

**Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



**Bc. Iveta Štolhoferová**

Vliv synantropie na vertikální aktivitu v exploračních testech: srovnání 12 populací rodu *Acomys*  
The role of commensalism on vertical activity in exploration tests: a comparison of 12 populations of the  
genus *Acomys*

Diplomová práce

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

Konzultantka: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Praha, 2019

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

V Praze 12.8.2019

.....

Na tomto místě bych ráda poděkovala celé řadě lidí, bez kterých by tato práce nebyla taková, jaká je.

Kristíně Holubové, Barboře Kaftanové a Haně Kahounové za pomoc s natáčením experimentů.

Barboře Žampachové za pomoc se statistikou a výpočty.

Veronice Rudolfové za pomoc s veškerými praktickými záležitostmi, za přečtení této práce a za spoustu užitečných poznámek.

Dále své konzultantce, doktorce Evě Landové, za pomoc při interpretaci výsledků.

Především ale svému školiteli, profesoru Danielu Fryntovi, za veškerý věnovaný čas, ochotu, pomoc a pochopení, všestrannou podporu, neustálou inspiraci a neobyčejný nadhled ve všech stádiích vzniku této práce.

A samozřejmě velký dík patří také mé rodině a mému příteli za jejich podporu a rozptýlení.

## Abstrakt

Cílem této práce bylo zjistit, zda se mezi sebou liší synantropní a nesynantropní populace bodlinatých myší (*Acomys spp.*). Řada indicií nasvědčuje tomu, že některé populace druhu *Acomys cahirinus* žijí v Egyptě synantropně již od doby faraónů, tedy nejméně po dobu 3 500 let. V takovém případě se dá očekávat, že se u těchto populací vyvinula určitá přizpůsobení synantropnímu způsobu života. Z tohoto důvodu jsem testovala dvanáct populací bodlinatých myší ve dvou experimentálních uspořádáních typu open field test – vertical test (tedy test vertikální aktivity) a hole board test. Ve vertical testu měly bodlinaté myši možnost zkoumat prostředí též ve vertikálním směru, a to díky mřížce umožňující šplhat.

Lidská obydlí představují prostředí s novým predačním tlakem ze stran nových predátorů, ale zároveň také prostředí s novými úkryty před těmito predátory, a to například na místech ve výšce nad zemí. Očekávala jsem tedy, že synantropní populace *A. cahirinus* budou (1) explorovat méně na zemi a (2) trávit více času na mřížce než nesynantropní populace. Výsledky podpořily první hypotézu – v obou experimentálních uspořádáních byly synantropní populace na zemi méně explorativní než nesynantropní populace. Druhá hypotéza ovšem podpořena nebyla – všechny populace ukázaly přibližně stejný zájem o mřížku a synantropní populace na ní netrávily více času než ostatní. Nicméně celková analýza odhalila obecný vzorec v chování, který dobře kopíruje habitatové změny v historii studovaných druhů. Tento obecný vzorec naznačuje, že popsané změny v chování skutečně odráží právě přesun k synantropnímu způsobu života.

**Klíčová slova:** *Acomys*; bodlinatá myš; hlodavci; chování; synantropie; šplhání; vertikální aktivita

## Abstract

The objective of this work was to investigate whether there are differences between commensal and non-commensal populations of spiny mice (*Acomys spp.*). There is a good evidence that some populations of *Acomys cahirinus* have been commensal since the time of ancient Egypt, that is for at least 3,500 years. Therefore, it could be expected that some adaptation for a commensal way of life have evolved. To find out, I tested twelve populations of spiny mice in two types of open field test – a vertical test and a hole board test. In the vertical test, a wire mesh was added and offered to spiny mice to climb on.

Since human settlements represent an environment with a new predation pressure as well as new hiding opportunities like those in heights above the ground, I hypothesized that commensal populations of *A. cahirinus* would (1) explore less on the ground and (2) prefer to spend more time on the wire mesh than the non-commensal populations. Results supported the first hypothesis as in both tests commensal spiny mice spent less time exploring on the ground than other populations. The second hypothesis, however, was not supported – all populations showed approximately equal interest in the wire mesh and commensal spiny mice did not spend more time on it compared to the others. Nevertheless, an overall analysis uncovered a general pattern in behaviour fitting the habitat changes in the history of studied species. This general pattern suggests that the described behavioural changes are truly associated with a shift to a commensal way of life.

**Keywords:** *Acomys*; behaviour; climbing; commensalism; spiny mouse; rodent; vertical activity

# Obsah

1. Úvod .....	8
2. Literární rešerše.....	9
2.1. Bodlinaté myši rodu <i>Acomys</i> .....	9
2.1.1. Základní informace .....	9
2.1.2. Původ.....	10
2.1.3. Přizpůsobení aridnímu prostředí.....	11
2.1.4. Bodliny a další antipredační strategie .....	12
2.1.5. Rozmnožování .....	14
2.1.6. Význam pro člověka.....	15
2.2. Explorace .....	17
2.2.1. Open field test .....	17
2.2.2. Explorace a pohyb <i>Acomys</i> .....	18
2.3. Synantropní hlodavci.....	20
2.3.1. Srovnání synantropních a nesynantropních populací .....	21
2.3.2. Krysa a potkan .....	23
2.3.3. Synantropní populace <i>Acomys</i> .....	25
2.3.4. Synantropní populace <i>A. cahirinus</i> v Egyptě .....	26
2.4. Design experimentu, cíle a hypotézy .....	29
3. Metodika .....	31
3.1. Studované druhy .....	31
3.2. Materiál .....	34

3.3. Protokol experimentů .....	37
3.4. Sledované behaviorální prvky a jejich analýza .....	39
3.5. Statistická analýza a modelování.....	42
4. Výsledky.....	45
4.1. Klastrová analýza .....	45
4.2. Analýza hlavních komponent PCA.....	46
4.3. Modelování.....	49
5. Diskuze.....	51
5.1. Rozdíly mezi synantropními a nesynantropními populacemi .....	51
5.2. Vzorec vztahů mezi skupinami .....	53
5.3. Limitace této práce.....	55
6. Závěr .....	56
Reference .....	57
Přílohy.....	68

## 1. Úvod

Tato diplomová práce se zabývá dvěma tématy – vertikální aktivitou a synantropní ekologií. Vertikální aktivitou je zde myšlen takový pohyb, který se uskutečňuje ve směru přibližně kolmém k zemskému povrchu, a nejde přitom o pohyb ani ve vodě, ani v substrátu. Za normálních okolností tak jde především o šplhání a skákání. Synantropní ekologií mám na mysli situaci, kdy populace žije *v bezprostřední blízkosti nebo přímo uvnitř* lidských obydlí.<sup>1</sup> Jako skupinu živočichů, která obě tato témata zajímavě spojuje, jsem si vybrala bodlinaté myši rodu *Acomys*.

Snad všichni se shodnou, že synantropní prostředí se liší od prostředí nesynantropního. Ovšem v tom *jak* se tato prostředí liší, už taková shoda nepanuje. Synantropní prostředí je například někdy označováno za značně nepředvídatelné z hlediska množství potravy (Hulme-Beaman et al. 2016). Přestože v podstatě veškeré potravní zdroje mohou opravdu občas z jednoho místa najednou zcela zmizet, nejsem si jistá, zda jde opravdu o události natolik masivní a časté, jak autoři naznačují. Ať ale stojí v pozadí jakékoliv selekční tlaky, oproti nesynantropnímu prostředí jsou jistě jiné, už nyní silné a vzhledem k intenzivní urbanizaci s potenciálem stát se ještě silnějšími. Máloukteré prostředí je navíc z abiotického hlediska tak heterogenní. Čtvrtě s rodinnými domy, čtvrtě s výškovými budovami, parky, nábřeží, továrny, skladiště, opuštěné oblasti, kanalizace, skládky – každý habitat je jiný, spousta různých nik, které přitom můžou být všechny doslova hned vedle sebe. Z tohoto pohledu je biotická homogenita synantropního prostředí nesmírně zářezující – proč tomu tak je? Tato práce si rozhodně neklade za cíl, na tuto otázku odpovědět, a dokonce ani navrhnout nějaké možné odpovědi. Jejím cílem je pouze podívat se na to, díky čemu by mohla jedna zajímavá myš v synantropním prostředí prosperovat už od dob egyptských faraonů.

---

<sup>1</sup> Ani v českém, ani v anglickém jazyce bohužel není obecně užívaný termín, který by tuto definici přesně vystihoval. V anglickém prostředí je nejpoužívanějším termínem v tomto smyslu přídavné jméno *commensal*. V českém prostředí však není obvyklé označovat vztah člověka s myší, potkanem či krysou za komenzální, vzhledem k evidentním negativním důsledkům přítomnosti těchto hlodavců na lidské populace. Proto jsem zvolila slovo synantropní. Ani toto slovo není ideální, protože obvykle má poněkud širší definici, než v jakém smyslu jej zde používám já – vztahuje se též například na zvířata, která se vyskytují na polích. Tuto širší definici zde však nepoužívám. Více k anglické terminologii viz Hulme-Beaman et al. 2016.



## 2. Literární rešerše

### 2.1. Bodlinaté myši rodu *Acomys*

#### 2.1.1. Základní informace

Bodlinaté myši (genus *Acomys*) jsou drobní myšovití hlodavci (*Rodentia: Muridae*) vyskytující se v Africe, na Blízkém východě a na středomořských ostrovech Kréta a Kypr. Jsou řazeni do čeledi *Deomyinae* společně se třemi dalšími rody – *Deomys*, *Lophuromys* a *Uranomys*. (Ve fosilních záznamech však rozlišujeme také vymřelý rod *Preacomys* a někdy je uváděn i rod *Tectonomys* – Winkler et al. 2010.) Všechny tyto rody jsou terestrické, převážně noční a primárně insektivorní. Ze všech rodů čeledi je rod *Acomys* nejdiverzifikovanější a jako jediný rod se také vyskytuje mimo Afriku. V širším kontextu jsou *Deomyinae* sesterští ke *Gerbillinae*. Momentálně je rozeznáváno 14 až 21 druhů rodu *Acomys* (Dieterlen 2013; Monadjem et al. 2015; Denys et al. 2017), podle nejnovější molekulární analýzy jich však existuje nejméně 26 (Aghová et al. 2019).

V rámci kontinentální Afriky se bodlinaté myši vyskytují ve všech jejích částech nabízejících vhodný habitat s výjimkou pobřeží Angoly a Namibie (Setzer 1971; Dieterlen 2013; Monadjem et al. 2015; Denys et al. 2017; Aghová et al. 2019). Z Arabského poloostrova, Íránu a Pákistánu jsou známy spíše z pobřežních oblastí (Denys et al. 2017). Na Blízkém východě se dále vyskytují v Jordánsku, Izraeli a Sýrii (Denys et al. 2017). Na jihu Turecka se na velmi malém území kilíkijského pobřeží vyskytuje izolovaná populace obvykle rozeznávaná jako samostatný druh *A. cilicicus* (Kryštufek & Vohralík 2009; Çetintaş et al. 2017). Podobně také malé populace na Kypru a Krétě jsou obvykle rozeznávány jako samostatné druhy *A. nesiotis* a *A. minous* (Kryštufek & Vohralík 2009; Giagia-Athanasopoulou et al. 2011; Denys et al. 2017).

Bodlinaté myši obývají sušší savany, polopouště a pouště. Jsou aktivní převážně v noci (Weber & Hohn 2005; ale Shkolnik 1971) Jejich typické prostředí je kamenité až skalnaté. Co se potravy týče, jsou to oportunisté – živí se rostlinou i živočišnou stravou, především semeny, hmyzem a plži, zelenými

částmi rostlin jen v malé míře. Bodlinaté myši zřídka přesahují délkou těla 120 mm, ocas bývá o něco málo kratší než tělo. Barva srsti zad se pohybuje od světle béžové přes různé odstíny hnědé až k černé. Břicho bývá nápadně světlejší než záda – bílé, krémové nebo světle šedé. Bodlinaté myši jsou velmi snadno rozpoznatelné, neboť jako jediné z malých hlodavců mají na zádech bodliny (Ellerman 1941; Setzer 1971; Honacki et al. 1982; Musser & Carleton 2005; Dieterlen 2013; Monadjem et al. 2015; Denys et al. 2017).

Zajímavostí je, že v kapské oblasti byly bodlinaté myši popsány jakožto důležitý druh uplatňující se při opylování rostlin rodu *Protea* (Zoeller et al. 2016) a především nejdiverzifikovanějšího rodu kapské flóry *Erica* (Turner et al. 2011; Lombardi et al. 2017).

### 2.1.2. Původ

Je možné představit si dva konkurenční scénáře o původu rodu *Acomys* (Barome et al. 2000). První z nich umísťoval původní rozšíření do oblasti Jižní Afriky, kde se dnes vyskytuje druh *A. subspinosus*, který je již dlouhou dobu rozpoznávaný jako bazální mezi ostatními druhy *Acomys* (Ellerman 1941; Matthey 1965; Janecek 1991; Denys et al. 1994). Podle této hypotézy by následně docházelo k postupnému šíření a speciaci bodlinatých myší směrem na sever. Druhý scénář umísťoval původní rozšíření do východní Afriky. V této oblasti je dnes rod *Acomys* geneticky nejbohatší (Aghová et al. 2019). Podle této hypotézy by muselo dojít nejméně ke dvěma migracím – jedné jižním a druhé severním směrem. Sám Barome se přiklání ke druhé hypotéze, která je v současné době podporována shodně fosilními nálezy i molekulárními analýzami (Matthey 1968; Barome et al. 2000; Winkler et al. 2010; Aghová et al. 2019).

Fosilní záznam bodlinatých myší je relativně hojný. Z pozdního miocénu pocházejí nálezy fosilního rodu *Preacomys* z Etiopie (Geraads 2001) a Namibie (Mein et al. 2004). Je možné, že v pozdním miocénu se *Preacomys* vyskytovala také v Egyptě, v tomto případě však alternativně může jít o fosilii rodu *Progonomys* (Pickford et al. 2008; Wanas et al. 2009). Z pozdního miocénu pocházejí také nálezy rodu *Acomys* z Ugandy (Mein 1994) a z Keni (Manthi 2007). Mladší (tj. pliocenní) jsou nálezy

*Acomys* z Jižní Afriky (Denys 1990; Matthews et al. 2007) a Namibie (Pickford et al. 1994). Tyto nálezy přehledně shrnují Winkler, Denys & Avery (2010). Nejstarší známý nález *Acomys cahirinus* v Egyptě byl datován do doby před 120 000 lety (Kowalski et al. 1993).

K šíření rodu *Acomys* z východní Afriky tedy docházelo v miocénu pravděpodobně podle následujícího scénáře (převzato z Aghová et al. 2019). První vlna migrantů se před asi 8,7 miliony let z této oblasti vydala na jih po východním pobřeží až ke Kapsku. K této vlně patří druhy *A. subspinosus* a *A. spinosissimus*. Asi před 7,5 miliony let se odštěpuje další skupina, která se tentokrát vydává na sever. Potomkem této skupiny je druh *A. russatus*, který se dnes vyskytuje na Blízkém Východě a Arabském poloostrově. Zhruba ve stejnou dobu či o něco málo později dochází k velké radiaci bodlinatých myší ve východní Africe. Mezi druhy vzniklé jako důsledek této radiace patří například *A. ignitus*, *A. percivali* a *A. wilsoni*. Naposled před asi 3,7 miliony let se odštěpuje poslední skupina, která následně v severní Africe opět radiuje. Mezi druhy vzniklé jako důsledek této radiace řadíme například *A. airensis*, *A. cahirinus*, *A. dimidiatus* a také všechny tři středomořské druhy *A. minous*, *A. nesiotus* a *A. cilicicus*.

### 2.1.3. Přizpůsobení aridnímu prostředí

Přestože se mnoho populací řady druhů vyskytuje v pouštích, *A. russatus* má pro pouštní podmínky nejrozsáhlejší adaptace. Je také jako jediná aktivní během dne, i když jen v sympatrii (a tedy kompetici) s *A. cahirinus*<sup>2</sup> (Shkolnik 1971; Kronfeld et al. 1994). Vzhledem k denní aktivitě má *A. russatus* řadu výjimečných fyziologických přizpůsobení. Po dobu 4 hodin dokáže *A. russatus* přežít okolní teplotu až 42 °C, pro *A. cahirinus*<sup>2</sup> je letálních již 40 °C (Shkolnik & Borut 1969). Pokud je *A. russatus* odkázána jen na vodu v potravě (v experimentu to byl ječmen), je schopná takto přečkat minimálně měsíc, a to bez jakékoliv ztráty hmotnosti při teplotě 18-24 °C. Při teplotě 26 °C ztratí ze začátku přibližně 12 % hmotnosti, následně se však její hmotnost stabilizuje. *A. cahirinus*<sup>2</sup> za stejných

---

<sup>2</sup> Podle dnešní klasifikace a nomenklatury však šlo téměř jistě o jedince druhu *A. dimidiatus*.

podmínek ztratí 20 % hmotnosti, průběh úbytku váhy je přitom jasně klesající kontinuální lineární trend, pokračování experimentu by tak nejspíš bylo pro tyto myši brzy letální (Shkolnik & Borut 1969).

*A. russatus* jsou také schopné pít slanou vodu – při koncentraci 0,8 N NaCl (tj. 46,752 g NaCl v 1 dm<sup>3</sup> vody) dokáží bez problémů fungovat opět minimálně měsíc. Je možné, že jde o adaptaci ke konzumaci sukulentů jako např. *Atriplex halimus*, které jsou sice relativně bohaté na vodu, ovšem též na soli (Shkolnik & Borut 1969). Další nesmírně zajímavou adaptací k pouštnímu prostředí je schopnost vylučovat moč s extrémně vysokou koncentrací močoviny– až 4800 mM (mmol/dm<sup>3</sup>), což je jedna z nejvyšších hodnot mezi savci vůbec (Shkolnik & Borut 1969).

Bodlinaté myši si nehrabou ani nebudují hnízda, ukrývají se v hromadách kamení a skalních puklinách (Shkolnik 1971; Brunjes 1990). Obecně mají bodlinaté myši pomalejší metabolismus, než by odpovídalo savcům jejich velikosti (Shkolnik & Borut 1969). Jde zřejmě o přizpůsobení životu v poušti, nejpomalejší známý metabolismus z bodlinatých myší má opět *A. russatus* (Shkolnik & Borut 1969). Pokud je chladno, mohou bodlinaté myši využívat skupinové termoregulace (Shkolnik & Borut 1969). V případě nižších teplot a nedostatku potravy jsou též schopny torporu (Barfod & Wünnenberg 1990).

Přestože řada populací bodlinatých myší žije v poměrně extrémních pouštních podmínkách, zdá se, že jde spíše o zbytky populací, které tato místa osídlily za příznivějších klimatických podmínek a po jejich zhoršení zůstaly „uvězněné“ uprostřed pouště (Aghová et al. 2019). V takovém případě by *Acomys russatus* byla jediným opravdu specializovaným pouštním druhem bodlinaté myši (Aghová et al. 2019).

#### **2.1.4. Bodliny a další antipredační strategie**

Jak název napovídá, bodlinaté myši jsou charakteristické přítomností bodlinek na zádech. Tyto bodliny mají zřejmě antipredační funkci. V případě napadení se snadno uvolní, predátorovi tak v tlamě zůstanou pouze bodliny a myš má čas utéct (Montandon et al. 2014). Poněkud „pokročilejší“ varianta spočívá v tom, že kůže zad je velmi křehká a snadno se v případě nebezpečí „odlomí“, a to včetně bodlin

(Seifert et al. 2012). V laboratorních chovech jsem toto jednou viděla na vlastní oči. Přestože takovéto zranění (tj. chybějící kůže na zádech) vypadá dle mého názoru opravdu vážně, bodlinatá myš nenese trvalé následky, neboť se jí celá kůže rychle a kompletně zahojí (Seifert et al. 2012; Brant et al. 2016; Maden & Brant 2019). Pasivně navíc bodliny přispívají k tomu, že myš vypadá větší. Vývoj bodlinek na zádech bodlinatých myší byl detailně studován jak ontogeneticky (Montandon et al. 2014), tak komparativně vzhledem k dalším druhům hlodavců (Gonçalves et al. 2018). Bodlinky začínají mláďatům růst ve stáří zhruba čtyř týdnů a jejich růst je dokončen za zhruba 30 až 40 dní, tj. shodně s dobou dosažení pohlavní dospělosti (Dieterlen 1961). Výměna bodlinek je mozaikovitá (nikoliv ve vlnách), což by bylo výhodou při jejich antipredační funkci, u skupiny *Muridae* jde však o neobvyklý jev (Martin-Dennis & Peitz 1981).

Další antipredační strategií je schopnost „odlomit“ kůži ocasu (Shargal et al. 1999). V tomto případě však k regeneraci nedojde, zbytek ocasu záhy sám odpadne nebo si jej myš ukousne a zůstane po něm jen pahýlek (Shargal et al. 1999). U hlodavců je obdobná schopnost ztráty ocasu popsána u více druhů (např. u *Apodemus sylvaticus*, *Apodemus flavicollis*, *Glis glis* a dalších), zdá se však, že v případě bodlinatých myší může jít o relativně častý fenomén (Shargal et al. 1999). Také pozorování z laboratorních chovů toto potvrzují (Haughton et al. 2016; Pinheiro et al. 2018).

Tak jako řada jiných druhů, také bodlinaté myši vykazují vnitrodruhovou variabilitu ve zbarvení srsti. V některých případech jde o variabilitu na geograficky až mikroskopickém měřítku – příkladem jsou dvě populace *Acomys cahirinus*<sup>3</sup> na protilehlých svazích tzv. „Evolučního kaňonu“ vzdálených jen 200 m od sebe. Populace na jižně orientovaném, sušším, řídké porostlém svahu je světlejší než ta na severně orientovaném, vlhčím a hustě porostlém svahu (Singaravelan et al. 2010). Díky tomu se obě populace lépe ztrácí ve svém prostředí (Singaravelan et al. 2010). Mezi populacemi jedinci nemigrují a nekříží se (Blaustein et al. 1996), a tak zde můžeme nejspíš pozorovat počínající sympatrickou speciaci

---

<sup>3</sup> Podle dnešní klasifikace a nomenklatury však šlo téměř jistě o jedince druhu *A. dimidiatus*.

(Hadid et al. 2014). Tmavé zbarvení synantropních populací *A. cahirinus* je také velmi pravděpodobně obdobou antipredační strategií.

### 2.1.5. Rozmnožování

Bodlinaté myši se rozmnožují sezónně, přičemž k poklesu dochází v zimních měsících, i když přesné období se pro jednotlivé druhy může lišit (Happold 1966; Young 1976; Kryštufek & Vohralík 2009; Medger et al. 2010; Haughton et al. 2016; Sarli et al. 2016). Na druhou stranu z laboratorních chovů i terénních pozorování se zdá, že za vhodných podmínek (tj. dostatku potravy) se přinejmenším některé druhy mohou množit po celý rok (Fleming & Nicolson 2002; Kivanç et al. 2013; Sarli et al. 2016). V některých studiích bylo skutečně zaznamenáno konstantní rozmnožování v průběhu celého roku (Neal 1983). Estrální cyklus trvá 11 dní (Peitz 1981). Doba březosti je přibližně 39 dní (Brunjes 1990). U bodlinatých myší se pravidelně vyskytuje estrus postpartum (Peitz 1981; Brunjes 1990).

Bodlinaté myši rodí 1 až 4 mláďata, nejčastěji jsou hlášena v rámci druhu i napříč nimi dvě mláďata (Young 1976; Neal 1983; Frynta et al. 2011; Kivanç et al. 2013; Pinheiro et al. 2018). Zajímavé je, že Young (1976) hlásí případ jednoho vrhu o šesti a jednoho dokonce o sedmi mláďatech. Vzhledem k tomu, že bodlinaté myši mají pouze šest bradavek (jeden pár pektorálně, dva páry inguinálně) (vlastní pozorování), jde zřejmě o opravdu výjimečný případ (anebo může také jít o špatné určení maternity, jelikož u bodlinatých myší je časté allokojení – viz níže). Na rozdíl od většiny *Muridae* jsou mláďata prekociální, tj. rodí se osrstěná, s otevřenými očima (nebo je otevírají krátce po porodu) a den po porodu jsou schopna se pohybovat a v malém množství přijímat pevnou potravu (Porter & Doane 1978; D'Udine et al. 1980; Ratnayake et al. 2014). Následuje rychlý vývin, nejpozději desetidenní myšata už jsou plně mobilní (Ratnayake et al. 2014). Tento vývin je možná podpořený také tím, že matka tráví kojením mláďat v prvních dnech průměrně více času než laboratorní myš (D'Udine et al. 1980). *Acomys* je relativně dlouhověká, více než polovina jedinců se dožije dvou let (Morrison et al. 1977), někteří se dožívají až více než čtyř let (Pinheiro et al. 2018). Tyto charakteristiky (dlouhá doba

březosti, malý počet mláďat, vysoký stupeň vývoje mláďat a dlouhověkost) jsou typickým ukazatelem posunu ke K-strategii.

Nedávno byl u bodlinatých myší popsán menstruační cyklus (Bellofiore et al. 2017). Jde o vůbec první popis menstruačního cyklu u hlodavců (Bellofiore et al. 2017).

Matky po porodu mláďata v případě potřeby přenesou do bezpečí a následně je očistí. V průběhu prvních několika dní matka mláďata téměř po celou dobu zahřívá tím, že na nich leží (D'Udine et al. 1980; Kivanç et al. 2013). Pokud je matka experimentálně odebrána, zahřívá takto mláďata otec (Makin & Porter 1984). Samci nebývají k mláďatům agresivní (Makin & Porter 1984), přestože byly zaznamenány případy kanibalismu (Kivanç et al. 2013). Bodlinaté myši jsou obecně považovány za kooperativně se rozmnožující druh aspoň v tom smyslu, že kromě rodičů mohou také ostatní příbuzní i nepříbuzní samci a samice asistovat při porodu, hlídat mláďata, čistit je, zahřívát nebo kojít (Makin & Porter 1984; Tučková et al. 2016). Bylo ukázáno, že velikost vrhu pozitivně koreluje v množství juvenilních samic ve skupině (Frynta et al. 2011), což může ukazovat na význam kooperace při rozmnožování. Navíc příbuzenský vztah mezi samicemi nemá vliv na množství jejich péče o mláďata druhé matky (Tučková et al. 2016).

### **2.1.6. Význam pro člověka**

Bodlinaté myši jsou předmětem vědeckého zájmu již dlouhou dobu. Mnoho aspektů biologie rodu *Acomys* je unikátních a/nebo pro člověka významných, proto lze očekávat, že práce zabývající se jejich biologií, budou nadále přibývat. V některých oblastech výzkumu jde mluvit přímo o tom, že se bodlinaté myši stávají modelovým druhem.

