre-ceramic Neolithic (late 9th and 8th millennia cal. BC). *Comptes Rendus Palevol 1: 235 – 241*
- Cucchi T, Vigne JD, Auffray JC (2005): First occurrence of the House mouse (*Mus musculus domestica*, Schwarz & Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: A zooarchaeological revision of subfossil occurrences. *Biological Journal of the Linnean Society 84: 429 - 445*
- Cucchi T, Vigne JD (2006): Origin and diffusion of the House mouse in the Mediterranean. *Human Evolution 21: 95 – 106*
- Cucchi T, Orth A, Auffray JC, Renaud S, Fabre L, Catalan J, Hadjisterkotis E, Bonhomme F, Vigne JD (2006): A new endemic species of the subgenus *Mus* (Rodentia, Mammalia) on the Island of Cyprus. *Zootaxa 1241: 1 – 36*
- Cucchi T, Auffray JC, Vigne JD (2012): On the origin of the house mouse synanthropy and dispersal in the Near East and Europe: Zooarchaeological review and perspectives. In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds): *Evolution of the House Mouse*. Cambridge University Press, 2012, p. 65 - 93
- Cully JF, Barnes AM, Quan TJ, Maupin G (1997): Dynamics of plague in a Gunnison's prairie dog colony complex from New Mexico. *Journal of Wildlife Diseases 33 (4): 706 - 719*
- Čiháková J, Frynta D (1996a): Intraspecific and interspecific behavioural interactions in the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the Yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in a neutral cage. *Folia Zoologica 45 (2): 105 - 113*
- Davis S, Begon M, De Bruyn L, Ageyev VS, Klassovskiy NL, Pole SB, Viljugrein H, Stenseth NC, Leirs H (2004): Predictive thresholds for plague in Kazakhstan. *Science 304 (5671): 736 - 738*

- Dennis DT (1994): Plague in India: Lessons for public health everywhere. *British Medical Journal (Clinical Research Ed.)* 309 (6959): 893 –894
- Desjeux P (1992): Human leishmaniasis: Epidemiology and public health aspects. *Rapp. trimest. statist. sanit. mond. (Wld Hlth Statist. quart.)* 45: 267 – 275
- Dicke M, Grostal P (2001): Chemical detection of natural enemies by arthropods: An ecological perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 1 - 23
- Dickman CR (1992): Predation and habitat shift in the House mouse, *Mus domesticus*. *Ecology* 73: 313 - 322
- Dickman CR (2009): House cats as predators in the Australian environment: impacts and management. *Human–Wildlife Conflicts* 3 (1): 41 – 48
- Dickman CR, Predavec M, Lynam AJ (1991): Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba*. *Oikos* 62 (1): 67 - 76
- Dielenberg RA, Hunt GE, McGregor IS (2001): „When a rat smells a cat“: The distribution of fos immunoreactivity in rat brain following exposure to a predatory odor. *Neuroscience* 104 (4): 1085 - 1097
- Din W, Anand R, Boursot P, Darviche D, Dod B, Jouvin-Marche E, Orth A, Talwar GP, Cazenave PA, Bonhomme F (1996): Origin and radiation of the House mouse: Clues from nuclear genes. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 519 - 539
- Døving K, Trotier D (1998): Structure and function of the vomeronasal organ. *The Journal of Experimental Biology* 201: 2913 - 2925
- Duvaux L, Belkhir K, Boulesteix M, Boursot P (2011): Isolation and gene flow: Inferring the speciation history of European house mice. *Molecular Ecology* 20: 5248 - 5264
- Dzhemukhadze NK (2007): The dependence of interspecific differences in the histoenzymatic parameters of skin glands between Norway (*Rattus norvegicus*) and Black (*Rattus rattus*) rats on their social behavior. *Doklady Biological Sciences* 416: 368 - 370
- Eason CT (2018): Connections between rodenticides and drugs: A review of natural compounds with ecological, biocidal and medical applications. *New Zealand Journal of Zoology* 45 (1): 1 - 12
- Eisen RJ, Borchert JN, Holmes JL, Amatre G, Van Wyk K, Ensore RE, Babi N, Atiku LA, Wilder AP, Vetter SM, Bearden SW, Montenieri JA, Gage KL (2008): Early-phase transmission of *Yersinia pestis* by cat fleas (*Ctenocephalides felis*) and their potential role as vectors in a plague-endemic region of Uganda. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 78 (6): 949 - 956

- Fendt M (2006): Exposure to urine of Canids and Felids, but not of herbivores, induces defensive behavior in laboratory rats. *Journal of Chemical Ecology* 32: 2617 – 2627
- Ferrero DM, Lemon JK, Fluegge D, Pashkovski SL, Korzan WJ, Datta SR, Spehr M, Fendt M, Liberles SD (2011): Detection and avoidance of a carnivore odor by prey. *PNAS* 108 (27): 11235 - 11240
- File SE, Zangrossi HJr, Sanders FL, Mabbutt PS (1993): Dissociation between behavioral and corticosterone responses on repeated exposures to cat odor. *Physiology and Behavior* 54: 1109 - 1111
- Fisher P, Easton CT, O'Connor CE, Lee CH, Smith GB, Endepols S (2003): Coumatetralyl residues in rats and hazard to barn owls. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 457 - 460
- Foster S, King C, Patty B, Miller S (2011): Tree-climbing capabilities of Norway and Ship rats. *New Zealand Journal of Zoology* 38 (4): 285 – 296
- Freitas JNS, El-Hani CN, da Rocha PLB (2008): Affiliation in four echimyid rodent species based on intrasexual dyadic encounters: Evolutionary implications. *Ethology* 114: 389-397
- Frynta D (1994): Exploratory behaviour in 12 Palearctic mice species (Rodentia: Muridae): A comparative study using „free exploration“ tests. *Acta Societas Zoologicae Bohemicae* 57: 173 - 182
- Frynta D, Exnerová A, Čiháková J (1995a): Odour-based discrimination among populations of Striped field mice (*Apodemus agrarius*). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 59: 41 – 52
- Frynta D, Exnerová A, Nováková A (1995b): Intraspecific behavioural interactions in the Striped-field mouse (*Apodemus agrarius*) and its interspecific relationships to the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*): Dyadic encounters in a neutral cage. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 59: 53 – 62
- Frynta D, Slábová M, Váchová H, Volfová R, Munclinger P (2005): Aggression and commensalism in House mouse: A comparative study across Europe and the Near East. *Aggressive Behavior* 31: 283 - 293
- Gage KL 1999: Plague surveillance. In: Gage KL, Gratz N, Poland JD, Tikhomirov E (eds.): Plague manual: Epidemiology, distribution, surveillance, and control. World Health Organization, Geneva. p. 135 - 171

- Gage KL, Kosoy MY (2005): Natural history of plague: Perspectives from more than a century of research. *Annual Review of Entomology* 50: 505 - 528
- Galewski T, Mauffrey JF, Leite YLR, Patton JL, Douzery EJP (2005): Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): A phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 601 - 615
- Geraldes A, Basset P, Gibson B, Smith KL, Harr B, Yu HT, Bulatova N, Ziv Y, Nachman MW (2008): Inferring the history of speciation in House mice from autosomal, X-linked, Y-linked and mitochondrial genes. *Molecular Ecology* 17: 5349 – 5363
- Goios A, Pereira L, Bogue M, Macaulay V, Amorim A (2007): MtDNA phylogeny and evolution of laboratory mouse strains. *Genome Research* 17: 293 – 298
- Gomez MD, Priotto J, Provencal MC, Steinmann A, Castillo E, Polop JJ (2008): A population study of House mice (*Mus musculus*) inhabiting different habitats in an Argentine urban area. *International Biodeterioration and Biodegradation* 62: 270 – 273
- Grant-Hoffman MN, Barboza PS (2010): Herbivory in invasive rats: Criteria for food selection. *Biological Invasions* 12: 805 – 825
- Gratz NG (1999a): Rodent reservoirs and flea vectors of natural foci of plague. In: Plague manual: Epidemiology, distribution, surveillance and control. World Health Organization, Geneva. p. 63 - 96
- Gratz NG (1999b): Emerging and resurging vector-borne diseases. *Annual Review of Entomology* 44: 51 – 75
- Gray SJ, Hurst JL (1997): Behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of commensal *Mus domesticus* and grassland *Mus spretus*. *Animal Behaviour* 53: 511 – 524
- Gray SJ, Jensen SP, Hurst JL (2000): Structural complexity of territories: Preference, use of space and defence in commensal House mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour* 60: 765 – 772
- Gray SJ, Jensen SP, Hurst JL (2002): Effects of resource distribution on activity and territory defence in House mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour* 63: 531 - 539
- Gregorová S, Divina P, Storchová R, Trachtulec Z, Fotopulosová V, Svenson KL, Donahue LR, Paigen B, Forejt J (2008): Mouse consomic strains: Exploiting genetic divergence between *Mus m. musculus* and *Mus m. domesticus* subspecies. *Genome Research* 18: 509 - 515

- Guruprasad BK (1992): Reinfestation of *Bandicota bengalensis* (Gray) in irrigated field habitat. In: Borrecco JE, Marsh RE (eds): Proceedings of 15th Vertebrate Pest Conference, 3–5 March 1992, Newport Beach, California. Davis, University of California, pp 277–279
- Haim A, Rozenfeld FM (1993): Temporal segregation in coexisting *Acomys* species: The role of odour. *Physiology and Behavior* 54: 1159 - 1161
- Harper GA, Bunbury N (2015): Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. *Global Ecology and Conservation* 3: 607 - 627
- Harris DB (2009): Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biol Invasions* 11: 1611 – 1630
- Harris DB, Macdonald DW (2007): Interference competition between introduced black rats and endemic Galapagos rice rats. *Ecology* 88 (9): 2330 - 2344
- Harris DB, Gregory DS, Bull LS, Courchamp F (2012): Island prioritization for invasive rodent eradications with an emphasis on reinvasion risk. *Biological Invasions* 14: 1251 – 1263
- Heavener SJ, Carthey AJR, Banks PB (2014): Competitive naïveté between a highly successful invader and a functionally similar native species. *Oecologia* 175: 73 – 84
- Heiberg A-C, Leirs H, Siegismund HR (2003): Bromadiolone resistance does not respond to absence of anticoagulants in experimental population of Norway rats. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no.96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 461 - 463
- Herman CS, Valone TJ (2000): The effect of mammalian predator scent on the foraging behavior of *Dipodomys merriami*. *Oikos* 91: 139 - 145
- Heth G, Todrank J, Busquet N, Baudoin C (2001): Odour-genes covariance and differential investigation of individual odours in the *Mus* species complex. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 213 – 220
- Hiadlovská Z, Strnadová M, Macholán M, Vošlajerová Bímová B (2012): Is water really a barrier for the house mouse? A comparative study of two mouse subspecies. *Folia Zoologica* 61 (3-4): 319-329
- Hiadlovská Z, Macholán M, Mikula O, Vošlajerová Bímová B (2014): The meek inherit the earth: less aggressive wild mice are more successful in challenging situations. *Biological Journal of the Linnean Society* 113 (1): 310-319

- Hoare JM, Hare KM (2006): The impact of brodifacoum on nontarget wildlife: Gaps in knowledge. *New Zealand Journal of Ecology* 30: 157 – 167
- Holdenried R, Quan SF (1956): Susceptibility of New Mexico rodents to experimental plague. *Public Health Reports* 71: 979 – 984
- Howald G, Donlan CJ, Galván JP, Russel JM, Parkes J, Samaniego A, Wang Y, Veitch D, Genovesi P, Pascal M, Saunders A, Tershy B (2007): Invasive rodent eradication on islands. *Conservation Biology* 21 (5): 1258-1268
- Hurst JL (1987): The functions of urine marking in a free-living population of House mice, *Mus domesticus* Ruddy. *Animal Behaviour* 35: 1433 – 1442
- Hurst JL, Hall S, Roberts R, Christian C (1996): Social organization in the aboriginal House mouse, *Mus spretus* Lataste: Behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of competitors. *Animal Behaviour* 51: 327 – 344
- Hurtado G, Mabry KE (2017): Aggression and boldness in Merriam's kangaroo rat: An urban-tolerant species? *Journal of Mammalogy* 98: 410 – 418
- Hussain I, Prescott CV (2003): Warfarin susceptibility in the Lesser bandicoot rat (*Bandicota bengalensis*). In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 465 - 468
- Chevret P, Veyrunes F, Britton-Davidian J (2005): Molecular phylogeny of the genus *Mus* (Rodentia: Murinae) based on mitochondrial and nuclear data. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 417 - 427
- Innes JG, King CM, Flux M, Kimberley MO (2001): Population biology of the Ship rat and Norway rat in Pureora Forest Park, 1983-87. *New Zealand Journal of Zoology* 28 (1): 57-78
- Jacob J, Sudarmaji, Singleton GR (2003): Ecologically based management of rice-field rats on a village scale in West Java: experimental approach and assessment of habitat use. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no.96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 191 - 196
- Jacob J, Ylönen H, Singleton GR (2004): Spatial distribution of feral house mice during a population eruption. *Ecoscience* 11 (1): 16-22
- Jacobs LL, Downs WR (1994): The evolution of murinae rodents in Asia. In: Tomida Y, Li CK, Setoguchi T: Rodent and Lagomorph families of asian origins and diversification. National Science Museum Monographs, New York, 1994, p. 149 - 156

