

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
Katedra zoologie
oddělení ekologie a etologie



Agonistické a antipredační chování myši kyperské (*Mus cypriacus*)

Diplomová práce

Barbora Eliášová

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.

Praha 2009

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

Poděkování

Především bych ráda poděkovala mému školiteli Danielovi Fryntovi za to, že mě nechal bádát na myších (ač daleko více potřeboval studenta na hady) a že mi pro tyto účely opatřil pokusná zvířátka. Můj dík samozřejmě patří všem, kteří se při expedicích do Íránu v roce 2002 a na Kypr v roce 2005 podíleli na odchytu těchto myší.

Dále chci poděkovat mojí spolužačce Grétce Balad'ové za pomoc v chovech a při provádění antipredačních pokusů.



Myš kyperská (*Mus cypriacus*)

(foto: D. Frynta)

OBSAH

1. Úvod: Kyperská myš	6
2. Pokusná zvířata	9
3. Agonistické chování	
3.1 Literární přehled: Komenzalizmus, nekomenzalizmus a agresivita ...	10
3.2 Metodika	13
3.2.1 Design pokusu	13
3.2.2 Sledované prvky chování	14
3.2.3 Vyhodnocení výsledků	16
3.3 Výsledky	17
3.4 Diskuze	20
4. Reakce na pach predátora (kompetitora)	
4.1 Literární přehled: Kompetice a predace	23
4.2 Metodika	27
4.2.1 Design pokusu	27
4.2.2 Sledované prvky chování	28
4.2.3 Vyhodnocení výsledků	28
4.3 Výsledky	29
4.4 Diskuze	31
5. Závěr	33
6. Použitá literatura	35
7. Přílohy	45

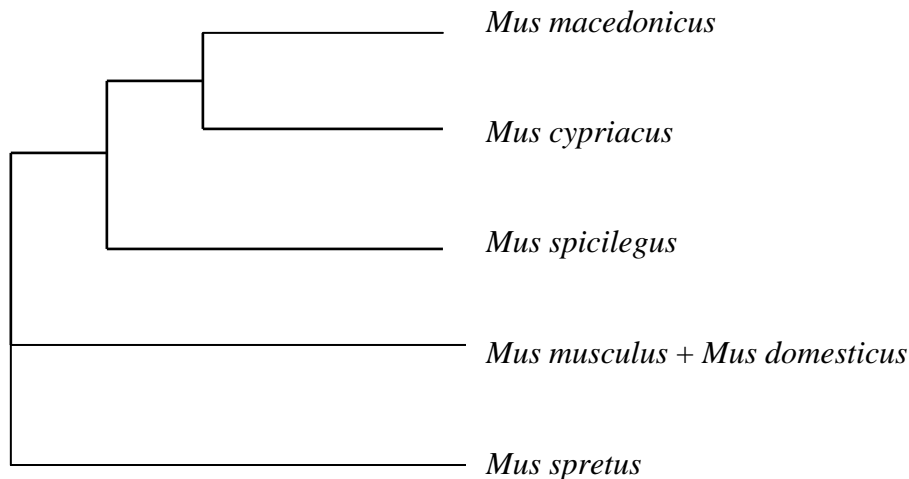
1. Úvod: Kyperská myš

Ve své práci jsem se zaměřila na některé aspekty sociálního chování myši kyperské. Práce je rozdělena na dvě hlavní části: v první se zabývám mírou agresivity tohoto nekomenzálního druhu, ve druhé jsem se snažila zjistit, jak se dlouhodobá izolace této myši na ostrově Kypru podepsala na její schopnosti rozpoznávat potenciální predátory a vyhýbat se jim.

Obě části této diplomové práce jsou součástí rozsáhlejších projektů. Prvním z nich je mapování agonistických projevů u různých komenzálních a nekomenzálních myších populací. Mé výsledky týkající se agresivity jsou porovnávány s již dříve získanými daty (viz souborný článek Frynta et al. 2005). Druhá část práce – reakce na pach potenciálních predátorů – navazuje na projekt Mgr. Margaréty Baladřové a Mgr. Petera Harmaňoše, ve kterém je studována reakce nekomenzální syrské populace *Mus domesticus* na pachy nejružnějších savčích predátorů.

V roce 2004 byl popsán nový evropský druh myši, endemický pro ostrov Kypr – myš kyperská (*Mus cypriacus*) (Bonhomme et al. 2004; Cucchi et al. 2006). O její ekologii a jejím chování není známo takřka nic. *Mus cypriacus* patří mezi nekomenzální druhy myší - ty se v Evropě vyskytují čtyři: kromě *Mus cypriacus* Cucchi, Orth, Auffray, Renaud, Fabre, Catalan, Hadjisterkotis, Bonhomme & Vigne, 2006 je to *M. macedonicus* Petrov & Ruzic, 1983 (Balkán, Malá Asie, Přední Východ), *M. spicilegus* Petényi, 1882 (jihovýchodní a východní Evropa) a *M. spretus* Lataste, 1883 (africké a evropské pobřeží západního Středozemí, Pyrenejský poloostrov) (Boursot et al. 1993; Macholán et al. 2007). Kromě těchto druhů jsou v Evropě rozšířeny především dva komenzální (synantropní) druhy – *Mus musculus* Linnaeus, 1758 a *Mus domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943.

Nejbližším příbuzným *Mus cypriacus* je druh *Mus macedonicus* (Macholán et al. 2007), vyskytující se také nejblíže Kypru (Turecko). Jejich společný předek se podle všeho na Kypr „přeplavil“ z Malé Asie (dnešního Turecka), nejspíše šlo o jedinou evoluční událost (Cucchi et al. 2006).



(podle Cucchi et al. 2006; zjednodušeno)

Předek kyperské myši se do svého nynějšího areálu rozšíření dostal pravděpodobně někdy před 0,5 milionem let – ve středním pleistocénu (Cucchi et al. 2006; Macholán et al. 2007). Zdá se, že téměř celou tuto dobu pak myš na Kypru žila v izolaci od jakýchkoli konkurentů či predátorů. Ostrov Kypr byl vždy - již od svého vzniku – izolován od pevniny mořem (Vigne et al. 2004); v nejbližším místě je od pobřeží vzdálen asi 60 km. Před půl milionem let se zde pravděpodobně nevyskytovali žádní hlodavci ani šelmy (Cucchi et al. 2005), takže kyperská myš se zde mohla vyvíjet zcela nerušeně. Tato „idylka“ byla narušena až s příchodem člověka – zhruba před 10.000 let (8.000 let př. n. l.), snad z Turecka (Pennisi 2004). Ten s sebou přivezl řadu konkurentů i predátorů: podle Vigne & Guilaine (2004) byli na Kypr úmyslně dovezeni pes (*Canis lupus f. familiaris*; 8.000 let př. n. l.), liška (*Vulpes vulpes*; neznámo kdy) a kočka (*Felis silvestris f. lybica*; asi 8.000 – 7.000 let př.n.l.). (Kočka je mimo jiné zajímavá i tím, že na Kypru byla nalezena její kostra v lidském hrobě. Jednalo se evidentně o záměrně pohřbeného domácího mazlíčka, kostra byla na základě osteologického zkoumání zařazena do druhu *Felis silvestris f. lybica*. Stáří hrobu se odhaduje na 9.500 let, což ukazuje na velmi dávné počátky domestikace těchto šelem – Vigne et al. 2004; Linseele et al. 2007) Kromě šelem se na Kypru usadili i hlodavci: krysa (*Rattus rattus*) se z Indie do Evropy rozšířila s lodní a říční dopravou již někdy v 1. tisíciletí př. n. l. Její expanzi po Evropě výrazně podpořily i výboje Římské říše (McCormick 2003). Někdy v této době byla patrně námořním dopravou dovezena i na Kypr (Landová et al. 2006). Komenzální myš (*Mus domesticus*) se na Kypr dostala také pravděpodobně již s prvními obyvateli (asi 8.000 let př. n. l.) (Cucchi et al. 2002). Potkan se na Kypr rozšířil nejspíš relativně nedávno (před několika

sty lety – stejně jako do zbytku Evropy), ale – podobně jako *Mus domesticus* – se zde vyskytuje především synantropně - ve větších městech - a tak se s kyperskou myší asi příliš neseťkává (Psaroulaki et al. 2006).

Ač je dnes Kypr na mnoha místech dosti drasticky vykácený (a vypasený), před příchodem člověka byl ostrov poměrně hustě zalesněn. Lze se jen domýšlet, jak tehdy kyperská myš vlastně žila. Je možné, že zde obsadila ekologickou niku lesních myšic, které se na Kypru nikdy nevyskytovaly? Myši jsou jinak ve většině oblastí světa myšicemi z lesního biotopu vytlačovány (výjimkou je snad jen Nový Zéland, kde v lesích nežil žádný původní druh malého savce, a tak zde introdukované myši mohly zabrat volnou niku) (Tattersall et al. 1997).

Vskutku, některé znaky kyperské myši jako by ukazovaly na konvergenci s myšicí (relativně veliké uši či delší ocas než je u komenzálních myší obvyklé) (Cucchi et al. 2006; vlastní pozorování). V souvislosti s tím by bylo zajímavé také zjistit, jak moc jsou myši z Kypru „ochotny“ šplhat. Jestliže totiž žily po dlouhou dobu v lesním prostředí a „napodobují“ tak myšice, šplh by se u nich měl vyskytovat. Také jejich relativně delší ocas (v poměru k tělu) ukazuje na pohyb v trojrozměrném prostředí (ocasem si myš pomáhá při šplhu i udržování rovnováhy) (Slábová & Frynta 2007).

Nekomenzální myši na pevnině obecně žijí v chudších, otevřených habitatech, kde je ke šplhání příležitostí nedostatek, a tak se pohybují především v horizontální rovině prostředí (Kotenkova et al. 1994). Jejich ocásek pak bývá znatelně zkrácen (zpravidla kratší než délka těla) (Colak et al. 2006).

Celkový vzhled a morfologie kyperské myši jsou tedy značně specifické: jedinci jsou na první pohled v průměru o něco větší než např. jedinci *Mus domesticus*, *Mus musculus* či *Mus macedonicus*; mají relativně větší ušní boltce a delší ocas než jiné nekomenzální myši; jejich kostra vykazuje alometrický gigantismus (robustní lebka i dentální znaky, široké jařmové oblouky) (Cucchi et al. 2006; Macholán et al. 2008; vlastní pozorování).

V neposlední řadě je pak kyperská myš charakteristická i svou agresivitou. Ta je patrná i bez přesného experimentálního stanovení – krátce řečeno, udržet tyto myši v chovu, aniž by se všechny navzájem pozabíjely, není věcí zcela triviální. Právě proto nás agonistické chování těchto zvířat hned zpočátku zaujalo a začali jsme se jím zabývat.

2. Pokusná zvířata

Naše populace myší kyperských byla založena ze čtyř jedinců (jedné samice a tři samců) odchycených v roce 2005 na ostrově Kypr (v severovýchodní části ostrova, nedaleko mořského pobřeží - distrikt Famagusta). Myši zde žijí nekomenzálně, v neobydlené části ostrova. Vyskytují se v otevřeném terénu – habitat je suchý, kamenitý, s řídkým porostem nízkých křovin (Cucchi et al. 2006; Frynta - osobní sdělení).

Po celém ostrově je rozšířena také krysa (*Rattus rattus*), introdukovaná pravděpodobně kolem roku 500 př.n.l. (McCormick 2003). Zdá se, že kyperská myš je touto krysou vytlačována právě do těch nejnehostinnějších míst ostrova. Na žádné jiné lokalitě, která se jinak pro výskyt myší zdála příhodná (les, hory ap.), nebyla kyperská myš odchycena – zato zde byly často pozorovány krysy. Naopak v místě výskytu kyperských myší se krysy vesměs neobjevovaly (Frynta - osobní sdělení). Byl zde odchycen pouze jeden mladý jedinec - snad vytlačený dospělými krysami do nepreferovaného prostředí (podobně jako myši)?

Tento odchycený mladý jedinec krysy (samice) byl také později použit v pokusu týkajícím se antipredačních reakcí kyperské myši na pach potenciálních predátorů.

Kromě kyperské myši byl v pokusech týkajících se agonistických interakcí použit ještě jeden druh myši – nekomenzální *Mus musculus*. Tato pokusná populace byla založena z osmi jedinců (čtyř samců a čtyř samic) odchycených v roce 2002 v Íránu (lokalita Now Kandeh). Pocházejí ze severní části země – z nížinaté lokality poblíž jižního pobřeží Kaspického moře. Nejbližší lidskou osadou je vesnice Now Kandeh, vzdálená několik kilometrů. Lokalita samotná je lidmi neobydlená, habitat porostlý křovinami. Podnebí je vlhké a teplé (Frynta – osobní sdělení).

Oba druhy myší jsou v chovech drženy v heterosexuálních párech, v plexisklových nádržích o rozměrech 30 x 15 x 15 cm nebo 42 x 28 x 23 cm, případně ve skleněných teráriích 60 x 40 x 40 cm. Napájení a krmení (různé druhy obilnin, tvrdý chléb, ovoce ap.) jsou trvale dostupné. Každá nádrž obsahuje podestýlku (piliny), úkryty a seno a papír na stavbu hnízda. V chovných prostorách je dodržován přirozený světelný režim (denní světlo). Teplota místnosti je udržována na 22 ± 2 °C, při relativní vlhkosti vzduchu $50\% \pm 5\%$.