Zprv je bodlinatá myš studována z ontogenetického hlediska, a to kvůli již zmiňovaným prekociálním mláďatům (Brunjes 1990; Haughton et al. 2016). Vzhledem k její velikosti je doba březosti dlouhá, organogeneze je tak při porodu téměř úplně dokončená (Oosterhuis et al. 1984; Lamers et al. 1985; Brunjes 1989; Brunjes et al. 1989; Dickson et al. 2005). Z tohoto důvodu je v současné době

považována za vhodnější model například pro simulaci hypoxie při porodu (Hutton et al. 2009) nebo pro prenatální vývoj ledvin (Dickson et al. 2005) než laboratorní myš.

Zadruhé se v poslední době bodlinaté myši etablují jako modelový druh pro výzkum regenerace tkání (Pinheiro et al. 2018). Některé druhy rodu *Acomys* jsou již několik let známy pro svou unikátní schopnost kompletní regenerace kůže včetně všech jejích struktur (Seifert et al. 2012; Brant et al. 2016; Maden 2018; Maden & Brant 2019). Stejná schopnost byla nyní popsána také při regeneraci tkáně ledvin (Okamura et al. 2018) a kosterního svalu (Maden et al. 2018). Není proto vůbec překvapivé, že vzrůstá počet týmů, které se zabývají mechanismy této regenerace z hlediska fyziologie, imunologie i molekulární biologie (pro review Maden & Brant 2019).

Zatřetí se bodlinaté myši ve fyziologickém výzkumu uplatňují ještě z jednoho důvodu – jde o jeden z druhů, u kterého se s věkem může spontánně rozvinout diabetes (Gonet et al. 1966). Slouží tedy také jako model pro výzkum diabetu mellitu druhého typu u člověka (Shafir et al. 2006; Kumar et al. 2012).

Bodlinaté myši mají pro člověka také negativní význam. Byly určeny jako jeden z rezervoárů *Leishmania tropica* v Etiopii (Kassahun et al. 2015) a jsou také považovány za pravděpodobný rezervoár *L. major* v Íránu (Azizi et al. 2017). Jelikož jsou tyto protisti původci onemocnění leishmaniózou, které postihuje také člověka, probíhá v těchto oblastech další výzkum ekologie místních populací bodlinatých myší (Azizi et al. 2017). V tomto ohledu je obzvláště důležité, že v Egyptě žijí některé populace bodlinatých myší synantropně (Osborn & Helmy 1980), čímž představují epidemiologické riziko pro obrovský počet lidí. Vzhledem k běžnosti synantropních bodlinatých myší v Káhiře (Osborn & Osbornová 1998) jde také velmi pravděpodobně o významné škůdce na hospodářských plodinách a potravinách.



## 2.2. Explorace

### 2.2.1. Open field test

Open field test je ve své nezákladnější podobě prázdná aréna jednoduchého tvaru (krychle, kvádr, nízký válec), která je pro testované zvíře novým prostředím a ve které se nechá po dobu několika minut volně pohybovat (Belzung 1999). Poprvé jej použil Calvin Hall v roce 1934 pro výzkum tzv. emocionality (Hall 1934). Z tohoto pohledu byl zde i ve většině pozdějších studií sledován zejména počet prošlých čtverců a defekace, případně ochota vstupovat do středu arény (Hall 1934). Zvířata, která prošla méně čtverců, byla méně ochotná vstupovat do středu arény a měla vyšší počet defekací, byla nazývána emocionálními (Hall 1934; Belzung 1999).

Poněkud nový přístup k open field testu zaujali R. Wilson, T. Vacek, D. Lanier a D. Dewsbury – vnímali jej jako analytický nástroj umožňující zjistit druhově typické tendence v chování v relativně jednoduchém, nestruturovaném prostředí (Wilson et al. 1976). Skutečně, jejich práce hezky ukázala, jak se mezi sebou liší 12 druhů hlodavců podle niky, kterou zaujmají – terestrická, semiarboreální, semifosoriální (Wilson et al. 1976). Od té doby je open field nesmírně používaným nástrojem k výzkumu exploračního chování, anxiety, personality, testování účinků farmakologických látek a dalších (Prut & Belzung 2003). Může být také nejrůzněji modifikován – velmi častou verzí je tzv. hole board test, kdy jsou v podlaze díry, do kterých může zvíře strčit hlavu (Belzung 1999).

Jednoduchost prostředí open field testu je výhodou i nevýhodou. Pokud je zvíře vystaveno silnému podnětu jako potrava (pokud je hladové), pach predátora, vetřelec či potenciální partner, máme celkem jistotu, že jeho chování bude ovlivněno skutečně především oním podnětem. Ovšem v tak jednoduchém prostředí jako je open field test, se může důležitým faktorem stát řada zdánlivých drobností (Walsh & Cummins 1976). Typickým příkladem je intenzita osvětlení. Vzhledem k tomu, že nejčastější pokusná zvířata – laboratorní potkan a myš – jsou oba hlodavci s primárně večerní až noční

aktivitou, je třeba dbát na to, aby celá procedura probíhala v co nejvíce tlumeném světle (Walsh & Cummins 1976). Intenzivní světlo se někdy ostatně používá jako stresový stimul (Prut & Belzung 2003).

Tradičně je v open field testu rozeznáváno několik typů chování, u nichž se měří jejich trvání (u lokomoce, sezení, drbání atd.) nebo počet (u panáčkování, skákání atd.). Nově se však začíná objevovat jiný přístup k vyhodnocování dat získaných z open field testu (Thompson et al. 2018). Jde spíše o deskriptivní než kvantitativní přístup, při kterém je zvíře v open field testu pozorováno nejméně hodinu a jako typický prvek je sledováno tzv. home base behaviour – tedy zda si zvíře vytvoří nějaké „domovské místo“, ze kterého podniká pomalé explorativní výpravy do okolí a do kterého se rychle, prudce a přímou cestou vrací. Tento přístup je zajímavý také vzhledem k jeho spojitosti s neurobiologickým výzkumem orientace v prostoru a paralelám mezi takto deskriptivním vymapováním pohybové aktivity zvířete a vymapováním aktivity tzv. place cells (pro review Thompson et al. 2018).

### 2.2.2. Explorace a pohyb *Acomys*

David Eilam (2004) zkoumal explorační (pohybovou) aktivitu *A. cahirinus* v open field testu při změně třech parametrů – intenzity osvětlení, velikosti arény a členitosti prostředí. Aktivita byla měřena jako ušlá trasa v metrech, členitějšího prostředí bylo dosaženo rozestavením kamenů do arény. Za intenzivního osvětlení a v prostém prostředí (bez kamenů) na velikosti arény nezáleželo – aktivita byla stejná a velmi nízká. Jakmile však byly přidány kameny, aktivita výrazně vzrostla jak v malé, tak ve velké aréně. Ve tmě na komplexitě prostředí nezáleželo – aktivita byla stejná v prostém, středně komplexním (několik kamenů) i velmi komplexním prostředí (více kamenů). Aktivita ve tmě byla navíc stejná jako na světle v komplexním prostředí. Tyto výsledky podporují předchozí předpoklady, že (1) aktivita *Acomys* bude inhibována světlem a že (2) *Acomys* vykazuje thigmotaxi (tendenci držet se u stěn a nevstupovat do otevřených prostorů).

Birke & Sadler (1986) studovaly, jak *Acomys* prozkoumává novou arénu (v zásadě šlo o volnou exploraci v open field testu). Autorky rozpoznaly dva typy. Typu I trvalo déle, než se odvážil vyjít z přepravy do arény, a i poté pomalu prozkoumával především její blízké okolí a do přepravy se na delší dobu

pravidelně vracel. Tento typ byl častější u samců. Typ II naopak vyběhl okamžitě z přepravky a následně prozkoumával periferii arény rychlými a poněkud chaotickými výpady. Tento typ byl častější u samic. V následujících čtyřech testech vždy s o něco složitějším designem se ukázalo, že jedinci se svého „typu“ drží napříč všemi testy (Birke & Sadler 1986). Z dnešního pohledu je, myslím, celkem zřejmé, že autorky zde jaksi mimoděk popsaly personalitu u bodlinatých myší (včetně stability napříč prostředím). V dnešní terminologii zaznamenaly tzv. coping style, Typ I odpovídá reaktivnímu a Typ II proaktivnímu typu (Koolhaas et al. 1999).

Goldman et al. (1992) studovali, zda bodlinaté myši dokáží rozlišit, jak vysoko se nachází pomocí *visual cliff* testu. Visual cliff test má několik úprav, ale obvykle se skládá z vyvýšené plošiny, ze které může zvíře seskočit. Přestože typicky je plošina jen nízko nad zemí, pomocí optické iluze je dosaženo toho, že na jedné straně od plošiny (vlevo nebo vpravo) se zdá hloubka mnohem větší. Test tak testuje schopnost zvířete odhadnout hloubku. Goldman et al. zjistili, že bodlinaté myši vykazovaly tři typy chování – první skupina neskočila dolů téměř nikdy z celkem 32 opakování pokusu, druhá skupina zvířat naopak skočila téměř vždy a z obou stran, třetí skupina většinou skočila a výrazně častěji to bylo z nižší strany. Tyto výsledky naznačují, že *Acomys* mají dobře vyvinutý odhad hloubky a perspektivy, což je jistě užitečné v hromadách kamení, ve kterých žijí. Na druhou stranu vyšší strana měla jen 25,4 cm. Je nesmírně zarážející, že z tak malé výšky nechtěla řada bodlinatých myší skoro nikdy skočit. Odporuje to totiž jednak několika pozorováním z přírody a, jak autoři sami doznávají, také jejich vlastní zkušenosti z laboratorních chovů (Goldman et al. 1992). Autoři příliš nediskutují, proč dle nich došlo k této diskrepanci. Podle mého názoru mohl být problém ve velmi silném osvětlení a faktu, že zvíře nemělo kam utéct – v takto stresující situaci tedy mohlo zvolit strategii strnutí (freezing). Strach bodlinatých myší skočit z výšky pouhých 25 cm by odporoval také mým vlastním pozorováním z této práce – v naší pokusné aréně bodlinaté myši skákaly opakovaně z výšky až 60 cm.

### 2.3. Synantropní hlodavci

Je očividné, že urbanizovaná krajina se liší od okolní krajiny v celé řadě aspektů. Z fyzikálních faktorů jsou nejzákladnějšími velké množství pokryté (zastavěné) plochy, zvýšené množství hluku, světla a (ve větších městech) vyšší teplota. Z biologického hlediska pozorujeme větší množství invazních druhů, velmi početné populace malého počtu druhů, sníženou genetickou diverzitu populací a celkově malou druhovou diverzitu (pro review Johnson & Munshi-South 2017). Z kosmopolitního hlediska jsou nejdůležitější tři druhy hlodavců – myš domácí (*Mus musculus*), krysa obecná (*Rattus rattus*) a potkan obecný (*Rattus norvegicus*). Je zřejmé, že pro člověka mají tyto druhy zásadní význam – mohou být škůdci zemědělských plodin a zásob potravin, zdrojem zoonóz i přenašeči jiných nemocí a ohrožením pro faunu a flóru na místech, kde nejsou původní. Synantropní ekologie přitom není nedávnou záležitostí. Z fosilních záznamů se zdá, že myši začaly žít synantropně v oblasti Blízkého východu již u prvních zemědělců, tj. zhruba od doby 10 000 př. n. l. (Cucchi et al. 2012), nebo nověji dokonce již u lovců a sběračů s trvalými osadami, tedy minimálně od doby 13 000 př. n. l. (Weissbrod et al. 2017).

Kromě těchto třech kosmopolitních a skutečně plně synantropních hlodavců však existuje řada dalších druhů, jejichž některé populace mohou žít synantropně a regionálně tak být velmi významné. Ve městech můžeme najít také například *Apodemus sylvaticus* nebo *Myodes glareolus* v Evropě, *Acomys cahirinus* nebo *Mastomys natalensis* v Africe, *Rattus exulans* nebo *Bandicota bengalensis* v Asii, *Peromyscus leucopus* nebo *Cynomys ludovicianus* v Severní Americe, *Akodon azarae* nebo *Calomys musculus* v Jižní Americe, a řadu dalších (Castillo et al. 2003, Magle et al. 2010, Khairuddin et al. 2011, Harris et al. 2013, Łopucki et al. 2013, Johnson & Munshi-South 2017). Přestože tak existuje mnoho druhů hlodavců se synantropními populacemi, v celkové diverzitě hlodavčích druhů (cca 2500) jde ve skutečnosti o malý počet. Ještě zajímavější pak je, že *Mus musculus* je jedním z nejlepších kolonizátorů synantropních prostředí, ale její nejbližší příbuzné druhy – *M. spretus*, *M. macedonicus* a *M. cypriacus* (Steppan & Schenk 2017) – nežijí synantropním způsobem života (Happold 2013;

Kryštufek & Vohralík 2009; Denys et al. 2017). Podobně z více než 60 druhů rodu *Rattus* jsou skutečně synantropní populace známy pouze u pěti (*R. rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans*, *R. nitidus* a *R. turkestanicus*) (Aplin et al. 2003; Denys et al. 2017). Toto naznačuje, že u některých druhů/populací existují jisté preadaptace, které jim umožňují obsadit synantropní prostředí.

### 2.3.1. Srovnání synantropních a nesynantropních populací

Mezi obecné charakteristiky, které jsou přisuzovány nejúspěšnějším synantropním hlodavcům, patří schopnost rychlé (re)kolonizace prostředí díky rychlému životnímu cyklu a vysokému počtu mláďat, různé adaptace (fyziologické a/nebo behaviorální) k vyrovnání se s velmi vysokými populačními hustotami a potravní flexibilita – jsou oportunističtí omnivoři (Pocock et al. 2004; Hulme-Beaman et al. 2016). Schopnost osídlit lidské prostředí však mají i populace druhů s jinými charakteristikami – například jak jsem popsala v kapitole 2.1.5., životní cyklus bodlinatých myší je podstatně jiný, výrazně posunutý ke K-strategii. Srovnání synantropních a nesynantropních populací nám tak může poskytnout jisté nápovědy k tomu, jaké další znaky jsou asociované se synantropním prostředím (s kontrolou na druhovou příslušnost).

Synantropní populace myší *Mus musculus domesticus* mají zvýšené hladiny kortikosteroidů v krevní plasmě ve srovnání s nesynantropními populacemi téhož druhu (Ganem 1991). Na druhou stranu v reakci na stresový podnět mají nesynantropní populace výrazně vyšší amplitudu kortikosteroidů, a to především v zimě (Ganem 1991). Autorka toto vysvětluje jako adaptaci k chronickému stresu, kterému je synantropní populace vystavena v důsledku vysoké populační hustoty a neprediktability sociálního prostředí (Ganem 1991). Obdobně také synantropní populace *Acomys cahirinus* vykazují oproti nesynantropním populacím vyšší hladiny metabolitů glukokortikoidních hormonů v trusu, což může být opět efektivní adaptace na vyšší sociální stres způsobený vysokou populační hustotou (Nováková et al. 2008). Na druhou stranu Łopucki et al. (2019) dospěl k přesně opačnému závěru – synantropní populace *Apodemus agrarius* měla nižší hladiny metabolitů kortikosteroidních hormonů v trusu než nesynantropní populace, což interpretuje jako

možnou účinnou adaptaci k městskému prostředí, která umožňuje myšicím lépe využít bohaté potravní zdroje (synantropní populace měla vyšší hmotnost než nesynantropní). Na druhou stranu autor sám uznává, že výsledek byl způsoben několika jedinci z nesynantropní populace (18 ze 117), kteří měli nesmírně vysoké hladiny hormonálních metabolitů naznačující vysokou míru akutního stresu několik málo hodin před odebráním vzorků (Łopucki et al. 2019). Pokud by tato pozorování byla odstraněna, zřejmě by mezi populacemi nebyl rozdíl.

Agresivita mezi dvěma samci a zejména mezi dvěma samicemi *Mus musculus domesticus* byla výrazně nižší u synantropních než u nesynantropních populací (Frynta et al. 2005). Pravděpodobným vysvětlením je, že synantropní prostředí je velmi bohaté na potravní zdroje, které proto nemá cenu bránit (Frynta et al. 2005). Synantropní populace *M. m. musculus* byla při testu volné explorace méně aktivní než nesynantropní populace téhož druhu. Dále během nucené explorace synantropní populace více času šplhala, a celkově více panáčkovala a skákala (Frynta et al. 2018). Tyto častější projevy vertikální aktivity mohou svědčit o tom, že synantropní populace jsou zvyklé více využívat komplexnější 3D prostředí lidských obydlí (Frynta et al. 2018). Ve shodě s tím mají u blízce příbuzného poddruhu *M. m. domesticus* synantropní populace delší ocas než nesynantropní populace – i toto naznačuje adaptaci pro více trojdimenzionální, heterogenní prostředí (Slábová & Frynta 2007).

Vzhledem k nepříliš impresivní délce přechozích dvou odstavců musím říct, že srovnávací studie ekologie a etologie (a to ještě ve velmi širokém smyslu slova) synantropních a nesynantropních populací stejného druhu jsou velmi vzácné. Na druhou stranu v poslední době jsou stále více populární práce, které srovnávají synantropní a nesynantropní populace stejného druhu po genetické stránce (pro review Johnson & Munshi-South 2017).

Srovnání ekologie a etologie synantropních a nesynantropních druhů je častější (např. Birke et al. 1985; Frynta 1994; Kotenkova et al. 1994; Simeonovska-Nikolova 2000) a studie ekologie a etologie synantropních populací *Mus musculus*, *Rattus rattus* a *Rattus norvegicus* jsou již relativně časté (pro review Feng & Himsforth 2014). Ani jedny, ani druhé nám však nemůžou příliš napovědět, pokud se

ptáme, které vlastnosti jsou v synantropním prostředí výhodné, na které nejprve působí selekce a které tedy zřejmě byly oněmi výhodnými preadaptacemi pro život v synantropním prostředí. V prvním případě totiž nemůžeme odlišit efekt prostředí a druhové příslušnosti, v druhém případě sledujeme již značně odvozený stav.

Nejúspěšnější synantropní hlodavci – myš, krysa, potkan – jsou obvykle považováni za generalisty v obecné morfologii, potravních nárocích i chování, čemuž je přisuzován jejich fenomenální úspěch při obsazování synantropního prostředí (Aplin et al. 2003; Feng & Himsforth 2014). Z globálního hlediska se ovšem synantropní prostředí stává více homogenní a je tedy možné, že selekce může začít upřednostňovat jiné typy znaků směřující ke vzniku nových druhů–specialistů (Hulme-Beaman et al. 2016). Ostatně při podrobnějším zkoumání krysy a potkana vidíme, že nejde o stejné zvíře v mírně jiné velikosti, nýbrž že každý druh je specializovaný na poněkud jinou část synantropního prostředí – viz následující kapitola.

### **2.3.2. Krysa a potkan**

Krysa a potkan jsou si podobní v řadě aspektů, nicméně v řadě detailů se také liší. Potkan dominuje v mírném podnebí a preferuje vlhčí a chladnější místa (Denys et al. 2017). Krysa naopak převládá v tropickém podnebí a preferuje sušší a teplejší místa (Denys et al. 2017). V Evropě je dobře zdokumentováno, že původně všudypřítomná krysa začala brzy po příchodu potkana v 18. století ubývat a dnes jde v zásadě o vzácného živočicha jak ve městech, tak ve volné přírodě (Aplin et al. 2003). Toto bývá připisováno tomu, že potkani lépe snášejí chladnější podnebí a jsou o něco větší a agresivnější, proto v přímé kompetici vítězí (King et al. 2011). Zajímavé ovšem je, že ve volné přírodě Nového Zélandu byla situace přesně opačná – původně všudypřítomný potkan byl z volné přírody krysou zcela vytlačen a dnes se vyskytuje v zásadě jen v městském prostředí (King et al. 2011).

Watson (1961) navrhl, že krysa vyhrává v lesích Nového Zélandu, protože dokáže lépe šplhat, k čemuž jí napomáhá taky štíhlejší tělo a delší ocas. Ve skutečnosti to však není tak docela pravda – Foster et al. (2011) ukázala, že potkani jsou schopni vyšplhat do stejné výšky jako krysa a přejít

po stejně úzkých provázcích zavěšených ve výšce jako krysa, i když na to potřebují více času a/nebo pokusů. Rozdíl spočívá spíše v jejich stylu vyhledávání potravy (*foraging strategy*), tedy ve vlastnosti spíše behaviorální než morfologické povahy. Za situace, kdy je potrava rozmístěna pouze ve výšce, se těžší a méně obratný potkan snaží minimalizovat čas strávený přesuny mezi jednotlivými skrýšemi s jídlem, proto jakmile nějakou skrýš najde, stráví u ní více času a snaží se ji využít na maximum (King et al. 2011). Naproti tomu krysa opakovaně a poněkud chaoticky přebíhá mezi jednotlivými skrýšemi, u každé se zastaví na krátkou dobu či vůbec, a v důsledku toho sní jen malou část potravy, kterou skrýš nabízí (King et al. 2011). V situaci, kdy jsou potravní zdroje řídké rozmístěné ve vyšších patrech lesa, tak může krysa nad potkanem dominovat (Harper et al. 2005). Samozřejmě že zásadní roli hraje také prostředí a kompetice s ostatními druhy – na Novém Zélandu je potrava ve vyšších úrovních lesního porostu dostupná po celý rok, přičemž tato nika není obsazena jinými hlodavčími specialisty jako např. veverkou (King et al. 2011). Na druhou stranu krysa může za určitých okolností koexistovat s potkanem také v ne-lesním prostředí, pokud je jejich hlavním zdrojem potravy něco jiného (Harper 2006).

V těch vzácných případech, kdy krysa a potkan koexistují v synantropním prostředí, dochází k jasnému rozdělení nik velmi obdobnému tomu, co vidíme ve volné přírodě. Krysa obývá vyšší patra budov, vchází do nich škvírami ve střeše a pod střechou a k přesunu mezi budovami může používat telefonní nebo televizní kabely, zídky a ploty (Marsh 1994). Naproti tomu potkan obývá přízemí a sklepy budov, vchází do nich škvírami u země a přesouvá se mezi nimi po zemi nebo prostřednictvím kanalizace (Timm 1994). Při přímém střetu jsou potkani skutečně výrazně agresivnější a vykazují celou škálu útočně agresivních prvků na rozdíl od krysy, která na potkana téměř neútočí ani v situaci, kdy je ve svém domovském teráriu a potkan je vetřelec (*intruder*) (Takahashi & Blanchard 1982). Tento příklad má zaprvé ilustrovat, že není jeden univerzální set (pre)adaptací, který mají všichni synantropní hlodavci, ale že se mezi sebou dva synantropní druhy mohou lišit a zároveň být oba stejně úspěšné. Zadruhé pak, že některé aspekty ekologie a etologie, které pozorujeme u druhů v synantropním prostředí, mohou být přeneseny do prostředí nesynantropního, a také opačně – vlastnosti z prostředí nesynantropního mohou být přeneseny do prostředí synantropního.



### 2.3.3. Synantropní populace *Acomys*

Žádný z druhů *Acomys* (kromě některých populací *A. cahirinus*) není v současné době považován za plně synantropní (Dieterlen 2013; Monadjem et al. 2015; Denys et al. 2017), i když se některé populace různých druhů vyskytují v zemědělské krajině (Denys et al. 2017). V Izraeli byly z archeozoologického hlediska zkoumány lokality z období asi 1500–500 př. n. l., tedy pozdní doby bronzové a začátku doby železné. Šest těchto lokalit mělo urbánní charakter, šlo o pozůstatky starověkých měst. Tři lokality měly rurální charakter. V žádné z urbánních lokalit nebyly nalezeny pozůstatky *Acomys*, na rurálních lokalitách šlo naopak o druhý nejčastější druh (Weissbrod et al. 2014). Pokud byly pozůstatky *Acomys* nalezeny na městských lokalitách, dostaly se tam zjevně až po opuštění měst (Weissbrod et al. 2014). Toto dobře sedí s dalšími pozorováními *Acomys* poblíž opuštěných a polorozpadlých budov a zídek (Shkolnik 1971; Frynta in verb) – jde totiž o místa s hromadami kamení a suti, které bodlinaté myši rády vyhledávají jako úkryty. Z Blízkého východu tedy zatím nejsou zprávy o synantropních populacích bodlinatých myší v současnosti, ani v minulosti.

V Africe je ale situace poněkud složitější. Canova & Fosola (1994) chytili 12 jedinců rodu *Acomys* přímo ve vesnici Loyengalani v severní Keni. Weissbrod et al. (2017) v šesti různých masajských vesnicích v jižní Keni chytil celkem 116 jedinců rodu *Acomys*, konkrétně druhů *A. ignitus* a *A. wilsoni*. Oba druhy se nacházely v okolí obydlí a v hospodářském zázemí, *A. ignitus* výrazně převažoval. Navíc celkem 23 jedinců druhu *A. ignitus* bylo odchyceno přímo v obydlích. Zajímavé také je, že z celkem 192 zvířat odchycených v těchto vesnicích, patřilo 60 % do rodu *Acomys*, šlo zde tedy o dominantní druh. Na druhou stranu *Acomys* dominovala také na kontrolních odchytových místech mimo vesnice. Zkoumané masajské vesnice byly složeny z jen dočasných, nikoliv trvalých obydlí, a každá vesnice měla maximálně 20 obyvatel. To má zajímavé důsledky pro úvahy o počátcích synantropie u *Acomys* (Weissbrod et al. 2017). Podobně i v severozápadním Somálsku byly bodlinaté myši (pravděpodobně druhu *A. louisae*) několikrát pozorovány v bezprostředním okolí stanových osad (Frynta in verb).

Avšak pro tuto práci jsou nejdůležitějšími synantropními populacemi bodlinatých myší ty populace *Acomys cahirinus*, které obývají údolí a deltu Nilu (Osborn & Helmy 1980).

#### 2.3.4. Synantropní populace *A. cahirinus* v Egyptě

Popisy synantropních bodlinatých myší z Egypta jsou k dispozici několik desetiletí (Osborn & Helmy 1980). Některé z těchto egyptských populací *Acomys cahirinus* přitom můžeme označit za (téměř) plně synantropní. Na toto téma Osborn poznamenává: „V údolí Nilu a v nilské deltě je to [*Acomys cahirinus*] nejběžnější ze synantropních druhů a je nazýván ‚káhirská domácí myš‘.“ (In the Nile valley and Delta it [*Acomys cahirinus*] is the commonest of commensal species and is called the ‘Cairo house mouse’.) (Osborn & Osbornová 1998).

Údolí Nilu, kde se Káhira nachází, je obydleno lidmi již tisíce let. Archeologické a archeozoologické nálezy svědčící o přítomnosti hlodavců na území starověkého Egypta shrnují Osborn a Osbornová ve své skvělé knize *The mammals of ancient Egypt* (1998). Pro bodlinaté myši máme dva typy nálezů dokládající jejich přítomnost – vyobrazení v umění a přímé nálezy jejich pozůstatků. Co se prvního týče, existují dvě vyobrazení bodlinatých myší – bronzová soška a kresba černým inkoustem na keramickém střepu. První artefakt není datován, stáří druhého se odhaduje do doby 1 550 až 1 292 př. n. l. Zbytky „mumifikovaných“ bodlinatých myší jsou častější. Byly nalezeny na řadě lokalit: Tuna el Gebel, Théby, Elephantine, Tell el-Maskhuta a možná též Abydos. Jsou různého stáří, datovány od 25. století př. n. l. až po období římské nadvlády (Osborn & Osbornová 1998). Dohromady oba tyto typy nálezů naznačují, že bodlinaté myši byly v Egyptě přítomné již v Dynastickém období (tj. asi 3000–332 př. n. l.) a velmi pravděpodobně i mnohem dříve, protože stáří nejstaršího nálezu bodlinaté myši z území Egypta bylo určeno na 120 000 let (naleziště Bir Tarfawi, jižní Egypt – Kowalski 1993).

