

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Bakalářská diplomová práce

**Bioenergetika reprodukce a postnatálního vývoje dvou sociálních
druhů rypose rodu *Fukomys***

Milada Zemanová

Školitel: Mgr. Radim Šumbera, PhD.

České Budějovice 2007

Zemanová M., 2007: Bioenergetika reprodukce a postnatálního vývoje dvou sociálních druhů rysoše rodu *Fukomys*. [Bioenergetics of reproduction and postnatal development of two species of social mole-rat of genus *Fukomys*. Bc. Thesis, in Czech] – 33 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The resting metabolic rate of mole-rats was measured with a close-flow respirometry system and body temperature was recorded with a rectal thermometer at an ambient temperature within and below adult thermoneutrality range. The development of ability to thermoregulate was monitored for pups of *Fukomys sp.* Huddling and presence of adults reduced the body heat loss of pups of all monitored age, but no effect was observed on the metabolic rate of the pups until they were two months old. Huddling had no effect on resting metabolic rate and body temperature in adult giant mole-rats *Fukomys mechowii*. The maternal cost of reproduction was evaluated in females from two species of the genus *Fukomys*. The energetic expenditure of females increased with pup's age.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 9. 5. 2007

Milada Zemanová

Poděkování:

Děkuji svému školiteli Mgr. Radimovi Šumberovi, PhD., že mi umožnil pracovat na tak zajímavém tématu, za pochopení a za čas, který mi věnoval. Jitce za předání zkušeností. Honzovi za pomoc nejen s technikou. Mazdovi za podporu.

Obsah

1. Úvod	2
1.1 Termoregulace a sociální termoregulace	2
1.2 Podzemní ekotop	4
1.3 Metabolismus a tělesná teplota podzemních savců	4
1.4 Sociální termoregulace podzemních savců.....	5
1.5 Energetika reprodukce podzemních savců	7
1.6 Rypošovítí.....	8
2. Cíle bakalářské práce	9
3. Materiál a metody	10
3.1 Studovaná zvířata	10
3.2 Metabolismus a tělesná teplota.....	12
3.3 Technické zařízení.....	12
3.4 Měření spotřeby kyslíku a tělesné teploty	13
3.5 Zpracování dat	14
4. Výsledky	16
4.1 Ontogeneze termoregulace mláďat rypoše <i>Fukomys sp.</i>	16
4.2 Vliv sociální termoregulace na termoregulaci mláďat	17
4.3 Vliv sociální termoregulace dospělých jedinců.....	19
4.4 Energetické náklady na reprodukci samic	20
5. Diskuze	22
6. Závěr	28
7. Literatura	29

1. Úvod

1.1 Termoregulace a sociální termoregulace

Termoregulace je energeticky náročný proces. V prostředí s proměnlivou okolní teplotou musí živočichové vynaložit množství energie na udržení stálé tělesné teploty (Janský a Novotný 1981, Willmer et al. 2005b).

Vývoj stálé tělesné teploty, kterou si homoioternní živočichové udržují v určitém rozmezí, je základní podmínkou pro rozvoj složitých metabolických pochodů. Tento stabilní tepelný stav mezi organismem a prostředím, který vede k ustálení tělesné teploty na vyšší úrovni, než je teplota okolního prostředí, je výsledkem rovnováhy tepelných ztrát z těla do prostředí a metabolické produkce tepla organismu (Petrásek et al. 1992, Janský 1999, Willmer et al. 2005a). Rozmezí okolních teplot, při kterých se tvorba tepla a tepelné ztráty vyrovnávají bez účasti termoregulačních mechanismů, nazýváme zónou termoneutrality (Petrásek et al. 1992, Janský 1979, 1999, Willmer et al. 2005a). Energie v podobě tepla je neustále vyměňována mezi organismy a jejich okolním prostředím po směru teplotního gradientu. Veškeré teplotní přenosy probíhají čtyřmi fyzikálními mechanismy: a, kondukcí (vedením), způsobem výměny závislé na přímém kontaktu a vodivých vlastnostech objektů, které si teplo vyměňují, b, přenos tepla konvekcí (prouděním) umožněný pohybem molekul vody nebo plynu, c, radiací, přenosem energie elektromagnetických vln záření a d, evaporací, odvodem energie při přeměně vody ve vodní páru (Petrásek et al. 1992, Janský 1999, Willmer et al. 2005a).

Energetické nároky spojené s udržením stálé tělesné teploty odráží úroveň metabolismu živočichů (Janský 1999, Willmer et al. 2005b). Teplo pro termoregulační děje získává organismus oxidací základních látek. Proto při okolních teplotách v rozmezí termoneutralní zóny, kdy jsou tedy ztráty a produkce tepla v rovnováze bez aktivní účasti termoregulačních mechanismů, je úroveň metabolismu homoiotermů minimální a konstantní. Při teplotách mimo termoneutralní zónu stoupá úroveň metabolismu (tzv. chemická termoregulace) v závislosti na okolní teplotě přibližně lineárně (Janský 1979, 1999, Petrásek et al. 1992, Willmer et al. 2005b).

Žijí-li živočichové v prostředí, kde teplota okolního prostředí klesá pod termoneutralní zónu, musí vynaložit množství energie, aby si udrželi tělesnou teplotu na vyšší úrovni, než je teplota okolí (Janský a Novotný 1981, Kaufman et al. 2003, Willmer et al. 2005a, Scantlebury et al. 2006). U živočichů adaptovaných dlouhodobě na nízké okolní

teploty se vyvinuly různé morfologické (tvar těla – minimální tělesný povrch) a fyziologické specializace (izolační vrstvy, tuk, srst, zvýšení vazokonstrikce periferních částí těla, třesová a netřesová termoregulace, s ní spojená hnědá tuková tkáň) (McNab 1979, Janský 1999, Willmer et al. 2005a). Zatímco kvalita izolace tělesného povrchu živočichů ovlivňuje pasivní ztráty tepla do okolí, produkce tepla v organismu je aktivním dějem a odráží se na celkové spotřebě energie (Petrásek et al. 1992). Uplatňují se i různé behaviorální mechanismy, zvláště pokud se živočichové vyskytují v chladném prostředí krátkodobě. Pro snížení nároků vlastní produkce tepla, se mohou vyhřívat na slunci a akumulovat energii slunečního záření (Türk and Arnold 1988). Mohou zvýšit lokomoční aktivitu a získat teplo následkem svalové aktivity, nebo naopak pohyb omezit a tím uvolnit energii pro netřesovou termogenezi (Kaufman et al. 2003). Mohou také tolerovat určitý pokles vlastní tělesné teploty, čímž sníží teplotní gradient mezi tělem a okolním prostředím (Geiser 2004). Popřípadě mohou setrávat v těsném kontaktu s dalšími jedinci a omezit velikost tělesného povrch, kterým teplo ztrácejí (Kaufman et al 2003).

Právě u posledního způsobu – tedy sociální termoregulace – bylo prokázáno, že podstatně snižuje metabolické nároky termoregulace savců i ptáků a zvířata tak mohou přežít i za nižších okolních teplot prostředí (Pinshow et al. 1976, Kaufman et al. 2003, Gilbert et al. 2006, Scantlebury et al. 2006). Sociálnita přináší výhody spojené nejen s péčí o mláďata společně všem jedincům kolonie, ale také snížení rizika predace ve společném hnízdě, snížení nároků vyhledávání potravy a v neposlední řadě snížení nároků termoregulace (Schradin 2004, 2006). Sociální termoregulace představuje kompromis mezi schopností zvířat odvádět teplo v teplém prostředí a snížit nároky termoregulace při nízkých okolních teplotách (Scantlebury et al. 2006). Mnoho laboratorních studií prokázalo, že malí savci ve větším počtu mají nižší energetické výdaje na jedince než v menších počtech a než jedinec samotný (například Kaufman et al. 2003, Scantlebury et al. 2006). Takové termoregulační úspory jsou považovány za možný důvod, proč malí savci, jako například myš čtyřpruhá (*Rhabdomys pumilio*), žijí v poušti v koloniích. Mohou tak snížit termoregulační nároky v prostředí s nízkou potravní nabídkou a kde jsou výkyvy denních a nočních teplot výraznější. Ve vlhkých v tomto ohledu mírnějších oblastech se pak vyskytují soliterně (Scantlebury et al. 2006). Významný vliv sociální termoregulace byl prokázán během postnatálního vývoje nedokonale termoregulujících mláďat. To, že jsou mláďata zahřívána dospělými, snižuje energetické nároky jejich produkce vlastního tepla a umožní investovat více energie do růstu a vývoje. Vývoj mláďat myši čtyřpruhé z aridních oblastí je téměř dvakrát rychlejší, když o mláďata pečují oba rodiče (Schradin and Pillay 2004).

1.2 Podzemní ekotop

Podmínky pro život v podzemí jsou poměrně stálé. Ve srovnání s prostředím na povrchu, kde mohou být podmínky velmi proměnlivé, jsou fluktuace mikroklimatických faktorů v podzemí minimální (Contreras and McNab 1990, Nevo 1999, Burda et al. 2007). Kolísání teploty vzduchu během dne i v průběhu celého roku je v půdě podstatně minimalizováno, jak ukazují studie na několika druzích afrických rypošů (Lovegrove and Knight-Eloff 1988, Roper et al. 2001, Šumbera et al. 2004). Stabilita je dána nejenom izolačními vlastnostmi půdy ale i tím, že podzemní chodby mnoha druhů jsou na povrchu uzavřeny (většinou krtinou nebo ucpávkou hlíny). Omezená ventilace mezi vnitřním a vnějším prostředím nor vede k vyšší vlhkosti vzduchu v chodbách a odlišným koncentracím plynů, sníženému obsahu kyslíku (hypoxie) a zvýšené koncentraci oxidu uhličitého (hypercapnie) (Arieli 1979).

Život v prostředí podzemní niky je považován za mnohem náročnější oproti podmínkám, ve kterých běžně žijí zvířata na povrchu (Nevo 1979, 1999). Ačkoli je podzemní prostředí poměrně stabilní a poskytuje úkryt před predátory, podzemní savci se musí vypořádat s absencí světla, omezenou výměnou plynů s vnějším prostředím, vyššími nároky na pohyb v podzemí (zejména hrabání) a nízkou nabídkou potravy, často shlukovité distribuce (Nevo 1979, 1999, Bennett and Faulkes 2000). U podzemních savců se proto vyvinuly unikátní adaptace, které nenalezneme u nadzemních druhů. Podobné fyziologické (Chapman and Bennett 1975, Bennett et al. 1996a, Widmer et al. 1997) a morfologické vlastnosti odlišných nepříbuzných podzemních savců ukazují na podobnou evoluci a adaptace k životu v podzemním biotopu (Buffenstein 2000).

1.3 Metabolismus a tělesná teplota podzemních savců

Energetické výdaje na život v podzemí jsou považovány za poměrně vysoké, neboť rozšiřování systémů a vyhledávání potravy je uskutečňováno především energeticky velmi náročným hrabáním (Vleck 1979, 1981, Buffenstein 2000). Úroveň bazálního metabolismu podzemních hlodavců je celkově nižší ve srovnání s nadzemními hlodavci srovnatelné velikosti (McNab 1966, 1979, Hart 1971, Hayssen and Lacey 1985, Contreras and McNab 1990). Podobné snížení úrovně bazálního metabolismu je známo i u hlodavců přizpůsobených životu v poušti – ekotopu rovněž s nízkou, nerovnoměrnou a nepředvídatelnou nabídkou potravy (Ostrowski et al. 2006). Nízký bazální metabolismus je proto navrhován jako adaptace snižující energetické výdaje náročného vyhledávání nedostačujících potravních

zdrojů (Jarvis 1978, Vleck 1979, Lovegrove 1986, 1986a, 1987, Zelová et al. 2007). Také snížení spotřeby kyslíku v důsledku nízké metabolické úrovně v hypoxickém prostředí může být selekční výhodou (Arieli 1979, Widmer et al. 1997). Přehřátí organismu, které může nastat v teplých uzavřených chodbách, podzemní savci mohou také předcházet snížením produkce vnitřního tepla při metabolických pochodech (McNab 1966, 1979, Lovegrove and Wissel 1988). Na druhou stranu nízká úroveň bazálního metabolismu může také být příčinou poměrně pomalého růstu a vývoje podzemních hlodavců (Bennett et al. 1991) a neobvyklé dlouhověkosti rypošů (Bennett et al. 1990, Jarvis and Bennett 1990).