Jedinci nejsou individuálně značeni.

3. Agonistické chování

3.1 Literární přehled: Komenzalismus, nekomenzalismus a agresivita

Slovem „komezální“ míním myši obývající lidská sídla a jejich blízké okolí; výraz „synantropní“ používám jako synonymum. „Nekomezální“ jsou pak myši vyskytující se nezávisle na člověku, často i ve zcela neosídlených oblastech. (Nemusí se však vyskytovat výhradně v „nedotčené přírodě“ – ve střední a východní Evropě nekomenzální populace myší obývají i agroceenózy – př. Čanady et al. 2009; Garza et al. 1997)

K synantropizaci myší došlo nejspíše v oblasti Úrodného půlměsíce na Předním Východě, a to v době, kdy se zde začali usazovat první zemědělci – asi před 10.000 let (Boursot et al. 1993). K člověku se takto „přidružily“ dva druhy - *Mus musculus* a *Mus domesticus* (k jejich oddělení došlo pravděpodobně před 0,5 milionem let v Indii - Boursot et al. 1993; Geraldés et al. 2008). (V některých pracích jsou tyto myši považovány za dva poddruhy – *M. musculus musculus* a *M. musculus domesticus*; já je ve své diplomové práci budu uvádět jako dva samostatné druhy.) Ne všechny populace *M. musculus* a *M. domesticus* jsou synantropní – v některých oblastech Předního Východu se vyskytují i nekomenzální populace. Pravděpodobně jsou nekomenzální primárně (nejde o ferální domácí myši).

V Evropě se však vyskytují pouze komezálně: rozšířily se sem s člověkem z Předního Východu (ve východním Mediterránu se vyskytovaly již v 8. tisíciletí př. n. l., severní a severozápadní Evropy však dosáhly podstatně později – až někdy kolem 2. – 1. tisíciletí př. n. l.) (Auffray & Britton-Davidian 1992; Boursot et al. 1993) a postupně zabraly prostředí lidských sídlišť. Neobydlená krajina ale již byla obsazena nekomenzálními druhy (*Mus macedonicus*, *Mus spicilegus*, *Mus spretus*), proto patrně v Evropě nedošlo ke zpětné feralizaci domestikovaných myší (Auffray & Britton-Davidian 1992).

Komezální a nekomenzální myši se tedy značně liší prostředím, ve kterém žijí. A právě prostředí zásadně formuje ekologii, sociální strukturu i chování myší (Bronson 1979). Komenzalismus přináší řadu výhod: poskytuje prostředí, ve které se myši mohou množit celoročně, poměrně stabilní potravní zdroje, zajišťuje jim i kosmopolitní rozšíření ap. (Bronson 1979). To má za následek zvýšení lokální denzity populace (možnost celoroční reprodukce – Pelikán 1981), snížení agresivity – hlavně u samic (díky velké dostupnosti potravy již není třeba hájit si teritorium s potravními zdroji) a rozvoj polygynie (pro samce je snadné monopolizovat si skupinku příbuzných samic žijících blízko sebe). Tyto sociální

„jednotky“ komenzálních myší nazval Lidicker (1976) demy. Dem se v typickém případě sestává z jednoho dospělého dominantního samce, několika dospělých rozmnožujících se samic a jejich potomků - subadultních a juvenilních jedinců obou pohlaví; někdy jsou přítomni i další dospělí samci, podřízeni hlavnímu samcovi (zpravidla jde o jeho syny) (Crowcroft & Rowe 1963; Lidicker 1976). Mezi obyvateli demu bývá ustanovena hierarchie (Milishnikov 2005), což také napomáhá omezení agonistických vztahů u komenzálních myší.

Naproti tomu nekomenzální populace se vyskytují v relativně méně úživném prostředí, jednotlivci nebo jednotlivé páry jsou nuceni bránit si potravní zdroje, udržují si veliké domovské okrsky. Ty mohou dosahovat velikosti několika set metrů čtverečních (*Mus spretus* v západním Mediterránu - Hurst et al. 1994) – zatímco komenzální myš se uživí klidně na jednom metru čtverečním (stojí-li na něm zrovna pytel pšenice) (Bronson 1979). Kompetice o potravní zdroje je tedy v nesynantropních prostředích daleko silnější.

Evropští nekomenzálové žijící v severní části svého areálu rozšíření (př. Slovensko, Maďarsko, Ukrajina) s kontinentálním klimatem se navíc musí vypořádávat s poměrně tuhými zimami. Myši při nadbytku výživné potravy dokážou žít (a pravidelně se množit) i v teplotách pod nulou (př. myši obývající půlky mražených dobytčat ve velkých mrazárnách – Pelikán 1981). V nesynantropním prostředí si však o takové výživě mohou nechat jen zdát. Proto si myši (*Mus spicilegus*) v tomto prostředí shromažďují na zimu zásoby zrní, které překrývají hlínou a vytváří tak charakteristické hromady (označované jako „kurgánčiky“) (př. Sokolov et al. 1998). Právě tyto zásoby je nutno střežit před cizími vetřelci, zejména na podzim, v době jejich shromažďování.

„Kurgánčík“ staví a posléze obývá více myší – zpravidla dospělý pár a jejich poslední potomci. Některé studie zkoumající genetickou příbuznost jedinců v jednotlivých zásobárnách ovšem naznačují, že společně v jednom „kurgánčíku“ mohou přezimovat i vrhy více než dvou rodičů (př. potomci jednoho samce a dvou různých samic – snad sester?) (Garza et al. 1997). Do zásobárny si mohou nanosít 20, i 50 litrů zrní (u populací žijících na polích) (Čanády et al. 2009). V zemi pod zásobou obilí si myši vyhrabávají tunely a nory, ve kterých se během zimních měsíců zdržují (př. Sokolov et al. 1998). Příbuzní jedinci druhu *Mus spicilegus* (přesněji řečeno ti, kteří se navzájem dobře znají), k sobě bývají poměrně tolerantní, a tak i míra agresivity je mezi přezimujícími jedinci celkem nízká; navíc v zimních zásobárnách neprobíhá reprodukce (Gouat et al. 2003a), která by podporovala kompetici a agresivitu mezi samci (Patris & Baudoin 1998, 2000; Patris et al. 2002; Váchová & Frynta 2004). Naopak k neznámým jedincům se *Mus spicilegus* chovají značně agresivně (Patris et al. 2002; Suchomelová et al. 1998).

Patrně hlavně díky kompetici o nedostatkové zdroje jsou tedy nekomenzální myši daleko agresivnější než komenzální. Tento rozdíl v agresivitě je patrný zejména u samic (samci synantropních myší mezi sebou musí soupeřit o dominantní postavení, potažmo o přístup k druhému pohlaví, proto u nich není pokles agresivity tak výrazný jako u samic). Vyplývá to i z několika článků (Frynta & Čiháková 1996; Frynta et al. 2005; Suchomelová et al. 1998), které porovnávají míru agonistických projevů chování mezi komenzálními a nekomenzálními populacemi rodu *Mus* z Evropy a Předního Východu. Zvláštní výjimkou je nekomenzální *Mus spretus* z jihozápadní Evropy, která je vysloveně „hodná“. Svou nízkou mírou agresivity se nejvíce podobá komenzálním populacím *Mus musculus* ze střední Evropy (Frynta et al. 2005; Hurst et al. 1996). Není zcela jasné, proč se tolik odlišuje od jiných nekomenzálů. Jednou z možností je působení prostředí, ve kterém žije: západní Mediterrán se svým mírným atlantickým klimatem liší od východní Evropy a východního Mediterránu (kde se vyskytují *Mus spicilegus* a *Mus macedonicus*). V atlantickém podnebí jihozápadní Evropy není myš *Mus spretus* vystavena tak velkým teplotním změnám a nepotýká se s žádným „obdobím nedostatku“ v průběhu roku. Proto si také nejspíš netvoří větší zásobárny potravy, které by si pak musela bránit (Frynta – osobní sdělení): prostředí po ní prostě agresivní chování „nevyžaduje“.

Nejbližší příbuzný kyperské myši, *Mus macedonicus* je ovšem značně agresivní. Proto jsme předpokládali, že vysoká míra agonistických interakcí bude pozorována i mezi jedinci *Mus cypriacus*.

Specifikem nekomenzálních populací je také monogamie (ovšem spíše předpokládaná, než skutečně dokázaná). Vzhledem k vysoké agresivitě nekomenzálních jedinců se zdá nepravděpodobné, že by se mohli sdružovat př. do polygynních jednotek. Některé studie sice naznačují, že v přírodě se u nekomenzálních myší může vyskytnout fakultativní polygynie, př. u *Mus spicilegus* na podzim, před koncem sezóny (Garza et al. 1997) nebo na jaře, počátkem rozmnožovací sezóny (Gouat et al. 2003b) - tehdy myši teprve vylézají ze zásobáren, kde prezimovaly, a příbuzné samice se ještě zdržují blízko sebe, takže pro samce je v tomto krátkém období možné spářit se s více samicemi brzy po sobě. Ovšem v laboratorních chovech se polygynní skupiny oproti monogamním párům jeví jako reprodukčně málo úspěšné (Gouat & Féron 2005). Také z vlastních chovů vím, že prakticky nepřichází v úvahu držet pohromadě s jedním samcem dvě nebo více samic (ani sester) – jedna z nich okamžitě obsadí dominantní postavení a ostatní samice nemilosrdně utlačuje (až k jejich úhynu, nejsou-li včas odděleny). Skupinky se dvěma samicemi se také jen velmi sporadicky rozmnožují.

3.2 Metodika

Sledování agonistického chování myší bylo prováděno metodou dyadických interakcí v neutrálním prostředí (viz Čiháková & Frynta 1996). Jedinci v každé pokusné dvojici patřili vždy ke stejnému druhu a byli stejného pohlaví.

V pokusech byly použity myši ze dvou populací (*Mus cypriacus* a nekomenzální *Mus musculus* z Íránu) - obě jsou zcela neprozkoumané. Zatímco *Mus cypriacus* se na první pohled jeví jako značně agresivní druh, u *Mus musculus* jsme očekávali, že bude o něco mírnější. Zajímalo mě proto porovnání míry agonistického chování obou populací.

Mé výsledky z agonistických pokusů jsou dále porovnávány se staršími výsledky (mírou agresivity) u jiných myších druhů či populací (Čiháková & Frynta 1996; Frynta et al. 2005; Suchomelová 1998).

3.2.1 Design pokusu

Použito bylo 24 samců a 24 samic druhu *Mus cypriacus* (12 samčích /male-male/ a 12 samičích /female-female/ interakcí) a 10 samců a 10 samic druhu *Mus musculus* (5 samčích /male-male/ a 5 samičích /female-female/ interakcí). Každý jedinec byl použit pouze jedenkrát. Pokusy probíhaly v době přirozené aktivity myší, tzn. v podvečer a v noci (mezi 18:00 a 24:00 hod).

Samotné pokusy probíhaly ve skleněném teráriu o rozměrech 60x30x30 cm, opatřeném v polovině délky vyjímatelnou skleněnou přepážkou, nahoře pak ochranným krytem z plexiskla (proti úniku myší). Před každým pokusem bylo terárium vymyto lihem (96% etanol), který zajistil setření jakýchkoliv pachových stop z předchozích interakcí. Průběh experimentu byl natáčen videokamerou v nestresujícím tlumeném (červeném) a infračerveném osvětlení. Do každé z oddělených polovin experimentálního terária byl umístěn jedinec a ponechán 5 minut v klidu pro aklimatizaci. Poté byla vyjmuta skleněná přepážka a dalších 10 minut filmovány sociální interakce mezi oběma jedinci. Po skončení natáčení se ještě zaznamenávala hmotnost a věk (podle chovatelských záznamů) sledovaných jedinců. Nakonec byl každý jedinec vrácen do jeho vlastní chovné nádrže.