Jak poznamenává P. O. Barome ve své fylogenetické analýze, druhy bodlinatých myší ze severního Středomoří – tedy *A. minous*, *A. nesiotis* a *A. cilicicus* – jsou pravděpodobně potomky synantropních populací *A. cahirinus*, které ve starověku kolonizovaly Krétu, Kypr a kilíkijské pobřeží Turecka (Barome et al. 2000). Tato hypotéza byla v pozdějších letech opakovaně potvrzena dalšími

fylogenetickými analýzami – ve všech bylo shodně ukázáno, že všechny středomořské druhy bodlinatých myší představují větve uvnitř druhu *A. cahirinus* (Frynta et al. 2010; Giagia-Athanasopoulou et al. 2011; Aghová et al. 2019). Není jasné, kdy došlo ke kolonizaci severního Středomoří předky dnešních druhů, nicméně dle mého názoru k tomu došlo v pozdní době bronzové (1 550 – 1 200 př. n. l.). Během tohoto období bylo celé východní Středomoří včetně Egypta propojeno hustou sítí obchodních a diplomatických styků (Cline 2014). Pro kontext této práce je důležité pozastavit se nad vztahy mezi Egyptem a Krétou. Cline (1999; 2007) ve svých pracech prezentuje vyčerpávající seznam egyptských artefaktů nalezených na Krétě, které jasně ukazují na četnost a význam obchodních styků mezi těmito územími během 15. a 14. století př. n. l. Na konci 14. století př. n. l. je však patrný prudký pokles egyptského importu na Krétu (Cline 2007) a po zhroucení mezinárodního obchodu na konci doby bronzové (tj. okolo 1 200 př. n. l.) obchodní styky mezi Egyptem a Krétou na dlouhou dobu ustaly (více například v knihách Drews 1995; Robbins 2001; Cline 2014). Nejstarší fosilie *Acomys minous* byla nalezena v minojském přístavním městě Kommos, a to ve vrstvách odpovídajících právě pozdní době bronzové (shrnutí v Papayiannis 2012). Tento nález potvrzuje, že bodlinaté myši se na Krétu dostaly skutečně ještě před koncem doby bronzové a nikoliv později (čili například zprostředkovaně s Římany).

Podle těchto indicií usuzuji, že v Egyptě byly synantropní populace bodlinatých myší běžné již v 15. století př. n. l. nebo dříve. Jejich odraz v umění a relativně četné nálezy ve starověkých hrobkách naznačují, že se vyskytovaly ve větším počtu v blízkosti lidských obydlí. Také jejich převoz na Krétu (i na Kypr a do Kilíkie) by byl významně usnadněný, pokud by šlo skutečně o synantropní populace (Barome et al. 2001). Z toho tedy vyplývá, že synantropní *A. cahirinus* žije v bezprostřední blízkosti lidských obydlí již minimálně od roku 1 500 př. n. l. Ve skutečnosti tomu však může být mnohem déle. *A. ignitus* totiž žije synantropně s lidmi, přestože jejich obydlí nejsou trvalá (Weissbrod et al. 2017; viz předchozí kapitola). Analogicky k tomuto pozorování se tak otevírá možnost, že i egyptské populace *A. cahirinus* žily synantropně ještě před vznikem trvalého městského osídlení údolí Nilu.

Po nejméně 3 500 letech evoluce v synantropním prostředí se egyptské synantropní populace bodlinatých myší liší od svých nesynantropních příbuzných v řadě znaků. Nejvýraznějším z nich je černá barva srsti ve srovnání s hnědě nebo béžově zbarvenými nesynantropními populacemi stejného druhu (Osborn & Helmy 1980). Synantropní populace jsou také menší než většina jejich nesynantropních příbuzných (Osborn & Helmy 1980) a rozmnožují se stejnou intenzitou v průběhu celého roku (vlastní pozorování z laboratorního chovu) na rozdíl od nesynantropních populací, u kterých je rozmnožování obvykle sezónní (Young 1976; Sarli et al. 2016; Haughton et al. 2016). Oba tyto faktory nejspíše přispívají k velké populační hustotě typické pro synantropní hlodavce (Pocock et al. 2005). Synantropní populace také vykazují vyšší hladiny metabolitů glukokortikoidních hormonů, což může být adaptace na vyšší sociální stres způsobený právě onou vysokou populační hustotou (Nováková et al. 2008).

I přes podstatně vyšší množství potravy, které lidská sídla nabízejí, jsou synantropní hlodavci vystaveni také novému tlaku, jelikož je na ně pohlíženo jako na škůdce (Belmain et al. 2003). Obzvláště kočky jsou v tomto kontextu efektivními predátory (Pearson 1964) a domácí kočka tak představuje silný selekční tlak na synantropní hlodavce (Gillies & Clout 2003). O přítomnosti domestikované kočky ve starověkém Egyptě svědčí řada nálezů. Mezi nejdůležitější patří nálezy koster koček pohřbených vedle koster lidských, mumifikované kočky a častá vyobrazení koček v domácím prostředí (Malek 1993; Faure & Kitchener 2009; Ottoni et al. 2017). Poslední zmiňované se stává velmi časté po roce 1 450 př. n. l., proto se všeobecně míní, že v tuto dobu byly v Egyptě kočky již určitě plně domestikované (Malek 1993). Máme také indicie o tom, že i ve starověkém Egyptě se hlodavci stávali kořistí koček, např. freska kočky s „krysou“ (*a rat*) v tlamě (Malek 1993) a zbytky krys nalezené v žaludku mumifikované kočky (Von Den Driesch & Boessneck 1983). Ačkoliv jsem nebyla schopná dohledat žádnou oficiální statistiku, kočky se v Egyptě vyskytují dodnes, jak je zřejmé z počtu fotografií, zmínek v novinách a zpráv organizací jako ESMA (Egyptian Society for Mercy to Animals).

## 2.4. Design experimentu, cíle a hypotézy

Na základě prezentovaných faktů se domnívám, že bodlinaté myši a kočky v Egyptě sdílejí nejméně 3 500 let dlouhou koevoluční historii v prostředí lidských sídel. V takovém případě má smysl se ptát, zda se během této doby u bodlinatých myší vyvinuly nějaké behaviorální adaptace jednak na synantropní prostředí vůbec, jednak na nový predanční tlak. Obecně se předpokládá, že zvýšený predanční tlak povede k úpravě strategií útěku a/nebo vyhýbání se predátorovi ze strany kořisti (Dickman 1992). Synantropní prostředí přitom nabízí nové možnosti vhodné pro obě tyto strategie – jde o plochy ve výšce nad zemí jako například police, lišty, laťky nebo trámy. Přestože jsou bodlinaté myši obvykle považovány za druh hlodavců obývajících skály, jejich přirozené prostředí připomíná spíše hromady suti a kamení než příkré stěny se strmými srázy. V tomto smyslu tedy domy s jejich kolmými stěnami představují poněkud extrémní variantu přírodního prostředí. Zároveň ale jejich přirozená schopnost a zvyk šplhat může být přesně takovým ekologicko-etologickým aspektem, který bude do synantropního prostředí přenesen a následně posílen obdobně, jako jsme tomu viděli u krysy (viz kapitola 2.2.2.). V takovém případě by sice všechny populace měly ukázat aspoň nějaký zájem o zkoumání prostředí ve vertikálním směru a o pobyt ve výšce, ale u synantropních populací by měl být tento zájem větší.

Cílem této práce tak bylo srovnat synantropní a nesynantropní populace bodlinatých myší ve dvou modifikacích klasického open field testu. Za prvé šlo o vertical test (test vertikální aktivity), tedy klasický open field, do něhož byla přidána mřížka poskytující bodlinatým myším možnost šplhat a zkoumat prostředí také ve vertikálním směru nad úroveň podlahy. Za druhé pak klasický hole board test, tedy open field v jehož spodní desce jsou vyvrtány díry, do kterých může zvíře dát hlavu a zkoumat tak prostředí pod úroveň podlahy. Postulovala jsem přitom dvě hypotézy:

H1. Synantropní populace bodlinatých myší budou ve srovnání s ostatními v novém a neznámém prostředí trávit více času ve výšce na vertikální mřížce.

H2. Synantropní populace bodlinatých myší budou ve srovnání s ostatními v novém a neznámém prostředí méně ochotny explarovat a vstupovat do otevřeného prostoru, tj. do středu arény.

První hypotéza (H1) byla založena na tom, že vertikální mřížka napodobuje prostředí kolmých stěn lidských sídel a *Acomys* ji může vnímat jako bezpečnější místo z hlediska predace. Druhá hypotéza (H2) je založena na obvykle pozorovaných rozdílech mezi dvěma populacemi stejného druhu, které jsou vystaveny rozdílnému predančnímu tlaku. Totiž že populace z prostředí s vyšším predančním tlakem vykazují vyšší míru thigmotaxe (tendence držet se při stěně a nevstupovat do otevřených prostor) pro řadu hlodavců typické (Brown et al. 1988).

Očekávám tedy, že případné behaviorální rozdíly mezi populacemi budou ovlivněny ekologií, tj. populace žijící ve stejném prostředí se budou svým chováním podobat. Alternativně je možné očekávat, že behaviorální rozdíly mezi populacemi budou ovlivněny fylogenezí, tj. populace blízce příbuzné se budou svým chováním podobat spíše než populace fylogeneticky vzdálenější, a to bez ohledu na prostředí, ve kterém žijí. Testované populace byly vybrány tak, aby mi umožnily tyto dva vlivy (ekologie vs. fylogeneze) odlišit.

## 3. Metodika

### 3.1. Studované druhy

#### *Acomys cf. percivali*

Ze studovaných druhů má nejbazálnější pozici na fylogenetickém stromu a jako jediná nepatří do druhového komplexu *cahirinus–dimidiatus*, poslední společné předky tedy se zbylými studovanými druhy sdílela přibližně před 7 miliony let (Aghová et al. 2019). Původní populace pochází z keňské savany, tedy z prostředí i geografické oblasti, které jsou předpokládány jako původní pro celý rod *Acomys* (Aghová et al. 2019). Jako jediná z našich nesynantropních populací má navíc tmavé (černé) zbarvení srsti. Foto viz Obrázek 1a.

#### *Acomys dimidiatus*

Druh z Arabského poloostrova a Blízkého východu, kde obývá aridní prostředí pouští a polopouští (Denys et al. 2017). S *A. cahirinus* jsou blízce příbuzné a poměrně těžce navzájem rozpoznatelné, posledního společného předka sdílely před 2,8 miliony let (Barome et al. 1998; Frynta et al. 2010; Aghová et al. 2019). Nejsou známy synantropní populace (Denys et al. 2017). Barva srsti je světlá, béžová až naoranžovělá. Foto viz Obrázek 1b.

#### *Acomys cahirinus*

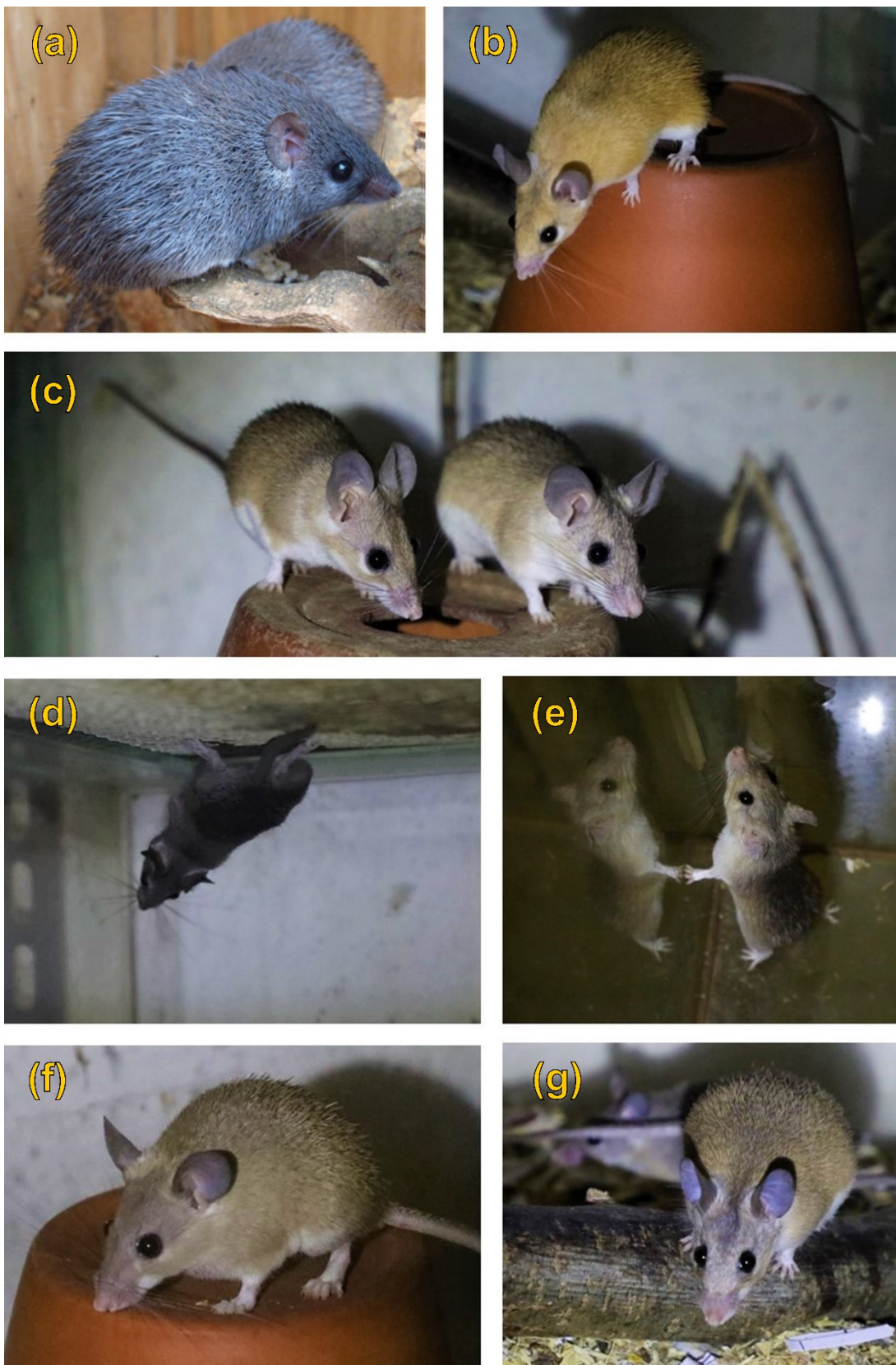
Rozšířená na velkém území téměř celé severovýchodní Afriky (Dieterlen 2013). Nesynantropní populace obývají aridní pouště a polopouště, tedy v zásadě totožné prostředí jako druh *Acomys dimidiatus* (Denys et al. 2017). Barva srsti je světlá, béžová až hnědá. V deltě a údolí Nilu se vyskytují synantropní populace, obzvláště v Káhiře velmi početné (Osborn & Helmy 1980). Tyto populace mají řadu unikátních vlastností, nejnapadnější z nich je černé zbarvení srsti (viz kapitola 2.3.4.). Foto viz Obrázek 1c (jedinci z nesynantropní populace) a Obrázek 1d (jedinec ze synantropní populace).

*Acomys cilicicus*, *Acomys minous*, *Acomys nesiotetes*

*Acomys cilicicus* se vyskytuje pouze na malém území kilíkijského pobřeží Turecka (Çetintaş et al. 2017). *Acomys minous* je endemitem Kréty (Giagia-Athanasopoulou et al. 2011). *Acomys nesiotetes* je endemitem Kypru (Kryštufek & Vohralík 2009). Jejich druhový status byl založený především na biogeografii, molekulární analýzy však opakovaně ukázaly, jsou součástí kladu *A. cahirinus* (Barome et al. 2000; Frynta et al. 2010; Giagia-Athanasopoulou et al. 2011; Aghová et al. 2019). V případě *A. minous* jde i o dvě dobře rozlišitelné mitochondriální linie (Barome et al. 2001; Giagia-Athanasopoulou et al. 2011). Podobně hybridizační pokusy ukázaly, že tyto druhy spolu s druhem *A. cahirinus* jsou mezi sebou navzájem křížitelné s plodnými potomky (Frynta & Sádlová 1998). Ani z tohoto pohledu se tak nejedná o tři samostatné biologické druhy.

Jak bylo popsáno v kapitole 2.3.4., je velmi pravděpodobné, že jde o potomky původně synantropních populací *A. cahirinus*. Navzdory tomu však dnes žádná z populací není považována za synantropní (Denys et al. 2017). Pouze jeden jedinec *A. cilicicus* byl lapen v domě (Von Lehmann 1966), od té doby však žádné další zprávy o synantropních *A. cilicicus* nejsou (Çetintaş et al. 2017). Podobně nejsou žádné zprávy o synantropních *A. minous* nebo *A. nesiotetes*. Všechny tyto tři druhy mají opět světlé, béžové až hnědé zbarvení srsti. Fota viz Obrázek 1e – *A. minous*, Obrázek 1f – hybrid *A. nesiotetes* a *A. cilicicus*, a Obrázek 1g – *A. cilicicus*.





Obrázek 1: Studované druhy. (a) *Acomys percivali*; (b) *A. dimidiatus*; (c) *A. cahirinus*, jedinci z nesynantropní populace; (d) *A. cahirinus*, jedinec ze synantropní populace; (e) *A. minous*; (f) hybrid *A. nesiotetes* a *A. cilicicus*; (g) *A. cilicicus*. Zdroje: (a) Seifert et al. 2012; (b-g) vlastní foto

## 3.2. Materiál

Seznam testovaných populací je uveden v Tabulce 1. Otestovala jsem 12 populací s celkem 269 jedinci v testu vertikální aktivity a 11 populací s celkem 267 jedinci v hole board testu (sloupec 1). Těchto 12 (11) populací patří k šesti různým druhům bodlinatých myší: *A. cf. percivali*, *A. dimidiatus*, *A. cahirinus*, *A. cilicicus*, *A. minous*, *A. nesiotetes* (sloupec 2). Zároveň každé populaci můžeme přiřadit jedno ze čtyř prostředí, které obývají (tedy ekologii): savany, aridní prostředí, středomořské prostředí a synantropní prostředí (sloupec 3). Na základě kombinací těchto dvou faktorů (tj. druhové příslušnosti a prostředí neboli fylogeneze a ekologie) jsem definovala 5 skupin (sloupec 4):

- „Commensal“ – synantropní populace druhu *Acomys cahirinus*
- „Mediterranean“ – středomořské druhy rodu *Acomys*, nesynantropní nyní, nicméně pravděpodobně synantropní v minulosti (viz kapitola 2.3.4.)
- „Cahirinus“ – nesynantropní pouštní a polopouštní populace druhu *Acomys cahirinus*
- „Dimidiatus“ – nesynantropní pouštní a polopouštní populace druhu *Acomys dimidiatus*
- „Percivali“ – nesynantropní savanové populace druhu *Acomys cf. percivali*

Ilustrace vztahů mezi skupinami, jejich ekologie a vzájemná fylogeneze viz Obrázek 2.

Toto sloučení některých populací do větších skupin bylo nutné vzhledem k následné statistické analýze. Jak je patrné ze sloupců 5 a 6 (Tabulky 1), počet otestovaných jedinců z každé populace nebyl dostatečně velký na to, aby mohlo být následně všech 12 (11) populací srovnáno přímo. Po sloučení však obsahuje každá ze skupin (s výjimkou Percivali) v každém testu aspoň 52 pozorování, což už je pro srovnání pěti skupin dostatečné (Hebák et al. 2004). Toto sloučení nemá za následek ztrátu informací – naopak vzhledem k tomu, že mě zajímal vliv fylogeneze a ekologie, je naprosto adekvátní pro zpřehlednění situace.

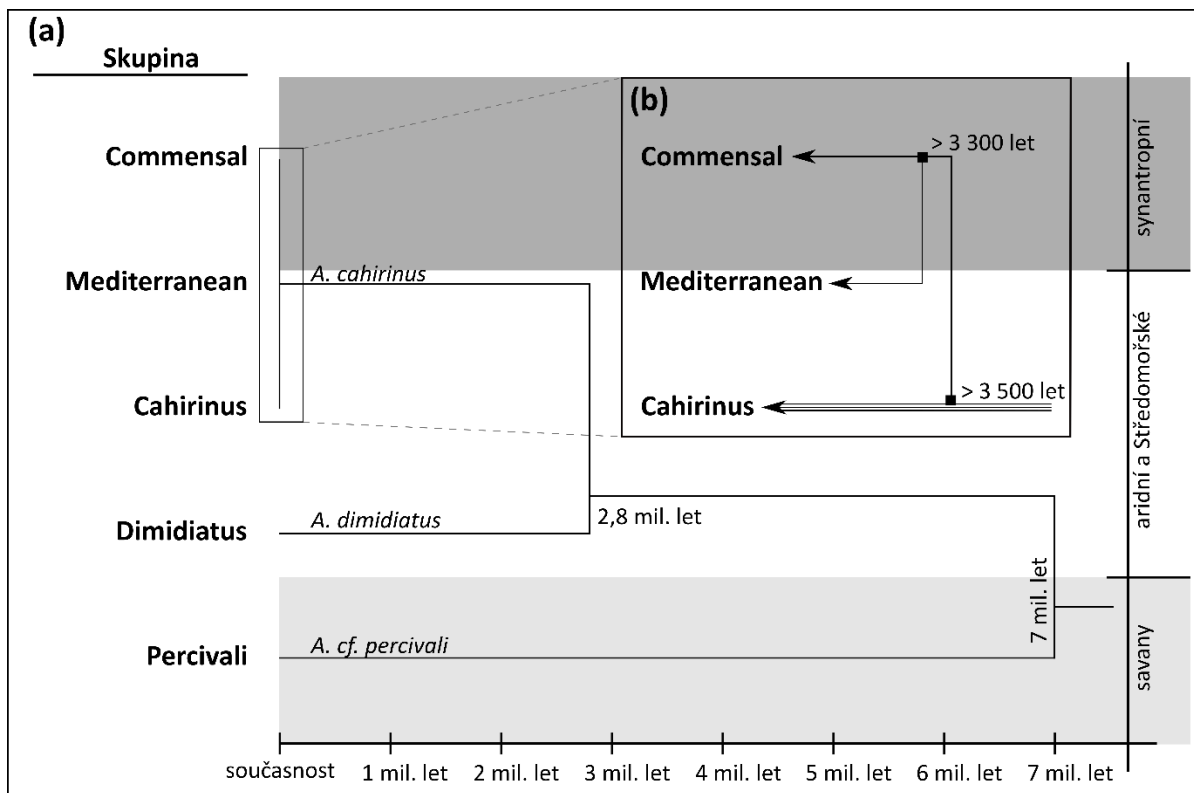
Tabulka 1: Studované populace – základní informace. Sloupec 1 – název populace. Sloupec 2 – druhová příslušnost, tedy faktor fylogeneze. Sloupec 3 – prostředí, tedy faktor ekologie; populace ze středomořského prostředí za sebou pravděpodobně mají fázi, ve které obývaly synantropní prostředí. Sloupec 4 – skupina, vysvětleno v textu této kapitoly (3.2.). Sloupec 5 a 6 – otestovaný počet jedinců v testu vertikální aktivity (V) a hole board testu (HB).

Populace	Druh	Prostředí	Skupina	Počet jedinců	
				V	HB
Cairo I.	<i>A. cahirinus</i>	synantropní	Commensal	30	37
Cairo II.	<i>A. cahirinus</i>	synantropní	Commensal	22	17
Akakus	<i>A. cahirinus</i>	aridní	Cahirinus	8	–
Chad	<i>A. cahirinus</i>	aridní	Cahirinus	25	18
Simbel	<i>A. cahirinus</i>	aridní	Cahirinus	27	46
Cilicicus	<i>A. cilicicus</i>	středomořské	Mediterranean	35	30
Minous	<i>A. minous</i>	středomořské	Mediterranean	5	5
Hybrid	<i>A. nesiotus</i> <i>A. cilicicus</i>	středomořské	Mediterranean	31	30
Iran	<i>A. dimidiatus</i>	aridní	Dimidiatus	26	40
Israel	<i>A. dimidiatus</i>	aridní	Dimidiatus	39	24
Jordan	<i>A. dimidiatus</i>	aridní	Dimidiatus	10	10
Kenya	<i>A. cf. percivali</i>	savana	Percivali	11	10

Data o původu populací jsou uvedena v přílohové detailnější Tabulce PT1. Ve všech případech byli testováni jedinci, kteří se narodili v již chovné/laboratorní kolonii. Záznamy o tom, o kterou generaci šlo, však bohužel nemám k dispozici.

Testované populace byly chovány v polopřirozených podmínkách v rodinných skupinách skládajících se z jednoho nebo dvou samců (bratři), třech až osmi samic (převážně sestry) a jejich potomků. Ubytovány byly ve skleněných teráriích (60 x 50 x 40 cm) s květináči jako přístřešky a papírovými krabičkami a větvemi přidanými pro enrichment. Zhruba čtvrtina obou bočních stěn terárií byla vyrobena z pletiva, čímž se zajistil přístup a výměna vzduchu. Pletivo bylo navíc stejné jako to, které bylo použito v testu vertikální aktivity, spolu s větvemi tak poskytovalo bodlinatým myším možnost vyzkoušet si své šplhací dovednosti ještě před testem. S denním cyklem nebylo manipulováno, odpovídal tedy podmínkám v České republice. Zvířata byla krmena pšenicí, kukuřicí a

krmnými peletami pro všežravé hlodavce, občas dostaly též slunečnicová semínka, suché pečivo, ovoce nebo zeleninu. Jídlo i voda byly k dispozici ad libitum.



Obrázek 2: Ilustrace vztahů mezi studovanými skupinami. (a) Zjednodušený fylogenetický strom studovaných skupin *Acomys*. Genetická variabilita uvnitř skupin (včetně *A. cahirinus*) byla zanedbána. Vodorovná osa – čas (v milionech let nazpět). Fylogenetické vztahy a datace divergencí byly převzaty z Aghová et al. 2019. Svislá osa – prostředí. (b) Schéma hypotetických vztahů mezi nesynantropními, synantropními a středomořskými populacemi *A. cahirinus*.

