

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**



**Zrakové schopnosti afrických podzemních hlodavců**  
**čeledi Bathyergidae**

Bakalářská práce

**Aneta Fremlová**

Školitel: Mgr. Ondřej Kott

České Budějovice 2012

Fremlová, A. (2012): Zrakové schopnosti afrických podzemních hlodavců čeledi Bathyergidae [Visual capabilities of African subterranean rodent family Bathyergidae. Bc. Thesis, in Czech.] – 33 pp., Department of Zoology, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This bachelor thesis deals with visual ecology in subterranean mammals and possible behavioral visual tests in African mole-rats (Bathyergidae). It provides first results on visual depth perception testing in these strictly subterranean rodents. The depth perception was examined in three species of mole-rats (*Heliophobius argeteocinereus*, *Fukomys mechowii*, *F. darlingi*), in coruro (*Spalacopus cyanus*) and laboratory mouse (*Mus musculus*).

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 – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - 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 10. 12. 2012**

**Aneta Fremlová**

Poděkování:

Ráda bych především poděkovala Ondrovi za plnou podporu a pomoc při psaní a přípravě pokusů. Dále bych poděkovala Radimovi, který na vše dohlížel a také Vláďovi a Kláře, kteří mi pomáhali s vyhodnocováním výsledků.

# Obsah

<b>1. ÚVOD .....</b>	<b>1</b>
1.1. Podzemní savci.....	1
1.2. Rypošoviti (Bathyergidae) .....	1
<b>2. ZRAK.....</b>	<b>2</b>
2.1. Zrakový systém.....	2
2.2. Zrak podzemních hlodavců .....	3
2.3. Zrak rypošovitých (Bathyergidae) .....	4
<b>3. METODY VHODNÉ PRO VÝZKUM ZRAKOVÉ FUNKCE U LABORATORNÍCH HLODAVCŮ.....</b>	<b>6</b>
3.1. Maze-based tests .....	6
3.2. Elevated plus maze .....	7
3.3. Visual cliff .....	8
3.4. Visual Placing test.....	9
3.5. Cued fear conditioning .....	10
3.6. Visual acuity.....	11
<b>4. CÍLE PRÁCE.....</b>	<b>13</b>
<b>5. METODIKA VYBRANÝCH ZRAKOVÝCH EXPERIMENTŮ .....</b>	<b>14</b>
5.1. Studovaná zvířata .....	14
5.2. Chovné podmínky .....	15
5.3. Experiment I – Visual Placing Reflex .....	15
5.4. Experiment II – Visual Cliff.....	16

<b>5.5. Statistické zpracování.....</b>	<b>16</b>
<b>6. VÝSLEDKY .....</b>	<b>17</b>
<b>7. DISKUZE .....</b>	<b>20</b>
<b>8. ZÁVĚR .....</b>	<b>23</b>
<b>9. LITERATURA.....</b>	<b>24</b>
<b>10. PŘÍLOHY.....</b>	<b>32</b>

# 1. Úvod

## 1.1. Podzemní savci

Savci obsadili téměř všechny dostupné biotopy na Zemi a přizpůsobili se na nejrůznější podmínky prostředí (Grzimek et al. 2003). Překvapivě vysoký počet, okolo 300 druhů savců, se téměř či zcela adaptoval na specifický život v podzemí (Nevo 1999). Díky konvergentní evoluci, způsobené podobnými selekčními tlaky na nepříbuzné taxony, reprezentují podzemní savci, zejména pak hlodavci, výborný příklad pro studium morfologických, fyziologických a etologických adaptací pro existenci v podzemním biotopu.

Tito savci, žijící v monotónním, stabilním a relativně bezpečném prostředí, se však musejí vypořádat s mnohými, pro život stresujícími, faktory, jako jsou vysoké energetické náklady na stavbu systémů podzemních chodeb, atmosféra s nízkým obsahem kyslíku a vysokým obsahem oxidu uhličitého či absence světla (přehled viz Nevo 1999, Burda 2003).

## 1.2. Rypošovítí (Bathyergidae)

Rypoši jsou endemickou čeledí striktně podzemních savců, patřících do příbuznosti hystrikognátních hlodavců. Na rozsáhlém území subsaharské Afriky žije celkem dvacet dva druhů v šesti rodech. Tito herbivorní hlodavci, žijící se podzemními orgány rostlin - geofyty, vytváří rozsáhlé komplexy podzemních chodeb. Ve složitě strukturovaných labyrintů, které opouštějí jen ve výjimečných případech, lze najít hnízdní, potravní či další specializované typy komor (přehled viz Bennett a Faulkels 2000).

Rypoši jsou velmi dobře morfologicky i fyziologicky adaptováni na podzemní způsob života. Mají krátké končetiny, válcovité tělo a svalnatý krk. Robustní hlava je opatřená citlivými vibrisy, které zvířeti zajišťují kontakt se stěnami tunelu. Rypoši mají redukované ušní boltce a částečně zachovalý zrak. Tunely vyhrabávají pomocí silných stále rostoucích řezáků (Jarvis 2004).

V rámci nepočtené čeledi rypošovitých lze pozorovat nápadnou diverzitu sociálních systémů, od soliterně žijících rypošů po eusociální druhy (přehled viz Jarvis a Bennett 1991, Begall et al. 2007).

## 2. Zrak

### 2.1. Zrakový systém

Zrak je bezesporu významný smysl pro většinu druhů a byl pro ně klíčovou selektivní výhodou v jejich evoluci (Fernald 2000). Ze současných paleontologických studií vyplývá, že zrak, jakožto funkční smysl, vznikl již velmi dávno, zhruba před 530 milión let, v období raného kambria (Land a Nilsson 2002). Na základě paleontologických materiálů se dříve předpokládalo, že se oči vyvinuly nezávisle u různých organismů více než čtyřicetkrát a možná i více než pětadesátkrát (Salvini-Plawen a Mayr 1977). Tento polyfyletický vývoj oka byl však později popřen (Mayr 2001), což podporuje i recentní práce na základě detekce transkripčního faktoru genu *Pax6* u všech dodnes zkoumaných Bilateriích, který podněcuje vývoj oka a generuje různé oční typy, což indikuje na monofyletický vývoj oka (Gehring 2012). Také Fernald (2000) naznačuje, že všechny typy očí sdílí stejnou molekulární strategii absorbování fotonů a napříč mnoha živočišnými druhy můžeme pozorovat nápadnou shodu vývojových genů, které se podílejí na stavbě podobných, ne však nutně homologických, typů očí. Zákony fyziky však, navzdory nevídané variabilitě mezi typy očí, limitují sběr světelných kvant, což dává současně existenci pouze osmi známým optickým systémům (Gerald 2004).

