

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra zoologie

oddělení ekologie a etologie



**Biologie nekomensálních populací myši
domácí (*Mus musculus sensu lato*) Blízkého
Východu**

Disertační práce

Markéta Slábová

Školitel: doc. RNDr. Daniel Frynta, Dr.

Praha 2008

Prohlašuji, že jsem se u níže uvedených rukopisů zařazených do této disertační práce podílela na všech fázích jejich přípravy, od vytýčení otázek, přes chov zvířat, provádění vlastních experimentů, sběr behaviorálních dat, preparaci materiálu a měření, až po statistické hodnocení a vlastní sepisování rukopisů. Můj celkový podíl na rukopisech odpovídá pořadí a počtu spoluautorů.

Zároveň prohlašuji, že jsem nepředložila tuto disertační práci ani její podstatnou část k získání jiného či stejného akademického titulu.

Markéta Slábová

Poděkování

V první řadě patří poděkování mému školiteli doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Dr. za zajímavé téma, pomoc, cenné rady, ochotu, obětavost a nemalou trpělivost při vedení a zejména dokončování mé disertační práce.

Dále děkuji dalším spoluautorům publikací (Mgr. Pavlu Munclingerovi, Ph.D., RNDr. Vladimíru Vohralíkovi, CSc., Mgr. Haně Váchové a Mgr. Radce Volfové) za spolupráci, poskytnutá data, podnětné konzultace a korektury článků.

Ještě jednou děkuji všem uvedeným v poděkování jednotlivých prací, zejména pak těm, kteří byli nápomocni při získávání materiálu v nelehkých podmínkách Blízkého Východu.

Mgr. Lukáši Kratochvílovi, Ph.D., Mgr. Pavlíně Mikulové, Ph.D. a Mgr. Evě Landové, Ph.D. děkuji za vědeckou i lidskou podporu a inspirativní spolupráci.

Vedoucímu pracoviště Laboratoře aplikované ekologie doc. RNDr. Liboru Pecharovi, CSc. a vedoucí oddělení Péče o krajinu katedry agroekologie doc. RNDr. Emílii Pecharové, CSc. děkuji za materiálně-technické zázemí poskytnuté v poslední fázi vzniku mé práce. Osobní náklady spojené s dokončováním této práce byly poskytnuty Výzkumným záměrem MŠMT (projekt 6007665806).

Za finanční podporu děkuji také grantové agentuře Akademie věd ČR (projekt A611410).

Za jazykovou revizi a všestrannou pomoc děkuji Ing. Olině Křiváčkové, Ph.D.

Děkuji také všem ostatním, kteří mi byli nápomocni a mnohému mě naučili.

V neposlední řadě děkuji své rodině, svému partnerovi Martinovi a všem blízkým přátelům za všestrannou podporu a trpělivost, kterou prokázali během celého mého dlouhého studia.

Obsah

1 Úvod	5
1.1 Úvod do problematiky a cíle práce.....	5
1. 2 Literární rešerše.....	6
1. 2. 1 Nekomensální populace myši domácí.....	6
1. 2. 2 Agonistické chování domácích myší	11
1. 2. 3 Morfometrie myši domácí	13
1. 2. 4 Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla	15
1. 2. 5 Kompetice spermií a relativní velikost testes	17
1. 3 Komentáře k jednotlivým rukopisům	19
1. 4 Literatura	23
2 Aggression and Commensalism in House Mouse: a Comparative Study Across Europe and the Near East	38
3 Morphometric variation in nearly unstudied populations of the most studied mammal: The non-commensal house mouse (<i>Mus musculus domesticus</i>) in the Near East and Northern Africa	57
4 Sexual size dimorphism in free-living populations of <i>Mus musculus</i>: Are male house mice bigger?	80
5 Why have male house mice so small testes?	94
6 Závěr	114

1 Úvod

1. 1 Úvod do problematiky a cíle práce

Myš domácí (*Mus musculus* sensu lato) je jedním z nejčastěji studovaných a tím pádem i nejprozkoumanějších savců. Nicméně většina prací se zaměřuje na různé kmeny myši laboratorních nebo na populace žijící komensálně, v těsném soužití s člověkem. Existují ale i populace myši domácí žijící ve volné přírodě, o kterých máme minimum informací. Přitom je zcela logické, že informace získané na populacích komensálních, dosahujících značných populačních hustot v relativně stabilním prostředí s nadbytkem zdrojů a menším predančním tlakem, lze jen s obtížemi vztáhnout na řídké, sezónním výkyvům a velkému predančnímu tlaku vystavené populace nekomensální, obývající často značně nehostinné biotopy s nedostatkem zdrojů potravy i úkrytu.

Moje disertační práce se právě na tyto nekomensální populace myši domácí zaměřuje a klade si za cíl popsat jejich biologii, od etologie přes morfologii až po predikci jejich pářicího a sociálního systému. Zaměřila jsem se na populace Blízkého Východu, protože odtud s největší pravděpodobností myš domácí kolonizovala Evropu, a tudíž jsou tyto populace vzhledem k ostatním evropským populacím ancestrální. Existuje zde také pravděpodobnost, že alespoň část těchto populací je nekomensálních primárně, nikoliv druhotně, jak je tomu u většiny jiných volně žijících populací na světě (např. v Kalifornii, na severu Austrálie, na Novém Zélandu, v jižní Francii apod.). Studování jedinci či jejich předkové byli navíc odchyceni v oblastech již více než tisíc let lidmi neobývaných, takže je zřejmé, že i kdyby byly tyto populace „zdivočelé“, žijí nekomensálním způsobem života vzhledem ke své generační době dostatečně dlouho na to, aby se případné selekční tlaky prostředí projevíly.

Díky svému velkému geografickému rozšíření a přizpůsobení se nezvykle pestré škále prostředí byla myš domácí během svého vývoje vystavena nejrůznějším selekčním tlakům a právě proto je tak častým modelovým organismem pro studium evolučních mechanismů (Berry & Scriven 2005). Přechod od nekomensálního ke komensálnímu způsobu života je z evolučního hlediska velmi zajímavým, i když v případě myši nepříliš probádaným fenoménem.

Předkládaná disertační práce se skládá z úvodu, závěru a čtyř rukopisů, z nichž dva byly uveřejněny v zahraničních časopisech (*Aggressive behavior* a *Zoologischer*

Anzeiger), jeden je odeslán (*Contributions to Zoology*) a jeden je během odevzdávání práce v jazykové revizi, do obhajoby bude odeslán (*Zoological Science*). Úvod obsahuje kromě obecného uvedení do problematiky také literární rešerši a komentář k jednotlivým rukopisům. Jednotlivé kapitoly literární rešerše odpovídají tématicky rukopisům a podávají teoretický základ k řešeným problémům.

Práce jako celek si klade za cíl odpovědět na následující otázky:

- 1) Liší se zástupci nekomensálních populací myši domácí od komensálních svým chováním?
- 2) Liší se zástupci nekomensálních populací myši domácí od komensálních svojí morfologií?
- 3) Liší se nekomensální populace myši domácí od komensálních svým pářícím, potažmo sociálním systémem (tzn. liší se v míře pohlavního dimorfismu a v relativní velikosti testes)?

Získané výsledky jsou pak diskutovány v širším kontextu poznatků o jiných evropských a blízkovýchodních druzích rodu *Mus* (*M. spretus*, *M. spicilegus* a *M. macedonicus*), které jsou nejbližšími příbuznými myši domácí *M. musculus*.

1. 2 Literární rešerše

1. 2. 1 Nekomensální populace myši domácí

V Evropě a na Blízkém Východě bylo dosud popsáno pět druhů rodu *Mus* lišící se morfologicky, biochemicky, chováním i ekologií. Čtyři z těchto druhů jsou nekomensální, tzn. divoce žijící (a často bývají označovány jako „aboriginní“). Jsou to:

1) *Mus spretus* Lataste 1883 vyskytující se v zalesněné nebo křovinaté krajině na jihu Francie, na Iberském poloostrově a v Severní Africe (Schwarz & Schwarz 1943, Cassaing & Croset 1985, Macholán 1989).

2) *Mus macedonicus* Petrov & Ruzic 1983 (někdy nazývána také *Mus abboti*, Waterhouse, 1838 nebo *Mus tataricus*, Satunin, 1908), obývající přírodní vegetaci a pole východního Středomoří od Makedonie přes Turecko a severozápadní Irán až po jižní pobřeží Kaspického moře (Macholán 1989, Boursot et al. 1993).

3) *Mus cypriacus* Bonhomme et al. 2004, sesterský druh k *M. macedonicus*, nově popsáný z Kypru (Cucchi et al. 2002, Bonhomme et al. 2004, Cucchi et al. 2006).

4) *Mus spicilegus* Petenyi 1882 (syn. *Mus hortulanus*, Nordmann, 1840), vyskytující se volně v přirozených stepních biotopech i na obilných polích východní Evropy (Muntyanu 1990, Sokolov et al. 1990, Macholán & Vohralík 1997).

Většina populací náležejících k pátému evropskému druhu *Mus musculus* Linnaeus 1758 je komensální, tzn. vázaná na lidská sídla. Tento druh obývá rozsáhlý areál od západní Evropy přes Blízký Východ až po Asii, navíc byl díky své synantropní vazbě člověkem introdukován na všechny ostatní světadíly (Auffray et al. 1990c). Na tak obrovském území dochází samozřejmě ke vzniku rozličných forem, přičemž názory na jejich taxonomický statut se liší. Jednotlivé formy se totiž mezi sebou mohou křížit a dochází mezi nimi k toku genů. Na druhou stranu si stále zachovávají své typické charakteristiky, introgrese genů je omezená a hybridní zóny mezi nimi se nerozšiřují (review Berry & Scriven 2005). Podle některých autorů (např. Marshal & Sage 1981, Macholán 1989, Prager et al. 1993, Sage et al. 1993) je proto *Mus musculus* označována za superspecies a jednotlivé formy jsou podvojně druhy („sibling species“). Jiní (např. Auffray et al. 1990a, Bonhomme & Guénet 1989, Boursot et al. 1993) naopak považují *Mus musculus* za polytypický druh s několika poddruhy. K tomuto pojetí se přikláním i já ve své disertační práci, z jejíhož hlediska je hlavně důležité, že se jednotlivé formy domácích myši liší mírou své vazby na člověka.

