

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



TERMOREGULAČNÍ SCHOPNOSTI RYPOŠE *FUKOMYS DARLINGI*
A JEJICH VÝVOJ U MLÁĐAT

Magisterská diplomová práce

Bc. Milada Zemanová

Školitel: Mgr. Radim Šumbera, PhD.
České Budějovice 2010

Zemanová M (2010) Termoregulační schopnosti rypše *Fukomys darlingi* a jejich vývoj u mláďat. [The Thermoregulatory Abilities in a Mole-rat *Fukomys darlingi* and its Development in Pups. Mgr. Thesis, in Czech] - 31 pp, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The oxygen consumption and body temperature were measured in adults and pups of a social Mashona mole-rat (*Fukomys darlingi*) to test poikilothermic traits in this species and effect of presence of adults on pup's thermoregulation abilities. The adult's resting metabolic rate was $0.76 \pm 0.20 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}$ in the thermoneutral zone 27-34°C. We did not confirm poikilothermic traits in this species, because body temperature was stable ($33.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$) at low ambient temperatures. The pups started to thermoregulate in age of one month and they are able to maintain stable body temperature very late in age of three months. My results indicate that presence of adults is necessary for thermoregulation of pups.

Key words:

mole-rats, Bathyergidae, thermoregulation, resting metabolic rate, body temperature, altricial, development of thermoregulation, social thermoregulation

Prohlašuji, že svoji 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 diplomové, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

4. 1. 2010

Milada Zemanová

Děkuji svému školiteli Mgr. Radimu Šumberovi, PhD. za trpělivé vedení. Mgr. Jitce Zelové a Mgr. Honzovi Okrouhlíkovi za pomoc při měření a mnohé konzultace. Mgr. Vládovi "Mazimu" Mazochovi za podíl na výtvarném ztvárnění. V neposlední řadě patří můj dík Radce Peškové, která starostlivě pečuje o naše zvířata.

Práce byla financována z grantu SGA č. SGA2009/015

OBSAH

ÚVOD	2
CÍLE PRÁCE	6
METODIKA	7
Studovaná zvířata	7
Měření tělesné teploty.....	7
Měření úrovně metabolismu zvířete	7
Stanovení termoregulačních vlastností rypošů.....	9
Hodnocení vývoje termoregulačních schopností mláďat	9
VÝSLEDKY	11
Termoneutrální zóna, tělesná teplota a konduktance	11
Vývoj termoregulačních schopností mláďat	14
DISKUZE	18
ZÁVĚR	25
LITERATURA	26
PŘÍLOHY	31

ÚVOD

Endotermní živočichové si udržují stálou tělesnou teplotu vnitřními regulačními mechanismy. Díky tomu je jejich tělesná teplota do velké míry nezávislá na okolních teplotních podmínkách. Rozmezí okolních teplot, kdy je úroveň klidového metabolismu endotermů minimální, odpovídá termoneutrální zóně. Za těchto teplot jsou tepelné ztráty živočichů vyrovnávány jen minimální metabolickou produkcí. Mimo této metabolické termoregulační kompenzace existují i další termoregulační mechanismy založené na fyzikálních mechanismech přenosu tepla mezi zvířetem a okolním prostředím (Willmer *et al.* 2005a, b). Vzhledem k tepelným ztrátám jsou důležité i izolační vlastnosti povrchu těla, které je možné charakterizovat hodnotou minimální termální konduktance.

Striktně podzemní savci žijí, nacházejí potravní zdroje, rozmnožují se a šíří převážně v podzemním prostoru (Nevo 1999). Na povrch se vydávají jen v nejnutnějších případech, např. odstavená mláďata při disperzi nebo dospělí při hledání sexuálních partnerů (Bennett a Faulkes 2000, Jarvis 2004, Patzenhauerová *et al.* v *tisku*). Chodby jejich podzemních systémů jsou směrem na povrch uzavřeny ucpávkami z půdy a krtinami, což přináší mikroklimatickou stabilitu (zejména co se týká teploty a vlhkosti), ale i odlišnosti ve složení půdního vzduchu (Burda *et al.* 2007). Přestože mají tito savci v podzemním prostředí poměrně stabilní podmínky, je život v takovém prostředí náročný, především kvůli vysokým energetickým nákladům na hrabání (Du Toit *et al.* 1985, Lovegrove 1989, Zelová *et al.* 2010).

Mimo nápadných morfologických, behaviorálních a smyslových adaptací se u nepříbuzných skupin podzemních savců konvergentně vyvinuly také důležité fyziologické adaptace (McNab 1979, 1980, Nevo 1979, 1999, Contreras a McNab 1990, Buffenstein 2000, Sedláček 2007). S odlišnými atmosférickými podmínkami a energetickou náročností života v podzemí pravděpodobně souvisí nízká úroveň klidového metabolismu, nízká tělesná teplota a vysoká konduktance podzemních savců.

U afrických striktně podzemních rypošů (Bathyergidae, Rodentia) byly energetické nároky podzemní existence studovány právě v souvislosti s hypotézami vysvětlujícími nízký klidový metabolismus, nízkou tělesnou teplotu a vysokou konduktanci jako způsob předcházení termálnímu a respiračnímu stresu a adaptaci na život v energeticky náročném prostředí. Termoregulační schopnosti rypošů jsou

variabilní a druhově specifické (Zelová *et al.* 2007) a různé druhy jsou různě schopny snášet výkyvy okolních teplot. Například rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*), který má v rámci rypošovitých jednu z nejširších zón termoneutrality, si udržuje stálou tělesnou teplotu v rozmezí teplot prostředí 10 až 30°C (Zelová *et al.* 2007). Naproti tomu nejmenší z rypošů, rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), který postrádá srst, má při teplotách 12-37°C tělesnou teplotu odpovídající teplotě okolí. Z tohoto důvodu je rypoš lysý považován za jediného poikilotermního savce (Jarvis 1978, Buffenstein a Yahav 1991). Za druh s poikilotermními tendencemi je také považován sociální rypoš *Fukomys darlingi*, neboť není schopen při nižších okolních teplotách udržovat stabilní teplotu (rozdíl oproti tělesné teplotě v termoneutralní zóně je až devět stupňů, Bennett *et al.* 1993a). Tento druh se ovšem od rypoše lysého odlišuje v řadě parametrů. Krom větší velikosti a krátké a husté srsti se vyskytuje v oblastech s vyšším množstvím srážek v jihovýchodní Africe (Bennett *et al.* 1993a).

Živočichové mohou zlepšit svou teplotní bilanci nejrůznějšími způsoby. Mezi ty nejjednodušší patří např. změna polohy těla (Geiser a Drury 2003). Důležitou roli hraje také vyhledávání nebo aktivní tvoření odlišného mikroklimatu, které se může podstatně odlišovat od podmínek okolí (Gilbert *et al.* 2006). Například mají-li křečící džungarští (*Phodopus sungorus*) k dispozici hnízdo, jejich energetické výdaje jsou nižší než u těch, kteří žijí bez hnízda (Kauffman *et al.* 2003). Pro malé živočichy s velkým relativním povrchem těla (poměr povrch/objem těla), kteří mají navíc vysokou termální konduktanci, je důležitým termoregulačním mechanismem sociální termoregulace. Jedinci v těsném kontaktu omezují svůj volný tělesný povrch, kterým se tělesné teplo ztrácí (Bazin a MacArthur 1992, Putaala *et al.* 1995). Sociální termoregulace přispívá snížením tepelných ztrát k udržení stabilnější tělesné teploty a ke snížení energetických nároků termoregulace při nízkých teplotách (Kauffman *et al.* 2003, Scantlebury *et al.* 2006b, Ten Hwang *et al.* 2007, Kotze *et al.* 2008).

Přes velkou pozornost věnovanou fyziologii a termoregulaci rypošů (viz Buffenstein 2000, Sedláček 2007) je významu sociální termoregulace věnována pozornost poměrně malá. Sociální termoregulace byla dosud zkoumána na eusociálním rypoši lysém, který je ovšem, jak již bylo zmíněno, svými termoregulačními vlastnostmi výjimečný. Tělesná teplota těchto poikilotermních hlodavců kopírovala okolní teplotu a to i ve skupině dvou a čtyř. Nicméně rypoši ve větší skupině měli nižší energetické výdaje (Jarvis 1978, Withers a Jarvis 1980), proto autoři předpokládají, že

sociální termoregulace je pro rypoše lysé spíše energetickým přínosem, než způsobem pro udržení stabilní tělesné teploty. Autoři další studie (Yahav a Buffenstein 1991) ukázali, že tito rypoši v početnější skupině osmi byli schopni udržet poměrně stálou tělesnou teplotu, nicméně jen v poměrně úzkém rozsahu okolních teplot (29.8-34.7°C). V podobné studii (Kotze *et al.* 2008) autoři srovnávali další eusociální druh, rypoše damarského (*Fukomys damarensis*), se sociálním rypošem natalským (*Cryptomys hottentotus natalensis*). U obou druhů spotřeba kyslíku klesala s rostoucím počtem rypošů a to při všech okolních teplotách (14-30°C). Spotřeba kyslíku rypoše damarského byla vyšší než rypoše natalského, pokud bylo testováno méně než sedm jedinců. Ve skupinách nad sedm jedinců byla spotřeba kyslíku rypoše damarského nižší než rypoše natalského, pravděpodobně proto, že eusociální druh je adaptovaný na život v koloniích o velkém počtu.

Dá se předpokládat, že vliv sociální termoregulace bude velmi důležitý u mláďat. Mláďata endotermních živočichů se mohou rodit s termoregulačními schopnostmi poměrně vyvinutými nebo i dosti nevyvinutými. Podle stupně závislosti na rodičovské péči se liší mláďata altriciální od prekociálních (Hill 1992). Na rozdíl od prekociálních se altriciální mláďata rodí minimálně osrstěná a jejich smysly a lokomoční schopnosti nejsou obvykle vyvinuty. Březost altriciálních druhů je kratší, velikost vrhu početnější, postnatální vývoj mláďat pomalejší a začátek vlastní termoregulace pozdější (McNab 2006). Období laktace je často delší, mláďata se začínají samostatně živit v pozdějším věku a také jsou odstavována později (Derrickson 1992, Künkele a Trillmich 1997, Newkirk *et al.* 1998). S faktem, že altriciální mláďata termoregulují a jsou aktivní až v pokročilejším věku, souvisí jejich energetický výdej, který dosahuje nejvyšší úrovně až v pozdější fázi vývoje, například mezi 10. a 15. dnem u tuko-tuka talarského (*Ctenomys talarum*, Zenuto *et al.* 2002). Naproti tomu mláďata prekociálních druhů dosahují nejvyšších energetických nároků již pár dní po narození (Künkele a Trillmich 1997, Veloso a Bozinovic 2000a, Riek 2008). Než se termoregulační schopnosti altriciálních mláďat vyvinou, je pro udržení stálé tělesné teploty zahřívání v hnízdě nezbytné (Alberts 1978, Antinuchi a Busch 2001, Sokoloff a Blumberg 2001, Cutrera *et al.* 2003, Gilbert *et al.* 2007). Zahřívání mláďat jedním nebo oběma rodiči totiž snižuje nároky produkce vlastního tepla a přispívá k růstu a vývoji mláďat (Alberts 1978, Schradin a Pillay 2004, Tauson *et al.* 2006, Gilbert *et al.* 2007).

Rypoši jsou starosvětскими hystrikognátními hlodavci a ačkoliv většina hystrikognátních hlodavců má spíše prekociální mláďata, rypošovité mají jedny

z nejaltřiciálnějších mláďat (Weir 1974, Bennett a Faulkes 2000). Narozená mláďata rypošů mají malou hmotnost, velký relativní povrch těla a nedostatečnou izolaci tělním pokryvem, proto by stejně jako altřiciální mláďata jiných savců měla být plně závislá na samicí (nejen na výživě mateřským mlékem ale i na zahřívání). Vliv přítomnosti dospělců na termoregulaci mláďat nebyl dosud u rypošů studován. Mezi podzemními savci byl tento efekt testován pouze u solitérních jihoamerických tuko-tuků talarských (*Ctenomys talarum*). Ve svých studiích vývoje termoregulačních schopností (Zenuto *et al.* 2002, Cutrera *et al.* 2003) autoři zjistili poměrně rychlý vývoj termoregulačních schopností rostoucích mláďat solitérního tuko-tuka. Tělesná teplota nedostatečně vyvinutých mláďat tuka-tuka je stabilnější a energetické nároky jejich termoregulace nižší, jsou-li mláďata ve fyzickém kontaktu se samicí. Pro mláďata sociálních druhů je pravděpodobně důležité zahřívání nejen samicí, ale i oběma rodiči nebo i odrostlými mláďaty. Výše zmiňované studie o vlivu sociální termoregulace se zaměřují na dospělé jedince, kde se ukazuje, že důležitý je počet dospělců. Nicméně nová kolonie je často založena pouze ze dvou dospělců z nepříbuzných rodin a možnosti sociální termoregulace jsou tedy velmi limitovány. Naším experimentem bychom tedy chtěli navodit situaci při založení nové kolonie.

CÍLE PRÁCE

Ve své magisterské práci se zabývám termoregulací sociálního rypoše *F. darlingi* z jižního Malawi. Cíle práce jsou dva:

1. Otestovat, zda mají rypoši této populace tendenci k poikilotermii (tj. zda nejsou schopni udržet stálou tělesnou teplotu v gradientu okolních teplot), jak je známo u populace ze Zimbabwe.
2. Zjistit, jaký vliv má přítomnost jednoho nebo obou rodičů na termoregulační schopnosti jeho altriciálních mláďat.

METODIKA

Studovaná zvířata

Studovaný druh *Fukomys darlingi* (dříve *Cryptomys darlingi*, Kock *et al.* 2006) žije v koloniích s reprodukcí omezenou na jediný pár (Bennett *et al.* 1993b). Rypoši jsou od roku 2005 chováni v chovech na PřF JČU v Českých Budějovicích. Šest jedinců bylo odchyceno ve volné přírodě v Nsanje (16°55'J, 35°16'V, 53 m n. m., jižní Malawi), ostatní se narodili v zajetí. Rypoši kolonie jsou chovány v teráriích o velikosti 80 × 60 × 50 cm na rašelinném substrátu. V chovné místnosti je udržován 12-ti hodinový světelný režim, stálá teplota prostředí 25 ± 1°C a relativní vlhkost vzduchu přibližně 40-50%. Zvířata jsou třikrát týdně krmena bramborami, mrkví, suchou směsí pro hlodavce (Darwin, Tukan), dále je přidáváno jablko, salát a granule pro kočky.

