

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA



Bakalářská práce

**Srovnání explorační aktivity dvou druhů podzemních hlodavců
s odlišným sociálním systémem**

Daniela Suchanová

Vedoucí práce: Mgr. Vladimír Mazoch

České Budějovice 2011

Suchanová D., 2011: Srovnání explorační aktivity dvou druhů podzemních hlodavců s odlišným sociálním systémem. [Comparison of exploration activity between subterranean rodents with different social system. Bc. Thesis, in Czech] 35 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

The aim of this study was to uncover the exploration behaviour and the process of spatial mapping of the environment in subterranean African mole-rats with different social system. For these, social giant mole-rat (*Fukomys mechowii*) and solitary silver mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*) were tested in an open, square arena in order to reveal how they explore unfamiliar surroundings. Their behaviour was also compared to other subterranean and above-ground species. Thanks to this research we could provide further insight into the issue of exploration in rodents.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 15.12. 2011

.....
Daniela Suchanová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala všem, kteří se podíleli na realizaci tohoto projektu. Svému školiteli za užitečné rady a čas, který mi věnoval. Kláře Šíchové a Martinu Kučerovi za ochotu a pomoc s trackováním dat. A také Radce Peškové za příkladnou péči o pokusná zvířata.

OBSAH

Úvod	1
Metody vhodné pro výzkum orientačního a exploračního chování u laboratorních zvířat	2
Open-field test (OFT)	3
Faktory ovlivňující orientační a explorační chování	4
Ryposoviti (Bathyergidae, Rodentia) a jejich sociální systém	6
Cíle práce	8
Metodika	9
Studované druhy	9
Chovné podmínky	11
Pokusná aréna	11
Proces pozorování	11
Zpracování dat a statistické vyhodnocení	12
Výsledky	14
Observer	14
Trackování	20
Diskuze	25
Literatura	29
Přílohy	34

ÚVOD

Schopnost orientovat se v prostoru je pro život organismů rozhodující v mnoha ohledech. Jako vnitřní uvědomění si okolního prostředí umožňuje přístup k potravě, nalezení partnera či úkrytu, případně migraci přes velké vzdálenosti (Healy 1998). Prostorová orientace může být definována jako změna pozice těla vzhledem k vnějšímu prostředí způsobená posunem nebo rotací těla (Jander 1975). Její efektivní využití je založeno na působení různých typů podnětů v okolí, které si jsou živočichové schopni spojit s určitým směrem, především k hnízdu nebo zdroji potravy. Těmito podněty nemusí být vždy jen standardní vizuální, čichový či sluchový vjem (Rozhok 2008) ale i vnímání magnetického pole (Kimchi & Terkel 2001) a seismických signálů (Kimchi & Terkel 2003). Při konfrontaci s neznámým prostředím vykazují zvířata charakteristické behaviorální rozdíly v reakci na nově vzniklé situace. Těmito behaviorálními změnami se rozumí plachost, agrese a především explorační, která je chápána jako průzkum oblasti a seznámení se s novými objekty ve svém okolním prostředí, které vedou k rozšiřování znalostí (Berlyne 1950; Welker 1957). Explorace je důležitou součástí prostorové navigace a má značný vliv na mnoho aspektů chování všech živočichů. Teprve po důkladné exploraci neznámého prostředí může daný jedinec přejít k vědomé navigaci za daným cílem.

Dosavadní výzkumy týkající se prostorové orientace a navigace se téměř všechny prováděly s druhy žijícími na zemi (Glickman et al. 1964; Hendrie et al. 1996; Yaski & Eilam 2007) a jen malá část se jich věnovala podzemním savcům. Srovnávací testy prováděné v bludištích prokázaly výrazné rozdíly mezi oběma skupinami již při prvním průchodu labyrintem, tedy při exploraci neznámého prostoru. Několik dalších publikovaných výsledků popisuje velice vyvinutý systém chování usnadňující orientaci v komplexních systémech chodeb (Kimchi & Terkel 2001; Antinuchi & Schleich 2003) či efektivní schopnost vyhnout se překážce při hloubení tunelů (Kimchi & Terkel 2003). To nasvědčuje tomu, že i podzemní savci, kteří většinu svého života tráví v poměrně složitých podmínkách podzemního prostředí z hlediska nedostatku standardních smyslových signálů, mají v rámci srovnání s nadzemními hlodavci relativně dobře vyvinuté vnímání prostorové orientace. Také studie zaměřené na paměť a učení naznačují, že v prostředí bez přístupu k standardním smyslovým signálům (světlo, zvukové signály) dosahují podzemní savci lepších výsledků při labyrintových testech než nadzemní druhy (Kimchi & Terkel 2004). Dále se ukazuje, že druhy sociálních rypošů vykazují lepší výsledky v testech učení a paměti než rypoš solitérní (Costanzo et al. 2009). Na druhou stranu může být ale tento rozdíl způsoben především explorační aktivitou, kdy

první explorační průchod labyrintem stanovuje parametry křivky učení a ovlivňuje výsledky statistických testů.

Teorie týkající se principu prostorové orientace byly zpočátku vysvětlovány jen jednoduchými principy, aniž by se přemýšlelo o možnosti existence nějaké vnitřní fyziologické podstaty. Teprve až E.C. Tolman (1948) přišel s teorií kognitivní mapy, jejíž formování je právě přisuzováno procesu explorační; během života si živočichové ukládají do paměti jakési vnitřní obrazy prostředí, ve kterém se pohybují. Ty jim následně usnadňují lépe se zorientovat a efektivněji řešit nastalou situaci. Tolman ve svém experimentu s potkany umístěnými v Morrisově vodním bludišti zjistil, že zvířata během testu používají zkratky. Na základě získaných výsledků usoudil, že si potkani skutečně vytváří a využívají kognitivní mapy prostředí, kde se pohybují nebo plní experimentální úkoly. Tolmanovu hypotézu podpořila až studie O'Keefa a Nadela (1978), kteří upřesnili formování kognitivní mapy v hippocampu.

Průzkum a seznámení se s okolním prostředím za účelem získání informací důležitých pro přežití je jedním z mnoha projevů chování zvířat, kterému se už téměř po staletí věnuje nesčetné množství studií. V mnoha z nich se často setkáváme s potřebou hodnocení a vzájemného srovnávání úrovně aktivity jednotlivých druhů pomocí standardních testů.

Metody vhodné pro výzkum orientačního a exploračního chování u laboratorních zvířat

Pro studium behaviorálních změn chování se v laboratořích používají různé typy labyrintů. Míra projevu exploračního chování je v laboratorních podmínkách závislá nejen na prostorovém uspořádání labyrintu (Gray et al. 2000), ale také na velikosti arény (Eilam 2003). Klasickou metodou používanou pro studium orientačního chování u hlodavců je Morrisovo vodní bludiště (Morris water maze; Morris 1981), kde se testovaní jedinci učí najít skrytou plošinku jako záchranu před vodním prostředím. Tato metoda je vhodná především pro potkany (Angelucci et al. 2002), myši (Frick et al. 2000) a další hlodavce (např. *Apodemus sylvaticus*; Patil et al. 2009), u většiny podzemních hlodavců se nepoužívá. Z počátku byla tato metoda navržena k behaviorálním studiím funkcí mozku, dnes se však nejvíce uplatňuje v oblasti výzkumu farmaceutických prostředků.

Dalším používaným typem jsou radiální bludiště, která jsou spíše vhodnější pro testování prostorového učení než volnou explorační. Často se také využívají např. při testování pohlavních rozdílů (Gaulin & Fitzgerald 1986; Seymoure et al. 1996) a schopnosti používat

magnetický kompas (Kimchi et al. 2004) v prostorové navigaci. Jedná se o centrální kruhovou platformu, ke které je připojeno několik radiálních ramen (eight-arm maze, plus maze, T-maze, Y-maze). Neobvyklou metodou v objasnění prostorového chování je i aktivní a pasivní vyhýbání se místu spojující apetitivní a averzní motivaci (přehled viz Stuchlík 2004).

Pro sledování orientačních a exploračních schopností u podzemních hlodavců se využívají dvě hlavní metody pozorování – labyrint (Olton et al. 1977) a open-field test (Hall 1934). Zatímco komplexní labyrinty, připomínající zvířatům vlastní systém podzemních chodeb (Kimchi & Terkel 2001, 2004; Kimchi et al. 2004, 2005; Antinuchi & Schleich 2003), jsou vhodnější pro testování prostorového učení a paměti, open-field test zdůrazňuje vnitřní reakce zvířete způsobené konfliktem dvou motivací – strach z nového prostředí a zároveň nutkání k exploraci (Dvorkin et al. 2008). Metodu volného prostoru jsem zvolila i pro ověření metodiky a provedení pilotních pokusů k této práci.

Open-field test (OFT)

Ačkoli byla metoda open-field testu v minulosti několikrát kritizována a považována spíše za jednu z mnoha dalších metod zabývajících se emočními reakcemi, než studiem volné explorace (Archer 1973, 1975; Walsh & Cummins 1976), tvoří OFT důležitou součást oboru srovnávací psychologie a stále je vyhledávanou metodou pro studium chování zvířat.

Tato metoda, navržená americkým psychologem Calvinem S. Hallem ve 40. letech 20. století, byla zpočátku určena k pozorování emočního chování u potkanů, kteří po umístění do středu velké kruhové arény vykazovali známky bázlivosti či statečnosti (Hall 1934). Výsledky open-field testů napomáhají k objasnění nejen paměti a prostorových schopností (Kalueff et al. 2006), ale také odhalují jaký vliv má na chování zvířete např. podání léků (Szechtman et al. 1994; Choleris et al. 2001). V současné době se tato metoda hojně využívá k hodnocení explorační aktivity hlodavců (Crusio 2001; Avni et al. 2008) a také ke studiu emocionálních reakcí a chování řady dalších druhů, jako jsou kočky (Marchei et al. 2011), ptáci (Verbeek et al. 1996) nebo ryby (Bell 2005).

Základem open-field testu je otevřená aréna různé velikosti a tvaru (kruhová, čtvercová, obdélníková) bez přítomnosti jakýchkoli objektů (sloupy, tunely, plošiny, atd.). Pozorování je možné provádět v tmavé nebo dostatečně osvětlené aréně. Samotný test spočívá v umístění zvířete do středu arény případně těsné blízkosti stěny, kde je podrobena 2 až 30 min pozorování.

Explorace v otevřené aréně může být považována jako soubor okruhů, které začínají a končí v místě, které testované zvíře navštěvuje nejčastěji a kde tráví většinu času (tzv. „home base“). Stanovení tohoto místa závisí na pachových či vizuálních podnětech a má vliv na celkovou organizaci explorační (Eilam et al. 1989). V případě čtvercové arény je home base obvykle situována do jednoho z rohů, pravděpodobně proto, že se jedná o snadno rozpoznatelné a relativně chráněné místo (Avni et al. 2006; Draai et al. 2001). Na takovém to místě se jedinec projevuje charakteristickým chováním jako je čištění srsti, skákání nebo krčení (Eilam et al. 1989). Při počáteční exploraci je patrný pomalý pohyb a časté zastávky, zatímco u konečné fáze, kdy se zvíře přibližuje k počátečnímu místu, se projevuje zvýšená aktivita a zkracování cesty přes rohy případně střed arény. Přesný průběh exploračního chování během open-field testu podrobněji popsal ve své práci již K. Lorenz (1952).

Test je zaměřen na změny chování pozorovaných zvířat, kdy se u některých jedinců projeví trvalé zvýšení aktivity oproti ostatním, kteří jsou v ohledávání nového prostoru opatrnější. To je dáno především tím, že rozdíly v úrovni aktivity se často odrážejí v neurofyziologických reakcích zvířete na stresové situace (Koolhaas et al. 1999). Tyto neurofyziologické mechanismy jsou spojeny s rozdíly chování v různé souvislosti, jako např. antipredační chování nebo sociální interakce. To vysvětluje fakt, proč někteří více aktivní jedinci jsou během open-field testu smělejší nebo projevují větší míru agresivity vůči jedincům příslušného druhu (Reeder & Kramer 2005).

Rozdíl mezi pozorovanými zvířaty není pouze v celkové aktivitě, ale také v tom, jak se úroveň jejich aktivity liší v průběhu času v rámci jednoho testu. U abnormálně aktivních jedinců dochází k výraznému poklesu aktivity během několika následujících minut po začátku pozorování, zatímco u některých je naopak možné se setkat s pozvolným a časově stálým projevem aktivity (Koolhaas et al. 1999; Campbell et al. 2003). Tyto rozdíly by mohly mít významné dopady na některé aspekty týkající se ekologie druhů, jako například rychlost, kterou zvíře prozkoumává neznámé prostředí, může ovlivnit hledání potravních zdrojů případně včasné zpozorování predátora (Montiglio et al. 2010).

Faktory ovlivňující orientační a explorační chování

Průběh samotné explorační může být narušen různými faktory, které mohou podstatně ovlivnit míru projevu tohoto chování. Již v minulosti byly u hlodavců dokumentovány rozdíly v orientačních a exploračních schopnostech v závislosti na pohlaví a to především ve snaze optimalizovat reprodukční úspěch (Gaulin & Fitzgerald 1986, 1989). S tím samozřejmě

souvisí i působení pohlavních hormonů, jejichž účinek se projevuje nejen na reprodukční strategii, ale v jistém směru i na exploračním chování (Galea et al. 1995; Williams & Meck 1991). Patrné rozdíly v orientačních schopnostech byly mezi pohlavími zaznamenány také u promiskuitních hlodavců a s největší pravděpodobností se vztahují k velikosti jejich domovského okrsku (Luque-Larena et al. 2004). U samců se setkáváme s tendencí maximalizovat reprodukční úspěch prozkoumáním rozsáhlé oblasti při hledání samice, což je podporováno i pokročilými navigačními schopnostmi (Spritzer et al. 2005). Tento fakt prokázaly i laboratorní testy prostorové paměti v bludištích, kde samci hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus*; Gaulin & Fitzgerald 1986, 1989) a křečka dlouhoocasého (*Peromyscus maniculatus*; Galea et al. 1994), kteří běžně obývají větší teritorium než samice, vykazovaly lepší navigační schopnosti.

Zásadní vliv na celkovou aktivitu zvířete může mít i samotný typ chovného zařízení (van Praag et al. 1999; Seymoure et al. 1996). Je tedy nezbytné, aby testovaná zvířata měla před každým experimentem stejné podmínky. Stejně tak mohou být výsledky exploračních a orientačních testů podstatně ovlivněny i použitím vhodného labyrintu (Dudchenko 2004). Například při testech v Morrisově vodním bludišti dosahují myši horších výsledků než potkani, naopak při testech prováděných na suché zemi se tento rozdíl již neprojevuje (Whishaw & Tomie 1996). Zvolený typ labyrintu však může na testovaného jedince současně působit jako zdroj stresu a negativně tak ovlivnit průběh celého pozorování. Stresové situace může do jisté míry opakovaně vyvolávat i nestabilní uspořádání života ve skupině. Několik laboratorních příkladů (Sachser et al. 1993, 1998; Creel 2001; Moles et al. 2006) ukazuje, jak moc stresující může být pro daného jedince sociální napětí v rodině a potvrzuje fakt, že i socialita je silným faktorem ovlivňující stresové reakce.