- Karli P (1956): The Norway rat's killing response to the white mouse: An experimental analysis. *Behaviour* 10: 81 - 103
- Karn RC, Orth A, Bonhomme F, Boursot P (2002): The complex history of a gene proposed to participate in a sexual isolation mechanism in house mouse. *Molecular Biology and Evolution* 19 (4): 462 - 471
- Kaur R, Parshad VR (1997): Ethyl methanesulphonate induces changes in the differentiation, structure and functions of spermatozoa of the house rat, *Rattus rattus* L. *Journal of Biosciences* 22 (3): 357 - 365
- Keeling MJ, Gillian CA (2000): Metapopulation dynamics of bubonic plague. *Nature* 407: 903 - 906
- Kendall BE, Fox GA, Stover JP (2017): Boldness-aggression syndromes can reduce population density: Behavior and demographic heterogeneity. *Behavioral Ecology* 29: 31 – 41
- Khiem NT, Cuong LQ, Chien HV (2003): Market study of meat from field rats in the Mekong Delta. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 543 - 547
- King CM, Innes JG, Flux M, Kimberley MO, Leathwick JR, Williams DS (1996): Distribution and abundance of small mammals in relation to habitat in Pureora forest park. *New Zealand Journal of Ecology* 20 (2): 215 - 240
- King CM, Foster S, Miller S (2011): Invasive European rats in Britain and New Zealand: Same species, different outcomes. *Journal of Zoology* 285: 172 – 179
- Klemann N, Pelz HJ (2006): The feeding pattern of the Norway rat (*Rattus norvegicus*) in two differently structured habitats on a farm. *Applied Animal Behaviour Science* 97: 293 – 302
- Koivisto E, Pusenius J (2003): Effects of temporal variation in the risk of predation by least weasel (*Mustela nivalis*) on feeding behavior of field vole (*Microtus agrestis*). *Evolutionary Ecology* 17: 477 - 489
- Kotenkova EV, Meshkova N, Zagoruiko N (1994): Exploratory behaviour in synanthropic and outdoor mice of superspecies complex *Mus musculus*. *Polish Ecological Studies* 20: 375 – 381
- Kotenkova EV (2003): Systematics and distribution of the House mice of Russia and neighbouring countries, with special regard to zones of high genetic polymorphism. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people:

- Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 511 - 517
- Kotler BP, Brown JS, Subach A (1993): Mechanisms of species coexistence of optimal foragers – temporal partitioning by two species of sand dune gerbils. *Oikos* 67 : 548 – 556
- Krasnov B, Khokhlova I (1996): Discrimination of Midday jird's odour by House mice. *Animal Behaviour* 52: 659 – 665
- Krebs CJ, Singleton GR (1995): Can changes in social behaviour help to explain House mouse plagues in Australia? *Oikos* 73 (3): 429 - 434
- Kryštufek B, Vohralík V (2009): Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia II: Cricetinae, Muridae, Spalacidae, Calomyscidae, Capromyidae, Hystricidae, Castoridae. Univerza na Primorskem, Znanstveno-raziskovalno središče Koper, Založba Annales.
- Lacey EA, Sherman PW (2007): The ecology of sociality in rodents. In: Wolff JO, Sherman PW (eds): Rodent societies. An ecological and evolutionary perspective. The University of Chicago Press, 2007. p. 243 - 254
- Laakkonen J, Lehtonen JT, Ramiarinjahanahary H, Wright PC (2003): Trypanosome parasites in the invading *Rattus rattus* and endemic rodents in Madagascar. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 37 - 39
- Landová E, Horáček I, Frynta D (2006): Have Black rats evolved a culturally-transmitted technique of pinecone opening independently in Cyprus and Israel? *Israel Journal of Ecology and Evolution* 52: 151 – 158
- Lapuz R, Tani H, Sasai K, Shirota K, Katoh H, Baba E (2008): The role of roof rats (*Rattus rattus*) in the spread of *Salmonella enteritidis* and *S. infantis* contamination in layer farms in eastern Japan. *Epidemiology and Infection* 136: 1235 – 1243
- Leirs H (2003): Management of rodents in crops: The Pied Piper and his orchestra. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 183 - 190
- Lemen CA, Freeman PW (1985): Tracking mammals with fluorescent pigments: A new technique. *Journal of Mammalogy* 66: 134 – 136
- Leung LKP, Clark NM (2005): Bait avoidance and habitat use by the Roof rat, *Rattus rattus*, in a piggery. *International Biodeterioration and Biodegradation* 55: 77 – 84



- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000): 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. publ: ISSG, SSC, IUCN, 12 pp.
- Machang'u R, Mgode G, Asenga J, Mhamphi G, Hartskeerl R, Goris M, Cox C, Weetjens B, Verhagen R (2003): Characterisation of *Leptospira* isolates from captive giant African pouched rats, *Cricetomys gambianus*. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 40 - 42
- Macholán M, Vyskočilová M, Bonhomme F, Kryštufek B, Orth A, Vohralík V (2007a): Genetic variation and phylogeography of free-living mouse species (genus *Mus*) in the Balkans and the Middle East. *Molecular Ecology* 16: 4774 – 4788
- Macholán M, Munclinger P, Šugerková M, Dufková P, Bímová B, Božíková E, Zima J, Piálek J (2007b): Genetic analysis of autosomal and X-linked markers across a mouse hybrid zone. *Evolution* 61 (4): 746 - 771
- Macholán M, Mrkvicová Vyskočilová M, Bejček V, Šťastný K (2012): Mitochondrial DNA sequences variation and evolution of Old World house mice (*Mus musculus*). *Folia Zoologica* 61 (3-4): 284 - 307
- Makundi RH, Kilonzo BS, Massawe AW (2003): Interaction between rodent species in agro-forestry habitats in the western Usambara Mountains, north-eastern Tanzania, and its potential for plague transmission to humans. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 20 - 24
- Margni M, Rossier D, Crettaz P, Jolliet O (2002): Life cycle impact assessment of pesticides on human health and ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93: 379 - 392
- Markussen MDK, Heiberg A-C, Fredholm M, Kristensen M (2008): Identification of cytochrome P450 differentiated expression related to developmental stages in bromadiolone resistance in rats (*Rattus rattus*). *Pesticide Biochemistry and Physiology* 91: 147 – 152

- Martin JL, Thibault JC, Bretagnolle V (2000): Black rats, island characteristics, and colonial nesting birds in the Mediterranean: Consequences of an ancient introduction. *Conservation Biology* 14 (5): 1452 - 1466
- Matthias MA, Ricaldi JN, Cespedes M, Diaz MM, Galloway RL, Saito M, Steigerwalt AG, Patra KP, Ore CV, Gotuzzo E, Gilman RH, Levett PN, Vinetz JM (2008): Human Leptospirosis caused by a new, antigenically unique *Leptospira* associated with a *Rattus* species reservoir in the peruvian Amazon. *PLOS* 2 (4): e213
- McCormick M (2003): Rats, communications, and plague: Toward an ecological history. *Journal of Interdisciplinary History* 34 (1): 1 – 25
- McGregor IS, Hargreaves GA, Apfelbach R, Hunt GE (2004): Neural correlates of cat odor-induced anxiety in rats: region-specific effects of the benzodiazepine midazolam. *Journal of Neuroscience* 24: 4134 - 4144
- Meerburg BG, Singleton GR, Kijlstra A (2009): Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology* 35 (3): 221-270
- Milishnikov AN (2005): Reproductive potential and gene variation in Mound-building (*Mus spicilegus*) and House (*Mus musculus* s. str.) mouse populations as a result of their evolution. *Doklady Biological Sciences* 404: 382 - 385
- Moore JA (1963): Proceedings of the International Congress of Zoology, 16th. National Academies, Washington, D.C.
- Munclinger P, Frynta D (1997): Relations between distant populations of *Mus musculus* sensu lato: Is there any odour-based discrimination? *Folia Zoologica* 46 (3): 193 - 199
- Munclinger P, Frynta D (2000): Social interactions within and between distant populations of House mouse. *Folia Zoologica* 49 (1): 1 – 6
- Niklasson B, Hörnfeldt B, Lundmans B (1998): Could myocarditis, insulin-dependent diabetes mellitus, and Guillain-Barré syndrome be caused by one or more infectious agents carried by rodents? *Emerging Infectious Diseases* 4 (2): 187 - 193
- Nitatpattana N, Henrich T, Palabodeewat S, Tangkanakul W, Poonsuksombat D, Chauvancy G, Barbazan P, Yoksan S, Gonzalez J-P (2002): Hantaan virus antibody prevalence in rodent populations of several provinces of northeastern Thailand. *Tropical Medicine and International Health* 7 (10): 840 - 845
- Norrdahl K, Korpimäki E (1998): Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology* 79 (1): 226 - 232
- Oppel S, Beaven BM, Bolton M, Vickery J, Bodey TW (2010): Eradication of invasive mammals on islands inhabited by humans and domestic animals. *Ecology Letters*

14 (10): 1035 - 1042

- Panksepp JB (1998): Affective neuroscience. New York, Oxford UP. p. 221 - 222
- Parkash S, Kumar S, Veer V, Gopalan N, Purnanand, Pandey KS, Rao KM (2003): Laboratory evaluation of four rodenticides admixed in a cereal-based bait against commensal rat, *Rattus rattus* (L.) (Rodentia: Muridae: Murinae). *Journal of Stored Products Research* 39: 141 - 147
- Pech RP, Hood GM, Singleton GR, Salomon E, Forrester RI, Brown RP (1999): Models for predicting plagues of house mice (*Mus domesticus*) in Australia. In: Singleton GR, Hinds LA, Leirs H, Zhang Z (eds.): Ecologically-based Management of Rodent Pests. 1999. p. 81-112
- Pelikán J (1981): Patterns of reproduction in the House mouse. *Symposia of Zoological Society of London* 47: 205 - 229
- Pelz HJ, Rost S, Hünerberg M, Fregin A, Heiberg AC, Baert K, MacNicoll AD, Prescott CV, Walker AS, Oldenburg J, Müller CR (2005): The genetic basis of resistance to anticoagulants in rodents. *Genetics* p. 1 - 30
- Perry RD, Fetherston JD (1997): *Yersinia pestis* - etiologic agent of plague. *Clinical Microbiology Reviews* 10 (1): 35 - 66
- Peterson ME, Fluegeman K (2013): Cholecalciferol. *Topics in companion animal medicine* 28 (1): 24 - 27
- Pocock MJO, Searle JB, White PCL (2004): Adaptations of animals to commensal habitats: Population dynamics of House mice *Mus musculus domesticus* on farms. *Journal of Animal Ecology* 73: 878 - 888
- Pocock MJO, Hauffe HC, Searle JB (2005): Dispersal in House mice. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 565 - 583
- Pollitzer R (1960): A review of recent literature on plague. *Bulletin of the World Health Organization* 23 (2-3): 313 - 400
- Prager EM, Orrego C, Sage RD (1998): Genetic variation and phylogeography of Central Asian and other House mice, including a major new mitochondrial lineage in Yemen. *Genetics* 150: 835 - 861
- Price EO (1984): Behavioral aspects of animal domestication. *The Quarterly Review of Biology* 59 (1): 1 - 32
- Priyambodo S, Pelz HJ (2003): Studies on neophobic behaviour in Norway rats (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) from farms in Germany. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management.

- ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 155 - 158
- Puckett EE, Park J, Combs M, Blum MJ, Brynat JE, Caccone A, Costa F, Deinum EE, Esther A, Himsworth CG, Keightley PD, Ko A, Lundkvist Å, McElhinney LM, Morand S, Robins J, Russell J, Strand TM, Suarez O, Yon L, Munshi-South J (2016): Global population divergence and admixture of the Brown rat (*Rattus norvegicus*). *Proceedings of the Royal Society B* 283: 20161762
- Quan TJ, Barnes AM, Carter LG, Tsuchiya KR (1985): Experimental plague in Rock squirrels, *Spermophilus variegatus* (Erxleben). *Journal of Wildlife Diseases* 21 (3): 205 - 210
- Rajabi-Maham H, Orth A, Bonhomme F (2008): Phylogeography and postglacial expansion of *Mus musculus domesticus* inferred from mitochondrial DNA coalescent, from Iran to Europe. *Molecular Ecology* 17: 627 – 641
- Rao AMKA (2003): Rodent problems in India and strategies for their management. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 203-212
- Redhead TD (1982): Reproduction, growth and population dynamics of House mice in irrigated and non-irrigated cereal farms in New South Wales. *PhD. Thesis, The Australian National University*
- Robins JH, McLenachan PA, Phillips MJ, Craig L, Ross HA, Matisoo-Smith E (2008): Dating of divergences within the *Rattus* genus phylogeny using whole mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 460 – 466
- Rowe KC, Reno ML, Richmond DM, Adkins RM, Stepan SJ (2008): Pliocene colonization and adaptive radiations in Australia and New Guinea (Sahul): Multilocus systematics of the old endemic rodents (Muroidea: Murinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 84 - 101
- Roy V, Belzung C, Delarue C, Chapillon P (2001): Environmental enrichment in BALB/c mice: Effects in classical tests of anxiety and exposure to a predatory odor. *Physiology and Behavior* 74: 313 - 320
- Ruffino L, Russell JC, Pisanu B, Caut S, Vidal E (2011): Low individual-level dietary plasticity in an island-invasive generalist forager. *Population Ecology* 53: 535 – 548

- Ruffino L, Zarzoso-Lacoste D, Vidal E (2015): Assessment of invasive rodent impacts on island avifauna: Methods, limitations and the way forward. *Wildlife Research* 42 (2): 185 – 195
- Ruscoe WA, Ramsey DSL, Pech RP, Sweetapple PJ, Yockney I, Barron MC, Perry M, Nugent G, Carran R, Warne R, Brausch C, Duncan RP (2011): Unexpected consequences of control: Competitive vs. predator release in a four-species assemblage of invasive mammals. *Ecology Letters* 14: 1035 – 1042
- Russell JC, Beaven BM, MacKay JWB, Towns DR, Clout MN (2008a): Testing island biosecurity systems for invasive rats. *Wildlife Research* 35: 215 - 221
- Russell JC, Towns DR, Clout MN (2008b): Review of rat invasion biology: Implications for island biosecurity. *Science for Conservation* 286, 53 p.
- Sage RD, Atchley WR, Capanna E (1993): House mice as models in systematic biology. *Systematic Biology* 42 (4): 523 - 561
- Savarie PJ, Johns BE, Gaddis SE (1992): Review of chemical and particle marking agents used for studying vertebrate pests. *Proceedings of the Vertebrate Pest Conference* 15: 252 – 257
- Searle JB, Jamieson PM, Gündüz I, Stevens MI, Jones EP, Gemmill CEC, King CM (2009): The diverse origins of New Zealand house mice. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 209 - 217
- Shochat E, Warren PS, Faeth SH, McIntyre NE, Hope D (2006): From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 186 – 191
- Schenk JJ, Rowe KC, Steppan SJ (2013): Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by muroid rodents. *Systematic Biology* 62 (6): 837 - 864
- Schwarz E, Schwarz HK (1943): The wild and commensal stocks of the House mouse, *Mus musculus* Linnaeus. *Journal of Mammalogy* 24 (1): 59 - 72
- Sih A, Englund G, Wooster D (1998): Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 350 - 355
- Simeonovska D (1994): Social interactions in encounters between male *Mus spicilegus*. *Polish Ecological Studies* 20 (3-4): 437 - 442
- Sinclair ARE, Olsen PD, Redhead TD (1990): Can predators regulate small mammal populations? Evidence from House mouse outbreaks in Australia. *Oikos* 59: 382 - 392

- Singleton GR (1989): Population dynamics of an outbreak of house mice (*Mus domesticus*) in the mallee wheatlands of Australia – hypothesis of plague formation. *Journal of Zoology London* 219: 495 - 515
- Singleton GR (2003): Impacts of rodents on rice production in Asia. *Los Baños, Laguna: IRRI*. 30 p.
- Singleton GR, Petch DA (1994): A review of the biology and management of rodent pests in Southeast Asia. Australian Centre for International Research, Canberra, 65 pp.
- Singleton GR, Redhead TD (1990): Structure and biology of House mouse populations that plague irregularly: An evolutionary perspective. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 285 - 300
- Singleton GR, Leirs H, Hinds LA, Zhang Z (1999): Ecologically-based management of rodent pests – Re-evaluating our approach to an old problem. *In: Singleton GR, Hinds LA, Leirs H, Zhang Z (eds.): Ecologically-based Management of Rodent Pests*. p. 17 – 29
- Singleton G, Krebs CJ, Davis S, Chambers L, Brown P (2001): Reproductive changes in fluctuating House mouse populations in southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1741 - 1748
- Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM eds. (2003a): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research
- Singleton GR, Smythe L, Smith G, Spratt DM, Aplin K, Smith AL (2003b): Rodent diseases in Southeast Asia and Australia: Inventory of recent surveys. *In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management*. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 25 – 30
- Singleton GR, Brown PR, Pech RP, Jacob J, Mutze GJ, Krebs CJ (2005): One hundred years of eruptions of House mice in Australia – A natural biological curio. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 617 - 627
- Singleton GR, Brown PR, Jacob J, Aplin KP, Sudarmaji (2007a): Unwanted and unintended effects of culling: A case for ecologically-based rodent management. *Integrative Zoology* 2: 247-259
- Singleton GR, Tann CR, Krebs CJ (2007b): Landscape ecology of House mouse outbreaks in south-eastern Australia. *Journal of Applied Ecology* 44: 644 - 652
- Singleton GR, Belmain S, Brown PR, Aplin K, Htwe NM (2010): Impacts of rodent outbreaks on food security in Asia. *Wildlife Research* 37: 355-359

- Singla N, Parshad VR, Singla LD: Potential of *Trypanosoma evansi* as a biocide of rodent pests. *In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p.43 - 46*
- Slábová M, Frynta D (2007): Morphometric variation in nearly unstudied populations of the most studied mammal: The non-commensal House mouse (*Mus musculus domesticus*) in the Near East and Northern Africa. *Zoologische Anzeiger 246: 91 – 101*
- Smadja C, Ganem G (2002): Subspecies recognition in the House mouse: A study of two populations from the border of a hybrid zone. *Behavioral Ecology 13(3): 312–320*
- Smith AE, Secoy DM (1975): Forerunners of pesticides in classical Greece and Rome. *Journal of Agricultural and Food Chemistry 23 (6): 1050-1055*
- Smith M, Dyer B, Brodie A, Hunt W, Staples L (2003): Overcoming rat infestation in Australian sugarcane crops using an integrated approach that includes new rodenticide technology. *In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 238 - 241*
- Song Y, Lan Z, Kohn MH (2014): Mitochondrial DNA phylogeography of the Norway rat. *PLOS ONE 9 (2): e88425*
- Stenseth NC, Leirs H, Skonhøft A, Davis SA, Pech RP, Andreassen HP, Singleton GR, Lima M, Machang'u RS, Makundi RH, Zhang Z, Brown PR, Shi D, Wan X (2003): Mice, rats, and people: The bio-economics of agricultural rodent pests. *Frontiers in Ecology and the Environment 1 (7): 367-375*
- Steppan SJ, Adkins RM, Anderson J (2004): Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology 53 (4): 533 – 553*
- Steppan SJ, Schenk JJ (2017): Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLOS ONE 12 (8): e0183070*
- Suchomelová E, Munclinger P, Frynta D (1998): New evidence of pseudosexual behaviour and female aggression in mice: Neutral cage interactions in *Mus spicilegus* and *Mus spretus* (Rodentia: Muridae). *Folia Zoologica 47 (4): 341 - 247*
- Suzuki H, Aplin KP (2012): Phylogeny and biogeography of the genus *Mus* in Eurasia. *In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds): Evolution of the House Mouse. Cambridge University Press, 2012, p. 35 - 64*

- Theodourou GE, Roussiakis SI, Athanassiou A, Giaourtsakis I, Panayides I (2007): A late Pleistocene endemic genet (Carnivora, Viverridae) from Aghia Napa, Cyprus. *Bulletin of the Geological Society of Greece* 40 (1): 201–208
- Thomas RE, Barnes AM, Quan TJ, Beard ML, Carter LG, Hopla CE (1988): Susceptibility to *Yersinia pestis* in the Northern grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster*). *Journal of Wildlife Diseases* 24 (2): 327 - 333
- Thomas PJ, Mineau P, Shore RF, Champoux L, Martin PA, Wilson LK, Fitzgerald G, Elliot JE (2011): Second generation anticoagulant rodenticides in predatory birds: Probabilistic characterisation of toxic liver concentrations and implications for predatory bird population in Canada. *Environment International* 37 (5): 914 - 920
- Thorsen M, Shorten R, Lucking R, Lucking V (2000): Norway rats (*Rattus norvegicus*) on Frégate Island, Seychelles: The invasion; subsequent eradication attempts and implications for the island's fauna. *Biological Conservation* 96: 133 - 138
- Tobin ME, Koehler AE, Sugihara RT (1996): Comparison of bait markers for black rats. *Journal of Wildlife Management* 60: 202 – 207
- Tobin ME, Sugihara RT, Koehler AE (1997): Bait placement and acceptance by rats in macadamia orchards. *Crop Protection* 16 (6): 507-510
- Tollenaere C, Brouat C, Duplantier J-M, Rahalison L, Rahelinirina S, Pascal M, Moné H, Mouahid G, Leirs H, Cosson JF (2010): Phylogeography of the introduced species *Rattus rattus* in the western Indian Ocean, with special emphasis on the colonization history of Madagascar. *Journal of Biogeography* 37: 398 – 410.
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM (2003): Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421 (6923): 628-630
- Toškan B, Kryštufek B (2006): Noteworthy rodent records from the Upper Pleistocene and Holocene of Slovenia. *Mammalia* 70 (1-2): 98 – 105
- Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH (2006): Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biological Invasions* 8: 863 – 891
- Traweger D, Travnitzky R, Moser C, Walzer C, Bernatzky G (2006): Habitat preferences and distribution of the Brown rat (*Rattus norvegicus* Berk.) in the city of Salzburg (Austria): Implications for an urban rat management. *Journal of Pest Science* 79: 113 – 125
- Tuan NP, Williams SJ, Brown PR, Singleton GR, Tan TQ, Hue DT, Ha PTT, Hoa PT (2003): Farmers' perceptions and practices in rat management in Vinh Phuc province, northern Vietnam. In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and



- people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 399 - 402
- Tucker PK, Lee BK, Lundrigan BL, Eicher EM (1992): Geographic origin of the Y chromosomes in „old“ inbred strains of mice. *Mammalian Genome* 3: 254 – 261
- Verneau O, Catzeflis F, Furano AV (1998): Determining and dating recent rodent speciation events by using L1 (LINE-1) retrotransposons. *PNAS* 95: 11284 – 11289
- Vigne JD, Guilaine J (2004): Les premiers animaux de compagnie, 8500 ans avant notre ère?... ou comment j'ai mangé mon chat, mon chien et mon renard. (*The earliest pets, 8500 BC?... or how I ate my cat, my dog and my fox*) *Anthropozoologica* 39 (1): 249 – 273
- Vigne JD, Guilaine J, Debue K, Haye L, Gérard P (2004): Early taming of the cat in Cyprus. *Science* 304: 259
- Vigne JD, Carrère I, Briois F, Guilaine J (2011): The early process of mammal domestication in the Near East: New evidence from the pre-neolithic and pre-pottery Neolithic in Cyprus. *Current Anthropology* 52 (S4): S255 – S271
- Vigne JD, Briois F, Zazzo A, Willcox G, Cucchi T, Thiébaud S, Carrère I, Franel Y, Touquet R, Martin C, Moreau C, Comby C, Guilaine J (2012): First wave of cultivators spread to Cyprus at least 10,600 y ago. *PNAS* 109 (22): 8445 - 8449
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M, Westbrooks R (1997): Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21 (1): 1 - 16
- Volfová R, Munclinger P, Frynta D (2002): Aggression in reciprocal crosses of two subspecies of wild house mouse. *Folia Zoologica* 51: 17–22
- Vošlajerová-Bímová B, Mikula O, Macholán M, Janotová K, Hiadlovská Z (2016): Female house mice do not differ in their exploratory behaviour from males. *Ethology* 122 (4): 298 - 307
- Voznessenskaya VV (2014): Chapter 14 - Influence of cat odor on reproductive behavior and physiology in the house mouse (*Mus musculus*). In: Mucignat-Caretta C (ed): Neurobiology of chemical communication. CRC Press, 2014, pp 389-405
- Wall PM, Messier C (2000): Ethological confirmatory factor analysis of anxiety-like behaviour in the murine elevated plus-maze. *Behavioural Brain Research* 114: 199 - 212
- Wang J, Feng Z, Yao D, Sui J, Zhong W, Li M, Dai J (2008): Warfarin resistance in *Rattus losea* in Guangdong Province, China. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 91: 90-95

