

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
Katedra zoologie
oddělení ekologie a etologie**



**Agresivní chování u myšovitých
(Muridae):
srovnání komenzálních,
nekomenzálních a laboratorních
populací rodu *Mus***

Bakalářská práce

Barbora Eliášová

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.

Praha 2007

Obsah

Abstrakt	3
Použité zkratky	4
Úvod	5
Stručná evoluce evropských druhů rodu <i>Mus</i>	7
Komenzalizmus	8
Typy habitatů a sociální struktura populací	9
Laboratorní testování agresivity	11
O agresivitě myšovitých hlodavců všeobecně	14
Agresivita u jednotlivých divokých druhů a populací rodu <i>Mus</i>	18
Uplatnění agrese v mezidruhové kompetici	22
Agresivita u jiných druhů hlodavců	22
Motivační systémy agonistického chování	24
Teritorialita	27
Pach a jeho role v životě myši	30
Rozmnožování a agresivita	35
Agresivní chování z hlediska hormonálních systémů – neurochemické řízení agrese	43
Psychofarmakologie	49
Závěr	53
Citovaná literatura	54

Abstrakt

Agresivita je tvořena mnoha různými prvky a vzorci chování. V sociálním systému myši zaujímá důležité místo. Podílí se vlastně na všech aspektech jejich života. Agresi lze rozdělit na dvě základní kategorie: protektivní a kompetitivní. Tyto dvě kategorie se liší prvky chování, které jedinec manifestuje. Protektivní agrese je více obranná (defenzivní), kdežto kompetitivní spíše útočná (ofenzivní).

Protektivní (nebo také maternální) útoky jsou důležité při ochraně potomků a podílí se tak na reprodukční úspěšnosti jedince (nejčastěji matky).

Kompetitivní agrese pomáhá jedincům bránit si potravní zdroje, teritorium, přístup k partnerům ap. S ní souvisí i sociální postavení. Kompetovat může myš nejen s příslušníky vlastního druhu, ale i s jedinci jiných živočišných druhů.

S agresivitou je značně provázán i pach, který je pro rozvoj agresivního chování klíčový.

V posledních letech se také stále více studují neurochemické pochody v mozku. Jejich souvislost s chováním napomáhají odhalit psychofarmakologické studie.

Aggression has many behavioural elements and patterns. It takes an important place in the social system of mice. It is involved in all aspects of their life. Aggression can be divided into two principal categories: protective and competitive. These two categories are different in their basic patterns. Protective aggression is defensive whereas competitive aggression is offensive.

Protective (or maternal) attacks are important for the offspring protection so they participate on the whole reproductive success of the individual (mother).

Competitive aggression helps to defend food resources, territory, access to potential sexual partners etc. The social status is also related to this type of aggression. The mice compete not only with their conspecifics but also with individuals of other species.

The odour is also very important for the ontogeny and for manifestation of aggressive behaviour.

Also the neurochemical aspects of behaviour are frequently studied now. The psychopharmacological studies can tell us many new informations about the connection between behaviour and neurohumoral systems.

Zkratky vyskytující se v textu

5-HIAA – „*5-hydroxyindolacetic acid*“, metabolit serotoninu

5-HT - hydroxytryptamin, známější jako serotonin

5-HTT – „*hydroxytryptamin transporter*“, přenašeč serotoninu

β-CCt - „*β-carboline-3-carboxylate-t-butyl ester*“, benzodiazepinový antagonist, snižuje agresivitu

AGD – „*anogenital distance*“, vzdálenost análního a pohlavního otvoru

AHA - „*alcohol-heightened aggression*“, jedinci, u nichž lze agresivitu zvýšit podáním alkoholu

ANA - „*alcohol-non-heightened aggression*“, u těchto jedinců alkohol agresivitu nezvyšuje

CDP – chlordiazepoxid (benzodiazepin)

GABA - „*γ-aminobutyric acid*“, kyselina γ-amino máselná

IUP – „*intra-uterine position*“, pozice plodu v děloze (vzhledem k ostatním plodům)

KO - „*knock-out*“, mutace (delece) určitého genu

MAO A - monoaminoxidáza A, enzym podílející se na metabolismu serotoninu

MHC – „*major histocompatibility complex*“

MUPs – „*major urinary proteins*“, polymorfní proteiny obsažené v moči, podílejí se na „individuálnosti“ pachu jedince

NMDA - N-methyl-D-aspartát

PPN - perpendikulární nukleus (jádro ve středním mozku)

SSRIs – „*selective serotonin reuptake inhibitors*“ nebo „*serotonin selective reuptake inhibitors*“, látky prodlužující působení serotoninu na synapsi

TpH - tryptamin hydroxyláza, enzym sloužící k syntéze serotoninu

Úvod

Toto review je zaměřeno na agresivní chování hlodavců z rod *Mus* (Rodentia, Muridae). V ohnisku mého zájmu jsou myši z Evropy a Předního Východu – tedy divoce žijící (nekomenzální) druhy *Mus spretus* Lataste, 1883 (vyskytující se v severní Africe a zasahující do jižní Evropy), *Mus spicilegus* Petényi, 1882 (žijící především ve východní Evropě), *Mus macedonicus* Petrov & Ruzic, 1983 (jihovýchodní Evropa, Malá Asie), *Mus cypriacus* Bonhomme et al., 2004 (nově popsáný druh z Kypru, sesterský k *M. macedonicus*) a komenzální a nekomenzální populace druh *Mus musculus* Linnaeus, 1758 (celá Evropa a Přední Východ; člověkem introdukovan i na všechny ostatní světadíly). V rámci posledně jmenovaného rozlišujeme v Evropě dva poddruhy: *Mus musculus musculus* a *Mus musculus domesticus* Schwartz & Schwartz, 1943. Ovšem v řadě studií se lze setkat i s názorem, že by tyto formy měly být považovány za samostatné druhy *Mus musculus* a *Mus domesticus*. V různých pracech jsou používány obě varianty.

Zajímá mě především, jak se od sebe komenzální, nekomenzální a laboratorní jedinci odlišují – většina „myších“ prací je prováděna na jedincích z nejrůznějších laboratorních linií a výsledky jsou pak zobecňovány na celý rod *Mus*. Podle mého názoru to není nejšťastnější přístup, protože právě domestikací a „šlechtěním“ divokých myší se z jejich chování vytrácí řada důležitých a zajímavých aspektů, které jsou tak zcela opomíjeny. Chtěla jsem se proto blíže podívat na to, co je nám známo o divokých populacích a zkusit zjištěné informace porovnat s fakty předkládanými většinovým „laboratorním“ výzkumem.

I přesto je však nedostatkem mé práce jistá nevyváženost literatury, neboť drtivá většina sehnatelných studií se skutečně týká pouze laboratorních myších. Naopak prací o nekomenzálních druzích je jen menšina.

Laboratorní myši vznikly šlechtěním z komenzálních populací druhu *Mus musculus*, v současné době jich existuje přes 450 (Beck et al. 2000). Většinou jsou to linie inbrední, které prošly během chovu „hrdlem láhve“ („*bottle-neck*“). Proto se v jednotlivých liniích zafixovaly různé geny a tak se mohou zvířata těchto linií mezi sebou značně lišit (v kompetitivním chování, reakcích, míře agresivity ap.).

Právě v agonistickém chování nacházíme u laboratorních zvířat značné odlišnosti: outbrední linie bývají většinou více agresivní, kdežto inbrední populace vykazují zpravidla jen malou agresivitu (Miczek et al. 2001a). Kupříkladu jedinci *Swiss albino* (CD-1) jsou v porovnání s jinými liniemi hodně agresivní – zhruba stejně jako divoké myši (Ferrari et al.

2005). Jiné linie se naopak vyznačují téměř úplnou absencí agresivních interakcí - např. DBA linie (Parmigiani et al. 1998). Obecně se v laboratorních chovech projevuje – ať už záměrná nebo samovolná – selekce proti agresivitě (Palanza et al. 1994a). Především u samic je výhodou, jsou-li k sobě dostatečně tolerantní, aby bylo možno držet je v chovných skupinkách. Proto bývají laboratorní zvířata daleko „mírumilovnější“ než jejich divocí příbuzní.

Do své studijní literatury jsem také zahrнула řadu prací o potkanech (divokých i laboratorních). Potkan a myš nejsou zajisté stejní, vždyť patří každý do jiného rodu, ale ze studií je patrné, že se v řadě aspektů velmi podobají. Stejně tak i práce na jiných hlodavcích druzích (hraboši *Microtus*, křečící *Phodopus*, myšice *Apodemus* atd.) ukazují, že agresivní chování u hlodavců obecně bývá do značné míry konzervativní a fakta o něm zobecnitelná.

Stručná evoluce evropských druhů rodu *Mus*

Druh *Mus musculus* (myš domácí) pochází pravděpodobně ze severní Indie (Berry & Scriven 2005), kde vznikl jako nejrecentnější odnož rodu *Mus*. Přibližně před půl milionem let se rozlišil na několik forem, které se posléze rozšířily po celé Euroasii (Boursot et al. 1993). Do Evropy se dostaly dva poddruhy – *M. m. musculus* a *M. m. domesticus* (Berry & Scriven 2005), které sem dorazily různými kolonizačními cestami a v různou dobu (Boursot et al. 1993).

Některé populace druhu *Mus musculus* se v přítomnosti lidí a jejich sídlišť staly komenzálními. Došlo k tomu nejspíše v oblasti Úrodného půlměsíce na Předním Východě, v době, kdy se zde začali usídlivat první zemědělci (Boursot et al. 1993).

M. m. domesticus se podle jedné práce (Cucchi et al. 2005) dostal do východní části Středomoří již v 8. tisíciletí př. n. l. (založeno na archeozoologickém výzkumu). Zde se postup na poměrně dlouhou dobu zastavila a masivní kolonizace západní části Středomoří pak nastala někdy v 1. tisíciletí př. n. l. S touto hypotézou se shoduje i další práce (Auffray et al. 1992), která odhadla (na základě fosilního materiálu), že příchod *M. m. domesticus* do Evropy nenastal dříve než 2.000 let př. n. l. Stejně tak studie Boursot et al. (1993) uvádí přítomnost *M. m. musculus* a *M. m. domesticus* v Evropě v Době bronzové (2.000 – 800 let př. n. l.).

O příchodu nekomenzálních druhů toho víme daleko méně. Kupříkladu *Mus macedonicus* (který od *Mus musculus* divergoval již před 1 – 1,2 miliony let) je na Předním Východě (v Izraeli) dokumentován již z doby před 120.000 let (Chondropoulos et al. 1995). *Mus cypriacus*, který se oddělil od sesterského druhu *Mus macedonicus*, dorazil na Kypř zhruba před 0,6 milionem let. Šlo pravděpodobně o jedinou událost, kdy se na ostrov z pevniny Malé Asie přeplavila jedna březí samice (Cucchi et al. 2006).

Komenzální populace druhu *Mus musculus* (především forma *domesticus*) byly posléze rozšířeny lidmi do celého světa. Jedinci jsou velmi přizpůsobiví a přežívají i v extrémních habitatech (aridní oblasti Austrálie a severní Afriky; arktická lidská sídliště; dokonce i chladírny v londýnských docích - Pelikán 1981). U australské populace *M. m. domesticus* jsou známa aperiodická přemnožení na velkých územích. Rozmnožovací sezóna může (podle momentálních podmínek) trvat 4,5 – 10 měsíců v roce. Také velikost vrhu kolísá: na jaře je vysoká, na podzim nejnižší. Dosáhne-li ovšem populace vysoké denzity, zmenšuje se velikost vrhu i během rozmnožovacího období (Singleton et al. 2005).

Během expanze jednotlivých myších druhů samozřejmě docházelo i k sekundárním kontaktům. Asi nejznámější (a nejstudovanější) hybridní zóna - mezi *M. m. musculus* a *M. m. domesticus* - probíhá v severojižním směru skrz celou Evropu. Je poměrně úzká (30 – 40 km) (Hunt & Selander 1973; Boursot et al. 1993). Na Dálném Východě (Japonsko), v místě jiného kontaktu, vytvořily populace *M. m. musculus* a *M. m. castaneus* novou formu *M. m. molossinus* (Yonekawa et al. 1988).

Komenzalizmus

Ze všech myších druhů vytvořil komenzální populace pouze jediný – *Mus musculus*. Přizpůsobení se člověku mu přineslo oproti ostatním druhům řadu výhod: zisk poměrně stabilních potravních zdrojů; habitaty, ve kterých je možno množit se po celý rok; kosmopolitní rozšíření ap. Toto vše samozřejmě ovlivnilo celý způsob života komenzálních myší a mělo dopady na sociální strukturu populací (viz dále).

V komenzálních habitatech jsou potravní zdroje shloučené a poměrně vydatné, takže došlo k fragmentaci komenzálních populací a zvýšení jejich lokálních denzit. Tato změna distribuce jedinců následně modifikovala i sociální strukturu. V neposlední řadě komenzalizmus usnadnil domestikaci a vytvoření laboratorních linií myši domácí. Přesto však jsou tyto linie převážně polyfyletického původu a stále není zcela jasné, které všechny divoké populace se na jejich vzniku podílely (Boursot et al. 1993).

Jedinci z komenzálních a nekomenzálních populací se výrazně liší v délce ocasu. Komenzálové mají ocas relativně delší (v poměru k tělu), což souvisí s jejich ekologií. V lidských obydlích a jiných budovách, kde žijí, musí daleko častěji šplhat; prodloužený ocas je v tomto případě vhodnou adaptací - pro udržování rovnováhy ap (Slábová & Frynta, v tisku).

Synantropizace ovlivnila i fyziologii myší. Komenzální jedinci žijí v komplexnějším prostředí, kde se častěji setkávají s novými objekty a vjemy. Pravděpodobně v reakci na to u nich došlo ke snížení „emotivity“ (Ganem 1991): emotivita je zde míněna jako amplituda kortikoadrenální odpovědi na „stres z nového / neznámého“ („*novelty-stress*“). Amplituda je u nekomenzálních jedinců vyšší, zato střední hladina kortikosteronu je u nich nižší než u komenzálních myší (Ganem 1991).

Evropské populace *Mus musculus* jsou většinou komenzální (s výjimkou Středomoří, některých ostrovů aj.), protože ostatní biotopy již osídlily jiné, nekomenzální druhy (*M. spretus*, *M. spicilegus*, *M. macedonicus*), které odtud domácí myš vytlačily (Auffray & Britton-Davidian 1992).

Typy habitatů a sociální struktura populací

Typ habitatu a jeho komplexnost (spolu s klimatickými podmínkami) výrazně ovlivňuje strukturu a dynamiku populace. Důležité jsou zejména potravní zdroje (jejich dostupnost, četnost, případná sezonalita atd.) - ty formují zásadním způsobem celou sociální strukturu.

Přestože myši obývají takřka všechny typy habitatů, v lesních je téměř nenalezneme. Nedaří se jim zde z důvodů velké predace šelmami a také jsou vytlačovány konkurenčně silnějšími myšicemi (*Apodemus sylvaticus*) (Tattersall et al. 1997). Jedinou známou výjimkou je populace introdukovaná na Nový Zéland, kde v lesích nežijí žádní jiní drobní hlodavci a domácí myš je zde bez konkurence (Fitzgerald et al. 1981).

Ve studii Tattersall et al. (1997) experimentátoři založili několik pokusných populací *M. m. domesticus*: zatímco v budovách prosperovaly (zde bylo také pozorováno prostorové i časové oddělení myší a myšic), v lesích populace brzy vymřely (zejména vlivem predace kolčavou *Mustela nivalis*).

Habitaty se liší distribucí zdrojů, které mohou jedinci využívat. Teritorialita nebo kompetice mezi jedinci závisí právě na rozložení zdrojů (potravy, úkrytů, míst vhodných pro hnízdo) a může se změnit, stanou-li se zdroje limitovanými (Crowcroft & Rowe 1963). Také sociální uspořádání se mění podle habitatu, který jedinci obývají. Urich (1938) popsal řadu takových systémů: s absencí soubojů; různé typy sociálních hierarchií i „despotickou dominanci jednoho samce“. Sociální hierarchie a agresivita vůči podřízeným také stimuluje disperzi jedinců v divokých populacích (viz dále).

Pro druh *Mus musculus* je příznačná sociální polygynie (Crowcroft & Rowe 1963; Bronson 1979). U polygynních druhů samci mnohem více kompetují o páření, což má samozřejmě vliv i na jejich intrasexuální agresivitu.

Jedinci komenzálních populací se sdružují do jednotek zvaných demy (Lidicker 1976): jednotka se skládá z jednoho dominantního samce, několika samic, několika podřízených

samců, mláďat a subadultních jedinců (Crowcroft & Rowe 1963). Mezi samci i samicemi (hlavně těmi rozmnožujícími se) existuje ve skupině hierarchie (Milishnikov 2005). Sociální postavení jedince ve skupině je určováno jednak zděděnými odlišnostmi v míře agresivity, jednak různými zkušenostmi s agresivními střety („*fighting experiences*“) (Lagerspetz & Sandnabba 1982) – jistá „pružnost“ v agonistickém chování (a sociálním chování vůbec) umožňuje jedincům přizpůsobit se momentální situaci (Frynta et al. 2005).

Mezi samci mohou být i jeden či dva subdominantní, stojící v hierarchii těsně pod hlavním samcem. Samice bývají příbuzné – sestry nebo matka a její dcery. Často vytváří společná hnízda, ve kterých pečují dohromady o všechny mladé (König 1993). Samice ve skupině se zpravidla nemnoží všechny: starší a těžší samice, které nad ostatními dominují, si rozmnožování „monopolizují“ pro sebe. Mladší samice někdy navštěvují i teritoria sousedních samců. Hranice teritorií totiž platí převážně pro samce, samice nebývají v pohybu tolik omezovány. (Někdy se také stává, že samice své mladé porodí a kojí v teritoriu samce, jenž není jejich otcem.) (Crowcroft & Rowe 1963)

Dospívající mláďata (subadulti) v rodném teritoriu mohou zůstat nebo jej opustit. Dispergujícím pohlavím jsou u hlodavců zpravidla samci, disperze je pre-reprodukční (Stenseth & Lidicker 1992).

Většina samců opouští rodnou skupinu ve věku tří měsíců, po dosažení pohlavní dospělosti (Gerlach 1996). V téže době je u nich již rozvinutá i agresivita, která mladé samce nutí opustit společné hnízdo sdílené s matkou a vyhledávat si samostatné úkryty (Crowcroft & Rowe 1963). Nakonec odchází pryč. Jejich postavení v rodném teritoriu je totiž podřízené a jejich předpokládaný reprodukční úspěch je tak jen malý. Před definitivním opuštěním ještě často vyvolávají agonistické interakce s dominantním samcem – snad tím zjišťují svůj potenciál stát se sami teritoriálním samcem (Gerlach 1996). Většinou jsou však poraženi a přinuceni odejít (Gerlach 1996).

Samice rodnou skupinu opouštějí, pokud chtějí, ale mohou v ní i zůstat (König 1994). (Samice jsou oproti samcům filopatrickým pohlavím. Podobně je tomu i u dalších hlodavčích druhů, například u polygynních hrabošů *Microtus oeconomus* - Le Galliard et al. 2006). Tak potom vznikají skupiny příbuzných samic. Vyskytují se ale i případy imigrace mladých a pravděpodobně nepříbuzných samic do skupiny (Lidicker 1976).

Demy - jednotky o mnoha jedincích se vyskytují právě v synantropních lokalitách (sýpky, skladiště, lidská obydlí), protože zde nalézají dostatek potravy. Potravní zdroje jsou shloučené, takže se dobře brání - je výnosné udržovat si zde stálé teritorium. To může být i poměrně malé (třeba jeden pytel obilí). Mají-li myši k dispozici koncentrované potravní

zdroje a zároveň jsou chráněny před predací, dochází k rychlému nárůstu denzity a ke značnému zvýšení agresivity i teritoriální obrany (Crowcroft & Rowe 1963; Bronson 1979).

V homogenních synantropních habitatech (pole) si jednotlivci udržují spíše překrývající se *home ranges* a nemají teritoria v pravém slova smyslu (Southern 1954; Drickamer 1997). V rozlehlých, komplexních oblastech s mnoha úkryty nejsou komenzální myši schopny efektivně ubránit velké teritorium, protože vetřelec se před nimi snadno ukryje (Poole & Morgan 1976; Hurst 1987).

Nekomenzální populace a druhy žijí v otevřených, méně komplexních habitatech (travnaté pláně) s roztroušenými zdroji. Takové zdroje se brání hůř než shloučené (Jensen et al. 2005), a tak je udržování teritoria nevýhodné. Proto zde jedinci mají *home range*. To bývá celkově větší u samců než u samic (Hackman et al. 1980). Jeho plocha zabírá zpravidla několikanásobně větší prostor než v synantropním prostředí. Například u *M. spretus* ze západního Mediterránu dosahuje velikosti několika set metrů čtverečních (Hurst et al. 1994b).

Zajímavý je tzv. ostrovní syndrom („*island syndrome*“) (Adler & Levins 1994), vedoucí k redukci agrese. Na menších ostrovech jsou populace myši charakteristické vyšší, stabilní denzitou, sníženou reproduktivitou („*reproductive output*“), lepším přežíváním, zvýšenou tělesnou hmotností a redukovanou agresivitou (v porovnání s populacemi téhož druhu z pevniny). Gray & Hurst (1998) pozorovaly u populace *M. m. domesticus* z malého ostrůvku téměř úplnou absenci agonistického chování v dyadických střetech. Myši se k sobě chovaly přátelsky jak v zimě, tak během rozmnožovací sezóny (kdy typicky agrese narůstá). Na ostrově netrpí populace téměř žádnou predací, takže jedinci ani nejsou nuceni vyhledávat si tolik úkryty. Snad proto u nich nastal pokles v síle obrany teritoria. Také značně roztroušené zdroje zde činí obranu teritoria neefektivní (Gray & Hurst 1998).

Laboratorní testování agresivity

Pro zjištění míry agresivity u dané populace se používají dva základní typy testů: dyadické střet (střety dvojic) v neutrálním prostředí a „*resident-intruder*“ test (čili „domácí – vetřelec“).

Dyadické střety v neutrálním prostředí („*dyadic encounters in neutral cage*“) (Gurnell 1977), někdy také „agresivní interakce“ mají vcelku jednoduché provedení: dva sobě neznámí (a nepříbuzní) jedinci jsou umístěni každý do jedné poloviny prázdného terária, rozděleného přepážkou. Po pěti minutách (které jsou myším ponechány na seznámení se s prostředím) je přepážka odstraněna a po deset minut se sleduje (a nahrává) chování obou jedinců. Zaznamenává se, jak dlouho se oba jedinci věnují kterému typu chování, což umožňuje zhodnotit míru jejich agonistického (i dalšího) chování. Podle výsledků od několika (třeba 20) takových dvojic se potom stanovuje „agresivnost“ dané populace.

Tato „základní hladina agresivity“ se u různých populací (nebo laboratorních linií) liší. Je ovšem otázkou, nakolik je taková agrese „přirozená“. V přírodě totiž k takovýmto „setkáním na neutrální půdě“ dochází zřídka. Častější je případ, kdy se dispergující jedinec ocitne na cizím území a je napaden rezidentem. To už se ovšem jedná o agresi kompetitivní, kdy si rezidentní jedinec obhajuje své území.

Tuto „kompetici o teritorium“ lépe vystihuje test „*resident-intruder*“, kdy je samci v jeho teritoriu prezentován cizí jedinec - „vetřelec“. Ten je zpravidla silně napadán - nezáleží příliš na tom, zda je větší nebo menší (těžší nebo lehčí) než teritoriální samec. Rezident spíše zohledňuje sociální postavení oponenta: cizího dominantního samce napadá více, kdežto na neznámeného jedince nízkého, podřízeného postavení příliš neútočí (necítí v něm vážnou hrozbu pro své území) (Crowcroft & Rowe 1963; Palanza et al. 2001b). Je-li oponentem kastrovaný samec, agrese u rezidenta nevyvolá (chybí mu specifický pach produkovaný pohlavními žlázami). (Kastrovaní samci žijící v teritoriu cizího dominantního bývají také daleko méně napadáni a omezováni než jiní podřízení jedinci - Hayashi & Tomihara 2000; Mucignat-Caretta et al. 2004).

