

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



**Ontogeneze agresivity u dvou poddruhů myši domácí  
(*Mus musculus domesticus*, *M. m. musculus*)  
v návaznosti na sklon k disperzi**

Ontogeny of aggression in two house mouse subspecies  
(*Mus musculus domesticus*, *M. m. musculus*)  
with relation to dispersal propensity

**DIPLOMOVÁ PRÁCE**

Vedoucí diplomové práce: Ing. Jana Svobodová, Ph.D.

Diplomantka: Nikola Rusová

2012

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Rusová Nikola

Aplikovaná ekologie

Název práce

**Ontogeneze agresivity u dvou poddruhů myši domácí (*Mus musculus domesticus*, *M. m. musculus*) v návaznosti na sklon k disperzi.**

Anglický název

**Ontogeny of aggression in two house mouse subspecies (*Mus musculus domesticus*, *M. m. musculus*) with relation to dispersal propensity**

---

### Cíle práce

Cílem diplomové práce bude prostudovat ontogenezi agresivity dvou poddruhů myši domácí.

### Metodika

1. Prostudovat literaturu týkající se behaviorální ekologie a populační struktury poddruhů myši domácí v kontextu hybridní zóny.
2. Na základě současného stavu poznatků predikovat vybrané parametry průběhu ontogeneze agresivity u dvou poddruhů.
3. Podílet se na realizaci pokusů, nashromážděné záznamy zpracovat a vyhodnotit.
4. Vhodně konfrontovat získané poznatky s literaturou.
5. Shrnout poznatky s důrazem na jejich implikaci v rámci studia populační struktury myši domácí a procesu dynamiky hybridní zóny.
6. Podíl na přípravě publikace z dat vzešlých v rámci předkládané DP.

### Harmonogram zpracování

Literární rešerše - červen 2011

Realizace pokusů - léto a podzim 2011

Zpracování výsledků a konfrontace s literaturou - zima 2011

Vypracování DP - jaro 2012

## Rozsah textové části

60 stran

## Klíčová slova

myš domácí, agresivita, behaviorální ekologie, populační struktura

## Doporučené zdroje informací

- Berry R.J. 1981: Biology of the house mice. London, Academic Press, 715 pp.  
Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A. et al 2001: Dispersal. Oxford University Press, 452 pp.  
Dřeje L., Vošlajerová Bímová B. & Piálek J. 2010: No postnatal maternal effect on male aggressiveness in wild-derived strains of house mice. *Aggressive Behavior* 35:1-8.  
Guénet J.-L. & Bonhomme F. 2003: Wild mice: an ever-increasing contribution to popular mammalian model. *Trends in Genetics* 19 (1):24-31.  
Hurst J. L. & Barnard C. J. 1995: Kinship and social tolerance among female and juvenile wild house mice: kin bias but not kin discrimination. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36 (5):333-342.  
Krackow S. 2003: Motivational and heritable determinants of dispersal latency in wild male house mice (*Mus musculus musculus*). *Ethology* 109:671-689.  
Krackow S. 2005: Agonistic onset during development differentiates wild house mouse males (*Mus domesticus*). *Naturwissenschaften* 92:78-81.  
Latham N. & Mason G. 2004: From house mouse to mouse house: the behavioural biology of free-living *Mus musculus* and its implications in the laboratory. *Applied Animal Behaviour Science* 86:261-289.  
Macholán M., Munclinger P., Šugerková M. et al 2007: Genetic analysis of autosomal and X-linked markers across a mouse hybrid zone. *Evolution* 61 (4):746-771.  
Piálek J., Vyskočilová M., Bímová B. et al 2008: Development of unique house mouse resources suitable for evolutionary studies of speciation. *Heredity* 99 (1):34-44, 2008.  
Rusu A. S. & Krackow S. 2005: Agonistic onset marks emotional changes and dispersal propensity in wild house mouse males (*Mus domesticus*). *Journal of Comparative Psychology* 119 (1):58-66.  
Stenseth N. C. & Lidicker Jr W. Z. 1992: *Animal Dispersal*, London, Chapman & Hall, 365 pp.

## Vedoucí práce

Svobodová Jana, Ing., Ph.D.

## Konzultant práce

Hiadlovská Zuzana, Vošlajerová Barbora

  
prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry



  
prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan fakulty

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci na téma „Ontogeneze agresivity u dvou poddruhů myši domácí (*Mus musculus domesticus*, *M. m. musculus*) v návaznosti na sklon k disperzi“ vypracovala samostatně, pod vedením Ing. Jany Svobodové, Ph.D., a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

Můj vlastní přínos v rámci diplomové práce: natáčení pokusů 15%, vyhodnocení experimentů 100%, analýza dat 100%, sepsání textu 100%.

V Praze, dne 4. 12. 2012

-----

Ráda bych touto cestou nejprve poděkovala Ing. Janě Svobodové, Ph.D. za cenné rady a zaštitění této diplomové práce na FŽP. Děkuji rovněž oběma svým konzultantkám, RNDr. Barboře Vošlajerové, Ph.D. a Mgr. Zuzaně Hiadlovské, za odborné konzultace, podnětné připomínky, vstřícnost, trpělivost a zejména čas, který mi věnovaly. Za pomoc s analytickou částí práce vděčím doc. Ing. Kateřině Berchové, Ph.D. V neposlední řadě děkuji také prof. RNDr. Miloši Macholánovi, CSc. za užitečné rady a všem svým kolegům a přátelům z oddělení populační biologie ÚBO AV ČR, v. v. i. ve Studenci za poskytnutí zázemí a všudypřítomnou dobrou náladu.

Mé největší díky patří mým nejdražším - rodině, partnerovi a přátelům.

Práce vznikla na základě finanční podpory grantů GA ČR 206/08/0640 a P506-11-1792.

## Abstrakt

Agresivita, na kterou je obvykle pohlíženo jako na důležitý sociální faktor v životě zvířete, bývá dávána do vztahu s disperzí u více agresivního a teritoriálního pohlaví (mezi savci se většinou jedná o samce). V této studii jsme se zaměřili na ontogenezi agresivity a explorační chování u samců dvou poddruhů myši domácí (*Mus musculus domesticus* a *M. m. musculus*) křížících se ve střední Evropě. Celkem bylo testováno 40 samců, vždy po 20 jedincích od jednoho ze dvou inbredních kmenů, které byly odvozeny z populací divokých myší. *M. m. domesticus* byl reprezentován kmenem STRA a *M. m. musculus* kmenem BUSNA. Samci byli chováni v režimu fraternálních párů. Vzhledem k tomu, že nástup agresivity je obecně dáván do souvislosti s pohlavní dospělostí jedince, zajímalo nás načasování a vztah obou těchto jevů. Poté byla na základě dyadického testu určena sociální pozice (dominant/subordinant) uvnitř daného páru. Následně byl s užitím tzv. open field testu zkoumán dopad této sociální pozice na explorační chování samců, čímž byla též ohodnocena jejich tendence k disperzi.

Samci obou kmenů dosáhli pohlavní dospělosti dříve, než se objevily první projevy agresivity. Nicméně byly zde rozdíly v načasování těchto událostí: samci kmene STRA pohlavně dospěli později než samci kmene BUSNA, avšak agresivními se stali dříve. Efekt sociální pozice byl zjištěn pouze u kmene STRA, kde subordinantní jedinci vykazovali výrazný sklon k exploraci. Na základě získaných dat lze konstatovat, že oba kmeny (potažmo i oba poddruhy) se od sebe liší v investování do ontogenetického procesu, a to v souladu s rozdílnou mírou agresivity mezi poddruhy. Pro samce poddruhu *M. m. domesticus* je patrně výhodné investovat do tělesného růstu spíše než do pohlavního dospívání, neboť tato strategie mu umožňuje ustát dřívější nápor agresivních střetnutí. Zdá se tedy, že agresivita hraje odlišnou roli v utváření sociální hierarchie obou poddruhů a ovlivňuje explorační chování a disperzní profil.

**Klíčová slova:** myš domácí, agresivita, sociální struktura, teritorialita, disperze, *Mus musculus domesticus*, *Mus musculus musculus*.

## Abstract

Aggression is traditionally viewed as an important social factor in an animal's life, potentially inducing dispersal of more aggressive and territorial sex (mostly males in mammals). In this study we were focused on the ontogeny of aggression and exploration in males of two house mouse subspecies hybridizing in central Europe (*Mus musculus domesticus* and *M. m. musculus*). In total, 40 males of two wild-derived inbred strains were tested (20 males per strain). *M. m. domesticus* was represented by the strain STRA and *M. m. musculus* by BUSNA, respectively. Males were raised in fraternal pairs. Since onset of aggression is traditionally considered to be bound to onset of sexual maturity, we examined timing and relation of both phenomena. After that the social rank (dominant/subordinate) among the brothers was determined by using the results of dyadic tests. Then the impact of social rank on a male's exploration was evaluated using the open field test. By this means the tendency to disperse was assessed.

Males of both strains reached sexual maturity before first signs of aggression appeared. However, there were differences in the timing of these events: while STRA males reached maturity later than BUSNA males, they became aggressive earlier. The effect of social rank was revealed in the STRA males only, with subordinate brothers being significantly more prone to exploration. Based on these data, I conclude that both strains (and, by implication, both subspecies) differ in the investment to the ontogenetic processes, in accordance with differences in the level of aggression between the subspecies. For a *domesticus* male it may be advantageous to invest in body growth rather than in sexual maturity. This strategy then enables him to sustain an earlier onset of aggressive encounters. Aggression seems to play a different role in shaping societies of the two subspecies by affecting their exploration behavioural and dispersal profiles.

**Key words:** house mouse, aggression, social structure, territoriality, dispersal, *Mus musculus domesticus*, *Mus musculus musculus*.

# Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>9</b>
1. 1 Myš domácí jako modelový organismus.....	10
1. 2 Hybridní zóna myší domácích.....	12
1. 3 Sociální struktura myší domácích .....	15
1. 4 Agresivita a disperze u myší domácích .....	16
<b>2. Cíle práce .....</b>	<b>20</b>
<b>3. Metodika .....</b>	<b>21</b>
3. 1 Pokusná zvířata.....	21
3. 2 Realizované experimenty .....	22
3. 2. 1 Nástup pohlavní dospělosti.....	22
3. 2. 2 Nástup agresivity .....	23
3. 2. 3 Dyadická interakce .....	24
3. 2. 4 Explorace - otevřená aréna .....	26
3. 3 Analýza dat.....	28
<b>4. Výsledky.....</b>	<b>29</b>
4. 1 Nástup pohlavní dospělosti a nástup agresivity .....	29
4. 2 Dyadická interakce a explorace - otevřená aréna.....	31
<b>5. Diskuze .....</b>	<b>33</b>
<b>6. Závěr.....</b>	<b>39</b>
<b>7. Literatura.....</b>	<b>41</b>
<b>Přílohy .....</b>	<b>57</b>



# 1. Úvod

Agresivita zahrnuje velké množství vzorců chování, které se uplatňují v mnoha situacích a slouží tak rozličným funkcím (Wilson, 1980). Podstatná je především její role v sociálním kontextu, kdy bezprostředně ovlivňuje sociální strukturu a hierarchii živočišných skupin, čímž následně utváří jejich složení (Clobert et al., 2001; Bullock et al., 2002; Townsend et al., 2008).

Disperze, která je v některém stupni životního cyklu charakteristická pro většinu biologických druhů, má interdisciplinární charakter a bývá označována jako "tmel" spojující ekologii, populační genetiku, etologii a evoluci (Gaines et McClenaghan, 1980; Stenseth et Lidicker, 1992). Jedním z hlavních účinků disperze je tok genů, který zapříčiňuje změny v genetické struktuře populací (Endler, 1977; Wade, 2002).

U myší domácích, jejichž život je determinován převážně agresivní interakcí, existují pádné předpoklady, že jsou oba tyto jevy, agresivita a disperze, propojeny. Disperze (emigrace, přesun, imigrace) drobných savců probíhá na pozadí sociální interakce, která bývá považována za její hybnou sílu, zdroj motivace (Brandt, 1992). Zejména pak v otázce hybridní zóny myší domácích, která je udržována dynamickou rovnováhou mezi disperzí a selekcí (viz dále), je znalost těchto dvou fenoménů a jejich vzájemného vztahu klíčová, neboť nám umožňuje pochopení procesu vzniku druhů (speciace) a fungování izolačních bariér (Hewitt, 1988).

Téma agresivity je dnes rozpracováno dosti široce, většina studií je však realizována na laboratorních myších, jen málokteré se soustředí na divoké jedince. Studium disperze, které je časově a logisticky dosti náročné, je podstatně obtížnější, o čemž svědčí proporcionálně menší počet prací s ním souvisejících. Zachytit zvíře po čas přesunu v krajině je téměř nemožné, nezbyvá nám tedy, než se zaměřit na okamžik, kdy daný jedinec emigruje či imigruje. V této práci, která je dílčí součástí projektu Populační struktura, disperze a explorační chování v zóně sekundárního kontaktu myší domácích (P506-11-1792), jsme se rozhodli právě pro studium vzájemného propojení agresivity, sociálního systému a emigrační fáze disperze.

## 1. 1 Myš domácí jako modelový organismus

Rod *Mus* (Rodentia; Muridae), zejména pak myš domácí *Mus musculus* (sensu lato), poskytuje mnoho výhod, které z ní činí perfektní modelový organismus pro studium biologické evoluce (Auffray et al., 1990; Guénet et Bonhomme, 2003). Chov myši domácích není náročný, jedinci se rozmnožují v průběhu celého roku s krátkým generačním obdobím (10 - 12 týdnů) (Guénet et Bonhomme, 2003). Samice, které lze optimálně připouštět již ve věku 55 dní, jsou schopny rodit potomky každých 18 - 22 dní (s ohledem na jednotlivé kmeny). Myši domácí je též možno dlouhodobě a bez problému chovat v párech (Lawlor, 1994; Silver, 1995). Oproti jiným druhům je příbuzenské křížení (inbreeding) dobře tolerováno a mnoho inbredních kmenů bylo vytvořeno již v minulém století (Lawlor, 1994; Guénet et Bonhomme, 2003). V neposlední řadě je také známa sekvence celého myšního genomu (Mouse Genome Sequencing Consortium, 2002), existují i podrobné genetické mapy a rozsáhlé genové databáze pro mnoho druhů (Macholán et al., 2007a).

Zejména díky vysokému stupni vývojové flexibility a přizpůsobivosti, dále pak díky velké rozmanitosti zbarvení, které myši obecně vykazují (Latham et Mason, 2004), se systematické třídění myších taxonů stalo po dlouhou dobu předmětem mnoha studií a diskusí. Až rozvoj biochemických a molekulárních metod, který nastal v posledních několika desetiletích, přinesl výraznější objasnění komplikovaných vztahů mezi jednotlivými taxony (Prager et al., 1998; Auffray et Britton-Davidian, 2012). Rod *Mus* je reprezentován čtyřmi podrody: *Coelomys*, *Pyromys*, *Nannomys* a *Mus* (Příloha č. 1) (Marshall, 1977; Guénet et Bonhomme, 2003; Berry et Scriven, 2005), které v současnosti zahrnují celkem 41 druhů (Auffray et Britton-Davidian, 2012).

V Evropě se vyskytuje pouze podrod *Mus*, konkrétně skupina druhu *M. musculus* SG (Auffray et Britton-Davidian, 2012), jenž je zde zastoupena hned několika druhy. Mezi volně žijící, na člověku nezávislé (exoantropní) druhy patří: *M. spretus* Lataste, 1883, *M. spicilegus* Petényi, 1882, *M. macedonicus* Petrov & Ružic, 1983 a *M. cypriacus* Cucchi, Orth, Auffray, Renaud, Fabre, Catalan, Hadjisterkotis, Bonhomme and Vigne, 2006 (Příloha č. 2). *M. spretus* obývá Pyrenejský poloostrov a Baleárské ostrovy, jižní část Francie a Severní Afriku

(Maroko, Alžírsko, Tunisko, Libye). Areál druhu *M. spicilegus* se rozprostírá od severovýchodu Rakouska, přes jižní část Slovenska, Maďarsko, Rumunsko, Bulharsko, Moldávii, Srbsko a Černou Horu, po jižní část Ukrajiny (Boursot et al., 1993; Sage et al., 1993; Berry et Scriven, 2005; Auffray et Britton-Davidian, 2012). Některé studie prokázaly jeho rozšíření i do Albánie a Řecka (Macholán et Vohralík, 1997; Macholán et al., 2007b; Mitsainas et al., 2009). *M. macedonicus* se vyskytuje od Balkánu po Gruzii, v severozápadní části Iránu, Sýrii, Libanonu a Izraeli (Sage et al., 1993; Auffray et Britton-Davidian, 2012). Tento druh byl dříve popsán též na Kypru (Boursot et al., 1993), ukázalo se avšak, že byl zaměňován s druhem *M. cypriacus*, kyperským endemitem, který byl objeven zcela nedávno (Cucchi et al., 2006; Macholán et al., 2007b, 2008b).

Mezi synantropní zástupce pak spadá druh *M. musculus*, ke kterému patří několik poddruhů, především *M. m. domesticus* Schwarz and Schwarz, 1943, *M. m. musculus* Linnaeus, 1758, *M. m. castaneus* Waterhouse, 1843, *M. m. gentilulus* Thomas, 1919 a *M. m. molossinus* (Schwarz and Schwarz, 1843; Marshall, 1981). Rozsáhlý areál poddruhu *M. m. castaneus* zahrnuje centrální a jihovýchodní Asii (Berry et Scriven, 2005; Auffray et Britton-Davidian, 2012). *M. m. gentilulus*, linie značně odlišná svou mitochondriální DNA, byla nalezena podél jihovýchodního pobřeží Arábie po Omán a také na Madagaskaru (Harrison, 1970; Prager et al., 1998; Duplantier et al., 2002). *M. m. molossinus*, poddruh vzniklý hybridizací mezi *M. m. musculus* a *M. m. castaneus*, žije převážně v Japonsku (Yonekawa et al., 1988, 2012). Zbývajícím dvěma poddruhům, *M. m. domesticus* a *M. m. musculus*, se budu dále věnovat podrobněji, neboť stojí v popředí zájmu mé práce.

Západní Evropa, Afrika, Střední Východ až po jihozápadní Irán, to vše jsou oblasti, kde *M. m. domesticus* našel svůj domov. Skrze pasivní transport se následně rozšířil také do Severní a Jižní Ameriky, Austrálie a na ostrovy Oceánie. Areál *M. m. musculus* se táhne od střední a severní Evropy po severovýchodní Asii (Boursot et al., 1993; Sage et al., 1993; Auffray et Britton-Davidian, 2012). Přesto, že jsou tyto poddruhy úzce vázány na člověka, vyskytují se i druhotně nekomenzální, ferální populace, které žijí trvale ve volné přírodě mimo lidská obydlí (Breakey, 1963; DeLong, 1967; Newsome, 1969; Berry, 1981). Typičtí zástupci obou poddruhů jsou snadno k rozeznání již napohled, neboť se morfologicky dosti odlišují. *M. m. domesticus* má obvykle šedivé břicho i hřbet, jenž může být mírně tmavší, bez

zjevného přechodu na bocích. Celkově je tmavší, spíše šedivý. Jedinci tohoto poddruhu dosahují větších rozměrů, jsou povětšinou těžší a mají v poměru k tělu delší ocas s vícero ocasními kroužky než jedinci poddruhu *M. m. musculus* (Příloha č. 3). *M. m. musculus* má světlé (bílé, smetanové, krémové) břicho, na bocích zřetelné rozhraní mezi světlou břišní a hnědou hřbetní částí těla. Celkové zbarvení je světlejší, spíše hnědé (Příloha č. 4) (Sage, 1981; van Zegeren et van Oortmerssen, 1981; Boursot et al., 1993). Zásadní a v kontextu této práce patrně nejdůležitější rozdíl spočívá v typu chování obou poddruhů. Podruh *M. m. domesticus*, zejména samci, vykazuje vyšší míru agresivity než *M. m. musculus*, a to jak v přímé dyadické interakci, kdy se jedinci setkávají v neutrálním prostředí, tak při samotné manipulaci s nimi. Agresivnější samci *M. m. domesticus* v soubojích vítězí nad méně agresivními a submisivními samci *M. m. musculus* (Hunt et Selander, 1973; Thuesen, 1977; van Zegeren et van Oortmerssen, 1981; Munclinger et Frynta, 2000; Frynta et al., 2005; Ďureje et al., 2011).

Otázka taxonomické úrovně u těchto komenzálních poddruhů je obzvláště problematická a ani v současnosti v ní nepanuje jednoznačná shoda (Berry et Bronson, 1992; Prager et al., 1998; Berry et Scriven, 2005). Někteří autoři na ně pohlížejí jako na samostatné druhy (např. Marshall et Sage, 1981; Sage, 1981; Sage et al., 1986, 1993; Prager et al., 1997, 1998; Berry et Scriven, 2005), zatímco jiní je označují jako poddruhy (např. Auffray et al., 1990; Auffray et Britton-Davidian, 1992, 2012; Boursot et al., 1993; Din et al., 1996; Guénet et Bonhomme, 2003; Tucker et al., 2005). Já se ve své práci přidržím poddruhového pojetí, neboť četné studie ukazují, že tyto taxony nejsou zcela reprodukčně izolovány, v oblastech sekundárního kontaktu tak dochází k výměně genetického materiálu, a to v rozsahu od omezené introgrese po kompletní mísení s následnou produkcí fertilního potomstva (viz následující kapitulu) (Guénet et Bonhomme, 2003).

## 1. 2 Hybridní zóna myší domácích

Hybridní zóny (HZ) poskytují ideální příležitost k získávání poznatků o evolučních změnách probíhajících v dlouhodobém časovém horizontu. Tyto přírodní

laboratoře slouží ke studiu vzniku a fungování reprodukčních bariér, tedy mechanismů bránících volnému toku genů (Hewitt, 1988; Barton et Hewitt, 1989). Zjednodušeně lze HZ definovat jako oblasti, ve kterých se geneticky odlišné populace setkávají, kříží se a vytvářejí hybridní potomstvo (Barton et Hewitt, 1985; Hewitt, 1988). HZ, které jsou povětšinou jen několik stovek metrů široké, avšak i stovky kilometrů dlouhé, nacházíme u všech větších skupin vyšších organismů (Barton et Hewitt, 1985, 1989).