V Evropě a na Blízkém Východě se vykytují dva poddruhy myši domácí. *M. m. musculus* Linnaeus 1758, z východní Evropy a severní Asie (Schwarz & Schwarz 1943), žije sice převážně komensálně, je však schopna tvořit volně žijící populace, zejména v teplých obdobích roku (Pelikán 1981, Boursot et al. 1993). Oproti tomu u *M. m. domesticus* Schwarz & Schwarz 1943 obývajících západní Evropu, severní Afriku a Blízký Východ (a introdukované do Ameriky a Austrálie; Auffray 1990c) je komensální vazba daleko silnější. Nicméně, sice poměrně vzácně, ale i zde najdeme populace volně žijící. I přes drsné klima obývají tyto populace například malé, člověkem neosídlené oceánské ostrůvky v severních zeměpisných šířkách, jako je ostrov Skokholm (Berry & Jakobson 1974, Berry & Jakobson 1975), ostrov May (Triggs 1991, Gray & Hurst 1998), některé z Faerských ostrovů (Berry et al. 1978), nebo sub-Antarktické ostrovy Macquarský (Berry & Peters 1975) či Marion (Webb et al. 1997). Nekomensální *M. m. domesticus* ale najdeme i v příjemnějších podmínkách malých, lidmi nevyužívaných

ostrůvcích Středozemního moře (Navarro et al. 1989, Torre & Bosch 1999). Na pevnině je pak výskyt nekomensálních populací mapován na jihu Austrálie (Newsome 1969a, b, Singleton & Redhead 1990, Krebs et al. 1994, Singleton et al. 2005), ve stálezelených lesích Nového Zélandu (Fitzgerald et al. 1981), na písčitých dunách jihu Francie (Cassaing & Croset 1985), na pastvinách Kalifornie (Pearson 1963, Lidicker 1966, DeLong 1967, Myers 1974) a v pouštních a polopouštních oblastech Blízkého Východu (Frynta et al. 1997, Benda & Sádlová 1999). Právě na posledně jmenované nekomensální populace blízkovýchodní se zaměřuje tato práce (typický zástupce viz obrázek 1).

Druh *Mus musculus* pravděpodobně vznikl v oblasti severní Indie (Berry & Scriven 2005) nebo v přílehlých oblastech Předního Východu (Prager 1998) a odtud se poměrně nedávno rozšířil po celé Euroasii (Boursot et al. 1993, Din et al. 1996). Poddruh *M. m. domesticus* kolonizoval Evropu s největší pravděpodobností přes Blízký Východ a východní Středomoří, kam se dostal již 8 tis. let př. n. l. (Auffray et al. 1988, Cucchi et al. 2005). Právě na Blízkém Východě si myši osvojily komensální způsob života (Prager 1998, Gündüz et al. 2000, 2005, Rajabi-Maham et al. 2008), i když se zřejmě připojily k člověku ještě předtím, než se z něj stal usedlý zemědělec (Boursot et al. 1993). Další šíření směrem na západ pravděpodobně nepokračovalo dříve než 2 tis. let př. n. l. (Auffray & Britton-Davidian 1992, Boursot et al. 1993, Cucchi et al. 2005). Z toho vyplývá, že nekomensální populace Blízkého Východu jsou vzhledem k ostatním evropským populacím ancestrální. I další ekologické, fyziologické a paleontologické poznatky o domácích myších naznačují, že tento druh původně vznikl jako oportunista obývající převážně pouštní biotopy (Brothwell 1981, Mutze et al. 1991). V případě myši Blízkého Východu existuje také pravděpodobnost, že alespoň část těchto populací je nekomensálních primárně, nikoliv druhotně, jak je tomu u většiny jiných volně žijících populací na světě.

Kromě již jmenovaných *M. m. musculus* a *M. m. domesticus* jsou v současnosti rozeznávány další dva geograficky a geneticky odlišné poddruhy myši domácí: *M. m. castaneus* Waterhouse 1843 a *M. m. gentilulus* Thomas 1919 (She et al. 1990, Boursot et al. 1993, Prager et al. 1996, Boissinot & Boursot 1997, Lundrigan et al. 2002, Guénet & Bonhomme 2003). K divergenci těchto poddruhů došlo podle molekulárních hodin pravděpodobně před desítkami až stovkami tisíc let (Boursot et al. 1993, Prager et al. 1996), tj. daleko dříve, než myši přešly na komensální způsob života. Znamená to, že se komensalismus vyvinul u všech poddruhů nezávisle na sobě.

Geografické rozšíření *M. m. domesticus* a *M. macedonicus* na Blízkém Východě naznačuje, jaká mohla být příčina vzniku komensalismu u myši. V místech sympatrického výskytu těchto dvou druhů osídluje *M. macedonicus* volné plochy, zatímco *M. m. domesticus* je vázán na budovy (Auffray et al. 1990b). Ovšem na území, kde se *M. macedonicus* nevyskytuje, žije *M. m. domesticus* rovněž ve volné přírodě. I jiné studie naznačují, že domácí myši jsou v přírodních podmínkách slabými kompetitory (Lidicker 1966, Berry & Tricker 1969, Dueser & Brown 1980, Dueser & Porter 1986) a je tedy možné, že byly do synantropních biotopů vytlačeny z původně preferované volné přírody (Auffray et al. 1990c, Somerville 1999). Tuto hypotézu podporuje i skutečnost, že slabší *M. m. domesticus* se objevila na Blízkém Východě zhruba před 10 tisíci let, kdežto *M. macedonicus* je zde starousedlíkem ze středního pleistocénu (Auffray et al., 1988). Zdá se, že teprve adaptace na komensalismus umožnila domácím myším obstát v mezidruhovém kompetici a kolonizovat Evropu a poté i ostatní světadíly.

Nevelká kompetiční úspěšnost myši ve volné přírodě byla pozorována i u populací *M. m. musculus*. U tohoto poddruhu je poměrně časté, že se populace v závislosti na sezóně stěhují mezi komensálním a ferálním biotopem. Ovšem bylo pozorováno, že se do synantropního prostředí stahují dříve, než by bylo výhodné z hlediska klimatických podmínek a množství zdrojů. V Dánsku opouštěly myši úživné okraje polí již v srpnu, zřejmě proto, že v tomto období početnost ostatních druhů drobných savců roste (Carlsen 1993).

Ke komensálnímu způsobu života jsou myši velmi dobře preadaptovány. Jsou generalisté schopní využívat nejvhodnější zdroje nejen podle prostředí které obývají, ale i sezónně. Rychle se naučí využívat nové zdroje potravy. Jsou r-stratégové a jejich populace jsou charakteristické lokálními extinkcemi a rekolonizacemi, což jim umožňuje úspěšně překonávat časté změny prostředí, tak charakteristické pro kulturní krajinu (Somerville 1999). Komensalismus s sebou přinesl celou řadu změn, které se projevíly mimo jiné ve fyziologii domácích myši. Bylo zjištěno, že došlo ke snížení „emotivity“, tj. ke změně kortikoadrenální odpovědi na stres z neznámého (Ganem 1991).

O ekologii a pářícím, popřípadě sociálním systému komensálních populací *M. musculus* máme vcelku jasnou představu. Populace je tvořena mozaikou jednotlivých demů čítajících obvykle kolem 12 až 14 jedinců, jejichž teritoria obhájí převážně

dominantní samci (van Zegeren 1980, Crowcroft & Rowe 1963, Berry & Bronson 1992, Gray et al. 2000). V rámci dému se rozmnožují jen nejstarší samice (obvykle pouze dvě až tři) a dominantní samec (Gerlach 1990). Kompetice o možnost rozmnožování je u mladých samců i samic hlavním důvodem k disperzi (Gerlach 1996), která ovšem nebývá u komensálních populací příliš častá a často se jedná o přesuny na vzdálenost jen několika málo metrů (review Pocock et al. 2005). Ovšem i v tomto polygynním systému byla zaznamenána značná míra vícenásobné paternity, což ukazuje, že promiskuita je zde běžným jevem (Dean et al. 2006). Navíc vzhledem k bohaté potravní nabídce dosahují komensální populace značné hustoty, což znamená zmenšování okrsků a může vyústit až v nahrazení individuálního teritoriálního systému systémem hierarchickým (Crowcroft & Rowe 1963, Hurst 1987, Wolff 1985).

O populacích nekomensálních toho víme daleko méně, vzhledem k charakteru jejich biotopu a způsobu života chybí přímá pozorování (Bronson 1979). Tyto populace jsou charakterizovány zejména nízkou hustotou a časovou i prostorovou nestabilitou, vyplývající ze sezónních změn kvality jejich životního prostředí (Bronson 1979, Gray & Hurst 1997). Také disperze je u nekomensálních populací častější, na delší vzdálenosti a týká se obou pohlaví (review Pocock et al. 2005). Některé populace jsou dokonce popisovány jako kočovné, zejména mimo období rozmnožování (Myers 1974, Cassaing & Croset 1985, Newsome 1969a, b, Pocock et al. 2005). Díky rozptýlenosti a nedostatku zdrojů musí mít volně žijící myši mnohem rozlehlejší domovské okrsky (Fitzgerald et al. 1981, Krasnov & Chochlova 1994) a je otázkou, zda je pak jedinec schopen uhlídat teritorium proti případným vetřelcům a udržet si v něm dominanci. Bronson (1979) zastává názor, že nekomensální populace jsou obvykle příliš řídké pro to, aby myši ustanovily teritoria. Naopak jiní autoři (Berry & Jacobson 1974, Fitzgerald et al. 1981) považují díky existenci diskrétních okrsků jedince nekomensálních populací za teritoriální. Rozlišné výsledky mnoha autorů (Berry 1968, Newsome 1969a, b, Fitzgerald et al. 1981, Cassaing & Croset 1985, Berry et al. 1990, Torre & Bosch 1999) naznačují, že nekomensální populace mohou mít různou sociální strukturu podle podmínek oblasti, kterou osídlují (Brain & Parmigiani 1990). Sociální vztahy, jako je teritorialita a kompetice, závisí na prostorové i časové distribuci zdrojů potravy i úkrytu (Crowcroft & Rowe 1963, Brain & Parmigiani 1990, Gray & Hurst 1997).

Rozdíl mezi komensálními a nekomensálními populacemi myši domácí je i v teritoriálním chování samic. V nekomensálních podmínkách samičí domovské okrsky

neodpovídají na tomtéž území vždy okrskům samčím, jsou o něco menší a samice je brání proti vstupu jiných samic (Fitzgerald et al. 1981). Nicméně větší překryv jejich okrsků svědčí o větší vzájemné toleranci samic, než jaká panuje mezi samci (Berry & Jacobson 1974). To v komensálních podmínkách nebývá obvyklé, samice obývají teritorium se samcem a často mu i pomáhají s jeho obranou (Crowcroft & Rowe 1963, van Zegeren 1980). Pouze některé březí a laktující samice brání svoje vlastní teritorium, což souvisí s častým výskytem infanticidy v myších populacích (Crowcroft 1955, Crowcroft & Rowe 1963).