3.2.2 Sledované prvky chování

V sociálních interakcích bylo sledováno celkem 35 prvků chování. Ty lze rozdělit do šesti hlavních skupin – na chování úvodní, individuální, explorační, přátelské, agonistické a sexuální.

a) Úvodní chování

1. zájem (*attend*) - myš stojí na místě a sleduje chování druhého jedince, větrí
2. přiblížení (*approach*) - pomalý pohyb směrem k druhému jedinci
3. následování (*follow*) – myš v těsném závěsu následuje druhého jedince (narozdíl od „honičky“ jde o pomalý pohyb)

očichávání:

4. naso-nasální kontakt (*naso-nasal contact*) - očichávání čenichu druhého jedince
5. naso-korporální kontakt (*naso-corporal contact*) - očichávání těla druhého jedince
6. naso-anální kontakt (*naso-anal contacti*) - očichávání anální a genitální oblasti druhého jedince

b) Individuální chování

7. čištění (*groom*) – myš sedí a věnuje se péči o srst
8. sezení (*crouch*) – myš pasivně sedí (obvykle u stěny terária)
9. sezení v rohu (*croach in corner*) – myš pasivně sedí v rohu terária

c) Explorační chování

10. explorace (*explore*) – prozkoumávání prostoru terária, očichávání (zejména rohů), hrabání
11. panáček (*rear*) – vztyčení na zadních končetinách při exoraci; není motivováno sociální interakcí
12. panáček u stěny (*rear-wall*) – vztyčení na zadních končetinách u stěny terária, opření předními končetinami o stěnu
13. skok (*jump*) – výskok do vzduchu (u stěny nebo v otevřeném prostoru); není zřetelně motivován snahou uniknout před druhým jedincem

d) Přátelské chování

14. vzájemné čištění (*mutual groom*) – péče o srst druhého jedince
15. podlézání (*crawl under*) – myš se snaží podlézt druhého jedince
16. nalehnutí (*lie on*) – myš leze na hřbet druhého jedince, lehá si na něj
17. blokování (*block*) – myš sedí těsně vedle druhé, tiskne ji ke stěně terária

e) Agonistické chování

I. agresivní

18. hrozba (*threat*) – myš orientována směrem k druhému jedinci; otevřená tlama, vztyčené ušní boltce, někdy zježená srst
19. agresivní vztyčení (*aggressive upright*) – podobá se hrozbě, ale myš je navíc vztyčena na zadních končetinách
20. útok (*attack*) – rychlý výpad proti druhému jedinci, často snaha kousnout soupeře
21. honička (*chase*) – rychlé pronásledování druhého jedince
22. potyčka (*roll-over fight*) – myši navzájem zaklesnuty „do klubka“, jednou nebo vícekrát se překulí

II. neutrální, ambivalentní

23. neutrální vztyčení (*neutral upright*) – obě myši stojí proti sobě na zadních končetinách, někdy se předními končetinami opírají jedna o druhou (snaha odstrčit druhého)
24. box (*box*) – většinou navazuje na neutrální vztyčení, myši se přetlačují či „boxují“ předními končetinami
25. váhavé přecházení (*to and fro*) – myš se nerozhodně přibližuje a vzdaluje od druhého jedince
26. švihání ocasem (*tail rattle*) – rychlé kmitání ocasem (zejména jeho špičkou) ze strany na stranu

III. defenzivní (obránné)

27. defenzivní vztyčení (*defensive upright*) – myš stojí na zadních končetinách, orientovaná směrem k druhému jedinci
28. defenzivní hrozba (*defensive threat*) – obvykle navazuje na defenzivní vztyčení; myš stojí na zadních končetinách, má otevřenou tlamu, někdy vyrazí předními končetinami proti druhému jedinci

29. odvrácení (*avoid*) – myš odvrací hlavu nebo celé tělo od druhého jedince
30. ústup (*retreat*) – pomalý pohyb směrem od druhého jedince; je vyvolán sociální interakcí
31. útěk (*flee*) – myš rychle běží (nebo poskakuje) směrem od druhého jedince; může (ale nemusí) být pronásledována druhou myší
32. útěk skokem (*jump avoid*) – myš uskakuje z dosahu blížícího se soupeře (zpravidla odskakuje dozadu, méně často soupeře i přeskakuje)
33. strnutí (*freeze*) – myš náhle ztuhne; může se tisknout k podkladu nebo „zamrznout“ uprostřed pohybu (př. s jednou končetinou nakročenou); ušní boltce často sklopeny dozadu
34. submisivní pozice (*submissive position*) – myš klopí ušní boltce dozadu, přivírá oči; soupeři odhaluje nechráněné hrdlo či břicho (toto chování se však u myší prakticky nevyskytuje; typičtější je pro myšice)

f) Sexuální chování

35. pokus o páření, páření (*mount*) – samec leze samici na hřbet, pokouší se s ní pářit

3.2.3 Vyhodnocení výsledků

Videozáznam byl vyhodnocen pomocí programu Activities 2.1 (Vrba & Donát 1993). Jedna interakce trvala 10 minut (600 sec). Vyhodnocením bylo zjištěno, kolik času (v sekundách) trávili jedinci jednotlivými prvky chování. V rámci každé interakce pak byly sečteny hodnoty jednotlivých prvků chování obou zúčastněných jedinců – interakce (oba dva jedinci) byla sledována a dále vyhodnocována jako celek, neboť chování obou účastníků je na sobě vzájemně závislé a tudíž jej není vhodné hodnotit odděleně. (Což znamená, že se každá interakce ve výpočtech dvojnásobně prodloužila – na 1200 sec.)

Získané hodnoty byly zpracovány v programu Statistica 6.

3.3 Výsledky

Agonistické chování u samců ($n = 12$ interakcí) a samic ($n = 12$) *Mus cypriacus* se od sebe liší (arcsinová transformace: průměr u samců 0,734; průměr u samic 0,549; $t = 3,671$; $p = 0,001$) (viz též **Tab. 7.3** a **7.4** v Příloze). Samci kyperské myši trávili v průměru 44,9 % času interakce (průměrně 539,4 sec z 1200 sec) agonistickým chováním, zatímco samice v průměru 27,7 % (332,5 sec z 1200 sec).

U samic *Mus cypriacus* jsou hodny pozornosti dvě komponenty chování: „Přátelské chování“ (průměrně 33,3 sec na interakci) a „Sexuální chování“ (průměrně 10,6 sec na interakci).

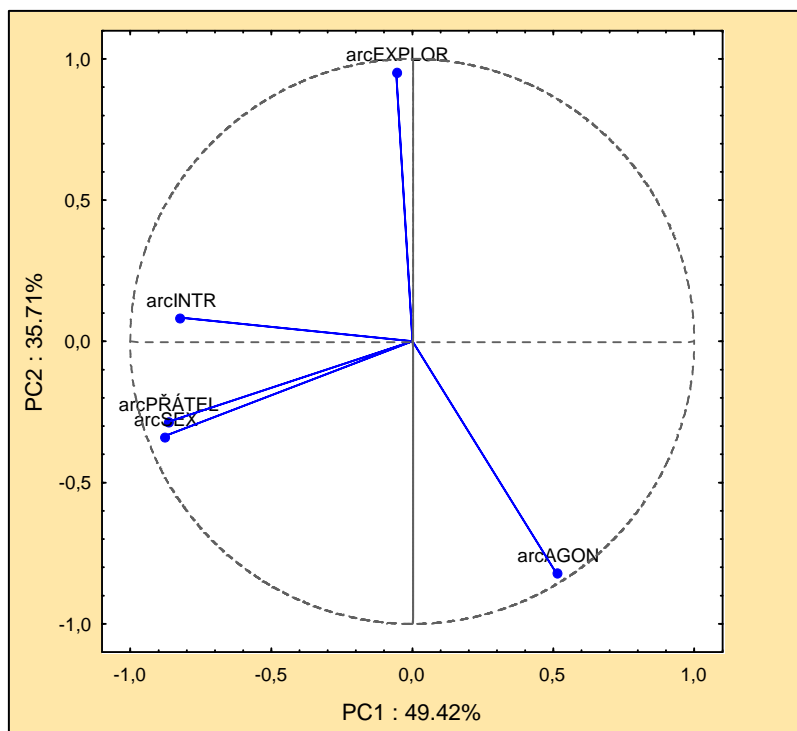
U samců druhu *Mus musculus* tvořily agonistické interakce 28,5 % (341,6 sec z 1200 sec), u samic 10,4 % (124,6 sec z 1200 sec). (viz **Tab. 3.1**).

Tabulka 3.1: Průměrná délka trvání jednotlivých kategorií chování (v sekundách).

Dole: Procento času z celé interakce strávené agonistickým chováním. Průměr je počítán pro celou interakci. M = samec (*male*); F = samice (*female*)

druh	<i>M. cypriacus</i> M	<i>M. cypriacus</i> F	<i>M. musculus</i> M	<i>M. musculus</i> F
Agonistické	539,4	332,5	341,6	124,6
Přátelské	4,3	33,3	1,4	2,8
Úvodní	156,1	214,9	228,3	206,7
Explorační	304,6	392,8	480,2	678,7
Individuální	194,7	216,0	148,4	187,2
Sexuální	1,0	10,6	0,0	0,0
Agonistické agresivní	74,5	30,5	41,9	7,8
Agonistické defenzivní	324,6	281,0	265,5	110,6
Agonistické neutrální	140,3	20,9	34,3	6,2
Agonistické	44,9 %	27,7 %	28,5 %	10,4 %

(podrobnější data viz **Tab. 7.1** a **Tab. 7.2** v Příloze)



Obr. 3.1:

Analýza hlavních komponent

První osa (PC1) je určena úvodním, přátelským a sexuálním chováním.

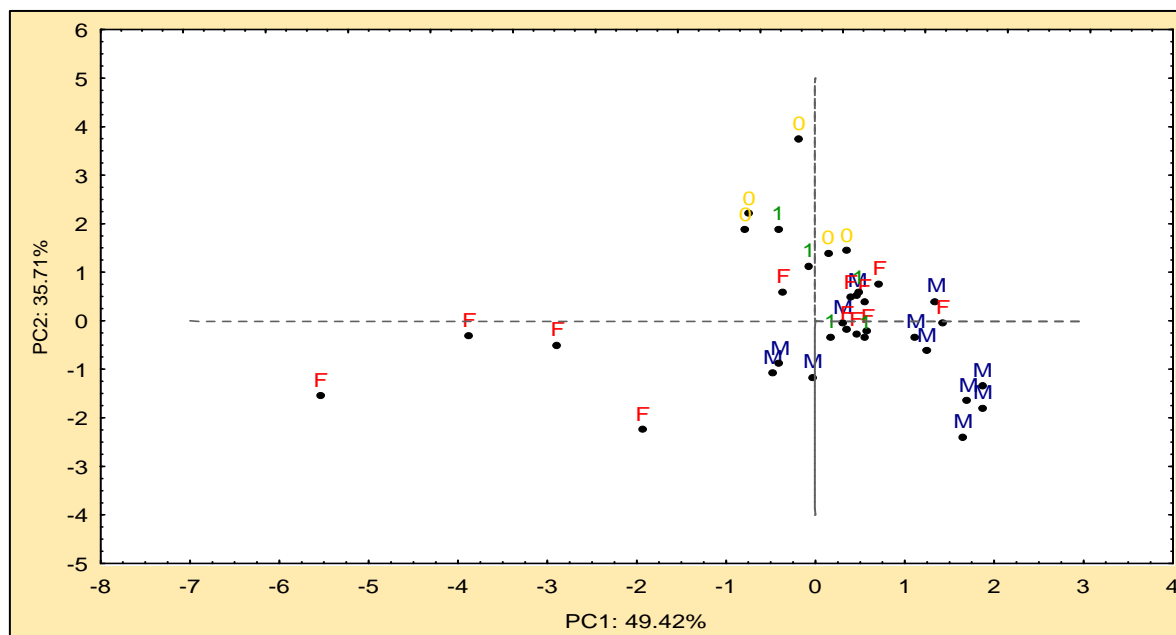
Druhá osa (PC2) je dána jednak exploračním chováním, jednak proti němu jdoucím chováním agonistickým.

Obr. 3.2: Projekce jednotlivých interakcí do prostoru hlavních komponent.

PC1 = „přátelský/sexuální zájem“;

PC2 = „nezájem/agresivní zájem“

- M = *Mus cypriacus* male-male interakce
- F = *Mus cypriacus* female-female interakce
- 1 = *Mus musculus* male-male interakce
- 0 = *Mus musculus* female-female interakce



V analýze hlavních komponent (**Obr. 3.1**) je první osa (PC1) určována úvodním, přátelským a sexuálním chováním (první komponenta tedy představuje jakýsi „přátelský/sexuální zájem“). Druhá osa (PC2) je dána jednak exploračním chováním, jednak proti němu jdoucím chováním agonistickým - druhá komponenta tedy zastupuje současně nezájem o druhého jedince a zároveň i agonistický vztah („agresivní zájem“) k tomuto jedinci.

Tyto dva „bloky“ (PC1 a PC2) kategorií chování jsou pak na sobě prakticky nezávislé. Naopak explorační a agonistické chování („blok“ PC2) se vlastně vzájemně vylučují (čím více agresivity jedinec projeví, tím méně „času mu zbývá“ na exploraci – a naopak). To je patrné i z **Tab. 3.1** - míra explorace je u agresivních *Mus cypriacus* poměrně nízká.

Na dalším grafu (**Obr. 3.2**) pak vidíme projekci jednotlivých pokusných dvojic do prostoru hlavních komponent. Patrné jsou čtyři samičí dvojice *Mus cypriacus* posunuté výrazně podle hlavní osy (PC1) ve směru „přátelský/sexuální zájem“.

Jednotlivé dvojice samců *Mus cypriacus* jsou pak vesměs vychýleny ve směru agonistického chování.

Samice z íránské populace *Mus musculus* obecně směřují k exploračnímu chování.

3.4 Diskuze

Obecně je v sociálních interakcích značná variabilita (právě vlivem interakce mezi oběma jedinci). Počet interakcí vyhodnocených v mé práci není pravda příliš vysoký, ale i v tomto poměrně malém počtu pokusů nalezneme zajímavé, kvalitativně odlišné výsledky.

Ve srovnání s dalšími, již dříve otestovanými populacemi myší (Frynta et al. 2005) vychází *Mus cypriacus* jako nejagresivnější druh (viz **Tab. 3.2**). Tento výsledek lze očekávat i na základě fylogenetických vztahů: sesterský druh kyperských myší, *Mus macedonicus*, je rovněž značně agresivní (samci se průměrně 41 % času z každé interakce věnují agonistickému chování; u samic je to průměrně 27 % času) (Frynta & Čiháková 1996).