Významně ovlivňují projev exploračního chování i světelné podmínky v průběhu experimentu. Jsou známy případy, kdy nadzemní druhy explorigují častěji do volného prostoru (Eilam 2004; Zadicario et al. 2005) během testů v neosvětlené aréně oproti podzemním druhům, kteří převážnou část pozorování tráví po obvodu arény (Avni et al. 2006). Např. nadzemní pískomil Tristramův (*Meriones tristrami*) za světla exploriguje neznámé prostředí převážně pouze podél stěn a střed arény navštívuje jen zřídka. Naopak ve tmě tráví většinu času v otevřeném prostoru a jen minimálně se zdržuje v blízkosti stěn případně rohů arény (Zadicario et al. 2005). Stejný projev chování byl zaznamenán i u myši bodlinaté (*Acomys cahirinus*), která se v osvětlené aréně zdržovala také podél stěn, zatímco v neosvětlené aréně už docházelo k pohybu do středu arény mnohem častěji (Eilam 2004).

Během experimentů byl také zaznamenán signifikantní pokles výkonnosti u starších jedinců (Punzo & Chavez 2003), což nasvědčuje tomu, že i věk je jedním z hlavních faktorů, který má zásadní vliv na průběh prostorových schopností.

Rypošovití (Bathyergidae, Rodentia) a jejich sociální systém

Rypošovití (Bathyergidae) jsou endemickou čeledí afrických savců, kteří se přizpůsobili životu pod zemí. Jde o zvláštní skupinu savců, kteří vznikly časnou radiací hystrikognátních hlodavců a patří mezi Pliomorpha (Bennett & Faulkes 2000). Dnes se do této čeledi řadí minimálně 22 druhů (Kock et al. 2006). Vyskytují se jižně od Sahary a obývají především lesní stanoviště a savany. Velikost areálu se u jednotlivých druhů značně liší. Mezi zástupce s nejrozsáhlejším areálem patří rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*; jižní Keňa, Malawi, Tanzanie, jihovýchodní Zair, severní Mosambik, východní Zambie) a rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*; Somalsko, východní část Etiopie). Na větším území se dále vyskytují rypoš damarský (*Fukomys damarensis*; východní Namibie, Botswana, Jihoafrická republika), rypoš obří (*Fukomys mechowii*; jižní Zair, východní Angola, Zambie) a rypoš hotentotský (*Cryptomys hottentotus hottentotus*; Jihoafrická republika). Ostatní druhy jako rypoš kapský (*Georchus capensis*), rypoš písečný (*Bathyergus janetta*) nebo rypoš prasečí (*Bathyergus suillus*) obývají jen malé areály na území Jihoafrické republiky. Zbývající druhy rodů *Cryptomys* a *Fukomys* můžeme najít v různých oblastech subsaharské Afriky (Bennett & Faulkes 2000).

Všichni rypoši jsou striktně podzemní a převážnou část svého života tráví v rozsáhlých systémech podzemních chodeb, které jim zajišťují zejména stálé mikroklima a ochranu před predátory (Nevo 1979). Na druhou stranu je život v podzemí poměrně náročný kvůli nepřítomnosti světla, vysoké vzdušné vlhkosti, nedostatku kyslíku a naopak vysoké koncentraci oxidu uhličitého (Nevo 1999). Vyrovnat se s těmito extrémními podmínkami jim z velké části usnadňují různé morfologické, fyziologické a behaviorální adaptace (Nevo 1999; Bennett & Faulkes 2000). Přestože zrak není pro život ve tmě podstatný, oči u rypošů nikdy zcela nezdegenerovaly. I když tato zvířata neprojevují žádné zjevné reakce na světlo, recentní behaviorální (Kott et al. 2010) a anatomické (Němec et al. 2007, 2008) studie potvrdily uchování jednoduchých vizuálních schopností rypošů. Ke kontaktu se stěnou podzemní chodby dochází pomocí vibrisů, které jsou, na rozdíl od ostatních savců, rozmístěny po celém těle. Smyslové vnímání a komunikace hraje v životě rypošů důležitou roli nejen při

rozpoznání potravy, nebezpečí, příslušníka druhu nebo partnera v období páření, ale i schopnosti orientovat se v čase a prostoru.

Explorace podzemních zvířat je navíc spojena s vyššími energetickými náklady, které jsou důsledkem náročného hrabání podzemních tunelů. Složitost podzemního systému chodeb se liší s různými stupni sociálního uspořádání. Vliv různé sociální organizace lze na podzemních hlodavcích pozorovat především díky velmi společné ekologii. Čeleď Bathyergidae byla vybrána zvláště díky své unikátní biologii a zejména pro různou míru sociality jednotlivých druhů, která se pohybuje od jedinců žijících samostatně až po vysoce strukturované society rypoše damarského a rypoše lysého, mimo jiné prvního savce u kterého byla dokumentována eusocialita (Jarvis 1981). U savců se eusocialita objevuje velmi vzácně a je možné chápat ji jako sociální systém s celoživotní filopatrií, kdy většina potomků zůstává v rodinné skupině a nedočká se vlastní reprodukce (Burda et al. 2000). U rodů *Cryptomys*, *Fukomys* a *Heterocephalus*, kteří vytvářejí velké rodiny je možnost rozmnožování většinou omezena pouze na dominantní samici pářící se s jedním nebo několika samci. Ostatní členové zajišťují hloubení podzemních tunelů, potravu, péči o mláďata a starají se o bezpečí celé rodiny (Bennett & Faulkes 2000). Tím dochází k utváření societního celku s širokou škálou možností kooperativního chování (Bennett et al. 2000). Oproti tomu striktně solitérní druhy rodů *Bathyergus*, *Georchus* a *Heliophobius* obývají samostatně systém podzemních chodeb a k setkání s ostatními jedinci dochází pouze v období páření.

Jednou ze zajímavých a nevyřešených otázek ze života rypošů je vznik eusociality. Podle některých názorů je sociální uspořádání rypošů ovlivněno několika různými faktory, včetně množstvím a neprediktabilitou srážek a s tím související vlastností půdy a dostatek potravy – „Aridity food distribution hypothesis“ (AFDH; Jarvis et al. 1994; Faulkes et al. 1997). Areál obou eusociálních druhů spadá do aridních oblastí Afriky s minimem srážek a shlukovitým rozšířením potravních zdrojů, jejichž nalezení vyžaduje vyšší energetické nároky, což by mohlo vést k sdružování a vzájemné kooperaci jedinců. Explorační chování těchto zvířat může být tedy další možností jak nahlédnout na behaviorální rozdíly v závislosti na sociálním uspořádání.

CÍLE PRÁCE

Utváření vnitřních obrazů okolního prostředí je důsledkem setkávání se s novými podněty ve svém okolí prostřednictvím explorační aktivity. Tímto tématem se zabývám i ve své bakalářské práci, jejíž podstatou je srovnání exploračního chování podzemních savců v neznámém prostředí. Metodická část je zaměřena na provedení pilotních testů explorační aktivity v otevřené aréně a na možné problémy použití těchto metod v případě podzemních savců. Jako vhodný model pro řešení této problematiky byla zvolena skupina zvířat z čeledi Bathyergidae s odlišnou sociální strukturou. Rešeršní a diskuzní část je pojata jako srovnávací studie popisující rozdíly v exploračním chování mezi nadzemními a podzemními hlodavci se zaměřením na možné odlišnosti způsobené sociálním systémem a také na rozdíly dané pohlavím.

Jelikož explorační testy nebyly u rypošů zatím provedeny, vycházím z testů prostorového učení a paměti, kde solitérní jedinci dosáhli při prvním průchodu labyrintem horších výsledků než jedinci sociální (viz příloha 3), což vypovídá o větší opatrnosti při exploraci neznámého prostoru. Sociální druhy obývající společný prostor rozsáhlých systémů podzemních chodeb pravděpodobně mnohem snáz reagují na případné změny v systému a explorují i do těch částí, které si sami nevytvořili. Naopak solitérní zvířata, navyklá na svůj vlastní systém chodeb, prozkoumávají neznámý prostor s mnohem větší opatrností a dá se u nich očekávat celkově nižší projev explorační aktivity než v případě zvířat sociálních.

U podzemních hlodavců jsou známi případy, kdy dospělí samci opouštějí v určitém období bezpečí podzemních tunelů a vylézají na povrch z důvodu páření. Vzhledem k známým rozdílům v chování samců a samic při páření, lze předpokládat i rozdíly v exploračním chování mezi pohlavími studovaných druhů.

METODIKA

Studované druhy

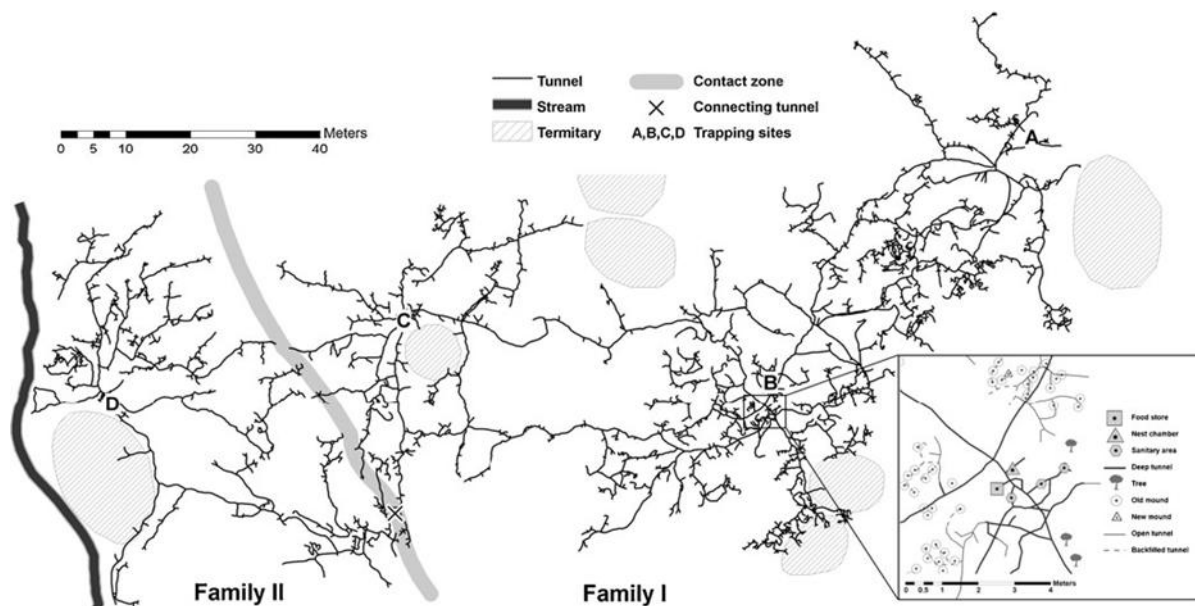
Prvním studovaným druhem je sociální rypoš obří (*Fukomys mechowii*). V současné době zahrnuje rod *Fukomys* nejméně 14 druhů, které byly dříve řazeny do rodu *Cryptomys* (Ingram et al. 2004, Kock et al. 2006). Rozšíření tohoto druhu spadá především do vlhkých oblastí subsaharské Afriky. Všechny druhy rodu *Fukomys* žijí ve velkých a sociálně uspořádaných rodinách. Velikost rodiny se pohybuje okolo 12 – 13 jedinců. Pohlavní dimorfismus se projevuje především ve hmotnosti. Váha jedinců žijících ve volné přírodě se pohybuje okolo 345 ± 95 g u samců proti 252 ± 34 g u samic (Scharff et al. 2001; Sichilima et al. 2008). Tunely tvořící rozsáhlé systémy podzemních chodeb (0,2 ha až 3 ha; viz obr. 1.) mají v průměru 8 cm (Kawalika & Burda 2007) a sahají až do hloubky cca 2 m pod povrch země (Kawalika & Burda 2007; Šumbera et al. 2011). Struktura chodeb je tvořena hlavním tunelem, který může dosahovat extrémních rozměrů. Nejdelší celková délka tunelů, která byla zatím naměřena se pohybuje okolo 2 200 m (Šumbera et al. 2011). Ačkoli se většina tunelů nachází v povrchové vrstvě půdy, část hustě rozvětvených chodeb zahrnující hnízdní dutiny či komory pro skladování potravy je mnohem hlouběji. Podle posledních studií byla velká hnízda nalezena v hloubce cca 85 cm (Šumbera et al. 2011).

Pro tento pokus bylo vybráno 20 dospělých, nemnožících se jedinců, 7 samců (průměrná hmotnost 304 g) a 13 samic (průměrná hmotnost 225 g). Všichni testovaní jedinci byli narozeni v zajetí.

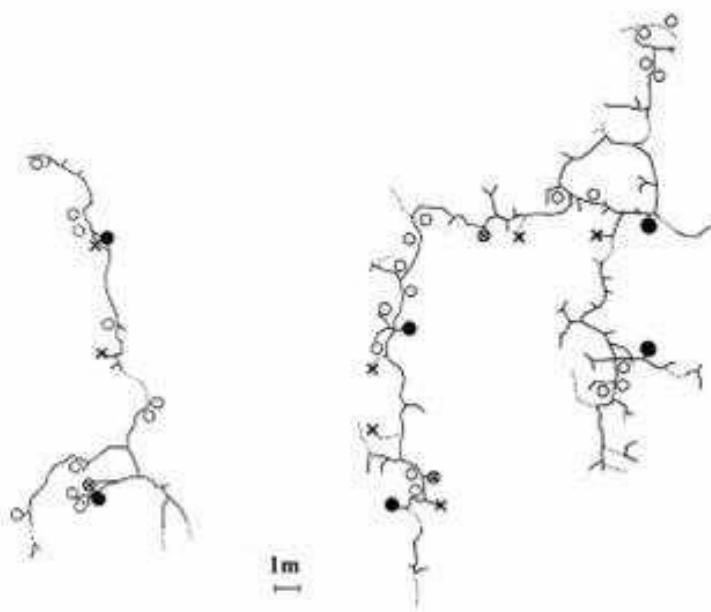
Pro srovnání byl vybrán soliterní zástupce monotypického rodu *Heliophobius* – rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*). Vyskytuje se především v oblastech s vyšší nadmořskou výškou a lesů s porosty *Brachystegie* (Burda 2001). Struktura jeho podzemních chodeb je tvořena hlavním tunelem s několika postranními chodbami, různým počtem hnízdních dutin a komor na skladování potravy, především geofytů (viz obr. 2; Šumbera et al. 2007). Velikost systému podzemních chodeb se pohybuje v rozmezí od 47 do 99 metrů (Šumbera et al. 2003b). V zemědělské krajině mohou podzemní systémy dosahovat délky až 105 ± 47 m (Šumbera 2003). Pohlavní dimorfismus není oproti ostatním druhům natolik výrazný a projevuje se především rozdílnou hmotností jedinců. Váha jedinců ve volné přírodě se pohybuje okolo 190 ± 58 g u samců proti 162 ± 47 g u samic (Šumbera et al. 2003a).

