

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Bakalářská práce

**Agrese podzemních hlodavců v kontextu
vývoje jejich sociálního života**

David Strnad
Vedoucí práce: Mgr. Radim Šumbera, PhD.
České Budějovice 2008

Strnad D. (2008): Agrese podzemních hlodavců v kontextu vývoje jejich sociálního života. [Aggression of subterranean rodents in context with theirs social life. Bachelor thesis, in Czech] – 15 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

Teritorialita spojená s velkou mírou agrese je u většiny druhů podzemních savců adaptací na nehostinný podzemní ekotop. Přesto vzniklo u některých druhů hlodavců (převážně z čeledi *Bathyergidae*) složité sociální chování. Tato práce popisuje agresivní chování soliterních a sociálních podzemních hlodavců v souvislosti s evolucí sociality.

Klíčová slova: agrese, podzemní hlodavci, socialita

Anotation:

Territoriality connected with a high level of intraspecific aggression is an adaptation to hostile underground ecotop in the most of subterranean mammals. In spite of this fact, complex social behaviour has evolved in some subterranean rodents, particularly in African mole-rats. This thesis describes aggressive behaviour of solitary and social subterranean rodents in context of their social evolution.

Key words: aggression, subterranean rodents, sociality

Prohlašuji, že jsem uvedenou bakalářskou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č.111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské 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 dne 30. dubna 2008

David Strnad

Poděkování:

Rád bych poděkoval především mému školiteli Mgr. Radimovi Šumberovi, PhD. za odbornou pomoc, čas, který mi věnoval a bezbřehou trpělivost. Radce za to, jak hezky se o zvířata stará a za pomoc, nejen při vyndávání rypošů ze systémů. Dále Matějovi, Lídě a Vládovi za podporu, pomoc a předání zkušeností a celé „rypoší partě“ za ochotu poradit a pomoci. V neposlední řadě bych chtěl také poděkovat rodině a přátelům za to, že mě podrželi, když jsem to potřeboval.

Obsah

1	Podzemní ekotop a jeho obyvatelé	1
2	Podzemní hlodavci, teritorialita a agrese.....	2
3	Agresivní chování rypošů.....	3
4	Agresivní chování u slepce r. Spalax.....	4
5	Evoluce sociality u podzemních savců.....	5
6	Agrese v reprodukčním období a její vliv na interpretaci vzniku sociality.....	8
7	Závěr.....	11
8	Literatura	12

1. Podzemní ekotop a jeho obyvatelé

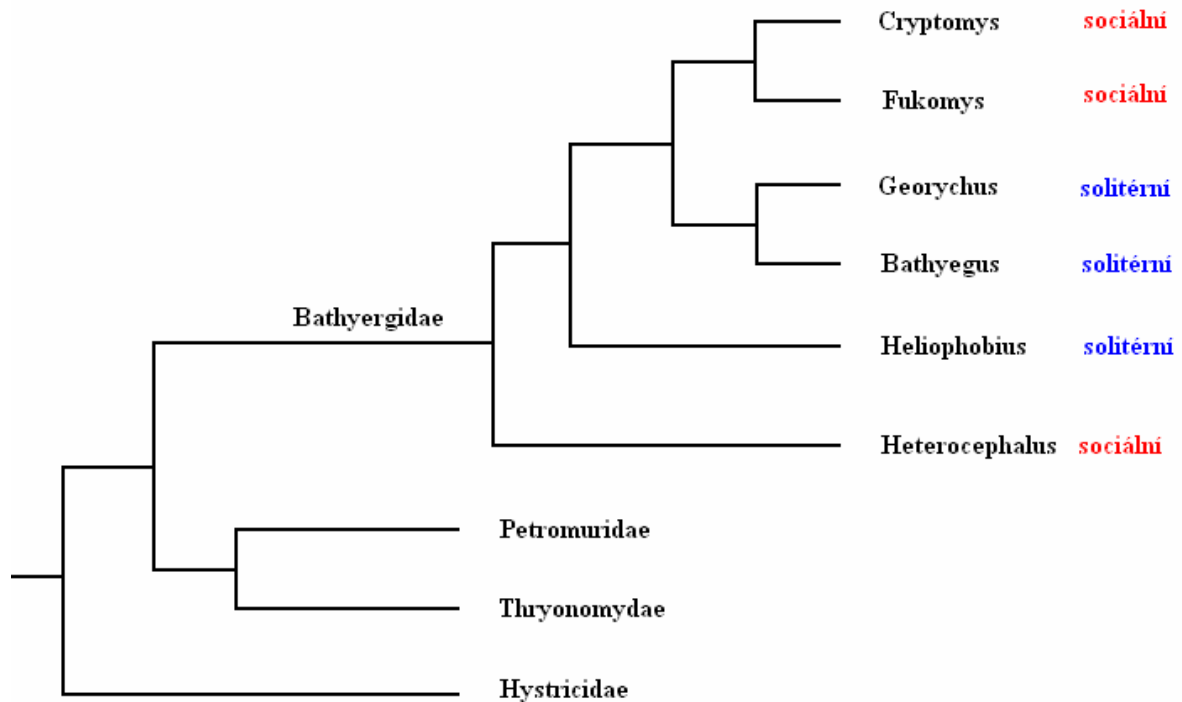
Podzemní hlodavci jsou savci specializovaní na nehostinné podmínky podzemního prostředí. Skrytý způsob existence se s největší pravděpodobností vyvinul především jako antipredační strategie. Podmínky v podzemí jsou poměrně uniformní, což u mnoha druhů vyústilo v konvergentní fyziologické, morfologické a etologické adaptace (Nevo 1999, Lacey et al. 2000, Begall et al. 2007). Mikroklima je zde poměrně stabilní a kolísání teploty malé. Podzemní obyvatelé často žijí v hypoxických (tj. nedostatek O₂) a hyperkapnických (přebytek CO₂) podmínkách, kdy množství kyslíku může klesnout až k 6% a koncentrace CO₂ se pohybuje v rozmezí od 0.4 % do 13.5 % (Burda et al. 2007).