Měření tělesné teploty

Rektální teplota (T_b) zvířat byla měřena pomocí digitálního teploměru Thermalert TH-8 (Physitemp Instruments Inc, USA) se sondou pro potkany (pro dospělé jedince) a pro myši (mláďata). Tělesná teplota (T_b) byla změřena do 10 sekund po ukončení pokusu. Pro výpočet změny tělesné teploty (ΔT_b) byla měřena počáteční tělesná teplota (T_{b1}) bezprostředně po vyndání mláďat z hnízda. Rozdíl $T_{b1} - T_b$ je hodnota ΔT_b .

Měření úrovně metabolismu zvířete

Úroveň metabolismu byla stanovena metodou nepřímé kalorimetrie – měřením spotřeby kyslíku (VO_2) zvířete izolovaného za určité okolní teploty (T_a). Spotřeba kyslíku byla stanovena otevřeným průtokovým respirometrem. Vzduch z místnosti byl nasáván pumpou, posílán rotametrovým průtokoměrem (S082-03, Aalborg, USA), který udržuje stálou hodnotu průtoku vzduchu, do respirační komory s pokusovaným zvířetem. Z respirační komory byl vzduch veden přes kolonu s vysoušedlem (Drierite s indikátorem) a kolonu zachycující oxid uhličitý (NaOH + CaO) do dalšího rotametrového průtokoměru (S082-01, Aalborg, USA), odkud je vzorek plynu veden do paramagnetického analyzátoru (PAROX 1000, MBE Electronic AG, Switzerland). Množství kyslíku ve vzorku je detekováno na základě paramagnetických vlastností kyslíku. Výstup je digitalizován, současně vizualizován programovým zařízením DIAdem 7.02 (firma GfS Aachen, BRD) a po jedné sekundě ukládán. Během celého

pokusu bylo také zaznamenáváno, zda zvíře aktivuje. Před zahájením a po ukončení každého pokusu byl zaznamenán 10 minutový úsek průtoku vzduchu prázdným systémem. Tento záznam byl použit jako kalibrace pro výpočet vlastní spotřeby kyslíku zvířete.

Pokusované zvíře bylo vzduchotěsně uzavřeno s kontrolovaným vstupem a výstupem vzduchu v respirační komoře. Celá komora byla ponořena do vodní lázně a tak zajištěna stálá T_a uvnitř. Stálá teplota vodní lázně byla udržována termostatem sestaveným z modulů ThermoHaake C10 a Haake K15 (Haake, BRD). Byly použity komory dvou velikostí, malá o vnitřních rozměrech $7 \times 7 \times 11$ cm a objemu 539 cm^3 a velká o rozměrech $11.5 \times 20 \times 17$ cm se zmenšeným objemem (díky dvojitému dnu vyplněnému polystyrenem) 2740 cm^3 . Průtok vzduchu menší komorou pro mladší mláďata byl udržován na 108 ml/min a velkou komorou na 343 ml/min . Komory byly vybaveny čidlem digitálního teploměru (Thermometer, Solid 898) pro kontrolu T_a uvnitř komory.

Atmosférický tlak byl během pokusů měřen digitální meteorologickou stanicí (JVD Digi Time RH7). Hmotnost zvířat byla stanovena na elektronických vahách (KERN & Sohn GmbH 572-45, BRD).

Data byla pomocí programu DIAdem 8.00 (firma GfS Aachen, BRD) převedena na hodnoty VO_2 zvířete za jednotku času ($\text{mlO}_2\text{hod}^{-1}$) a za jednotku času a hmotnosti ($\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}$). Sekvence příkazů pro přepočítání byla naprogramována podle vztahu:

$$VO_2 = \frac{f_{in}(p_{in} - p_{out})}{I - p_{out}} \quad \text{popřípadě} \quad VO_2 = \frac{f_{in}(p_{in} - p_{out})}{(I - p_{out})w}$$

VO_2 odpovídá objemu spotřebovaného kyslíku, f_{in} značí velikost průtoku vzduchu přicházejícího do respirační komory, p_{in} je procentuální frakce kyslíku ve vzduchu přicházejícím do respirační komory a p_{out} je procentuální frakce kyslíku ve vzduchu vycházejícím z respirační komory. w značí hmotnost pokusovaného zvířete (podle Depocas a Hart 1957 v Bennett *et al.* 1992).

Z celého záznamu byl vybrán 10-ti minutový úsek, kdy bylo pozorováno, že zvíře je klidné, případně spící. Z 600 naměřených hodnot byl vypočítán průměr. Při měření VO_2 většího počtu zvířat byl vzhledem k nesnadnosti získání souvislých 10

minut, kdy jsou všechna zvířata klidná, 10-ti minutový úsek poskládán ze dvou případně až čtyř kratších úseků.

Hodnoty konduktance (C) byly odvozeny podílem spotřeby kyslíku (VO_2) a rozdílu tělesné teploty zvířat (T_b) a teploty okolí (T_a) v jednotkách $\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}\text{°C}^{-1}$ (Bradley a Deavers 1980, McNab 1980).

$$C = \frac{VO_2}{T_b - T_a}$$

Protože při T_a nad 35°C si zvířata udržovala i nižší hodnoty T_b oproti T_a , bylo při vyšších hodnotách T_a počítáno s absolutní hodnotou C .

Výsledky byly zpracovány v programu Statistica 8.0 (Statsoft, Inc.1984-2008) a v programu R 2.9.0 (The R Foundation for Statistical Computing), v této práci jsou prezentovány hodnoty průměru \pm SD.

Stanovení termoregulačních vlastností rypošů

Pro stanovení termoneutrální zóny (TNZ) byla měřena VO_2 a T_b 10 dospělých nerozmnožujících se jedinců ve věku 666 ± 235 (359-998) dní a váhy 143 ± 26 (114-198)g. Mezi testovanými zvířaty bylo sedm samců a tři samice. Čtyři jedinci byli pokusováni při T_a 10, 15, 20, 25, 28, 30, 33, 35, 37 a 40°C . K přesnějšímu určení TNZ bylo dalších šest jedinců měřeno při stejných T_a a navíc při T_a 26, 32 a 34°C . Navíc byla měřena VO_2 a T_b pěti menších/mladších jedinců ve věku 393 ± 180 (189-592) dní o hmotnosti 91.6 ± 7.4 (80-99)g. Každý pokus předcházelo 12-ti hodinové zamezení přístupu k potravě, aby byl zajištěn postabsorbční stav. Délka všech pokusů vyjma těch za extrémních T_a byla minimálně 90 až 300 min s přihlédnutím k chování zvířete. Prvních 30 minut každého pokusu bylo vymezeno pro uvyknutí a aklimatizaci na stanovenou T_a , následující úsek byl monitorován. Za extrémních T_a (10, 37 a 40°C) byla maximální délka pokusu 60 minut.

Hodnocení vývoje termoregulačních schopností mláďat

Do pokusů byly zařazeny tři rodiny, pět vrhů, celkem 20 narozených mláďat. Kompletní údaje se podařilo získat jen pro tři mláďata a nekompletní pro 17 mláďat. Nejmladší dvoudenní mláďata vážila 8.0 ± 1.5 (6.1-10.5, $N=20$)g, mláďata stará pět měsíců měla průměrnou hmotnost 61.6 ± 3.0 (58.2-63.8, $N=3$)g. Byla měřena T_b a

úroveň VO_2 mlád'at v konkrétních věkových intervalech a sociálních kontextech za dvou různých T_a 30 a 20°C. První hodnota je v rámci TNZ (jak bylo zjištěno z práce Bennett *et al.* 1993a a potvrzeno naším měřením) a druhá, aby bylo možné zhodnotit termoregulační schopnosti rostoucích mlád'at, je pod hranicí TNZ. Intervaly, ve kterých byla mlád'ata měřena, byly vzhledem k době potřebné pro získání všech fyziologických parametrů třídní a to: 2-4, 14-16, 31-33, 45-47, 62-64, 76-78, 93-95, 124-126 a 155-157 dní věku mlád'at. Měření byla prováděna v těchto skupinových uspořádáních:

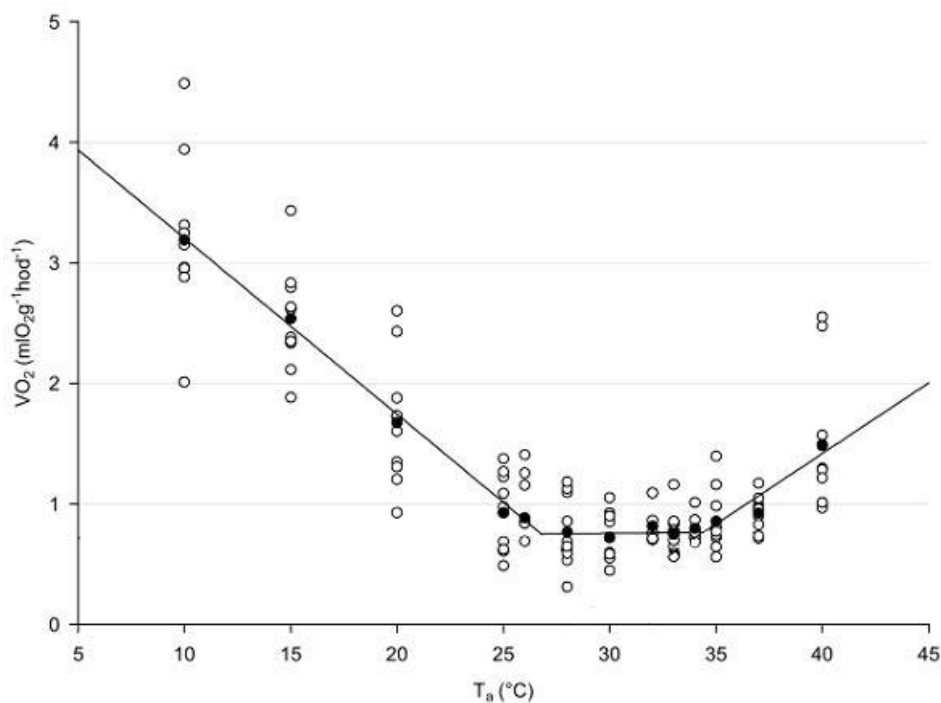
- 1) mlád'ata jednotlivě
- 2) matka
- 3) mlád'ata společně
- 4) mlád'ata společně s matkou
- 5) mlád'ata společně s oběma rodiči
- 6) oba rodiče

Z naměřených dat VO_2 skupiny byla vypočítána vlastní spotřeba mlád'at VO_{2juv} . Od hodnoty celkového metabolismu skupiny VO_{2group} byla odečtena hodnota spotřeby rodičů VO_{2adult} a tento rozdíl dělen hmotností mlád'at w_{juv} (podle Cutrera *et al.* 2003).

$$VO_{2juv} = \frac{VO_{2group} - VO_{2adult}}{w_{juv}}$$

Aby nebyl ohrožen průběh laktace samice a vývoj mlád'at, rypši měli před pokusy přístup k potravě a během dne, kdy probíhaly pokusy, byla před začátkem měření podávána potrava samici i samci, vždy kousek mrkve přibližně 2g pro každého, později i odrostlým mlád'atům. Vzhledem k obtížnosti získání klidového stavu u všech zvířat současně byla celá rodina noc před pokusy umístěna do respirační komory. Respirační komora byla vystlána filtračním papírem a při stálé T_a 30°C zapojena a po celou noc byla monitorována VO_2 celé rodiny. Tato habituace na experimentální prostředí přispěla k uklidnění zvířat a získání klidového stavu. Jednotlivé pokusy trvaly minimálně 90 minut, u malých jednotlivě izolovaných mlád'at 20 minut.

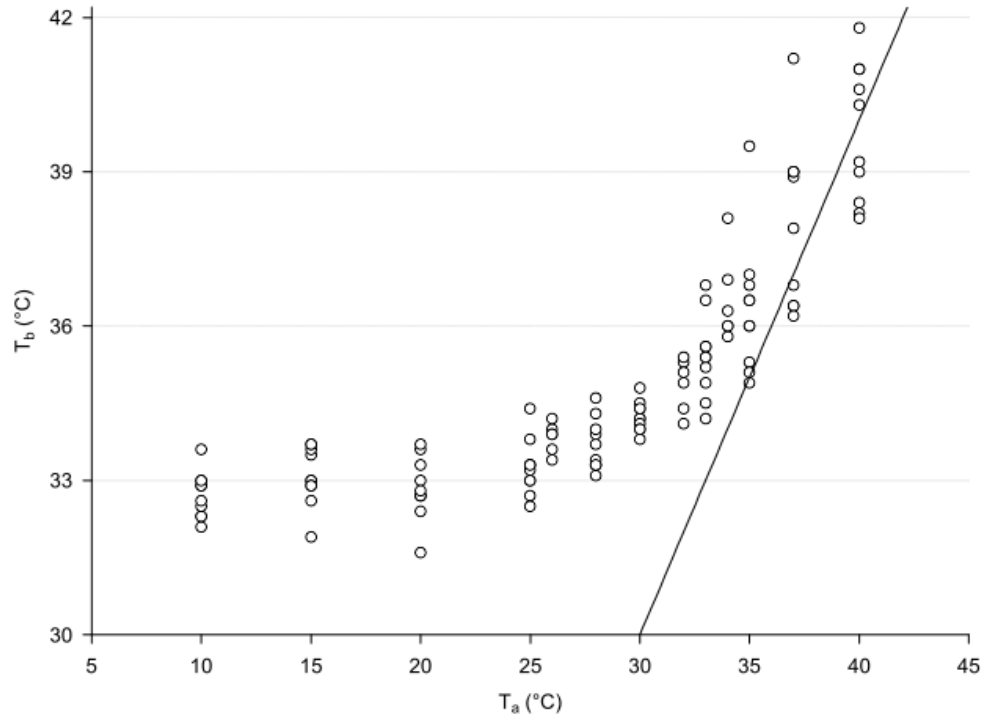
VÝSLEDKY



Obr. 1: Termoneutrální zóna *F. darlingi* z Malawi. Spotřeba kyslíku VO_2 ($\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}$) 10 dospělých rypošů (\circ) v závislosti na teplotě okolí T_a ($^\circ\text{C}$). Průměrná hodnota spotřeby kyslíku (\bullet). Termoneutrální zóna je vymezena vodorovnou přímkou.

