

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie

Hormonální kontrola agresivního chování u ještěřů

Hormonal control of aggressive behaviour in lizards

Bakalářská práce



Petr Rauner

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, PhD.

Praha 2011

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval svému školiteli Lukáši Kratochvílovi za vedení této práce a za cenné rady a připomínky. Zároveň bych rád poděkoval své rodině a přátelům, kteří mi byli po celou dobu studia velkou oporou.

Prohlášení

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

V Praze, dne 17. 8. 2011

Abstrakt

Agresivita je vysoce funkční formou sociálního chování, které lze pozorovat téměř u všech živočišných druhů obratlovců tedy i u ještěřů. Existuje několik forem agresivního chování, mezi nimiž existuje významný rozdíl na fyziologické bázi. Hlavním a nejlépe prozkoumaným hormonem, který agresivitu ovlivňuje, je testosteron, avšak existují důkazy, že z určité části může být agresivní chování ovlivněno i dalšími hormony např. progesteronem, estradiolem a kortikosteronem. Vliv těchto hormonů na organismus je tradičně rozdělován na aktivační a organizační účinky. Organizační účinky jsou trvalé a dochází k nim obvykle v raných stádiích vývoje. Aktivační účinky jsou přechodné a objevují se během celého života. Zvýšená hladina testosteronu obvykle agresivní chování stimuluje a to u samců i u samic. Obdobně, ale méně účinně působí na agresivní chování progesteron a estradiol, avšak není jisté zda je tento vliv přímý, nebo zda takto působí pouze testosteron, který je v případě estradiolu prekurzorem nebo má daný hormon jako prekurzor v případě progesteronu. O kortikosteronu je pak známo, že na agresivní chování působí nepřímo ovlivněním hladiny testosteronu. Hormonální ovlivnění ještěřů navíc není univerzálním regulátorem agresivního chování. Agresivní chování je také závislé na vnějších faktorech, na druhu, pohlaví a na morfortypu jedince.

Klíčová slova: Agresivní chování, ještěři, steroidní hormony, testosteron, progesteron, estradiol, kortikosteron, *Urosaurus ornatus*

Abstract

Aggression is a highly functional form of social behaviour, which can be observed in nearly all species of vertebrates including lizards. There are many forms of aggressive behaviour and there is very significant difference in the physiological basis among them. The main and best understood hormone affecting aggression, is testosterone, but there exists evidence that some aggressive behaviour can be influenced by other hormones as well for example by progesterone, estradiol and corticosterone. The effect of these hormones on the organism is traditionally divided into the activation and organizational effects. Organizational effects are permanent and occur usually in the earlier stages of development. Activation effects are temporary and occur during the entire life. Elevated testosterone levels usually stimulate aggressive behaviour in both males and females. Progesterone and estradiol affect aggressive behaviour similarly but less effective. It is uncertain whether their effects are direct, or whether they are only a side-effect of testosterone, which is a precursor of estradiol and which has progesterone as own precursor. Corticosterone affects aggressive behaviour indirectly by influencing levels of testosterone. Hormonal influence on aggression in lizards is not the sole factor, but it depends on external factors, species, gender and individual morphotype too.

Key words: aggressive behaviour, lizards, steroid hormones, testosterone, progesterone, estradiol, corticosterone, *Urosaurus ornatus*

Obsah

Úvod	7
1. Agresivní chování.....	8
1.1. Lateralizace agresivního chování.....	8
2. Hormonální kontrola agresivního chování.....	9
2.1. Organizačně-aktivační model.....	9
2.2. Hypotéza relativní fenotypové plasticity.....	9
2.3. Testosteronové ovlivnění agresivity.....	10
2.1.1. Závislost hladiny testosteronu na agresivním chování anolisů	11
2.1.2. Organizace a aktivace testosteronem u leguána <i>Urosaurus ornatus</i>	13
2.1.3. Neúplné ovlivnění fenotypů u leguána mořského	13
2.1.4. Negativní korelace mezi testosteronem a agresivitou	14
2.1.5. Testosteronové ovlivnění agresivity u samic ještěřů	15
2.4. Progesteronové ovlivnění agresivity	16
2.5. Estradiolové ovlivnění agresivity	17
2.6. Kortikosteronové ovlivnění agresivity	18
3. Životní strategie leguána <i>Urosaurus ornatus</i>	19
Závěr.....	21
Seznam použité literatury.....	23

Úvod

Agresivní chování je jednou z klíčových forem sociálního chování a jako takové si jistě zasluhuje velkou pozornost. Ačkoliv již bylo uskutečněno mnoho studií se zaměřením na agresivitu u mnohých skupin, ještěi se těší spíše okrajovému zájmu a to i přesto, že je velmi pravděpodobné, že mnohé mechanismy ovlivňující agresivitu jsou u nich unikátní.

Co se hormonálního kontroly agresivního chování týče, je téměř jisté že nejvýznamnější roli zde hraje testosteron. Obecná představa je, že se vzrůstající hladinou testosteronu vzrůstá i intenzita a počet agresivních odpovědí. Mnohé studie však ukazují že testosteron nebude jediným hormonem, který ovlivňuje agresivní chování. Často bývají zmiňovány progesteron a estradiol, u kterých je naznačováno, že by mohli mít efekt podobný tomu testosteronovému. Dále zmiňovaným hormonem je kortikosteron, jehož hladina stoupá, je-li organismus vystaven stresu, a u něhož se zdá, že by mohl projevy agresivity inhibovat, jelikož je často nalézána negativní korelace mezi jeho hladinou a mírou projevované agrese.

Tato práce se pokusí shrnout dosavadní poznatky o vlivu zmíněných hormonů na agresivní chování jedince, jakožto i zhodnotit relevantnost těchto poznatků.

1. Agresivní chování

Agresivní chování je jedním z klíčových prvků v chování zvířat. Bývá často typické pro určitý druh avšak je známa i mezidruhová agresivita, jež existuje především u konkurenčních druhů. Vzhledem k tomu, že agrese bývá často součástí složitějších behaviorálních prvků, je velmi složité ji přesně vymezit. V minulosti proto existovalo mnoho názorů na její kategorizaci. Jmenujme např. Moyera (1968), který vymezil sedm kategorií agrese podle podnětu které ji vyvolávají. Jsou jimi teritoriální agrese, prediční agrese, vnitro-samčí agrese, strachem vyvolaná agrese, vyprovokovaná agrese, maternální agrese a naučená agrese. Brain (1979) Moyerovo rozdělení agrese silně kritizoval a navrhl vlastní dělení tentokrát do kategorií podle účelu, ke kterému je agrese užita. Jsou jimi obranné chování, sociální konflikt, prediční útok, rodičovská obrana a ukončení reprodukce (infanticida). Myslím, že již z těchto dvou příkladů je patrné, že pohled na agresi a tedy i agresivitu nebyl v minulosti jednotný ani v současnosti není. Při jejím studiu je tedy nutné si plně uvědomit všechny faktory, které ji ovlivňují neboť projev agresivity samce obhajujícího své teritorium bude mít jistě naprosto odlišné hormonální ovlivnění než agrese samice jež brání své potomstvo před predátorem. V této práci bude nejčastěji řeč o tzv. „inter-male“ agresi, což je agrese, kterou projevuje samec při setkání s konkurenčním samcem, avšak budou zmíněny i další typy.