Pro tento pokus bylo vybráno 20 jedinců, 9 samců (průměrná hmotnost 232 g) a 11 samic (průměrná hmotnost 212 g). Zvířata testovaná v tomto experimentu byla odchycena

během roku 2000 a 2005 v Malawi na lokalitách Mulanje (16°02'S, 35°31'E) a Zomba Plateau (15°21'S, 35°19'E) nebo roku 2010 na lokalitách Petauke (14°15'S, 31°20'E) a Kacholola (14°45'S, 30°37'E) v Zambii. Před zahájením pokusu strávila zvířata minimálně 6 měsíců v zajetí.



Obr. 1: Struktura podzemních chodeb rypoše obřího (*Fukomys mechowii*). Převzato z Šumbera et al. 2011.



Obr. 2: Struktura chodeb rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*). Vlevo systém v období sucha, vpravo v období dešťů. Převzato z Šumbera et al. 2003a.

Chovné podmínky

Studovaná zvířata jsou společně umístěna v chovné místnosti s konstantní teplotou 26 až 27 °C, při světelném režimu 12L:12D odpovídající přirozeným podmínkám. Sociální druh *Fukomys mechowii* je chován ve skupině o 3 až 10 jedincích v teráriích přizpůsobených velikosti chovné skupiny. Pro podestýlku je používán rašelinový substrát a filtrační papír jako hnízdní materiál. Jedinci solitérního druhu *Heliophobius argenteocinereus* jsou umístěni samostatně v plexisklovém systému chodeb o délce 4m a průměru 8cm. Pro bližší připodobnění k podzemní struktuře chodeb v přirozeném prostředí jsou v systému umístěny 2 boxy pro zásobárnu potravy nebo jako místo k odpočinku.

Jelikož typ chovného zařízení může mít vliv na průběh celého pozorování, je nutné, aby testovaní jedinci měli před zahájením pokusu stejné chovné podmínky. Zásah do těchto podmínek však může v testovaných zvířatech vyvolat stres, který také může negativně ovlivnit výsledky pozorování. Protože šlo pouze o provedení pilotních pokusů, nebylo nutné přemístit zvířata sociálního zástupce *Fukomys mechowii* do plexisklových systémů chodeb a zbytečně je tak vystavit stresové situaci.

Pokusná aréna

Experiment byl proveden v otevřené čtvercové aréně 2m x 2m s výškou bočních stran 30cm (schéma viz obr. 3). Dno arény nebylo možné vyrobit jako jednolitý kus, proto se jedná o svařenec z deskového materiálu se dnem nataveným ze dvou stejně velkých kusů na automatickém svářecím stole. Jako výrobní materiál byl zvolen homogenní PP-MRF s hladkým povrchem, v barevném provedení světle šedá RAL 7032.

Proces pozorování

Experiment byl proveden v chovech v době od 8:00 do 18:00 hod. Na začátku každého měření bylo testované zvíře umístěno do náhodně zvoleného rohu pokusné arény (náhodný roh byl určen losováním). Chování a reakce zvířete na nové prostředí byly nahrávány po dobu 15 min. Po uplynutí této doby byl testovaný jedinec vrácen zpět do chovného zařízení. Z důvodu eliminace možných pachových stop byla aréna po každém pokusu vyčištěna mýdlovou vodou, otřena 70 % ethanolem a poté vytřena do sucha.

Před samotným pokusem bylo zvíře přemístěno z chovného zařízení do vydezinfikovaného boxu s filtračním papírem a poté opatrně vloženo přímo do arény.

Přemísťování jedinců bylo prováděno se snahou minimalizovat manipulační stres, který by mohl mít negativní vliv na průběh celého pozorování. Každé testované zvíře podstoupilo 15 minutový (měřeno od položení zvířete na dno arény) explorační test v otevřené aréně, během kterého byly zaznamenány následující faktory:

Faktory, u kterých byla měřena délka trvání:

- Latence: doba, kterou zvíře strávilo v počátečním místě po vložení do arény před explorací.
- Explorace: samotný pohyb po aréně, kdy docházelo k prozkoumávání neznámého prostředí.
- Doba zastavení: zastavení v průběhu explorační na dobu delší než 3 s.

Jednotlivé události:

- Zastavení: krátké zastávky v průběhu explorační na dobu kratší než 3 s.
- Otočení hlavou do středu.
- Otočení o 180°: otočení zvířete a ústup po právě prošlé trase.
- Čas strávený v jednotlivých sekcích (podél okrajů, v rohu, ve středu arény).
- Délka prošlé trasy: celková i v jednotlivých sekcích.

Zpracování dat a statistické vyhodnocení

Videozáznamy byly analyzovány pomocí programu Observer a trackovacího programu (Modular tracking system 1.07), který sleduje pohyb zvířete v aréně. Aby bylo možné lépe data analyzovat a rozlišovat tak mezi pohybem kolem obvodu a přes střed, byla aréna rozdělena na 36 stejných čtverců (viz obr. 3) za účelem vyhodnocení času, který pozorovaný jedinec strávil na určitých místech (obvodová a středová část) v aréně a celkovou dráhu, kterou urazil během 15 min pozorování.

Kvůli neúmyslné změně kvality videozáznamů během pokusů, nebylo možné provést kompletní převedení videozáznamů do formátu avi, který je nezbytný pro následné zpracování v trackovacím programu. Z tohoto důvodu byly v rámci pilotních pokusů výsledky pro celkovou dráhu a čas strávený v jednotlivých sekcích arény vyhodnoceny pouze pro menší část (10 soliterních a 4 sociální) testovaných jedinců.

Statistické vyhodnocení dat bylo provedeno v programu Statistica 9.1. Pro testování rozdílů jednotlivých faktorů mezi sociálním a solitérním druhem byla použita analýza variance (ANOVA). Pro stanovení, zda-li se liší míra exploračního chování mezi pohlavími v rámci druhů byla použita analýza variance pro hierarchické uspořádání faktorů (Nested ANOVA). Test homogeneity variancí (Bartlett test of homogeneity of variances) ukázal, že data nemají normální rozdělení a proto byla nezbytná jejich logaritmičká transformace $\log(x+1)$.

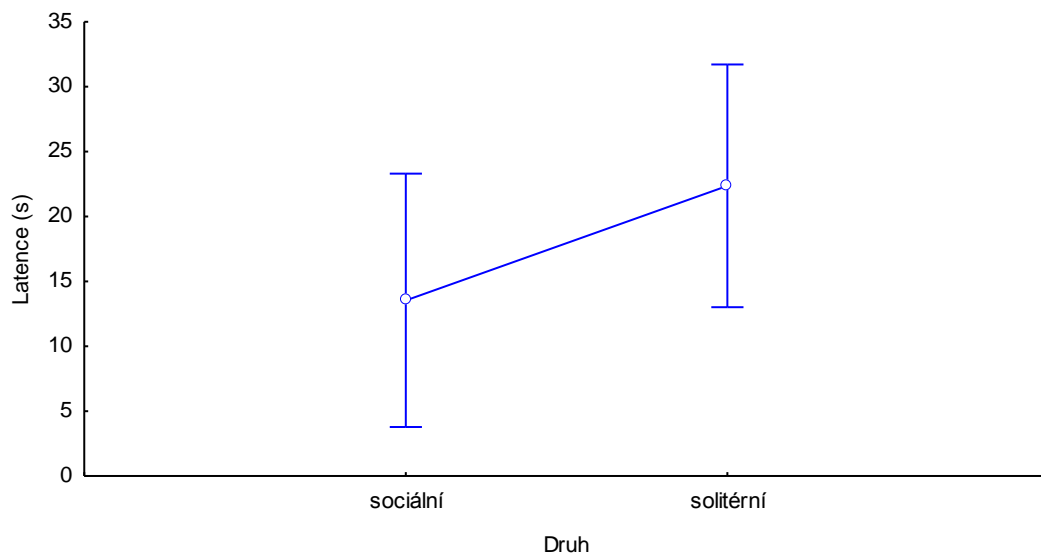
0.5	1.5	2.5	3.5	4.5	5.5
0.4	1.4	2.4	3.4	4.4	5.4
0.3	1.3	2.3	3.3	4.3	5.3
0.2	1.2	2.2	3.2	4.2	5.2
0.1	1.1	2.1	3.1	4.1	5.1
0.0	1.0	2.0	3.0	4.0	5.0

Obr. 3: Schématické rozdělení arény na 36 čtverců.

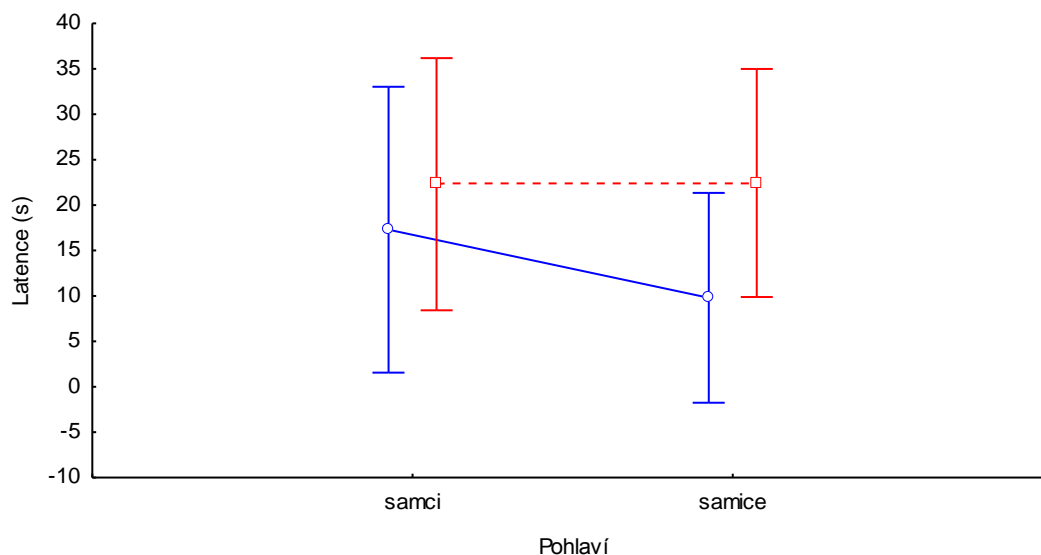
VÝSLEDKY

Observer

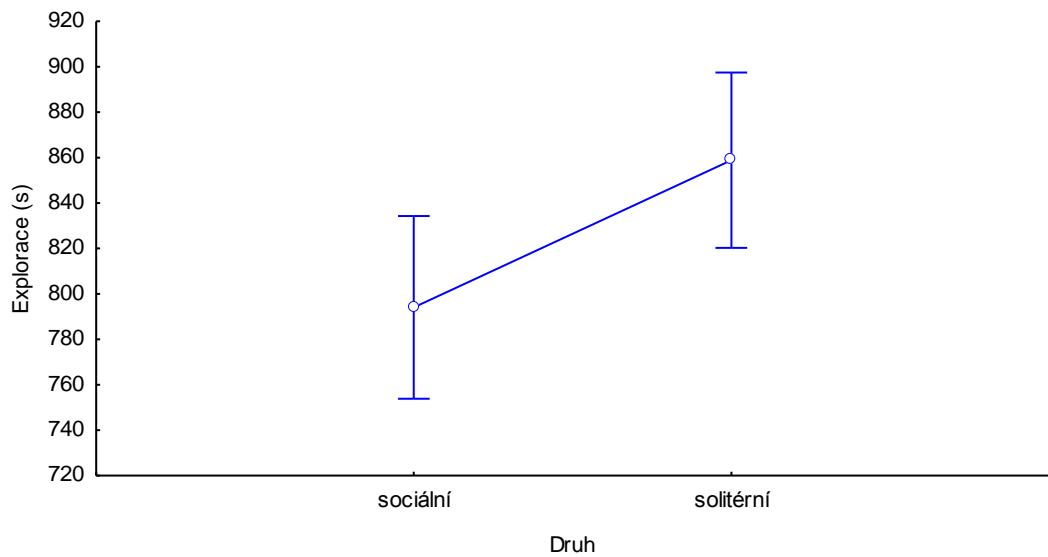
Výsledky pozorování jsou prezentovány v grafické podobě a konkrétní výsledky jednotlivých testů jsou uvedeny v popisech jim příslušných grafů.



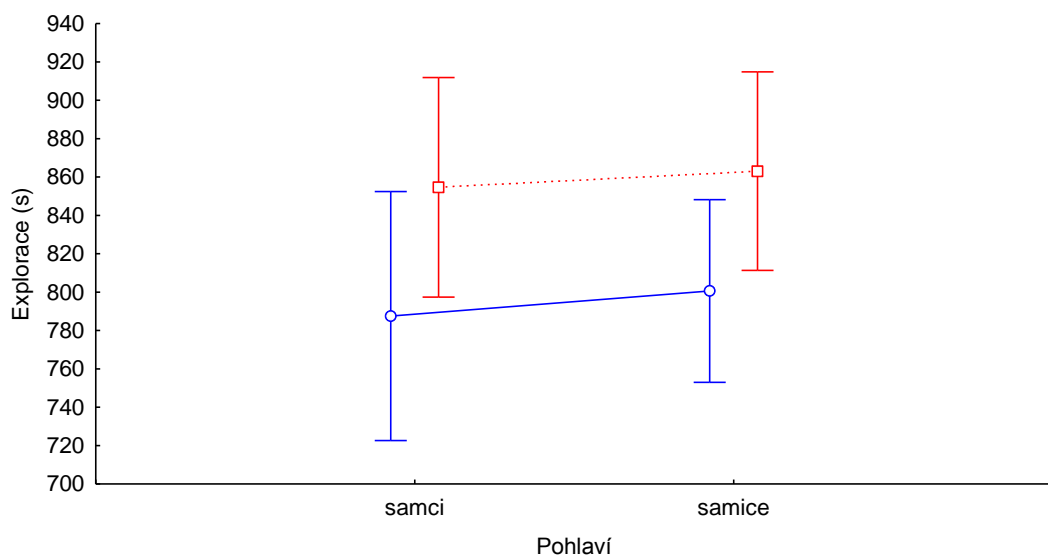
Graf č.1a: Průběh latence (v sekundách; průměr \pm 95% konfidenční interval) ukazující rozdíl mezi oběma sledovanými druhy (ANOVA – F-test – $F = 0.9840$, $df = 1$, $p < 0.05$), kdy solitérnímu jedinci trvalo signifikantně delší dobu než začal explorovat neznámý prostor.