Obrázek 1: Typický zástupce nekomensální populace *M. m. domesticus*, jedinec z lokality Halabiyah v Sýrii (přesný popis lokality Slábová & Frynta 2007).

1. 2. 2 Agonistické chování domácích myší

Společným rysem všech populací *M. m. domesticus* bez ohledu na jejich hustotu je agresivita samců (Crowcroft & Rowe 1963, van Zegeren 1980). Ačkoliv přesná povaha sociálního uspořádání populací myši domácí je ovlivněna distribucí potravních zdrojů a fyzikální složitostí prostředí, je agonistické chování zřejmě základem všech

sociálních struktur zejména u poddruhu *M. m. domesticus* (Bronson 1979, Brain & Parmigiani 1990).

Jednotlivé druhy rodu *Mus* se mírou svého agonistického chování liší. V dyadických střetech v neutrálním prostředí vykazují *M. spicilegus* (Suchomelová et al. 1998, Patris et al. 2002) a *M. macedonicus* (Frynta & Čiháková 1996) vysokou míru agrese samců i samic, zatímco interakce v rámci *M. spretus* jsou překvapivě mírumilovné (Suchomelová et al. 1998). U *M. musculus* se liší jednotlivé poddruhy: zatímco samci *M. m. musculus* jsou vzájemně víceméně tolerantní (Munclinger & Frynta 2000, Patris et al. 2002), samci *M. m. domesticus* vykazují podstatně vyšší míru agonistického chování (Hunt & Selander 1973, Thuesen 1977, van Zegeren & van Oortmerssen 1981). Samice obou poddruhů jsou v neutrálních podmínkách mírumilovné, jejich agresivita roste pouze během březosti a laktace, což zřejmě souvisí s častým infanticidním chováním samců (Palanza et al. 1996, Parmigiani & Palanza 1994, Parmigiani et al. 1989).

Vysoká míra agonistického chování volně žijících druhů bývá přisuzována potřebě hromadit a obhajovat zdroje potravy, kterých je ve volné přírodě často nedostatek (Suchomelová et al. 1998). Tvorba zásob je nápadná zejména u *M. spicilegus* (Muntyanu 1990, Sokolov et al. 1990). Je pak logické, že jsou agresivní i samice. Oproti tomu u komensálních populací *M. musculus* je zdrojů nadbytek a agrese je spojena s kompeticí o teritorium či postavení v hierarchii, přičemž vždy se primárně jedná o boj samců o příležitost k páření (samice si aktivně vybírají kvalitní teritoria a jejich vlastníci jsou otci většiny vrhů v dému; Crowcroft & Rowe 1963, Poole & Morgan 1976, Wolff 1985, Barnard et al. 1991). Teritorialita samic je zde značně omezená a jejich agresivita bývá mimo kontext rozmnožování redukována (Crowcroft & Rowe 1963, van Zegeren 1980, Hurst 1987, Parmigiani & Brain 1988, Parmigiani et al. 1989, Parmigiani & Palanza 1994). Naopak na místech, kde jsou cenné zdroje, vykazují samci i samice *M. m. domesticus* více agresivity vůči vetřelcům (Gray et al. 2002). Nemusí však jít vždy jen o zdroje potravy, i samice mohou soutěžit o příležitost k rozmnožování, zejména u monogamních druhů. Simeonovska-Nikolova (2003) pozorovala u samců i samic *M. spicilegus* vysokou míru agresivity v chovných skupinách, dokud se neustanovila přísná hierarchie mezi jedinci jednoho pohlaví a rozmnožoval se pak pouze dominantní pár. Během vzniku hierarchie uhynula téměř polovina jedinců, ať již na následky zranění nebo stresem.

Nicméně i v nekomensálním prostředí mohou být zdroje rozmístěné tak, že je obtížné je hájit – např. na lidmi neobydleném ostrově May jsou zdroje tak rozptýlené, že není možné jejich efektivní hromadění a zvýšená agresivita samic zde nebyla pozorována (Gray & Hurst 1998). Podobný může být i princip překvapivě nízkého zastoupení agonistického chování u volně žijící *M. spretus*, pozorovaného v neutrálním prostředí Suchomelovou et al. (1998). Tento druh žije na loukách a pastvinách, kde množství tunelů v travnatém porostu a v půdě komplikuje obranu výlučného teritoria, které by navíc muselo být příliš rozsáhlé, než aby bylo aktivně obhajitelné. Zvířata jsou tedy rozprostřena tak, aby využila rozptýlené zdroje a zároveň se vyhnula kompetici (Gray & Hurst 1997). U tohoto volně žijícího druhu je tedy dominance nad vhodnými místy důležitější než investice do agrese vůči kompetitorům. V tomto případě je pravděpodobně lepší najít si vlastní útočiště, než riskovat zranění spojené se snahou vyhnat jiné jedince z jejich teritorií (Hurst et al. 1996).

U tak přizpůsobivého druhu jako je myš domácí je vysoce pravděpodobná vnitrodruhová mezipopulační variabilita v agresivním chování. Bylo zjištěno, že agresivita je u myši silně dědičná (Cairns et al. 1983, Hood 1988, Hood & Cairns 1988) a vykazuje významné rozdíly mezi laboratorními kmeny (review Miczek et al. 2001). Rychlost odpovědi na umělou selekci latence útoku ukazuje, že agresivita podléhá přírodní selekci a rychlé evoluci (Sluyter et al. 1996, Van Oortmerssen & Bakker 1981).

Předpokládané mezipopulační rozdíly byly popsány v rámci *M. m. musculus*, kde existují rozdíly v agresivitě komensálních samců z Moskvy, Čukotky a nekomensálních z Kalmykie (Krasnov & Chochlova, 1994). Samci z Moskvy byli výrazně agresivnější než samci zbývajících dvou populací. Ovšem výsledky zde mohou být zkreslené, neboť Moskva je hustě osídlená urbánní oblast tvořící mezinárodní dopravní uzel s rozsáhlým transportem zboží, který často doprovází transport myši jako lidských komensálů a nemůžeme proto u těchto populací vyloučit přimíšení genů *M. m. domesticus*. Podobný člověkem zprostředkovaný transport na dlouhé vzdálenosti byl prokázán např. v Lake Casitas v Kalifornii, kde došlo k podstatnému přimíšení genů *M. m. castaneus* do místních populací *M. m. domesticus* (Orth et al. 1998). Rovněž další práce naznačují, že by mohla existovat vnitrodruhová variabilita v míře agresivity, např. mezi jednotlivými chromozomálními rasami *M. m. domesticus* (Ganem & Searle 1996) či ostrovními a pevninskými populacemi (Gray & Hurst 1998). A ačkoliv byl tento

problém dlouho přehlížen, byla podobná variabilita v chování v posledních letech pozorována také u celé řady jiných druhů (review Foster 1999).

V úvodní práci této disertace (Frynta et al. 2005) jsme si proto kladli za cíl odpovědět na následující otázky:

- 1) Existuje u myši domácí mezipopulační variabilita v míře agonistického chování?
- 2) Odpovídá tato variabilita míře komensalismu studovaných populací?

1. 2. 3 Morfometrie myši domácí

Populace z Blízkého Východu jsou různými autory na základě morfologie popisovány jako zvláštní poddruhy či formy domácí myši. Populace jižní Arábie byly již Harrisonem (1972) označovány jako *Mus domesticus gentilulus* Thomas 1919 s tím, že tyto myši i v dospělosti dosahují velmi malé velikosti těla. Dnes byla existence tohoto poddruhu podpořena genetickými daty a označuje se jako *Mus musculus gentilulus* (Prager et. al. 1998). Podle mitochondriální DNA tvoří tento z Jemenu popsáný poddruh zvláštní linii, sesterskou skupinu *M. m. musculus*, *M. m. domesticus* a *M. m. castaneus* (Prager et. al. 1998). Nově byla přítomnost *M. m. gentilulus* zjištěna také na Madagaskaru (Duplantier et al. 2002). Podle morfologických charakteristik řadí do tohoto poddruhu Benda & Sádlová (1999) v této práci studovanou nekomensální populaci z Jordánska.

Jako samostatný poddruh *M. m. praetextus* Brants 1827 jsou ve starších pracech označováni i nekomensální zástupci *M. musculus* obývající pouštní a polopouštní oblasti Blízkého Východu a severní Afriky (Marshall & Sage 1981, Harrison & Bates 1991). Nicméně, morfometrické i genetické studie popírají existenci samostatné, jasně oddělené formy myši domácí v Tunisku, Egyptě, Izraeli i na Krétě, které byly dříve do *M. m. praetextus* rovněž řazeny (Britton-Davidian 1990; Chondropoulos et al. 1995). V současnosti jsou proto tyto nekomensální populace, vyznačující se světle hnědou nebo pískově žlutou barvou a štíhlým tvarem lebky, považovány pouze za ekologickou formu *M. m. domesticus* (Britton-Davidian 1990). Jejich typické morfometrické znaky mohou být důsledkem konvergence během adaptace na způsob života ve specifickém nekomensálním prostředí. Označení *praetextus* dnes používají někteří autoři

(Mezhzherin et al. 1998) pro myši populace obývající stepi Ázerbajdžánu, které naopak některé allozymové odlišnosti od *M. m. musculus* i od *M. m. domesticus* vykazují (Britton-Davidian 1990).

Multivariátní morfometrické metody vyhodnocení kraniálních, zubních a tělesných rozměrů jsou u myši poměrně často používané, ovšem většinou k charakteristice a determinaci jednotlivých druhů rodu *Mus* (Corbet 1990, Gerasimov et al. 1990, Mathias & Mira 1992, Chondropoulos et al. 1995, Macholán 1996a, Kryštufek & Macholán 1998, Macholán 2001, Çolak et al. 2006, Macholán et al. 2007, Macholán 2008). Ukazuje se většinou, že tyto metody poskytují výsledky velmi podobné výsledkům genetických analýz (Macholán 2001). Podstatně méně prací se zabývá vnitrodruhovou morfometrickou variabilitou volně žijících populací myši domácí. Podle Macholána (1996b) je *M. m. domesticus* morfologicky nejružnorodější ze všech evropských druhů rodu *Mus*, což odpovídá i vysoké genetické variabilitě tohoto druhu (Sage 1981, Berry 1981).