1.1. Lateralizace agresivního chování

Agresivní chování je samozřejmě ovlivněno celou řadou faktorů. Jedním z těchto faktorů je, že agresivita je lateralizována. Tj. jedna hemisféra mozku je na agresi specializována více nežli hemisféra druhá. Pravo-levá asymetrie mozku byla zjištěna u většiny živočichů a konkrétně lateralizace agresivity byla studována a potvrzena např. u cichlid (Reddon a Hurd 2008), ropuch (Robins a kol. 1998), anolisů (Deckel 1995) a leguána *Urosaurus ornatus* a to jak u samců (Hews a Worthington 2001), tak i u samic (Hews, Castellano a Hara 2004). Z výsledků těchto studií lze vyvodit, že u většiny skupin organismů je na agresi zřejmě specializována pravá hemisféra - pozorovaná zvířata tedy užívají agresivnějších projevů chování vůči soupeřům, které mají v zorném poli levého oka. U ryb je to zřejmě naopak - preferují pravé oko a na agresi je nejspíše specializována hemisféra levá (Bisazza a de Santi 2003). Důsledky lateralizace agresivity jsou navíc umocněny nepřítomností kalózního tělesa u většiny živočichů mimo placentálních savců.

2. Hormonální kontrola agresivního chování

2.1. Organizačně-aktivační model

Studie na savčí pohlavní diferenciaci identifikovaly dva různé mechanismy, kterými hormony působí na organismus, byly nazvány organizace a aktivace (Arnold a Breedlove 1985). K organizačním účinkům hormonů dochází v raných stádiích vývoje v tzv. kritickém období a jejich výsledkem jsou nevratné změny ve fenotypu jedince. Například mozek krysího samce je trvale ovlivněn zvýšenou hladinou androgenů během prvních dní po narození (Yahr 1995). K aktivačním účinkům hormonů dochází obvykle v dospělosti a jejich důsledkem je dočasná a vratná změna fenotypu. Za příklad může sloužit produkce zpěvu u ptáků, která se aktivuje zvýšenou hladinou androgenů v období rozmnožování a naopak ke konci období rozmnožování, kdy hladina androgenů poklesne, se postupně vytratí. (Ball 2004).

2.2. Hypotéza relativní fenotypové plasticity

Moore (1991) navrhl hypotézu relativní fenotypové plasticity, která zobecňuje organizačně-aktivační model působení hormonů na alternativní samčí fenotypy. Tato hypotéza akceptuje rozdíl mezi tzv. fenotypovou flexibilitou a vývojovou plasticitou. Do vývojově plastických fenotypů jsou zahrnuty fenotypy, do nichž se jednotliví samci během svého života diferencují a zůstanou tak do konce života. Do flexibilních fenotypů jsou naopak zahrnuty ty mezi nimiž mohou samci vratně během života přecházet. Příkladem vývojové plasticity je kupříkladu systém alternativních samčích morfotypů jespáka bojovného (*Philomachus pugnax*) (Lank a kol. 1995). U tohoto bahňáka se samci v dospělosti vyvinou buď v tmavě zbarvené teritoriální jedince nebo ve světle zbarvené satelitní jedince a již nikdy se nezmění v jiný morfotyp. Příkladem fenotypové flexibility může být třeba rosnička křížkovaná (*Pseudacris crucifer*) (Lance a Wells 1993). U tohoto druhu mohou samci buď zvolit taktiku lákání samičky hlasitým voláním, nebo sedět tiše v úkrytu a pokoušet se spářit se samičkou přilákanou jiným samcem. Samci tohoto druhu mohou v rámci různých nocí přecházet mezi těmito strategiemi.

Hypotéza relativní plasticity (Moore 1991) předpokládá, že diferenciaci vývojově plastických fenotypů je dosaženo organizací, zatímco přechody mezi flexibilními fenotypy jsou způsobeny aktivací. Tato hypotéza tedy dává specifické komplementární predikce pro vývojovou plasticitu a fenotypovou flexibilitu. Co se vývojově plastických

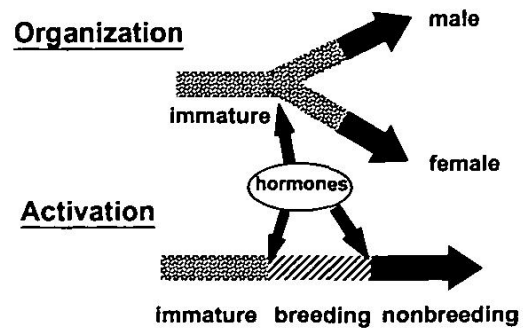
Obr. 1: Schematické znázornění paralel mezi aktivačně-organizačním modelem znázorněným na pohlavní diferenciaci (A) a hypotézou relativní plasticity znázorněné na diferenciaci alternativních samčích fenotypů u leguána *Urosaurus ornatus* (B) (Hews, Knapp a Moore 1998).

fenotypů týče, hypotéza předpokládá, že hormonální rozdíly mezi nimi budou existovat během jejich raného vývoje. Pokud existují mezi dospělými nějaké rozdíly v hladinách hormonů, budou pak nejspíše důsledkem různých sociálních zkušeností a nemají vliv na tvorbu rozdílů ve fenotypu. Mimo jiné hypotéza předpokládá, že hormonální manipulace bude vývojově plastických fenotypů nejefektivnější během časného vývoje, zatímco u dospělých už nebude mít žádný významný efekt na změnu fenotypu. U flexibilních fenotypů hypotéza naopak předpokládá, že dospělí jedinci se liší v cirkulujících hladinách hormonů a hormonální manipulace u nich tedy bude mít významný efekt, co se změny fenotypu týče.

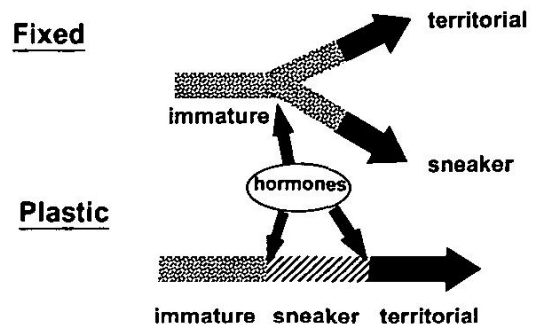
2.3. Testosteronové ovlivnění agresivního chování

Testosteron je steroidní hormon ze skupiny androgenů. Jeho tvorba probíhá primárně ve varlatech u samců, ale malé množství je syntetizováno například také v nadledvinách a to u obou pohlaví. Je znám jako hlavní samčí pohlavní hormon, jež se podílí především na vývoji samčích reprodukčních tkání a tvorbě sekundárních pohlavních znaků. Co se kontroly agresivity týče, je zřejmé, že testosteron je sní velmi úzce provázaný. Za důkaz může sloužit kastrace anolise hnědého (*Anolis sagrei*) (Tokarz a kol. 2002). Kastrace a následný silný pokles hladiny testosteronu jí vyvolaný způsobila i výrazný pokles agresivních projevů jedince v porovnání s kontrolními nekastrovanými samci. Ačkoliv o existenci korelace hladiny testosteronu a agresivního chování není pochyby, přesné mechanismy, kterými k tomu dochází, jsou stále nejisté.