Termoneutrální zóna, tělesná teplota a konduktance

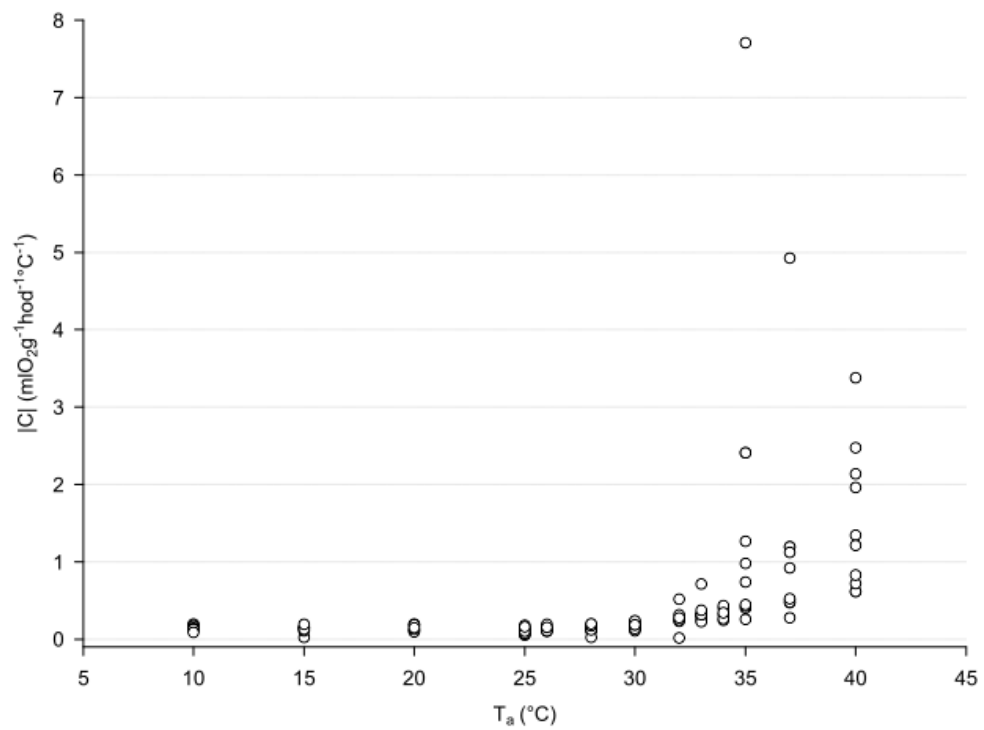
Termoneutrální zóna (TNZ) rypošů studované populace je v rozmezí T_a 27-34 $^\circ\text{C}$ (Obr. 1 a Obr. 9 v příloze). Průměrná VO_2 v rámci TNZ, tedy úroveň klidového metabolismu (RMR), je $0.76 \pm 0.20 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}$ (0.31-1.18, $N=42$). Nárůst úrovně metabolismu pod TNZ (T_a 10-26 $^\circ\text{C}$) je popsán rovnicí $VO_2=4.67-0.15T_a$ ($F_{(1,44)}=157.77$, $p<0.0001$, $r^2=0.78$). Průměrná hodnota VO_2 při nejnižší měřené T_a 10 $^\circ\text{C}$ byla $3.19 \pm 0.66 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}$ (2.01-4.49, $N=10$), což odpovídá přibližně čtyřnásobku RMR (419%). Při maximální hodnotě T_a 40 $^\circ\text{C}$ byla průměrná hodnota VO_2 $1.48 \pm 0.58 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}$ (0.97-2.55, $N=10$) a to je téměř dvojnásobek RMR (195%). Hodnoty VO_2 malých zvířat výrazně kolísají (Obr. 10 v příloze), proto byla z analýz vyloučena.



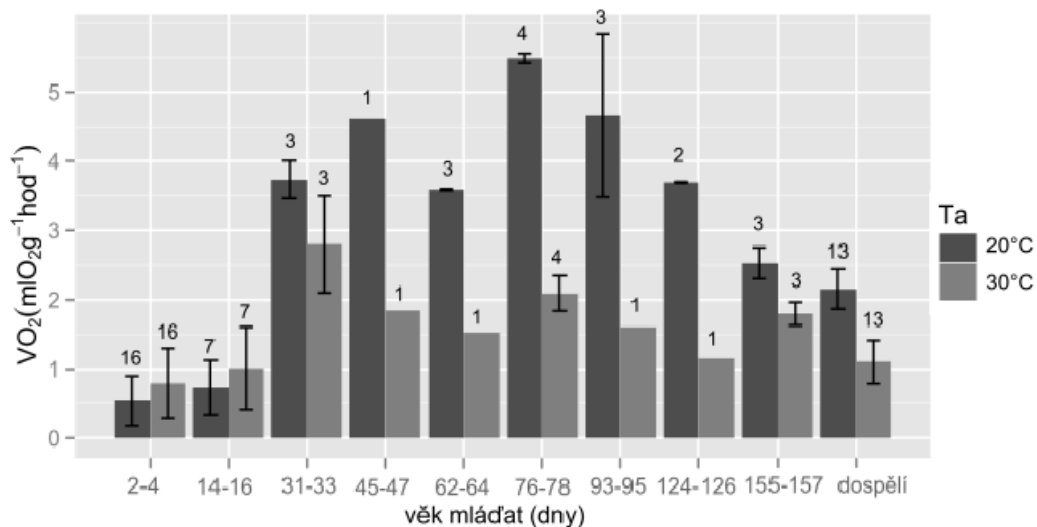
Obr. 2: Průběh tělesné teploty T_b (°C) 10 dospělých rypošů *F. darlingi* z Malawi v závislosti na teplotě okolí T_a (°C). Přímka značí $T_b=T_a$.

Tělesná teplota testovaných jedinců (Obr. 2) byla v rozmezí T_a 10 až 25°C poměrně stabilní a dosahovala $33.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ($31.6\text{-}34.4$, $N=48$). V rámci TNZ se jejich T_b zvyšovala ($T_b=21.97+0.41T_a$, $F_{(1,40)}=81.24$, $p<0.0001$, $r^2=0.67$). Průměrná T_b v rámci TNZ byla $34.8 \pm 1.1^\circ\text{C}$ ($33.1\text{-}38.1$, $N=42$). Při T_a nad TNZ lze nárůst T_b dospělých rypošů popsat rovnicí $T_b=13.03+0.67T_a$ ($F_{(1,28)}=28.26$, $p<0.0001$, $r^2=0.50$). Při nejvyšší T_a , které byli rypoši vystaveni, vzrostla jejich T_b na $39.7 \pm 1.2^\circ\text{C}$ ($38.1\text{-}41.8$, $N=10$). Pro zajímavost i u malých jedinců byla T_b stabilní (Obr. 11 v příloze) kromě jediného zvířete (189 dní, 90g), u něhož T_b kolísala od 24.0 do 40.0°C v závislosti na T_a .

Průměrná hodnota minimální tepelné konduktance (C) při spodní hranici TNZ dosahovala $0.12 \pm 0.06 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}\text{C}^{-1}$ ($0.02\text{-}0.20$, $N=10$) (Obr. 3). Za nejvyšší měřené T_a vzrostla na $1.53 \pm 0.93 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}\text{C}^{-1}$ ($0.61\text{-}3.38$, $N=10$), což je více než desetinásobek hodnoty minimální tepelné C (1273%).



Obr. 3: Absolutní hodnota konduktance $|C|$ ($\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}\text{°C}^{-1}$) 10 dospělých rypošů *F. darlingi* z Malawi v závislosti na teplotě okolí T_a ($^{\circ}\text{C}$).



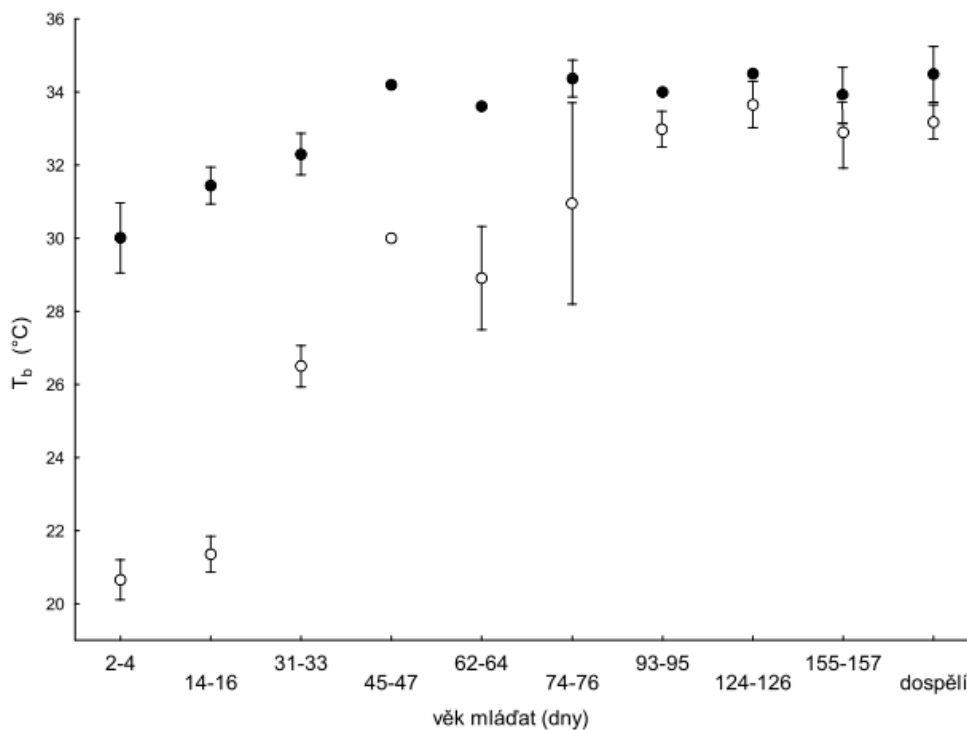
Obr. 4: Spotřeba kyslíku VO_2 ($mlO_2g^{-1}hod^{-1}$) mláďat různého věku a dospělců *F. darlingi* z Malawi za okolní teploty T_a 20 a 30°C (Čísla nad sloupci značí počet měření).

Vývoj termoregulačních schopností mláďat

Z důvodu vysoké (70%) mortality mláďat do jednoho měsíce věku se nepodařilo získat dostatečný počet měření. Přestože omezený počet nám neumožňuje robustní závěry, tyto výsledky naznačují, jaký je vývoj termoregulačních schopností rypošů (což je důležité i pro předchozí výsledky) a jaký je vliv sociální termoregulace na termoregulaci mláďat. Z tohoto důvodu je uvádím.

Mláďata *F. darlingi* do dvou týdnů věku mají VO_2 při T_a 20°C nižší než při T_a 30°C (Obr. 4). Úroveň VO_2 za T_a 20°C je oproti VO_2 při 30°C zvýšená až u mláďat starších jednoho měsíce. Za T_a 30°C se úroveň VO_2 zvyšuje do jednoho měsíce věku mláďat, kdy je nejvyšší a dosahuje $2.80 \pm 0.70 mlO_2g^{-1}hod^{-1}$ (2.30-3.39, N=3), což přepočteno na hmotnost odpovídá 367% RMR dospělců. Nejvyšší VO_2 za nízké T_a byla naměřena mláďatům starým dva a půl měsíce, $5.49 \pm 0.07 mlO_2g^{-1}hod^{-1}$ (5.44-5.54, N=4), což odpovídá 721% RMR dospělých.

Tělesná teplota mláďat do věku tří měsíců značně kolísala (Obr. 5 a Obr. 12 v příloze), při T_a 20°C v rozmezí 20.0-33.1°C (N=42) a při T_a 30°C 28.8-34.3°C (N=37). U mláďat mladších dvou týdnů T_b kopíruje T_a . Od 45 dnů byla za T_a 30°C naměřena stabilní T_b mláďat $34.1 \pm 0.3°C$ (33.6-34.5, N=11). Poměrně stálou T_b 33.2 \pm 0.6°C (32.3-34.1, N=8) i za T_a 20°C si mláďata udržují až od třetího měsíce. Průměrná tělesná



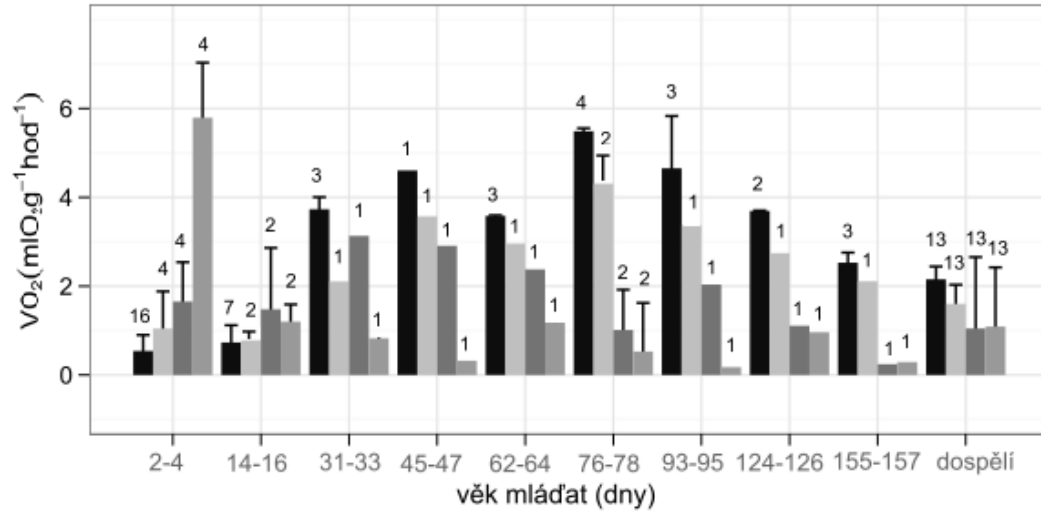
Obr. 5: Tělesná teplota T_b (°C) mláďat různého věku a dospělců *F. darlingi* z Malawi po izolaci za okolní teploty 20 (○) a 30°C (●). Počet měření je shodný s hodnotami z Obr. 4.

teplota dospělých byla $33.2 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (32.6-34.1, N=13) při T_a 20°C a $34.5 \pm 0.8^\circ\text{C}$ (33.4-36.1, N=13) při T_a 30°C.