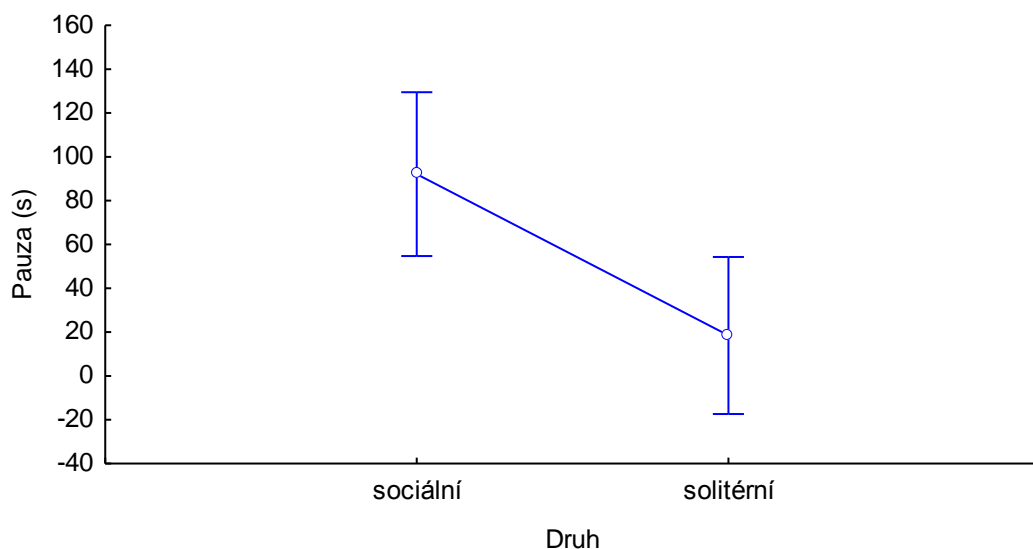
Graf č.1b: Průběh latence (v sekundách; průměr \pm 95% konfidenční interval) u obou pohlaví (Nested ANOVA – F-test – $F = 1.4863$, $df = 2$, $p > 0.05$) v rámci sledovaných druhů (sociální – modrá plná čára; solitérní – červená přerušovaná čára).



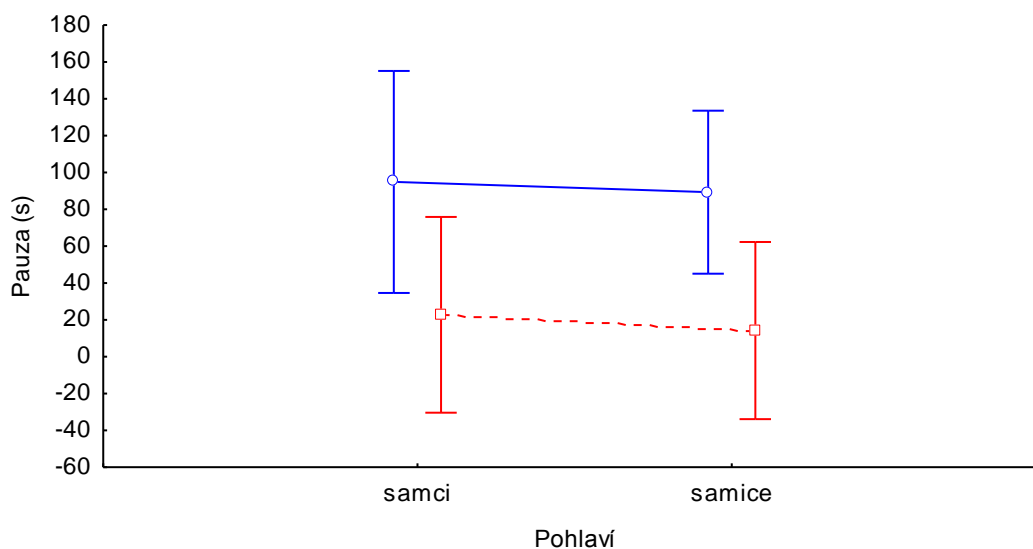
Graf č.2a: Průměrná doba explorace (v sekundách; průměr ± 95% konfidenční interval) pro oba sledované druhy (ANOVA – F-test – $F = 5.2$, $df = 1$, $p < 0.05$).



Graf č.2b: Průměrná doba explorace (v sekundách; průměr ± 95% konfidenční interval) u obou pohlaví (Nested ANOVA – F-test – $F = 0$, $df = 2$, $p < 0.05$) v rámci sledovaných druhů (sociální – modrá plná čára; soliterní – červená přerušovaná čára).

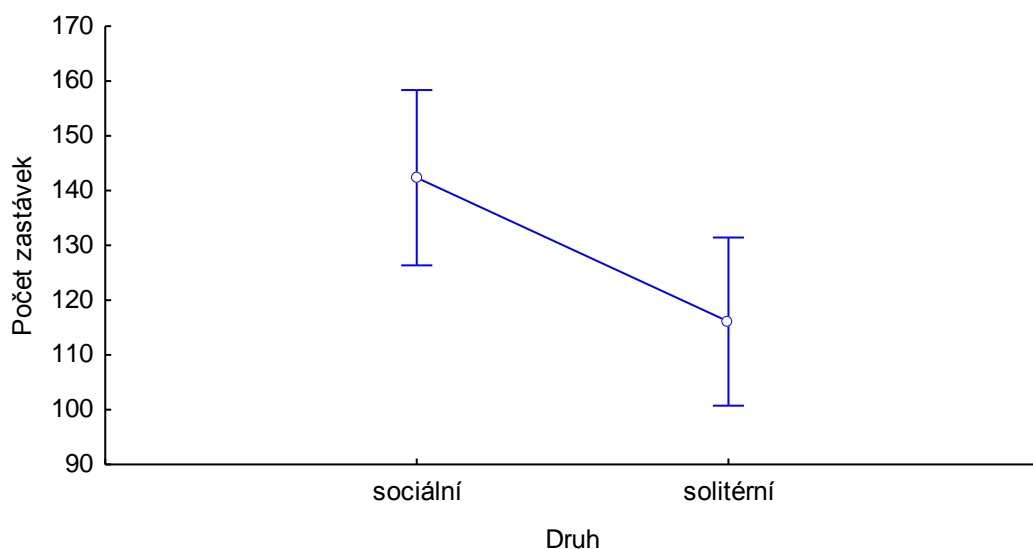


Graf č.3a: Průměrný čas zastavení na dobu delší než 3 s (v sekundách; průměr \pm 95% konfidenční interval) pro oba sledované druhy (ANOVA – F-test – $F = 6.13382$, $df = 1$, $p < 0.05$).

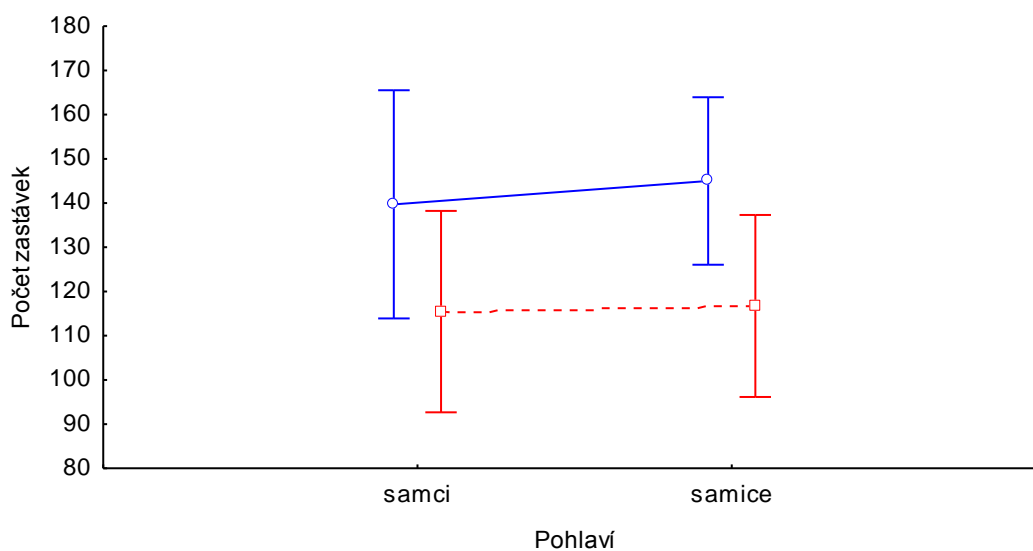


Graf č.3b: Průměrný čas zastavení na dobu delší než 3 s (v sekundách; průměr \pm 95% konfidenční interval) u obou pohlaví (Nested ANOVA – F-test – $F = 0.20601$, $df = 2$, $p > 0.05$) v rámci sledovaných druhů (sociální – modrá plná čára; soliterní – červená přerušovaná čára).

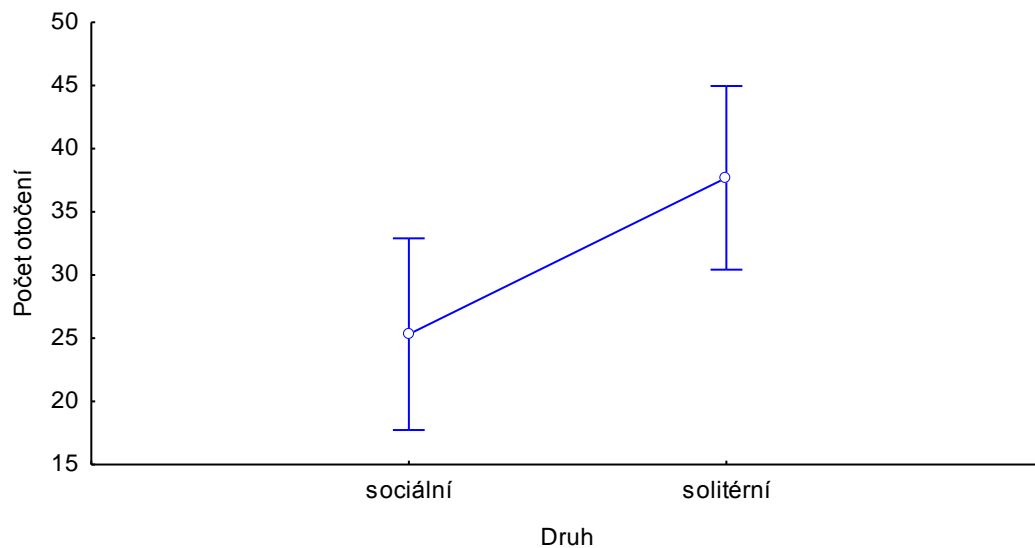
Fukomys mechowii prokázali značné rozdíly v mezidruhovém porovnání i u dalších sledovaných faktorů – zastávka, otočení a otočení hlavou do středu. Grafické znázornění pro všechny zmíněné faktory je uvedeno níže na grafu č.4 – 6.



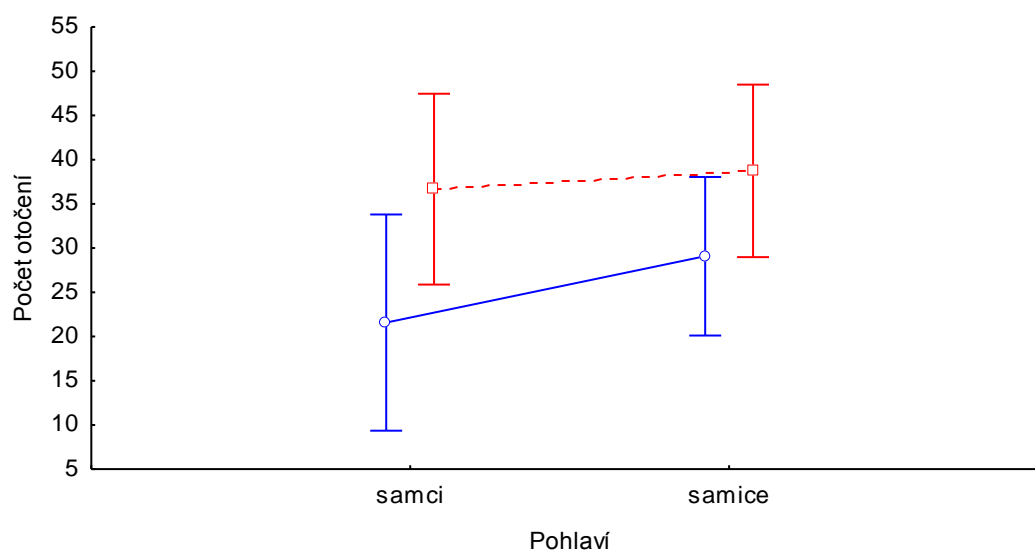
Graf č.4a: Celkový počet zastávek (průměr ± 95% konfidenční interval) pro oba sledované druhy (Nested ANOVA – F-test – $F = 5.76$, $df = 1$, $p < 0.05$).



Graf č.4b: Celkový počet zastávek (průměr ± 95% konfidenční interval) pro obě pohlaví (Nested ANOVA – F-test – $F = 0.01$, $df = 2$, $p > 0.05$) v rámci sledovaných druhů (sociální – modrá plná čára; solitární – červená přerušovaná čára).



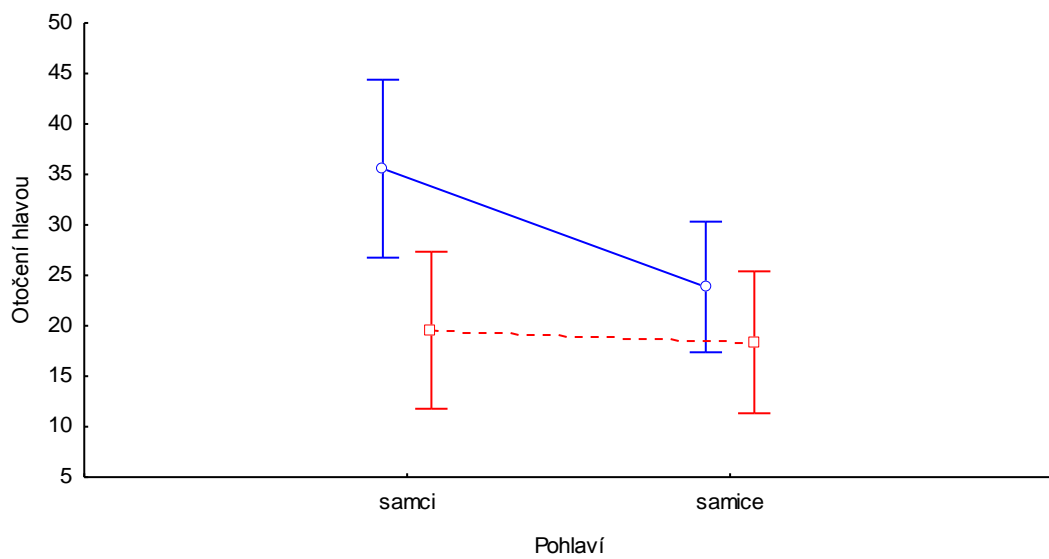
Graf č.5a: Celkový počet otočení (průměr \pm 95% konfidenční interval) pro oba sledované druhy (Nested ANOVA – F-test – $F = 8.697$, $df = 1$, $p < 0.01$).



Graf č.5b: Celkový počet otočení (průměr \pm 95% konfidenční interval) pro obě pohlaví (Nested ANOVA – F-test – $F = 0.856$, $df = 2$, $p > 0.05$) v rámci sledovaných druhů (sociální – modrá plná čára; solitární – červená přerušovaná čára).



