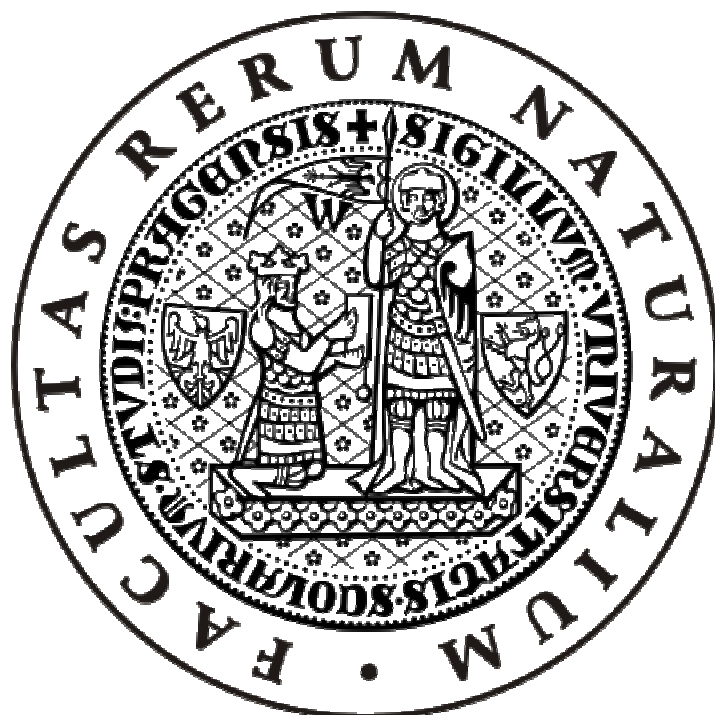


Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie
Biologie
EKOEVO



Lucie Obstová

Chemická komunikace u myšic rodu *Apodemus*

Chemical communication in field mice of the genus *Apodemus*

Bakalářská práce

Praha 2012

Vedoucí práce: doc. Mgr. Pavel Stopka Ph.D.

Prohlášení:

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

V Praze, 11. 5. 2012

Podpis

Poděkování

Mé poděkování patří hlavně panu docentu Pavlu Stopkovi za odborné rady během zpracování práce. Samozřejmě děkuji i své rodině a nejbližším za velkou podporu během celého studia.

OBSAH

Abstrakt	6
Úvod a cíle	7
1. Olfaktorický smysl.....	8
1.1 Odoranty	8
1.2 Feromony.....	8
1.3 Hlavní a vedlejší olfaktorický systém	9
1.3.1 Hlavní olfaktorický systém	9
1.3.1.1 Olfaktorické receptory.....	9
1.3.2 Vedlejší olfaktorický systém.....	10
1.3.2.1 Vomeronasální orgán.....	10
1.3.2.2 Vomeronasální receptory.....	10
1.4 Čichová signalizace u hlodavců	11
1.4.1 MUPs – hlavní močové proteiny	11
1.4.2 MHC – hlavní histokompatibilní komplex	12
1.4.3 Proteiny ABP.....	13
2. Chemická komunikace u myšic rodu <i>Apodemus</i>	14
3. Kaudální orgán.....	15
3.1 Vznik kaudálního orgánu.....	15
3.2 Kaudální orgán u čtyř druhů <i>Apodemus</i>	16
3.3 Sekret z orgánu	17
3.4 Pohlaví a věk	17
3.5 Sezónnost.....	17

3.6	Druh a populační příslušnost	18
3.7	Mazová žláza Jezevce evropského (<i>Meles meles</i>)	19
4.	Možné funkce kaudálního orgánu	21
4.1	Teritorialita rodu <i>Apodemus</i>	21
4.1.1	Teritorialita u <i>Apodemus microps</i>	21
4.2	Behaviorální interakce	22
4.2.1	Behaviorální interakce u <i>Apodemus flavicolis</i> , <i>A. sylvaticus</i> a <i>A. agrarius</i>	22
4.2.2	Behaviorální interakce u <i>Apodemus microps</i>	23
4.3	Reprodukční chování	24
4.3.1	Allogrooming	24
4.3.2	Estrální cyklus	25
4.3.2.1	Modulace estrálního cyklu	25
4.3.3	Reprodukce a promiskuita rodu <i>Apodemus</i>	26
4.3.3.1	Reprodukce a promiskuita u <i>Apodemus flavicolis</i> , <i>A. sylvaticus</i> a <i>A. agrarius</i> ..	26
4.3.3.2	Reprodukce a promiskuita u <i>Apodemus microps</i>	27
Závěr	29
Seznam použité literatury	31

Abstrakt

Tato bakalářská práce pojednává o speciálním mazovém orgánu, sloužícím pravděpodobně k chemické komunikaci u čtyř druhů myšice rodu *Apodemus* – *A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *A. agrarius* a *A. microps*. Tento orgán se nachází na ventrální straně ocasu a označuje se tedy jako orgán kaudální. Kaudální orgán je tvořen značně zvětšenými mazovými žlázami. Vyvinut je zvláště u samců, ale samice a mláďata tento orgán vlastní také. Morfologická struktura orgánu je stejného základu bez ohledu na druh, pohlaví či věk, ovšem míra vývinu se mezi druhy liší. Orgán vylučuje sekret, jehož chemické složení není doposud známo, ovšem díky plynové chromatografii se zjistilo, že rozdíly ve složení sekretu se nacházejí jak mezi druhy, tak i vnitrodruhově. Tento sekret je v podstatě vizitkou jednotlivce, neboť s sebou nese informace o druhu, pohlaví, věku, či dokonce i populační příslušnosti. Funkce orgánu není stále známa. Mohl by sloužit ke značení teritoria, hrát roli v sociálních interakcích (myšleno agonistické chování) nebo být důležitou součástí kopulačního chování.

Klíčová slova: *Apodemus*, kaudální, mazový, orgán, myšice

Abstract

The bachelor thesis deals with a special sebaceous organ that probably serves as a chemical communication means with four species of *Apodemus* field mouse – *A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *A. agrarius* and *A. microps*. This organ is found on the ventral side of a tail, so it is classified as a caudal organ. It consists of significantly enlarged sebaceous glands. It is particularly developed mainly with males; however, both females and infants have it as well. Its morphological structure has the same base regardless of the species, gender, and/or age; however the extent of development varies among species. The organ releases a secretion whose chemical content is unknown so far. Thanks to the gas-liquid chromatography, researchers have found out that there are both variations in the secretion contents among individual species, as well as within the same species. This kind of secretion is basically a characteristic feature of an individual, as it bears information about the species, gender, age and even the population affiliation. Functions of the organ stay unknown as well. It might serve to mark the territory, to play a role in social interactions (i.e. agonistic behaviour) and/or to be an important part of copulatory behaviour.

Key words: *Apodemus*, caudal, sebaceous, organ, field mouse

Úvod a cíle

Myšice rodu *Apodemus* jsou nejhojnějšími zástupci čeledi *Muridae* a zdají se být ideálními modelovými organismy. Faktem ale je, že se o jejich chování či způsobu života neví příliš mnoho. Další a další studie přinášejí nové objevy o těchto malých hlodavcích. Ať už se jedná o sociální chování v podobě allogroomingu, či naso-genitálního kontaktu nebo dokonce poměrně zajímavého fenoménu way-markingu, kdy si jednotlivec značí svou průzkumnou cestu malými vizuálně nápadnými referenčními body (např. větvičkami). Další záhadou u tohoto rodu je kaudální orgán. K čemu vlastně slouží a proč existují rozdíly mezi druhy, bude ještě předmětem mnoha výzkumů. Cílem bakalářské práce bylo shrnout informace o tomto orgánu a posoudit jeho možné funkce.

1. Olfaktorický smysl

Olfaktorický smysl je pro myšici, jakožto noční druh hlodavce, klíčový. Zpracovává čichové vjemy z jejího okolí a je nepostradatelný pro přežití. Svou roli hraje v sociálním životě, v ochraně proti predátorovi i v detekci potravy. Navíc aktivace nasálních chemosenzorických neuronů může rozeznat určité toxiny či patogeny (Munger, Leinders-Zufall & Zufall, 2009). Olfaktorický systém zpracovává dvě hlavní třídy podnětů: odoranty a feromony (Touhara & Vosshall, 2009).

1.1. Odoranty

Odorant je chemická látka o molekulární hmotnosti nižší než 300 (Touhara & Vosshall, 2009). Je produkována prakticky jakýmkoli organismem; pasivně jako odpadní látky, aktivně jako molekuly s cílenou signalizační funkcí (Touhara & Vosshall, 2009). Celkový počet odorantů není znám ani v dnešní době, ale jejich široké spektrum předpokládal již v roce 50 př.n.l. římský básník a filozof Titus Lucretius Carus (*Touhara & Vosshall, 2009).

Detekce odorantu v hleny pokrývajícím čichovou sliznici je zprostředkována díky olfaktorickým receptorům (dále ORs) (Zou & Buck, 2006) umístěným na ciliích olfaktorických neuronů (dále OSNs) (Buck & Axel, 1991; Munger, Leinders-Zuffal & Zuffal, 2009). V polovině 20. století byl formalizován koncept stereospecifické receptorové teorie, která říká, že existuje mnoho míst pro navázání odorantu, ale aby mohlo dojít k detekci odorantu, musí tento odorant do vazebného místa zapadnout (Amoore, 1963). Akční potenciál, který se vytvoří navázáním ligandu na receptor OSNs, směřuje do olfaktorického bulbu (OB) v mozku (Imai & Sakano, 2009), kde je dále zpracováván.

1.2. Feromony

Feromon je molekula, která je vylučována jedním jedincem a přijímána druhým jedincem stejného druhu, u kterého její účinek vyvolá určité chování nebo endokrinní změnu (Karlson & Luscher, 1959). Původně byl tento termín použit pro sexuální atraktant *Bombykol*, který je uvolňován samičkou můry *Bombyx mori* a u samečka vyvolává určité sekvence chování (Butenandt et al., 1959). Feromony mohou být energicky nezávislé látky s molekulovou hmotností větší než několik stovek, včetně poměrně velkých organických látek, peptidů a bílkovin (Touhara & Vosshall, 2009).

1.3. Hlavní a vedlejší olfaktorický systém

Původně se věřilo, že odoranty jsou detekovány olfaktorickým epitelem a feromony vomeronasálním orgánem. To je ovšem dnes již překonáno. Keller et al, 2009 ve své studii uvádí, že feromony mohou být detekované i olfaktorickým epitelem. Tento objev s sebou přinesl další zajímavé poznatky, například, že samičky myši vnímají moč dominantního samce přes vomeronasální orgán, ale moč podřízeného samce přes olfaktorický epitel (Veyrac et al., 2011). Na základě těchto poznatků byl systém rozdělen na hlavní a vedlejší.