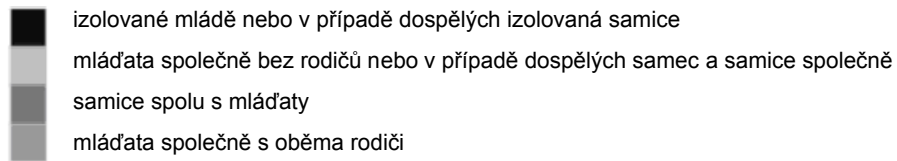
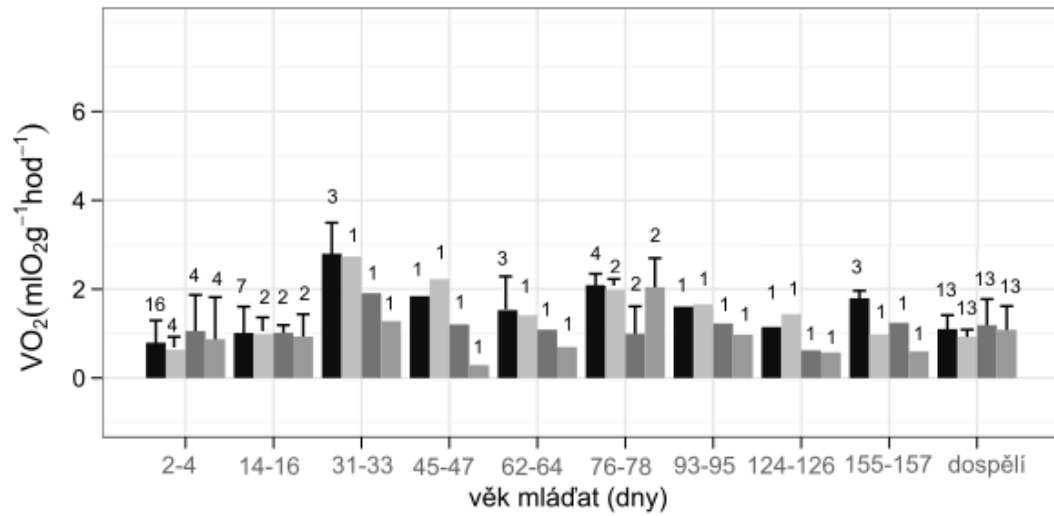
Od začátku vývoje vlastních termoregulačních schopností (první měsíc) byla ve většině případů VO_2 mláďat nejnižší, pokud mláďata byla ve skupině s oběma rodiči (Obr. 6). Pokud byla mláďata ve skupině se samicí, jejich VO_2 byla většinou vyšší a nejvyšší VO_2 měla izolovaná mláďata. To, že mláďata byla společně ve skupině ale bez rodičů, nemělo vliv na úroveň jejich VO_2 .

Mláďata do tří měsíců věku měla stabilnější T_b , pokud byla společně se samicí nebo oběma rodiči. Tělesná teplota se výrazně nelišila u mláďat, která byla jednotlivě izolována a mláďat, která byla společně ve skupině bez rodičů (Obr. 7).

A

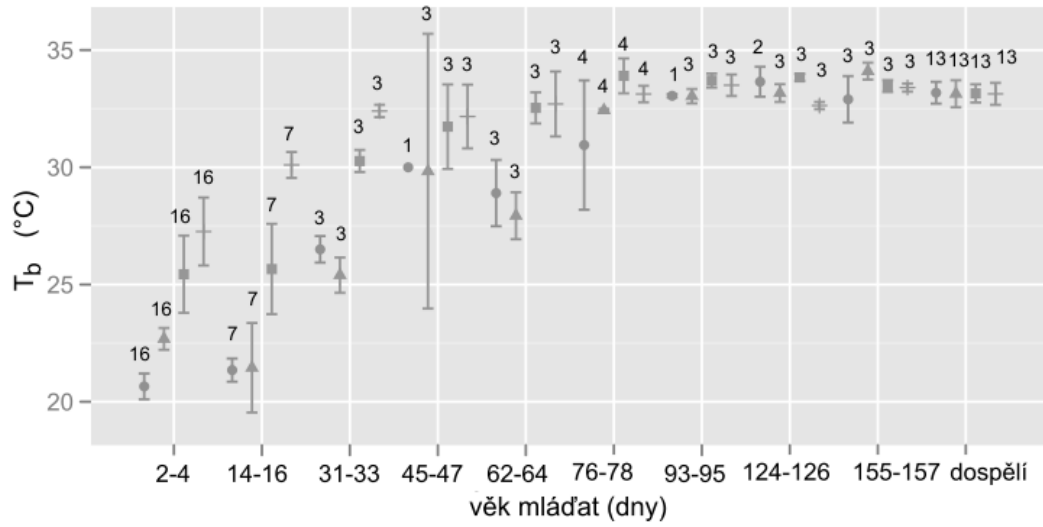


B

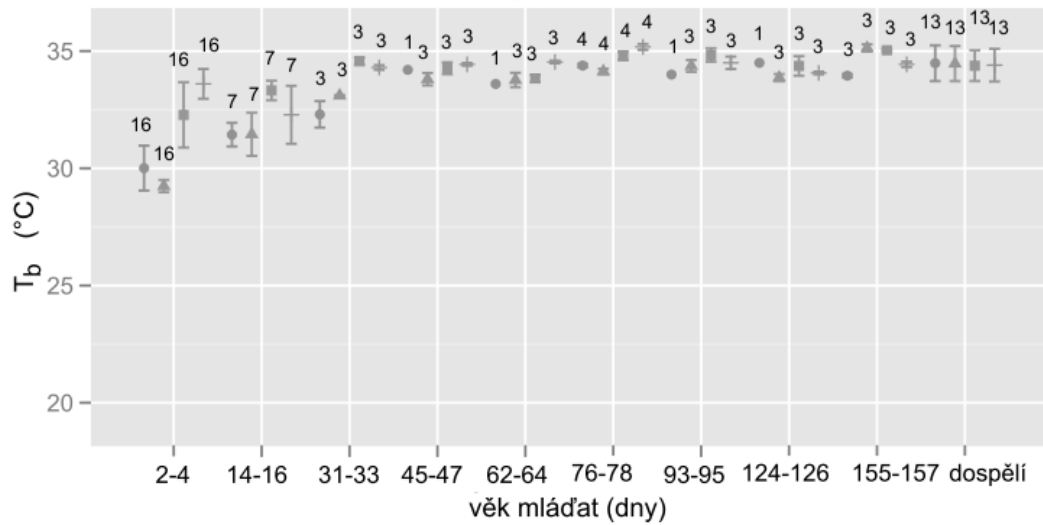


Obr. 6: Spotřeba kyslíku VO_2 ($mlO_2g^{-1}hod^{-1}$) mláďat různého věku a dospělců *F. darlingi* z Malawi v různých sociálních kontextech (Čísla nad sloupci značí počet měření). A) při okolní teplotě 20°C, B) při okolní teplotě 30°C.

A



B



- izolované mládě nebo v případě dospělých izolovaná samice
- ▲ mláďata společně bez rodičů nebo v případě dospělých samec a samice společně
- samice spolu s mláďaty
- + mláďata společně s oběma rodiči

Obr. 7: Tělesná teplota T_b (°C) naměřená po izolaci mláďat různého věku a dospělců *F. darlingi* z Malawi v různých sociálních kontextech (Čísla nad značkami značí počet měření). A) při okolní teplotě 20°C, B) při okolní teplotě 30°C.

DISKUZE

Výsledky této práce neprokázaly tendenci k poikilotermii rypošů *F. darlingi* z malawiské populace, neboť dospělí jedinci byli při nízkých okolních teplotách schopni udržet stálou tělní teplotu. Přestože nízký počet testovaných mláďat neumožňuje definitivní interpretace, získané výsledky ukazují, že u tohoto druhu je vývoj termoregulačních schopností mláďat velmi pomalý a že přítomnost jednoho či obou rodičů je důležitá pro udržení tělesné teploty a snížení energetických nákladů na termoregulaci.

Mé výsledky jsou tedy v rozporu s výsledky studie odlišné populace ze Zimbabwe (Bennett *et al.* 1993a), kdy autoři demonstrovali poikilotermní tendence testovaných rypošů. Mimo jediného rypoše mnou studovaní jedinci z Malawi nejevili žádný náznak poikilotermie (Obr. 2). U tohoto jediného rypoše se v gradientu testovaných okolních teplot měnila jeho tělní teplota až o 16 °C (viz Obr. 11 v příloze). Tento jedinec měl malou velikost (90g) a byl nejmladší ze všech studovaných rypošů (189 dní), takže je možné, že jeho termoregulační schopnosti nebyly dosud stabilizované. Ostatní jedinci (větší a starší) si při teplotách pod 25°C dokázali udržet tělesnou teplotu stabilní (samozřejmě za cenu zvýšení energetických nároků).

Testování jedinci při vyšších okolních teplotách podstatně zvyšovali svou tělesnou teplotu (až o 6°C). Tento fenomén byl pozorován nejen u dalších druhů rypošů (McNab 1966, Haim a Fairall 1986, Lovegrove 1986a, 1986b, 1987, Bennett *et al.* 1992, 1993b, 1994, 1996, Marhold a Nagel 1995, Zelová *et al.* 2007) ale i u dalších malých savců (např. Mathias *et al.* 2003). Zvýšení tělesné teploty na teplotu okolí je považováno za adaptaci šetřící energetické výdaje (Wooden a Walsberg 2002). Je dost pravděpodobné, že u podzemních savců je tento fenomén důležitý v důsledku omezené schopnosti ochlazování ventilací, která je minimalizována při vysoké vlhkosti vzduchu v podzemních systémech (Burda *et al.* 2007).

Mimo fyziologických mechanismů jak reagovat na extrémní okolní teploty (ať vysoké, nebo nízké) byly během experimentů pozorovány projevy behaviorální termoregulace. Za nízkých teplot (10-25°C) se testovaní jedinci stočili do klubíčka a tak omezili vlastní tělesný povrch a tepelné ztráty. Naopak za vyšších teplot (33-40°C) se snažili maximalizovat volný tělesný povrch, hlavně břicho a končetiny, kde jsou tzv.

Tab. 1: Hmotnost (w), tělesná teplota (T_b), úroveň klidového metabolismu (RMR), predikce RMR, konduktance (C), její predikce a rozmezí zóny termoneutrality (TNZ) dvou studovaných populací rypošů *F. darlingi* (Bennett *et al.* 1993a, tato práce).

lokalita	w (g)	T_b (°C)	RMR ($\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}$)	RMR ($\text{mlO}_2\text{hod}^{-1}$)	% ^a	% ^b	% ^c	C ($\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{hod}^{-1}\text{°C}^{-1}$)	% ^d	TNZ (°C)
Zimbabwe	60	33.3	0.98	58.8	80	76	97	0.19	135	28-31.5
Malawi	143	33.0	0.76	108.8	77	79	99	0.12	137	27-34

%^a predikovaného RMR podle rovnice pro savce $RMR=3.42w^{0.25}$ (Kleiber 1961)

%^b predikovaného RMR podle rovnice pro hlodavce $RMR=4.98w^{0.331}$ (Hayssen a Lacy 1985)

%^c predikovaného RMR podle rovnice pro podzemní hlodavce $RMR=3.79w^{0.322}$ (Lovegrove 1986b)

%^d predikované C podle rovnice pro podzemní hlodavce $C=1.34w^{0.55}$ (Contreras a McNab 1990)

tepelná okna – místa k disipaci tepla (Šumbera *et al.* 2007). Tomu, že slouží jako tepelná okna, nasvědčuje i nápadné prokrvení končetin.

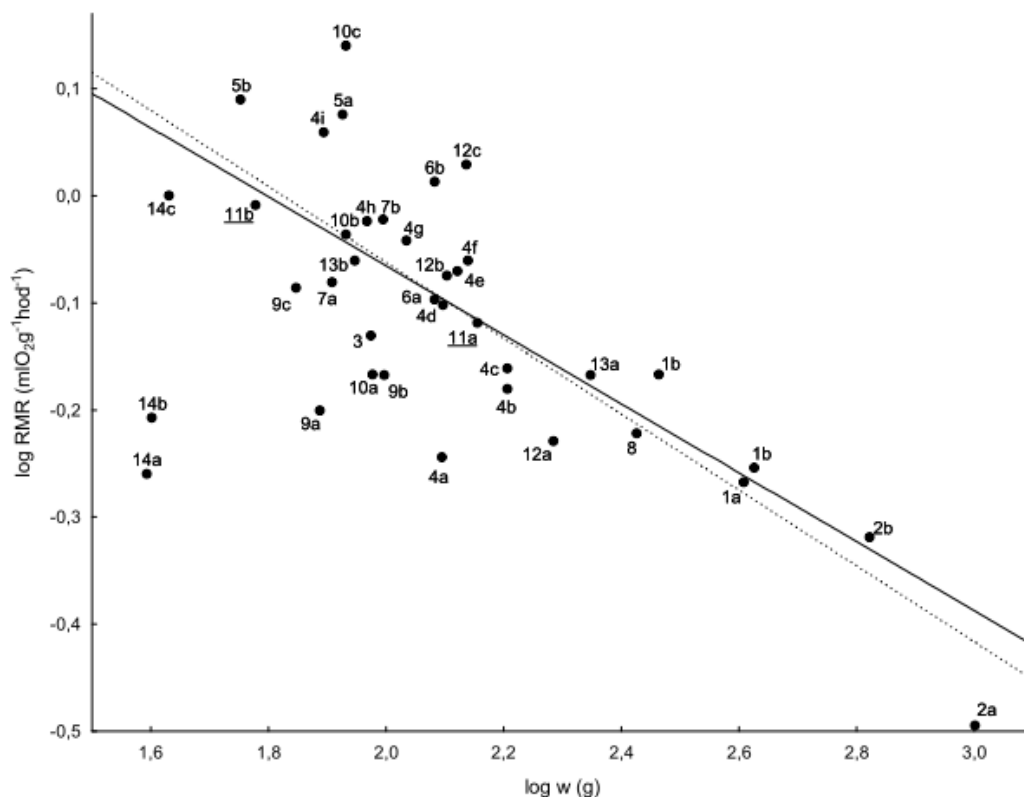
Zóna termoneutrality studovaného druhu je poměrně široká v porovnání s termoneutralní zónou ostatních rypošů (Zelová *et al.* 2007). Úroveň klidového metabolismu odpovídá hodnotě predikované pro podzemní hlodavce (Tab. 1, Tab. 2 v příloze). Hodnota minimální tepelné konduktance tohoto sociálního druhu, ačkoli je více než o třetinu vyšší než hodnota predikovaná pro podzemní hlodavce, mezi rypoší výjimečná není. Vyšší konduktance je důležitým mechanismem předcházení přehřátí během zvýšené aktivity podzemních savců (Contreras a McNab 1990, Luna a Antinuchi 2007).

