

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Bakalářská práce

**Smyslové schopnosti podzemních savců při lokalizaci potravy:
náhodné či nenáhodné vyhledávání?**

Vypracoval: Miloš Vitámvás

Vedoucí práce: Radim Šumbera, Mgr., PhD.

České Budějovice, 2010

Vitámvás M., 2010: Smyslové schopnosti podzemních savců při lokalizaci potravy: náhodné či nenáhodné vyhledávání?. [Sensory abilities and food localization in subterranean mammals: random or directed searching? Bc. Thesis, in Czech]. 20 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic

Annotation:

Until recently, it was assumed that subterranean rodents are unable to locate food sources without direct contact. Evolution of sociality in African mole-rats according to AFDH is based just on this random foraging. However, recent studies indicate that some subterranean species could be able to use plant chemicals (kairomones) for searching for food. In my bachelor thesis, I reviewed literature on foraging strategies in subterranean rodents. Particularly, I focused also on random versus nonrandom food searching in context of social evolution in African mole-rats.

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracoval 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 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 7. 1. 2010

Miloš Vitámvás

.....

Poděkování:

Tímto bych chtěl poděkovat svému školiteli Radimu Šumberovi za obrovskou trpělivost a podporu při tvorbě této práce a zároveň doufám, že při psaní magisterské práce se mnou už nebude mít tolik práce a starostí.

Obsah

OBSAH.....	4
1. ÚVOD.....	5
1.1. PODZEMNÍ PROSTŘEDÍ.....	5
1.1.1. PODMÍNKY V PODZEMNÍM PROSTŘEDÍ	5
1.1.2. SMYSLOVÉ VNÍMÁNÍ POD ZEMÍ	5
1.2. POTRAVNÍ EKOLOGIE.....	6
1.2.1. VYHLEDÁVÁNÍ POTRAVY.....	6
1.2.3. VYHLEDÁVÁNÍ POTRAVY V PODZEMNÍM EKOTOPU.....	6
1.2.4. DALŠÍ POTRAVNÍ STRATEGIE PODZEMNÍCH SAVCŮ.....	8
1.2.5. MOŽNÁ VODÍTKA PRO VYHLEDÁVÁNÍ POTRAVY V PODZEMNÍM EKOTOPU.....	9
1.3. EVOLUCE SOCIÁLNÍHO USPOŘÁDÁNÍ RYPOŠOVITÝCH.....	11
1.3.1. NÁHODNÉ VERSUS NENÁHODNÉ VYHLEDÁVÁNÍ POTRAVY?	13
2. VÝHLED PRO MAGISTERSKOU DIPLOMOVOU PRÁCI.....	15
3. SEZNAM LITERATURY	16

1. Úvod

1.1. Podzemní prostředí

1.1.1. Podmínky v podzemním prostředí

Život v podzemním ekotopu je energeticky velice obtížný zejména díky náročnosti pohybu v něm (Vleck 1979). Podzemní obyvatelé musí často vyhloubit stovky metrů tunelů a přesunout stovky až tisíce kilogramů půdy za rok. Prakticky většina aktivit podzemních savců souvisí s hloubením chodeb, které je ovlivněno zejména mechanickými vlastnostmi substrátu (Vleck 1979, Andersen 1988, Lovegrove 1989, Luna a Antinuchi 2006). Délka a prostorové uspořádání chodeb závisí především na rozmístění a množství potravních zdrojů, kvalitě substrátu a počtu obyvatel v systému (např. Jarvis a Sale 1971). Dalšími omezeními podzemní existence jsou vysoká vlhkost a absence světla v chodbách a nízká potravní produktivita podzemního prostředí. Na druhou stranu tento prostor poskytuje větší ochranu před predátory a také stabilní mikroklima (např. Buffenstein 1996, Nevo 1999).

1.1.2. Smyslové vnímání pod zemí

Podzemní prostředí poskytuje omezené množství smyslových vjemů, což vedlo u živočichů zde žijících k degeneraci či specializaci některých smyslových orgánů. Například u většiny druhů savců došlo k silné atrofii zrakového aparátu, a to jak velikostní tak i strukturální (Burda *et al.* 1990, Credner 1997, Cernuda-Cernuda *et al.* 2003, Němec *et al.* 2004, 2008). Nicméně i tito savci potřebují smyslové orgány pro vnitrodruhovou komunikaci, detekci nebezpečí, orientaci, navigaci či hledání potravy. V důsledku toho došlo během jejich evoluce k některým specializačním a kompenzačním změnám jiných smyslů (Nevo 1999). Tendence k velikostní a strukturální regresi zrakového aparátu se vyskytuje u všech savců s dominující podzemní aktivitou. Např. fosoriální tuko-tukové (Ctenomidae) jsou schopni vidět na vzdálenost 50m, *Bathyergus*, *Fukomys* a *Heterocephalus* (Bathyergidae) jsou schopny rozlišovat mezi tmou a světlem. Dokonce i slepci (Spalacidae), kteří mají oči přetaženy kůží mají schopnost rozpoznat světlo (Burda *et al.* 1990, Němec *et al.* 2008).

1.2. Potravní ekologie

1.2.1. Vyhledávání potravy

Živočichové by měli využívat veškeré možné smyslové vjemy k lokalizaci potravních zdrojů (OFT – optimal foraging theory - teorie optimálního vyhledávání potravy, Pyke 1977). Mimo smyslové vybavy je úspěšnost vyhledávání potravy závislá především na riziku predace a potravní konkurenci. Tyto biotické faktory jsou zároveň ovlivňovány abiotickými faktory, mezi které se řadí např. sezonalita, členitost prostředí nebo teplota. Absence predátorů v prostředí může znamenat nárůst potravní aktivity. U některých živočichů hraje důležitou roli fáze měsíce a to většinou tak, že větší aktivita, nejen potravní, se objevuje kolem úplňku (Kelt *et al.* 2004).