Vývoj oka byl postupně směřován od jednoduchého typu jednokomorového oka až po složité struktury oka složeného (přehled viz Land a Nilsson 2002). Značné rozdíly můžeme pozorovat například v rámci vývoje komorového oka u různých živočichů. Sítnice obratlovců je tvořena tvarováním přední části mozku a čočky vznikající z kůže, zatímco u téměř stejného komorového oka hlavonožců vznikají obě struktury pouze z kůže (Randall et al. 2001).

Důležitou vlastností oka je bezesporu prostorové vidění, jehož kvalita roste s velikostí oka. Jedná se o elementární schopnost vnímat světlo z různých úhlů a rozlišovat intenzitu záření. Kvalitní prostorové vidění tak mohlo dát vznik predátorům, využívajících zrak již od prekambria (Land a Nilsson 2002).

Nejdůležitější strukturou oka obratlovců, zodpovědnou za transdukcii světelného signálu v signál nervový, je sítnice (retina), která se skládá z fotoreceptorů pro noční vidění – tyčinek a fotoreceptorů pro denní a barevné vidění – čípků (Randall et al. 2001), přičemž jejich vzájemný poměr se liší mezi jednotlivými druhy. Sítnice savců obsahuje dva typy

čípků. Převažují zde čípky senzitivní pro středně a dlouhovlnné záření (L-čípky) a méně početné čípky citlivé pro krátkovlnné záření (S-čípky). L-čípky dosahují nejvyšší senzitivity v zelené až žluté části spektra ( $\lambda_{\max}$ = 500-560 nm), S-čípky v modré až ultrafialové části ( $\lambda_{\max}$ = 360-450 nm) (Carpenter 1996).

Od fotoreceptorů putuje zrakový signál přes vrstvy bipolárních a gangliových buněk, které se sbíhají v nervová vlákna na vnitřním povrchu sítnice a tvoří zrakový nerv (*nervus opticus*). Skrze něj pokračuje informace do jader středního mozku a do zrakových center týlního laloku mozkové kůry, kde je komplexní zrakový signál analyzován (Hill et al. 2008).

## 2.2. Zrak podzemních hlodavců

Zrak podzemních hlodavců je vlivem absence světla v podzemních systémech značně redukován, na rozdíl od jiných smyslů, které jsou v prostředí permanentní tmy naopak posíleny (Bennett a Faulkes 2000). Avšak míra regrese zraku závisí v tomto případě na rozsahu podzemního života, který se liší napříč druhy obývanými podzemní biotop (přehled viz Němec et al. 2007). Fosoriální druhy hlodavců, jako je například pytlonoš horský (*Thomomys bottae*) či kururo (*Spalacopus cyanus*), které tráví značnou část života nad zemí, mají plně vyvinutý a funkční oční aparát o velikosti odpovídající oku nadzemních hlodavců a se standardním designem sítnice savců (Peichl et al. 2005, Schleich et al. 2010).

Na opačné straně pomyslného spektra se pak nachází striktně podzemní hlodavec, slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*), který má subkutánní (kůží přerostlé) oko o velikosti pouhých 0,6 mm v průměru. V jeho sítnici se nachází pouze L-čípky se zrakovým pigmentem s absorpční citlivostí posunutou do oblasti červeného spektra, což způsobuje atypický průchod světla skrze prokrvenou a na hemoglobin bohatou kůži (Bronchi et al. 1991, Cooper et al. 1993 a, b, Cooper et al. 1995, David-Gray et al. 1998, 2002, Janssen et al. 2000). Zrakový aparát slepců si vlivem extrémní regrese oka zachoval pouze elementární reakce sítnice na světlo, které se uplatňují při regulaci, překvapivě stále funkčních, cirkadiálních rytmů (Rado et al. 1992, Ben-Shlomo et al. 1995, Goldman et al. 1997, Tobler et al. 1998). Tento druh se po mnohých studiích stal jediným modelovým druhem a na dlouhou dobu tak zakonzervoval obecné mínění o zrakovém systému striktně podzemních savců.



### 2.3. Zrak rypošovitých (Bathyergidae)

Překvapivá zjištění a posun ve výzkumu zrakového systému striktně podzemních hlodavců přinesly až podrobné neuroanatomické studie rypošovitých (přehled viz Němec et al. 2007, 2008), kteří byli považováni dlouhou dobu za zcela slepé (Eloff 1951, 1958, Burda et al. 1990).

Tito striktně podzemní endemité subsaharské Afriky mají, na rozdíl od slepce, malé superficiální (povrchové) oči o velikosti v rozmezí 1,3 mm (*Heterocephalus glaber*) až 3,5 mm (*Bathyergus suillus*) s externími víčky a dobře vyvinutými očními strukturami - sklivcem, zornicí, duhovkou a sítnicí (Cernuda-Cernuda et al. 2003, Němec et al. 2004). Čočka, která je u savců žijících v podmínkách s nízkými hladinami světla nápadně velká, proto aby co nejefektivněji sbírala světelná kvanta, je u rypošovitých naopak relativně malá v porovnání s nadzemními savci se soumráchnou aktivitou (Peichl et al. 2004, Bennett 2009). Struktura sítnice se liší pouze tloušťkou jednotlivých vrstev v závislosti na hustotě fotoreceptorů, jinak však vykazuje standardní architekturu savčí retiny. Dominantní jsou zde tyčinky, ale nachází se zde i čípky a to v překvapivém množství (až deset procent). Takovýto poměr tyčinek a čípků je podobný spíše denním, než-li nočním druhům savců, žijících nad zemí. Téměř všechny čípky exprimují fotopigment (S-)opsin. Mnoho z těchto S-čípků koexprimuje exkluzivně i malé množství (L-)opsinu. Tato dominance (S-)opsinu a nízké hladiny (L-)opsinu v sítnici byly poprvé popsány u rypošovitých mezi všemi savčími druhy (Cernuda-Cernuda et al. 2003, Peichl et al. 2004).

První behaviorální studie Wegner et al. (2006), zabývající se zrakem rypošů, prokázala elementární schopnost rozlišování světla a tmy u zambijského rypoše ansellova (*Fukomys anselii*), rypoše (*Fukomys kafuensis*) a jejich kříženců při preferenci boxu pro stavbu hnízda, kdy jedinci průkazně preferovali tmavé komory a projevovali tak heliofóbní (světloplaché) chování. V následném experimentu (Kott et al. 2010) byli testováni solitérní rypoši stříbřítí (*Heliophobius argenteocinereus*) a eusociální rypoši obří (*Fukomys mechowii*). Studie opět potvrdila heliofóbní chování a navíc i absorpční citlivost čípků pro modré, zelené a zelenožluté světlo. Funkční sítnice, respektive bazální schopnost detekce světla byla v témže projektu, na základě dalšího behaviorálního pokusu, definována jako pravděpodobná účinná součást antipredačního chování, využívaná při přirozeném či invazivním poškození tunelů v systému podzemních chodeb (Hetling et al. 2005, Wegner et al. 2006, Kott et al. 2010). Z neuroanatomických i behaviorálních studií je tak zřejmé, že

struktury zpracovávající primární informaci o přítomnosti světla, jsou u rypošovitých stále funkční.