A. SEXUAL DIFFERENTIATION

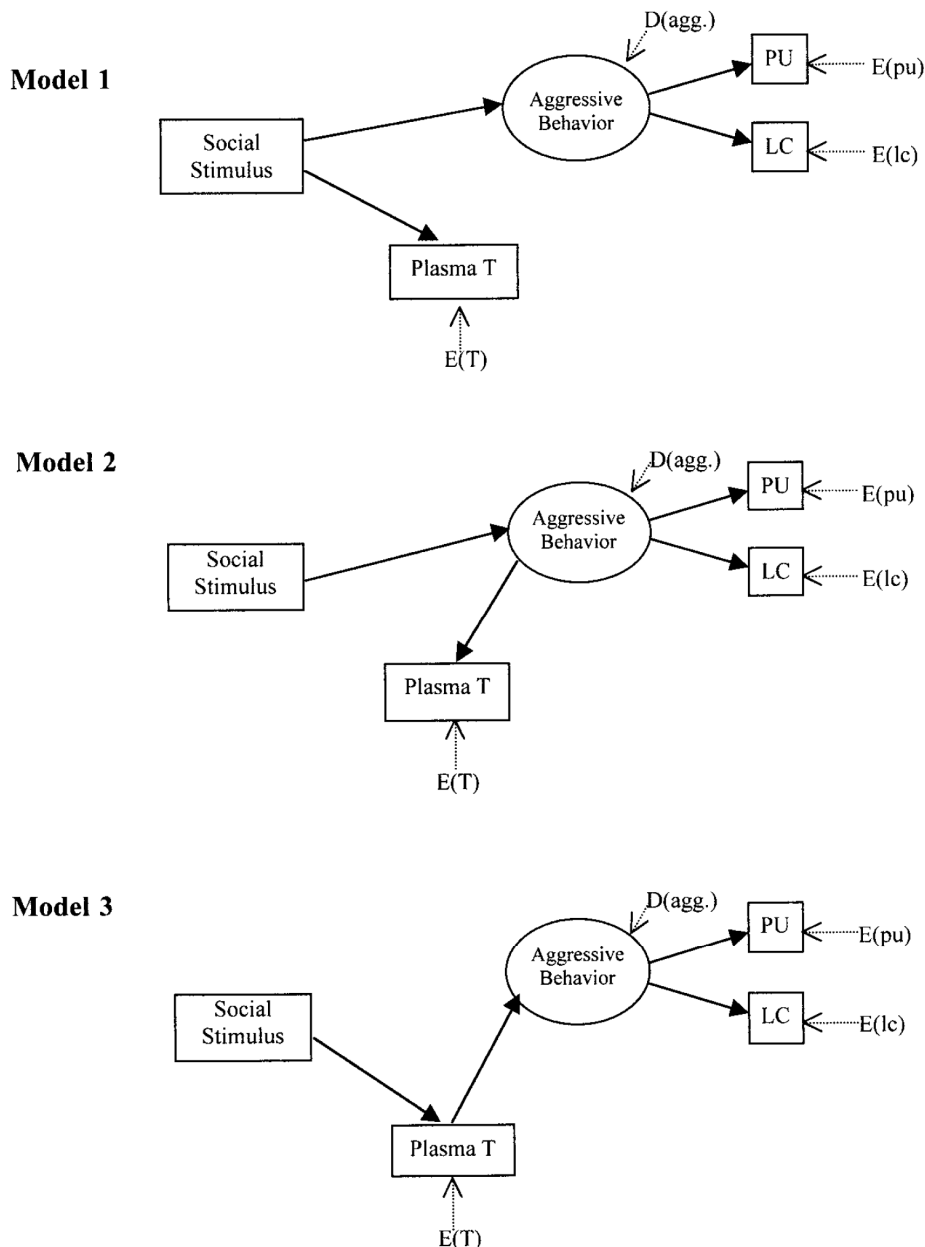


B. RELATIVE PLASTICITY HYPOTHESIS



2.3.1. Závislost hladiny testosteronu na agresivním chování anolisů

Yang a Wilczynski (2002) poukazují na tři možné modely, které vysvětlují provázanost hladiny testosteronu a míry agresivních projevů (viz. Obr. 2). První model předpokládá, že testosteron i míra agresivního chování jsou nezávisle na sobě ovlivněny vnějšími vlivy. Druhý model předpokládá, že hladina testosteronu je pouze následkem zvýšené míry agresivního chování, které je přímo ovlivněno vnějšími faktory. Třetí model předpokládá, že vnější faktory ovlivní nejprve hladinu testosteronu a až ta má vliv na agresivní chování. Z předchozího příkladu o kastraci u anolise hnědého (*Anolis sagrei*) (Tokarz a kol. 2002) by se mohlo zdát, že třetí model jasně platí, avšak experimentální ověření na anolisovi zeleném (*Anolis carolinensis*) (Yang a Wilczynski 2002) potvrdilo spíše druhý model, tedy že změna hladiny testosteronu je pouze důsledkem různé míry agrese. Samozřejmě mohlo jít o chybu v metodice, avšak tato studie navrhuje jiné vysvětlení. Agresivní chování je samozřejmě ovlivněno testosteronem, avšak jen do té míry, že je potřeba určitá hladina testosteronu, aby se jedinec mohl projevovat agresivně. Pohybuje-li se hladina testosteronu v určitém rozmezí (např. při nerušeném chovu v laboratoři), je agresivní chování závislé více na vnějších faktorech a kolísající hladina testosteronu je pouze důsledkem agresivních projevů zvířete. V případě, že však hladina dlouhodoběji přesáhne jistou hranici či naopak příliš klesne, změní se i agresivní chování jedince. Tuto hypotézu podporují výsledky experimentální studie hormonální manipulace provedené na anolisovi hnědém (*Anolis sagrei*) (Tokarz a kol. 2002). V tomto experimentu byly zkoumána agresivní odpověď tří typů dospělých samců - kastrátů, kastrátů, jimž byla pomocí implantátů uměle zvýšena hladina testosteronu na střední úroveň a kastrátů jimž byla hladina testosteronu zvýšena na vysokou úroveň - cca 10x vyšší než byla nejvyšší průměrná hladina testosteronu u kontrolních jedinců. Byla zjištěna mnohem menší míra agresivních odpovědí u kastrátů oproti kontrolním samcům a oběma typům hormonálně upravených kastrátů, což bylo předpokládáno. Zajímavé však je, že u kastrátů s vysoce zvýšenou hladinou testosteronu byla naměřena zhruba stejná míra projevované agrese jako u kastrátů se středně zvýšenou hladinou testosteronu. To samozřejmě podporuje teorii, že hladině testosteronu stačí překročit určitou mez, aby byla aktivována daná míra agresivního chování. Je-li tedy jednou překročena hranice maximální agresivní odpovědi, tak míra agresivního chování jedince již nevzroste ani při vysokém zvýšení hladiny testosteronu.