Podle OFT (Pyke 1977) by živočichové měli být při výběru potravy méně selektivní v oblasti s nízkou potravní nabídkou nebo pokud jsou na její získání nutné vyšší energetické náklady. Netýká se to jen energie vložené do získání potravy, ale i energie vložené do trávení. (Jde tedy o maximalizaci energetického zisku z potravy.) Především u malých býložravců může být energie spotřebovaná na trávení vysoká. Některé druhy drobných býložravých savců tento problém řeší fermentací. V praxi to většinou znamená delší dobu strávenou trávením potravy a menší dobu jejím vyhledáváním. Takový savec může konzumovat potravu s vysokým obsahem celulózy a dostat z ní maximální možné množství energie. Naopak při druhém způsobu, kdy se savec specializuje na rostliny nebo části rostliny s nízkým obsahem celulózy a větším podílem enzymaticky zpracovatelných látek, může trávit více času vyhledáváním potravy a méně trávením (Yamauchi a Iwasa 1995).

1.2.3. Vyhledávání potravy v podzemním ekotopu

Díky minimálnímu riziku predace v podzemních systémech (Jarvis a Bennett 1991, Šklíba *et al.* 2008) mohou podzemní savci věnovat maximum času vyhledávání potravy, které je energeticky a časově velmi náročné. Mezi savci specializovanými na život v podzemním prostředí se dají rozlišit minimálně dvě skupiny, které se odlišují potravní strategií. Obě se často zahrnují pod termín „podzemní“, nicméně je vhodné mezi nimi diferencovat. První skupinou jsou opravdu podzemní nebo tzv. striktně podzemní savci, kteří vyhledávají potravu opravdu v podzemním prostředí, jako jsou afričtí rypošovítí (Bathyergidae) (Šumbera *et al.* 2008) nebo blízkovýchodní slepec (*Spalax ehrenbergi*, Spalacidae) (Heth *et al.* 2000). Jejich aktivita, a to nejen potravní, je omezena na systémy podzemních chodeb. Tito savci se jen

výjimečně objevují na povrchu. Druhá skupina jsou savci takzvaně fosoriální. Fosoriální savci také vytvářejí podzemní systémy chodeb, nicméně potravu „sklízají“ na povrchu. Takovou potravní strategii používají např. jihoamerické druhy tuko-tuků. Tuko-tukové také nejprve vyhledávají potravu hloubením tunelů. Pokud ji naleznou, vylezou tunelem na povrch, kde sklídí nadzemní části rostliny (do vzdálenosti maximálně jednoho metru od ústí tunelu). S nalezenou potravou se pak vrací do bezpečí podzemních chodeb (del Valle *et al.* 2001, Schleich a Zenuto 2007).

Obě zmíněné skupiny se neliší pouze potravními strategiemi. Podzemní savci jsou podstatně více vázáni na tento ekotop a předpokládá se, že nejen vyhledávání potravy, intraspecifická komunikace ale i hledání sexuálních parterů nebo disperze se odehrává pod zemí (Nevo 1999). Rozdíl mezi subteránními a fosoriálními savci se projevuje i na úrovni smyslových adaptací. Zatímco u subteránních savců dochází k jejich regresi a specializaci (např. zmiňovaný zrak) u druhů fosoriálních bývá smyslová výbava zachována, jak je známo u ostatních savců (Begall *et al.* 2007). V této souvislosti se předpokládá, že u fosoriálních podzemních hlodavců, jako jsou jihoameričtí tuko-tukové, může hrát zrak roli při nadzemní lokalizaci potravních zdrojů (C. Schleich osobní sdělení). V případě savců striktně podzemních je taková možnost v podstatě vyloučena.

Podzemní hlodavci jsou až na drobné výjimky striktními býložravci. Takovou výjimkou je např. rypoš obří *Fukomys mechowii* (Burda a Kawalika 1993) nebo rypoš lysý *Heterocephalus glaber* (Brett 1991), který dokonce příležitostně konzumuje kosti, zřejmě s cílem doplnit vápník a fosfor, kterého se z rostlinné stravy nedostává. Ovšem potravou drtivé většiny podzemních hlodavců jsou především podzemní zásobní orgány rostlin nazývané geofyty (Nevo 1999). Geofyt je rostlina s podzemními zásobními orgány, ve kterých se uchovávají živiny a voda (různé cibule, hlízy, oddenky a samozřejmě kořeny). Díky těmto zásobním orgánům může rostlina přežít nepříznivé klimatické podmínky. Geofyty patří mezi trvalky s víceletými cykly a během nepříznivých podmínek, zejména při teplotních extrémech a suchu, nadzemní část odumře do doby, než jsou podmínky vhodné pro opětovný růst (Proches *et al.* 2005). Přestože podzemní hlodavci konzumují podzemní části, někdy si potravu zpestřují i nadzemními částmi, které zespona stahují pod zem. Jejich potrava jim neposkytuje pouze živiny, ale je i zásobárnou a jediným zdrojem vody. Nadzemní části rostlin často slouží i jako výstelka hnízda a tedy jako tepelná izolace pro podzemní obyvatele.