Avšak, na rozdíl od plně vyvinutého oka a jeho struktur, jsou cílová mozková jádra rypošovitých, která dostávají a zpracovávají komplexní zrakovou informaci o svém okolí, redukována ve své velikosti (přehled viz Němec et al. 2007, 2008). Jediná plně vyvinutá zraková doména, která se podílí na řízení cirkadiálních rytmů, je suprachiasmatické jádro (SCN) a dráha k němu vedoucí ze sítnice (retihypothlamický trakt). Části mozku (laterální genikulární tělísko a pretektum), zodpovědné za detekci pohybu, světla či tvaru, jsou redukovány pouze částečně, a tudíž mohou stále hrát svoji roli. Naopak masivní regresí prodělaly struktury (povrchové vrstvy superior colliculus a aksesorický optický systém), obstarávající zrakové funkce, jakými jsou lokalizace objektu a stabilizace obrazu na sítnici během pohybu hlavy. Tato zjištění indikují, že z hlediska mozkových struktur je orientace zrakem mimo podzemní labyrint u rypošovitých jen málo pravděpodobná (přehled viz Němec et al. 2007, 2008).

Vše co tedy o zraku bathyergidů dosud víme je odvozeno převážně z neuroanatomie a behaviorální studie mapující skutečný rozsah jejich zrakových schopností zůstávají spíše jen ojedinělé (přehled viz Burda et al. 1990, Francescoli 2000, Němec et al. 2007, 2008).

### 3. Metody vhodné pro výzkum zrakové funkce u laboratorních hlodavců

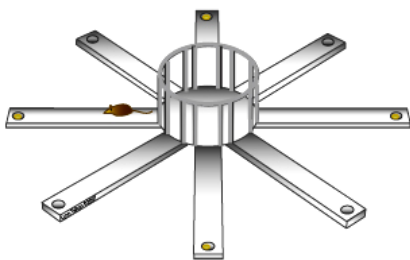
Kvalitní zrakové experimenty by měly mít spolehlivou odpověď pro každého testovaného jedince. Musí být rychlé, poskytovat kvantitativní zhodnocení a měly by se vyvarovat chybám, které by u zdravých jedinců mohly poukazovat na neexistující zrakové vady (Pinto a Enroth-Cugell 2000).

Zrakové schopnosti mohou být posuzovány podle výsledků anatomických testů sítnice (refrakce oka, očního pozadí nebo histologické vyšetření) nebo na základě elektrofyziologických měření (např. elektroretinogram). Další variantou jsou behaviorální testy zrakových schopností, které jsou výhodné jak z hlediska neinvazivního přístupu a kvantitativního měření zrakových funkcí, tak i díky vzhledu do funkčních interakcí mezi zrakovými a mozkovými systémy zapojenými v chování (Wong a Brown 2006).

Následující behaviorální testy jsou primárně designovány především pro testování laboratorních potkanů a myší. Výčet těchto testů posloužil k výběru vhodných typů experimentů pro testování zrakových schopností afrických podzemních hlodavců čeledi *Bathyergidae*.

#### 3.1. Maze-based tests

Princip těchto pokusů je založený na učení jedince pohybovat se směrem ke zrakovému podnětu. Učení může probíhat buď na základě odměny (potrava) za správnou odpověď-reakci (např. pohyb v osmi ramenném bludišti, obr. 1) nebo nucením jedince plavat na skrytou platformu v blízkosti zrakového podnětu (Morrisovo vodní bludiště, Morris 1981, nebo zrakový vodní úkol, Prusky et al. 2000). Tyto testy jsou používány pro získání charakteru zrakově řízeného chování u mnoha inbredních kmenů laboratorních myší a rozsahu jejich zrakových schopností (přehled viz Pinto a Enroth-Cugell 2000). Nevýhodou těchto testů je časová náročnost při učení jedinců správné odpovědi.

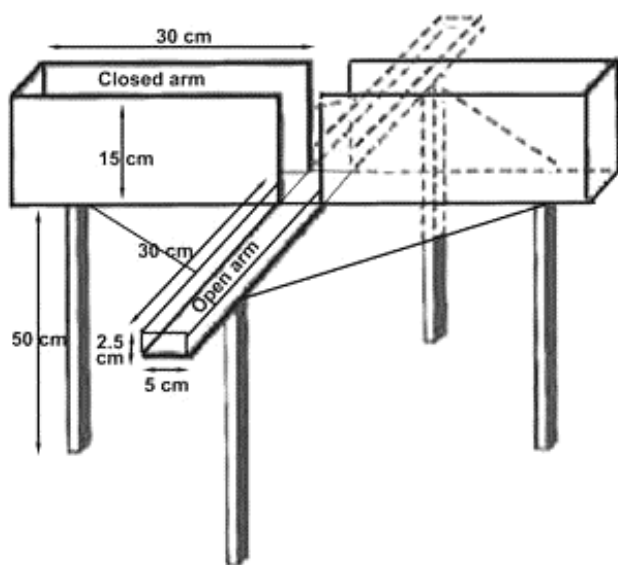


Obr. 1: Osmiramenné bludiště (1).

### 3.2. Elevated plus maze

Testy elevated plus maze byly od roku 1985 (Pellow et al.) široce používány jako vhodný nástroj pro klinické studie farmaceutického průmyslu, pomocí nichž se hodnotí úzkostné chování a vliv anxiolytik (např. benzodiazepiny) u laboratorních hlodavců (Lamberty a Gower 1996). Aparatura se skládá ze dvou protilehlých otevřených a dvou uzavřených ramen, ohraničenými stěnami (obr. 2). Pomocí tohoto pokusu se mimo jiné analyzuje explorační aktivita, latence přemístění se ze středové oblasti do ramene, počet a druh navštívených ramen či chování a čas v nich strávený (Rodgers et al. 1997).

Modifikací původního aparátu demonstroval Martínez et al. (2002) i úlohu zraku u potkanů (kmen *Wistar*) během tohoto experimentu. Na základě chování jedinců v aparatuře s rameny obklopenými stěnami z průhledného materiálu, dřeva a stěnami potaženými černým nebo bílým papírem, došel k názoru, že důležitým podnětem pro vyhýbání se otevřeným ramenům je zvýšená intenzita světla v průhledném (otevřeném) rameni, nikoliv přítomnost vertikální stěny uzavřeného ramene, která byla považována za zásadní pro dotek a následnou taktilní orientaci smyslovými vousy, jak uvádějí jiné studie (Treit a Fundytus 1989, Cardenas et al. 2001). Používání zrakových podnětů spíše než taktilního smyslu potvrdil i Salum et al. (2003), kdy známý model chování v klasickém elevated plus maze (vyhýbání se otevřeným ramenům) je dán optickým rozdílem mezi otevřenými a uzavřenými rameny, nikoliv nutně primárním strachem z otevřeného prostoru. Ovšem hlavní stimul, který chování v tomto typu experimentu řídí je stále neznámý a je potřeba dalších studií k objasnění role zraku.