Obr. 2: Grafické znázornění tří alternativních modelů závislosti agresivního chování a hladiny testosteronu (Yang a Wilczynski 2002). Obdélníková pole představují pozorované či měřené veličiny. Oválné pole představuje neurčitou veličinu, agresivní chování, získanou z měřených veličin PU (push-up) a LC (laterální komprese). E představuje odchylky v měřených veličinách a D odchylku v neurčité proměnné. Model 1 znázorňuje současný nezávislý vliv sociálních stimulů (tj. vnějších vlivů) jak na agresivní, tak i na hladinu testosteronu. Model 2 znázorňuje přímý vliv sociálních stimulů na agresivní chování a nepřímý vliv na hladinu testosteronu přes agresivní chování. Model 3 znázorňuje přímý vliv sociálních stimulů na hladinu testosteronu a nepřímý vliv na agresivní chování, prostřednictvím hladiny testosteronu.

2.3.2. Organizace a aktivace testosteronem u leguána *Urosaurus ornatus*

U leguána *Urosaurus ornatus* jsou velmi dobře zdokumentovány organizační i aktivační účinky testosteronu. Co se organizačních účinků týče, projevují se především při vzniku dvou alternativních morfotypů dospělých samců, nazývaných podle barev jejich hrdelních laloků (Hews a Moore 1996). Jsou jimi oranžový a oranžovo-modrý morfotyp. Je-li v průběhu dospívání hladina testosteronu samce nízká, dospěje v oranžový morfotyp. Naopak při dospívání samců oranžovo-modrého morfotypu je hladina testosteronu vysoká. Ačkoliv se tyto dva fenotypy neliší příliš výrazně v hladinách testosteronu v dospělosti, přesto se liší ve svých životních strategiích a tím i v míře agresivního chování. Oranžovo-modří samci volí teritoriální strategii a své území tedy si agresivně hájí vůči jiným samcům. Oranžoví samci jsou oproti tomu velmi málo agresivní a mohou přecházet mezi satelitním a kočovným způsobem života (Knapp a kol. 2003). Tímto se dostáváme k aktivačním účinkům testosteronu. Za normálních stavů hladiny testosteronu se oranžový morfotyp chová satelitně. Klesne-li však z nějakého důvodu hladina testosteronu pod určitou mez, obvykle díky vzrůstu hladiny kortikosteronu způsobeného stresem, pak samec přejde ze satelitního stylu života na kočovný. Ačkoliv je oranžový morfotyp za normálních okolností převážně neagresivní, lze u něj zvýšenou míru agresivního chování vyvolat hormonální manipulací. Stejným způsobem je možné ještě zvýšit agresivitu oranžovo-modrých samců. Zajímavé je, že zvýšíme-li hladinu testosteronu výrazně výše než je za normálních okolností, zmizí rozdíl míry agresivních odpovědí mezi morfotypy. (Weiss a Moore 2004).

2.3.3. Neúplné ovlivnění fenotypů u leguána mořského

Pozoruhodné ovlivnění životních strategií, a tedy i agresivity, testosteronem bylo pozorováno u leguána mořského (*Amblyrhynchus cristatus*) (Wikelski a kol. 2005). U tohoto druhu byli pozorováni samci tří různých fenotypů závislých na věku a velikosti jedince (Wikelski a kol. 1996). Mladí samci (tzv. „sneakers“), kteří ještě nejsou vzhledově ani velikostně odlišitelní od samic a nijak se agresivně neprojevují, zůstávají obvykle na území některého teritoriálního samce a pokouší se tajně pářit s tamními samicemi. Samci střední velikosti jsou již od samic dobře rozeznatelní, agresivně se také neprojevují a jsou teritoriálním samcem vyhnáni. Volí tedy satelitní strategii tj. čekají za hranicemi teritorií a snaží se pářit samice, které jej opustí. Nejstarší a tedy i největší samci mají

již svá teritoria, která si hájí před ostatními samci především hrozbami kýváním hlavou, a páří se se samicemi, které se v tomto teritoriu vyskytují. Počet samic v teritoriu není ovlivněn jen jeho velikostí, ale také „atraktivitou“ samce, tj. jak aktivně si obhájí své území. Věk a velikost samců, ve kterém přechází k jiné strategii přitom není pevně daný. Vše závisí na struktuře populace a počtu volných teritorií (Wikelski a kol. 1996). Například v případě, že z nějakého důvodu zahyne většina velkých samců, mohou největší satelitní samci zabrat uvolněná území a přejít k teritoriální strategii. Vzhledem k tomu, že události vedoucí ke změně struktury populace nemohou být předem předvídané, bylo předpokládáno, že samci mohou mezi těmito fenotypy přecházet během každého reprodukčního období. Jelikož se tyto fenotypy výrazně lišili v testosteronových hladinách, „sneakers“ měli hladiny nejnižší a teritoriální samci naopak nejvyšší, bylo usouzeno, že je to právě testosteron, jež je zodpovědný za tento přechod. Experimentálním ověřením této teorie (Wikelski a kol. 2005) bylo však zjištěno, že pouhá změna hladiny testosteronu nestačí k úplnému přechodu na jinou strategii. Teritoriální samci, jimž byl testosteron uměle snížen, nepřešli k satelitní strategii, jak bylo předpokládáno, avšak snížili aktivitu v hájení teritoria a méně hrozili ostatním samcům kýváním hlavou. To mělo za následek zmenšení jejich teritoria zhruba na polovinu a pokles počtu páření se samicemi dokonce dvacetinásobný. Satelitní samci se zvýšenými hladinami testosteronu se sice stali teritoriálními, ale hájili si území na místech nevhodných k přilákání samic, což mělo opět za následek pokles počtu úspěšných páření. „Sneakers“ sice nepřešli k plné satelitní strategii, avšak byla u nich zjištěna tendence hrozit kýváním hlavou a opouštět samičí skupinu, ve které se doposud zdržovali. Z těchto pozorování jasně vyplývá, že testosteron u leguánů mořských sice ovlivní fenotyp, avšak k plnému přechodu na jinou strategii je potřeba vhodné sociální prostředí. Je pravděpodobné, že satelitní samci by si zakládali svá teritoria na vhodnějších místech v případě, že by se v okolí nevyskytovali silnější samci, kteří jim to znemožnili. Stejně tak je možné, že kdyby dostatečně silný samec převzal teritorium samce se sníženou hladinou testosteronu, nezbylo by původnímu vlastníkovu teritoria než přejít k satelitní strategii.

2.3.4. Negativní korelace mezi testosteronem a agresivitou

Zajímavá korelace mezi hladinou testosteronu a mírou agresivity byla pozorována u sociálního scinka *Egernia whitii* (While a kol. 2010). Bylo zjištěno, že samci s nižší hladinou testosteronu jsou agresivnější než samci s vyšší hladinou testosteronu. Toto

zjištění může podporovat teorii, že testosteron neovlivňuje agresivitu přímo, zároveň je však možné, že zde došlo k určitým metodickým postupům, které mohli ovlivnit výsledky. Při pokusech nebyly měřeny hladiny dalších hormonů, u nichž bylo též potvrzeno, že mohou ovlivnit agresivní chování (např. progesteron, estradiol apod.). K výzkumu agrese byl pak použit hliněný model zvířete s pachem moči a výkalů sesbíraný od náhodně vybraných jedinců, se kterým bylo zvíře fyzicky konfrontováno, což mohlo vyústit v projevy defenzivní agrese, u které však nebylo doposud zjištěno žádné ovlivnění testosteronem.