V důsledku konvergentní evoluce mají podzemní savci uniformní tvar těla a tělní extremity, jako jsou boltce či ocas, redukovány. Tělo je tvarem a krátkými končetinami přizpůsobené k hrabání (Nevo 1999, Bennett and Faulkes 2000, Burda 2004). Podzemní savci hrabou pomocí předních končetin (např. krtek obecný-*Talpa europea*, vakokrt písečný - *Notoryctes typhlops*, rypoši rodu *Bathyergus*) nebo řezáků (zbývající rody rypošů).

Podzemní savci se dorozumívají pomocí zvuku, pachu, dotykem nebo vibracemi. Vibrační signály jsou důležité při vyhledávání partnerů během období rozmnožování. U druhů, kde se tento typ komunikace nevyvinul (např. rypoš lysý, rypoš stříbřitý), vyhledává jedinec partnera opačného pohlaví pomocí čichu (Bennett a Faulkes 2000, Burda 2004).

Jednou z nejstudovanějších skupin podzemních hlodavců jsou afričtí rypošovití (Bathyergidae, podřád Hystricognatha), sestávající se ze šesti rodů (*Heterocephalus*, *Heliophobius*, *Fukomys*, *Cryptomys*, *Georychus*, *Bathyergus*). Jejich nejbližší příbuzní jsou také starosvětské skalní krysy (Petromuridae), řekomyši (Thryonomyidae) a dikobrazovití (Hystricidae) (obr. 1). Jejich geografický výskyt je omezen na subsaharskou Afriku, kde se kromě hustých tropických lesů přizpůsobili nejrůznějším biotopům (Bennett and Faulkes 2000, Jarvis 2004). Jejich existence je vázána na výskyt geofytů (rostliny s podzemními zásobními orgány), kterými se živí. Narozdíl od většiny podzemních savců, kteří jsou solitérní, se u některých druhů vyvinulo složité sociální uspořádání.

Tato práce přináší přehled agresivního chování podzemních savců ve vztahu k evoluci jejich sociálního života.



Obr. 1 : Fylogenetické vztahy rypošovitých a příbuzných taxonů (upraveno Bennett and Faulkes 2000, Kock et al. 2006)

2. Teritorialita a agrese

Podzemní savci jsou převážně solitérní a silně teritoriální (Nevo 1979, 1999). Z teritoriality vyplývá i nezbytná míra agrese sloužící k obhajování území. Vlastnictvím teritoria získává zvíře výhody v podobě lepšího přístupu k sexuálním partnerům a/nebo potravě, stejně jako výhody proti predátorům a potencionálním kompetitorům. Na druhou stranu obrana teritoria je často velmi energeticky náročná a jedinec se vystavuje nebezpečí zranění (Goodenough et al. 2000, Veselovský 2005). Pro zabránění zranění se u mnoha druhů vyvinulo ritualizované chování. Skládá se z části sloužící k zastrašení oponenta (hrozba a imponující chování) a z části, která by protivníkovi agresi měla snížit (usmiřovací a podřízené chování). Agresivní chování se uplatňuje i u disperze dorůstajících mláďat, která zabraňuje kompetici o zdroje mezi rodiči a potomstvem (Goodenough et al. 2000). Další funkcí této disperze je menší riziko inbreedingu.

Agresivní chování je řízeno především hormonálně. Vliv hormonů na chování se liší druh od druhu. Zdá se, že nejdůležitější roli hrají steroidní hormony, vznikající v reprodukčních orgánech. U samců je to testosteron, u samic estrogen (Adkins-Regan 2005).

Zvýšená koncentrace testosteronu bývá spojená se sociální dominancí a nárůstem agresivního chování samců. Testy spojené s kastrací samců ovšem ukázaly tuto spojitost jen u některých hlodavců (např. Albert et al. 1986, Leshner and Moyer 1975). Kromě stimulace agrese se testosteron podílí na tvorbě spermií a aktivuje sexuální chování. Samci ovlivnění tímto hormonem se často zaměřují pouze na souboje a reprodukci a stávají se tak snadnější kořistí predátora. Samičí agresivní chování je ovládáno přes estrogen, který většinou agresivitu zvyšuje. Funkcí steroidních hormonů u samic může být i potlačení agresivity. Samice solitérních hlodavců jsou po většinu roku k oběma pohlavím stejně agresivní, ale v období reprodukce se jejich agresivita vlivem estrogeneru a progesteronu vůči samcům snižuje. Ovariectomie (chirurgické odstranění vaječníku) má v tomto případě malý vliv na snížení agresivity vůči samcům a žádný vůči samicím, takže agresivita je pravděpodobně spojena více s kompeticí. Dalšími hormony podílejícími se na regulaci agrese jsou glukokortikoidy. Akutní navýšení jejich hladiny agresivitu stimuluje (Adkins-Regan 2005, Alcock et. al.2001, Goodenough et al. 2000).