Mezi nejlépe prostudované patří HZ myši domácích v Evropě (Příloha č. 5). V místech, kde došlo k druhotnému kontaktu dvou poddruhů *M. m. domesticus* a *M. m. musculus*, se utvořila více než 2500 km dlouhá a přibližně 20 km široká HZ. Tato sekundární HZ prochází Jutským poloostrovem, dále střední Evropou, Balkánským poloostrovem až k pobřeží Černého moře (Boursot et al., 1993; Sage et al., 1993; Macholán et al., 2003). Nedávná studie, která proběhla na území Norska, naznačuje možné rozšíření této zóny do značné části Skandinávie (Jones et al., 2010). Díky několika studiím z 90. let minulého století byla potvrzena přítomnost HZ také na území ČR, kde protíná její nejzápadnější výběžek (Macholán et Zima, 1994; Lazarová, 1999). Toto zjištění vedlo k mnoha vědeckým projektům zkoumajícím behaviorální, imunologické a evoluční procesy v této části HZ (např. Munclinger et Frynta, 2000; Munclinger et al., 2002; Božíková et al., 2005; Macholán et al., 2007a; Vošlajerová Bímová et al., 2011; Ďureje et al., 2011).

HZ myši domácích se řadí mezi tzv. tenzní zóny (Key, 1968; Barton et Hewitt, 1985; Hewitt, 1988; Barton et Hewitt, 1989; Arnold, 1997), jejichž stabilita je udržována dynamickou rovnováhou mezi dvěma protichůdnými mechanismy, disperzí jedinců dovnitř zóny, která má za následek její rozšiřování, a selekcí proti hybridům, která zónu naopak zužuje. Hybridizací (a následnou rekombinací) dochází k narušení koadaptovaných genů, které se postupem času utvořily v rodičovském genomu, což může vést ke snížení fitness hybridního potomstva. Selektivně znevýhodnění jedinci pak vykazují sníženou životaschopnost či sníženou fertilitu (Barton et Hewitt, 1985). Naše poznatky o myši domácí jsou v rámci této problematiky překvapivě omezené. Potencionálním zdrojem snížené životaschopnosti hybridních jedinců může být jejich náchylnost k parazitům či vývojová nestabilita (developmental instability), za jejíž indikátor je považována flukтуаční asymetrie (Baird et Macholán, 2012). Studie, které probíhaly na

hybridních populacích v Německu a Dánsku, prokázaly vyšší míru parazitace (Sage et al., 1986; Mouliá et al., 1991, 1993), zatímco nedávná a rozsáhlejší studie z bavorsko-české oblasti poukázala nejen na fakt, že tento trend není pro všechny transekty konstantní, ale že míra zatížení hybridů se snižuje (Baird et al., 2012). Studie zaměřené na vývojovou nestabilitu uvádějí nižší (Alibert et al., 1994; Mikula et al., 2010) ale i vyšší flukтуаční asymetrii (Mikula et Macholán, 2008). Efekt hybridizace na vývojovou nestabilitu se tedy pravděpodobně znak od znaku liší (Mikula et al., 2010). Snaha zmapovat geny zodpovědné za sterilitu hybridů je do značné míry úspěšná, avšak reprodukční izolovanost je tak komplexním a složitým jevem, že některé z těchto genů pravděpodobně představují spíše její důsledek než příčinu (Forejt et Iványi, 1974; Forejt, 1996). Aktuální studie, opět z bavorsko-české oblasti, předložila výsledky svědčící o sníženém počtu i pohyblivosti spermií hybridních samců (Albrechtová et al., 2012). Zdá se tedy, že selekce proti hybridům se projevuje spíše sníženou fertilitou nežli sníženou životaschopností (Baird et Macholán, 2012).

Pro HZ myší domácích je také charakteristická asymetrická introgrese některých genů, zejména na pohlavních chromozomech (Hunt et Selander, 1973; Vanlerberghe et al., 1988b). Velmi zajímavé poznatky přinesly studie týkající se chromozomu Y. Zatímco v Dánsku (Vanlerberghe et al., 1986; Dod et al., 2005), Bulharsku (Vanlerberghe et al., 1988a) a severním Německu (Prager et al., 1997) byla zaznamenána omezená, až prakticky nulová introgrese chromozomu Y, v západní části našeho území a v jihovýchodní části Německa je situace značně odlišná. Studie napříč Českou a Slovenskou republikou odhalila, že tento chromozom typu *musculus* se postupně rozšířil do populací poddruhu *M. m. domesticus* (Munclinger et al., 2002). Tuto výraznou míru introgrese Y chromozomu typu *musculus* potvrdila také pozdější a obsáhlejší studie z bavorsko-českého transektu (Macholán et al., 2008a). Jednou z možných hypotéz, které by asymetrickou introgresi mohly vysvětlit, je rozličná míra agresivity u obou poddruhů (viz kapitulu 1. 1). U myší, stejně jako u většiny savců, je agresivita faktorem, který značným způsobem utváří sociální strukturu uvnitř dané populace (viz kapitulu 1. 3). Agresivnější samci poddruhu *M. m. domesticus* by tedy měli být dominantnější a následně i reprodukčně úspěšnější. To by však logicky vedlo k opačnému jevu, tedy k introgresi chromozomu Y typu *domesticus* do oblastí rozšíření *M. m. musculus*.

Jako další možné vysvětlení se nabízí fakt, že populace *M. m. musculus* vykazují stálou asortativní sexuální preferenci. Zjednodušeně řečeno, jedinci (překvapivě spíše samci) poddruhu *M. m. musculus* jsou “vybíravější“ a upřednostňují při páření partnera stejného poddruhu (Christophe et Baudoine, 1998; Smajda et al., 2004; Ganem et al., 2008; Bímová et al., 2009; Vošlajerová Bímová et al., 2011). Právě dominance *M. m. domesticus* mohla přispět k silnějšímu selekčnímu tlaku na *M. m. musculus* a k posílení snahy vyhnout se nekompatibilnímu páření (Smajda et al., 2004). Potvrzení či naopak vyvrácení těchto teorií si žádá komplexní přístup k dané problematice spočívající zejména v propojení genetických a behaviorálních studií.

### 1.3 Sociální struktura myší domácích

Populace myší domácích na určité lokalitě bývá obvykle rozdělena v menší subpopulace, které jsou obecně označovány jako demy. V této skupině jsou zastoupeni jedinci obou pohlavní, vždy alespoň po jednom zástupci v reprodukčně aktivním věku. Dem se však většinou skládá z více dospělých zvířat (1 - 3 samci, 2 - 5 samic), několika mladých, nedospělých jedinců a mlád'at (Reimer et Petras, 1967; Berry et Jakobson, 1974; Bronson, 1979; Singleton, 1983). Počet myší v demu a míra jejich vzájemné příbuznosti je ovlivněna především zakládajícími členy demu, reprodukcí uvnitř demu, následnou disperzí těchto jedinců, dále pak počtem a příbuzností jedinců, kteří jsou do demu úspěšně přijati (Barnard et al., 1991).

Uvnitř této reprodukční jednotky se utváří sociální hierarchie (Crowcroft, 1955). Každý jedinec zde zastává určitou pozici, od které se pak odvíjí jeho možnost přístupu k jednotlivým zdrojům (např. potravě či samicím) (Barnard et al., 1991). Uspořádání uvnitř demu je velmi flexibilní, odráží se v něm mnoho aspektů, zejména pak minulé i přítomné podmínky prostředí, obvykle však dem zahrnuje jednoho dominantního samce a několik podřízených, subordinovaných samců (Brown, 1953; Crowcroft, 1955; Bronson, 1979). Sociální struktura se utváří i mezi samicemi, avšak není tak zřejmá jako mezi samci, neboť dominantní samice je vůči podřízeným samicím podstatně tolerantnější (Singleton et Hay, 1983; Hurst, 1987).

Dominantním samcem se stává ten nejsilnější, vítěz bojů s jinými samci (Brown, 1953; Crowcroft, 1955; Reimer et Petras, 1967; Bronson, 1979). S vůdčím postavením je pravděpodobně spojena i vysoká reprodukční úspěšnost. Některé studie naznačují, že dominantní samec je otcem převážné většiny mláďat (DeFries et McClearn, 1970; Lidicker, 1976; Bronson, 1979; Singleton, 1983; Wolff, 1985). Dosažení sociální dominance ovlivňuje mnoho faktorů. Náhodné události, jako je například pořadí příchodu do vhodné lokality, nemají patrně tak podstatný význam jako faktory zděděné geneticky či determinované předchozí sociální zkušeností (Oakeshott, 1974).

Dominantní samec, hlavní ochránce demu, agresivně napadá cizí jedince a odhání je pryč od hranic teritoria, které odhodlaně střeží (Crowcroft, 1955; Gray et al., 2000). Samci demonstrují svou dominanci a rozsah svého teritoria zanecháváním močových stop v bráněné oblasti. Moč obsahuje pachové podněty, které informují o postavení daného samce v demu, aniž by muselo dojít k přímému fyzickému kontaktu (Hurst, 1989, 1990). Značkování a přeznačkování jednotlivých pachových stop v teritoriu je pro dominantního samce na jedné straně dosti náročné, na druhé straně však velmi časově i energeticky výhodné, neboť většinu soupeřů odradí dříve, než k boji opravdu dojde (Gosling et McKay, 1990; Hurst, 1990). S teritorií samců je úzce spjat prostor, ve kterém se vyskytují samice. Ty se však mohou mezi demy pohybovat podstatně volněji, dokonce i v přítomnosti dominantního samce (Baker, 1981; Singleton et Hay, 1983). Samice se mohou též podílet na obraně teritoria spolu se samci, bez nich však nejsou schopny ustanovit dem a hájit jej (Reimer et Petras, 1967; Singleton et Hay, 1983).

#### **1.4 Agresivita a disperze u myší domácích**

Agresivní chování u myší domácích tedy slouží povětšinou k získání a obhajobě teritoria, sociálního postavení a životně důležitých zdrojů jako je například potrava, útočiště či sexuální partneři (Poole et Morgan, 1976; Brain et Parmigiani, 1990; Benus et al., 1991). V konkrétních situacích může agresivita nabývat rozličných podob, od ritualizovaných náznaků a výhružek (van Zegeren, 1980) po



přímé potyčky (Rowe et al., 1963; Newsome, 1969; Van Loo et al., 2001, 2003) s možnými fatálními následky (van Zegeren et van Oortmerssen, 1981).

K nejvýznačnějším projevům agresivity u myši patří bezpochyby útočné kousnutí (attack bite), které bývá zaměřeno především na záda či boky oponenta. Tomuto přímému aktu většinou předchází postranní výhrůžky (sideways threat, offensive sideways posture), kdy útočník, často s naježenými chlupy, natáčí své tělo tak, aby mohl k oponentovi přistoupit z boku (Grant et Mackintosh, 1963; Mackintosh, 1981; Miczek et al., 2001). Chřestění ocasem (tail rattle), tedy prudké a zřetelné chvění ocasu, se obvykle objevuje krátce před a v průběhu útočného náporu. Tento signál hrozby odráží stav vysokého vzrušení a převážně jej užívají dominantní jedinci (Mackintosh, 1981; Miczek et al., 2001). Běžnou součástí agresivního střetnutí bývá také agresivní čištění (aggressive groom), kdy se ofenzivnější jedinec dotýká oponenta tlamou, olizuje mu srst a pomocí zubů ho za ní tahá, příležitostně používá rovněž přední končetiny (Grant et Mackintosh, 1963; Mackintosh, 1981). Nejzřetelnější reakcí méně ofenzivního jedince je ústupný úskok, který velmi často nabývá na intenzitě a mění se v útěk (flight, flee). Při úprku pak bývá pronásledován oponentem, který jej nahání (chasing). Je-li pronásledovaný jedinec zahrán do úzkých, zaujímá defenzivní vzpřímený postoj (defensive upright posture), kdy se postaví na zadní nohy a horní část trupu natáčí směrem k agresivnímu oponentovi. Jedinci, kteří jsou útokům vystaveni často, vykazují submisivní poraženecký postoj (submissive upright posture), typický úplnou strnulostí těla, nehybnými předními končetinami, zakloněnou hlavou a staženými ušima (Grant et Mackintosh, 1963; van Zegeren, 1980; Mackintosh, 1981; Miczek et al., 2001) (pro vizuální znázornění některých těchto behaviorálních prvků viz metodiku v kapitole 3. 2. 3).

Tyto příklady ofenzivních i defenzivních prvků agresivního chování se uplatňují v řadě sociálních konfliktů, které lze schematizovat do tří základních typů. Jak již bylo uvedeno, agresivita mezi samci (intermale aggression) souvisí zejména s ustanovením sociální hierarchie v demu, teritoriální agresivita (territorial aggression) pak s obranou území demu, na níž se podílejí samci spolu se samicemi. Specifické agresivní jednání, kdy jeden z rodičů ochraňuje napadané hnízdo či mláďata, je typické zejména pro samice (maternal aggression) a nejintenzivnější úroveň dosahuje během březosti a laktačního období (Brain et Al-Maliki, 1979; Singleton et Hay, 1983; Miczek et al., 2001).

Stupeň agresivity je specifický pro každý druh (resp. poddruh) a může se různit i mezi jednotlivými populacemi i laboratorními kmeny (Brain et Parmigiani, 1990; Sluyter et al., 1996b). Faktory, které ovlivňují míru agresivity, jsou v zásadě buď genetické, nebo negenetické povahy. Mnohé genetické studie na inbredních či cíleně selektovaných kmenech poukázaly na dědičnost agresivního chování. Bylo popsáno již několik lokusů na autozomech a pohlavních chromozomech, které utvářejí genetické pozadí ovlivňující agresivitu (Sluyter et al., 1994; Brodtkin et al., 2002; Roubertoux et al., 2005). Výslednou úroveň agresivity také spoluurčuje několik negenetických činitelů, například prenatalní a postnatalní efekt matky (Sluyter, 1995, 1996a) či sociální prostředí, ve kterém se jedinec nachází po odstavení (Brain et Parmigiani, 1990; Van Loo et al., 2001). Významnou roli též hrají předchozí sociální zkušenosti, ze kterých jedinec čerpá v průběhu celého života. Zkušenost, jakou je vítězství v přímém souboji, posiluje agresivitu, zatímco prohra naopak agresivitu snižuje a poražený jedinec se stává submisivním (Brain et Parmigiani, 1990; Sandnabba, 1997). Důležitost sociální interakce a zkušenosti se odráží i ve faktu, že izolovaní jedinci vykazují vyšší míru agresivity, než jedinci žijící ve skupině (Lagerspetz et Lagerspetz, 1971; Brain et Al-Maliki, 1979). Aktuální úroveň agresivity u samců stanovuje také jejich RHP (recourse holding potential - potenciál udržet si zdroje) (Parker, 1974). Ten se odvíjí převážně od motivace samce k boji, na níž má vliv zejména počet a zdatnost jeho konkurentů, vlastnictví teritoria (Van Loo et al., 2001) či množství a dostupnost zdrojů, které je možné chránit (Bartoš et al., 1994; Hayashi et Tomihara, 2000).

Agresivita a teritorialita úzce souvisí s disperzí, procesem, který bývá definován jako jednosměrný pohyb, kdy jedinec odchází ze svého domovského okrsku a již se nevrací. V rámci disperze jsou obvykle rozeznávány tři fáze: odchod (emigrace), cestování (přesun) a příchod (imigrace) do nového, volného nebo cizího okrsku (Lidicker et Stenseth, 1992). Stejně jako u většiny savců i u myší domácích jsou samci těmi, kteří dispergují více (Greenwood, 1980). Individuální rozhodnutí zůstat či dispergovat je ovlivněno zejména environmentálními a sociálními podmínkami (Bekoff, 1977; Greenwood, 1980; Bowler et Benton, 2005; Pocock et al., 2005).

Chování ostatních členů demu hraje důležitou roli zvláště v případě “nedobrovolné“ disperze, kdy jedinec podléhá sociálnímu tlaku a opouští rodný dem

(Crowcroft, 1955; Sandnabba, 1997; Brandt, 1992). Takto emigrují převážně pohlavně dospělí samci, kteří neobstáli v kompetici a v rámci sociální hierarchie tak zaujali subordinantní pozici (Lidicker, 1976; Gerlach, 1990, 1996). V některých případech se dokonce zdá, že mladí jedinci sami podněcují agonistickou interakci s držitelem teritoria, aby prověřili svůj potenciál stát se dominantním samcem a moci se tak rozmnožovat přímo ve svém rodném demu. Při neúspěchu však musejí čelit značné sociální intoleranci, která je nutí setrvávat v periferní části demu nebo z něj dokonce odejít (Singleton et Hay, 1983; Gerlach, 1996). Obdobné načasování agonistických projevů a tíhnutí k disperzi naznačuje, že obě tyto tendence chování mohou být součástí komplexního behaviorálního syndromu (Krackow, 2005). Dominantní jedinec, který spoléhá sám na sebe, se tak může rozhodovat, zda dispergovat, mnohem volněji, bez ohledu na sociální tlak (Sandnabba, 1997). V souladu s touto hypotézou “dobrovolné“ disperze, která není dosud příliš prostudována, je například teorie tzv. coping styles, která agresivnějším myším připisuje proaktivní styl a neagresivním myším reaktivní styl chování. V rámci této strategie se agresivnější jedinci v behaviorálních testech chovají aktivněji, zatímco neagresivní jedinci reagují nižší pohyblivostí, tedy pasivněji (Benus et al., 1991; Koolhaas et al., 1999).

Opuštění rodného demu, kdy jedinec vstupuje do neznámé oblasti a prozkoumává ji, představuje kritické období (Errington, 1946). Jako obtížný a téměř nezdolný úkol se též jeví vniknutí samce do již existujícího cizího demu, neboť i zde dochází k častým sociálním konfliktům (Oakeshott, 1974; Lidicker, 1976). Všechny tyto události způsobují zvýšenou úmrtnost během disperse, což potvrzuje i nízký počet úspěšných imigrací oproti vysokému počtu emigrací pozorovaných u myší domácích (Rowe et al., 1963; Berry et al., 1982; Gerlach, 1990). Na druhou stranu přežití a zdárný vstup do doposud neznámého demu nebo založení demu nového přináší samci mnoho výhod, jakými jsou například rychlejší dosažení reprodukční zralosti a nalezení vhodných partnerů k páření, které zvyšují jeho fitness (Lidicker et Stenseth, 1992).

## 2. Cíle práce

1. Určit den nástupu pohlavní dospělosti a den nástupu agresivity u každého jedince. Na základě vzájemného vztahu obou těchto aspektů vyvodit a popsat strategii vlastní oběma kmenům (STRA a BUSNA) a následně je porovnat.

Obecný předpoklad se zakládá na faktu, že nástup agresivity je podmíněný hormonálně, tudíž závislý na pohlavní dospělosti jedince (např. Grier et Burk, 1992). Oba kmeny by tedy měly nejprve pohlavně dospět, až poté by se měly objevit první agonistické projevy.

Poddruh *M. m. domesticus*, který je zde reprezentován kmenem STRA, vykazuje vyšší míru agresivity. Pro jedince tohoto kmene by agresivita měla představovat tak významný fenotyp, že do něho budou investovat prvotně. Předpokládám tedy, že pohlavní dospělost i agresivita u kmene STRA nastoupí dříve než u kmene BUSNA.

2. S použitím dyadického testu agresivity určit sociální hierarchii uvnitř fraternálního páru, pomocí exploračního testu ohodnotit explorační aktivitu jedinců. Na základě vzájemného vztahu obou těchto aspektů vyhodnotit, který z jedinců, subordinantní či dominantní, má větší sklon k exploraci.

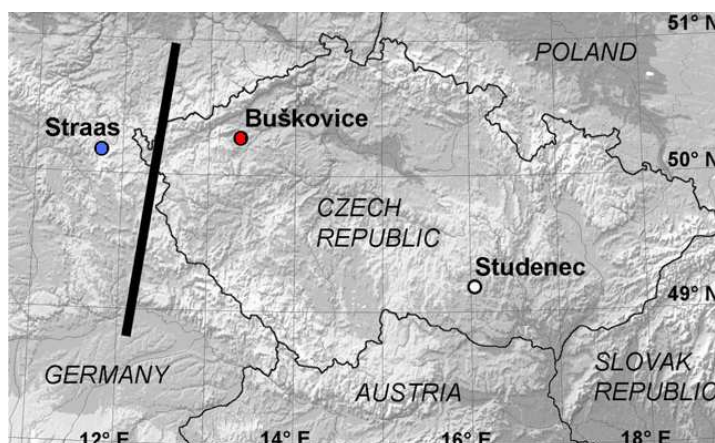
Předpoklady mohou být formulovány prostřednictvím dvou alternativních hypotéz:

- a) disperze u myší je spíše “nedobrovolná“, tj. subordinantní jedinec opouští rodný dom, aby unikl sociálnímu tlaku, tedy méně agresivní jedinec je odhodlanější k exploraci;
- b) disperze u myší je spíše “dobrovolná“, tj. dominantní jedinec, který nepodléhá sociálnímu tlaku, je aktivnější, odvážnější, tedy agresivnější jedinec je odhodlanější k exploraci.

### 3. Metodika

#### 3.1 Pokusná zvířata

V rámci této behaviorální studie byly použity dva inbrední kmeny STRA a BUSNA, které zde reprezentují oba myší poddruhy. Kmen STRA (“Straas Aggressive”) pochází z populace divokých myší poddruhu *M. m. domesticus* odchycených v září 2000 v bavorské vsi Straas. Kmen BUSNA (“Buškovice Non-Aggressive”) pochází z populace divokých myší poddruhu *M. m. musculus* odchycených v říjnu 2000 v západočeské vsi Buškovice (Piálek et al., 2008). Tyto kmeny byly odvozeny a nadále jsou udržovány v chovech Ústavu biologie obratlovců AV ČR, v. v. i. ve Studenci (Obr. č. 1).



**Obr. č. 1:** Straas a Buškovice, lokality odchyty divokých myší, které posloužily jako základ pro oba inbrední kmeny STRA a BUSNA (černá čára představuje přibližnou pozici centra hybridní zóny mezi *M. m. domesticus* a *M. m. musculus* v této oblasti). Na mapě je vyznačena i poloha Studence, kde je umístěno chovné zařízení (upraveno dle Piálka et al., 2008).