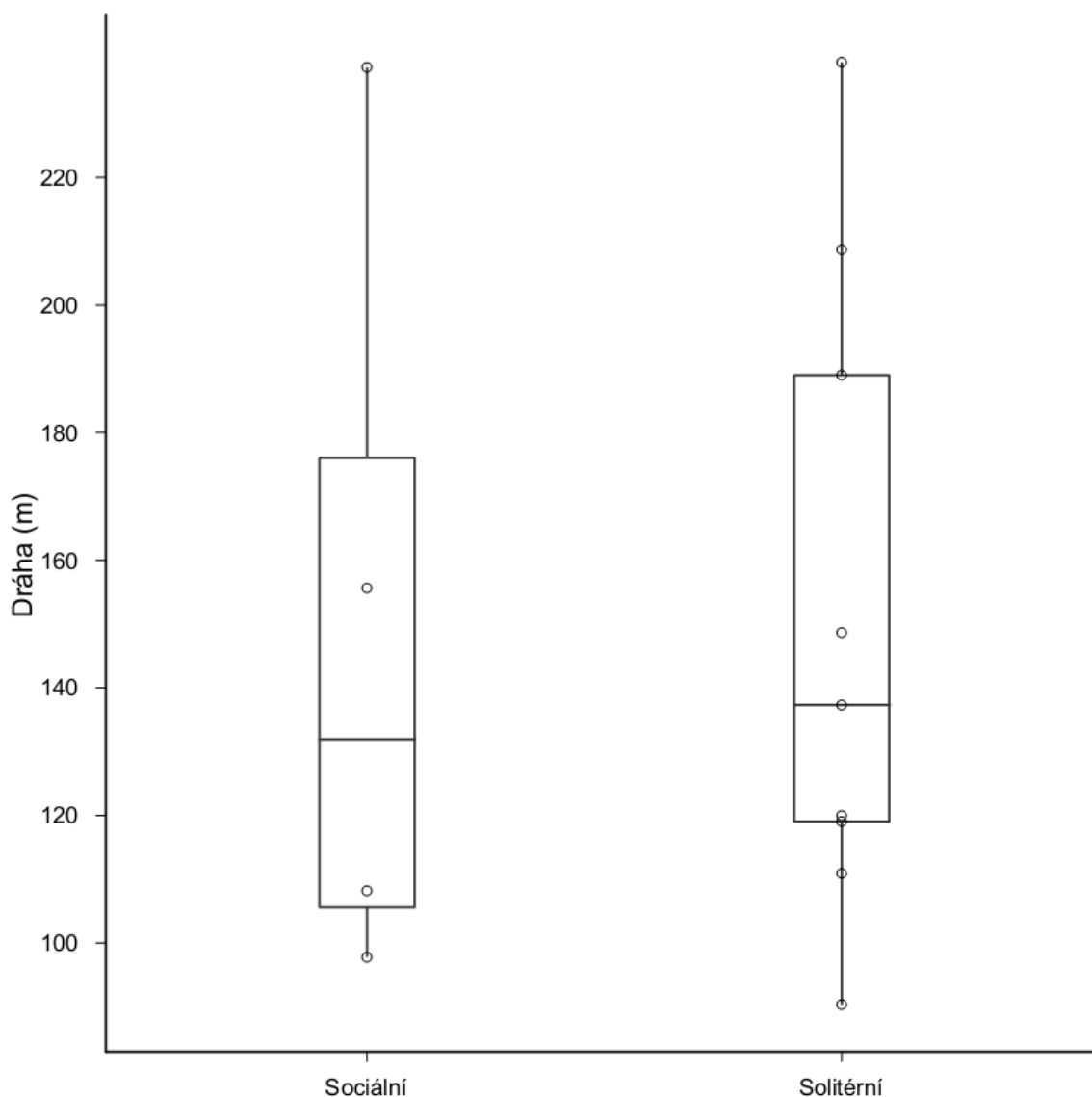
Graf č.6a: Celkový počet otočení hlavou do středu arény (průměr ± 95% konfidenční interval) pro oba sledované druhy (Nested ANOVA – F-test – $F = 6.849$, $df = 1$, $p < 0.05$).



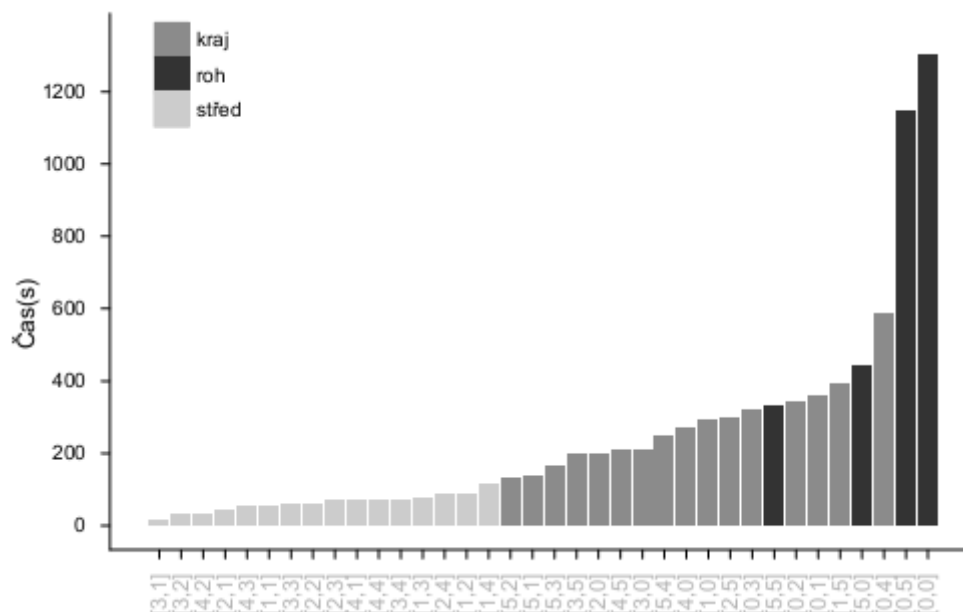
Graf č.6b: Celkový počet otočení hlavou do středu arény (průměr ± 95% konfidenční interval) pro obě pohlaví (Nested ANOVA – F-test – $F = 1.506$, $df = 2$, $p > 0.05$) v rámci sledovaných druhů (sociální – modrá plná čára; solitérní – červená přerušovaná čára).

Trackování

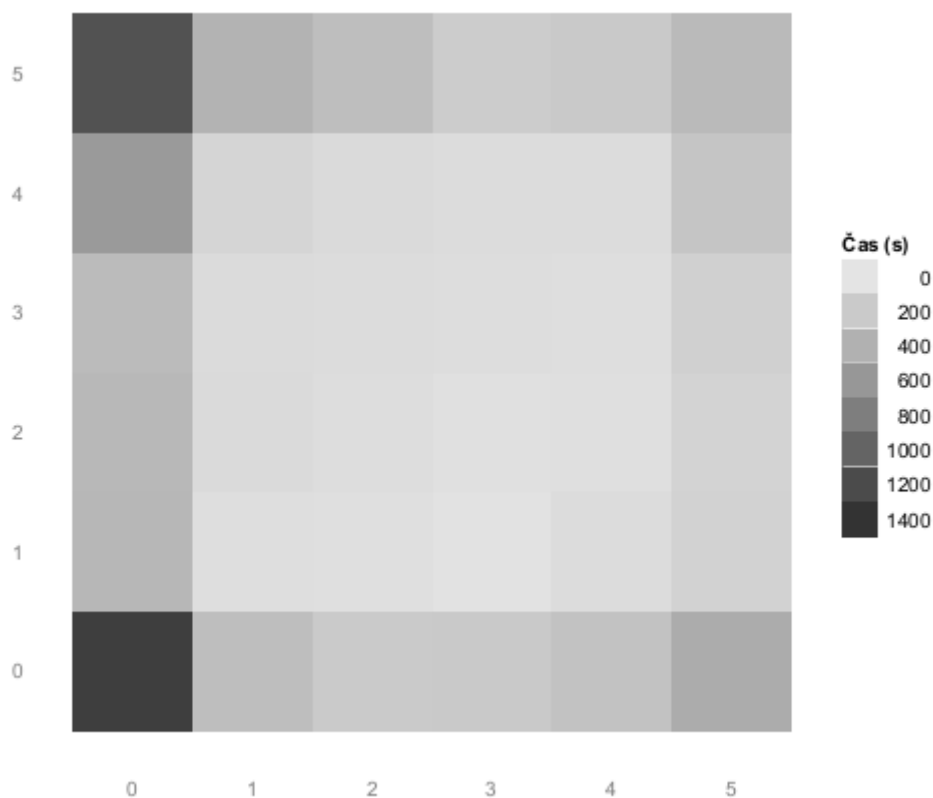
Kvůli nedostatečnému počtu jedinců jsou výstupy z trackovacího programu zpracovány především v grafické podobě. Výsledky trackovacího programu prokázaly delší dobu strávenou explorací u solitérního rypoše stříbřitého (viz graf č. 7), který se převážnou část pozorování zdržoval v rozích nebo při okrajích arény (viz graf č. 8). Naopak u sociálního rypoše obřího, který také trávil delší časový úsek z explorace podél stěn arény, byl pohyb ve volném prostoru častější (viz graf č. 9).



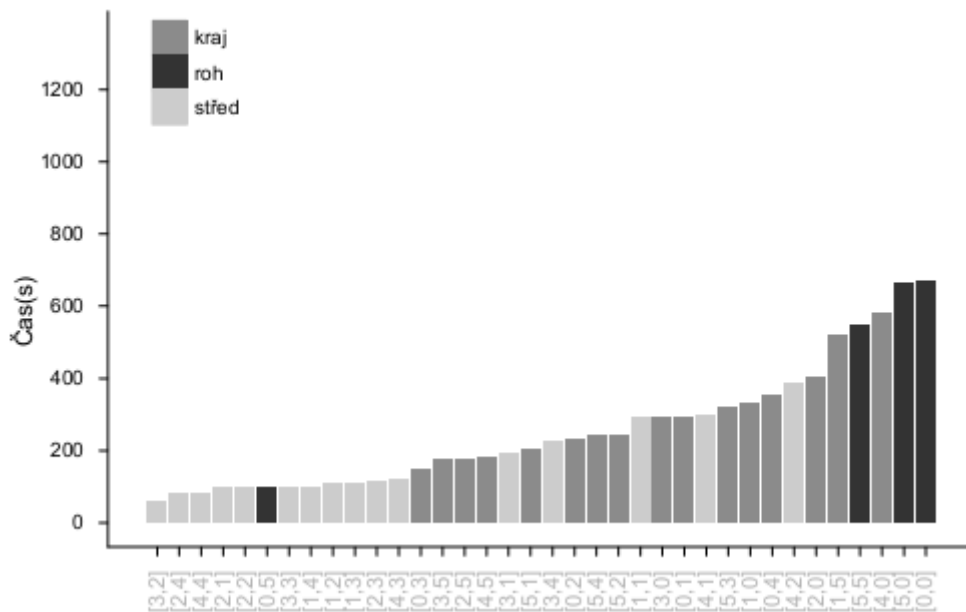
Graf č.7: Celková dráha (v metrech) ušlá za 15 min explorační test pro oba sledované druhy. Horizontální čára zobrazuje průměr, box směrodatnou odchylku, vertikální čára 95 % konfidenční interval a kruhy (○) zobrazují jednotlivá pozorování.



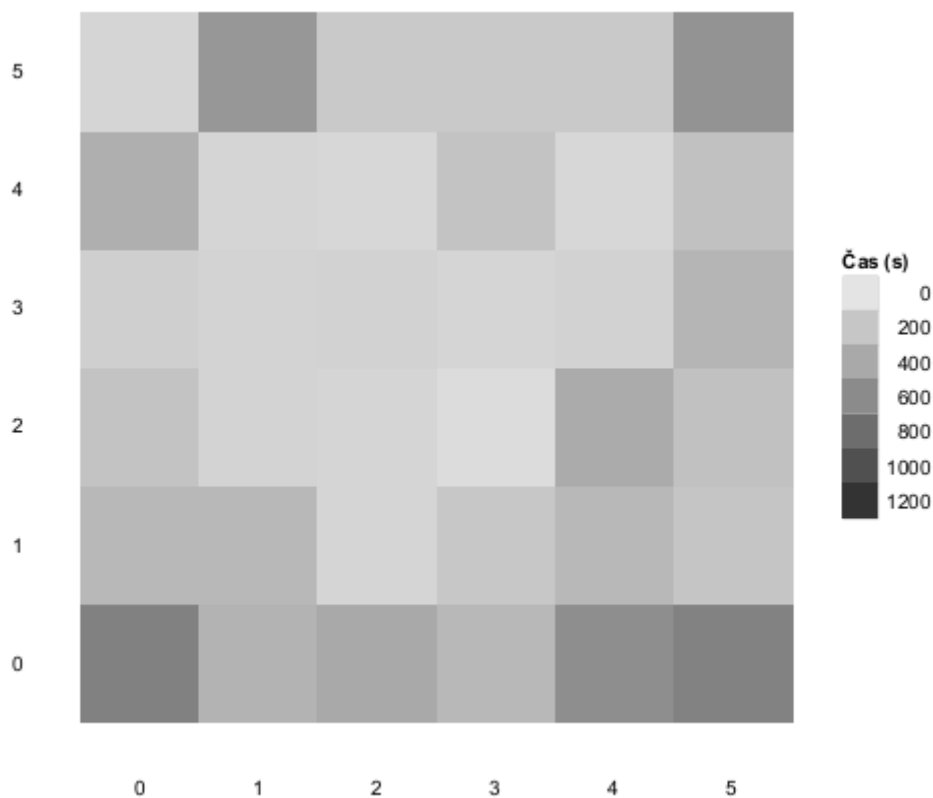
Graf č. 8a: Histogram zobrazující dobu (v sekundách) strávenou v jednotlivých částech arény (části arény viz obr. 3) pro solitérní druh.