Zajímavé srovnání poskytuje tabulka 1, kde jsou uvedeny fyziologické charakteristiky obou populací z Malawi a ze Zimbabwe. Na základě hodnot klidového metabolismu a konduktance se může zdát, že fyziologie obou populací je značně odlišná (Tab. 1). Ze srovnání (Tab. 2 v příloze) je patrné, že vnitrodruhové rozdíly v termoregulačních schopnostech nejsou u rypošovitých nijak neobvyklé. Například Bennett a kol. (1996) popsali takové rozdíly u zimbabwských rypošů *Cryptomys nimrodi*. Jedinci z vyšších nadmořských poloh měli nižší hmotnost (o 20%), nižší úroveň klidového metabolismu (o 30%) a užší termoneutralní zónu oproti jedincům z nižších poloh (Tab. 2 v příloze). Nižší úroveň klidového metabolismu autoři považují za důsledek nižšího parciálního tlaku atmosférického kyslíku ve vyšších nadmořských výškách. Opačný případ popsali ve své studii autoři (Broekman *et al.* 2006) u dvou populací rypošů *Cryptomys hottentotus mahali* z JAR. Rypoší z výše položených oblastí měli vyšší hmotnost (o 30%), vyšší úroveň celkového klidového metabolismu (o 30%) a jejich termoneutralní zóna byla širší ve srovnání s rypoší z níže položených oblastí (Tab. 2 v příloze). Lepší termoregulační vlastnosti populace z vyšších poloh by

podle autorů měly být důležité pro přežití v oblastech vyšších zeměpisných poloh (Broekman *et al.* 2006). Mezipopulační rozdíly nemusí být dány jen odlišnou nadmořskou výškou. Např. u rypoše damarského (*Fukomys damarensis*) se termoregulační schopnosti populací mohou odlišovat v závislosti na ariditě prostředí. Populace z aridních oblastí dosahovala nižší hmotnosti, nižší úrovně metabolismu a měla širší zónu termoneutrality než populace ze semi-aridních oblastí (Tab. 2 v příloze, Lovegrove 1986b, Bennett *et al.* 1992), což by mohlo souviset s mechanismy šetřící energii v aridním prostředí. Pro zajímavost, u rypošovitých byly popsány i další typy rozdílů. Např. březí samice rypoše lysého udržují ve fázi pokročilé březosti stabilní tělesnou teplotu, přestože tělesná teplota ostatních jedinců je závislá na okolní teplotě. To se děje pravděpodobně díky zlepšení izolace povrchu těla vrstvou podkožního tuku, který se během pozdní březosti ukládá ve větší míře (Buffenstein *et al.* 1996). Dokonce v rámci jedné kolonie rypoše damarského byly nalezeny odlišné fyziologické vlastnosti u příslušníků jednotlivých kast (Tab. 2 v příloze, Scantlebury *et al.* 2006c).

Zimbabwská i malawiská populace opravdu pocházejí z míst z odlišných nadmořských výšek, což by mohlo ukazovat na zásadní vliv ekologických parametrů spojených s odlišnou nadmořskou výškou, zejména teploty. Malawiské Nsanje (53 m n. m., 16°55'J, 35°16'V) je charakteristické vyšší průměrnou roční teplotou vzduchu (24.4°C). Pro zimbabwské Goromonzi (1388 m n. m., 17°53'J, 31°26'V) je možno očekávat hodnoty blízké hodnotám z Harare tj. průměrnou teplotu vzduchu 18.1°C. Průměrný roční úhrn srážek a sezonalita období dešťů a sucha obou lokalit je srovnatelná (Obr. 14, 15 v příloze).

Přestože mezipopulační rozdíly v úrovni metabolismu, konduktanci a termoregulačních schopnostech studovaného druhu jsou poměrně velké (viz tabulka 1), předpokládám, že jsou způsobeny především alometrií v závislosti na velikosti zvířat, která se mezi testovanými populacemi více než dvojnásobně liší. Ze srovnání s ostatními druhy rypošů (Obr. 8) je patrné, že hodnoty klidového metabolismu obou populací odpovídají hodnotě predikované pro podzemní hlodavce (97 a 99%, Tab. 1). To stejné platí pro konduktanci (Obr. 13 v příloze). Mimo schopnosti udržet tělní teplotu se obě populace od sebe odlišují širší termoneutralní zóny, která je u malawiské populace širší. Malawiští rypoši z nižších nadmořských poloh mají zónu termoneutrality rozšířenou hlavně do vyšších teplot, což je pravděpodobně důsledek adaptace právě na vyšší okolní teploty (srovnej obrázky 14, 15 v příloze).



Obr. 8: Závislost klidového metabolismu ($\log RMR$) na hmotnosti rypošů ($\log w$). Plná čára představuje logaritmus rovnice predikce RMR pro podzemní hlodavce $RMR=3.79w^{-0.322}$ (Lovegrove 1986b). Přerušovaná čára je proložení všech bodů vyjma bodů 14a, 14b a 14c (*Heterocephalus glaber*) logaritmem rovnice $RMR=4.43w^{-0.354}$ ($\log RMR=0.65-0.35\log w$, $F_{(1,33)}=55.92$, $p<0.0001$, $r^2=0.629$). *Fukomys darlingi* populace z Malawi je označena 11a, populace ze Zimbabwe 11b. Hodnoty RMR a w v grafu viz Tab. 2 v příloze.

Podle Bergmannova pravidla by se homoiotermní živočichové menší velikosti měli vyskytovat v oblastech s teplejším podnebím (Bergmann 1847 v Blackburn *et al.* 1999). U fosoriálních kururů se v souladu s tímto pravidlem hmotnost v rámci jednotlivých populací zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou jejich stanoviště (Bozinovic *et al.* 2005). Autoři studie fyziologických adaptací hlodavců na okolní podmínky, jako jsou teplota, srážky, zeměpisná poloha a dostupnost potravy, Bergmanovo pravidlo nepodpořili (Rezende *et al.* 2004). Podle nich velikost živočichů závisí hlavně na množství srážek. Tento parametr považují za nejlepšího ukazatele podmínek prostředí a s tím související i primární produktivitu daného prostředí. Studie dalších fosoriálních hlodavců rodu *Ctenomys* (Medina *et al.* 2007) toto pravidlo rovněž nepotvrdila. Podle autorů je velikost těla ovlivněna dalšími faktory, jako je množství srážek a s tím související tvrdost půdy a kvalita a dostupnost potravy. U rypošů nejsou

výsledky jednoznačné. Rypoši *Cryptomys h. mahali* z vyšších poloh mají vyšší hmotnost a vyšší celkový klidový metabolismus než rypoši z nižších poloh (viz Tab. 2 v příloze, Broekman *et al.* 2006). Oproti tomu rypoši *C. nimrodi* z vyšších poloh byli menší a jejich celkový metabolismus byl nižší (viz Tab. 2 v příloze, Bennett *et al.* 1996). Podobně, rypoši *F. darlingi* z vyšších nadmořských poloh dosahují méně než poloviční hmotnosti rypošů z nízkých poloh a jejich celkový metabolismus je také poloviční (viz Tab. 2 v příloze).

Úroveň metabolismu se také dává do souvislosti s ariditou prostředí nejen u rypošů ale i u dalších savců. Nižší klidový metabolismus u jedinců z aridních oblastí je považován za adaptaci na omezené zdroje potravy a vody (Veloso a Bozinovic 2000b, Novoa *et al.* 2005, Bozinovic *et al.* 2007, Perissinotti *et al.* 2009). Množství srážek je ovšem na obou lokalitách studovaného druhu srovnatelné.

Je otázkou, zda malí jedinci zimbabwské populace byli dospělými a proč by vlastně v oblasti svého výskytu měli mít poikilotermní vlastnosti. Bennett a spol. (1993a) srovnávali zimbabwskou populaci *F. darlingi* s rypošem lysým a tvrdili, že v oblastech výskytu obou druhů jsou podobné klimatické (zejména teplotní) podmínky. Ze srovnání (Obr. 14, 15 v příloze) je vidět, že tomu tak není a že zimbabwská oblast je podstatně chladnější (naopak malawiská populace žije v podmínkách, které jsou lokalitám rypoše lysého teplotně podstatně podobnější a zde žádné tendence k poikilotermii zjištěny nebyly). Co se týká velikosti, je možné, že dříve studovaní jedinci nebyli plně dospělí, i když se jedna samice rozmnožovala. Testování zimbabwští rypoši byli velmi malí (kolem 60g) a jejich termoregulační schopnosti nemusely být ještě dostatečně vyvinuté. Mé výsledky o schopnosti tohoto druhu udržet stálou tělesnou teplotu ukazují, že rypoši *F. darlingi* toho nejsou po poměrně dlouhou dobu schopni. Schopnost termoregulace a udržení si vlastní teploty může být závislá spíše na hmotnosti zvířat než na jejich věku (nebo kombinaci obojího). Jen pro zajímavost jediný rypoš z patnácti mnou testovaných, který nebyl schopen udržet stabilní teplotu byl jeden z nejmenších a také byl nejmladší (Obr. 11 v příloze).

Přestože malý počet mláďat, u kterých byly testovány termoregulační schopnosti a vliv sociální termoregulace, nedovoluje vyvozovat přesvědčivé závěry, ve výsledcích jsou vidět jisté trendy, které stojí za to zde zmínit. Důvodem malého počtu je vysoká mortalita mláďat narozených v chovech (i těch, na kterých nebyly prováděny experimenty). Vysoká mortalita mláďat zejména u čerstvě založených rodin rypošů (a

tedy „nezkušených“ rodičů) není nikterak výjimečná (H. Burda osobní sdělení, vlastní pozorování na jiných druzích, Scharff *et al.* 1999).

Ze záznamu úrovně metabolismu (Obr. 4) je možné soudit, že začátek vývoje termoregulačních schopností je mezi 16. a 31. dnem věku, kdy mláďata dosahují hmotnosti kolem 20g. Až od prvního měsíce je za okolní teploty 20°C spotřeba kyslíku mláďat vyšší než za teploty 30°C. Mláďata tedy již vyrovnávají tepelné ztráty metabolickou produkcí, avšak jejich tělesná teplota je v té době ještě velmi nestabilní (Obr. 5). Produkce tepla pravděpodobně není ještě dostatečná, aby vyrovnala tepelné ztráty v důsledku malé velikosti a nedokonalé izolace těla. Spotřeba kyslíku mláďat *F. darlingi* mladších jednoho měsíce poklesla při teplotě 20°C, rovněž tělesná teplota mláďat poklesla až na hodnotu okolní teploty a mláďata byla letargická. Nejvyšší spotřebu kyslíku při 30°C jsem naměřila u jednoměsíčních mláďat, což je podstatně později oproti mláďatům v jednom týdnu věku u malých savců prekociálního typu (Velošo a Bozinovic 2000a, Riek 2008), dvoutýdenním mláďatům altriciálního typu (Riek 2008) i altriciálním mláďatům podzemních hlodavců, u nichž je nejvyšší úroveň metabolismu mezi 10. a 15. dnem (Zenuto *et al.* 2002, Cutrera *et al.* 2003). Stabilní tělesnou teplotu mláďata mnou studovaného druhu udržují až od třetího měsíce věku, kdy váží kolem 40g. U jediného podzemního hlodavce, u něž byl vývoj termoregulace studován, tuko-tuka talarského (*Ctenomys talarum*), který je však soliterní, se mláďata podstatně rychleji osamostatňují. Od druhého týdne se začínají živit pevnou stravou a ve 30 dnech, kdy jsou odstavována, mají již mláďata tělesnou teplotu stejnou jako dospělí (Zenuto *et al.* 2002).

Přítomnost samice (resp. dalšího dospělého jedince) je významná pro termoregulaci a snížení energetických nároků altriciálních mláďat (Newkirk *et al.* 1998, Cutrera *et al.* 2003, Schradin a Pillay 2004, Luis *et al.* 2004). Podobně, mé výsledky naznačují, že přítomnost dospělce je velmi významná pro snížení energetických nároků mláďat rypoše *F. darlingi* od začátku vývoje jejich termoregulačních schopností (Obr. 6). Za nízké okolní teploty se spotřeba kyslíku mláďat starších jednoho měsíce dokonce několikanásobně snížila, pokud byla s oběma rodiči nebo od tří měsíců i s jedním rodičem. Přítomnost jednoho respektive obou rodičů měla stejný význam i pro udržení vyšší tělesné teploty mláďat až do třetího měsíce věku (Obr. 7). Větší počet mláďat neměl vliv na snížení jejich energetické spotřeby a udržení vyšší tělesné teploty, což bylo prokázáno i u jiných mláďat (Sokoloff a Blumberg 2001). U rypošů *F. darlingi* a asi i ostatních sociálních rypošů je tedy zajímavá situace při založení nové kolonie, kdy

o první mláďata pečují pouze rodiče. Je pravděpodobné, že rodiče musí pečovat o mláďata intenzivněji, jako je tomu např. u samic křečka Alstonova, jestliže o mláďata pečují bez samce (Luis *et al.* 2004). Na druhou stranu rodiče musí věnovat spoustu času rozšiřování podzemního systému a zajišťování potravy, takže je velmi pravděpodobné, že se mláďata často ocitají v hnízdě pouze s jedním rodičem nebo dokonce samotná. Nicméně díky teplotní stabilitě podzemního prostředí (Burda *et al.* 2007) to pro ně nemusí být fatální.

Pomalý vývoj a neschopnost vlastní termoregulace mláďat po dlouhou dobu může souviset s adaptacemi na snižování energetických nároků života a reprodukce v náročném podzemním ekotopu. Narozdíl od prekociálních mláďat, která jsou hned po porodu schopna samostatně termoregulovat, převážně díky netřesové termogenezi, altriciální mláďata jsou pravděpodobně odkázána na využívání energie od matky z více zdrojů, nejen jako energii chemickou v podobě výživy, ale i v podobě tepla získaného při zahřívání. Jsou-li mláďata zahřívána dospělými a tedy nejsou-li nucena k vlastní produkci tepla, mohou disponovat větším množstvím energie pro vlastní růst (Newkirk *et al.* 1998, Kauffman *et al.* 2003, Schradin a Pillay 2004, Scantlebury *et al.* 2006b, Tauson *et al.* 2006).