1.3.1. Hlavní olfaktorický systém

Hlavní olfaktorický smysl se skládá z hlavního olfaktorického epitelu (MOE), hlavního olfaktorického bulbu (MOB) a vyššího čichového centra, které dostává přímé či nepřímé informace z MOB (Munger, Leinders-Zufall & Zufall, 2009).

1.3.1.1. Olfaktorické receptory

U myši se nachází asi 1000 ORs (Imai & Sakano, 2009). Přesněji řečeno, v genomu myši se nachází přibližně 1400 genů pro ORs, ale 20–25 % jsou pseudogeny (Zhang & Firestein, 2002; Zhang et al., 2004). Pro srovnání, lidský genom obsahuje 802 OR genů, ovšem 52 % jsou pseudogeny (Niimura & Nei, 2005). ORs jsou lokalizovány hlavně na olfaktorických neuronech (OSNs) (Buck & Axel, 1991; Munger, Leinders-Zuffal & Zuffal, 2009). Na povrchu každého OSN je vystavován pouze jeden typ OR – „one neuron-one receptor“ (Malnic et al, 1999; Imai & Sakano, 2009). Tyto receptory patří do rhodopsin-like rodiny, multigenové rodiny receptorů spřažených s G-proteiny (Buck & Axel, 1991). Tento objev byl důležitým krokem k pochopení signalizace u savců a jeho autoři Buck & Axel za něj byli také náležitě vyznamenáni Nobelovou cenou (The Nobel Prize in Physiology or Medicine 2004; Miller 2004). Tyto receptory jsou exprimovány již během embryogeneze (Sullivan et al., 1995). Rodina GPCRs se vyznačuje sedmi transmembránovými doménami, kde se N-terminální doména a tři smyčky transmembránových domén nachází v extracelulárním prostoru a C-terminální doména a další tři smyčky ústí v intracelulárním prostoru (Buck & Axel, 1991).

Navázáním odorantu na receptor dojde ke konformační změně intracelulární části receptoru, následně k aktivaci $G_{\alpha olf}$, která dále aktivuje adenylátcyklázu typu III, což vede ke zvýšení koncentrace cAMP (cyklická adenylátcykláza). Zvýšená koncentrace cAMP způsobí

otevření iontových kanálků, které propustí z extracelulárního prostoru dovnitř buňky kationty Ca^{+2} , čímž dojde k depolarizaci membrány OSN. Depolarizace je dále podpořena otevřením Cl^- iontových kanálků (díky Ca^{+2}), které propouští Cl^- ven z buňky (Ronnett & Moon, 2002). Vzniklý akční potenciál se šíří po axonu OSN do specifických glomerulů v MOB (Imai & Sakano, 2009). Olfaktorické receptory ovšem nejsou vystavovány jen v olfaktorických tkáních. Exprese v jiných než olfaktorických tkáních se označuje jako ektopická exprese a byla úspěšně studována ve spermích, jazyku, varlatech, placentě a v dalších tkáních (Spehr et al. 2006).

1.3.2. Vedlejší olfaktorický systém

Hlodavci a řada dalších živočichů mají vedlejší čichový smysl (Touhara & Vosshall, 2009). Skládá se z vomeronasálního orgánu (VNO), přídatného olfaktorického bulbu (AOB) a z vyššího čichového centra, které přijímá a dále zpracovává informace z přídatného olfaktorického bulbu (Munger, Leinders-Zufall & Zufall, 2009).

1.3.2.1. Vomeronasální orgán

Vomeronasální orgán, znám také jako Jacobsonův, byl objeven již během devatenáctého století (Halpern, 1987). Morfologie a funkční význam byly popsány již během první poloviny devatenáctého století (Halpern, 1987). Ovšem zájem o VNO byl značný i ve dvacátém století a o současnosti nemluvě (Munger, Leinders Zufall & Zufall, 2009, Touhara & Vosshall, 2009; Weiler, 2005; Halpern, 1987). V roce 1970 Winans & Scalia popsali rozdílné projekce hlavního a vedlejšího olfaktorického bulbu a přišli s teorií, že feromony jsou závislé na funkčním VNO (studie proběhla na zajíci) (Halpern, 1987). Vomeronasální orgán se nachází na kosti radličné (*vomer*), na ventrálním konci nosní přepážky (Weiler, 2005). Obecně je známé, že se nachází u terestrických obratlovců, kdežto u vodních, létavých či arboreálních obratlovců většinou chybí (Halpern, 1987). Signály z vomeronasálního orgánu jsou přes čichový lalok přenášeny do amygdaly a hypotalamu, kde odpovědi na tyto signály mohou být endokrinní nebo behaviorální reakce (Matsunami & Buck, 1997).

1.3.2.2. Vomeronasální receptory

Vomeronasální receptory patří do receptorů spřažených s G-proteiny a mají dvě třídy –V1Rs a V2Rs (Matsunami & Buck, 1997), které jsou vystavovány na apikální, respektive bazální vrstvě vomeronasálního orgánu (Touhara & Vosshall, 2009). U myši se nachází něco přes 200

vomeronasálních receptorů (V1Rs a V2Rs) (Matsunami & Buck, 1997; Ryba & Tirindelli, 1997) a jsou exprimovány až po narození (Dulac & Axel, 1995). V1Rs jsou stejně jako ORs kódovány jen jedním exonem (Zhang et al., 2004). U člověka je 90% V1R genů pseudogeny (Rodriguez & Mombaerts, 2002) a funkční VRs jsou vystavovány na MOE, neboť člověk VNO postnatálně postrádá (Rodriguez et al., 2000). Co se týče V2Rs genů, u člověka se našlo jen 20 pseudogenů.

1.4. Čichová signalizace u hlodavců

Nejdůležitějším čichovým signálem u hlodavců je moč, neboť obsahuje veliké množství různých biologicky aktivních molekul. Ať už látky s velkou molekulovou hmotností, což jsou třeba proteiny, nebo látky s malou molekulovou hmotností, které jsou pravděpodobně sekundárními produkty metabolismu, označují se jako feromony a slouží pro chemickou signalizaci. Dalším vhodným zprostředkovatelem chemické komunikace jsou slinné žlázy a jejich produkty.

1.4.1. MUPs – hlavní močové proteiny

MUPs („major urinary proteins“, hlavní močové proteiny) jsou velmi důležitou složkou moči hlodavců. Slouží jako ochrana pro signalizační látky (feromony) během přenosu z jater přes ledviny do moči (Stopka, Janotová & Heyrovský, 2007) a chrání tyto látky před nepříznivými vnějšími podmínkami. Feromony jsou z MUPs uvolňovány velmi pomalu, čím se zaručí i dlouhodobé působení signálu (Hurst et al. 1998). Hlavní močové proteiny (MUPs) jsou kódované rodinou asi 35 až 40 velmi konzervovaných genů (Shahan et al., 1987), které jsou lokalizovány na chromozomu 4 (Bishop et al, 1982). Patří do rodiny malých extracelulárních proteinů, tzv. lipokalinů (Flower, 1996). Produkované jsou hlavně v jaterních buňkách, ale v určitém množství jsou exprimovány i v jiných tkáních, např. mléčných, slzných, průšních, podjazykových a podčelistních žlázách (Shaw et al, 1983). MUPs se vyznačují vysokou mírou polymorfismu. U dvou inbredních kmenů myši (Balb/c, C57BL/6) se v moči našlo alespoň 14 různých MUPs (Robertson et al, 1996), u divokých populací je variabilita ještě větší (Pes et al. 1999). Expres hlavních močových proteinů je pod hormonální kontrolou (Knopf et al, 1983) a během sociálních interakcí je podle okolností potlačována nebo naopak indukována. U samce *Mus musculus musculus* je produkce regulována podle přítomnosti pohlaví, v přítomnosti samce svou produkci snižuje, naopak v přítomnosti samičky produkci polymorfních proteinů MUPs zvyšuje (studie proběhla na myši *Mus musculus musculus*;

Janotová & Stopka, 2011). Zajímavé je i to, že produkce MUPs samce je velmi snížena po porážce v boji s jiným samcem (Janotová & Stopka, 2011). MUPs by u samců mohl hrát roli i v inzerci kvality samce (Janotová & Stopka, 2011). Samice produkci MUPs upravují na základě svého reprodukčního stavu (Stopka, Janotová & Heyrovský, 2007), produkce je cyklická, s maximem před začátkem estru (studováno na laboratorní myši C57B1/6 – Janotová a Stopka, 2011).

1.4.2. MHC – hlavní histokompatibilní komplex

MHC („major histocompatibility komplex“) – hlavní histokompatibilní komplex, u myši označován jako H-2, je komplex vysoce polymorfních glykoproteinů s hlavní funkcí rozeznat cizorodé částice a aktivovat imunitní odpověď (Rammensee et al, 1993). Ovšem MHC proteiny jsou i součástí chemické komunikace, neboť obsahují informace o genetické individualitě (Leinders-Zufall et al. 2004). MHC třídy I jsou vystavovány na téměř všech buňkách v těle a váží na sebe specifické peptidy (Falk & Rotzschke, 1993). Když není tento komplex MHC/peptid vystaven na povrchu buňky, je uvolňován do extracelulárního prostoru a objevuje se v moči nebo jiných tělních sekretech (Singh, Brown & Roser, 1987). Chemická komunikace přes moč, výkaly, sekrety žláz a jiné zdroje tělesných pachů je důležitým regulátorem sociálního chování u zvířat. Poskytuje jim informace o druhu, pohlaví, reprodukčním a sociálním stavu, individuální identitu a zdraví (Brown, 1995). To hraje velmi důležitou roli v sexuálním výběru partnera. Samice jsou schopné rozeznat samce s odlišným MHC genotypem a přednostně se s ním páří (Egid & Brown, 1989), takové preference byly zjištěny i u samců (Yamazaki et al. 1976). Odlišná situace nastane, když samice díky MHC třídy I rozezná samce infikovaného parazitem (Kavaliars & Colwell, 1995). V tomto případě samice preferuje zdravého samce i bez ohledu na jeho MHC genotyp (Ehman & Scott, 2001). Schopnost rozeznat MHC genotyp se zakládá již během rané ontogeneze pomocí imprinting, kdy si jedinec vtiskne haplotypy MHC jedinců žijících kolem něj – což jsou většinou jeho rodiče či sourozenci nevhodní pro budoucí páření. Výsledkem by totiž mohly být tzv. inbrední deprese, což se projevuje v expresi negativních recesivních alel (Penn & Potts, 1999). Důležité je, v jakém prostředí jedinec vyrůstá, neboť samičky, které vyrůstají v přítomnosti jedinců se stejným MHC haplotypem, si pak vybírají partnery s odlišným haplotypem. Ale když samičky vyrůstaly s jedinci odlišného haplotypu, než měly samy, k páření si vybíraly samce se stejným haplotypem – vtiskly si totiž právě haplotyp jedinců, se kterými vyrůstaly (Penn & Potts, 1998). Geny pro MHC jsou lokalizovány na 17. chromozomu (Müller et al,

1987) – studováno na BALB/c. A detekce těchto signálů probíhá přes vomeronasální orgán (Leinders-Zufall et al, 2004).