Podzemní savci si udržují i relativně nízkou tělesnou teplotu (Buffenstein 2000). Zisk tepla radiací je v podzemí zanedbatelný. Je možné přijímat jen infračervené záření z půdy a teplo z ostatních jedinců. Výměna tepla konvekcí a evaporací je v prostředí s nedostatečným pohybem vzduchu a vysokou vzdušnou vlhkostí také téměř znemožněna. V podzemním prostředí tak nabývá na významu tepelná výměna probíhající kondukcí (Buffenstein 2000). V teplém prostředí podzemních nor jsou ztráty tepla důležité, neboť např. při hrabání se metabolismus mnohonásobně zvyšuje a hrozí přehřátí (shrnuto v Luna et al. 2002). Odvod tepla kondukcí je u podzemních savců usnadněn fyziologickými změnami, jaké jsou snížení izolačních vlastností povrchových vrstev a srstí, vasodilatace – rozšíření cév končetin a celé ventrální části těla a u rypoše lysého i ocasu (McNab 1966, Buffenstein 2000, Cutrera and Antinuchi 2004, Šumbera et al. přijato do tisku). V extrémním případě podzemní rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) úplně postrádá srst (vyjma hmatových chlupů) a vrstvu podkožního tuku (Jarvis 1978, Buffenstein and Yahav 1991). Následkem odlišných vodivých, respektive izolačních, vlastností těl podzemních živočichů a odlišných mechanismů termoregulace jsou značné rozdíly v kolísání tělesné teploty těchto živočichů. Díky svým omezením je výše zmíněný rypoš lysý poikilotermní (Jarvis 1978, Buffenstein and Yahav 1991). Oproti tomu tělesná teplota rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*) – druhu s velmi dlouhou a hustou srstí – se v rozsáhlém gradientu okolních teplot mění jen minimálně (Zelová et al. 2007).

1.4 Sociální termoregulace podzemních savců

Pro podzemní savce adaptované na stabilní teplé prostředí je náročné generovat vlastní teplo, ocitnou-li se v chladném prostředí (Jarvis 1978, Lovegrove 1986b, 1987, Buffenstein and Yahav 1991, Bennett et al. 1993, Bennett and Spinks 1995, Bennett et al. 1996a, Zelová et al. 2007). U podzemních hlodavců jsou popsány behaviorální způsoby, kterými snižují

energetické nároky při nízkých okolních teplotách prostředí. Rypoš lysý může získávat teplo v povrchových částech podzemních systémů, když se tělem tiskne k prohřáté půdě (Buffenstein and Yahav 1991). U březích samic rypoše lysého bylo pozorováno, že během střední fáze březosti tráví podstatně více času vyhříváním se na slunci. Samice si tak udržují vyšší tělesnou teplotu oproti nereproduktivním jedincům a samicím v počáteční fázi březosti, kteří jsou poikilotermní. V pozdní fázi březosti si pak samice tělesnou teplotu udržují na vyšší úrovni i jinými mechanismy, jako jsou například snížení poměru tělesného povrchu a objemu těla v důsledku nárůstu hmotnosti a nebo více uloženého tělesného tuku (Buffenstein et al. 1996).

Jedním z možných mechanismů snížení energetických výdajů i u podzemních savců je sociální termoregulace (Scantebury et al. 2006). Z tohoto pohledu je asi nejvíce studovaným podzemním savcem rypoš lysý právě pro své ekofyziologické a morfologické odlišnosti. Při testování efektu sociální termoregulace se např. zjistilo, že tělesná teplota rypošů (dvou nebo čtyř jedinců) v tělesném kontaktu se sice neliší od tělesné teploty jedince, ale rypoši ve skupině dosahují takové teploty těla za nižších energetických výdajů (Withers and Jarvis 1980). Tělesná teplota těchto poikilotermických hlodavců kopíruje okolní teplotu prostředí v rozsahu 15 – 34°C i ve větší skupině (čtyř) sociálně termoregulujících zvířat, proto autoři předpokládají, že sociální termoregulaci rypoši využívají, aby spíše ušetřili energii, než pro udržení vyšší tělesné teploty. V jiné studii Yahav a Buffenstein (1991) srovnávali tělesnou teplotu a spotřebu kyslíku rypošů lysých ve dvojici, ve skupině čtyř a osmi. Rypoši v početnější skupině byli schopni udržet stálou tělesnou teplotu v širším rozsahu okolních teplot. Rypoši testovaní pouze ve dvojici měli teplotu těla zcela závislou na teplotě okolí, udržet stálou tělesnou teplotu nebyli schopní za žádných okolních teplot a jejich spotřeba kyslíku v zóně termoneutrality byla nejvyšší.

V další práci Cutrera et al. (2003) hodnotili termoregulační strategie mláďat jihoamerického podzemního solitérního hlodavce, tuka-tuka talarského (*Ctenomys talarum*) a vliv přítomnosti matky a ostatních mláďat v hnízdě na vývoj termoregulačních schopností mláďat. Pokud byla mláďata samotná nebo sice pohromadě ale bez samice, nedokázala kontrolovat svou tělesnou teplotu. Přítomnost matky je důležitá pro udržení vyšší tělesné teploty mláďat s nevyvinutou termoregulací, protože samice několikanásobně omezila tepelné ztráty mláďat. Na druhou stranu její přítomnost nebyla nijak významná pro snížení úrovně klidového metabolismu mláďat. Samice také trávila významně více času (80%) v hnízdě s mláďaty, dokud se u nich nevyvinula nezávislá termoregulace.

Mláďata tuka-tuka talarského jsou altriciální, rodí se holá a plně závislá na matce. Vývoj vlastní nezávislé termoregulace mláďat začíná 15. dnem, kdy se výkyvy jejich tělesné teploty snižují. Začátek nezávislé termoregulace se projevuje nárůstem klidového metabolismu a je spojován s tím, že se mláďata začínají živit samostatně pevnou potravou. Mláďata jsou odstavena 30. den a dospělé tělesné teploty dosahují 45 dnů po narození (Cutrera et al. 2003). Autoři práce (Zenuto et al. 2002) odhadují začátek vývoje termoregulačních schopností mláďat tohoto druhu ještě dříve (v 10 dnech) a dospělou tělesnou teplotu určili u 30-ti denních (již odstavených) mláďat, kteří dosahují 53% hmotnosti dospělých. Relativní úroveň metabolismu dvoudenních mláďat je vyšší než úroveň metabolismu dospělých. S postupujícím věkem se úroveň klidového metabolismu mláďat zvyšuje, nejvyšší 237% úrovně klidového metabolismu dospělých mláďata dosáhnou v deseti dnech věku (Zenuto et al. 2002) nebo 15. dnem (Cutrera et al. 2003). To ale nepředstavuje zásadní nároky na samici, neboť se časově shoduje se začátkem příjmu pevné stravy (Zenuto et al. 2002). Nevyvinutá termoregulace mláďat je spojována s teplotně stálými podmínkami podzemního prostředí a je považována za adaptaci snižující energetické nároky na reprodukci samic a ontogenezi mláďat (Cutrera et al. 2003).

1.5 Energetika reprodukce podzemních savců

Reprodukce podzemních savců se liší mezi solitérními a sociálními druhy. Jedinci solitérních druhů se společně vyskytují jen po krátké období páření a péči o mláďata zastává pouze samice, kdežto u sociálně žijících druhů se na péči o mláďata podílí celá kolonie (Bennett and Faulkes 2000). V kolonii se většinou rozmnožuje jedna samice s jedním i více samci. Reprodukce ostatních jedinců v kolonii je potlačena a tito nerozmnožující se jedinci zastávají funkci tzv. “pomocníků“ a pečují o mláďata. Odrostlá mláďata zůstávají v kolonii. U eusociálních druhů (*Heterocephalus glaber*, *Cryptomys damarensis*) jsou tyto funkce členů v kolonii ještě více striktně vymezené (Bennett and Faulkes 2000).

V rámci různých druhů rypošů může být předpokládána délka březosti od 44 dnů samic solitérního druhu *Georychus capensis* do 118 dnů rypoše obřího, sociálního druhu *Fukomys mechowii* (Bennett et al. 1991, Scharff et al. 1999, Bennett and Faulkes 2000). Energetické nároky na samici spojené s prenatalním vývojem mláďat jsou u všech zvířat v různé míře zvýšené (Heske 1990). Zenuto et al. (2003) určili úroveň klidového metabolismu samice tuka-tuka talarského během březosti zvýšenou o 128%, u laktujících samic ještě vyšší – o 151%. Samice rypoše lysého, za normálních podmínek poikilotermí, si během střední

a pozdní fáze březosti udržují vyšší tělesnou teplotu (Buffenstein et al. 1996). V počáteční fázi březosti jejich metabolická úroveň sleduje poikilo-endotermní model stejný s nerozmnožujícími se samicemi, kdy při okolní teplotě pod 27°C se s vyšší teplotou okolí zvyšuje i rychlost metabolismu (poikilotermní způsob), pak mezi 27 a 34°C úroveň metabolismu klesá a nad 34°C se metabolismus naopak s rostoucí teplotou okolí zvyšuje (endotermní model). V průběhu pokročilé březosti není úroveň klidového metabolismu samic více závislá na okolní teplotě, úroveň jejich klidového metabolismu je stálá v celém rozsahu okolních teplot od 24 do 36°C a vyšší oproti úrovni klidového metabolismu nerozmnožujících se samic (Urison and Buffenstein 1994). Autoři tyto změny přisuzují odlišným termoregulačním nárokům březích samic, které udržují vyšší a stálou teplotu těla následkem změn izolačních vlastností – omezením volného povrchu a tepelných ztrát a samice jsou tak schopny vlastní endotermní termoregulace (Jarvis 1978, Buffenstein and Yahav 1991, Urison and Buffenstein 1994, Buffenstein et al. 1996).

1.6 Rypošovití

Čeď hystericognátních hlodavců rypošovití (*Bathyergidae*) čítá šest rodů a nejméně 20 druhů. Šest rodů dělíme do dvou podčeďí. Podčeď *Bathyerginae* je zastoupená rodem *Bathyergus* a podčeď *Georychinae* zahrnuje zbylých pět rodů – *Georychus*, *Heliophobius*, *Cryptomys*, *Heterocephalus* a *Fukomys*. Tato čeď je endemická pro oblasti subsaharské Afriky, kde rypoši obývají různé biotopy. V důsledku striktně podzemního života mají všichni rypoši válcovité tělo, krátké nohy, široký svalnatý krk, malé oči a redukovaný ušní boltec. Dorůstající řezáky, které využívají k hrabání, vyrůstají z horní a dolní čelisti a ústa se uzavírají až za nimi. V přírodě se rypoši živí většinou podzemními částmi rostlin – kořeny, hlízami, cibulemi, které získávají při vyhrabávání chodeb (Jarvis 2004). Podzemní systémy rypošů mohou být rozsáhlé a složité s povrchovými potravními tunely, hnízdy, zásobními prostory a toaletami. Hloubka rypoších nor může dosahovat až do 2 m (Lovegrove and Knight-Eloff 1988).

Jednotlivé rody rypošovitých se liší svou socialitou. Tři rody jsou solitérní (*Bathyergus*, *Georychus*, *Heliophobius*) a tři rody mají sociální uspořádání (*Cryptomys*, *Heterocephalus*, *Fukomys*).