Při kontrolovaných střetech v laboratoři vyhodnocujeme celou škálu chování: explorační (explorace *exploration*, „panáčkování“ *rearing*, výskoky u stěny *jump*); individuální (čištění srsti jako komfortní chování *self-groom*, pasivní sezení *croach*), úvodní (k oponentovi – zájem o něj *attend*, přibližování *approach*, očichávání *sniff*, následování pohybujícího se jedince *follow*); přátelské (vzájemné čištění *mutual groom*, podlézání *crawl under*, nalehnutí *lie on*, blokování *block*); sexuální (pokusy o páření *mout*); agonistické.

Agonistické chování rozdělujeme na agresivní (hrozba *threat*, agresivní vztyčení *aggressive upright*, útok *attack*, honička *chase*); defenzivní - obranné (defenzivní vztyčení *defensive upright*, defenzivní hrozba *defensive threat*, odvrácení *avoid*, pomalý ústup *retreat*, rychlý útěk *flee* či útěk skokem *jump avoid*, ztuhnutí / strnutí *freeze*, submisivita *submissive*);

neutrální – kdy nelze určit, zda je sledovaný jedinec agresorem nebo zda se brání (potyčka *roll over fight*, neutrální vztyčení *neutral upright*, boxování *box*, ambivalence – váhavé přecházení *to fro*, švihání ocasem *tail rattling*) (Gurnell 1977; Čiháková & Frynta 1996).

Agresivitu (a stres) lze u jedinců i uměle zvyšovat - například izolací od skupiny / partnera, opakovanými vítězstvími / porážkami v agresivních interakcích, „*residen- intruder*“ testem (Palanza et al. 2001b), přemnožením (Martinez et al. 1998; Haller et al. 1999) ap.

Zajímavé jsou rozdíly ve způsobu boje samců a samic: zatímco samci mezi sebou bojují frontálně, samice (při útoku na samce) se přibližují zezadu a útočí na kořen ocasu či genitálie. Samci naopak napadají samice jen zřídka – hlavně při páření (Chovnick et al. 1987).

Řada studií pracuje pouze se samci daného druhu (populace); střety mezi samicemi či samcem a samicí většinou nejsou sledovány. Samice jsou tradičně považovány za málo agresivní, a tak se jaksi zažilo používat pouze samčí pohlaví a jeho výsledky zobecnit na celou populaci (a to nejen při studiu agresivity). Dalším důvodem opomíjení (laboratorních) samic bývá i fakt, že si je velkochovy ponechávají na produkci mláďat a samci jsou tudíž dostupnější a levnější. - Jak se ovšem poslední dobou ukazuje, není to nejšťastnější přístup, neboť obě pohlaví se v lecčems liší. U samic se během estrálního cyklu mění hladiny pohlavních hormonů, které různě ovlivňují jejich psychiku. Obě pohlaví odlišně reagují na sociální stresory (porážka jiným jedincem, sociální nestabilita ve skupině, izolace). Mláďata obou pohlaví jsou také zřejmě nesterjné ovlivněna separací od matky (Palanza 2001a; Palanza et al. 2001b).

Například vysoká hladina estrogenu je u samic zodpovědná za individuální varianci v chování, za zvýšenou aktivitu v „neohrožujících“ („*non-fearful*“) situacích a za zvýšenou úzkost („*anxiety*“) v laboratorních testech. Izolace („*individually housed*“) od známé skupiny u samců zvyšuje míru explorační, snižuje úzkost a může indukovat agresi; u samic naopak ochotu explorační potlačuje, zvyšuje „hodnocení rizika“ („*risk assessment*“) a snižuje riskantní chování („*risk taking*“). Samice méně opouští svůj úkryt, projevují větší úzkost. Ta je spojena i s dalšími typy chování: častější strnutí („*freezing*“) a útěk, močení, defekace, zvýšení hladiny kortikosteronu ap. (Palanza et al. 2001b).

Souvislost mezi agresivitou a úzkostí (či úzkostným chováním, „*anxiety-like behavior*“) není jednoznačná. Oba fenomény jsou zřejmě propojeny tzv. ortogonálně: tedy že

vysoce agresivní jedinci mohou být jak hodně, tak málo úzkostní - a stejně tak tomu je i u málo agresivních jedinců (Barratt 1972). Kupříkladu ve studii (Nyberg et al. 2003), kde sledovali tyto typy chování u dvou laboratorních linií myši šlechtěných pro vysokou (TA) a nízkou (TNA) agresivitu a srovnávali je ještě se třetí linií (bez selekce na agresi – *Swiss albino* CD-1), zjistili nejvyšší aktivitu a nejmenší úzkost u agresivní linie. Naopak Ferrari et al. (1998) popsali u laboratorních *Swiss albino* (CD-1) jedinců nejvyšší míru úzkosti u agresivních samců (při dyadických střetech v neutrálním prostředí). Podle nich také sociálně dominantní jedinci vykazují nejvyšší míru úzkosti v testu „*elevated plus-maze*“. Autoři předestírají možnost, že se jedná o odlišné „*coping*“ strategie (čili „strategie jak se s něčím vypořádat“) u dominantních a podřízených (přičemž dominantní důkladněji posuzují rizika – mají vyšší „*risk assessment*“). Podobně i Hogg et al. (2000) popsali linii vyselektovanou (z divokých *M. m. domesticus*) k vyšší (SAL) agresivitě (kratší latenci k útokům) jako více úzkostnou oproti linii selektované na nízkou (LAL) agresi. Podle Kudryavtseva et al. (2004) zase u málo agresivních samců s vysokou emocionalitou (linie CBA/Lac) vedou opakované zkušenosti s agresí ke vzniku úzkosti (manifestované pak v testu „*elevated plus-maze*“).

Co se explorativního chování týče, zdá se, že přímo nesouvisí s mírou agrese projevované zvířetem (Frynta, osobní sdělení). Jedinci sociálně dominantní a podřízení se neliší v míře explorační v otevřené aréně („*open filed*“) (Palanza et al. 2001b).

O agresivitě myšovitých hlodavců všeobecně

Agresivní chování obvykle plní nějakou biologickou funkci: slouží k získávání zdrojů, ustanovení a udržování hierarchie ve skupině, obhajování teritoria, napomáhá disperzi jedinců ap. Ovšem to, co označujeme pojmem agresivita, není jednotný fenomén – agresivní chování různých jedinců se může lišit svou motivací nebo třeba funkcí (Moyer 1968). Různé typy agresivity se liší také neurálními cestami, které je kontrolují (Adams 1980).

Přestože agresivita obecně se může mezi jednotlivými hlodavčími taxony lišit, v rámci taxonu spolu jednotlivé komponenty agrese (intrasexuální agrese, infanticida a maternální agrese) korelují (Ferrari et al. 2005). Vnitrodruhové útoky vůbec jsou značně stereotypní („*fixed action patterns*“) – jen s malou variabilitou mezi jedinci a u příbuzných druhů se

schémata útoku hodně podobají. Stejně tak neurobiologický substrát agrese je vysoce konzervativní a homologní v rámci všech obratlovců (Ferrari et al. 2005).

Agresivitu lze rozlišovat na kompetitivní a protektivní. Kompetitivní, jak už název naznačuje, je uplatňována v konkurenčních střetech: souboje o potravní zdroje, o partnera, teritorium ap. Bývá ofenzivní (útočná) a hodně ritualizovaná (Lorenz 1966), mající protivníka spíše zavraždit, než mu vážně ublížit (Archer 1988).

Při protektivní agresi - nebo také maternální (parentální) - samice (rodič) brání svá mláďata proti vetřelci (většinou cizímu samci, který je potenciálně infanticidní). Tento typ agresivity se vyznačuje defenzivou (obranou) – zvíře se cítí v úzkých, intenzivně se brání a může tak být dost nebezpečné (Adams 1980).

Ofenzivní a defenzivní typ útoku lze rozlišit podle toho, jak útočník kouše svého protivníka: při defenzivě zvíře zpravidla útočí na zranitelná místa (hlava, ventrální část těla), kdežto ofenziva se vyznačuje útoky na záda nebo boky (Blanchard et al. 1977b).

Objevuje se i názor, že „defenzivní“ agrese je vlastně „eskalovaný ofenzivně motivovaný útok“ („*escalated offensively-motivated attack*“), vyvolaný obranou vysoce ceněných zdrojů. Cena pro jedince stoupá se vzrůstající investicí věnovanou danému zdroji (př. čas strávený na daném území, dosavadní zkušenosti s bojem – za účelem obrany teritoria nebo získání partnera, soužití [„*cohabitation*“] s březí samicí ap.) (Parmigiani et al. 1998).

Vývoj agresivity v ontogenezi souvisí i s čichovými schopnostmi: samci bez předchozích agresivních zkušeností po ztrátě čichu zůstávají nadále jen málo agresivní, a to i po obnově schopnosti čichu. Oproti tomu samci s předchozími agresivními zkušenostmi již agresivní zůstávají - i po ztrátě čichu. Čich je tedy důležitá komponenta rozvoje agrese při prvním agresivním střetnutí (rolí zde zřejmě hrají feromony) (Parmigiani et al. 1993).

Formování dominantního (agresivního) stejně jako submisivního chování výrazně ovlivňují výsledky agresivních střetů: porážky v těchto konfrontacích vyvolávají u dotčeného jedince negativní emoce (úzkost, strach), které vedou až k zformování submisivního chování a vykazují tak poraženého na nízké, podřízené místo v sociální hierarchii (Kudryavtseva 2000).

U dvou laboratorních linií selektovaných k vysoké a nízké agresivitě (NC-100 - málo agresivní a NC-900 - agresivní) bylo zjištěno, že při selekci dochází k neotenzaci behaviorálních a emocionálních systémů, které jsou důležité pro sociální rozvoj. Heterochronní změny v ontogenezi způsobily neotenzaci u NC-100 linie, takže agonistické

chování („*freezing*“, útoky) se u ní rozvíjí až v daleko pozdějším věku a jedinci útočí jen tehdy, dostává-li se jim opakovaně příležitosti k boji. Na těchto heterochronních dějích se podílí i plasticita neurochemických (neurotransmitterových) systémů (Gariépy et al. 2001).

Rozvoj agresivního (a také sexuálního) chování je ovlivněn sociální zkušeností během ontogeneze. Samci vyrůstající ve skupině bez kontaktu se samicemi, vykazují v dospělosti při testech agresivity a sexuálního chování nižší aktivitu (Korpela & Sandnabba 1994).

Přestože samice jsou tradičně „tím naagresivním pohlavím“, některá data ukazují, že samičí agrese v rámci skupiny může hrát důležitou roli v determinaci sociální organizace a v regulaci populační denzity (Palanza et al. 1994a).

Samice bývají agresivní většinou jen při reprodukci a při vysokých denzitách (Mackintosh 1981). Ovšem jejich agresivita se zdá být regulátorem populační početnosti, určuje také sociální pořadí samic ve skupině a to, kdo se bude množit. V pokusu (Chovnick et al. 1987) se skupinou, ze které byli odděleni všichni samci („absence samčí hierarchie“), brzy některé samice začaly „patrolovat“ a hlídat si teritorium, vyhánět z něj vetřelce. Jaksi ve skupině nahrazovaly samce, ovšem tyto teritoriální samice nebojovaly mezi sebou o sociální postavení („*rank*“), pouze o území. Po návratu samců si tyto samice i nadále udržovaly svá teritoria, vyháněly z nich samce a odmítaly se s nimi pářit. Při rozmnožování jim tedy toto chování nijak nepomohlo – měly jen velmi málo mladých, ze kterých se většina ani nedožila odstavení. Samci mezi sebou obnovili bývalou hierarchii, kromě některých, kteří byli před návratem vykastrováni a kteří v hierarchii poklesli velmi nízko; i teritoriální samice se k nim chovaly značně agresivně (Chovnick et al. 1987).

Agresivita mezi samicemi závisí také na jakémisi „načasování“ jejich střetnutí s jinou samicí: samice spárované se samcem jsou po několika dnech (podle Palanza et al. 1994a už po 24 – 48 hodinách) soužití vysoce agresivní k samičím vetřelcům, bez ohledu na příbuznost či na to, zda je z dřívějšíka znají. V pokusu v 80 % případů vedl tento stav ke vzniku sociální monogamie. Pokud naopak byly obě samice dány k samci naráz nebo spolu obě bydlely po několik dní před seznámením se samcem, tolerovaly se i nadále. V 97 % případů vznikla polygynní jednotka. V té už pak má vliv i příbuznost a známost („*familiarity*“) obou samic: příbuzné měly vyšší reprodukční úspěch, kdežto nepříbuzné spolu soupeřily o reprodukci (vzájemně se suprimovaly v rozmnožování a „páchaly“ infanticidu) (Palanza et al. 2005).

Existuje pozitivní korelace mezi agresivitou intrasexuální (mezi samci) a sexuální. Samci agresivnějších linií (př. FVB/NtacfBR nebo TA, selektovaných speciálně na zvýšenou

agresi) se při spárování se samicí („*mating*“) chovají agresivněji a dokonce své chování i modifikují podle cyklu samice (tedy podle toho, jak silným stimulem pro páření pro ně samice je): k estrálním samicím jsou agresivnější („*attack, sideways postures*“, kratší latence útoků) – v porovnání s jinými laboratorními liniemi (př. C57BL/6J) (Canastar & Maxson 2003; Sandnabba, N. K. & Korpela 1994). Bohužel není jasné, k čemu by taková agrese měla sloužit – zda je součástí mechanismu sociální disperze nebo snad teritoriality samce (Rowe & Redfern 1969).

Jedinci (samci i samice) se k sobě mohou chovat agresivně nebo přátelsky, často na základě příbuznosti nebo „známosti“. Při stanovování příbuznosti („*kin recognition*“) se myši řídí „známostí“ s daným jedincem (Kareem & Barnard 1982), ale zřejmě rozeznávají příbuzné i podle pachu (porovnávají jej s pachem vlastním) (Heth et al. 2003).

„Známost“ („*familiarity*“) je pro divoké jedince dobrým vodítkem, neboť v přírodě většinou znají právě své příbuzné, vedle kterých vyrůstali. Pokud je ovšem v laboratorních podmínkách nepřibuzným jedincům umožněno seznámit se, chovají se k sobě poté také přátelsky (vymizí tak „*kinship*“ efekty vůči příbuzným) (Kareem & Barnard 1982). Tito „spřátelení“ jedinci se často vzájemně čistí („*allo-groom*“), ale toto chování – poněkud modifikované, s prvky agrese – můžeme pozorovat i mezi cizími, nepřibuznými jedinci (především dospělými samci) („*aggressive groom*“) (Kareem & Barnard 1982).

Myši jsou v laboratorních chovech drženy většinou ve skupinkách několika jedinců stejného pohlaví („*group-housing*“). „Ubytování“ po heterosexuálních párech bývá méně obvyklé (je náročnější na prostor). Skupinové soužití je mnohdy nahlíženo jako stresující – někteří autoři tento postup kritizují (Hurst 1993a); řada studií naznačuje, že společně ubytované myši vykazují behaviorální, endokrinní a imunologické známky stresu (Barnard et al. 1991; Bohus & Koolhaas 1991; Brain & Benton 1983).

Bartolomucci et al. (2002) zkoumali stres ve skupinkách samců laboratorní linie CD-1. Skupinky tvořili sourozenci (bratři), držení spolu od narození. V dospělosti pak byly porovnávány výsledky těchto jedinců v testech („*open field, free exploration*“) a sledována jejich tělesná hmotnost. Mezi dominantními a podřízenými jedinci nebyly nalezeny žádné rozdíly, u podřízených se neprojevovalo žádné stresové („*stress-related*“) chování. Autoři tak dospěli k názoru, že stresující není ani tak skupinové soužití („*group housing*“) samotné jako spíš nedostatek příbuznosti / „známosti“ („*familiarity*“) mezi jedinci ve skupině.

V souhlasu s touto studií je i práce Vekovishcheva et al. (2000), kde autoři našli jen malé efekty spojené se sociálním statutem („*social status-related effects*“) ve skupinách nepříbuzných myší (s lineární, stabilizovanou hierarchií).

Hurst et al. (1994a) sledovali skupiny samců, držných spolu od narození. Ve skupinách složených z nepříbuzných jedinců začala narůstat agrese v ontogenezi dříve a dříve dosáhla „adultní úrovně“. Dominantní samci v „nepříbuzenských“ skupinách byli ve srovnání se skupinou příbuzných samců k podřízeným jedincům agresivnější. Příbuznost jedinců ve skupině sama o sobě neovlivnila stupeň agrese v dospělosti, ale zbrzdila rozvoj agresivity a posunula je do pozdějšího věku.

Dá se říci, že opakem tohoto skupinového ubytování je izolace (hlavně dospělých samců, kteří obecně bývají z celé populace nejagresivnější a mohou tak ohrožovat ostatní chovné jedince). V souvislosti s tím se často hovoří o „izolací indukované agresivitě“ („*isolation-induced aggressivity*“) (Brain & Nowell 1971), neboť dlouhodobá izolace skutečně může zvýšit agresivitu jedince vůči příslušníkům vlastního druhu.

Agresivita u jednotlivých divokých druhů a populací rodu *Mus*

Jednotlivé populace (divoké i laboratorní) myší projevují začasť různou míru agonistického chování. Frynta et al. (2005) provedli srovnání několika divokých druhů a populací Evropy a Předního Východu. V rámci druhu *M. musculus* zjistili, že „nejmírumilovnější“ jsou střety mezi samci *M. m. musculus* ze střední Evropy a agresivita graduálně vzrůstá směrem na Přední Východ (nejagresivnější ze všech sledovaných populací byli „předovýchodní“ samci *M. m. domesticus*). Samice z komenzálních populací (*musculus* i *domesticus*) jsou k sobě celkem tolerantní, celkově věnují agonistickým prvkům chování málo času (Frynta et al. 2005). Agresivita nekomenzální populace *M. m. domesticus* z Předního Východu snad souvisí se zvýšenou kompeticí o potravu v nesynantropních habitatech (Suchomelová et al. 1998).

Existují i rozdíly v agresivitě mezi komenzálními populacemi: Munclinger & Frynta (2000) porovnávali jedince z české populace *M. m. musculus* a z turecké *M. m. domesticus*. Zjistili, že turečtí *domesticus* jsou daleko agresivnější, a to nejen samci, ale i samice. V heterospecifických interakcích vítězili turečtí samci *M. m. domesticus* nad českými *M. m. musculus*. Jedinci během dyadických střetů dokázali rozpoznat, zda jejich oponent náleží

k jejich populaci či ne (déle očichávali myši z vlastní populace), ale i jedince druhého poddruhu chápali jako sexuální konkurenty nebo naopak potenciální partnery (docházelo mezi nimi i ke kopulacím).

Z nekomenálních druhů jsou u *Mus spicilegus* (Suchomelová et al. 1998) a *Mus macedonicus* (Frynta & Čiháková 1996) obě pohlaví značně agresivní, kdežto u *Mus spretus* se vyznačují jak samci, tak samice jen malou mírou agonistického chování (Suchomelová et al. 1998). O *Mus cypricus* toto zatím není známo (jde o druh popsáný teprve v roce 2004), můžeme se jen dohadovat, že situace bude podobná jako u *Mus macedonicus* (neboť tyto dva druhy jsou sesterské).

Nekomenzální *Mus spretus* obývá vegetační habitaty s roztroušenými a sezónními zdroji. Žije více odděleně, v daleko menších populačních hustotách. Pro objasnění jejich značné prostorové disperze („*spatial dispersion*“) navrhly Hurst et al. (1996b) hypotézu „agresivního vyloučení“ („*aggressive exclusion hypothesis*“), kdy dominantní jedinec vyhání slabší ze svého území. Při rozměrech *home range* druhu *Mus spretus* je však tato představa nereálná a zdá se, že pravdivá bude spíše druhá hypotéza: „vyhýbání se dominantním kompetitorům“ („*avoidance of dominant competitors hypothesis*“). Jedinci *Mus spretus* se skutečně vyhýbají agresivním dominantům, se kterými se již střetli (které znají a kterými byli poraženi) (Hurst et al. 1996b).

Hypotéza agresivního vyloučení bude platit spíše u *Mus musculus*. Ti mají (hlavně v komenzálních populacích) poměrně malá, dobře bránitelná teritoria se shloučenými zdroji. Také v dydických střetech jsou daleko agresivnější než *Mus spretus* (Gray & Hurst 1997).

„Mírumilovnost“ *Mus spretus* v dyadických střetech (Suchomelová et al. 1998) je dána hlavně tím, že mezi protivníky (samci i samicemi) dojde k brzkému ustanovení dominance (rychlé útoky a pronásledování, statické defenzivní postoje), poté na sebe oba jedinci už tolik neútočí (Hurst et al. 1994b; Hurst et al. 1996b). V jejich střetech je nejdůležitějším faktorem určujícím kompetitivní chování relativní tělesná hmotnost obou soupeřů (Hurst et al. 1996b).

Jedinci *Mus spretus* mezi sebou kompetují o dominanci nad příhodným (obyvatelným) místem. V přírodě jsou totiž většinou všechna vhodná místa již obsazena a místo neobývané, které nese pach příslušníka tohoto druhu tak značí, že jde o lokalitu nějak nedostačující. Proto se *Mus spretus* při vyhledávání nového teritoria řídí pachem (jedinců svého druhu), který je silně přitahuje (Hurst et al. 1994b; Hurst et al. 1996b). Velká, komplexní teritoria (až 924 m² - Hurst, nepublikováno) nelze ubránit pouhým značkováním – kompetitoři „požadují“ na rezidentovi přímou zkoušku bojeschopnosti, chtějí se s cizím rezidentem přímo setkat

(Hurst et al. 1997). Jedinci vstupující do cizího teritoria ovšem projevují vůči rezidentovi již ze začátku defenzivní chování (Hurst et al. 1994b). Při střetu se pak poměrně rychle rozhodne, kdo je vítězem a kdo si ponechá teritorium. Poražený se poté pachu (a místu) dominantního jedince již vyhýbá (Hurst et al. 1996b).

Mezi samicemi *Mus spretus* je agresivních interakcí méně než mezi samci. Jsou přitahovány k pachu (a území) cizích samic a jsou k sobě tolerantnější než opačné pohlaví. Je-li ovšem samice březí nebo kojí-li mladé, bývá agresivní mnohem více, zhruba tak jako samec. Střetne-li se některá samice s takovýmto silným maternálním útokem, napříště se pachu příslušné samice už vyhýbá (Hurst et al. 1996b).

U *Mus spicilegus* je typická vysoká míra agresivity. V interakcích samců převažují ambivalentní formy chování – agresivní chování je zde oboustranné (Simeonovska 1994; Suchomelová et al. 1998). Při ustanovování hierarchie v rámci skupiny nepříbuzných jedinců (smíšené skupiny nebo skupiny tvořené pouze samicemi) byla agresivita značná a asi polovina podřízených během této doby posla (pravděpodobně vyčerpáním z neustálých disturbancí) nebo byla zabita. Ve smíšených skupinách se nakonec stali dominantními jeden samec a jedna samice, kteří se spolu začali množit. Je možné, že v přírodě je právě tento dominantní status nezbytným faktorem pro započetí rozmnožování (Simeonovska-Nikolova 2003).

Předpokládá se, že vyšší agresivita u nekomenzálních druhů souvisí i s nadměrným hromaděním potravy a obranou zásobárny (Sokolov et al. 1983; Suchomelová et al. 1998).