Povšimněte si, že populace patřící do skupin Commensal a Mediterranean jsou všechny součástí kladu Cahirinus. Synantropní populace skupiny Commensal se ovšem od zbývajících dvou liší svou ekologií. Naproti tomu populace patřící do skupin Cahirinus a Mediterranean jsou sice fylogeneticky vzdálené od skupiny Dimidiatus, všechny tři ovšem sdílí stejnou nesynantropní ekologii v aridním a středomořském prostředí.

### 3.3. Protokol experimentů

Test vertikální aktivity (vertical test) je koncipován jako klasický open field test s jedinou modifikací, a to s přidanou mřížkou. Mřížka umožňuje bodlinatým myším šplhat a zkoumat tak prostředí nejen v horizontální rovině na podlaze, ale i ve vertikální rovině na mřížce. Testovací aparatura pro vertical test je vyfocena na Obrázku 3a. Aréna měla tvar krychle (60 x 60 x 60 cm) a byla vyrobena ze skla. Na zadní stěně byla umístěna mřížka. Mřížka byla vyrobena z pletiva se čtvercovými očky o velikosti 1 x 1 cm. Tato konstrukce byla vybrána tak, aby co nejlépe vystihovala synantropní prostředí a předpokládaný typ šplhání, na který jsou synantropní populace zvyklé. Jinak řečeno měla pokusná aréna připomínat kolmé stěny domů a umožňovat pohyb přímo vertikálním směrem, spíše než například po nakloněné rovině.

Testování probíhalo mezi 19 hodinou večer a 2 hodinou ráno, jelikož bodlinaté myši jsou typicky noční zvířata s vrcholem aktivity zhruba v těchto hodinách (Weber & Hohn 2005). Z tohoto důvodu také veškerá manipulace s testovaným zvířetem probíhala za co nejmenšího osvětlení. Experimentální aréna byla osvětlena shora červenou žárovkou, přibližná intenzita světla byla 5 lux.

Před testem bylo zvíře odchyceno z domovského terária do neprůhledné krabičky, ve které se ponechalo aspoň 20 minut, aby mělo čas se uklidnit. Následně bylo zvíře vypuštěno do centra arény. Experiment začal, jakmile se zvíře dotklo všemi čtyřmi končetinami podlahy arény, a trval 10 minut. Shora byla aréna přikryta průhledným plexisklem, aby zvíře neuteklo. Experiment byl natáčen na obyčejnou kameru umístěnou u přední stěny, tedy naproti mřížce. Během experimentu nebyl v místnosti nikdo přítomný – člověk ani jiná zvířata.

Po 10 minutách bylo zvíře opětovně odchyceno, zváženo, zjištěno jeho pohlaví a následně opět vráceno do domovského terária. Po každém experimentu byla aréna vyčištěna 95% ethanolem, aby se smyly případné pachové stopy. Pořadí testovaných zvířat bylo náhodné, všichni dospělí příslušníci dané chovné skupiny však byli vždy testováni ve stejný den. To proto, že zvířata nebyla individuálně značená, při opakovaných odchycích bych tak neměla jistotu, zda poněkolkáté netestuji stejné zvíře.

Testovací aparatura pro hole board test je vyfocena na Obrázku 3b. Aréna pro hole board test byla stejných rozměrů a ze stejného materiálu jako pro vertical test. Na dně arény byla umístěna deska ze dřevotřísky natřená světlou netoxickou barvou kvůli snadné údržbě. Do dřevotřísky bylo vyvrtáno 16 děr, všechny díry měly průměr 6 cm, hloubku 4 cm a byly rozmístěny v pravidelných rozstupech od sebe. Tato konstrukce je standardní design pro hole board test. Za jakýsi napůl vertikální prvek zde lze považovat nahlížení zvířete do děr, neboť jde také o explorační prostředí ve vertikálním směru, tentokrát však pod úroveň podlahy. Toto zanoření hlavy do děr však nejde považovat za opravdový pohyb ve vertikálním směru, jelikož se při něm myš nehne z místa.

Samotné testování probíhalo stejně jako u vertical testu. Nahrávání těchto experimentů začalo teprve poté, co bylo dokončeno nahrávání všech vertical testů, zvířata tedy měla mezi jednotlivými testy přinejmenším měsíc.

Jak už jsem poznamenala, zvířata nebyla individuálně značena, nemůžu tedy bohužel propojit výsledky z vertical testu a hole board testu pro jednu konkrétní bodlinatou myš. Druhým problémem je, že na nahrávání se podílely čtyři experimentátorky. Všechny však sledovaly přesně stejný protokol, proto se domnívám, že získaná data jsou porovnatelná (více viz kapitola 5.3.).



Obrázek 3: (a) pokusná aparatura pro vertical test, čelní pohled. (b) pokusná aparatura pro hole board test, čelní pohled. Zdroj: Lenka Müllerová.



### 3.4. Sledované behaviorální prvky a jejich analýza

Ve vertical testu byly sledovány následující prvky chování:

- explorace – zvíře běží nebo jde, rozhlíží se kolem a čenichá
- sezení – zvíře sedí, je uvolněné (pohybuje očima, případně mírně hlavou), ale jinak se nehýbe
- drbání (*grooming*) – zvíře sedí, drbe se, škrábe nebo olizuje
- strnutí (*freezing*) – zvíře se vůbec nehýbe, je napjaté a strnulé
- panáček (*rearing*) o stěnu – zvíře se postaví na zadní nohy, předními se opře o stěnu, prohne se v zádech, natáhne krk a rozhlíží se
- panáček (*rearing*) v prostoru – zvíře se postaví na zadní nohy (přední visí volně ve vzduchu), natáhne krk a rozhlíží se
- skok – zvíře se všemi končetinami odlepí od země a vyskočí směrem nahoru
- skok na mřížku – zvíře skočí ze země a všemi končetinami se zachytí na mřížce
- skok/pád z mřížky – zvíře skočí nebo spadne ze mřížky na zem

U třech nejčastějších prvků, tedy explorace, sezení a drbání, bylo rozlišováno, ve které části arény se momentálně odehrávají. Mohly probíhat:

- u stěny – zvíře bylo na zemi a více než půlkou těla ve vzdálenosti menší než 10 cm od stěny
- v centru – zvíře bylo na zemi a více než půlkou těla ve vzdálenosti větší než 10 cm od stěny
- v dolní půlce mřížky – zvíře se všemi čtyřmi končetinami dotýkalo mřížky a více než půlkou těla bylo v její dolní polovině
- v horní půlce mřížky – zvíře se všemi čtyřmi končetinami dotýkalo mřížky a více než půlkou těla bylo v její horní polovině

Drbání ani strnutí však nebyly na mřížce vůbec pozorovány, celkem tedy bylo zaznamenáváno následujících 16 prvků chování. Explorace u stěny, sezení u stěny, drbání u stěny, explorace v centru, sezení v centru, drbání v centru, strnutí na zemi, panáček o stěnu, panáček v prostoru, skok, skok na

mřížku, explorace v dolní pólce mřížky, sezení v dolní pólce mřížky, explorace v horní pólce mřížky, sezení v horní pólce mřížky, skok/pád z mřížky.

V hole board testu byly hodnoceny následující prvky chování:

- explorace – zvíře běží nebo jde, rozhlíží se kolem a čenichá
- sezení – zvíře sedí, je uvolněné (pohybuje očima, případě mírně hlavou), ale jinak se nehýbe
- drbání (*grooming*) – zvíře sedí, drbe se, škrábe nebo olizuje
- strnutí (*freezing*) – zvíře se vůbec nehýbe, je napjaté a strnulé
- panáček (*rearing*) o stěnu – zvíře se postaví na zadní nohy, předními se opře o stěnu, prohne se v zádech, natáhne krk a rozhlíží se
- panáček (*rearing*) v prostoru – zvíře se postaví na zadní nohy (přední visí volně ve vzduchu), natáhne krk a rozhlíží se
- skok – zvíře se všemi končetinami odlepí od země a vyskočí směrem nahoru
- zanoření hlavy do díry (*head-dipping*) – zvíře zanoří čenich minimálně po úroveň očí do díry

U čtyřech nejčastějších prvků, tedy explorace, sezení, drbání a strnutí, bylo rozlišováno, ve které části arény se momentálně odehrávají. Mohly probíhat:

- u stěny – zvíře se více než půlkou těla nacházelo v oblasti bez děr v podlaze
- v centru – zvíře se více než půlkou těla nacházelo v oblasti s dírami v podlaze

Celkem tedy bylo zaznamenáváno následujících 12 prvků chování. Explorace u stěny, sezení u stěny, drbání u stěny, strnutí u stěny, explorace v centru, sezení v centru, drbání v centru, strnutí v centru, panáček o stěnu, panáček v prostoru, skok, zanoření hlavy do díry.

Chování bylo analyzováno ručně z videonahrávek, a to pomocí ACTIVITY software (Vrba&Donát 1993). Výstupem tohoto programu je tabulka, ve které je každá sledovaná proměnná reprezentována třemi hodnotami: počtem, dobou a latencí.



- Počet znamená, kolikrát byl daný prvek zaznamenán. Tento výstup se nejlépe hodí pro prvky jako panáček, skoky nebo zanoření hlavy do díry.
- Doba (v sekundách) znamená, kolik času zvíře celkem provádělo daný prvek chování. Tento výstup se nejlépe hodí pro prvky jako explorace, sezení, drbání nebo strnutí.
- Latence (v sekundách) znamená, kolik času uplynulo, než byl daný prvek pozorován poprvé. Tento výstup se skvěle hodil pro zjištění, za jak dlouhou dobu zvíře poprvé vyšplhalo na mřížku.

Prvotním výstupem dat bylo tedy 3x 16 proměnných pro vertical test a 3x 12 proměnných pro hole board test. Většina z nich byla z dalších analýz vyřazena, protože nebyly z etologického hlediska zajímavé, nebo přímo nedávaly smysl (např. latence explorace byla nesmyslná veličina, protože šlo obvykle o první pozorované chování a její hodnota tedy byla téměř vždy 0).

Výběrem a případným součtem některých proměnných (např. součtem proměnných „počet panáčků o stěnu“ a „počet panáčků v prostoru“ vznikla nová proměnná „celkový počet panáčků“) jsem nakonec dospěla k výběru 19 reprezentativních proměnných pro vertical test a 15 reprezentativních proměnných pro hole board test. Proměnná č. 19 ve vertical testu se nazývá „Doba inaktivity v první minutě“ a vznikla jako součet veškerého sezení a strnutí v první minutě experimentu. Naproti tomu proměnná č. 10 v hole board testu se nazývá „Celková doba imobility“ a vznikla jako součet veškerého sezení, strnutí a drbání během celého experimentu.

Úplný seznam těchto proměnných a jejich základní popisné statistiky pro každou populaci zvlášť i všechny populace dohromady jsou zařazeny do části Přílohy.

Proměnné vertical testu a jejich popisné statistiky: průměr – Tabulka PT2; směrodatná odchylka – Tabulka PT3; střední chyba průměru – Tabulka PT4.

Proměnné hole board testu a jejich popisné statistiky: průměr – Tabulka PT5; směrodatná odchylka – Tabulka PT6; střední chyba průměru – Tabulka PT7.

### 3.5. Statistická analýza a modelování

Před zahájením statistických analýz bylo potřeba nejprve proměnné transformovat, aby se jejich rozdělení lépe podobalo normálnímu rozdělení (Pekár & Brabec 2009). Shodně u všech proměnných vertical testu i hole board testu platilo:

- odmocninová transformace  $\sqrt{x}$  – byla použita na všechny proměnné typu počet
- arcsinová transformace  $\arcsin(\sqrt{x/600})^4$  – byla použita na všechny proměnné typu doba
- logaritmová transformace  $\ln(x)$  – byla použita na všechny proměnné typu latence

Následující výpočty byly prováděny v programu Statistica (StatSoft). Nejdříve jsem zhodnotila celkové vztahy mezi všemi pěti studovanými skupinami pomocí klastrové analýzy. V prvním kroce jsem sestavila Mahalanobisovu matici. Ta byla sestavena na základě proměnných 1-3, 5-12 a 16-19 z Tabulky PT2. Jmenovitě to jsou Celkový počet skoků, Počet panáčků o stěnu, Počet panáčků v prostoru, Celková doba drbání, Celková doba strnutí, Doba sezení na zemi, Doba sezení na mřížce, Celková doba sezení, Doba explorace na zemi, Doba explorace na mřížce, Celková doba explorace, Latence skoku, Latence panáčkování, Latence šplhání po mřížce a Doba inaktivity v první minutě. Výstupem Mahalanobisovy matice jsou Mahalanobisovy vzdálenosti (Mahalanobis distances) mezi studovanými skupinami, viz Tabulka 2. Tyto vzdálenosti pak byly použity jako podklad pro shlukovou (klastrovou) analýzu. Pro vykreslení stromu jsem použila Wardovu metodu (Obrázek 4) (Hebák et al. 2007).

Z analýzy je naprosto zřejmé, že *A. cf. percivali* se od ostatních skupin opravdu výrazně liší. V této skupině (tj. Percivali) jsem navíc měla k dispozici jen 11 pozorování, tedy nejméně pětkrát méně než v ostatních skupinách. Vzhledem k oběma těmto faktorům jsem považovala za nejvhodnější skupinu Percivali z další analýzy vyřadit.

---

<sup>4</sup> 600 je celkový čas pokusu v sekundách; naměřená hodnota musí být 600 vydělená, protože funkce arcsin je definovaná jen pro čísla z intervalu  $(-1; 1)$ .

Dalším krokem byla analýza hlavních komponent (principal component analysis – PCA). Tato metoda je vhodná pro redukci velkého počtu proměnných (Budaev 2010), proto jsem se ji rozhodla na tomto místě použít. Vstupující proměnné byly vybrány s ohledem k jejich vzájemným korelacím a na základě jejich opakovatelnosti, která byla získána v předchozí studii (Holubová, Müllerová, Frynta unpublished). PCA byla provedena zvlášť pro vertical test a zvlášť pro hole board test. Proměnné byly opět vybrány z 19, respektive 15 reprezentativních proměnných popsanych v kapitole 3.4. Do PCA však nesmí vstupovat proměnné, které jsou plně součtem jiných (též vstupujících) proměnných (Budaev 2010), z tohoto důvodu bylo několik proměnných z původních 19 (respektive 15) vyřazeno. Do PCA pro vertical test jsem nakonec zařadila 11 proměnných vypsanych v Tabulce 3. Do PCA pro hole board test jsem zařadila 9 proměnných vypsanych v Tabulce 4. Počet extrahovaných a dále prezentovaných komponent je založen na hodnotě vlastního čísla (eigenvalue)  $> 1$  (Kaiser 1991), tzv. scree plot grafu, množství vysvětlené variability a interpretability komponenty (Budaev 2010, Žampachová et al. 2017).

Takto získané hlavní komponenty a dále s nimi nejlépe korelované původní proměnné podstoupily další analýzu. Ta probíhala v programu R (R version 3.2.2, package version 3.1–121; Pinheiro, Bates, DebRoy, Sarkar, & R Core Team, 2015), balíček nlme. K modelování byla použita funkce ze skupiny LME (linear mixed effects model), konkrétně funkce GLS, neboli generalized least square model. Tento model byl vybrán, protože kromě srovnání variability mezi studovanými skupinami umožňuje zohlednit také variabilitu uvnitř skupin, a to přidáním náhodného efektu (*random factor*) (Pekár & Brabec 2012). Kategorická proměnná 'Skupina' byla použita jako pevný efekt, proměnná 'Populace' byla použita jako náhodný efekt. Ověřila jsem také vliv Pohlaví a interakce Pohlaví–Skupina.

GLS pracuje tak, že nejprve otestuje vliv pevných efektů (v tomto případě skupiny) a následně je tento model srovnán v tím, do kterého je přidán vliv náhodného efektu (v tomto případě populace). K jednotlivým měřením uvnitř populace přistupuje metoda tak, jako by šlo o opakovaná měření jednoho jedince, která tak na sobě nejsou zcela nezávislá. Vypočítá odhad korelace mezi jednotlivými pozorováními uvnitř populace (parametr Rho), kterým pak koriguje výpočet vlivu příslušnosti do

skupiny. Jinak řečeno je zde variabilita mezi skupinami korigována variabilitou uvnitř skupin. Zvolením této analýzy jsem se snažila ošetřit to, že jednotlivá pozorování jedinců v rámci skupin na sobě nejsou nezávislá, protože můžeme předpokládat větší podobnost jedinců uvnitř populací než napříč nimi. Ani tento přístup ovšem není dokonalý, jelikož ani jednotlivé populace na sobě nejsou zcela nezávislé – mají za sebou určitou společnou historii a tok genů. Tento efekt však není zdokumentovaný (až zdokumentovatelný, v praxi lze takovou analýzu provést přinejmenším velmi obtížně) natolik, abych jej zde mohla ošetřit. Oproti modelu pouze s pevnými efekty však představuje model s přidaným náhodným efektem významné zlepšení, jak ostatně dobře dokumentují hodnoty AIC či BIC příslušných modelů (Pekár & Brabec 2012).

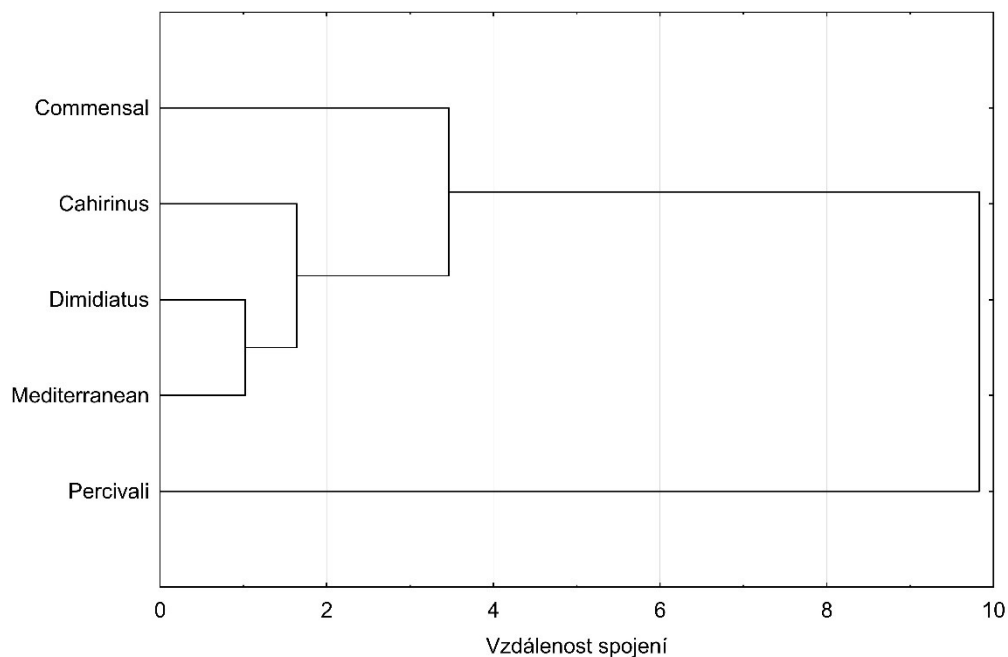
## 4. Výsledky

### 4.1. Klastrová analýza

U tabulky Mahalanobisových vzdáleností (Tabulka 2) si povšimněte velkých vzdáleností mezi skupinou Percivali a všemi ostatními – již z tohoto výstupu je patrné, že *A. cf. percivali* se od ostatních skupin svým chováním výrazně liší. Stejný závěr v grafické podobě ukazuje strom – Obrázek 4. Zde si také povšimněte, že skupiny Cahirinus a Mediterranean se chováním podobají více skupině Dimidiatus než skupině Commensal.

Tabulka 2: Mahalanobisovy vzdálenosti mezi studovanými skupinami.

	Commensal	Cahirinus	Dimidiatus	Mediterranean	Percivali
Commensal	0	3,360661	2,6522	2,244314	11,30537
Cahirinus	3,360661	0	1,315266	1,659053	4,576384
Dimidiatus	2,6522	1,315266	0	1,021001	5,513041
Mediterranean	2,244314	1,659053	1,021001	0	6,244076
Percivali	11,30537	4,576384	5,513041	6,244076	0



Obrázek 4: Strom založený na behaviorálních charakteristikách studovaných skupin.

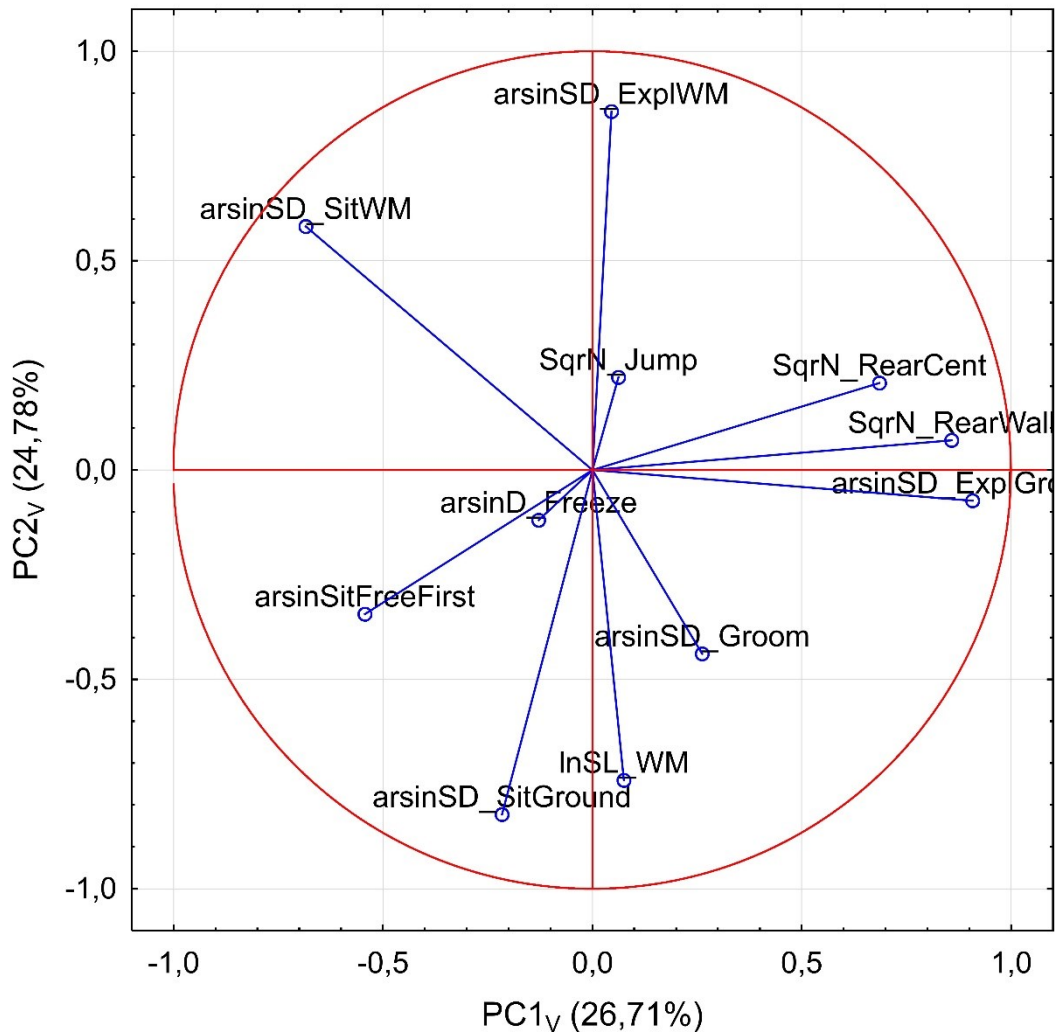
## 4.2. Analýza hlavních komponent PCA

Výsledky PCA pro vertical test jsou shrnuty v Tabulce 3. Do další analýzy jsem vybrala tři hlavní komponenty, které dohromady vysvětlují 61,55 % celkové variability. PC1<sub>v</sub> a PC2<sub>v</sub> jsou proti sobě vyneseny na Obrázku 5.

- PC1<sub>v</sub> (eigenvalue 2,938) vysvětluje 26,71 % celkové variability a je vysoce korelovaná s proměnnými Doba explorace na zemi ( $r = 0,908$ ) a Počet panáčků o stěnu ( $r = 0,858$ ). Poměrně vysoká je však také hodnota korelace s proměnnými Počet panáčků v prostoru ( $r = 0,686$ ) a Doba sezení na mřížce ( $r = -0,684$ ).
- PC2<sub>v</sub> (eigenvalue 2,726) vysvětluje 24,78 % celkové variability a je vysoce korelovaná s proměnnými Doba explorace na mřížce ( $r = 0,856$ ), Doba sezení na zemi ( $r = -0,823$ ) a Latence šplhání po mřížce ( $r = -0,741$ ).
- PC3<sub>v</sub> (eigenvalue 1,107) vysvětluje 10,06 % celkové variability a je vysoce korelovaná s proměnnou Celkový počet skoků ( $r = -0,705$ ).

Tabulka 3: PCA, vertical test – extrahované hlavní komponenty. Hodnoty > 0,7 jsou zvýrazněny tučně.