2. Cíle bakalářské práce

Sociální rypoši rodu *Fukomys* se obtížně chovají, mortalita mláďat je velká a většinou až několikátý vrh bývá úspěšný. Rypoši navíc mají dlouhou dobu březosti, což ztěžuje získat dostatečné velké N během bakalářského studia. Dalším omezením je i poměrně velká citlivost těchto vysoce sociálních zvířat na nejrůznější experimentální zásahy, izolaci a manipulaci. Vlastní manipulace a experimenty jsou proto vedeny tak, abychom se v co největší míře vyhnuli rušivým zásahům, které by mohly ohrozit jak jedince, tak chod a úspěšnou reprodukci celé kolonie. Hlavním cílem bakalářské práce bylo seznámit se s literaturou, zvládnout metodiku měření, vyzkoušet několik experimentů na energetiku reprodukce a sociální termoregulace u dvou druhů sociálních rypošů a následný výběr a zúžení pro vlastní magisterskou práci.

Konkrétní cíle byly:

- 1) Naučit se metodiku měření s průtokovým respirometrem a zpracovávat získaná data v programu DIAdem.

Pokusit se:

- 2) Stanovit vývoj úrovně klidového metabolismu a tělesnou teplotu u mláďat sociálního rypoše *Fukomys sp.*
- 3) Zjistit, jaký má vliv přítomnost dospělých jedinců (rodičů) na úroveň těchto dvou parametrů.
- 4) Zjistit, jaké jsou energetické úspory dospělých jedinců (potencionálně dispergujících a zakládajících novou skupinu) u *Fukomys sp.* a *Fukomys mechowii*.
- 5) Zjistit, jaké jsou náklady na reprodukci samic *Fukomys sp.* a *Fukomys mechowii*.

3. Materiál a metody

3.1 Studovaná zvířata

Ryposh obří (*Fukomys mechowii*) byl dřívě řazen do rodu *Cryptomys*, nyní je začleňován do nového rodu *Fukomys* (Ingram et al. 2004, Kock et al. 2006). Tento nový rod má centrum rozšíření ve vlhkých oblastech střední Afriky (zambijská oblast). Je největším sociální ryposem rozšířeným ve státech Demokratická republika Kongo, Angola, Zambie (Bennett and Faulkes 2000). Počet členů jedné kolonie může dosáhnout více než 20. Je to druh s nápadným pohlavním dimorfismem ve velikosti (samci – 345 ± 95 g, samice – 252 ± 34 g). Hlavní samice je v podstatě neustále v reprodukci, neboť hned po porodu popř. během laktace se páří. Délka březosti samic je 112 ± 9 dní a mláďata jsou kojena minimálně tři měsíce. Velikost vrhu $2,6 \pm 1,1$ (1 – 5) mláďat, novorozenecká váha $19,6 \pm 2,9$ g (Scharff et al. 1999). Mláďata se rodí holá, po 1. týdnu jim začíná růst šedá srst, ve věku dvou týdnů mláďata začínají přijímat pevnou stravu, začínají být aktivní, vylézají z hnízda a zápasí mezi sebou. Samice tráví více času mimo hnízdo a mláďata ponechává v péči ostatních členů kolonie. V 5. – 6. týdnu se jejich srst mění z šedé přes hnědou na dospělé rezavé zbarvení (Scharff et al. 1999). Rodičovské páry rypose obřího byly většinou založeny z jedinců odchycených ve volné přírodě (Ndola nebo Chichele, Zambie) v letech 1995 – 1999.

Dalším studovaným druhem je dosud nepopsaný sociální druh rodu *Fukomys* z jižní Malawi. Dospělí jedinci dorůstají menší velikosti oproti ryposhi obřímu. Průměrná hmotnost samců je 143 ± 28 g ($122,8 - 175,4$), samic 115 ± 23 g ($88,7 - 130,9$). Mají krátkou hustou tmavě šedou až namodralou srst s bílou skvrnou různé velikosti na hlavě. Jejich mláďata se rodí plně závislá na dospělých, holá a minimálně 2 měsíce jsou kojena. Většina dospělých ryposů rodu *Fukomys sp.* (skupina *F. darlingi*, P. van Daale nepublikované údaje) byla odchycena v roce 2005 v jižní Malawi (Nsanje). Ryposhi byli chováni v párech a jejich potomci narozeni v chovech na BF v Českých Budějicích.

Ryposhi rodinné skupiny jsou chovány ve skleněných teráriích (140 x 50 x 50, 80 x 50 x 60 cm). Podestýlkou je rašelina, hnízdním materiálem filtrační papír a k dispozici mají boudy, květináče a trubky. Teplota v chovné místnosti se pohybuje v rozmezí 25 – 27°C a je zde udržován denní a noční světelný režim (12D/12L). Zvířata jsou krmena bramborami, jablky, mrkvemi, zrním a směsnými granulami pro hlodavce (Darwin).

Ontogeneze termoregulace ryposů byla sledována u mláďat druhu *Fukomys sp.* Do experimentu byly zařazeny tři rodiny, mláďata byla sourozenci jednoho vrhu (tabulka 1).

Hmotnost dospělých samic byla 101 ± 13 g (87 – 117,4), dospělých samců 129 ± 19 g (111,5 – 156,4). Dvoudenní mládřata vážila 10 ± 1 g (9,1 – 11,5) a hmotnost 63 denních mládřat byla 35 ± 5 g (31,5 – 40,2). Nejstarší pozorované mládě (mládě 1, FS 3) v 75. dni věku vážilo pouze 19,8 g, jeho celý růst byl výrazně pomalejší.

Tabulka 1: Věk mládřat *Fukomys sp.*, ve kterém byla sledována (označeno x) a jejich původ.

ID mláděte	rodina	věk (dny)						
		2 – 3	10 – 11	14 – 16	32 – 33	45 – 46	62 – 63	75 – 76
1	FS 3			x	x	x	x	x
2	FS 3			x	x			
3	FS 4	x	x	x				
4	FS 4	x	x	x				
5	FS 4	x	x	x				
6	FS 5						x	
7	FS 5						x	

Vliv sociální termoregulace byl sledován na čtyřech dospělých samicích rypoše obřího o průměrné váze 172 ± 18 g (151,6 – 196), a na čtyřech dospělých samcích o hmotnosti 231 ± 65 g (136,7 – 280). Pro pokus byly použity dvojice rypošů z jedné kolonie, stejného nebo smíšeného pohlaví, sourozenci jednoho vrhu nebo mladší a starší sourozenci (tabulka 2).

Tabulka 2: Složení dvojic rypoše obřího. Původ jedinců, datum narození, hmotnost (w) a pohlaví.

dvojice	rypoš	skupina	narozen	w (g)	pohlaví
1	1	FM 17	1.10.2005	169,6	F
	2	FM 17	1.10.2005	268,5	M
2	3	FM 14	20.1.2006	136,7	M
	4	FM 14	24.8.2005	280	M
3	5	FM 14	24.8.2005	171,8	F
	6	FM 14	24.8.2005	239	M
4	7	FM 14	21.6.2005	196	F
	8	FM 14	1.10.2005	151,6	F

Pro určení nároků reprodukce na samici byly měřeny tři březí samice rypoše obřího z kolonie FM 3, FM 21 a FM 16 jejichž hmotnost byla 293 ± 54 g (250,8 – 353,3).

3.2 Metabolismus a tělesná teplota

Úroveň metabolismu se dá nejpřesněji určit metodou přímé kalorimetrie, kdy se měří množství vyprodukovaného tepla organismem, neboť energie se v organismu uvolňuje ze základních látek oxidací a konečným produktem všech oxidací je teplo. Velikost metabolismu je možné určit i jako spotřebu kyslíku metodou nepřímé kalorimetrie (Janský a Novotný 1981, Willmer et al. 2005b).

Podmínky měření bazálního metabolismu (termoneutralita, klidový a post-absorpční stav) není snadné zajistit, proto se úroveň metabolismu vyjadřuje jako hodnota klidového metabolismu. Zvíře by mělo odpočívat a nebýt ve stresu (Janský a Novotný 1981, Buffenstein 2000). Měření probíhala za okolních teplot 25°C, tedy hodnotě v předpokládané termoneutralní zóně, a 15°C, která je s určitostí pod termoneutralní zónou. Přesný rozsah termoneutralní zóny bude zapotřebí stanovit.

Dalším z popisovaných fyziologických parametrů je tělesná teplota. Za teplotu tělního jádra je považována rektální teplota (Janský 1999).

3.3 Technické zařízení

Spotřeba kyslíku byla měřena průtokovým respirometrem. Koncentrace kyslíku ve vzduchu byla zaznamenávána paramagnetickým analyzátozem (PAROX 1.000, MBE Electronic AG) a monitorována počítačem. Vzduch z tlakové láhve protékal uzavřeným okruhem – rotametrovými průtokoměry, respirační komorou s monitorovanými zvířaty, přes vysoušecí kolonu s oxidem vápenatým (zachycení vzdušné vlhkosti a oxidu uhličitého) do analyzátoru. Průtokoměry zaznamenávaly množství plynu procházejícího systémem a podíl vzduchu, který je analyzován ve vlastním kyslíkovém senzoru.

Princip paramagnetického senzoru je založen na magnetických vlastnostech kyslíku, který tvoří vlastní magnetické pole. Skleněná tyčinka naplněná dusíkem, který je diamagnetický (odpužovaný magnetem), je zavěšena v magnetickém poli a natáčí se v tomto poli silou, která je úměrná magnetickým vlastnostem protékajícího vzduchu a tedy obsahu kyslíku. Proud, protékající cívkou kolem tyčinky, potřebný pro udržení tyčinky v rovnováze je úměrný hmotnosti kyslíku v protékajícím plynu. Proud je AD převodníkem převáděn na hodnoty napětí, 18-ti bitově digitalizován a posílán do počítače.

Data zaznamenávaná PAROXem byla současně sledována počítačovým zařízením DIAdem DAC (Data Acquisition and Control) programu DIAdem 7.02 a ukládána dalším

nástrojem DIAdem DATA. V programu DIAdem 8.00 (firma GfS Aachen, SRN) byla data následně vyhodnocována.

Respirační komory byly zhotoveny z plexiskla, vybaveny čidlem digitálního teploměru (Thermo meter, Solid 898) a po umístění zvířete vzduchotěsně uzavírány se vstupem a výstupem protékajícího vzduchu. Byly používány tři velikosti komor a tři rychlosti průtoku vzduchu: pro komoru 8 x 8 x 12 cm byl používán průtok vzduchu 108 ml/min, pro komoru 10 x 10 x 21 cm 343 ml/min a pro komoru 17 x 20 x 12,5 cm 415 ml/min.

Stálá teplota prostředí uvnitř respirační komory byla zajištěna ponořením komory do vodní lázně a teplota této lázně byla udržována termostatem sestaveným z modulů ThermoHaake C10 a Haake K15. Atmosférický tlak byl sledován digitální meteorologickou stanicí JVD Digi Time RH7. Rektální teplota zvířat byla měřena digitálním teploměrem s rektální sondou pro myši a potkany Thermalert Model TH-8 (Physitemp Instrument Inc, USA). Hmotnost rypošů byla stanovena na elektronických vahách KERN & Sohn 572-45 s přesností 0,1 g.

3.4 Měření spotřeby kyslíku a tělesné teploty

Rektální teplota zvířat byla změřena bezprostředně po jejich vytažení z terária a po ukončení měření spotřeby kyslíku, to znamená po izolaci za určité okolní teploty. Zaznamenávala jsem, zda bylo zvíře samotné či v tělesném kontaktu s dalšími jedinci. Pro zajištění stavu přibližného post-absorpčního, byla dospělým rypošům odebrána potrava přibližně 12 hodin před měřením. Post-absorpční stav mláďat nebylo možné zajistit, neboť byla stále kojena.

Rypoši byli zváženi a umístěni do respirační komory, kde byli ponecháni 30 minut, aby přivykli novému prostředí. Poté byla komora připojena k přívodu a odvodu vzduchu, zapojena do měřícího zařízení a bylo spuštěno měření spotřeby kyslíku. Minimální doba měření byla 180 minut pro dospělé jedince a 20 minut pro nejmladší mláďata. Po dobu pokusu byla zaznamenávána i aktivita zvířat. Před a po měření byl pořízen 10 minutový záznam samotného průtoku vzduchu systémem jako slepý vzorek pro 1. kalibraci a 2. kalibraci. Měření probíhala za stálé okolní teploty $15 \pm 0,4$ a $25 \pm 0,4^\circ\text{C}$.