1.4.3. Proteiny ABP

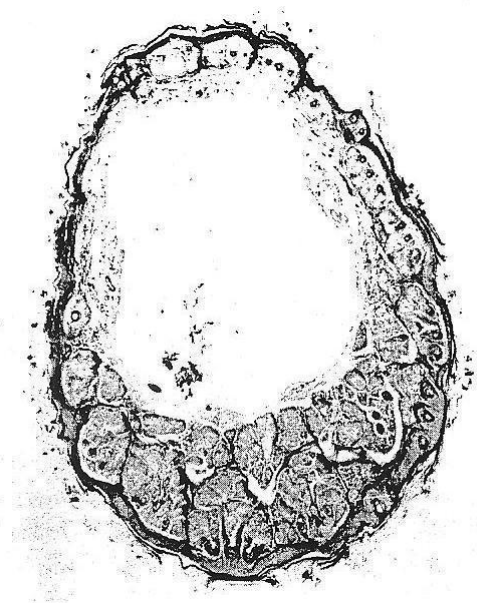
ABP („androgen-binding protein“) jsou hlavní slinné proteiny vylučované podčelistní žlázou (Hwang, Hofstetter, Bonhomme & Karn, 1997), se schopností vázat androgeny (Dlouhy, Taylor & Karn, 1987). Skládají se ze tří podjednotek alfa, beta a gama, které jsou kódovány geny Abpa, Abpb a Abpg na 7. chromozmu (Dlouhy, Taylor & Karn, 1987). U myši se navíc prokázala přítomnost tří variant Abpa – Abpaa, Abpab a Abpac. Každá z nich byla ovšem nalezena zafixovaná u jednoho z podruhů *Mus musculus* – *domesticus*, *musculus* a *castaneus*. Během pokusů se i prokázalo, že jednotlivé myši jsou schopné rozeznat jedince se stejným ABP (Laukaitis et al, 1997).

2. Chemická komunikace u myšic rodu *Apodemus*

Myšice rodu *Apodemus* jsou nejhojnějšími volně žijícími zástupci čeledi myšovití (*Muridae*) na území ČR (Gaisler & Zima, 2009). Pro tyto myšice, jakožto noční zástupce hlodavců, je chemická komunikace hlavním způsobem dorozumívání. Jaké chemické složky se na této komunikaci podílejí, je ovšem stále zájmem bádání. Nicméně proběhlo již nemálo výzkumů tohoto rodu, které se komunikací a pachovými stopami zabývaly. Myšice jsou schopné rozlišit pach jedinců z jiné populace (Frynta et al, 1995), ovšem i pach mezi jedinců (Wolton 1984). Výzkum Stopka & Macdonald (2003) přinesl zajímavé výsledky, které sice nesouvisí s chemickou komunikací, ale toto chování v podstatě nahrazují. U jednoho druhu myšice (*Apodemus sylvaticus*) bylo zaznamenáno velmi zajímavé chování. Tato myšice si totiž na svých výpravných cestách značí trasu malými objekty, jako jsou větvičky či listy, které jsou často vizuálně nápadné. Výhodou této strategie je, že tyto referenční body nezachytne případný predátor, jako by se to mohlo stát u pachových značek. Další výhodou je, že v případě, že se jedinec musí rychle ukrýt před nebezpečím, značka zůstane na místě a jedinec ji může opět najít. Taková značka je na druhou stranu i přenosná a trvalá – pachová značka se časem ztratí. Tato komunikace ale slouží spíše pouze jedinci, k mezidruhové či vnitrodruhové komunikaci se uplatňuje chemické značení. Pro malé hlodavce je hlavním zdrojem komunikace moč. Myšice ale ve své moči postrádají proteiny o velikosti 18–20 kDa, což je typická velikost pro lipokaliny (Stopka nepublic, * Hagemeyer et al, 2011), kam patří MUPs. Jak se tedy mezi sebou myšice dorozumívají a jaké látky k tomu používají? Odpověď by mohla být kaudální orgán, zbytnělá mazová žláza na ventrální straně ocasu. Popis a možné funkce toho orgánu u čtyř žijících druhů *Apodemus* na území České republiky je hlavním tématem práce.

3. Kaudální orgán

Kaudální orgán je komplex mazových žláz na ventrální straně ocasu (Stoddart, 1971). Přítomnost kaudálního orgánu se původně předpokládala jen u samců (Niethammer, 1969; Stoddart, 1971), ovšem tento orgán se nachází i u samic a mláďat (Stoddart & Sales, 1985). U samců je mnohem více vyvinut, ale morfologická struktura je obdobná u všech jedinců bez ohledu na věk a pohlaví (Stoddart & Sales, 1985). Funkce tohoto orgánu není ještě zcela zjištěna a chemický profil sekretu také chybí.



Obrázek 1. Průřez ocasem samce *Apodemus flavicollis*. Kaudální orgán. Převzato ze Stoddart & Sales, 1985.

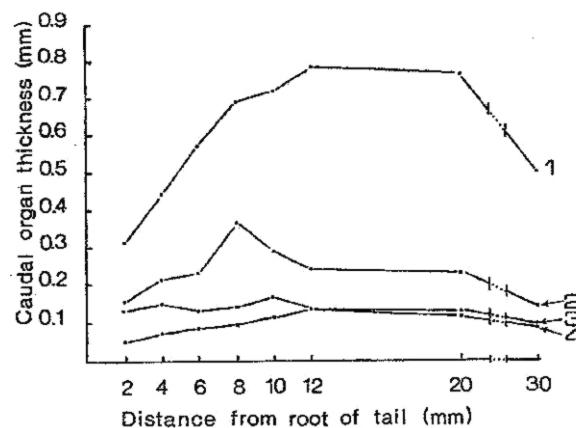
3.1. **Vznik kaudálního orgánu**

Kaudální orgán vznikl značným zvětšením polyptichových žláz vlasových folikulů (Niethammer, 1969). Často je existence žlázového komplexu znatelná již na pohled díky zesílení ocasu v blízkosti kořene (Niethammer, 1969). Při bližším ohledání, odstranění páteře a stažení kůže je kůže v místě kaudálního orgánu samců tuhá a tlustá, není tak měkká jako u samic (Niethammer, 1969). Žlázový komplex je na vnitřní straně kůže viditelně rozdělen do romboických váčků, které jsou přiřazené k šupinám ocasní kůže. Z každé šupiny vyrůstají tři štětiny, z jejichž žláz vznikl právě kaudální orgán (Niethammer, 1969). Kaudální orgán zabírá asi třetinu ocasu, začíná na 2.–4. mm a končí přibližně na 30. mm od kořene ocasu; kořenem ocasu je zde myšlen poslední bederní obratel (Stoddart, 1971). Kde přesně kaudální orgán

začíná a kde končí, je těžké posoudit – zvětšení žláz je postupné a opět pomalu odeznívá. Kaudální orgán má tedy tvar elipsy (Stoddart, 1971), přičemž největší zbytnění tkáně je u všech druhů mezi 8. a 20. mm od kořene ocasu (Stoddart, 1971).

3.2. Kaudální orgán u čtyř druhů *Apodemus*

Na území České republiky žijí čtyři druhy rodu *Apodemus*; *A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *A. microps* a *A. agrarius* (Stoddart, 1971). Nedávné studie došly k závěru, že *Apodemus microps* a ruská myšice *Apodemus uralensis* je jeden a týž druh a tudíž se o této myšici poslední dobou hovoří jako o *Apodemus uralensis*. V této práci bude použit starší a v české zoologii zatím zažitější termín *Apodemus microps*. Niethammer (1969) se ve své práci zaměřuje hlavně na *Apodemus flavicollis* a na částečné srovnání tohoto druhu s *Apodemus sylvaticus*. U *Apodemus sylvaticus* uvádí, že u této myšice není kaudální orgán vytvořen. Dále ve své studii poukazuje na to, že samičkám a mláďatům *Apodemus flavicollis* orgán chybí. O dva roky mladší studie Stoddarta (1971) již tvrdí, že všechny čtyři druhy žijící na území Moravy tento orgán vyvinut mají, jen v míře vývinu se mezi druhy liší. Nejvíce je vyvinut u samců *Apodemus flavicollis*. Dále míra vývinu klesá od *A. sylvaticus*, přes *A. agrarius* až k *A. microps* (Stoddart, 1971). Různá míra vývinu orgánu je dobrým taxonomickým ukazatelem mezi druhy (Stoddart, 1971). Mohutnější, pravděpodobně tedy i starší samci mají větší kaudální orgán, což hraje pravděpodobně roli v sociálním životě (Stoddart, 1971). Ovšem podřízenost či dominance u tohoto rodu byla prozkoumána poměrně málo. Dále by se dalo předpokládat, že v početně větší populaci by samci měli mít i větší kaudální orgán, ovšem to Stoddartův průzkum nepotvrdil.



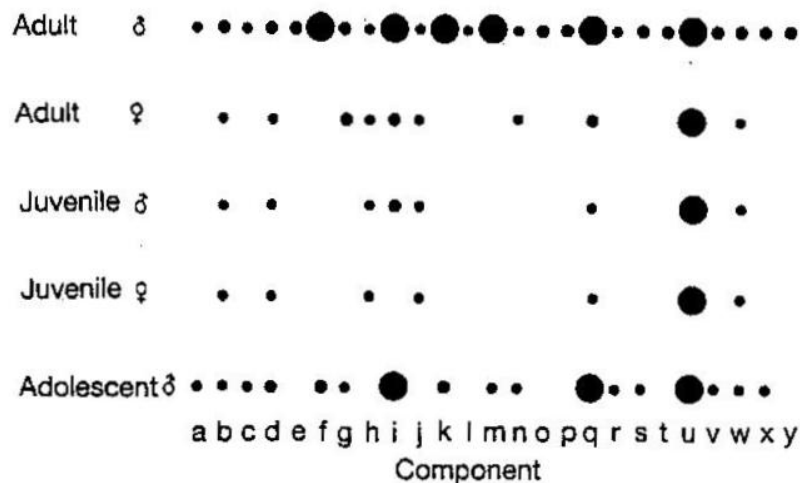
Obrázek 2. Tloušťka orgánu. Měřeno od posledního bederního obrátle. 1 – *A. flavicollis*, 2 – *A. sylvaticus*, 3 – *A. agrarius* a 4 – *A. microps*. Převzato ze Stoddart, 1971.

3.3. Sekret z orgánu

Vylučovaný sekret vzniká rozpadem buněk (Niethammer, 1969) a na povrch ocasu proniká kolem vlasových folikulů (Stoddart, 1971). Během jara a léta kaudální orgán u samců mnohem více zbytnuje a sekret se na povrch ocasu dostává velmi snadno (Stoddart & Sales, 1985). Jeho přesná funkce není známa, ale je pravděpodobné, že slouží i jako určitá vizitka jedince. Uchovává v sobě totiž informace o pohlaví, sezónnosti (nebo spíše sexuální kondici), věku, osobitosti, druhu a populační příslušnosti (Stoddart & Sales, 1985).