3. Agresivní chování rypošů

Agresivní chování sociálních druhů rypošů je spojeno především s dominancí jedinců v rámci kolonie a s reprodukcí. U naprosté většiny druhů patří dominantní postavení největším (většinou nejstarším) jedincům (např. Gabathuler et al. 1996, Clarke et al. 2001). Dominantní samice se svým samcem/samci (u rypoše lysého *Heterocephalus glaber* se samice může pářit až s třemi samci) jsou jediní rozmnožující se jedinci v kolonii. Ostatní nerozmnožující se jedinci se starají o budování systému chodeb, hledání potravy a obranu kolonie (Bennett and Faulkes 2000).

Kolonie eusociálního rypoše lysého tvoří v průměru 70-90 jedinců a její členové se rozpoznávají především na základě pachových signálů. Pokud je člen na delší dobu odloučen, stává se pro ostatní cizincem. Setká-li se zvíře s jedincem s neznámým pachem, začne se chovat agresivně, nebo uteče a zmobilizuje ostatní (O'Riain and Jarvis 1997). Reakce často záleží na velikosti zvířete. Do obrany kolonie se zapojují pouze nerozmnožující se jedinci, zřejmě proto, že nové zvíře v kolonii by znamenalo menší šanci dosáhnout reprodukčního statusu .

Kromě projevů agresivity vůči cizím jedincům se agresivita vyskytuje i uvnitř kolonie. Nejagresivnějším jedincem je často dominantní samice, která potlačuje reprodukci

ostatních samic a zajišťuje si tak dominantní postavení (threat reduction hypothesis), popř. „strkáním“ nutí nerozmnožující se jedince k práci (work conflict hypothesis) (Clarke et al. 2001). Dalšími agresory mohou být reprodukčně aktivní samci, kdežto nerozmnožující se jedinci skoro žádnou agresi nevykazují.

Narozdíl od rypoše lysého jsou u dalšího eusociálního druhu rypoše damarského (*Fukomys damarensis*) obránci kolonie především dominantní jedinci (Cooney 2002). Ostatní zvířata jsou většinou pacifistická, což je spojováno s outbredním chováním (Jacobs et al. 1998).

Zajímavý příspěvek do problematiky agrese, stresu a sociálního života přinesla studie Ganem and Bennett (2004). Autoři porovnávali vnitrodruhovou agresi samic u tří sociálních (*Cryptomys hottentotus pretoriae*, *Fukomys darlingi*, *Fukomys damarensis*) a jednoho solitérního druhu (*Georychus capensis*). Ukázalo se, že mezi solitérním a sociálními druhy není rozdíl v míře agresivity vůči neznámému jedinci. Na druhou stranu sociální druhy nevykazovaly takový nárůst stresu (nárůst hladiny glukokortikoidů v krvi) při kontaktu s cizím jedincem jako solitérní druh. Měření glukokortikoidů neprokázalo žádnou souvislost mezi chováním a množstvím hormonu.

4. Agresivní chování u slepce r. Spalax

Mezi solitérními podzemními savci je z pohledu agresivity nejvíce studován superspecies (komplex velmi podobných druhů) *Spalax* z Izraele. Na rozdíl od rypošů patří tento solitérní rod do podřádu veverkočelistných hlodavců (Spalacidae, Sciurognatha) (Nevo et. al. 2001). Nicméně ekologická i behaviorální podobnost slepců se solitérními rypoši vedla k častému srovnávání obou skupin. Je dokonce běžné, že výsledky studií na slepci bývají (téměř automaticky) aplikovány i pro rypoše (např. Ganem and Nevo 1996, Ganem 1998).

Slepec je v Izraeli zastoupen čtyřmi chromozomálními druhy s parapatickým rozšířením od severu k jihu: *S. galili* ($2n = 52$), *S. golani* ($2n = 54$), *S. carmeli* ($2n = 58$), *S. judaei* ($2n = 60$) (Nevo et. al. 2001). Teritoria si slepci vymezují pachovými stopami a vibračními signály. Je-li cizí samec vystaven těmto podnětům, stupňuje se jeho agresivní chování. Pokud na něj tyto signály působí příliš dlouho, může dojít k celkovému vyčerpání i úmrtí (Zuri et. al. 1998). Přímý střet dvou samců tedy není příliš častý a většinou vrcholí útekem jednoho ze soupeřů.

U slepců bývá protivníková agresivita snížena produkty Harderových žláz, které se nachází v okolí atrofovaných očí. Při interakci dvou jedinců submisivnější samec vyměšuje jejich produkty a rozetře je po těle. Tento „autogrooming“ není u slepců tak častý jako u jiných hlodavců. Provádějí jej téměř výhradně submisivní jedinci v interakci s dominantnějšími protivníky. Zvýšený autogrooming koreluje se sníženou agresivitou oponenta (Shanas et al. 1995, 1997).