Spotřeba kyslíku a tělesná teplota mláďat (*Fukomys sp.*) byla měřena v určitém věku (tabulka 1) a zároveň byli měřeni i jejich rodiče. Vždy první den při okolní teplotě 25°C a následný den při 15°C . Pro každý věkový interval a teplotu okolního prostředí byli měřeni rypoši ve čtyřech sociálních kontextech:

- a) jedinec samotný
- b) mlád'ata se samicí
- c) mlád'ata s oběma rodiči
- d) oba dospělí jedinci

Spotřeba kyslíku a tělesná teplota osmi dospělých rypošů obřích (tabulka 2) byla měřena pro obě okolní teploty v uspořádání a) a d).

Březí samice rypoše obřiho byly měřeny samostatně přibližně 10 dnů před porodem za okolní teploty 25°C.

3.5 Zpracování dat

Uložená data se záznamem po 1 vteřině byla využitím nástroje DIAdem AUTO (Autosequences) programu DIAdem 8.00 převedena na hodnoty spotřeby kyslíku v jednotkách ml O₂·g⁻¹·hod⁻¹ a ml O₂·hod⁻¹. Naprogramovaná sekvence příkazů pro přepočet byla použita pro odečet od kalibrací, tak získána změna v obsahu kyslíku použitá pro výpočet spotřeby kyslíku podle vztahu:

$$VO_2 = 20,94 \times \frac{Pa_K}{1013,25} \times \frac{273}{273 + T_a} \times \frac{\left(1 - \frac{signal - N_2}{kalibrace - N_2}\right) \times p \times 60}{w}$$

VO₂spotřeba kyslíku [ml O₂·g⁻¹·hod⁻¹]
 20,94.....odpovídá procentuálnímu zastoupení kyslíku v atmosféře
 Pa_K.....atmosférický tlak přepočtený na hladinu moře, korelace na nadmořskou výšku v Českých Budějovicích [hPa]
 T_a.....okolní teplota [°C]
 signal.....digitalizovaná hodnota napětí z PAROXu
 kalibrace.....hodnota signal při čistém průtoku vzduchu
 N₂.....digitalizovaná hodnota napětí z PAROXu při průtoku N₂ (tj. při nulovém obsahu O₂)
 p.....průtok plynu [ml·min⁻¹]
 w..... hmotnost zvířete [g], pro vyjádření VO₂ v jednotkách ml O₂·hod⁻¹ vynechávaný člen

Dalším nástrojem DIAdem View byly z grafického záznamu měření vybrány dva pětiminutové úseky hodnot VO₂ kdy byla zvířata klidná nejlépe spící. Z těchto hodnot byla v DIAdem CALC vypočítána průměrná hodnota klidového metabolismu.

Odečtením hodnot tělesných teplot naměřených po vytažení z terária a po izolaci jsem získala hodnotu změny (poklesu) tělesné teploty.

Naměřené hodnoty klidového metabolismu a tělesné teploty byly vyhodnoceny v programu Statistica 6.0 (Statsoft, Inc.1984 – 2002).

Tabulka 3: Počty měření (N) *Fukomys sp.* v každém věkovém intervalu a v sociálních kontextech: a) izolovaný jedinec, b) mláďata se samicí, c) mláďata s oběma rodiči, d) oba dospělí jedinci.

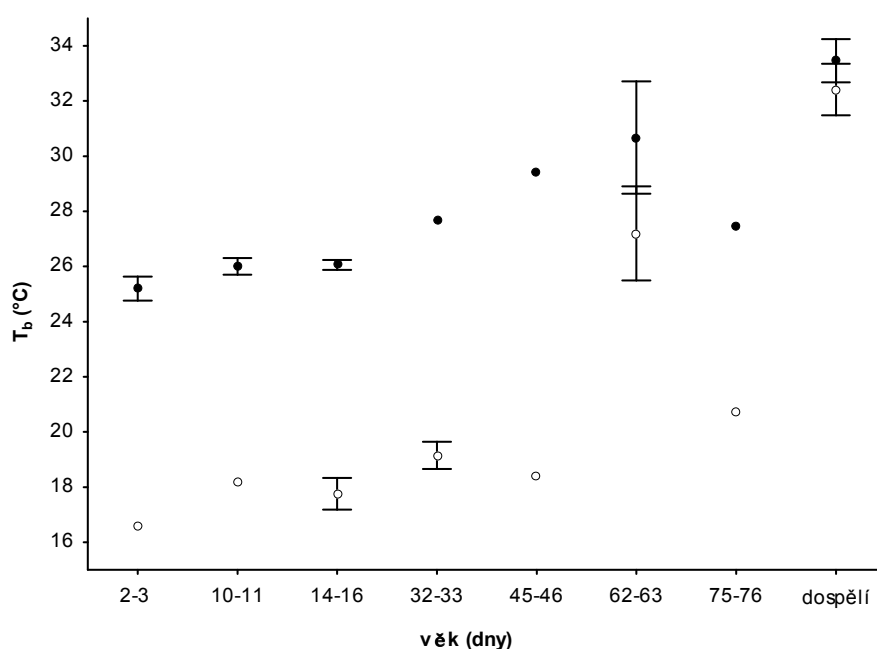
skupina	N							
	a)		b)		c)		d)	
věk (dny)	25°C	15°C	25°C	15°C	25°C	15°C	25°C	15°C
2-3	3	1	3	3	3	3		
10-11	3	1	3	3	3	3		
14-16	5	5	5	5	5	5		
32-33	1	2	2	1	2	1		
45-46	1	1	1	1	1	1		
62-63	4	4	4	4	4	4		
75-76	1	1	1	1	1	1		
dospělí *	18	18	18	18	18	18	18	18

* 9 samců a 9 samic

4. Výsledky

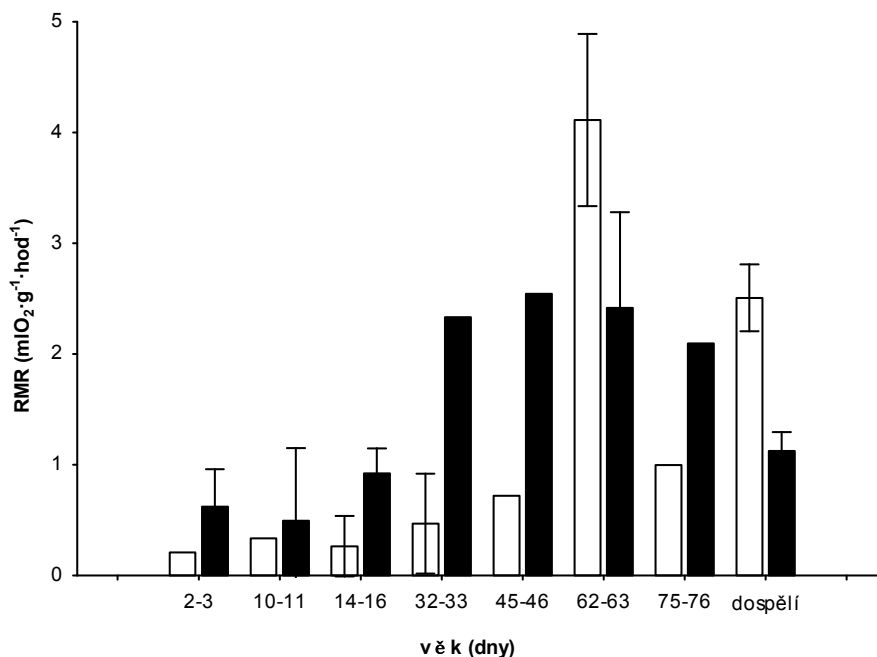
4.1 Ontogeneze termoregulace mláďat rypošů *Fukomys sp.*

Průměrné rektální teploty mláďat během postnatálního vývoje jsou uvedeny na obrázku 1. Je patrné, že teplota mláďat po dvacetiminutové izolaci kopíruje teplotu okolí po poměrně dlouhou dobu jejich vývoje. V podstatě až ve věku skoro dvou měsíců jsou schopna udržovat vyšší tělesnou teplotu při 15°C. Tomuto trendu neodpovídá teplota jednoho mláděte ve věku 75 dní, které bylo extrémně malé velikosti.



Obrázek 1: Průměrná tělesná teplota (T_b) \pm SD rypošů v různé fázi postnatálního při dvou okolních teplotách 15°C (○) a 25°C (●). (N viz tabulka 3)

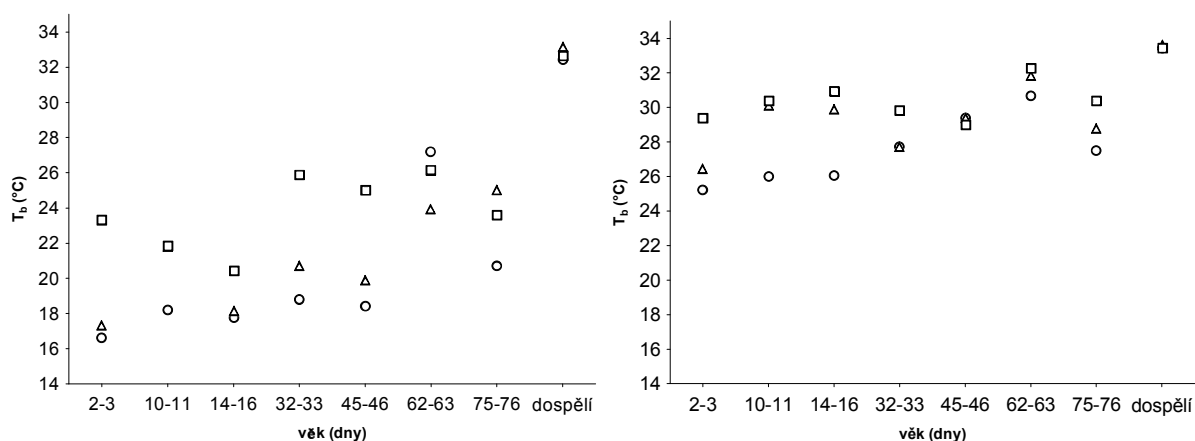
Podobně jako u tělesné teploty mláďat i spotřeba kyslíku přepočtená na hmotnost je v časných fázích postnatální ontogeneze minimální (obrázek 2). Tento trend je zvýrazněný při nižších okolních teplotách, kdy ještě ve věku jednoho měsíce je úroveň spotřeby kyslíku poměrně nízká. Vliv teploty je v tomto věku nápadný, jak ukazuje úroveň metabolismu při různých okolních teplotách ve věku jednoho měsíce i měsíce a půl.