2.3.5. Testosteronové ovlivnění agrese u samic ještěřů

Avšak i samice se mohou v některých situacích projevovat agresivně vůči jiným samicím - např. konkurenční boj o vhodné hnízdiště, obrana teritoria, ochrana hnízda a mláďat nebo boj o sociální postavení ve skupině. Agresivní chování samic může být namířeno i vůči samcům a to nejen při obraně mláďat a hnízda. U leguána *Sceloporus jarrovi*, kde si samice hájí své teritorium, byla měřením sezónních změn v agresivitě a hormonálních hladinách zjištěna pozitivní korelace mezi hladinou testosteronu a mírou agresivity (Woodle a Moore 1999a), což vyvolává domněnku, že samičí agresivní chování může být ovlivněno testosteronem, stejně jako to samčí. U samic leguánů mořských (*Amblyrhynchus cristatus*) bylo zjištěno, že během pářicího období roku, kdy dochází k nejčastějším střetům se samci, dosahuje jejich hladina maxima zatímco během období snášení vajec, tj. období cca 1-4 týdny po páření, ve kterém se samice přesouvají na pláž, kde si vyberou vhodné místo pro kladení a nakladou vejce (Rauch 1988), byl zaznamenán její výrazný pokles (Rubenstein a Wikelski 2005). Z toho lze vyvodit hypotézu, že testosteron hraje roli především v kontrole jinak typicky samčího agresivního chování (obrana teritoria, boj se samci apod.), zatímco typicky samičí agrese (obrana snůšky a mláďat, konkurenční boj se samicemi atd.) je nejspíše záležitostí jiných hormonů. Toto lze podpořit experimentálními studiemi na hormonálně upravených gekončících nočních (*Eublepharis macularius*), kde bylo zjištěno, že dlouhodobé zvýšení testosteronové hladiny vyvolá u samic typicky samčí agresivní chování vůči samcům (Rhen, Ross a Crews 1999).

2.4. Progesteronové ovlivnění agresivního chování

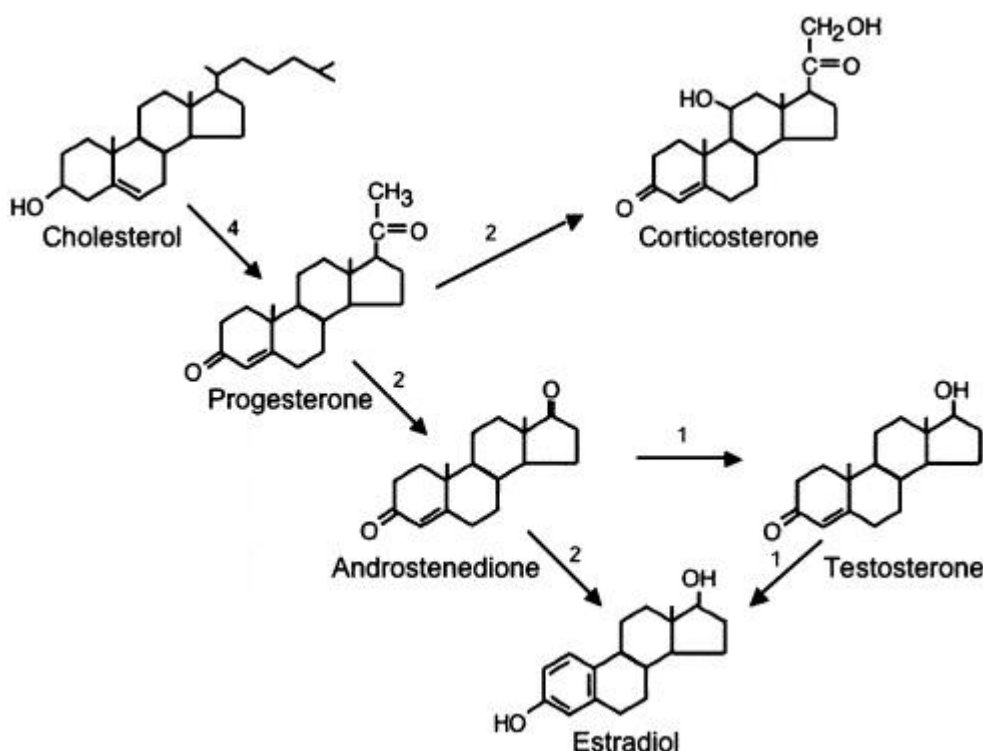
Progesteron je steroidní hormon ze skupiny gestagenů. Jeho tvorba probíhá primárně ve vaječnicích u samic, ale malé množství je syntetizováno například také v nadledvinách a to u obou pohlaví. Hraje mj. velmi důležitou roli v ovariálních cyklech, což je zřejmě důvodem proč se většina studií zaměřuje především na jeho ovlivnění sexuálního chování (např. Lindsey a Crews 1988).

O progesteronu je obecně smýšleno jako o hormonu, který samčí agresi spíše potlačuje, než aby ji podporoval. Například u samců myší (*Mus musculus*) byla prokázána funkce progesteronu jakožto antagonisty proti aktivačním účinkům testosteronu na agresivní chování (Gravance, Casey a Erpino 1996). U ještěrů byl však pozorován spíše opačný trend. Například u leguána *Urosaurus ornatus* bylo zjištěno několik významných vlivů progesteronu a to jak aktivačních, tak i organizačních. Organizační vliv progesteronu se projevuje především při diferenciaci jednotlivých morfotypů, oranžového a oranžovo-modrého, a velmi se podobá tomu testosteronovému. Má-li samec v období dospívání vysokou hladinu progesteronu, dospěje v oranžovo-modrý morfotyp, zatímco má-li naopak hladinu progesteronu nízkou, bude z něj v dospělosti morfotyp oranžový. Experimentálně bylo zjištěno, že pro diferenciaci v oranžovo-modrý morfotyp stačí zvýšení hladiny pouze jednoho ze dvou hormonů, kterými je ovlivněna, tj. testosteronu nebo progesteronu (Moore, Hews a Knapp 1998). Co se aktivačních účinků progesteronu týče, tak i zde lze pozorovat vlivy analogické těm testosteronovým. Byla-li kastrováným samcům uměle zvýšena hladina progesteronu nad normální výši, byla u nich nezávisle na morfotypu pozorována zvýšená míra agresivního chování, avšak intenzita agresivních odpovědí byla znatelně nižší než u samců s uměle zvýšenou hladinou testosteronu (Weiss a Moore 2004). Z toho lze vyvodit, že progesteron, ačkoliv také podporuje samčí agresivní chování, je slabším aktivátorem agrese než testosteron.