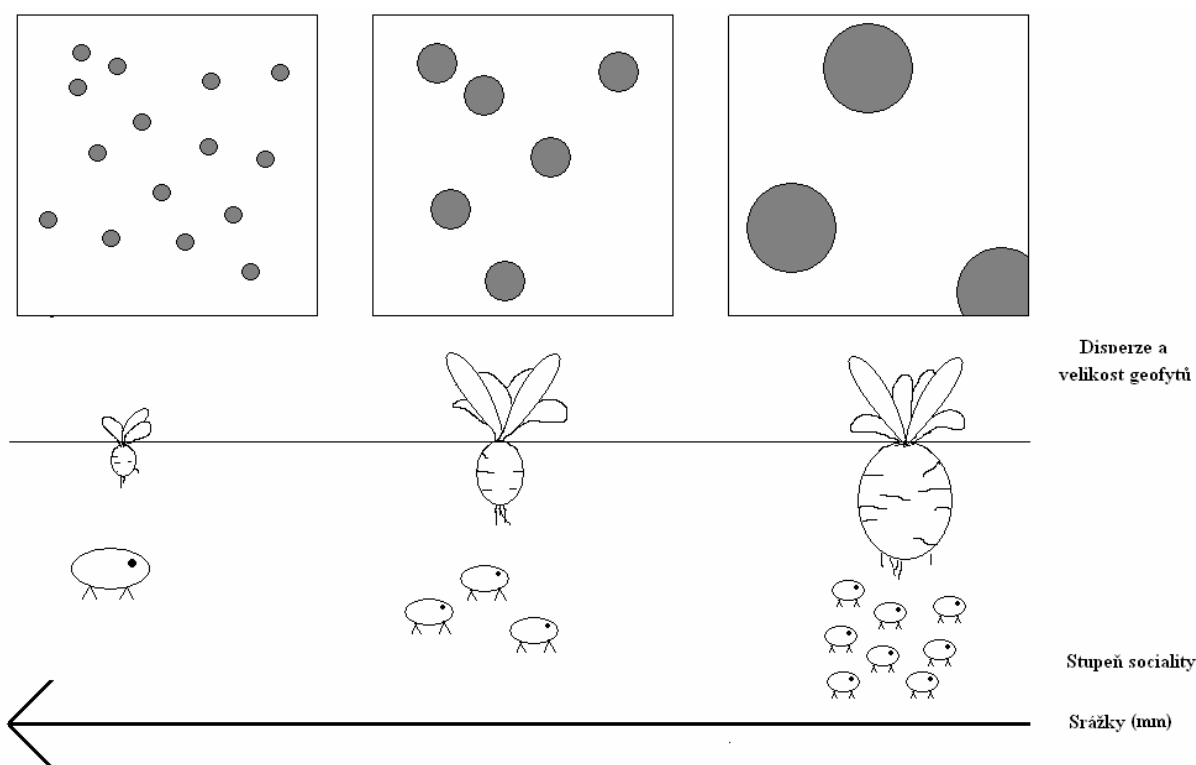
Mezidruhová agrese je větší u interakcí fylogeneticky bližších druhů slepců, než u druhů vzdálenějších a agresivita pravděpodobně funguje jako reprodukčně izolační mechanismus (Guttman 1975). Agrese je větší u samců než u samic (Nevo et al. 2001).

Úroveň agresivity slepců souvisí i s metabolickými procesy. Nárůst kortikosteroidů koreluje se zvýšením agresivního chování, kdežto zvíře s větší hladinou močoviny v krvi je klidnější (Ganem a Nevo, 1996). Po interakci dvou jedinců množství kortikosteroidů roste a koncentrace močoviny klesá. Kortikosteroidy, které připravují tělo na výdej energie za nepříznivých podmínek, se navýšily víc u *S. galili* než *S. judaei*. Zároveň se osmolarita močoviny snižující výdej vody z těla stejným způsobem snížila. Z toho vyplývá, že *S. galili*, žijící ve vlhčích oblastech, je fyziologicky přizpůsoben na větší ztráty vody a energie než *S. judaei*. Existuje představa, že uspořené energie může být vkládána do zvýšení agresivních interakcí vůči ostatním (Gottreich et. al. 2001). Navýšení hladiny testosteronu v krvi znamená u většiny savců větší útočnost, u slepců se ovšem tento trend neprojevuje. Množství testosteronu v krvi osciluje po celý rok, s třemi výraznými navýšeními, v listopadu, květnu a srpnu, které pravděpodobně souvisí s obdobími páření.

Na základě četnosti agresivních projevů byli izraelští slepci rozděleni do tří skupin: pacifisté, středně agresivní a militantní slepci (Nevo et al. 1985). Byla prokázána souvislost mezi agresivním chováním a genetickými, fyziologickými, ekologickými a etologickými faktory. Agresivita klesá v suchých a teplých oblastech jižního Izraele. Naopak roste v severních vlhčích biotopech, při nedostatku potravy (místně ale i celém regionu) a při vyšších populačních hustotách, kde mají zvířata vlivem konkurence menší teritoria (Nevo et al. 1975).

5. Evoluce sociality u podzemních savců

U rypošů se vyskytuje nápadná variabilita sociálního uspořádání, od rodů striktně soliterních (*Heliophobius*, *Bathyergus* a *Georchus*) až po eusociální (*Heterocephalus*



Obr.2: Základní schéma vlivu srážek a distribuce potravních zdrojů na socialitu rypošů.

a minimálně jeden druh rodu *Fukomys*) (Bennett and Faulkes 2000). Takové rozdíly v rámci jedné, druhově nepočtené čeledi představují vhodnou příležitost k výzkumu vzniku a adaptivního významu sociality (Bennett and Faulkes 2000, Burda et al. 2000).