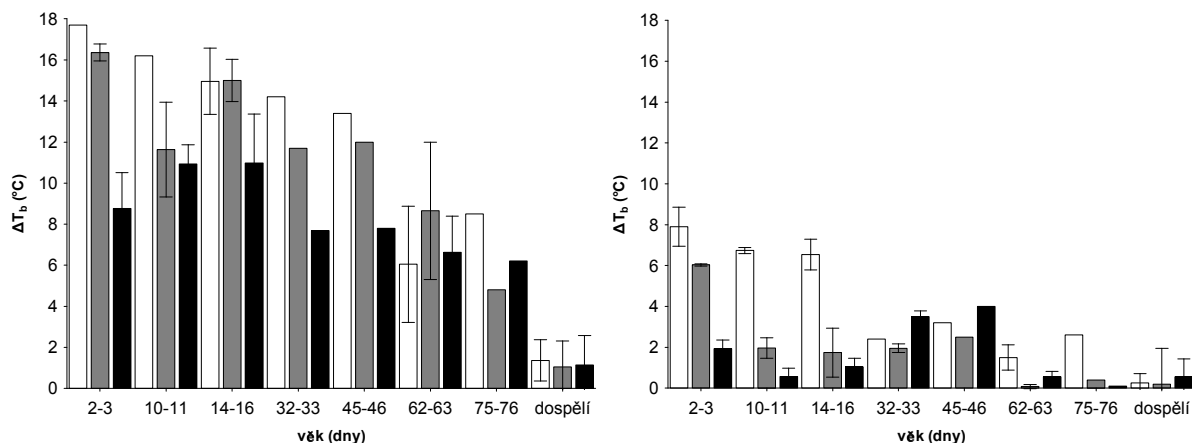
Obrázek 2: Průměrná spotřeba kyslíku \pm SD rypošů různého věku při okolní teplotě 15°C (světlé sloupce) a 25°C (tmavé sloupce). (N viz tabulka 3)

4.2 Vliv sociální termoregulace na termoregulaci mlád'at

Přítomnost dospělých jedinců byla významná pro omezení tepelných ztrát a udržení vyšší tělesné teploty mlád'at. Na obrázku 3 a 4 jsou srovnány průměrné hodnoty a průměrné změny tělesných teplot před a po izolaci rypošů samostatně a rypošů kteří byli ve skupině mlád'at se samicí a ve skupině mlád'at se dvěma dospělými opět při dvou odlišných teplotách okolí.

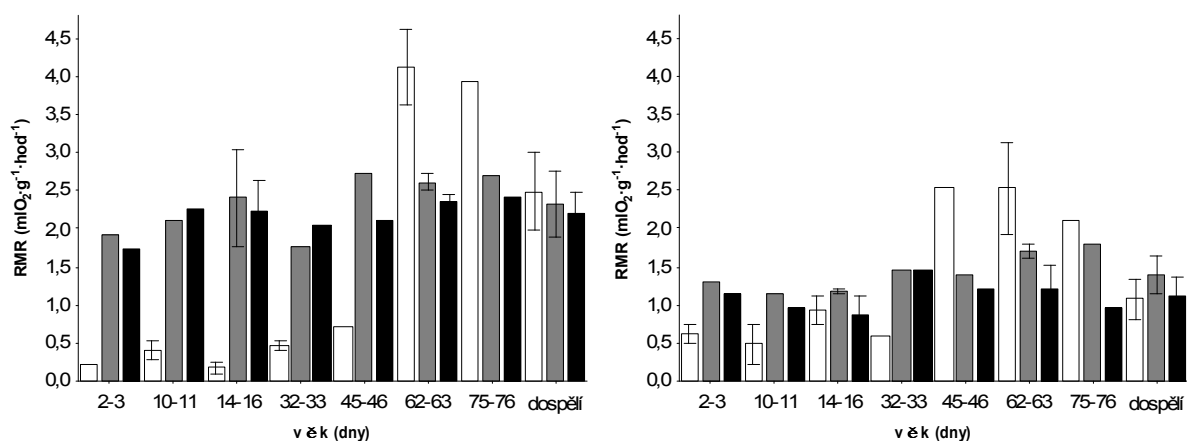


Obrázek 3: Průměrné tělesné teploty rypošů různého věku po izolaci samotného jedince (kroužek), mlád'at se samicí (trojúhelník) a mlád'at se dvěma rodiči (čtverec) při okolní teplotě 15 (vlevo) a 25 °C (vpravo). (N viz tabulka 3)



Obrázek 4: Průměrná hodnota poklesu tělesné teploty (ΔT_b) \pm SD ryošů různého věku po izolaci samostatně (světlé sloupce), mládřat se samicí (šedé sloupce) a mládřat se dvěma rodiči (tmavé sloupce) při okolní teplotě 15 (vlevo) a 25 °C (vpravo). (N viz tabulka 3)

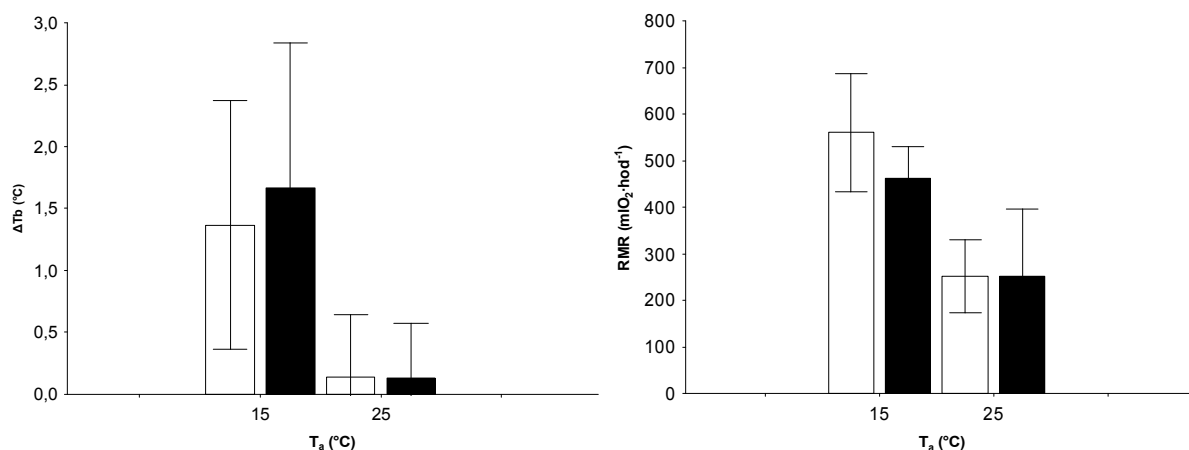
Přítomnost dospělých jedinců měla vliv na snížení úrovně metabolismu mládřat starších více než jeden měsíc. Na obrázku 5 jsou porovnány spotřeby kyslíku přepočtené na gram hmotnosti měřených ryošů, kteří byli izolováni při různé okolní teplotě, a ryošů ve skupině mládřat se samicí a mládřat se dvěma dospělými při stejných teplotách okolí.



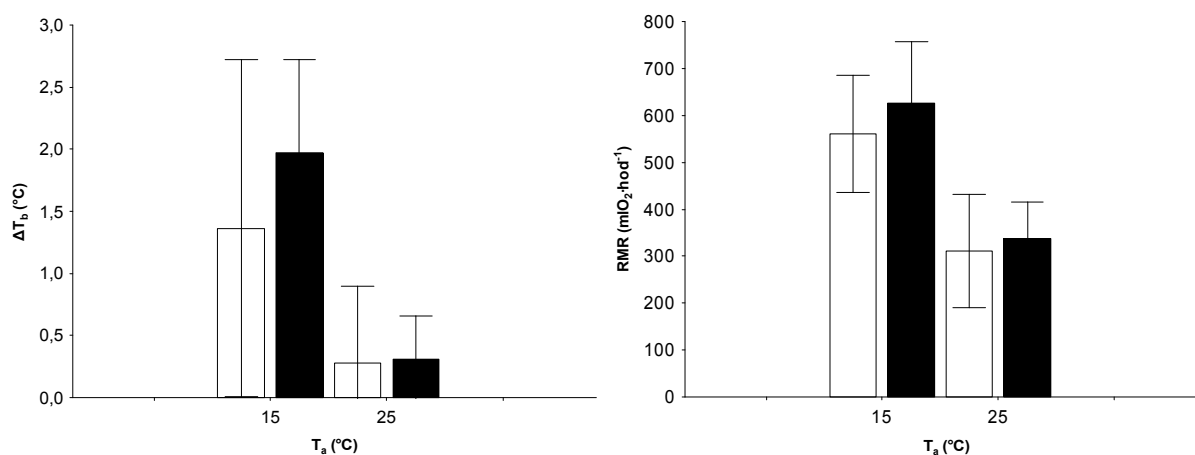
Obrázek 5: Průměrná spotřeba kyslíku \pm SD ryošů jako izolovaných jedinců (světlé sloupce), mládřat se samicí (šedé sloupce) a mládřata s oběma rodiči (tmavé sloupce) při okolní teplotě 15 (vlevo) a 25 °C (vpravo) (N viz tabulka 3).

4.3 Vliv sociální termoregulace dospělých jedinců

Pro zhodnocení vlivu sociální termoregulace dospělých jedinců byly sledovány tělesné teploty, změny těchto teplot před a po nejméně 180-ti minutové izolaci a úrovní metabolismu při odlišných okolních teplotách (obrázek 6, 7).



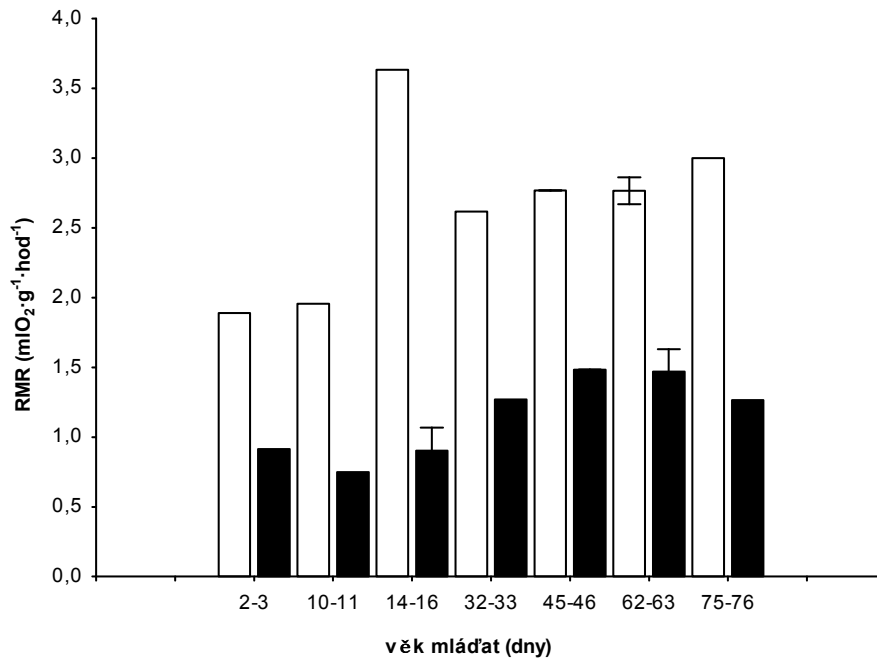
Obrázek 6: Průměrná hodnota změny tělesné teploty (ΔT_b) \pm SD (vlevo) a průměrná spotřeba kyslíku \pm SD (vpravo) rypošů *Fukomys sp.* samostatně (světlé sloupce) a ve dvojici (tmavé sloupce) při okolní teplotě (T_a) 15 a 25°C (N = 9 dvojic, opakováno 6 jedinců, viz tabulka 3).



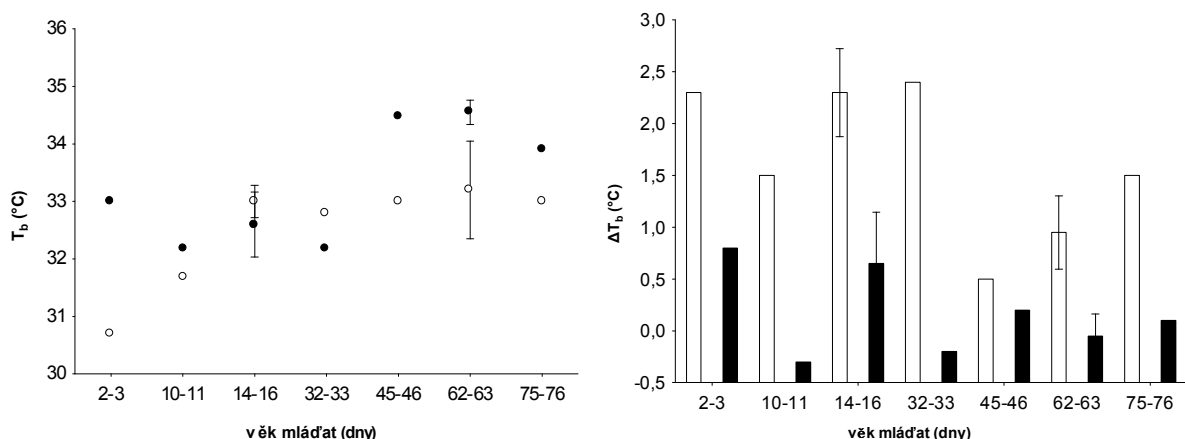
Obrázek 7: Průměrná hodnota změny tělesné teploty (ΔT_b) \pm SD (vlevo) a průměrná spotřeba kyslíku \pm SD (vpravo) jedinců rypošů obřího izolovaných samostatně (světlé sloupce) a rypošů ve dvojici (tmavé sloupce) při okolních teplotách (T_a) 15 a 25°C. (N = 4 dvojice, 8 jedinců, viz tabulka 2)

4.4 Energetické náklady na reprodukci samic

Úroveň klidového metabolismu samic rypaše (*Fukomys sp.*) narůstala s postupem laktace a následné březosti. Tělesná teplota samic se zdá být také vyšší v pozdější fázi laktace a fázi pokročilé březosti (obrázek 8, 9).