Co se samičího agresivního chování u ještěrů týče, nebyla zatím potvrzena žádná provázanost s progesteronem, na rozdíl od savců, kde může progesteron agresivitu zvyšovat např. u samic křečků (*Mesocricetus auratus*) (Meisel a Sterner 1990). Některé studie naznačují, že by progesteron mohl za určitých podmínek aktivovat agresi vůči samcům (Cooper a Crews 1987). Toto podporuje například studie na sezóních změnách hormonálních hladin u samic leguánů mořských (*Amblyrhynchus cristatus*), kde byla zvýšená hladina progesteronu naměřena především u bojujících samic během páříčního

období, kdy docházelo k nejčastějším střetům se samci (Rubenstein a Wikelski 2005). V této studii byl též naměřen vrchol hladiny progesteronu těsně před obdobím snášení vajec, ale vzhledem k tomu, že progesteron má významnou roli v ovariálním cyklu, může být tento nárůst nevýznamný v kontextu agresivního chování.

Důležité je upozornit, že progesteron je prekurzorem testosteronu (viz Obr. 3) a tedy, že veškeré výše uvedené ovlivnění agresivního progesteronem může být pouze důsledek testosteronu, jež z něj byl metabolizován.



Obr. 3: Schematické znázornění vzájemných vztahů mezi testosteronem, progesteronem, estradiolem a kortikosteronem (upraveno z Bentley 1998 podle Rubenstein a Wikelski 2005). Šipky představují směr metabolických drah a čísla nad nimi počet enzymatických kroků mezi dvěma metabolity.

2.5. Estradiolové ovlivnění agresivního chování

Estradiol je steroidní hormon ze skupiny estrogenů. Jeho tvorba probíhá primárně ve vaječnicích u samic, ale malé množství je syntetizováno také v nadledvinách a to u obou pohlaví. Je znám jako hlavní samičí pohlavní hormon, jež se podílí především na vývoji samičích reprodukčních tkání a tvorbě sekundárních pohlavních znaků.

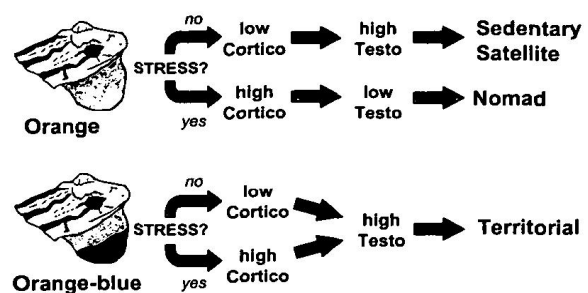
Zatímco u samic savců, např. potkanů (*Rattus norvegicus*) (Mayer a Rosenblatt 1987), byla již prokázána jistá spojitost mezi agresivitou a hladinou estradiolu, u ještěřů máme spíše náznaky, že by mohl samičí agresivitu stimulovat. U samic leguánů mořských (*Amblyrhynchus cristatus*) byla při měření sezónních změn v hladinách hormonů a v agresivním chování zjištěna výrazně zvýšená hladina estradiolu u bojujících samic během období páření, kdy byly nejčastější interakce se samci (Rubenstein a Wikelski 2005). U teritoriálních samic leguána *Sceloporus jarrovi*, byla též zjištěna pozitivní korelace mezi sezónními změnami hladiny estradiolu a agresivity (Woodle a Moore 1999a). Při studii na kastrovaných samicích téhož leguána bylo navíc zjištěno, že kastrované samice jsou výrazně méně agresivní než samice nekastrované (Woodle a Moore 1999b), což podporuje hypotézu, že estradiol může u samic stimulovat agresivní chování. Avšak jelikož prekurzorem estradiolu je testosteron (viz Obr. 3), je možné, že veškeré výše uvedené estradiolové ovlivnění agresivního chování ještěřů je pouze důsledkem působení testosteronu, který ještě nebyl metabolizován na estradiol.

2.6. Kortikosteronové ovlivnění agresivního chování

Kortikosteron je steroidní hormon ze skupiny glukokortikoidů. Je znám jako hlavní stresový hormon. Jeho tvorba probíhá v kůře nadledvin a to u obou pohlaví. "

Co se týče vlivu kortikosteronu na agresivní chování tak se zdá, že působí nepřímou a to přes změnu hladiny testosteronu jedince. Například u samců leguána *Urosaurus ornatus* je kortikosteronem ovlivněn přecházení samců neteritoriálního oranžového morfotypu mezi dvěma různými životními strategiemi - satelitní a kočovnou. Za normálních okolností je hladina kortikosteronu nízká a hladina testosteronu vysoká. V takovém případě volí samec satelitní strategii. V případě, že je však vystaven nadměrnému stresu, například během suchého období, hladina kortikosteronu stoupne, jako následek klesne hladina testosteronu a samec změni svou strategii na satelitní (Knapp

Obr. 4: Schematické znázornění hormonálních odpovědí na stres u samců leguána *Urosaurus ornatus* (Hews, Knapp a Moore 1998). Je zde dobře vidět, že oba morfotypy reagují na stres zvýšením hladiny kortikosteronu, avšak pouze u oranžových samců je tak ovlivněna i hladina testosteronu a tím i změna fenotypu.



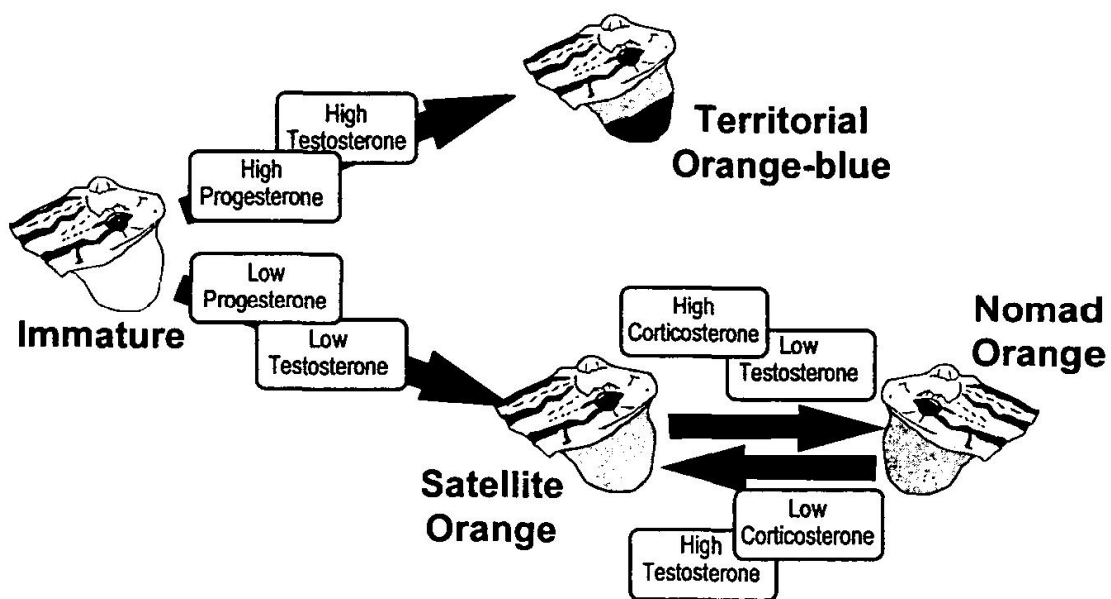
a kol. 2003). Zajímavé je, že toto platí pouze pro samce patřící k oranžovému morfotypu, zatímco u oranžovo-modrých samců hladina testosteronu stabilní nehledě na hladinu kortikosteronu (viz Obr. 4) (Hews, Moore a Knapp 1998). Stejně tak u samic lze nalézt negativní korelaci mezi kortikosteronem a testosteronem, a tedy i mírou agresivního chování. Například u samic leguána *Sceloporus jarrovi* byla během měření sezónních změn hormonů a agresivity naměřena maximální hladina kortikosteronu v období, kdy měli samice nejnižší hladinu testosteronu a byly nejméně agresivní (Woodle a Moore 1999a).