Evoluce sociality u rypošů často spojována s charakteristikami potravní nabídky. Velikost a prostorové rozmístění geofytů, které závisí na typu prostředí, se podle autorů Lovegrova and Wissela (1988) projevuje ve velikosti rypošů a stupni sociality (obr. 2). Velké solitérní druhy obývají humidní biotopy, kde je hustota geofytů velká, ale jejich zásobní podzemní orgány poměrně malé. Malé sociální druhy se naopak mají vyskytovat v suchých oblastech, kde je sice hustota geofytů malá, ale jejich zásobní orgány velké.

Vznik sociality u rypošů je vysvětlován především pomocí dvou teorií. Hypotéza fylogenetických omezení (Hypothesis of phylogenetic constraints, např. Burda et al. 2000) předpokládá, že socialita je ancestrální znak. Naproti tomu hypotéza ekologických omezení (Aridity food-distribution hypothesis, AFDH, Jarvis et al. 1994), která vychází z výše zmíněné představy Lovegrova a Wissela, spojuje vznik sociality s výhodami, které poskytuje kooperativní získávání potravy a omezené možnosti a rizika disperze v aridních biotopech, kde je nízká a především shlukovitá potravní nabídka. Ve velmi suchých oblastech s nízkou potravní nabídkou geofytů a za předpokladu náhodného vyhledávání potravy je

pravděpodobnost, že solitérní jedinec potravu nenajde velmi vysoká, až 97,7% (Lovegrove 1991, Lovegrove and Wissel 1988). Kooperativním hledáním potravy se zvyšuje pravděpodobnost, že někdo z kolonie najde potravu a šance na nalezení potravy tedy roste s počtem zvířat. Energetické výdaje solitérního a sociálního zvířete se tedy neliší. Podle této představy se výhoda sociality může uplatnit pouze pokud se sníží energetické výdaje celé kolonie pomocí redukce hmotnosti těla, bazálního metabolismu a termoregulace (Lovegrove and Wissel 1988). Redukci hmotnosti v aridních oblastech jako energii šetřící strategii podporuje i matematická studie porovnávající dvě populace rypoše hottentotského (*Cryptomys hottentotus hottentotus*) (Spinks et al. 2000).

Teorie AFDH vznikla především porovnáváním dvou eusociálních druhů (*Heterocephalus glaber* a *Fukomys damarensis*) žijících v obdobných ekologických podmínkách (Jarvis and Bennett 1993, Jarvis et al 1994), nicméně širší generalizace byla několikrát zpochybněna (např. Burda et al. 2000). Výjimky tvoří například solitérní *Bathyergus janetta* žijící ze všech rypošů v nejaridnějších oblastech, nebo velmi sociální rypoš obří (*Fukomys mechowii*), který žije ve vlhkých oblastech a váha dospělého samce dosahuje až 600 g (Burda and Kawalika 1993).

Pokud platí ekologická hypotéza o evoluci sociality, pak by se stejný vztah mezi prostředím a socialitou měl objevit i u nepříbuzných podzemních druhů žijících ve stejných ekologických podmínkách (Burda et al. 2000). Autoři Lacey a Wieczorek (2003) se pokusili otestovat predikce AFDH u dalšího taxonu podzemních savců, kde se sociální a solitérní druhy vyskytují dokonce v rámci jednoho rodu (jihoamerický rod *Ctenomys*). Srovnání ekologie sympatricky žijícího sociálního *Ctenomys sociabilis* a solitérního druhu *C. haigi* nepotvrdilo vliv tvrdosti půdy a distribuce potravy na jejich socialitu. Na rozdíl od sociálního druhu zasahuje areál solitérního druhu i do aridnějších oblastí (se stejnou potravní nabídkou), což je v rozporu s AFDH.

Existuje i další studie zdánlivě podporující predikce AFDH u již zmiňovaného slepce. Autoři Nevo a Ganem (Ganem and Nevo 1996, Ganem 1998) tvrdí, že vztah mezi prostředím a socialitou (v podobě v jaké je předpokládán u rypošů) se vyskytuje i u slepce, přestože doposud známé formy slepců jsou striktně solitérní. V roce 1972 byla v severním Egyptě nalezena izolovaná populace slepců, z níž bylo v letech 1990-91 převezeno do Izraele 33 jedinců, kteří byli porovnáni s tamními populacemi čtyř chromozomálních druhů. Egyptská populace byla oproti izraelské pacifističtější a jedinci mohli být drženi dokonce v malých skupinách (Nevo et al. 1992). Tyto skutečnosti a konvergence biologie slepců se solitérními druhy rypošů vedla k domněnce, že se socialita u obou čeledí vyvíjela stejným způsobem.