Tabulka 3.2: Srovnání délky trvání **agonistického chování** u jednotlivých myších populací.

Průměrná délka trvání (v sekundách) agonistického chování v interakci. Průměr je počítán pro celou interakci. Řazeno sestupně podle sloupce „samci“. Data pro srovnání převzata z článků Frynta & Čiháková 1996; Frynta et al. 2005; Suchomelová et al. 1998; viz též **Tab. 7.5** v Příloze)

populace (lokalita)	samci	samice
<i>Mus cypriacus</i>	539,4	332,5
<i>M. macedonicus</i>	490,54	323,84
<i>M. domesticus</i> (JZ Írán)	386.5	161.2
<i>M. musculus</i> (S Írán – Now Kandeh)	341,6	124,6
<i>M. domesticus</i> (Jordánsko)	334.7	188.1
<i>M. domesticus</i> (Palmyra)	318.6	111.8
<i>M. domesticus</i> (V Sýrie)	310.4	84.7
<i>M. spicilegus</i> (izolovaně chovaní samci)	236,3	---
<i>M. domesticus</i> (Turecko)	225.1	45.6
<i>M. spicilegus</i>	198,1	206,5
<i>M. domesticus</i> (Řecko)	190.5	0.5
<i>M. domesticus</i> (Libye)	170.8	51.3
hybrid <i>M. musculus</i> x <i>M. domesticus</i> (ČR)	137.8	6.8
<i>M. domesticus</i> (Bulharsko)	99.6	10.0
<i>M. spretus</i>	62,8	11,0
<i>M. musculus</i> (ČR)	37.5	5.0

U samic kyperských myší se objevují dva velmi zajímavé (a spolu související) aspekty chování.

Jednak je to „Přátelské chování“, jehož hodnota je značně vyšší než je u myší obvyklé (viz **Tab. 3.1** a **3.3**). Myši jsou obecně charakteristické právě nízkou mírou přátelského chování. Pokud se spolu přímo neperou, jeví zpravidla naprostý nezájem o druhého jedince (a věnují se exploraci); jinak je tomu například u myšic (*Apodemus*), které naopak projevují řadu prvků přátelského chování (Čiháková & Frynta 1996). Stejně jako u agonistického chování vidíme i v tomto případě podobnost se sesterským druhem *Mus macedonicus* (viz **Tab. 3.3**). Tato vysoká míra přátelského chování je dána zejména častým výskytem vzájemného čištění mezi samicemi (prvek *mutual groom*; viz též. **Tab. 7.1** a **7.2** v Příloze). Tento prvek souvisí s pseudosexuálním chováním (viz níže).

Tabulka 3.3: Srovnání délky trvání přátelského chování u jednotlivých myších populací.

Průměrná délka trvání (v sekundách) přátelského chování v interakci. Průměr je počítán pro celou interakci. Řazeno sestupně podle sloupce „samice“. Data pro srovnání převzata z článků Frynta & Čiháková 1996; Frynta et al. 2005; Suchomelová et al. 1998; viz též **Tab. 7.5** v Příloze)

populace (lokalita)	samci	samice
<i>Mus cypriacus</i>	4,3	33,3
<i>M. macedonicus</i>	1,1	32,3
<i>M. spretus</i>	4,5	20,0
<i>M. domesticus</i> (Libye)	3,1	6,3
<i>M. musculus</i> (ČR)	18,2	3,1
<i>M. domesticus</i> (Palmyra)	0,0	3,0
<i>M. musculus</i> (S Írán – Now Kandeh)	1,4	2,8
<i>M. domesticus</i> (Bulharsko)	2,0	2,7
hybrid <i>M. musculus</i> x <i>M. domesticus</i> (ČR)	4,5	1,3
<i>M. domesticus</i> (V Sýrie)	0,0	1,2
<i>M. spicilegus</i> (izolovaně chovaní samci)	1,8	---
<i>M. domesticus</i> (Řecko)	0,2	0,9
<i>M. domesticus</i> (Turecko)	1,0	0,7
<i>M. domesticus</i> (JZ Írán)	0,0	0,6
<i>M. spicilegus</i>	5,8	0,3
<i>M. domesticus</i> (Jordánsko)	0,0	0,0

Druhým (a ještě zajímavějším) aspektem je přítomnost sexuálních prvků chování v samičích interakcích *Mus cypriacus*. Je to značně neobvyklý jev; i o něm nám ale něco prozradí fylogenetické vztahy v rodu *Mus*: toto chování (označované jako „pseudosexuální“) bylo již jednou pozorováno, a to u samců (u samic nikoli) nekomenzálních myší *Mus spicilegus* (Suchomelová et al. 1998; viz též **Tab. 7.5** v Příloze). Tehdy bylo interpretováno v souvislosti s agresivitou samců - jako projev sociální dominance vůči druhému jedinci.

I u kyperských samic bylo toto pseudosexuální chování provázáno s agresivitou. Zpravidla mu předcházela (již výše zmiňovaná) péče o srst druhého jedince (*mutual groom*), která však v mnoha případech obsahovala i agresivní prvky (olizování mnohdy přecházelo až v zuřivé okusování); když se čištěné samici tato „péče“ nelíbila a pokusila se odejít, byla druhou myší popadnuta do tlamy (za hřbet, za ucho) a poměrně surově přitažena zpět. (Podobně i v předkopulačním chování samců vůči samicím myší je znám výskyt agresivních komponent chování - Kavaliers et al. 2001). Posléze se „čistící“ samice vyšplhala (nebo alespoň pokusila vyšplhat) druhé („čištěné“) samici na hřbet a „páčila“ ji.

Pseudosexuální chování se objevilo ve 4 z 12 samičích interakcí. Ve dvou byla jedna samice dominantní a z její strany také vycházely všechny „pářící“ pokusy. V druhých dvou interakcích byly „síly“ obou samic vyrovnanější – během interakce si samice několikrát prohodily roli „pářící“ a „pářené“ myši. V dalších dvou interakcích se pak vyskytly případy vzájemného čištění srsti, po kterých nenásledoval pokus o páření.

V jednom případě se pseudosexuální chování objevilo i v samčí interakci kyperských myší (šlo o jednostranný projev – o páření se pokoušel jen jeden samec z dvojice). Rovněž souviselo s agresivním chováním samce. Šlo však o ojedinělé pozorování.

Agresivita by mohla souviset i s ekologií kyperské myši: v suchém a málo úživném biotopu, který na ostrově Kypru obývá, je agresivita dost pravděpodobně nutná k získání a obhájení dostatečných potravních zdrojů. Předpokládám, že kyperské myši obou pohlaví si vytváří zásobárny, které si pak musí bánit (což by vysvětlilo zvýšenou agresivitu samic). I ve vlastních chovech jsem několikrát pozorovala, jak si myš shromažďuje zásoby: jednotlivá zrna obilí rozsypaná po dně terária snášela do rohu (nebo do některé krabičky sloužící původně jako úkryt), kde je zahrabávala pilinami.

I přes velmi malý počet interakcí mezi nekomenzálními íránskými *Mus musculus* je zde patrná zvýšená agresivita, která u komenzálních populací *Mus musculus* nebyla pozorována (Frynta et al. 2005).

4. Reakce na pach potenciálního predátora (kompetitora)

4.1 Literární přehled: Kompetice a predace

Jak jsem se již zmiňovala v úvodu, kyperská myš žila zhruba půl milionu let izolovaná od veškerých savců, kteří by pro ni znamenali konkurenci nebo hrozbu. Zajímalo nás proto, jak bude reagovat na pach savců, kteří pro myši obecně představují riziko.

Na Kypru se v současné době může *Mus cypriacus* setkávat hlavně s krysou, kočkou a liškou (pes a potkan se zde vyskytují především v blízkosti lidských sídel, a tak jsme neočekávali, že by se s kyperskou myší střetávali příliš často). Nejčastěji se myš patrně setkává s krysou, protože ta se na Kypru vyskytuje naprosto všude. Nevíme, zda krysa kyperské myši zabíjí nebo ne (podle všeho tvoří významnou složku potravy krys semena ze šišek – Landová et al. 2006); pro myši ale znamená minimálně silného kompetitora.

Ve vícedruhových společenstvech hlodavců se kompetičně dominantním druhům slabší druhy obvykle vyhýbají a pach dominantního druhu na ně působí averzivně - dochází k asymetrické mezidruhové kompetici (Abramsky & Pinshow 1989) (př. *Mus musculus* z Předního Východu se vyhýbá pachu většího a konkurenčně dominantního pískomila *Meriones meridianus* (Krasnov & Khokhlova 1996); obdobně menší a slabší pískomil *Gerbillus allenbyi* se snaží vyhnout střetnutí s větším a agresivním *Gerbillus pyramidum* – Abramsky et al. 1998).

O potkanech je známo, že někteří jedinci spontánně zabíjejí myši a také je požírají. Zmíním se zde o studii (Karli 1956), která se tímto tématem podrobně zabývá: podle ní se až 70 % divokých potkanů chová muricidně, u laboratorních kmenů to bývá jen kolem 12 % jedinců. Jednotliví potkani se pak chovají vždy konzistentně: jedni zabíjí myš vždy, druzí naopak téměř nikdy (dokoce ani v situaci, kdy trpí hladem). „Ochota“ zabíjet myši nezávisí na pohlaví potkana – muricidně se chová zhruba stejné procento samců i samic. Zajímavý je i rozdíl mezi divokými a laboratorními jedinci v latenci zabití myši: zatímco muricidní domestikovaní potkani zabíjeli myš během pár minut poté, co se s ní setkali, divocí potkani ji zpravidla zakousli až další den. Divocí i laboratorní potkani nejčastěji zabíjejí myš tím nejefektivnějším způsobem – prokousnutím páteře (v 89 % případů); celkem 65 % všech útoků je vedeno na páteř krční. Jen v 7 % případů útočí potkani na ventrální stranu těla myši a ve 4 % případů na hlavu. Většina zabitých myší bývá alespoň částečně sežrána (Karli 1956).

Myši (laboratorní myši a evropské *Mus domesticus*) potkana považují za hrozbu – utíkají před ním nebo náhle strnou (*freezing*), případně se chovají defenzivně (Blanchard et al. 1998a).

Je otázkou, zda kyperská myš považuje krysu nebo potkana za nebezpečné. S krysou není v kontaktu dlouho – jen zhruba 2.000 – 2.500 let (kdy se krysa rozšířila z Asie do Evropy). Přesto však s ní má jistě více zkušeností než s potkanem, který do Evropy přišel před několika málo sty lety. Kyperským myším jsme proto v pokusech předkládali jak pach krysy, tak pach potkana, abychom viděli, zda se jejich reakce na tyto dva pachy budou nějak výrazně lišit.

Pach predátora obecně může vyvolávat u jedinců loveného druhu řadu behaviorálních změn: dochází například k útlumu pohybové aktivity (celkově aktivnější jedinci bývají uloveni častěji - Norrdahl & Korpimäki 1998), k potlačení jiných než antipredačních typů chování (vyhledávání potravy, krmení se, péče o srst, vnitrodruhová agresivita) (př. Kemble & Bolwahn 1997; Koivisto & Pusenius 2003), změně využívání habitatů (kořist se stahuje do míst, kde se pach predátora nevyskytuje) (Apfelbach et al. 2005) nebo také k potlačení rozmnožování (podle některých studií se samice za zvýšeného predačního tlaku odmítají pářit – př. Sih et al. 1998; Ylönen et al. 1992; Ylönen & Ronkainen 1994).

Na hlodavce v habitatech, které obývají, zpravidla působí více než jeden typ predátora (Sih et al. 1998). Na jednotlivé typy pak musí hlodavec často reagovat odlišným antipredačním chováním. Mnohdy dochází i k tomu, že vyhýbání se jednomu typu predátora zvyšuje riziko střetnutí s predátorem jiným (Krupa & Sih 1998). Tento případ bývá označován jako *predator facilitation* – jakési „usnadnění pro predátora“ (Korpimäki et al. 1996; Kotler et al. 1992). Například hraboši polní (*Microtus agrestis*) se před útoky poštolek ukrývají do vysoké a husté vegetace. Zde je ale zase snáze uloví lasice kolčava (Korpimäki et al. 1996). V takových situacích se pak často hlodavci přednostně vyhýbají tomu predátorovi, kterého považují za nebezpečnějšího (př. hraboši se přednostně ukrývají před poštolkou) (Korpimäki et al. 1996). Podobně hlodavci pytloušovití (*Heteromyidae*) vyskytující se v pouštních a polopouštních oblastech Severní Ameriky jsou v otevřeném prostoru ohrožováni dravými ptáky nebo liškami, před kterými se musí ukrývat v keřích či trsech vegetace (Herman & Valone 2000; Longland & Price 1991). V porostu jim však současně hrozí nebezpečí ze strany číhajících hadů (Falkenberg & Clarke 1998; Herman & Valone 2000). Na hady některé druhy pytloušovitých (tarbíkomyši rodu *Dipodomys*) reagují poněkud neobvykle - „inspekci predátora“: aktivně se k hadovi přibližují (často k jeho hlavě, někdy se jej až dotknou čenichem). Jakmile had zaútočí, tarbíkomyš bleskurychle uskočí (jen zhruba

v 1 případě z 20 je had úspěšný a tarbíkomyš uloví). Poté (již v bezpečné vzdálenosti) začnou tarbíkomyši bubnovat zadními končetinami do podkladu (výhružně?). Tento „mobbing“ zpravidla za chvíli přinutí hada odplazit se pryč (Randall et al. 1995).