- Waugh CA, Lindo JF, Foronda P, Ángeles-Santana M, Lorenzo-Morales J, Robinson RD (2006): Population distribution and zoonotic potential of gastrointestinal helminths of wild rats *Rattus rattus* and *R. norvegicus* from Jamaica. *Journal of Parasitology* 92 (5): 1014 - 1018
- White JG, Wilson J, Horskins K (2003): Habitat manipulation and rodent damage control: Reducing rodent damage in Australian macadamia orchards. *In: Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM (eds): Rats, mice and people: Rodent biology and management. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2003, p. 213 - 216*
- Yin B, Fan H, Li S, Hegab I, Lu G, Wei W (2011): Behavioral responses of Norway rats (*Rattus norvegicus*) to odors of different mammalian species. *Journal of Pest Science* 84: 265 - 272
- Ylönen H, Ronkainen H (1994): Breeding suppression in bank vole as antipredatory adaptation in a predictable environment. *Evolutionary Ecology* 8: 658 - 666
- Ylönen H, Jędrzejewska B, Jędrzejewski W, Heikkilä J (1992): Antipredatory behaviour of *Clethrionomys voles* - 'David and Goliath' arms race. *Annales Zoologici Fennici* 29: 207 - 216
- Yonekawa H, Sato JJ, Suzuki H, Moriwaki K (2012): Origin and genetic status of *Mus musculus molossinus*: A typical example of reticulate evolution in the genus *Mus*. *In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds): Evolution of the House Mouse. Cambridge University Press, 2012, p. 94 - 113*
- Young JK, Olson KA, Reading RP, Amgаланбаатар S, Berger J (2011): Is wildlife going to the dogs? Impacts of feral and free-roaming dogs on wildlife populations. *Bioscience* 61: 125 - 132
- Zeder MA (2012): The domestication of animals. *Journal of Anthropological Research* 68 (2): 161 - 190
- van Zegeren K (1979): Variation in aggressiveness and the regulation of numbers in House mouse populations. *Netherlands Journal of Zoology* 30 (4): 635 - 770
- Žampachová B, Kaftanová B, Šimánková B, Landová E, Frynta D (2017): Consistent individual differences in standard exploration tasks in the Black rat (*Rattus rattus*). *Journal of Comparative Psychology* 131 (2): 150 - 162

## 6. Publikace

### Seznam prací zahrnutých do disertační práce

- I.** Frynta D, Baladřová M, **Eliášová B**, Lišková S, Landová E (2015): Why not to avoid the smell of danger? Unexpected behaviour of the Cypriot mouse surviving on the island invaded by black rats. *Current Zoology* 61 (4): 781 – 791

U **publikace I.** jsem korespondenčním autorem a podílela jsem se na všech fázích jejího vzniku, včetně revize v recenzním řízení.

Návrh experimentu / Design of the experiment: DF; sběr dat / collection of the dataset: BE, MB; analýza dat / data analysis: DF, MB, BE; sepsání článku / writing of the paper: DF, BE, EL, SL, MB.

- II.** Frynta D, **Kaftanová-Eliášová B**, Žampachová B, Voráčková P, Sádlová J, Landová E: Behavioural strategies of three wild-derived populations of the house mouse (*Mus m. musculus* and *M. m. domesticus*) in five standard tests of exploration and boldness: searching for differences attributable to subspecies and commensalism (*manuskript*)

U **publikace II.** jsem prvním autorem (sdíleným) a podílela jsem se na všech částech přípravy práce (provádění experimentů, práce s daty, sepsování textu).

Návrh experimentu / Design of the experiment: DF, BK-E; zajištění financování / acquired funding: DF; poskytnutí pokusných zvířat / provided mice stocks: DF, JS; provedení experimentů / performed experiments: BK-E, PV; analýza behaviorálních dat / behavioural analysis: PV; další zpracování dat / data curation: BK-E, PV; analýza dat / analysed the data: DF, BŽ; sepsání článku / writing of the paper: BK-E, BŽ, DF, EL.

**III.** Frynta D, **Eliášová B**, Fraňková M, Aulický R, Rödl P, Stejskal V (2012): Production of UV-light detectable feces in house mouse (*Mus musculus domesticus*) after consumption of encapsulated fluorescent pigment in monitoring bait. *Pest Management Science* 68: 355 – 361

U **publikace III.** jsem se podílela především na sběru a analýze dat.

Návrh experimentu / Design of the experiment: VS, DF, PR, RA, MF; sběr dat / collection of the dataset: BE, DF, MF, RA; analýza dat / data analysis: DF, MF, BE; sepsání článku / writing of the paper: DF, VS, MF.

**IV.** Fraňková M, **Eliášová Kaftanová B**, Rödl P, Aulický R, Frynta D, Stejskal V (2015): Monitoring of *Rattus norvegicus* based on non-toxic bait containing encapsulated fluorescent dye: Laboratory and semi-field validation study. *Journal of Stored Products Research* 64: 103 – 108

U **publikace IV.** jsem se podílela především na sběru a analýze dat.

Návrh experimentu / Design of the experiment: VS, DF, PR, RA, MF; sběr dat collection of the dataset: PR, BEK, DF, RA, MF; analýza dat / data analysis: DF, MF, BEK; sepsání článku / writing of the paper: VS, DF, MF.

**V.** Fraňková M, **Kaftanová B**, Aulický R, Rödl P, Frynta D, Stejskal V: Temporal production of coloured faeces in wild roof rats (*Rattus rattus*) following consumption of fluorescent non-toxic bait and a comparison with wild *R. norvegicus* and *Mus musculus*. (*manuskript*)

U **publikace V.** jsem se podílela především na sběru a analýze dat.

Návrh experimentu / Design of the experiment: VS, DF, PR, RA, MF; sběr dat / collection of the dataset: PR, BK, DF, RA, MF; analýza dat / data analysis: DF, MF, BK; sepsání článku / writing of the paper: VS, DF, MF.

Souhlas korespondenčních autorů s podílem Mgr. Barbory Kaftanové na publikacích a manuskriptech zařazených do disertační práce (tak, jak je uveden v seznamu přiložených prací).

V Praze dne

Ing. Radek Aulický, PhD.  
(IV.)

RNDr. Marcela Fraňková, PhD.  
(V.)

doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.  
(III.)

Souhlas korespondenčních autorů s podílem Mgr. Barbory Kaftanové na publikacích a manuskriptech zařazených do disertační práce (tak, jak je uveden v seznamu příložených prací).

V Praze dne

RNDr. Eva Landová, PhD.

(II.)

**I.**

**Why not to avoid the smell of danger? Unexpected behaviour of the Cypriot mouse surviving  
on the island invaded by black rats**

Daniel Frynta, Margaréta Balad'ová, Barbora Eliášová, Silvie Lišková & Eva Landová

*Current Zoology (2015) 61 (4): 781 – 791*

## Why not to avoid the smell of danger? Unexpected behavior of the Cypriot mouse surviving on the island invaded by black rats

Daniel FRYNTA<sup>1,2</sup>, Margaréta BALAĎOVÁ<sup>1</sup>, Barbora ELIÁŠOVÁ<sup>1,2,\*</sup>, Silvie LIŠKOVÁ<sup>2</sup>, Eva LANDOVÁ<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University, Vinicna 7 128 44 Prague 2, Czech Republic

<sup>2</sup> National Institut of Mental Health, Topolova 748, 250 67 Klecany, Czech Republic

**Abstract** *Mus cypriacus* is a recently discovered endemic species that evolved about half a million years ago on the Cyprus Island in an absence of most mammalian predators and competitors. As on other Mediterranean islands, the faunal composition was dramatically changed by the invasion of commensal and domestic species following Holocene colonization by humans. We examined the behavioral responses of the Cypriot mouse to the odors of these new competitors (black and Norway rat, house mouse and spiny-mouse) and predator (domestic cat) as well as controls (Herb-field mouse, guinea pig). We compared them with those of mainland population of house mouse from Syria with different coexistence history. Surprisingly, the Cypriot mouse failed to avoid the odor of its current main competitor, the black rat. Moreover, the response patterns of both the Cypriot and Syrian house mice to the examined odor sources appeared fairly comparable. There was a clear tendency to prefer odors of other murids over unscented sawdust as well as to avoid the odor of a domestic cat. In conclusion, neither the long-term isolation from predators nor the recent strong competition with black rats affected mice competitiveness and antipredatory responses fundamentally [Current Zoology 61 (4): 781–791, 2015].

**Keywords** Competition, Cyprus, *Mus cypriacus*, Odor preference, *Rattus rattus*

Insular species often evolved in the absence of any competitors or predators, and thus, their competitive or antipredatory abilities are usually deficient or low (reviewed in Courchamp et al., 2003). Many introduced species contribute to the reduction of native island fauna (e.g., interspecific competition for nest sites: Matsui et al., 2010; exploitative competition for food: Gurnell et al., 2004). As for predatory pressure, a common example is the Galápagos marine iguana *Amblyrhynchus cristatus* endangered by introduced dogs (Rödl et al., 2007) or endemic seabirds vulnerable to alien predators (rats, minks, stoats), especially during the nesting sea-season (Maloney and McLean, 1995; Craik, 1997; Penloup et al., 1997).

Over 80% of the world's major island groups are already colonized by rats of the genus *Rattus* (Atkinson 1985; Harris 2009) and these are able to exploit a wide range of habitats and resources (Ruffino et al., 2011). Not only they are strong competitors of indigenous species (cf. Harper and Cabrera 2010), they are also known to kill mice (Karli, 1956, Bridgman et al., 2013) and

other small animals (seabirds in colonies: Stapp, 2002; hatchlings of sea turtles: Caut et al., 2008). In fact, rats are the largest contributor to seabird (Townsend et al., 2006; Jones et al., 2008) and small mammal extinctions on islands (Harris, 2009). For these reasons, the black rat *Rattus rattus* is on a list of the top hundred world's worst invasive alien species (Lowe et al., 2000).

The only small endemic mammals that survived up to the present time are: the shrew *Crocidura zimmermanni* on Crete (Vogel et al., 1986; Dubey et al., 2007), *C. sicula* on Sicily (Vogel et al., 1990), *C. cypria* (Spitzenberger, 1978; Kryštufek and Vohralík, 2001) and the mouse *Mus cypriacus* on Cyprus (Bonhomme et al., 2004; Cucchi et al., 2006; Macholán et al., 2007). It is non-commensal species living in abandoned vineyard terraces, grassy fields, bushes or forested riverine areas (Cucchi et al., 2006). The common ancestor of *M. cypriacus* and its sister taxon, *M. macedonicus* (Macholán et al., 2007) arrived on Cyprus probably during the Middle Pleistocene (Cucchi et al., 2006). There were no other rodents on the island a half million years ago

Received Mar. 10, 2015; accepted Apr. 22, 2015.

\* Corresponding author. E-mail:

belias@volny.cz © 2015 Current Zoology



(Cucchi et al., 2006) and mammalian predators were almost completely absent as well (except the Pleistocene genet, now extinct: *Genetta cf. plesictoides*, Bate, 1903; Theodourou et al., 2007). The evolution of *M. cypriacus* thus occurred in isolation until the arrival of humans in the late 9<sup>th</sup> and 8<sup>th</sup> millennium BC (Cucchi et al., 2002; Vigne et al., 2012). Since then, several new mammal species appeared on Cyprus.

The house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz and Schwarz, 1943) and the domestic cat *Felis silvestris* arrived about 8,000 years BC (mouse: Cucchi et al., 2002; Vigne et al., 2011; cat: Vigne et al., 2004; Vigne et al., 2012). At the same time, the Cypriot spiny mouse *Acomys nesiotus* arrived with the maritime traffic (Barome et al., 2001). The archaeo-zoological records of the black rat *Rattus rattus* from the Mediterranean are fairly common since the Roman period (McCormick, 2003). Nevertheless, Aplin et al. (2011) estimated (on the basis of mtDNA divergence) even earlier presence of *R. rattus* in the Mediterranean region (about 4,000 years BC). Thus, we can reasonably expect that the history of *R. rattus* population on Cyprus extends over at least 2,000 years. Subsequently, the Norway rat *Rattus norvegicus*, originating in south-east Siberia, north-ern China and the Hondo region of Japan, was introduced to the Cyprus. It has invaded most of its current distribution range including Europe and Mediterranean region since the eighteenth century (Becker, 1978; Atkinson, 1985; Musser and Carleton, 2005).

The Cyprus represents a natural experiment enabling us to examine the evolution of interspecific relationships between *M. cypriacus* and the newly introduced species. The island is currently dominated by a dense population of the black rat (Spitzenberger, 1978) that occupies nearly all localities (including mountain regions) and every habitat type (Kryštufek and Vohralík, 2001; Landová et al., 2006). For *M. cypriacus*, it means strong competitive pressure or even a risk of predation (Bridgman et al., 2013). In these situations rodent species usually try to avoid the competitor (Abramsky and Pinshow, 1989; Lancaster and Pillay, 2010) and the Cypriot mouse apparently avoids places occupied by the black rat (Kryštufek and Vohralík, 2001; Landová et al., 2006).