Testováno bylo celkem 40 samců z 30. - 34. generace striktního inbreedingu (tj. páření bratr-sestra), vždy po 20 jedincích z každého kmene. Jelikož cílem studie bylo sledovat ontogenezi jedince v sociálním kontextu, byli samci chováni ve fraternálních (tj. bratrských) párech. Všechny myši byly drženy v plastových klecích s podestýlkou z hoblin a hnízdním materiálem při průměrné teplotě 20°C a světelném režimu 14 hodin světlo : 10 hodin tma. Voda a potrava (granule, ST1, VELAZ, Praha, ČR) byly k dispozici *ad libitum*.

## 3.2 Realizované experimenty

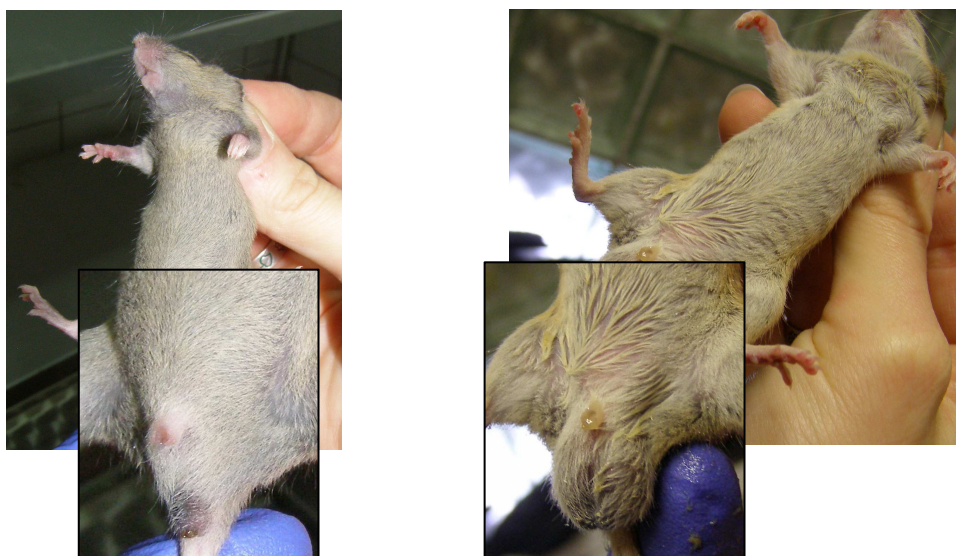
Každý jedinec se v průběhu života zúčastnil 4 experimentů, resp. pozorování:

- Nástup pohlavní dospělosti
- Nástup agresivity
- Dyadická interakce
- Explorace - otevřená aréna.

Experimenty byly realizovány chronologicky, vždy v konkrétní životní fázi jedince, ve snaze dobře zachytit jeho postupný vývoj a rozličnou míru agresivity.

### 3.2.1 Nástup pohlavní dospělosti

Pohlavní dospělost byla určována tradiční neinvazivní metodou, která spočívá ve vizuální kontrole jedince. Kontrola probíhala v rámci čištění klece a vyšetření přítomnosti zranění (viz kapitolu 3.2.2). Den, kdy jedinci viditelně sestoupila varlata do šourku (Foto č. 1), byl označen a zaznamenán jako den **nástupu pohlavní dospělosti (R+)**. Uvedený údaj se tedy v rámci testovaného páru může lišit.



**Foto č. 1:** Nalevo subadultní jedinec s nesestoupenými varlaty, napravo jedinec adultní s varlaty sestoupenými, tedy jedinec pohlavně dospělý (autor: Z. Hiadlovská, Studenec, 2011).

### 3. 2. 2 Nástup agresivity

Po odstavení, které proběhlo ve staří 20 dnů, sourozenecký pár sdílel jednu klec (standardní VELAZ, 16 × 28 × 15 cm). Každých pět dnů byla tato klec kompletně vyčištěna, podestýlka i hnízdní materiál byly vyměněny, čímž vzniklo pro myši zcela neutrální prostředí bez pachových a jiných stop. Poté následovalo pozorování (Bartolomucci et al., 2001; Palanza et al., 2001) po dobu 20 minut. Došlo-li v tomto časovém úseku k projevům agresivity, byli bratři přesunuti do větší klece (43 × 30 × 22 cm) a zde byli odděleni pomocí kovové mřížky (Foto č. 2). Tato mřížka zamezovala přímému fyzickému kontaktu, avšak vizuální, akustická a olfaktorická interakce mezi jedinci mohla pokračovat nadále. Sociální kontext tak zůstal zachován (Jones et Nowell, 1989).

Pokud bratři nebyli odděleni v den čistění, proběhla následující den ve shodnou dobu detailní vizuální kontrola obou jedinců. Byly-li na jejich tělech nalezeny viditelné stopy projevů agresivity (šrámy, zranění, jizvy) (Van Loo et al., 2001, 2003), byli sourozenci odděleni (stejným způsobem jako v předešlém případě).

Den, kdy byly v rámci páru zaznamenány výše zmíněné projevy agresivity, byl označen a zaznamenán jako den **nástupu agresivity (Ag+)**. U obou bratrů byl tedy uveden tentýž údaj.



**Foto č. 2:** Bratři nejprve sdíleli společně jednu klec, při zjištění projevů agresivity byli bratři přesunuti do větší klece a odděleni pomocí kovové mřížky (autor: Z. Hiadlovská, Studenec, 2011).

### 3. 2. 3 Dyadická interakce

Ve snaze určit, který z bratrů představuje dominantního a který naopak subordinantního samce, byly všechny páry podrobeny testu agresivity. Tohoto dyadického testu se účastnili jedinci ve stáří 85 - 89 dnů. Jednomu z bratrů z daného páru byl vždy pro následnou identifikaci ostříhán kus srsti v oblasti nad ocasem.

Jako testovací aparatura byl použit standardní box (VELAZ, 16 × 28 × 15 cm), jehož dno bylo pokryto čerstvými, čistými pilinami, aby byla zajištěna neutralita daného prostoru (symetrické prostředí). Box byl přikryt tabulkou skla, která umožňovala průchod světla a pořízení videozáznamu. Ten byl následně vyhodnocen a zpracován.

Oba bratři byli umístěni vždy do protilehlého rohu boxu a to ve stejný okamžik. První fyzický kontakt, při kterém bylo patrné, že každý z bratrů reflektuje přítomnost toho druhého (např. očichávání v anální či nasální oblasti), byl považován za počátek 6 minutové periody, v průběhu které byly sledovány tyto parametry:

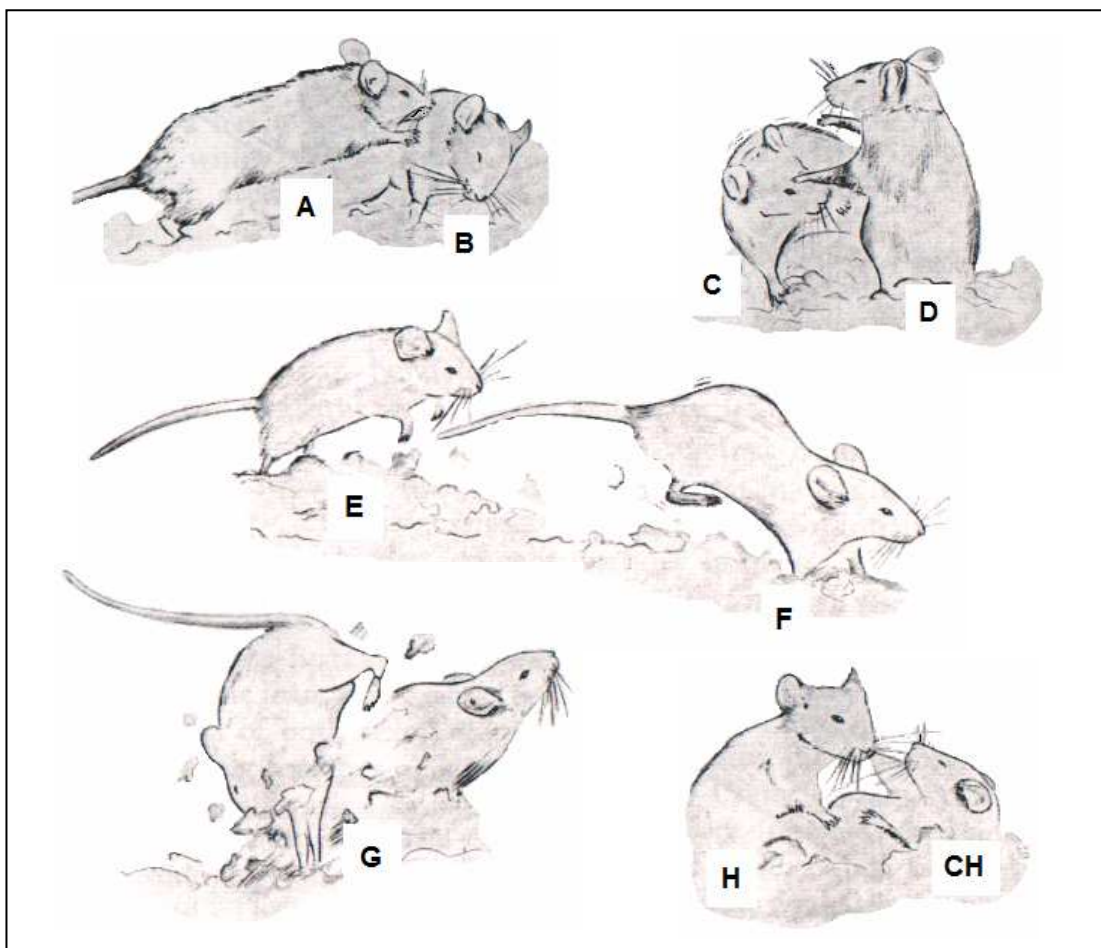
- Latence útoku - Attack latency - ALa (s)
- Latence prvního chřestění ocasem - Tail rattling latency - TRLa (s)
- **Počet útoků - Number of attacks - NA**
- Počet chřestění ocasem - Number of tail rattling - NTR

Útok byl definován jako přímé napadení doprovázené kousáním. Latence útoku zahrnuje časový interval trvající od prvního fyzického kontaktu po první útok. Latence chřestění ocasem pak představuje časový interval trvající od prvního fyzického kontaktu po první chřestění ocasem. Nedošlo-li v průběhu sledované periody k útoku či chřestění ocasem, byla danému jedinci přiřazena hodnota latence odpovídající celkové délce této periody (360 s).

Počet útoků byl vzat jako rozhodující parametr pro určení hierarchie uvnitř daného páru. Jedinec s vyšším počtem útoků byl označen jako **dominant - D**, zatímco jedinec s nižším počtem útoků jako **subordinant - S**. Toto přiřazení sociální pozice bylo však možné provést pouze u jedinců kmene STRA. Jedinci kmene BUSNA vykazovali v průběhu pokusu méně výrazné projevy agresivity (nebyl evidován žádný útok). Abych byla schopna stanovit společenské uspořádání i mezi



těmito jedinci, rozhodla jsem se 6 minutový úsek záznamu vyhodnotit na základě evidence dalších ustálených prvků chování vázaných na agonistické projevy (blíže popsány v kapitole 1. 4, viz také Obr. č. 2) (Grant et Mackintosh, 1963; van Zegeren, 1980; Natarajan et al., 2009).



**Obr. č. 2:** Ukázky prvků agonistického chování myši domácích

A: útok = jedinec se vrhá a skáče na oponenta, kouše ho a kope; B: příkrčení = jedinec nehybně leží se sklopenýma ušima, zavřenýma či přivřenýma očima; C: boční výpad = jedinec se přibližuje k oponentovi z boku, kouše ho a boxuje; D: submisivní vzpřímení = jedinec sedí vzpřímeně, hlavu vztyčenou až zakloněnou, přední končetiny nehybně natažené před sebe; E: nahánění = jedinec pronásleduje prchajícího oponenta; F: úprk = rychlý přesun od oponenta, často doprovázený zapištěním, výskokem a náhlou změnou směru pohybu; G: boj = oba jedinci jsou zaklesnuti do sebe (tvoří klubko), kopou se, koušou se, zápasí, převrací se ze strany na stranu (koulejí se), v tomto případě myš napravo boj vzdává; H: boxovací postoj = vzpřímený postoj, s tendencí přiblížit se, nicméně zvíře zůstává nehybné; toto chování je někdy doprovázeno úmyslným boxováním a kousáním oponenta; CH: ležení na zádech = jedinec nehybně leží na zádech se sklopenýma ušima, zavřenýma či přivřenýma očima (podobá se příkrčení) (upraveno dle van Zegeren, 1980).

### 3. 2. 4 Explorace - otevřená aréna

Pro simulaci emigrační fáze disperze a otestování explorační aktivity byl užit standardní test v otevřené aréně (open field test), který již po dlouhou dobu patří mezi nejužívanější nástroje testování zvířecího chování (Walsh et Cummins, 1976; Choleris et al., 2001; Turri et al., 2001). Jedinci byli testováni ve věku 90 - 94 dní.

Hlavní součást testovací aparatury představovala kruhová aréna, o průměru 100 cm, se stěnami o výšce 50 cm, zhotovená z bílého plastu. Aréna byla pomocí skleněné trubice (průměr 5 cm, délka 10 cm) připojena k plastovému habituačnímu boxu (35 × 25 × 13 cm) (Obr. č. 3). Mezi jednotlivými pokusy byly podlaha, stěny arény a trubice očištěny pomocí 96% etanolu a papírových utěrek. Habituační box byl očištěn roztokem NaClO<sub>4</sub> (<5%), poté opláchnut vodou a vysušen.

Všechny pokusy probíhaly za světelné části dne, mezi 9 a 13 hodinou. Před každým pokusem byl testovaný jedinec umístěn nejprve do habituačního boxu, kde byl ponechán po dobu alespoň 15 minut, aby si na dané prostředí zvykl a zklidnil se. Po habituaci byl box připojen k aréně. Následně byla odstraněna perforovaná překážka oddělující box a spojovací trubici, čímž byl testovanému samci umožněn vstup do arény. V momentě, kdy se jedinec přiblížil k vstupnímu otvoru arény a pokusil se do ní vstoupit (první vhled), bylo spuštěno záznamové zařízení (videokamera). Tento okamžik byl považován za počátek 10 minutové periody, v průběhu které měl jedinec možnost volně explarovat. Časový interval trvající od prvního vhledu testovaného jedince do arény po jeho první vstup do arény (tj. všechna 4 chodidla na podlaze), byl změřen jako explorační parametr:

- **Latence vstupu do arény - Entering latency - ELa (s).**

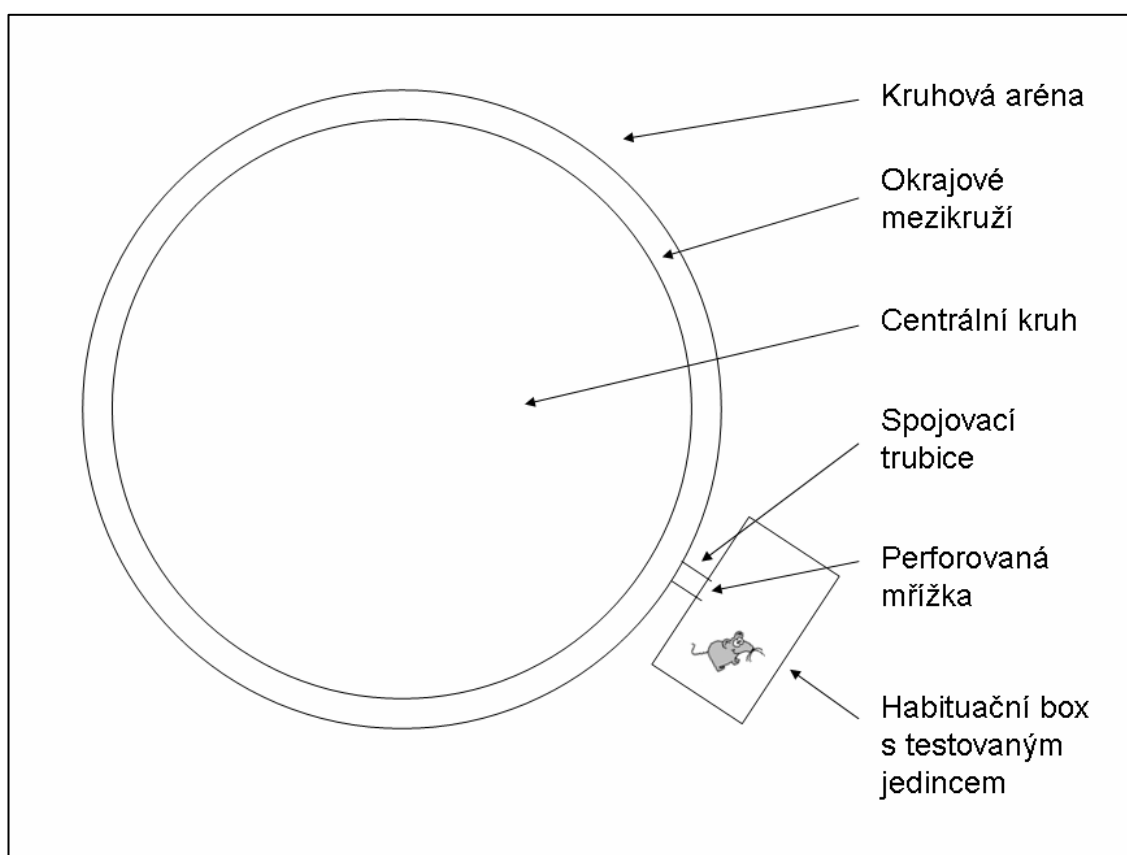
Nevstoupil-li jedinec v průběhu sledované periody do arény, byla mu přiřazena hodnota latence odpovídající celkové délce této periody (600 s).

Od okamžiku prvního vstupu do arény byl pomocí sledovacího systému MTS (Modular Tracking Systém - zakoupen od M. Kučery) detailně vyhodnocen 3 minutový úsek videozáznamu, během něhož byly stanoveny ostatní explorační parametry a ukazatele:

- **Celkový čas strávený v aréně - Time in arena - TA (s)**
- Celkový čas strávený v boxu - Time in box - TB (s)
- **Počet návštěv boxu - Times in box - TsB**
- Čas strávený v centrálním kruhu - Time in central circle - TCC (s)
- **Čas strávený v okrajovém mezikruží - Time in marginal annulus - TMA (s)**
- **Celková absolvovaná dráha - Suma path - SP (m)**

Jednotlivé části (centrální kruh, okrajové mezikruží) byly vytýčeny promítnutím soustředné kružnice na podlahu arény (Obr. č. 3). Centrální kruh je vymezen prostorem vzniklým uvnitř této kružnice (průměr 90 cm). Okrajové mezikruží je utvářeno prostorem mezi kružnicí a stěnou arény (šířka 5 cm).

Jedinci, jejichž latence vstupu do arény překročila délku 7 minut, nebyli do procesu vyhodnocení zařazeni.



**Obr. č. 3:** Nákres experimentální sestavy pro test v otevřené aréně.

### 3.3 Analýza dat

Ke zjištění vztahu mezi nástupem pohlavní dospělosti a nástupem agresivity byla použita regresní analýza. Data byla analyzována pro každý kmen zvlášť. Vhodnost modelu byla posouzena pomocí regresní diagnostiky, tedy analýzou vlivných bodů, extrémních bodů a reziduí. Ta ukázala, že vztah proměnných je možné analyzovat pomocí lineární regrese.

Pro určení rozdílů mezi jednotlivými kmeny v čase nástupu pohlavní dospělosti a v čase nástupu agresivity (proměnné byly v tomto případě brány jako na sobě nezávislé, byť korelované) byla užitá jednofaktorová MANOVA. Jako nezávislý kategoriální prediktor byla brána proměnná Kmen se dvěma hladinami STRA a BUSNA. Z důvodů pozitivního zešikmení distribuce dat byly obě vysvětlované proměnné logaritmičsky transformovány a jejich rozdělení tak bylo dále bráno jako dostatečně blízké normálnímu pro použití v MANOVA (Lepš, 1996).

K určení rozdílnosti dominantních a subordinantních jedinců v rámci daného kmene v jednotlivých exploračních parametrech byl použit Mann-Whitneyův U-test. Neparametrický test byl zvolen zejména z důvodu nízkého počtu pozorování (STRA:  $n = 12$ , BUSNA:  $n = 14$ ). Do statistického vyhodnocení bylo zařazeno celkem 5 ze 7 exploračních parametrů: ELa, TA, TsB, TMA, SP, neboť nejlépe odrážejí aktivitu zvířat.

Ve všech uplatněných testech byla užitá hladina významnosti  $\alpha = 0,05$ . Ke statistické analýze dat byl použit software Statistica® 9.