Při vyhýbání se predátorovi hlodavci často spoléhají právě na pach. Například norníci (*Clethrionomys glareolus*; nověji *Myodes glareolus*) jsou relativně pomalá zvířata a při přímém střetu s jejich hlavním predátorem – lasicí kolčavou – nedokáží uniknout. Proto se snaží už předem vyhnout setkání s lasicí a její pach u nich vyvolává krátkodobé, ale výrazné změny chování: norníci omezují celkovou pohybovou aktivitu (Borowski 1998; Ronkainen & Ylönen 1994), mění denní dobu své aktivity (původní vrchol aktivity - za úsvitu a za soumraku – mizí: norníci jsou aktivní rovnoměrně během celého dne) a také snižují vnitrodruhovou agresivitu (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1990; Ylönen et al. 1992). Navíc u nich lze často pozorovat i jakýsi „arboreální únik“ – po detekci pachu predátora začnou norníci šplhat na nejtenčí větvičky vegetace, kam se za nimi predátor nedostane (Jedrzejewski et al. 1993; Ylönen et al. 1992).

Kromě pachu samozřejmě hlodavci reagují i na optické nebo akustické signály přítomnosti predátora – ty jim značí akutní nebezpečí střetu s ním (Koivisto & Pusenius 2003).

Reakce hlodavců na pach šelem (sympatrických i alopatrikých) se uvádí jako vrozená (např. Bramley et al. 2000; Masini et al. 2005; Rosell & Czech 2000). Pach kočky bývá pro hlodavce obecně averzivním podnětem a vyvolává u nich behaviorální příznaky strachu (př. Blanchard et al. 1998b; Fendt 2006; File et al. 1993; Klein et al. 1994); odpuzuje i myši a potkany různých laboratorních linií (kteří již téměř sto let nejsou ohrožováni predací). Na druhou stranu existují doklady z Austrálie (Dickman 1992) - kam byla myš druhu *Mus domesticus* zavlečena již v 18. století – o tom, že averzivní reakce na kočku se může vytrácet. Autor sledoval myši populace na různých australských lokalitách: na místech, kde se vyskytuje kočka (ta byla do Austrálie rovněž zavlečena prvními evropskými osadníky), se myši jejímu pachu vyhýbaly; naopak jedinci na lokalitách bez koček se kočičího pachu (experimentálně rozmístěného v terénu) nebály. A to i přesto, že se předci těchto myší s kočkou setkávaly ještě před sto lety (Dickman 1992).

Samozřejmě hlodavci na pach reagují méně silně než na kočku živou - v přírodě pach samotný neznamena automaticky aktuální přítomnost predátora (Alberts 1992; Blanchard et al. 1998b).

Ráda bych se ještě zmínila o jedné zajímavosti, která mě v odborné literatuře zaujala: o způsobu vyhodnocování kočičího pachu v mozku hlodavců.

Různé pachy jsou u hlodavců vnímány jednak hlavním čichovým aparátem, jednak vomeronasálním orgánem. Hlavní čichový aparát je schopen detekovat řádově až tisíce různých těkavých pachových molekul; vomeronasální orgán je specializovanější - rozlišuje druhově specifické pachy (feromony) související s reprodukcí, agresí, defenzivním chováním ap. (Apfelbach et al. 2005; Døving & Trotier 1998). Je zajímavé, že právě pach kočky vnímají hlodavci prostřednictvím vomeronasálního orgánu (Panksepp 1998): zatímco vjemy z hlavního čichového aparátu jsou vedeny olfaktorickým nervem do hlavního čichového laloku v mozku, signály z vomeronasálního orgánu přicházejí do specializované oblasti – přídatného čichového laloku. A právě tato oblast je aktivována, když jsou potkani vystaveni působení kočičího pachu (Apfelbach et al. 2005; McGregor et al. 2004). Jiná studie přímo uvádí, že laboratorní potkani po přetnutí nervu spojujícího vomeronasální orgán s přídatným čichovým lalokem nijak nereagovali na pach kočky (ač jejich hlavní čichový aparát poškozen nebyl); naopak potkani s poškozeným hlavním čichovým aparátem (jehož nefunkčnost byla vyvolána intranasální aplikací síranu zinečnatého; vomeronasální orgán poškozen nebyl) na tentýž pach reagovali výrazně – projevovali strach a úzkost, podobně jako kontrolní, zdraví potkani (Panksepp 1998).

Podle všeho je tedy kočičí pach hlodavci vnímán stejně jako feromony: je pro ně kairomonem (Apfelbach et al. 2005; McGregor et al. 2004) - ve smyslu chemického signálu, který je produkován jedním druhem (za účelem komunikace s příslušníky vlastního druhu) a zároveň zachytáván a využíván (či přímo zneužíván) jedinci druhu jiného (Cocke & Thiessen 1986; Dicke & Grostal 2001).

Hlodavci jsou značně neofobní zvířata. Tato neofobie se může projevit jak při střetu s predátorem nebo jeho pachem (Blanchard et al. 1995, 1998b; McGregor et al. 2004), tak při setkání s jakýmkoli novým, neznámým podnětem (pachem herbivora, novým předmětem ve známém teritoriu ap.) (Garbe et al. 1993; Kemble & Bolwahn 1997). Proto v našem pokusu byl použit rovněž pach býložravce (morčete) jako kontrola. (Pokud by se reakce kyperské myši na pach morčete a kočky podobala, šlo by zjevně o averzi neofobickou spíše než o averzivní reakci na predátora.)

4.2 Metodika

Pokusy sledují reakci kyperských myší na pachy pro ně potenciálně nebezpečných savců: kočky, krysy a potkana. Jako kontrola (neznámý podnět) byl použit pach morčete.

Moje výsledky jsou porovnávány s výsledky mojí spolužačky Margaréty Balad'ové (Balad'ová et al. 2007), která stejné pokusy prováděla na nekomenální populaci myší druhu *Mus domesticus* (Sýrie – lokalita Halabia). Narozdíl od *Mus cypriacus* se tyto syrské myši s kočkou setkávají poměrně často; potkana a krysu však potkávají jen zřídka. Zajímalo nás, zda (a nakolik) se budou reakce těchto dvou myších populací lišit (nebo naopak podobat).

4.2.1 Design pokusu

V jednotlivých částech pokusu byl použit následující počet myší: 11 samců a 11 samic (pach krysy); 12 samců a 12 samic (pach potkana); 11 samců a 11 samic (pach kočky); 11 samců a 11 samic (pach morčete). Každá myš byla použita pouze jedenkrát. Pokusy probíhaly v době přirozené aktivity myší, tzn. v podvečer a v noci (mezi 18:00 a 24:00 hod).

Pokusy probíhaly ve skleněném teráriu o rozměrech 60x30x30 cm, opatřeném nahoře ochranným krytem z plexiskla (proti úniku myší). Terárium bylo opticky (lištou uprostřed čelní stěny) rozděleno na dvě poloviny, aby bylo možno snadno stanovit, ve které polovině terária se pokusná myš právě nachází. Průběh experimentu byl natáčen videokamerou v nestresujícím tlumeném (červeném) a infračerveném osvětlení. Před každým pokusem bylo terárium vymyto lihem (96% etanol), který zajistil setření jakýchkoliv pachových stop z předchozích pokusů. Před pokusem byly do terária vloženy dvě válcovité plexisklové (průhledné) krabičky (průměr a výška 10 cm) s kruhovým vstupním otvorem (průměr 3 cm) – do každé poloviny terária jedna krabička. První obsahovala čisté piliny (kontrola), druhá piliny s pachovým vzorkem. Umístění pachového vzorku v teráriu (napravo - nalevo) bylo voleno náhodně. Poté byla do terária umístěna testovaná myš a po dobu 10 minut bylo natáčeno její chování. Po skončení pokusu byla zaznamenána hmotnost a věk jedince (podle chovatelských zázamů), poté byla myš navracena do její vlastní chovné nádrže.

Jednotlivými dárci pachových vzorků byli: dospělá samice krysy (*Rattus rattus*; dovezená z Kypru); dospělý samec potkana (*Rattus norvegicus*; kříženec divokého potkana z ČR a laboratorního kmene Wistar); dospělá samice domácí kočky (*Felis silvestris f. domestica*); dospělý samec domácího morčete (*Cavia porcellus*). Jako pachové vzorky byly použity piliny z ubikací jednotlivých druhů zvířat – se směsí pachu tělesného, pachu moči a výkalů. Pouze u kočky byly použity piliny z „kočičího záhodu“ (nesoucí pouze pach moči).

4.2.2 Sledované prvky chování

Sledováno bylo celkem 10 prvků chování, u každého bylo navíc stanoveno, zda se odehrává v levé nebo pravé polovině terária (tedy zda probíhá v blízkosti pachového vzorku nebo naopak v blízkosti „bezpachové“ kontroly). Prvky chování lze rozdělit do dvou hlavních skupin – na chování explorační a individuální.

a) Explorační chování

1. explorační (*explore*) – prozkoumávání a očíhávání prostoru (s výjimkou vstupního otvoru krabičky)
2. panáček/skok (*rear/jump*) – u stěny nebo ve volném prostoru terária
3. očíhávání vstupního otvoru krabičky (*sniff*) – včetně vstrčení hlavy dovnitř krabičky
4. vstup do krabičky (*enter*) – za vstup se považuje okamžik, kdy má myš uvnitř krabičky alespoň tři končetiny
5. explorační v krabičce (*explore in box*) – očíhávání stěn a pilin, hrabání v pilinách
6. panáček v krabičce (*rear in box*)

b) Individuální chování

7. čištění (*groom*) – péče o srst
8. sezení (*crouch*) – myš pasivně sedí, často u stěny nebo v rohu terária
9. čištění v krabičce (*groom in box*)
10. sezení v krabičce (*crouch in box*)

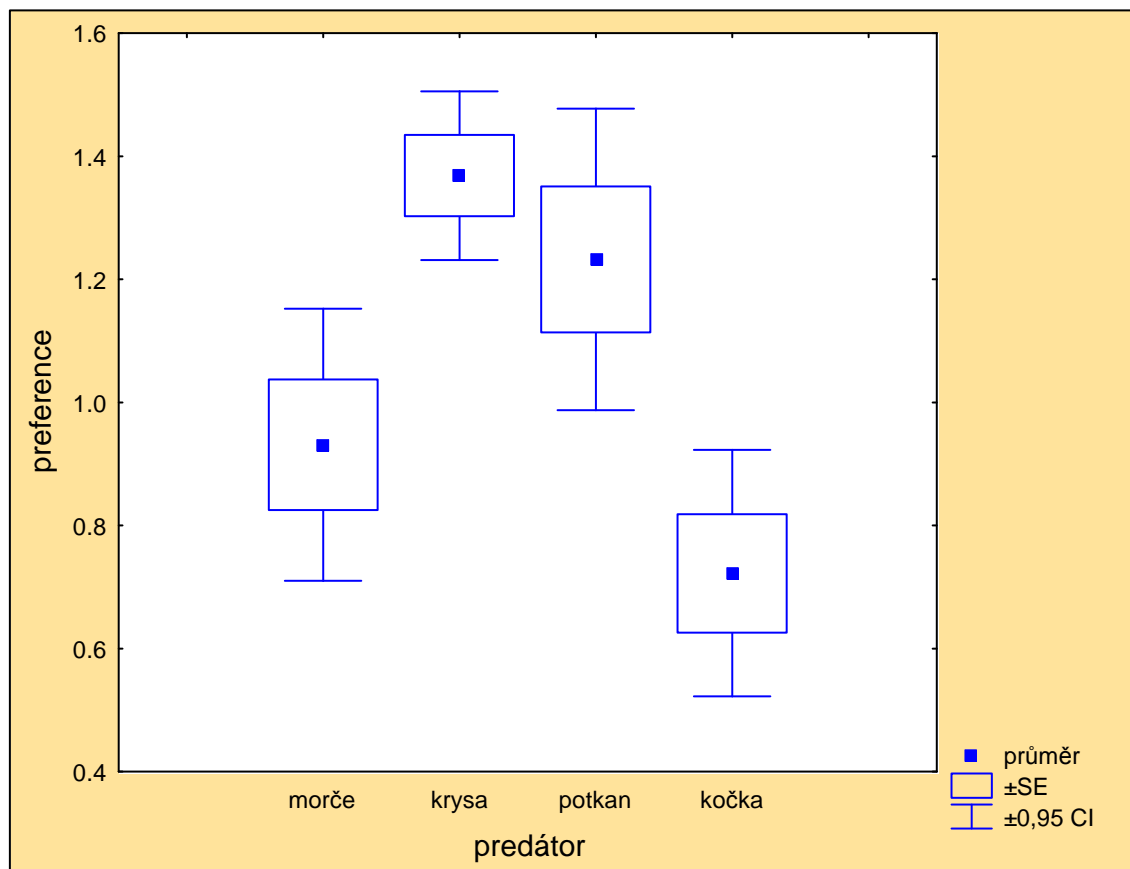
4.2.3 Vyhodnocení výsledků

Videozáznam byl vyhodnocen pomocí programu Activities 2.1 (Vrba & Donát 1993). Zjišťovalo se především, kolik času (v sekundách) trávil testovaný jedinec očíháváním nebo naopak vyhýbáním se předloženému pachu. Takto získané hodnoty byly zpracovány v programu Statistica 6.