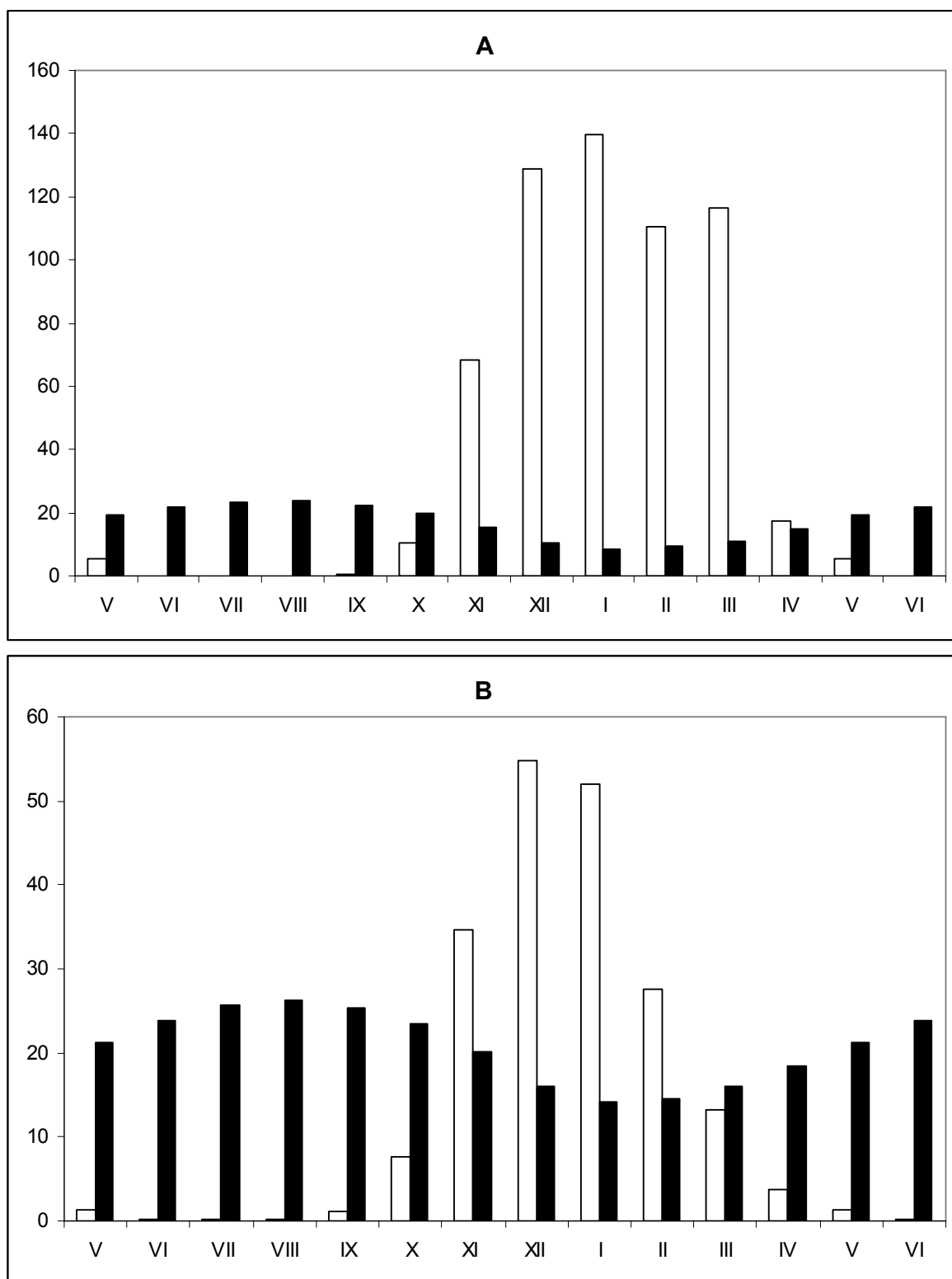
Snížená agrese solitérů i sociálních druhů je podle autorů adaptace, která šetří energii v podmínkách aridního prostředí (Ganem and Nevo 1996).

Toto zjištění vyvolalo poměrně silnou polemiku (Burda 1998a,b, Ganem 1998). Burda (1998a,b) nesouhlasí s tvrzením, že by se sociální chování obou čeledí vyvíjelo stejnou cestou. Argumentuje tím, že snížení agrese jako energii šetřící strategie by se měla objevit tam, kde jsou interakce zvířat častější, tedy ve vlhčích oblastech. Navíc se snížená agresivita u slepce projevuje vůči nepřibuzným jedincům, kdežto u rypošů se jedná o sníženou agresi resp. zvýšenou toleranci pouze vůči partnerovi a nejbližším příbuzným jedincům. Vůči cizím jedincům jsou sociální rypoši většinou stejně agresivní a xenofobní jako ti solitérní (Ganem and Bennett 2004). Zvýšená tolerance vůči cizím jedincům by mohla ukazovat spíše na další faktory, které by mohly vést ke snížení agresivity např. nezbytné k setkání dvou opačných pohlaví během reprodukční sezóny.

6. Agrese v reprodukčním období a její vliv na interpretaci vzniku sociality
Teritoriální zvířata bývají agresivní především během období reprodukce buď vlivem testosteronu, nebo kvůli větším výdejům energie a tedy větší závislosti na zdrojích, které teritorium poskytuje (Alcock et al. 2001).

U solitérních podzemních hlodavců se předpokládá běžná míra agrese natolik velká, že zabraňuje delšímu kontaktu zvířat, nezávisle na pohlaví. Šumbera a Burda (2003) pozorovali snížení agresivity solitérního rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*) během reprodukčního období. Téměř polovina (46,4%) z 82 desetiminutových experimentů byla bez jakýchkoliv známek agonistického chování. Dá se předpokládat, že zvýšená tolerance je nezbytná k setkání partnerů opačného pohlaví i u jiných podzemních savců.