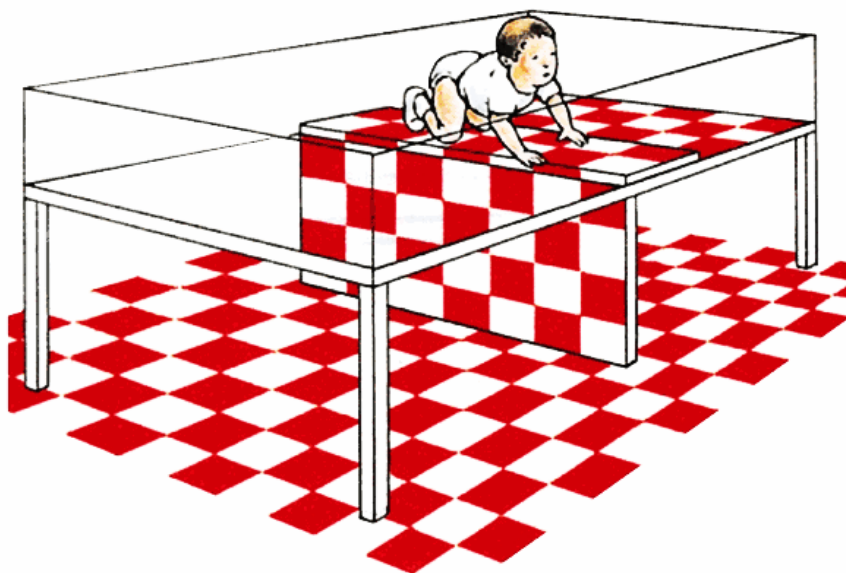


Obr. 2: Schéma aparatury experimentu elevated plus maze (2).

### 3.3. Visual cliff

Tato metoda je známá od šedesátých let 20. století (Gibson a Walk 1960). Visual cliff je používán k zjištění schopnosti vnímání hloubky u různých druhů zvířat a původně také u dětí. Základem je plocha rozdělená na dvě rovnocenné části s centrálním vyvýšeným pruhem. Jedna část bývá označována jako mělká (opticky bezpečná), druhá jako hluboká část (opticky padající). Ve skutečnosti jsou obě strany stejné, hloubka je zde pouze optickým klamem, který je modelován šachovnicovým vzorem (obr. 3). Finální podoba aparatury je uzpůsobena objektu, který je aktuálně zkoumán (Walk a Gibson 1961).

Při pokusu je testovaný jedinec umístěn na centrální část. Sleduje se průběh jeho chování. Test je ukončen poté, co objekt opustí centrální pruh a zvolí jednu ze stran aparatury. Při volbě mělké strany je jeho reakce vyhodnocena jako strach z hloubky (možný pád). Naopak v případě preference hluboké části není jedinec schopný rozlišit mezi dvěma z nabízených optických prostředí. Jedinci, kteří se v předem stanovené době nerozhodnou pro žádnou z možností a neopustí centrální platformu, nejsou zahrnuti do statistického zpracování.



Obr. 3: Schéma aparatury experimentu Visual cliff (3).

### 3.4. Visual Placing test

Tento jednoduchý behaviorální test je založený na bázi senzomotorické odpovědi na přibližující se podnět. Zvíře je uchopeno za ocas a z výšky asi 15 cm (Irwin 1968, Pinto a Enroth-Cugell 2000) je prudkým padajícím pohybem přiblíženo k podkladu (pevný podklad či mřížka). Hodnotí se zde vzdálenost čenichu od povrchu v době, kdy zvíře reflexně reaguje (extenze předních končetin) na přibližující se podnět. Dle původní studie může být reakce detailně hodnocena následující škálou (Irwin 1968):

0 – žádný projev, ani po kontaktu nosu s podkladem

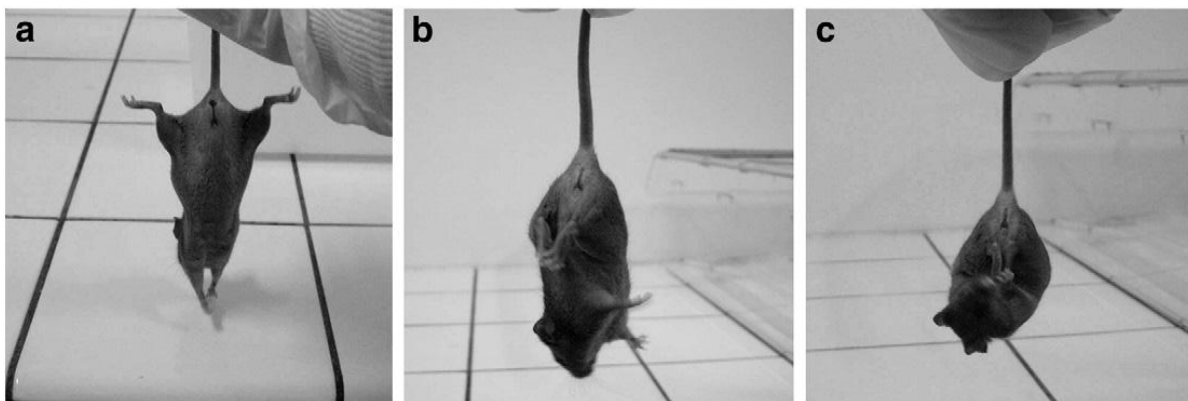
1 – natažení předních končetin po doteku nosu

2 - natažení předních končetin po výrazném doteku vibrisy (6 mm)

4 - natažení předních končetin po nepatrném doteku vibrisy (12 mm)

6 - natažení předních končetin bez kontaktu s vibrisy (18 mm)