## 4. Výsledky

### 4.1 Nástup pohlavní dospělosti a nástup agresivity

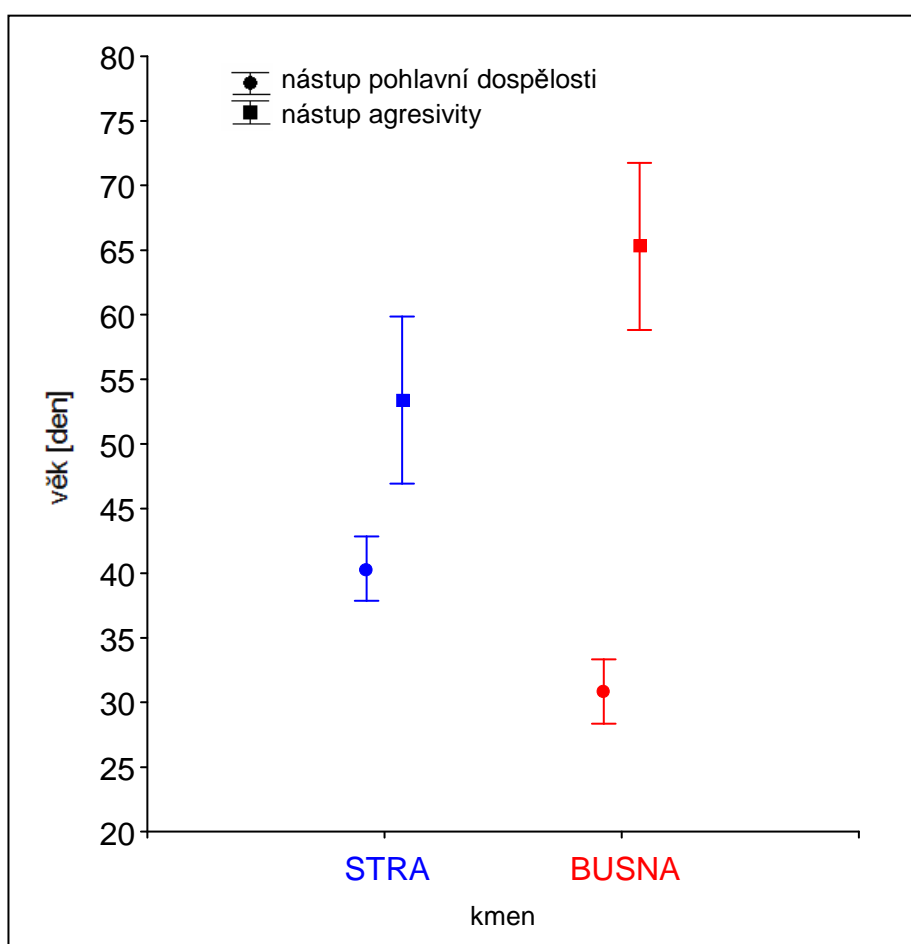
Den nástupu pohlavní dospělosti (R+) byl určen u všech jedinců obou kmenů, kromě prvního páru kmene STRA (pro tento fakt nebyl pár ze studie vyloučen, neboť se jednalo pouze o technickou chybu): STRA (n = 18), BUSNA (n = 20). V rámci kmene STRA se údaj pohybuje v rozmezí 31. - 53. dne, v průměru tedy 40. den života; v rámci kmene BUSNA v rozmezí 24. - 36. den, v průměru tedy 31. den života (Příloha č. 6).

Den nástupu agresivity (Ag+) se podařilo určit u všech párů obou kmenů: STRA (n = 20) a BUSNA (n = 20). První projevy agresivity byly u jedinců kmene STRA zaznamenány ve věku 40 - 78 dnů, v průměru tedy 53. den života; u jedinců kmene BUSNA ve věku 48 - 100 dnů, v průměru tedy 65. den života (Příloha č. 6).

Pro chybějící data nebyl první pár kmene STRA do regresní analýzy zařazen. Výsledky regresní analýzy (STRA:  $R = 0,565$ ,  $R^2 = 0,277$ ,  $F(1, 16) = 7,505$ ,  $P = 0,015$ ; BUSNA:  $R = 0,441$ ,  $R^2 = 0,150$ ,  $F(1, 18) = 4,345$ ,  $P = 0,052$ ) ukázaly, že proměnné (R+, Ag+) nejsou statisticky průkazně korelovány a v další analýze tak byly použity odděleně (Příloha č. 7 a č. 8).

V rámci jednofaktorové MANOVA byla za chybějící data u prvního páru kmene STRA automaticky dosazena průměrná hodnota.

Obecně lze konstatovat, že oba kmeny volí tutéž strategii: nejprve pohlavně dospějí a poté nastupují první projevy agresivity. Avšak v načasování těchto událostí se od sebe statisticky významně liší (MANOVA:  $F(2, 37) = 18,349, P < 0,001$ ): jedinci kmene STRA pohlavně dospívají později a agresivitu vykazují dříve, zatímco jedinci kmene BUSNA pohlavně dospívají dříve a agresivní chování se objevuje později (Obr. č. 4).



**Obr. č. 4:** Nástup pohlavní dospělosti a nástup agresivity STRA (n = 20), BUSNA (n = 20); jednofaktorová MANOVA (symboly reprezentují průměry, chybové úsečky 95% konfidenční intervaly).

## 4.2 Dyadická interakce a explorace - otevřená aréna

Na základě dyadického testu agresivity se podařilo určit sociální status (dominant, subordinant) u 7 z 10 fraternálních párů obou kmenů: STRA (n = 14) a BUSNA (n = 14) (Příloha č. 9, č. 10 a č. 11).

Exploračního testu se zúčastnily všechny páry, výsledné hodnoty všech exploračních parametrů jsou zaznamenány v Příloze č. 12 a č. 13.

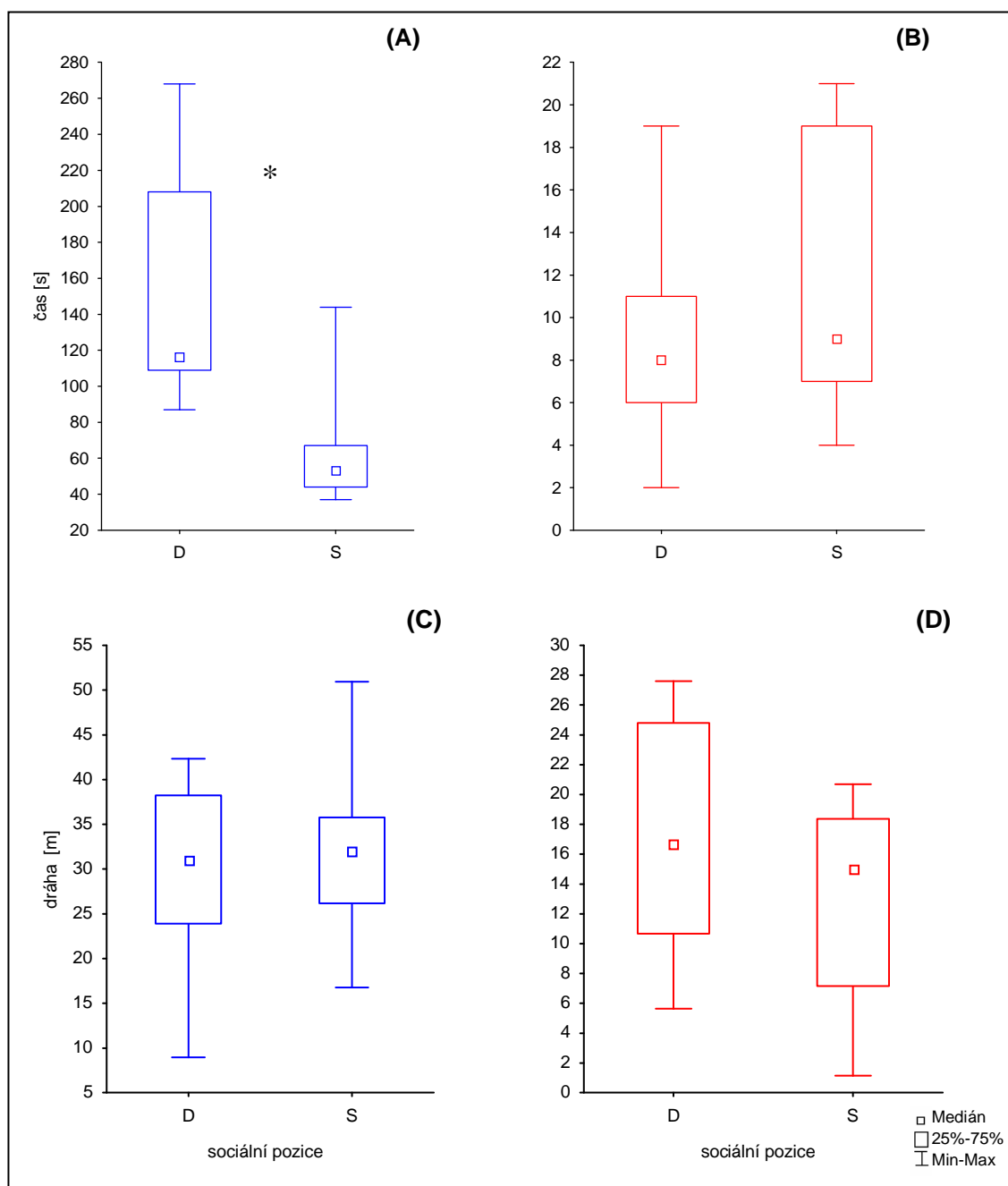
Do další analýzy (Mann-Whitneyův U-test) byly zařazeny pouze ty páry, u kterých se podařilo určit sociální status a které vykazovaly explorační aktivitu (tedy jejich latence vstupu do arény nepřekročila časový interval 7 minut): STRA (n = 12) a BUSNA (n = 14). Výsledky Mann-Whitneyova U-testu vyjadřující rozdíl mezi dominantními a subordinantními jedinci obou kmenů (STRA a BUSNA) v jednotlivých exploračních parametrech shrnuje Tab. č. 1.

**Tab. č. 1:** Dyadická interakce a explorace - otevřená aréna  
STRA (n = 12), BUSNA (n = 14); Mann-Whitneyův U-test  
(parametry: ELa - Latence vstupu do arény, TA - Celkový čas strávený v aréně, TsB - Počet návštěv boxu, TMA - Čas strávený v okrajovém mezikruží, SP - Celková absolvovaná dráha; Df - počet stupňů volnosti; hodnoty *P* signifikantní na hladině významnosti 0,05 jsou uvedeny kurzívou).

Explorační parametr	STRA			BUSNA		
	<i>U</i>	Df	<i>P</i>	<i>U</i>	Df	<i>P</i>
ELa	4,00	6, 6	0,031	19,00	7, 7	0,523
TA	18,00	6, 6	1,000	18,00	7, 7	0,443
TsB	15,50	6, 6	0,749	19,50	7, 7	0,565
TMA	16,00	6, 6	0,810	15,50	7, 7	0,277
SP	17,00	6, 6	0,936	17,00	7, 7	0,371

Jak je patrné z Obr. č. 5, který zahrnuje explorační parametry Latence vstupu do arény a Celková absolvovaná dráha u obou kmenů (grafické znázornění zbývajících parametrů viz Přílohu č. 14 až č. 19), statisticky významný rozdíl mezi

dominantními a subordinantními jedinci byl prokázán v rámci kmene STRA, a to u exploračního parametru Latence vstupu do arény (Obr. č. 5A). Subordinantní jedinci tohoto kmene jsou odhodlanější a se vstupem do arény váhají podstatně kratší dobu než jedinci dominantní.



**Obr. č. 5:** Latence vstupu do arény - A) kmen STRA, B) kmen BUSNA; Celková absolvovaná dráha - C) kmen STRA, D) kmen BUSNA  
 STRA (n = 12), BUSNA (n = 14); Mann-Whitneyův U-test  
 (D - dominant, S - subordinant; statisticky významný rozdíl je označen hvězdičkou).



## 5. Diskuze

Jak již bylo uvedeno, agresivita tvoří podstatnou součást života myších samců, její úroveň se však liší nejen mezi příslušníky téže populace (dominantní vs. subordinantní jedinci), ale i mezi jednotlivými poddruhy. Řada studií ukázala (Hunt et Selander, 1973; Thuesen, 1977; van Zegeren et van Oortmerssen, 1981; Munclinger et Frynta, 2000; Frynta et al., 2005; Ďureje et al., 2011), že u myši domácí existují rozdíly v míře agresivity mezi dvěma poddruhy, *M. m. domesticus* a *M. m. musculus*. V této práci byly jako zástupci obou poddruhů použity dva inbrední kmeny odvozené z volně žijících populací (BUSNA, STRA), které se k tomuto účelu ukázaly jako velmi vhodné (Piálek et al., 2008; Bímová et al., 2009; Ďureje et al., 2011; Hiadlovská et al., 2012b).

Mezi nejvýznamnější faktory, které ovlivňují míru agresivity jedince, patří patrně hladina testosteronu spolu s jeho metabolity (Toates, 1998; Simpson, 2001). Jako nejdůležitější se jeví období puberty, během kterého dochází k nárůstu hladiny plazmatického testosteronu (Sluyter et al., 1996b). Tato životní fáze s sebou přináší nejen pohlavní dospívání, ale i první agonistické projevy (Gerlach, 1996, 1998), neboť nástup agresivity, který je podmíněn hormonálně, závisí právě na pohlavní dospělosti. Získané výsledky, kdy jedinci obou kmenů nejprve pohlavně dospějí a až poté dochází k prvním projevům agresivity, jsou tedy v tomto ohledu v souladu s obecnými poznatky.

Další předpoklad byl vázán právě na rozdílnost v míře agresivity mezi oběma kmeny, resp. poddruhy. Pro agresivnější jedince *M. m. domesticus* by agresivita měla představovat významný fenotyp, do něhož budou v průběhu ontogeneze výrazně investovat. Nástup pohlavní dospělosti i agresivity by se tak měl u tohoto poddruhu odehrát dříve než u *M. m. musculus*. Podobných výsledků dosáhli i van Oortmerssen et Bakker (1981), kteří poukázali na rychlejší vývoj agresivních jedinců, neboť tito jedinci vykazovali rychlejší ontogenezi. V rámci naší studie se tento průběh ne zcela naplnil. Samci kmene STRA se sice stali agresivními dříve než samci kmene BUSNA, avšak pohlavně dospěli později. Nicméně časový interval mezi nástupem obou jevů byl u kmene STRA podstatně kratší (cca 13 dnů), než u kmene BUSNA

(cca 34 dnů), z čehož můžeme usuzovat, že u tohoto kmene mají oba aspekty pravděpodobně provázanější vztah.

Van Oortmerssen a Bakker (1981) dali, již zmíněnou studií, vzniknout dvěma liniím: SAL (short attack latency) a LAL (long attack latency), které byly selektovány na základě latence prvního útoku (attack latency score). Obě tyto linie však byly odvozeny z divokých myší stejného poddruhu, *M. m. domesticus*. Pro poddruh *M. m. musculus* podobné modely neexistují, tudíž u něho ontogeneze agresivity nebyla dosud (s výjimkou naší práce) studována. Většina v současnosti dostupných informací, které vyplývají z testování faktorů úzce souvisejících s agresivitou (včetně problematiky tzv. coping styles), se tedy váže pouze k poddruhu *M. m. domesticus*.

Do jaké míry jsou odlišné ontogenetické trajektorie obou poddruhů (nebo alespoň obou kmenů) ovlivněny rozdíly v činnosti příslušných hormonů není jasné. Můžeme pouze usuzovat na základě analogie s rozdíly v dynamice profilů hlavních močových proteinů (MUP) u agresivních a neagresivních jedinců. Krackow a König (2008) například pozorovali u mladých (stáří přibližně 20 dnů) agresivních jedinců odlišný profil těchto proteinů než u jejich neagresivních současníků, avšak v dospělosti (ve věku kolem 60 dnů) už byly oba profily podobné. Současné studie uvádějí kvalitativní i kvantitativní rozdílnost v expresi MUP i mezi samci obou poddruhů (Stopka et al., 2012). Tyto rozdíly v profilech komplexů močových proteinů v jednotlivých fázích života myší naznačují, že i hormonální činnost může být načasována odlišným způsobem (Berry et Bronson, 1992). Spolehlivý důkaz rozdílné dynamiky hormonální činnosti podmiňující rychlejší ontogenetický vývoj u agresivních jedinců by však vyžadoval rozsáhlejší studii založenou na pravidelném neinvazivním odebrání vzorků a jejich detailní biochemické a proteomické analýze.

V rámci naší studie nebylo možné samce utratit a tak stanovit pohlavní dospělost prokázáním přítomnosti zralých pohlavích buněk. Optimálním východiskem bylo použít standardní, v terénní ekologii hlodavců široce používanou, neinvazivní metodu. Při tomto postupu, bohužel, existuje možnost, že samec, který je v průběhu manipulace pod stresem (Van Loo et al., 2003), zareaguje přesunem varlat ze skrotální do abdominální polohy, a proto se jeví jako pohlavně neaktivní nebo nezralý. Poloha varlat byla však v experimentu sledována i nadále, když byl jedinec v běžných podmínkách, tedy ve své kleci. Tehdy se s ním již nemanipulovalo a proto

si myslíme, že výsledky našich pozorování jsou i navzdory úskalím použité metody důvěryhodné. Nejrelevantnější odpověď bychom získali, připouštěli bychom samce pravidelně a průběžně k samici. Tento opravdový test pohlavní zralosti, resp. plodnosti, by si však vyžádal další modifikaci experimentu a mnohonásobné navýšení počtu jedinců k tomu potřebných.

Strategie, které se na první pohled zdají dosti obdobné, se právě díky odlišnému načasování nástupů obou jevů značně liší. Jak ukazují předložené výsledky, u kmene STRA (a tedy, implicitně, u poddruhu *M. m. domesticus*), pohlavní dospělost nastupuje později než u kmene BUSNA (*M. m. musculus*), avšak téměř okamžitě ji doprovází první agonistické projevy. Právě tento krátký časový interval je v souladu se sociálním kontextem, ve kterém se jedinci kmene STRA nacházejí. Tito samci jsou pravděpodobně bezprostředně po dosažení pohlavní dospělosti vystaveni množství agresivních střetnutí. Aby byli schopni v tomto sociálním tlaku obstát, investují patrně nejprve do tělesného růstu, čímž nástup pohlavní dospělosti oddálí. Relevantnost tohoto úsudku mohou podložit růstové křivky (Příloha č. 20), které vznikly na základě průběžného zaznamenávání hmotnosti námi testovaných jedinců. Některé studie dávají tělesnou hmotnost i vzrůst do souvztažnosti se sociální pozicí, kdy se dominantním stává agresivnější, obvykle větší a tedy těžší jedinec (van Zegeren, 1980; Gerlach, 1996; Wolff, 1985). Právě takto by mohl vznikat selekční tlak na velikost těla, který by vysvětlil i morfologické rozdíly mezi oběma poddruhy, kdy jedinci poddruhu *M. m. domesticus* dosahují větších rozměrů a jsou obvykle těžší než jedinci poddruhu *M. m. musculus* (Sage, 1981; van Zegeren et van Oortmerssen, 1981; Boursot et al., 1993).

Jestliže je tato hypotéza správná, jedinci kmene BUSNA, resp. poddruhu *M. m. musculus*, nejsou “hnáni“ k tělesnému růstu. Prvotně tak mohou investovat do pohlavní zralosti, čemuž odpovídají i naše výsledky. U tohoto kmene je časový interval mezi nástupem pohlavní dospělosti a nástupem agresivity podstatně delší než u kmene STRA, čímž může vznikat prostor pro alternativní reprodukční strategii. V rámci tzv. oportunistické strategie (tzv. “sneakers“) mladí, oproti teritoriálnímu samci neagresivní jedinci, využívají nepozornosti dominantního samce a snaží se “ukrást“ kopulace (Danchin et Cédilly, 2008). Můžeme tedy předpokládat, že i u poddruhu *M. m. musculus* by tito subordinantní samci měli mít šanci podílet se na reprodukci uvnitř demu (v kontrastu k dospívajícím samcům poddruhu

*M. m. domesticus*). S reálným uplatněním této strategie by korespondoval i vyšší podíl vícenásobné paternity, který byl u *M. m. musculus* pozorován (J. Piálek, nepublikovaná data). Prozatím však nevíme, zda jsou “mimopárová” mláďata opravdu zplozena podřízeným samcem nebo samcem ze sousedního demu. K objasnění této otázky byl navržen právě probíhající experiment, kdy jsou celé skupiny myši chovány v polo-přirozených podmínkách.

Můžeme tedy konstatovat, že oba kmeny, potažmo poddruhy, se od sebe liší, a to nejenom mírou agresivity, ale i načasováním jejího nástupu. Těmto odlišnostem odpovídá i nerovnost v investování do ontogenetického procesu, která může být odpovědná za existující morfologické (velikost) nebo reprodukční (podíl pářících se samců v demu) rozdíly.

Dyadický test agresivity, který má několik konkrétních podob, patří mezi nejužívanější metody sloužící k určování míry agresivity či sociální hierarchie (Catlett, 1961). My jsme zvolili “neutrální” test, kdy k interakci mezi dvěma jedinci dochází v zcela neutrálním prostředí (Piálek et al., 2008; Ďureje et al., 2011). Právě tato symetrie počátečních podmínek propůjčuje determinaci sociálních pozic uvnitř fraternálních párů objektivní výpovědní hodnotu.

Jak již naznačily předešlé úvahy, sociální systémy obou kmenů, resp. poddruhů, se patrně různí. Tomu dal za pravdu i test agresivity. Zatímco u kmene STRA ke stanovení sociálního uspořádání stačil rozhodující parametr, tj. počet útoků, u kmene BUSNA bylo zapotřebí sáhnout po detailnějším způsobu vyhodnocení. Obtížnější identifikace dominantních a subordinantních jedinců, napovídá, že sociální hierarchie a její prosazování je v tomto kmene podstatně méně striktní než u kmene STRA.

V průběhu disperze čelí jedinci zvýšenému nebezpečí predace a nejistotě nalezení potravy či sexuálního partnera, což výrazně snižuje jejich šance na přežití, resp. zanechání potomstva (Sinclair et al., 1990; Stenseth et Licker, 1992). Obecně známý vyšší sklon k disperzi u více agresivního a teritoriálního pohlaví (mezi savci jsou to zpravidla samci) (Bullock et al., 2002; Townsend et al., 2008), vysvětlují Gaines a McClenaghan (1980) pomocí hypotézy sociální podřízenosti (social subordination hypothesis). V rámci této teorie je na disperzi nahlíženo jako na nedobrovolnou činnost, kdy jsou k emigraci nuceni zejména mladí a nebo podřízení

samci, a to na základě agresivního tlaku ze strany dominantních jedinců. Získané výsledky se zdají být v souladu s touto hypotézou, neboť testování explorační aktivity v kontextu sociální hierarchie ukázalo, že subordinantní samci kmene STRA vstupují do neznámého prostředí signifikantně ochotněji než samci dominantní. Zdá se tedy, že podstoupení potencionálního rizika v novém, neznámém prostoru, je pro emigrující subordinantní jedince výhodnější, než setrvat v rodném demu a vystavit se agresivitě dominantního samce.