O partnerského systému („*mating system*“) nekomenzálních myších druhů (*M. spretus*, *M. macedonicus*, *M. cypriacus*) nevíme téměř nic. Pouze u druhu *Mus spicilegus* je pravděpodobné, že by mohl být sociálně monogamní (Patris & Baudoin 1998; Dobson & Baudoin 2002). Žijí v jakýchsi „rodinných skupinkách“ – hlavně koncem rozmnožovací sezóny a přes zimu, kdy si vytvářejí velké obytné zásobárny s potravou (hromady hlíny, ve kterých shromažďují zejména zrní a pod nimiž si hrabou obytné systémy tunelů) (Naumov 1940; Sokolov et al. 1998). V zásobárně žije několik příbuzných samic se svými nejmladšími vrhy, které pocházejí (podle genetických rozborů) od několika samců (Garza et al. 1997). Jedinci dokáží rozeznávat stupeň příbuznosti ostatních, takže v rámci skupiny v jedné zásobárně odliší například sourozence z různých vrhů (Busquet & Baudoin 2005). Hierarchie v této „rodinné“ skupině není pevně ustanovena (narozdíl od sociálních jendotek komenzálních myší) (Sokolov et al. 1983).

Mezi partnery působí silná párová i prostorová vazba (v pokusných výbězích se projevovala například častým sdílením hnízda samcem i samicí - Dobson & Baudoin 2002). Vazba se také s postupujícím časem upevňuje olfaktorickým učením („*olfactory learning*“) (jedinec se učí „pamatovat si“ partnerův pach) u obou pohlaví (Patris & Baudoin 1998; Baudoin et al. 2005). V laboratorním pokusu byl u samic žijících tři týdny s partnerem zaznamenán nárůst nově vzniklých neuronů v olfaktorickém bulbu (Baudoin et al. 2005).

U *Mus spicilegus* lze pozorovat i kooperaci při reprodukci a paternální péči (laboratorní chovy) (Patris & Baudoin 1998). Zároveň se vyhýbají cizím jedincům. Právě kvůli (předpokládané) monogamii jsou jedinci *Mus spicilegus* k sobě při střetnutí daleko méně tolerantní (nejen samci, ale i samice vůči sobě a samice vůči samcům) (Suchomelová et al. 1998; Patris et al. 2002). Březí a kojící samice a samice v estru jsou samozřejmě agresivnější než anestrální (Patris et al. 2002).

Samice spárované s určitým samcem projevují nadále preferenci pro tohoto samce a odmítají se pářit s cizím (Patris & Baudoin 1998). U myši domácí (*M. m. domesticus*) jsou sexuální preference přesně opačné (Patris & Baudoin 1998) – ačkoliv ani tyto samice se většinou nepáří hned s úplně cizím samcem, přestože jsou právě v estru (Rich & Hurst 1998).

U samců *M. spicilegus* bylo pozorováno pseudosexuální chování: při dyadických střetech očichávali druhého samce a pokoušely se s ním i pářit. Toto chování se objevovalo v případech, kdy se jedinci normálně chovají agresivně. Patrně jde o manifestaci sociální dominance (Suchomelová et al. 1998).

Naopak u kmenových *M. musculus* funguje polygynie a teritorialita skupin („*social group territoriality*“) (Crowcroft & Rowe 1963). Samci kompetují o samice a vytváří si mezi sebou dominantně-submisivní vztah v rámci jedné skupiny (Lidicker 1976). Samice ve skupině jsou příbuzné, právě díky tomu jsou k sobě jedinci v rámci skupiny také daleko tolerantnější (Dobson & Baudoin 2002). Samice preferují jako partnery dominantní samce (Drickamer 1992) a rozvinuly si systém utváření společných hnízd a společné péče o mladá („*communal nesting and nursing*“) (König 1994; Dobson & Baudoin 2002).

Uplatnění agrese v mezidruhové kompetici

Agresivita hraje roli i v mezidruhové kompetici. Většinou druh, jehož jedinci jsou větší a těžší dominuje v daném prostředí nad ostatními a ti se mu aktivně vyhýbají (příkladem může být *Apodemus sylvaticus* a *M. m. domesticus* – Tattersall et al. 1997 nebo pískomil *Meriones meridianus* proti *M. m. musculus* – Krasnov & Khokhlova 1996).

Pinter-Wollman et al. (2006) se pokoušeli prokázat vliv agresivity na temporální segregaci dvou druhů myší bodlinatých (*Acomys cahirinus* a *Acomys russatus*). *A. cahirinus* je ve sledovaném habitatu kompetičně silnější, aktivuje v příhodnějších částech dne (noc) a vytlačuje *A. russtaus* do méně výhodných časových úseků (diurnální aktivita, denní). Při pokusném odstranění *A. cahirinus* z prostředí začne *A. russtaus* aktivovat v noci.

Této studii se ovšem vliv agresivity na segregaci dokázat nepodařilo, protože v heterospecifických dyadických střetech byl druh *A. russtaus* (který je v přírodě kompetičně vytlačován) agresivnější. V tomto případě musí hrát klíčovou roli jiné faktory. Mohla by to být například exploatační kompetice, tato otázka však zatím zůstává nevyřešena.

Agresivita u jiných druhů hlodavců

U myšic (*Apodemus sylvaticus*) ze dvou syrských populací byly pozorovány fluktuace agresivity v závislosti na roční době: během reprodukčního období (jaro, podzim) jsou jedinci značně agresivní (obě pohlaví stejně), kdežto v době reprodukční inaktivity (léto, kdy je v jejich původním aridním habitatu málo potravy) se agresivně téměř neprojevují. V tomto případě se pravděpodobně jedná o agresi související s kompeticí o partnery (Váchová & Frynta 2004).

U potkanů (*Rattus norvegicus*) mají obě pohlaví odlišné behaviorální strategie jak reagovat na sociální tlak v kolonii (Hurst et al. 1996a; Hurst et al. 1999). Dominantní samice bývají vůči jiným samicím značně agresivní. Z tohoto chování jim plyne okamžitý prospěch (vylovení kompetitora), takže je relativně málo nákladné a s časem má tendenci se zvyšovat. Níže postavené samice po napadení spíše utíkají než aby útok oplácely. Tím jsou také hodně pronásledovány (a pářeny) agresivními jedinci (Hurst et al. 1996a).

Samci ovšem útoky oplácí („*retaliate*“) nebo v reakci na přijatou agresi napadají jiné členy skupiny (Hurst et al. 1996a). Během ustavování hierarchie je agresivita mezi samci zpočátku větší než mezi samicemi (Hurst et al. 1999), ale rychleji se snižuje (je nákladná a

nevyplatí se ji udržovat dlouhodobě). Můžeme zde také vysledovat pozitivní korelaci mezi agresí iniciovanou a „obdrženou“ od jiných. U samic tato korelace chybí (Hurst et al. 1999).

Dominantní jedinci v kolonii věnují více času spaní (odpočinku), naproti tomu podřízení se více pohybují, „panáčkují“ u stěn, pokouší se uniknout. Podřízené samice v pokusu trpěly neustálou frustrací (na kterou ukazuje právě snaha uniknout) a také vykazovaly nejvyšší míru patologických změn (korelujících s redukovanou koncentrací protilátek IgG) a jako jediné i mortalitu. Také hladina kortikosteronu koreluje s agresivním chováním: nízko postavené samice, které „obdržely“ nejvíce agresivních výpadů od ostatních, měly nejvyšší hladinu kortikosteronu a snažily se nejvíce vyhybat útokům (Hurst et al. 1996a).

Naopak samci s vysokou hladinou kortikosteronu byli hodně agresivní a zároveň hodně agrese „přijímali“ od ostatních. Po ustavení hierarchie se však stali podřízenými. Samci, kteří měli ze začátku (formování skupiny) nízké hladiny kortikosteronu, se nakonec (po 7 dnech) stali dominantními (a byli méně napadáni) (Hurst et al. 1996a).

I u podřízených samců byly pozorovány silné patofyziologické reakce (Hurst et al. 1999).

Pach estrálních samic zvyšuje kompetici mezi samci potkanů. Dominantní samec si ovšem nedokáže monopolizovat všechny samice a tak i podřízení mohou uspět v páření (Hurst et al. 1996a).

Agresivita samic (u myšovitých hlodavců) souvisí především s rozmnožovacím postavením a obranou hnízda (Parmigiani et al. 1989). Estrální samice jsou ve skupině relativně vzácné a nemusí tedy kompetovat o partnery - jejich reprodukční úspěch tak závisí hlavně na schopnosti bránit mláďata a získat si přístup k potravním zdrojům. Zajímavé je, že narozdíl od myši (*M. m. domesticus*) potkanice nevytváří společná hnízda („communal nests“) (Hurst et al. 1999).

V rámci ustanovené hierarchie už jsou agresivní interakce mezi členy potkaní kolonie relativně krátké a nezraňující, ale důležité pro udržování hierarchie. Proti vetřelcům je naopak skupina velmi agresivní (Hurst et al. 1996a). Déletrvající pokus s expozicí vetřelce do kolonie může skončit až jeho smrtí. Potíží ovšem je, že při krátkém pokusu (kdy je vetřelec vpuštěn jen na pár minut) se zase nerozvine agresivní chování skupiny do plné míry - to většinou trvá i hodinu. Pokus však může být modifikován, takže je pro vetřelce bezpečnější: může-li se například zahrabat do hlubokého substrátu nebo schovat do slepého tunelu, dokáže se i na několik hodin bránit, a dopady na jeho zdraví nejsou tak zlé. Klasicky se prudkost agrese kolonie (po delší, třeba celodenní interakci) posuzuje podle množství zranění a podle ztráty

hmotnosti vetřelce. Čím starší kolonie je, tím agresivněji napadá cizí jedince (Lore et al. 1984).

V souvislosti s agresí byl zkoumán i přenos hantaviru („*Seoul virus*“) u samců potkanů: v přírodě se samci daleko častěji dostávají do agresivních střetů a s vyšší pravděpodobností jsou infikováni tímto virem. Infekce se roznáší slinami, trusem a močí. Nakažení jedinci bývají agresivnější, byla tedy předestřena možnost, že by virus mohl u hostitele zvyšovat agresí za účelem zvýšení pravděpodobnosti přenosu na další jedince. Ukázalo se však, že přenos viru nekoreluje s mírou agresivity (během pokusů nebyl žádný potkan zraněn ani nakažen), infekce ani neovlivnila hladinu testosteronu či kortikosteronu. Zvýšení agrese je spíše způsobeno „omezeními“ („*constrains*“) infekce. Agresivita virus nijak neohrožuje, naopak agresivnější jedinci mohou zvýšit svůj reprodukční úspěch. Infekce se nepřenáší vertikálně, naopak mláďata od nakaženého otce dostávají protilátky, které zvyšují pravděpodobnost jejich přežití při následné infekci (ta je jinak pro mláďata letální), a tak proti těmto „omezením“ („*constrains*“) nepůsobí žádná selekce (Klein et al. 2004).

Zatímco myši se přes zimu agregují do větších společenství a v souvislosti s tím u nich nastává i pokles v agresivitě, totéž není zdaleka pravidlem u ostatních hlodavců. Například u hraboše sněžného, *Chionomys nivalis* nastává během zimy poměrně neobvyklá situace: jedinci se stanou nomadickými a soliterními. Zvyšuje se intraspecifická agrese a obě pohlaví se pak vyhýbají místům s pachem jiného jedince. Tato prostorová izolace snižuje riziko agresivních střetů (Luque-Larena et al. 2002).

Motivační systémy agonistického chování

U myšovitých hlodavců jsou předpokládány čtyři neurální motivační systémy pro agonistické chování: ofenzivní, defenzivní, submisivní chování a hlídkování / značkování („*patrol / marking*“). Obecně je organizace agonistického chování podobná u různých druhů myšovitých hlodavců - oproti tradiční představě „druhově specifického chování“. Čtyři vzorce chování se však mezidruhově mohou značně lišit: značkování, submisivním chování, hrozby a varovné signály. Se značkováním souvisí i mezidruhová variabilita v samčích pohlavních žlázách (Adams 1980).

Základní pohybové vzorce („*motor-pattern*“) ofenzivního a defenzivního chování jsou v rámci muridů invariátní, např. ztuhnutí („*freezing*“) je mezi hlodavci prakticky univerzální. Také útěk při střetu („*flight*“) nezávisí na reakci protivníka, ale umožňuje jedinci okamžitě se vyhnout agresorovi a ukrýt se před ním (Adams 1980).

V rámci populace lze často i rozlišit „ofenzivní“ a „defenzivní“ jedince podle typů zranění, která utrpěli v soubojích. Ofenzivní chováním je více ritualizované, mající hlavně zastrašit soupeře: ofenzivní jedinci, jsou-li zraněni, pak nejčastěji na hlavě (obličejová část). Naopak defenziva je daleko prudší a méně ritualizovaný typ agrese, tyto jedinci se během střetu spíše pokouší uniknout; defenzivní jedinci jsou zpravidla zraněni na bocích a zádech (Adams 1980).

Ofenzivní agresivita zahrnuje čtyři hlavní „vzorce“ chování k oponentovi: přibližování, kousací a kopací útok, ofenzivní vzpřímený postoj a ofenzivní boční / šikmý postoj („*approach, bite-and-kick attack, offensive upright posture, offensive sideways posture*“). Ofenzivní postoje jsou často doprovázeny piloerkcí (zježením srsti). Toto chování je spouštěno různými stimuly (Adams 1980). Vizuálními - útěk jednoho z potkanů často vyvolá pronásledování druhým (Calhoun 1962); „vibrisálními“ - odstranění nebo anestezie vibris (bez poškození zraku) snižuje množství útoků na oponenta u myši, *Mus musculus* (Katz 1976), ale ne u potkanů, *Rattus norvegicus* (Blanchard et al. 1977a); čichovými - pach neznámého jedince vlastního druhu (u *Mus musculus* je ofenzivní chování narušeno destrukcí olfaktorického bulbu - Ropartz 1968).

Defenzivní chování projevuje jedinec proti predátorům i jedincům vlastního druhu. Patří sem pohybové vzorce jako ztuhnutí, útěk (někdy začíná „únikovým skokem“, „*escape leap*“), protiútok, obranné boční a vzpřímené postoje („*freezing, flight, fighting back, defensive sideways / upright posture*“). Ztuhnutí („*freezing*“) se pravděpodobně vyvinulo proto, že řada predátorů se řídí zrakem a spíše spatří a uloví pohybující se kořist (Adams 1980). S tím souvisí i předstírání smrti („*feigning death*“), často po uchvácení predátorem - toto chování bylo popsáno u řady obratlovců (Ratner 1975).

K defenzivnímu chování dále patří například vokalizace, piloerckce, zdvižení ocasu, sekrece feromonů a hormonů, močení a defekace („*sound production, piloerection, tail-raising, pheromone and hormone secretion, urination, defecation*“). Všechny komponenty defenzivního chování pravděpodobně ovládá jeden společný neurální mechanismus („*defense motivational mechanism*“) - tudíž pouze jedna z komponent může být v určitém okamžiku dominantní a projevuje se navenek (Adams 1980).

Silným motivačním stimulem defenzivy je bolest. U domácích myši (*Mus musculus*) vyvolává různé reakce: švihání ocasem (St. John 1973), sekreci obranných feromonů (Carr et al. 1970), sekreci kortikosteroidů (Hennessy et al. 1977); také *handling* vyvolává obranné chování (skákání, pískání, kousání – „*jumping, squealing, biting*“) (Connor 1975).

Submisivní chování napomáhá inhibovat agresi ze strany oponenta (jedince vlastního druhu). Naproti tomu bude neúčinné proti predátorovi, proto se při predaci tento typ chování neprojevuje. Zajímavé je, že zatímco se myši z divokých populací v ohrožení chovají defenzivně, laboratorní myši v podobných situacích přechází na submisivní chování (Adams 1980).

„Submisivní motivační systém“ je zjevně variantou motivačního systému defenzivního. Plně submisivní postoj je jakousi variantou ztuhnutí („*freezing*“): zvíře se překulí na záda a zůstane nehybné (Scott & Fredericson 1951). I další prvky se podobají defenzivě: obranný postoj (vzpřímený, boční, na všech čtyřech), zdvihání a švihání ocasu, pištění, sekrece obranných feromonů apod. („*freezing, defensive upright, sideways and quadrupedal postures, tail-raising and tail-rattling, squealing, defense pheromone secretion*“) (Adams 1980).

Toto chování je často spuštěno taktilní stimulací dorzální strany těla. Stejně ovšem lze vyvolat i chování defenzivní. Například sociální izolace mnohdy způsobí posun od submisivity k defenzivnímu chování (Adams 1980).

Hlídkování / značkování („*patrol / marking*“) je důležitým aspektem teritoriality. Pohybová aktivita dominantních jedinců je periodická a systematická (Crowcroft 1955), doprovázená značkováním (Grant & Mackintosh 1963). Myši vůbec mají tendenci značkovat stejné plochy, kde už zanechalo pachové signály mnoho dalších jedinců. Místy tak vznikají velká „nakupení“ pachových značek, nazývaná „*urinatig posts*“ (Welch 1953). Značkovací chování je silně redukováno anosmií (ztrátou čichu; v pokusech vyvolávanou aplikací „*zinc sulfate*“) (Maruniak et al. 1975).

Celkově se má za to, že motivační systémy ofenzivy, defenzivy, submisivity a hlídkování / značkování mají odlišný neurální mechanismus (jsou řízeny rozdílnými neurálními substráty) (Adams 1980).

Teritorialita

Termíny „*territory*“ a „*home range*“ na savce poprvé aplikoval Burt (1943). Agresivitu jako kompetici o prostor a sociální dominanci („*competition for area and for social dominance*“) popsal Brown (1953).

Teritorialita – obrana teritoria – je příznačná hlavně pro komenzální populace druhu *M. musculus* (Crowcroft & Rowe 1963). Nekomenzální populace a druhy mívají spíše *home range* (viz výše). Teritorialitu projevují zejména dospělí dominantní samci. Někdy mohou teritoriální chování manifestovat i březí či kojící samice, které se k teritoriálnímu samci připojily - obhajují si místo a zdoje pro své mladé (Parmigiani et al. 1989; Palanza et al. 1994a).

Agresivita samců (v populacích o nízké i vysoké denzitě) jasně slouží k vytvoření a udržení vlastního teritoria – nejsilnější samec ostatní buď „porazí“ nebo je donutí odejít pryč. V uzavřeném prostoru (v laboratorních podmínkách) bez možnosti úniku může být podřízený jedinec i zabit nebo uhyne vyčerpáním z neustálého pronásledování (Crowcroft & Rowe 1963). Celkově je cena agresivních interakcí vysoká a pro dominantní samce znamená značnou zátěž. Jedinci se snaží těmto „drahým“ střetům vyhýbat, a tak dochází k ustanovení separátních teritorií (Jensen et al. 2005).

Agresivita a teritorialita u myši „slouží“ v neposlední řadě také k disperzi jedinců. („Síla ovlivňující kolonizaci je agresivita samců a březích nebo kojících samic. Agonistické chování je obecná vlastnost všech myších populací, jako je disperze tehdy, když je dosažena nosná kapacita prostředí.“ / „*The driving force behind colonization is the aggressiveness of males or of pregnant or lactating females. Agonistic behavior is a common feature of all mouse populations, as is dispersal if the carrying capacity of the environment is saturated. Undoubtedly most dispersers are lost.*“ – Bronson 1979, s. 289)

Za přítomnosti samice v teritoriu se dominantní samci stávají mnohem agresivnějšími vůči kompetitorům. Samice obecně preferují (při výběru partnera) pach dospělých, dominantních a známých („*familiar*“) samců (Mossman & Drickamer 1996; Hayashi & Tomihara 2000). Sdružování se s dominantními samci, kteří pravděpodobně vyhrají agresivní střety s vetřelci, může být samičí strategie proti infanticidě (Ebensperger 1998). Nejvíce je přitahuje pach rezidentního samce z jejich „domovského“ teritoria (Hurst 1990c), i když raději nocují s podřízenými samci (dominantní jedinci se ke „spolunocležníkům“ často chovají agresivně, přestože je znají a na svém území je akceptují) (Hayashi & Tomihara 2000).

Teritoriální samci mají vysokou frekvenci značkování, čímž si udržují dominantní postavení. Rovněž silně „protiznačkují“ („*counter-marking*“) – jak vůči podřízeným jedincům z vlastního teritoria, tak proti sousedním teritoriálním samcům či proti vetřelcům.

Teritorium označované pachy více dominantních samců značí nedostatečné kompetiční schopnosti teritoriálního samce ohlídat si území. Samice preferují teritoria značené pachem jediného samce (Rich & Hurst 1998; Rich & Hurst 1999). Blízko značek těchto preferovaných samců také samice zanechává své pachové značení (Rich & Hurst 1999). Protiznačkování („*counter-marking*“) je tedy důležitým aspektem kompetice mezi samci (Rich & Hurst 1998; Rich & Hurst 1999).

Podřízení samci značkují v mnohem menší míře než teritoriální samec, ale mohou „protiznačkovat“ vůči sousedním podřízeným samcům. Maximální frekvence jejich značek je srovnatelná s „bazální značkovací hladinou“ dominantního jedince (Hurst 1990a). Pachové značky podřízených samců vyvolávají agresivitu ze strany dominantního samce - patrně proto podřízení jedinci značkují mnohem méně než dominantní teritoriální samec, aby se vyhnuli „nepříjemnostem. Ovšem nízká frekvence značení podřízenými jedinci je nutná pro udržení „familiarity“ s hlavním samcem. Ten pak podřízené odlišuje od cizích vetřelců. Přesto se k nim občas chová agresivně - jistá míra agrese je nezbytná pro udržení ustaveného sociálního systému (Crowcroft 1966; Lidicker 1976; Hurst 1987).

Pachové značky zanechávají myši všude, na všech dostupných površích v teritoriu. V rámci jedné rodinné skupiny značkují podklad všichni jedinci obou pohlaví, nejvíce samozřejmě dominantní samec (Jensen et al. 2003). Samice značkují v teritoriu v daleko menší míře než samci, stále však je jejich depozice pachových značek za přítomnosti samců vyšší než bez samců. Snad tím signalizují obsazení teritoria vůči cizím samicím nebo svůj rozmnožovací status – pak by se vlastně jednalo o jistou formu kompetice o partnera (Palanza et al. 1994a). Množící se rezidentní samice silně „protiznačkují“ vůči cizím množícím se samicím (většinou obyvatelkám sousedních teritorií). Také značkují ve vysokých frekvencích, čímž si potvrzují a udržují své dominantní („*breeding*“) postavení ve skupině (Hurst 1990b). Vyhýbají se pachu sousedního teritoriálního samce, zatímco jejich nemnožící se dospělé dcery často pronikají do sousedních teritorií (což zřejmě souvisí se snahou vyhnout se incestu s vlastním otcem) (Hurst 1990c).

Teritoriální samec může napadat cizí vetřelce i podřízené samce, kteří s ním v teritoriu žijí. Relativní velikost rezidenta vůči vetřelci zpravidla nehraje roli – útočí na jedince lehčí i těžší než je on sám (Gray et al. 2002). Rezident napadá více myši stejného pohlaví – vetřelec opačného pohlaví pro něj představuje potenciálního partnera. Navíc pokud už jednoho

partnera má, tím spíš se samozřejmě snaží vyštvať „konkurenta“ stejného pohlaví. Tento rozdíl je ještě patrnější v teritoriálním úseku bez zdrojů, kde vetřelec opačného pohlaví s rezidentem o nic nekonkuruje a tak není zdaleka tolik napadán (Gray et al. 2002).

Vetřelci obecně více váhají napadnout samce, jehož pach se shoduje s pachem podkladu (na kterém se oba samci setkali). Vetřelec cítí, že je v teritoriu oponenta a že ten bude svou domovskou oblast silně bránit. Pokud se naopak pach oponenta a podkladu liší, vetřelec útočí mnohem rychleji (cítí se „sebejistější“, protože jeho protivník tu není „doma“) (Hurst 1993a).