ZÁVĚR

Dospělí jedinci malawiské populace rypoše *F. darlingi* nejeví tendenci k poikilotermii. Rozdíl oproti studované populaci ze Zimbabwe je pravděpodobně způsoben malou velikostí testovaných zimbabwských jedinců, neboť malá zvířata mohou mít problém s udržení stabilní tělesné teploty. Tendence k poikilotermii je spíše artefaktem, neboť ani ekologická data neukazují na podmínky srovnatelné s biotopy poikilotermního rypoše lysého. U mnou studovaného rypoše je přítomnost dospělého jedince pravděpodobně velmi důležitá pro udržení tělesné teploty a snížení energetických nákladů termoregulace mláďat.

LITERATURA

- ALBERTS JR (1978) Huddling by rat pups: group behavioural mechanisms of temperature regulation and energy conservation. *J Comp Physiol Psychol* 92(2): 231-245
- ANTINUCHI CD, BUSCH C (2001) Reproductive energetics and thermoregulatory status of nestlings in pampas mice *Akodon azarae* (Rodentia: Sigmodontinae). *Physiol Biochem Zool* 74(3): 319-324
- BAZIN RC, MACARTHUR RA (1992) Thermal benefits of huddling in the muskrat (*Ondatra zibethicus*) *J Mammal* 73(3): 559-564
- BENNETT NC, FAULKES CG (2000) African mole-rats: Ecology and eusociality. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom
- BENNETT NC, CLARKE BC, JARVIS JUM (1992) A comparison of metabolic acclimation in two species of social mole-rats (Rodentia, Bathyergidae) in southern Africa. *J Arid Environ* 22: 189-198
- BENNETT NC, COTTERRILL FPD, SPINKS AC (1996) Thermoregulation in two populations 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 NC, JARVIS JUM, COTTERRILL FPD (1993a) Poikilothermic traits and thermoregulation in the Afrotropical social subterranean Mashona mole-rats (*Cryptomys hottentotus darlingi*) (Rodentia: Bathyergidae). *J Zool Lond* 179-186
- BENNETT NC, TAYLOR PJ, AGUILAR GH (1993b) Thermoregulation and metabolic acclimation in the Natal mole-rat (*Cryptomys hottentotus natalensis*) (Rodentia: Bathyergidae). *Z Säugetierkunde* 58: 362-367
- BENNETT NC, AGUILAR GH, JARVIS JUM, FAULKES CG (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
- BERGMANN C (1847) Über die Verhältnisse der Wärmekonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 1: 595-708
- BLACKBURN TM, GASTON KJ, LODER N (1999) Geographic gradients in body size, a clarification of Bergmann's rule. *Divers Distrib* 5: 165-174
- BOZINOVIC F, CARTER MJ, EBENSPERGER LA (2005) A test of the thermal-stress and the cost-of-burrowing hypotheses among populations of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus*. *Comp Biochem Physiol A* 140: 329-336
- BOZINOVIC F, MUÑOZ JLP, CRUZ-NETO AP (2007) Intraspecific variability in the basal metabolic rate: Testing the food habits hypothesis. *Physiol Biochem Zool* 80(4): 452-460
- BRADLEY SR, DEAVERS DR (1980) A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals. *Comp Biochem Physiol A* 65(4): 465-476

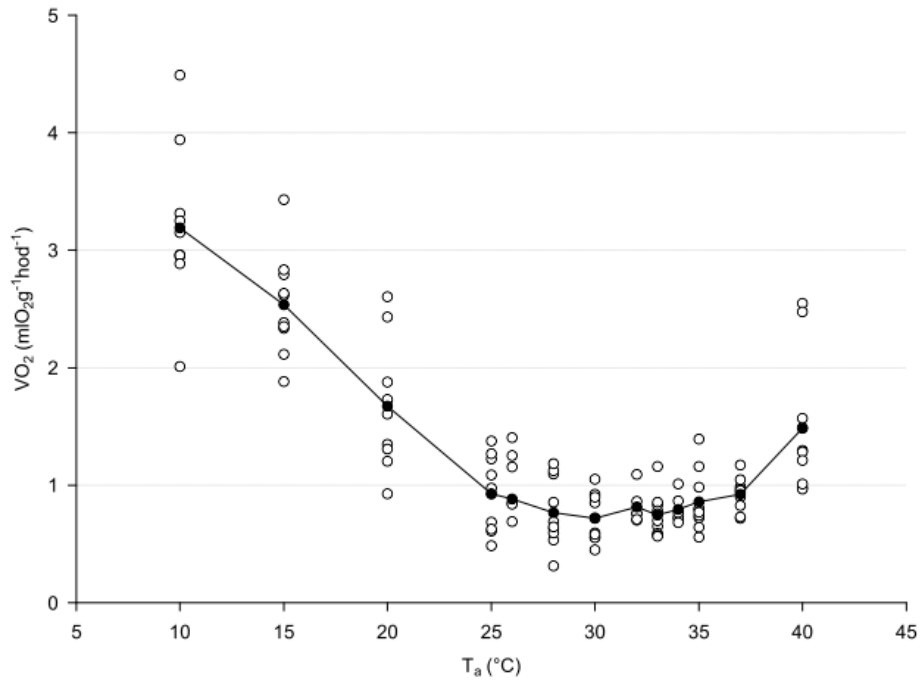
- BROEKMAN M, BENNETT NC, JACKSON CR, SCANTLEBURY M (2006) Mole-rats from higher altitudes have greater thermoregulatory capabilities. *Physiol Behav* 89: 750-754
- BUFFENSTEIN R (2000) Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats. In: Lacey E, Patton JL, Cameron GN (eds), *Life underground: The biology of subterranean rodents*. Univ Chicago Press, Chicago, pp 62-110
- BUFFENSTEIN R, YAHAV S (1991) Is the naked mole-rat *Heterocephalus glaber* an endothermic yet poikilothermic mammal? *J therm Biol* 16(4): 227-232
- BUFFENSTEIN R, URISON NT, WOODLEY R, VAN DER WESTHUIZEN LA, JARVIS JUM (1996) Temperature changes during pregnancy in the subterranean naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*); the role of altered body composition and basking behaviour. *Mammalia* 60(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, pp 21-33
- CONTRERAS LC, MCNAB BK (1990) Thermoregulation and energetics in subterranean mammals. In: Nevo E, Reig OA (eds), *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Alan R. Liss, New York, pp 231-250
- CUTRERA AP, ANTINUCHI CD, BUSCH C (2003) Thermoregulatory development in pups of the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Physiol Behav* 79: 321-330
- DEPOCAS F, HART JS (1957) Use of the Pauling oxygen analyser for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit systems and in a short-lag, closed-circuit apparatus. *J Appl Physiol* 10: 388-392
- DERRICKSON EM (1992) Comparative reproductive strategies of altricial and precocial eutherian mammals. *Funct Ecol* 6: 57-65
- DU TOIT JT, JARVIS JUM, LOUW GN (1985) Nutrition and burrowing energetics of the Cape mole-rat *Georychus capensis*. *Oecologia* 66: 81-87
- GEISER F, DRURY RL (2003) Radiant heat affects thermoregulation and energy expenditure during rewarming from torpor. *J Comp Physiol B* 173: 55-60
- GILBERT C, ROBERTSON G, LE MAHO Y, NAITO Y, ANCEL A (2006) Huddling behavior in emperor penguins: Dynamics of huddling. *Physiol Behav* 88: 479-488
- GILBERT C, BLANC S, GIROUD S, TRABALON M, LE MAHO Y, PERRET M, ANCEL A (2007) Role of huddling on energetics of growth in a newborn altricial mammal. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 293: R867-876
- HAIM A, FAIRALL N (1986) Physiological adaptation to the subterranean environment by the mole rat *Cryptomys hottentotus*. *Cimbebasia* A8(6): 49-53
- HAYSSEN V, LACY R (1985) Basal metabolic rates in mammals: Taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comp Biochem Physiol A* 81: 741-754
- HILL RW (1992) The altricial/precocial contrast in the thermal relation and energetics of small mammals. In: Tomasi TE, Horton TH (eds), *Mammalian Energetics*. Cornell University Press, New York, pp 122-159

- JARVIS JUM (1978) Energetics of survival in *Heterocephalus glaber* (Rüppell), the naked mole-rat (Rodentia: Bathyergidae). *Bulletin Carnegie Museum of Natural History* 6: 81-87
- JARVIS JUM (2004) African mole-rats (Bathyergidae). In: Kleiman DG, Geist V, Hutchins M, McDade MC (eds), *Mammals V*. Vol. 16 of Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 16: 339-350.
- KAUFFMAN AS, PAUL MJ, BUTLER MP, ZUCKER I (2003) Huddling, locomotor, and nest-building behaviors of furred and furless Siberian hamsters. *Physiol Behav* 79: 247-256
- KLEIBER M (1961) *The Fire of Live*. Wiley J, New York
- KOCK D, INGRAM CM, FRABOTTA LJ, HONEYCUTT RL, BURDA H (2006) On the nomenclature of Bathyergidae and *Fukomys* n. gen. (Mammalia: Rodentia). *Zootaxa* 1142: 51-55
- KOTZE J, BENNETT NC, SCANTLEBURY M (2008) The energetics of huddling in two species of mole-rat (Rodentia: Bathyergidae). *Physiol Behav* 93: 215-221
- KÜNKELE J, TRILLMICH F (1997) Are precocial young cheaper? Lactation energetics in the guinea pig. *Physiol Zool* 70(5): 589-596
- LOVEGROVE BG (1986a) Thermoregulation of the subterranean rodent genus *Bathyergus* (Bathyergidae). *S Afr J Zool* 21: 283-288
- LOVEGROVE BG (1986b) The metabolism of social subterranean rodents: adaptation to aridity. *Oecologia* 69: 551-555
- LOVEGROVE BG (1987) Thermoregulation in the subterranean rodent *Georychus capensis* (Rodentia: Bathyergidae). *Physiol Zool* 60(1): 174-180
- LOVEGROVE BG (1989) The cost of burrowing by the social mole rats (Bathyergidae) *Cryptomys damarensis* and *Heterocephalus glaber*: The role of soil moisture. *Physiol Zool* 62(2): 449-469
- LUIS J, CERVANTES FA, MARTÍNEZ M, CARDENAS R, DELGADO J, CARMONA A (2004) Male influence on maternal behavior and offspring of captive volcano mice (*Neotomodon alstoni*) from Mexico. *J Mammal* 85(2): 268-272
- LUNA F, ANTINUCHI CD (2007) Energetics and thermoregulation during digging in the rodent tuco-tuco (*Ctenomys talarum*). *Comp Biochem Physiol A* 146: 559-564
- MARHOLD S, NAGEL A (1995) The energetics of the common mole rat *Cryptomys*, a subterranean eusocial rodent from Zambia. *J Comp Physiol* 164: 636-645
- MATHIAS ML, KLUNDER M, SANTOS SM (2003) Metabolism and thermoregulation in the Cabrera vole (Rodentia: *Microtus cabreræ*). *Comp Biochem Physiol A* 136: 441-446
- MCNAB BK (1966) The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence. *Ecology* 47: 712-733
- MCNAB BK (1979) The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology* 60(5): 1010-1021
- MCNAB BK (1980) On estimatin thermal conductance in endotherms. *Physiol Zool* 53: 145-156
- MCNAB BK (2006) The energetics of reproduction in endotherms and its implication for their conservation. *Integr Comp Biol* 1-10

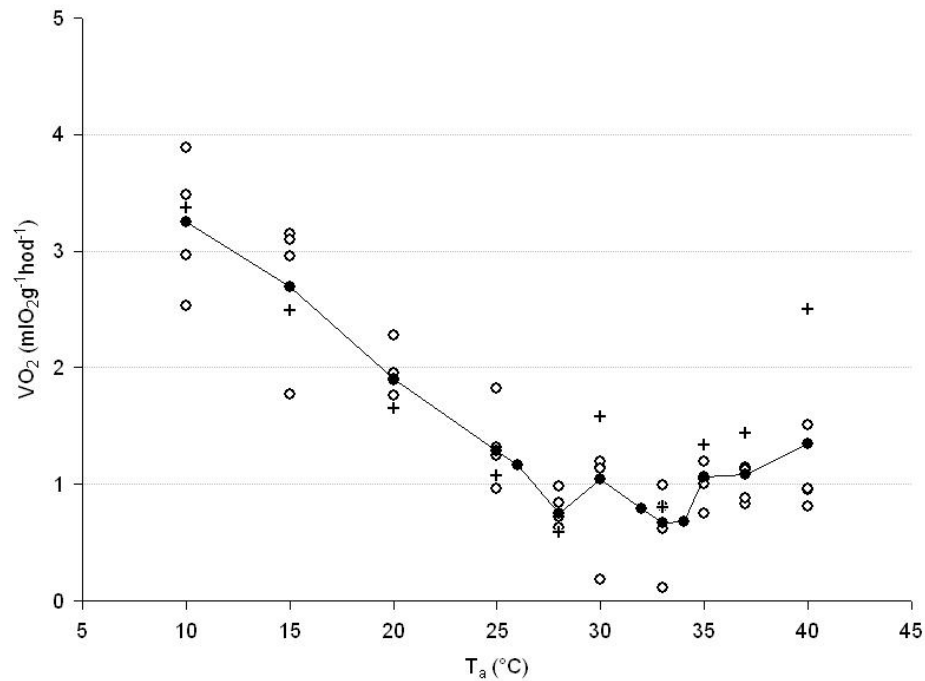
- MEDINA AI, MARTÍ DA, BIDAU CJ (2007) Subterranean rodents of the genus *Ctenomys* (Caviomorpha, Ctenomyidae) follow the converse to Bergmann's rule. *J Biogeogr* 34: 1439-1454
- NEVO E (1979) Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annu Rev Ecol Syst* 10: 269-308
- NEVO E (1999) Mosaic evolution of subterranean mammals: Regression, progression and global convergence. Oxford Univ Press, New York, pp 413
- NEWKIRK KD, CHEUNG BLW, SCRIBNER SJ, WYNNE-EDWARDS KE (1998) Earlier thermoregulation and consequences for pup growth in the Siberian versus Dzungarian hamster (*Phodopus*). *Physiol Behav* 63(3): 435-443
- NOVOA FF, RIVERA-HUTINEL A, ROSENMANN M, SABAT P (2005) Intraspecific differences in metabolic rate of *Chroeomys olivaceus* (Rodentia: Muridae): effect of thermal acclimation in arid and mesic habitats. *Rev Chil Hist Nat* 78: 207-214
- PATZENHAUEROVÁ H, BRYJA J, R. ŠUMBERA. Kinship structure and mating system in a solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat. *Behav Ecol Sociobiol (v tisku)*
- PERISSINOTTI PP, ANTENUCCI D, ZENUTO R, LUNA F (2009) Effect of diet quality and soil hardness on metabolic rate in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Comp Biochem Physiol A* 154: 298-307
- PUTAALA A, HOHTOLA E, HISSA R (1995) The effect of group size on metabolism in huddling grey partridge (*Perdix perdix*). *Comp Biochem Physiol B* 111: 243-247
- REZENDE EL, BOZINOVIC F, GARLAND T (2004) Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents. *Evolution* 58(6): 1361-1374
- RIEK A (2008) Relationship between milk energy intake and growth rate in suckling mammalian young at peak lactation: an updated meta-analysis. *J Zool* 274: 160-170
- SCANTLEBURY M, SPEAKMAN JR, BENNETT NC (2006a) The energy costs of sexual dimorphism in mole-rats are morphological not behavioural. *Proc R Soc B* 273: 57-63
- SCANTLEBURY M, BENNETT NC, SPEAKMAN JR, PILLAY N, SCHRADIN C (2006b) Huddling in groups leads to daily energy savings in free-living African Four-Striped Grass Mice, *Rhabdomys pumilio*. *Funct Ecol* 20: 166-173
- SCANTLEBURY M, SPEAKMAN JR, OOSTHUIZEN MK, ROPER TJ, BENNETT NC (2006c) Energetics reveals physiologically distinct castes in a eusocial mammal. *Nature* 440(7085): 795-797
- SEDLÁČEK F (2007) New Data on Metabolic Parameters in Subterranean Rodents. In: Begall S., Burda H., Schleich C.E. (eds), *Subterranean Rodents: News from underground*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp 35-47
- SCHARFF S, BEGALL S, GRÜTJEN O, BURDA H (1999) Reproductive characteristics and growth of Zambian giant mole-rats, *Cryptomys mechowii* (Rodentia: Bathyergidae). *Mammalia* 63(2): 317-230
- SCHRADIN C, PILLAY N (2004) The influence of the father on offspring development in the striped mouse. *Behav Ecol* 16(2): 450-455