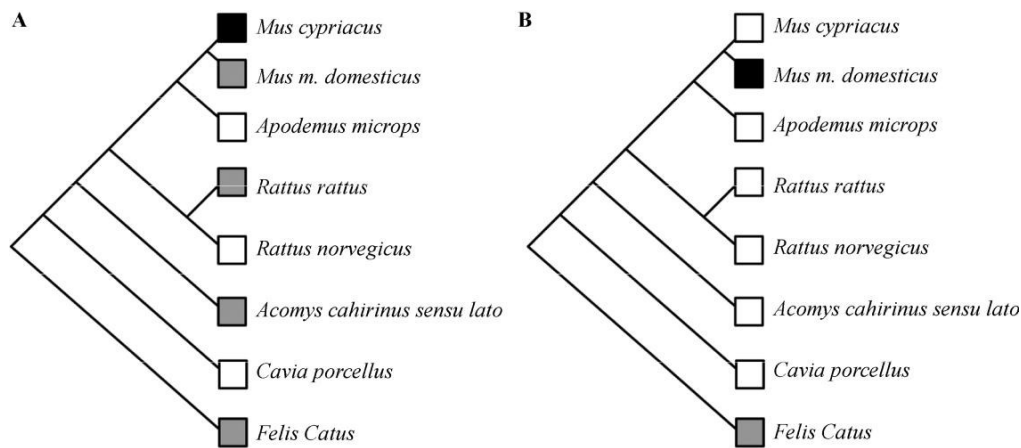
In order to compare behavior of the Cypriot mouse with that of ecologically similar species, the non-commensal Syrian population of the house mouse *Mus musculus domesticus* was included in our study. Both mice species live in comparable climatic conditions and

habitats (mainland being more continental and drier than the island) (personal observation). The genus *Mus* was present in the Mediterranean area since Middle Pleistocene (Cucchi et al., 2005) and *M. m. domesticus* appeared in the Levant and Mesopotamia in the Early Holocene (i.e., Lower Neolithic) period – around 10,000 years BC (Cucchi et al., 2005). The genus *Rattus* was not present in the Mediterranean area in this period. Even nowadays, *Rattus* individuals are entirely absent from the collection of small mammals of NE Syria (river al-Khabur area: Kock et al., 1994; Yahmool area: She-hab and Al Charabi, 2006). Thus, we suppose that the mainland Syrian population of the house mouse *M. m. domesticus* had low chance to develop competitor avoidance of *R. rattus* on the basis of odor discrimination compared to ecologically similar Cypriot mouse.

However, the Syrian mouse population had historically high chance to meet the cats as predators. Closely related Near Eastern wildcats *Felis silvestris lybica* and domestic cats *F. s. catus* both inhabit Syria (Driscoll et al., 2007). The coexistence of the house mouse and the cat started here about 11,000 years ago (Faure and Kitchen, 2009). The length of coevolution of the Cypriot mouse and the cat is quite comparable (about 10,000 years: Vigne et al., 2012).

The aim of this study is to examine the responses of a naive (captive born) Cypriot mouse to odors of species that were originally absent on the Cyprus but colonized the island during the historical period: the black rat, domestic cat, house mouse, Norway rat and Cypriot spiny mouse. In other words, we examine the “innate” ability of captive born Cypriot mice to avoid its historically introduced competitors and predators based on olfactory cues (the term “innate” is being referred to in the sense of prefunctional behavior, i.e., developed without a functional experience). We test the following specific predictions:

Phylogenetic relatedness of the murids. It has been repeatedly demonstrated that rodents prefer odors of conspecifics (Munclinger and Frynta, 1997; Smadja and Ganem, 2002) and related species/populations (Frynta et al., 1992, 1995; Heth et al., 2001). To test the hypothesis of odor preference for phylogenetically related species, we also used the Pygmy field mouse *Apodemus microps*, which is allopatric but phylogenetically related to both of the tested mice species. We expect decreasing preferences in the following sequence of the donor genera: *Mus*, *Apodemus*, *Acomys*, *Cavia* (for phylogenetic relationships and sympatry, see Fig. 1).



**Fig. 1** A simplified cladogram showing phylogenetic relationships among the examined species (drawn according to the data from Steppan et al., 2004; Cucchi et al., 2006; Binninda-Emonds et al., 2007; Shimada et al., 2010)

Black square highlights the position of the indigenous mouse species: Cypriot mouse *M. cypriacus* (A) and Syrian house mouse *M. m. domesticus* (B). The grey squares denote the species living in a sympatry with indigenous mice for at least 2,000 years, the white squares denote allopatric species.

Recent coexistence history. The Cypriot mouse has lived at least for two thousand years in sympatry with *R. rattus*, but not *R. norvegicus*, which is rather new to the Cyprus and allotopic to the Cypriot mouse (Felten et al., 1971). Thus, we expect the Cypriot mouse to avoid odor of its competitor *R. rattus* but not that of *R. norvegicus*. Consequently, the Syrian house mouse meets neither of the two *Rattus* species due to their absence in Eastern Syria (see above) and thus, it should not avoid their odor.

## 1 Materials and Methods

### 1.1 Animals

The tested mice were derived from two populations:

*Mus cypriacus* - Platani (=Çınarlı), İnçirli, Famagusta Dist., 35°19' N, 33°46' E, 15 October 2005. Mice were captured in open, dry, stony habitat with sparse bush, without any obvious association with human settlements. The laboratory colony of this rare species was founded by only 4 individuals (1 female, 3 males). The mice used in our experiments were offsprings of these captured individuals (i. e., second, third or fourth outbred captive generation).

*Mus musculus domesticus* – environs of village Halabiyah, Euphrates river valley, district Deir az-Zor, Eastern Syria. Several individuals of both sexes (> 20) were captured in fields and along the Euphrates River, without any obvious association with human settlements. They are referred to as non-commensal (see also Slábová and Frynta 2007; Frynta et al., 2009; Frynta et al., 2010b). The mice used in our experiments were of about 10–15<sup>th</sup> outbred captive generation of the wild-caught individuals.

Because the experimental mice of both species were laboratory-bred offsprings of wild-caught mice we considered them as naive (they had no previous experience with the examined odors or their donors). The heterosexual pairs of tested mice were kept in glass terrariums (60 cm × 50 cm × 40 cm) or plastic cages (43 cm × 27 cm × 23 cm or 30 cm × 18 cm × 15 cm). Water and food (ST1 diet, mix of seeds, vegetables and fruits, meal-worms and curd as additional protein sources) were available *ad libitum*, feed additives ('NutriMIX' – product of Trouw Nutrition Biofaktory s.r.o. company) provided vitamins and minerals. Each cage contained a sawdust bedding and shelter.

### 1.2 Odor donors

The following individuals were used as donors of odor stimuli:

(1) Black rat *Rattus rattus* – single female live-trapped on Cyprus (Akamaz Peninsula, Insigies trail, NW of Neo Chorio village, 35°03' N, 32°18', 305 m a.s.l.; October 2005) – further mentioned as *RattusCY*; several males and females live-trapped in Czech Republic (Pálek, district Slaný, Central Bohemia, 50°17' N 14°05' E) – further mentioned as *RattusCZ*. (2) Norway rat *Rattus norvegicus* – F1 hybrids of a wild male and a laboratory female (Wistar strain). (3) Mediterranean population of the spiny mouse (*Acomys cahirinus sensu lato*). Because laboratory colony of Cypriot spiny mouse *A. nesiotes* was not available, we used hybrids of a male *A. nesiotes* (Cınarlı 4 km SE, NE Cyprus, 35°19' 06 N, 33°47' 26 E) and several females *A. cilicicus* (inhabiting adjacent coast of the Turkish mainland near the town Silifke (36°26' N 34°06' E). It should be noted that Mediterranean species of *Acomys* are closely related. All of these

formally distinct species are conspecific with the Egyptian spiny mouse *Acomys cahirinus* according to both hybridization experiments (Frynta and Sádlová, 1998) and molecular data (Barome et al., 2000; Frynta et al., 2010a). (4) Pygmy field mouse *Apodemus microps* – laboratory-bred offsprings of individuals trapped in Drnholec, Southern Moravia, Czech Republic (48°52' N 16°30' E). (5) Domestic guinea pig *Cavia porcellus* as an example of a herbivorous, distantly related control that is used in other experiments on odors recognition by rodents (e.g. rabbits: Jędrzejewski et al., 1993; Papes et al., 2010; or hoofed mammals: Barreto and Macdonald, 1999; Jones and Dayan, 2000, Bramley et al., 2000). (6) Mouse (the representative of the genus *Mus*). To avoid conspecific stimuli containing more specific social and sexual information, we used odors of *Mus musculus domesticus* as stimuli for *Mus cypriacus* and vice versa. (7) Domestic cat *Felis sylvestris catus*. The cat odor was used as an aversive predator control. Four different house cats were used (two males, two females). All of them were approximately four or five years old. All of them were fed with pellets, cat food cans and chicken meat. Cat faeces (approximately 1 cm<sup>3</sup>) and urine on sawdust bedding (approximately 2 ml of urine on 50 ml of bedding) were collected by the pet owner from the cat toilette on the day of experiment (the toilette was used by only one cat).

All rodents used as odor donors were fed by grain (wheat, corn) and by feed mixture ST1 (moisture – 12.5%; nitrogenous substances – 24%; fibre – 4.4%; fats – 3.4%; dry matter – 6.8%; Lysin 14 g; Methionin 4.8 g; Calcium (Ca) – 11g; Phosphorus (P) – 7.2 g; Sodium (Na) – 1.8 g; Vitamin A – 28,000 m.j.; Vitamin D 2,200 m.j.; Vitamin E (Alfatokoferol) – 100 mg; Copper (Cu) 20 mg; Selen (Se) 0.38 mg).

Rodents used as odor donors were kept individually in cages ranging from 30 cm × 18 cm × 15 cm to 57 cm × 37 cm × 20 cm in size (according to the body size of the species) for at least one week. Water and food were available *ad libitum*. Each cage contained a sawdust bedding and shelter. Before experiment, the odor donors were placed in a freshly cleaned terrarium, from which the odor was taken after no longer than 3–4 days. The sawdust beddings (50 ml) from these cages containing urine, faeces, fur and body odor were used as the odor stimuli. The bedding from each donor was always collected on the day of experiment. The odor donors were of similar age and equal sex distribution (except the black rat from the Cyprus). The samples taken from the donors were randomized before being presented to the

test subjects.

### 1.3 Experimental procedure

All experiments were performed from February to May, i.e., during the breeding season of both tested mice species, when they are most active (for more details see Váchová and Frynta, 2004).

The binary choice tests were conducted in a glass arena (60 cm × 30 cm × 30 cm) during dark phase of light-dark cycle under non-stressful dim (red) and infrared illumination. Two identical Plexiglas boxes (100 mm in diameter, 100 mm high, with a lateral opening 30 mm in diameter) were put into the arena before the start

of the experiment (at a distance of 5cm from the lateral walls of the arena, the openings were oriented to the wall). One box contained sawdust with the odor source (further referred to as the scented), while the other box contained clean sawdust (further referred to as the unscented). The position (left/right) of the odor box in the arena was selected randomly. After each test the arena was cleaned with 70% ethanol and the boxes were washed with soapy water, then odor removing solution (1% SAVO) and clean water and dried on open air for 24 hours.

### 1.4 Data recording and analysis

At the beginning of each experimental trial the tested individual was released into the centre of the arena. Then it was left to explore the arena and both boxes freely for 10 minutes. Trials were recorded with a Sony DSC-H5 digital camera (Sony Corporation, Tokyo, Japan) or JVC Everio S, memory camcorder (Victor Company of Japan). Each odor type was subjected to at least 20 trials (at least 10 males and 10 females) in each tested mice species (for exact numbers see Appendix 1). All experimental animals were tested only once. After finishing of the trial the tested mouse was returned into its home cage. We excluded the trials in which the tested mouse did not enter any of the boxes (in case of *M. cypriacus*, we excluded 2 from 204 recorded trials; in case of *M. domesticus*, we excluded 8 from 202 recorded trials). In total, 202 and 194 trials were analysed in *M. cypriacus* and *M. m. domesticus*, respectively.

The video recordings were then observed and the behavior of subject mice were quantified using the computer program package ACTIVITIES (Vrba and Donát 1993). The presence of the tested mouse inside the box was used as a criterion of preference. (1) Time spent in each box; (2) time spent sniffing the openings of each box; and (3) the number of entrances to the boxes were analyzed. In further analyses, we focused on time spent inside boxes (1), which was intercorrelated with the

remaining two variables (2, 3). We calculated the preference scores - relative time spent inside the scented box (the sums of time spent in the scented box were divided by the sums of time spent in both scented and non-scented box). These relative values were square root arcsin transformed to improve normality of the statistical distribution. To provide more intuitive scale, the resulting values were further divided by 0.785398 (= the value of square root arcsin transformed 0.5) to set cases with equal values corresponding to scented and unscented boxes to 1 (absence of any preference).