Je známo, že v podzemním prostředí je nízká potravní nabídka (Nevo 1999, Jarvis *et al.* 1998, Šklíba a Šumbera v přípravě). V takovém prostředí by jeho obyvatelé měli být

potravními generalisty (viz výše kapitola 1.2.1). A opravdu, podzemní i fosoriální hlodavci jsou většinou potravní generalisté. Tito savci konzumují široké (maximální) spektrum rostlinné potravy a je známo, že jsou schopni využít i rostliny velmi toxické (Andersen 1987, Heth *et al.* 2000). Konzumace jedovatých rostlin, a tedy schopnost nějakými mechanismy detoxikovat potravu, umožňuje rozšířit podzemním savcům potravní spektrum oproti ostatním živočichům (Jarvis *et al.* 1998).

1.2.4. Další potravní strategie podzemních savců

Pro savce s omezenou možností lokalizace potravy v podzemním prostoru je velmi důležitým parametrem denzita a prostorová distribuce potravy (Brett 1991, Jarvis *et al.* 1994). Geofyty se vyskytují často shlukovitě (Jarvis *et al.* 1998, Proches *et al.* 2006). Je tedy pravděpodobné, že se v blízkém okolí hlízy budou nalézat další. Se shlukovitou distribucí potravních zdrojů souvisí zajímavá strategie vyhledávání potravy tzv. „area restricted search“. Po nalezení potravního zdroje živočich systematicky prozkoumává její okolí s cílem získat další potravu (Krebs 1987). V případě podzemních savců jde o způsob vyhledávání, při kterém hlodavec po objevení hlízy systematicky hloubí potravní tunely za účelem maximalizace zisku z dané plochy (Heth 1989, Benedix 1993). Projevuje se to tak, že místa s vyšším množstvím potravy jsou často „protkána“ větším množstvím tunelů (např. Spinks *et al.* 1999).

Většina podzemních hlodavců skladuje potravu v potravních komorách v podzemních systémech (Heth 1989, Nevo 1999, Spinks *et al.* 1999), kde skladují spíše středně velké hlízy. Důvodem je pravděpodobně poměr zisku energie a energie vložené do transportu hlízy do komory. Malé hlízy se konzumují na místě, neboť takovou hlízu se nevyplatí transportovat vzhledem k její malé energetické hodnotě (na transport se vynaloží více energie, než kolik se získá její konzumací). Malé hlízy jsou rovněž náchylnější k vysychání. Větší hlízy je tedy navíc možné skladovat delší dobu (Spinks *et al.* 1999). U rypošů bylo pozorováno, že první hlíza kterou rypoš v daný den objeví, je zkonzumována většinou na místě bez ohledu na její velikost. To je vysvětlováno potravní motivací (Barnett *et al.* 2003). Při konzumaci hlodavec hlízu nejprve „ochutná“ na spodním konci a poté oloupe, aby ji zbavil nejedlé části. Menší jedinci většinou hlízu neoloupou celou, ale jen část (Barnett *et al.* 2003, Šumbera osobní sdělení).

Dalším zajímavým jevem u podzemních savců je hospodaření s potravou tzv. geofytové farmaření (geophyte farming), při kterém je hlíza ponechána *in situ*. Po částečné

konzumaci je vykousaná část zahrnuta hlínou, čímž se zabrání vysychání a je umožněna regenerace hlízy (Jarvis a Sale 1971, Brett 1991, Spinks *et al.* 1998). U rypoše stříbřitého byly dokonce nalezeny nově nakousané části na místech, které byly již rypošem konzumované a poté zhojené (Šklíba a Šumbera nepublikované výsledky).

Mezi geofyty a podzemními hlodavci může docházet i ke koevoluci. Rostlina se predáčnickému tlaku herbivorů přizpůsobuje a vytváří mechanismy k ochraně zásobních orgánů. Může to být např. různá hloubka zásobních orgánů, tvrdá pokožka podzemních částí rostliny, či obsah repelentních a toxických látek (Lovegrove a Jarvis 1986). Na druhou stranu herbivor může pro takovou rostlinu znamenat i přínos a to v podobě její možné disperze. Například u jihoafrického geofytu rodu *Micranthus* je hlíza segmentovaná a při konzumaci nebo transportu rypošem tyto segmenty v poměrně velkém množství odpadávají po délce podzemních tunelů. Zároveň s hlavní hlízou tato rostlina vytváří postranní hlízku, která je mimo dosah podzemního herbivora. Po odstranění hlavní hlízy je rostlina schopna přežít (Lovegrove a Jarvis 1986).

1.2.5. Možná vodítka pro vyhledávání potravy v podzemním ekotopu

Smysly využívané při vyhledávání potravy a její lokaci se samozřejmě mohou odlišovat i podle typu potravy a potravní specializace.

U hmyzožravých podzemních savců, jako jsou např. krtci (Talpidae), je sluch důležitým smyslem při získávání potravy. Krtčí tunely slouží především jako past, do nichž chytají kořist, kterou pak lokalizují pomocí sluchu. Někdy může kořist zanechávat i pachové stopy, podle kterých ji predátor vystopuje (Burda *et al.* 1990).