Agresivní výpady vůči podřízeným jsou důležité pro stabilitu hierarchie. Zajímavý fakt uvádějí Duncan et al. (2006): potkaní kolonie (4 samci + 2 samice) pijící denně alkohol vykazovaly jen nízkou agresí (a málo ofenzivního chování) a nedokázaly si ustanovit pevnou hierarchii. Jiné kolonie, kde nebyla agresivita neustálým „opíjením“ potlačována, si brzy vytvořily stabilní hierarchii. Ze začátku se k sobě jedinci chovali hodně agresivně, ale po vytvoření vztahů dominance-podřízenosti agresivita poklesla na nižší úroveň, která postačuje k udržení takto ustavené sociální struktury.

Pokud má podřízený jedinec nebo vetřelec pronásledovaný dominantním samcem příležitost se ukrýt, končívají střety rychle a nedochází k vážnějším zraněním. V méně komplexních habitatech se naopak takové honičky značně protahují (přestože mohou přilákat pozornost predátora). V laboratorních chovech „rozbití“ velké plochy výběhu na menší části neúplnými přepážkami redukuje četnost a délku pronásledování podřízených jedinců hlavním samcem (Crowcroft & Rowe 1963). Z toho samozřejmě vyplývá, že komplexní, uzavřený habitat je obtížně obhajitelný (Jensen et al. 2005). Přestože se hůř brání, bývá daleko oblíbenější, neboť poskytuje lepší ochranu před predátory (Gray et al. 2000; Jensen et al. 2003). Čím žádanější je teritorium, tím více jak rezident, tak vetřelec eskalují svou agresí při teritoriálním střetu (Jensen et al. 2005).

Výhodou komplexnějšího prostředí (z hlediska celé populace) je, že se na stejné ploše „uživí“ více teritorií (Gray et al. 2000).

Crowcroft & Rowe 1963 chovali kolonie divokých myší (*Mus musculus*) ve velkých výbězích (1,86 m² a 37,2 m²). Zde pozorovali „despotickou dominanci jednoho samce“: dominantní samec sám pro sebe okupuje 1 – 2 oblíbené úkryty, které pravidelně obchází, kontroluje a každého odsud vyhání. Někteří dospělí jedinci (samci i samice) si také mohou uhájít jeden úkryt sami pro sebe (samice většinou tehdy, když zabřeznou), případně zde přebývají v menším počtu (2 – 3 jedinci). Podřízení, samice, subadulti a mláďata se stahují do

ostatních volných skrýší, kde přebývají ve velkých shlucích (není výjimkou najít v jediném úkrytu polovinu celé kolonie – třeba 50 zvířat).

Partneři zpravidla obývají jeden úkryt spolu, dokud samice nezabřežne - pak se stává agresivní a samce vyžene (hájí si své budoucí hnízdo). Pokud zabřežnou a porodí dvě samice v jednom úkrytu současně (případně v rozmezí několika málo dní), utvoří společné hnízdo („*communal nest*“), ve kterém pečují o všechna mláďata (většinou nedokáží odlišit ta svá od cizích). Společné hnízdo dělají nejčastěji příbuzné samice (sestry, matka s dcerou ap.) (Crowcroft & Rowe 1963).

Pach a jeho role v životě myší

Čichové vjemy obecně ovlivňují u myší řadu typů chování (Mucignat-Caretta et al. 2004). Hrají roli při jakémkoliv střetnutí dvou myší; při teritoriálním chování, infanticidě atd. Poškození čichu, zejména u mladých jedinců, může dalekosáhle ovlivnit ontogenezi chování (Parmigiani et al. 1993).

Teritoriální samci silně značkují své teritorium (zanechávají malé loužičky moči na všech površích svého území). V jejich moči se nalézají tzv. MUPs („*major urinary proteins*“). U samic a podřízených jedinců nalezneme tyto látky také, ale v daleko menší míře. Tyto molekuly pomalu uvolňují ze značky specifické chemikálie (thiazol, brevicomin) (Hurst et al. 1998). Thiazol a brevicomin jsou androgen-dependentní těkavé látky, vázané jako ligandy k MUPs. Jejich pach stimuluje agresivitu u myších samců (Hurst et al. 1998). Je možné, že vetřelec na dálku není schopen rozlišit, zda pach přichází ze značky nebo přímo od rezidentního samce – to by znamenalo výhodu při obraně teritoria (Hurst et al. 1998).

S agresivitou a vysokým sociálním postavením jsou asociované i produkty prepuciálních žláz („*preputial glands*“; tyto žlázy jsou u dominantních samců těžší) (Barnett et al. 1980). Obecně je pach samců pro jiné samce averzivní (pach dominantnějšího jedince) nebo u nich vyvolává agresi (pach podřízeného). Pachové značky teritoriálního samce nezabrání zcela vetřelcům vniknout do jeho teritoria, ale mohou přinejméně odrazovat jedince, kteří byli již dříve tímto samcem napadeni (Hurst 1990a; Hurst et al. 1997).

„Prepuciální“ žlázy („*preputial glands*“) u samců produkují „agresi-podporující“ („*aggression-promoting*“) feromony, které stimulují agresivní odezvu u oponentů (Morgan & Cone 2006). V souvislosti s tím je patrná hypertrofie těchto žláz u dominantních samců

(Hucklebridge et al. 1972) a současně korelace atrofie těchto žláz se submisivním chováním (Brain et al. 1991). Odstranění pohlavních žláz („*gonadectomy*“) eliminuje produkci samčích pohlavních feromonů a tím i indukci agresivity u oponenta (Morgan & Cone 2006).

Individualitu jedince rozeznávají myši pachem, nejvíce právě podle MUPs a také MHC („*major histocompatibility complex*“). Geny pro oba tyto druhy molekul jsou vysoce polymorfní. Příbuzní jedinci ve skupině mívají MUPs a MHC podobné, tím se i jejich pachy vzájemně podobají. To zřejmě usnadňuje rozpoznávání příbuzných a snižuje agresivitu v rámci skupiny (Hurst 1993a).

U inbredních linií není tento polymorfismus zastoupen v plné šíři, pachy jedotlivců se tak mohou sobě navzájem značně podobat. To v praxi jedincům znemožňuje identifikovat ostatní čichem, samci dokonce mohou mít potíže i rozeznat svou teritoriální značku od značky cizí myši (Nevison et al. 2003). Mají-li všichni jedinci podobný pach, mohou se rozpoznávat jako příbuzní a budou tudíž vykazovat sníženou agresivitu vůči sobě navzájem („*kin bias*“) (Kareem & Barnard 1982). Ovšem když mají myši potíže rozeznat ve skupině dominantní a podřízené jedince, může dojít i k nestabilitě v hierarchickém uspořádání (jedinec musí být schopen rozeznat dominantní / teritoriální samce a respektovat je, aby se vyhnul nebezpečným střetům) (Lacey & Hurst 2005).

Při dydických střetech bylo zjištěno, že samci jsou agresivnější vůči oponentům z cizí než ze své linie. Z interakcí dvou laboratorních linií (outbrední ICR a inbrední BALB/c) jasně vyplynulo, že myši odlišují podle pachu jedince obou linií (cizí pach zkoumají déle), současně se ale ukázalo, že inbrední BALB/c samci nerozeznávali pach známých a neznámých samců z vlastní linie a byli k těmto oponentům jen málo agresivní. Důsledkem příbuzenského křížení a velké genetické homogenity jsou zřejmě v jejich pachu jen zanedbatelné individuální rozdíly. To samozřejmě znesnadňuje ustanovení a udržení hierarchie, neboť samci ve skupině nerozpoznají sociální status ostatních (Nevison et al. 2003).

Vývoj čichových schopností (olfaktorického bulbu v mozku) závisí na pachové komplexitě prostředí. Inbredizované myši se setkávají stále se stejným (či velmi podobným) pachem, i když jsou „ubytovány“ po více jedincích. Může takto docházet k ontogenetickým poruchám vývoje čichových center mozku (Lacey & Hurst 2005)? Je známo, že olfaktorická deprivace (vyvolaná uzavřením nozder) vede ke značným anatomickým i neurochemickým změnám v této části mozku (Najbauer & Leon; Philpot et al. 1997). Ty pak mohou způsobovat stres a vyústit až v abnormální způsoby chování (Lacey & Hurst 2005).

Ztráta různých podtypů vomeronasálních receptorů také odlišně ovlivňuje vývoj agrese (Del Punta et al. 2002).

Pach různých jedinců má rozdílný potenciál vyvolávat agresivitu či jiné chování: kupříkladu samčí moč je pro jiné samce averzivní, kdežto pro samice atraktivní (Mossman & Drickamer 1996). Samice (zvláště receptivní) či kastrování samci nejsou zpravidla téměř napadáni (laboratorní linie CD-1) (Mucignat-Caretta et al. 2004). Aplikujeme-li však na jejich srst moč normálního samce, dojde ke zvýšení agresivity ze strany dospělých samců (rezidentů ap.) (Mugford & Nowell 1970). Naopak samčí moč nastříkaná na hnízdo mlád'at působí na dospělé spíše averzivně (odvrací infantcidní útoky – pach samičí moč ne). Jde snad o signál, že otec mlád'at je nablízku? Pach samčí moči ovšem nezabrání infantcidě natrvalo, pouze ji „odloží“ (Mucignat-Caretta et al. 2004).

Stabilita ve skupině myši je udržována značkováním – například odstranění značkování substrátu bez vyčištění dna klece („rozbití“ specifického pachového vzoru) působí disturbance - narušuje ustanovenou hierarchii v laboratorně chované skupině. Přenos skupiny do úplně čisté nádrže naopak dočasně snižuje agresivitu v rámci skupiny (snižuje aktivitu zvířat vůbec) (Gray & Hurst, 1995). Rovněž dočasné odstranění jednoho jedince zvyšuje agresivní výpady ze strany ostatních členů proti němu po jeho návratu (Gray & Hurst 1995).

Dominantní samci jsou nejagresivnější (jak k cizím jedincům - Jones & Nowell 1973b, 1975, tak i ke známým podřízeným - Hurst 1990a; Hurst 1993a) ve své domovské kleci (oproti neutrálnímu území), kde jsou obklopeni vlastními pachovými značkami.

Sandnabba (1986a) studoval souvislost mezi genetickou dispozicí k agresivnímu chování a pachovými signály („odor signal system“) samců: ve své studii porovnával laboratorní linie myši selektovaných na vysokou (TA linie) a nízkou (TNA linie) agresivitu. Moč agresivních (TA) samců aplikovaná na kastrování samce (autor neuvádí, zda oni kastrování samci pocházeli také z TA linie) vyvolá agresi u jejich oponentů (samci linie NMRI). Pach moči je tedy dostatečný, aby vyvolal odezvu. Naopak moč neagresivních (TNA) samců agresi u oponentů spíše inhibovala (málo agresivní oponenty zřejmě samci nechápou jako vážné kompetitory). Kastrování samci bez přidaného pachu také nijak napadáni nebyli (chybí jim typický samčí pach).

Ačkoliv na pach agresivního samce (TA) aplikovaný na oponenta reagují samci (NMRI) agresivně (brání se proti silně agresivnímu jedinci?), tentýž pach nanesený na podestýlku je pro stejné samce averzivní (snad cítí, že se dostali na území agresora, kterému

by se měli raději vyhnout). Podestýlka od TNA samců odpuzující vliv neměla (Sandnabba 1986a).

Také neagresivní (TNA) samci se vyhýbají oblastem nesoucím pach agresivního (TA) samce (Sandnabba 1986b). TA samci byli tímto pachem naopak přitahováni, ale tato „přitažlivost“ pachu se mohla radikálně změnit vlivem agresivních střetů: TA samec, poražený v agresivním střetnutí jiným TA samcem, se začal pachu vítěze vyhýbat. Ovšem i pro jiné samce, kteří se s vítězem osobně nesetkali, byl jeho pach averzivní. Z moči jsou tedy myši schopny poznat současné sociální postavení jedince (Sandnabba 1986b).

Samci myši se obecně vyhýbají oblastem nesoucím pach dominantního (Jones & Nowell 1973a) a vysoce agresivního (Sandnabba 1985) samce. Podřízení („*subordination*“) také redukuje velikost „prepuciální žlázy“ („*preputial gland*“), která se podílí na produkci specifického pachu (averzivního nebo agresí vyvolávajícího pro samce a atraktivního pro samice) (Christian et al. 1965).

V experimentu bylo zajímavé, že samice z linie TA preferovaly pach TNA samce (před pachem samce z vlastní linie) a naopak TNA samice preferovaly pach TA samců. Samice většinou preferují dominantní (Jones & Nowell 1973a) a agresivnější (Sandnabba 1985) samce. Zde to tak úplně navychází, ale autor je toho názoru, že v jejich preferencích se odrážela snaha samic vyhnout se inbreedingu (Sandnabba 1986b).

Aplikace krve (ze samce linie TA) na oponenta (tataž linie) má inhibiční vliv na agresivitu druhého TA samce. Nezáleží ani na tom, na které místo těla krev aplikujeme (zda na zranitelnější hlavu, břicho, či na méně rizikové partie jako jsou boky nebo záda). „Zkrvavený“ oponent bývá déle očicháván a napadán až mnohem později. Krev v tomto případě pravděpodobně simuluje vážné zranění – tedy že už byl oponent dostatečně zastrašen. Možná krev mohou útočníci chápat i jako signál, že se v okolí vyskytuje cizí agresivní samec, který oponenta napadl a mohl by zaútočit i na ně (Sandnabba 1997).

Krev jako signální feromon („*signalling pheromone*“) tedy zbrzdí agresí dominantního samce; mohla by tudíž i napomáhat formování hierarchie (Sandnabba 1997).

Známost („*familiarity*“) a sociální postavení donora pachu je důležitým faktorem v determinaci vlivu pachové značky na individuální chování: rezidentní dominantní samci jsou obecně daleko méně tolerantní k pachu neznámých vetřelců než k pachu známých jedinců (podřízených či jedinců ze sousedního teritoria) (Rowe & Redfern 1969). Rezidenti také mnohem méně tolerují vetřelce stejného sociálního postavení a jejich pachové značky

silně „přeznačkovávají“ („*countermarking*“) (Hurst 1990a). Podřízení samci i vetřelci („*intruders*“) většinou před dominantním samcem utíkají (Hurst 1993a).

Bylo pozorováno, že moč neznámého samce v teritoriu vyvolala stejné chování ze strany rezidentních jedinců (dominantního i podřízených), jaké projevují myši vůči známému jedinci téhož sociálního postavení. Mohlo by jít o schopnost jisté generalizace pachových vjemů, ale může to značit i neschopnost rozeznat podle pachu různé jedince stejného sociálního postavení (Hurst 1993a).

Pokud je podřízený samec nějakou dobu držen odděleně (izolace fyzická i pachová), chovají se k němu dominantní i podřízení jedinci ze skupiny agresivně, když se s nimi znovu setká. Je znám i případ, kdy byl podřízený jedinec po 24 hodinách izolace zabit členy vlastní skupiny (Hurst et al. 1993b). Každopádně má v takovém případě podřízený jedinec, který zůstal v kontaktu se skupinou, vyšší sociální postavení než „dispergovaný“ (oddělený) samec a také oproti němu více značkuje (Hurst et al. 1993b).

Heth et al. (2003) sledovali mezidruhové rozpoznávání myši podle pachu. Srovnávali nekomenzální druh *M. spicilegus* a komenzální divoký (pod)druh *M. (m.) musculus*. Pro pokus vytvořili mezidruhově-smíšené vrhy, kde byli jedinci obou druhů vychováni jako sourozenci. Ovšem myši (když dostali v dospělosti na výběr mezi pachem „sourozence“ vlastního a cizího druhu) přesto zkoumaly víc pach jedince svého druhu. Také při sledování sexuálních preferencí (kdy si samci vybírali ze dvou neznámých samic, z vlastního a cizího druhu) samci upřednostňovali pach samice vlastního druhu. Zřejmě myši při zkoumání pachové značky porovnávají pach se svým vlastním, čímž „stanovují“ míru příbuznosti s donorem pachu („*How much like me?*“) (Heth et al. 2003).

Samice v estru obvykle preferují pach dominantního samce, zatímco samice mimo estrus nevykazují jasnou preferenci. Většina samic se však shodne v upřednostňování pachu známých samců (z vlastního nebo sousedního teritoria) před úplně cizími (Mossman & Drickamer 1996).

Samci mohou během agresivních intrasexuálních střetů zranit či dokonce zabít samici nebo její mladé (u různých savčích druhů) (Le Boeuf 1974; Packer & Pusey 1983). Takové střety jsou navíc pro samici stresující. U myši (divoké *M. m. domesticus*) zpravidla samci-bratři neinteragují zdaleka tak agresivně jako cizí samci (Poole & Morgan 1975).

Ensminger & Meikle 2005 zkoumali, zda bude mít samice žijící se dvěma samci-bratry větší reprodukční úspěch než při spárování s dvěma nepřibuznými samci. Samice u bratrů skutečně vyprodukovaly více vrhů. Lze tedy předpokládat, že zatímco samčí

kompetice upřednostňuje u druhu bojovnost a agresivní chování, samičí volba a „výběr příbuzných“ („*kin selection*“) podporuje rozvoj tolerance (Ensminger & Meikle 2005).

Pach hraje roli i v meziruhových interakcích. Pachové značky využívají nejen příslušníci téhož druhu, ale i jedinci druhu jiného, například potravního konkurenta, predátora, kořisti ap. Třeba prostorová segregace dvou konkurujících si druhů (zpravidla se slabší vyhýbá silnějšímu jako v případě divoké nekomenzální myši *Mus musculus* z Předního Východu, která se straní lokalit nesoucích pach pískomila jižního *Meriones meridianus* - Krasnov & Khokhlova 1996) snižuje pravděpodobnost agresivního, potenciálně nebezpečného střetu. Myši se také vyhýbají pachu predátora, případně se v jeho přítomnosti chovají obezřetněji (laboratorní *M. musculus* a fretka *Mustela putorius furo* - Roberts et al. 2001). Dominantní samci myši, kteří zanechávají hodně značek, také v přítomnosti pachu predátora značkování omezují. Tím sice zvyšují cenu vnitrodruhové kompetice, ale zároveň snižují predační riziko (Roberts et al. 2001).

I potkana chápou myši jako predátora: utíkají před ním nebo se vůči němu chovají defenzivně (Blanchard et al. 1998). Zatímco divocí (komenzální) *M. m. domesticus* v přítomnosti potkana častěji utíkají a mají vyšší frekvenci ztuhnutí („*freezing*“), u jedinců laboratorní linie CD-1 je útekové chování redukováno a více se projevují defenzivní komponenty (hrozby ap.) (Blanchard et al. 1998).

Rozmnožování a agresivita

Páření si většinou monopolizují samci dominantní a jedinci s kvalitním teritoriem (Crowcroft & Rowe 1963; Poole & Morgan 1976; Wolff 1985; Barnard et al. 1991). Samice si aktivně vybírají vysoce kvalitní teritoria, v nichž rodí své mladé (pohyb samic mezi teritorií je relativně volný, neomezovaný) (Wolff 1985). Samci tolerují vrhy narozené ve vlastním teritoriu, i když ne vždy jsou jejich otcem (skutečné otcovství rozpoznat nedokáží, prostě spoléhají na to, že samice v jejich teritoriu, se kterou se pářili, porodí jejich mláďata – někdy však otcem bývá sousední teritoriální samec) (Rich & Hurst 1998).

Oproti dominantním jedincům se podřízení nemnoží prakticky vůbec – alespoň v komenzálních skupinkách (demech) se páří téměř výhradně nejsilnější samec (Crowcroft &

Rowe 1963; Barnard et al. 1991) – podřízeným v páření jednak brání teritoriální samec sám, jednak se jim vyhýbají i samice, které jako otce svých mláďat upřednostňují právě dominantní jedince. Bylo zjištěno, že samice (divoké *M. musculus*), které se páří s preferovaným samcem mají více mláďat (vrhů) (mláďata rodí častěji, s nižšími meziporodními intervaly - Drickamer et al. 2003). Samice tedy dokáží na základě preferencí zvýšit svou reprodukční úspěšnost (Drickamer et al. 2000): nejen tím, že se přidají k silnému samci s kvalitním teritoriem, ale i výběrem jedince s příhodným genotypem (Beauchamp et al. 1988). Dokonce i samci jsou reprodukčně úspěšnější, když se páří s preferovanou partnerkou. Výběr partnerky zde tedy hraje důležitější roli než by se zdálo s ohledem na fakt, že *M. musculus* je polygynní druh (Gowaty et al. 2003) (zřejmě jde opět o výběr partnera s vhodným genotypem).

Podřízení samci mají méně mladých i za nepřítomnosti dominantního samce. Jejich podřízené postavení tedy ovlivňuje i celkovou reprodukční úspěšnost – podle všeho skrze změny ve fyziologii (laboratorní *M. musculus*, outbrední linie *Swiss-Webster*) (D'Amato 1988b).

Ve skupině s několika samicemi dochází k vzájemné supresi rozmnožování. Těžší samice se začínají množit dříve (Zielinski & Vandenberg). Všechny sexuálně naivní samice (divokých myší *M. musculus*) jsou – stejně jako samci – potenciálně infanticidní: asi 50 % samic napadá cizí mláďata (Palanza et al. 1995; Ferrari et al. 1996).

I mezi samicemi existuje kompetice o partnery: je-li skupince tří samic (divoké *M. m. domesticus*) k dispozici jediný samec, chovají se k sobě samice agresivněji než mají-li přístup ke třem samcům najednou. Tato kompetice bude jistě důležitým faktorem utvářejícím sociální strukturu mezi samicemi (Rusu & Krackow 2004).

Samice, jejíž „nitroděložní pozice“ („*intrauterine position - IUP*“) během prenatalního vývoje je mezi dvěma samčími plody (tzv. 2M samice), bývá vystavena silnějšímu působení steroidních hormonů (testosteronu), což se odráží i v její fyziologii a morfologii (Zielinski & Vandenberg). Takové samice mají oproti 1M a 0M samicím (prenatálně v sousedství jednoho a žádného samčího plodu) větší anogenitální vzdálenost („*anogenital distance - AGD*“) a předpokládá se, že jsou poněkud „maskulinizované“ (Palanza et al. 1995). Každopádně 0M samice (s menší AGD) jsou oproti ostatním samicím preferovány jako partnerky (divoké *M. musculus* i laboratorní CF-1) (Zielinski & Vandenberg) a lépe se množí (jsou častěji březí) – 2M samice jsou snad vůči samcům agresivnější a brání tak zabřeznutí (Drickamer 1996).

Samice s odlišnou AGD se neliší ve svém chování k cizím mládřatům, ani nepokládají odlišné množství pachových značek. Naproti tomu samci v přítomnosti 2M samice (s větší AGD) mnohem více značkují. Chápu snad takovou samici jako potenciální „hrozbu“ pro své sociální postavení (Palanza et al. 1995)? Pak by tento fakt ukazoval právě na výše zmiňovanou maskulinizaci. V souvislosti s tím lze uvést i další příklad: samci (divoké *M. m. domesticus*) s větší AGD bývají celkově agresivnější (v klasickém dyadickém střetu v neutrálním prostředí) a (v pokusných výbězích) mívají větší *home range* (Zielinski & Vandenberg 1993; Drickamer 1996). Nitroděložní pozice (IUP) 2M je tedy zřejmě pro samce z hlediska jejich kompetičních schopností výhodná, zatímco pro samice právě naopak představuje výhodu pozice 0M. Přežívání jako takové ovšem s AGD nesouvisí (Drickamer 1996).