Ve výsledcích použita arcsinová transformace poměru času stráveného v krabičce s pachem ku celkovému času strávenému v obou pokusných krabičkách dohromady byla standardizována tak, aby v grafu bod 1,0 osy y představoval „nulovou preferenci“ (tzn. vyrovnané preference pachu a kontrolních čistých pilin).

4.3 Výsledky

Z grafu (**Obr. 4.1**) je patrné, že myši preferují pach potkana a pach krysy oproti kontrolním čistým pilinám. Pachu kočky se naopak ve srovnání s čistými pilinami vyhýbají. Pach morčete ve srovnání s čistou podestýlkou statisticky průkazně nepreferují ani se mu nevyhýbají (neboť koeficientní interval se v jejich případě překrývá s hodnotou 1,0) (viz též **Tab. 4.1**).



Obr. 4.1: Preference pachů (arcsinová transformace času stráveného v krabici s pachem v poměru k celkovému času strávenému v obou krabičkách /pach + čisté piliny/).

Bod 1,0 osy y představuje „nulovou preferenci“; hodnoty osy y < 1,0 ukazují na preferenci čistých pilin před pachem; hodnoty osy y > 1,0 naopak na preferenci pachu před čistými pilinami.

Tabulka 4.1: Preference pachů (arcsinová transformace času stráveného v krabici s pachem v poměru k celkovému času strávenému v obou krabičkách /pach + čisté piliny/).

Průměry a konfidenční intervaly predikované z modelu GLM (*general linear model*).

Průkaznost preference na hladině $\alpha = 0,05$. S.E. = *standard error*; CI = *konfidence interval*;

N = počet pokusných jedinců; n.s. = není signifikantní

predátor	průměr	SE	CI (-95%)	CI (+95%)	N	Průkaznost
morče	0,931154	0,102370	0,727507	1,134801	22	n.s.
krysa	1,368623	0,102370	1,164977	1,572270	22	>1
potkan	1,232421	0,098012	1,037444	1,427398	24	>1
kočka	0,722307	0,102370	0,518660	0,925953	22	<1

Tukeyho test (**Tab. 4.2**) ukazuje, že reakce na pach kočky se odlišuje od reakce na pach potkana a krysy. Reakce na pach krysy se také výrazně liší od reakce na kontrolu (pach morčete).

Tabulka 4.2: Post hoc Tukeyho test (podrobněji viz **Tab. 7.6** v Příloze).

Arcsinová transformace času stráveného v krabici s pachem v poměru k celkovému času strávenému v obou krabičkách dohromady (pach + čisté piliny).

pach	arcsinPACH	1	2	3
kočka	0,722307	****		
morče	0,931154	****	****	
potkan	1,232421		****	****
krysa	1,368623			****

Reakce myši v pokusu byla jasně ovlivněna použitým pachem predátora (ANOVA: $F = 8,16$; $p = 0,0001$). Naopak vliv na chování myši nemělo ani pohlaví konkrétních pokusných jedinců ($F = 0,02$; $p = 0,8872$), ani umístění pachu v pokusném teráriu (napravo / nalevo) ($F = 1,13$; $p = 0,2915$). Neobjevila se ani významná interakce mezi použitým pachem predátora a pohlavím pokusných jedinců ($F = 0,47$; $p = 0,7056$).

4.4 Diskuse

Kyperská myš reaguje na pach kočky averzivně, vyhýbá se mu. Stejný výsledek byl zaznamenán i u syrských *Mus domesticus*: kočka je predátorem této syrské nekomenzálních populace (tyto myši sice nežijí synantropně, ale na Předním Východě se kočky vyskytují na mnoha místech i ferálně). Proto není divu, že se *Mus domesticus* v pokusech pachu kočky vyhýbaly (Balad'ová et al. 2007).

Překvapivější už je tentýž výsledek u kyperských myší, které žily od kočkovitých šelem izolovány po dobu asi pěti set tisíc let. Nabízí se dvě vysvětlení. Kyperská myš si mohla antipredační reakce vůči kočce uchovat po celou dobu své izolace na Kypru. Nebo je mohla během izolace ztratit a později opět získat (na kočku se „rozvzpomenout“) (po osídlení Kypru člověkem, který sem kočku přivezl).

Neméně překvapivými se jeví reakce na pach krysy. Stejně jako syrské *Mus domesticus* i kyperské myši upřednostňovaly pach krysy ve srovnání s herbivorní kontrolou – morčetem v případě mé diplomové práce a myší nilskou (*Arvicanthis niloticus*) v případě studie s *Mus domesticus*. Reakce na pach krysy se tedy zdá být univerzální mezi jednotlivými druhy myší.

S krysou se obě sledované populace (*Mus cypriacus* i syrské *Mus domesticus*) setkaly přibližně ve stejnou dobu - někdy před 2.000 – 2.500 let. Se syrskou populací *Mus domesticus* se krysa pravděpodobně příliš často nesetkává a výrazně si nekompetují. Je možné, že myši její pach preferují proto, že se podobá pachu jejich (Balad'ová, osobní sdělení)? Nelze vyloučit, že zde hraje roli i relativně blízká příbuznost rodů *Mus* a *Rattus* (má se za to, že k jejich divergenci došlo zhruba před 10 (Steppan et al. 2004) nebo 12 (Michaux et al. 2001) miliony let). Napadla mě i možnost, zda snad atraktivita krysího pachu nespočívala v tom, že jeho donorem byla samice: v takovém případě by ale její pach byl přitažlivý především pro samce; v mém pokusu i v pokusu s *Mus domesticus* však působil atraktivně na obě pohlaví myší.

Předpokládám, že krysa je přinejmenším silným kompetitorem (když ne predátorem) kyperské myši. Pak ovšem preference pachu krysy může být příznakem dvou protichůdných jevů: buď se *Mus cypriacus* krysy nebojí (což by znamenalo, že 2.500 let kontaktu není doba dostatečně dlouhá k rozvinutí antipredační reakce). Nebo pach naopak chápe jako potenciálně nebezpečný a preference, kterou v pokusech pozorujeme, je ve skutečnosti „inspekci predátora“ (myš bedlivě zkoumá podezřelý pach).

S potkanem se kyperská myš nejspíše prakticky nesetkává; není tedy asi důvod, aby v reakci na jeho pach projevovala antipredační chování. Z mých výsledků je patrné, že na ni pach averzivně nepůsobil (jeho účinek byl spíše mírně, i když statisticky nevýznamně, atraktivní). *Mus domesticus* potkaní pach preferovaly více, podobně jako pach krysy.

K pachu morčete kyperské myši neprojevily žádnou preferenci (ani pro něj, ani proti němu). Tento nový a neznámý podnět (s morčetem se v našich laboratorních chovech nikdy nesetkaly) u nich nevyvolal žádnou neofobickou reakci: lze tedy předpokládat, že averzivní reakce na kočičí pach je dána skutečně „obavou z kočky“ a nikoli neofobií.

5. Závěr

Výsledky sociálních interakcí v neutrálním prostředí přináší o druhu *Mus cypriacus* zajímavé poznatky. Kyperská myš se svým chováním od jiných druhů (či populací) myší odlišuje nejen kvantitativně, nýbrž i kvalitativně.

Pokusy potvrzují její vysokou míru agresivity (zejména u samců), očekávanou i na základě blízké příbuznosti s agresivním druhem *Mus macedonicus*. Agonistické chování je patrně provázáno i s ekologií kyperské myši: suché, málo úživné a mnohdy neprediktabilní prostředí Kypru vyžaduje nákladné opatrování dostatečného množství potravy (myši obou pohlaví si pravděpodobně vytvářejí zásobárny) a také neustálé hlídání těchto potravních zdrojů před ostatními jedinci. To by vysvětlovalo i vysokou agresivitu samic.

Pozoruhodným a neočekávaným zjištěním této studie je pseudosexuální chování některých samic kyperské myši. V sociálních interakcích se objevuje v souvislosti s agonistickými prvky chování (kousání, pronásledování), ale současně i s prvky přátelskými (vzájemná péče o srst). Předpokládám, že podobně jako u *Mus spicilegus* by toto chování mohlo být projevem dominance nad druhým jedincem.

Reakce *Mus cypriacus* na předložené pachy savců jsou rovněž zajímavé. Antipredační reakce na kočku (jako na obecně významného predátora myší) se u kyperské myši buď zachovala po velmi dlouhou dobu izolace (zhruba půl milionu let) nebo se „znovuobjevila“ za relativně krátkou dobu (několik málo tisíc let). Odpověď na pach kočky je také signifikantně odlišná od reakcí na pach potkana a krysy.

Vůči pachu potkana se projevila pouze slabá tendence k preferenci. S potkanem se kyperská myš pravděpodobně příliš nesetkává, toto zjištění proto není zvláště překvapivé. Nebyla zjištěna ani statisticky průkazná preference pachu morčete.

Zvláštní je ovšem preference pachu krysy: ten je upřednostňován jak vzhledem ke kontrolním čistým pilinám, tak vůči kontrolnímu pachu morčete. Je několik možností, proč je krysí pach pro kyperské myši atraktivní. Například by mohla hrát roli relativní příbuznost rodů *Mus* a *Rattus* – pach krysy může jednoduše připomínat myš a je tak zkoumán ze zvědavosti (v tom případě bych ale očekávala podobnou preferenci i v reakcích na pach potkana).

Krysa ale každopádně na kyperskou myš nepůsobí averzivně. Pokud je skutečně tak významným kompetitorem (ne-li přímo predátorem) této myši - a já se domnívám, že ano - pak nám výsledek pokusu naznačuje dvě možná vysvětlení. Podle prvního by 2.500 let kontaktu těchto dvou hlodavců nebyla doba dostatečně dlouhá ke vzniku antipredační reakce. Podle druhého naopak pozorovaná atraktivita pachu značí specifický typ reakce na predátora („inspekci predátora“).

Protože interpretovat reakce kyperské myši na pach krysy je značně obtížné, bylo by vhodné otestovat *Mus cypriacus* také v jiném, odlišně uspořádaném pokusu, kde by bylo lze pozorovat ještě případné další prvky chování myší. To by nám mohlo umožnit přesnější interpretaci tohoto zvláštního chování.

6. Použitá literatura

- Abramsky Z. & Pinshow B. (1989): Changes in foraging effort in two gerbil species with habitat type and intra- and interspecific activity. *Oikos* 56 (1): 43 - 53
- Abramsky Z., Rosenzweig M. L. & Subach A. (1998): Do gerbils care more about competition or predation? *Oikos* 83 (1): 75 - 84
- Alberts A. C. (1992): Constraints on the design of chemical communication systems in terrestrial vertebrates. *The American Naturalist* 139: S62 – S89
- Apfelbach R., Blanchard C. D., Blanchard R. J., Hayes R. A. & McGregor I. S. (2005): The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29: 1123 – 1144
- Auffray J.-C. & Britton-Davidian J. (1992): When did the house mouse colonize Europe? *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 187 - 190
- Balad'ová M., Harmaňoš P. & Frynta D. (2007): Vplyv evolučnej skúsenosti na schopnosť rozponávať pach predátora u myši domácej (*Mus musculus domesticus*). poster (Etologická konferencie v Nitře)
- Blanchard R. J., Parmigiani S., Bjornson C., Masuda C., Weiss S. M. & Blanchard D. C. (1995): Antipredator behavior of Swiss-Webster mice in a visible burrow system. *Aggressive Behavior* 21: 123 - 136
- Blanchard R. J., Hebert M. A., Ferrari P., Palanza P., Figueira R., Blanchard D. C. & Parmigiani S. (1998a): Defensive behaviors in wild and laboratory (Swiss) mice: The mouse defense test battery. *Physiology and Behavior* 65 (2): 201 – 210
- Blanchard R. J., Nikulina J. N., Sakai R. R., McKittrick C., McEwen B. & Blanchard D. C. (1998b): Behavioral and endocrine change following chronic predatory stress. *Physiology & Behavior* 63 (4): 561 - 569