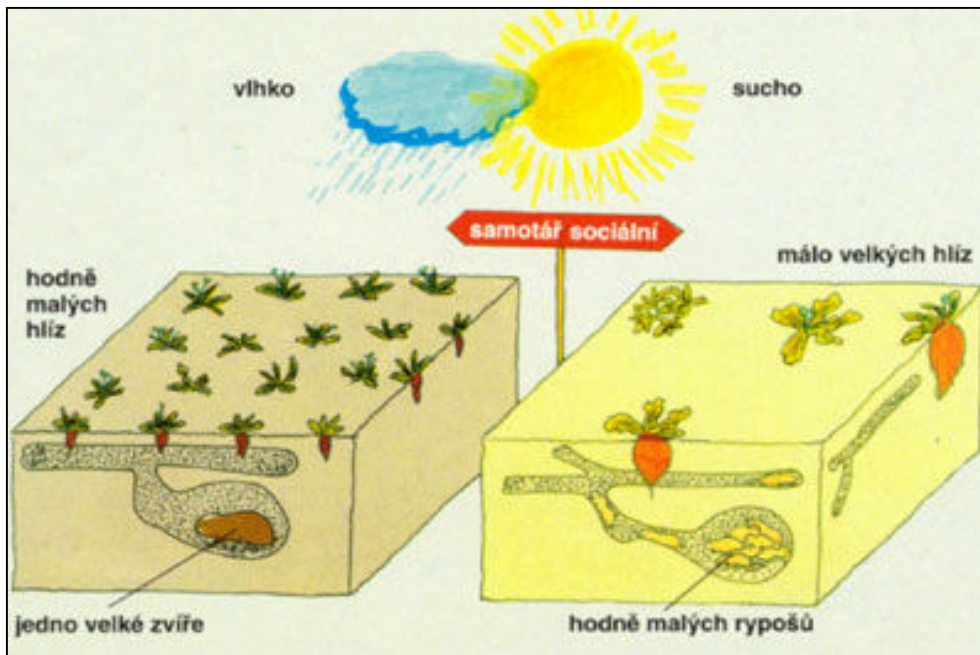
Dalším způsobem vyhledávání potravních zdrojů u podzemních savců je lokalizace potravy pomocí vnímání vibrací. Například u zlatokrta Grantova (*Eremitalpa granti namibensis*, Chrysochloridae) byla zjištěna schopnost detekovat jemné vibrace drnů (respektive stonku trav v nich), které jsou způsobené větrem hýbajícím nadzemními částmi rostlin v drnu. Tyto vibrace se pak přenášejí do kořenů a jsou zachytitelné do 20-25 metrů (Narins *et al.* 1997). V pouštních a polopouštních oblastech je právě v místech s vegetací podstatně větší šance na nalezení potravy (larvy hmyzu, drobní bezobratlí a píseční termiti, kteří jsou hlavní složkou potravy), která si zde může najít úkryt, než v místech bez vegetace. Zlatokrta jsou navíc na menší vzdálenosti okolo jednoho metru schopni zachytit pohyb hmyzu pomocí vibrací jím vydávaných (Narins *et al.* 1997).

U dalších podzemních hlodavců bylo pozorováno využití seizmických vln pro prostorovou orientaci. Při kontaktu s překážkou slepec vydává vibrace „bubnováním“ hlavou o strop tunelu (head drumming) a vlny překážkou zpět odražené zachycuje končetinami (Kimchi *et al.* 2005). Možnost používání takového „sonaru“ při vyhledávání potravy by konzumentovi také mohlo poskytnout velkou adaptivní výhodu.

Potravní zdroje podzemních hlodavců jsou ovšem většinou stacionární a tiché. Nicméně i ty o sobě mohou vydávat nějaké informace. Například tak, že vylučují chemikálie do půdy, kde ty mohou difundovat a poskytovat tak pachové signály o své přítomnosti. Tyto látky se nazývají kairomony (Dicke a Sabelis 1988). Difúze pachových látek v půdě závisí na mnoha fyzikálních faktorech, jako je typ půdy, denzita a velikost půdních částic, vlhkost nebo teplota. Dalšími důležitými faktory jsou denzita rostlin, jejich stáří a míra metabolické aktivity (Heth *et al.* 2002).

Kairomony patří do skupiny allelochemikálií. Jsou to interspecifické látky, což znamená, že „vysílač“ a „přijímač“ jsou různého druhu a že nejde o vnitrodruhovou interakci (v tomto případě je to interakce mezi rostlinou a živočichem). Kairomony jsou definovány jako látky, ze kterých má přínos pouze „přijímač“ schopný pachové informace využít ve svůj prospěch. V našem případě je „přijímačem“ podzemní hlodavec. Podle mne tato definice není úplně přesná. Již jsem zmiňoval, že rypošovití, i řada dalších podzemních hlodavců, skladují hlízy v potravních komorách, volně je ukládají ve slepých chodbách či je různě přesunují (Spinks a Plagányi 1999). Takovým chováním mohou přispívat k disperzi rostlin, což může mít prospěch i pro „vysílač“ samotný. V potravních zásobárnách podzemních hlodavců může taková rostlina znovu vyklíčit a růst (Lovegrove a Jarvis 1986, Šumbera nepublikované pozorování).

Pokud podzemní hlodavci mohou vyhledávat potravu pomocí látek jako jsou kairomony, tak je to v nápadném rozporu s tradičně zastávaným názorem, že podzemní savci resp. rypoši vyhledávají potravu náhodně (Jarvis *et al.* 1994). Podle těchto autorů není podzemní savec schopen při hledání potravy používat nějaké stopy (cues). Při hledání takový savec hloubí přímý explorační tunel a pokud narazí na potravní zdroj, začne systematicky prozkoumávat okolí (viz již zmiňovaný „area restricted search“ Heth 1989, Brett 1991). Explorační tunel bývá hlubší a dlouhý oproti kratším a mělčím potravním tunelům (hloubka potravních tunelů je závislá na druhu a velikosti konzumované hlízy). Při náhodném hledání (hrabání) je pravděpodobnost, že podzemní hlodavec mine zdroj potravy, která má navíc shlukovitou distribuci, poměrně velká.