Proměnná	Název v grafu	PC1 <sub>v</sub>	PC2 <sub>v</sub>	PC3 <sub>v</sub>
Celkový počet skoků	SqrN_Jump	0,062	0,221	<b>-0,705</b>
Počet panáčků o stěnu	SqrN_RearWall	<b>0,858</b>	0,071	0,115
Počet panáčků v prostoru	SqrN_RearCent	0,686	0,208	0,063
Celková doba drbání	arsinSD_Groom	0,262	-0,439	-0,277
Celková doba strnutí	arsinD_Freeze	-0,128	-0,120	0,489
Doba sezení na zemi	arsinSD_SitGround	-0,216	<b>-0,823</b>	-0,307
Doba sezení na mřížce	arsinSD_SitWM	-0,684	0,581	0,118
Doba explorace na zemi	arsinSD_ExplGround	<b>0,908</b>	-0,074	0,183
Doba explorace na mřížce	arsinSD_ExplWM	0,046	<b>0,856</b>	0,055
Latence šplhání po mřížce	lnSL_WM	0,076	<b>-0,741</b>	0,266
Doba inaktivity v první minutě	arsinSitFreeFirst	-0,543	-0,344	0,250



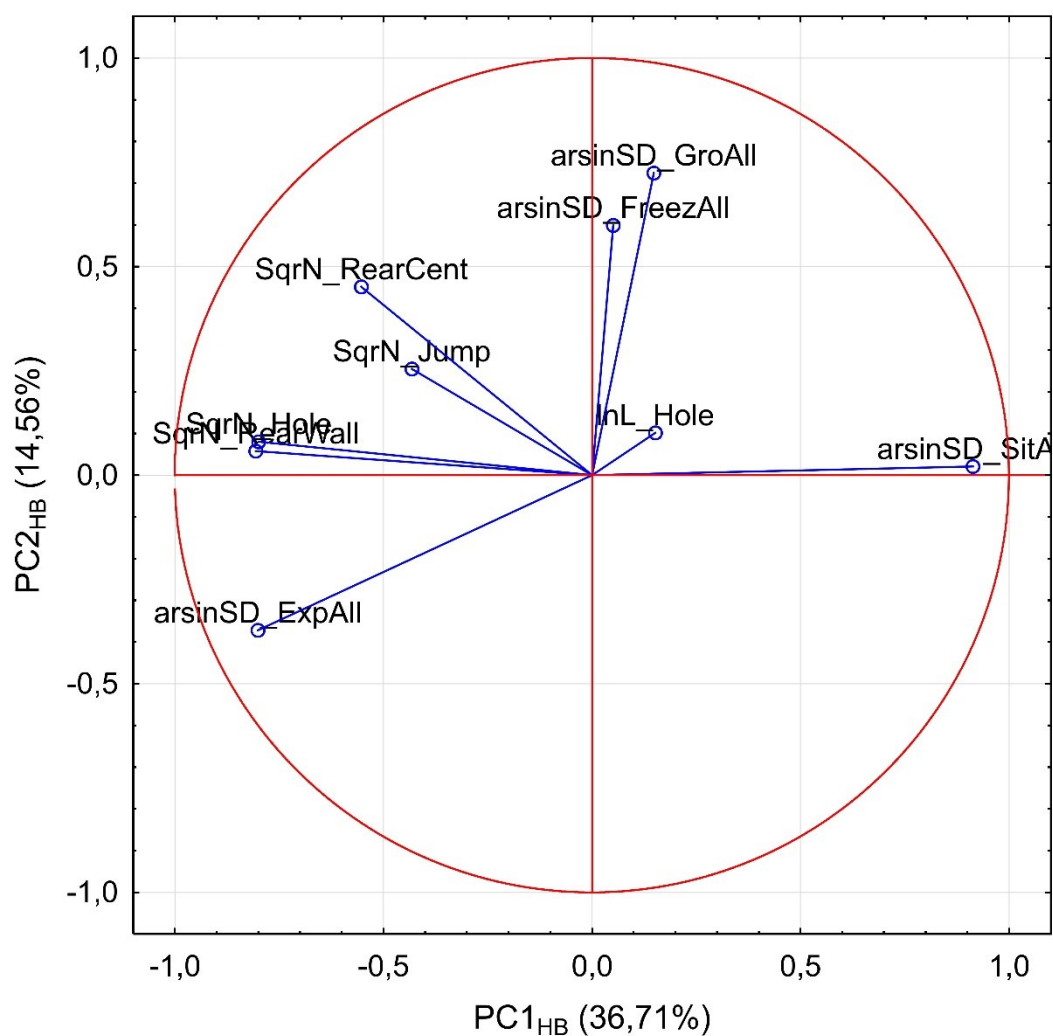
Obrázek 5: PCA, vertical test – projekce proměnných do faktorové roviny. Názvy proměnných viz Tabulka 3.

Výsledky PCA pro hole board test jsou shrnuty v Tabulce 4. Do další analýzy jsem vybrala dvě hlavní komponenty, které dohromady vysvětlují 51,27 % celkové variability. PC1<sub>HB</sub> a PC2<sub>HB</sub> jsou proti sobě vyneseny na Obrázku 6.

- PC1<sub>HB</sub> (eigenvalue 3,304) vysvětluje 36,71 % celkové variability a je vysoce korelovaná s proměnnými Celková doba sezení ( $r = 0,913$ ), Počet panáčků o stěnu ( $r = -0,806$ ), Celková doba explorace ( $r = -0,801$ ) a Celkový počet zanoření hlavy do díry ( $r = -0,799$ ).
- PC2<sub>HB</sub> (eigenvalue 1,310) vysvětluje 14,56 % celkové variability a je vysoce korelovaná s proměnnou Celková doba drbání ( $r = 0,724$ ).

Tabulka 4: PCA, hole board test – extrahované hlavní komponenty. Hodnoty > 0,7 jsou zvýrazněny tučně.

Proměnná	Název v grafu	PC1 <sub>HB</sub>	PC2 <sub>HB</sub>
Celkový počet skoků	SqrN_Jump	-0,432	0,255
Počet panáčků o stěnu	SqrN_RearWall	<b>-0,806</b>	0,058
Počet panáčků v prostoru	SqrN_RearCent	-0,553	0,452
Celkový počet zanoření hlavy do díry	SqrN_Hole	<b>-0,799</b>	0,081
Celková doba drbání	arsinSD_GroAll	0,148	<b>0,724</b>
Celková doba strnutí	arsinSD_FreezAll	0,051	0,599
Celková doba sezení	arsinSD_SitAll	<b>0,913</b>	0,021
Celková doba explorační	arsinSD_ExpAll	<b>-0,801</b>	-0,372
Latence zanoření hlavy do díry	lnL_Hole	0,152	0,102



Obrázek 6: PCA, hole board test – projekce proměnných do faktorové roviny. Názvy proměnných Tabulka 4.



### 4.3. Modelování

GLS modely byly sestaveny podle obecného příkazu, ve kterém X reprezentuje testovanou závislou proměnnou:

```
> m1 <- gls(X ~ Group*Sex)
> m2 <- update(m1, cor=corCompSymm(form=~1|Population))
> anova(m2)
```

V žádném z modelů nebyl prokázán vliv interakce ani pohlaví, proto byly z modelu postupně redukovány. Pro vertical test byl vliv příslušnosti ke skupině prokázán u proměnných PC1<sub>v</sub>, Doba explorace na zemi a Počet panáčků o stěnu. Následně byla pomocí příkazu `summary` u těchto proměnných otestována skupina Commensal proti ostatním skupinám. Výsledné koeficienty těchto modelů jsou zobrazeny v Tabulce 5, 6 a 7. Kompletní protokol těchto modelů je v přílohách Model PM1-3. Pro hole board test byl vliv příslušnosti ke skupině prokázán u proměnných PC2<sub>HB</sub> a Celková doba explorace. Následně byla opět pomocí příkazu `summary` u těchto proměnných otestována skupina Commensal proti ostatním skupinám. Výsledné koeficienty těchto modelů jsou zobrazeny v Tabulce 8 a 9. Kompletní protokol těchto modelů je v přílohách Model PM4-5. Pro tyto tři finální původní proměnné (tj. Doba explorace na zemi a Počet panáčků o stěnu pro vertical test a Celková doba explorace pro hole board test) jsou dále v přílohách ukázány boxploty a grafická zobrazení průměrů, a to pro všech pět skupin – viz Obrázek PO1-6. (Obdobné grafy nemohou být ukázány pro PC1<sub>v</sub> a PC2<sub>HB</sub>, protože skupina Percivali nebyl součástí PCA analýz.)

Tabulka 5: Koeficienty GLS modelu pro PC1<sub>v</sub>, vertical test. Skupiny byla testovány proti skupině Commensal, p-hodnoty < 0,05 jsou zvýrazněny tučně.

	PC1 <sub>v</sub>			
	value	SE	t-value	p-value
Intercept	-1,232	0,560	-2,201	<b>0,029</b>
Mediterranean	1,385	0,739	1,876	0,062
Cahirinus	1,711	0,735	2,330	<b>0,021</b>
Dimidiatus	1,632	0,729	2,239	<b>0,026</b>

Tabulka 6: Koeficienty GLS modelu pro Doba explorace na zemi, vertical test. Skupiny byla testovány proti skupině Commensal, p-hodnoty < 0,05 jsou zvýrazněny tučně.

	<i>Doba explorace na zemi</i>			
	<i>value</i>	<i>SE</i>	<i>t-value</i>	<i>p-value</i>
Intercept	0,493	0,074	6,693	<b>&lt; 0,001</b>
Mediterranean	0,208	0,097	2,146	<b>0,033</b>
Cahirinus	0,243	0,097	2,515	<b>0,013</b>
Dimidiatus	0,201	0,096	2,099	<b>0,037</b>

Tabulka 7: Koeficienty GLS modelu pro Počet panáčků o stěnu, vertical test. Skupiny byla testovány proti skupině Commensal, p-hodnoty < 0,05 jsou zvýrazněny tučně.

	<i>Počet panáčků o stěnu</i>			
	<i>value</i>	<i>SE</i>	<i>t-value</i>	<i>p-value</i>
Intercept	4,151	0,547	7,589	<b>&lt; 0,001</b>
Mediterranean	1,616	0,725	2,228	<b>0,027</b>
Cahirinus	1,749	0,722	2,422	<b>0,016</b>
Dimidiatus	2,044	0,714	2,862	<b>0,005</b>

Tabulka 8: Koeficienty GLS modelu pro PC2<sub>HB</sub>, hole board test. Skupiny byla testovány proti skupině Commensal, p-hodnoty < 0,05 jsou zvýrazněny tučně.

	<i>PC2<sub>HB</sub></i>			
	<i>value</i>	<i>SE</i>	<i>t-value</i>	<i>p-value</i>
Intercept	1,304	0,524	2,486	<b>0,014</b>
Mediterranean	-1,331	0,685	-1,943	0,053
Cahirinus	-1,529	0,740	-2,065	<b>0,040</b>
Dimidiatus	-1,420	0,679	-2,090	<b>0,038</b>

Tabulka 9: Koeficienty GLS modelu pro Celková doba explorace, hole board test. Skupiny byla testovány proti skupině Commensal, p-hodnoty < 0,05 jsou zvýrazněny tučně.

	<i>Celková doba explorace</i>			
	<i>value</i>	<i>SE</i>	<i>t-value</i>	<i>p-value</i>
Intercept	0,691	0,034	20,103	<b>&lt; 0,001</b>
Mediterranean	0,140	0,046	3,050	<b>0,003</b>
Cahirinus	0,153	0,048	3,170	<b>0,002</b>
Dimidiatus	0,164	0,045	3,638	<b>&lt; 0,001</b>

## 5. Diskuze

### 5.1. Rozdíly mezi synantropními a nesynantropními populacemi

Analýza hlavních komponent odhalila tři multivariátní osy ve vertical testu a dvě multivariátní osy v hole board testu. Ve vertical testu jsem první osu interpretovala jako aktivitu na zemi, druhou osu jako zájem o mřížku a třetí osu jako skákání. Nicméně synantropní populace se od ostatních populací lišily pouze v první ose – trávily méně času explorační na zemi. Toto podporuje mou druhou hypotézu, tedy že synantropní populace budou méně explorativní. Má první hypotéza, tedy že synantropní populace budou trávit více času na mřížce, ovšem podpořena nebyla – synantropní populace jeví o mřížku stejný zájem jako populace nesynantropní. V hole board testu může být první osa opět interpretována jako aktivita na zemi. Tato osa nicméně koreluje s řadou původních proměnných a synantropní populace se v ní nelišily od ostatních. Při obyčejné analýze času stráveném explorační se ovšem synantropní populace zřetelně odlišovaly – podobně jako ve vertical testu byly opět méně ochotné explorační na zemi.

Jedním z možných vysvětlení je, že explorační synantropních populací byla inhibována úzkostí (*anxiety*) (Griebel et al. 1993; Lezak et al. 2017). Vyšší hladiny glukokortikoidních metabolitů u synantropních populací (Nováková et al. 2008) by podpořily toto vysvětlení. Ovšem z výsledků vyplývá, že inhibována byla pouze explorační na zemi, nikoliv na mřížce. Otázka, proč se chování na zemi a na mřížce liší, tím pádem zůstává stále nezodpovězena.

Jiným vysvětlením by mohlo být, že nesynantropní populace musí být explorativní, aby v chudém prostředí pouští našly dostatek potravy. Tuto úvahu by podpořilo, kdyby skupina Percivali z prostředí savan (tedy co do zdrojů potravy zřejmě někde mezi synantropním prostředím a pouštěmi) byla méně explorativní než skupiny Cahirinus a Dimidiatus. Výsledky však toto neukázaly, skupina Percivali trávila explorační na zemi stejně nebo dokonce více než skupiny Cahirinus a Dimidiatus (patrně z přílohových Obrázků PO1-2 a PO4-5). Na druhou stranu, skupina Percivali je od ostatních již velmi vzdálená také fylogeneticky. To, že nesedí do pomyslného „trendu“, tedy nemusí nic znamenat.

Zásadní však je, že opět ani tato hypotéza nevysvětluje pozorovaný rozdíl mezi chováním synantropních populací na mřížce a na zemi.

Navrhuji tedy, že v neznámém prostředí synantropní populace sníží svoji aktivitu na zemi, kde jsou více vystaveny možnému predátorovi. Toto může být adaptací na prostředí s vyšším predáčním tlakem, což je jev u hlodavců již pozorovaný (Brown et al. 1988). V tom případě tak představuje kolmá mřížka tu bezpečnější ze dvou nabízených ploch (podlaha a stěna). Skutečně, na mřížce žádná inhibice explorační nebyla pozorovaná. Frynta et al. (2018) ovšem zjistil, že synantropní populace *Mus musculus musculus* trávila na mřížce v designově obdobném experimentu více času než nesynantropní populace téhož druhu. Toto zjištění je v rozporu s mými výsledky a navrhuji pro to dvě možná vysvětlení.

1) Nebezpečí predace nebylo vnímáno jako dostatečně silné a/nebo bezprostřední. Opravdu, tento experiment byl původně navrhnutý jako co nejméně stresující a nejsem si vědoma žádného stresoru s výjimkou nového a neznámého prostředí samého.

2) Pouhá přítomnost mřížky evokuje pocit bezpečnějšího prostředí, vyšplhat na ni tak není přímo nutné. Drbání a čištění se (*grooming*) je typicky interpretováno jako chování spojené s vyšší hladinou stresu (Kalueff et al. 2016). Tím pádem vyšší míra drbání v hole boardu testu, nikoliv však ve vertical testu nepřímo podporuje toto vysvětlení.

Dle mého názoru se tato vysvětlení navzájem nevylučují, ale spíše doplňují. Na základě těchto úvah je možné předpokládat, že synantropní populace by trávily více času na mřížce v prostředí obohaceném o nějaký stresor, například intenzivní světlo, hluk nebo dokonce pach kočky. Nicméně všechny populace ukázaly aspoň nějaký zájem o mřížku. Vzhledem k tomu, že jsou bodlinaté myši obvykle považovány za druh obývajících kamenité až skalnaté prostředí, je také možné, že není žádný zásadní rozdíl ve šplhání po zdech oproti šplhání po hromadě kamení.

## 5.2. Vzorec vztahů mezi skupinami

Schéma na Obrázku 2 zobrazuje fylogenetické vztahy mezi studovanými skupinami a prostředím, které obývají. Zároveň z něj ale můžeme vyčíst jakýsi vzorec předpokládaných podobností v chování mezi jednotlivými skupinami. Skupina Percivali by se svým chováním měla od ostatních lišit nejvíce, neboť jednak obývá jiné prostředí než všechny zbývající skupiny, jednak je jim fylogeneticky nejvzdálenější. Pokud by platilo, že chování je ovlivňováno spíše fylogenetickou vzdáleností mezi skupinami, pak bychom očekávali, že skupiny Commensal, Mediterranean a Cahirinus se budou svým chováním velmi podobat, neboť jejich fylogenetická vzdálenost je velmi malá (Frynta et al. 2010, Aghová et al. 2019). Skupina Dimidiatus by od těchto třech měla být naopak odlišná. Pokud by však platilo, že chování je ovlivňováno spíše ekologií než fylogenezí, pak musíme předpokládat, že skupina Commensal se bude významně lišit od skupin Mediterranean, Cahirinus i Dimidiatus.

Mé výsledky odpovídají druhé popsané situaci – viz Obrázek 4. Při celkovém pohledu na výsledky obou experimentů je patrné, že nebyl nalezen žádný významný rozdíl v chování nesynantropních populací druhů *A. cahirinus* a *A. dimidiatus* a to navzdory tomu, že druhy dělí 2,8 miliónů let nezávislé evoluce na rozdílných kontinentech (čili v Severní Africe a na Blízkém Východě). Tyto druhy totiž obývají prakticky stejné prostředí, a tak můžeme vyvodit, že ani 2,8 miliónů let dlouhá separace nestačila k tomu, aby zanechala nějaké detekovatelné rozdíly v chování mezi těmito druhy. Naopak synantropní populace *A. cahirinus* se systematicky liší v několika různých aspektech od nesynantropních populací stejného druhu. Jinými slovy může být synantropní populace rozlišena na základě chování od nesynantropní už po pouhých pár tisících letech vývoje v prostředí lidských sídel.

Středomořské populace by se na základě své ekologie měly poněkud lišit od všech ostatních, neboť Mediterán obecně není například natolik aridní jako typická pouštní a polopouštní prostředí, která obývají testované nesynantropní populace *A. cahirinus* a *A. dimidiatus*. Zjistila jsem, že skupina Mediterranean se většinou liší svým chováním od skupiny Commensal, a to opět navzdory velké fylogenetické blízkosti k synantropním populacím (Barome et al. 2000, 2001; Frynta et al. 2010; Giagia-

Athanasopoulou et al. 2011; Aghová et al. 2019). Neliší se však od skupin Cahirinus a Dimidiatus. Je tedy možné, že konkrétní habitaty, ze kterých mnou testované populace pocházely, nebyly natolik odlišné. Alternativně (a pravděpodobněji) v tomto případě nebyl selekční tlak nového prostředí natolik silný, aby se stihly vyvinout specifické detekovatelné změny v chování za tak krátkou dobu.

Vidíme tedy, že z evolučního hlediska velmi nedávné ekologické změny způsobily změny v chování synantropních populací, a následně jakýsi návrat k předchozímu stavu u středomořských populací. Tento obecný vzorec naznačuje, že pozorované změny chování jsou nejen ovlivňovány spíše ekologií než fylogenezí, ale že jsou konkrétně skutečně spojeny s přechodem k synantropnímu způsobu života. Přestože mezi populacemi existuje vysoká variabilita v chování, předpokládaný obecný vzorec vztahů mezi populacemi je stále přítomný a detekovatelný (srovnej Obrázek 2 a 4). Dle mého názoru tento závěr vyzdvihuje zajímavost a užitečnost komparativních prací s více než dvěma či třemi populacemi. Jen při vyšším počtu populací je totiž možné detekovat obdobné obecné evoluční vzorce a objevit tak nové spojitosti mezi ekologií a etologií studovaných skupin.

### 5.3. Limitace této práce

Prvním a zřejmě nejzávažnějším problémem této práce je, že experimenty byly natáčeny čtyřmi různými osobami, jelikož data byla získávána postupně během dlouhého časového úseku. Nebylo totiž možné současně držet všech 12 populací bodlinatých myší. Většina (213, respektive 218) experimentů byla natočena Kristínou Holubovou a Barborou Kaftanovou. Autorka této práce s Hanou Kahounovou dotočily zbývající experimenty. Tento vliv nadto nemohl být testován, jelikož jej nelze oddělit od vlivu populace (jinak řečeno KH a BK testovaly všechny jedince z většiny populací, IŠ a HK testovaly všechny jedince z populací Cairo II, Minous a Jordan). Na druhou stranu byl však vliv takto vzniklých případných chyb minimalizován jak při samotném natáčení, tak při statistické analýze. Experimenty dvou klíčových synantropních populací Cairo I a Cairo II natáčela vždy jiná skupina experimentátorek. V analýze jsou přitom rozdíly mezi těmito populacemi korigovány použitím náhodného efektu a nemohou tak být zdrojem rozdílů mezi skupinou Commensal a všemi ostatními. Navíc všechny experimentátorky sledovaly přesně stejný protokol. Dále pak vlastní vyhodnocení všech nahrávek a veškerou další analýzu dělal již jen jeden člověk (autorka práce). Vyhodnocování jednotlivých prvků chování, které je nejkritičtější pro všechny následné interpretace pozorovaného chování, tak bylo zcela konzistentní.

Další problémy se týkají přímo studovaných populací – konkrétně nízký počet zakladatelů, jejich řadu generací dlouhý laboratorní chov a i samotný počet populací. Přestože jsem upravila analýzu výsledků tak, aby byl tento nedostatek co nejvíce kompenzován, pořád platí, že skutečným počtem pozorování zde není množství jedinců, nýbrž počet populací. Přestože je pravděpodobné, že všechny synantropní populace sdílejí nedávného společného předka a jsou tedy blíže příbuzné, přidání dalších synantropních populací z jiných lokalit v údolí Nilu by posílilo výpovědní hodnotu mých výsledků. Podobně by obohatilo tuto studii zahrnutí více populací z oblasti východní nebo jižní Afriky. Druhy blíže bázi fylogenetického stromu jsou totiž obzvláště užitečné pro rekonstrukci výchozího stavu studovaného parametru u společného předka všech populací. V současné době však jde o značně komplikované úkoly vzhledem k politické situaci a legislativním a logistickým problémům.

## 6. Závěr

Cílem této práce bylo zjistit, zda existují mezi různými populacemi bodlinatých myší rozdíly v jejich chování, a především pak v tomto ohledu srovnat synantropní a nesynantropní populace. Po několik tisíc let dlouhé evoluci v prostředí lidských sídel ukázaly synantropní populace bodlinatých myší menší ochotu explorovat na zemi, a to jak ve vertical testu, tak v hole board testu. Toto chování interpretuji ve shodě s jinými pozorováními u hlodavců jako adaptaci na prostředí se zvýšeným predčním tlakem. Navzdory mým původním očekáváním však synantropní bodlinaté myši netrávily více času šplháním po mřížce než ostatní populace. Možným vysvětlením je, že v situaci, kdy nehrozí bezprostřední nebezpečí, nemají synantropní bodlinaté myši tendenci vyhledávat úkryt ve výškách.

Srovnání dvanácti různých populací mi umožnilo odhalit, že hlavní behaviorální změny pozorované v obou testech, jsou spojeny s přechodem k synantropnímu způsobu života. Detekce takovýchto obecně platných evolučních vzorců napříč sledovanými populacemi a druhy je hlavním potenciálním přínosem jak této práce, tak komparativních studií obecně.



## Reference

Sekundární citace jsou označeny \*.

Aghová, T., Palupčíková, K., Šumbera, R., Frynta, D., Lavrenchenko, L.A., Meheretu, Y., Sádlová, J., Votýpka, J., Mbau, J.S., Modrý, D., Bryja, J. (2019). Multiple radiations of spiny mice (Rodentia: *Acomys*) in dry open habitats of Afro-Arabia: evidence from a multi-locus phylogeny. *BMC evolutionary biology*, 19(1), 69. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1380-9>

Aplin, K.P., Chesser, T., ten Have, J. (2003). Evolutionary biology of the genus *Rattus*: profile of an archetypal rodent pest. pp. 440-498 In: Singleton, G.R., Hinds, L.A., Krebs, C.J., Spratt, D.M., (Eds.). *Rats, mice and people: Rodent biology and management*. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research.

Azizi, K., Askari, M.B., Kalantari, M., Sarkari, B., Turki, H. (2017). *Acomys dimidiatus* (Rodentia: Muridae): Probable reservoir host of *Leishmania major*, southern Iran. *Annals of Tropical Medicine and Public Health*, 10, 1032–1036. <https://doi.org/10.4103/ATMPH.ATMPH>

Barome, P.O., Monnerot, M., Gautun, J.C. (1998). Intrageneric Phylogeny of *Acomys* (Rodentia, Muridae) Using Mitochondrial Gene Cytochrome b. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(3), 560-566. <https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0507>

Barome, P.O., Monnerot, M., Gautun, J.C. (2000). Phylogeny of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) based on the cytochrome b mitochondrial gene: implications on taxonomy and phylogeography. *Mammalia*, 64(4), 423-438. <https://doi.org/10.1515/mamm.2000.64.4.423>

Barome, P.O., Lymberakis, P., Monnerot, M., Gautun, J.C. (2001). Cytochrome b sequences reveal *Acomys minous* (Rodentia, Muridae) paraphyly and answer the question about the ancestral karyotype of *Acomys dimidiatus*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 18(1), 37-46. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0859>

Barfod, I., Wünnenberg, W. (1990). Cold-adaptive modifications and torpor in the the Cretan Spiny mouse (*Acomys minous* Bate, 1905). *Z. Säugetierkunde*, 55, 239–243.

Bellofiore, N., Ellery, S.J., Mamrot, J., Walker, D.W., Temple-Smith, P., Dickinson, H. (2017). First evidence of a menstruating rodent: the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *American journal of obstetrics and gynecology*, 216(40). <https://doi.org/10.1016/j.ajog.2016.07.041>

Belmain, S.R., Meyer, A.N., Timbrine, R., Penicela, L. (2003). Managing rodent pests in households and food stores through intensive trapping. pp. 440-445 In: Singleton, G.R., Hinds, L.A., Krebs, C.J., Spratt, D.M., (Eds.). *Rats, mice and people: Rodent biology and management*. ACIAR Monograph no. 96. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research.

Belzung, C. (1999). Measuring rodent exploratory behavior. vol. 13, pp. 738–749. In: Crusio, W.E., Gerlai, R.T. (Eds.). *Techniques in the Behavioral and Neural Sciences*. Elsevier Science BV. [https://doi.org/10.1016/S0921-0709\(99\)80057-1](https://doi.org/10.1016/S0921-0709(99)80057-1)

Birke, L.I.A., D'Udine, B., Albonetti, M.E. (1985). Exploratory behavior of two species of murid rodents, *Acomys cahirinus* and *Mus musculus*: A comparative study. *Behavioral and Neural Biology*, 43(2), 143–161. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(85\)91337-8](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(85)91337-8)

- Birke, L.I., Sadler, D. (1986). Patterns of exploratory behavior in the spiny mouse, *Acomys cahirinus*. Behavioral and neural biology, 45(1), 88-106. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(86\)80009-7](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(86)80009-7)
- \*Blaustein, L., Kotler, B.P., Nevo, E. (1996). Rodent species diversity and microhabitat use along opposing slopes of Lower Nahal Oren, Mount Carmel, Israel. Israel Journal of Zoology, 42(4), 327-333.
- Brant, J.O., Yoon, J.H., Polvadore, T., Barbazuk, W.B., Maden, M. (2016). Cellular events during scar-free skin regeneration in the spiny mouse, *Acomys*. Wound Repair and Regeneration, 24(1), 75–88. <https://doi.org/10.1111/wrr.12385>
- Brown, J.S., Kotler, B.P., Smith, R.J., Wirtz, W.O. (1988). The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. Oecologia, 76(3), 408-415. <https://doi.org/10.1007/BF00377036>
- Brunjes, P.C. (1989). A comparative study of prenatal development in the olfactory bulb, neocortex and hippocampal region of the precocial mouse *Acomys cahirinus* and rat. Developmental Brain Research, 49(1), 7-25. [https://doi.org/10.1016/0165-3806\(89\)90055-2](https://doi.org/10.1016/0165-3806(89)90055-2)
- Brunjes, P.C. (1990). The precocial mouse, *Acomys cahirinus*. Psychobiology, 18(3), 339-350. <https://doi.org/10.3758/BF03327252>
- Brunjes, P.C., Korol, D.L., Stern, K.G. (1989). Prenatal neurogenesis in the telencephalon of the precocial mouse *Acomys cahirinus*. Neuroscience letters, 107(1-3), 114-119. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(89\)90801-X](https://doi.org/10.1016/0304-3940(89)90801-X)
- Budaev, S.V. (2010). Using principal components and factor analysis in animal behaviour research: caveats and guidelines. Ethology, 116(5), 472-480. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01758.x>
- Canova, L., Fasola, M. (1994). Population density and diet of the Spiny Mouse *Acomys cf. cahirinus* in a desertic area of northern Kenya. Revue d'écologie. <http://hdl.handle.net/2042/54751>
- Castillo, E., Priotto, J., Ambrosio, A.M., Provensal, M.C., Pini, N., Morales, M.A., Steinmann, A., Polop, J.J. (2003). Commensal and wild rodents in an urban area of Argentina. International Biodeterioration and Biodegradation, 52(3), 135–141. [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(03\)00033-7](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(03)00033-7)
- Çetintaş, O., Matur, F., Sözen, M. (2017). Distribution and conservation of *Acomys cilicicus* (Mammalia: Rodentia) in Turkey. Turkish Journal of Zoology, 41(6), 1059-1068. <https://doi.org/10.3906/zoo-1606-57>
- Cline, E.H. (1999). The Nature of the Economic Relations of Crete with Egypt and the Near East during the Bronze Age. pp. 115-144. In: Chaniotis, A., (Ed.). From Minoan Farmers to Roman Traders: Sidelights on the Economy of Ancient Crete. G. B. Steiner, München.
- Cline, E.H. (2007). Rethinking Mycenaean International Trade with Egypt and the Near East. pp. 190-200 In: Galaty, M.L., Parkinson, W.A. (Eds.). Rethinking Mycenaean Palaces II. Cotsen Institute of Archaeology, University of California, Los Angeles.
- Cline, E.H. (2014). 1177 B. C. The Year Civilization Collapsed. Princeton University Press.
- Cucchi, T., Auffray, J.C., Vigne, J.D. (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, S.J.E., Munclinger, P., Piálek, J. (Eds.). Evolution of the House Mouse. Cambridge University Press.