8 – velmi brzké natažení předních končetin

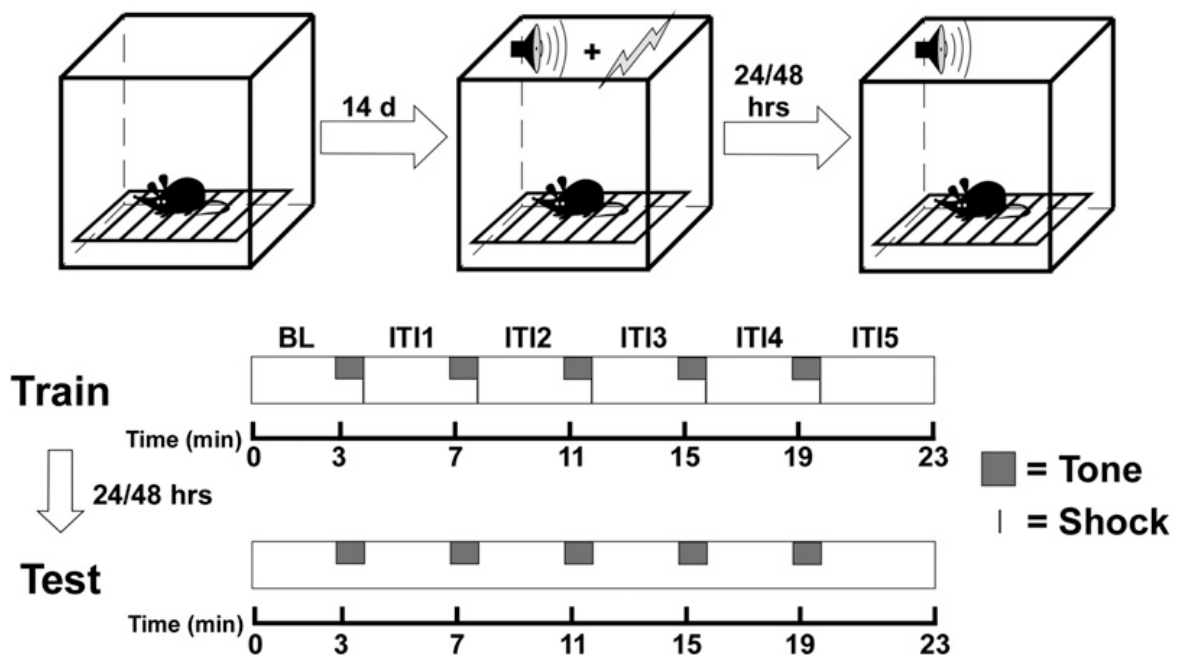


**Obr. 4: Visual placing reflex.** a – extenze předních končetin při VPR, b – sevření končetin a zkroucení těla u mutanta s poškozením kortexu mozečku, c – ustrnutí v tzv. bat-like poloze u mutanta (Lalonde a Strazielle 2011).

### 3.5. Cued fear conditioning

Tyto testy jsou primárně používány pro zkoumání nervového základu učení a paměti. V tomto ohledu byly publikovány studie na různých druzích zvířat s rozdílnými vzory chování, které demonstrovaly zásadní roli zapojení amygdaly při podmíněném strachu (přehled viz Campeau a Davis 1995). Ten je vytvořen při podmíněné stimulaci společně s působením nepříjemného nepodmíněného podnětu (elektrický šok).

Při standardním testu popsaném Pinto a Enroth-Cugell (2000) nejprve dochází k tréninkové fázi, kdy je jedinec 14 dní před testováním umístěn denně na 30 minut do testovací komory. Poté, je dán opět do komory a ponechán tři minuty v klidu. Následně je spuštěn tón trvající jednu minutu a poslední dvě vteřiny je k tónu přidán mírný elektrický stimul (nepodmíněný podnět), který u hlodavců vyvolává tzv. zamrznutí, které je definováno jako zastavení všech pohybů kromě dýchacích. To se opakuje pětkrát v třiminutových intervalech. Po 24 a 48 hodinách dochází k samotnému testu, při kterém je zvíře opět umístěno do testovací komory a sledováno jeho chování během akustické stimulace, ale tentokrát již bez elektrického šoku (obr. 5, Warthen 2011). Akustický podnět může být také doplněn i podnětem vizuálním a tak je tento modifikovaný typ experimentu použitelný i při testování zrakové funkce (Campeau a Davis 1995).



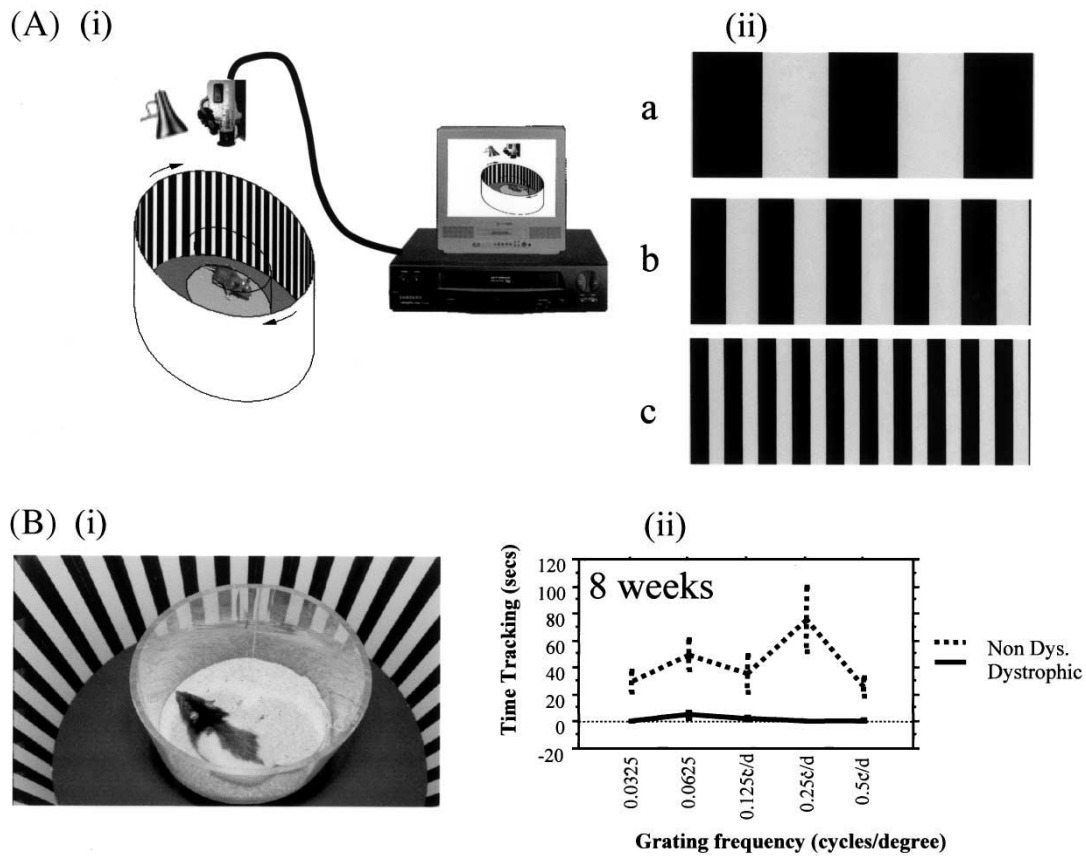
Obr. 5: Schéma experimentu Cued fear conditioning (Warthen 2011).