Obr.1: Výskyt sociálních a solitérních druhů podle AFDH. Vlevo solitérní druh v mezickém prostředí, kde půda je podle AFDH snáze opracovatelná a rozložení potravních zdrojů rovnoměrné. Pouze sociální druh je schopen přežít v prostředí s neprediktabilním množstvím srážek, což způsobuje sušší a hůře opracovatelnou půdu a shlukovitou distribuci potravních zdrojů (vpravo) (Burda 1997).

Pokud jsou kairomony rozpuštěné ve vodě, mohou se šířit do určité vzdálenosti od zdroje. To je samozřejmě relevantní v případě, že půda má určitý obsah vody. Podzemní orgány rostlin tím kolem sebe mohou vytvářet okolí se zvýšenou koncentrací těchto látek. Pokud se do tohoto prostoru podzemní herbivor dostane a chemický (chuťový či čichový) signál rozpozná, může se vydat daným směrem a svou šanci na získání potravy zvýší (Heth *et al.* 2002). Pokud by podzemní hlodavci byli schopni detekce rostlin pomocí kairomonů, znamenalo by to zásadní adaptivní výhodu a vyšší úspěšnost při vyhledávání potravy.

1.3. Evoluce sociálního uspořádání rýpošovitých

U rýpošovitých (Bathyergidae, Rodentia) se často rozlišuje několik typů sociálních systémů. Od striktně solitérních druhů, mezi které patří rody *Bathyergus*, *Georchus* a *Heliophobius*, přes sociální druhy s koloniemi o 5-20 jedincích *Cryptomys* a *Fukomys* až po eusociální druhy rodu *Heterocephalus* a některé (Bennett a Faulkes 2000) nebo možná všechny zástupce rodu *Fukomys* (Burda *et al.* 2000).

Někteří autoři zdůrazňují zásadní roli rozmístění zdrojů potravy v evoluci sociality rypošovitých (Jarvis a Bennett 1991, Jarvis *et al.* 1994, Bennett a Faulkes 2002). Podle nich se socialita vyvinula v aridním prostředí, kde je minimum srážek, které jsou navíc neprediktabilní, a kde potravní zdroje mají shlukovitou distribuci. Podle teorie aridity a kooperace (aridity food distribution hypothesis - AFDH, Lovegrove a Wissel 1988; Lovegrove 1991, Jarvis *et al.* 1994) je vznik kooperativního života adaptací právě na podmínky takového prostředí (Obr.1).

Podle AFDH jsou náklady na tvoření nových chodeb v takových podmínkách extrémní a úspěch ve vyhledávání potravy může být velmi variabilní. Početnější skupina a kooperativní vyhledávání tak zvyšuje úspěch při jejím získávání (Lovegrove a Wissel 1988, Lovegrove 1991, Jarvis *et al.* 1994, Spinks a Plagányi 1999, Spinks *et al.* 2000b, Bennett a Faulkes 2002). Nicméně i tato představa má své kritiky (viz del Vale *et al.* 2001, Heth *et al.* 2002, Lange *et al.* 2005). Tito autoři ukazují, že vyhledávání potravy nemusí být náhodné tak jak je to předpokládáno podle AFDH.

Je poměrně paradoxní, že přestože je podle zastánců AFDH potravní nabídce a její distribuci přisuzována velmi důležitá role, zejména co se týká evoluce sociality rypošů, existuje jen málo studií, které by analyzovaly potravní nabídku v místech rypošího výskytu. Hodnověrné údaje existují pouze pro sociální druhy *F. damarensis* (Jarvis *et al.* 1998), *C. hottentotus hottentotus* (Spinks *et al.* 1999) a pro solitérního rypoše stříbřitého *H. argenteocinereus* (Šumbera *et al.* 2003, Šklíba *et al.* v přípravě). Podrobnější pohled na studie užívající parametry potravní nabídky dalších druhů (Faulkes *et al.* 1997, Bennett a Faulkes 2002) ukazuje, že tyto charakteristiky nejsou často úplně hodnověrné. Jde většinou o nepublikované údaje bez uvedení metodiky, jakou byla data o potravě sbírána. Jen pro zajímavost, studie testující vztah ekologických parametrů podle AFHD a evoluci sociality u dalších podzemních hlodavců, kde se solitérní a sociální druhy vyskytují dokonce v jednom rodě a to u rodu jihoamerických tuko-tuků se predikce AFDH nepotvrdila (Lacey a Wiczorek 2003).

Mimo nízké a shlukovité, a tedy jen obtížně nalezitelné, potravní nabídky je podle AFDH limitujícím faktorem i kvalita půdy. Půda v aridních oblastech může být v období sucha velice tvrdá nebo naopak v podmínkách písčitých oblastí sypká a tudíž obtížně opracovatelná. V takových podmínkách je tedy podle AFDH nutné kooperovat, jelikož sociální jednotky mají díky kooperativnímu hrabání větší šanci na získání potravy než solitérní jedinec (Brett 1991, Jarvis *et al.* 1998). Ovšem hodnověrná data o parametrech půdy

a tedy možných fyzických omezení pro aktivitu a hrabání rypošů až na drobné výjimky, jako je rypoš stříbřitý (Šumbera *et al.* 2003, 2008) opět neexistují.