- Bonhomme F., Orth A., Cucchi T., Hadjisterkotis E., Vigne J.-D. & Auffray J.-C. (2004): A new species of wild mice on the Island of Cyprus. *Comptes Rendus Biologies* 327 (5): 501 – 507 (ve francouzštině)
- Borowski Z. (1998): Influence of weasel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1776) odour on spatial behaviour of root voles (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776). *Canadian Journal of Zoology* 76: 1799 - 1804
- Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J. & Bonhomme F. (1993): The evolution of house mice. *Annual Review of Ecology & Systematics* 24: 119 - 152
- Bramley G. N., Waas J. R. & Henderson H. V. (2000): Responses of wild Norway Rat (*Rattus norvegicus*) to predator odors. *Journal of Chemical Ecology* 26 (3): 705 – 719
- Bronson H. (1979): The reproductive ecology of the house mouse. *Quarterly Reviews of Biology* 54: 265 - 299
- Cocke R. & Thiessen D. D. (1986): Chemocommunication among prey and predator species. *Animal Learning & Behavior* 14 (1): 90 -92
- Colak E., Yigit N., Sözen M., Colak R., Özkurt S., Kankilic T. & Kankilic T. (2006): The morphological analysis of *Mus domesticus* and *Mus macedonicus* (Mammalia: Rodentia) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology* 30: 309 – 317
- Crowcroft P. & Rowe F. P. (1963): Social organization and territorial behaviour in the wild house mouse (*Mus musculus* L.). *Proceedings of Zoological Society of London* 140: 517 - 531
- Cucchi T., Vigne J.-D., Auffray J.-C., Croft P. & Peltenburg E. (2002): Passive transport of the house mouse (*Mus musculus domesticus*) to Cyprus at the Early Pre-ceramic Neolithic (late 9th and 8th millennia cal. BC). *Comptes Rendus Palevol* 1: 235 – 241 (ve francouzštině)

- Cucchi T., Vigne J.-D. & Auffray J.-C. (2005): First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus*, Schwarz & Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: A zooarcheological revision of subfossil occurrences. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 429 – 445
- Cucchi T., Orth A., Auffray J.-C., Renaud S., Fabre L., Catalan J., Hadjisterkotis E., Bonhomme F. & Vigne J.-D. (2006): A new endemic species of the subgenus *Mus* (Rodentia, *Mammalia*) on the Island of Cyprus. *Zootaxa* 1241: 1 – 36
- Čanády A., Mošanský L. & Stanko M. (2009): First knowledge of winter ecology of the mound-building mouse (*Mus spicilegus* Petényi, 1882) from Slovakia. *Acta Zoologica Bulgarica* 61 (1): 79 - 86
- 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 (2): 105 - 113
- Dicke M. & Grostal P. (2001): Chemical detection of natural enemies by arthropods: An ecological perspective. *Annual Review of Ecology & Systematics* 32: 1 - 23
- Dickman C. R. (1992): Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus*. *Ecology* 73: 313 - 322
- Døving K. & Trotier D. (1998): Structure and function of the vomeronasal organ. *The Journal of Experimental Biology* 201: 2913 - 2925
- Falkenberg J. C. & Clarke J. A. (1998): Microhabitat use of deer mice: Effects of interspecific interactions risks. *Journal of Mammalogy* 79 (2) : 558 - 565
- Fendt M. (2006): Exposure to urine of Canids and Felids, but not of herbivores, induces defensive behavior in laboratory rats. *Journal of Chemical Ecology* 32: 2617 – 2627

- File S. E., Zangrossi H. Jr., Sanders F. L. & Mabbutt P. S. (1993): Dissociation between behavioral and corticosterone responses on repeated exposures to cat odor. *Physiology & Behavior* 54: 1109 - 1111
- Frynta D. & Čiháková J. (1996): Neutral cage interactions in *Mus macedonicus* (Rodentia: Muridae): An aggressive mouse? *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 60: 97 – 102
- Frynta D, Slábová M, Váchová H, Volfová R, Munclinger P (2005): Aggression and commensalism in house mouse: A comparative study across Europe and the Near East. *Aggressive Behavior* 31: 283 – 293
- Garbe C. M., Kemble E. D. & Rawleigh J. M. (1993): Novel odors evoke risk assessment and suppress appetitive behaviors in mice. *Aggressive Behavior* 19: 447 - 454
- Garza J. C., Dallas J., Duryadi D., Gerasimov S., Croset H. & Boursot P. (1997): Social structure of the mound-building mouse *Mus spicilegus* revealed by genetic analysis with microsatellites. *Molecular Ecology* 6: 1009 - 1017
- Geraldes A., Basset P., Gibson B., Smith K. L., Harr B., Yu H.-T., Bulatova N., Ziv Y. & Nachman M. W. (2008): Inferring the history of speciation in house mice from autosomal, X-linked, Y-linked and mitochondrial genes. *Molecular Ecology* 17: 5349 – 5363
- Gouat P., Féron C. & Demouron S. (2003a): Seasonal reproduction and delayed sexual maturity in mound-building mice *Mus spicilegus*. *Reproduction, Fertility & Development* 15: 1 – 9
- Gouat P., Katona K. & Poteaux C. (2003b): Is the socio-spatial distribution of mound-building mice, *Mus spicilegus*, compatible with a monogamous mating system? *Mammalia* 67: 15 - 24
- Gouat P. & Féron C. (2005): Deficit in reproduction in polygynously mated females of the monogamous mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Reproduction, Fertility & Development* 17: 617 – 623

- Herman C. S. & Valone T. J. (2000): The effect of mammalian predator scent on the foraging behavior of *Dipodomys merriami*. *Oikos* 91: 139 - 145
- Hurst J. L., Hayden L. , Kingston M., Luck R. & Sorensen K. (1994): Response of the aboriginal house mouse *Mus spretus* Lataste to tunnels bearing the odours of conspecific. *Animal Behaviour* 48: 1219 – 1229
- Hurst J. L., Hall S., Roberts R. & Christian C. (1996): Social organization in the aboriginal house mouse, *Mus spretus* Lataste: behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of competitors. *Animal Behaviour* 51: 327 – 344
- Jędrzejewska B. & Jędrzejewski W. (1990): Antipredatory behaviour of bank voles and prey choice of weasels – enclosure experiments. *Annales Zoologici Fennici* 27: 321 - 328
- Jędrzejewski W., Rychlik L. & Jędrzejewska B. (1993): Responses of bank voles to odours of seven species of predators: experimental data and their relevance to natural predator-vole relationships. *Oikos* 68: 251 – 257
- Karli P. (1956): The Norway rat's killing response to the white mouse: an experimental analysis. *Behaviour* 10: 81 - 103
- Kavaliers M., Choleris E. & Colwell D. D. (2001): Brief exposure to female odors 'emboldens' male mice by reducing predator-induced behavioral and hormonal responses. *Hormones & Behavior* 40: 497 – 509
- Kemble E. D. & Bolwahn B. L. (1997): Immediate and long-term effects of novel odors on risk assessment in mice. *Physiology & Behavior* 61 (4): 543 - 549
- Klein S. L., Lambert K. G., Durr D., Schaefer T. & Waring R. E. (1994): Influence of environmental enrichment and sex on predation stress response in rats. *Physiology & Behavior* 56 (2): 291 - 297

- Koivisto E. & Pusenius J. (2003): Effects of temporal variation in the risk of predation by least weasel (*Mustela nivalis*) on feeding behavior of field vole (*Microtus agrestis*). *Evolutionary Ecology* 17: 477 - 489
- Korpimäki E., Koivunen V. & Hakkarainen H. (1996): Microhabitat use and behavior of voles under weasel and raptor predation risk: Predator facilitation? *Behavioral Ecology* 7 (1): 30 – 34
- Kotler B. P., Blaustein L. & Brown J. S. (1992): Predator facilitation: The combined effect of snakes and owls on the foraging behavior of gerbils. *Annales Zoologici Fennici* 29: 199 – 206
- Kotenkova E. V., Meshkova N. & Zagoruiko N. (1994): Exploratory behaviour in synanthropic and outdoor mice of superspecies complex *Mus musculus*. *Polish Ecological Studies* 20: 375 - 381
- Krasnov B. & Khokhlova I. (1996): Discrimination of midday jird's odour by house mice. *Animal Behaviour* 52: 659 - 665
- Krupa J. J. & Sih A. (1998): Fishing spiders, green sunfish, and a stream-dwelling water strider: Male-female conflict and prey responses to single versus multiple predator environments. *Oecologia* 117 (1/2): 258 - 265
- Landová E., Horáček I. & Frynta D. (2006): Have black rats evolved a culturally-transmitted technique of pinecone opening independently in Cyprus and Israel? *Israel Journal of Ecology & Evolution* 52: 151 – 158
- Lidicker W. Z. (1976): Social behaviour and density regulation in house mice living in large enclosures. *Journal of Animal Ecology* 45 (3): 677 - 697
- Linseele V., Van Neer W. & Hendrickx S. (2007): Evidence for early cat taming in Egypt. *Journal of Archaeological Science* 34: 2081 – 2090

- Longland W. S. & Price M. V. (1991): Direct observations of owls and heteromyid rodents: Can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72 (6): 2261 - 2273
- Macholán M., Vysočilová M., Bonhomme F., Kryštufek B., Orth A. & Vohralík V. (2007): Genetic variation and phylogeography of free-living mouse species (genus *Mus*) in the Balkans and the Middle East. *Molecular Ecology* 16: 4774 – 4788
- Macholán M., Mikula O. & Vohralík V. (2008): Geographic phenetic variation of two eastern-Mediterranean non-commensal mouse species, *Mus macedonicus* and *M. cypriacus* (Rodentia: Muridae) based on traditional and geometric approaches to morphometrics. *Zoologischer Anzeiger* 247: 67 – 80
- Masini C. V., Sauer S. & Campeau S. (2005): Ferret odor as a processive stress model in rats: Neurochemical, behavioral, and endocrine evidence. *Behavioral Neuroscience* 119 (1): 280 - 292
- McCormick M. (2003): Rats, communications, and plague: Toward an ecological history. *Journal of Interdisciplinary History* 34 (1): 1 – 25
- McGregor I. S., Hargreaves G. A., Apfelbach R. & Hunt G. E. (2004): Neural correlates of cat odor-induced anxiety in rats: region-specific effects of the benzodiazepine midazolam. *Journal of Neuroscience* 24: 4134 - 4144
- Michaux J., Reyes A. & Catzeflies F. (2001): Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents. *Molecular Biology & Evolution* 18 (11): 2017 - 2031
- Milishnikov A. N. (2005): Reproductive potential and gene variation in mound-building (*Mus spicilegus*) and house (*Mus musculus* s. str.) mouse populations as a result of their evolution. *Doklady Biological Sciences* 404: 382 - 385
- Norrdahl K. & Korpimäki E. (1998): Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology* 79 (1): 226 – 232

- Panksepp J. (1998): Affective neuroscience. pp. 221 – 222. New York: Oxford UP.
- Patris B. & Baudoin C. (1998): Female sexual preferences differ in *Mus spicilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience. *Animal Behaviour* 56: 1465 – 1470
- Patris B. & Baudoin C. (2000): A comparative study of parental care between two rodent species: Implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Behavioural Processes* 51: 35 - 43
- Patris B., Gouat P., Jacquot C., Christophe N. & Baudoin C. (2002): Agonistic and sociable behaviors in the mound-building mice, *Mus spicilegus*: A comparative study with *Mus musculus domesticus*. *Aggressive Behavior* 28: 75 - 84
- Pelikán J. (1981): Patterns of reproduction in the house mouse. *Symposia of Zoological Society of London – 47: 205 - 229*
- Pennisi E. (2004): Burials in Cyprus suggest cats were ancient pets. *Science* 304: 189
- Psaroulaki A., Antoniou M., Papaeustathiou A., Toumazos P., Loukaides F. & Tselentis Y. (2006): Short report: First detection of *Rickettsia felis* in *Ctenocephalides felis* fleas parasitizing rats in Cyprus. *American Journal of Tropical Medicine & Hygiene* 74 (1): 120 – 122
- Randall J. A., Hatch S. M. & Hekkala E. R. (1995): Inter-specific variation in anti-predator behavior in sympatric species of kangaroo rat. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 36 (4): 243 - 250
- Ronkainen H. & Ylönen H. (1994): Behaviour of cyclic bank voles under risk of mustelid predation: Do females avoid copulations? *Oecologia* 97: 377 - 381
- Rosell F. & Czech A. (2000): Responses of foraging Eurasian beavers *Castor fiber* to predator odours. *Wildlife Biology* 6: 13 - 21

- Sih A., Englund G. & Wooster D. (1998): Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 350 - 355
- Slábová M. & Frynta D. (2007): Morphometric variation in nearly unstudied populations of the most studied mammal: The non-commensal house mouse (*Mus musculus domesticus*) in the Near East and Northern Africa. *Zoologische Anzeiger* 246: 91 – 101
- Sokolov V. E., Kotenkova E. V. & Michailenko A. G. (1998): *Mus spicilegus*. *Mammalian Species* 592: 1 - 6
- Steppan S. J., Adkins R. M. & Anderson J. (2004): Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology* 53 (4): 533 – 553
- Suchomelová E., Munclinger P., Frynta D. (1998): New evidence of pseudosexual behaviour and female aggression in mice: Neutral cage interactions in *Mus spicilegus* and *Mus spretus* (Rodentia: Muridae). *Folia Zoologica* 47 (4): 341 – 247
- Tattersall F. H., Smith R. H. & Nowell F. (1997): Experimental colonisation of contrasting habitats by house mice. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 350 - 358
- Váchová H. & Frynta D. (2004): Social interactions in *Apodemus mystacinus*: An autumnal increase of aggression at the onset of breeding. *Israel Journal of Zoology* 50: 301 – 310
- Vigne J.-D., Guilaine J., Debue K., Haye L. & Gérard P. (2004): Early taming of the cat in Cyprus. *Science* 304: 259
- Vigne J.-D. & Guilaine J. (2004): The earliest pets, 8500 BC?... or how I ate my cat, my dog and my fox. *Anthropozoologica* 39 (1): 249 – 273 (ve francouzštině)
- Vrba I. & Donát P. (1993): Activities version 2.1. Computer programme for behavioural studies.