V druhém článku tvořícím disertaci (Slábová & Frynta 2007) jsme použili morfometrii ke zhodnocení biologického významu vybraných metrických znaků. Lze předpokládat, že alespoň některé z těchto znaků (např. velikost těla, velikost stoliček, délka ocasu) mají vliv na zdatnost jedinců a proto by mohly podléhat adaptivní, nikoliv neutrální evoluci. Měli jsme proto v úmyslu:

- 1) Analyzovat morfometrickou variabilitu mezi nekomensálními populacemi *M. m. domesticus* Blízkého Východu a severní Afriky jakožto zdrojových oblastí pro kolonizaci Evropy.
- 2) Porovnat tyto nekomensální populace s komenzálními populacemi *M. m. domesticus* a *M. m. musculus*.
- 3) Zjistit adaptivní význam znaků spojených s nekomensálním a komenzálním způsobem života.

1. 2. 4 Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla

Pohlavní dimorfismus je důsledkem rozdílných selekčních tlaků působících na samce a samice (Arnquist & Rowe 2005). Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla („Sexual size dimorphism“ - SSD) pak úzce souvisí zejména se sociálním a pářicím

systemem daného druhu (Anderson 1994, Blanckenhorn 2005, Fairbairn et al. 2007). Zatímco u monogamních druhů bývají samci a samice stejně velcí, u druhů polygynních bývají samci větší (review Fairbairn et al. 2007). Tato závislost byla popsána u celé řady druhů; co se savců týče, jsou z tohoto ohledu nejčastěji studovanými skupinami primáti (Kappeler 1997, Plavcan 2004) a kopytníci (Jarman 1983, Perez-Barberia et al. 2002), nicméně existují i práce zabývající se daleko menšími zvířaty, např. hraboši (Heske & Ostfeld 1990, Boonstra et al. 1993). Míra SSD nám ale může naopak pomoci k determinaci pářicího a sociálního systému u takových druhů, kde je přímé pozorování vzhledem k jejich velikosti a/nebo ekologii vyloučené (Heske & Ostfeld 1990).

SSD myši domácí je často opomíjeným problémem. Při jeho studiu narážíme navíc na poměrně obtížně řešitelné metodické potíže, a sice že růst myši, stejně jako celé řady jiných drobných savců, pokračuje i po jejím odstavu (Frynta & Žižková 1992) a rychlost tohoto růstu závisí na podmínkách a konkrétních událostech v životě jedince (Dewsbury 1992). Mnoho autorů morfometrických studií konstatuje, že myš domácí dimorfním druhem není a pro následné analýzy obě pohlaví spojuje (Gerasimov et al. 1990, Macholán 1996a, b, 2001, Mathias & Mira 1992, Çolak et al. 2006). Naopak u starších příslušníků „aboriginního“ druhu *Mus macedonicus* popisují Vohralík et al. (1996) SSD s většími samicemi. Podobný trend je pozorován i u *M. cypriaticus* v chovech (Frynta, unpublished observation).

V laboratorních podmínkách popisují Dewsbury et al. (1980) myš domácí jako mírně dimorfní, s poměrem velikosti těla samic ku samcům mezi 0,95 (mladá, 35-ti denní zvířata) a 0,94 (dospělí, 90-ti denní jedinci). Tyto výsledky se týkají laboratorních, a tedy původně komenzálních populací *M. m. domesticus*, které jsou polygynní s jistou mírou promiskuity (Dobson & Baudoin 2002, Dean et al. 2006). Samci jsou teritoriální a své teritorium agresivně brání (Crowcroft & Rowe 1963, van Zegeren 1980). Jejich teritorium se obvykle překrývá s domovskými okrsky několika samic, které se přednostně (nikoliv však výlučně), páří s majitelem teritoria, tj. dominantním samcem (Hurst 1986, Potts et al. 1991, 1994). Vlastnictví teritoria tedy výrazně ovlivňuje reprodukční úspěšnost samců, a tudíž existuje silný selekční tlak na zvětšování velikosti jejich těla, neboť ta je klíčem k úspěchu v agresivních střetech. U samic, které jsou u komenzálních domácích myší navzájem tolerantní, tento tlak není, a to by mohlo vést ke vzniku SSD s většími samci.

U nekomensálních populací *M. m. domesticus* zatím pářící a sociální systém neznáme, můžeme ovšem očekávat, že bude odlišný od populací komensálních a mohla by se tím pádem mezi těmito dvěma typy populací lišit i míra SSD. Vnitrodruhovou variabilitu v míře SSD popsal i Macholán (1996) u *M. m. musculus*. Co se nekomensálních populací myši týče, je zřejmé, že při nedostatku zdrojů v nekomensálním prostředí budou nejen samci, ale i samice vystavené kompetici. Také bylo skutečně zjištěno, že ačkoliv jsou zřejmě tolerantnější než samci (Berry & Jacobson 1974), i nekomensální samice brání své domovské okrsky proti vstupu jiných samic (Fitzgerald et al. 1981). Tomu odpovídá i zjištěná vysoká míra agonistického chování samic z nekomensálních populací během interakcí v neutrálním prostředí (Frynta et al. 2005). Je tedy evidentní, že zde existuje selekční tlak na velikost těla i u samic a míra pohlavního dimorfismu by měla být u nekomensálních populací menší. Protože nekomensální způsob života je pro myši původní, mohl se SSD s většími samci vyvinout až v souvislosti se vznikem komensalismu a zánikem tlaku na velikost těla samic.

Cílem této části disertační práce (Slábová et al. in prep.) bylo tedy:

- 1) Popsat SSD během ontogeneze mláďat různých populací myši domácí.
- 2) Vyhodnotit rozdíly v míře SSD mezi jednotlivými populacemi myši domácí s ohledem na možný efekt komensalismu.

1. 2. 5 Kompetice spermií a relativní velikost testes

Studium celé řady živočišných taxonů ukazuje, že existuje úzká souvislost mezi relativní velikostí testes a intenzitou kompetice spermií (Harcourt et al. 1981, Kenagy & Trombulak 1986, Pitcher et al. 2005, Garamszegi et al. 2005, Ramm et al. 2005). Velká testes znamenají pro samce větší produkci spermií a tím vyšší šanci na úspěšné oplodnění samice (Gomendio et al. 2006). Z toho plyne v mnoha srovnávacích studiích ověřený jev, že druhy promiskuitní mají větší testes než druhy monogamní či polygynní (Harvey & Harcourt 1984, Heske & Ostfeld 1990, Kappeler 1997).

U domácích myši bylo zjištěno, že s rostoucí hustotou jejich populací roste míra promiskuity samic a tudíž i intenzita kompetice spermií. V hustých komensálních populacích byla odhalena mnohonásobná paternita u více než 20% vrhů (Dean et al.

2006). Lze očekávat, že v podstatně řídkších populacích nekomensálních bude kompetice spermií slabší, což by se mohlo projevit na velikosti testes samců těchto populací.

Jednotlivé druhy rodu *Mus* se v relativní velikosti testes výrazně liší (Gomendio et al. 2006). Zajímavé ovšem je, že největší testes byly zjištěny u *M. spicilegus* (3% tělesné hmotnosti), což je druh obecně považovaný za monogamní. Na jeho monogamii ukazuje řada nepřímých důkazů, jako je existence párových svazků (Baudoin et al. 2005), parentální péče o potomstvo (Patris & Budoïn 2000), preference známého samce samicemi v estru (Patris & Budoïn 1998), vysoká míra agresivity (Sokolov et al. 1998, Suchomelová et al. 1998, Simeonovska-Nikolova 2003), vysoká cena polygynie (Gouat & Feron 2005, Feron & Gouat 2007), schopnost rozeznat příbuzné (Busquet & Baudoin 2004) a shlukování (Dobson & Baudoin 2002).

Značná relativní velikost testes je uváděna i u *M. spretus* (1,7% tělesné hmotnosti; Gomendio et al. 2006). U tohoto druhu máme k dispozici méně etologických informací (Hurst et al. 1996, Gray & Hurst 1997), nicméně i zde bylo nedávno popsáno párování (Cassaing & Isaac 2007).

Naopak u do značné míry promiskuitní *M. musculus* (Crowcroft & Rowe 1963, Hurst 1986, Potts et al. 1991, 1994, Dobson & Baudoin 2002, Dean et al. 2006) byla relativní velikost testes výrazně menší (0,6% hmotnosti těla; Gomendio et al. 2006). Tento výsledek, založený na pouhých pěti jedincích každého druhu, je zcela v rozporu s dosavadními ekomorfologickými zákonitostmi a znalostmi o pářících systémech druhů rodu *Mus*. Nicméně Gomendio et al. (2006) nevěnují tomuto faktu ve své práci pozornost a spokojují se s konstatováním, že u *M. spicilegus* a *M. spretus* je vyšší intenzita kompetice spermií než u *M. musculus*.

Existují ale i jiné práce, jejichž výsledky přímou souvislost mezi relativní velikostí testes a mírou kompetice spermií zpochybňují. Velké testes zjistili také Heske & Ostfeld (1990) u „typicky“ monogamního hraboše *Microtus ochrogaster*, což ovšem může být v tomto případě způsobeno faktem, že určitá část populací tohoto druhu je polygynní (Getz & Hofmann 1986), nebo dokonce promiskuitní (Getz et al. 1987). Ramm & Stockley (2007) zjistili, že pokud jsou vystaveni hrozbě vyšší kompetice spermií, samci domácích myši překvapivě zmenšují množství ejakulátu při páření. To by znamenalo, že větší testes nemusí být výhodou. Existuje také „trade-off“ mezi investicí samce do kompetice spermií a do přímých fyzických střetů s konkurenty

(Heske & Ostfeld 1990, Simmons & Emlen 2006), což může opět daný vztah zastřít. Samci mohou během agresivních střetů zlikvidovat či zahnat své konkurenty a tím omezit kompetici spermií – pak bychom očekávali negativní korelaci mezi velikostí testes a agresivitou. Nicméně právě samci *M. spicilegus* patří k nejagresivnějším (Suchomelová et al. 1998, Frynta et al. 2005) a přitom mají relativně největší testes (Gomendio et al. 2006).

Naší snahou v závěrečné práci tvořící disertaci (Frynta et al. in prep.) bylo:

- 1) Porovnat velikost testes u jednotlivých populací domácích myší, zejména pak komensálních a nekomensálních populací *M. musculus*.
- 2) Otestovat na rozsáhlejší vzorku překvapivou relativní velikost testes *M. spretus* a *M. spicilegus*.
- 3) Posoudit relativní velikost testes u dalšího nekomensálního druhu *M. macedonicus*.
- 4) Vyhodnotit výsledky z hlediska jejich ekologického a sociálního kontextu.

1. 3 Komentáře k jednotlivým rukopisům

Předkládaná disertační práce vychází a dále rozvíjí téma mé diplomové práce o nekomensálních populacích myši domácí (Slábová 2000). V komentáři k jednotlivým rukopisům se soustředím na genezi práce a logickou souvislost mezi jednotlivými články. Definuji také svůj podíl na každém manuskriptu. Protože v literární rešerši jsou všechny práce, ze kterých jsme vycházeli, řádně citovány, zde jsem se rozhodla v zájmu přehlednosti a čtivosti textu odkazy na v jednotlivých člancích citované prameny vynechat.