\*Denys, C. (1990). The oldest *Acomys* (Rodentia, Muridae) from the Lower Pliocene of South Africa and the problem of its murid affinities. *Palaeontographica Abteilung*, 210, 79–91.

Denys, C., Gautun, J.-C., Tranier, M., Volobouev, V. (1994). Evolution of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) from dental and chromosomal patterns. *Israel Journal of Zoology*, 40, 215–246.  
<https://doi.org/10.1080/00212210.1994.10688749>

Denys, C., Taylor, P.J., Aplin, K.P. (2017). Family Muridae. For *Acomys spp* pp. 597-605. For *Mus spp* pp. 788-798. For *Rattus spp* pp. 828-851. In: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A., Lacher, T.E., (Eds.). *Handbook of the Mammals of the World, Volume 7: Rodents II*. Lynx Editions. ISBN-13: 9788416728046

Dickinson, H., Walker, D.W., Cullen-McEwen, L., Wintour, E.M., Moritz, K. (2005). The spiny mouse (*Acomys cahirinus*) completes nephrogenesis before birth. *American Journal of Physiology-Renal Physiology*, 289(2), F273-F279. <https://doi.org/10.1152/ajprenal.00400.2004>

Dickman, C.R. (1992). Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus*. *Ecology*, 73(1), 313-322. <https://doi.org/10.2307/1938742>

\*Dieterlen, F. (1961). Beitrage zur Biologie der Stachelmaus, *Acomys cahirinus dimidiatus* Cretzschmar. *Z. Saugertierk*26, 1-13.

Dieterlen, F. (2013). GENUS *Acomys* Spiny Mice. pp. 217-234 In: Happold, D.C.D., (Ed.). *Mammals of Africa: Volume III: Rodents, Hares and Rabbits*. Bloomsbury Publishing, London.

Drews, R. (1995). *The End of the Bronze Age: Changes in Warfare and the Catastrophe Ca. 1200 B.C.* Princeton University Press.

D'Udine, B., Gerosa, E., Drewett, R.F. (1980). Maternal behavior and the milk ejection reflex in a precocial murid (*Acomys cahirinus*). *Behavioral and neural biology*, 28(3), 378-381.  
[https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(80\)92413-9](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(80)92413-9)

Eilam, D. (2004). Locomotor activity in common spiny mice (*Acomys cahirinuse*): the effect of light and environmental complexity. *BMC ecology*, 4(1), 16. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-4-16>

Ellerman, J.R. (1941). The families and genera of living rodents. Vol. II. Family Muridae. *British Museum of Natural History, London*, pp. 690.

Faure, E., Kitchener, A.C. (2009). An Archaeological and Historical Review of the Relationships between Felids and People. *Anthrozoös*, 22(3), 221–238. <https://doi.org/10.2752/175303709X457577>

Feng, A.Y.T., Himsforth, C.G. (2014). The secret life of the city rat: A review of the ecology of urban Norway and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*). *Urban Ecosystems*, 17(1), 149–162.  
<https://doi.org/10.1007/s11252-013-0305-4>

Fleming, P.A., Nicolson, S.W. (2002). Opportunistic breeding in the Cape spiny mouse (*Acomys subspinosus*). *African Zoology*, 37(1), 101-105. <https://doi.org/10.1080/15627020.2002.11657160>

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. <https://doi.org/10.1080/03014223.2011.599400>

Frynta, D. (1994). Exploratory behaviour in 12 Palaearctic mice species (Rodentia: Muridae): A comparative study using “free exploration” test. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 57, 173-182.

- Frynta, D., Sádlová, J. (1998). Hybridisation experiments in spiny-mice from the Eastern Mediterranean: systematic position of *Acomys cilicicus* revisited. *Z. Säugetierk*, 63, 18.
- 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(3), 283-293. <https://doi.org/10.1002/ab.15555>
- Frynta, D., Palupčíková, K., Bellinvia, E., Benda, P., Skarlantova, H., Schwarzova, L., Modrý, D. (2010). 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(1), 46-56. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2660.1.4>
- Frynta, D., Fraňková, M., Čížková, B., Skarlandtová, H., Galeštoková, K., Průšová, K., Šmilauer, P., Šumbera, R. (2011). Social and life history correlates of litter size in captive colonies of precocial spiny mice (*Acomys*). *Acta Theriologica*, 56(3), 289–295. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0024-2>
- Frynta, D., Kaftanová-Elišová, B., Žampachová, B., Voráčková, P., Sádlová, J., Landová, E. (2018). 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. *Behavioural processes*, 157, 133-141. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.09.008>
- Ganem, G. (1991). A comparative study of different populations of *Mus musculus domesticus*: emotivity as an index of adaptation to commensalism. *Comparative biochemistry and physiology. A, Comparative physiology*, 99(4), 531-536. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(91\)90127-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(91)90127-X)
- Geraads, D. (2001). Rongeurs du Miocène supérieur de Chorora (Ethiopie): Dendromuridae, Muridae et conclusions. *Palaeovertebrata*, 30(1-2), 89-109.
- Giagia-Athanasopoulou, E.B., Rovatsos, M.T., Mitsainas, G.P., Martimianakis, S., Lymberakis, P., Angelou, L.X.D., Marchal, J.A., Sanchez, A. (2011). New data on the evolution of the Cretan spiny mouse, *Acomys minous* (Rodentia: Murinae), shed light on the phylogenetic relationships in the cahirinus group. *Biological journal of the Linnean Society*, 102(3), 498-509. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01592.x>
- Gillies, C., Clout, M. (2003). The prey of domestic cats (*Felis catus*) in two suburbs of Auckland City, New Zealand. *Journal of Zoology*, 259(3), 309-315. <https://doi.org/10.1017/S095283690200328X>
- Goldman, M., Skolnick, A.J., Hernandez, T.P., Tobach, E. (1992). Distance perception in the spiny mouse *Acomys cahirinus*: vertical jumping. *Perceptual and motor skills*, 75(3), 883-895. <https://doi.org/10.2466/pms.1992.75.3.883>
- Gonçalves, G.L., Maestri, R., Moreira, G.R.P., Jacobi, M.A.M., Freitas, T.R.O., Hoekstra, H.E. (2018). Divergent genetic mechanism leads to spiny hair in rodents. *PLoS ONE*, 13(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202219>
- Gonet, A.E., Stauffacher, W., Pictet, R., Renold, A.E. (1966). Obesity and diabetes mellitus with striking congenital hyperplasia of the islets of Langerhans in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Diabetologia*, 1(3-4), 162-171. <https://doi.org/10.1007/BF01257907>
- Griebel, G., Belzung, C., Misslin, R., Vogel, E. (1993). The free-exploratory paradigm: an effective method for measuring neophobic behaviour in mice. *Behavioural pharmacology*, 4, 637-644.

Hadid, Y., Pavlíček, T., Beiles, A., Ianovici, R., Raz, S., Nevo, E. (2014). Sympatric incipient speciation of spiny mice *Acomys* at “Evolution Canyon,” Israel. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(3), 1043–1048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1322301111>

\*Hall, C.S. (1934). Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative psychology*, 18(3), 385. <http://dx.doi.org/10.1037/h0071444>

Happold, D.C.D. (1966). Breeding periods of rodents in the northern Sudan. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, 74, 357–363.

Happold, D.C.D. (2013). *Mus spretus* Algerian Mouse (Western Mediterranean Mouse). pp. 495-496 In: Happold, D.C.D., (Ed.). *Mammals of Africa: Volume III: Rodents, Hares and Rabbits*. Bloomsbury Publishing, London.

Harper, G. A. (2006). Habitat use by three rat species (*Rattus spp.*) on an island without other mammalian predators. *New Zealand Journal of Ecology*, 30(3), 321–333.

Harper, G.A., Dickinson, K.J.M., Seddon, P.J. (2005). Habitat use by three rat species (*Rattus spp.*) on Stewart Island/Rakiura, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 29(2), 251–260.

Harris, S.E., Munshi-South, J., Oberfell, C., O’Neill, R. (2013). Signatures of Rapid Evolution in Urban and Rural Transcriptomes of White-Footed Mice (*Peromyscus leucopus*) in the New York Metropolitan Area. *PLoS ONE*, 8(8), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074938>

Haughton, C.L., Gawriluk, T.R., Seifert, A.W. (2016). The Biology and Husbandry of the African Spiny Mouse (*Acomys cahirinus*) and the Research Uses of a Laboratory Colony. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 55(1), 9–17.

Hebák, P., Hustopecký, J., Jarošová, E., Pecáková, I. (2004). *Vícerozměrné statistické metody [1]*. INFORMATORIUM, Praha.

Hebák, P., Hustopecký, J., Pecáková, I., Průša, M., Řezanková, H., Svobodová, A., Vlach, P. (2007). *Vícerozměrné statistické metody [3]*. INFORMATORIUM, Praha.

Honacki J.H., Kinman K.E., Koepl J.W. (1982). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Allen Press Inc. and The Association of Systematics Collections, Kansas.

Hulme-Beaman, A., Dobney, K., Cucchi, T., Searle, J.B. (2016). An Ecological and Evolutionary Framework for Commensalism in Anthropogenic Environments. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(8), 633–645. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.001>

Hutton, L.C., Ratnayake, U., Shields, A., Walker, D.W. (2009). Neuropathology and functional deficits in a model of birth asphyxia in the precocial spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Developmental neuroscience*, 31(6), 523-535. <https://doi.org/10.1159/000251907>

Janecek, L.L., Schlitter, D.A., Rautenbach, I.L. (1991). A Genic Comparison of Spiny Mice, Genus *Acomys*. *Journal of Mammalogy*, 72(3), 542–552.

Johnson, M.T.J., Munshi-South, J. (2017). Evolution of life in urban environments. *Science*, 358(6363). <https://doi.org/10.1126/science.aam8327>

- Kaiser, H.F. (1991). Coefficient alpha for a principal component and the Kaiser-Guttman rule. *Psychological reports*, 68(3), 855-858. <http://dx.doi.org/10.2466/pr0.1991.68.3.855>
- Kalueff, A.V., Stewart, A.M., Song, C., Berridge, K.C., Graybiel, A.M., Fentress, J.C. (2016). Neurobiology of rodent self-grooming and its value for translational neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, 17(1), 45. <https://doi.org/10.1038/nrn.2015.8>
- Kassahun, A., Sadlova, J., Dvorak, V., Kostalova, T., Rohousova, I., Frynta, D., Aghova, T., Yasur-Landau, D., Lemma, W., Hailu, A., et al. (2015). Detection of *Leishmania donovani* and *L. tropica* in Ethiopian wild rodents. *Acta tropica*, 145, 39-44. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2015.02.006>
- Khairuddin, N.L., Raghazli, R., Sah, S.A.M., Shafie, N.J., Azman, N.M. (2011). The population size of the lesser bandicoot (*Bandicota bengalensis*) in three markets in Penang, Malaysia. *Tropical life sciences research*, 22(2), 81.
- King, C.M., Foster, S., Miller, S. (2011). Invasive European rats in Britain and New Zealand: Same species, different outcomes. *Journal of Zoology*, 285(3), 172–179. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00827.x>
- Kivanç, E., Mutlu Eyison, H., Kiralp, S., Ekim, O. (2013). Reproductive biology of *Acomys cilicicus* Spitzenberger, 1978 (Rodentia: Muridae) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 37(2), 133-142. <https://doi.org/10.3906/zoo-1201-16>
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23(7), 925–935. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00026-3)
- \*Kotenkova, E., Meshkova, N., Zagoruiko, N. (1994). Exploratory behaviour in synanthropic and outdoor mice of superspecies complex *Mus musculus*. *Polish Ecological Studies*, 20(3-4).
- Kowalski, K. (1993). Rodents (Rodentia: Mammalia) from Bir Tarfawi. pp. 189-204. In: Wendorf, F., Schild, R., Close, A.E., (Eds.). *Egypt During the Last Interglacial: The Middle Paleolithic of Bir Tarfawi and Bir Sahara*. Plenum Press, New York.
- Kronfeld, N., Dayan, T., Zisapel, N., Haim, A. (1994). Coexisting populations of *Acomys cahirinus* and *A. russatus*: A preliminary report. *Israel Journal of Zoology*, 40(2), 177–183. <https://doi.org/10.1080/00212210.1994.10688746>
- Kryštufek, B., Vohralík, V. (2009). Mammals of Turkey and Cyprus, Rodentia II: Cricetinae, Muridae, Spalaxidae, Calomyscidae, Capromyidae, Hystricidae, Castoridae. Univerza na Primorskem, Znanstveno-raziskovalno središče Koper, Zgodovinsko društvo za južno Primorsko. For *Mus spp* pp. 146-169. For *Acomys spp* pp. 170-186.
- Kumar, S., Singh, R., Vasudeva, N., Sharma, S. (2012). Acute and chronic animal models for the evaluation of anti-diabetic agents. *Cardiovascular Diabetology*, 11(1), 9.
- Lamers, W.H., Mooren, P.G., De Graaf, A., Charles, R. (1985). Perinatal development of the liver in rat and spiny mouse: its relation to altricial and precocial timing of birth. *European journal of biochemistry*, 146(2), 475-480. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1985.tb08675.x>
- Lezak, K.R., Missig, G., Carlezon Jr, W.A. (2017). Behavioral methods to study anxiety in rodents. *Dialogues in clinical neuroscience*, 19(2), 181.

- Lombardi, G.C., Peter, C.I., Turner, R.C., Midgley, J.J. (2017). The unusual, closed flowers of *Erica lanuginosa* (Ericaceae) are adapted for rodent-pollination and not cleistogamy. *South African Journal of Botany*, 111, 189–193. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.03.020>
- Łopucki, R., Mróz, I., Berliński, Ł., & Burzych, M. (2013). Effects of urbanization on small-mammal communities and the population structure of synurbic species: an example of a medium-sized city. *Canadian Journal of Zoology*, 91(8), 554–561. <https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0168>
- Łopucki, R., Klich, D., Ścibior, A., Gołębiowska, D. (2019). Hormonal adjustments to urban conditions: stress hormone levels in urban and rural populations of *Apodemus agrarius*. *Urban Ecosystems*, 22(3), 435–442. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-0832-8>
- Maden, M. (2018). Optimal skin regeneration after full thickness thermal burn injury in the spiny mouse, *Acomys cahirinus*. *Burns*, 44(6), 1509–1520. <https://doi.org/10.1016/j.burns.2018.05.018>
- Maden, M., Brant, J.O., Rubiano, A., Sandoval, A.G.W., Simmons, C., Mitchell, R., Collin-Hooper, H., Jacobson, J., Omaili, S., Patel, K. (2018). Perfect chronic skeletal muscle regeneration in adult spiny mice, *Acomys cahirinus*. *Scientific Reports*, 8(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27178-7>
- Maden, M., Brant, J.O. (2019). Insights into the regeneration of skin from *Acomys*, the spiny mouse. *Experimental dermatology*, 28(4), 436–441. <https://doi.org/10.1111/exd.13847>
- Magle, S.B., Ruell, E.W., Antolin, M.F., Crooks, K.R. (2010). Population genetic structure of black-tailed prairie dogs, a highly interactive species, in fragmented urban habitat. *Journal of Mammalogy*, 91(2), 326–335. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-019.1>
- Makin, J.W., Porter, R.H. (1984). Paternal behavior in the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Behavioral and neural biology*, 41(2), 135–151. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(84\)90513-2](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(84)90513-2)
- Manthi, F.K. (2007). A preliminary review of the rodent fauna from Lemudong'o, southwestern Kenya, and its implication to the late Miocene paleoenvironments. *Kirtlandia*, 56(July), 92–105.
- Malek, J. (1993). *The Cat in Ancient Egypt*. British Museum Press, London. pp. 52–72
- Marsh, R.E. (1994). Roofs rats. *The Handbook: Prevention and Control of Wildlife Damage*, 6.
- Martin-Dennis, G., Peitz, B. (1981). Development of the adult pelage in normal and hormone-injected spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Journal of Experimental Zoology*, 218(3), 381–386. <https://doi.org/10.1002/jez.1402180309>
- Matthews, T., Denys, C., Parkington, J.E. (2007). Community evolution of Neogene micromammals from Langebaanweg “E” Quarry and other west coast fossil sites, south-western Cape, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 245(3–4), 332–352. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.08.015>
- Matthey, R. (1965). Le probleme de la determination du sexe chez *Acomys selousi* de Winton-Cytogenetique du genre *Acomys* (Rodentia-Murinae). *Revue Suisse de Zoologie*, 72:119–144.
- Matthey, R. (1968). Cytogenetique et taxonomie du genre *Acomys* A. *perivali* Dollman et *A. wilsoni* Thomas, especes D'Abyssinie. *Mammalia*, 32:621–7.

Medger, K., Chimimba, C.T., Bennett, N.C. (2010). Seasonal reproduction in the female spiny mouse from South Africa. *Journal of Zoology*, 282(3), 163-170. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00726.x>

\*Mein, P. (1994). Micromammifères du Miocène supérieur et du Pliocène du rift occidental, Ouganda. In: Senut, B., Pickford, M., (Eds.). *Geology and Paleobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire*. Vol.II: Palaeobiology. CIFEG occas.Publ., Orléans, 29: 187-193.

Mein, P., Pickford, M., Senut, B. (2004). Late Miocene micromammals from the Harasib karst deposits, Namibia. Pt. 2b. *Cricetomyidae*, *Dendromuridae* and *Muridae*, with an addendum on the *Myocricetodontinae*. *Communications of the Geological Survey of Namibia*, 13, 43-62.

Monadjem, A., Taylor, P.J., Denys, C., Cotterill, F.P.D. (2015). *Rodents of Sub-Saharan Africa*. De Gruyter GmbH, Berlin. pp. 403-430

Montandon, S.A., Tzika, A.C., Martins, A.F., Chopard, B., Milinkovitch, M.C. (2014). Two waves of anisotropic growth generate enlarged follicles in the spiny mouse. *EvoDevo*, 5(33). <https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-33>

Morrison, P., Dieterich, R., Preston, D. (1977). Longevity and mortality in 15 rodent species and subspecies maintained in laboratory colonies. *Acta Theriologica*, 22, 317-335.

Musser G.G., Carleton M.D. (2005). Superfamily Muroidea. pp. 894-1531 In: Wilson DE, DAM R, (Eds.). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Neal, B.R. (1983). The breeding pattern of two species of spiny mice, *Acomys percivali* and *A. wilsoni* (Muridae: Rodentia), in central Kenya. *Mammalia*, 47(3), 311-322. <https://doi.org/10.1515/mamm-1983-0302>

Nováková, M., Palme, R., Kotalová, H., Janský, L., Frynta, D. (2008). The effects of sex, age and commensal way of life on levels of fecal glucocorticoid metabolites in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Physiology & behavior*, 95(1-2), 187-193. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.05.017>

Okamura, D.M., Brewer, C.M., Wakenight, P., Bahrami, N., Bernardi, K., Tran, A., ..., Majesky, M.W. (2018). Scarless repair of acute and chronic kidney injury in African Spiny mice (*Acomys cahirinus*). *BioRxiv*, 315069. <https://doi.org/10.1101/315069>

Oosterhuis, W.P., Mooren, P.G., Charles, R., Lamers, W.H. (1984). Perinatal development of the lung in rat and spiny mouse: its relation to altricial and precocial timing of birth. *Neonatology*, 45(5), 236-243. <https://doi.org/10.1159/000242011>

Osborn, D.J., Helmy, I. (1980). *The Contemporary Land Mammals of Egypt (including Sinai)*. Field Museum of Natural History Chicago ILL. pp. 285-309

Osborn, D.J., Osbornová, J. (1998). *The Mammals of Ancient Egypt*. Warminster: Aris & Phillips. pp. 49-50

Ottoni, C., Van Neer, W., De Cupere, B., Daligault, J., Guimaraes, S., Peters, J., Spassov, N., Prendergast, E., Boivin, N., Morales-Muñiz, A., et al. (2017). The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world. *Nature Ecology & Evolution*, 1(7), 0139. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0139>



- Papayiannis, K. (2012). The micromammals of Minoan Crete: human intervention in the ecosystem of the island. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92(2), 239-248. <https://doi.org/10.1007/s12549-012-0081-9>
- Pearson, O.P. (1964). Carnivore-mouse predation: an example of its intensity and bioenergetics. *Journal of Mammalogy*, 45(2), 177-188. <https://doi.org/10.2307/1376982>
- Peitz, B. (1981). The oestrous cycle of the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Reproduction*, 61(2), 453-459. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0610453>
- Pekár, S., Brabec, M. (2009). *Moderní analýza biologických dat 1, zobecněné lineární modely v prostředí R*. muni PRESS, Masarykova univerzita, Brno.
- Pekár, S., Brabec, M. (2012). *Moderní analýza biologických dat 2, lineární modely s korelacemi v prostředí R*. muni PRESS, Masarykova univerzita, Brno.
- Pickford, M., Mein, P., Senut, B. (1994). Fossiliferous Neogene karst fillings in Angola, Botswana and Namibia. *South African Journal of Science*, 90(4), 227–230.
- Pickford, M., Wanas, H., Mein, P., Soliman, H. (2008). Humid conditions in the western desert of Egypt during the Vallesian (Late Miocene). *Bulletin of the Tethys Geological Society*, 3, 63-79.
- Pinheiro, G., Prata, D.F., Araújo, I.M., Tiscornia, G. (2018). The African spiny mouse (*Acomys spp.*) as an emerging model for development and regeneration. *Laboratory Animals*, 52(6), 565–576. <https://doi.org/10.1177/0023677218769921>
- Pocock, M.J.O., Searle, J.B., White, P.C.L. (2004). Adaptations of animals to commensal habitats: population dynamics of house mice *Mus musculus domesticus* on farms. *Journal of Animal Ecology*, 73(5), 878–888. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00863.x>
- Pocock, M.J., Hauffe, H.C., Searle, J.B. (2005). Dispersal in house mice. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(3), 565-583. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00455.x>
- Porter, R.H., Doane, H.M. (1978). Studies of maternal behavior in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 47(3), 225-235. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1978.tb01833.x>
- Prut, L., Belzung, C. (2003). The open field as a paradigm to measure the effects of drugs on anxiety-like behaviors: A review. *European Journal of Pharmacology*, 463(1–3), 3–33. [https://doi.org/10.1016/S0014-2999\(03\)01272-X](https://doi.org/10.1016/S0014-2999(03)01272-X)
- Ratnayake, U., Quinn, T., Daruwalla, K., Dickinson, H., Walker, D.W. (2014). Understanding the behavioural phenotype of the precocial spiny mouse. *Behavioural brain research*, 275, 62-71. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.08.035>
- Robbins, M. (2001). *Collapse of the Bronze Age: The Story of Greece, Troy, Israel, Egypt, and the Peoples of the Sea*. iUniverse.
- Sarli, J., Lutermann, H., Alagaili, A.N., Mohammed, O.B., Bennett, N.C. (2016). Seasonal reproduction in the Arabian spiny mouse, *Acomys dimidiatus* (Rodentia: Muridae) from Saudi Arabia: The role of rainfall and temperature. *Journal of Arid Environments*, 124, 352–359. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.09.008>

Seifert, A.W., Kiama, S.G., Seifert, M.G., Goheen, J.R., Palmer, T.M., Maden, M. (2012). Skin shedding and tissue regeneration in African spiny mice (*Acomys*). *Nature*, 489(7417), 561–565. <https://doi.org/10.1038/nature11499>

\*Setzer H.W. (1971). Genus *Acomys*. Part 6.5. In: Meester, J., Setzer, H.W. (Eds.). *The mammals of Africa: An identification manual*. Smithsonian Institution Press, Washington.

Shafir, E., Ziv, E., Kalman, R. (2006). Nutritionally induced diabetes in desert rodents as models of type 2 diabetes: *Acomys cahirinus* (spiny mice) and *Psammomys obesus* (desert gerbil). *ILAR journal*, 47(3), 212–224. <https://doi.org/10.1093/ilar.47.3.212>

Shargal, E., Rath-Wolfson, L., Kronfeld, N., Dayan, T. (1999). Ecological and histological aspects of tail loss in spiny mice (Rodentia: Muridae, *Acomys*) with a review of its occurrence in rodents. *Journal of Zoology*, 249(2), 187–193. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00757.x>

Shkolnik, A. (1971). Diurnal activity in a small desert rodent. *International Journal of Biometeorology*, 15(2), 115–120.

Shkolnik, A., Borut, A. (1969). Temperature and water relations in two species of spiny mice (*Acomys*). *Journal of Mammalogy*, 50(2), 245–255.

Simeonovska-Nikolova, D.M. (2000). Strategies in open field behaviour of *Mus spicilegus* and *Mus musculus musculus*. *Belgian Journal of Zoology*, 130, 115–120.

Singaravelan, N., Pavlicek, T., Beharav, A., Wakamatsu, K., Ito, S., Nevo, E. (2010). Spiny mice modulate eumelanin to pheomelanin ratio to achieve cryptic coloration in “Evolution Canyon,” Israel. *PLoS One*, 5(1), e8708. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008708>

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. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 246(2), 91–101. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2007.02.003>

Steppan, S.J., Schenk, J.J. (2017). Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS One*, 12(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183070>

Takahashi, L.K., Blanchard, R.J. (1982). Attack and defense in laboratory and wild norway and black rats. *Behavioural Processes*, 7, 49–62. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(82\)90052-3](https://doi.org/10.1016/0376-6357(82)90052-3)

Timm, R.M. (1994). Norway rats. *The Handbook: Prevention and Control of Wildlife Damage*, 5.