Dalším případem zvýšené zvláštní vnitrodruhové tolerance u solitérního druhu je již zmíněná „pacifistická“ populace slepce z Egypta (viz. kapitola 5). Nicméně celoroční nadměrný vnitrodruhový i mezidruhový pacifismus („animals were easily handled by us and caressed freely like pets“ Nevo et al. 1992) by byl v extrémních podmínkách podzemního ekotopu pravděpodobně nestálou evoluční strategií, protože se dá předpokládat, že v aridních oblastech bude větší kompetice o zdroje spojená s navýšením



Obr. 3: Klimatické poměry v Izraeli - Jeruzalém (A) a v Egyptě – Alexandrie (B);
srážky (mm) bíle, teplota (C°) černě.

agrese. Zde by neagresivní zvíře bylo poměrně hendikepováno. Abnormální tolerance se jeví spíše jako důsledek zatím neznámého faktoru. Takovým faktorem by mohl být teplotní šok a

stres obecně, neboť při převozu do Izraele zemřelo sedm z 29 jedinců. Dalším jednoduchým (ale ne tak spektakulárním) faktorem, který mohl chování ovlivnit, je již zmiňované snížení agresivity nezbytné k tomu, aby se partneři vůbec mohli spářit v době rozmnožování.

U izraelských druhů slepců probíhá reprodukce v chladném zimním srážkovém období od září do února s tím, že nejvíce mláďat se rodí v únoru (Nevo et al. 2001). U egyptské populace není doba reprodukce známa. U izraelských slepců období reprodukce spadá do období vyšších srážek, což umožňuje snazší hrabání a vyhledávání potravy (obr. 3a). Pacifističtí slepci v Egyptě byli odchyceni v únoru a v březnu. Z obrázku č. 3b je vidět, že období srážek v Egyptě a v Izraeli je obdobné. Je velmi pravděpodobné, že reprodukční biologie slepců z Izraele a Egypta, zejména faktory vedoucí k jejich rozmnožování, budou velmi podobné, a že i egyptští slepci byli v době odchytu v reprodukční sezóně. Je tedy možné, že zdůrazňovaný „pacifismus“ egyptských slepců a jeho význam jako jakéhosi mezistádia při formování trvalejších sociálních vztahů je spojen spíše s jejich reprodukcí, než s čímkoliv dalším. Tento pacifismus by tedy byl vedlejším produktem jejich reprodukční biologie a odchytu právě v období, kdy jsou jednotlivci schopni tolerovat ostatní příslušníky stejného druhu, ačkoliv za normálních okolností jsou agresivní a xenofobní.

Předpokládáme-li tedy, že v aridních oblastech bude agrese zvýšená kvůli kompetici, může být případ snížené agrese u egyptské populace slepce analogií se snížením agrese u rypoše stříbřitého. Je možné se domnívat, že nárůst tolerance není adaptací na aridní podmínky vedoucí k socialitě, ale souvisí s jejich reprodukční biologii.

7. Závěr

Tato práce se zabývá agresivním chováním podzemních savců v kontextu evoluce jejich sociálního života. Věnuje se především předpokladu, že evoluce sociálního života (a vnitrodruhová tolerance) je adaptací na aridní podmínky a nízkou potravní nabídku. Ukazuje, že nízká agresivita některých populací nepříbuzného mediteránního podzemního hlodavce slepce, které je uváděno jako přesvědčivý důkaz konvergentní evoluce směrem k sociálnímu uspořádání, může být spojeno i s jinými faktory jako například s jejich reprodukční biologii.

8 Literatura:

Adkins-Regan E., (2005). Hormones and animal social behaviour. Princeton University Press. New Jersey

Albert D. J., Walsh M. L., Gorzalka B. B., Siemens Y., Louie H., (1986). Testosterone removal in rats results in a decrease in social aggression and a loss of social dominance. *Physiol Behav* 36:401– 407

Alcock J., (2001). *Animal Behavior: An evolutionary approach*. Seventh Edition. Sinauer Associates. Massachusetts

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

Burda H., a (1998). Evolution toward pacifism in Spalax does not explain evolution toward eusociality in bathyergid mole rats. *Behav Ecol Sociobiol* 42:363-364

Burda H., b (1998). Evolution of social behaviour in bathyergids and spalacids followed different paths: A reply of H. Burda to reply of G. Ganem. *Behav Ecol Sociobiol* 42:369-370

Burda H., (2004). Adaptation for subterranean life. In: Devra G. Kleiman, Valerius Geist, Michael Hutchins and Melissa C. McDade (Eds.). *Mammals I*. Vol. 12 of Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 12:69 – 78

Burda H., Honeycutt R. L., Begall S., Locker-Grütjen O., Scharff A., (2000). Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why?, *Behav Ecol Sociobiol* 47:293–303

Burda H., Kawalika M., (1993). Evolution of eusociality in the Bathyergidae: The case of the giant mole-rat (*Cryptomys mechowii*). *Naturwiss* 80:235–237

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 underground*. Heidelberg: Springer-Verlag

Clarke F. M., Faulkest C. G., (2001). Intracolony aggression in the eusocial naked mole rat, *Heterocephalus glaber*. *Anim. Behav* 61:311-324