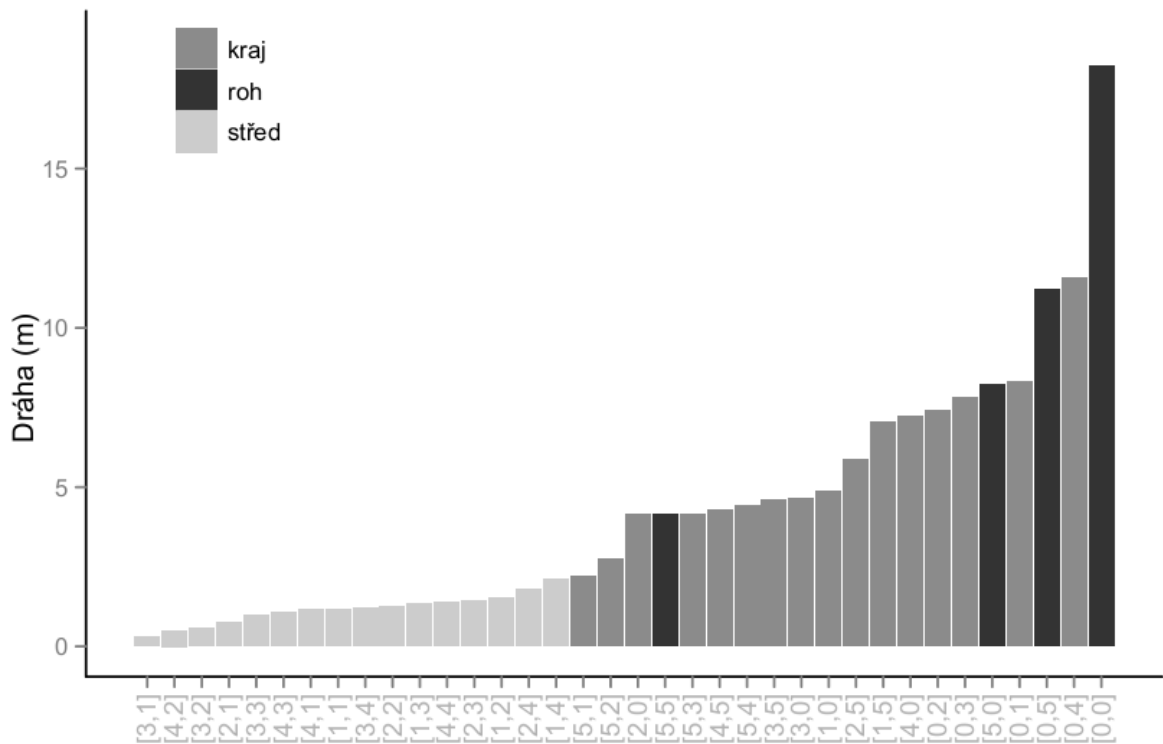
Graf č. 8b: Dlaždicový graf zobrazující dobu (v sekundách) strávenou v jednotlivých částech arény pro solitérní druh.



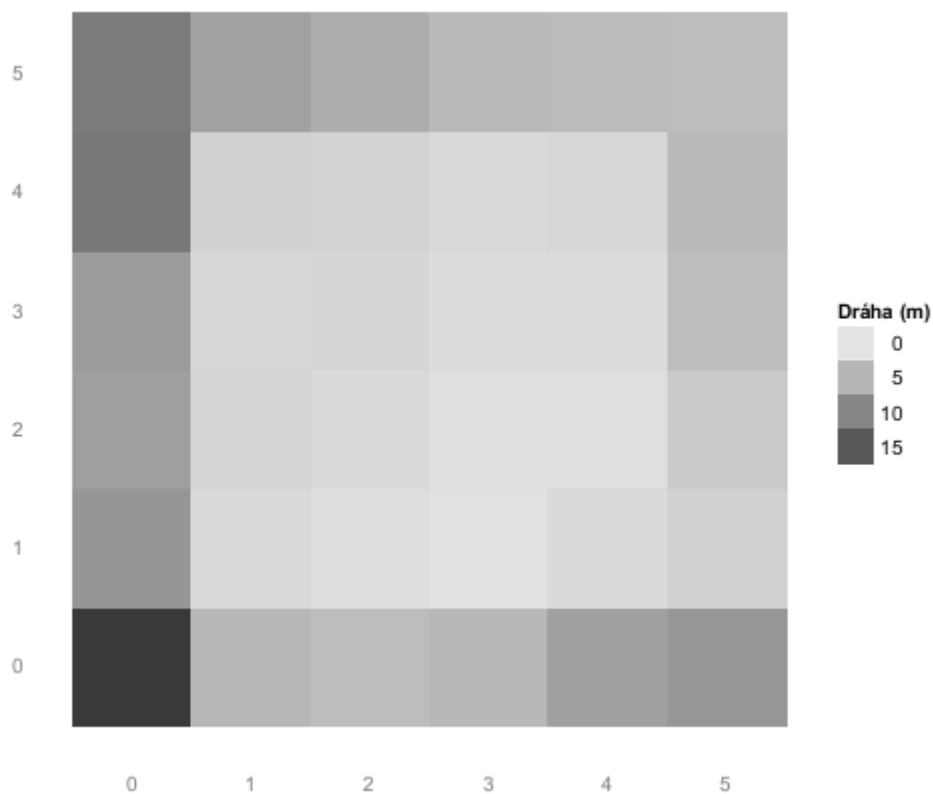
Graf č. 9a: Histogram zobrazující dobu (v sekundách) strávenou v jednotlivých částech arény (části arény viz obr. 3) pro sociální druh.



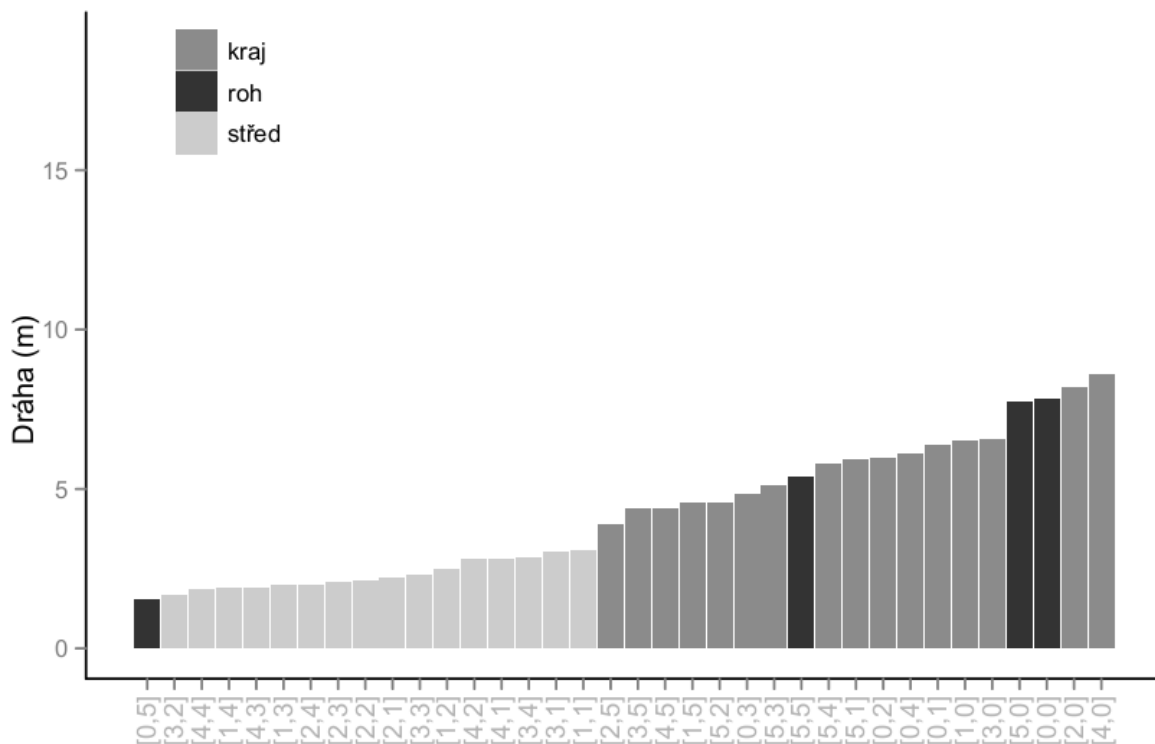
Graf č. 9b: Dlaždicový graf zobrazující dobu (v sekundách) strávenou v jednotlivých částech arény pro sociální druh.



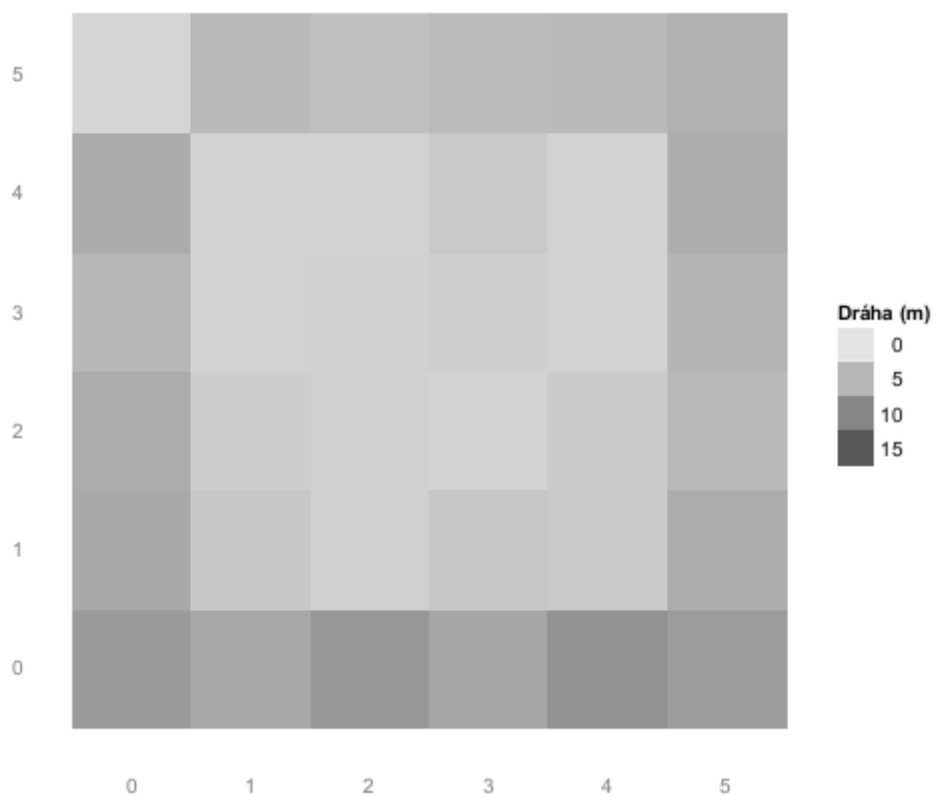
Graf č. 10a: Histogram ušlé dráhy (v metrech) v jednotlivých částech arény pro solitérní druh.



Graf č. 10b: Dlaždicový graf zobrazující ušlou dráhu (v metrech) v jednotlivých částech arény pro solitérní druh.



Graf č. 11a: Histogram ušlé dráhy (v metrech) v jednotlivých částech arény pro sociální druh.



Graf č. 11b: Dlaždicový graf zobrazující ušlou dráhu (v metrech) v jednotlivých částech arény pro sociální druh.

DISKUZE

Explorace je přirozeným projevem chování hlodavců a naše pilotní pokusy tento fakt jen potvrzují. Průběh chování studovaných druhů byl z počátku srovnatelný jako v referenční studii na slepících (Avni et al. 2008), kde se autoři zaměřili na mechanismus explorace a navigace právě podzemních hlodavců. Po vložení zvířete do arény došlo nejprve k taktilnímu kontaktu se stěnami arény a následně k ohledání nového prostoru. Většina jedinců se po začátku explorace zdržovala nejvíce v tom rohu arény, do kterého byli umístěni na začátku pozorování (tzv. “home-base“). První postup po obvodu arény se pro oba studované druhy projevoval častými zastávkami a rychlými ústupy po právě prošlé cestě. Následný pohyb byl rychlejší a docházelo k častému zkracování trasy přes rohy případně střed arény. První oběhnutí arény se považuje za způsob zpracování prostorových informací, které umožňují zvířeti vytvořit si jakýsi vnitřní obraz neznámého prostoru, který využívají při exploraci (Avni et al. 2008). S ohledem na pozorované změny v chování každého jedince po začátku opakovaného prozkoumávání již prošlé trasy je možné tento proces považovat za formování kognitivní mapy, která usnadňuje zvířeti orientaci v neznámém prostoru. V samotném procesu explorace je možné rozlišit dvě hlavní etapy prozkoumávání: 1) fáze při které dochází k pozvolnému zvyšování aktivity (tzv. “build-up phase“) a 2) fáze volného pohybu s typickým zkracováním trasy (tzv. “free locomotion phase“; Avni et al. 2008).

První mezidruhové rozdíly byly patrné již během latence (viz graf č. 1), kdy solitérnímu jedinci trvalo průkazně déle začít explorovat do neznámého prostoru ve srovnání s druhem sociálním, který začal s prozkoumáváním nového prostředí podstatně dříve. Stejně projevy chování během latence při testech prostorových schopností byly zaznamenány i u dalších druhů rypošovitých s odlišným sociálním systémem, kde solitérnímu rypoši kapskému (*Georychus capensis*) trvalo výrazně delší dobu, než vstoupil do labyrintu (Costanzo et al. 2009).

Samotný průběh explorace (viz graf č. 2) byl pro oba sledované druhy charakteristický častými zastávkami (viz graf č. 4) a návraty po právě prošlých trasách (viz graf č. 5). Způsob prozkoumávání neznámého prostoru se mezi studovanými druhy lišil již v průběhu první fáze explorace. Množství zastávek na delší dobu (viz graf č. 3) vypovídá o větší opatrnosti solitérního rypoše stříbřitého, který věnoval prohledávání neznámého prostředí delší časový úsek z celkového pozorování než sociální rypoš obří, který se sice z počátku také pohyboval pomalu a opatrně, ale po několika málo minutách od začátku pozorování docházelo

k pozvolnému zvyšování aktivity, které se projevovalo rychlými pohyby po aréně, otáčením hlavy do středu arény (viz graf č. 6) a následným odhodláním explorační do otevířeného prostoru. Druhá fáze explorační byla pro sociálního jedince charakteristická častějším pohybem v otevřeném prostoru s početnějším zastávkami (viz graf č. 4), což potvrzuje vyšší aktivitu při exploraci než je tomu u soliterního rypaše stříbrného.

Testy zaměřené na paměť a učení u podzemních druhů prokazují lepší schopnost učení u soliterních rypašů (Costanzo et al. 2009; Mazoch 2008). První fáze těchto testů ukazuje jednoznačný rozdíl v exploraci, kde soliterní zástupce dosáhl při prvním průchodu labyrintem vyšších hodnot pro čas strávený v labyrintu i ušlou dráhu než zástupce sociální (viz přílohy 1 a 3), také vypovídá o větší obezřetnosti při poznávání neznámého prostoru. Velice podobná situace platí i pro srovnání soliterního podzemního slepce s nadzemními hlodavci, kdy podzemní slepec dosahuje v testu učení i paměti lepších výsledků (Kimchi & Terkel 2001). Z grafu v příloze 2 je však zřejmé, že slepec stráví při prvním pokusu výrazně delší dobu explorační. Následná opakování úspěšnost (v počtu chybných odboček, celkovém čase a ušlé dráhy) průchodu labyrintem sice zvyšují, avšak statistické vyhodnocování používající k mezidruhovému porovnání sklon křivky učení ("learning rate") může být zavádějící. Jedinci s vysokou mírou explorační dosahují lepších výsledků při testech učení, i když absolutní hodnoty dosažených výsledků tomu neodpovídají. Z grafů v přílohách 1 až 3 je možné vypořovat že oba soliterní druhy se chovají při exploraci velice obezřetně, nicméně průběh explorační i učení sociálních druhů je více podobný nadzemním savcům. Dá se tedy usuzovat, že rozdíly v exploračním chování mají při těchto typech testů důležitější roli než lepší paměť či navigační schopnosti.