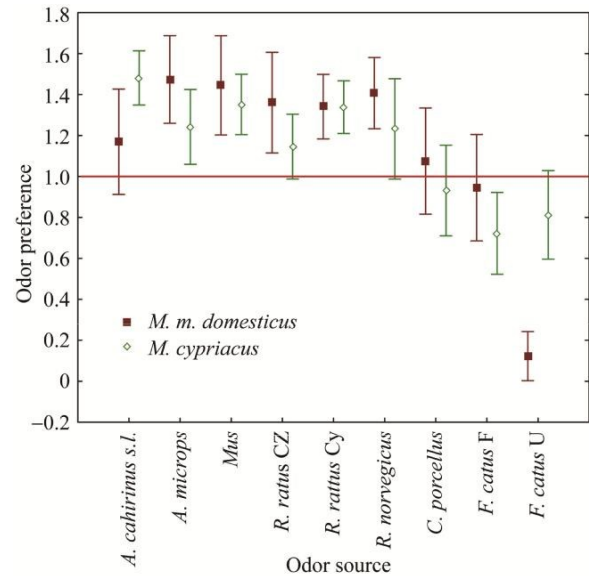
ANOVA as implemented in GLM subroutine of STATISTICA 6.0 software was adopted to compare the preferences among particular odors and mice species (odor type, sex, recipient species and their interactions were included as factors). Post hoc tests (Tukey for unequal  $n$ ) were adopted to compare mean values of individual samples. The preference of the odor over the unscented sawdust (or vice versa) was considered significant if the 95% confidence intervals of the least square means (resulting from GLMs) did not overlap 1 (= the level of equal time scores directed to scented vs. unscented boxes; for transformed and rescaled values, see above).

Finally, we performed additional calculations repeating the GLMs and comparing the standard models with the marginal ones accounting for the identity of the odor donor. These calculations were performed in R (gls fit by REML, library nlme; R Development Core Team, 2010).

## 2 Results

Mice of both species preferred boxes scented with the odors of other murids over the non-scented boxes. In contrast, no response to the guinea pig odor and avoidance of the cat odor were recorded (Fig. 2, Appendix 1). The results revealed that relative time spent inside the scented boxes was considerably affected by odor type

( $F_{8,360} = 19.43$ ,  $P < 0.0001$ ) and odor type \* recipient species interaction ( $F_{8,360} = 4.44$ ,  $P < 0.0001$ ), while the effects of recipient species ( $F_{1,360} = 0.05$ ,  $P = 0.8321$ ), sex ( $F_{1,360} = 0.47$ ,  $P = 0.4928$ ) and its interactions (all  $P > 0.05$ ) were not significant. The results remained virtually the same when sex was removed from the model (odor type:  $F_{8,378} = 20.48$ ,  $P < 0.0001$ ; odor type \* recipient species interaction:  $F_{8,378} = 4.98$ ,  $P < 0.0001$ ; see Fig. 2). ANOVA comparison of the marginal and standard models confirmed that the odor type has no significant effect on the model fit (log-likelihood ratio = 1.6722,  $P = 0.196$ ).



**Fig. 2 Means and their 95% confidence intervals of preferences of nine odor sources in the Cypriot mouse and the house mouse**

The mean preferences were calculated from square root arcsin transformed and rescaled proportion of time spent in scented box scaled to the total time spent inside both scented and control boxes. The value 1 indicated by a horizontal line corresponds to the equal time spent inside scented and non-scented boxes. The confidence interval bars not overlapping this line indicate statistically significant preference/avoidance of the odor. The sexes were pooled. Mus = odor of *M. cypricus* for *M. m. domesticus* recipients and vice versa, CZ = Czech Republic, CY = Cyprus, U = urine, F = faeces.

The odor type \* recipient species interaction may be attributed exclusively to species-specific avoidance of cat faeces (see Fig. 2). When this odor type was omitted, the effect of the interaction appeared insignificant ( $F_{7,337} = 1.63$ ,  $P > 0.0001$ ) and odor type remained the only significant predictor ( $F_{7,337} = 8.08$ ,  $P < 0.0001$ ). The reduced model containing only the odor type ( $r^2 = 0.1383$ ,  $F_{7,345} = 7.911$ ,  $P < 0.001$ ) was not significantly different from the full model. The coefficient estimates for each odor type were as follows: Intercept (estimate = 1.00148,  $SE = 0.07214$ ,  $P < 0.0001$ ), *Acomys* (estimate = 0.3205,  $SE = 0.10202$ ,  $P = 0.0018$ ), *Apodemus* (estimate = 0.35637,  $SE = 0.1014$ ,  $P = 0.0005$ ), *Felis U* (estimate = -0.16772,  $SE = 0.10144$ ,  $P = 0.0992$ ), *Mus* (estimate = 0.39309,  $SE = 0.09933$ ,  $P < 0.0001$ ), *Rattus CY* (estimate = 0.33806,  $SE = 0.10326$ ,  $P = 0.0012$ ), *Rattus CZ* (estimate = 0.25163,  $SE = 0.10144$ ,  $P = 0.0136$ ), *R. norvegicus* (estimate = 0.31457,  $SE = 0.10035$ ,  $P = 0.0019$ ). In this partial analysis, confidence intervals of means overlapped 1 (i.e., the value corresponding to equal time spent in scented and non-scented boxes) only in the case of guinea pig odor. Fisher LSD post hoc tests revealed no differences

among preferences exhibited to the odors of individual murid species. All comparisons of these responses with control odors (cat urine and guinea pig odor) were significantly different. Nevertheless, the control odors did not significantly differ from each other (but see the standardized preferences in Fig. 2).

### 3 Discussion

Despite their different coexistence experience, both the Cypriot and Syrian mouse exhibited quite similar patterns of odor preferences. They spent more time inside the boxes containing odors of other murids, but not those with an odor of the guinea pig representing a distantly related rodent, thus providing support to our prediction of preference for phylogenetically related taxa. Recently, the major urinary proteins (MUPs) have been shown to function themselves as genetically encoded pheromones to also regulate species-specific behavior (Logan et al., 2008). Analyses of several completed genomes find MUP gene expansions in divergent lineages of mammals, including those of mice and rats. The rat and mouse MUP gene clusters are more similar in structure than the MUP genes of other mammals, but still differ significantly (Logan et al., 2008). Behavioral experiments revealed that MUPs are used for intra-specific recognition by mice (Humphries et al., 1999; Hurst et al., 2001; Nevison et al., 2003) and these proteins have the potential to be used for species-specific recognition within murids as well.

We expected decreasing preferences in the following sequence of the donor genera: *Mus*, *Apodemus*, *Acomys*, *Cavia*, according to the decreasing phylogenetic relatedness (Fig. 1). However, both Cypriot and Syrian mice behaved similarly to the odors of *Mus*, *Apodemus*, and *Rattus*. Although the Cypriot spiny mouse *Acomys* belongs to its own subfamily (which is relatively distant to the other examined murids: Blanga-Kanfi et al., 2009), it is also preferred. In agreement with previous studies (Bramley et al., 2000; Bramley and Waas, 2001; Kavaliers et al., 2001), our tested mice species showed no preference or avoidance of unrelated, allopatric, non-predator (herbivorous) control odor (the guinea pig), which provides an indirect evidence that the observed preferences are not just an exploratory activity towards any source of an unfamiliar odor. The guinea pig's relation is quite distant, falling outside the mouse-related clade as defined by Blanga-Kanfi et al. (2009).

The above findings conform to the general rule that rodents, including mice, prefer conspecific odors (Frynta et al., 1992; Ganem and Searle, 1996; Munclinger and

Frynta, 1997) and among heterospecific ones they tend to prefer the most related ones (Frynta et al., 1995; Heth et al., 2001). The preference of all murid odors found in our experiments (although not fine-graded according to the phylogenetic relatedness with the tested species) is in agreement with the above mentioned rule.

However, we could not support our prediction about mice aversion towards odor of its competitor, the black rat (prediction 2 - coexistence history). Our observation that the Cypriot mouse did not show any behavioral avoidance of the black rat odor is contrasting sharply with our expectations considering the fact that individuals of the genus *Rattus* are known to kill mice (Karli, 1956; Bridgman et al., 2013). There may be, however, three hypotheses why our experimental mice did not avoid the rat odor:

(a) Recent coexistence history. The occurrence of *R. rattus* in the Mediterranean area dates back about 2,000 years (McCormick, 2003; Aplin et al., 2011). Thus, the period of recent sympatric coexistence of the rat with the Cypriot mouse extended only a few millennia and was preceded by a very long period of complete separation of these species (approximately 500 thousand years; Cucchi et al., 2006). It is possible that the length of their coexistence was not sufficient for fixation of the aversive reaction. For example, Banks (1998) reported that the *Rattus fuscipes* from Australia does not avoid the introduced fox *Vulpes vulpes* because of the absence of their coevolution (but see the opposite result reported by Kovacs et al., 2012).

(b) Learning. We tested naive mice and thus, we examined exclusively those responses to the odors that are "innate" (prefunctional). While the aversive reactions of rodents to the odors of carnivore predators are apparently "innate" (Apfelbach et al., 2005; Yin et al., 2011), the reactions to competitors often have to be learned: Krasnov and Khokhlova (1996) demonstrated in the mouse *Mus musculus* and midday jird *Meriones meridianus* that mice, which co-habited with midday jirds, avoided the jirds' odor as opposed to commensal and laboratory-bred mice without such experience. Also, *Mus spretus* appears to avoid entering tunnels of its near neighbours but not those of unfamiliar conspecifics (Hurst et al., 1994). If the Cypriot mouse considers the black rat to be a competitor, then learning on the basis of negative experience is probably necessary.

(c) Diet of the odor donor. It is well known that diet composition can affect reactions to the individual's odor (Nolte et al., 1994; Berton et al., 1998). Consumed proteins leave a trace of sulphur containing compounds in

the urine (Fendt and Endres, 2008) and these substances often cause aversive reactions of the prey (Nolte et al., 1994; Berton et al., 1998). Thus, it may be hypothesized that the odor of the black rats used in our study, which were fed solely by vegetarian diet did not seem as repulsive to the tested mice as meat-eating rats' odor would have done. However, comparing the effect of vegetarian and carnivorous diet on the rats' odor and its aversiveness will be focused on in our next study.

In accordance with previous studies (e.g., Apfelbach et al., 2005), we verified the reliability of a predator odor control as the Cypriot mice tended to avoid the cat odor (although the avoidance of cat urine was only mild). The Syrian mice also reacted aversively to the cat odor, but the lack of significance in the case of faeces avoidance should be interpreted with caution. It was repeatedly demonstrated that the cat odor affects rodent behavior fundamentally (Adamec et al., 1999, 2004; Dielenberg and McGregor, 2001; Apfelbach et al., 2005; Staples and McGregor, 2006). Recently, specific phy-siological and neurological mechanisms of these re-sponses involving the vomeronasal organ and olfactory cortex were discovered (Panksepp, 1998; Dielenberg et al., 2001; McGregor et al., 2004; Staples et al., 2008). Although the reaction to a predator odor can be learned (Blumstein et al., 2002), aversive reactions of rodents to odors of various carnivores are presumably "innate" (Apfelbach et al., 2005; Voznessenskaya, 2014) and are apparently elicited by specific chemicals contained in the predators' faeces or urine (Ferrero et al., 2011). The aversion to carnivore odors (mostly felids, canids or mustelids) can be observed not only in captive born wild rodents, but also in laboratory strains of mice and rats (Blanchard et al., 1998; Roy et al., 2001; Fendt, 2006; Yin et al., 2011).

However, the question of aversion to a predator's odor still remains unresolved as not all studies reached the same conclusion. In one field study, the wild house mice *M. m. domesticus* did not show any reaction to the odor of fox *V. vulpes* faeces (Powell and Banks, 2004). Similarly, in another field observation, the foraging of wild rodents *Peromyscus polionotus* was not affected by the presented odors of different carnivores (felids and canids; Orrock et al., 2004). The lack of predator odor recognition was also shown in small marsupials and murids, e.g., *Antechinus flavipes* and *Pseudomys albocinereus*, which did not react to the odor of a feral cat despite more than 200 years of recent coexistence (Dickman, 1993).

In conclusion, the responses of the Cypriot mouse to

the series of rodent and carnivore odors surprisingly resemble those of the mainland population of the Syrian mouse. Thus, the long-term isolation of the island and its colonization by introduced alien rodents that caused fundamental differences in the evolutionary experience of the Cypriot and Syrian mouse species had only limited effects on the general pattern of the odor preferences. In both tested species we can see preference of the odors of other murids, no preference or avoidance of a guinea pig and avoidance of cat odors. There are, how-ever, small partial differences concerning responses to the odors of spiny mice and cats that require further examination. An urgent need in field experiments con-firming our results in wild mice that are not influenced by possible effects of an unintended artificial selection is evident.

**Acknowledgments** This work was supported by the Grant Agency of Academy of Sciences of the Czech Republic (project No. GAAV IAA601410803). Participation of BE and SL was supported by the project National Institute of Mental Health (No. CZ.1.05/2.1.00/03.0078). We thank Roman Fuchs, Peter Harmaňoš, Tereza Součková, Jakub Polák, Ivan Horáček, Pavel Rödl, Radek Aulický, Vladimír Vohralík, Pavel Hulva, Miloš Macholán and Radek Lúčan.

**Ethical note** The experiments were performed in accordance with Czech law implementing all corresponding EU regulations and were approved by the Institutional Animal Care and Use Committee (No. 9837/2007-30).