1.3.1. Náhodné versus nenáhodné vyhledávání potravy?

V literatuře jsou zaznamenány případy, kdy chodby podzemního hlodavce minuly shluk geofytů i na krátkou vzdálenost (několik desítek centimetrů) bez povšimnutí (Heth 1989, Brett 1991, Jarvis *et al.* 1998). Tato pozorování byla ovšem provedena v době, kdy půda byla suchá. Je tedy pravděpodobné, že difúze látek vylučovaných rostlinami v půdě byla silně omezená (viz výše). Navíc při malém množství vody geofyty snižují metabolickou aktivitu a pravděpodobně neuvolňují látky, které by mohly sloužit jako vodítka pro podzemní hlodavce. Je tedy možné, že podzemní hlodavec je schopen využívat kairomony pro hledání potravy pouze za dostatečné vlhkosti půdy a dostatečné metabolické aktivity rostlin (Heth *et al.* 2002). K názoru, že podzemní hlodavci nejsou schopni detekovat potravu bez přímého kontaktu (tj. že ji vyhledávají náhodně), přispěla i pozorování, kdy neporušené hlízy byly po odkrytí objeveny hned vedle chodby (Jarvis *et al.* 1998). Toto vysvětlení nemusí být jediné. Podle mého názoru se může jednat o efekt „supermarketu“ (mé vlastní pojmenování), kdy hlízu vzhledem k její kvalitě ignoruje za předpokladu, že má k dispozici kvalitnější zdroj. Může být také momentálně nasyceno a nemusí mít potřebu hlízu konzumovat nebo uskladnit. V případě větších hlíz náklady na transport mohou být velké, takže podzemní hlodavec může nechávat potravu na pozdější dobu. Je pravděpodobné, že díky dokonalé prostorové paměti a znalosti svého systému chodeb mohou být podzemní savci schopni si místo takového potravního zdroje zapamatovat a v případě potřeby využít.

Novější studie ukazují na schopnost rypošovitých a jiných podzemních hlodavců identifikovat potravu bez přímého kontaktu. Experimentálně byla tato schopnost prokázána například u slepce, což je soliterní hlodavec z Izraele, dále u sociálního kurura (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae) z Chile a u sociálních rypošů *F. anelli* a *H. glaber* (Heth *et al.* 2002). Další práce prokázala tuto schopnost i u fosoriálních soliterních tuko-tuků *Ctenomys talarum* z Argentiny (Schleich a Zenuto 2007). Schopnost nenáhodného vyhledávání potravy by zcela jistě mohla vést k snížení energetických nákladů oproti náhodnému vyhledávání. Podle mého názoru by i malá vzdálenost (např. do několika desítek cm), na kterou by podzemní hlodavci byli schopni potravu lokalizovat, poskytovala velkou adaptivní výhodu.



Obr.2: Testovací aparatura – preferenční kříž

To je tedy v rozporu s jedním ze základních pilířů AFDH a se vznikem kooperativního chování i v důsledku náhodného vyhledávání potravy. Mimo studií založených na diskriminaci půdy, kde potrava rostla vůči půdě kontrolní došlo i k dalšímu pokroku. Ve studii Lange *et al.* (2005) se zjistilo, že *F. anelli* a *F. kafuensis* jsou schopni detekovat potravu pravděpodobně pomocí kairomonů až na vzdálenost 30 centimetrů od zdroje potravy. Pokud by vyhledávání potravy nebylo náhodné a platilo by to obecně pro podzemní savce resp. hlodavce, testování smyslových schopností by mohlo ovlivnit pohled na celou jejich potravní biologii a v případě rypošů i na evoluci sociality.

Studium potravních preferencí a lokalizace potravy ovšem naráží na jisté problémy. U podzemních hlodavců lze jen s velkými obtížemi testovat potravní preference a schopnosti detekovat potravu v přirozeném prostředí. Je tedy nutné tyto schopnosti testovat experimentálně, například pomocí preferenční aparatury (podle Heth *et al.* 2002; Biesoková 2004, bakalářská práce) (Obr. 2). Takový experiment spočívá v tom, že se ramena testovacího aparátu naplní půdou kontrolní a půdou ve které rostla potencionální potrava, mezi rameny s půdou jsou odstranitelné přepážky (viz Obr.2). Poté je podzemní hlodavec vpuštěn do aparatury a po odstranění přepážek je mu umožněno zvolit si směr do kontrolní půdy nebo

půdy, kde rostla rostlina. Toto uspořádání by mohlo být použito i při testování na jakou vzdálenost jsou podzemní herbivoři schopni potravu lokalizovat a to za pomoci prodlužovatelných ramen.

Pomocí zmíněné metodiky lze stanovit, zda jsou vybrané druhy podzemních hlodavců schopny potravu lokalizovat bez kontaktu s potravou. Nicméně při experimentu je testovaný jedinec v kontaktu s půdou a nelze určit, zda pro lokalizaci používá čich nebo chuť. Proto by bylo vhodné provést experiment, při kterém by byl podzemní hlodavec vpuštěn opět do nějaké preferenční aparatury ale bez kontaktu s půdou. Jako vodítko by pak sloužil pach potravy šířící se vzduchem. Takový experiment by mohl probíhat ve stejné aparatuře (Obr.2). Ramena by však nebyla naplněna půdou ale na konci jednoho z ramen by byla nádoba s nastrouhanou potravou aby bylo umožněno šíření pachu z potravy.