V prvním článku s názvem **Aggression and Commensalism in House Mouse: a Comparative Study Across Europe and the Near East** (Frynta et al. 2005) jsme metodou interakcí v neutrálním prostředí testovali míru agonistického chování různých populací myši domácí (*Mus musculus sensu lato*). Výsledky jsme pak dali do souvislostí se dříve publikovanými výsledky obdobných pokusů na volně žijících druzích *M. spretus*, *M. spicilegus* a *M. macedonicus*. Náš autorský tým jednak potvrdil již dříve popsáný rozdíl v míře agonistického chování mezi *Mus musculus musculus* a *Mus*

musculus domesticus, navíc však zjistil podstatný rozdíl mezi jednotlivými populacemi v rámci poddruhu *M. m. domesticus*. Zatímco komensální populace tohoto poddruhu vykazují již dříve popsanou vzájemnou agresivitu samců a prakticky absenci agrese u samic (s výjimkou kontextu rozmnožování, kdy agrese slouží jako protiinfanticidní strategie), u nekomensálních populací byli v neutrálních interakcích agresivní nejen samci (a to podstatně více než samci komensální), ale i samice. Podobná míra agonistického chování byla popsána u samic volně žijících blízce příbuzných druhů *M. spicilegus* a *M. macedonicus*, kde bývá vysvětlována nutností hájit si nahromaděné zdroje potravy. Proto vyvozujeme, že i v případě agresivity nekomensálních populací myši domácí hraje roli jejich odlišná ekologie, vyžadující větší kompetici o zdroje. Tento výsledek také naznačuje, že sociální chování myši není rigidní a druhově specifické, ale spíše tvárné. Může se poměrně rychle měnit v závislosti na ekologických potřebách a lze předpokládat, že právě tato adaptabilita umožnila myším osídlit rozličná prostředí takřka po celém světě.

Můj podíl na této práci spočíval v provedení experimentů s nekomensálními populacemi z Iránu a Jordánska a komensální populací bulharskou. Právě výsledky týkající se jordánské a iránské populace byly první, které naznačily výraznou odlišnost v chování nekomensálních domácích myši. O zvířata těchto populací jsem se také po několik let probíhajících experimentů starala v chovech. Podílela jsem se i na závěrečné fázi tvorby rukopisu.

Zajímavá odlišnost v chování různých populací jednoho poddruhu zjištěná v první práci nás vedla k úvaze, zda se komensální a nekomensální populace neliší i jinak – morfologicky a pářícím, potažmo sociálním systémem. Další článek s názvem **Morphometric variation in nearly unstudied populations of the most studied mammal: The non-commensal house mouse (*Mus musculus domesticus*) in the Near East and Northern Africa** (Slábová & Frynta 2007) je proto zaměřen na morfologii blízkovýchodních nekomensálních populací *M. m. domesticus*, kterou jsme porovnávali s morfologií komensálních populací *M. m. domesticus* a *M. m. musculus*. Zjistili jsme značnou morfometrickou variabilitu mezi jednotlivými populacemi, která dobře korespondovala s jejich vzájemnou geografickou vzdáleností (např. navzájem geograficky nejbližší populace syrské si byly zároveň nejpodobnější). Výsledný fenetický strom odpovídá hypotéze, že prvotní radiace *M. m. domesticus* nastala na Blízkém Východě. Komensální populace tvoří samostatnou odvozenou větev a

vyznačují se delším ocasem oproti populacím nekomensálním. Tento fakt lze vysvětlit jako adaptaci komensálních myší na pohyb ve výškově více heterogenním prostředí lidských sídel.

V této práci jsem se podílela na všech fázích jejího vzniku počínaje chovem a získáním standardních tělesných rozměrů u významné části použitých jedinců. Preparovala jsem veškerý použitý lebeční materiál a naměřila použité kraniální rozměry. Spolupracovala jsem i na statistickém vyhodnocení získaných dat, tvorbě rukopisu a nakonec i vyrovnání se s námitkami editorky i anonymních recenzentů.

Ve třetím článku nazvaném **Sexual size dimorphism in free-living populations of *Mus musculus*: Are male house mice bigger?** (Slábová et al. in prep.) jsme se zabývali mírou pohlavního dimorfismu myši domácí ve velikosti těla. Opět jsme vycházeli ze zjištěné vysoké míry agonistického chování samců i samic nekomensálních populací v neutrálním prostředí. Oproti tomu u komensálních populací jsou samice výrazně mírumilovnější než samci a zároveň jsou podle literárních údajů i menší. Protože velikost těla významně ovlivňuje úspěch jedince v boji, ptali jsme se, zda neexistence selekčního tlaku na zvětšení těla samic nevedla u komensálních populací ke změnám v míře pohlavního dimorfismu ve prospěch samců. Sledovali jsme pohlavní dimorfismus ve velikosti těla (konkrétně hmotnosti) u mláďat komensálních i nekomensálních populací a to každý týden jejich stáří až do věku 35 dní. Zjistili jsme zajímavý průběh ontogeneze pohlavního dimorfismu v hmotnosti těla: mláďata se rodí dimorfní, s tendencí k větším samcům. Mezi jedním a dvěma týdny věku rozdíl mezi samci a samicemi mizí, aby se pak znovu objevil v době odstavu, tj. kolem stáří tří týdnů. Ve věku pěti týdnů byli samci všech populací statisticky významně větší než samice. Ani v jednom ze sledovaných stáří jsme nezaznamenali rozdíl v míře pohlavního dimorfismu mezi jednotlivými populacemi. Předpokládáme proto, že současná míra pohlavního dimorfismu ve velikosti těla myši domácí je důsledkem selekčních tlaků působících na nekomensální populace, jejichž způsob života je oproti komensálnímu původní. Během relativně krátké historie komensalismu myši domácí bylo zřejmě málo evolučního času na morfologickou změnu vedoucí ke změně míry pohlavního dimorfismu, ačkoliv jiné změny v morfologii (délka ocasu, viz druhý článek) či změny v chování (agresivita samic, první článek) evidentně nastaly.

K této práci jsem přispěla většinou dat o ontogenezi nekomensálních populací. Data o komensálních populacích nasbíral druhý autor. Společně se třetím autorem jsem

se podílela na statistickém zpracování i interpretaci výsledků, jakož i na vlastní tvorbě rukopisu.

Případnou odlišnost v pářicím systému nekomensálních populací jsme testovali nepřímo, přes ekomorfologické metody. Protože jsme nezjistili rozdíly mezi komensálními a nekomensálními populacemi v míře pohlavního dimorfismu, ve čtvrtém článku nazvaném **Why have male mouse so small testes?** (Frynta et al. in prep.) jsme se zaměřili na relativní velikost testes u samců těchto populací myši domácí. Nezjistili jsme žádný signifikantní rozdíl v relativní velikosti testes mezi komensálními a nekomensálními populacemi *M. m. domesticus*. Zato při srovnání jednotlivých druhů (*M. musculus*, *M. macedonicus*, *M. spicilegus*, *M. spretus*) se objevily výsledky velmi zajímavé. *M. macedonicus* a *M. spicilegus*, kde veškeré nepřímé důkazy ukazují na jejich monogamii, měly řádově větší testes, než *M. m. musculus* a *M. m. domesticus*, jejichž komensální populace jsou považované za polygynní se značnou mírou promiskuity. Tento výsledek je v rozporu s dosud publikovanými pracemi zabývajícími se závislostí mezi velikostí testes a intenzitou kompetice spermií. Buď byly výsledky pokusů ukazujících na monogamii daných aboriginních druhů mylně interpretovány (což se nedomníváme), nebo existuje nějaký jiný faktor převažující v tomto případě souvislost mezi velikostí testes a kompeticí spermií.

Můj podíl na této práci spočíval v získání dat o tělesných rozměrech většiny studovaného vzorku jedinců odchovaných v zajetí (spolu s prvním autorem). Data z přírody poskytli spoluautoři (především druhý autor). Spolu s prvním autorem jsem se podílela jak na statistickém vyhodnocování dat a interpretaci výsledků, tak i na vlastním psaní rukopisu.

1. 4 Literatura

- Andersson M. (1994): Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Arnquist G. & Rowe L. (2005): Sexual conflict. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Auffray J.-C. & Britton-Davidian J. (1992): When did the house mouse colonised Europe? Biol. J. Linn. Soc. 45: 187-190.
- Auffray J.-C., Marshall J. T., Thaler L. & Bonhomme F. (1990a): Focus on the nomenclature of European species of *Mus*. Mouse Genome 88: 7-8.
- Auffray J.-C., Tchernov E. & Nevo E. (1988): Origin of commensalism of the house mouse (*Mus domesticus*) in relation to man. C. R. Acad. Sci. Paris 307 (série III): 517-522.
- Auffray J.-C., Tchernov E., Bonhomme F., Heht G., Simson S. & Nevo E. (1990b): Presence and ecological distribution of *Mus "spretoides"* and *Mus domesticus* in Israel Circum-Mediterranean vicariance in the genus *Mus*. Z. Säugetierk. 55: 1-10.
- Auffray J.-C., Varlenberge F. & Britton-Davidian J. (1990c): The house mouse progression in Eurasia: a paleontological and archeozoological approach. Biol. J. Linn. Soc. 41: 13-25.
- Barnard C. J., Hurst J. & Aldhous P. (1991): Of mice and kin: The functional significance of kin bias in social behaviour. Biol. Rev. 66: 379-430.
- Baudoin C., Busquet N., Dobson F. S., Gheusi G., Feron C., Durand J.-L., Heth G., Patris B. & Todrank J. (2005): Male-female associations and female olfactory neurogenesis with pair bonding in *Mus spicilegus*. Biol. J. Linn. Soc. 84: 323-334.
- Benda P. & Sádlová J. (1999): New records of small mammals (Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Hyracoidea) from Jordan. Časopis Národního muzea Řada přírodovědná 168: 25-36.
- Berry R. J. (1968): The ecology of an island population of the house mouse. J. Anim. Ecol. 37: 445-470.