### 3.6. Visual acuity

Kvalita ostrosti zraku je dána hustotou čípků v sítnici a způsobem jejich napojení na bipolární a gangliové buňky (Ali a Klyne 1985, Mustafi et al. 2009). Tyto zrakové testy laboratorních hlodavců se v současné době využívají mimo jiné v rámci výzkumu očních onemocnění, zejména zeleného zákalu (glaukom) (Burroughs et al. 2011).

Při těchto pokusech se hodnotí ostrost zraku a vnímání kontrastu pomocí optokinetického testovacího systému (OptoMetry). Jedná se o neinvazivní metodu, která sleduje přirozenou optokinetickou reakci. Přístroj je tvořen plastovým boxem, čtyřmi monitory (každý na jedné straně boxu) směřujícími dovnitř a centrální vyvýšenou plochou (obr. 6). Aparatura je snímána kamerou a průběh experimentu je hodnocen pomocí počítačového softwaru. Na začátku každého pokusu je na monitorech promítnuta homogenní šedá barva. Poté je zvíře umístěno na centrální plošinu a aklimatizováno. Pomocí monitorů je následně vysílán zrakový podnět v podobě virtuálního válce s otáčejícím se vzorem střídajících se černých a bílých pruhů, jejichž prostorová frekvence se postupně mění (změna šíře pruhů). Otáčení probíhá střídavě po směru a proti směru hodinových ručiček. Zaznamenávají se reflexivní pohyby hlavy (head tracking) nebo očí podle toho, zda se zvíře může volně hýbat či je imobilizováno v zádržném systému (Thaung et al. 2002). Modifikovaný model originální aparatury vhodný pro drobné hlodavce vyvinul Prusky et al. (2000), který je ovšem založen, stejně tak jako Morrisovo vodní bludiště (viz kapitola Maze-based test), na vodním prostředí a vyžaduje předchozí učení.





**Obr. 6:** (A) Optokinetické monitorování pohybů hlavy u potkanů. (i) Umístění jedince do středu boxu s virtuálním válcem. Evidence času stráveného v otáčejícím se válci. (ii) Tři sinusové mřížky s různou prostorovou frekvencí: (a) 0,125 (b) 0,25 a (c) 0.5 cyklů/stupeň (B) Optokinetické testování u mutantů s degenerací sítnice. (i) Umístění potkana v optokinetické aparatuře. (ii) Časový průběh pohybů hlavou zaznamenaných u osmi týdenních mutantů s a bez dystrofie sítnice (Lund et al. 2001).

## 4. Cíle práce

Hlavní cíle bakalářské práce jsou:

A) Seznámit se s problematikou vizuální ekologie podzemních hlodavců a získat přehled o možných zrakových testech vhodných pro testování hlodavců čeledi Bathyergidae v laboratorních podmínkách.

B) Testovat rozsah reziduálního zraku rypošovitých (*Heliophobius argenteocinereus*, *Fukomys mechowii* a *F. darlingi*) pomocí vybraných testů (Experiment I a II), v porovnání se zrakovými schopnostmi fosoriálního hlodavce kururo (*Spalacopus cyanus*) a laboratorní myši (*Mus musculus*) s předpokládaným růstem schopností zrakového systému směrem od rypošovitých k myši.

## 5. Metodika vybraných zrakových experimentů

### 5.1. Studovaná zvířata

Soliterní rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*, Peters 1846) obývá podzemní systémy v jižní Keni, Tanzanii, Malawi, jihovýchodním Kongu, východní Zambii a severním Mozambiku (Bennett a Faulkes 2000, Burda 2001). Preferuje travní porosty, otevřený les a stanoviště se střední vlhkostí (Jarvis 2003). Váha jedinců ve volné přírodě je  $190 \pm 58$  g u samců a  $162 \pm 47$  u samic (Šumbera et al. 2003a). Velikost podzemních systémů se mění během sezóny od  $47 \pm 28$  metrů do  $99 \pm 26$  metrů (Šumbera et al. 2003b). Testovaní jedinci byli odchyceni v roce 2005 v Malawi na lokalitách Mpalanganga estate – Zomba ( $15^\circ 27'S$ ,  $35^\circ 15'E$ ), Zomba plateau ( $15^\circ 20'S$ ,  $35^\circ 16'E$ ) a Mulanje - Chipoka ( $16^\circ 02'S$ ,  $35^\circ 30'E$ ) a v roce 2010 v Zambii – Kacholola ( $14^\circ 45'S$ ,  $30^\circ 35'E$ ).

Sociální rypoš obří (*Fukomys mechowii*, Peters 1881) se vyskytuje v lesích a savanách v severní Zambii, jižním Kongu a v Angole (Bennett a Aguilar 1995, Scharff et al. 2001). Velikost populací čítá kolem 3-12 jedinců a jejich váha se pohybuje v rozmezí  $345 \pm 95$  g u samců a  $252 \pm 34$  g u samic (Scharff et al. 2001). Jejich podzemní tunely o plošném rozsahu až 2,5 ha sahají do hloubky i dvou metrů pod povrchem země (Kawalika a Burda 2007, Šumbera et al. 2011). Testovaní jedinci pochází z primárního odchyty v roce 1999 (Ndola, Zambie) a z odchovů v laboratorních podmínkách Přírodovědecké fakulty Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích.

Další testovaný sociální druh *Fukomys darlingi* (Thomas 1895) osidluje v přirozených podmínkách oblasti s lesy miombo s relativně vysokým množstvím srážek (průměrné roční srážky nad 700 mm, Bennett a Faulkes 2000) v centrálním Zimbabwe a Mozambiku. Žije v koloniích s počtem 5 – 9 jedinců (Bennett et al. 1994). Jejich váha se pohybuje v rozmezí 45 – 90g (Boyles et al. 2012). Testovaní jedinci pochází z odchyty v roce 2005 v Malawi a z laboratorních odchovů PřF JU.

Kururo (*Spalacopus cyanus*, Thomas 1925) je endemitní fosoriální (hrabavý) druh hlodavce, žijící v Chile. Zde žije ve dvou ekologických formách s pobřežními a horskými populacemi. Pobřežní populace jsou rozsáhlejší, rozprostírají se od Caldera ( $27^\circ 03'S$ ) k Quirihue ( $36^\circ 17'S$ ), zatímco horské populace žijí na menším území od Alicahue ( $32^\circ 19'S$ ) do Los Cipreses ( $34^\circ 01'S$ ). Jedinci žijící v populacích na pobřeží jsou menší než ti, kteří obývají horské oblasti. Váha je v průměru 81g ( $53 - 105$ g) u samců a 73g ( $43 - 119$ g) u

samic (Torres-Mura a Contreras 1998). Všichni testovaní jedinci pochází z laboratorních chovů PřF JU.