3.4. Pohlaví a věk

Výsledky plynové chromatografie ukázaly vliv věku a pohlaví na složení sekretu (Stoddart, 1977; Gorman, 1982). Profil dospělých samců je velmi komplexní, samice pak určité složky postrádají. Profil samic a mladých, sexuálně nezralých jedinců obou pohlaví se od sebe liší jen nepatrně (Stoddart & Sales, 1985; viz obr.). Kastrovaní samci vylučují sekret, který již není podobný samčímu, ale silně odráží samičí podobu sekretu. Naopak androgenizované samičky vylučovaly sekret jako samci (Gorman, 1982). To znamená, že orgán je pod řízením testosteronu a rozdíly mezi pohlavními určuje právě cirkulace testosteronu.



Obrázek 3. Plynová chromatografie. Rozdíl mezi pohlavím a věkem. Převzato ze Stoddart & Sales, 1985.

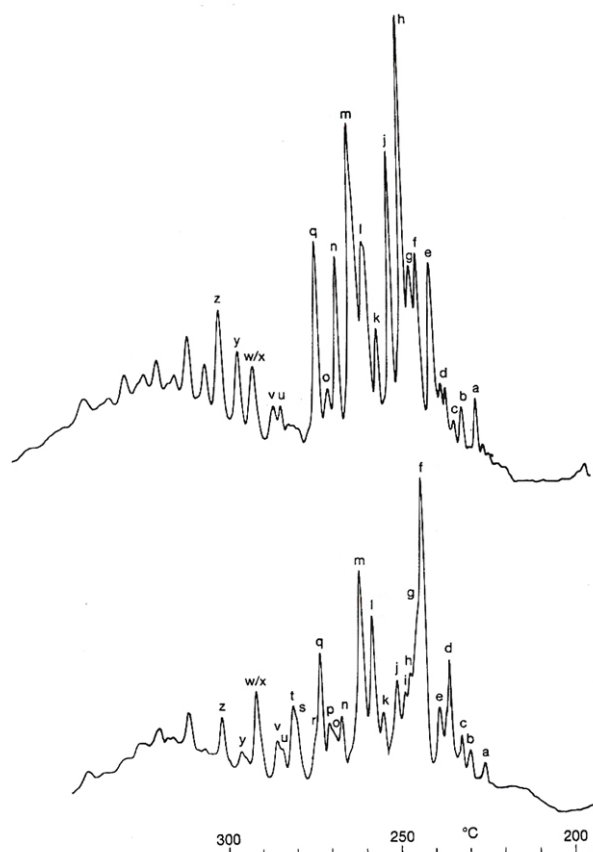
3.5. Sezónnost

Rozdíly v sekretu se objevují i na úrovni jedince během roku. Vzorke od stejného druhu sebrané v dubnu a červnu téhož roku byly podrobeny Spearmanovu testu a hodnota

korelačního koeficientu 0,47 signalizuje nízkou podobnost mezi těmito vzorky (Stoddart, 1971). Následně byly porovnány vzorky sesbírané v dubnu dvou po sobě jdoucích roků. Koeficient korelace byl již vyšší (0,63) a poukazyval na mnohem menší rozdíly mezi sebranými vzorky (*Stoddart & Sales, 1985). Tím se dá shrnout, že chemický profil sekretu není během roku (nebo minimálně během období páření) stálý, je proměnlivý.

3.6. Druh a populační příslušnost

Rozdíly mezi druhy nespočívají v odlišných typech látek obsažených v sekretu, ale v poměrech a množství látek, které ve svém sekretu vylučují všechny druhy *Apodemus* (Stoddart & Sales, 1985). Stoddart (1977) ve své knize (*Stoddart & Sales, 1985) uvádí i příklad dvou populací *A. sylvaticus*, jedné z Anglie a druhé z Nepálu. Profily sekretů se lišily, ale ne tak dramaticky, aby nebylo možné určit druh. Potrava dostupná pro tyto dvě populace byla velmi odlišná, i přesto byly profily velmi podobné (*Stoddart & Sales, 1985).



Obrázek 4. Druhovú variabilitu sekretu. Viditelné rozdíly v množství určitých látek. Horní křivka pro *Apodemus flavicollis*, spodní *Apodemus sylvaticus*. Převzato Stoddart & Sales, 1985.

Variabilita sekretu se neobjevuje jen u pohlaví, věku či osobitosti – na úrovni jedince či druhu, ale i mezi populacemi (Gorman, 1982). Pokusné vzorky byly odebrány na osmi různých místech Britských ostrovů. Počet variant sekretů byl menší v populaci než mezi populacemi. Sekret v sobě tedy uchovává i informaci o populační příslušnosti (Gorman, 1982). Kaudální orgán myšic je důležitý prostředek druhové i mezidruhové komunikace, ovšem jak přesně tato komunikace funguje, bude předmětem ještě mnoha výzkumů.

3.7. Mazová žláza Jezevce evropského (*Meles meles*)

Mazové žlázy nejsou záležitostí jen hlodavců. Žlázu podobnou kaudálnímu orgánu vlastní například i jezevci (*Meles meles*), označuje se jako subkaudální žláza a v případě šelem (*Carnivora*) je její výskyt unikátní (Brown & Macdonald, 1985). Skládá se z vaku lemovaného vrstvou mazových žláz, proložených potními buňkami (Stubbe, 1971). Vak je částečně rozdělen střední přepážkou na dvě kapsy a otevírá se do 20–80 mm široké horizontální štěrbině nacházející se mezi kořenem ocasu a análním otvorem (Buesching, Newman & Macdonald, 2002). Vylučovaný sekret je konzistentně podobný margarínové pastě a obsahuje hlavně nenasycené mastné kyseliny a vodu (Gorman et al. 1984). Typický zápach sekretu je částečně vytvářen bakteriální faunou, která uvnitř orgánu metabolizuje primární produkty žláz (Albone et al, 1978). Jak samci, tak samice používají subkaudální orgán k označení jedince stejného druhu (tzv. „allo-marking“ – Buesching 2000), či k značení podestýlky a jiných objektů, půdy kolem doupat, tras a jejich přírodních latrín (tzv. „object-marking“ – Buesching, 2000). Allo-marking může být prováděn bez reciprocity (jeden jedinec si označí druhého jedince, aniž by sám byl recipročně označen), nebo vzájemně (dva jedinci k sobě otočí zadní částí těla, přitisknou se k sobě, čímž se otevře subkaudální štěrbinu a dojde ke kontaktu žláz) (Kruuk et al, 1984; Buesching, Stopka & Macdonald, 2003). Vzájemným allo-markingem dochází k výměně bakterií a tím se udržuje jednotný zápach sociální skupiny (Buesching, Stopka & Macdonald, 2003).

Vzájemný allo-marking je v porovnání allo-markingem bez reciprocity prováděn s mnohem menší frekvencí; z 3 021 případů allo-markingu, bylo jen 155 typu vzájemného allo-markingu (studováno na 40 dospělých jedincích ze dvou sociálních skupin – Buesching, Stopka & Macdonald, 2003). Frekvence allo-markingu je největší v zimě během období páření (Kruuk, 1978), vysoká frekvence je i na jaře během odchovu mláďat (Buesching, Stopka & Macdonald, 2003). Samotná mláďata pak začínají vylučovat sekret přibližně ve čtvrtém měsíci života (Buesching, Newman & Macdonald, 2002), pohlavně aktivní

začínají být kolem osmnáctého měsíce (Lüps & Wandeler, 1993). Přesná funkce orgánu není zcela určena, ale subkaudální orgán by mohl sloužit ke značení teritoria (Kruuk, 1978), charakterizaci sociální skupiny (Gorman et al. 1984), rozpoznání jedince (Kruuk et al, 1984) či prezentaci fitness jedince (Buesching & Macdonald, 2001). Během období páření je pro samce důležité, aby se do jejich skupiny nedostali cizí samci a nepářili se s jejich samicemi. Pro samice ovšem tito vetřelci představují možnost, jak se vyhnout inbreedingu, tzn. spáření s příbuznými samci (Maynard-Smith, 1978; Buesching, Stopka & Macdonald, 2003). Rozpoznání cizího samce je možné právě díky sekretu, který obsahuje informace o skupině (Buesching, Waterhouse & Macdonald, 2002). Sekret ze subkaudálního orgánu ovšem kóduje nejen určitou sociální skupinu, ale i individualitu, pohlaví a další specifické parametry jako věk, tělní kondice a reprodukční stav (Buesching, Waterhouse & Macdonald, 2002). V tom je subkaudální velmi podobný právě kaudálnímu orgánu myšic rodu *Apodemus*.

4. Možné funkce kaudálního orgánu

Na území české republiky žijí čtyři druhy rodu *Apodemus*, které mají v různých mírách vyvinutý kaudální orgán (v pořadí od nejvyvinutějšího):

- *Apodemus flavicollis* (Melchior 1834)
- *Apodemus sylvaticus* (Linneaus 1758)
- *Apodemus agrarius* (Pallas 1771)
- *Apodemus microps* (Kratochvíl a Rosický 1952)

Vysvětlení, proč mezi druhy existují poměrně znatelné rozdíly ve velikosti tohoto orgánu, se pokusím navrhnout v této kapitole.

4.1. Teritorialita rodu *Apodemus*

Funkce kaudálního orgánu by mohla být teritoriální (Niethammer, 1969), ale nejsou přímé důkazy, které by to potvrzovaly. Jde spíše o hypotézu. Kdybychom ale teoreticky počítali se správností této myšlenky, vznikla by otázka, proč je orgán u některého druhu vyvinut více a u některého méně. Mají druhy snad rozdílné nároky na teritorium (Stoddart, 1971)?