Obrázek 8: Průměrná spotřeba kyslíku \pm SD samic *Fukomys sp.* v různé fázi laktace při okolní teplotě 15°C (světlé sloupce) a 25°C (tmavé sloupce). (N = 8, tři samice opakovány, viz tabulka 1, Měření samice FS 3 při okolní teplotě 15°C s mláďaty ve věku 15-ti dní bylo z analýzy vypuštěno, samice byla po celý průběh měření aktivní.)



Obrázek 9: Průměrná tělesná teplota (T_b) \pm SD samic *Fukomys sp.* v různé fázi laktace při dvou okolních teplotách 15°C (○) a 25°C (●) (vlevo) a průměrná hodnota změny tělesné teploty (ΔT_b) \pm SD samic *Fukomys sp.* v různé fázi laktace při dvou okolních teplotách 15 (světlé sloupce) a 25°C (tmavé sloupce) (vpravo). (N = 8, tři samice opakovány, viz tabulka 1)

Úroveň klidového metabolismu samic rypoše obřího (*Fukomys mechowii*) měřených samostatně 14 ± 3 dny před porodem za okolní teploty 25°C .

Tabulka 4: Měření březích samic. Spotřeby kyslíku, počet dnů do porodu, počet narozených mláďat a hmotnost březích samic rypoše obřího.

samice	počet dnů	počet mláďat	RMR (mlO ₂ ·hod-1)	RMR (mlO ₂ ·g-1·hod-1)	w (g)
FM 3	17	4	221,57	0,63	353,3
FM 16	12	3	184,52	0,74	250,8
FM 21	14	4	187,83	0,68	275,2
průměr ± SD	$14,3 \pm 2,52$		$197,97 \pm 20,5$	$0,68 \pm 0,06$	

5. Diskuze

Provedená měření ukazují, že nezávislá termoregulace u mládřat sociálního druhu rypoše rodu *Fukomys* není ještě dva měsíce po narození plně vyvinutá a že do dvou týdnů věku mládřat chybí úplně. Na základě měření odhaduji začátek vlastní termoregulace na jeden měsíc po narození.

Při izolaci mládřat v nejnižším věku (2 – 16 dnů) je jejich tělesná teplota srovnatelná s teplotou okolí (obrázek 1). Při okolní teplotě 15°C mají mládřata o něco vyšší teplotu těla, ale dá se předpokládat, že pokud by izolace za teploty, která leží pod zónou termoneutrality, trvala déle, přijalo by mládě teplotu okolí zcela, což by mohlo být v dlouhodobějším horizontu fatální. Mládřata tohoto druhu se rodí malá (10 ± 1 g – váženo druhý den), téměř holá postrádající izolační vrstvu srsti. Vzhledem k jejich malé velikosti a volné kůži má jejich tělo navíc poměrně značný volný povrch, což vede k velkým tepelným ztrátám, takže je pravděpodobné, že jsou poikilotermní podobně jako rypoš lysý (Jarvis 1978, Withers and Jarvis 1980, Buffenstein and Yahav 1991, Urison and Buffenstein 1994). Stejně jako u většiny jiných druhů rypošů jim již druhý den po narození narůstá srst (Bennett and Faulkes 2000). Ovšem hustota osrstění ani u mládřat starších dvou měsíců není srovnatelná s kvalitou srsti dospělých rypošů (vlastní pozorování). Tělesná teplota mládřat od jednoho měsíce věku se začíná lišit od teploty mladších zvířat, především za okolní teploty 25°C (teploty v termoneutralní zóně, nebo jí velmi blízké) je udržována na vyšší úrovni. Při nízké teplotě okolního prostředí je tělesná teplota stále srovnatelná s teplotou mladších mládřat a stabilizuje se až v pozdějším věku, o měsíc později než je tomu např. u *C. talarum* (Cutrera et al. 2003). Změny v tělesné teploty mládřat (v hnízdě s dospělci vs. samostatně), se s vyšším věkem postupně zmenšují, ale přesto i na konci experimentu u více než dvouměsíčních mládřat je tento rozdíl několikanásobný oproti hodnotám u dospělých. Naznačuje to, že postnatální ontogeneze termoregulace není ještě ukončena a bude potřeba dalších měření starších mládřat.

U jiných druhů hlodavců je situace dost odlišná a vývoj termoregulace tohoto druhu je oproti nim značně opožděný. Například u křečka džungarského (*Phodopus campbelli*) jsou mládřata schopna samostatné termoregulace ve věku 12 - 16 dní, u křečka sibiřského (*Phodopus sungorus*) dokonce ve věku 9 dní. Ve věku 18 dní jsou mládřata obou druhů odstavena (Newkirk et al. 1998). Mládřata jediného podzemního hlodavce, u kterého se postnatální ontogeneze termoregulace dosud hodnotila, tuka-tuka talarského dosahují dospělé tělesné teploty během 30 až 45 dnů, kdy jsou odstaveni a ve dvou měsících opouštějí hnízdo (Zenuto et al. 2002, Cutrera et al. 2003). Tuko-tuko je ovšem soliterní, takže možnosti

sociální termoregulace jsou omezeny a pravděpodobně je zde tlak na rychlé osamostatnění mláďat.

Dalším parametrem vypovídajícím o postnatálním vývoji mláďat je úroveň klidového metabolismu. Důsledkem vysokých energetických nároků růstu mají mláďata všech živočichů vyšší metabolismus ve srovnání s dospělými jedinci (McNab 1983). Mnou získané hodnoty klidového metabolismu mláďat ve věku do dvou týdnů byly polovičních hodnot dospělců (přepočtených na hmotnost, obrázek 2). Úroveň jejich metabolismu byla při nízké okolní teplotě 15°C dokonce desetinasobně nižší. Oproti očekávanému nárůstu spotřeby kyslíku za nízkých teplot okolního prostředí, pozorované u dospělých, nízká teplota způsobila, že mláďata přešla do hypotermie, v důsledku čehož se jejich tělesné pochody zpomalily a spotřeba kyslíku snížila. To nasvědčuje tomu, že v raných stádiích postnatální ontogeneze je jejich metabolismus plně závislý na teplotě okolí a tedy i na možnosti sociální termoregulace v hnízdě. Takový pokles spotřeby kyslíku při nízké okolní teplotě je opět podobný poikilotermii rypoše lysého, která byla popsána při teplotě prostředí pod zónou termoneutrality (Buffenstein and Yahav 1991). Očekávaný vyšší relativní klidový metabolismus ve srovnání s dospělými byl naměřen až pro mláďata starší 30 dnů, o dva týdny později ve srovnání s *C. talarum*. U tuka-tuka souvisí zvýšení pravděpodobně s počátkem přijímání pevné stravy a se začátkem vývoje nezávislé termoregulace (Cutrera et al. 2003). Je dost pravděpodobné, že to bude platit i pro studovaného rypoše. Měření spotřeby kyslíku za různých teplot okolního prostředí ukázala, že mláďata mladší dvou měsíců, stejně jako dospělí jedinci rypoše lysého (Buffenstein and Yahav 1991), nejsou asi schopna za nízké teploty okolí aktivovat žádnou ze složek mechanismů třesové a netřesové termogeneze. Až měření ve dvou měsících ukázalo významně zvýšenou spotřebu kyslíku při nízkých teplotách v porovnání se spotřebou při 25°C, tedy schopnost mláďat využívat energii na vlastní produkci tepla. Přesto zaznamenaný pokles tělesných teplot izolovaných mláďat starších dvou měsíců při okolních teplotách nižších, než je jejich tělesná teplota, je nejspíše důsledkem jejich stále nedokonale vyvinutých termoregulačních (termogeneračních) schopností a omezených izolačních vlastností. Podobně naměřené tělesné teplotě i spotřeba kyslíku mláděte 75 dní starého (mládě 1, FS 3) neodpovídá celkovému trendu. Toto mládě (od prvorodičky) bylo velmi malé i ve věku dvou měsíců (19,8 g), jeho celkový růst byl pomalý ve srovnání s ostatními mláďaty a i dalšími znaky neodpovídalo zcela zdravému jedinci. Předpokládám, že i vývoj termoregulačních schopností tohoto mláděte byl opožděný a po doplnění bude z dalších analýz vyloučeno.

Z dosavadního měření je zřejmé, že největší nárůst úrovně klidového metabolismu (v přepočtu na gram váhy) je u rypošů ve věku dvou měsíců a je opětovně snížen u dospělých jedinců s již ukončeným růstem. Pozdějším nástupem a také nižší úrovní maximálního klidového metabolismu se rypoši liší od solitérního druhu tuka-tuka talarského (Zenuto et al. 2002). Otázkou zůstává, jaká by byla závislost úrovně klidového metabolismu se zařazením mláďat starších 75 dnů.

Naměřené hodnoty tělesných teplot v různých sociálních kontextech poukazují na významný vliv přítomnosti dospělců na udržení vyšší teploty těla mláďat (obrázek 3). Mláďata každého věku měřená společně se samicí nebo s oběma rodiči měla vyšší tělesnou teplotu než izolovaná mláďata při obou okolních teplotách. Výjimkou bylo jedno, již zmiňované 45-denní mládě (mládě 1, FS 3), které si při vyšší teplotě okolí udrželo podobnou tělesnou teplotu a to i s ohledem na teplotu jeho těla před izolací, jeho ztráty tepla byly podobné ve všech třech sociálních kontextech (obrázek 4). Tento stav by mohl souviset se začátkem vlastní termoregulace, ovšem takové termoregulační schopnosti nepovažují za pravděpodobné vzhledem k tomu, že toto již zmiňované mládě celkově mělo pomalý vývoj a následná měření stálou tělesnou teplotu mláděte nepotvrdila. Odlišný stav může být jednoduše způsoben tím, že mládě vykazovalo během izolace vyšší aktivitu. Proto je opět nutné doplnění a vyloučení tohoto mláděte z dalších analýz.

U mladších mláďat tělesný kontakt s matkou nebo oběma rodiči snížil pokles jejich tělesné teploty při okolní teplotě 25°C ve srovnání s poklesem u samotného mláděte (obrázek 4). Při nižší teplotě okolí byla důležitá přítomnost obou rodičů, což se dá vysvětlit omezenou možností samotné samice pokrýt větší část povrchu mláďat. Mimochodem i pro rypoše lysého – jehož dospělci jsou analogičtí ve svých izolačních schopnostech mláďatům studovaného druhu – hraje roli až větší počet dospělých jedinců (Yahav and Buffenstein 1991).

Měření metabolismu ve skupinách a u jednotlivců neukazuje, že by omezení tepelných ztrát v přítomnosti dospělých jedinců také snížilo energetické nároky termoregulace mladších mláďat (obrázek 5). To se zdá být pochopitelné, jestliže mladší mláďata neaktivují žádné termoregulační mechanismy. Snížení úrovně metabolismu by přicházelo v úvahu pro mláďata starší jednoho měsíce, u kterých se zřejmě začínají termoregulační pochody vyvíjet. Snížení spotřeby kyslíku rypošů ve skupině oproti izolovaným jedincům jsem zaznamenala především při měření rodičů s mláďaty od jednoho měsíce věku při nízké okolní teplotě. Výsledky jsou však nejspíš částečně zkreslené tím, že zvířata měřená ve skupině, zejména samice, vykazovala někdy vyšší aktivitu a tedy zvyšovala úroveň klidového metabolismu celé skupiny. Oproti tomu zvířata měřená samostatně byla vždy klidná.