2. Výhled pro magisterskou diplomovou práci

1. Testování, zda jsou podzemní hlodavci resp. rypoši schopni nenáhodného vyhledávání potravy pomocí preferenčního testování.
2. Pokud bude tato schopnost prokázána, chtěl bych otestovat, na jak velkou vzdálenost od zdroje jsou schopni podzemní hlodavci potravu lokalizovat.
3. Další fází by bylo otestování, zda jsou schopni vnímat potravu pomocí čichu.

Smyslem magisterské práce bude poskytnout údaje o náhodnosti vs. nenáhodnosti vyhledávání potravy u dalších druhů podzemních savců a zjistit, zda jsou tyto vlastnosti pro podzemní savce obecně platné. Prozatím byly publikovány informace jen o sociálních rypoších zejména *F. anselli*, proto bychom naše analýzy rádi rozšířili o další dva druhy sociálních rypošů jako *F. mechowii* a *F. darlingi* a jednoho solitérního rypoše *H. argenteocinereus*. Srovnání rypošů s rozdílným sociálním systémem bude sloužit ke zjištění, zda existují rozdíly v těchto smyslových schopnostech druhů s odlišnou sociální organizací. Zajímavé by mohlo být zejména srovnání rypoše stříbřitého s rypošem obřím, neboť oba druhy se vyskytují ve stejných biotopech s podobnou potravní nabídkou. Dá se předpokládat, že pokud budou existovat rozdíly mezi oběma druhy v schopnosti lokalizovat potravu, solitérní druh by mohl být těchto testech úspěšnější, neboť se nemůže „spoléhat“ na kooperativní vyhledávání potravy.

3. Seznam literatury

- Andersen D.C. (1987): Belowground herbivory in natural communities – a review emphasizing fossorial mammals. *The Quarterly Review Of Biology* 62(3): 261-286
- Andersen D.C. (1988): Tunnel-construction methods and foraging path of a fossorial herbivore, *Geomys bursarius*. *Journal of Mammalogy* 69(3): 565-582
- Barnett M., Bennett N.C., Telford S.R., Jarvis J.U.M (2003): Foraging in the subterranean social Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis*: an investigation into size-dependent geophyte utilization and foraging patterns. *Canadian Journal of Zoology* 81: 743-752
- Benedix J.H. (1993): Area-restricted search by the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*) in tallgrass prairie habitat. *Behavioral Ecology* 4: 318-324
- Bennett N.C. (1990): The social season in underground: the mole-rats of southern Africa. *African Wildlife* 44(5): 229-301
- Bennet N.C., Faulkes C.G. (2002): African Mole-rats, Ecology and Eusociality. Cambridge University Press, Cambridge
- Biesoková J. (2004): Čichové schopnosti rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*) při vyhledávání potravy. Bakalářská práce
- Brett R.A. (1991): The ecology of naked mole-rat colonies: burrowing, food and limiting factors. In: Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Alexander R.D.: *The biology of the naked mole-rat*. Princeton University Press, Princeton. Pp 137-184
- Buffenstein R. (1996): Ecophysiological responses to a subterranean habitat; a Bathyergid perspective. *Mammalia* 60(4): 591-605
- Burda H., Vokmar B., Müller M. (1990): Sensory adaptations in subterranean mammals. In: *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Nevo E., Reig O.A.. New York: Alan R.Liss, Inc., 269-293
- Burda H., Kawalika M. (1993): Evolution of eusociality in the bathyergidae The case of the giant mole rats (*Fukomys mechowii*). *Naturwissenschaften* 80(5): 235-237
- Burda H. (1997): Rodinný život v podzemí: proč jsou rypoši eusociální? *Vesmír* 76: 376-385

- Burda H., Begall S., Grütjen O., Scharff A., Nevo E., Beiles A., Červený J., Průcha K. (1999): How to eat carrot? Convergence in the feeding behavior of subterranean rodents. *Naturwissenschaften* 86: 325-327
- Burda H., Honeycutt R. L., Begall S., Locker-Grutjen O., Scharff A. (2000): Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47(5):293-303
- Cernuda-Cernuda R., García-Fernández J.M., Gordijn M.C.M., Bovee-Geurts P.H.M., DeGrip W.J. (2003): The eye of the african mole-rat *Cryptomys anselli*: to see or not to see? *European Journal of Neuroscience* 17: 709-720
- Credner S. (1997): Acoustic communication underground: vocalization characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys sp.*, Bathyergidae). *Journal of Comparative Physiology* 180: 245-255
- Davies K.C., Jarvis J.U.M. (1986): The burrow systems and burrowing dynamics of the mole-rats *Bathyergus suillus* and *Cryptomys hottentotus* in the finbos of the south-western Cape, South Africa. *Journal of Zoology* 209: 125-147
- De Graaff G. (1981): *The rodents of Southern Africa*. Pretoria: Butterworths
- Del Vale J.C., Lohfelt M.I., Comparatore V.M., Cid M.S., Buch C. (2001): Feeding selectivity and food preference of *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Mammalian Biology* 66:165-173
- Faulkes CG, Bennett NC, Bruford MW, O'Brian HP, Aguilar GH & JUM Jarvis (1997a): Ecological constraints drive social evolution in the African mole-rats. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264:1619-1627.
- Heth G. (1989): Burrow patterns of the mole-rat *Spalax ehrenbergi* in two soil types (terra-rossa and rendzina) in Mount Carmel, Israel. *Journal of Zoology* 217: 39-56
- Heth G., Tondrak J., Nevo E. (2000): Do *Spalax ehrenbergi* blind mole rats use food odours in searching of and selecting food? *Ethology, Ecology & Evolution* 12:75-82
- Heth G., Tondrak J., Begall S., Koch R., Zilbiger Y., Nevo E., Braude S.H., Burda H. (2002): Odours underground: subterranean rodents may not forage „blindly“. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:53-58