3. Životní strategie leguána *Urosaurus ornatus*

Leguán *Urosaurus ornatus* byl již několikrát použit v této práci jakožto vzorový příklad, avšak vzhledem k tomu, že se jedná dle mého názoru o nejdůležitější modelový organismus problematiky hormonální kontroly agresivního chování u ještěřů, rozhodl jsem se věnovat mu zde v závěru práce samostatnou kapitolu, která jej stručně představí a shrne veškeré hormonální mechanismy ovlivňující agonistické chování tohoto druhu.

Leguán *Urosaurus ornatus* (ang. „tree lizard“) je původem z jihozápadní části Spojených států amerických a severního Mexika. (Stebbins 1985, podle Haenel 2007) Samci mohou obhajovat teritorium obsahující obvykle jeden či více stromů nebo keřů. Samice buď kočují mezi těmito teritorii nebo zůstávají v jednom jimi vybraném. Mezi samci lze nalézt značné množství morfotypů lišících se barvou hrdla a břišní strany těla a samozřejmě také agresivitou (Hews a kol. 1997). Z těchto morfotypů se pozornost soustředí především na samce s oranžovou a oranžovo-modrou barvou hrdla, kteří tvoří zhruba polovinu populace tohoto druhu a velmi výrazně se liší ve svých životních strategiích. Samci s oranžovo-modrým hrdlem jsou velmi agresivní a obhajují si teritorium, zatímco samci s oranžovým hrdlem jsou mnohem méně agresivní a uplatňují satelitní nebo kočovný způsob života. Vznik těchto dvou morfotypů je velmi silně ovlivněn hladinami pohlavních hormonů během senzitivního období během dospívání. Má-li samec v této senzitivní době vysokou hladinu testosteronu nebo progesteronu dospěje v oranžovo-modrý morfotyp, má-li tyto hladiny naopak nízké bude z něj oranžový morfotyp. Tyto dva morfotypy jsou stabilní a jakmile vzniknou, není možné, aby přecházely jeden v druhý (Jennings, Painter a Moore 2003). Oranžový morfotyp je však plastický a samci tohoto morfotypu mohou tedy přecházet mezi dvěma hormonálně ovlivněnými životními strategiemi. Za normálních podmínek, kdy není jedinec vystaven

přílišnému stresu, je hladina kortikosteronu v jeho těle nízká a samec se tedy projevuje jako satelitní typ, tj. obývá okraj teritoria hájeného jiným samcem, avšak v případě zvýšeného stresu, obvykle během suchého období roku, vzroste hladina kortikosteronu v jeho organismu, v důsledku čehož klesne hladina testosteronu, což má za následek změnu životní strategie ze satelitní na kočovnou. U modro-oranžového morfotypu sice také dochází k vzrůstu hladiny kortikosteronu během stresového období, není tím však ovlivněna hladina testosteronu a samci tohoto morfotypu tedy nemění svou strategii a zůstávají teritoriální (Hews, Moore a Knapp 1998).



Obr 5.: Shrnutí hormonálních mechanismů ovlivňujících životní strategie samců leguána *Urosaurus ornatus*. Jak je zde možno vidět diferenciace oranžového a oranžovo-modrého morfotypu je ovlivněna testosteronem a progesteronem - jsou-li jejich hladiny vysoké dospěje samec v oranžovo-modrý morfotyp, jsou-li vysoké dospěje v oranžový. U oranžového morfotypu je zde též znázorněno, že přechod mezi jeho jednotlivými fenotypy je ovlivněn testosteronem a kortikosteronem. V případě nízké hladiny kortikosteronu a vysoké hladiny testosteronu se samec projevuje satelitně. Je-li tomu naopak, tj. vysoký hladina kortikosteronu a nízká hladina testosteronu, projevuje se samec kočovně.

Závěr

Existuje mnoho forem agresivního chování, v jejichž hormonálním ovlivnění existuje také velmi významný rozdíl na fyziologické bázi. Hlavním a nejlépe prozkoumaným hormonem ovlivňujícím agresivitu je bezpochyby testosteron. Účinky testosteronu ovlivňující agresivitu jedince lze rozdělit na aktivační a organizační. Organizační účinky jsou trvalé a dochází k nim obvykle v raných stádiích vývoje, zatímco aktivační účinky jsou přechodné a objevují se během celého života. Organizační účinky se projevují především u diferenciaci různých fenotypů např. u leguána *Urosaurus ornatus*.

Co se aktivačních účinků týče, tak se jako nepravděpodobnější jeví, že testosteron musí dosáhnout určité mezní hladiny, aby se aktivovala příslušná míra agresivní odpovědi. V případě, že se tedy hladina testosteronu pohybuje mezi dvěma mezními hodnotami, je míra agresivní odpovědi jedince ovlivněna více vnějšími faktory než změnou hladiny testosteronu. Testosteron tedy není jediným vlivem působícím na agresivní chování, důležité jsou také vnější faktory. Např. u samců leguánů (*Amblyrhynchus cristatus*) nedojde ke změně fenotypu pouze na základě hormonální manipulace nebude-li k tomu zároveň přítomno vhodné sociální prostředí. Co se samic týče, dá se obecně říci, že testosteron stimuluje agresivitu i u nich.

Testosteron však není jediným hormonem, který podporuje projevy agresivního chování. Dalšími takovými hormony jsou progesteron a estradiol. Je jisté, že jejich hladiny korelují s mírou agresivních odpovědí a u progesteronu je dokonce prokázáno, že umělé zvýšení jeho hladiny agresivitu stimuluje. Jelikož je však metabolismus těchto hormonů velmi úzce provázán s testosteronem, není jisté zda účinky přiřknuté těmto hormonům nejsou vlastně pouze důsledkem výskytu testosteronu v organismu. Dalším hormonem spojeným s agresivitou je kortikosteron. Tento hormon již téměř jistě neovlivňuje agresivitu přímo, ale přes ovlivnění hladiny testosteronu. Vzrůst hladiny kortikosteronu, obvykle způsobený stresem, způsobí pokles hladiny testosteronu a tím i změnu v agresivním chování či dokonce projevovaném fenotypu jedince.