Další studie zaměřené na explorační chování hlodavců popisují situace, jak změna velikosti tunelů v labyrintu může mít podstatný vliv na prostorové učení a celkové chování u podzemních i nadzemních druhů. Slepce (*Spalax ehrenbergi*) testovaní v užším labyrintu dosahovali prokazatelně lepších výsledků než při testech v labyrintu s širšími tunely, což může být důsledkem života v úzkých tunelech podzemního systému chodeb. Naopak potkani (*Rattus norvegicus*) prokázali lepší výkon v učení a efektivnější schopnost navigace právě v širokém labyrintu (Kimchi & Terkel 2004).

Celkový čas strávený v jednotlivých sekcích arény v rámci obou sledovaných druhů (viz grafy č. 8 a 9 pro čas a grafy č. 10 a 11 pro dráhu) konkrétně popisuje celkový průběh explorační. První "výstavbová" explorační fáze byla pro oba druhy charakteristická pomalým pohybem při okrajích arény, kdy si zvířata vytvářela vnitřní obraz neznámého prostředí (tzv.

kognitivní mapa), který jim následně usnadňoval další exploraci. Po vložení do arény se často oba druhy zdržovaly v rozích arény. Do těchto míst se vraceli pravděpodobně proto, že pro ně představovaly snadno rozpoznatelné a relativně chráněné místo. V druhé fázi volného pohybu už byl patrný pohyb do středu arény, kdy po větší části ohledání neznámého prostoru se u některých jedinců začaly objevovat typické projevy chování spojené se zkracováním cesty přes rohy případně skákání na stěny arény. Mezidruhové rozdíly v času stráveném v jednotlivých částech arény vypovídají o větší opatrnosti solitérního rypoše stříbřitého, který se často pohyboval pouze při okrajích a trávil většinu času ve své “home-base“. Obdobné způsoby prozkoumávání neznámého prostředí rypoše stříbřitého jsou srovnatelné s dalšími striktně podzemními druhy, jako je např. *Georychus capensis* nebo *Spalax ehrenbergi* (Costanzo et al. 2009; Kimchi & Terkel 2001). Na druhou stranu sociální rypoš obří prokázal větší explorační aktivitu během testu, kdy se z počátku sice také zdržoval při okrajích arény, ale čím déle prozkoumával neznámý prostor, tím více se u něho projevovala zvědavost explarovat do otevřeného prostoru.

Větší aktivita sociálních rypošů explarovat do středu arény mohla být také způsobena chovnými podmínkami tohoto druhu. Jelikož jsou rypoši obří chováni ve velkých akváriích a nebyli před zahájením pokusů umístěni do plexisklových systémů chodeb mohlo dojít k tomu, že právě díky pohybu ve volném prostoru akvária byli odvážnější v exploraci do středové části arény. Tento fakt už ale neměl mít negativní vliv na projev chování v dalších měřených faktorech, jako latence a počet zastavení. Na základě těchto faktorů je tedy velmi pravděpodobné, že sociální druhy projevují podstatně vyšší míru exploračního chování, než druhy solitérní, kteří tráví prozkoumáváním nového prostoru více času a do neznámého prostředí se pouští s větší opatrností. Tyto rozdílné projevy v chování mezi sledovanými druhy mohou být důsledkem toho, že solitérní zvířata jsou navyklá pouze na svůj vlastní systém podzemních tunelů oproti sociálním rypošům, kteří jsou schopni přizpůsobit se změnám v systému chodeb a bez jakýchkoli problémů explarovat i do těch částí, které sami nevytvořili. Díky tomuto chování obou sledovaných druhů, které je příčinou jejich odlišné sociální struktury, je tedy velmi pravděpodobné, že sociální druhy dokáží prozkoumávat nový prostor s menší opatrností než jedinci solitérní, kteří budou do neznámého prostředí vždy vstupovat s dostatečnou obezřetností.

Naše pilotní explorační testy neprokázaly žádné významné rozdíly mezi pohlavím v rámci obou sledovaných druhů, stejně jako v ostatních studiích zaměřených na podzemní savce (Antinuchi & Schleich 2003, Costanzo et al. 2009). Hlodavčí samci obývající větší

teritoria než samice, jsou v období páření nuceni k zvýšení explorační aktivity, která jim zaručuje vyšší reprodukční úspěch. Samci právě těchto druhů dosahují lepších výsledků v testech prostorového učení než samice (Gaulin & Fitzgerald 1986, 1989). I když u sociálních druhů zajišťuje rozmnožování převážně dominantní pár, existují důkazy o tom, že dospělí samci navštěvují sousední systémy, kde se páří s cizí samicí (Kawalika & Burda 2007). U solitérních druhů dochází k páření pouze jednou ročně (Šumbera et al. 2003b; 2007) a jelikož nebyla nalezena žádná podzemní propojení samčích a samičích nor, je velmi pravděpodobné, že samci v době páření skutečně vylézají na povrch, kde hledají nory samic (Patzenhauerová et al. 2010). U samců tedy může docházet k dočasnému zvětšení teritoria, nicméně tyto situace rypoší během svého života často neřeší. Pravděpodobně proto nejsou rozdíly při exploraci statisticky významné.

Provedením těchto pilotních pokusů jsme mohli blíže nahlédnout do problematiky týkající exploračního chování, které je charakteristickým projevem každého zvířete. Ačkoli by se mohlo zdát, že explorační testy nejsou na provedení zdaleka tak složité a nevyžadují dlouhodobou přípravu, během našich pilotních pokusů jsme několikrát narazili na problémy, kterých je nezbytné se při budoucím opakování pokusů vyvarovat. Pokusná aréna by měla být umístěna v izolované místnosti, kde by byl minimalizován negativní vliv okolních podnětů, a především se stabilním osvětlením. Vhodný objektiv s uzavřenou clonou a ohniskovou vzdáleností zamezující vzniku soudkového efektu je nezbytný pro zajištění kvalitnějšího nahrávání videosouborů a následně by tak bylo usnadněno i další zpracování dat v trackovacím programu. Před opakováním pokusů bude nutné se nejprve zaměřit na odstranění všech problémů, které mohou mít negativní vliv na průběh celého pozorování, a zvýšit tak možnost získat kvalitní výsledky, které by mohly přinést nové poznatky o exploračním chování podzemních hlodavců.

LITERATURA

- Angelucci M.E.M., Cesário C., Hiroi R.H., Rosalen P.L., Da Cunha C. 2002: Effects of caffeine on learning and memory in rats tested in the Morris water maze. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 35(10), 1201-1208
- Antinuchi C.D., Schleich C.E. 2003: Spatial memory in a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Belgian Journal of Zoology* 133(1), 89-91
- Archer J. 1973: Tests for emotionality in rats and mice: a review. *Animal Behaviour* 21, 205-235
- Archer J. 1975: Rodent sex differences in emotional and related behavior. *Behavioral Biology* 14, 451-479
- Avni R., Zadicario E., Eilam D. 2006: Exploration in a dark open field: a shift from directional to positional progression and a proposed model of acquiring spatial information. *Behavioural Brain Research* 171, 313-323
- Avni R., Tzvaigrach Y., Eilam D. 2008: Exploration and navigation in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*): global calibration as a primer of spatial representation. *The Journal of Experimental Biology* 211, 2817-2826
- Bell A.M. 2005: Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology* 18, 464-473
- Bennett N.C. & Faulkes C.G. 2000: *African Mole-Rats: Ecology and Eusociality*. Cambridge University Press, Cambridge
- Bennett N.C., Faulkes C.G., Molteno A.J. 2000: Reproduction in subterranean rodents. In: Lacey E., Patton J.L. & Cameron G.N. (eds) *Life underground: The biology of subterranean rodents*. University of Chicago Press, Chicago, 145-177
- Berlyne D.E. 1950: Novelty and curiosity as determinant of exploratory behavior. *British Journal of Psychology* 41, 68-80
- Burda H. 2001: Determinants of the distribution and radiation of the African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia). Ecology or geography? In: Denys C., Granjon L., Poulet A. (eds.) *African small mammals. Collection colloques et seminaires, Inst de Recherche pour le Developpement Editions, Paris, France, 263-277*
- 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, 293-303
- Campbell T., Lin S., DeVries C., Lambert K. 2003: Coping strategies in male and female rats exposed to multiple stressors. *Physiology and Behavior* 78, 495-504
- Costanzo M.S., Bennett N.C., Lutermann H. 2009: Spatial learning and memory in African mole-rats: The role of sociality and sex. *Physiology and Behaviour*, 128-13
- Creel S. 2001: Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 491-497
- Crusio W.E. 2001: Genetic dissection of mouse exploratory behaviour. *Behavioural Brain Research* 125, 127-132
- Drai D., Kafka W.N., Benjamini Y., Elmer G., Golani I. 2001: Rats and mice share common ethologically relevant parameters of exploratory behavior. *Behavioural Brain Research* 125, 133-140
- Dudchenko P.A. 2004: An overview of the tasks used to test working memory in rodents. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 28(7), 699-709

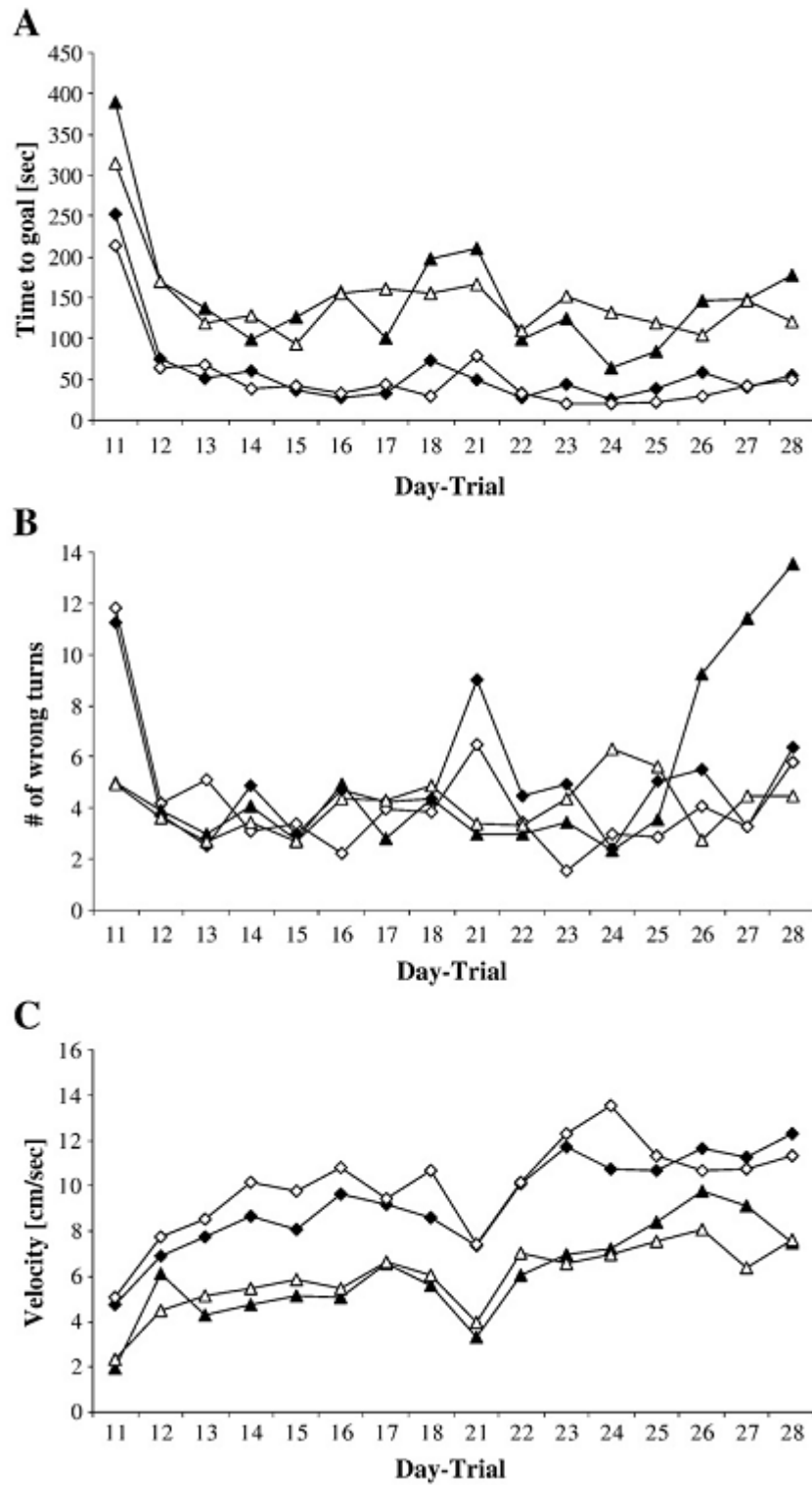
- Dvorkin A., Benjamini Y., Golani I. 2008: Mouse cognition-related behavior in the open-field: Emergence of places of attraction. *PLoS Computational Biology* 4
- Eilam D., Golani I. 1989: Home base behavior of rats (*Rattus norvegicus*) exploring a novel environment. *Behavioural Brain Research* 34, 199-211
- Eilam D. 2003: Open-field behavior withstands drastic changes in arena size. *Behavioural Brain Research*, 142, 53-62
- Eilam, D. 2004: Locomotor activity in common spiny mice (*Acomys cahirinuse*): the effect of light and environmental complexity. *BMC Ecology* 4, 16
- Faulkes C.G., Bennett N.C., Bruford M.W., O'Brien H.P., Aguilar G.H., Jarvis J.U.M. 1997: Ecological constraints drive social evolution in the African mole-rats. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264, 1619-1627
- Frick K. M., Stillner E.T., Berger-Sweeney J. 2000: Mice are not little rats: species differences in a one-day water maze task. *Neuroreport* 11(16), 3461-3465
- Galea L.A.M., Ossenkopp K.P., Kavaliers M. 1994: Developmental changes in spatial learning in the Morris watermaze in young meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioural Brain Research*. 60, 43-50
- Galea L.A.M., Kavaliers M., Ossenkopp K.P., Hampson E. 1995: Gonadal hormones and spatial learning in the Morfia water-maze in the male and female meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Hormones and Behavior* 29, 106-125
- Gaulin S.J.C., Fitzgerald R.W. 1986: Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. *American Naturalist* 127, 74-88
- Gaulin S.J.C., Fitzgerald R.W. 1989: Sexual selection for spatial-learning ability. *Animal Behaviour* 37, 322-331
- Glickman S.E., Hartz K.E. 1964: Exploratory behavior in several species of rodents. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 58 (1), 101-104
- Gray S. J., Jensen S. P., Hurst J. L. 2000: Structural complexity of territories: preference, use of space and defence in commensal house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour*, 60, 765-772
- Hall C.S. 1934: Emotional behavior in the rat: I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology* 18, 385-403
- Healy S. 1998: *Spatial representation in animals*. Oxford University Press Int., New York
- Hendrie C.A., Weiss S.M., Eilam D. 1996: Exploration and predation models of anxiety: Evidence from laboratory and wild species. *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 54 (1), 13-20
- Choleris E., Thomas A.W., Kavaliers M., Prato F.S. 2001: A detailed ethological analysis of the mouse open field test: effects of diazepam, chlordiazepoxide and an extremely low frequency pulsed magnetic field. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 25, 235-260
- Ingram C.M., Burda H., Honeycutt R.L. 2004: Molecular phylogenetics and taxonomy of the African mole-rats, genus *Cryptomys* and the new genus *Coetomys* Gray, 1864. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31(3), 997-1014
- Jander R. 1975: Ecological aspects of spatial orientation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6, 171-188
- Jarvis J.U.M 1981: Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212, 571-573
- 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