Dalším fenoménem týkajícím se rozmnožování *M. musculus* (o nekomenzálních druzích nevíme téměř nic) je utváření společného hnízda samicemi a společná péče o mladé („*communal nesting and nursing; communal breeding*“) (König 1993, 1994). Mezi samicemi se před vytvořením společného hnízda projevuje ritualizovaná agrese při formování vztahu „dominance – podřízenost“ – každá samice se snaží být dominantní a svou družku si podřídí (Parmigiani 1986). Dominantní se zpravidla stává samice těžší (König 1994) a starší (Rusu et al. 2004), vůči podřízené samici se chová agresivně (Gerlach & Bartmann 2002; Rusu et al. 2004). Podřízené samice častěji ztrácí první vrh, nadřizené jsou reprodukčně úspěšnější 184 – (Rusu & Krackow 2004). Nejsnáze (a nejrychleji) společné hnízdo tvoří samice s velmi malými mládřaty (do věku 3 dnů) (Parmigiani 1986).

Ve společném hnízdě jsou reprodukčně nejúspěšnější samice-sestry, které se od narození znají – genetická příbuznost a „familiarita“ snižují vzájemnou agresivitu („familiarita“ má silnější „antiagresivní“ účinky, umožňuje i nepříbuzným samicím dobře se vzájemně snášet – naopak pouhá příbuznost k potlačení agresivity nestačí, pokud se obě sestry neznají) (Rusu et al. 2004). V případě „známých sester“ se poměrně často vyskytuje „egalitářská“ reprodukce (tedy rovnocenná, kdy se samice nesnaží konkurovat si) (König 1994).

Utvoří-li v laboratorním pokusu (divoké *M. m. domesticus*) společné hnízdo dvě nepříbuzné a navzájem neznámé samice, snaží se zpravidla potlačit reprodukci své partnerky (Rusu et al. 2004). Dominantní samice z těchto párů bývají vůči své podřízené nejagresivnější: útoky a fyzický stres pak vedou ke snížení reprodukční úspěšnosti podřízené samice (zjištěno u myšic *Apodemus sylvaticus*) (Gerlach & Bartmann 2002).

Otázkou je adaptivnost tvorby společného hnízda: někteří autoři se domnívají, že jde o obranu proti infanticidě (Parmigiani 1986; Manning et al. 1995). Maternální útoky vůči vetřelcům lze pozorovat především u dominantní z obou samic. Vetřelce obou pohlaví napadá samice se stejnou frekvencí, celkově útoky slábnou, když už jsou mláďata starší (17 dní a více) (Parmigiani 1986).

Samice rozpoznají ve společném hnízdě svá mláďata, pokud se tato liší věkem (a tedy velikostí) od ostatních. Jsou-li mláďata stejně stará, jejich matky je nerozliší. Společná péče o všechna mláďata („*communal nursing*“) je pak pouze nevyhnutelným následkem vytvoření společného hnízda (Manning et al. 1995) – v případě myšovitých se nejedná o *helping* (Gerlach & Bartmann 2002).

Známe ovšem i druhy hlodavců, které *helpery* využívají: hraboši *Microtus pinetorum* jsou polygynní, samice se zdržuje ve skupině s jedním či více samci a se svými potomky. Tento druh se právě vyznačuje kooperací při rozmnožování („*cooperative breeders*“) a *helpingem* (FitzGerald & Madison 1983). Pomáhají dospělé dcery, které se zpravidla nemnoží – jsou svými rodiči suprimovány (matkou behaviorálně, chemicky – pachem ze strany otce) (Brant et al. 1998). Suprese jejich rozmnožování zvyšuje reprodukční úspěšnost (exkluzivní fitness) matky, takže je pro matku výhodné. Po experimentální výměně hlavního samce se dcery množit začaly (neboť k indukci ovulace je u tohoto druhu potřebná přítomnost pachu nepříbuzného samce), současně však byl ve skupině pozorován i nárůst agrese matek vůči dcerám - snaha dcery si podřídit (Brant et al. 1998). Z toho tedy vysvítá, že ani v tomto případě nebude *helping* ze strany potomků tak úplně dobrovolný.

Některé sexuálně naivní samice projevují alloparentální péči v podmínkách společného hnízda („*communal nesting*“) (Gandelman et al. 1970). Otázkou je, zda pečují o své příbuzné, čímž by si zvyšovaly inkluzivní fitness nebo jde o „procvičování“ mateřské péče? Naivní samice dvou laboratorních linií (GFF +/- a GFF dn/dn) rozpoznávaly ve společném hnízdě mláďata vlastní linie (podle pachu) a těm věnovaly svou péči. Zdá se pravděpodobné, že selekce upřednostňovala samice věnující svou alloparentální péči příbuzným, autorka se tedy domnívá, že naivní samice svou péči zvyšují vlastní inkluzivní fitness (D'Amato 1988a).

U mnoha hlodavčích druhů jsou samice filopatrické a tvoří tak skupinky příbuzných („*kin clusters*“). To jim nabízí možnost kooperovat a bránit se například agresi a infanticidě ze strany cizích samců (Le Galliard et al. 2006 – *Microtus oeconomus*).

U samců expozice samice či přímo kopulace s ní snižuje pravděpodobnost infanticidy ze strany samců. Také soužití („*cohabitation*“) s březí samicí spíše zabrání infanticidě a může také navozovat paternální péči (Elwood 1985) – infanticida, stejně jako řada dalších aspektů chování u myši, ovlivňována čichem („*olfaction*“) (Mucignat-Caretta et al. 2004). Pro samce je při inhibici infanticidy důležitá i recentnost sexuálního chování: zhruba 50 dní po kopulaci se navrácí zpět k infanticidnímu chování (vom Saal 1985).

Z hlediska rozmnožování je důležitým typem agresivního chování maternální agrese. Behaviorálně se podobá agresi samců (doprovází ji i podobné projevy jako piloerекce či boční útoky), ale liší se funkcí: u samců je agrese především kompetitivní (formování sociální hierarchie, teritorialita); u samic má agresivita nejčastěji funkci protektivní (proti infanticidě a predaci mláďat) (Parmigiani 1986; Rosenblatt et al. 1994). Blíže souvisí s maternální péčí, po odstranění mláďat síla agresivity rychle opadne (Rosenblatt et al. 1994).

Protektivní agresivita (Archer 1988) je obecně málo ritualizovaná, zahrnující defenzivní vzorce chování – jedinec při útoku kouše oponenta do zranitelných částí těla (hlava, břicho). Tato forma chování naznačuje, že se dotýčný jedinec oponenta bojí (Blanchard et al. 1977b). V maternální agresi ovšem může být zahrnuta i agresivita kompetitivní (viz níže).

Maternální péče a agrese mají podobný mechanismus řízení (stimulace dělohy, zvýšení hladiny prolaktinu; péče navíc vyžaduje i pokles hladiny progesteronu) (*Rattus norvegicus*) (Rosenblatt et al. 1994). Agresivita je koncem období březosti a v prvním týdnu kojení řízena především hormonálně; později hladiny hormonů opadávají a agrese je nadále stimulována přítomností mláďat („nehormonální fáze“) (*Rattus norvegicus*) (Rosenblatt et al. 1994). Na nehormonální stimulaci maternální agrese se podílí perpendikulární nukleus (PPN) ve středním mozku. Oboustranná léze PPN provedená 7 dní po porodu vyvolává deficit v maternální agresi, ale péči o mladé nepoškozuje; je-li léze provedena dříve (v prvním týdnu kojení), nijak agresivitu matky neovlivní – tehdy ještě působí hormony (*Rattus norvegicus*) (Rosenblatt et al. 1994).

Maternální agrese má řadu behaviorálních složek, které samice projevuje vůči oponentovi (například cizímu samci): očichávání (případně s následováním, s panáčkováním) („*sniff*“), pokládání předních tlapek na oponenta („*paws-on*“), okusování jeho srsti (často na hlavě) („*fur-nibble*“), hrozba (na zadních) („*rear-threat*“), útok („*attack*“), „zalehnutí“ („*pin-male*“), defenzivní hrozba (na zadních, naježená srst, případně pištění) („*rear-defense*“),

vokalizace („*squeak*“), lehnutí si na záda („*on-back*“), zalehnutí oponentem („*pinned-by-male*“), kopání („*kick*“) (Mayer et al. 1987).

U laboratorní linie CD-1 byla provedena selekce na vysokou maternální agresi (obranu mládřat): po 5 generacích v této linii poklesla velikost vrhu, ale stoupla hmotnost každého mláděte (měřeno uprostřed období laktace). Zvýšila se tedy investice do jednotlivého potomka – snad proto, že přežívá větší procento mládřat a samici se tak vyplatí lépe každé z nich „zapatřit do života“? Nejednalo se o selekci agrese jako takové - sexuálně naivní samice této linie žádnou zvýšenou agresivitu nevykazovaly (Gammie et al. 2006).

Obecně je maternální agrese vysoce adaptivní a projevuje se u mnoha různých laboratorních linií – jde tedy i značně robusní fenomén (Gammie et al. 2006) (což je logické, protože obrana mládřat je klíčová pro rozmnožení a selekce by jistě silně tlačila proti jedincům, kteří by své potomky vůbec nebránili).

Podle D'Amato et al. (2006) agresivita a úzkost („*anxiety*“) matek (laboratorní linie NMRI) souvisí s počtem mládřat ve vrhu - větší vrh znamená vyšší úzkost i vyšší míru agrese v reakci na pach samce. Během březosti a následné laktace narůstá graduálně agresivní chování, které ústí v „*postpartum*“ agresi (Svare 1990). Také úzkost se během březosti zvyšuje (zhruba od 17. – 18. dne po zabřeznutí), ale po porodu zase klesá (Blanchard et al. 1977b; D'Amato et al. 2006). Nárůst agrese a úzkosti během březosti odráží fyziologické změny organismu, typické pro tuto reprodukční fázi (mění se hladiny progesteronu, estradiolu a prolaktinu; pozdní stadium březosti je charakteristické nejvyšší hladinou progesteronu) (Svare 1990).

Kojící samice (laboratorní linie CD-1) jsou agresivní vůči všem cizím jedincům, protože ti znamenají potenciální riziko pro jejich mládřata. Ačkoliv matka útočí na vetřelce obou pohlaví, její chování není vždy stejné (Parmigiani 1986): vůči samicím projevuje ofenzivní agresi (více ritualizovanou a méně nebezpečnou) – pravděpodobně se nad nimi snaží získat dominanci, cizí samice představuje spíše ohrožení potravních zdrojů než přímé riziko pro mládřata (naivní samice laboratorních myší jsou relativně neagresivní a infanticidně se zpravidla nechovají; u divokých populací tomu však je jinak, viz níže) (Palanza et al. 1994b); tato agrese je kompetitivní (Ferrari et al. 2000). Naproti tomu samci (zejména sexuálně naivní) představují pro mládřata silné riziko infanticidy (Parmigiani 1986). Matka se k vetřelci chová defenzivně a divoce na něj útočí – navíc její agresivita jasně souvisí se strachem („*fear related*“) z oponenta (Palanza et al. 1995; Ferrari et al. 2000). Jde o protektivní formu agrese, interpretovanou jako protistrategie k infanticidě („*counterstrategy*“

to infanticide“) (Paul 1986; Parmigiani S. 1986). Při současné prezentaci samčího i samičího vetřelce napadá matka přednostně samce (Parmigiani et al. 1989).

Palanza et al. (1994b) porovnávali maternální útoky vůči sociálně dominantním a podřízeným samcům (komezální *M. m. domesticus*): matka napadala oba, ale podřízeného samce intenzivněji. Dominantní samec u ní vyvolával strach a defenzivní chování. Infanticidu projeví všichni dominantní samci (a jen jediný podřízený). Pouze u podřízených samců se tedy matce podařilo (téměř) úspěšně zabránit infanticidě (Parmigiani et al. 1989). Dominantní samec si samici vždy nakonec podřídil a mlád'ata zabil. Samice také nevytrvávala v útocích na silné (dominantní) samce zdaleka tolik jako při útočení na podřízené jedince. Maternální útok byl tedy jako proti-infanticidní strategie úspěšný jen částečně (Palanza et al. 1994b).

Autoři předložili hypotézu, že samice svými agresivními výpady testuje schopnosti samce bojovat a udržet si zdroje („*fighting ability*“; „*resource holding potential*“ – Maynard-Smith 1982) a hodnotí jej tak coby potenciálního budoucího partnera. V tomto případě by se tedy maternální agrese podílela i na intersexuální selekci (Trivers 1985).

Sexuálně naivní samice divokých myší (komezální *M. m. domesticus*) vykazují daleko vyšší pravděpodobnost spáchání infanticidy, než je tomu u laboratorních linií (Ferrari et al. 1996). Zejména velmi brzy poté, co jsou tyto samice spárovány („*associated*“) se samcem, u nich můžeme pozorovat nárůst agresivity (intrasexuální i infanticidní) – zde by snad mohlo jít i o formu intrasexuální kompetice o teritoriální samce (Palanza et al. 1994b).

Samice-matky divokých myší (komezální *M. m. domesticus*) oproti laboratorním vykazují defenzivní typ chování vůči vetřelcům obou pohlaví – pouze v reakci na samce je však u nich patrný i strach. Zdá se tedy, že strach není striktně provázán s manifestací defenzivního typu chování (Palanza et al. 1996). Strach také nebude spojen s obavou z infanticidy (neboť by jej matka projevovala i vůči samičím vetřelcům). Zřejmě souvisí s „obavou z podřízení samcem“ („*impending submission to the male intruder*“) (samičí vetřelci jsou zpravidla samicí-matkou poraženi) (Parmigiani et al. 1990).

Samci častěji projevují infanticidu v nepřítomnosti matky (Parmigiani et al. 1989). V pokusu s laboratorními liniemi (CD-1, ICR, *Swiss-Webste*) třetina samců napadla cizí mlád'ata, ale žádný nezaútočil na vlastní. Samci tedy dokázali bezchybně rozpoznat svá mlád'ata (pravděpodobně podle pachu) (Paul 1986). To ovšem neznamená, že samec vždy rozezná vlastní a nevlastní mlád'ata – například samci (ani sexuálně naivní), kteří byli přestěhováni k březí samici, po porodu nenapadají její mladé, přestože tento vrh není jejich (Elwood 1985).

Matka nenapadá „spolubydlícího“ samce. Ovšem je-li samec na delší dobu (několik dní) oddělen, je vůči němu po návratu samice agresivní – pravděpodobně když samec v přírodě zmizí, může to znamenat, že byl uloven predátorem nebo poražen cizím samcem a že se tudíž už nevrátí; v tom případě ho samice „přestane rozpoznávat“ a chová se agresivně vůči všem samcům bez rozdílu (Paul 1986).

Stres dramaticky oslabuje schopnost samice bránit své mladé: samice (laboratorní linie B6F2D1) chronicky stresované během celé doby své březosti při následných pokusech neútočí na vetřelce, ani když ten mlád'ata přímo napadá (Pardon et al. 2000).

V obraně proti infanticidě je důležitá i role otce: ten v blízkosti hnízda napadá samčího vetřelce jako první (dříve než matka) – současně s přítomností otce se tudíž snižuje útočnost matky. Pravděpodobnost maternálního útoku také koreluje s pravděpodobností, že vetřelec zaútočí na ni či na její mlád'ata. Matka útočí jen tehdy a tam, kde je to co platné (za nepřítomnosti otce, v blízkosti hnízda) (St. Jones & Corning 1973). Po zabití mlád'at vetřelcem (nebo po jejich experimentálním odstranění) síla maternálních útoků slábne a agrese matky po několika hodinách úplně ustane (Gandelman 1972).

S infanticidou souvisí i tzv. Bruceův efekt (Bruce 1966), kdy (jak se předpokládá) samice brzkým potratem v přítomnosti nového samce ruší investice do vrhu o malé reprodukční ceně, čímž se vyhýbá pravděpodobné budoucí infanticidě. Ovšem (Mahady & Wolff 2002) tento efekt u monogamních hrabošů *Microtus ochrogaster* nepotvrdili (podle výsledných dat byl efekt velmi slabý, autoři dokonce uvažovali, zda nejde o laboratorní artefakt). Navíc upozorňují, že nejistá paternita snižuje pravděpodobnost infanticidy (samci, kteří se s danou samicí či v dané oblasti nepářili spíše zabijí mladé), a tak je možné, že Bruceův efekt funguje lépe u monogamních než u polygynních druhů. Je pak tedy otázkou, jak je tomu u myší.

Infanticidní chování není totožné s predací: Palanza & Parmigiani (1993) testovali vliv fluprazinu na samčí agresivitu. Fluprazin ovlivňuje serotonergní systém (který souvisí s agresivitou, viz kapitolu o hormonech) a inhibuje agresi (samčí intrasexuální i infanticidní; tři pokusní samci dokonce po podání fluprazinu projeví parentální chování), ovšem ne predaci (moučných červů). Tento výsledek nám naznačuje, že neurální mechanismus působící na predaci a vnitrodruhovou agresi není jeden a tentýž.

Také ultrazvuková vokalizace mlád'at zřejmě působí na dospělé samce: zvuky vydávané mlád'aty inhibují agresi cizích samců; hluchí samci (laboratorní linie GFF s genetickou mutací pro hluchotu) zabíjeli cizí mlád'ata mnohem častěji. Obdobně hluchá

mláďata méně vokalizují a jsou více zabíjena – jak hluchými, tak normálně slyšícími samci (D'Amato 1987).

Agresivní chování z hlediska hormonálních systémů – neurochemické řízení agrese

Pro tuto kapitolu je příznačné, že se takřka úplně odvolává na výsledky zjištěné u laboratorních myší. Fyziologických a hormonálních prací prováděných na jedincích z divokých populací je mizivá menšina.

Agresivního chování se účastní nejrůznější neurotransmitterové systémy (zahrnující acetylcholin, dopamin, norepinefrin [tj. noradrenalin], serotonin, GABA či opioidy) (Blanchard & Blanchard 1988).

Aktivita opioidních systémů v mozku se podílí na snižování agrese (Blanchard & Blanchard 1988). Opioidergní („*opioidergic*“) systém mozku zahrnuje tři hlavní typy opioidů: enkefaliny, endorfiny a dynorfiny. Jejich aktivita pozitivně koreluje s latencí k útoku (11 laboratorních inbredních linií) (Tordjman et al. 2003).

Pro agresivní projevy je zřejmě důležitá i amygdala. Skládá se z funkčně odlišných skupinek jader v předním mozku a je hlavní komponentou limbického systému. Integruje a koordinuje emoce a autonomní reakce. V její struktuře se mohou vyskytovat různé odlišnosti dané geneticky, které vedou k variacím ve stupni agrese, strachu, úzkosti ap. (Mozhui et al. 2007).

S agonistickým chováním souvisí i struktura hippocampu. Sociální stres inhibuje neurogenezi v hippocampu mozku adultního jedince. Individuální rozdíly v proliferaci hippocampálních buněk jsou odvislé od frekvence defenzivního chování jedince v „*resident-intruder*“ testu. Nezáleží zde na množství „obdržené“ agrese či na frekvenci útěků., pouze na defenzivním chování (laboratorní linie C57BL) (Mitra et al. 2006).

Vetřelci, kteří na rezidenta silně reagovali defenzivním chováním, vykazovali posléze útlum v hippocampální proliferaci. Navíc oponenti vystavení agresivním rezidentům měli po pokusu znatelně zvýšenou hladinu kortikosteronu (Mitra et al. 2006). Glukokortikoidy jsou známy svými inhibičními účinky na buněčnou proliferaci v hippocampu (Tanapat et al. 2001; Yu et al. 2004).

Rozdílná prenatální expozice steroidním hormonům - v závislosti na konkrétní nitroděložní pozici („*intrauterine position*“, IUP) plodu odlišně ovlivňuje anatomii i fyziologii jedince (Palanza et al. 1995).

U samic hlodavců se hladiny hormonů periodicky mění během estrálního cyklu, přičemž vrchol („*peak*“) ovariálních steroidních hormonů nastává během proestru (fáze bezprostředně předcházející estru) (Butcher et al. 1974). Hormony progesteron, estradiol a jejich metabolity (aktivní neurosteroidy) mají protiúzkostlivý vliv v různých experimentálních testech (Fernandez-Guasti & Picazo 1997).

Během březosti („*gestation*“) jsou pohlavní steroidní hormony (od matky i plodů) hlavními mediátory adaptivních změn, které se odehrávají v mozku matky (Russel et al. 2001). Mění se hladiny progesteronu, estradiolu a prolaktinu; pozdní stádium březosti je charakteristické nejvyšší hladinou progesteronu (Svare 1990). V této době je také nejvyšší hladina testosteronu (14. – 17. den gestace) (Barkley et al. 1977) - překrývá se s hladinami testosteronu produkovaného samčími plody (Weisz & Ward 1980). Všechny tyto hormony ovlivňují agresivitu i úzkost („*anxiety*“); zejména nárůst hladiny testosteronu by mohl vysvětlovat zvýšení agresivity samice v době okolo porodu (D'Amato et al. 2006).

Počet mlád'at (spíše než poměr pohlaví) ve vrhu silně ovlivňuje matčino chování během doby březosti – čím je vrh větší, tím více úzkosti i agresivita samice projevuje (laboratorní linie NMRI) (D'Amato et al. 2006). Zvýšenou úzkost u matky lze pozorovat nejen při reakcích na samce (či jejich pach), ale i v neznámé prostředí (D'Amato et al. 2006). V době pozdní březosti také chrání svou „investici“ (do mlád'at) vyšší opatrností při exploraci nových oblastí (vyšší míra úzkosti) a hrozbami cizím samcům (D'Amato et al. 2006). Po porodu už hrozby nejsou dostačující a matka na vetřelce přímo fyzicky útočí - útoky jsou spojeny s poklesem bázlivosti („*fearfulness*“) (Svare 1990).

Formace a fixace opačných typů chování (agresivní, submisivní) působí neurochemické změny v mozku: ovlivňuje zejména serotonergní a dopaminergní systém. Tyto dva systémy jsou k sobě v jakési negativní korelaci – pokles aktivity jednoho je doprovázen aktivací druhého. Agresivní formy chování jsou příznačné dominancí dopaminergního systému nad serotonergním a silnou imunitní odpovědí (imunostimulací) (laboratorní linie CBA) (Idova et al. 2004). U několikanásobných vítězů z agresivních střetů dochází až k totální aktivaci dopaminergního systému, kdežto u poražených samců se zesílí aktivita

serotonergního systému, která je doprovázena i hypofunkcí systému katecholaminergního (laboratorní linie CBA) (Kudryavtseva et al. 2004).

Pokusně bylo dokázáno, že u agresivních samců (kteří mají za sebou alespoň tři vítězství v agresivních střetech) dochází k nárůstu množství CD4⁺ T- lymfocytů (laboratorní linie CBA) (Idova et al. 1997). Naopak submisivní jedinci jsou charakterističtí dominující aktivitou serotonergního systému a imunosupresí (Idova et al. 2004).

Chronická zkušenost s agresivitou (v dyadických střetech) vyvolává u vítězů (laboratorní linie CBA/Lac, C57BL/6J, *Swiss albino* CD-1) totální aktivaci dopaminergního systému téměř ve všech částech mozku a také redukci v aktivitě serotonergního systému (Kudryavtseva 2000). Oproti tomu opakované porážky vedou ke změnám v serotonergním systému (změny jsou odlišné v různých částech mozku). Submisivní jedinci s několika zkušenostmi porážky téměř nikdy neprojevují agresivní chování (Kudryavtseva 2000).

Obecně se ukazuje, že formování agresivního typu chování („*aggressive type of behavior*“) je charakterizováno specifickou aktivací katecholaminergního systému a supresí serotonergního systému (Kudryavtseva 2000).