## 5.2. Chovné podmínky

Rypoši a kurorové jsou chováni ve společné chovné místnosti s konstantní teplotou ( $25\pm 1^\circ\text{C}$ ) a světelným režimem 12S:12T. Soliterní druh *Heliophobius argenteocinereus* je chován v samostatných plexisklových tunelových systémech vyplněných rašelinou. Sociální druhy *Fukomys mechowii* a *F. darlingi* a také *Spalacopus cyanus* jsou chovány v teráriích se substrátem (rašelina) ve skupinách do cca 23 jedinců. Zvířata jsou krmena bramborami, mrkví, jablky, salátem a směsí obilnin pro hlodavce.

Laboratorní myši jsou chovány v oddělané místnosti v plastových boxech se standartními podmínkami.

## 5.3. Experiment I – Visual Placing Reflex

V tomto pokusu byl každý testovaný jedinec uchopen za ocas a z výšky zhruba 15 cm přibližován směrem ke kovové mřížce v časovém rozmezí 0,5 – 1 s. Zaznamenávána byla přítomnost či absence reakce (extenze předních končetin), vzhledem k přibližujícímu se zrakovému podnětu. Zohledňována byla vzdálenost čenichu jedince od mřížky v momentě, kdy dochází k reakci (viz kapitola 3). Testovány byly tři druhy rypošů - *Fukomys mechowii* (n=30), *F. darlingi* (n=30) a *Heliophobius argenteocinereus* (n=29), dále kururo (*Spalacopus cyanus*, n=23) a laboratorní myš (*Mus musculus*, n=26). Každý jedinec byl testován pouze jednou.

#### **5.4. Experiment II – Visual Cliff**

Aparatura Visual Cliff byla upravena podle původního modelu (viz kapitola 3). Pro experiment bylo použito terárium (65x43x40 cm), které bylo umístěno na stůl se skleněnou deskou (výška 50 cm). Pro vytvoření zrakových podnětů byl použit papír se vzorem šachovnice (velikost kostky šachovnice 3 x 3 cm). Barevné provedení vzoru bylo zvoleno modro – bílé, které je v rozsahu absorpční citlivosti čípků dichromatických hlodavců. Dvě opticky odlišná prostředí byla vytvořena umístěním šachovnicového vzoru přímo pod dno terária pro mělkou stranu na jedné polovině, na druhé byla vytvořena hluboká část umístěním vzoru na podlahu a dotvořením stran v prostoru pod teráriem. Doprostřed byl umístěn středový, dostatečně vyvýšený, pruh (cliff), aby se v maximální možné míře zabránilo taktilní orientaci pomocí vibrisů (pro myš a kururo rozměry cliffu: 43x5x5 cm; pro rypoše: 43x15x8 cm). Aparatura byla osvětlena zářivkou (ve výšce 150 cm) tak, aby došlo k minimalizaci světelných odlesků a získání homogenně osvětleného prostředí.

Testování jedinci byli umístěni na středovou část a na 30 sekund zklidnění pod neprůhledným krytem. Průběh pokusu byl nahráván na videokameru do doby, kdy se jedinec rozhodl pro jednu ze stran nebo po dobu maximálně 10 minut (myš) a 5 minut (rypoš, kururo) v případě, že nepreferoval žádné z nabízených optických prostředí. Videozáznamy byly následně analyzovány prostřednictvím programu Chateau4. Po každém pokusu byla aparatura řádně vyčištěna etanolem, aby se zabránilo možné olfaktorické orientaci v následném pokusu a potenciálnímu přenosu chorob z laboratorní myši na podzemní a fosoriální hlodavce. Celkem bylo testováno 23 jedinců každého druhu, stejných jako v experimentu I. Každý jedinec byl opět testován pouze jednou.

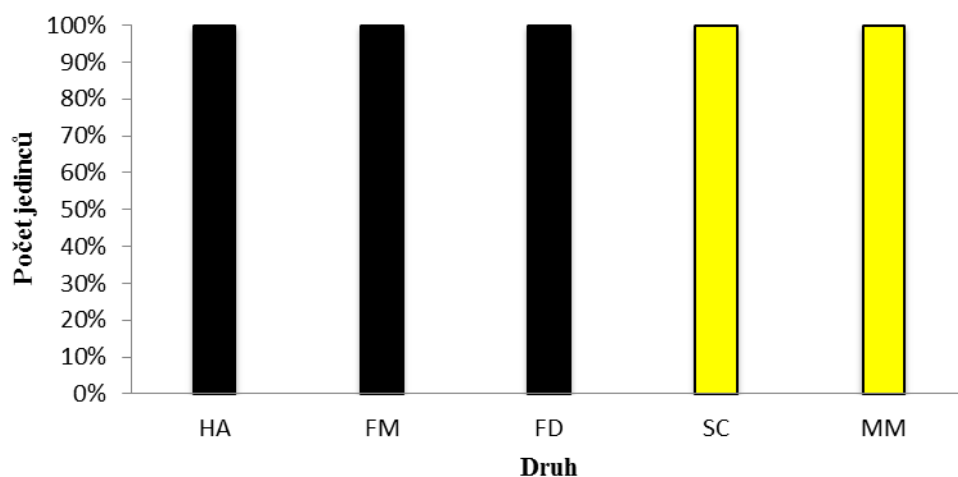
#### **5.5. Statistické zpracování**

Statistické zpracování bylo provedeno v programu STATISTICA 10. V pokusu Visual cliff byly použity neparametrické testy (Chi-square) pro zjištění schopnosti vnímání hloubky u jednotlivých druhů a jednocestná analýza variance (one-way ANOVA) pro zjištění rozdílů v latenci rozhodování. Protože hodnoty času neměly normální rozdělení, byla provedena jejich logaritmická transformace  $\log(x+1)$ .

## 6. Výsledky

### Experiment I - Visual placing reflex (VPR)

Při testování laboratorních myší a kururů byla přítomna reakce u každého testovaného jedince (graf 1). Reakce kururů byla odlišná od reakce laboratorní myši (viz diskuze), ale byla taktéž vyhodnocena jako projev VPR. Žádný jedinec rypšovitých neprojevoval chování, které by odpovídalo reakcím VPR.