- Cooney R.**, (2002). Colony defence in Damaraland mole-rats *Cryptomys damarensis*. *Behav Ecol* Vol. 13. 2:160-162
- Gabathuler U., Bennett N. C., Jarvis J. U. M.**, (1996). The social structure and dominance hierarchy of the Mashona mole rat, *Cryptomys darlingi* (Rodentia: Bathyergidae) from Zimbabwe. *J. Zool. Lond.* 240:221-231
- Ganem G.**, (1998). Evolution of pacifism may have followed similar paths in *Spalax* and in the bathyergid mole rats: A reply to H. Burda. *Behav Ecol Sociobiol* 42:365-367
- Ganem G., Nevo E.**, (1996). Ecophysiological constraints associated with aggression and evolution toward pacifism in *Spalax ehrenbergi*. *Behav Ecol Sociobiol* 38:245–252
- Ganem G., Bennett N. C.**, (2004). Tolerance to unfamiliar conspecifics varies with social organization in female African mole rats. *Physiol Behav* 82:555-562
- Gottreich A., Zuri I., Hammel I., Terkel J.**, (2001). Noninvolvement of testosterone in aggressive defense behavior in the male blind rat *Spalax ehrenbergi*. *Aggressive Behavior* 27:64-72
- Goodenough J., McGuire B., Wallace R. A.**, (2000). *Perspectives on Animal Behaviour..* Hoboken. New Jersey
- Guttman R., Naftali G., Nevo E.**, (1975). Aggression patterns in three chromosome forms of the mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *Anim Behav* 23:485-493
- Jacobs D. S., Reid S., Kuiper S.**, (1998). Out-breeding behaviour and xenophobia in the Damaraland mole rat, *Cryptomys damarensis*. *S. Afr. J. Zool.* 33(3)
- Jarvis J. U. M.**, (2004). African mole-rats (*Bathyergidae*). In: Devra G. Kleiman, Valerius Geist, Michael Hutchins and Melissa C. McDade (Eds.) *Mammals V. Vol. 16 of Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 16:339 – 350
- Jarvis J. U. M., Bennett N. C.**, (1993). Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. *Behav Ecol Sociobiol* 33:253–260
- Jarvis J. U. M., O’Riain M. J., Bennett N. C., Sherman P. W.**, (1994). Mammalian eusociality: a family affair. *Trends Ecol Evol* 9:47–51

- Kock D., Ingram C. M., Frabotta L. J., Burda H., Honeycutt R. L.,** (2006). On the nomenclature of Bathyergidae and Fukomys n. gen. (Mammalia: Rodentia). *Zootaxa* 1142:51–55
- Lacey E. A., Wieczorek J. R.,** (2003). Ecology of sociality in rodents: a ctenomyid perspective. *J Mammal* 84:1198–1211
- Lacey E. A., Patton J. L., Cameron G. N.,** (2000). *Life underground: the biology of subterranean rodents.* Univ Chicago Press, Chicago
- Leshner A. I., Moyer J. A.,** (1975). Androgens and agonistic behavior in mice: Relevance to aggression and irrelevance to avoidance-of-attack. *Physiol Behav* 15:695–699
- Lovegrove B. G.,** (1991). The evolution of eusociality in molerats, Bathyergidae: a question of risks, numbers, and costs. *Behav Ecol Sociobiol* 28:37–45
- Lovegrove B. G., Wissel C.,** (1988). Sociality in molerats: metabolic scaling and the role of risk-sensitivity. *Oecologia* 74:111 – 128
- 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
- Nevo E., Heth G., Beiles A.,** (1985). Variation and evolution of aggression in subterranean mammals of the superspecies *Spalax ehrenbergi* un Israel. 3d European Conference of Int. Soc. for research on aggression
- Nevo E., Ivanitskaya E., Beiles A.,** (2001). Adaptive radiation of blind subterranean mole rats: naming and revisiting the four sibling species of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel: *Spalax galili* ($2n = 52$), *S. golani* ($2n = 54$), *S. carmeli* ($2n = 58$), *S. judaei* ($2n = 60$). Backhuys Publishers, Leiden
- Nevo E., Naftali G., Guttman R.,** (1975). Agresion patterns and speciation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 72, p. 3250-3254
- Nevo E., Simson S., Heth G., Beiles A.,** (1992). Adaptive pacifistic behaviour in subterranean mole rats in the Sahara desert, contrasting to and originating from polymorphic aggression in Israeli species. *Behaviour* 123:70-76

O’Riain M. J., Jarvis J. U. M., (1997). Colony member recognition and xenophobia in the naked mole rat. *Anim Behav* 53:487-498

Shanas U., Terkel J., (1995). Grooming expresses harderian gland materials in the blind mole rat. *Aggressive Behavior* 21:137-146

Shanas U., Terkel J., (1997). Mole rat harderian gland secretions inhibit aggression. *Anim. Behav* 54:1255-1263

Spinks A. C., O’Riain M. J., Polakow D. A., (1998). Intercolonial encounters and xenophobia in the common mole rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus* (Bathyergidae): the effects of aridity, sex, and reproductive status. *Behav Ecol* 9:354-359

Šumbera R., Burda H., (2003). Pacifistic Behaviour in a Solitary Subterranean Rodent, the Silvery Mole-Rat (*Heliophobius argenteocinereus*, Bathyergidae)

Veselovský Z., (2005). Etologie – Biologie chování zvířat. Academia. Praha

Zuri I., Gottreich A., Terkel J., (1998). Social stress in neighbouring and encountering blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Physiol Behav* 64:611-620

<http://www.worldclimate.com/>