- Jarvis J.U.M., Sale J.B. (1971): Burrowing and burrow patterns of east African mole-rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *Journal of Zoology* 163: 451-479
- Jarvis J.U.M., Bennett N.C. (1991): Ecology and behaviour in of the family Bathyergidae in *The biology of the naked mole-rat* 66-96. Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Alexander R.D. New Jersey: Princeton University Press
- Jarvis J.U.M, Bennet N.C. (1993): Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 253-260
- Jarvis J.U.M., O’Riain M.J., Bennett N.C., Sherman P.W. (1994): Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology & Evolution* 9:47-51
- Jarvis J.U.M., Bennett N.C., Spinks A.C. (1998): Food availability and foraging by wild colonies of Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*): implications for sociality. *Oecologia* 113: 290-298
- Kelt D.A., Meserve P.L., Nabors L.K., Forister M.L., Gutiérrez J.R. (2004): Foraging ecology of small mammals in semiarid Chile: The interplay of biotic and abiotic effects. *Ecology* 85(2): 383-397
- Kimchi T., Reshef M., Terkel J. (2005): Evidence for the use of reflected self-generated seismic waves for spatial orientation in a blind subterranean mammal. *Journal of experimental biology* 208: 647-659
- Krebs J.R. (1978): Optimal foraging: decision rules for predators. In *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. 1st ed. J.R.Krebs and N.B.Davies, pp23-63. Oxford: Blackwell
- Lacey E.A., Wiczorek J.R. (2003): Ecology of sociality in rodents: A Ctenomyid perspective. *Journal of Mammalogy* 84(4):1198-1211
- Lange S., Neumann B., Hagemeyer P., Burda H. (2005): Kairomone-guided food location in subterranean Zambian mole-rats (*Cryptomys spp.*, Bathyergidae) *Folia Zoologica* 54: 263-268
- Lovegrove B.G., Jarvis J.U.M. (1986): Coevolution between mole-rats (Bathyergidae) and a geophyte, *Micranthus* (Iridaceae). *Cimbebasia* 8(9):79-85

- Lovegrove B.G. (1989): The cost of burrowing by the social mole rats (Bathyergidae) *Cryptomys damarensis* and *Heterocephalus glaber*: the role of soil moisture. *Physiological Zoology* 62(2): 449-469
- Lovegrove B.G. (1991): The evolution of eusociality in mole-rats (Bathyergidae): a question of risk, numbers and costs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28:37-45
- Lovegrove B.G., Wissel C. (1988): Sociality in molerats: metabolic scaling and the role of risk sensitivity. *Oecologia* 74: 600-606
- Luna F., Antinuchi C.D.(2006): Cost of foraging in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: effect of soil hardness. *Canadian Journal of Zoology* 84(5): 661-667
- Narins P.M., Lewis E.R., Jarvis J.U.M., O’Riain J. (1997): The use of seismic signals by fossorial southern African mammals: A neuroethological gold mine. *Brain research bulletin* 44(5): 641-646
- Nevo E. (1999): Mosaic evolution of subterranean mammals. *An Rev Ecol Syst* 10: 269-308
- Němec P., Burda H., Peichl L. (2004): Subcortical visual system of the African mole-rat *Cryptomys anselli*: to see or not to see? *European Journal of Neuroscience* 19(6): 1545-1558
- Němec P., Cveková P., Benada O., Wielkopolska E., Olkowicz S., Turlejski K., Burda H., Bennett N.C., Peichl L. (2008): The visual system in subterranean African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae): Retina, subcortical visual nuclei and primary visual cortex. *Brain Research Bulletin* 75(2-4): 356-364
- Pyke G.H. (1978): Are animals efficient harvesters? *Anim. Behav.* 26:241-250
- Schleich C.E., Zenuto R. (2007): Use of vegetation chemical signals for digging orientation in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Ethology* 113: 573-578
- Spinks A.C., Branch T.A., Croeser S., Bennett N.C., Jarvis J.U.M. (1999): Foraging in wild and captive colonies of the common mole-rat *Cryptomys hottentotus hottentotus* (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology* 249:143-152
- Spinks A.C., Plagányi É.E. (1999): Reduced starvation risks and habitat constraints promote cooperation in the common mole-rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus*: a computer-simulated model. *OIKOS* 85:435-444

- Šklíba J., Šumbera R., Chitaukali W.N. (2008): Reactions to disturbances in the context of antipredatory behaviour in a solitary subterranean rodent. *Journal of Ethology* 26(2): 249-254
- Šumbera R., Burda H., Chitaukali W.N., Kubová J. (2003): Silvery mole-rats (*Heliophobius argenteocinereus*, Bathyergidae) change their burrow architecture seasonally. *Naturwissenschaften* 90(8): 370-373
- Šumbera R., Šklíba J., Elichová M., Chitaukali W.N., Burda H. (2008): Natural history and burrow system architecture of the silvery mole-rat from *Brachystegia* woodland. *Journal of Zoology* 274(1): 77-84
- Vleck D. (1979): The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiological Zoology* 52: 122-135
- Yamauchi A., Iwasa Y. (1995): Coupling of Fermentation and Foraging Strategies of Herbivorous Mammals. *Journal of Theoretical Biology* 172: 1-11