4.1.1. Teritorialita u *Apodemus microps*

Apodemus microps je druh s nejméně vyvinutým kaudálním orgánem. Proč tomu tak je, by mohl vysvětlovat fakt, že *Apodemus microps* je až neobvykle klidná a přátelská myšice (Suchomelová & Frynta, 2000). Ani sexuálně aktivní samci v období rozmnožování nejsou vůči sobě agresivní (Suchomelová & Frynta, 2000). Jedinci *A. microps* – obou pohlaví – jsou vzájemně přátelští a během krátkých sociálních interakcí se věnují aktivitám, jako je například grooming (Suchomelová & Frynta, 2000). Zdá se, že se jedná o určitou mírovou strategii, kdy je výhodné „kooperovat jako první“, když se jedinec potká s nepříbuzným jedincem stejného druhu (Dugatkin, 1997). Díky mírumilovnosti tohoto druhu není problém chovat nepříbuzné jedince v jedné kleci (Suchomelová & Frynta, 2000). To napovídá o tom, že *A. microps* nebude tak teritoriální druh jako druhy zbývající. Ovšem zda kaudální orgán vůbec slouží k značení teritoria, je poměrně spekulativní. Teritorium samce *A. sylvaticus* během období páření zaujímá plochu až 1,44 ha (Tew & Macdonald, 1994), což je v porovnání s velikostí kaudálního orgánu – na délku okolo 26 mm, na šířku do 1 mm (Stoddart, 1971) – značná plocha. Otázkou pak je, zda by byl samec schopný pomocí tak malého orgánu označit celé své

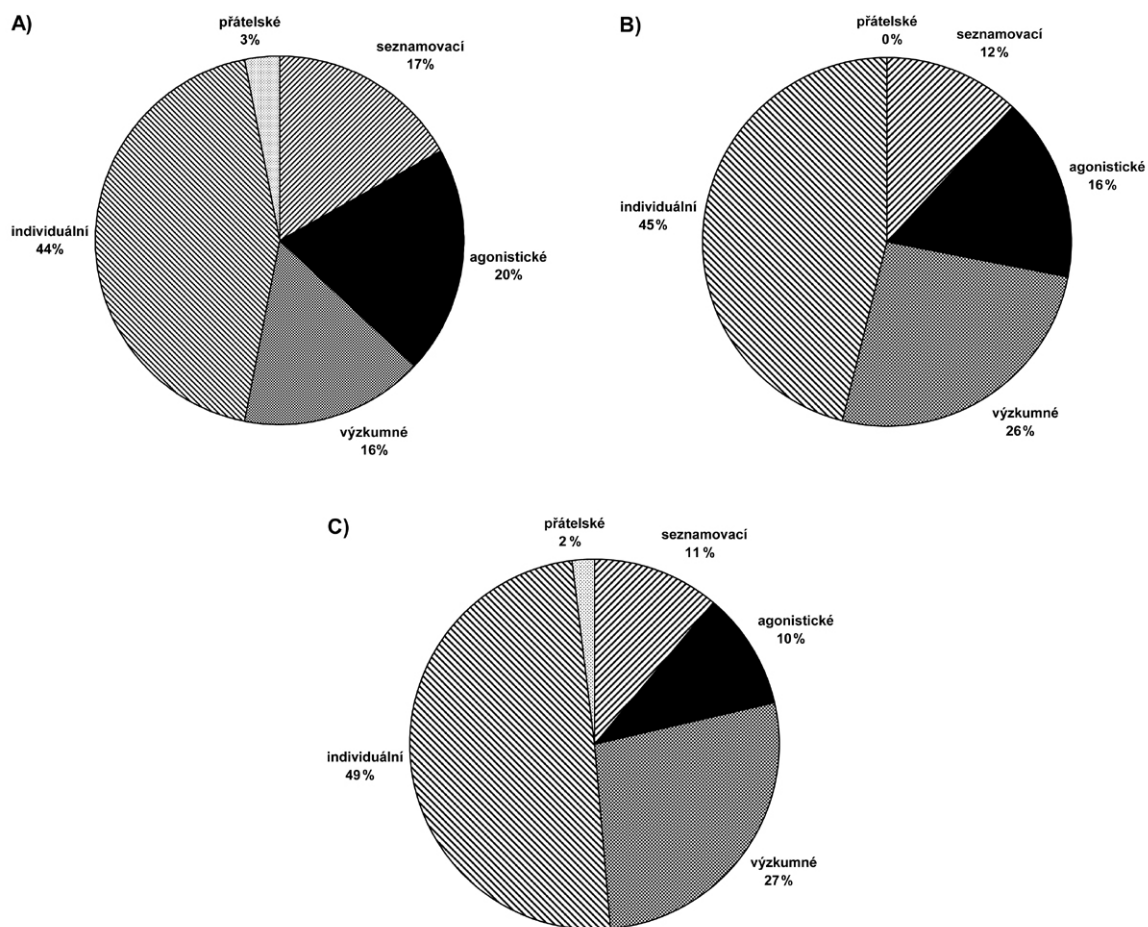
teritorium. Další možností, proč existují rozdíly mezi druhy, může být v nice, kterou každý druh obývá. Jedinci *A. flavicollis* je v Anglii větší než jedinci druhu *A. sylvaticus*. To může souviset s arboreálním habitatem *A. flavicollis*, kde má myšice možnost značit si spousty na zem spadlých větvíček (Stoddart & Sales, 1985). Stoddart se ale domnívá, že zanechávání sekretu na větvíčkách a dalších předmětech, které myšice objeví během svých průzkumných cest, je pasivní, není cílené (Stoddart & Sales, 1985).

4.2. Behaviorální interakce

Behaviorální interakce, speciálně agrese, hraje jak na úrovni druhu tak mezi druhy důležitou roli v ekologii myšic a ovlivňuje jejich soužití (Čiháková & Frynta 1996). V rámci rodu *Apodemus* se setkáváme s významnými rozdíly v chování mezi jednotlivými druhy. *A. flavicollis*, *A. sylvaticus* a *A. agrarius* jsou si vcelku podobné, ovšem *A. microps* se od nich v mnohém liší.

4.2.1. Behaviorální interakce u *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus* a *A. agrarius*

Apodemus sylvaticus a *A. flavicollis* jsou blízké příbuzné druhy žijící v sympatrii (Čiháková & Frynta, 1996). Hoffmeyer (1973) předpokládala, že *A. flavicollis* je k jedincům stejného druhu méně agresivní než *A. sylvaticus*. Montgomery (1978) ve svém výzkumu naopak nenašel rozdíly v míře agresivity mezi těmito druhy. Studie Čiháková & Frynta (1996) ovšem dospěla k jiným závěrům. Během pokusů nebylo možné vytvořit skupinu s dvěma a více samci *Apodemus flavicollis*, podřízený samec byl v několika případech dokonce zabit dominantnějším. Naproti tomu *A. sylvaticus* se zdála být poměrně tolerantní vůči ostatním jedincům stejného druhu (Čiháková & Frynta, 1996). Po příchodu nového jedince do skupiny sice byli její členové na vetřelce agresivní, ovšem časem ho akceptovali (Bovet, 1972). V mezidruhových agonistických interakcích je ve větší míře úspěšnější *A. flavicollis* nad *A. sylvaticus* (Hoffmeyer, 1973, Čiháková & Frynta, 1996). *Apodemus agrarius* je pravděpodobně nejagresivnější druh rodu *Apodemus*, neboť v porovnání s ostatními druhy strávil největší podíl času agonistickým chováním (Frynta, Exnerová & Nováková, 1995). V mezidruhové interakci je pak *A. agrarius* nadřazený *A. sylvaticus* (Čiháková & Frynta, 1996). S ohledem na pohlaví byli samci znatelně agresivnější u všech tří druhů (Čiháková & Frynta, 1996, Frynta & Suchomelová 2000, Frynta et al. 1995). Je na místě připomenout, že studium vnitrodruhového a mezidruhového chování probíhalo v neutrálních klecích, situace v přirozeném prostředí může být odlišná.



Obrázek 5. Čas strávený různými typy chování u samic tří druhů rodu *Apodemus* v procentech (T=10 min). A – *Apodemus agrarius*, B – *Apodemus flavicollis* a C – *Apodemus sylvaticus*. Převzato z Čiháková & Frynta, 1996; Frynta et al, 1995. Upraveno.

4.2.2. Behaviorální interakce u *Apodemus microps*

Apodemus microps je nejmenší druh podrodu *Sylvaemus* (Suchomelová & Frynta, 2000). *A. microps* v laboratorních podmínkách vykazovala nejen mírové chování, ale dalo by se popsat přímo jako přátelské (Suchomelová & Frynta 2000). Projevy přátelského chování *A. microps* jsou na rozdíl od ostatních druhů velmi vysoké – 27,8–29,6% celkového času (Suchomelová & Frynta, 2000). Zajímavé je i to, že *A. microps* pravidelně nabízí přátelské chování nepřibuznému jedinci stejného druhu bez ohledu na pohlaví (Suchomelová & Frynta, 2000). Vysoký podíl přátelského chování *A. microps* je spojen s nízkým podílem agonistického chování (Suchomelová & Frynta, 2000). Průměrná hodnota agonistického chování i *A. sylvaticus* bylo pro samce 9,9% pro samice 4,8 % (Čiháková & Frynta, 1996), kdežto u *A. microps* byla nejvyšší hodnota 2,1 % (Suchomelová & Frynta, 2000). V mnoha druzích rodu *Apodemus* byly interakce samec – samec více agonistické než u samice – samice (Frynta et

al, 1995, Čiháková & Frynta, 1996). Dalo se předpokládat, že na interakci samec – samec měla částečně vliv i sezóna (Gurnell, 1978). Tento vliv se u *Apodemus microps* objevil také, ale nelze říct, že by měl nějaký významný vliv na reprodukci samců *A. microps* (Suchomelová & Frynta, 2000). Tyto studie probíhaly stejně jako u předchozích druhů v neutrálních klecích. Po změnách podmínek se u samců reakce nezměnily, ale u samic *A. microps* se po přidání domnělých zdrojů (např. další samice) interakce změnila (Suchomelová & Frynta, 2000). V porovnání s pokusy s neutrálními klecemi byly více agonistické – jak v přítomnosti příbuzné, tak v přítomnosti nepříbuzné samice (Suchomelová & Frynta 2000). Míra agrese se pak rovnala míře agrese ostatních druhů v neutrálních klecích (Frynta et al 1995, Suchomelová & Frynta 2000).

S ohledem na kaudální orgán je zajímavé, že nejvíce agresivní druh – *A. agrarius*, má ovšem tento orgán vyvinut ze tří agresivních druhů nejméně (viz obrázek 2). Významnou funkci v interakcích mezi jedinci, co se týče agonistického chování, mít pravděpodobně nebude. Je na místě podotknout, že rod *Apodemus* je rozdělen do dvou podrodů: *Apodemus* a *Sylvaemus*. Podrod *Apodemus* zahrnuje většinu druhů z východoasijských oblastí a hlavně *Apodemus agrarius*, který má nesouvislý euroasijský rozsah. *Sylvaemus* zahrnuje většinu evropských druhů jako je i *Apodemus flavicollis*, *Apodemus sylvaticus* a *Apodemus microps* (Filippucci, Macholán & Michaux, 2002; Bellinvia, 2004). *Apodemus agrarius* je tedy od druhů spadajících do podrodu *Sylvaemus* fylogeneticky vzdálenější. Kaudální orgán se u *Apodemus agrarius* po oddělení podrodu *Sylvaemus* vyvíjel fylogeneticky odlišnou cestou než u zbývajících tří druhů.

4.3. Reprodukční chování

Reprodukční období začíná u myšice v dubnu až květnu a končí v říjnu až listopadu (Clarke, 1985). Chování během interakce samce se samicí je možné rozdělit na prekopulační a kopulační (Stopka & Macdonald, 1998).