Současně je však třeba vzít v úvahu, že u ostatních parametrů kvantifikujících charakter exploračního chování nebyly nalezeny mezi dominantními a subordinantními samci žádné rozdíly. Tato skutečnost může znamenat, že sociální tlak vede pouze k tomu, že subordinovaný jedinec opouští dříve bezpečí demu, jakmile se však ocitne v neznámém prostředí, pohybuje se v něm stejným způsobem jako jedinec dominantní. Neměli bychom však opomenout i možnost chyby I. druhu, kdy s rostoucím počtem testovaných parametrů roste i pravděpodobnost, že některý z testů bude signifikantní pouhou náhodou. Jestliže použijeme Bonferroniho korekci, tj. vydělíme zvolenou hladinu významnosti počtem testů (v našem případě 5, tj.  $\alpha = 0,05/5 = 0,01$ ), latence vstupu do arény bude pouze marginálně signifikantní. Studie na mezidruhové úrovni (Hiadlovská et al., 2012b) však poukázala na významnost právě tohoto exploračního parametru. Navíc jednoduchá Bonferroniho korekce patří k dosti hrubým nástrojům a je možné, že při vhodném navýšení počtu testovaných párů (z 10 párů bylo pro tenhle test vhodných pouze 6, tedy plánované  $n$  se snížilo téměř na polovinu) by  $P$  kleslo i pod takto korigovanou hladinu  $\alpha$ .

V rozporu s našimi pozorováními vyznívají práce, kdy naopak prohrávající, podřízení samci jevíli známky úzkosti a v exploračních testech byli méně aktivní (Rodgers et Cole, 1993; Kudryavtseva et Avgustinovich, 1998; Kudryavtseva et al., 2004). Zde je však důležité zmínit, že v těchto případech se jednalo o pokusy na laboratorních kmenech, které jsou mozaikou druhů s převahou genomu *M. m. domesticus* (Yang et al., 2011) a podřízení jedinci čelili agresivním útokům opakovně bez možnosti úniku. Zůstává tedy otázkou, zda takový model odpovídá reálné situaci v myším demu. Vyjma latence vstupu do arény, tj. intervalu, kdy zvíře vyhodnocuje potencionální riziko, neprokázalo vyhodnocení exploračních parametrů žádný jiný rozdíl mezi dominantem a subordinantem, tudíž jejich míra pohybové aktivity byla shodná. I tento výsledek odporuje alternativní hypotéze “dobrovolné“

disperze aktivnějšího, odvážnějšího a odhodlanějšího dominantního samce *M. m. domesticus*.

U kmene BUSNA, kde se dominantní a subordinantní samci neprojevovali v experimentech příliš odlišně, nejspíše nepůsobí tak silný sociální tlak. Četnost disperze u poddruhu *M. m. musculus* by tedy mohla být nižší, následkem čehož by měl být nižší výskyt emigrantů a vyšší počet podřízených samců v demu. Tomu by odpovídaly i již zmíněné rozdíly v paternitě. Vyšší podíl “nabízejících se“ partnerů se také může určitým způsobem podílet na existenci samičích preferencí pozorovaných u *M. m. musculus* a absentujících u *M. m. domesticus* (Christophe et Baudoin, 1998; Smajda et al., 2004; Ganem et al., 2008; Bímová et al., 2009; Vošlajerová Bímová et al., 2011). Dochází-li u poddruhu *M. m. musculus* k emigraci a disperzi, podílí se na motivaci samců pravděpodobně jiné faktory než agresivita.

Je tedy patrné, že pozorované explorační strategie mohou odrážet přizpůsobení se různému sociálnímu prostředí, na jehož utváření má bezprostřední vliv právě agresivita.

Tato diplomová práce byla motivována otázkami spojenými se širším projektem výzkumu hybridní zóny mezi oběma poddruhy myši domácí. Jak již bylo zmíněno v jejím úvodu, četné studie prokázaly (Key, 1968; Barton et Hewitt, 1985; Hewitt, 1988; Barton et Hewitt, 1989; Arnold, 1997), že tato zóna má tenzní charakter, tj. je udržována rovnováhou mezi disperzí a selekcí proti hybridům. Škálování disperzí umožňuje srovnávat hybridní zóny u organismů s velmi rozdílnou úrovní pohyblivosti. Na druhou stranu přesný odhad disperze (vyjádřené formou vzdálenosti mezi rodiči a jejich potomstvem) je pro analýzu tenzní zóny zcela zásadní. Přestože významnou roli u myši domácí jakožto synantropního (komezálního) druhu tvoří pasivní transport na delší vzdálenosti, vliv aktivního pohybu myši na strukturu jejich populací i dynamiku hybridní zóny nelze zanedbat. Současné studie odhalily rozdíly v charakteru explorační mezi oběma poddruhy (Hiadlovská et al., 2012b) i ve sklonu překonávat vodní bariéry (Hiadlovská et al., 2012a). Protože významnou roli v utváření populační struktury a v exploračním chování hraje sociální dominance a tudíž i agresivní chování, mohou výsledky této práce přispět k lepšímu pochopení procesu přirozené hybridizace u domácích myši a potažmo i procesů vedoucích ke vzniku nových druhů.

## 6. Závěr

V popředí našeho zájmu byla snaha prostudovat vzájemné propojení agresivity, sociální struktury a disperze, resp. její emigrační fáze. Proto jsme sledovali ontogenezi agresivity v důležitých životních etapách daného jedince, a to v součinnosti s aspekty, které s agonistickým chováním souvisejí. Poddruhy, které se od sebe markantně liší mírou agresivity, pravděpodobně utvářejí v důsledku tohoto faktu rozdílné sociální prostředí. To jedince zřejmě “nutí“ i k odlišnému ontogenetickému vývoji, v návaznosti na nějž volí taktéž rozličné strategie. U poddruhu *M. m. domesticus* méně agresivní, podřízení samci, kteří jsou pod stálým tlakem dominantního samce, reagují spíše emigrací z rodného demu. Zatímco u poddruhu *M. m. musculus*, kde se sociální struktura nejeví tak striktní, dominantní a subordinantní jedinci nevykazují rozdílnost v explorační aktivitě. Dochází-li zde k emigraci, její hybnou silou patrně nebude agresivita, ale jiný, nám doposud neodhalený, faktor.

Jak zde již bylo zmíněno, o poddruhu *M. m. musculus* se prozatím ví velice málo a značná část dostupných informací se týká převážně poddruhu *M. m. domesticus*. Naše výsledky, které jsou dílčí částí rozsáhlého projektu, tak představují v komplexnosti a obsáhlosti studia hybridní zóny další díl do mozaiky poznatků. O jejich aktuálnosti svědčí i jejich prezentace (Příloha č. 21) na několika konferencích (např. Zoologické dny, Olomouc, 2012; The 13th Rodens et Spatium Conference, Rovaniemi, Finsko, 2012; Zoológia 2012, Zvolen).

Jsme si vědomi, že námi získané výsledky nemusejí odpovídat reálným dějům ve volně žijících populacích, avšak oproti pracím s laboratorními kmeny či zcela izolovanými jedinci je tato studie krokem, který nás skutečnému stavu přibližuje. Pro získání dalších, detailnějších výsledků v současnosti opakujeme pokusy na tzv. G1 jedincích (tedy první generace potomků divokých myší, které se podařilo rozmnožit v zajetí), přičemž upravujeme metody tak, aby se předešlo již diskutovaným úskalím. Tyto poznatky, spolu se zde předloženými, máme v úmyslu opublikovat ve vědeckém časopisu s impact faktorem.

Chovné zařízení Ústavu biologie obratlovců Akademie věd ČR, v. v. i. ve Studenci je řádně akreditováno pro chov drobných hlodavců (227203/2011-MZE-17214). Projekt jednotlivých pokusů (145/2010) byl schválen etickými komisemi ÚBO AV ČR, v. v. i. a Grantové agentury ČR.

S experimentálními jedinci v pokusech a chovném zařízení manipulovaly osoby oprávněné v souladu s § 17 odst. 1 zákona č. 246/1992 Sb., na ochranu zvířat proti týrání ve znění pozdějších předpisů.



## 7. Literatura

- Albrechtová J, Albrecht T, Baird SJE, Macholán M, Rudolfson G, Munclinger P, Tucker PK, Piálek J, 2012: Sperm-related phenotypes implicated in both maintenance and breakdown of a natural species barrier in the house mouse. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 4803-4810.
- Alibert P, Renaud S, Dod B, Bonhomme F, Auffray JC, 1994: Fluctuating asymmetry in the *Mus musculus* hybrid zone - a heterotic effect in disrupted co-adapted genomes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 258: 53-59.
- Arnold ML, 1997: Natural hybridization and evolution. Oxford Series in Ecology and Evolution. *Oxford University Press*, New York.
- Auffray JC, Vanlerberghe F, Britton-Davidian J, 1990: The house mouse progression in Eurasia: a palaeontological and archaeozoological approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41: 13-25.
- Auffray JC, Britton-Davidian J, 1992: When did the house mouse colonize Europe? *Biological Journal of the Linnean Society*, 45: 187-190.
- Auffray JC, Britton-Davidian J, 2012: The house mouse and its relatives: systematics and taxonomy. In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds.): Evolution of the house mouse. Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Biology. *Cambridge University Press*, Cambridge: 1-34.
- Baird SJE, Macholán M, 2012: What can the *Mus musculus musculus/M. m. domesticus* hybrid zone tell us about speciation? In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds.): Evolution of the house mouse. Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Biology. *Cambridge University Press*, Cambridge: 334-372.
- Baird SJE, Ribas A, Macholán M, Albrecht T, Piálek J, Goüy de Bellocq J, 2012: Where are the wormy mice? A re-examination of hybrid parasitism in the European house mouse hybrid zone. *Evolution*, 66: 2757-2772.

- Baker AEM, 1981: Gene flow in house mice: Behavior in a population cage. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 83-90.
- Barnard CJ, Hurst JL, Aldhous P, 1991: Of mice and kin: The functional significance of kin bias in social behaviour. *Biological Reviews*, 66: 379-430.
- Bartolomucci A, Palanza P, Gaspani L, Limiroli E, Panerai AE, Ceresini G, Poli DM, Parmigiani S, 2001: Social status in mice: behavioral, endocrine and immune changes are context dependent. *Physiology & Behavior*, 73: 401-410.
- Barton NH, Hewitt GM, 1985: Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 113-148.
- Barton NH, Hewitt GM, 1989: Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature*, 341: 497-503.
- Bartoš L, Brain PF, Donat P, 1994: Comparisons of individually housed male mice with those kept in small groups in a food competition situation. *Animal Technology*, 45: 101-110.
- Bekoff M, 1977: Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioural phenotypes. *The American Naturalist*, 111: 715-732.
- Benus RF, Bohus B, Koolhaas JM, van Oortmerssen GA, 1991: Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia*, 47: 1008-1019.
- Berry RJ, 1981: Town mouse, country mouse: adaptation and adaptability in *Mus domesticus* (*M. musculus domesticus*). *Mammal Review*, 11: 91-136.
- Berry RJ, Bronson FH, 1992: Life history and bioeconomy of the house mouse. *Biological Reviews*, 67: 519-550.
- Berry RJ, Cuthbert A, Peters J, 1982: Colonization by house mice: an experiment. *Journal of Zoology*, 198: 329-336.
- Berry RJ, Jakobson ME, 1974: Vagility in an island population of the house mouse. *Journal of Zoology*, 173: 341-354.

- Berry RJ, Scriven PN, 2005: The house mouse: a model and motor for evolutionary understanding. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 335-347.
- Bímová B, Albrecht T, Macholán M, Piálek J, 2009: Signalling components of mate recognition system in the house mouse. *Behavioural Processes*, 80: 20-27.
- Boursot P, Auffray JC, Britton-Davidian J, Bonhomme F, 1993: The evolution of house mice. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 119-152.
- Bowler DE; Benton TG, 2005: Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80: 205-225.
- Božíková E, Munclinger P, Teeter KC, Tucker PK, Macholán M, Piálek J, 2005: Mitochondrial DNA in the hybrid zone between *Mus musculus musculus* and *Mus musculus domesticus*: a comparison of two transects. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 363-378.
- Brain PF, Al-Maliki S, 1979: A comparison of effects of simple experimental manipulations on fighting generated by breeding activity and predatory aggression in 'TO' strain mice. *Behaviour*, 69:183-200.
- Brain PF, Parmigiani S, 1990: Variation in aggressiveness in house mouse populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41: 257-269.
- Brandt CA, 1992: Social factors in immigration and emigration. In: Stenseth NC, Lidicker WZ Jr (eds.): Animal dispersal. *Chapman & Hall*, London: 96-141.
- Breakey DR, 1963: The breeding season and age structure of feral house mouse populations near San Francisco Bay, California. *Journal of Mammalogy*, 44: 153-168.
- Brodkin ES, Goforth SA, Keene AH, Fossella JA, Silver LM, 2002: Identification of quantitative trait loci that affect aggressive behavior in mice. *The Journal of Neuroscience*, 22: 1165-1170.
- Bronson FH, 1979: The reproductive ecology of house mouse. *The Quarterly Review of Biology*, 54: 265-299.

- Brown RZ, 1953: Social behavior, reproduction and population cages in the house mouse (*Mus musculus* L.). *Ecological Monographs*, 23: 218-240.
- Bullock JM, Kenward RE, Hails RS, 2002: Dispersal ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society. *Blackwell Science*, Oxford.
- Catlett RH, 1961: An evaluation of methods for measuring fighting behaviour with special reference to *Mus musculus*. *Animal Behaviour*, 9: 8-10.
- Choleris E, Thomas AW, Kavaliers M, Prato FS, 2001: A detailed ethological analysis of the mouse open field test: effects of diazepam, chlordiazepoxide and an extremely low frequency pulsed magnetic field. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 25: 235-260.
- Christophe N, Baudoin C, 1998: Olfactory preferences in two sub-species of mice *Mus musculus musculus* and *Mus musculus domesticus* and their hybrids. *Animal Behaviour*, 56: 365-369.
- Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD, 2001: Dispersal. *Oxford University Press*, Oxford.
- Crowcroft P, 1955: Territoriality in wild house mice, *Mus musculus* L. *Journal of Mammalogy*, 36: 299-301.
- Cucchi T, Orth A, Auffray JC, Renaud S, Fabre L, Catalan JF, Hadjisterkosis E, Bonhomme F, Vigne JD, 2006: A new endemic species of subgenus *Mus* (Rodentia, Mammalia) on the island of Cyprus. *Zootaxa*, 1241: 1-36.
- Danchin É, Cézilly F, 2008: Sexual selection: another evolutionary process. In: Danchin É, Giraldeau LA, Cézilly F (eds.): Behavioural ecology. *Oxford University Press*, Oxford: 363-426.
- DeFries JC, McClearn GE, 1970: Social dominance and Darwinian fitness in the laboratory mouse. *The American Naturalist*, 104: 408-411.
- DeLong KT, 1967: Population ecology of feral house mice. *Ecology*, 48: 611-634.

- Din W, Anand R, Boursot P, Darviche D, Dod B, Jouvin-Marche E, Orth A, Talwar GP, Cazenave PA, Bonhomme F, 1996: Origin and radiation of the house mouse: clues from nuclear genes. *Journal of Evolutionary Biology*, 9: 519-539.
- Dod B, Smadja C, Karn RC, Boursot P, 2005: Testing for selection on the androgen-binding protein in the Danish mouse hybrid zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 447-459.
- Duplantier JM, Orth A, Catalan J, Bonhomme F, 2002: Evidence for mitochondrial lineage originating from the Arabian Peninsula in the Madagascar house mouse (*Mus musculus*). *Heredity*, 89: 154-158.
- Ďureje L, Vošlajerová Bímová B, Piálek J, 2011: No postnatal maternal effect on male aggressiveness in wild-derived strains of house mice. *Aggressive Behavior*, 37: 48-55.
- Endler JA, 1977: Geographic variation, speciation, and clines. *Princeton University Press*, New Jersey.
- Errington PL, 1946: Predation and vertebrate populations. *Quarterly Review of Biology*, 21: 144-177.
- Forejt J, 1996: Hybrid sterility in the mouse. *Trends in Genetics*, 12: 412-417.
- Forejt J, Iványi P, 1974: Genetic studies on male sterility of hybrids between laboratory and wild mice (*Mus musculus* L.). *Genetical Research*, 24: 189-206.
- Frynta D, Slábová M, Váchová H, Volfová R, Munclinger P, 2005: Aggression and commensalisms in house mouse: a comparative study across Europe and the Near East. *Aggressive Behavior*, 31: 283-293.
- Gaines MS, McClenaghan LR Jr, 1980: Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 11: 163-196.
- Ganem G, Litel C, Lenormand T, 2008: Variation in mate preference across a house mouse hybrid zone. *Heredity*, 100: 594-601.
- Gerlach G, 1990: Dispersal mechanism in a captive wild house mouse population (*Mus domesticus* Ruddy). *Biological Journal of the Linnean Society*, 41: 271-277.

- Gerlach G, 1996: Emigration mechanisms in feral house mice - a laboratory investigation of the influence of social structure, population density, and aggression. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39: 159-170.
- Gerlach G, 1998: Impact of social ties on dispersal, reproduction and dominance in feral house mice (*Mus musculus domesticus*). *Ethology*, 104: 487-499.
- Gosling LM, McKay HV, 1990: Competitor assessment by scent matching: An experimental test. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 415-420.
- Grant EC, Mackintosh JH, 1963: A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour*, 21: 246-259.
- Gray SJ, Jensen SP, Hurst JL, 2000: Structural complexity of territories: preference, use of space and defence in commensal house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour*, 60: 765-772.
- Greenwood PJ, 1980: Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28: 1140-1162.
- Grier JW, Burk T, 1992: Biology of animal behaviour. *Mosby Year Book*, St. Louis.
- Guénet JL, Bonhomme F, 2003: Wild mice: an ever-increasing contribution to a popular mammalian model. *Trends in Genetics*, 19: 24-31.
- Harrison DL, 1970: Some observations on the status of the South Arabian house mouse *Mus musculus gentilulus* Thomas, 1919 (Rodentia: Muridae). *Mammalia*, 34: 244-248.
- 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.
- Hewitt GM, 1988: Hybrid zones - natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 485-497.
- Hiadlovská Z, Strnadová M, Macholán M, Vošlajerová Bímová B, 2012: Is water really a barrier for the house mouse? A comparative study of two mouse subspecies, *Folia Zoologica*, 61: 319-329.

- Hiadlovská Z, Vošlajerová Bímová B, Mikula O, Piálek J, Macholán M, 2012: Transgressive segregation in a behavioural trait? Explorative strategies in two house mouse subspecies and their hybrids. *Biological Journal of the Linnean Society*, DOI: 10.1111/j.1095-8312.2012.01997.x.
- Hunt WG, Selander RK, 1973: Biochemical genetics of hybridisation in European house mice. *Heredity*, 31: 11-33.
- Hurst JL, 1987: Behavioural variation in wild house mice *Mus domesticus* Rutt: a quantitative assessment of female social organization. *Animal Behaviour*, 35: 1846-1857.
- Hurst JL, 1989: The complex network of olfactory communication in populations of wild house mice *Mus domesticus* Rutt: urine marking and investigation within family groups. *Animal Behaviour*, 37: 705-725.
- Hurst JL, 1990: Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Rutt. I. Communication between males. *Animal Behaviour*, 40: 209-222.
- Jones RB, Novell NW, 1989: Aversive potency of urine from dominant and subordinate male laboratory mice (*Mus musculus*): Resolution of a conflict. *Aggressive Behavior*, 15: 291-296.
- Jones EP, van der Kooij J, Solheims R, Searle JB, 2010: Norwegian house mice (*Mus musculus musculus/domesticus*): distributions, routes of colonization and patterns of hybridization. *Molecular Ecology*, 19: 5252-5264.
- Key KHL, 1968: The concept of stasipatric speciation. *Systematic Zoology*, 17: 14-22.
- Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, Van Der Vegt BJ, Van Reenen CG, Hopster H, De Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ, 1999: Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23: 925-935.
- Krackow S, 2005. Agonistic onset during development differentiates wild house mouse males (*Mus domesticus*). *Naturwissenschaften*, 92: 78-81.

- Krackow S, König B, 2008: Microsatellite length polymorphisms associated with dispersal-related agonistic onset in male wild house mice (*Mus musculus domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 813-820.
- Kudryavtseva NN, Avgustinovich DF, 1998: Behavioral and physiological markers of experimental depression induced by social conflicts (DISC). *Aggressive Behavior*, 24: 271-286.
- Kudryavtseva NN, Bondar NP, Avgustinovich DF, 2004: Effects of repeated experience of aggression on the aggressive motivation and development of anxiety in male mice. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 34: 721-730.
- Lagerspetz KMJ, Lagerspetz KYH, 1971: Changes in the aggressiveness of mice resulting from selective breeding, learning and social isolation. *Scandinavian Journal of Psychology*, 12: 241-248.
- Latham N, Mason G, 2004: From house mouse to mouse house: the behavioural biology of free-living *Mus musculus* and its implications in the laboratory. *Applied Animal Behaviour Science*, 86: 261-289.
- Lawlor M, 1994: A home for a mouse. *Humane Innovations and Alternatives*, 8: 569-573.
- Lazarová J, 1999: Epigenetic variation and fluctuating asymmetry of the house mouse (*Mus*) in the Czech Republic. *Folia Zoologica*, 48: 37-52.
- Lepš J, 1996: Biostatistika. *Jihočeská Univerzita, České Budějovice*.
- Lidicker WZ Jr, 1976: Social behaviour and density regulation in house mice living in large enclosures. *The Journal of Animal Ecology*, 45: 677-697.
- Lidicker WZ Jr, Stenseth NC, 1992: To disperse or not to disperse: who does it and why? In: Stenseth NC, Lidicker WZ Jr (eds.): *Animal dispersal*. *Chapman & Hall*, London: 21-36.
- Macholán M, Baird SJE, Dufková P, Munclinger P, Vošlajerová Bímová B, Piálek J, 2011: Assessing multilocus introgression patterns: A case study on the mouse X chromosome in Central Europe. *Evolution*, 65: 1428-1446.



- Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Dufková P, Bímová B, Piálek J, 2008: Genetic conflict outweighs heterogametic incompatibility in the mouse hybrid zone? *BMC Evolutionary Biology*, 8: 271.
- Macholán M, Kryštufek B, Vohralík V, 2003: The location of the *Mus musculus*/*M. domesticus* hybrid zone in the Balkans: clues from morphology. *Acta Theriologica*, 48: 177-188.
- Macholán M, Mikula O, Vohralík V, 2008: Geographic phenetic variation of two eastern-Mediterranean non-commensal mouse species, *Mus macedonicus* and *M. cypriacus* (Rodentia:Muridae) based on traditional and geometric approaches to morphometrics. *Zoologischer Anzeiger*, 247: 67-80.
- Macholán M, Munclinger P, Šugerková M, Dufková P, Bímová B, Brožíková E, Zima J, Piálek J, 2007: Genetic analysis of autosomal and X-linked markers across a mouse hybrid zone. *Evolution*, 61: 746-771.
- Macholán M, Vohralík V, 1997: Note on the distribution of *Mus spicilegus* (Mammalia: Rodentia) in the south-western Balkans. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 61: 219-226.
- Macholán M, Vyskočilová M, Bonhomme F, Kryštufek B, Orth A, Vohralík V, 2007: Genetic variation and phylogeography of free-living mouse species (genus *Mus*) in the Balkans and the Middle East. *Molecular Ecology*, 16: 4774-4788.
- Macholán M, Zima J, 1994: *Mus domesticus* in western Bohemia: A new mammal for the Czech Republic. *Folia Zoologica*, 43: 39-41.
- Mackintosh JH, 1981: Behaviour of the house mouse. In: Berry RJ (ed.): Biology of the house mice. *Academic Press*, London: 337-365.
- Marshall JT, 1977: A synopsis of Asian species of *Mus* (Rodentia, Muridae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 158: 173-220.
- Marshall JT, Sage RD, 1981: Taxonomy of the house mouse. *Symposia of the Zoological Society of London*, 47: 15-25.

- Mikula O, Auffray JC, Macholán M, 2010: Asymmetric size and shape variation in the Central European transect across the house mouse hybrid zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101: 13-27.
- Mikula O, Macholán M, 2008: There is no heterotic effect upon developmental stability in the ventral side of the skull within the house mouse hybrid zone. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 1055-1067.
- Miczek KA, Maxson SC, Fish EW, Faccidomo S, 2001: Aggressive behavioural phenotypes in mice. *Behavioural Brain Research*, 125: 167-181.
- Mitsainas GP, Tryfonopoulos GA, Thanou EG, Bisa R, Fraguadakis-Tsolis SE, Chondropoulos BP, 2009: New data on the distribution of *Mus spicilegus* Petényi, 1882 (Rodentia, Muridae) and a distinct mtDNA lineage in the southern Balkans. *Mammalian Biology*, 74: 351-360.
- Mouliá C, Aussel JP, Bonhomme F, Nielsen JT, Renaud F, 1991: Wormy mice in a hybrid zone: A genetic control of susceptibility to parasite infection. *Journal of Evolutionary Biology*, 4: 679-687.
- Mouliá C, Le Brun N, Dallas J, Orth A, Renaud F, 1993: Experimental evidence of genetic determinism in high susceptibility to intestinal pinworm infection in mice: a hybrid zone model. *Parasitology*, 106: 387-393.
- Mouse genome sequencing consortium, 2002: Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome. *Nature*, 420: 520-562.
- Munclinger P, Božíková E, Šugerková M, Piálek J, Macholán M, 2002: Genetic variation in house mice (*Mus*, Muridae, Rodentia) from the Czech and Slovak Republics. *Folia Zoologica*, 51: 81-92.
- Munclinger P, Frynta D, 2000: Social interactions within and between two distant populations of house mouse. *Folia Zoologica*, 49: 1-6.
- Natarajan D, de Vries H, Saaltink DJ, de Boer SF, Koolhaas JM, 2009: Delineation of violence from functional aggression in mice: An ethological approach. *Behavior Genetics*, 39: 73-90.

- Newsome AE, 1969: A population study of house-mice permanently inhabiting a reed-bed in South Australia. *Journal of Animal Ecology*, 38: 361-377.
- Oakeshott JG, 1974: Social dominance, aggressiveness and mating success among male house mice (*Mus musculus*). *Oecologia*, 15: 143-158.
- Palanza P, Gioiosa L, Parmigiani S, 2001: Social stress in mice: Tender differences and effects of estrous cycle and social dominance. *Physiology & Behavior*, 73: 411-420.
- Parker GA, 1974: Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 223-243.
- Piálek J, Vyskočilová M, Bímová B, Havelková D, Piálková J, Dufková P, Bencová V, Ďureje L, Albrecht T, Hauffe HC, Macholán M, Munclinger P, Storchová R, Zajícová A, Holáň V, Gregorová S, Forejt J, 2008: Development of unique house mouse resources suitable for evolutionary studies of speciation. *Journal of Heredity*, 99: 34-44.
- Pocock MJO, Hauffe HC, Searle JB, 2005: Dispersal in house mice. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 565-583.
- Poole TB, Morgan HDR, 1976: Social and territorial behaviour of laboratory mice (*Mus musculus* L.) in small complex areas. *Animal Behaviour*, 24: 476-480.
- Prager EM, Boursot P, Sage RD, 1997: New assays for Y Chromosome and p53 pseudogene clines among East Holstein house mice. *Mammalian Genome*, 8: 279-281.
- Prager EM, Omego C, Sage RD, 1998: Genetic variation and phylogeography of Central Asian and other house mice, including a major new mitochondrial lineage in Yemen. *Genetics*, 150: 835-861.
- Reimer J, Petras ML, 1967: Breeding structure of house mouse, *Mus musculus*, in a population cage. *Journal of Mammalogy*, 48: 88-99.

- Rodgers RJ, Cole JC, 1993: Anxiety enhancement in the murine elevated plus maze by immediate prior exposure to social stressor. *Physiology & Behavior*, 53: 383-388.
- Roubertoux PL, Guillot PV, Mortaud S, Pratte M, Jamon M, Cohen-Salmon C, Tordjman S, 2005: Attack behaviors in mice: from factorial structure to quantitative trait loci mapping. *European Journal of Pharmacology*, 526: 172-185.
- Rowe FP, Taylor EJ, Chudley AHJ, 1963: The numbers and movements of house-mice (*Mus musculus* L.) in the vicinity of four corn-ricks. *The Journal of Animal Ecology*, 32: 87-97.
- Sage RD, 1981: Wild mice. In: Foster HL, Small JD, Fox JG (eds.): The mouse in biomedical research. Vol. I. *Academic Press*, New York: 39-90.
- Sage RD, Atchley WR, Capanna E, 1993: House mice as models in systematic biology. *Systematic Biology*, 42: 523-561.
- Sage RD, Heyneman D, Lim KC, Wilson C, 1986: Wormy mice in a hybrid zone. *Nature*, 324: 60-63.
- Sandnabba NK, 1997: Territorial behaviour and social organization as a function of the level of aggressiveness in male mice. *Ethology*, 103: 566-577.
- Silver LM, 1995: Mouse genetics: concepts and applications. *Oxford University Press*, New York.
- Simpson K, 2001: The role of testosterone in aggression. *McGill Journal of Medicine*, 6: 32-40.
- Sinclair ARE, Olsen PD, Redhead TD, 1990: Can predators regulate small mammal populations? Evidence from house mouse outbreaks in Australia. *Oikos*, 59: 382-392.
- Singleton GR, 1983: The social and genetic structure of a natural colony of house mice, *Mus musculus*, at Healesville Wildlife Sanctuary. *Australian Journal of Zoology*, 31: 155-166.

- Singleton GR, Hay DA, 1983: The effect of social organization on reproduction success and gene flow in colonies of wild house mice, *Mus musculus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12: 49-56.
- Sluyter F, Meijeringh BJ, van Oortmerssen GA, Koolhaas JM, 1995: Studies on wild house mice (VIII): postnatal maternal influences on intermale aggression in reciprocal F<sub>1</sub>'s. *Behavior Genetics*, 25: 367-370.
- Sluyter F, van der Vlugt JJ, van Oortmerssen GA, Koolhaas JM, van der Hoeven F., Boer P, 1996: Studies on wild house mice. VII. Prenatal maternal environment and aggression. *Behavior Genetics*, 26: 513-518.
- Sluyter F, van Oortmerssen GA, Koolhaas JM, 1994: Studies on wild house mice VI: differential effects of the Y chromosome on intermale aggression. *Aggressive Behavior*, 20: 379-386.
- Sluyter F, van Oortmerssen GA, Ruiter AJH, Koolhaas JM, 1996: Aggression in wild house mice: current state of affairs. *Behavior Genetics*, 26: 489-496.
- Smajda C, Catalan J, Ganem G, 2004: Strong premating divergence in a unimodal hybrid zone between two subspecies of the house mouse. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 165-176.
- StatSoft Inc., 2009: STATISTICA: Data Analysis Software System. [Version 9]. Tulsa, OK. Ref Type: Computer Program.
- Stenseth NC, Lidicker WZ Jr, 1992: The study of dispersal: a conceptual guide. In: Stenseth NC, Lidicker WZ Jr (eds.): Animal dispersal. *Chapman & Hall*, London: 5-20.
- Stopka P, Stopková R, Janotová K, 2012: Mechanisms of chemical communication. In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds.): Evolution of the house mouse. Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Biology. *Cambridge University Press*, Cambridge: 191-220.

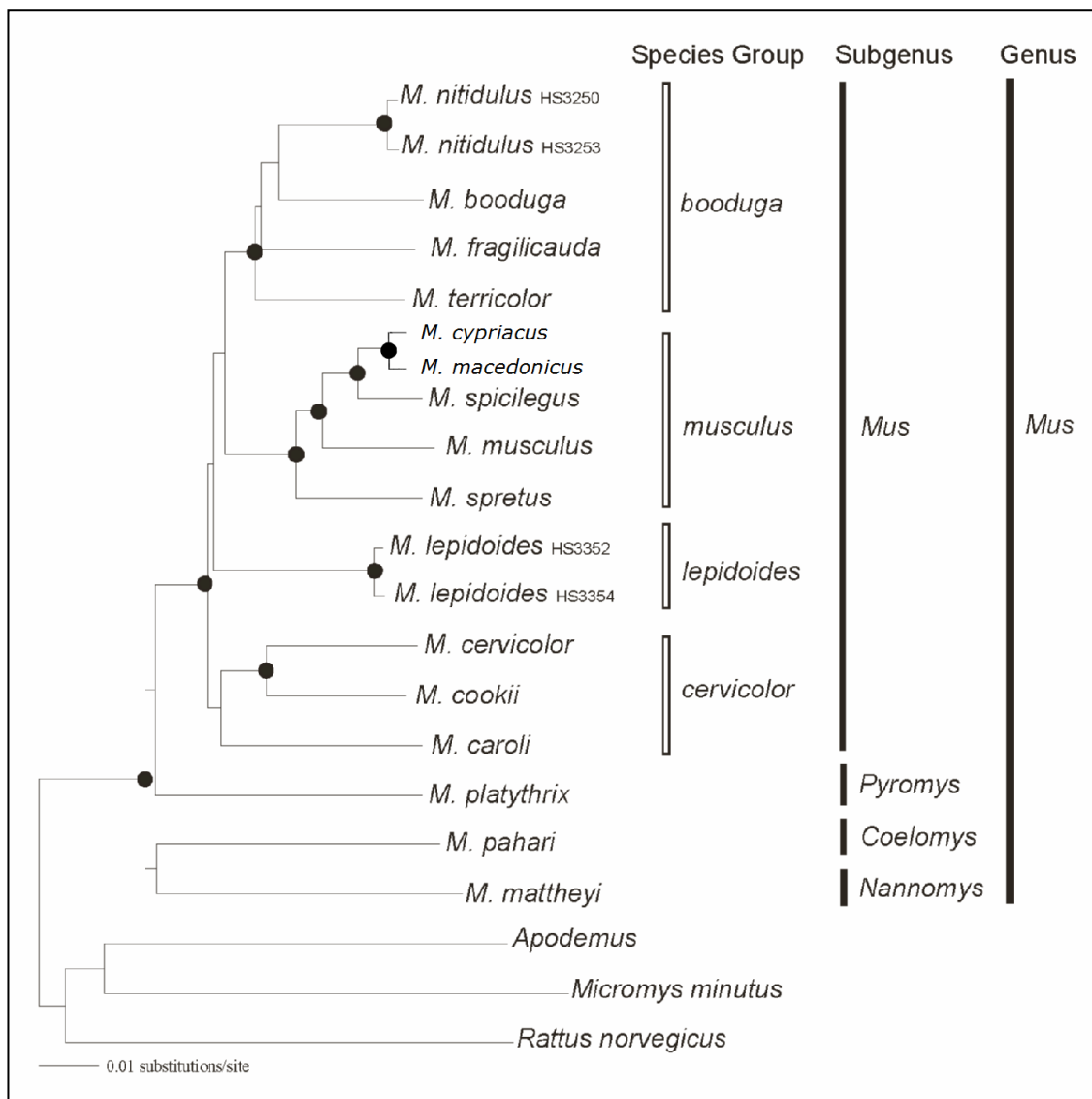
- Suzuki H, Aplin KP, 2012: Phylogeny and biogeography of the genus *Mus* in Eurasia. In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds.): Evolution of the house mouse. Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Biology. *Cambridge University Press*, Cambridge: 35-93.
- Thuesen P, 1977: A comparison of the agonistic behaviour of *Mus musculus musculus* L. and *Mus musculus domesticus* Ruddy (Mammalia, Rodentia). *Videnskabelige Meddelelser Dansk Naturhistorisk Forening*, 140: 117-128.
- Toates F, 1998: Control of behaviour. The open university, *Springer-Verlag*, Berlin.
- Townsend CR, Begon M, Harper JL, 2008: Essentials of ecology. 3rd edition. *Blackwell publishing*, Oxford.
- Tucker PK, Sandstedt SA, Lundrigan BL, 2005: Phylogenetic relationships in the subgenus *Mus* (genus *Mus*, family Muridae, subfamily Murinae): examining gene trees and species trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 653-662.
- Turri MG, Henderson ND, DeFries JC, Flint J, 2001: Quantitative trait locus mapping in laboratory mice derived from a replicated selection experiment for open-field activity. *Genetics*, 158: 1217-1226.
- Vanlerberghe F, Boursot P, Catalan J, Gerasimov S, Bonhomme F, Atanassov Botev B, Thaler L, 1988: Analyse génétique de la zone d'hybridation entre les deux sous-espèces de souris *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus musculus* en Bulgarie. *Genome*, 30: 427-437. (abstrakt v anglickém jazyce)
- Vanlerberghe F, Boursot P, Nielsen JT, Bonhomme F, 1988: A steep cline for mitochondrial DNA in Danish mice. *Genetical Research*, 52: 185-193.
- Vanlerberghe F, Dod B, Boursot P, Bellis M, Bonhomme F, 1986: Absence of Y-chromosome introgression across the hybrid zone between *Mus musculus domesticus* and *Mus musculus musculus*. *Genetical Research*, 48: 191-197.

- Van Loo PLP, Mol JA, Koolhaas JM, Van Zutphen LFM, Baumans V, 2001: Modulation of aggression in male mouse: Influence of group size and cage size. *Physiology & Behavior*, 72: 675-683.
- Van Loo PLP, Van Zutphen LFM, Baumans, 2003: Male management: coping with aggression problems in male laboratory mice. *Laboratory Animals*, 37: 300-313.
- van Oortmerssen GA, Bakker ThCM, 1981: Artificial selection for short and long attack latencies in wild *Mus musculus domesticus*. *Behavior Genetics*, 11: 115-126.
- van Zegeren K, 1980: Variation in aggressiveness and the regulation of numbers in house mouse populations. *Netherlands Journal of Zoology*, 30: 635-770.
- van Zegeren K, van Oortmerssen GA, 1981: Frontier disputes between the West- and East-European house mouse in Schleswig-Holstein, West Germany. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 46: 363-369.
- Vošlajerová Bímová B, Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Dufková P, Laukaitis C, Karn RC, Luzynski K, Tucker PK, Piálek J, 2011: Reinforcement selection acting on the European house mouse hybrid zone. *Molecular Ecology*, 20: 2403-2424.
- Wade MJ, 2002: Population structure. In: Nature publishing group: Encyclopedia of life sciences, *Macmillan Publishers*: 1-5.
- Walsh RN, Cummins RA, 1976: The open-field test: A critical review. *Psychological Bulletin*, 83: 482-504.
- Wilson EO, 1980: Sociobiology: the abridged edition. *Belknap Press of Harvard University Press*, Cambridge.
- Wolff RJ, 1985: Mating behaviour and female choice: their relation to social structure in wild caught house mice (*Mus musculus*) housed in a semi-natural environment. *Journal of Zoology*, 207: 43-51.

- Yang H, Wang JR, Didion JP, Buus RJ, Bell TA, Welsh CE, Bonhomme F, Yu AHT, Nachman MW, Piálek J, Tucker P, Boursot P, McMillan L, Churchill GA, de Villena FPM, 2011: Subspecific origin and haplotype diversity in the laboratory mouse. *Nature Genetics*, 45: 648-655.
- Yonekawa H, Moriwaki K, Gotoh O, Miyashita N, Matsushima Y, Shi LM, Cho WS, Zhen XL, Tagashira Y, 1988: Hybrid origin of Japanese mice "*Mus musculus molossinus*": evidence from restriction analysis of mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 5: 63-78.
- Yonekawa H, Sato JJ, Suzuki H, Moriwaki K, 2012: Origin and genetic status of *Mus musculus molossinus*: A typical example of reticulate evolution in the genus *Mus*. In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds.): Evolution of the house mouse. Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Biology. *Cambridge University, Press Cambridge*: 94-113.

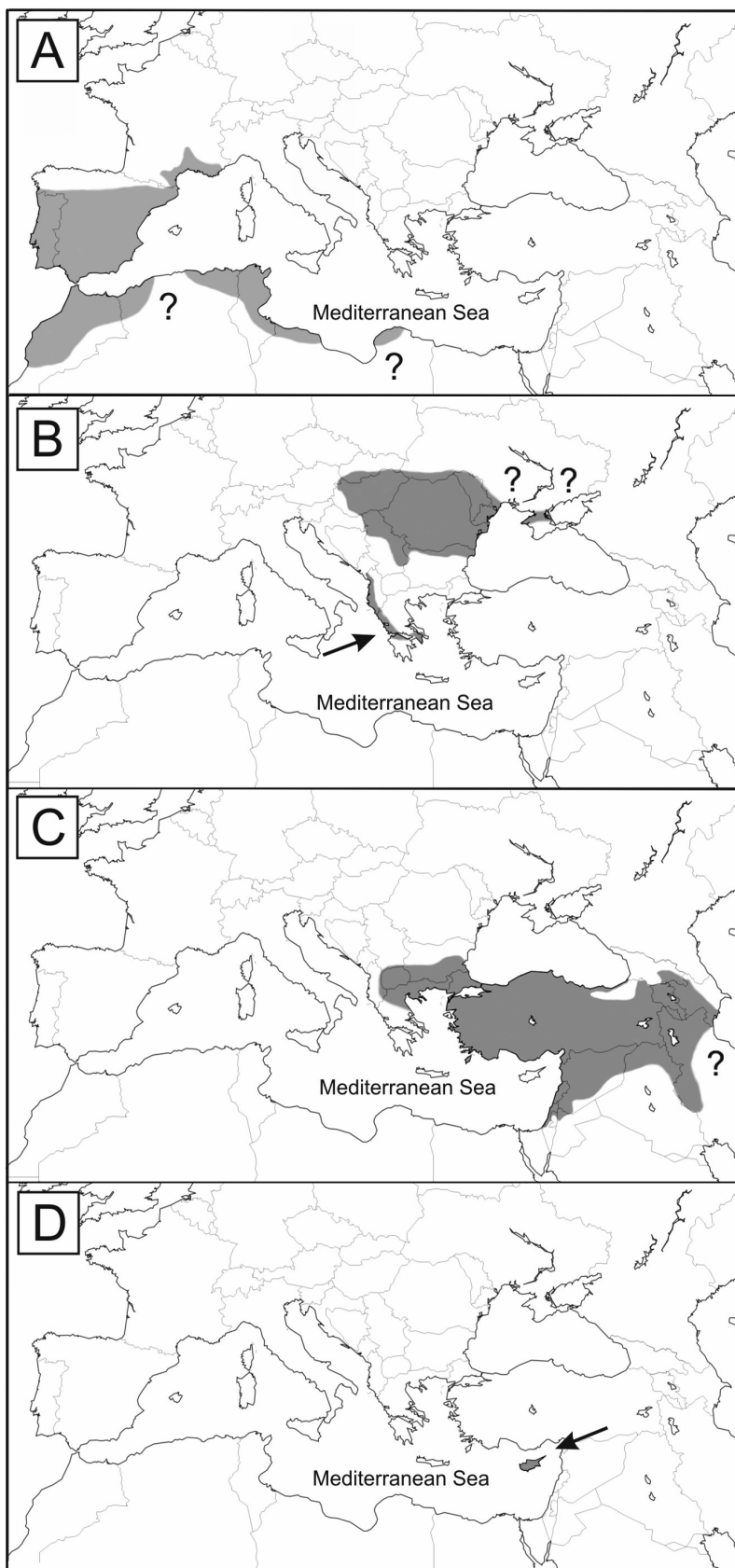


## Přílohy

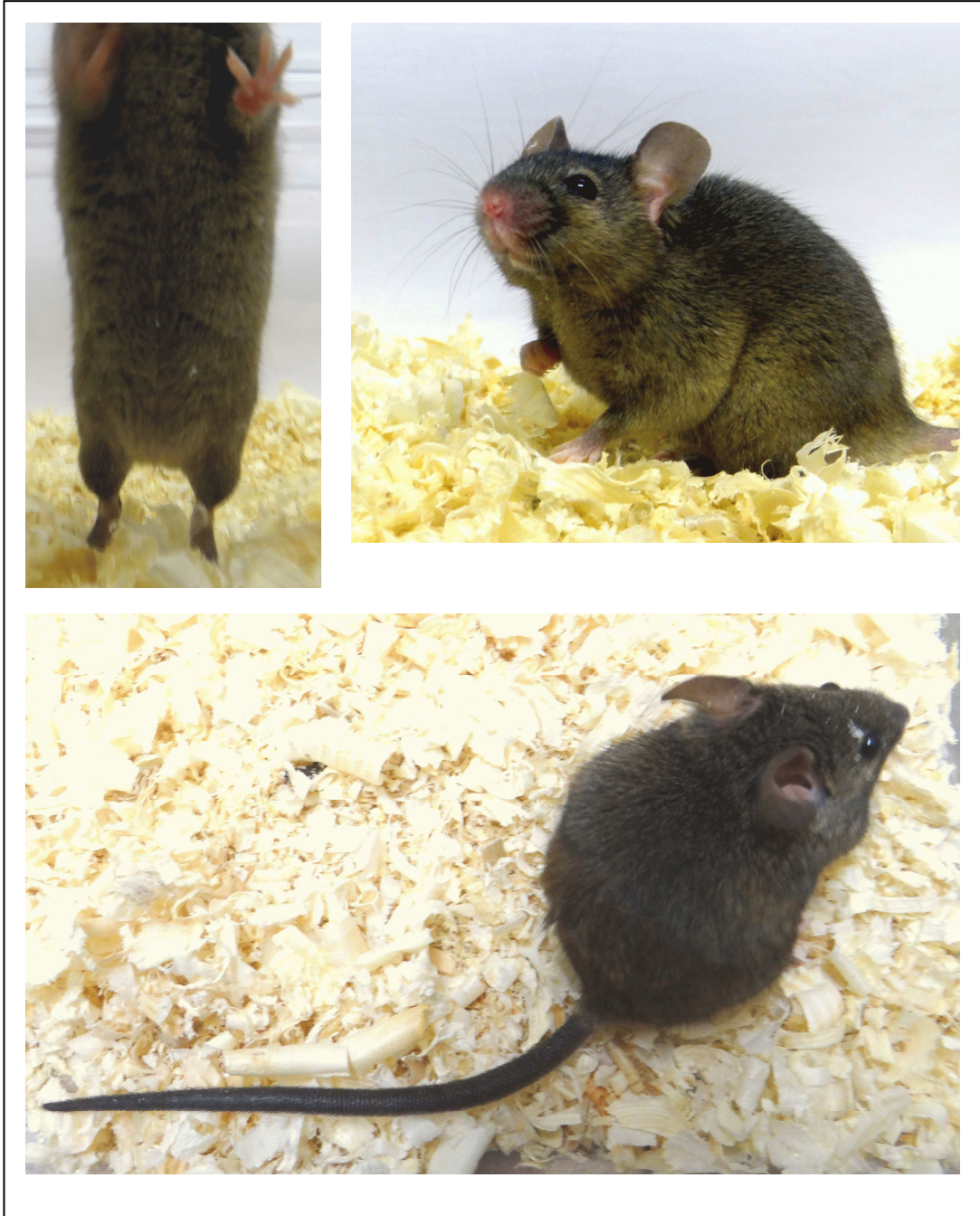


**Příloha č. 1:** Fylogenetický strom rodu *Mus*

Podrod *Mus* zahrnuje celkem čtyři skupiny druhů (SG): *M. booduga*, *M. musculus*, *M. lepidoides* a *M. cervicolor*. Skupina druhů *M. musculus* je reprezentována druhy: *M. cyriacus*, *M. macedonicus*, *M. spicilegus*, *M. musculus* a *M. spretus*. Druh *M. musculus* se postupně divergoval do několika poddruhů: *M. m. domesticus*, *M. m. musculus*, *M. m. castaneus*, *M. m. gentilulus* a *M. m. molossinus* (upraveno dle Cucchi et al., 2006; Suzuki et Aplin, 2012).