## References

- Abramsky Z, Pinshow B, 1989. Changes in foraging effort in two gerbil species with habitat type and intra- and inter- specific activity. *Oikos* 56: 43–53.
- Adamec RE, Burton P, Shallow T, Budgell J, 1999. NMDA receptors mediate lasting increases in anxiety-like behavior produced by the stress of predator exposure: Implications for anxiety associated with posttraumatic stress disorder. *Physiol. Behav.* 65: 723–737.
- Adamec RE, Walling S, Burton P, 2004. Long-lasting, selective, anxiogenic effects of feline predator stress in mice. *Physiol. Behav.* 83: 401–410.
- Apfelbach R, Blanchard CD, Blanchard RJ, Hayes RA, McGregor IS, 2005. The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 29: 1123–1144.
- Aplin KP, Suzuki H, Chinen AA, Chesser RT, ten Have J et al., 2011. Multiple geographic origins of commensalism and complex dispersal history of black rats. *PLOS ONE* 6 (11): e26357.
- Atkinson IAE, 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effect on island avifaunas. In: Moors PJ ed. *Conservation of Island Birds*. Cambridge: ICBP Technical Publication no 3, 35–81.
- Banks PB, 1998. Responses of Australian bush rats *Rattus fuscipes* to the odor of introduced *Vulpes vulpes*. *J. Mamm.* 79:

- 1260–1264.
- Barome PO, Monnerot M, Gautun JC, 2000. Phylogeny of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) based on the cytochrome *b* mitochondrial gene: Implications on taxonomy and phylogeography. *Mammalia* 64: 423–438.
- Barome PO, Lymberakis P, Monnerot M, Gautun JC, 2001. Cytochrome *b* sequences reveal *Acomys minous* (Rodentia, Muridae) paraphyly and answer the question about the ancestral karyotype of *Acomys dimidiatus*. *Mol. Phyl. Evol.* 18(1): 37–46.
- Barreto GR, Macdonald DW, 1999. The response of water voles *Arvicola terrestris* to the odours of predators. *Anim. Behav.* 57: 1107–1112.
- Bate DMA, 1903. On an extinct species of genet (*Genetta plesictoides*, sp.n.) from the Pleistocene of Cyprus. *Proc. Zool. Soc. Lon.* 2: 121–124.
- Becker K, 1978. *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) – Wanderratte. In: Niethammer J, Krapp F ed. *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 1/I, Rodentia I. Wiesbaden: Aula Verlag.
- Berton F, Vogel E, Belzung C, 1998. Modulation of mice anxiety in response to cat odor as a consequence of predators diet. *Physiol. Behav.* 65(2): 247–254.
- Bininda-Emonds ORP, Cardillo M, Jones KE, MacPhee RDE, Beck RMD et al., 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature* 446: 507–512.
- Blanchard RJ, Nikulina JN, Sakai RR, McKittrick C, McEwen B et al., 1998. Behavioral and endocrine change following chronic predatory stress. *Physiol. Behav.* 63 (4): 561–569.
- Blanga-Kanfi S, Miranda H, Penn O, Pupko T, DeBry RW et al., 2009. Rodent phylogeny revised: Analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology* 9: 71–82.
- Blumstein DT, Mari M, Daniel JC, Ardron JG, Griffin AS et al., 2002. Olfactory predator recognition: Wallabies may have to learn to be wary. *Anim. Conserv.* 5: 87–93.
- Bonhomme F, Orth A, Cucchi T, Hadjisterkotis E, Vigne JD et al., 2004. A new species of wild mice on the Island of Cyprus. *C. R. Biol.* 327: 501–507.
- Bramley GN, Waas JR, 2001. Laboratory and field evaluation of predator odors as repellents for Kiore *Rattus exulans* and ship rats *R. rattus*. *J. Chem. Ecol.* 27 (5): 1029–1047.
- Bramley GN, Waas JR, Henderson HV, 2000. Responses of wild Norway rats *Rattus norvegicus* to predator odors. *J. Chem. Ecol.* 26 (3): 705–719.
- Bridgman LJ, Innes J, Gillies C, Fitzgerald NB, Miller S et al., 2013. Do ship rats display predatory behaviour towards house mice? *Anim. Behav.* 86: 257–268.
- Caut S, Angulo E, Courchamp F, 2008. Dietary shift of an invasive predator: Rats, seabirds and sea turtles. *J. Appl. Ecol.* 45: 428–437.
- Courchamp F, Chapuis JL, Pascal M, 2003. Mammal invaders on islands: Impact, control and control impact. *Biol. Rev.* 78: 347–383.
- Craik C, 1997. Long-term effects of North American mink *Mustela vison* on seabirds in eastern Scotland. *Bird Study* 44: 303–309.
- Cucchi T, Vigne JD, Auffray JC, 2005. First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus*, Schwarz and Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: A zooarcheological revision of subfossil occurrences. *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 429–445.
- Cucchi T, Vigne JD, Auffray JC, Croft P, Peltenburg E, 2002. Pas-sive transport of the house mouse *Mus musculus domesticus* to Cyprus at the Early Prececeramic Neolithic (late 9<sup>th</sup> and 8<sup>th</sup> millennia cal. BC). *C. R. Palevol.* 1: 235–241.
- Cucchi T, Orth A, Auffray JC, Renaud S, Fabre L et al., 2006. A new endemic species of the subgenus *Mus* (Rodentia, *Mammalia*) on the Island of Cyprus. *Zootaxa* 1241: 1–36.
- Dickman CR, 1993. Raiders of the last ark: Cats in island Australia. *A. Nat. Hist.* 24: 44–52.
- Dielenberg RA, McGregor IS, 2001. Defensive behavior in rats towards predatory odors: A review. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 25: 597–609.
- Dielenberg RA, Hunt GE, McGregor IS, 2001. When a rat smells a cat: The distribution of fos immunoreactivity in rat brain following exposure to a predatory odor. *Neuroscience* 104 (4): 1085–1097.
- Driscoll CA, Menotti-Raymond M, Roca AL, Hupe K, Johnson WE et al., 2007. The Near Eastern origin of cat domestication. *Science* 317: 519–523.
- Dubey S, Cosson JF, Magnanou E, Vohralík V, Benda P et al., 2007. Mediterranean populations of the lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* group: An unexpected puzzle of Pleistocene survivors and prehistoric introductions. *Mol. Ecol.* 16: 3438–3452.
- Faure E, Kitchener AC, 2009. An archaeological and historical review of the relationships between felids and people. *Anthozoos* 22 (3): 221–238.
- Felten H, Spitzenberger F, Storch G, 1971. Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil I. *Senck. Biol.* 52: 393–424.
- Fendt M, 2006. Exposure to urine of canids and felids, but not of herbivores, induces defensive behavior in laboratory rats. *J. Chem. Ecol.* 32: 2617–2627.
- Fendt M, Endres T, 2008. 2,3,5-Trimethyl-3-thiazoline (TMT), a component of fox odor: Just repugnant or really fear-inducing? *Neurosci. Biobehav. Rev.* 32: 1259–1266.
- Ferrero DM, Lemon JK, Fluegge D, Pashkovski SL, Korzan WJ et al., 2011. Detection and avoidance of a carnivore odor by prey. *PNAS* 108: 1235–1240.
- Frynta D, Sádlová J, 1998. Hybridisation experiments in spiny-mice from the Eastern Mediterranean: Systematic position of *Acomys cilicicus* revisited. *Z. Säugetierk.* 63 (Supplementum) 18.
- Frynta D, Exnerová A, Čiháková J, 1995. Odour-based discrimination among populations of Striped field mice *Apodemus agrarius*. *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.* 59: 41–52.
- Frynta D, Slábová M, Vohralík V, 2009. Why have male house mice small testes? *Zool. Sci.* 26: 17–23.
- Frynta D, Exnerová A, Čiháková J, Kozlová P, Zelinková L, 1992. Species discrimination based on olfaction in males of two re-lated mouse species: *Mus abboti* and *Mus musculus*. *Prague Studies in Mammalogy* 49–56.
- Frynta D, Palupčíková K, Bellinvia E, Benda P, Skarlantová H et al., 2010a. Phylogenetic relationships within the *cahirinus* - *dimidiatus* group of the genus *Acomys* (Rodentia: Muridae): New mitochondrial lineages from Sahara, Iran and the Arabian Peninsula. *Zootaxa* 2660: 46–56.
- Frynta D, Volfová R, Fraňková-Nováková M, Stejskal V, 2010b. Oestrous females investigate the unfamiliar male more than

- the familiar male in both commensal and non-commensal populations of house mice. *Behav. Process* 83: 54–60.
- Ganem G, Searle JB, 1996. Corticosterone and interchromosomal race discrimination in the house mouse. *Horm. Behav.* 30: 69–73.
- Gurnell J, Wauters LA, Lurz PWW, Tosi G, 2004. Alien species and interspecific competition: Effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 73: 26–35.
- Harper GA, Cabrera LF, 2010. Response of mice *Mus musculus* to the removal of black rats *Rattus rattus* in arid forest on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biol. Invasions* 12: 1449–1452.
- Harris BD, 2009. Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biol. Invasions* 11: 1611–1630.
- Heth G, Todrank J, Busquet N, Baudoin C, 2001. Odour-genes covariance and differential investigation of individual odours in the *Mus* species complex. *Biol. J. Linn. Soc.* 73: 213–220.
- Humphries RE, Robertson DHL, Beynon RJ, Hurst JL, 1999. Unravelling the chemical basis of competitive scent marking in House mice. *Anim. Behav.* 58: 1177–1190.
- Hurst JL, Hayden L, Kingston M, Luck R, Sorensen K, 1994. Response of the aboriginal House mouse *Mus spretus* Lataste to tunnels bearing the odours of conspecifics. *Anim. Behav.* 48: 1212–1229.
- Hurst JL, Payne CE, Nevison CM, Marie AD, Humphries RE et al., 2001. Individual recognition in mice mediated by major urinary proteins. *Nature* 414: 631–634.
- Jędrzejewski W, Rychlik L, Jędrzejewska B, 1993. Responses of bank voles to odours of seven species of predators: Experimental data and their relevance to natural predator-vole relationships. *Oikos* 68: 251–257.
- Jones M, Dayan T, 2000. Foraging behavior and microhabitat use by spiny mice *Acomys cahirinus* and *A. russatus* in the presence of Blanford's fox *Vulpes cana* odor. *J. Chem. Ecol.* 26(2): 455–469.
- Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, Croll DA, Keitt BS et al., 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. *Cons. Biol.* 22: 16–26.
- Karli P, 1956. The Norway rat's killing response to the white mouse: An experimental analysis. *Behaviour* 10 (1/2): 81–103.
- Kavaliers M, Choleris E, Colwell DD, 2001. Brief exposure to female odors 'emboldens' male mice by reducing predator-induced behavioral and hormonal responses. *Horm. Behav.* 40: 497–509.
- Kock D, Krupp F, Schneider W, 1994. Einige Säugetiere aus dem Nahr al-Khabur-Gebiet, NE Syrien. *Säugetierk. Mitt.* 35(4): 177–183.
- Kovacs EK, Crowther MS, Webb JK, Dickman CR, 2012. Population and behavioural responses of native prey to alien predation. *Oecologia* 168: 947–957.
- Krasnov B, Khokhlova I, 1996. Discrimination of midday jird's odour by house mice. *Anim. Behav.* 52: 659–665.
- Kryštufek B, Vohralik V, 2001. Mammals of Turkey and Cyprus. Koper: Zgodovinsko društvo za južno Primorsko: Znanstveno-raziskovalno središče Republike Slovenije.
- Lancaster J, Pillay N, 2010. Behavioral interactions between a coexisting rodent *Micaelamys namaquensis* and macroscelid *Elephantulus myurus*. *Curr. Zool.* 56 (4): 395–400.
- Landová E, Horáček I, Frynta D, 2006. Have black rats evolved a culturally-transmitted technique of pinecone opening independently in Cyprus and Israel? *Isr. J. Ecol. Evol.* 52: 151–158.
- Logan DW, Marton TF, Stowers L, 2008. Species specificity in major urinary proteins by parallel evolution. *PLoS ONE* 3 (9): e3280.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M, 2000, updated 2004. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12 pp.
- Macholán M, Vysočilová M, Bonhomme F, Kryštufek B, Orth A et al., 2007. Genetic variation and phylogeography of free-living mouse (genus *Mus*) in the Balkans and the Middle East. *Mol. Ecol.* 16: 4774–4788.
- Maloney RF, McLean IG, 1995. Historical and experimental learned predator recognition in free-living New Zealand robins. *Anim. Behav.* 50: 1193–1201.
- Matsui S, Hisaka M, Takagi M, 2010. Arboreal nesting and utilization of open-cup bird nests by introduced Ship rats *Rattus rattus* on an oceanic island. *Bird Cons. Int.* 20: 34–42.
- McCormick M, 2003. Rats, communications, and plague: Toward an ecological history. *J. Interdisc. Hist.* 34: 1–25.
- McGregor IS, Hargreaves GA, Apfelbach R, Hunt GE, 2004. Neural correlates of cat odor-induced anxiety in rats: Region-specific effects of the benzodiazepine midazolam. *J. Neurosci.* 17: 4134–4144.
- Munclinger P, Frynta D, 1997. Relations between distant populations of *Mus musculus* sensu lato: Is there any odour-based discrimination? *Folia Zool.* 46: 193–199.
- Musser GG, Carleton MD, 2005. Superfamily Muroidea. In: Wilson DE, Reeder DM ed. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Vol 2. 3<sup>rd</sup> edn. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 894–1531.
- Nevison CM, Armstrong S, Beynon RJ, Humphries RE, Hurst JL, 2003. The ownership signature in mouse scent marks is involatile. *Proc. Roy. Soc. Lond. B Bio.* 270: 1957–1963.
- Nolte DL, Mason J, Epple G, Aronov E, Campbell D, 1994. Why are predator urines aversive to prey? *J. Chem. Ecol.* 20: 1505–1516.
- Orrock JL, Danielson BJ, Brinkerhoff RJ, 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behav. Ecol.* 15 (3): 433–437.
- Panksepp J, 1998. *Affective Neuroscience*. New York: Oxford University Press, 221–222.
- Papes F, Logan DW, Stowers L, 2010. The vomeronasal organ mediates interspecies defensive behaviors through detection of protein pferomone homologs. *Cell* 141: 692–703
- Penloup A, Martin JL, Gory G, Brunstein D, Bretagnolle V, 1997. Distribution and breeding success of pallid swifts *Apus pallidus* on Mediterranean islands: Nest predation by the roof rat *Rattus rattus* and nest site quality. *Oikos* 80: 78–88.
- Powell F, Banks PB, 2004. Do house mice modify their foraging behaviour in response to predator odours and habitat? *Anim. Behav.* 67: 753–759.
- R Development Core Team, 2010. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical



- Computing, Austria: Vienna.
- Rödl T, Berger S, Romero LM, Wikelski M, 2007. Tameness and stress physiology in a predator-naïve island species confronted with novel predation threat. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 274: 577–582.
- Roy V, Belzung C, Delarue C, Chapillon P, 2001. Environmental enrichment in BALB/c mice: Effects in classical tests of anxiety and exposure to a predatory odor. *Physiol. Behav.* 74: 313–320.
- Ruffino L, Russell JC, Pisanu B, Caut S, Vidal E, 2011. Low individual-level dietary plasticity in an island-invasive generalist forager. *Popul. Ecol.* 53: 535–548.
- Shehab AH, Al Charabi SM, 2006. Food of the barn owl *Tyto alba* in the Yarmool area, Northern Syria. *Turk. J. Zool.* 30: 175–179.
- Shimada T, Aplin KP, Suzuki H, 2010. *Mus lepidoides* (Muridae, Rodentia) of Central Burma is a distinct species of potentially great evolutionary and biogeographic significance. *Zool. Sci.* 27(5): 449–459.
- Slábová M, Frynta D, 2007. Morphometric variation in nearly unstudied populations of the most studied mammal: The non-commensal house mouse *Mus musculus domesticus* in the Near East and Northern Africa. *Zool. Anz.* 246: 91–101.
- Smadja C, Ganem G, 2002. Subspecies recognition in the house mouse: A study of two populations from the border of a hybrid zone. *Behav. Ecol.* 13(3): 312–320.
- Spitzenberger F, 1978. Die Säugetierfauna Zyperns. Teil I: Insectivora und Rodentia. *Annales des Naturhistorische Museum Wien* 81: 401–441.
- Staples LG, McGregor IS, 2006. Defensive responses of Wistar and Sprague-Dawley rats to cat odour and TMT. *Behav. Brain Res.* 172: 351–354.
- Staples LG, McGregor IS, Apfelbach R, Hunt GE, 2008. Cat odor, but not Trimethylthiazoline (fox odour) activates accessory olfactory and defense-related brain regions in rats. *Neuroscience* 151: 937–947.
- Stapp P, 2002. Stable isotopes reveal evidence of predation by ship rats on seabirds on the Shiant Islands, Scotland. *J. Appl. Ecol.* 39(5): 831–840.
- Steppan SJ, Adkins RM, Anderson J, 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Syst. Biol.* 53: 533–553.
- Theodourou GE, Roussiakis SI, Athanassiou A, Giaourtsakis I, Panayides I, 2007. A late Pleistocene endemic genet (Carnivora, Viverridae) from Aghia Napa, Cyprus. *Bull. Geol. Soc. Gre.* 40: 201–208.
- Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH, 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol. Invasions* 8: 863–891.
- Váchová H, Frynta D, 2004. Social interactions in *Apodemus mystacinus*: An autumnal increase of aggression at the onset of breeding. *Isr. J. Zool.* 50: 301–310.
- Vigne JD, Guilaine J, Debue K, Haye L, Gérard P, 2004. Early taming of the cat in Cyprus. *Science* 304: 259.
- Vigne JD, Carrère I, Briois F, Guilaine J, 2011. The early process of mammal domestication in the Near East: New evidence from the pre-neolithic and pre-pottery Neolithic in Cyprus. *Current Anthropology* 52 (S4): S255–S271.
- Vigne JD, Briois F, Zazzo A, Willcox G, Cucchi T et al., 2012. First wave of cultivators spread to Cyprus at least 10,600 y ago. *PNAS* 109(22): 8445–8449.
- Vogel P, Maddalena T, Catzeflis F, 1986. A contribution to the taxonomy of shrews (*Crocidura zimmermanni* and *C. suaveolens*) from Crete and Turkey. *Acta Theriol.* 31: 537–545.
- Vogel P, Schembri PJ, Borg M, Sultana J, 1990. The shrew (*Crocidura* sp.) of Gozo, a probable survivor of the Pleistocene fauna of Mediterranean Islands. *Zeits. Säuget.* 55: 357–359.
- Voznessenskaya VV, 2014. 14 Influence of cat odor on reproductive behavior and physiology in the house mouse *Mus musculus*. In: Mucignat-Caretta C ed. *Neurobiology of Chemical Communication*. Baton Rouge: CRC Press, 389–405.
- Vrba I, Donát P, 1993. *Activities version 2.1. Computer Programme for Behavioural Studies*.
- Yin B, Fan H, Li S, Hegab I, Lu G et al., 2011. Behavioral responses of Norway rats *Rattus norvegicus* to odors of different mammalian species. *J. Pest. Sci.* 84: 265–272.

**Appendix 1 Means and standard errors (S.E.) of main behavioral parameters measured during odor preference tests in the Cypriot mouse and the house mouse (in seconds)**

Species/ Type of odor	M. m. d./ M. c.	N	Inside scented		Inside control		Sniff scented		Sniff control		Time per visit scented		Time per visit control		Entries scented		Entries control			
			Mean	Std.Err.	Mean	Std.Err.	Mean	Std.Err.	Mean	Std.Err.	Mean	Std.Err.	Mean	Std.Err.	Mean	Std.Err.	Mean	Std.Err.	Mean	Std.Err.
<i>A. cahirinus</i>	<i>M. m. d.</i>	22	48.0	13.6	32.3	10.4	9.40	1.85	7.23	1.18	14.0	4.34	8.30	4.49	3.14	0.45	2.32	0.41		
	<i>M. c.</i>	21	164.7	13.9	36.7	10.7	7.15	1.90	5.13	1.21	32.4	3.88	15.2	4.01	5.24	0.46	2.86	0.42		
<i>A. microps</i>	<i>M. m. d.</i>	22	49.7	13.6	12.1	10.4	12.6	1.85	5.35	1.18	13.7	4.64	8.91	4.80	2.59	0.45	1.50	0.41		
	<i>M. c.</i>	22	79.5	13.6	53.8	10.4	8.95	1.85	6.60	1.18	14.8	3.88	11.3	4.01	6.23	0.45	4.68	0.41		
<i>M. cypriacus</i>	<i>M. m. d.</i>	22	48.1	13.6	16.8	10.4	13.0	1.85	7.49	1.18	12.9	4.81	8.09	4.98	3.27	0.45	2.00	0.41		
<i>M. m. domesticus</i>	<i>M. c.</i>	26	172.9	12.5	65.6	9.59	8.06	1.70	4.75	1.08	33.3	3.47	20.9	3.59	5.50	0.41	3.54	0.38		
<i>R. rattus</i> CZ	<i>M. m. d.</i>	22	45.8	13.6	14.1	10.4	22.2	1.85	10.6	1.18	13.5	4.48	7.98	4.63	2.91	0.45	1.59	0.41		
	<i>M. c.</i>	22	93.9	13.6	57.7	10.4	10.2	1.85	6.27	1.18	22.7	3.70	13.1	3.83	4.36	0.45	4.45	0.41		
<i>R. rattus</i> CY	<i>M. m. d.</i>	20	76.8	14.3	29.0	10.9	21.0	1.94	14.8	1.24	16.3	4.09	10.7	4.23	4.90	0.47	2.75	0.43		
	<i>M. c.</i>	21	75.4	13.9	21.7	10.7	13.7	1.90	7.42	1.21	12.9	3.88	7.37	4.01	6.10	0.46	3.00	0.42		
<i>R. norvegicus</i>	<i>M. m. d.</i>	22	60.9	13.6	14.4	10.4	13.4	1.85	7.64	1.18	13.7	4.09	7.24	4.23	4.55	0.45	1.95	0.41		
	<i>M. c.</i>	24	76.8	13.0	28.6	10.0	16.0	1.77	8.26	1.13	17.8	4.09	8.75	4.23	4.17	0.43	2.92	0.40		
<i>C. porcellus</i>	<i>M. m. d.</i>	21	29.8	13.9	24.8	10.7	16.1	1.90	7.78	1.21	9.62	4.34	10.0	4.49	2.48	0.46	2.62	0.42		
	<i>M. c.</i>	22	49.0	13.6	47.2	10.4	16.5	1.85	9.42	1.18	12.1	3.98	9.82	4.12	3.82	0.45	4.73	0.41		
<i>F. catus</i> F	<i>M. m. d.</i>	22	29.3	13.6	39.6	10.4	12.8	1.85	10.0	1.18	15.8	4.34	22.4	4.49	2.05	0.45	2.27	0.41		
	<i>M. c.</i>	22	19.4	13.6	45.8	10.4	18.8	1.85	14.6	1.18	7.22	3.98	10.4	4.12	2.82	0.45	4.14	0.41		
<i>F. catus</i> U	<i>M. m. d.</i>	21	1.55	13.9	22.7	10.7	8.60	1.90	9.92	1.21	5.76	8.67	7.43	8.97	0.29	0.46	3.29	0.42		
	<i>M. c.</i>	22	45.5	13.6	100.2	10.4	8.46	1.85	7.17	1.18	10.3	3.88	27.1	4.01	3.64	0.45	4.14	0.41		

The sexes were pooled. M.m.d. = *Mus musculus domesticus*, M.C. = *Mus cypriacus*, CZ = Czech Republic, CY = Cyprus, U = urine, F = faeces

## II.

**Behavioural strategies of three wild-derived populations of the house mouse (*Mus m. musculus* and *M. m. domesticus*) in five standard tests of exploration and boldness: searching for differences attributable to subspecies and commensalism**

Daniel Frynta, Barbora Kaftanová-Eliášová, Barbora Žampachová, Petra Voráčková, Jovana Sádlová & Eva Landová

*(odeslaný manuskript)*

### **III.**

#### **Production of UV-light detectable feces in house mouse (*Mus musculus domesticus*) after consumption of encapsulated fluorescent pigment in monitoring bait.**

Daniel Frynta, **Barbora Eliášová**, Marcela Fraňková, Radek Aulický, Pavel Rödl & Václav Stejskal

*Pest Management Science* (2012) 68: 355 – 361

#### IV.

### **Monitoring of *Rattus norvegicus* based on non-toxic bait containing encapsulated fluorescent dye: Laboratory and semi-field validation study**

Marcela Fraňková, **Barbora Eliášová Kaftanová**, Pavel Rödl, Radek Aulický, Daniel Frynta  
& Václav Stejskal

*Journal of Stored Products Research (2015) 64: 103 – 108*

V.

**Temporal production of coloured faeces in wild roof rats (*Rattus rattus*) following consumption of fluorescent non-toxic bait and a comparison with wild *R. norvegicus* and *Mus musculus*.**

Marcela Fraňková, **Barbora Kaftanová**, Radek Aulický, Pavel Rödl, Daniel Frynta & Václav Stejskal

*(odeslaný manuskript)*

## 7. Příloha

Následující publikace není výslovně součástí vlastní disertační práce, neboť bude využita k obhajobě disertační práce spoluautorky Barbory Žampachové. Jelikož však na ostatní práce v disertaci tematicky navazuje, je zde přiložena pro dokreslení publikační činnosti autorky.

**Consistent individual differences in standard exploration tasks in the black rat  
(*Rattus rattus*).**

Barbora Žampachová, Barbora Kaftanová, Hana Šimánková, Eva Landová, Daniel Frynta  
*Journal of Comparative Psychology* (2017) 131 (2): 150 – 162