4.3.1. Allogrooming

Allogrooming (tj. vzájemné čištění srsti) u sociálně žijících savců neslouží pouze k hygienickým účelům, ale má i svou sociální funkci (Kutsukake & Clutton-Brock, 2010). U myšic je allogrooming důležitou součástí prekopulačního chování (Stopka & Macdonald, 1998), během kterého se samec snaží zjistit reprodukční stav samice (Stopka & Macdonald, 1999). Proto je i frekvence provádění allogroomingu ze strany samce vyšší, než je tomu naopak (Stopka & Macdonald, 1999). Cílem samcova snažení je dostat se ke genitáliím

samice a provést tzv. naso-genitální kontakt (Stopka & Macdonald, 1998; Stopka & Macdonald, 1999). Ovšem to, zda se dostane až ke genitáliím, určí samice. Jen ti samci, kteří jsou schopni provést grooming podle představ samice, mohou zjistit, v jaké fázi estrálního cyklu se samice nachází (Stopka & Graciasová, 2001). Během groomingu a následného naso-genitálního kontaktu dochází ke konfliktu mezi motivací samce a samice, neboť samice mnohem raději vyjde vstříc při groomingu než během naso-genitálního kontaktu, ovšem samec má naopak větší tendenci přecházet k naso-genitálnímu kontaktu (Stopka & Macdonald, 1999). Nevýhodou je, že během allogroomingu se samec soustředí na samici, jeho pozornost vůči okolí se snižuje a tím se zvyšuje pravděpodobnost napadení predátorem (Stopka & Macdonald, 1999). Další nevýhodou je, že se samec věnuje pouze jedné určité samici. Jeho možnost spářit se s dalšími samicemi s rostoucím časem klesá (Stopka & Macdonald, 1999). Míra reciprocity allogroomingu mezi samcem a samicí je mezi druhy odlišná. Samice *A. microps*, nejméně agresivního druhu žijícího u nás (Suchomelová & Frynta, 1996), grooming samcům v určité míře opětuji a činnost je alespoň částečně reciproká (Stopka & Graciasová, 2001). Samice *A. sylvaticus* opětuji grooming samcům jen velmi zřídka (Stopka & Macdonald, 1999). Allogrooming a naso-genitální kontakt patří mezi tzv. aktivní signály. Opakem aktivních signálů jsou signály pasivní (Stopka & Macdonald, 1998), které jsou neúmyslné, silně závislé na fyziologických pochodech samice a odpovědi na tyto signály jsou dlouhotrvající – myšleno ve dnech (Stopka & Macdonald, 1998). Pasivní signály ovlivňují estrální cyklus samice.

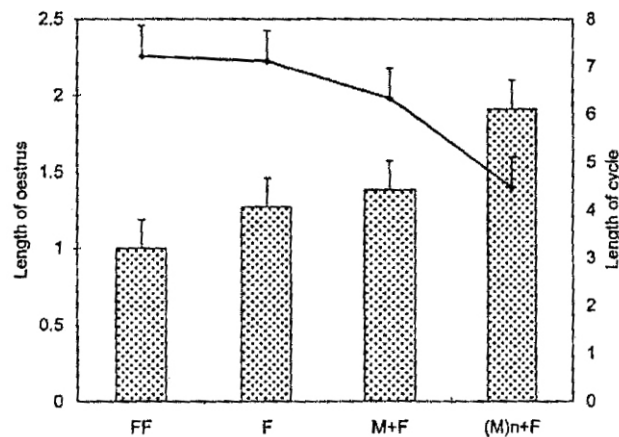
4.3.2. Estrální cyklus

Estrální cyklus je u myšic popisován, podobně jako u myši (*Mus musculus*), s pravidelnou periodicitou 4–6 dnů (Clarke, 1985; Brook 1984), v zajetí až 9 dní (Stopka & Macdonald 1998). Během těchto dnů samice projde 4 fázemi estrálního cyklu; proestrem, estrem (kdy je samice receptivní), metestrem a diestrem (Stopka & Macdonald, 1998). Estrální cyklus je pod kontrolou pohlavních hormonů. Významnou roli v jeho modulaci hrají ovšem i sociální podmínky spolu s feromony obou pohlaví (Cinquetti & Rinaldi, 1989).

4.3.2.1. Modulace estrálního cyklu

Pokud byly samice chované jednotlivě ve vlastních klecích, trval estrus jeden den a délka estrálního cyklu mohla být v zajetí až devět dní. V přítomnosti další samice je pak estrus lehce potlačen. Naopak nepřibuzní samci způsobí zkrácení estrálního cyklu a prodloužení estru. Tento efekt je silnější, když se za mřížkou každý den objeví nový samec, než když se za mřížkou

klece nachází pouze jeden nepříbuzný samec, a to i v případě, že vizuální a olfaktorický kontakt jednoho samce byl dvakrát delší – 48 hodin než u skupiny samců – 24 hodin (obr. 6, Stopka & Macdonald, 1998).



Obrázek 6. Modulace estrálního cyklu. Sloupce značí délku estrálního cyklu, přímka délku samotného estru. FF – samice v přítomnosti jiné samice; F – samice bez sociálního kontaktu; M+F – samice se samcem za mřížkou; M(n) + F – samice, kterým byl každý den měněn samec za mřížkou. Převzato z Stopka a Macdonald (1998).

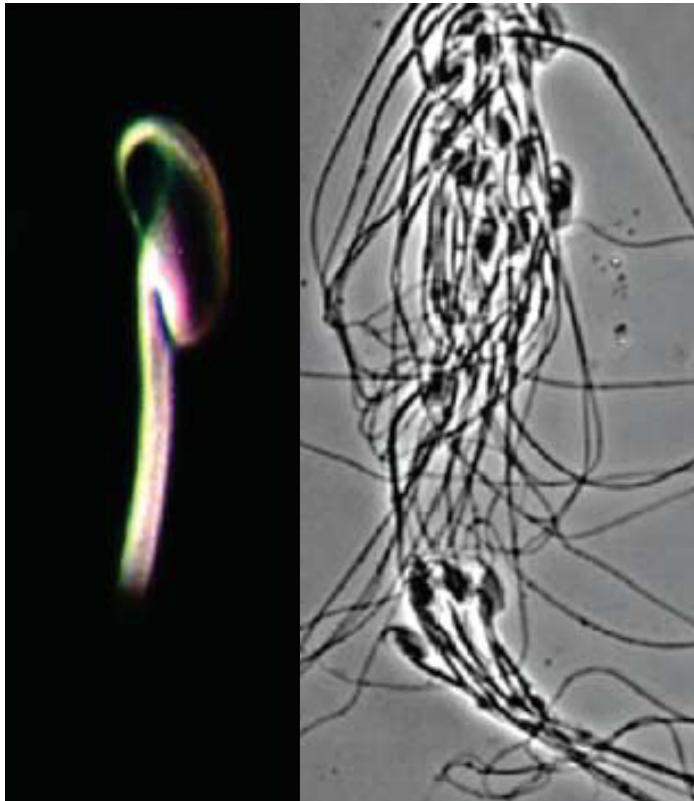
4.3.3. Reprodukce a promiskuita rodu *Apodemus*

Páření s více jak jedním partnerem je výhodné pro jedince obou pohlaví, zvláště pro samice, které tím získají větší naději na oplodnění a větší genetickou variabilitu mláďat (Wolff & Macdonald, 2004). Odhalení paternity embryí se studovala pomocí vysoce polymorfních mikrosatelitů. *A. flavicollis*, *Apodemus sylvaticus* a *Apodemus agrarius* jsou v podstatě promiskuitní druhy, ovšem *Apodemus microps* je v případě reprodukce a promiskuity opět jedinečná.

4.3.3.1. Reprodukce a promiskuita u *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus* a *A. agrarius*

Násobná otcovství v jednotlivých vrzích vycházejí z inseminace jedné samice více než jedním samcem (Bryja & Stopka, 2005). U těchto druhů byl tento trend zaznamenán. U jednotlivých embryí byl stanoven procentuální poměr násobného otcovství pomocí polymorfních mikrosatelitů. Vysoká míra mnohonásobného otcovství byla zjištěna u *Apodemus agrarius* – celkem 80 % (Baker et al, 1999), u *Apodemus flavicollis* 60% (Bryja et al, 2008) a u *Apodemus sylvaticus* to bylo celkem 50 % (Baker et al 1999). Ovšem tato čísla nepodávají jasný počet samců, které se se samicí mohli pářit. Je to pouze počet úspěšných spermií, které zvítězily v kompetici s ostatními spermiemi. Skutečný počet samců se ovšem metodou

polymorfních mikrosatelitů nedá určit. Co se týče již zmíněné kompetice spermií, jde o velmi silně evolučně vyvinutý mechanismus. Kompetice spermií je silná selekční síla, která má významný vliv na tvar spermií, jejich produkci a také na jejich „chování“ (Gomendio et al 2006).



Obrázek 7. Spermie myšice rodu *Apodemus* a typický vláček spermií. Převzato z Immler (2008).

U myšic *Apodemus sylvaticus* vedla kompetice spermií k evolučně zajímavému řešení – ke kooperaci spermií. Spermie mají hlavičku ve tvaru háčku a díky tomu vytvářejí vláčky, které jsou zvláště ve viskózním prostředí rychlejší než samostatná spermie (Immler et al, 2007).

4.3.3.2. Reprodukce a promiskuita u *Apodemus microps*

Apodemus microps je opravdu jedinečným druhem rodu *Apodemus*. Nejenže oproti ostatním druhům vykazuje minimální agresivitu (Suchomelová & Frynta, 2000), ale má i určitou tendenci k monogamii. Což je opět vzhledem k ostatním druhům poměrně ojedinělé. Monogamie u *A. microps* není přímo závazná, neboť během sezóny počet samců vzrůstá (Bryja & Stopka, 2005), ale ve vztahu k ostatním druhům se *A. microps* jeví jako monogamní druh. Možný vliv by na monogamii u tohoto druhu mohl mít i habitat, který obývá. Jeho přirozeným prostředím jsou bezlesé krajiny, ale pravděpodobně většinu času tráví v norách.

Pravděpodobnost setkání s jedincem stejného druhu je pak menší, než kdyby se pohyboval po povrchu.

V oblasti reprodukčního chování by se kaudální orgán mohl velmi dobře využít. U tří promiskuitních druhů je kaudální orgán dobře vyvinut. U *Apodemus microps*, v podstatě monogamní myšice, je vyvinut minimálně. Je tedy možné, že samec, který se právě páří se samicí, může na samici zároveň zanechat sekret ze svého kaudálního orgánu. Zanechal by tedy na ní svou určitou vizitku, která by teoreticky mohla odradit jiné samce, kteří by tuto samici chtěli pokrýt. U promiskuitních druhů by to bylo zajímavé řešení. Ale zda je tato domněnka pravdivá, bude předmětem budoucího zkoumání.