Laboratorní linie NC-900 selektovaná k vysoké agresivitě se při snaze o ustavení hierarchie a soubojích v přítomnosti samic vyznačuje zvýšenou koncentrací dopaminu (mozková jádra *nucleus caudatus*, *nucleus accumbens*) v porovnání s neagresivní linií NC-100 (Lewis et al. 1988). Tatož agresivní linie má v konfliktních situacích oproti NC-100 sníženou produkci kortikosteronu a zvýšenou produkci testosteronu (Rodríguez et al. 1998). Neagresivní linie NC-100 se vyznačuje vysokou mírou mírumilovných sociálních kontaktů. Tito jedinci jsou emocionálnější a plaší (hlavně v novém sociálním prostředí) (Gariépy & Rodríguez 2002).

Pokud se ovšem vlivem experimentátorova zásahu stane jedinec (samec) NC-100 dominantním a jedinec NC-900 submisivním, pak se jejich obvyklý „vzor“ („*pattern*“) hormonálních hladin (kortikosteronu, testosteronu) obrací. Obrat k nízké agresivitě NC-900 samce je zprostředkován snížením koncentrace D₁ dopaminových receptorů (v dopaminergním systému mozku) (Gariépy & Rodríguez 2002).

Také chronický stres (v pokusu „*unpredictable chronic mild stress*“) může zvyšovat agresivitu (například proti vetřelci, proti „spolubydlícímu“ v kleci ap.). Jinak také nepříznivě ovlivňuje komfortní chování myši (redukce „*self-grooming*“, zhoršení stavu srsti) (laboratorní linie C57BL/6J, BA, BALB/cJ, FVB/NJ). Pravděpodobný mechanismus účinku stresu je právě přes serotonergní systém (Mineur et al. 2003).

Serotonergní systém hraje důležitou roli v modulaci řady procesů (úzkost, afekt, agrese, drogová závislost, deprese, kontrola spánku). Je jedním z nejdůležitějších neurochemických (hormonálních) systémů působících na agresivní chování. Aktivace tohoto systému působí inhibičně na agresivní chování (Gingrich & Hen 2001; Holmes et al. 2002; Toot et al. 2004).

Obecně snížení aktivity serotonergního systému, spojené s aktivací systému katecholaminergního a dopaminergního vede ke zvyšování agresivity (Kudryavtseva 2000) – intraspecifických útoků u muridních hlodavců (Parmigiani et al. 1998).

Naopak aktivace serotonergního systému (farmakologicky proveditelná například aplikací SSRIs – „*serotonin selective reuptake inhibitors*“ – inhibitorů resorpce serotoninu ze synaptických štěrbin – Nelson & Chiavegatto 2001) agresivitu snižuje (Kudryavtseva 2000). SSRIs inhibují 5-HT_{1A} serotonergní receptory a následně tak „relaxují“ negativní zpětnou vazbu serotoninu na serotonergní systém (Lund et al. 1992).

Aktivita serotonergního systému závisí na koncentraci 5-HT (hydroxytryptamin) receptorů. 5-HT receptorů existuje několik skupin (5-HT₁₋₇) a podskupin (5-HT_{1A}, 5-HT_{1B} ap.) (Gingrich & Hen 2001). Dále je v systému důležitý 5-HTT (hydroxytryptamin transportér), který zajišťuje vysoce afinitní přenos 5-HT (hydroxytryptaminu neboli serotoninu) do presynaptických neuronů. Jeho exprese se zdá být omezena, alespoň v mozku dospělého jedince, do oblasti *raphé nucleus*. Tento transportér je považován za iniciální místo pro působení antidepresiv. Polymorfismus jeho genu je asociován s úzkostí, depresí a osobnostními znaky souvisejícími s agresí (Lesch 2005). Podstatný je i enzym Tph (tryptamin hydroxyláza) vyrábějící z tryptaminu 5-HT (serotonin). Dále v systému hraje roli MAO A (monoaminoxidáza A), která deaminuje serotonin na 5-HIAA (*5-hydroxyindolacetic acid*) (hladina tohoto metabolitu v mozkomíšním moku koreluje s impulzivním agresivním chováním) (Gingrich & Hen 2001; Ferrari et al. 2005; Lesch 2005). Stimulace 5-HT_{1B} receptorů zase souvisí se supresí agresivity (Gothert 1990).

Různé poruchy a mutace těchto jednotlivých komponent pak vyvolávají dysfunkci serotonergního systému (Gingrich & Hen 2001; Ferrari et al. 2005; Lesch 2005): MAO A KO („*knock-out*“) laboratorní myši například vykazují zvýšenou hladinu serotoninu v mozku a současně zvýšenou agresivitu (Cases et al. 1995; Ferrari et al. 2005). V genu pro MAO A ovšem existuje i přirozený polymorfismus – různé varianty alel tohoto genu způsobují

odlišnou enzymatickou aktivitu monoaminoxidázy A. Některé aleleické varianty souvisí se zvýšenou agresivitou (i u lidí) (Lesch 2005).

Jedinci (laboratorní linie C57BL/6J) s delecí v genu pro serotoninový transportér (5-HTT KO - „*hydroxytryptamin transporter knock-out*“) útočí na vetřelce (v „*resident-intruder*“ testu) s menší frekvencí. Současně se však trvání neagresivního sociálního chování nijak nemění oproti zdravým jedincům – snížená agrese tedy není způsobena celkovou inhibicí chování, ale přímo inhibicí agresivity (Holmes et al. 2002).

Kritickým místem pro terminaci agrese (lékařsky prováděné aplikací receptorových agonistů) bez dopadu na jiné, neagresivní prvky chování jsou 5-HT_{1B} receptory. Ostatní (pod)typy 5-HT receptorů (po ošetření svými agonisty) zdaleka neredukují agresi tak zřetelně (Miczek & de Almeida 2001b). Ovšem snížení míry agresivity lze dosáhnout i ovlivněním jiných než serotoninergních receptorů, třeba blokadí NMDA (N-methyl-D-aspartát) receptorů (laboratorní linie SHR) (Sukhotina & Bespalov 2000).

Podle některých dokladů mohou existovat i geneticky určené odlišnosti v hormonálních hladinách: Toot et al. (2004) popisují na SHR („*Spontaneously Hypertensive Rat*“) typu Y chromozomu u potkanů (laboratorní *Rattus norvegicus*) jeden nebo více lokusů, které ovlivňují agresivitu; současně mají tyto SHR-jedinci sníženou hladinu serotoninu v amygdale a zvýšenou hladinu testosteronu.

Dalším na agresi se podílejícím hormonem je testosteron. U samců reguluje spermatogenezi a podněcuje vyhledávání partnera („*mating*“). V pokusných populacích ve venkovních výběžích dominovali samci (divocí *M. musculus*) s vysokou hladinou testosteronu („*high T*“) nad samci s nízkou hladinou („*low T*“). „*High T*“ samci také lépe přežívali na experimentálních ostrůvcích a emigrovali odtud dvakrát méně často než „*low T*“ jedinci (Zielinski & Vandenberg 1993).

Velikost *home ranges* u „*high T*“ a „*low T*“ samců byla podobná, ovšem *home ranges* „*high T*“ samců se více překrývaly se samičimi (čili jakožto dominantní jedinci si lépe zajišťovali přístup k partnerkám) (Zielinski & Vandenberg 1993).

Poražení samci se chovají submisivně a snižují frekvenci značkování, přestože jim hladina testosteronu uměle zvýšena – výše hladiny testosteronu tedy sama o sobě není prerekvizitou submisivního chování (Maruniak et al. 1977). Hladina testosteronu také jen málo reaguje na sociální prostředí jedince - je u samců polygynních druhů dána spíše geneticky než prostředím (Wingfield et al. 1990)?

Parazitární infekce obecně snižují atraktivitu samčího pachu (laboratorní linie CF-1) (Kavaliers et al. 1997). Pokusná aktivace imunitního systému (injekční aplikací antigenů) také snížila atraktivitu samčího pachu a současně hladinu testosteronu (Litvinova et al. 2005). Pokles přitažlivosti pachu jedince souvisí v tomto případě pravděpodobně se supresí sekrece testosteronu (Moshkin et al. 2002). To způsobilo u postižených samců pokles reprodukční úspěšnosti. Ovšem po umělém zvýšení hladiny testosteronu byla atraktivita zachována, i přes trvající aktivaci imunitního systému (laboratorní linie ICR) (Litvinova et al. 2005). To nám ukazuje, že hladina testosteronu je důležitá z hlediska partnerských preferencí a že pozitivně koreluje s atraktivitou jedince.

Naopak hladina kortikosteronu s přitažlivostí samce koreluje negativně (Moshkin et al. 2002).

„Stresový hormon“ kortikosteron je další důležitou komponentou pro agresivní chování. Pro reakce motivované agresivitou je nutné zvýšení jeho hladiny. U „agresivních“ (míněno jedinců s agresivními zkušenostmi ze střetů) myší (laboratorní linie CFW, samci) při boji vzrůstá hladina kortikosteronu. Je-li jeho syntéza inhibována metyraponem, agresivita se snižuje (Fish et al. 2005).

Vysoké sociální postavení samce ve skupině klade zvýšené nároky na schopnosti jedince a bývá pro něj stresující: v pokusu s protozoární infekcí *Babesia microti* vykazovali vysoce postavení samci vyšší hladinu kortikosteronu a zároveň sníženou rezistenci vůči této infekci (laboratorní linie CFLP) (Smith et al. 1996).

Genetika agrese je stále málo prozkoumaná a výsledky jsou mnohdy dosti nejednoznačné. Známa hypotéza tvrdí, že variance v agresivitě souvisí s Y chromozomem (Selmanoff et al. 1975 – sledováno na jedincích laboratorních linií). Některé práce se zabývaly hledáním konkrétních „genů pro agresivitu“ na Y chromozomu: kandidátem by podle nich mohl být gen SRY, který je polymorfní a byl nalezen u různých laboratorních linií i divokých populací (Maxson 1996; D'Souza et al. 2003).

Jiné práce naopak vliv Y chromozomu na agresi (dědění míry agresivity po otci) spíše popírají. Například Volfová et al. (2002), kteří pracovali s hybridy jedinců z divokých populací *M. musculus musculus* a *M. musculus domesticus*, žádný paternální efekt Y chromozomu na míru agrese nepozorovali. Zato se v jejich pokusech projevoval maternální vliv na stupeň agresivity. Ani další práce nenalezla žádné indikace, že by Y chromozom

ovlivňoval agresi (divoké *M. m. domesticus*, selektované k vysoké [SAL] a nízké – [LAL] agresivitě) (Sluyter et al. 1997).

Celkově bylo popsáno několik (asi 17) různých genů, o kterých se předpokládá, že s agresivitou souvisí (Miczek et al. 2001a).

Jedním takovým kandidátem je tzv. t-komplex (či t-haplotyp), ležící na chromozomu 17 (Hammer et al. 1989): v přírodě se vyskytuje až u 25 % heterozygotů (t/+) (*M. m. domesticus*) (Lenington et al. 1988), přestože homozygotní stav (t/t) je letální. Otázkou tedy je, proč se t-komplex drží v populaci v tak hojné míře. Heterozygoti musí mít jakousi selektivní výhodu: u pokusné populace divokých *M. m. domesticus* zaznamenali experimentátoři vyšší agresivitu heterozygotních samců (t/+) a jejich dominantnost nad „normálním“ genotypem (+/+). Heterozygoti také lépe přežívají, ovšem velikostí *home range* se od normálních jedinců (+/+) neliší (Lenington et al. 1996).

Krackow (2005) píše o genetickém polymorfismu pro disperzní strategie (u divokých *M. m. domesticus*). Podle něj neagonističtí samci vykazují snižené sklony k disperzi oproti stejně starým dominantním jedincům.

Samci ze dvou divokých populací *M. m. domesticus* se výrazně lišili v ontogenetickém vývoji agrese. V pokusu byla sledována agresivita mezi bratry: v jedné populaci se první agresivní interakce objevují průměrně ve 23,5 dne věku, u druhé až v 57,3 dne věku. Navíc mezi oběma populacemi existuje patrná genetické difference (liší se v 11 polymorfních satelitních markerech). Na těchto základech Krackow (2005) předestírá hypotézu, že tato difference je zodpovědná za heterochronii v ontogenezi agresivního chování.

Psychofarmakologie

Psychofarmakologické práce studují fyziologii organismu a to, jak je organismus jedince ovlivňován aplikací nejrůznějších medikamentů. Umožňují nám tak zpětně vystopovat, jak různé fyziologické (hormonální) systémy působí na chování.

Tato odnož biologie (nebo spíše medicíny) se v souvislosti s agresivitou zaměřuje hlavně na možnosti léčby různých poruch zahrnujících zvýšenou agresi. Své poznatky se snaží uplatnit v oblasti lidské medicíny.

Z řady studií vyplývá, že působení aplikované látky závisí na psychoemocionálním stavu jedince. Zejména odlišné zkušenosti s agresivními střety mohou zesílit nebo naopak zcela vyrušit účinky medikamentu (viz níže).

Agresivitu lze zvýšit pozitivní modulací GABA_A („*γ-aminobutyric acid*“, kyselina *γ*-amino máselná) receptorů. Takových pozitivních modulátorů známe celou řadu: alkohol (Miczek et al. 2002), benzodiazepiny, barbituráty, neurosteroidy ap. (de Almeida et al. 2004). Typické je pro ně jejich působení v závislosti na velikosti dávky („*bitonically effect*“): zatímco nízké či střední dávky agresivitu zvyšují, vysoké dávky snižují agresivitu i pohyblivost jedince (jsou sedativní) (Fish et al. 2001).

O diazepam (ze skupiny benzodiazepinů) je známo, že zvyšuje agresivitu (Ferrari et al. 1997). Přesto se objevují i výsledky potvrzující jeho antiagresivní účinky: u samců laboratorní linie C57BL/6J snížil diazepam agresivitu, ale následné testy na „*elevated plus maze*“ odhalily anxiální účinky této látky. Také předchozí agresivní zkušenost modifikovala senzitivitu jedince k podané látce – samcům s agresivní zkušeností snižoval diazepam agresivitu daleko výrazněji (Kudryavtseva & Bondar' 2002).

Další známou látkou působící na agresivní chování je alkohol. Pokusní jedinci však na něj reagují různě: výrazné zvýšení agrese (popisované jako AHA = „*alcohol-heightened aggression*“) pozorujeme jen u 20 – 30 % jedinců (laboratorní potkani *Rattus norvegicus*) (Miczek et al. 1992), případně u 37,5 % jedinců (laboratorní potkani *Rattus norvegicus*) (van Erp & Miczek 1997). V této studii (van Erp & Miczek 1997) zvýšil alkohol u AHA-jedinců účinnost až o 90 %. (Alkohol je při pokusech podáván orálně, zpravidla formou dobrovolného příjmu - „*self-administration*“.)

Alkohol způsobuje i nedostatky v komunikaci: kupříkladu rezident je po aplikaci alkoholu málo senzitivní k submisivním signálům ze strany oponenta a napadá ho, i když oponent sám se mu chce podřídít (Miczek et al. 1992).

Zkoumány jsou i „spoluúčinky“ více látek dohromady. Například samotný alkohol či samotný allopregnanolon (metabolit progesteronu – Majewska et al. 1986) u pokusných jedinců zvyšují agresi; obě tyto látky aplikované naráz však agresivitu nijak nezvýší (Fish et al. 2001; Fish et al. 2002). Alkohol, jak bylo řečeno výše, zvyšuje agresivitu jen u určité skupiny jedinců – tzv. AHA-jedinci; ostatní, u kterých se zvýšení agrese alkoholem neprojeví, jsou označováni jako ANA-jedinci [„*alcohol-non-heightened aggression*“] (Miczek & de Almeida 2001b). Allopregnanolon zvyšuje agresivitu u všech pokusných jedinců (Fish et al. 2001). Alkohol spolu s allopregnanolonem nevyvolávají agresi ani u ANA-jedinců, ani u AHA-jedinců (samic laboratorní linie CFW). To naznačuje, že obě látky sdílejí mechanismus

působení (přes pozitivní modulaci GABA_A receptorů) a při současné aplikaci se vzájemně vytlačí - kompetují o stejné vazebné místo na GABA_A receptorovém komplexu (Fish et al. 2001).

Medicína má samozřejmě zájem na nalézání látek snižujících alkoholem zvýšenou agresi. I těch už je známá celá řada (velmi často jde o benzodiazepinové antagonisty) – kupříkladu flumazenil, β -CCt („ *β -carboline-3-carboxylate-t-butyl ester*“) (de Almeida et al. 2004), anpirtolin (Miczek & de Almeida 2001b) či zolmitriptan (de Almeida et al. 2001). Tyto přípravky navíc dokáží snižovat i „normální“, druhově specifickou agresi (nevyvolanou požitím jiné chemikálie) (Miczek & de Almeida 2001b; de Almeida et al. 2001; de Almeida et al. 2004).

Izolací vyvolaná agrese („*isolation-induced aggression*“) může být inhibována pomocí SSRI - sertralinu, fluvoxaminu či fluoxetinu (laboratorní potkani linie *Wistar*) (Sánchez & Meier 1997).

Individuální zkušenosti s bojem jsou velmi důležitou komponentou pro určení behaviorální reakce jedinců na působení (aktivitu) různých látek („...*experience of fighting can influence drug activity...*“ - Parmigiani et al. 1998, s. 147) (Ferrari et al. 1997).

Například benzodiazepin CDP (chlordiazepoxid) zvyšuje agresi pouze u agresivních jedinců (samců) působením přes GABAergní systém (laboratorní linie CD-1) (Ferrari et al. 1997). Jediná agresivní zkušenost kojící matky zase silně ovlivní působení CDP na maternální agresi (Palanza et al. 1996). Naopak u sociálně podřízených jedinců benzodiazepiny neúčinkují: například diazepam je neefektivní jako anxiolytikum u poražených oponentů (laboratorní potkani) (Tornatzky W. & Miczek K. A. 1995).

Zolmitriptan působí jako agonista serotonergních receptorů 5-HT_{1B/D} (Goadsby 1998). Snižuje druhově specifickou míru agresivity a také agresivitu zvýšenou požitím alkoholu („*alcohol-heightened*“) (laboratorní linie CFW) (de Almeida et al. 2001). (Obecně agonisti 5-HT_{1B} a 5-HT_{1D} receptorů redukuje agresivitu bez ovlivnění lokomočního chování - inhibice lokomoce by naznačovala sedativní účinky přípravku - Fish et al. 1999). To podporuje hypotézu, že 5-HT_{1B} receptory se účastní v procesu zvyšování agrese alkoholem (Fish et al. 1999).

Aktivita dopaminergního systému podporuje agresivní projevy. Blokace D₁ a D₂ dopaminergních receptorů má antiagresivní účinky, současně však oslabuje motoriku (seditvnost) (McMillen et al. 1989). Naopak zablokování D₃ receptorů motoriku i agresi

stimuluje (zvyšuje přenos dopaminu) - D₃ antagonisti snižují frekvenci hrozeb a útoků (laboratorní linie OF 1) (Rodríguez-Arias et al. 1999). Blokování dopaminergních receptorů ovšem opět závisí na předchozí sociální zkušenosti: selektivní blokátory D₁ receptorů u „naivního“ jedince snižují agresivitu, kdežto u jedinců s agresivní zkušeností nemají žádný účinek (laboratorní linie C57BL/6J) (Bondar' & Kudryavtseva 2005). Absence vlivu blokátorů (antagonistů) na všechny typy chování u „agresivních“ pokusných jedinců naznačuje pokles senzitivity D₁ receptorů u zvířat s prodlouženou („*prolonged*“) zkušeností s agresí (déletrvající agresivita neustále aktivuje dopaminergní systém, což vede k postupné desenzitizaci jeho receptorů – k desenzitizaci receptorů obecně dochází při prodloužené aktivaci některého neurotransmiterového systému) (Bondar' & Kudryavtseva 2005).

Fluprazin je serotonergní psychoaktivní látka s antiagresivním účinkem; u obou pohlaví inhibuje intrasexuální agresi a infanticidní chování (kompetitivní agrese), ovšem ne predáční chování (laboratorní linie CD-1 a divoká populace *M. m. domesticus*). Vliv fluprazinu na obě populace pokusných jedinců je stejný (linie CD-1 se obecně podobá divokým myším co do míry agresivity) (Palanza & Parmigiani 1993; Ferrari et al. 1996). Diskrepance mezi vlivem na kompetitivní agresi a predaci naznačuje, že infanticidní chování nelze chápat jako vnitrodruhovou predaci a že se u obou typů chování jedná o odlišnou neurohumorální kontrolu (Ferrari et al. 1996). Naopak shodná inhibice infanticidy a intrasexuální agrese vypovídá o propojené regulaci těchto dvou typů chování (Parmigiani et al. 1998).

Fluprazin rovněž tlumí maternální útoky na samičí vetřelce (ofenzivní agrese), ale ne na samčí vetřelce (defenzivní agrese). Pravděpodobně jsou oba typy agresivity řízeny rozdílným neurochemickým substrátem (laboratorní linie CD-1 a divoké *M. m. domesticus*) (Parmigiani et al. 1998). Stejná látka snižuje i intenzitu bojů (hlavně omezuje počet kousnutí směřovaných na zranitelná místa - břicho, hlava, krk) – ovšem pouze u jedinců bez předchozí bojové zkušenosti. U zvířat s předchozí agresivní zkušeností působí naopak benzodiazepiny proagresivně.

Na základě různých sociálních zkušeností se liší modulace serotonergního substrátu jedince (souvisejícího s projevy agrese) a také následná motivace k boji (Parmigiani et al. 1998).

Závěr

Agresivní chování jsme dříve chápali spíše jako něco nepatřičného, až abnormálního. Postupem času bylo však stále jasnější, že agrese není pouhým patologickým jevem, ale má své nezastupitelné místo v sociálních vztazích. Ač to zní paradoxně, právě agresivita mezi jedinci vnáší jistý řád do sociálních skupin, umožňuje ustanovit si hierarchii a také ji nadále udržet, čímž brání úplnému „společenskému chaosu“.

Z literatury jasně vyplývá, že agresivita není jednotným fenoménem a že pod tento jeden pojem shrnujeme celou řadu často velmi odlišných typů chování. Co se konkrétně myši týče, je patrné, že nejen jednotlivé druhy, ale i jednotlivé populace a laboratorní linie se od sebe v mnoha typech agresivního chování liší a porovnávat spolu znalosti o těchto jednotlivých populacích je někdy obtížné. Rozhodně podle mě není možné poznatky získané od jediné skupiny myši zobecňovat na všechny myši jako celek.

Laboratorní linie jsou evidentně narozdíl od divokých myší ochuzeny o řadu behaviorálních prvků (nejen agresivního, ale i sociálního chování celkově) a zkoumáním jejich etologie se nikdy nedozvíme o myším rodu všechno. Je jasné, že pro náležité porozumění těmto zvířatům je nutné zaměřit se více na jejich divoké příbuzné. Ale nestačí studovat pouze naši synantropní myš domácí, mnohem zajímavější informace by určitě přinesl hlubší výzkum nekomezálních druhů, o kterých stále víme jen velmi málo. Máme tendenci vztahovat na ně zjištění známá od domácích myší *Mus musculus* a přitom se můžeme dočkat nejrůznějších překvapení (například „podezření“ na sociální monogamii u některých nekomezálních druhů přímo odporuje naší zkušenosti s myší jako polygynním tvorem).

V neposlední řadě mě zaujala i zjištění z farmakologických prací, že totiž podávané léky (drogy, medikamenty) mívají zcela odlišné účinky v souvislosti s psychickým stavem a sociálním postavením jedince. Tyto informace jsou zcela určitě ukazatelem provázanosti agrese, sociálních vztahů a neuroetologie. Řeknou nám spoustu zajímavého nejen o etologii a neurálních mechanismech chování u myší, ale poznatky lze uplatnit i v lékařském výzkumu lidských psychických nemocí a poruch.

Citovaná literatura

(* sekundární citace)

Adams D. B. 1980: Motivational systems of agonistic behavior in Muroid rodents: A comparative review and neural model. *Aggressive Behavior* 6:295-346

* Adler G. H. & Levins R. 1994: The island syndrome in rodent populations. *Quarterly Review of Biology* 69: 473 - 490

* Archer J. 1988: *The Behavioural Biology of Aggression*. Cambridge University Press, Cambridge.