Posun vývoje termoregulačních schopností mláďat může být pro podzemní hlodavce výhodnou adaptací. Termoregulace je pro malá mláďata, jejichž jediným příjmem energie je mateřské mléko, energeticky náročným procesem. Ve stabilním prostředí podzemních nor zvířata nejsou nucena čelit kolísání okolních teplot (Burda et al. 2007), tak mohou více energie investovat do vlastního růstu (Newkirk et al. 1998, Cutrera et al. 2003). Je pravděpodobné, že sociální termoregulace umožňuje mít vývoj nezávislé termoregulace poměrně dlouhý. U sociálních savců žijících ve větším počtu je pravděpodobné, že v hnízdě zůstanou další jedinci, kteří budou zahřívat mláďata, zatímco samice může hnízdo dočasně opustit. U solitérních druhů jsou mláďata odkázána pouze na péči samice, která nemůže zůstat po veškerý čas s mláďaty v hnízdě. V případě solitérního tuka-tuka talarského jsou mláďata schopna kontrolovat vlastní tělesnou teplotu dříve a samice také tráví s mláďaty od jednoho měsíce věku podstatně méně času (Cutrera et al. 2003).

Naměřené hodnoty úrovně klidového metabolismu laktujících samic *Fukomys sp.* vykazují vzestupný trend v závislosti na věku mláďat (obrázek 8). Nárůst klidového metabolismu samic ukazuje vysoký nárok laktace altriciálních hlodavců během střední a pozdní fáze laktace, odlišný od prekociálních hlodavců, kteří mají maximální nároky laktace během prvních dnů (Künkele and Trillmich 1997, Veloso and Bozinovic 2000). Samice tohoto druhu jsou v podstatě kontinuálně březí, mají post-partum oplození, takže tento nárůst může být také odrazem další, v 75 dnech věku nejstarších mláďat poměrně pokročilé, březosti samic. Počet dnů mezi 2 porody byl 176 ± 43 (128 – 210, vlastní pozorování). Důležitá je spodní hranice, tedy 128 dnů, ale ani těchto celých 128 dnů nemusí odpovídat přesné délce březosti, pokud by tomu tak bylo, měly by samice tohoto druhu nejdelší dobu březosti v rámci čeledi rypošovitých (44 – 118 dní) (Bennett et al. 1991, Scharff et al. 1999, Bennett and Faulkes 2000). Zenuto et al. (2002) zjistili, že nárůst klidového metabolismu samic je během laktace o polovinu vyšší než nárůst klidového metabolismu březích samic *C. talarum* a neprokázali statistickou odlišnost počáteční a pozdní březosti a mezi jednotlivými fázemi laktace. V jejich případě ovšem situace nebyla komplikována březostí laktujících samic. Naměřené hodnoty klidového metabolismu studovaného sociálního rypoše tedy vykazují odlišné metabolické nároky na samici v různé fázi laktace spojené s následnou březostí. Pro rozlišení obou faktorů by bylo zapotřebí březí samice izolovat, aby hned po porodu nezabřezly (popřípadě sterilizovat samce). Nicméně tento způsob není v současných podmínkách našich chovů možný. Menší náročnost na laktující samici v prvních dnech může vysvětlit fakt, že mláďata sociálního rypoše mají pomalejší vývoj, proto nárok na samici může být zpočátku také nižší.

Tělesná teplota samic během postnatálního vývoje mláďat se zdála být stálá, od 45. dne věku mláďat mírně zvýšená, což opět pravděpodobně souvisí s březostí samice (obrázek 9). Nepředpokládám, že by se termoregulační mechanismy samic *Fukomys sp.* během březosti měnily jako u samic rypoše lysého, který je za normálního stavu poikiloternní, ale v období pozdní březosti si samice dokáží udržet stálou tělesnou teplotu v relativně širokém rozmezí okolních teplot. Tato stálá tělesná teplota je pravděpodobně výsledkem zlepšení samičích izolačních vlastností a je považována za nutnou pro prenatální vývoj. (Urison and Buffenstein 1994). Tepelná izolace samic *Fukomys sp.* může být v prvních týdnech věku mláďat naopak omezena i změny její tělesné teploty v prvním měsíci věku mláďat jsou poměrně vyšší (obrázek 9). Samice by tak mohla být schopna uvolnit více tepla do svého okolí a tím lépe zahřívat mláďata v hnízdě. Podobným způsobem mohou poskytovat tělesné teplo mláďatům i samice jiných hlodavců. Samice křečka sibiřského během období laktace pravděpodobně podstoupí změny, které sníží izolační vlastnosti její srsti a zvýší krevní zásobení její ventrální strany. Takové přizpůsobení může být savčí obdobou hnízdní nažiny ptáků sedících na vejcích (Newkirk et al. 1998). Také u podzemního tuka-tuka talarského byly prokázány změny v hustotě a délce srsti v závislosti na sezónních změnách, ale pravděpodobně také s možnou spojitostí s reprodukcí. Jedinci *C. talarum* měli kratší srst během teplé sezóny a navíc v rámci teplé sezóny měly březí samice podstatně kratší a řidší srst ve srovnání se samci a nebřezími samicemi (Cutrera and Antinuchi 2004). Autoři pokládají takové změny za přizpůsobení podzemnímu prostředí jako možný způsob odvodu tělesného tepla v teplém prostředí.

Průměrná spotřeba kyslíku březích samic rypoše obřího o hmotnosti 293 ± 54 g měřená při okolní teplotě 25°C byla $0,68 \pm 0,06$ ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ (tabulka 4). V současnosti ještě nemám hodnoty srovnatelně velkých samic, které by nebyly březí, přesto je možné tyto hodnoty porovnat s literárními údaji. Úroveň klidového metabolismu tří samců a tří samic rypoše obřího (průměrná hmotnost 267 ± 90 g (190 – 443)) při okolní teplotě $29 - 30^{\circ}\text{C}$ byla jen $0,60 \pm 0,08$ ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ (Bennett et al. 1994), což by opravdu ukazovalo na vyšší nároky reprodukce na samice během pozdní fáze březosti. Důležitější ale bude porovnat měření s hodnotami dosaženými za stejných podmínek.

Dosavadní měření neukazují na žádný vliv sociální termoregulace dospělých jedinců rypoše obřího a rypoše *Fukomys sp.* (obrázek 6, 7). Tělesné teploty rypošů se zdali být podobné bez ohledu na to, zda byl rypoš izolován samostatně nebo ve dvojici. Změny tělesných teplot před a po izolaci nevykazují žádný jednoznačný trend. Rovněž není možné říci, že by rypoši ve dvojici snížili svou spotřebu kyslíku. V případě rypoše obřího, v rozporu

s předpokladem, je spotřeba skupiny dokonce vyšší než součet spotřeby jednotlivců, což může být opět zapříčiněno tím, že zvířata ve dvojici byla více neklidná. Dále studovaní rypoši nejsou poikilotermní v takové míře (Bennett et al. 1994), aby efekt sociální termoregulace měl význam, jaký má v případě rypoše lysého. Ovšem pro dvojice rypoše lysého také nebyl prokázán vliv sociální termoregulace. Významný byl až větší počet jedinců ve skupině – čtyř, osmi rypošů (Jarvis 1978, Yahav and Buffenstein 1991). Experiment s více jedinci rypoše obřího a *Fukomys sp.* dosud nebyl proveden.

Nový druh *Fukomys sp.* pochází z jižní Malawi, z nejteplejších oblastí, kde jsou asi i velmi příhodné mikroklimatické podmínky. Je řazen blízko k *Fukomys darlingi*. Rovněž sociální *F. darlingi* se stejně jako *Fukomys sp.* vyskytuje oblastech tropické Afriky (Zimbabwe), ovšem dospělí jedinci dosahují menší tělesné hmotnosti ($60 \pm 16,4$ g) a pod zónou termoneutrality ($28 - 31,5^{\circ}\text{C}$) vykazují silné poikilotermní tendence (Bennett et al. 1993) podobně jako rypoš lysý, který také žije v podobných teplých oblastech, v prostředí s minimálními sezónními změnami teplot. *Fukomys sp.* je však v tomto ohledu odlišný, i při nízké okolní teplotě si dospělí jedinci udržují tělesnou teplotu stálou.

Je zřejmé, že vlastní ontogeneze mláďat studovaného druhu *Fukomys sp.* je pomalá. Ve srovnání s jinými druhy podzemních hlodavců se termoregulační schopnosti tohoto druhu vyvíjejí poměrně dlouho. U tohoto druhu hraje sociální termoregulace velmi důležitou roli, proto je tento sociální rypoš potencionálně velmi zajímavým objektem pro studie tohoto typu. Pro další studium vlivu sociální termoregulace na její ontogenezi je nezbytné další doplnění znalostí, jako je například přesné stanovení termoneutralní zóny, doplnění a zpřesnění ontogeneze morfologických a behaviorálních znaků (jako je růst srsti, přijímání potravy, věk opouštění hnízda atd.) a také doladění metodické stránky, aby i ve větších skupinách byly zajištěny standardní podmínky a byl měřen opravdu klidový metabolismus.

6. Závěr

Postnatální vývoj mláďat sociálního druhu rypoše rodu *Fukomys* je poměrně pomalý. Měření ukazují na začátek nezávislé termoregulace až ve věku jednoho měsíce a že mláďata více než dva měsíce po narození nemají vyvinuté termoregulační schopnosti dospělých. Přítomnost především obou rodičů měla vliv na snížení tepelných ztrát mláďat všech sledovaných věkových kategorií. U mláďat mladších dvou měsíců nebyl pozorován žádný vliv přítomnosti dospělých na úroveň jejich klidového metabolismu, až starší mláďata ve skupině s dospělými měla nižší spotřebu kyslíku. Vliv sociální termoregulace na tělesnou teplotu a úroveň metabolismu dospělých rypošů nebyl prokázán. Energetické výdaje samic rypoše obřího během pozdní fáze březosti jsou vyšší v porovnání s dostupnými údaji o nerozmnožujících se dospělých jedincích téhož druhu. Nároky na laktující samice *Fukomys sp.* se zvyšovaly s postupujícím věkem mláďat. Další vývoj nezávislé termoregulace mláďat a nároků na samice v reprodukci a vliv sociální termoregulace více dospělých rypošů bude třeba ještě studovat.