Závěr

Udržení sociální organizace v populaci, mezi populacemi či mezi druhy je závislé na komunikaci mezi jedinci. Většina druhů savců k tomuto účelu používá široké spektrum signálů, ať už vizuálních, akustických nebo čichových. U malých nočních hlodavců, jako jsou myšice rodu *Apodemus*, se ovšem akustické a vizuální signály nedají plně využít. Tyto formy nejsou samozřejmě úplně potlačeny, vizuální komunikace je využívána v podobě way-markingu, speciálního značení průzkumné cesty (Stopka & Macdonald, 2003). Slouží ovšem jen jedinci, který si tyto body (větvičky, kamínky) umístí během průzkumu svého teritoria. Way-marking ale ke komunikaci mezi jedinci pravděpodobně neslouží. Akustické signály slouží k vyjádření rychlé změny psychického stavu, volání mláďat, oznámení boje, ochoty se pářit (Stoddart & Sales, 1985).

Chemická komunikace je v případě malých, nočních hlodavců optimálním řešením. Ve srovnání s akustickou komunikací je chemická komunikace efektivní na delší vzdálenost a není tak pomíjivá. U myšice rodu *Apodemus* je speciálně pro tuto komunikaci vyvinut kaudální orgán. Tento orgán je tvořen komplexem zbytnělých mazových žláz, které se nacházejí na ventrální straně ocasu. Začíná asi na 2.–4. mm a končí na 30. mm od kořene ocasu. Tento orgán není jasně vymezen, ale lze říci, že má tvar elipsy; zbytnění žláz je totiž postupné a zase pomalu odeznívá. V kaudálním orgánu se tvoří sekret, který je kolem vlasových folikulů vylučován na povrch ocasu. Chemické složení není doposud známé, ale díky plynové chromatografii vyšly najevo rozdíly ve složení sekretu jak mezi druhy, tak mezi populacemi, dokonce i mezi jedinci. Tyto rozdíly jsou založeny na různých poměrech látek, které jsou v sekretu obsaženy u všech čtyř druhů myšice rodu *Apodemus* žijících na území ČR. Sekret v sobě uchovává informace o věku, pohlaví, druhu, populační příslušnosti, či dokonce o fázi životního cyklu, neboť profil sekretu se u jedince během roku mění. Rozdíly mezi druhy neexistují pouze ve složení sekretu, ale i v míře vývinu kaudálního orgánu. Proč je u některého druhu vyvinut více a u některého méně, není zatím příliš jasné.

Určitou roli by mohl hrát habitat, který jednotlivé druhy obývají. *A. flavicollis* preferuje lesy, kterým dominuje dub zimní (*Quercus petrae*), *A. agrarius* obývá husté křoviny s převažujícím ostružníkem srstnatým (*Rubus hirtus*) nebo bezlesé oblasti (Vukicevic-Radic et al, 2006), *A. sylvaticus* se během celého roku objevuje na zemědělských půdách, přičemž v zimě raději obývá pásy křovin (Todd, Tew & Macdonald, 2000). *Apodemus microps* se nejčastěji vyskytuje v bezlesé krajině, většinu času tráví v norách. Život v norách

pravděpodobně preferuje i *Apodemus agrarius*. Orgán je vyvinut hlavně u druhů *Apodemus flavicollis* a *A. sylvaticus* trávících většinu života na povrchu. Tam mohou využít orgán k značení větviček a podobných objektů, které mohou sloužit například k way-markingu. Kdyby se jedinec objevil u již označené větvičky či kamínku, nemusel by zde ztrácet čas průzkumem tohoto území a věnoval by se jiné, dosud neprozkoumané části svého teritoria. *Apodemus agrarius* a *A. microps*, trávící čas v norách, mají kaudální orgán vyvinut minimálně.

Co se týče funkce, s jistotou zatím nelze říct, k čemu kaudální orgán slouží. Pravděpodobně by ale tento orgán mohl hrát roli během kopulačního chování. Druhy *Apodemus flavicollis*, *A. agrarius* a *A. sylvaticus* se řadí mezi promiskuitní druhy. *Apodemus microps* je zase znám svou monogamií (výhradně monogamní ale také není) a jeho orgán je v porovnání s ostatními třemi druhy nejméně vyvinut. Je tedy možné, že tento orgán by mohl posloužit u promiskuitních druhů jako určitý signál pro ostatní samce. Během reprodukčního období totiž kaudální orgán ještě mnohem více zbytní, je citlivý na sebemenší tlak a sekret se dostává na povrch velmi snadno. Je tedy pravděpodobné, že tlak vyvinutý na tento orgán během kopulace je dostatečný k tomu, aby samec na samici zanechal svůj sekret. Jak již bylo řečeno, sekret slouží jako vizitka jedince a mohl by dávat jasnou zprávu ostatním samcům, že tato samice je již pokryta (třeba dominantnějším a zdatnějším jedincem než jsou případní další konkurenti), a odradit tak ostatní samce od páření. Zda tomu tak je, bude předmětem dalších výzkumů.

Seznam použité literatury

* před publikací poukazuje na sekundární citaci, za sekundární citací je proto uvedena citace primární

- Albone, E. S. et al, 1978. Bacterial action and chemical signaling in the red fox (*Vulpes vulpes*) and other mammals, s. 78–91, in R. W. Bullard (ed.). Flavour Chemistry of Animal Foods. ACS Symposium Series 67. American Chemical Society, Washington, D. C.
- Amoore, JE, 1963. Stereochemical theory of olfaction. *Nature*, 198, s. 271–272.
- Baker, R. J., Makova, K. D. & Chesser, R. K., 1999. Microsatellites indicate a high frequency of multiple paternity in *Apodemus* (Rodentia). *Mol Ecol*, 8, s. 107–111.
- Bellinva, E., 2004. A phylogenetic study of the genus *Apodemus* by sequencing the mitochondrial DNA control region. *J. Zool. Syst. Evol. Research*, 42, s. 289–297.
- Bishop, J. O. et al, 1982. Two main groups of mouse major urinary protein genes, both largely located on chromosome 4. *EMBO J*, 1, s. 615–620.
- Bovet, J., 1972. On the social behaviour in a stable group of long – tailed field mice (*Apodemus sylvaticus*). I. An interpretation of defensive postures. *Behaviour*, 41, s. 34–54.
- Brook, F. A., 1984. Studies of ovarian structure and function in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. PhD thesis, University of Oxford.
- Brown, R. E. & Macdonald, D. W., 1985. Social Odours in Mammals, Volume 2, Clarendon Press, Oxford.
- Brown, R. E., 1995. What is the role of the imine-system in determining individually distinct body odors. *International Journal in Immunopharmacology*. 17, s. 655–661.
- Bryja, J. & Stopka, P., 2005. Facultative promiscuity in a presumably monogamous mouse *Apodemus microps*. *Acta Theriol*, 50 (2), s. 189–196.
- Bryja, J. et al, 2008. Varying levels of female promiscuity in four *Apodemus* mice species. *Behav Ecol Sociobiol*, 63, s. 251–260.
- Buck, L. & Axel, R., 1991. A novel multigene family may encode odorant receptors: A molecular basis for odor recognition. *Cell*, 65(1), s. 175–187.
- Buesching, C. D., 2000. The subcaudal gland of the European badger (*Meles meles*), chemistry and scent-marking behaviour. PhD dissertation. University of Oxford, Oxford, s. 207.
- Buesching, C. D. & Macdonald, D. W., 2001. Scent-marking behaviour of the European badger (*Meles meles*): Resource defence or individual advertisement? In A. Marchlewska-Koj, J. J. Lepri, & Müller-Schwarze, D. (eds.). Chemical Signals in Vertebrates. Plenum Press, Oxford, in press.
- Buesching, C. D., Newman, C. & Macdonald, D. W., 2002. Variations of the colour and volume of the subcaudal gland secretion of the European badger (*Meles meles*) in relation to sex, season and individual-specific parameters. *Z. Säugetierkd*, 67, s. 1–10.
- Buesching, C. D., Waterhouse, J. P. & Macdonald, D. W., 2002. Gas chromatographic analyses of the subcaudal gland secretion of the European badger (*Meles meles*); Part I: Chemical differences related to individual parameters. *J. Chem. Ecol.* 28, s. 41–56.

- Buesching, C. D., Stopka, P. & Macdonald, D. W., 2003. The social fiction of allo-marking in the European badger (*Meles meles*). *Behaviour*, 140, s. 965.
- Butenandt, A. et al, 1959. Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*, Reindarstellung und Konstitution. *Z. Naturforsch*, 14, s. 283–284.
- Cinquetti, R. & Rinaldi, L., 1989. Effect of changed social conditions on modulation of the oestrus cycle in mice. *Boll. Zool*, 56, s. 137–142.
- Clarke, J. R., 1985. The reproductive biology of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *Symp. Zool. Soc. London.*, 55, s. 33–59.
- Čiháková, J. & Frynta, D., 1996. Intraspecific and interspecific behavioural interactions in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in a neutral cage. *Folia Zoologica*, 45, s. 105–113.
- Dlouhy, S. R., Taylor, B. A. & Karn, R. C., 1987. The genes for mouse solivary androgen-binding protein (ABP) subunits alpha and gamma are located on chromosome 7. *Genetics*, 115, s. 535.
- Dugatkin L. A., 1997. Cooperation among animals: An evolutionary perspective. Oxford University Press. Oxford, s. 1–221.
- Dulac, C. & Axel, R., 1995. A Novel Family of Genes Encoding Putative Pheromone Receptors in Mammals. *Cell*, 63, s. 195–206.
- Egid, K. & Brown, J. L., 1989. The major histocompatibility complex and male mating preferences in mice. *Animal behaviour*, 38, s. 548
- Ehman, K. D. & Scott, M. E., 2001. Urinary odour preferences of MHC congenic male mice, *Mus musculus*: implication for kin recognition and detection of parasitized males. *Amin. Behav.*, 62, s. 781–789.
- Falk, K. & Rotzschke, O., 1993. Consensus motifs and peptide ligands of MHC class I molecules. *Semin. Immunol.*, 5, s. 81–94.
- Filippucci, M. G., Macholán, & M. Michaux, J. R., 2002. Genetic variation and evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia). *Biol. J. Linn. Soc.*, 75, s. 395–419.
- Flower, D. R., 1996. The lipocalin protein family: structure and function. *Biochem. J.*, 318, s. 1–14.
- Frynta, D., Exnerová, A. & Nováková, A., 1995. Odour-based discrimination among population of Striped field mice (*Apodemus agrarius*). *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 59, s. 41–52.
- Gaisler, J. & Zima, J., 2007. Zoologie obratlovců. *Academia*, druhé přepracované vydání, s. 590.
- Gomendio, M. et al, 2006. Sperm competition enhances functional capacity of mammalian spermatozoa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, s. 15113.
- Gorman, M. L., 1982. Social differences in the subcaudal scent gland secretion of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae). *Journal of Zoology*, 198, s. 353–362.
- Gorman, M. L., Kruuk, H. & Leitch, A., 1984. Social functions of the sub-caudal scent gland secretion of the European badger (*Meles meles*) (Carnivora: Mustelidae). *J. Zool (London)*, 203, s. 549–559.