Důležité je si uvědomit že veškeré výše uvedené hormonální vlivy na agresivní chování jsou druhově a pohlavně specifické. Navíc se zdá, že vnější vlivy mohou hrát občas tak velkou roli, že hormonální vlivy jednoduše přebijí. Je tedy nejspíše předčasné

dělat nějaké obecné závěry, alespoň do doby než budou k dispozici dostatečně experimentálně ověřené důkazy napříč celou skupinou ještěřů.

Seznam použité literatury

Arnold, A. P. a Breedlove, S. M. Organizational and activational effects of sex steroids on brain and behavior - a reanalysis. *Hormones and Behavior*. 1985, 19, s. 469-498.

Ball, G. F. a kol. Seasonal plasticity in the song control system - Multiple brain sites of steroid hormone action and the importance of variation in song behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2004, 1016, s. 586-610.

Bentley, P. J. 1998. citováno podle **Rubenstein, D. R. a Wikelski, M.** Steroid hormones and aggression in female Galápagos marine iguanas. *Hormones and Behavior*. 2005, 48, s. 329-341.

Bisazza, A a de Santi, A. Lateralization of aggression in fish. *Behavioural Brain Research*. 2003, 141, s. 131-136.

Brain, P. F. Dividing up aggression and considerations in studying the physiological substrates of these phenomena. *Behavioral and Brain Sciences*. 1979, 2, s. 216.

Deckel, A. W. Laterality of aggressive responses in anolis. *The Journal of Experimental Zoology*. 1995, 272, s. 194-200.

Gravance, C. G., Casey, P. J. a Erpino, M. J. Progesterone does not inhibit aggression induced by testosterone metabolites in castrated male mice. *Hormones and Behavior*. 1996, 30, s. 22-25.

Hews, D. K. a kol. Population frequencies of alternative male phenotypes in tree lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1997, 41, s. 371-380.

Hews, D. K., Castellano, M. a Hara, E. Aggression in females is also lateralized : left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards. *Animal Behaviour*. 2004, 68, s. 1201-1207.

Hews, D. K. a Moore, M. C. A critical period for the organization of alternative male phenotypes of tree lizards by exogenous testosterone? *Physiology & Behavior*. 1996, 60, s. 425-429.

- Hews, D. K. a Worthington, R. A.** Fighting from the right side of the brain : Left visual field preference during aggression in free-ranging male tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Brain, Behavior and Evolution*. 2001, 58, s. 356-361.
- Jennings, D. H., Painter, D. L. a Moore, M. C.** Role of the adrenal gland in early post-hatching differentiation of alternative male phenotypes in the tree lezard (*Urosaurus ornatus*). *General and Comparative Endocrinology*. 2004, 135, s. 81-89.
- Knapp, R. a kol.** Environmental and endocrine correlates of tactic switching by nonterritorial male tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Hormones and Behavior*. 2003, 43, s. 83-92.
- Lank, D. B. a kol.** Genetic polymorphism for alternative mating-behavior in lekking male ruff philomachus-pugnax. *Nature*. 1995, 378, s. 59-62.
- Lance, S. L. a Wells, K. D.** Are spring peeper satellite males physiologically inferior to calling males. *Copeia*. 1993, s. 1162-1166.
- Lindzey, J. a Crews, D.** Effects of progestins on sexual behaviour in castrated lizards (*Cnemidophorus inornatus*). *Journal of Endocrinology*. 1988, 119, s. 265-273.
- Mayer, A. D. a Rosenblatt, J. S.** Hormonal factors influence the onset of maternal aggression in laboratory rats. *Hormones and Behavior*. 1987, 21, 2, s. 253-267.
- Meisel, R. L. a Sterner, M. R.** Progesterone inhibition of sexual behavior is accompanied by an activation of aggression in female Syrian hamsters. *Physiology & Behavior*. 1990, 47, s. 415-417.
- Moore, M. C.** Application of organization activation theory to alternative male reproductive strategies - a review. *Hormones and Behavior*. 1991, 25, s. 154-179.
- Moore, M. C., Hews, D. K. a Knapp, R.** Hormonal control and evolution of alternative male phenotypes : Generalizations of models for sexual differentiation. *American Zoologist*. 1998, 38, s. 133-151.
- Moyer, K. E.** A Preliminary physiological model of aggressive behavior. *American Zoologist*. 1968, 8, s. 737.

- Rauch, N.** Competition of marine iguana females (*Amblyrhynchus cristatus*) for egg-laying sites. *Behaviour*. 1988, 107, s. 91-106.
- Reddon, A. R. a Hurd, P. L.** Aggression, sex and individual differences in cerebral lateralization in a cichlid fish. *Biology Letters*. 2008, 4, s. 338-340.
- Rhen, T., Ross, J. a Crews, D.** Effects of testosterone on sexual behavior and morphology in adult female leopard geckos, *Eublepharis macularius*. *Hormones and Behavior*. 1999, 36, s. 119-128.
- Robins, A. a kol.** Lateralized agonistic responses and hindlimb use in toads. *Animal Behaviour*. 1998, 56, s. 875-881.
- Rubenstein, D. R. a Wikelski, M.** Steroid hormones and aggression in female Galápagos marine iguanas. *Hormones and Behavior*. 2005, 48, s. 329-341.
- Stebbins, R. C.** 1985. Citováno podle **Haenel, G. J.** Phylogeography of the tree lizard, *Urosaurus ornatus* : responses of populations to past climate change. *Molecular Ecology*. 2007, 16, s. 4321-4334.
- Tokarz, R. R. a kol.** Effects of Testosterone Treatment and Season on the Frequency of Dewlap Extensions during Male–Male Interactions in the Lizard *Anolis sagrei*. *Hormones and Behavior*. 2002, 41, s. 70-79.
- Weiss, S. L. a Moore, M. C.** Activation of aggressive behavior by progesterone and testosterone in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *General and Comparative Endocrinology*. 2004, 136, s. 282-288.
- While, G. M. a kol.** Repeatable intra-individual variation in plasma testosterone concentration and its sex-specific link to aggression in a social lizard. *Hormones and Behavior*. 2010, 58, s. 208-213.
- Wikelski, M. a kol.** Sex, drugs and mating role : testosterone-induced phenotype-switching in Galapagos marine iguanas. *Behavioral Ecology*. 2004, 16, s. 260-268.
- Wikelski, M., Carbone, C. a Trillmich, F.** Lekking in marine iguanas : female grouping and male reproductive strategies. *Animal Behaviour*. 1996, 52, s. 581-596.

Woodley, S. K. a Moore, M. C. Female territorial aggression and steroid hormones in mountain spiny lizards. *Animal Behaviour*. 1999a, 57, s. 1083-1089.

Woodley, S. L. a Moore, M. C. Ovarian hormones influence territorial aggression in free-living female mountain spiny lizards. *Hormones and Behavior*. 1999b, 35, 3, s. 205-214.

Yahr, P. Neural circuitry for the hormonal control of male sexual behavior. *Neurobiological Effects of Sex Steroid Hormones*. 1995, s. 40-56.

Yang, E. J. a Wilczynski, W. Relationships between hormones and aggressive behavior in green anole lizards : An analysis using structural equation modeling. *Hormones and Behavior*. 2002, 42, s. 192-205.