Auffray J.-C. & Britton-Davidian J. 1992: When did the house mouse colonized Europe? *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 187 - 190

* Barkley M. S., Michael S. D. & Geschwind I. I. 1977: Plasma testosterone during pregnancy in the mouse. *Endocrinology* 100: 1472 - 1475

Barnard C. J., Hurst J. L. & Aldhous P. 1991: Of mice and kin: The functional significance of kin bias in social behaviour. *Biological Reviews* 66: 379 - 430

* Barnett S. A., Dickson R. G. & Warth K. G. 1980: Social status, activity and preputial glands of wild and domestic house mice. *Zoological Journal of the Linnean Society London* 70: 421 - 430

* Barratt E. B. 1972: Anxiety and impulsiveness: Toward a neuropsychological model. in Speilberger, C., D. (ed): *Current Trends in Theory and Research*. Academic Press, New York, vol. 1, pp. 195 – 222.

Bartolomucci A., Palanza P., Parmigiani S. 2002: Group housed mice: are they really stressed? *Ethology, Ecology & Evolution* 14: 341 - 350

Baudoin C., Busquet N., Dobson F. S., Gheusi G., Feron C., Durand J.-L., Heth G., Patris B. & Todrank J. 2005: Male–female associations and female olfactory neurogenesis with pair bonding in *Mus spicilegus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 84:323-334

Beauchamp G. K., Yamazaki K., Bard J. & Boyse E. A. 1988: Prewaning experience in the control of mating preferences by genes in the major Histocompatibility complex of the mouse. *Behavior Genetics* 18(4): 537 – 547

* Beck J. A., Lloyd S., Hafezparast M., Lennon-Pierce M., Eppig J. T., Festing M. F. W. & Fisher M. C. 2000: Genealogies of mouse inbred strains. *Nature Genetics* 24: 23 - 25

Berry R. J. & Scriven P. N. 2005: The house mouse: A model and motor for evolutionary understanding *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 335 - 347

* Blanchard R. J., Takahashi L. K., Fukunaga K. K. & Blanchard D. C. 1977a: Functions of vibrissae in the defensive and aggressive behavior of the rat. *Aggressive Behavior* 3: 231 – 240

* Blanchard R. J., Blanchard D. C., Takahashi T. & Kelly M. S. 1977b: Attack and defensive behavior in the albino rat. *Animal Behaviour* 25: 194 - 224

* Blanchard D. C. & Blanchard R. J. 1988: Ethoexperimental approaches to the biology of emotion. *Annual Review of Psychology* 39: 43 - 68

Blanchard R. J., Hebert M. A., Ferrari P., Palanza P., Figueira R., Blanchard D. C. & Parmigiani S. 1998: Defensive behaviors in wild and laboratory (Swiss) mice: The mouse defense test battery. *Physiology & Behavior* 65 (2): 201 – 209

* Bohus B. & Koolhaas J. M. 1991: Psychoimmunology of social factors in rodents and other subprimate vertebrates. in: Ader, R. et al. (ed.): *Psychoneuroimmunology, 2nd edition*. San Diego, Academic Press, pp. 807 - 830

Bondar' N. P. & Kudryavtseva N. N. 2005: The effects of the D₁ receptor agonist SCH-23390 on individual and aggressive behavior in male mice with different experience of aggression. *Neuroscience & Behavioral Physiology* 35 (2): 221 – 227

Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J. & Bonhomme F. 1993: The evolution of house mice. *Annual Review of Ecological Systematics* 24: 119-152

* Brain P. F. & Nowell N. 1971: Isolation versus grouping effects on adrenal and gonadal function in albino mice. 1. The male. *Genetic Comparative Endocrinology* 16: 149 - 154

* Brain P. F. & Benton D. 1983: Condition of housing, hormones and aggressive behavior. in: Svare, B. B. (ed.): *Hormones and Aggressive Behavior*. New York, Plenum Press, pp. 351 - 372

* Brain P. F., Simon V. M. & Martinez M. 1991: Ethopharmacological studies on the effects of antihormones on rodent agonistic behavior with especial emphasis on progesterone. *Neuroscience Biobehavioral Research* 15: 521 - 526

Brant C. L., Schwab T. M., Vandenberg J. G., Schaefer R.L. & Solomon N. G. 1998: Behavioural suppression of female pine voles after replacement of the breeding male. *Animal Behaviour* 55: 615 – 627

Bronson H. 1979: The reproductive ecology of the house mouse. *Quarterly Review of Biology* 54: 265 - 299

* Brown R. Z. 1953: Social behaviour, reproduction and population changes in the house mouse (*Mus musculus* L.). *Ecological Monographs* 23: 217 – 240

* Bruce H. M. 1966: Smell as an exteroceptive factor. *Journal of Animal Science, Supplement* 25: 83 - 89

* Burt W. H. 1943: Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24: 346 - 352

Busquet N. & Baudoin C. 2005: Odour similarities as a bias for discriminating degrees of kinship in rodents: evidence from *Mus spicilegus*. *Animal Behaviour* 70: 997 – 1002

* Butcher R. L., Collins W. E. & Fugo N. W. 1974: Plasma concentration of LH, FSH, prolactin, progesterone and estradiol-17beta throughout the 4 day estrus cycle of the rat. *Endocrinology* 94: 1704 - 1708

Calhoun J. B. 1962: *The Ecology and Sociology of the Norway Rat*. US Dept of Health, Education and Welfare Public Health Service Monograph No.1008, p. 182

Canastar A. & Maxson S. C. 2003: Sexual aggression in mice: Effects of male strain and of female estrous state. *Behavior Genetics* 33 (5): 521 – 528

* Carr W. J., Martorano R. D. & Krames L. 1970: Responses of mice to odors associated with stress. *Journal of Comparative & Physiological Psychology* 71: 223 - 228

* Cases O., Seif I., Grimsby J., Gasper P., Chen K., Pournin S., Muller U., Aquet M., Babinet C., Shih J. C. & De Maeyer E. 1995: Aggressive behavior and altered amounts of brain serotonin and norepinephrine in mice lacking MAO A. *Science* 297, 851 - 854

Chondropoulos B. P., Markakis G. & Fragedakis-Tsolis S. E. 1995: Morphometric and immunological relationship among some Greek *Mus L.* populations (Mammalia, *Rodentia*, *Muridae*). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 60: 361 - 372

Chovnick A., Yasukawa N. J., Monder H. & Christian J. 1987: Female behavior in populations of mice in the presence and absence of male hierarchy. *Aggressive Behavior* 13: 367 - 375

* Christian J. J., Lloyd J. A. & Davis D. E. 1965: The role of endocrines in the self regulation of mammalian populations. *Recent Progress in Hormone Research* 21: 501 - 568

* Connor J. L. 1975: Genetic mechanisms controlling the domestication of a wild mouse population (*Mus musculus L.*). *Journal of Comparative & Physiological Psychology* 89: 118 - 130

* Crowcroft P. 1955: Territoriality in wild house mice, *Mus musculus L.* *Journal of Mammalogy* 36: 299 – 301

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:v517 - 531

* Crowcroft P. 1966: *Mice all over*. Foulis, London.

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

* Čiháková J. & Frynta D. 1996: Intraspecific and intersepcific behavioural interactions in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) ant the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in a neutral cage. *Folia Zoologica* 45: 105 - 113

D'Amato F. R. 1987: Infanticide by genetically deaf mice: Possible evidence for an inhibiting function of pups' ultrasonic calls. *Aggressive Behavior* 13: 25 – 28

D'Amato F. R. 1988a: Different strategies in alloparental behaviour for male and female mice. *Animal Behaviour* 36 (5): 1553 - 1554

D'Amato F. R. 1988b: Effects of male social status on reproductive success and on behavior in mice (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology* 102 (2): 146 - 151

D'Amato F. R., Rizzi R. & Moles A. 2006: Aggression and anxiety in pregnant mice are modulated by offspring characteristic. *Animal Behaviour* 72: 773 – 780

de Almeida R. M. M., Nikulina E. M., Faccidomo S., Fish, E. W. & Miczek K. A. 2001: Zolmitriptan – a 5-HT_{1B/D} agonist, alcohol, and aggression in mice. *Psychopharmacology* 157: 131 – 141

de Almeida R. M. M., Rowlett J. K., Cook J. M., Yin W. & Miczek K. A. 2004: GABA_{A/α1} receptor agonists and antagonists: effects on species-typical and heightened aggressive behavior after alcohol self-administration in mice. *Psychopharmacology* 172: 255 – 263

Del Punta K., Leinders-Zufall T., Rodriguez I., Jukam D., Wysocki C. J., Ogawa S., Zufall F., & Mombaerts P. 2002: Deficient pheromone responses in mice lacking a cluster of vomeronasal receptor genes. *Nature* 419: 70 - 74

Dobson F. S. & Baudoin C. 2002: Experimental tests of spatial association and kinship in monogamous mice (*Mus spicilegus*) and polygynous mice (*Mus musculus domesticus*). *Canadian Journal of Zoology* 80: 980 - 986

Drickamer L. C. 1992: Oestrous female house mice discriminate dominant from subordinate males and sons of dominant from sons of subordinate males by odor cues. *Animal Behaviour* 43: 868 - 870

Drickamer L. C. 1996: Intra-uterine position and anogenital distance in house mice: consequences under field conditions. *Animal Behaviour* 51: 925 – 934

Drickamer L. C. 1997: Responses to odors of dominant and subordinate house mice (*Mus domesticus*) in live traps and responses to odors in live traps by dominant and subordinate males. *Journal of Chemical Ecology* 23 (11): 2493 – 2506

Drickamer L. C., Gowaty P. A. & Holmes C. M. 2000: Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. *Animal Behaviour* 59: 371 – 378

Drickamer L. C., Gowaty P. A. & Wagner D. M. 2003: Free mutual mate preferences in house mice affect reproductive success and offspring performance. *Animal Behaviour* 65: 105–114

D'Souza U. M., Kel A. & Sluyter F. 2003: From transcriptional regulation to aggressive behavior. *Behavior Genetics* 33 (5): 549 – 562

Duncan E. A., Tamashiro K. L. K., Nguyen M. M. N., Gardner S. R., Woods S. C. & Sakai R. R. 2006: The impact of moderate daily alcohol consumption on aggression and the formation of dominance hierarchies in rats. *Psychopharmacology* 189: 83 – 94

* Ebensperger L. A. 1998: Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73: 321 - 346

* Elwood R. W. 1985: Inhibition of infanticide and onset of paternal care in male mice (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology* 99: 457 - 467

Ensminger A. L. & Meikle D. B. 2005: Effects of male kinship and agonistic behaviour on reproduction and odour preferences of female house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour* 69: 1147 – 1155

* Fernandez-Guasti A. & Picazo O. 1997: Anxiolytic actions of diazepam, but not buspirone, are influenced by gender and the endocrine stage. *Behavioral Brain Research* 88: 213 – 218

Ferrari P. F., Palanza P., Rodgers R. J., Mainardi M. & Parmigiani S. 1996: Comparing different forms of male and female aggression in wild and laboratory mice: An ethopharmacological study. *Physiology & Behavior* 60 (2): 549 – 553

Ferrari P. F., Parmigiani S., Rodgers R. J. & Palanza P. 1997: Differential effects of chlordiazepoxide on aggressive behavior in male mice: the influence of social factors. *Psychopharmacology* 134: 258 – 265

Ferrari P. F., Palanza P., Parmigiani S. & Rodgers R. J. 1998: Interindividual variability in Swiss male mice: Relationship between social factors, aggression and anxiety. *Physiology & Behavior* 63 (5): 821 – 827

Ferrari P. F., Palanza P. & Parmigiani S. 2000: Does fear modulate defensive and offensive types of maternal attack in mice? *Aggressive Behavior* 26:193-203

Ferrari P. F., Palanza P., Parmigiani S., de Almeida R. M. M. & Miczek K. A. 2005: Serotonin and aggressive behavior in rodents and nonhuman primates: Predispositions and plasticity. *European Journal of Pharmacology* 526: 259 – 273

Fish E. W., Faccidomo S. & Miczek K. A. 1999: Aggression heightened by alcohol or social investigation in mice: Reduction by the 5-HT_{1B} receptor agonist CP-94,253. *Psychopharmacology* 146: 391 - 399

Fish E. W., Faccidomo S., DeBold J. F. & Miczek K. A. 2001: Alcohol, allopregnanolone and aggression in mice. *Psychopharmacology* 153: 473 – 483

Fish E. W., DeBold J. F. & Miczek K. A. 2002: Aggressive behavior as a reinforcer in mice: activation by allopregnanolone. *Psychopharmacology* 163: 459 – 466

Fish E. W., DeBold J. F. & Miczek K. A. 2005: Escalated aggression as a reward: Corticosterone and GABA_A receptor positive modulators in mice. *Psychopharmacology* 182: 116-127

* Fitzgerald B. M., Karl B. J. & Moller H. 1981: Spatial organisation and ecology of a sparse population of house mice (*Mus musculus*). *Journal of Animal Ecology* 50: 489 - 518

* FitzGerald R. W. & Madison D. M. 1983: Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 13: 183 - 187

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

Frynta D., Munclinger P., Slábová M., Třeštíková H. & Volfová R. 2005: Aggression and commensalism in house mouse: A comparative study across Europe and the Near East. *Aggressive Behavior* 00:1-11

Gammie S. C., Garland T. Jr. & Stevenson, S. A. 2006: Artificial selection for increased maternal defense behavior in mice. *Behavior Genetics* 36: 713 – 722

* Gandelman R., Paschke R. E., Zarrow M. X. & Denenberg V. H. 1970: Care of young under communal conditions in the mouse (*Mus musculus*). *Developmental Psychobiology* 3: 245 - 250

* Gandelman R. 1972: Postpartum aggression elicited by the presence of an intruder. *Hormones & Behavior* 3: 23 - 38

Ganem G. 1991: A comparative study of different populations of *Mus musculus domesticus*: emotivity as an index of adaptation to commensalism. *Comparative Biochemistry & Physiology* 99(A): 531 - 536

Gariépy J.-L., Bauer D. J. & Cairns R. B. 2001: Selective breeding for differential aggression in mice provides evidence for heterochdony in social behaviours. *Animal Behaviour* 61: 933 – 947

Gariépy J.-L. & Rodriguiz R. M. 2002: Issues of establishment, consolidation, and reorganization in biobehavioral adaptation. *Brain & Mind* 3: 53 – 77

* Garza J. C., Dallas D., 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

* Gerlach G. 1996: Emigration mechanisms in feral house mice – a laboratory investigation of the influence of social structure, population density and aggression. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 39: 159 - 170

Gerlach G. & Bartmann S. 2002: Reproductive skew, costs, and benefits of cooperative breeding in female wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Behavioral Ecology* 13 (3): 408 – 418

Gingrich J. A. & Hen R. 2001: Dissecting the role of the serotonin system in neuropsychiatric disorders using knockout mice *Psychopharmacology* 155: 1 – 10

* Goadsby P. J. 1998: Serotonin 5-HT (1B/1D) receptor agonists in migraine: comparative pharmacology and its therapeutic implications. *CNS Drugs* 10: 271 - 286

* Gotherd M. 1990: Presynaptic serotonin receptors in the central nervous system. *Annals of New York Academy of Science* 604: 102 - 112

Gowaty, P. A. Drickamer L. C. & Schmid-Holmes S. 2003: Male house mice produce fewer offspring with lower viability and poorer performance when mated with females they do not prefer. *Animal Behaviour* 65: 95 – 103

* Grant E. C. & Mackintosh J. H. 1963: A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour* 21: 246 - 259

Gray S. & Hurst J. L. 1995: The effects of cage cleaning on aggression within groups of male laboratory mice. *Animal Behaviour* 49: 821- 826

Gray S. J. & Hurst J. L. 1997: Behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of commensal *Mus domesticus* and grassland *Mus spretus*. *Animal Behaviour* 53: 511 – 524

Gray S. J. & Hurst J. L. 1998: Competitive behaviour in an island population of house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour* 56: 1291 – 1299

Gray S. J., Jensen S. P. & Hurst J. L. 2000: Structural complexity of territories: Preference, use of space and defence in commensal house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour* 60: 765 – 772

Gray S. J., Jensen S. P. & Hurst J. L. 2002: Effects of resource distribution on activity and territory defence in house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour* 63: 531 - 539

* Gurnell J. 1977: Neutral cage behavioural interactions in wild Wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *Säugetierkunde Mitt.* 25: 57 - 66

Hackman L. A., Wuest P. A. & Barrett G. W. 1980: Effects of resource partitioning on the home range of feral house mice. *Acta Theriologica* 25(35): 425 - 430

* Haller J., Fuchs E., Halasz J. & Makara G. 1999: Defeat is a major stressor in males while social instability is stressful mainly in females: towards the development of a social stress model in female rats. *Brain Research Bulletin* 50 (1): 33 - 39

* Hammer M. F., Schimenti J. & Silver L. 1989: Evolution of mouse chromosome 17 and the origin of inversions associated with t-haplotypes. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 86: 3261 - 3265

Hayashi S. & Tomihara K. 2000: The influence of females on male territorial dominance and female preference in dwelling place in laboratory mice. *Journal of Ethology* 18: 47 – 51

* Hennessy M. B., Levine R. & Levine S. 1977: Influence of experimental factors and gonadal hormones on pituitary-adrenal response of the mouse to novelty and electric shock. *Journal of Comparative & Physiological Psychology* 91: 770 - 777

Heth G., Todrank J., Busquet N. & Baudoin C. 2003: Genetic relatedness assessment through individual odour similarities in mice. *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 595 – 603

Hogg S., Hof M., Würbel H., Steimer T., de Ruiter A., Koolhaas J. & Sluyter F. 2000: Behavioral profiles of genetically selected aggressive and nonaggressive male wild house mice in two anxiety tests. *Behavior Genetics* 30 (6): 439 – 446

Holmes A., Murphy D. L. & Crawley J. N. 2002: Reduced aggression in mice lacking serotonin transporter. *Psychopharmacology* 161: 160 - 167

* Hucklebridge F. H., Nowell N. W. & Wouters A. 1972: A relationship between social experience and preputial gland function in the albino mouse. *Journal of Endocrinology* 55: 449 - 450

* Hunt W. G. & Selander R. K. 1973: Biochemical genetics of hybridisation in European house mouse. *Heredity* 31: 11 - 33

* Hurst J. L. 1987: Behavioural variation in wild house mice (*Mus domesticus* Ruddy): A quantitative assessment of female social organization. *Animal Behaviour* 35: 1846 - 1857

- Hurst J. L. 1990a: Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. I. Communication between males. *Animal Behaviour* 40: 209 – 222
- Hurst J. L. 1990b: Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. II. Communication between females. *Animal Behaviour* 40: 223 – 232
- Hurst J. L. 1990c: Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. III. Communication between the sexes. *Animal Behaviour* 40: 233 – 243
- Hurst J. L. 1993a: The priming effects of urine substrate marks on interactions between male house mice, *Mus musculus domesticus* Schwartz & Schwartz. *Animal Behaviour* 45: 55 – 81
- Hurst J. L., Fang J. & Barnard C. J. 1993b: The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour* 45: 997 – 1006
- Hurst J. L., Fang J. & Barnard C. J. 1994a: The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*: relatedness, incidental kinship effects and the establishment of social status. *Animal Behaviour* 48: 157 - 167
- Hurst J. L., Hayden L., Kingston M., Luck R. & Sorensen K. 1994b: Response of the aboriginal house mouse *Mus spretus* Lataste to tunnels bearing the odours of conspecific. *Animal Behaviour* 48: 1219 – 1229
- Hurst J. L., Barnard C. J., Hare R., Wheeldon E. B. & West C. D. 1996a: Housing and welfare in laboratory rats: time-budgeting and pathophysiology in single-sex groups. *Animal Behaviour* 52: 335 – 360
- Hurst J. L., Hall S., Roberts R. & Christian C. 1996b: Social organization in the aboriginal house mouse, *Mus spretus* Lataste: behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of competitors. *Animal Behaviour* 51: 327 – 344

Hurst J. L., Gray S. J., Davey P., Young D., Corbishley J. & Dawson C. 1997: Social interaction alters attraction to competitor's odour in the mouse *Mus spretus* Lataste. *Animal Behaviour* 54: 941 – 953

Hurst J. L., Robertson D. H. L., Tolladay U. & Beynon R. J. 1998: Proteins in urine scent marks of male house mice extend the longevity of olfactory signals. *Animal Behaviour* 55: 1289 – 1297

Hurst J. L., Barnard C. J., Tolladay U., Nevison C. M. & West C. D. 1999: Housing and welfare in laboratory rats: effects of cage stocking density and behavioural predictors of welfare. *Animal Behaviour* 58: 563 - 586

Idova G. V., Pavina T. A., Al'perina E. P. & Devoino L. V. 1997: Changed count of CD4⁺ T-lymphocytes in the bone marrow of aggressive CBA mice. *Bulletin of Experimental Biology & Medicine* 11: 1101 – 1103 (přel. z *Byulleten' Eksperimental'noi Biologii i Meditsiny* 124 (11): 544 – 546)

Idova G. V., Cheido M. A., Zhukova E. N. & Devoino L. V. 2004: Stimulation of the immune response during activation of the dopaminergic system in mice with opposite types of behavior. *Neuroscience & Behavioral Physiology* 34 (4): 417 – 421

Jensen S. P., Gray S. J. & Hurst J. L. 2003: How does habitat structure affect activity and use of space among house mice? *Animal Behaviour* 66: 239 – 250

Jensen S. P., Gray S. J. & Hurst J. L. 2005: Excluding neighbours from territories: effects of habitat structure and resource distribution. *Animal Behaviour* 69: 785 – 795

* Jones R. B. & Nowell N. W. 1973a: Aversive and Aggression-promoting properties of urine from dominant and subordinate male mice. *Animal Learning & Behavior* 1: 207 - 210

* Jones R. B. & Nowell N. W. 1973b: The effects of familiar visual and olfactory cues on the aggressive behaviour of mice. *Physiology & Behavior* 10: 221 - 223

* Jones R. B. & Nowell N. W. 1975: Effects of clean and soiled sawdust substrates and of different urine types upon aggressive behaviour in ale mice. *Aggressive Behavior 1: 111 - 121*

Kareem A. M. & Barnard C. J. 1982: The importance of kinship and familiarity in social interactions between mice. *Animal Behaviour 30:594-601*

* Katz R. J. 1976: Role of mystacial vibrissae in control of isolation-induced aggression in the mouse. *Behavioral Biology 17: 399*

Kavaliers M., Colwell D. D., Ossenkopp K.-P. & Perrot-Sinal T. S. 1997: Altered responses to female odors in parazited male mice: neuromodulatory mechanisms and relations to female choice. *Behavioral Ecology & Sociobiology 40: 373 – 384*

Klein S. L., Zink M. C. & Glass E. G. 2004: Seoul virus infection increases aggressive behaviour in male Norway rats. *Animal Behavior 67: 421 – 429*

* König B. 1993: Maternal investment in comunally nursing female house mice (*Mus musculus domesticus*). *Behavioural Processes 30: 61 - 74*

König B. 1994: Fitness effects of communal rearing in house mice: The role of relatedness versus familiarity. *Animal Behaviour 48: 1449 - 1457*

Korpela S. R. & Sandnabba N. K. 1994: Gender-specific social experiences and the development of aggressive and sexual behavior in male mice. *Aggressive Behavior 20: 123 - 134*

Krackow S. 2005: Agonistic onset during development differentiates wild house mouse males (*Mus domesticus*). *Naturwissenschaften 92: 78 - 81*

Krasnov B. & Khokhlova I. 1996: Discrimination of midday jird's odour by house mice. *Animal Behaviour 52: 659-665*

Kudryavtseva N. N. 2000: Agonistic behavior: a model, experimental studies, and perspectives. *Neuroscience & Behavioral Physiology 30 (3): 293 – 305*

Kudryavtseva N. N. & Bondar' N. P. 2002: Anxiolytic and anxiogenic effects of diazepam in male mice with different experience of aggression. *Bulletin of Experimental Biology & Medicine (Pharmacology and Toxicology) 4*: 372 – 376 (přel. z *Byulleten' Eksperimental'noi Biologii i Meditsiny 133 (4)*: 429 – 433)

Kudryavtseva N. N., Bondar' N. P. & Avgustinovich D. F. 2004a: Effects of repeated experience of aggression on the aggressive motivation and development of anxiety in male mice. *Neuroscience & Behavioral Physiology 34 (7)*: 721- 730

Kudryavtseva N. N., Filipenko M. L., Bakshantovskaya I. V., Avgustinovich D. F., Alekseenko O. V. & Beilina A. G. 2004b: Changes in the expression of monoaminergic genes under the influence of repeated experience of agonistic interactions: from behavior to gene. *Russian Journal of Genetics 40 (6)*: 590 – 604 (přel. z *Genetika 40 (6)*: 732 – 748)

Lacey J. C. & Hurst J. L. 2005: The role of scent in inter-male aggression in house mice and laboratory mice. in: Mason, R. T., LeMaster, M. P. & Muller-Schwarze, D. (ed): *Chemical Signals in Vertebrates 10*. Springer, New York, pp. 209 – 215

* Lagerspetz K. M. J. & Sandnabba N. K. 1982: The decline of aggressiveness in male mice during group caging as determined by punishment delivered by the cage mates. *Aggressive Behavior 8*: 319 - 334

* LeBoeuf B. J. 1974: Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist 14*: 163 - 176

Le Galliard J.-F., Gundersen G., Andreassen H. P. & Stenseth N. C. 2006: Natal dispersal, interactions among siblings and intrasexual competition. *Behavioral Ecology 10*: 733 – 740

* Lenington S., Franks P. & Williams J. 1988: Distribution of t-haplotypes in natural populations of wild house mice. *Journal of Mammalogy 69*: 489 - 499

Lenington S., Drickamer L. C., Robinson A. S. & Erhart M. 1996: Genetic basis for male aggression and survivorship in wild house mice (*Mus domesticus*) *Aggressive Behavior* 22: 135-145

Lesch K. P. 2005: Genetic alterations of the murine serotonergic gene pathway: the neurodevelopmental basis of anxiety. In: Holsboer F., Ströhle A.: *Handbook of Experimental Pharmacology*. Vol. 169: *Anxiety and anxiolytic drugs*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York pp. 71-112.