Ylönen H., Jędrzejewska, Jędrzejewski W. & Heikkilä J. (1992): Antipredatory behaviour of *Clethrionomys voles* - 'David and Goliath' arms race. *Annales Zoologici Fennici* 29: 207 – 216

Ylönen H. & Ronkainen H. (1994): Breeding suppression in bank vole as antipredatory adaptation in a predictable environment. *Evolutionary Ecology* 8: 658 - 666

7. Přílohy

Tabulka 7.1: Průměrné trvání jednotlivých prvků chování v jedné interakci (v sekundách). Průměr je počítán pro celou interakci. M = samec (*male*); F = samice (*female*) (pokračování tabulky na další straně)

druh	<i>M. cypriacus</i> (M)	<i>M. cypriacus</i> (F)	<i>M. musculus</i> (M)	<i>M. musculus</i> (F)
crouch	78,5	90,3	41,5	27,9
mutual groom	3,3	32,3	1,4	2,8
mount	1,0	10,6	0,0	0,0
follow	29,1	49,3	41,7	31,1
avoid	9,2	11,4	5,5	3,4
jump avoid	23,2	5,8	6,6	1,3
retreat	48,0	54,0	57,2	34,9
flee	37,1	33,4	58,8	15,8
defensive upright	166,9	139,8	120,7	46,1
defensive threat	17,9	7,6	3,2	2,3
freeze	22,4	28,9	13,6	6,8
corner	64,4	51,4	20,6	23,0
attend	2,8	3,4	1,3	2,4
approach	61,0	48,4	40,5	32,9
nose-nose	19,6	31,2	54,4	52,2
nose-anal	15,6	26,5	34,3	31,6
nose-body	28,1	56,1	56,2	56,5
neutral upright	70,2	11,0	22,3	3,9
box	36,7	5,2	1,8	0,8
to-fro	20,4	2,8	4,9	1,1
tail rattle	13,0	1,9	5,2	0,4
crawl under	0,2	0,9	0,0	0,0
chase	12,2	3,7	26,1	6,3
roll-over-fight	44,2	15,6	10,8	0,4
attack	17,7	10,3	5,0	1,2
aggressive upright	0,4	0,7	0,0	0,0
threat	0,1	0,3	0,0	0,0

druh	<i>M. cypriacus</i> (M)	<i>M. cypriacus</i> (F)	<i>M. musculus</i> (M)	<i>M. musculus</i> (F)
explore	232,9	225,5	288,5	447,3
rear	5,7	8,7	1,2	3,3
rear wall	62,9	157,7	187,8	228,1
jump	3,1	1,0	2,7	0,0
selfgroom	51,8	74,3	86,3	136,3
lie on	0,8	0,2	0,0	0,0

Tabulka 7.2: Průměrný počet jednotlivých prvků chování na interakci. Průměr je počítán pro celou interakci.

M = samec (*male*); F = samice (*female*) (pokračování tabulky na další straně)

druh	<i>M. cypriacus</i> (M)	<i>M. cypriacus</i> (F)	<i>M. musculus</i> (M)	<i>M. musculus</i> (F)
crouch	16,3	23,8	16,0	12,4
mutual groom	0,1	7,4	0,4	0,8
mount	0,6	5,0	0,0	0,0
follow	10,3	18,6	22,0	14,8
avoid	6,7	9,6	4,6	3,0
jump avoid	15,5	5,0	6,4	1,2
retreat	25,5	27,2	35,8	23,6
flee	20,8	20,1	33,8	9,8
defensive upright	41,3	32,4	42,6	18,2
defensive threat	6,6	2,6	1,6	1,0
freeze	7,7	15,9	6,6	3,2
corner	9,7	10,8	5,2	3,8
attend	1,8	2,3	0,6	1,4
approach	34,8	31,8	28,6	25,0
nose-nose	11,7	19,1	38,4	42,8
nose-anal	4,7	8,4	13,6	15,8
nose-body	8,6	23,5	29,0	33,8
neutral upright	37,2	6,2	16,0	2,4
box	17,7	3,3	1,6	0,8
to-fro	5,7	1,2	1,2	0,4

druh	<i>M. cypriacus</i> (M)	<i>M. cypriacus</i> (F)	<i>M. musculus</i> (M)	<i>M. musculus</i> (F)
tail rattle	5,4	0,8	2,6	0,2
crawl under	0,2	0,5	0,0	0,0
chase	5,8	2,4	8,2	2,0
roll-over-fight	29,9	12,7	7,2	0,4
attack	11,5	7,6	4,4	1,0
aggressive upright	0,3	0,6	0,0	0,0
threat	0,1	0,1	0,0	0,0
explore	62,2	72,9	102,6	153,0
rear	3,3	5,0	1,0	2,2
rear wall	27,6	63,2	82,2	109,4
jump	2,1	0,8	2,8	0,0
selfgroom	8,5	10,2	14,8	21,6
lie on	0,3	0,1	0,0	0,0

Tabulka 7.3: Arcsinová transformace průměrných délek trvání jednotlivých kategorií chování.

Průměrná délka je počítána pro celou interakci.

lnAGON = přirozený logaritmus průměrných délek trvání agonistických interakcí

percAGON = průměrné procentuální zastoupení agonistické kategorie chování v interakci

F = samice (*female*); M = samec (*male*); n = počet interakcí (*number of dyads*)

SE = *standard error*; CI = *confidence interval* ($\pm 95\%$)

(pokračování tabulky na další straně)

druh	<i>M. cypriacus</i> (M)	<i>M. cypriacus</i> (F)	<i>M. musculus</i> (M)	<i>M. musculus</i> (F)
n	12	12	5	5
arcAGON	0,734404183	0,548646	0,55244338	0,300556
S.E.	0,0372823	0,034199	0,07315634	0,072108
CI	0,652346393	0,473374	0,34932882	0,100352
CI	0,816461973	0,623918	0,75555794	0,50076
arcPŘÁTEL	0,049519056	0,125067	0,04206769	0,05212
S.E.	0,013507462	0,035458	0,0081512	0,010471
CI	0,019789331	0,047024	0,01943634	0,023048
CI	0,07924878	0,203111	0,06469905	0,081192

druh	<i>M. cypriacus</i> (M)	<i>M. cypriacus</i> (F)	<i>M. musculus</i> (M)	<i>M. musculus</i> (F)
n	12	12	5	5
arcÚVOD	0,362103677	0,430431	0,45135735	0,427361
S.E.	0,026219132	0,02999	0,01862777	0,02206
CI	0,304395756	0,364424	0,39963837	0,366113
CI	0,419811597	0,496438	0,50307632	0,48861
arcEXPLOR	0,522238768	0,605447	0,68421546	0,854534
S.E.	0,032728251	0,031038	0,04487641	0,051599
CI	0,450204373	0,537134	0,55961858	0,711273
CI	0,594273164	0,67376	0,80881234	0,997795
arcINDIV	0,404724101	0,429115	0,35622397	0,402353
S.E.	0,032689006	0,03502	0,03081433	0,036092
CI	0,332776083	0,352037	0,27066967	0,302146
CI	0,476672119	0,506194	0,44177826	0,50256
arcSEX	0,035121304	0,076441	0,02887152	0,028872
S.E.	0,006249779	0,018846		
CI	0,021365632	0,034961		
CI	0,048876975	0,11792		
lnAGON	6,253481005	5,735093	5,70987509	4,327625
S.E.	0,082696091	0,117599	0,26538627	0,582029
CI	6,071468136	5,476259	4,97304468	2,711654
CI	6,435493874	5,993927	6,44670551	5,943597
percAGON	44,94791667	27,70556	28,4666667	10,38667
S.E.	3,638655651	2,98935	6,24557844	3,985862
CI	36,93928957	21,12604	11,126161	-0,67986
CI	52,95654376	34,28507	45,8071723	21,45319

Tabulka 7.4: *Mus cypriacus* - Agonistické chování sameců a samic se liší

F = samice (*female*); M = samec (*male*)

<i>Mus cypriacus</i>	Mean(M)	Mean(F)	t-value	df	p	Valid N(M)	Valid N (F)
arcAGON	0,734404	0,548646	3,671686	22	0,001339	12	12

Tabulka 7.5¹⁾: Průměrné trvání jednotlivých kategorií chování (v sekundách).

AGON = agonistické chování; PŘÁT = přátelské ch.; ÚVOD = úvodních.; EXP = explorační ch.;

IND = individuální ch.; SEX = sexuální ch. Průměr je počítán pro celou interakci.

F = samice (*female*); M = samec (*male*); IM = izolovaně držení samci (*isolated male*)

M. m. m. = *Mus musculus musculus*; *M. m. d.* = *Mus musculus domesticus*; n = počet interakcí (*number of dyads*)

druh (lokalita) pohlaví	n	AGON	PŘÁT	ÚVOD	EXP	IND	SEX
<i>M.m.m.</i> (ČR) M	20	37,5	18,2	319,5	518,1	306,7	0,0
<i>M.m.m.</i> (ČR) F	20	5,0	3,1	223,2	729,3	239,4	0,0
hybrid <i>M.m.m.</i> x <i>M.m.d.</i> (ČR)M	20	137,8	4,5	201,5	465,2	391,0	0,0
hybrid <i>M.m.m.</i> x <i>M.m.d.</i> (ČR) F	20	6,8	1,3	127,5	598,7	465,7	0,0
<i>M.m.d.</i> (Bulharsko) M	21	99,6	2,0	216,9	637,8	243,6	0,0
<i>M.m.d.</i> (Bulharsko) F	20	10,0	2,7	192,3	720,6	274,4	0,0
<i>M.m.d.</i> (Řecko) M	20	190,5	0,2	110,6	524,3	374,4	0,0
<i>M.m.d.</i> (Řecko) F	20	0,5	0,9	97,0	837,8	263,8	0,0
<i>M.m.d.</i> (Turecko) M	20	225,1	1,0	115,3	387,1	471,4	0,0
<i>M.m.d.</i> (Turecko) F	20	45,6	0,7	224,6	754,3	174,9	0,0
<i>M.m.d.</i> (Palmyra) M	32	318,6	0,0	150,6	495,9	234,9	0,0
<i>M.m.d.</i> (Palmyra) F	28	111,8	3,0	246,1	640,7	198,3	0,0
<i>M.m.d.</i> (V Sýrie) M	44	310,4	0,0	136,2	601,5	151,9	0,0
<i>M.m.d.</i> (V Sýrie) F	35	84,7	1,2	243,9	687,5	182,7	0,0
<i>M.m.d.</i> (JZ Írán) M	20	386,5	0,0	21,7	466,0	325,8	0,0
<i>M.m.d.</i> (JZ Írán) F	20	161,2	0,6	145,1	697,2	195,9	0,0
<i>M.m.d.</i> (Jordánsko) M	20	334,7	0,0	31,1	439,9	394,3	0,0
<i>M.m.d.</i> (Jordánsko) F	20	188,1	0,0	107,2	597,9	306,9	0,0
<i>M.m.d.</i> (Libye) M	20	170,8	3,1	275,4	480,0	270,7	0,0
<i>M.m.d.</i> (Libye) F	20	51,3	6,3	340,4	611,7	190,3	0,0
<i>M. spicilegus</i> M	16	198,1	5,8	149,8	631,5	211,6	3,4
<i>M. spicilegus</i> IM	12	236,3	1,8	184,8	572,5	201,9	2,7
<i>M. spicilegus</i> F	16	206,5	0,3	88,6	663,4	241,2	0,0
<i>M. macedonicus</i> M	18	490,5	1,1	107,3	315,7	285,4	0,0
<i>M. macedonicus</i> F	8	323,8	32,3	186,3	275,6	382,0	0,0
<i>M. spretus</i> M	19	62,8	4,5	147,2	437,5	548,1	0,0
<i>M. spretus</i> F	19	11,0	20,0	99,2	487,4	582,4	0,0

¹⁾ data v **Tab. 7.5** převzata z článků:

Frynta D. & Čiháková J. (1996): Neutral cage interactions in *Mus macedonicus* (Rodentia: Muridae): An aggressive mouse? *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 60: 97 – 102

Frynta D., Slábová M., Váchová H., Volfová R. & Munclinger P. (2005): Aggression and commensalism in house mouse: A comparative study across Europe and the Near East. *Aggressive Behavior* 31: 283 – 293

Suchomelová E., Munclinger P. & Frynta D. (1998): New evidence of pseudosexual behaviour and female aggression in mice: Neutral cage interactions in *Mus spicilegus* and *Mus spretus* (Rodentia: Muridae). *Folia Zoologica* 47 (4): 341 – 247

Tabulka 7.6: Reakce na pach predátora. Post hoc Tukeyho test ($\alpha < 0,05$)

pach	morče	krysa	potkan	kočka
morče		0,017342	0,167615	0,476251
krysa	0,017342		0,782656	0,000279
potkan	0,167615	0,782656		0,003918
kočka	0,476251	0,000279	0,003918	

CD

Přiložené CD obsahuje elektronickou verzi této práce (ve formátu PDF) a soubory obsahující výchozí data.