- Berry R. J. (1981): Town mouse, country mouse: adaptation and adaptability in *Mus domesticus* (*Mus musculus domesticus*). *Mammal Rev.* 11: 91-136.
- Berry R. J. & Bronson F. H. (1992): Life history and bioeconomy of the house mouse. *Biol. Rev.* 67: 519-550.
- Berry R. J. & Jakobson M. E. (1974): Vagility in an island population of the house mouse. *J. Zool. Lond.* 173: 341-354.
- Berry R. J. & Jakobson M. E. (1975): Ecological genetics of an island population of the House mouse (*Mus musculus*). *J. Zool. Lond.* 175: 523-540.
- Berry R. J. & Peters J. (1975): Macquarie Island House mice: A genetical isolate on a sub-Antartic island. *J. Zool. Lond.* 176: 375-389.
- Berry R. J. & Scriven P. N. (2005): The house mouse: A model and motor for evolutionary understanding. *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 33-347.
- Berry R. J. & Tricker B. J. K. (1969): Competition and extinction: the mice of Foula, with notes on those of Fair Isle and St Kilda. *J. Zool.* 158: 247-265.
- Berry R. J., Jakobson M. E. & Peters J. (1978): The house mice of the Faroe Islands: a study in microdifferentiation. *J. Zool. Lond.* 185: 73-92.
- Berry R. J., Triggs G. S., Bauchau V., Jones C. S. & Scriven P. (1990): Gene flow and hybridization following introduction of *Mus domesticus* into an established population. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 279-283.
- Blanckenhorn W. U. (2005): Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977-1916.
- Boissinot S. & Boursot P. (1997): Discordant phylogeographic patterns between the Y chromosome and mitochondrial DNA in the house mouse: selection on the Y chromosome. *Genetics* 146: 1019-1034.
- Bonhomme F. & Guénet J.-L. (1989): The wild house mouse and its relatives. In: *Genetical variants and strains of the laboratory mouse*. Edited by Lyon M. F. & Searle A. G. Oxford University Press, Oxford.
- Bonhomme F., Orth A., Cucchi T., Hadjisterkotis E., Vigne J.-D. & Auffray J.-C. (2004): Découverte d'une nouvelle espèce de souris sur l'île de Chypre. *C. R. Biol.* 327: 501-507.

- Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J. & Bonhomo F. (1993): The evolution of house mice. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 24: 119-152.
- Boonstra R., Gilbert B. S., & Krebs C. J. (1993): Mating systems and sexual dimorphism in mass in microtines. *J. Mammal.* 74: 224-229.
- Brain P. F. & Parmigiani S. (1990): Variation in aggressiveness in house mouse populations. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 257-269.
- Britton-Davidian J. (1990): Genic differentiation in *M. m. domesticus* populations from Europe, the Middle East and North Africa: Geographic patterns and colonization events. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 27-45.
- Bronson F. H. (1979): The reproductive ecology of the house mouse. *Q. Rev. Biol.* 54: 265-299.
- Brothwell D. R. (1981): The Pleistocene and Holocene ecology of the house mouse and related species. *Symposium of the Zoological Society of London* 47: 1-13.
- Busquet N. & Baudoin C. (2005): Odour similarities as a basis for discriminating degrees of kinship in rodents: evidence from *Mus spicilegus*. *Anim. Behav.* 70: 997-1002.
- Cairns R. B., MacCombie D. J. & Hood K. E. (1983): A developmental-genetic analysis of aggressive behavior in mice: I. behavioral outcomes. *J. Comp. Psychol.* 97: 69-89.
- Carlsen M. (1993): Migration of *Mus musculus* in Danish farmland. *Z. Säugetierk.* 58: 172-180.
- Cassaing J. & Croset H. (1985): Spatial organisation, competition and dynamics of wild mice populations (*Mus spretus* Lataste and *Mus domesticus* Ruddy) in Southern France. *Z. Säugetierk.* 50: 271-284.
- Cassaing J. & Isaac F. (2007): Pair bonding in the wild mouse *Mus spretus*: inference on the mating system. *CR. Biol.* 330(11): 828-836.
- Crowcroft P. (1955): Territoriality in wild house mice *Mus musculus* L. *J. Mammal.* 36: 299-301.
- Crowcroft P. & Rowe E. P. (1963): Social organisation and territorial behaviour in the wild mouse (*Mus musculus* L.). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 140: 517-531.

- Çolak E., Yiğit N., Sözen M., Mustafa S., Çolak R., Özkurt Ş., Kankiliç T. & Kankiliç T. (2006): The Morphological Analysis of *Mus domesticus* and *Mus macedonicus* (Mammalia: Rodentia) in Turkey. *Turk. J. Zool.* 30: 309-317.
- Corbet G. B. (1990): The relevance of metrical, chromosomal and allozyme variation to the systematics of the genus *Mus*. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 5-12.
- Cucchi T., Orth A., Auffray J.-C., Renaud S., Fabre L., Catalan J., Hadjisterkotis E., Bonhomme F. & Vigne J. D. (2006): A new endemic species of the subgenus *Mus* (Rodentia, Mammalia) on the Island of Cyprus. *Zootaxa* 1241: 1–36.
- Cucchi T., Vigne J.-D., Auffray J.-C., Croft P., Peltenburg E. (2002): Introduction involontaire de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IXe et VIIIe millénaire av. J.-C.). *C. R. Palevol.* 1: 235–241.
- Cucchi T., Vigne J.-D. & Auffray J. C. (2005): First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus*, Schwarz & Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: A zooarcheological revision of subfossil occurrences. *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 429-445.
- Dean M. D., Ardlie K. G. & Nachman M. W. (2006): The frequency of multiple paternity suggests that sperm competition is common in house mice (*Mus domesticus*). *Mol. Ecol.* 15: 4141-4151.
- DeLong K. T. (1967): Population ecology of feral house mice. *Ecology* 48: 611-634.
- Dean M. D., Ardlie K. G. & Nachman M. W. (2006): The frequency of multiple paternity suggests that sperm competition is common in house mice (*Mus domesticus*). *Mol. Ecol.* 15: 4141-4151.
- Dewsbury D. A. (1992): Body-mass and size in female deer mice, *Peromyscus maniculatus*, as a function of time since breeding. *J. Mammal.* 73: 794-796.
- Dewsbury D. A., Baumgardner D. J., Evans R. L. & Webster D.G. (1980): Sexual dimorphism for body-mass in 13 taxa of muroid rodents under laboratory conditions. *J. Mammal.* 61 (1): 146-149.

- Din W., Anand R., Boursot P., Darviche D., Dod B., Jouvin-Marche E., Orth A., Talwar G. P., Cazenave P.-A. & Bonhomme F. (1996): Origin and radiation of the house mouse: clues from nuclear genes. *J. Evol. Biol.* 9: 519-539.
- Dobson F. S. & Baudoin C. (2002): Experimental tests of spatial association and kinship in monogamous mice (*Mus spicilegus*) and polygynous mice (*Mus musculus domesticus*). *Can. J. Zool.* 80 (6): 980-986.
- Dueser R. D. & Brown W. C. (1980): Ecological correlates of insular rodent diversity. *Ecology* 61: 50-56.
- Dueser R. D. & Porter J. H. (1986): Habitat use by insular small mammals: relative effects of competition and habitat structure. *Ecology* 67: 195-201.
- Duplantier J. M., Orth A., Catalan J. & Bonhomme F. (2002): Evidence for a α mitochondrial lineage originating from the Arabian peninsula in the Madagascar house mouse (*Mus musculus*). *Heredity* 89: 154-158.
- Fairbairn D. J. (2007): Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. *In: Sex, size and gender roles. Edited by D. Fairbairn, T. Szekely and W. Blanckenhorn.* Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 1-10.
- Feron C. & Gouat P. (2007): Paternal care in the mound-building mouse reduces inter-litter intervals. *Reprod. Fert. Develop.* 19(3): 425-429.
- Fitzgerald B. M., Karl B. J. & Moller. (1981): Spatial organization and ecology of a sparse population of house mice (*Mus musculus*) in a New Zealand forest. *J. Anim. Ecol.* 50: 489-518.
- Foster S. A. (1999): The geography of behavior: an evolutionary perspective. *Trends Ecol. Evol.* 14: 190-195.
- Frynta D. & Čiháková J. (1996): Neutral cage interactions in *Mus macedonicus* (Rodentia: Muridae): an aggressive mouse? *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 60: 97-102.
- Frynta D. & Žižková M. (1992): Postnatal growth of Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in captivity. *In Prague Studies in Mammalogy. Edited by Horáček I. & Vohralík V.* Charles University Press, Prague, Czech Republic. pp. 57-69.

- Frynta D., Moravec J., Čiháková J., Sádlo J., Hodková Z., Kaftan M., Kodym P., Král D., Pitule V. & Šejna L. (1997): Results of the Czech Biological Expedition to Iran. Part 1. Notes on the distribution of amphibians and reptiles. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 61: 3-17.
- Frynta D., Slábová M., Váchová H., Volfová R. & Munclinger P. (2005): Aggression and commensalism in house mouse: a comparative study in ten populations across Europe and Near East. *Aggressive Behav.* 31 (3): 283-293.
- Frynta D., Slábová M. and Vohralík V.: Why have male house mice so small testes? In prep.
- Ganem G. (1991): A comparative study of different populations of *Mus musculus domesticus*: emotivity as an index of adaptation to commensalism. *Comp. Biochem. Phys.* 99: 531-536.
- Ganem G. & Searle J. B. (1996): Behavioral discrimination among chromosomal races of the house mouse (*Mus musculus domesticus*). *J. Evol. Biol.* 9: 817-830.
- Garamszegi L. Z., Eens M., Hurtrez-Bousses S. & Moller A. P. (2005): Testosterone, testes size, and mating success in birds: a comparative study. *Horm. Behav.* 47(4): 389-409.
- Gerasimov S., Nikolov H. & Mihailova V. (1990): Morphometric stepwise discriminant analysis of the five genetically determined European taxa of the genus *Mus*. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 47-64.
- Gerlach G. (1990): Dispersal mechanism in a captive wild house mouse population (*Mus domesticus* Ruddy). *Biol. J. Linn. Soc.* 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. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 159-170.
- Getz L. L. & Hofmann J. E. (1986): Social organization in free living prairie voles *Microtus ochrogaster*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 395-404.
- Getz L. L., Hofmann J. E. & Carter C. S. (1987): Mating system and population fluctuations of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *American Zoologist* 27: 909-920.