Thompson, S.M., Berkowitz, L.E., Clark, B.J. (2018). Behavioral and Neural Subsystems of Rodent Exploration. *Learning and Motivation*, 61, 3–15. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2017.03.009>

Tučková, V., Šumbera, R., Čížková, B. (2016). Alloparental behaviour in Sinai spiny mice *Acomys dimidiatus*: a case of misdirected parental care?. *Behavioral ecology and sociobiology*, 70(3), 437–447. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2065-7>

Turner, R.C., Midgley, J.J., Johnson, S.D. (2011). Evidence for rodent-pollination in *Erica hanekomii*. (Ericaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 166, 163–170. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01139.x>

- Von Den Driesch, A., Boessneck, J. (1983). A Roman cat skeleton from Quseir on the Red Sea Coast. *Journal of Archaeological Science*, 10(3), 205-211. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(83\)90003-1](https://doi.org/10.1016/0305-4403(83)90003-1)
- Von Lehmann, E. (1966). Ein Nachweis der Stachelmaus *Acomys cahirinus* in der Türkei. *Zool. Beit., NF*, 12, 465-467.
- Walsh, R.N., Cummins, R.A. (1976). The open-field test: a critical review. *Psychological bulletin*, 83(3), 482. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-2909.83.3.482>
- Wanas, H.A., Pickford, M., Mein, P., Soliman, H., Segalen, L. (2009). Late Miocene karst system at Sheikh Abdallah, between Bahariya and Farafra, Western Desert, Egypt: Implications for palaeoclimate and geomorphology. *Geologica Acta*, 7(4), 475–487. <https://doi.org/10.1344/105.000001450>
- \*Watson, J.S. (1961). Rats in New Zealand: a problem of interspecific competition. In *Proceedings of the 9th Pacific Science Congress* (Vol. 19, pp. 15-17).
- Weber, E.T., Hohn, V.M. (2005). Circadian activity rhythms in the spiny mouse, *Acomys cahirinus*. *Physiology and Behavior*, 86(4), 427–433. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2005.07.023>
- Weissbrod, L., Malkinson, D., Cucchi, T., Gadot, Y., Finkelstein, I., Bar-Oz, G. (2014). Ancient urban ecology reconstructed from archaeozoological remains of small mammals in the Near East. *PLoS ONE*, 9(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091795>
- Weissbrod, L., Marshall, F.B., Valla, F.R., Khalaily, H., Bar-Oz, G., Auffray, J.-C., Vigne, J.-D., Cucchi, T. (2017). Origins of house mice in ecological niches created by settled hunter-gatherers in the Levant 15,000 y ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(16), 4099-4104. <https://doi.org/10.1073/pnas.1619137114>
- Wilson, R.C., Vacek, T., Lanier, D.L., Dewsbury, D.A. (1976). Open-field behavior in muroid rodents. *Behavioral Biology*, 17(4), 495–506. [https://doi.org/10.1016/S0091-6773\(76\)90901-9](https://doi.org/10.1016/S0091-6773(76)90901-9)
- Winkler, A.J., Denys, C., Avery, D.M. (2010). Chapter Seventeen: Rodentia. pp. 276, 289 In: Werdelin, L., Sanders, W.J., (Eds.). *Cenozoic mammals of Africa*. University of California Press.
- Young, D.A.B. (1976). Breeding and fertility of the Egyptian spiny mouse, *Acomys cahirinus*: effect of different environments. *Laboratory animals*, 10(1), 15-24. <https://doi.org/10.1258/002367776780948961>
- Zoeller, K.C., Steenhuisen, S.L., Johnson, S.D., Midgley, J.J. (2016). New evidence for mammal pollination of *Protea* species (Proteaceae) based on remote-camera analysis. *Australian Journal of Botany*, 64(1), 1–7. <https://doi.org/10.1071/BT15111>
- 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. <https://doi.org/10.1037/com0000070>

## Přílohy

### A. Tabulky

Tabulka PT1: Testované populace.....	I
Tabulka PT2: Průměr – vertical test .....	II
Tabulka PT3: Směrodatná odchylka – vertical test .....	III
Tabulka PT4: Střední chyba průměru – vertical test .....	IV
Tabulka PT5: Průměr – hole board test.....	V
Tabulka PT6: Směrodatná odchylka – hole board test.....	VI
Tabulka PT7: Střední chyba průměru – hole board test .....	VII

### B. Obrázky

Obrázek PO1: Doba explorace na zemi, vertical test – boxplot .....	VIII
Obrázek PO2: Doba explorace na zemi, vertical test – průměr a CI .....	VIII
Obrázek PO3: Počet panáčků o stěnu, vertical test – boxplot .....	IX
Obrázek PO4: Počet panáčků o stěnu, vertical test – průměr a CI.....	IX
Obrázek PO5: Celková doba explorace, hole board test – boxplot.....	X
Obrázek PO6: Celková doba explorace, hole board test – průměr a CI .....	X

### C. Modely

Model PM1: GLS pro $PC_{1v}$ , vertical test .....	XI
Model PM2: GLS pro Doba explorace na zemi, vertical test.....	XII
Model PM3: GLS pro Počet panáčků o stěnu, vertical test .....	XIII
Model PM4: GLS pro $PC_{2HB}$ , hole board test.....	XIV
Model PM5: GLS pro Celková doba explorace, hole board test.....	XV

## Tabulka PT1: Testované populace

Tabulka PT1: Přehled testovaných populací v testu vertikální aktivity a v hole board testu. Sloupec 1 – název populace. Sloupec 2 – druhová příslušnost, tedy faktor fylogeneze. Sloupec 3 – habitat, tedy faktor ekologie; populace ze středomořského prostředí za sebou pravděpodobně mají fázi, ve které obývaly synantropní prostředí. Sloupec 4 – skupina, vysvětleno v textu, viz kapitola 2.2. Sloupec 5 a 6 – otestovaný počet jedinců v testu vertikální aktivity (V) a hole board testu (HB). Sloupec 7 – dostupné informace o původu zakladatelů testovaných populací. Sloupec 8 – GPS souřadnice lokality, na které byly zakladatelé testovaných populací odchyceni.

Populace	Druh	Prostředí	Skupina	Počet jedinců		Původ zakladatelů laboratorní populace	Geografický původ (GPS souřadnice)
				V	HB		
Cairo I.	<i>A. cahirinus</i>	synantropní	Commensal	30	37	Káhira, Egypt, laboratorní populace, Karlova Univerzita, Praha	N 30° 04', E 31° 16'
Cairo II.	<i>A. cahirinus</i>	synantropní	Commensal	22	17	Káhira, Egypt, chovná populace v ZOO Plzeň	–
Akakus	<i>A. cahirinus</i>	aridní	Cahirinus	8	–	pohoří Akakus, severozápadní Libye	N 25° 46', E 12° 10'
Chad	<i>A. cahirinus</i>	aridní	Cahirinus	25	18	pohoří Tibesti, severní Čad	–
Simbel	<i>A. cahirinus</i>	aridní	Cahirinus	27	46	archeologické naleziště Abú Simbel, jižní Egypt	N 22° 22', E 31° 38'
Cilicicus	<i>A. cilicicus</i>	středomořské	Mediterranean	35	30	oblast Silifke, kilíkijské pobřeží, jižní Turecko	N 36° 26', E 34° 06'
Minous	<i>A. minous</i>	středomořské	Mediterranean	5	5	Kréta, chovná populace v ZOO Plzeň	–
Hybrid	<i>A. nesiotus</i> <i>A. cilicicus</i>	středomořské	Mediterranean	31	30	vesnice Cinarli, severovýchodní Kypr (1 samec druhu <i>A. nesiotus</i> ) oblast Silifke, jižní Turecko (4 samice druhu <i>A. cilicicus</i> )	♂: N 35° 19', E 33° 47' ♀: N 36° 26', E 34° 06'
Iran	<i>A. dimidiatus</i>	aridní	Dimidiatus	26	40	pohoří Zagros, jižní Írán	N 28° 56', E 52° 32'
Israel	<i>A. dimidiatus</i>	aridní	Dimidiatus	39	24	Izrael, chovná populace v ZOO Bronx a následně ZOO Praha	–
Jordan	<i>A. dimidiatus</i>	aridní	Dimidiatus	10	10	Wadi Ramm, Jordánsko, chovná populace v ZOO Plzeň	N 29° 36', E 35° 24'
Kenya	<i>A. cf. percivali</i>	savany	Percivali	11	10	jihovýchodní břeh jezera Turkana, severní Keňa	–

## Tabulka PT2: Průměr – vertical test

Tabulka PT2: Popisné statistiky pozorovaných proměnných v testu vertikální aktivity – průměr. Sloupce 1 až 12 – průměr pro každou populaci zvlášť. Sloupec 13 – průměr pro všechny populace dohromady. Hodnoty průměrů byly spočítány z původních (tj. netransformovaných) hodnot každé proměnné. Proměnné 5 až 19 (doby a latence) byly měřeny v sekundách, celkový čas experimentu byl 10 minut, tj. 600 sekund.

	<i>Akakus</i>	<i>Cairo I.</i>	<i>Cairo II.</i>	<i>Chad</i>	<i>Cilicicus</i>	<i>Hybrid</i>	<i>Iran</i>	<i>Israel</i>	<i>Jordan</i>	<i>Kenya</i>	<i>Minous</i>	<i>Simbel</i>	<i>Total</i>
1  Celkový počet skoků	0,0	0,9	0,2	0,4	0,0	0,4	0,0	0,0	0,4	0,1	0,2	0,0	0,2
2  Počet panáčků o stěnu	42,9	23,1	19,4	44,3	32,3	34,6	49,0	32,1	44,5	71,5	48,8	28,4	35,4
3  Počet panáčků v prostoru	0,1	2,8	1,3	8,8	2,2	3,0	2,7	3,2	1,3	6,5	2,8	4,0	3,4
4  Celkový počet panáčků	43,0	25,9	20,7	53,0	34,4	37,7	51,7	35,3	45,8	78,1	51,6	32,5	38,8
5  Celková doba drbání	37,7	9,1	35,3	15,4	19,6	60,9	34,3	27,0	22,2	20,2	11,9	21,1	27,3
6  Celková doba strnutí	0,0	2,8	0,0	0,4	0,6	0,0	0,0	1,2	0,4	0,0	0,0	0,0	0,6
7  Doba sezení na zemi	203,6	184,7	143,2	51,4	178,7	146,5	53,5	164,0	133,2	30,1	46,6	67,0	126,0
8  Doba sezení na mřížce	19,6	55,1	163,5	22,6	39,0	27,5	28,0	36,7	26,0	4,6	48,2	91,8	49,7
9  Celková doba sezení	223,3	239,8	306,7	74,0	217,8	174,1	81,5	200,7	159,2	34,6	94,8	158,7	175,7
10  Doba explorace na zemi	259,8	191,6	112,9	345,2	239,7	230,4	303,5	216,3	230,6	411,3	312,9	209,2	241,0
11  Doba explorace na mřížce	26,0	136,5	123,2	130,6	75,4	100,7	118,1	104,7	148,8	61,5	130,9	175,8	114,3
12  Celková doba explorace	285,9	328,1	236,1	475,8	315,1	331,0	421,5	321,0	379,3	472,9	443,9	385,0	355,4
13  Celková doba u stěny	435,1	355,1	283,0	331,8	399,2	406,3	342,2	384,1	353,3	380,0	302,4	249,5	353,4
14  Celková doba v centru	66,1	30,3	8,5	80,1	38,9	31,4	49,1	23,2	32,6	81,7	69,0	47,7	40,9
15  Celková doba na mřížce	45,7	191,7	286,7	153,2	114,4	128,2	146,1	141,3	174,8	66,1	179,1	267,6	164,1
16  Latence skoku	600,0	484,9	526,4	580,3	600,0	457,3	600,0	600,0	553,5	564,2	492,5	600,0	557,7
17  Latence panáčkování	34,4	47,0	139,5	21,5	42,3	40,1	8,1	45,2	15,4	24,9	26,1	35,8	42,8
18  Latence šplhání po mřížce	429,7	38,1	199,1	129,6	243,2	88,3	54,8	154,5	81,8	223,2	171,1	109,0	141,1
19  Doba inaktivity v první minutě	8,6	5,2	28,8	6,2	12,0	13,4	0,5	7,6	8,9	1,4	0,6	9,3	9,4
Celkový počet testovaných jedinců	8	30	22	25	35	31	26	39	10	11	5	27	269

### Tabulka PT3: Směrodatná odchylka – vertical test

Tabulka PT3: Popisné statistiky pozorovaných proměnných v testu vertikální aktivity – směrodatná odchylka (SD). Sloupce 1 až 12 – SD pro každou populaci zvlášť. Sloupec 13 – SD pro všechny populace dohromady. Hodnoty SD byly spočítány z původních (tj. netransformovaných) hodnot každé proměnné. Proměnné 5 až 19 (doby a latence) byly měřeny v sekundách, celkový čas experimentu byl 10 minut, tj. 600 sekund.

	<i>Akakus</i>	<i>Cairo I.</i>	<i>Cairo II.</i>	<i>Chad</i>	<i>Cilicicus</i>	<i>Hybrid</i>	<i>Iran</i>	<i>Israel</i>	<i>Jordan</i>	<i>Kenya</i>	<i>Minous</i>	<i>Simbel</i>	<i>Total</i>
1  Celkový počet skoků	0,0	1,5	0,7	1,7	0,0	0,8	0,0	0,0	0,8	0,3	0,4	0,0	0,9
2  Počet panáčků o stěnu	20,1	10,2	19,7	21,3	18,4	19,6	18,0	16,8	16,1	20,3	13,7	17,1	20,9
3  Počet panáčků v prostoru	0,4	3,1	2,3	7,8	3,1	4,9	2,9	3,7	1,5	6,1	4,1	6,0	4,8
4  Celkový počet panáčků	20,1	11,4	21,0	24,1	19,8	22,1	19,3	18,7	17,0	20,5	16,5	21,5	23,1
5  Celková doba drbání	7,6	10,9	46,3	15,8	27,6	47,4	22,0	27,3	15,4	14,1	10,4	22,4	31,4
6  Celková doba strnutí	0,0	15,2	0,0	1,8	3,3	0,0	0,0	4,5	1,2	0,0	0,0	0,0	5,5
7  Doba sezení na zemi	108,3	126,2	173,6	71,3	126,8	123,1	45,3	146,6	121,8	53,2	37,1	100,9	128,5
8  Doba sezení na mřížce	45,2	127,4	201,6	46,3	91,2	62,8	59,9	96,9	22,3	7,5	48,8	107,7	105,4
9  Celková doba sezení	101,6	125,3	183,8	91,6	114,4	130,4	59,6	142,6	115,0	58,0	77,7	118,2	138,7
10  Doba explorace na zemi	83,0	81,9	105,3	117,6	101,5	92,2	60,9	92,9	74,0	70,9	92,0	98,5	113,1
11  Doba explorace na mřížce	29,6	72,3	121,4	81,5	71,5	63,8	62,2	80,7	69,0	34,5	71,9	85,0	82,5
12  Celková doba explorace	79,5	125,8	166,7	89,8	107,1	124,8	50,5	119,6	112,9	50,6	69,4	105,8	128,0
13  Celková doba u stěny	86,6	138,7	212,9	83,1	138,0	100,6	88,5	144,0	98,7	53,3	55,6	122,1	134,7
14  Celková doba v centru	62,0	26,1	9,8	45,3	68,9	19,9	25,7	16,2	14,5	27,4	38,2	40,3	41,7
15  Celková doba na mřížce	64,6	146,8	223,8	101,5	143,3	99,2	105,4	149,9	85,8	39,7	91,1	155,5	147,6
16  Latence skoku	0,0	180,7	191,3	81,2	0,0	253,4	0,0	0,0	103,8	118,9	240,3	0,0	137,1
17  Latence panáčkování	64,5	114,7	218,1	17,3	99,2	107,0	6,4	131,6	10,5	32,9	22,7	114,4	112,2
18  Latence šplhání po mřížce	155,5	64,6	221,1	148,7	226,4	149,7	95,4	202,2	84,7	154,4	114,4	148,6	181,5
19  Doba inaktivity v první minutě	18,4	14,9	19,1	11,6	12,0	17,1	1,9	14,0	9,2	4,7	0,6	17,2	15,3
Celkový počet testovaných jedinců	8	30	22	25	35	31	26	39	10	11	5	27	269

#### Tabulka PT4: Střední chyba průměru – vertical test

Tabulka PT4: Popisné statistiky pozorovaných proměnných v testu vertikální aktivity – střední chyba průměru (SE). Sloupce 1 až 12 – SE pro každou populaci zvlášť. Sloupec 13 – SE pro všechny populace dohromady. Hodnoty SE byly spočítány z původních (tj. netransformovaných) hodnot každé proměnné. Proměnné 5 až 19 (doby a latence) byly měřeny v sekundách, celkový čas experimentu byl 10 minut, tj. 600 sekund.

	<i>Akakus</i>	<i>Cairo I.</i>	<i>Cairo II.</i>	<i>Chad</i>	<i>Cilicicus</i>	<i>Hybrid</i>	<i>Iran</i>	<i>Israel</i>	<i>Jordan</i>	<i>Kenya</i>	<i>Minous</i>	<i>Simbel</i>	<i>Total</i>
1  Celkový počet skoků	0,0	0,3	0,1	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0	0,3	0,1	0,2	0,0	0,1
2  Počet panáčků o stěnu	7,1	1,9	4,2	4,3	3,1	3,5	3,5	2,7	5,1	6,1	6,1	3,3	1,3
3  Počet panáčků v prostoru	0,1	0,6	0,5	1,6	0,5	0,9	0,6	0,6	0,5	1,8	1,8	1,2	0,3
4  Celkový počet panáčků	7,1	2,1	4,5	4,8	3,3	4,0	3,8	3,0	5,4	6,2	7,4	4,1	1,4
5  Celková doba drbání	2,7	2,0	9,9	3,2	4,7	8,5	4,3	4,4	4,9	4,3	4,6	4,3	1,9
6  Celková doba strnutí	0,0	2,8	0,0	0,4	0,6	0,0	0,0	0,7	0,4	0,0	0,0	0,0	0,3
7  Doba sezení na zemi	38,3	23,0	37,0	14,3	21,4	22,1	8,9	23,5	38,5	16,0	16,6	19,4	7,8
8  Doba sezení na mřížce	16,0	23,3	43,0	9,3	15,4	11,3	11,8	15,5	7,1	2,3	21,8	20,7	6,4
9  Celková doba sezení	35,9	22,9	39,2	18,3	19,3	23,4	11,7	22,8	36,4	17,5	34,7	22,7	8,5
10  Doba explorace na zemi	29,4	15,0	22,5	23,5	17,2	16,6	11,9	14,9	23,4	21,4	41,1	19,0	6,9
11  Doba explorace na mřížce	10,5	13,2	25,9	16,3	12,1	11,4	12,2	12,9	21,8	10,4	32,1	16,4	5,0
12  Celková doba explorace	28,1	23,0	35,5	18,0	18,1	22,4	9,9	19,2	35,7	15,2	31,0	20,4	7,8
13  Celková doba u stěny	30,6	25,3	45,4	16,6	23,3	18,1	17,3	23,1	31,2	16,1	24,9	23,5	8,2
14  Celková doba v centru	21,9	4,8	2,1	9,1	11,6	3,6	5,0	2,6	4,6	8,3	17,1	7,8	2,5
15  Celková doba na mřížce	22,8	26,8	47,7	20,3	24,2	17,8	20,7	24,0	27,1	12,0	40,7	29,9	9,0
16  Latence skoku	0,0	33,0	40,8	16,2	0,0	45,5	0,0	0,0	32,8	35,8	107,5	0,0	8,4
17  Latence panáčkování	22,8	20,9	46,5	3,5	16,8	19,2	1,3	21,1	3,3	9,9	10,1	22,0	6,8
18  Latence šplhání po mřížce	55,0	11,8	47,1	29,7	38,3	26,9	18,7	32,4	26,8	46,6	51,2	28,6	11,0
19  Doba inaktivity v první minutě	6,5	2,7	4,1	2,3	2,0	3,1	0,4	2,2	2,9	1,4	0,2	3,3	0,9
Celkový počet testovaných jedinců	8	30	22	25	35	31	26	39	10	11	5	27	269



## Tabulka PT5: Průměr – hole board test

Tabulka PT5: Popisné statistiky pozorovaných proměnných v hole board testu – průměr. Sloupce 1 až 11 – průměr pro každou populaci zvlášť. Sloupec 12 – průměr pro všechny populace dohromady. Hodnoty průměrů byly spočítány z původních (tj. netransformovaných) hodnot každé proměnné. Proměnné 6 až 15 (doby a latence) byly měřeny v sekundách, celkový čas experimentu byl 10 minut, tj. 600 sekund.

	<i>Cairo I.</i>	<i>Cairo II.</i>	<i>Chad</i>	<i>Cilicicus</i>	<i>Hybrid</i>	<i>Iran</i>	<i>Israel</i>	<i>Jordan</i>	<i>Kenya</i>	<i>Minous</i>	<i>Simbel</i>	<i>Total</i>
1  Celkový počet skoků	1,6	2,4	4,2	0,0	0,6	0,1	0,4	1,3	0,5	0,2	0,2	0,8
2  Počet panáčků o stěnu	33,5	50,9	68,9	39,6	43,7	38,1	38,6	39,0	14,3	63,6	34,8	40,2
3  Počet panáčků v prostoru	4,1	20,6	9,9	4,2	2,6	5,6	4,4	2,1	2,9	5,6	5,1	5,7
4  Celkový počet panáčků	37,5	71,5	78,8	43,8	46,3	43,7	43,0	41,1	17,2	69,2	39,9	45,9
5  Celkový zanoření hlavy do díry	36,2	81,1	93,9	50,5	54,0	59,7	54,1	100,2	72,8	106,6	50,2	59,2
6  Celková doba drbání	21,1	61,8	8,6	18,8	31,3	13,2	18,7	35,7	14,6	30,8	9,5	20,8
7  Celková doba strnutí	0,2	12,4	0,5	3,4	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	1,3
8  Celková doba sezení	233,6	113,7	83,7	109,6	133,5	134,2	134,1	66,8	123,7	36,2	152,4	138,8
9  Celková doba explorace	248,7	242,7	370,4	344,9	307,5	365,7	328,2	315,9	347,4	336,3	306,9	316,5
10  Celková doba imobility	254,9	187,9	92,8	131,8	164,8	147,5	152,8	103,3	138,3	67,0	161,9	160,9
11  Celková doba u stěny	498,4	390,2	417,8	405,4	455,4	445,1	434,6	380,4	395,5	397,6	449,3	438,5
12  Celková doba v centru	101,2	208,9	180,9	194,5	144,4	154,9	165,3	219,0	204,4	202,3	150,6	161,3
13  Latence skoku	462,4	396,4	363,0	584,0	523,7	579,3	501,6	347,5	517,9	586,8	577,3	513,0
14  Latence panáčkování	20,8	17,4	37,6	61,3	21,0	11,3	23,4	32,2	95,7	14,7	29,9	29,8
15  Latence zanoření hlavy do díry	41,4	35,7	24,9	21,4	31,8	34,9	23,7	10,5	33,2	10,5	13,9	27,3
Celkový počet testovaných jedinců	37	17	18	30	30	40	24	10	10	5	46	267

## Tabulka PT6: Směrodatná odchylka – hole board test

Tabulka PT6: Popisné statistiky pozorovaných proměnných v hole board testu – směrodatná odchylka (SD). Sloupce 1 až 11 – SD pro každou populaci zvlášť. Sloupec 12 – SD pro všechny populace dohromady. Hodnoty SD byly spočítány z původních (tj. netransformovaných) hodnot každé proměnné. Proměnné 6 až 15 (doby a latence) byly měřeny v sekundách, celkový čas experimentu byl 10 minut, tj. 600 sekund.