7. Literatura

Arieli R. (1979): The atmospheric environment of the fossorial mole-rat (*Spalax ehrenbergi*): effects of season, soil texture, rain, temperature and activity. *Comp. Biochem. Physiol. (A)* 63: 569 – 575

Bennett N. C., Faulkes C. G. (2000): African mole-rats: Ecology and eusociality. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom

Bennett N. C., Spinks A. C. (1995): Thermoregulation and metabolism in the Cape golden mole (Insectivora: *Chrysochloris asiatica*). *J. Zool., Lond.* 236, 521 – 529

Bennett N. C., Cotterill F. P. D., Spinks A. C. (1996a): Thermoregulation in two population of the Matabeleland mole-rat (*Cryptomys hottentotus nimrodi*) and remarks on the general thermoregulatory trends within the genus *Cryptomys* (Rodentia: *Bathyergidae*). *J. Zool., Lond.* 239, 17 – 27

Bennett N. C., Faulkes C. G., Molteno A. J. (1996): Reproductive suppression in subordinate, non-breeding female Damaraland mole-rats: Two components to a lifetime of socially induced infertility. *Proc. - R. Soc. Lond., Biol. sci.*, vol. 263, n°1376, pp. 1599-1603

Bennett N. C., Jarvis J. U. M., Cotterill F. P. D. (1993): Poikilothermic traits and thermoregulation in the Afrotropical social subterranean Mashona mole-rat (*Cryptomys hottentotus darlingi*) (Rodentia: *Bathyergidae*). *J. Zool., Lond.* 231: 179 – 186

Bennett N. C., Jarvis J. U. M., Wallace D. B. (1990): The relative age structure and body masses of complete wild-captured colonies of two social mole-rats, the common mole-rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus* and Damaraland mole-rat *Cryptomys damarensis*. *J. Zool., Lond.* 220: 469 – 485

Bennett N. C., Aguilar G. H., Jarvis J. U. M., Faulknes C. G. (1994): Thermoregulation in three species of Afrotropical subterranean mole-rats (Rodentia: *Bathyergidae*) from Zambia and Angola and scaling within the genus *Cryptomys*. *Oecologia* 97: 222 – 227

Bennett N. C., Jarvis J. U. M., Aguilar G. H., McDaid E. J. (1991): Growth rates and development in six species of African mole-rats (Rodentia: *Bathyergidae*) in southern Africa. *J. Zool., Lond.* 225: 13 – 26

Buffenstein, R. (2000): Ecophysiological Responses of Subterranean Rodents to Underground Habitats. In: *Life underground: The Biology of Subterranean rodents*, edited by E. Lacey, Patton J. L., and Cameron G. N., Chicago and London: The University of Chicago Press, 62 – 101

Buffenstein R., Yahav S. (1991): Is the naked mole-rat *Heterocephalus glaber* an endothermic yet poikilothermic mammal? *J. therm. Biol.* Vo. 16, No. 4, pp. 227 – 232

Buffenstein R., Urison N. T., Woodley R., Van der Westhuizen L. A., Jarvis J. U. M. (1996): Temperature changes during pregnancy in the subterranean naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*); the role of altered body composition and basking behaviour. *Mammalia* t. 60, n°4, 619 – 628

- Burda H., Šumbera R., Begall S. (2007): Microclimate in Burrows of Subterranean Rodents – Revisited. In: Begall S., Burda H., Schleich C. (Eds.). Subterranean rodents. News from uderground. Heidelberg: Springer-Verlag.
- Contreras L. C., McNab B. K. (1990): Thermoregulation and energetics in subterranea mammals. Evolution of Subterranean Mammals at the Organimal and Molecular Levels, pp. 231 – 250
- Cutrera A.P., Antinuchi C. D. (2004): Fur changes in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: possible thermal compensatory mechanism. Rev Chil Hist Nat77: 235–242.
- Cutrera A. P., Antinuchi C. D., Busch C. (2003): Thermoregulatory development in pups of the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. Physiology & Behavior 79: 321 – 330
- Geiser F. (2004): Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. Annual Reviews of Physiology 66: 239 – 274
- Gilbert C., Robertson G., Le Maho Y., Naito Y., Ancel A. (2006): Huddling behavior in emeror penguins: Dynamics of huddling. Physiology and Behavior 88, 479 – 488
- Hart J. S. (1971): Rodents. In: Whittow C. G. Comparative physiology of hermoregulation. Vol. II New York: Academic Press. pp. 1 - 149
- Hayssen V., Lacey (1985): Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. Comp. Biochem. Physiol. (A)81: 741 – 754
- Heske, E. J. 1990. [Book review] Mammalian Reproductive Biology, by F.H. Bronson. Journal of Mammalogy 71(3): p. 481
- Chapman R. C., Bennett A. F. (1975): Physiological correlates of burrowing in rodents. Comp. Biochem. Physiol., Vol. 51A, pp 599 – 603
- Ingram, C.M., Burda, H. & Honeycutt, R.L. 2004. Molecular phylogenetics and taxonomy of the African mole-rats, genus *Cryptomys* and the new genus *Coetomys* Gray, 1864. Molecular Phylogenetics and Evolution 31:997 – 1014
- Janský L. (1979): Organismus a prostředí: Fysiologie adaptací. Academia, Praha
- Janský L. (1999): Teplota a život, Jihočeská univerzita, České Budějovice
- Janský L., Novotný I. (1981): Fyziologie živočichů a člověka. Avicenum Praha
- Jarvis J. U. M. (1978): Energetics of survival in *Heterocephalus gaber* (Rüppell), the naked mole-rat (Rodentia: *Bathyergidae*). Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, No. 6. pp 81 – 87
- Jarvis J. U. M. (2004): African mole-rats (*Bathyergidae*). In: Mammals V. Vol. 16 of Grzimek's Animal Life Encyclopedia, edited by Devra G. Kleiman, Valerius Geist, Michael Hutchins, and Melissa C. McDade, 16: 339 – 350.
- Jarvis J. U. M., Bennett N. C. (1990): The evolutionary history, population biology and social structure of African mole-rats: Family *Bathyergidae*. Prog. Cin. Biol. Res. 335: 97 – 128

- Kaufman A. S., Paul M. J., Butler M. P., Zucker I. (2003): Huddling, locomotor, and nest-building behaviors of furred and furless Siberian hamsters. *Physiology and Behavior* 79: 247 – 256
- Kock D., Ingram C. M., Frabotta L. J., Honeycutt R. L., Burda H. (2006): On the nomenclature of *Bathyergidae* and *Fukomys* n. gen. (Mammalia: Rodentia). *Zootaxa* 1142: 51 – 55
- Künkele J., Trillmich F. (1997): Are precocial young cheaper? Lactation energetics in guinea pig. *Physiological Zoology* 70: 589 – 596
- Lovegrove B. G. (1986): Coevolution between mole-rats (*Bathyergidae*) and a geophyte, *Micranthus* (*Iridaceae*). *Cimbebasia* 9: 79 – 85
- Lovegrove B. G. (1986a): The metabolism of social subterranean rodents: adaptation to aridity. *Oecologia* 69: 551 – 555
- Lovegrove B. G. (1986b): Thermoregulation of the subterranean rodent genus *Bathyergus* (*Bathyergidae*). *S. Afr. J. Zool.* 21(4): 283 – 288
- Lovegrove B. G. (1987): Thermoregulation in the subterranean rodent *Georchus capensis* (Rodentia: *Bathyergidae*). *Physiol. Zool.* 60(1): 174 – 180
- Lovegrove B. G., Knight-Eloff A. (1988): Soil and burrow temperatures, and the resource characteristics of the social mole-rat *Cryptomys damarensis* (*Bathyergidae*) in the Kalahari Desert. *J. Zool., Lond.* 216, 403 – 416
- Lovegrove B. G., Wissel C. (1988): Sociality in mole-rats: metabolic scaling and the role of risk-sensitivity. *Oecologia* 74: 111 – 128
- Luna F., Antinuchi C. D., Busch C. (2002): Digging energetics in the South American rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, *Ctenomyidae*). *Can. J Zool* 80: 2144 – 2149.
- McNab B. K. (1966): The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence. *Ecology* 47: 712 – 733
- McNab B. K. (1979): The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing animals. *Ecology* 60: 1010 – 1021
- McNab B. K. (1983): Energetics, body size, and limits to endothermy. *J. Zool., Lond.* 199: 1 – 29
- Nevo E. (1979): Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 269 – 308
- Nevo E. (1999): Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression and global convergence. Oxford University Press, Oxford
- Newkirk K. D., B. L. W. Cheung, S. J. Scribner, K. E. Wynne-Edwards (1998): Earlier Thermoregulation and Consequences for Pup Growth in the Siberian versus Djungarian Dwarf Hamster (*Phodopus*). *Physiol Behav* 63(3) 435 – 443

- Ostrowski S., Mesochina P., Williams J. B. (2006): Physiological adjustments of sand gazelles (*Gazella subgutturosa*) to a boom-or-bust economy: Standard fasting metabolic rate, total evaporative water loss, and changes in the sizes of organs during food and water restriction. *Physiological and biochemical zoology* 79 (4): 810 – 819
- Petrásek R., Šimek V., Janda V. (1992): Fyziologie adaptací u živočichů a člověka, Masarykova univerzita, Brno
- Pinshow B., Fedak M. A., Battles D. R., Schmidt-Nielsen K. (1976): Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. *Am. J. Physiol.* 231, 903 – 912
- Roper T. J., Bennett N. C., Conradt L., Molteno A. J. (2001): Environmental conditions in burrows of African mole-rat, *Georychus capensis* and *Cryptomys damarensis*. *J. Zool., Lond.* 254: 101 – 107
- Scantlebury M., Bennett N. C., Speakman J. R., Pillay N., Schradin C. (2006): Huddling in groups leads to daily energy savings in free-living African Four-Striped Grass Mice, *Rhabdomys pumilio*. *Functional Ecology* 20, 166 – 173
- Scharff A., Begall S., Grütjen O., Burda H. (1999): Reproductive characteristics and growth of Zambian mole-rats, *Cryptomys mehowi* (Rodentia: *Bathyergidae*). *Mammalia*, t. 63, n°2: 217 – 230
- Schradin C. (2004): Territorial defence in a group living solitary frager: who, where, against whom? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 55: 439 – 446
- Schradin C. (2006): When to live alone and when to live in groups : ecological determinants of sociality in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*, Sparrman, 1784). *Belg. J. Zool.*, 135: 77 – 82
- Schradin C., Pillay N. (2004): The influence of the father on offspring development in the striped mouse. *Behavioral Ecology* vol. 16 no. 2: 450 – 455
- Šumbera R., Chitaukali W. N., Burda H. (2007): Biology of the silvery molerat (*Heliophobius argenteocinereus*). Why study a neglected subterranean rodent species? In: Begall S., Burda H., Schleich C. (Eds.). *Subterranean rodents. News from uderground*. Heidelberg: Springer-Verlag.
- Šumbera R., Chitaukali W. N., Elichová M., Kubová J., Burda H. (2004): Microclimatic stability in burrows of an Afrotropical solitary bathyergid rodent, the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *J. Zool., Lond* 263: 409 – 416
- Türk A., Arnold W. (1988): Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmot (*Marmota marmota*). *Oecologia* 76: 544 – 548
- Urison N. T., Buffenstein R. (1994): Shifts in thermoregulatory patterns with pregnancy in the poikilothermic mammal – the naked mole rat (*Heterocephalus glaber*). *J. therm. Biol.*, Vol. 19, No. 6, pp 365 – 371
- Veloso C., Bozinovic F. (2000): Effect of food quality on the energetics of reproduction in a precocial rodent, *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy*, 81(4): 971 – 978

- Vleck D. (1979): The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys Bottae*. *Physiol. Zool.* 52: 122 – 136
- Vleck D. (1981): Burrow structure and foraging costs in fossorial rodent, *Thomomys Bottae*. *Oecologia* 49: 391 – 396
- Widmer R. H., Hoppeler H., Nevo E., Taylor R. C., Weibel E. R. (1997): Working underground: Respiratory adaptation in the blind mole-rat. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 94, pp. 2062 – 2067
- Willmer P., Stone G., Johnston I. (2005a): Temperature and its Effects. In: *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Publishing, UK. pp 175 – 222
- Willmer P., Stone G., Johnston I. (2005b): Metabolism and Energy Supply. In: *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Publishing, UK. pp 112 – 140
- Withers P. C., Jarvis J. U. M. (1980): The effect of huddling on thermoregulation and oxygen consumption for the naked mole-rat. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 66A, pp. 215 – 219
- Yahav S., Buffenstein R. (1991): Huddling Behavioral Facilitates Homeothermy in the Naked Mole Rat *Heterocephalus glaber*. *Physiological Zoology* 64(3): 871 – 884
- Zelová J., Šumbera R., Sedláček F., Burda H. (2007): Energetics in a solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat, *Heliophobius argenteocinereus*, and allometry of RMR in African mole-rats (*Bathyergidae*). *Comp. Biochem. Physiol.* (in press)
- Zenuto R. R., Antinuchi C. D., Busch C. (2002): Bioenergetics of Reproduction and Pup Development in a Subterranean Rodent (*Ctenomys talarum*). *Physiological and Biochemical Zoology* 75(5): 469 – 478