- Gomendio M., Martin-Coello J., Crespo C., Magaña C. & Roldan E. R. S. (2006): Sperm competition enhances functional capacity of mammalian spermatozoa. PNAS 103(41): 1513-1517.
- Gouat P. & Feron C. (2005): Deficit in reproduction in polygynously mated females of the monogamous mound-building mouse *Mus spicilegus*. Reprod. Fert. Develop. 17(6): 617-623.
- Gray S. J. & Hurst J. L. (1997): Behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of commensal *Mus domesticus* and grassland *Mus spretus*. Anim. Behav. 53: 511-124.
- Gray S. J. & Hurst J. L. (1998): Competitive behaviour in an island population of house mice, *Mus domesticus*. Anim. Behav. 56: 1291-1299.
- Gray S. J., Jensen S. P. & Hurst J. L. (2002): Effects of resource distribution on activity and territory defense in house mice, *Mus domesticus*. Anim. Behav. 63: 531-539.
- Guénet J.-L., & Bonhomme F. (2003): Wild mice: an ever-increasing contribution to popular mammalian model. Trends Genet. 19: 24-31.
- Gündüz I., Rambau R. V., Tez C. & Searle J. B. (2005): Mitochondrial DNA variation in the western house mouse (*Mus musculus domesticus*) close to its site of origin: studies in Turkey. Biol. J. Linn. Soc. 84: 473-485.
- Gündüz I., Tez C., Malikov V., Vaziri A., Polykov A. & Searle J. B. (2000): Mitochondrial DNA and chromosomal studies of wild mice (*Mus*) from Turkey and Iran. Heredity 84: 458-67.
- Harcourt A. H., Harvey P. H., Larson S. G. & Short R. V. (1981): Testes weight, body weight and breeding system in primates. Nature 293: 55-57.
- Harrison D. L. (1972): The mammals of Arabia. Volume III. Lagomorpha and Rodentia. Ernest Benn Ltd., London.
- Harrison D. L. & Bates P. J. J. (1991): The mammals of Arabia. 2nd ed. Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent.

- Harvey P. H. & Harcourt A. H. (1984): Sperm competition, testes size, and breeding systems in primates. In: Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Edited by Smith R. L. Academic Press, Orlando, Florida. pp. 589-600.
- Heske E. J. & Ostfeld R. S. (1990): Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles. *J. Mammal.* 7: 510-519.
- Hood K. E. (1988): Female aggression in mice: development, social experience, and the effects of selective breeding. *J. Comp. Psychol.* 2: 27-41.
- Hood K. E. & Cairns R. B. (1988.): A developmental-genetic analysis of aggressive behavior in mice. II. Cross-sex inheritance. *Behav. Genet.* 18: 605-619.
- Hunt W. G. & Selander R. K. (1973): Biochemical genetics of hybridisation in European house mice. *Heredity* 31: 11-33.
- Hurst J. L. (1986): Mating in free-living wild House mice (*Mus domesticus*). *J. Zool.* 210: 623-628.
- Hurst J. L. (1987): Behavioural variation in wild house mice *Mus domesticus* Rutt: a quantitative assessment of female social organisation. *Anim. Behav.* 35: 1846-1857.
- Hurst J. L., Hall S., Roberts R. & Christian C. (1996): Social organization in the aboriginal house mouse, *Mus spretus* Lataste: behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of competitors. *Anim. Behav.* 51: 327-344.
- Chondropoulos B. P., Markakis G. & Fraguadakis-Tsolis S. E. (1995): Morphometric and immunological relationships among some Greek *Mus* L. populations (Mammalia, Rodentia, Muridae). *Z. Säugetierk.* 60: 361-372.
- Jarman P. (1983): Mating system and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Biol. Rev.* 58: 485-520.
- Kappeler P. M. (1997): Intrasexual selection and testis size in strepsirrhine primates. *Behav. Ecol.* 8 (1): 10-19.
- Kenagy G. J. & Trombulak S. C. (1986): Size and function of mammalian testes in relation to body size. *J. Mammal.* 67(1): 1-22.

- Krasnov B. R. & Chochlova J. S. (1994): Spatial ethological structure of groups. *In:* The House Mouse: Origin, distribution, systematics, behavior. *Edited by:* Kotenkova E. & Bulatova N. S. Moskva: Nauka. p 188-214.
- Krebs C. J., Singleton G. R. & Kenney A. J. (1994): Six reasons why feral house mouse populations might have low recapture rates. *Wildlife Res.* 21: 559-567.
- Krystufek B. & Macholán M. (1998): Morphological differentiation in *Mus spicilegus* and the taxonomic status of mound-building mice from Adriatic coast of Yugoslavia. *J. Zool.* 245: 186-196.
- Lidicker W. Z. (1966): Ecological observations on a feral house mouse population declining to extinction. *Ecol. Monogr.* 36: 27-50.
- Lundrigan B. L., Jansa S. A. & Tucker P. K. (2002): Phylogenetic relationships in the genus *Mus*, based on paternally, maternally, and biparentally inherited characters. *Syst. Biol.* 51: 410-431.
- Marshall J. T. & Sage R. D. (1981): Taxonomy of the House Mouse. *Symposia of Zoological Society, London* 47: 15-20.
- Macholán M. (1989): Systematika a evoluční vztahy mezi taxony myší domácích (*Mammalia, Rodentia*). *Biologické listy* 55: 216-229.
- Macholán M. (1996a): Multivariate morphometric analysis of European species of the genus *Mus* (*Mammalia: Muridae*). *Z. Säugetierk.* 61: 304-319.
- Macholán M. (1996b): Morphometric analysis of European house mice. *Acta Theriol.* 41: 255-275.
- Macholán M. (2001): Multivariate analysis of morphometric variation in Asian *Mus* and Sub-Saharan *Nannomys* (*Rodentia: Muridae*). *Zool. Anz.* 240: 7-14.
- Macholán M. (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. *Zool. Anz.* 247: 67-80.
- Macholán M. & Vohralík V. (1997): Note on the distribution of *Mus spicilegus* (*Mammalia: Rodentia*) in the southwestern Balkans. *Acta Soc. Zool. Bohem.* 61: 219-226.

- Macholán M., Mikula O. & Vohralík V. (2007): Morphometric analysis of two eastern-Mediterranean non-commensal mouse species, *Mus macedonicus* and *M. cypriacus* (Rodentia: Muridae), using traditional and geometric approaches. *Zool. Anz.* 246: 67-80.
- Mathias M. D. & Mira A. (1992): On the origin and colonization of house mice in the Madeira Islands. *Biol. J. Linn. Soc.* 46: 13-24.
- Mezhzherin S. V., Kotenkova E. V. & Mikhailenko A. G. (1998): The house mice, *Mus musculus s.l.*, hybrid zone of Transcaucaus. *Z. Säugetierk.* 63: 154-168.
- Miczek K. A., Maxson S. C., Fish E. W. & Faccidomo S. (2001): Aggressive behavioral phenotypes in mice. *Behav. Brain. Research* 125: 167-181.
- Munclinger P. & Frynta D. (2000): Social interactions within and between two distant populations of house mouse. *Folia Zool.* 49: 1-6.
- Muntyanu A. I. (1990): Ecological features of an overwintering population of the hillock mouse (*Mus hortulanus* Nordm.) in the south-west of the U.S.S.R. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 73-82.
- Mutze G. J., Green B. & Newgrain K. (1991): Water flux and energy use in wild house mice (*Mus domesticus*) and the impact of seasonal aridity on breeding and population levels. *Oecologia* 88: 529-538.
- Myers J. H. (1974): Genetic and social structure of feral house mouse populations on Grizzly Island, California. *Ecology* 55: 747-759.
- Navarro M. N., Cassaing J. & Croset H. (1989): Demography and dispersal of one feral insular population of *Mus domesticus*: comparison with one mainland population. *Z. Säugetierk.* 54: 286-295.
- Newsome A. E. (1969a): A population study of house-mice permanently inhabiting a reedbed in South Australia. *J. Anim. Ecol.* 38: 361-377.
- Newsome A. E. (1969b): A population study of house-mice temporarily inhabiting a South Australian Wheatfield. *J. Anim. Ecol.* 38: 341-359.
- Orth A., Adama T., Din W. & Bonhomme F. (1998): Hybridization naturelle entre deux sous-espe`ces de souris domestique, *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus castaneus*, pre` s du lac Casitas (Californie). *Genome* 41: 104-110.

- Palanza P., Re L., Mainardi D., Brain P. F. & Parmigiani S. (1996): Male and female competitive strategies of wild house mice pairs (*Mus musculus domesticus*) confronted with intruder of different sex and age in artificial territories. *Behavior* 133: 863-882.
- Parmigiani S. & Brain P. F. (1988): Different patterns of biting attack employed by lactating female mice (*Mus domesticus*) in encounters with male and female conspecific intruders. *J. Comp. Psychol.* 102: 287-293.
- Parmigiani S. & Palanza P. (1994): Social behaviour of wild house mice: the role of the neglected female. *Bolletino di Zoologia* 61: 47-48.
- Parmigiani S., Palanza P. & Brain P. F. (1989): Intraspecific maternal aggression in the house mouse (*Mus domesticus*): a counterstrategy to infanticide by male? *Ethol. Ecol. Evol.* 1: 341-352.
- Patris B. & Baudoin C. (1998): Female sexual preferences in *Mus spicilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience. *Anim. Behav.* 56: 1465-1470.
- Patris B. & Baudoin C. (2000): A comparative study of parental care between two rodent species: implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Behav. Processes* 51: 35-43.
- Patris B., Gouat P., Jacquot C., Christophe N. & Baudoin C. (2002): Agonistic and sociable behaviors in the mound-building mice, *Mus spicilegus*: A comparative study with *Mus musculus domesticus*. *Aggressive Behav.* 28: 75-84.
- Pearson O. P. (1963): History of two local outbreaks of feral house mice. *Ecology* 44: 540-549.
- Pelikán J. (1981): Patterns of reproduction in the House Mouse. *Symposia of Zoological Society, London* 47: 205-229.
- Perez-Barberia F. J., Gordon I. J. & Pagel M. (2002): The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56: 1276-1285.
- Pitcher T. E., Dunn P. O. & Whittingham L. A. (2005): Sperm competition and the evolution of testes size in birds. *J. Evol. Biol.* 18: 557-567.