- SOKOLOFF G, BLUMBERG MS (2001) Competition and cooperation among huddling infant rats. *Dev Psychobiol* 39: 64-75
- ŠUMBERA R, ZELOVÁ J, KUNC P, KNÍŽKOVÁ I, BURDA H (2007) Patterns of surface temperatures in two mole-rats (Bathyergidae) with different social systems as revealed by IR-thermography. *Physiol Behav* 92(3): 526-532
- TAUSON AH, CHWALIBOG A, TYGESEN MP (2006) Late development of homoeothermy in mink (*Mustela vison*) kits – a strategy for maximum survival rate. *J Anim Physiol An N* 90: 38-45
- TEN HWANG Y, LARIVIERE S, MESSIER F (2007) Energetic consequence and ecological significance of heterothermy and social thermoregulation in striped skunks (*Mephitis mephitis*). *Physiol Biochem Zool* 80(1): 138-145
- VELOSO C, BOZINOVIC F (2000a) Effect of food quality on the energetics of reproduction in a precocial rodent, *Octodon degus*. *J Mammal* 81(4): 971-978
- VELOSO C, BOZINOVIC F (2000b) Interplay between acclimation time and diet quality on basal metabolic rate in females of degus *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). In: Gorman ML (eds), Short communications. *J Zool Lond* 252: 531-533
- WEIR BJ (1974) Reproductive characteristics of hystrichomorph rodents. In: Rowlands IW, Weir BJ (eds), The biology of hystrichomorph rodents. *Sym Zool S* 34: 265-301
- WILLMER P, STONE G, JOHNSTON I (2005a) Metabolism and energy supply. In: Environmental physiology of animals. Blackwell publishing UK, pp 112-140
- WILLMER P, STONE G, JOHNSTON I (2005b) Temperature and its effects. In: Environmental physiology of animals. Blackwell publishing UK, pp 175-222
- WITHERS PC, JARVIS JUM (1980) The effect of huddling on thermoregulation and oxygen consumption for the naked mole-rat. *Comp Biochem Physiol A* 66: 215-219
- WOODEN KM, WALSBURG GE (2002) Effect of environmental temperature on body temperature and metabolic heatproduction in a heterothermic rodent, *Spermophilus tereticaudus*. *J Exp Biol* 205: 2099-2105
- YAHAV S, BUFFENSTEIN R (1991) Huddling Behavioral Facilitates Homeothermy in the Naked Mole Rat *Heterocephalus glaber*. *Physiol Zool* 64(3): 87-884
- ZELOVÁ J, ŠUMBERA R, OKROUHLÍK J (2010) Cost of digging is not determined by different soil quality in two subterranean rodents. *Physiol Behav (v tisku)*
- ZELOVÁ J, ŠUMBERA R, SEDLÁČEK F, BURDA H (2007) Energetics in a solitary subterranean rodent, the siver mole-rat, *Heliophobius argenteocinereus*, and allometry of RMR in African mole-rats (Bathyergidae). *Comp Biochem Physiol A* 147: 412-419
- ZENUTO RR, ANTINUCHI CD, BUSCH C (2002) Bioenergetics of reproduction and pup development in a subterranean rodent (*Ctenomys talarum*). *Physiol Biochem Zool* 7(5): 469-478

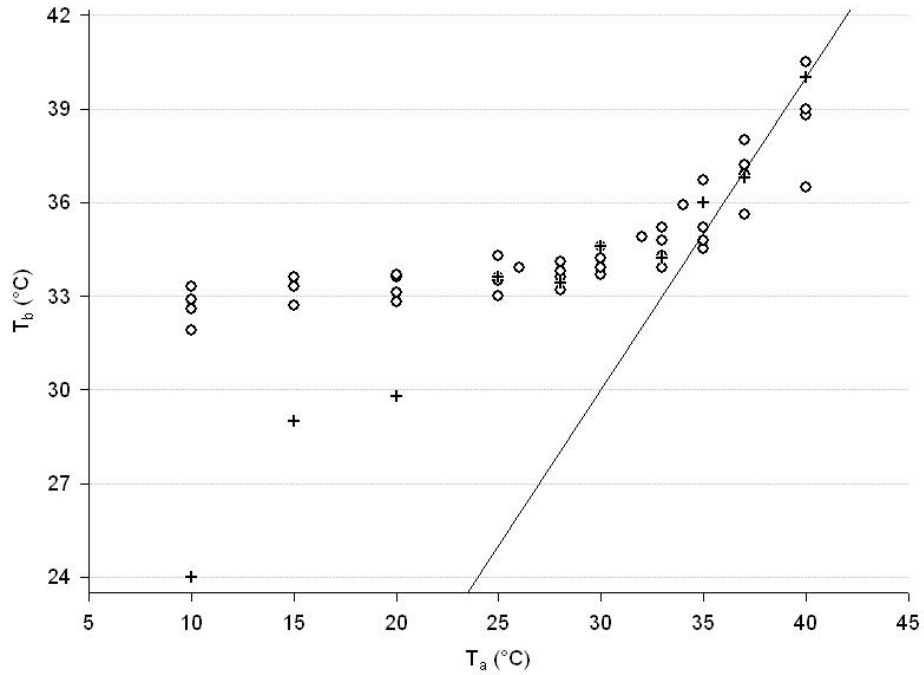
PŘÍLOHY



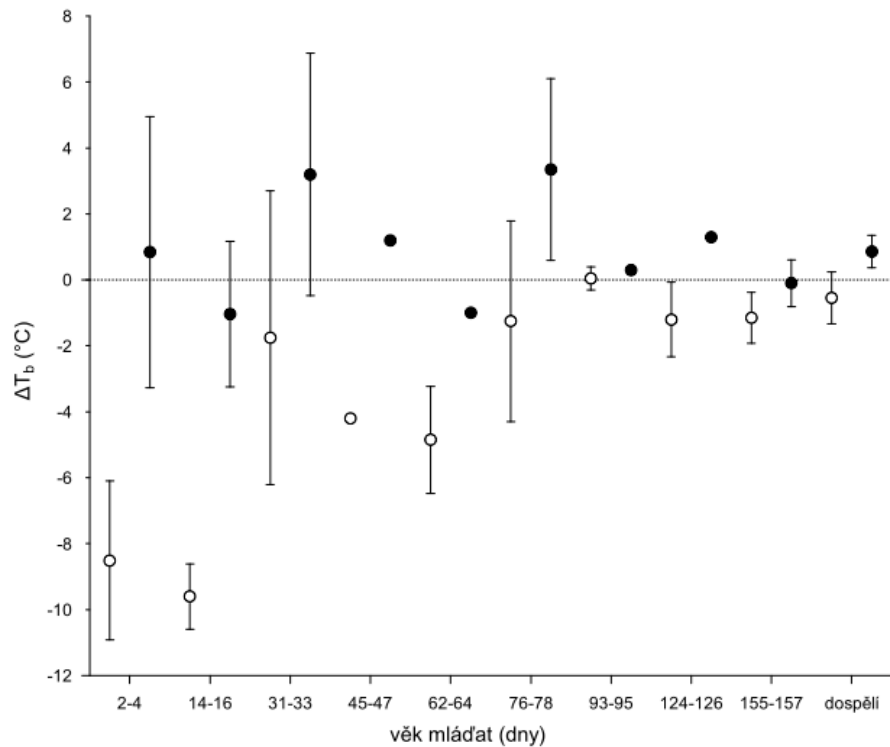
Obr. 9: Termoneutrální zóna *F. darlingi* z Malawi. Spotřeba kyslíku VO₂ (mlO₂g⁻¹hod⁻¹) 10 dospělých rypošů (○) v závislosti na teplotě okolí T_a (°C). Průměrné hodnoty spotřeb kyslíku (●) spojené linií neumožňují jednoznačné vymezení termoneutrální zóny.



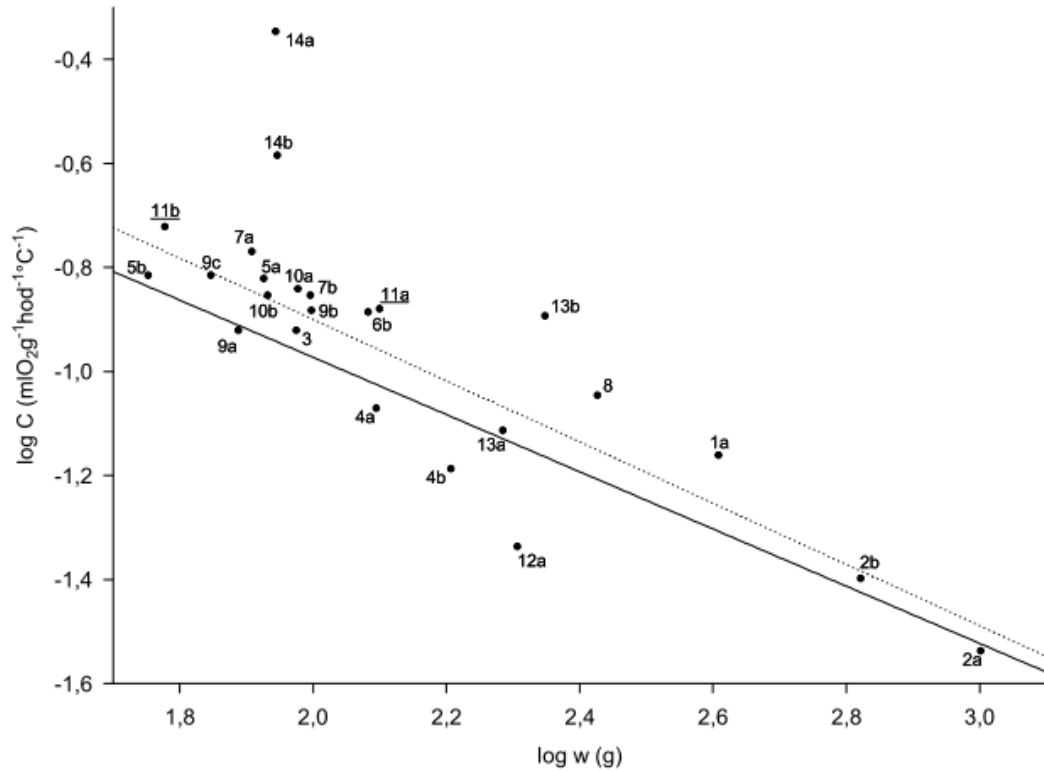
Obr. 10: Spotřeba kyslíku VO₂ (mlO₂g⁻¹hod⁻¹) pěti malých jedinců *F. darlingi* z Malawi ve věku 393 ± 180 (189-592) dní a o hmotnosti 91.6 ± 7.4 (80-99)g v závislosti na teplotě okolí T_a (°C). Průměrné hodnoty spotřeb kyslíku (● spojené linií). Nejmladší rypoš (189 dní, 90g) je označen (+).



Obr. 11: Tělesná teplota (T_b) pěti malých rypošů *F. darlingi* z Malawi ve věku 393 ± 180 (189-592) dní a o hmotnosti 91.6 ± 7.4 (80-99)g v závislosti na teplotě okolí T_a (°C). Nejmladší rypoš (189 dní, 90g) je označen +. Přímka značí $T_b = T_a$.



Obr. 12: Změna tělesné teploty ΔT_b před a po izolaci (°C) mláďat různého věku a dospělců *F. darlingi* z Malawi za dvou okolních teplot 20 (○) a 30°C (●). Počet měření je shodný s hodnotami z Obr. 4.