**Příloha č. 2:** Mapa zachycující rozšíření nekomenzálních druhů podrodu *Mus*: A) *M. spretus*, B) *M. spicilegus*, C) *M. macedonicus*, D) *M. cyriacus* (Auffray et Britton-Davidian, 2012).

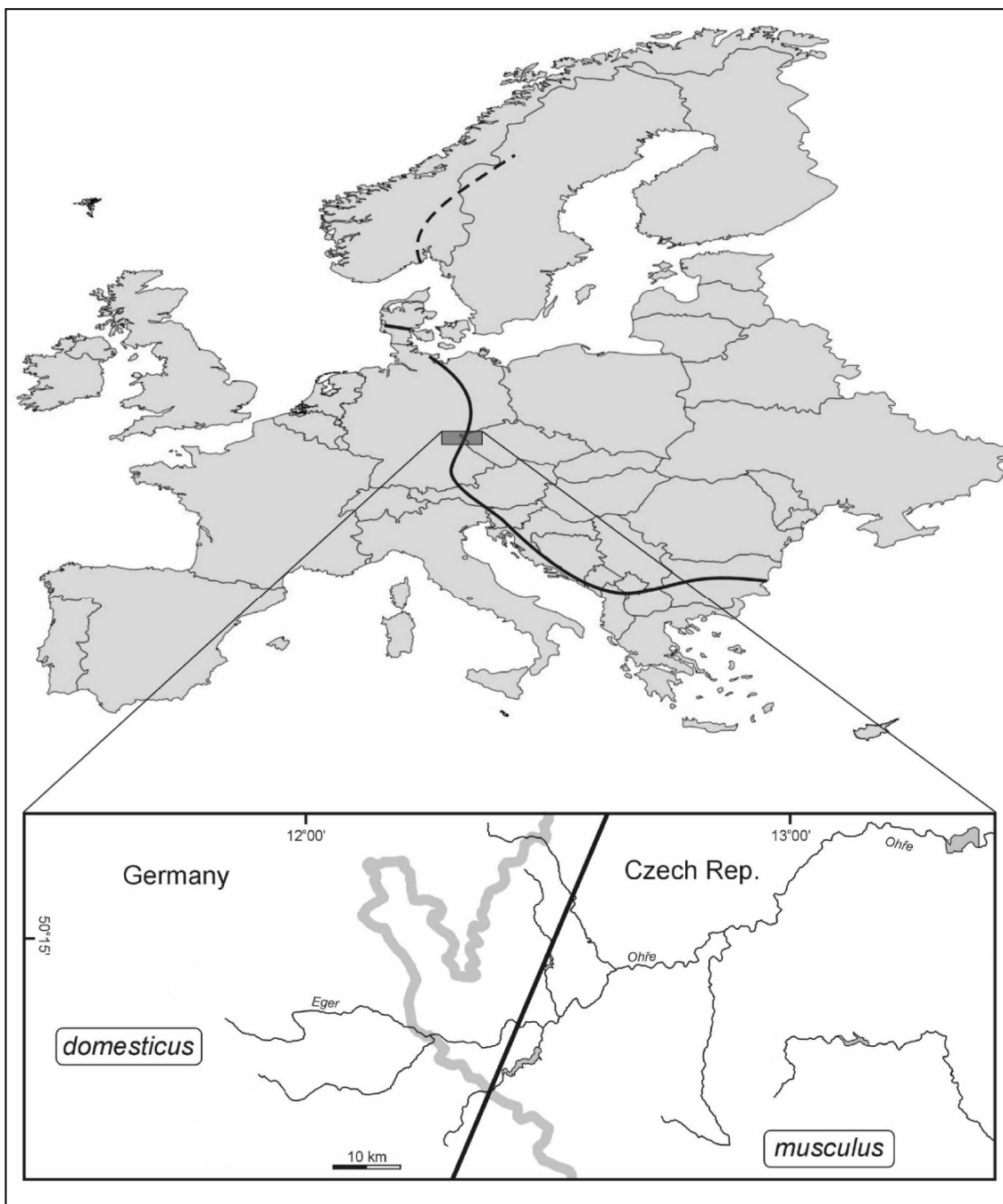


**Příloha č. 3:** Ukázka zástupců poddruhu *M. m. domesticus*  
(Studenec, 2012).



**Příloha č. 4:** Ukázka zástupců poddruhu *M. m. musculus*  
(Studenec, 2012).



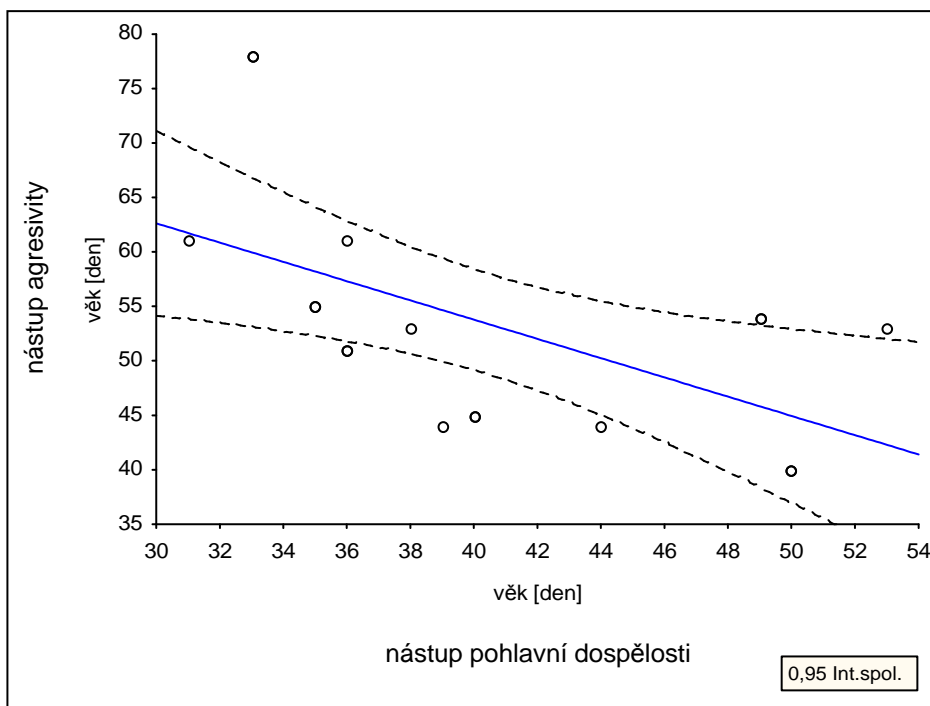


**Příloha č. 5:** Pozice hybridní zóny myší domácích (*Mus musculus domesticus* a *M. m. musculus*) v Evropě. Přerušovaná čára vyznačuje prozatímní pozici této HZ v Norsku (Jones et al., 2010). Detailní mapa pak znázorňuje přibližný průběh HZ západním výběžkem České republiky (Macholán et al., 2007a). (©Miloš Macholán)

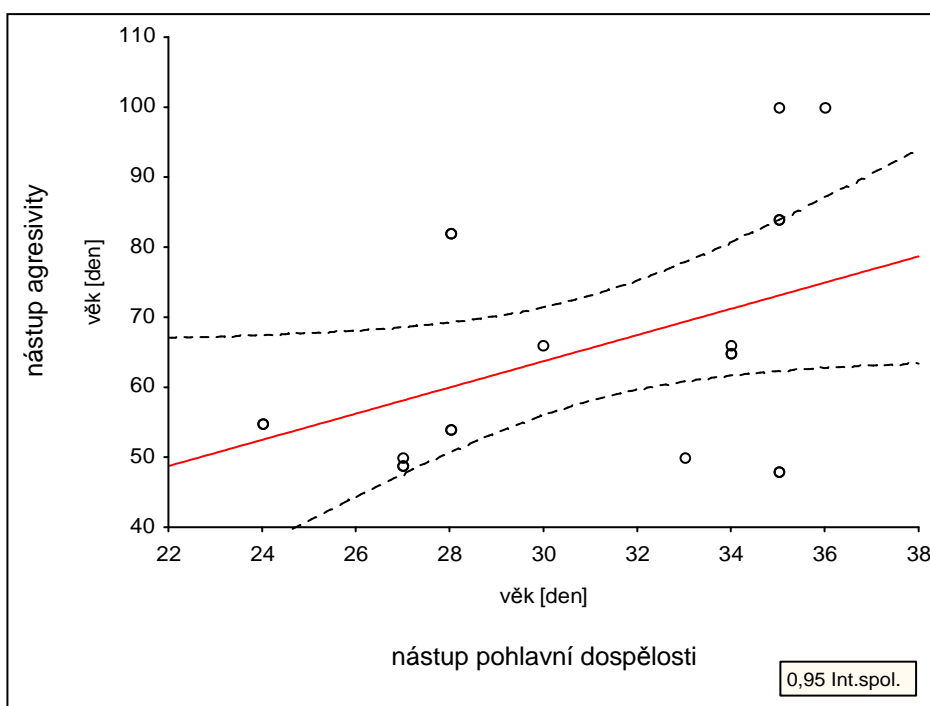
**Příloha č. 6:** Nástup pohlavní dospělosti a nástup agresivity

(R+ - nástup pohlavní dospělosti; AG+ - nástup agresivity; ND - No Data).

<b>STRA</b>			<b>BUSNA</b>		
<b>Pár_Jedinec</b>	<b>R+</b>	<b>Ag+</b>	<b>Pár_Jedinec</b>	<b>R+</b>	<b>Ag+</b>
SA01_ISI♂9973	ND	53	BA01_ISI♂0294	33	50
SA01_ISI♂9974	ND	53	BA01_ISI♂0295	27	50
SA02_ISI♂0453	31	61	BA02_ISI♂0296	27	49
SA02_ISI♂0454	36	61	BA02_ISI♂0297	27	49
SA03_ISI♂0651	33	78	BA04_ISI♂0322	30	66
SA03_ISI♂0652	33	78	BA04_ISI♂0323	34	66
SA04_ISI♂0790	36	51	BA05_ISI♂0589	35	48
SA04_ISI♂0791	36	51	BA05_ISI♂0590	35	48
SA05_ISI♂0849	35	55	BA06_ISI♂0962	28	54
SA05_ISI♂0850	35	55	BA06_ISI♂0963	28	54
SA06_ISI♂1616	38	53	BA07_ISI♂1523	36	100
SA06_ISI♂1617	53	53	BA07_ISI♂1524	35	100
SA07_ISI♂1635	50	40	BA08_ISI♂1599	24	55
SA07_ISI♂1636	50	40	BA08_ISI♂1600	24	55
SA08_ISI♂1637	40	45	BA09_ISI♂1715	34	65
SA08_ISI♂1638	40	45	BA09_ISI♂1716	34	65
SA09_ISI♂1993	49	54	BA10_ISI♂1740	28	82
SA09_ISI♂1994	49	54	BA10_ISI♂1741	28	82
SA10_ISI♂2238	39	44	BA-R_ISI♂1888	35	84
SA10_ISI♂2239	44	44	BA-R_ISI♂1889	35	84



**Příloha č. 7:** Nástup pohlavní dospělosti a agresivity - kmen STRA (n = 18); lineární regrese (rovnice regresní přímky:  $y = 89,133 - 0,57 \cdot x$ ).



**Příloha č. 8:** Nástup pohlavní dospělosti a agresivity - kmen BUSNA (n = 20); lineární regrese (rovnice regresní přímky:  $y = 7,590 + 0,441 \cdot x$ ).

**Příloha č. 9:** Dyadické interakce - vyhodnocení testu agresivity a sociální pozice - kmen STRA  
 (parametry: ALa - Latence útoku, NA - Počet útoků, TRLa - Latence chřestění ocasem, NTR - Počet chřestění ocasem; sociální pozice: D - dominant, S - subdominant).

<b>Pár_Jedinec</b>	<b>ALa [s]</b>	<b>NA</b>	<b>TRLa [s]</b>	<b>NTR</b>	<b>Váha [g]</b>	<b>Sociální pozice</b>
SA01_ISI♂9973	3	6	291	1	28,64	S
SA01_ISI♂9974	0	22	20	2	27,91	D
SA02_ISI♂0453	360	0	360	0	28,22	neurčeno
SA02_ISI♂0454	360	0	360	0	24,30	neurčeno
SA03_ISI♂0651	51	7	360	0	21,90	S
SA03_ISI♂0652	42	12	360	0	23,20	D
SA04_ISI♂0790	66	1	67	5	24,84	S
SA04_ISI♂0791	78	12	67	16	25,45	D
SA05_ISI♂0849	127	5	133	9	25,50	S
SA05_ISI♂0850	179	11	196	2	28,29	D
SA06_ISI♂1616	360	0	360	0	25,83	neurčeno
SA06_ISI♂1617	360	0	360	0	25,75	neurčeno
SA07_ISI♂1635	107	7	116	8	27,02	D
SA07_ISI♂1636	199	1	177	3	27,57	S
SA08_ISI♂1637	152	7	360	0	29,54	S
SA08_ISI♂1638	41	22	90	3	28,25	D
SA09_ISI♂1993	360	0	360	0	30,12	neurčeno
SA09_ISI♂1994	360	0	360	0	27,38	neurčeno
SA10_ISI♂2238	62	1	75	14	25,98	S
SA10_ISI♂2239	60	12	73	4	25,98	D



**Příloha č. 10:** Dyadická interakce - vyhodnocení testu agresivity a sociální pozice - kmen BUSNA  
 (parametry: ALa - Latence útoku, NA - Počet útoků, TRLa - Latence chřestění ocasem, NTR - Počet chřestění ocasem; sociální pozice: D - dominant, S - subordinant).

<b>Pár_Jedinec</b>	<b>ALa [s]</b>	<b>NA</b>	<b>TRLa [s]</b>	<b>NTR</b>	<b>Váha [g]</b>	<b>Sociální pozice</b>
BA01_ISI♂0294	360	0	360	0	20,20	D
BA01_ISI♂0295	360	0	360	0	19,55	S
BA02_ISI♂0296	360	0	360	0	20,00	D
BA02_ISI♂0297	360	0	360	0	17,17	S
BA04_ISI♂0322	360	0	360	0	18,90	S
BA04_ISI♂0323	360	0	360	0	15,30	D
BA05_ISI♂0589	360	0	360	0	18,44	D
BA05_ISI♂0590	360	0	360	0	17,13	S
BA06_ISI♂0962	360	0	360	0	19,30	D
BA06_ISI♂0963	360	0	360	0	18,20	S
BA07_ISI♂1523	360	0	360	0	18,51	neurčeno
BA07_ISI♂1524	360	0	360	0	14,70	neurčeno
BA08_ISI♂1599	360	0	360	0	19,90	S
BA08_ISI♂1600	360	0	84	2	21,67	D
BA09_ISI♂1715	360	0	360	0	17,17	D
BA09_ISI♂1716	360	0	360	0	19,17	S
BA10_ISI♂1740	360	0	360	0	18,11	neurčeno
BA10_ISI♂1741	360	0	360	0	15,30	neurčeno
BA-R_ISI♂1888	360	0	360	0	14,57	neurčeno
BA-R_ISI♂1889	360	0	360	0	12,53	neurčeno

**Příloha č. 11:** Dyadická interakce - detailnější vyhodnocení testu agresivity na základě evidence ustálených prvků chování - kmen BUSNA.

Pár_Jedinec	Sociální pozice	
	Dominant	Subordinant
BA01_ISI♂0294	ofenzivní čištění	
BA01_ISI♂0295		časté strnutí těla, podřízený postoj
BA02_ISI♂0296	boxuje	
BA02_ISI♂0297		nechá si očichávat anální oblast
BA04_ISI♂0322		také ofenzivní čištění, ale v podstatně menší míře
BA04_ISI♂0323	ofenzivní čištění	
BA05_ISI♂0589	nenechá si očichávat anální oblast	
BA05_ISI♂0590		nechává se čistit, podřízený postoj
BA06_ISI♂0962	ofenzivní čištění	
BA06_ISI♂0963		nechá si očichávat anální oblast, přivírá oči a klopí uši
BA07_ISI♂1523		neurčeno
BA07_ISI♂1524		nevykazují sociální chování
BA08_ISI♂1599		strnutí těla
BA08_ISI♂1600	boxuje	
BA09_ISI♂1715	ofenzivní postoj, ofenzivní čištění	
BA09_ISI♂1716		podřízený postoj
BA10_ISI♂1740		neurčeno
BA10_ISI♂1741		nevykazují sociální chování
BA-R_ISI♂1888		neurčeno
BA-R_ISI♂1889		vykazují sociální interakci, ale není možné určit, který z jedinců má převahu

**Příloha č. 12:** Explorace - vyhodnocení exploračních parametrů - kmen STRA

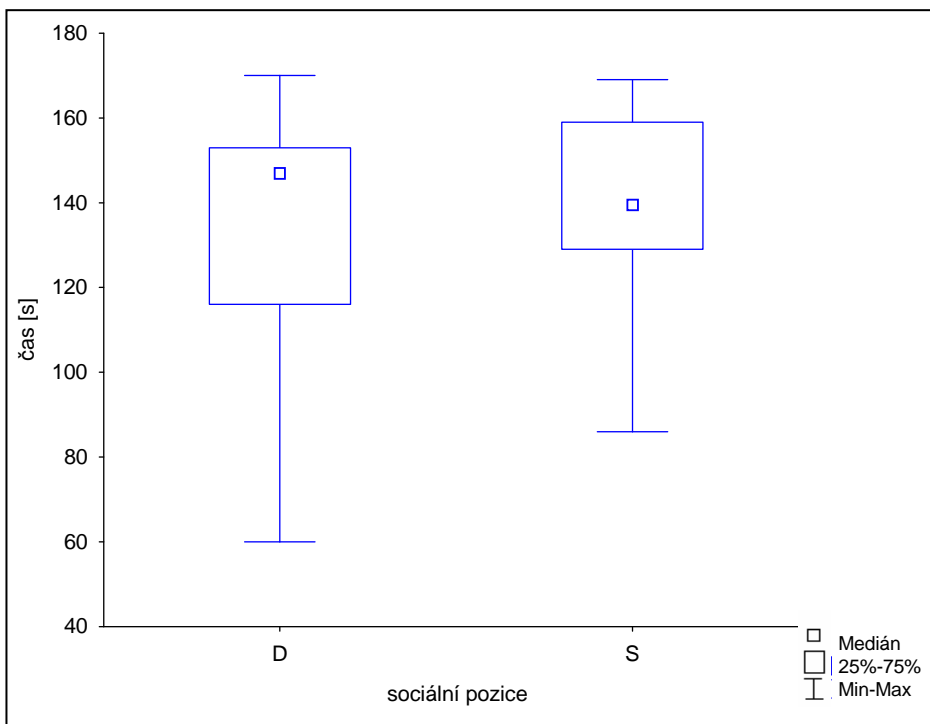
(parametry: ELa - Latence vstupu do arény, TA - Celkový čas strávený v aréně, TB - Celkový čas strávený v boxu, TsB - Počet návštěv boxu, TCC - Čas strávený v centrálním kruhu, TMA - Čas strávený v okrajovém mezikruží, SP - Celková absolvovaná dráha).