- Plavcan J. M. (2004): Sexual selection, measures of sexual selection, and sexual dimorphism in primates. *In Sexual selection in Primates. Edited by P. Kappeler and C. van Schaik.* Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp. 230-252.
- Pocock M. J. O., Hauffe H. C & Searle J. B. (2005): Dispersal in house mice. *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 565-583.
- Poole T. B. & Morgan H. D. R. (1976): Social and territorial behavior of mice (*Mus musculus* L.) in small complex areas. *Anim. Behav.* 24: 476-480.
- Potts W. K., Jo Manning C. & Wakeland E. K. (1991): Matting patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature* 352: 619-621.
- Potts W. K., Jo Manning C. & Wakeland E. K. (1994): The role of infectious disease, inbreeding and mating preferences in maintaining MHC genetic diversity: an experimental test. *Philos. T. R. Soc. B* 346: 369-378.
- Prager E. M., Orrego C. & Sage R. D. (1998): Genetic variation and phylogeography of central Asian and other house mice, including a major new mitochondrial lineage in Yemen. *Genetics* 150: 835-861.
- Prager E. M., Sage R. D., Gyllensten U., Thomas W. K., Hübner R., Jones C. S., Noble L., Searle J. B. & Wilson A. C. (1993): Mitochondrial DNA sequence diversity and the colonisation of Scandinavia by house mice from East Holstein. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 85-122.
- Prager E. M., Tichy H., Sage R. D. (1996): Mitochondrial DNA sequence variation in the eastern house mouse *Mus musculus*: Comparison with other house mice and report of 75-bp tandem repeat. *Genetics* 143: 427-446.
- Rajabi-Maham H., Orth A., Bonhomme F. (2008): Phylogeography and postglacial expansion of *Mus musculus domesticus* inferred from mitochondrial DNA coalescent, from Iran to Europe. *Mol. Ecol.* 17: 627-641.
- Ramm S. A. & Stockley P. (2007): Ejaculate allocation under varying sperm competition risk in the house mouse, *Mus musculus domesticus*. *Behav. Ecol.* 18 (2): 491-495.

- Ramm S. A., Parker G. A. & Stockley P. (2005): Sperm competition and the evolution of male reproductive anatomy in rodents. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272(1566): 949-955.
- Sage R. D. (1981): Wild mice. *In: The mouse in biomedical research. Vol 1. Edited by Foster H. L., Small J. D. & Fox J. G. Academic Press, New York: 39-90.*
- Sage R. D., Atchley W. R. & Capanna E. (1993): House mice as a models in systematic biology. *Systematic Biol.* 42: 523-261.
- Simeonovska-Nikolova D. M. (2003): Social relationships and social structure if the mound-building mouse (*Mus spicilegus*) in intraspecific cage groups. *Acta Ethol.* 6: 39-45.
- Simmons L. W. & Emlen D. W. (2006): Evolutionary trade-off between weapons and testes. *PNAS* 103(44): 16346-16351.
- Singleton G. R. & Redhead T. D. (1990): Structure and biology of house mouse populations that plague irregularly: an evolutionary perspective. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 285-300.
- Singleton G. R., Brown P. R., Pech R. P., Jacob J., Mutze G. J. & Krebs C. J. (2005): One hundred years of eruptions of house mice in Australia – a natural biological curio. *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 617-627.
- She X. J., Bonhomme F., Boursot P., Thaler L. & Catzeflis F. (1990): Molecular phylogenies in the genus *Mus*: Comparative analysis of electrophoretic, scnDNA hybridization, and mtDNA RFLP data. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 83-103.
- Schwarz E. & Schwarz H. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* Linneaus. *J. Mammal.* 24: 59-72.
- Slábová M. (2000): Srovnání komenzálních a nekomenzálních populací *Mus musculus* sensu lato: morfometrie, růst a sociální chování. Diplomová práce, PřF UK, Praha.
- Slábová M. & Frynta D. (2007): Morphometric variation in nearly unstudied populations of the most studied mammal: The non-commensal house mouse (*Mus musculus domesticus*) in the Near East and Northern Africa. *Zoologischer Anzeiger* 246: 91 - 101.

- Slábová M., Munclinger P. & Frynta D.: Sexual size dimorphism in free-living populations of *Mus musculus*: Are male house mice bigger? In prep.
- Sluyter F, van Oortmerssen G. A., Ruiter A. J. H. & Koolhaas J. M. (1996): Aggression in wild house mice: Current state of affairs. *Behav. Genet.* 26: 489–496.
- Sokolov V. E., Kotenkova E. V. & Ljaljuchina S. I. (1990): *Biologia domovoj i kurgančikovoj myšej*. Moskva: Nauka.
- Sokolov V. E., Kotenkova E. V. & Michailenko A. G. (1998): *Mus spicilegus*. *Mammalian Species* 592: 1-6.
- Somerville E. M. (1999): Some aspects of the palaeoecology of commensals. *Quaternary Proceedings* 7: 605-613.
- Suchomelová E., Munclinger P. & Frynta D. (1998): New evidence of pseudosexual behaviour and female aggression in mice: neutral cage interactions in *Mus spicilegus* and *Mus spretus* (Rodentia: Muridae). *Folia Zool.* 47: 241-247.
- Thuesen P. (1977): A comparison of the agonistic behaviour of *Mus musculus musculus* L. and *Mus musculus domesticus* Ratty (Mammalia, Rodentia). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, 140: 117-128.
- Torre I. & Bosch M. (1999): Effects of sex and breeding status on habitat selection by feral House mice (*Mus musculus*) on a small Mediterranean island. *Z. Säugetierk. Mamm. Biol.* 64: 176-186.
- Triggs G. S. (1991): The population ecology of house mice (*Mus domesticus*) on the Isle of May, Scotland. *J. Zool.* 225: 449-48.
- Van Oortmerssen G. A. & Bakker T. C. M. (1981): Artificial Selection for Short and Long Attack Latencies in Wild *Mus musculus domesticus*. *Behav. Genet.* 11: 115-126.
- Van Zegeren K. (1980): Variation in aggressiveness and the regulation of numbers in house mouse populations. *Netherland Journal of Zoology* 30: 635-770.
- Van Zegeren K. & Van Oortmerssen G. A. (1981): Frontier disputes between the West- and East-European house mouse in Schleswig-Holstein, West Germany. *Z. Säugetierk.* 46: 363-369.

- Vohralík V., Sofianidou T. S. & Frynta D. (1996): Population structure in *Mus macedonicus* (Mammalia: Rodentia) in the Balkans. *Folia Zool.* 45: 97 - 103.
- Webb P. I., Ellison G. T. H., Skinner J. D. & van Aarde R. J. (1997): Are feral house mice from the sub-Antarctic adapted to cold? *Z. Säugetierk.* 62: 58-62.
- Wolff R. J. (1985): Mating behavior and female choice: their relation to social structure in wild caught house mice (*Mus musculus*) housed in a semi-natural environment. *J. Zool. Lond.* 207: 43-51.

6 Závěr

Předložená disertační práce přispívá k poznání nejrůznějších aspektů biologie nekomensálních populací myši domácí (*Mus musculus* sensu lato). Ačkoliv jsou myši velmi častým modelovým organismem, pozornost se téměř výhradně soustřeďuje buď na myši laboratorní, nebo na příslušníky komensálních populací. Nicméně vznik komensalismu jistě znamenal rozsáhlé změny ve způsobu života, chování, morfologii i sociálním uspořádání myši. Cílem práce bylo alespoň částečně zaplnit tuto mezeru v poznacích o tomto jinak důkladně probádaném druhu.

Práce se soustředí zejména na nekomensální populace *Mus musculus domesticus* obývající Blízký Východ a zjištěné poznatky porovnává s výsledky získanými studiem komensálních populací *M. m. domesticus* i *M. m. musculus*. Výsledky jsou rovněž diskutovány se znalostmi o jiných volně žijících evropských a blízkovýchodních druzích rodu *Mus* (*M. spicilegus*, *M. macedonicus*, *M. spretus*). Výsledky prezentované v této disertační práci ukazují, že se komensální a nekomensální populace jednoho druhu mohou výrazně lišit v některých aspektech své biologie.

V předložené disertační práci jsou prezentované následující dílčí výsledky:

- ⇒ Komensální a nekomensální populace *M. m. domesticus* se výrazně liší v míře agonistického chování během dyadických střetů v neutrálním prostředí. Zatímco u komensálních domácích myši (*M. musculus* sensu lato) je agresivita samic omezena na obranu mláďat proti infanticidě, nekomensální samice jsou vysoce agresivní i v neutrálním prostředí vůči jiným samicím. Samci nekomensálních populací jsou navíc o mnoho agresivnější než samci z populací komensálních.
- ⇒ Volně žijící jedinci *M. m. domesticus* jsou svým chováním podobní spíše jiným volně žijícím druhům *M. spicilegus* a *M. macedonicus*, než komensálním příslušníkům vlastního druhu. V drsných podmínkách nekomensálního prostředí si zřejmě většina myši bez ohledu na druh či pohlaví dělá zásoby potravy a ty brání proti vetřelcům. Existuje zde tedy selekční tlak na zvýšení agresivity, který v komensálním prostředí s nadbytkem zdrojů vymizel. Agresivita komensálních samců je pak dána kompeticí o teritorium, jehož vlastnictví znamená zvýšenou příležitost

k páření.

- ⇒ Zjistili jsme značnou morfometrickou variabilitu mezi jednotlivými populacemi *M. m. domesticus* Evropy a Blízkého Východu, která dobře korespondovala s jejich vzájemnou geografickou vzdáleností. Výsledný fenetický strom odpovídá hypotéze, že prvotní radiace *M. m. domesticus* nastala na Blízkém Východě. Komensální populace tvoří samostatnou odvozenou větev a vyznačují se delším ocasem oproti populacím nekomensálním. Tento fakt lze vysvětlit jako adaptaci komensálních myší na pohyb ve výškově více heterogenním prostředí lidských sídel.
- ⇒ Oproti předpokladu nebyl prokázán rozdíl v míře pohlavního dimorfismu ve velikosti těla mezi komensálními a nekomensálními populacemi. Předpokládáme proto, že současná míra pohlavního dimorfismu ve velikosti těla myši domácí je důsledkem selekčních tlaků působících na nekomensální populace, jejichž způsob života je oproti komensálnímu původní. Během relativně krátké historie komensalismu myši domácí bylo zřejmě málo evolučního času na morfologickou změnu vedoucí ke změně míry pohlavního dimorfismu, ačkoliv jiné změny v morfologii (délka ocasu) či změny v chování (agresivita samic) evidentně nastaly.
- ⇒ Odhalili jsme zajímavý průběh ontogeneze pohlavního dimorfismu v hmotnosti těla: mláďata se rodí dimorfní, s tendencí k větším samcům. Mezi jedním a dvěma týdny věku rozdíl mezi samci a samicemi mizí, aby se pak znovu objevil v době odstavu, tj. kolem stáří tří týdnů. Ve věku pěti týdnů byli samci všech populací statisticky významně větší než samice, v dospělosti tento rozdíl opět mizí.
- ⇒ Nepotvrdil se předpoklad rozdílu v relativní velikosti testes mezi komensálními a nekomensálními populacemi *M. m. domesticus*.
- ⇒ *M. macedonicus* a *M. spicilegus*, které jsou považované za monogamní, měly řádově větší testes, než *M. m. musculus* a *M. m. domesticus*, jejichž komensální populace jsou polygynní se značnou mírou promiskuity. Tento výsledek je v rozporu s dosud publikovanými pracemi zabývajícími se závislostí mezi velikostí testes a intenzitou kompetice spermií.