- Gurnell, J., 1978. Seasonal changes in numbers and male behavioural interactions in a population of Wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *J. Anim. Ecol.*, 47, s. 741–755.
- *Hagemeyer, P. et al, 2011. Searching for Major Urinary Proteins (MUPs) as Chemosignals in Urine of Subterranean Rodents. *J Chem Ecol*, 37, s. 687–694; podle Stopka nepublic.
- Halpern, M., 1987. The Organization and Function of the Vomeronasal System. *Annual Review of Neuroscience*, 10, s. 325–362.
- Hoffmeyer, I., 1973. Interaction and habitat selection in the mouse *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*. *Oikos*, 24, s. 108–116.
- Hurst, J. L. et al, 1998. Proteins in urine scent marks of male house mice extend the longevity of olfactory signals. *Animal Behaviour*, 55, s. 1289–1297.
- Hwang, J. M. et al, 1997. The microevolution of mouse salivary androgen-binding protein (ABP) paralleled subspeciation of *Mus musculus*. *Journal of heredity*, 88, s. 93.
- Imai, T. & Sakano, H., 2009. Odorant receptor gene choice and axonal projection in the mouse olfactory system. *Results and Problems in Cell Differentiation*, 47, s. 57–75.
- Immler, S. et al, 2007. By hook or by crook? Morphometry, competition and cooperation in rodent sperm. *PLoS ONE*, 2, s. e170.
- Immler, S., 2008. Sperm competition and sperm cooperation: the potential role of diploid and haploid expression. *Reproduction*. 135, s. 275.
- Janotova, K. & Stopka, P., 2011. The Level of Major Urinary Proteins is Socially Regulated in Wild *Mus musculus musculus*. *Journal of Chemical Ecology*, 37, s. 647–656.
- Karlson P. & Luscher M., 1959. Pheromones: a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183, s. 55–56
- Kavaliers, M. & Colwell, D. D., 1995. Discrimination by female mice between the odour of parasitized and non-parasitized males. *Proc. Biol.Sci.*, 261, s. 31–35.
- Keller, M. et al, 2009. The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior. *Behavioural Brain Research*, 200, s. 268–276.
- Knopf, J. L. et al, 1983. Differential, multihormonal regulation of the mouse major urinary protein gene family in the liver. *Molecular and cellular biology*, 3, s. 2232–2240.
- Kruuk, H. 1978. Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. *J. Zool. (London)* 184, s. 1–19.
- Kruuk, H., Gorman, M. L. & Leitch, A. 1984. Scent-marking with the subcaudal gland by the European badger, *Meles meles* L. *Anim. Behav.* 32, s. 899–907.
- Kutsukake, N. & Clutton-Brock, T. H., 2010. Grooming and the value of social relationships in cooperatively breeding meerkats. *Animal Behaviour*, 79, s. 271–279.
- Laukaitis, CH. M., Critser, E. S. & Karn, R. C., 1997. Salivary androgen-binding protein (ABP) mediated sexual isolation in *Mus musculus*. *Evolution*, 51, s. 2000–2005.
- Leinders-Zufall, T. et al, 2004. MHC class I peptides as chemosensory signals in the vomeronasal organ. *Science*, 306, s. 1033–1037.
- Lüps, P. & Wandeler, A. I. 1993. Gattung *Meles* Brisson, 1762, Raubsäuger 5/II. s. 855–906, in M. Stubbe and F. Krapp (eds.). Aula Verlag, Wiesbaden.
- Malnic, B. et al., 1999. Combinatorial Receptor Codes for Odors. *Cell*, 96(5), s. 713–723.

- Matsunami, H. & Buck, L. B., 1997. A Multigene Family Encoding a Diverse Array of Putative Pheromone Receptors in Mammals. *Cell*, 90, s. 775–784.
- Maynard-Smith, J., 1978. The evolution of sex. Cambridge University Press, Cambridge.
- Miller, G., 2004. 2004 Nobel Prizes. Axel, Buck share award for deciphering how the nose knows. *Science*, 306(5694), s. 207.
- Montgomery, W. I., 1978. Intra and interspecific interactions of *Apodemus sylvaticus* (L.) and *A. flavicollis* (Melch.) under laboratory conditions. *Anim. Behav.*, 26, s. 1247–1254.
- Moore, H. D. M. et al, 2002. Exceptional sperm cooperation in the wood mouse. *Nature*, 418, s. 174–177.
- Müller, U. et al, 1987. Orientation and molecular map position of the complement genes in the mouse MHC. *EMBO J.*, 6, s. 369–373.
- Munger, S. D., Leinders-Zufall, T. & Zufall, F., 2009. Subsystem Organization of the Mammalian Sense of Smell. *Annual Review of Physiology*, 71(1), s. 115–140.
- Niethammer, J., 1969. Eine artspezifische Schwanzdrüse der männlichen Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834). *Bonn. Zool. Beitr.*, s. 30–37.
- Niimura, Y. & Nei, M., 2005. Comparative evolutionary analysis of olfactory receptor gene clusters between humans and mice. *Gene*, 346, s. 13–21.
- Penn, D. J. & Potts, W. K., 1998. MHC-disassortative mating preferences reversed by cross-fostering. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265, s. 1299–1306.
- Penn, D. J. & Potts, W. K., 1999. The evolution of mating preferences histocompatibility complex genes. *Am. Nat.*, 153, s. 145–164.
- Pes, D. et al, 1999. How many major urinary proteins are produced by the house mouse *Mus domesticus*? In: Johnston R. E, Muller-Schwarze D. & Sorenson P. (eds), *Advances in chemical communication in vertebrates*, Plenum Publishers, New York, s. 149–161.
- Rammensee, H. G. et al, 1993. MHC class I – restricted antigen processing – lessons from natural ligands. *Chem. Immunol*, 57, s. 113–133.
- Robertson, D. H. T. et al., 1996. Molecular heterogeneity in the major urinary proteins of the house mouse *Mus musculus*. *Biochem. J.*, 316, s. 265–672.
- Rodriguez, I. et al., 2000. A static feromone receptor gene expressed in human olfactory mucosa. *Nature Genetics*, 26, s. 18–19.
- Rodriguez, I. & Mombaerts, P., 2002. Novel human vomeronasal receptor-like genes reveal species-specific families. *Current biology*, 12, s. R409–R411
- Ronnett, G. V. & Moon, C., 2002. G Proteins and Olfactory Signal Transduction. *Annual Review of Physiology*, 64(1), s. 189–222.
- Ryba, N. J. P. & Tirindelli, R., 1997. A New Multigene Family of Putative Pheromone Receptors. *Neuron*, 19, s. 371–379.
- Shahan, K. et al, 1987. Expression of 6 mouse major urinary protein genes in the Maxillary, karotid, sublingual, submaxillary and lacrimal gland and in the liver. *Molecular and cellular biology*, 7, s. 1947–1954.
- Shaw, P. H. et al, 1983. The gene for major urinary proteins – expression in several secretory – tissues of the mouse. *Cell*, 32, s. 755–761.

- Singh, P. B. et al, 1987. MHC antigens in urine as olfactory redognition cues. *Nature*, 327, s. 161–164.
- Spehr, M. et al., 2006. Odorant receptors and olfactory-like signaling mechanisms in mammalian sperm. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 250(1–2), s. 128–136.
- *Stoddart, D. M. & Sales, G. D., 1985. The olfactory and acoustic biology of wood mouse, yellow-necked mice and bank voles. *Symposia of the Zoological Society of London*, 55, s.177-39; v případě sekundární citace podle Stoddart, 1977.
- Stoddart, D. M., 1971. An Examination of the Caudal Organ of *Apodemus agrarius*, *A. flavicolis*, *A. microps*, and *A. sylvaticus*, from Moravia (ČSSR). *Zoologické listy*, 21(1), s. 39–42
- Stopka, P. & Graciasová, R., 2001. Conditional allo-grooming in the herd field mouse, *Apodemus microps*. *Behav. Ecol.*, 12, s. 584–589.
- Stopka, P., Janotová, K. & Heyrovský, D., 2007. The advertisement role of major urinary proteins in mice. *Physiology & Behavior*, 91, s. 667–670.
- Stopka, P. & Macdonald, D. W., 1998. Signal interchange during mating in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*): The concept of active and passive signaling. *Behaviour*, 135, s. 231–249.
- Stopka, P. & Macdonald, D. W., 1999. The Market Effect in the Wood Mouse, *Apodemus sylvaticus*: Selling Information on Reproduction Status. *Ethology*, 105, s. 969–982.
- Stopka, P. & Macdonald, D. W., 2003. Way-marking behaviour: an aid to spatial navigation in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *BMC ecology*, 3, s. 3.
- Stubbe, M., 1971. Die analen Markierungsorgane des Dachses (*Meles meles*). *Zool. Garten* 40, s. 125–135.
- Suchomelová, E. & Frynta, D., 2000. Intraspecific behavioural interactions in *Apodemus microps* a peaceful mouse? *Acta Theriologica* , 45 (2), s. 201–209.
- Sullivan, S. L. et al, 1995. Target-independent pattern specification in the olfactory epithelium. *Neuron*, 15, s. 779–798.
- Todd, I. A., Tew. T. E. & Macdonald, D. W., 2000. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). 1. Macrohabitat. *Journal of Zoology*, 250, s. 299–303.
- *Touhara, K. & Vosshall, L. B., 2009. Sensing Odorants and Pheromones with Chemosensory Receptors. *Annual Review of Physiology*, 71(1), s. 307–332; v případě sekundární citace podle Lucretius. *On the Nature of Things: De Rerum Natura*. Transl. AM Esolen, 1995
- Veyrac, A. et al, 2011. The main and accessory olfactory systems of female mice are activated differentially by dominant versus subordinate male urinary odors. *Brain Research*, 1402, s. 20–29.
- Vukicevic-Radic, O. et al, 2006. Spatial distribution of *Apodemus flavicolis* and *A. agrarius* in forest community *Quercetum-Petraea* on Mt. Avala (Sebria). *Biotechnol. & Biotechnol. Eq.*, *Biotechnol. & Biotechnol. Eq.* 20/1, s. 57–60.
- Weiler, E., 2005. Postnatal development of the rat vomeronasal organ. *Chemical senses*, 30, s. I127–i128.
- Wolff, J. O. & Macdonald, D. W., 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends Ecol Evol*, 19, s. 127–134.

- Wolton, R. J., 1984. Individual recognition by olfaction in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Behaviour*, 88, s. 191–199.
- Yamazaki, K. et al., 1976. Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. *The Journal of experimental medicine*, 144, s. 1324
- Zhang, X. & Firestein, S., 2002. The olfactory receptor gene superfamily of the mouse. *Nature Neuroscience*, 5(2), s. 124–133.
- Zhang, X. & et al, 2004. Odorant and vomeronasal receptor genes in two mouse genome assemblies. *Genomics*, 83, s. 802–811.
- Zou, Z. & Buck, L. B., 2006. Combinatorial effects of odorant mixes in olfactory cortex. *Science*, 329, s. 1477–1481.