<b>Pár_Jedinec</b>	<b>ELa [s]</b>	<b>TA [s]</b>	<b>TB [s]</b>	<b>TsB</b>	<b>TCC [s]</b>	<b>TMA [s]</b>	<b>SP [m]</b>
SA01_ISI♂9973	144	159	21	3	67	92	35,781
SA01_ISI♂9974	113	116	64	1	50	66	26,681
SA02_ISI♂0453	475	-	-	-	-	-	-
SA02_ISI♂0454	107	158	22	2	89	69	39,680
SA03_ISI♂0651	44	169	11	1	98	71	50,957
SA03_ISI♂0652	268	170	10	2	94	76	38,248
SA04_ISI♂0790	49	147	33	2	67	80	31,000
SA04_ISI♂0791	87	153	27	2	54	99	35,407
SA05_ISI♂0849	67	129	51	2	43	86	32,948
SA05_ISI♂0850	109	148	32	3	72	76	42,344
SA06_ISI♂1616	12	113	67	6	50	63	26,816
SA06_ISI♂1617	39	149	31	3	65	84	41,222
SA07_ISI♂1635	208	60	120	3	44	16	8,953
SA07_ISI♂1636	37	86	94	3	69	17	16,753
SA08_ISI♂1637	57	132	48	2	73	59	26,181
SA08_ISI♂1638	119	146	34	3	52	94	23,916
SA09_ISI♂1993	315	179	1	1	95	84	39,927
SA09_ISI♂1994	455	-	-	-	-	-	-
SA10_ISI♂2238	600	-	-	-	-	-	-
SA10_ISI♂2239	34	122	58	3	65	57	26,304

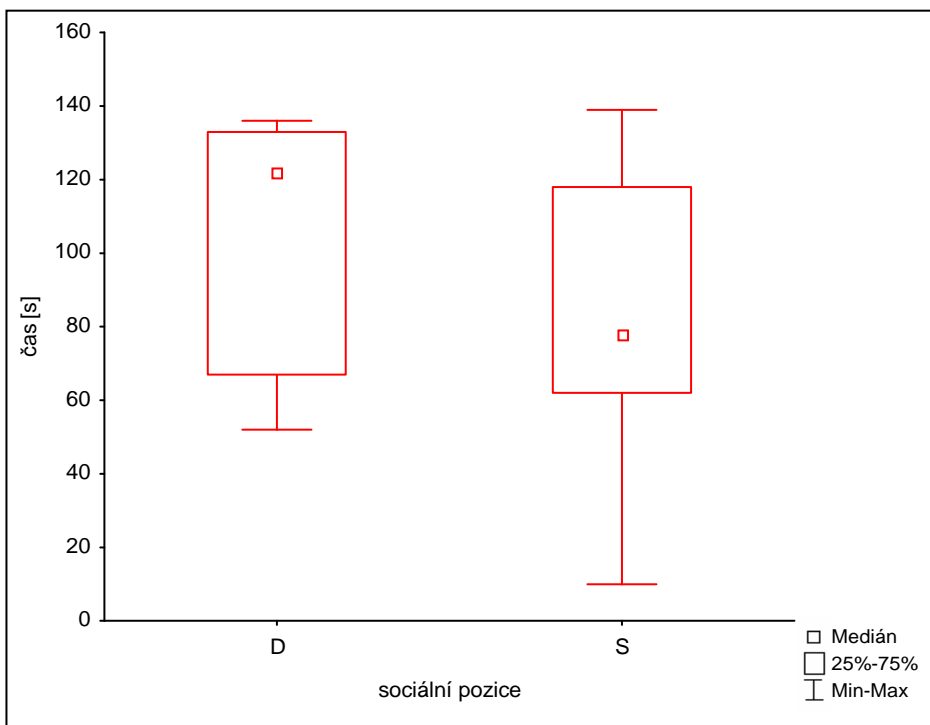
**Příloha č. 13:** Explorace - vyhodnocení exploračních parametrů - kmen BUSNA

(parametry: ELa - Latence vstupu do arény, TA - Celkový čas strávený v aréně, TB - Celkový čas strávený v boxu, TsB - Počet návštěv boxu, TCC - Čas strávený v centrálním kruhu, TMA - Čas strávený v okrajovém mezikruží, SP - Celková absolvovaná dráha).

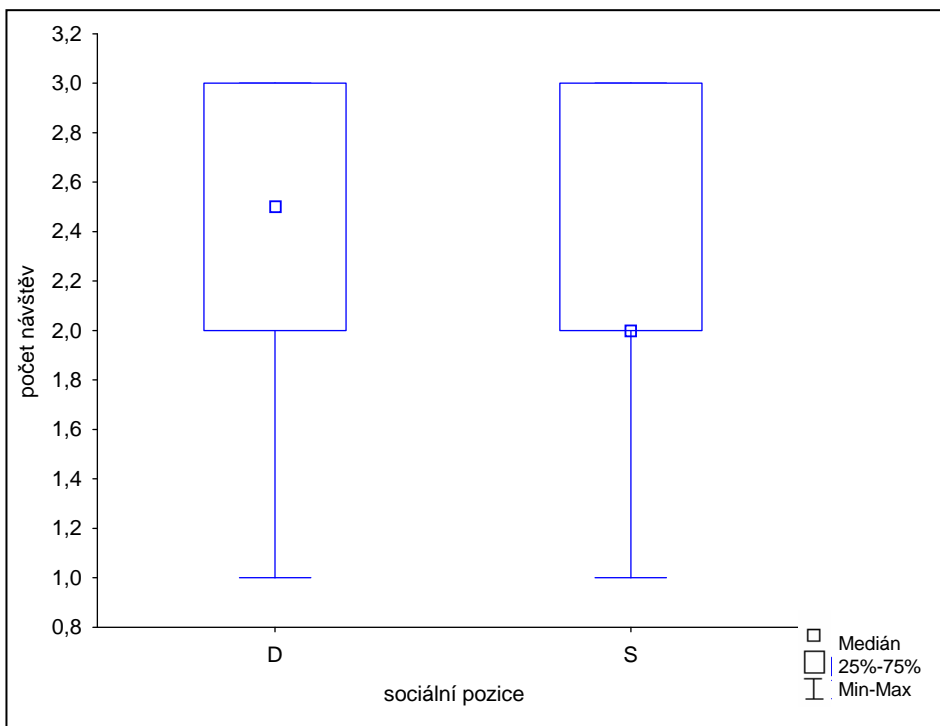
<b>Pár_Jedinec</b>	<b>ELa [s]</b>	<b>TA [s]</b>	<b>TB [s]</b>	<b>TsB</b>	<b>TCC [s]</b>	<b>TMA [s]</b>	<b>SP [m]</b>
BA01_ISI♂0294	2	67	113	5	20	47	10,671
BA01_ISI♂0295	7	109	71	3	42	67	18,359
BA02_ISI♂0296	9	105	75	4	29	76	12,756
BA02_ISI♂0297	9	118	62	4	71	47	14,955
BA04_ISI♂0322	19	10	170	1	2	8	1,144
BA04_ISI♂0323	11	136	44	3	44	92	27,614
BA05_ISI♂0589	6	133	47	3	40	93	16,630
BA05_ISI♂0590	9	139	41	3	37	102	20,690
BA06_ISI♂0962	8	130	50	3	26	104	24,793
BA06_ISI♂0963	8	62	118	4	14	48	8,554
BA07_ISI♂1523	7	85	95	4	29	56	11,156
BA07_ISI♂1524	17	96	84	3	37	59	14,572
BA08_ISI♂1599	4	70	110	2	15	55	15,351
BA08_ISI♂1600	6	122	58	3	32	90	19,073
BA09_ISI♂1715	19	52	128	1	7	45	5,648
BA09_ISI♂1716	21	78	102	2	24	54	7,147
BA10_ISI♂1740	10	52	128	3	5	47	6,393
BA10_ISI♂1741	4	127	53	3	19	108	17,893
BA-R_ISI♂1888	15	120	60	3	35	85	16,528
BA-R_ISI♂1889	13	120	60	4	27	93	19,614



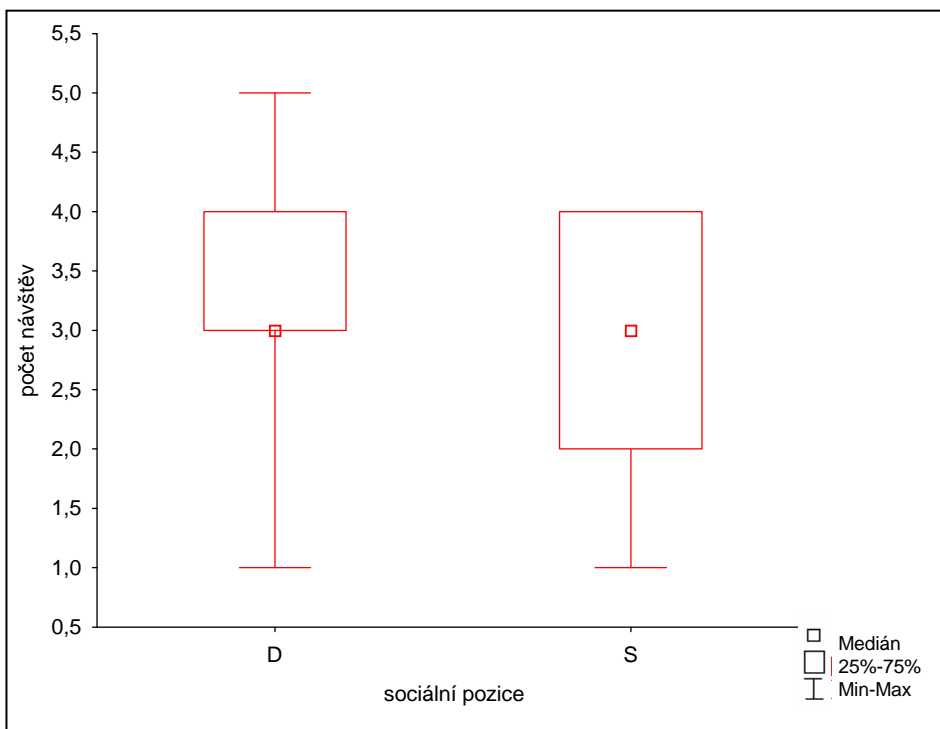
**Příloha č. 14:** Celkový čas strávený v aréně - kmen STRA (n = 12); Mann-Whitneyův U-test (D - dominant, S - subordinant).



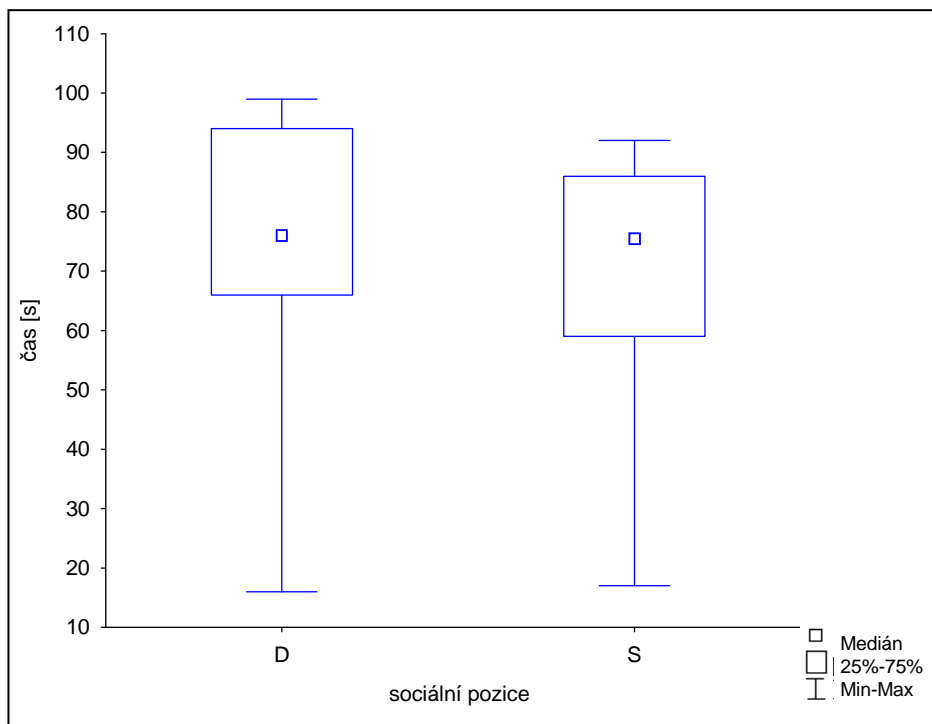
**Příloha č. 15:** Celkový čas strávený v aréně - kmen BUSNA (n = 14); Mann-Whitneyův U-test (D - dominant, S - subordinant).



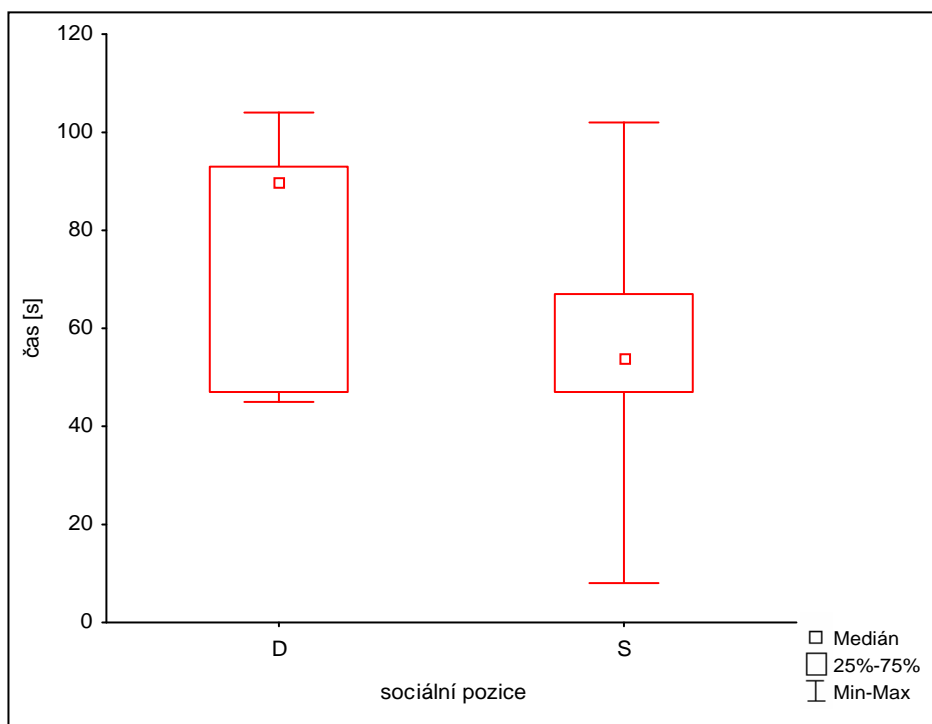
**Příloha č. 16:** Počet návštěv v boxu - kmen STRA (n = 12); Mann-Whitneyův U-test (D - dominant, S - subordinate).



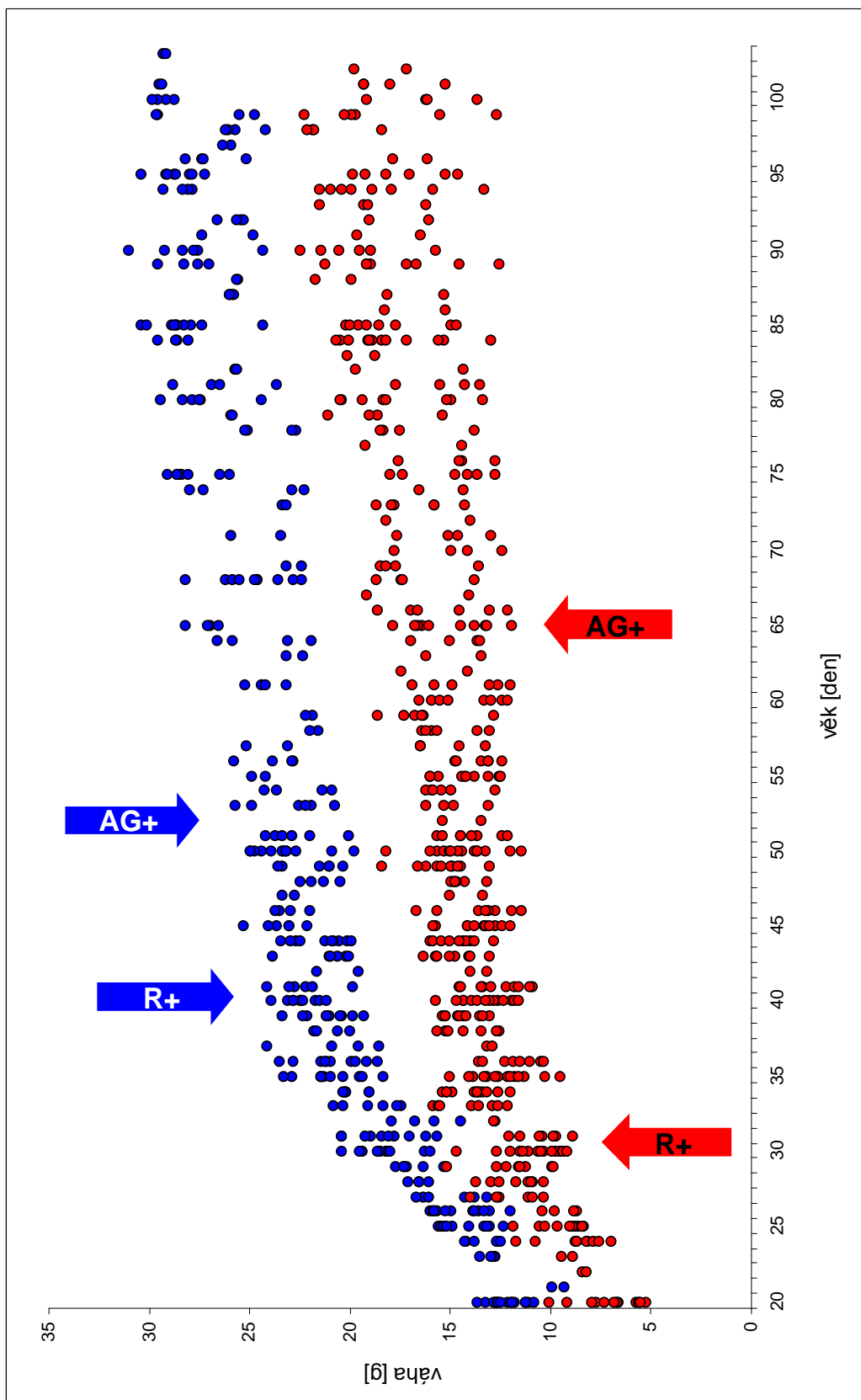
**Příloha č. 17:** Počet návštěv v boxu - kmen BUSNA (n = 14); Mann-Whitneyův U-test (D - dominant, S - subordinate).



**Příloha č. 18:** Čas strávený v okrajovém mezikruží - kmen STRA (n = 12); Mann-Whitneyův U-test (D - dominant, S - subordinant).



**Příloha č. 19:** Čas strávený v okrajovém mezikruží - kmen BUSNA (n = 14); Mann-Whitneyův U-test (D - dominant, S - subordinant).



**Příloha č. 20:** Růstové křivky

Kmen STRA je znázorněn modrou barvou, kmen BUSNA červenou barvou  
(R+ - nástup pohlavní dospělosti; AG+ - nástup agresivity).



# Ontogeny of aggressive behaviour in two house mouse subspecies

Rusová N.<sup>1, 2</sup>, Hiadlovská, Z.<sup>1, 3</sup>, Vošlajerová Bímová, B.<sup>1, 4</sup>,  
Macholán, M.<sup>1, 3</sup>

<sup>1</sup>Institute of Animal Physiology and Genetics ASCR, Brno; <sup>2</sup> Department of Ecology, FES  
CULS, Prague; <sup>3</sup> Institute of Botany and Zoology, FS MU, Brno; <sup>4</sup>Department of Population  
Biology IVB, ASCR, Brno

## Question:

Does the ontogeny of two mouse subspecies differ in timing of  
male aggression and sexual maturity?

### Introduction:

- aggression is traditionally viewed as an important social factor in an animal's life
- it is generally accepted, that in male mammals aggression develops during sexual maturation mediated by testosterone
- two house mouse subspecies, *Mus m. musculus* and *Mus m. domesticus* differ in their level of aggressiveness
- in the two subspecies, the aggression probably plays a different role in forming a social system
- thus during their ontogeny, males of the two subspecies may invest differently in the development of aggression



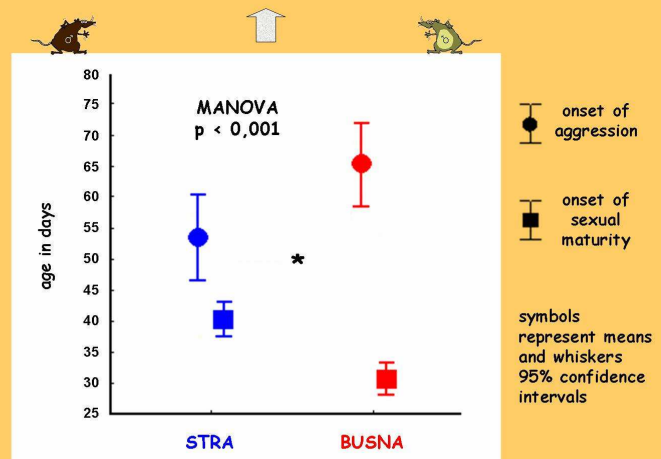
### Material & Methods:

- 40 adult males were tested
- 2 experimental groups of 20 animals: inbred strains derived from *M. m. domesticus* (STRA) and *M. m. musculus* (BUSNA)
- brothers raised in pairs (10 pairs per group), i.e. brothers kept together in a single cage after weaning
- individually - the day of onset of sexual maturity was determined as a day when testes were detectable in the scrotum
- pair - the day of onset of aggression was estimated. Beddings were changed each 5 days, males were observed for 20 minutes to detect displays of aggression (additionally, body scars were checked next day).

### Results:

both strains first reach sexual maturity, that aggressive behaviour appears  
the **BUSNA** males reach maturity much **sooner** than the **STRA** males,  
the aggressive behaviour has the opposite pattern, i.e. appears **later** in **BUSNA**

~> it may be hypothesized that both strains (and possibly both subspecies)  
differ in their investment to the ontogenetic processes, in accordance with  
differences in the level of aggression between the two subspecies



## Summary:

In both subspecies, the onset of male aggression comes after sexual maturity, but in more aggressive *domesticus*, the **onset of aggression is accelerated while sexual maturity delayed**, relative to non aggressive *musculus*.