* Lewis M. H., Gariépy J.-L., Southerland S. B., Mailman R. & Cairns R. B. 1988: Alternations in central dopamine induced by selective breeding. *Society for Neuroscience Abstracts* 14: 969

* Lidicker W. Z. Jr. 1976: Social behaviour and density regulation in the house mice living in large enclosures. *Journal of Animal Ecology* 45: 677 - 697

Litvinova E. A., Kudaeva O. T., Mershieva L. V. & Moshkin M. P. 2005: High level of circulating testosterone abolishes decline in scent attractiveness in antigen-treated male mice. *Animal Behaviour* 69: 511 – 517

Lore R., Nikolettseas M. & Takahashi L. 1984: Colony aggression in laboratory rats: A review and some recommendations. *Aggressive Behavior* 10: 59 – 71

* Lorenz K. 1966: *On Aggression*. Methuen, London.

* Lund A., Mjelle-Jolly N. & Hole K. 1992: Desipramine, administered chronically, influences 5-hydroxytryptamine_{1A}-receptors, as measured by behavioral tests and receptor binding in rats. *Neuropharmacology* 31: 25 - 32

Luque-Larena J. J., López P. & Gosálbez J. 2002: Responses of Snow voles, *Chionomys nivalis*, towards conspecific cues reflect social organization during overwintering periods. *Ethology* 108: 947 – 959

* Mackintosh J. H. 1981: Behaviour of the house mouse. *Symposia of the Zoological Society of London* 47: 327 - 335

Mahady S. J. & Wolff J. O. 2002: A field test of the Bruce effect in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Behavioral Ecology & Sociobiology* 52: 31 – 37

* Majewska M. D., Harrison N. L., Schwartz R. D., Barker J. L. & Paul S. M. 1986: Steroid hormone metabolites are barbiturate-like modulators of the GABA receptor. *Science* 232: 1004 - 1007

Manning C. J., Dewsbury D. A., Wakeland E. K. & Potts W. K. 1995: Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour* 50: 741 - 751

* Martinez M., Calvo-Torrent A. & Pico-Alfonso A. 1998: Social defeat and subordination as models of social stress in laboratory rodents: A review. *Aggressive Behavior* 24: 241 - 256

* Maruniak J. A., Darney K. J. & Bronson F. H. 1975: Olfactory perception of the non-social environment by male house mice. *Behavioral Biology* 14: 237 - 240

* Maruniak J. A., Desjardins C. & Bronson F. H. 1977: Dominant-subordinate relationships in castrated male mice bearing testosterone implants. *American Journal of Physiology* 233: E495 – E499

* Maxson S. C. 1996: Search for candidate genes with effects on an agonistic behavior, offense, in mice. *Behavioral Genetics* 26: 471 - 477

* Mayer A. D., Reisbick S., Siegel H. I. & Rosenblatt J. S. 1987: Maternal aggression in rats: Changes over pregnancy and lactation in a Sprague-Dawley strain. *Aggressive Behavior* 13: 29 - 43

* Maynard-Smith J. 1982: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.

* McMillen B. A., Da Vanzo E. A., Song A. H., Scott S. M. & Rodríguez M. E. 1989: Effects of classical and typical antipsychotic drugs on isolation-induced aggression in male mice. *European Journal of Pharmacology* 160: 149 - 153

Miczek K. A., Weerts E. M., Tornatzky W., DeBold J. F. & Vatne T. M. 1992: Alcohol and „bursts“ of aggressive behavior: ethological analysis of individual differences in rats. *Psychopharmacology* 107: 551 - 563

Miczek K. A., Maxson S. C., Fish E. W. & Faccidomo S. 2001a: Aggressive behavioural phenotypes in mice. *Behavioural Brain Research* 125: 167 - 181

Miczek K. A. & de Almeida R. M. M. 2001b: Oral drug self-administration in the home cage of mice: alcohol-heightened aggression and inhibition by the 5-HT_{1B} agonist anpirtoline. *Psychopharmacology* 157: 421 – 429

Miczek K. A., Fish E. W., DeBold J. F. & de Almeida R. M. M. 2002: Social and neural determinants of aggressive behavior: Pharmacotherapeutic targets at serotonin, dopamine and γ -aminobutyric acid systems. *Psychopharmacology* 163: 434 - 458

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 (přel. z *Doklady Akademii Nauk* – 404: 710 – 714)

Mineur Y. S., Prasol D. J., Belzung C. & Crusio W. E. 2003: Agonistic behavior and unpredictable chronic mild stress in mice. *Behavior Genetics* 33 (5): 513 – 519

Mitra R., Sundlass K., Parker K. J., Schatzberg A. F. & Lyons D. M. 2006: Social stress-related behavior affects hippocampal cell proliferation in mice. *Physiology & Behavior* 89: 123 - 127

Morgan C. & Cone R. D. 2006: Melanocortin-5 receptor deficiency in mice blocks a novel pathway influencing pheromone-induced aggression. *Behavior Genetics* 36 (2): 291 – 300

Mossman C. A. & Drickamer L. C. 1996: Odor preferences of female house mice (*Mus domesticus*) in seminatural enclosures. *Journal of Comparative Psychology* 110 (2): 131–138

Mucignat-Caretta C., Cavaggioni A. & Caretta A. 2004: Male urinary chemosignals differentially affect aggressive behavior in male mice. *Journal of Chemical Ecology* 30 (4): 777 – 791

Munclinger P. & Frynta D. 2000: Social interactions within and between distant populations of house mouse. *Folia Zoologica* 49(1):1-6

* Moshkin M. P., Gerlinskaya L. A., Morozova O., Bakhvalova V. & Evsikov V. I. 2002: Behaviour, chemosignals and endocrine functions in male mice infected with thick-bone encephalitis virus. *Psychoneuroendocrinology* 27: 603 - 608

* Moyer K. E. 1968: Kinds of aggression and their physiological basis. *Communications in Behavioral Biology* 2: 65 - 87

Mozhui K., Hamre K. M., Holmes A., Lu L. & Williams R. W. 2007: Genetic and structural analysis of the basolateral amygdala complex in BXD recombinated inbred mice. *Behavior Genetics* 37: 223 – 243

* Mugford R. A. & Nowell N. W. 1970: Pheromones and their effect on aggression in mice. *Nature* 226: 967 - 968

Najbauer J. & Leon M. 1995: Olfactory experience modulates apoptosis in the developing olfactory bulb. *Brain Research* 674: 245 – 251

* Naumov N. P. 1940: Ecology of the mound-builder mouse. *Mus musculus hortulanus*. *Works of the Institute of Evolutionary Morphology USSR* 3: 33 – 76 (v ruštině).

* Nelson R. J. & Chiavegatto S. 2001: Molecular basis of aggression. *Trends in Neuroscience* 24: 713 - 719

Nevison C. M., Barnard C. J. & Hurst J. L. 2003: The consequence of inbreeding for

modulating social relationships between competitors. *Applied Animal Behaviour Science* 81: 387 - 398

Nyberg J. M., Vekovischeva O. & Sandnabba N. K. 2003: Anxiety profiles of mice selectively bred for intermale aggression. *Behavior Genetics* 33 (5): 503 – 511

* Packer C. & Pusey A. E. 1983: Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *American Naturalist* 121: 716 - 728

Palanza P. & Parmigiani S. 1993: Infanticide in male mice: intraspecific aggression or predation? *Ethology Ecology & Evolution* 5:403-404

Palanza P., Parmigiani S. & vom Saal F. 1994a: Male urinary cues stimulate intra-sexual aggression and urine-marking in wild female mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour* 48: 245 - 247

Palanza P., Parmigiani S. & vom Saal F. S. 1994b: Maternal aggression toward infanticidal males of different social status in wild house mice (*Mus musculus domesticus*). *Aggressive Behavior* 20: 267 - 274

Palanza P., Parmigiani S. & vom Saal F. S. 1995: Urine marking and maternal aggression of wild female mice in relation to anogenital distance at birth. *Physiology & Behavior* 58 (5): 827 – 835

* Palanza P., Rodgers R. J., Ferrari P. F. & Parmigiani S. 1996: Effects of chlordiazepoxide on maternal aggression in mice depend on experience of resident and sex of intruder. *Pharmacology Biochemistry & Behavior* 54 (1): 175 – 182

Palanza P. 2001a: Animal models of anxiety and depression: How are females different? *Neuroscience & Behavioral Reviews* 25: 219 – 233

Palanza P., Gioiosa L. & Parmigiani S. 2001b: Social stress in mice: Gender differences and effects of estrous cycle and social dominance. *Physiology & Behavior* 73: 411 – 420

Palanza P., Della Seta D., Ferrari P. F. & Parmigiani S. 2005: Female competition in wild house mice depends upon timing of female/male settlement and kinship between females. VI. *Animal Behaviour* 69 (6): 1259 - 1271

Pardon M.-C., Gérardin P., Joubert C., Pérez-Diaz F. & Cohen-Salmon C. 2000: Influence of prepartum chronic ultramild stress on maternal pup care behavior in mice. *Biological Psychiatry* 47: 858 - 863

Parmigiani S. 1986: Rank order in pairs of communally nursing female mice (*Mus musculus domesticus*) and maternal aggression towards conspecific intruders of differing sex. *Aggressive Behavior* 12:377-386

Parmigiani S., Palanza P. & Brain P. F. 1989: Intraspecific maternal aggression in the house mouse (*Mus domesticus*): A counterstrategy to infanticide by male? *Ethology Ecology & Evolution* 1:341-352

* Parmigiani S., Palanza P., Mainardi M. & Mainardi D. 1990: Fear and defensive components of maternal aggression in mice. In: Brain P. F., Parmigiani S. Blanchard R. J., Mainardi D. (ed.): *Fear and defence*. Chur, Switzerland, Harwood Academic publishers. p. 109 – 126.

Parmigiani S., Palanza P. & Della Seta D. 1993: Effects of olfactory ability and experience on male intrasexual aggression in mice (*Mus domesticus* Ruddy). *Ethology Ecology & Evolution* 5: 405

Parmigiani S., Ferrari P. F. & Palanza P. 1998: An evolutionary approach to behavioral pharmacology: Using drugs to understand proximate and ultimate mechanisms of different forms of aggression in mice. *Neuroscience & Behavioral Reviews* 23: 143 – 153

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., 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

Paul L. 1986: Infanticide and maternal aggression: Synchrony of male and female reproductive strategies in mice. *Aggressive Behavior* 12:1-11

Pelikán J. 1981: Patterns of reproduction in the house mouse. *Symposia of the Zoological Society of London* 47:205-229

* Philpot B. D., Foster T. C., & Brunjes P. C. 1997: Mitral/tufted cell activity is attenuated and becomes uncoupled from respiration following naris closure. *Journal of Neurobiology* 33: 374 - 386

Pinter-Wollman N., Dayan T., Eilam D. & Kronfeld-Schor N. 2006: Can aggression be the force driving temporal separation between competing common and golden spiny mice? *Journal of Mammalogy* 87(1): 48 - 53

* Poole T. B. & Morgan H. D. R. 1975: Aggressive behavior of male mice (*Mus musculus*) towards familiar and unfamiliar opponents. *Animal Behaviour* 23: 470 - 479

* Poole T. B. & Morgan H. D. R. 1976: Social and territorial behavior of mice (*Mus musculus* L.) in small complex areas. *Animal Behaviour* 24: 476 - 480

* Ratner S. C. 1975: Animal's defenses: Fighting in predator-prey relations. In: Pliner, P., * Krames, L., Alloway, T. (eds): *Nonverbal Communication of Aggression*. New York, Plenum Press.

Rich T. J. & Hurst J. L. 1998: Scent marks as reliable signals of the competitive ability of mates. *Animal Behaviour* 56: 727 - 735

Rich T. J. & Hurst J. L. 1999: The competing countermarks hypothesis: reliable assessment of competitive ability by potential mates. *Animal Behaviour* 58: 1027 - 1037

Roberts S. C., Gosling L. M., Thornton E. A. & McClung J. 2001: Scent-marking by male mice under the risk of predation. *Behavioral Ecology* 12(6): 698 – 705

Rodríguez-Arias M., Felip C. M., Broseta I., & Miñarro J. 1999: The dopamine D₃ antagonist U-99194A maleate increases social behaviors of isolation-induced aggressive male mice. *Psychopharmacology* 144: 90 – 94

* Rodriguiz R. M., Jones B. C. & Gariépy J.-L. 1998: Biobehavioral modes of adaptation in mice selectively bred for aggression: Characterization, plasticity and malleability. In: Hahn D. (ed.): *Advancing Research on Developmental Plasticity*. NIMH, Rockville, MD.

* Ropartz P. 1968: The relation between olfactory stimulation and aggressive behavior in mice. *Animal Behaviour* 16: 97 – 100

Rosenblatt J. S., Factor E. M. & Mayer A. D. 1994: Relationship between maternal aggression and maternal care in the rat. *Aggressive Behavior* 20: 243 – 255

* Rowe F. P. & Redfern R. 1969: Aggressive behaviour in related and unrelated wild house mice (*Mus musculus* L.). *Annals of Applied Biology* 64: 425 - 431

* Russel J. A., Douglas A. J. & Ingram C. D. 2001: Brain preparations for maternity: Adaptive changes in behavioral and neuroendocrine systems during pregnancy and lactation. An overview. *Progress in Brain Research* 133: 1 - 38

Rusu A. S., König B. & Krackow S. 2004a: Pre-reproductive alliance formation in female wild house mice (*Mus domesticus*): the effects of familiarity and age disparity. *Acta Ethologica* 6: 53 – 58

Rusu A. S. & Krackow S. 2004b: Kin-preferential cooperation, dominance-dependent reproductive skew, and competition for mates in communally nesting female house mice. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 56: 298 – 305

Sánchez C. & Meier E. 1997: Behavioral profiles of SSRIs in animal models of depression, anxiety and aggression; Are they all alike? *Psychopharmacology* 129: 197 – 205

* Sandnabba N. K. 1985: Differences in the capacity of male odours to affect investigatory behaviour and different urinary marking patterns in two strains of mice, selectively bred for high and low aggressiveness. *Behavioural Processes 11*: 257 - 267

Sandnabba N. K. 1986a: Differences between two strains of mice, selectively bred for high and low aggressiveness, in the capacity of male odors to affect aggressive behavior. *Aggressive Behavior 12*:103-110

Sandnabba N. K. 1986b: Effects of selective breeding for high and low aggressiveness and of fighting experience on odor discrimination in mice. *Aggressive Behavior 12*: 359 - 366

Sandnabba N. K. 1997: The effect of blood signals on aggressive behaviour in mice. *Behavioural Processes 41*:51-56

Sandnabba N. K. & Korpela S. R. 1994: Effects of early exposure to mating on adult sexual behavior in male mice varying in their genetic disposition for aggressive behavior. *Aggressive Behavior 20*: 429 - 439

* Scott J. P. & Fredericson E. 1951: The causes of fighting in mice and rats. *Physiological Zoology 24*: 273 - 309

* Selmanoff M. K., Jumonville J. E., Maxson S. C. & Ginsburg B. E. 1975: Evidence for a Y chromosomal contribution to an aggressive phenotype in inbred mice. *Nature 253*: 529 - 530

Simeonovska D. 1994: Social interactions in encounters between male *Mus spicilegus*. *Polish Ecological Studies 20 (3-4)*: 437 - 442

Simeonovska-Nikolova D. M. 2003: Social relationships and social structure of the mound-building mouse (*Mus spicilegus*) in intraspecific cage groups. *Acta Ethologica 6*: 39 – 45

Singleton G. R., Brown P. R., Pech R. P., Jacob J., Mutze G. J. & Krebs C. J. 2005: One hundred years of eruptions of house mice in Australia – a natural biological curio. *Biological Journal of the Linnean Society 84*:617-627

Slábová M. & Frynta D., v tisku: 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*

Sluyter F., Bult A., Lynch C. B., Meeter F. & van Oortmerssen G. A. 1997: No evidence for a Y chromosomal effect on alternative behavioral strategies in mice. *Behavior Genetics* 27 (5): 477 – 482

Smith F. V., Barnard C. J. & Behnke J. M. 1996: Social odours, hormone modulation and resistance to disease in male laboratory mice, *Mus musculus*. *Animal Behaviour* 52: 141 – 153

* Sokolov V. E., Lyalyukhina S. I. & Kotenkova E. V. 1983; in: *Materialy III Vsesoyuznoi konferentsii po povedeniyu zivotnykh (Proc. III All-Union Conference on Animal Behavior)*, Moscow, vol. 11, pp. 234 – 236.

* Sokolov V. E., Kotenkova E. V. & Michailenko A. G. 1998: *Mus spicilegus*. *Mammalian Species* 592: 1 - 6

* Southern H. N. 1954: *Control of rats and mice. 3. House mice*. Oxford: Clarendon Press

* Stenseth N. C. & Lidicker W. Z. 1992: Behavior and genetic variation in natural populations. *American Zoologist* 10: 53 - 66

* St. John R. D.: Genetic analysis of tail rattling in mouse. 1973, *Nature* 241: 549 - 551

* St. John R. D. & Corning P. A. 1973: Maternal aggression in mice. *Behavioral Biology* 9: 635 - 639

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): 241 - 247

Sukhotina I. A. & Bernalov A. Y. 2000: Effects of the NMDA receptor channel blockers memantine and MRZ 2/579 on morphine withdrawal-facilitated aggression in mice.

Psychopharmacology 149: 345 – 350

* Svare B. 1990: Maternal aggression: Hormonal, genetic, and developmental determinants. In: Krasnegor N. A. & Bridges R. S. (ed.): *Mammalian Parenting*. Oxford University Press, Oxford. pp. 118 -132

* Tanapat P., Hastings N., Rydel B., Galea T. A. & Gould L. A. 2001: Exposure to fox odor inhibits cell proliferation in the hippocampus of adult rats via an adrenal hormone-dependent mechanism. *Journal of Comparative Neurology* 437: 496 – 504

Tattersall F. H., Smith R. H. & Nowell F. 1997: Experimental colonisation of contrasting habitats by house mice. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 350 - 358

Toot J., Dunphy G., Turner M. & Ely D. 2004: The SHR Y-chromosome increases testosterone and aggression, but decreases serotonin as compared to the WKY Y-chromosome in the rat model. *Behavior Genetics* 34 (5): 515 – 524

Tordjman S., Carlier M., Cohen D., Cesselin F., Bourgoin S., Colas-Linhart N., Petiet A., Perez-Diaz F., Hamon M. & Roubertoux P. L. 2003: Aggression and the three opioid families (Endorphines, Enkephalines, and Dynorphins) in mice. *Behavior Genetics* 33 (5): 529 – 536

Tornatzky W. & Miczek K. A. 1995: Alcohol, anxiolytics and social stress in rats.

Psychopharmacology 121: 135 - 144

* Trivers R. L. 1985: *Social Evolution*. Menlo Park, CA: The Benjamin/Cumming Co.

* Uhrich J. 1938: The social hierarchy in albino mice. *Journal of Comparative Psychology* 25: 373 - 413

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

- van Erp A. M. M. & Miczek K. A. 1997: Increased aggression after ethanol self-administration in male resident rats. *Psychopharmacology* 131: 287 – 295
- Vekovishcheva O. Y., Sukhotina I. A. & Zvartau É. E. 2000: Co-housing in a stable hierarchical group is not aversive for dominant and subordinate individuals. *Neuroscience & Behavioral Physiology* 30 (2): 195 – 200
- Volfová R., Munclinger P. & Frynta D. 2002: Aggression in reciprocal crosses of two subspecies of wild house mouse. *Folia Zoologica* 51(1):17-22
- * vom Saal F. S. 1985: Time-contingent change in infanticide and parental behaviour induced by ejaculation in male mice. *Physiology & Behavior* 34: 7 - 15
- * Weisz J. & Ward I. L. 1980: Plasma testosterone and progesterone titres, their male and female fetuses and neonatal offspring. *Endocrinology* 106: 306 – 316, 415 – 424, 433 - 564
- * Welch J. F. 1953: Formation of urinating posts by mice (*Mus musculus*) held under restricted conditions. *Journal of Mammalogy* 34: 503
- * Wingfield J. C., Hegner R. E, Dufty A. M. Jr. & Ball G. F. 1990: The „Challenge hypothesis“: Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist* 136: 829 - 846
- Wolff R. J. 1985: Mating behaviour and female choice: Their relation to social structure in wild caught house mice (*Mus musculus*). *Journal of Zoology, London (A)* 207:43-51
- * Yonekawa H., Moriwaki K., Gotoh O., Matushima Y., Shi L., Cho W. S., Zhen X.-L. & Tagyshira Y. 1988: Hybrid origin of Japanese mice. „*Mus musculus molossinus*“. Evidence from restriction analysis of mitochondrial DNA. *Molecular Biology & Evolution* 5: 63 - 78
- * Yu I. T., Lee S. H., Lee Y. S. & Son H. 2004: Differential effects of corticosterone and dexamethasone on hippocampal neurogenesis in vitro. *Biochemical & Biophysical Research Communications* 317: 484 – 490

Zielinski W. J. & Vandenberg J. G. 1991: Effect of intraneutrine position and social density on age of first reproduction in wild-type female house mice (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology* 105 (2): 134 - 139

Zielinski W. J. & Vandenberg J. G. 1993: Testosterone and competitive ability in male house mice, *Mus musculus*: laboratory and field studies. *Animal Behaviour* 45: 873 – 891