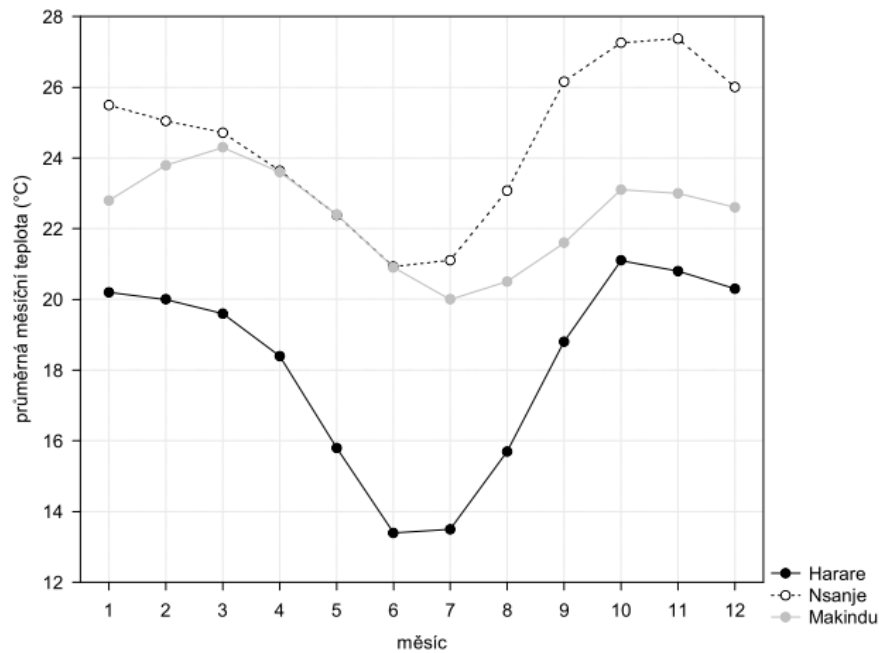


Obr. 13: Závislost konduktance ($\log C$) na hmotnosti rypošů ($\log w$). Plná čára představuje logaritmus rovnice predikce C pro podzemní hlodavce $C=1.34w^{-0.55}$ (Contreras a McNab 1990). Přerušovaná čára je proložení všech bodů vyjma bodů 14a, 14b (*Heterocephalus glaber*) logaritmem rovnice $RMR=1.89w^{-0.589}$ ($\log C=0.28-0.59\log w$, $F_{(1,20)}=74.25$, $p<0.0001$, $r^2=0.788$). *Fukomys darlingi* populace z Malawi je označena **11a**, populace ze Zimbabwe **11b**. Hodnoty C a w v grafu viz Tab. 2 v příloze.

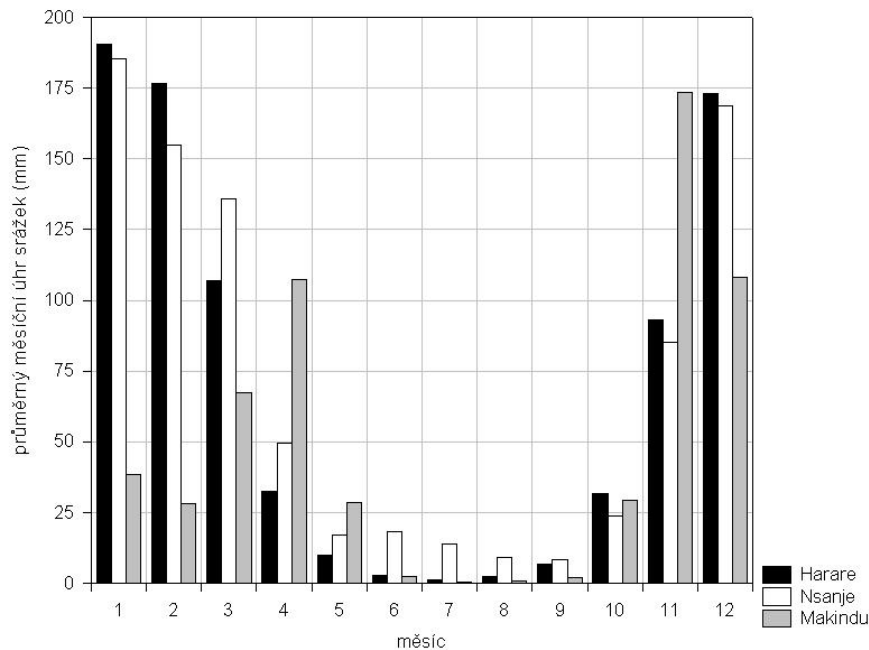
Tab. 2: Hmotnost (w), tělesná teplota (T_b), úroveň klidového metabolismu (RMR), konduktance (C), predikce RMR a C a rozmezí zóny termoneutrality (TNZ) studovaných populací rypošů z různých lokalit a různého sociálního uspořádání. *doba mezi odchytom a měřením, 0= měření bezprostředně po odchytu, ?= autoři neuvádí, v závorce okolní teplota, při které byli rypoší chováni případně zda byli chyceni v období sucha či dešťů

zn.	druh (pohlaví, počet zvířat)	lokality	délka aklimatizace na lab. podmínky*	w (g)	T _b (°C)	RMR (mlO ₂ ·g ⁻¹ ·hod ⁻¹)	RMR (mlO ₂ ·hod ⁻¹)	TNZ (°C)	% ^a	% ^b	% ^c	C (mlO ₂ ·g ⁻¹ ·hod ⁻¹ ·°C ⁻¹)	% ^d	sociální uspořádání	zdroj
1a	<i>Bathyergus janetta</i> (3)	Namibie, Oranjemund	2 měsíce (23°C)	406	34.7	0.54	219.24	27.5-33.2	71	79	99	0.069	140	solitérní	Lovegrove 1986a
1b	<i>Bathyergus janetta</i> (♂, 6)	JAR	0	423		0.557	235.61		74	83	103			solitérní	Scantlebury <i>et al.</i> 2006a
1c	<i>Bathyergus janetta</i> (♀, 8)	JAR	0	291		0.681	198.17		82	89	112			solitérní	Scantlebury <i>et al.</i> 2006a
2a	<i>Bathyergus suillus</i> (1)	JAR, záp. pobřeží	2 měsíce (23°C)	1004	34.8	0.32	321.28	25-31	53	63	78	0.029	97	solitérní	Lovegrove 1986a
2b	<i>Bathyergus suillus</i> (4)	JAR, záp. pobřeží	2 měsíce (23°C)	664	35.3	0.48	318.72	25-31	71	83	103	0.04	106	solitérní	Lovegrove 1986a
3	<i>Fukomys bocagei</i> (4)	Angola	2 měsíce (26°C)	94.4	33.7	0.74	69.86	31.5-32.5	67	67	84	0.12	109	sociální	Bennett <i>et al.</i> 1994
4a	<i>Fukomys damarensis</i> (7)	JAR, Namibie	4-6 let	124.5	35.2	0.57	70.97	27-31	56	57	71	0.085	90	sociální	Lovegrove 1986b
4b	<i>Fukomys damarensis</i> (12)	Namibie, Dardabis	2 týdny	161	35.1	0.66	106.26	28-31	69	71	89	0.065	79	sociální	Bennett <i>et al.</i> 1992
4c	<i>Fukomys damarensis</i> (12)	Namibie, Dardabis	2.5 měsíce (26°C)	161		0.69	111.09		72	74	93			sociální	Bennett <i>et al.</i> 1992
4d	<i>Fukomys damarensis</i> (hlavní ♀, 6)	JAR	0 (období sucha)	125		0.79	98.75		77	78	99			sociální	Scantlebury <i>et al.</i> 2006c
4e	<i>Fukomys damarensis</i> nepracující kasta (14)	JAR	0 (období sucha)	132.5		0.85	112.63		84	86	108			sociální	Scantlebury <i>et al.</i> 2006c
4f	<i>Fukomys damarensis</i> nepracující kasta (13)	JAR	0 (období dešťů)	138		0.87	120.06		87	89	112			sociální	Scantlebury <i>et al.</i> 2006c
4g	<i>Fukomys damarensis</i> (hlavní ♀, 6)	JAR	0 (období dešťů)	108.5		0.908	98.52		86	86	108			sociální	Scantlebury <i>et al.</i> 2006c
4h	<i>Fukomys damarensis</i> pracující kasta (18)	JAR	0 (období dešťů)	93		0.946	87.98		92	93	117			sociální	Scantlebury <i>et al.</i> 2006c
4i	<i>Fukomys damarensis</i> pracující kasta (21)	JAR	0 (období sucha)	78.5		1.146	89.96		100	98	123			sociální	Scantlebury <i>et al.</i> 2006c
5a	<i>Cryptomys hottentotus mahali</i> (6)	JAR, 3200 mnm	3 týdny (25°C)	84.5	35.6	1.19	100.56	28-36	105	104	131	0.151	129		Broekman <i>et al.</i> 2006
5b	<i>Cryptomys hottentotus mahali</i> (12)	JAR, 1600 mnm	3 týdny (25°C)	56.6	35.2	1.23	69.62	30-36	99	94	119	0.153	105		Broekman <i>et al.</i> 2006
6a	<i>Cryptomys natalensis</i> (7)	JAR	2 měsíce (26°C)	121		0.8	96.80		78	79	99			semi-sociální	Bennett <i>et al.</i> 1993b
6b	<i>Cryptomys natalensis</i> (7)	JAR	0	121	33.4	1.03	124.63	30-31.5	100	101	127	0.13	136	semi-sociální	Bennett <i>et al.</i> 1993b
7a	<i>Cryptomys nimrodi</i> (6)	Zimbabwe, 1330 mnm	? (26°C)	81	34.4	0.83	67.23	31-32	73	71	90	0.17	142	sociální	Bennett <i>et al.</i> 1996
7b	<i>Cryptomys nimrodi</i> (6)	Zimbabwe, 457 mnm	? (26°C)	99	34	0.95	94.05	28-30	88	87	110	0.14	131	sociální	Bennett <i>et al.</i> 1996
8	<i>Fukomys mechowii</i> (6)	Zambie	2 měsíce (26°C)	267	34	0.6	160.20	29-30	71	77	96	0.09	145	sociální	Bennett <i>et al.</i> 1994
9a	<i>Fukomys anselli</i> (7)	Zambie	2 měsíce (26°C)	77.3	33.8	0.63	48.70	28-32	55	53	67	0.12	98	sociální	Bennett <i>et al.</i> 1994
9b	<i>Fukomys anselli</i> (♂, 4)	Zambie	8-10 let (23°C)	99.4	36	0.68	67.59	32.5	63	63	79	0.131	123	sociální	Marhold a Nagel 1995
9c	<i>Fukomys anselli</i> (♀, 6)	Zambie	8-10 let (23°C)	70.3	36.2	0.82	57.65	32.5	69	67	85	0.153	118	sociální	Marhold a Nagel 1995
10a	<i>Cryptomys hottentotus</i> (7)	JAR	3 týdny (22-25°C)	95	35.8	0.681	64.70	30-32	62	62	78	0.144	132	sociální	Haim a Fairall 1986
10b	<i>Cryptomys hottentotus hottentotus</i> (12)	JAR, Springbok	3 měsíce (26°C)	85.5		0.92	78.66		82	81	102			sociální	Bennett <i>et al.</i> 1992
10c	<i>Cryptomys hottentotus hottentotus</i> (12)	JAR, Springbok	3 týdny	85.5	34.4	1.38	117.99	27-30	123	121	153	0.14	121	sociální	Bennett <i>et al.</i> 1992
11a	<i>Fukomys darlingi</i> (10)	Malawi, Nsanje	nar. v zajetí (25°C)	143	33	0.76	108.68	27-34	77	79	99	0.13	137	sociální	tato práce
11b	<i>Fukomys darlingi</i> (7)	Zimbabwe, Goromonzi	? (26°C)	60	33.3	0.98	58.80	28-31.5	80	76	97	0.19	135	sociální	Bennett <i>et al.</i> 1993a
12a	<i>Georchus capensis</i> (8)	JAR, Stolová hora	2 roky (23°C)	192.6	36.4	0.59	113.63	26.3-34	64	68	85	0.046	62	solitérní	Lovegrove 1987
12b	<i>Georchus capensis</i> (♀, 11)	JAR	0	127		0.842	106.93	26.3-34	83	84	106			solitérní	Scantlebury <i>et al.</i> 2006a
12c	<i>Georchus capensis</i> (♂, 6)	JAR	0	137		1.069	146.45	26.3-34	107	109	138			solitérní	Scantlebury <i>et al.</i> 2006a
13a	<i>Heliophobius argenteocinereus</i> (8)	Malawi	3 roky (25°C)	223	33.6	0.68	151.64	25-33	77	82	102	0.077	112	solitérní	Zelová <i>et al.</i> 2007
13b	<i>Heliophobius argenteocinereus</i> (2)	Keňa, Kapeti planina	? (24°C)	88.5	35.1	0.87	77.00	28-33	78	77	97	0.128	112	solitérní	McNab 1966
14a	<i>Heterocephalus glaber</i> (14)	Keňa, Isiolo, M. Andei	? (24°C)	39.2	32.3	0.55	21.56	31-37	40	37	47	0.45	253	sociální	McNab 1966
14b	<i>Heterocephalus glaber</i> (15)	Keňa, Mlito Andei	? (přiroz. podmín.)	40	34	0.62	24.80	34	46	42	54	0.26	148	sociální	Withers a Jarvis 1980
14c	<i>Heterocephalus glaber</i> (7)	severní Keňa	nar. v zajetí (30°C)	42.8	31-34	1	42.80	31-34	75	70	88			sociální	Buffenstein a Yahav 1991

%^a predikovaného RMR podle rovnice pro savce $RMR=3.42w^{0.25}$ (Kleiber 1961), %^b predikovaného RMR podle rovnice pro hlodavce $RMR=4.98w^{0.331}$ (Hayssen a Lacy 1985), %^c predikovaného RMR podle rovnice pro podzemní hlodavce $RMR=3.79w^{0.322}$ (Lovegrove 1986b), %^d predikované C podle rovnice pro podzemní hlodavce $C=1.34w^{0.55}$ (Contreras a McNab 1990)



Obr. 14: Celoroční průběh teplot v Harare (17°50'J, 31°3'V, 1489 m n. m., Zimbabwe, 1890-1989), v Nsanje (16°55'J, 35°16'V, 53 m n. m., Malawi, 1983-2004) a v Mankidu pro rypoše lysého (2°14'J, 37°49'V, 993 m n. m., Keňa, 1961-70).



Obr. 15: Průměrné měsíční srážky v Harare (17°50'J, 31°3'V, 1489 m n. m., Zimbabwe, 1949-84), v Nsanje (16°55'J, 35°16'V, 53 m n. m., Malawi, 1898-1988) a v Mankidu pro rypoše lysého (2°14'J, 37°49'V, 993 m n. m., Keňa, 1904-88).

zdroj:

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

<http://www.gaisma.com/en/location/nsanje.html>