- Kalueff A.V., Keisala T., Minasyan A., Kuuslahti M., Tuohimaa P. 2006: Temporal stability of novelty exploration in mice exposed to different open field tests. *Behavioural Processes* 72, 104-112
- Kawalika M. & Burda H. 2007: Giant mole-rats, *Fukomys mechowii*, thirteen years on the stage. In Begall S, Burda H. and Schleich C., eds. *Subterranean rodents: News from underground*. Heidelberg: Springer. 205-217
- Kimchi T. & Terkel J. 2001: Spatial learning and memory in the blind mole-rat in comparison with the laboratory rat and Levant vole. *Animal Behaviour* 61, 171-180
- Kimchi T. & Terkel J. 2003: Mole rats (*Spalax ehrenbergi*) select bypass burrowing strategies in accordance with obstacle size. *Naturwissenschaften* 90(1), 36-39
- Kimchi T. & Terkel J. 2004: Comparison of the role of somatosensory stimuli in maze learning in a blind subterranean rodent and a sighted surface-dwelling rodent. *Behavioural Brain Research* 153(2), 389-395
- Kimchi T., Etienne A.S., Terkel J. 2004: A subterranean mammal uses the magnetic compass for path integration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(4), 1105-1109
- 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(4), 647-659
- Kock D., Ingram C.M., Frabotta L.J., Honeycutt R.L., Burda H. 2006: On the nomenclature of *Bathyergidae* and *Fukomys* n. gen. (Mammalia: Rodentia). *Zootaxa* 1142, 51-55
- Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Vegt B.J., Van Reenen C.G., Hopster H., De Jong I.C., Ruis M.A.W., Blokhuis H. J. 1999: Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23, 925-935
- Kott O., Šumbera R., Němec P. 2010: Light perception in two strictly subterranean rodents: Life in the dark or blue? *PLoS ONE* 5(7)
- Laque-Larena J.J., Lopez P., Gosálbez J. 2004: Spacing behavior and morphology predict promiscuous mating strategies in the rock-dwelling snow vole, *Chionomys nivalis*. *Canadian Journal of Zoology* 82 (7), 1051-1060
- Lorenz K. 1952: *King Solomon's ring: new light on animal ways*. New York: Meridian Books (Penguin), 119
- Marchei P., Diverio S., Falocci N., Fatjó J., Ruiz-de-la-Torre J.L., Manteca X. 2011: Breed differences in behavioural response to challenging situations in kittens. *Physiology & Behavior* 102, 276-284
- Mazoch V. 2008: Exploratory and spatial learning abilities in two African mole-rats with different social systems. Mgr. Thesis
- Moles A., Bartolomucci A., Garbugino L, Conti R., Caprioli A., Coccorello R., Rizzi R., Ciani B., D'Amato F.R. 2006: Psychological stress affects energy balance in mice: modulation by social status. *Psychoneuroendocrinology* 31, 23-33
- Montiglio P.O., Garant D., Thomas D., Réale D. 2010: Individual variation in temporal activity patterns in open-field tests. *Animal Behaviour* 80, 905-912
- Morris R.G.M. 1981: Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation* 12(2), 239-260
- Nevo E. 1979: Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 269-308

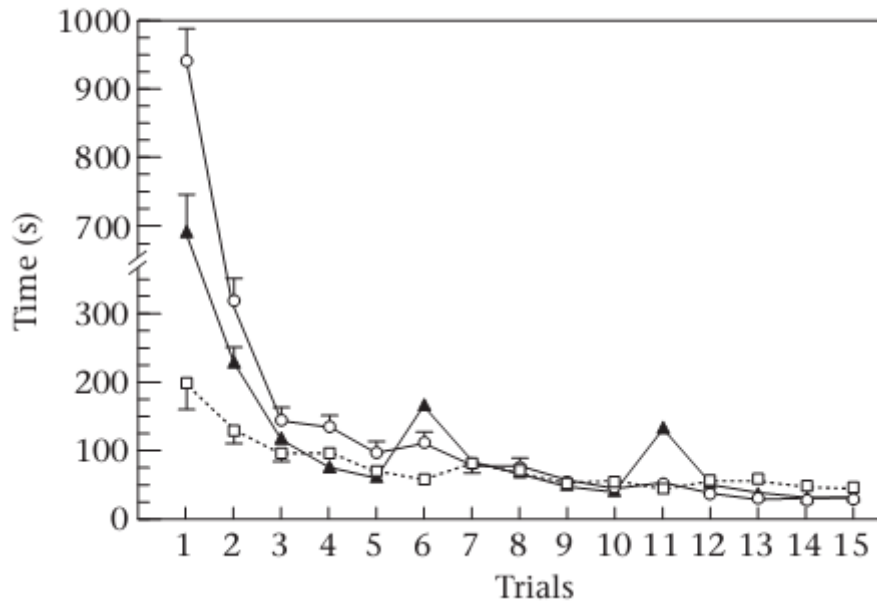
- Nevo E. 1999: Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression and global convergence. Oxford University Press, Oxford, 512
- Němec P., Cveková P., Burda H., Benada O., Peichl L. 2007: Visual systems and the role of vision in subterranean rodents: Diversity of retinal properties and visual system designs. In: Begall S., Burda H., Schleich C.E., eds. Subterranean rodents: News from underground. Heidelberg: Springer. 129-160
- Němec P., Cveková P., Benada O., Wielkopolska E., Olkowicz S. et al. 2008: The visual system in subterranean African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae): retina, subcortical visual nuclei and primary visual cortex. *Brain Research Bulletin* 75, 356-364
- O'Keefe J., Nadel L. 1978: The hippocampus as a cognitive map. Oxford University Press
- Olton D.S., Collison C., Werz M.A. 1977: Spatial memory and radial arm maze performance of rats. *Learning & Motivation* 8, 289-314
- Patil, S.S., Sunyer B., Högerb H., Lubec G. 2009: Evaluation of spatial memory of C57BL/6J and CD1 mice in the Barnes maze, the Multiple T-maze and in the Morris water maze. *Behavioural Brain Research* 198, 58-68
- Patzenhauerová H., Bryja J., Šumbera R. 2010: Kinship structure and mating system in a solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*
- van Praag H., Christie B.R., Sejnowski T.J., Gage F.H. 1999: Running enhances neurogenesis, learning and long-term potentiation in mice. *Proceedings of the National Academy of Science* 96(23), 13427-13431
- Punzo F. & Chavez S. 2003: Effect of aging on spatial learning and running speed in the shrew (*Cryptotis parva*). *Journal of Mammalogy* 84(3), 1112-1120
- Reeder D.M., Kramer K.M. 2005: Stress in free-ranging mammals: integrating physiology, ecology, and natural history. *Journal of Mammalogy* 86, 225-235
- Rozhok A. 2008: Orientation and navigation in vertebrates. Springer-Verlag
- Sachser N. 1993: The ability to arrange with conspecifics depends on social experiences around puberty. *Physiology and Behavior* 53, 539-544
- Sachser N., Durschlag M., Hierzel D. 1998: Social relationships and the management of stress. *Psychoneuroendocrinology* 23, 891-904
- Scharff A., Locker-Grutjen O., Kawalika M., Burda H. 2001: Natural history of the giant mole-rat, *Cryptomys mechowii* (Rodentia: Bathyergidae), from Zambia. *Journal of Mammalogy* 82(4), 1003-1015
- Seymoure P., Dou H., Juraska J.M. 1996: Sex differences in radial maze performance: Influence of rearing environment and room cues. *Psychobiology* 24(1), 33-37
- Sichilima A.M., Bennett N.C., Faulkes C.G., Le Conner S.C. 2008: Evolution of African mole-rat sociality: burrow architecture, rainfall and foraging in colonies of the cooperatively breeding *Fukomys mechowii*. *Journal of Zoology* 275, 276-282
- Spritzer M.D., Solomon N.G., Meikle D.B. 2005: Influence of scramble competition for mates upon the spatial ability of male meadow voles. *Animal Behaviour* 69, 375-386
- Stuchlík A. 2004: Úlohy aktivního a pasivního vyhýbání se místu: slibné nástroje v kognitivních vědách. *Psychiatrie* 8(1), 15-18
- Szechtman H., Talangbayan H., Canaran G., Dai H., Eilam D. 1994: Dynamics of behavioral sensitization induced by the dopamine agonist quinpirole and a proposed central energy control mechanism. *Psychopharmacology* 115, 95-104

- Šumbera R. 2003: Ecology and reproduction of the Silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). Can it help us to understand evolution of sociality in African mole-rats? PhD. dissertation., České Budějovice, University of South Bohemia
- Šumbera R., Burda H., Chitaukali W.N. 2003a: Reproductive biology of a solitary subterranean bathyergid rodent, the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *Journal of Mammalogy* 84(1), 278-287
- Šumbera R., Burda H., Chitaukali W.N., Kubová J. 2003b: Silvery mole-rats (*Heliophobius argenteocinereus*, Bathyergidae) change their burrow architecture seasonally. *Naturwissenschaften* 90(8), 370-373
- Šumbera R., Chitaukali W.N., Burda H. 2007: Biology of the Silvery Mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). Why Study a Neglected Subterranean Rodent Species? In: Begall S., Burda H., Schleich C.E. eds.: *Subterranean Rodents: News from underground*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg
- Šumbera R., Mazoch V., Patzenhauerová H., Lövy M., Šklíba J., Bryja J., Burda H. 2011: Burrow architecture, family composition and habitat characteristics of the largest social African mole-rat: the giant mole-rat constructs really giant burrow systems. *Acta Theriologica* 1-10
- Tolman E.C. 1948: Cognitive maps in rats and man. *The Psychological Review* 55(4), 189-208
- Verbeek M.E.M, Boon A., Drent P.J. 1996: Exploration, aggressive behaviour and dominance in pairwise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133, 945-963
- Walsh R.N., Cummins R.A. 1976: The open-field test: a critical review. *Psychological Bulletin* 83, 482-504
- Welker W.I. 1957: "Free" versus "forced" exploration of a novel situation by rats. *Psychological Reports* 3, 95-108
- Williams C.L. & Meck W.H. 1991: The organizational effects of gonadal steroids on sexually dimorphic spatial ability. *Psychoneuroendocrinology*. 16, 155-176
- Whishaw I.Q., Tomie J.A. 1996: Of mice and mazes: Similarities between mice and rats on dry land but not water mazes. *Physiology and Behaviour* 60(5), 1191-1197
- Yaski O. & Eilam D. 2007: The impact of landmark properties in shaping exploration and navigation. *Animal Cognition* 10, 415-428
- Zadicario P., Avni R., Zadicario E., Eilam D. 2005: 'Looping' - an exploration mechanism in a dark open field. *Behavioural Brain Research* 159, 27-36
- Zuri I. & Terkel J. 1996: Locomotor patterns, territory, and tunnel utilization in the mole-rat *Spalax ehrenbergi*. *Journal of Zoology* 240, 123-140

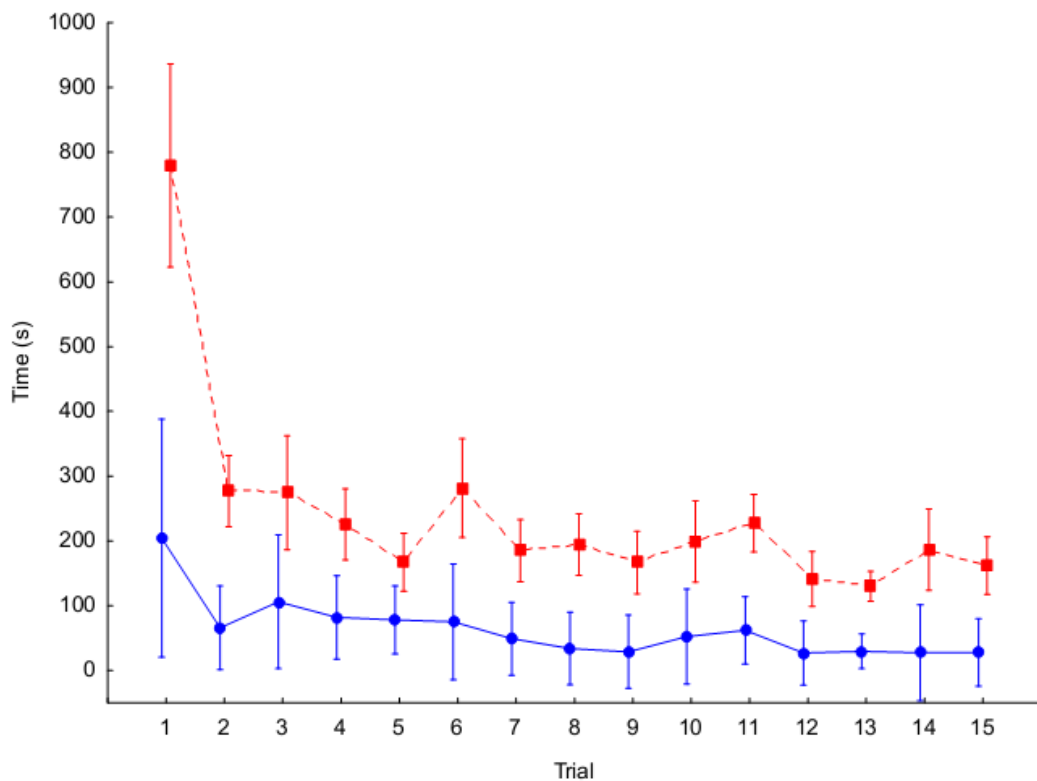
PŘÍLOHY



Příloha 1: Výsledky testů učení (Costanzo et al. 2009). Průměrné hodnoty pro a) latenci, b) počet chybných odboček, c) rychlost pohybu v labyritnu. Kosočtverce: sociální rypoš damarský (černé samice, bílé samci). Trojúhelníky: soliterní rypoš kapský (černé samice, bílé samci).



Příloha 2: Čas (s) průměr \pm SE potřebný k dosažení cíle labyrintu během patnácti opakování v testu učení (Kimchi et al. 2001) u slepce (kolečko), potkany (čtverec) a hrabošů (trojúhelník).



Příloha 3: Čas (s) průměr \pm SD potřebný k dosažení cíle labyrintu během patnácti opakování v testu učení (Kimchi et al. 2001) u solitérního rypoše stříbřitého (červená přerušovaná čára) a sociálního rypoše obřího (modrá plná čára).