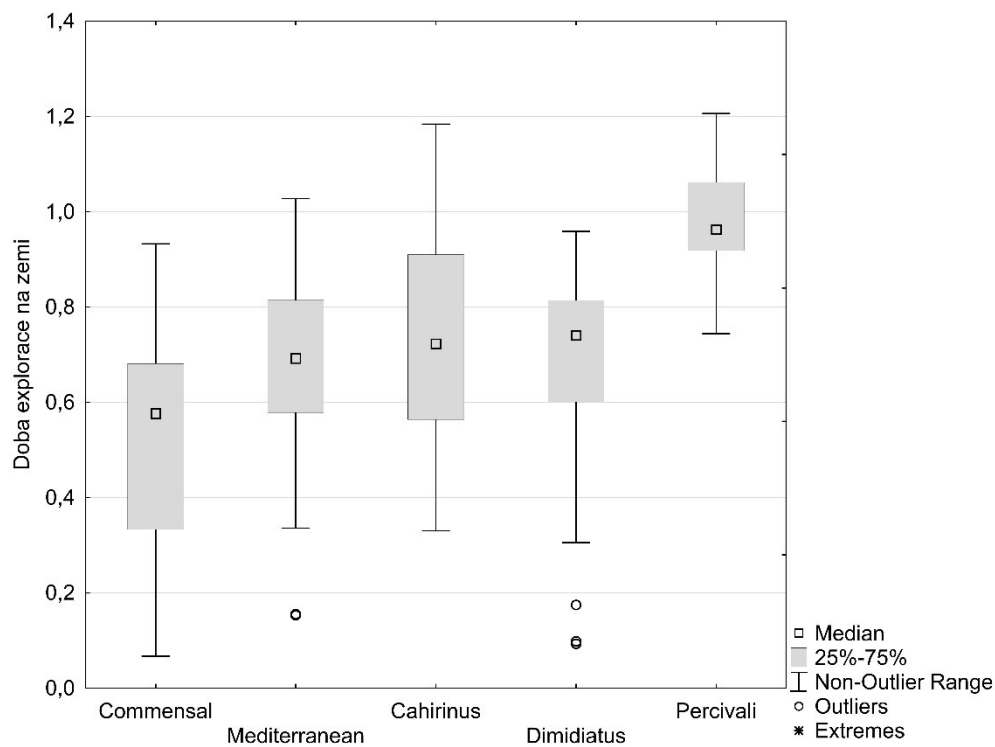
	<i>Cairo I.</i>	<i>Cairo II.</i>	<i>Chad</i>	<i>Cilicicus</i>	<i>Hybrid</i>	<i>Iran</i>	<i>Israel</i>	<i>Jordan</i>	<i>Kenya</i>	<i>Minous</i>	<i>Simbel</i>	<i>Total</i>
1  Celkový počet skoků	4,8	4,8	7,2	0,2	1,4	0,2	0,9	0,9	0,8	0,4	0,8	3,1
2  Počet panáčků o stěnu	13,6	31,0	34,6	19,3	18,6	13,5	23,7	9,6	9,6	21,8	17,5	22,1
3  Počet panáčků v prostoru	3,6	15,2	9,0	4,2	4,5	4,5	5,0	2,4	3,6	6,4	5,1	7,3
4  Celkový počet panáčků	15,8	36,4	36,1	21,3	21,0	15,9	24,6	10,8	11,7	26,5	20,3	25,5
5  Celkový zanoření hlavy do díry	15,9	38,1	44,9	20,5	24,0	17,8	20,7	26,3	31,9	17,1	20,8	30,1
6  Celková doba drbání	20,8	44,7	6,9	17,3	30,6	12,3	24,0	45,4	15,8	14,1	14,3	26,0
7  Celková doba strnutí	0,8	34,5	1,9	12,9	0,0	0,0	0,0	2,00	0,0	0,0	0,0	10,0
8  Celková doba sezení	107,7	109,2	108,7	88,4	104,1	64,2	77,0	47,0	67,9	27,4	125,9	105,6
9  Celková doba explorace	77,6	80,8	100,5	85,9	72,3	58,1	65,9	57,2	56,6	16,2	94,3	86,9
10  Celková doba imobility	105,4	135,5	111,2	92,4	104,2	63,8	92,3	83,7	75,7	40,8	130,5	110,5
11  Celková doba u stěny	47,2	100,0	53,2	57,8	56,5	62,2	58,2	75,4	60,9	42,0	81,7	72,2
12  Celková doba v centru	47,0	99,9	53,1	57,8	56,4	62,2	58,2	75,4	61,0	42,0	81,7	72,2
13  Latence skoku	212,0	254,6	161,6	87,4	156,2	92,7	184,2	198,2	157,7	29,6	87,3	169,3
14  Latence panáčkování	25,9	22,0	39,6	72,7	22,3	8,6	28,8	24,6	180,2	18,2	87,4	61,1
15  Latence zanoření hlavy do díry	89,1	44,9	41,1	22,2	24,8	19,3	14,8	9,9	37,9	15,3	14,8	41,1
Celkový počet testovaných jedinců	37	17	18	30	30	40	24	10	10	5	46	267

### Tabulka PT7: Střední chyba průměru – hole board test

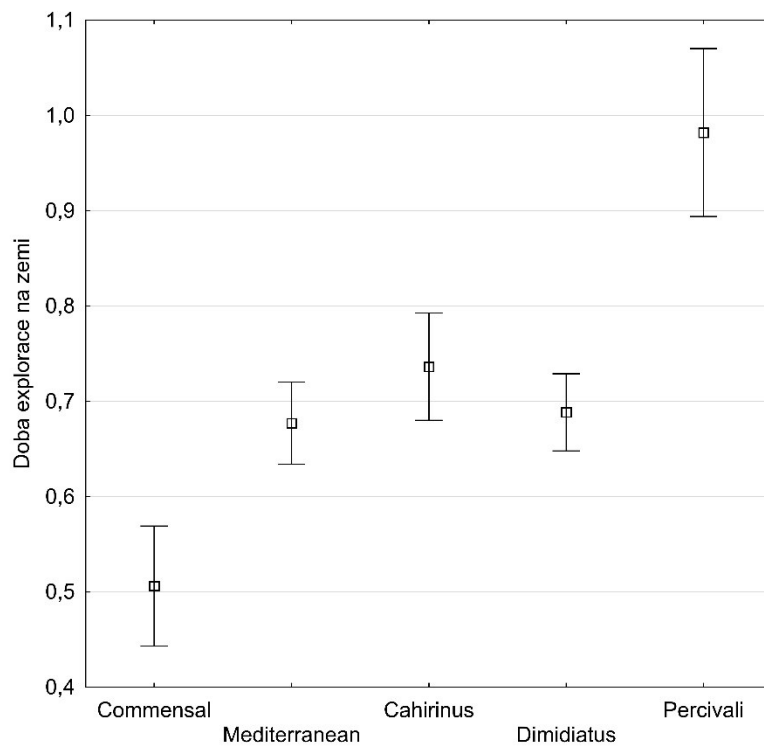
Tabulka PT7: Popisné statistiky pozorovaných proměnných v hole board testu – střední chyba průměru (SE). Sloupce 1 až 11 – SE pro každou populaci zvlášť. Sloupec 12 – SE pro všechny populace dohromady. Hodnoty SE byly spočítány z původních (tj. netransformovaných) hodnot každé proměnné. Proměnné 6 až 15 (doby a latence) byly měřeny v sekundách, celkový čas experimentu byl 10 minut, tj. 600 sekund.

	<i>Cairo I.</i>	<i>Cairo II.</i>	<i>Chad</i>	<i>Cilicicus</i>	<i>Hybrid</i>	<i>Iran</i>	<i>Israel</i>	<i>Jordan</i>	<i>Kenya</i>	<i>Minous</i>	<i>Simbel</i>	<i>Total</i>
1  Celkový počet skoků	0,8	1,2	1,7	0,0	0,2	0,0	0,2	0,3	0,3	0,2	0,1	0,2
2  Počet panáčků o stěnu	2,2	7,5	8,2	3,5	3,4	2,1	4,8	3,0	3,0	9,8	2,6	1,4
3  Počet panáčků v prostoru	0,6	3,7	2,1	0,8	0,8	0,7	1,0	0,8	1,1	2,9	0,8	0,4
4  Celkový počet panáčků	2,6	8,8	8,5	3,9	3,8	2,5	5,0	3,4	3,7	11,8	3,0	1,6
5  Celkový zanoření hlavy do díry	2,6	9,2	10,6	3,7	4,4	2,8	4,2	8,3	10,1	7,6	3,1	1,8
6  Celková doba drbání	3,4	10,8	1,6	3,2	5,6	1,9	4,9	14,4	5,0	6,3	2,1	1,6
7  Celková doba strnutí	0,1	8,4	0,4	2,4	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,6
8  Celková doba sezení	17,7	26,5	25,6	16,1	19,0	10,2	15,7	14,9	21,5	12,3	18,6	6,5
9  Celková doba explorace	12,8	19,6	23,7	15,7	13,2	9,2	13,5	18,1	17,9	7,2	13,9	5,3
10  Celková doba imobility	17,3	32,9	26,2	16,9	19,0	10,1	18,8	26,5	23,9	18,2	19,2	6,8
11  Celková doba u stěny	7,8	24,3	12,5	10,6	10,3	9,8	11,9	23,8	19,2	18,8	12,0	4,4
12  Celková doba centru	7,7	24,2	12,5	10,5	10,3	9,8	11,9	23,8	19,3	18,8	12,0	4,4
13  Latence skoku	34,9	61,7	38,1	16,0	28,5	14,7	37,6	62,7	49,9	13,2	12,9	10,4
14  Latence panáčkování	4,2	5,4	9,3	13,3	4,1	1,4	5,9	7,8	57,0	8,2	12,9	3,7
15  Latence zanoření hlavy do díry	14,7	10,9	9,7	4,1	4,5	3,1	3,0	3,1	12,0	6,9	2,2	2,5
Celkový počet testovaných jedinců	37	17	18	30	30	40	24	10	10	5	46	267

Obrázek PO1-2: Doba explorační na zemi, vertical test

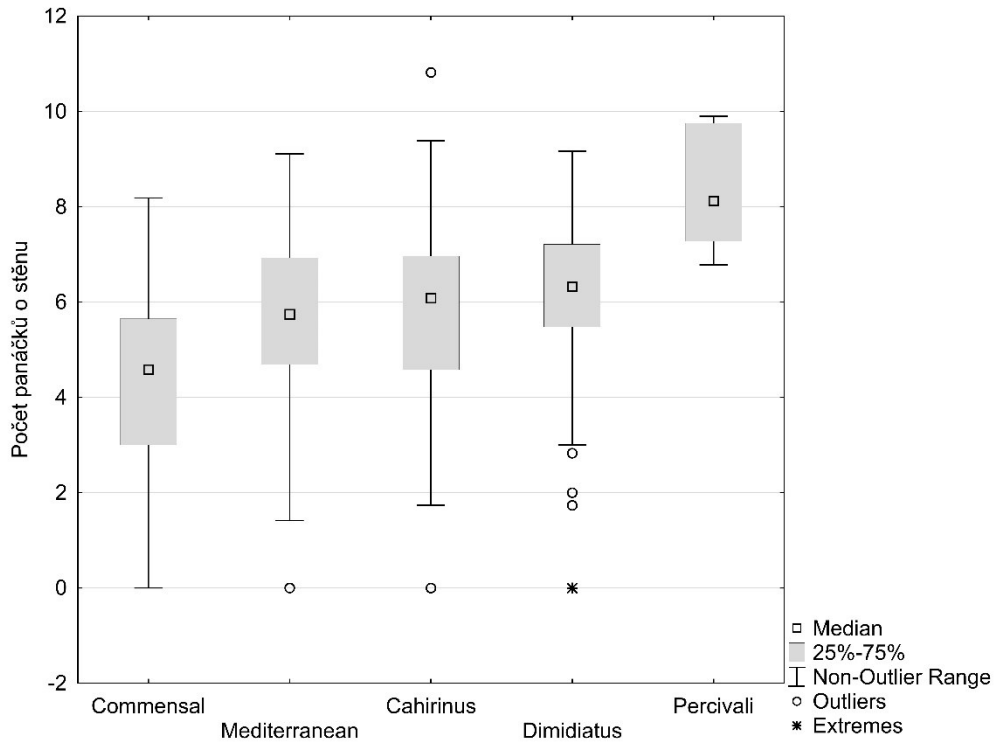


Obrázek PO1: Boxplot Doby explorační na zemi pro všech pět studovaných skupin, vertical test. Graf byl získán z transformovaných hodnot.

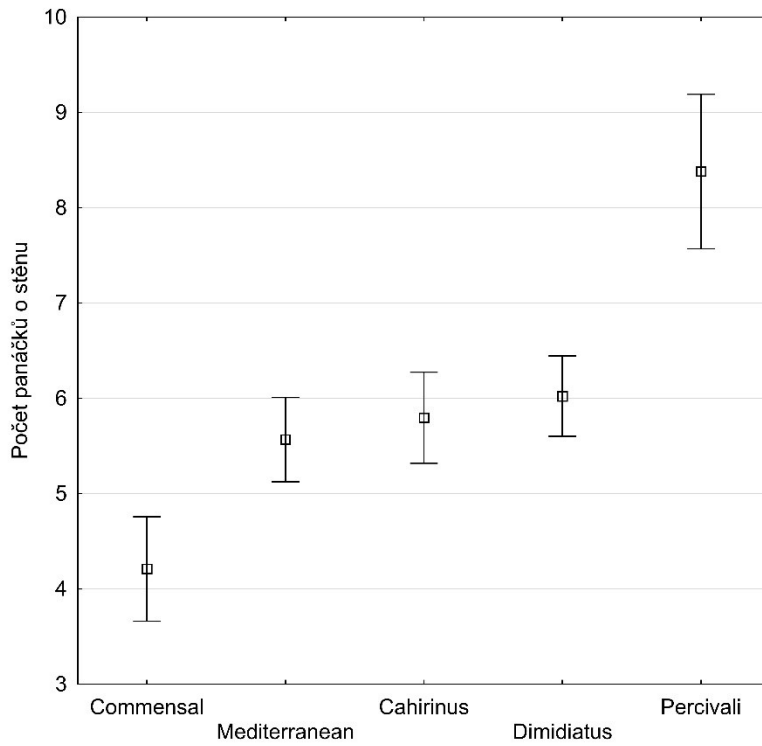


Obrázek PO2: Průměr a 0,95 konfidenční interval Doby explorační na zemi pro všech pět studovaných skupin, vertical test. Graf byl získán z transformovaných hodnot.

Obrázek PO3-4: Počet panáčků o stěnu, vertical test

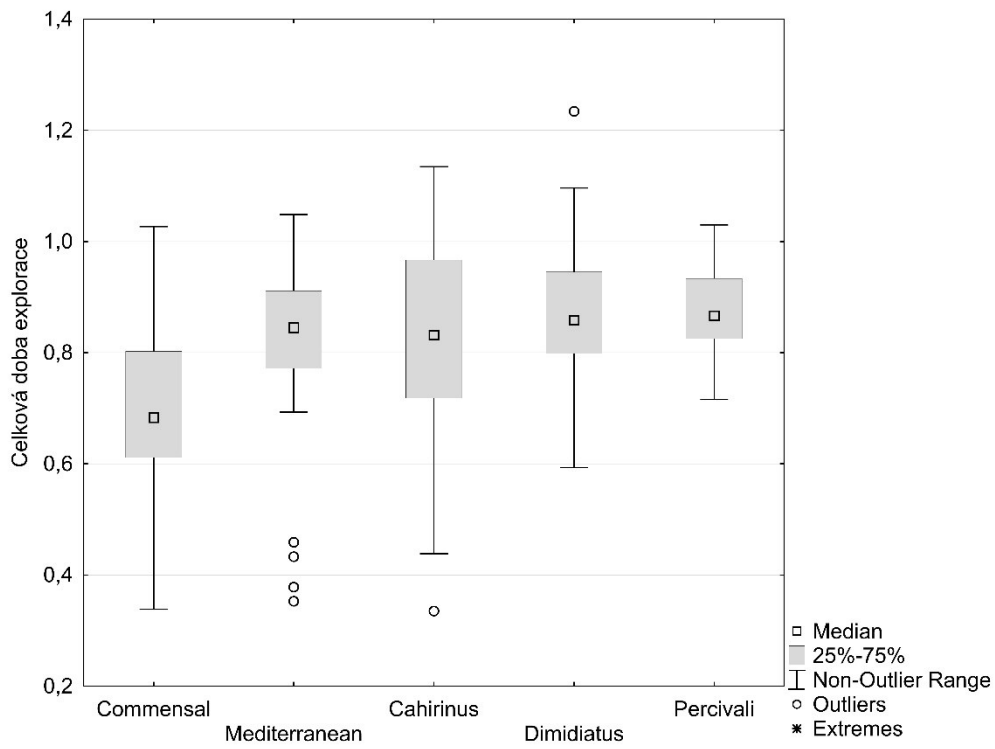


Obrázek PO3: Boxplot Počtu panáčků o stěnu pro všech pět studovaných skupin, vertical test. Graf byl získán z transformovaných hodnot.

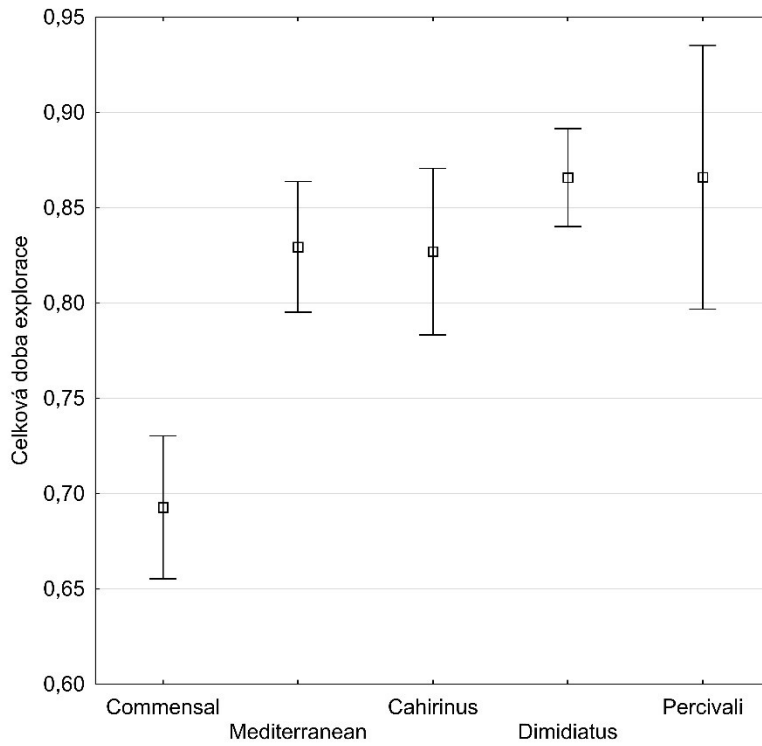


Obrázek PO4: Průměr a 0,95 konfidenční interval Počtu panáčků o stěny pro všech pět studovaných skupin, vertical test. Graf byl získán z transformovaných hodnot.

Obrázek PO5-6: Celková doba explorační, hole board test



Obrázek PO5: Boxplot Celková doba explorační pro všech pět studovaných skupin, hole board test. Graf byl získán z transformovaných hodnot.



Obrázek PO6: Průměr a 0,95 konfidenční interval Celková doba explorační pro všech pět studovaných skupin, hole board test. Graf byl získán z transformovaných hodnot.

Model PM1: GLS pro PC1v, vertical test

```

> m1 <- gls(PC1V ~ Group*Sex)
> anova(m1)
Denom. DF: 250
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1  0.000000  1.0000
Group          3 11.532366 <.0001
Sex           1  2.829061  0.0938
Group:Sex     3  0.052095  0.9843
> m1 <- gls(PC1V ~ Group+Sex)
> anova(m1)
Denom. DF: 253
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1  0.000000  1.000
Group          3 11.663464 <.0001
Sex           1  2.861221  0.092
> m1 <- gls(PC1V ~ Group)
> anova(m1)
Denom. DF: 254
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1  0.000000  1
Group          3 11.57862  <.0001
> m2 <- update(m1, cor=corCompSymm(form=~1|Population))
> anova(m1, m2)
  Model df      AIC      BIC    logLik  Test  L.Ratio p-value
m1     1  5 991.5906 1009.2773 -490.7953
m2     2  6 969.6886  990.9126 -478.8443 1 vs 2 23.90205 <.0001
> summary(m2)
Generalized least squares fit by REML
  Model: PC1V ~ Group
  Data: NULL
      AIC      BIC    logLik
969.6886 990.9126 -478.8443

Correlation Structure: Compound symmetry
  Formula: ~1 | Population
  Parameter estimate(s):
      Rho
0.1912903

Coefficients:
              Value Std. Error  t-value p-value
(Intercept) -1.232038  0.5596967 -2.201260  0.0286
GroupMediterranean  1.385302  0.7385550  1.875692  0.0618
GroupCahirinus     1.711433  0.7345610  2.329872  0.0206
GroupDimidiatus    1.632045  0.7288541  2.239193  0.0260

Correlation:
              (Intr) GrpMdt GrpChr
GroupMediterranean -0.758
GroupCahirinus     -0.762  0.577
GroupDimidiatus    -0.768  0.582  0.585

Standardized residuals:
      Min      Q1      Med      Q3      Max
-2.8702802 -0.6044667  0.2090087  0.6888124  1.9092624

Residual standard error: 1.676006
Degrees of freedom: 258 total; 254 residual

```

Model PM2: GLS pro Doba explorace na zemi, vertical test

```

> m3 <- gls(arsinSD_ExplGround ~ Group*Sex)
> anova(m3)
Denom. DF: 250
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 2829.0563 <.0001
Group           3  13.9539 <.0001
Sex            1   1.9937 0.1592
Group:Sex       3   0.2528 0.8593
> m3 <- gls(arsinSD_ExplGround ~ Group+Sex)
> anova(m3)
Denom. DF: 253
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 2854.3474 <.0001
Group           3  14.0787 <.0001
Sex            1   2.0116 0.1573
> m3 <- gls(arsinSD_ExplGround ~ Group)
> anova(m3)
Denom. DF: 254
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 2843.0249 <.0001
Group           3  14.0228 <.0001
> m4 <- update(m3, cor=corCompSymm(form=~1|Population))
> anova(m3, m4)
      Model df      AIC      BIC  logLik  Test  L.Ratio p-value
m3      1  5 -73.39314 -55.70646 41.69657
m4      2  6 -100.70701 -79.48301 56.35351 1 vs 2 29.31388 <.0001
> summary(m4)
Generalized least squares fit by REML
Model: arsinSD_ExplGround ~ Group
Data: NULL
      AIC      BIC  logLik
-100.707 -79.48301 56.35351

Correlation Structure: Compound symmetry
Formula: ~1 | Population
Parameter estimate(s):
      Rho
0.2220467

Coefficients:
      Value Std.Error t-value p-value
(Intercept) 0.4932204 0.07368831 6.693333 0.0000
GroupMediterranean 0.2082288 0.09703135 2.145995 0.0328
GroupCahirinus 0.2427495 0.09651016 2.515274 0.0125
GroupDimidiatus 0.2012500 0.09586051 2.099404 0.0368

Correlation:
      (Intr) GrpMdt GrpChr
GroupMediterranean -0.759
GroupCahirinus -0.764 0.580
GroupDimidiatus -0.769 0.584 0.587

Standardized residuals:
      Min      Q1      Med      Q3      Max
-2.89971860 -0.61294565 0.09677727 0.64536938 2.15940389

Residual standard error: 0.2073444
Degrees of freedom: 258 total; 254 residual

```



Model PM3: GLS pro Počet panáčků o stěnu, vertical test

```

> m5 <- gls(SqrN_RearWall ~ Group*Sex)
> anova(m5)
Denom. DF: 250
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 2200.3257 <.0001
Group           3  10.6459 <.0001
Sex             1   3.3820 0.0671
Group:Sex       3   0.2428 0.8664
> m5 <- gls(SqrN_RearWall ~ Group+Sex)
> anova(m5)
Denom. DF: 253
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 2220.2619 <.0001
Group           3  10.7423 <.0001
Sex             1   3.4126 0.0659
> m5 <- gls(SqrN_RearWall ~ Group)
> anova(m5)
Denom. DF: 254
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 2199.3713 <.0001
Group           3  10.6412 <.0001
> m6 <- update(m5, cor=corCompSymm(form=~1|Population))
> anova(m5, m6)
      Model df      AIC      BIC    logLik  Test  L.Ratio p-value
m5      1  5 1067.234 1084.920 -528.6169
m6      2  6 1056.928 1078.152 -522.4641 1 vs 2 12.30563 5e-04
> summary(m6)
Generalized least squares fit by REML
Model: SqrN_RearWall ~ Group
Data: NULL
      AIC      BIC    logLik
1056.928 1078.152 -522.4641

Correlation Structure: Compound symmetry
Formula: ~1 | Population
Parameter estimate(s):
      Rho
0.1271967

Coefficients:
      Value Std.Error t-value p-value
(Intercept)  4.150520 0.5469296 7.588765 0.0000
GroupMediterranean 1.616289 0.7253916 2.228161 0.0267
GroupCahirinus 1.748842 0.7221426 2.421740 0.0161
GroupDimidiatus 2.043898 0.7142216 2.861714 0.0046

Correlation:
      (Intr) GrpMdt GrpChr
GroupMediterranean -0.754
GroupCahirinus -0.757 0.571
GroupDimidiatus -0.766 0.577 0.580

Standardized residuals:
      Min      Q1      Med      Q3      Max
-3.21747231 -0.55909475 0.08639715 0.58740431 2.55411421

Residual standard error: 1.925244
Degrees of freedom: 258 total; 254 residual

```

Model PM4: GLS pro PC2<sub>HB</sub>, hole board test

```

> m7 <- gls(PC2HB ~ Group*Sex)
> anova(m7)
Denom. DF: 249
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1  0.000000  1.0000
Group           3 18.167053 <.0001
Sex             1  0.077229  0.7813
Group:Sex       3  1.421706  0.2369
> m7 <- gls(PC2HB ~ Group+Sex)
> anova(m7)
Denom. DF: 252
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1  0.000000  1.0000
Group           3 18.076305 <.0001
Sex             1  0.076844  0.7818
> m7 <- gls(PC2HB ~ Group)
> anova(m7)
Denom. DF: 253
      numDF F-value p-value
(Intercept)    1  0.0000    1
Group           3 18.1425 <.0001
> m8 <- update(m7, cor=corCompSymm(form=~1|Population))
> anova(m7, m8)
  Model df      AIC      BIC    logLik  Test  L.Ratio p-value
m7     1  5 766.6719 784.3389 -378.3360
m8     2  6 713.8151 735.0154 -350.9076 1 vs 2 54.85682 <.0001
> summary(m8)
Generalized least squares fit by REML
Model: PC2HB ~ Group
Data: NULL
      AIC      BIC    logLik
713.8151 735.0154 -350.9076

Correlation Structure: Compound symmetry
Formula: ~1 | Population
Parameter estimate(s):
  Rho
0.3838182

Coefficients:
              Value Std.Error  t-value p-value
(Intercept)  1.303699 0.5243967  2.486093  0.0136
GroupMediterranean -1.330517 0.6847417 -1.943093  0.0531
GroupCahirinus    -1.529080 0.7404015 -2.065204  0.0399
GroupDimidiatus   -1.419636 0.6793343 -2.089746  0.0376

Correlation:
              (Intr) GrpMdt GrpChr
GroupMediterranean -0.766
GroupCahirinus     -0.708  0.542
GroupDimidiatus    -0.772  0.591  0.547

Standardized residuals:
      Min      Q1      Med      Q3      Max
-2.2528584 -0.8025462 -0.1842069  0.3781353  5.0874569

Residual standard error: 1.158151
Degrees of freedom: 257 total; 253 residual

```

Model PM5: GLS pro Celková doba explorace, hole board test

```

> m9 <- gls(arsinSD_ExpAll ~ Group*Sex)
> anova(m9)
Denom. DF: 249
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 8446.854 <.0001
Group           3  16.935 <.0001
Sex             1   0.639 0.4247
Group:Sex       3   0.938 0.4230
> m9 <- gls(arsinSD_ExpAll ~ Group+Sex)
> anova(m9)
Denom. DF: 252
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 8453.128 <.0001
Group           3  16.948 <.0001
Sex             1   0.640 0.4245
> m9 <- gls(arsinSD_ExpAll ~ Group)
> anova(m9)
Denom. DF: 253
      numDF  F-value p-value
(Intercept)    1 8465.180 <.0001
Group           3  16.972 <.0001
> m10 <- update(m9, cor=corCompSymm(form=~1|Population))
> anova(m9, m10)
      Model df      AIC      BIC  logLik  Test  L.Ratio p-value
m9      1  5 -245.7996 -228.1327 127.8998
m10     2  6 -249.3538 -228.1534 130.6769 1 vs 2 5.554158 0.0184
> summary(m10)
Generalized least squares fit by REML
Model: arsinSD_ExpAll ~ Group
Data: NULL
      AIC      BIC  logLik
-249.3538 -228.1534 130.6769

Correlation Structure: Compound symmetry
Formula: ~1 | Population
Parameter estimate(s):
      Rho
0.0767418

Coefficients:
      Value Std.Error  t-value p-value
(Intercept)  0.6912387 0.03438467 20.103106 0.0000
GroupMediterranean 0.1398816 0.04585800  3.050321 0.0025
GroupCahirinus    0.1526996 0.04817230  3.169864 0.0017
GroupDimidiatus   0.1635659 0.04495807  3.638189 0.0003

Correlation:
      (Intr) GrpMdt GrpChr
GroupMediterranean -0.750
GroupCahirinus     -0.714 0.535
GroupDimidiatus    -0.765 0.573 0.546

Standardized residuals:
      Min      Q1      Med      Q3      Max
-3.53910481 -0.50969613 0.02448569 0.65652420 2.63937488

Residual standard error: 0.1436932
Degrees of freedom: 257 total; 253 residual

```