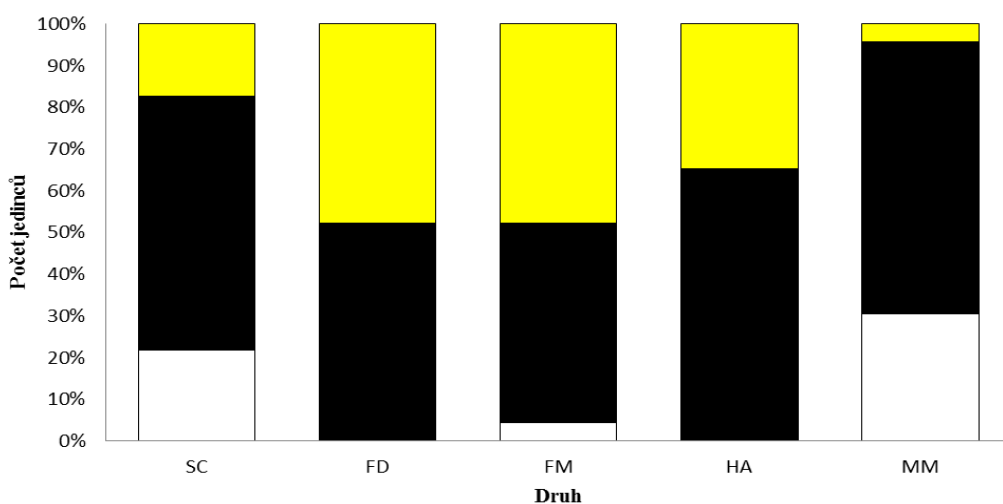


**Graf 1: Přítomnost/absence reakce VPR.** HA - *Heliophobius argenteocinereus*, FM - *Fukomys mechowii*, FD - *Fukomys darlingi*, SC - *Spalacopus cyanus* a MM - *Mus musculus*. Černá – VPR nepřítomen, žlutá – přítomnost VPR.

## Experiment II – Visual cliff (VC)

Žádný z druhů rypšovitých neprojevil signifikantní stranovou preferenci v experimentu VC (*Fukomys darlingi*:  $\chi^2=0.04$ ,  $P=0.83$ ; *F.mechowii*:  $\chi^2=0$ ,  $P=1$ ; *Heliophobius argenteocinereus*:  $\chi^2=2.13$ ,  $P=0.14$ ), zatímco myši i kururové signifikantně preferovali mělkou část aparatury (*Spalcopus cyanus*:  $\chi^2=5.55$ ,  $P=0.018$ ; *Mus musculus*:  $\chi^2=12.25$ ,  $P<0.001$ ; graf 2).

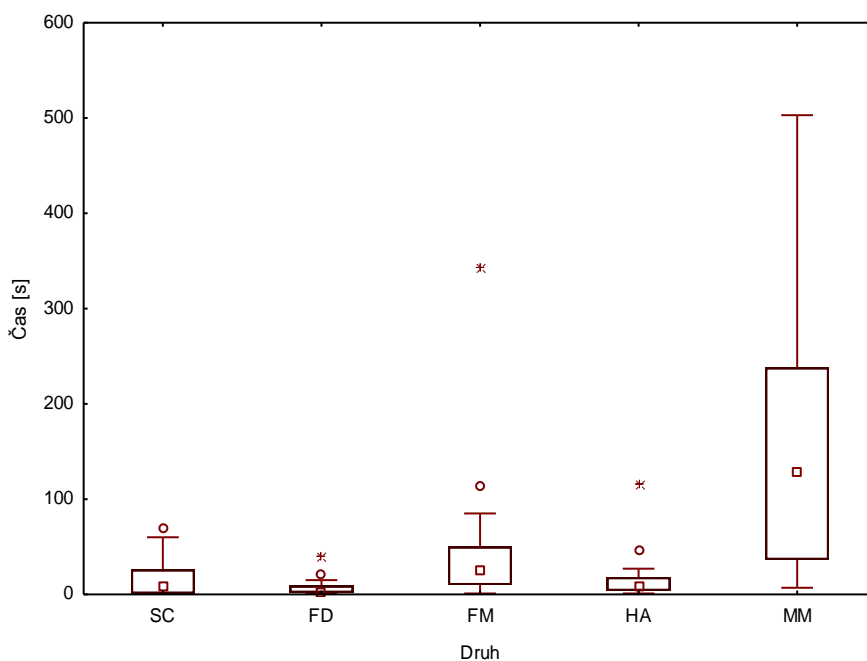
Čas potřebný k rozhodnutí (latence vstupu) pro jedno z opticky odlišných prostředí se podle Tukey HSD testu ( $MS=0.22999$ ;  $df=97.0$ , tab. 1) lišil mezi laboratorní myši a podzemními hlodavci ( $F_{(4, 97)}=19.879$ ,  $P=0$ ; graf 3).



**Graf 2: Visual cliff.** SC - *Spalacopus cyanus*, FD - *Fukomys darlingi*, FM - *Fukomys mechowii*, HA - *Heliophobius argenteocinereus* a MM - *Mus musculus*. Černá – jedinci (%), kteří se rozhodli pro mělkou část, žlutá – jedinci (%), kteří se rozhodli pro hlubokou část, bílá – jedinci (%), kteří se nerozhodli pro žádnou volbu v stanoveném čase.

**Tab. 1: Latence vstupu – Tukey HSD test.** SC - *Spalacopus cyanus*, FD - *Fukomys darlingi*, FM - *Fukomys mechowii*, HA - *Heliophobius argenteocinereus* a MM - *Mus musculus*. Myš se prokazatelně liší od ostatních a dále se FM a FD liší od sebe navzájem.

Tukey HSD test; variable log (Tabulka1)						
Approximate Probabilities for Post Hoc Tests						
Error: Between MS = ,22999, df = 97,000						
Cell No.	druh	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		,96992	,71941	1,3795	,99136	2,0066
1	SC		0,463565	0,063312	0,999918	0,000117
2	FD	0,463565		0,000221	0,312359	0,000117
3	FM	0,063312	0,000221		0,059221	0,001362
4	HA	0,999918	0,312359	0,059221		0,000117
5	MM	0,000117	0,000117	0,001362	0,000117	



**Graf 3: Latence vstupu.** SC - *Spalacopus cyanus*, FD - *Fukomys darlingi*, FM - *Fukomys mechowii*, HA - *Heliophobius argenteocinereus* a MM - *Mus musculus*. Čtverce zobrazují medián, obdélníky 25% - 75% datového rozložení,  $\perp$  max. a min. hodnoty,  $\circ$  - odlehlé hodnoty, \* - extrémní hodnoty.



## 7. Diskuze

V experimentu VPR byla prokázána přítomnost reakce na přibližující se podnět u myši i u kururů. Myš projevovala standardní model chování (Irwin et al. 1968, viz kapitola 3). U kurura byl pozorován odlišný typ chování, který spočíval ve viditelném roztahování prstů předních končetin při přibližování k podkladu. Tento typ reakce byl vyhodnocen jako pozitivní reflex, který ovšem zcela chyběl u rypošovitých. Všechny testované druhy rypošů se chovaly obdobně a nevykazovaly žádné pohyby, které by mohly být spojovány s pozitivní reakcí v tomto typu zrakového pokusu. Důvodem absence standardních projevů VPR jsou zjevně nedostatečné schopnosti zrakového systému, alternativně pak i možná regresní funkce mozečku, bazálních ganglií či neokortexu, neboť celkový mechanismus VPR zahrnuje (popsáno u myši) cerebello-kortiko-retikulární a kortiko-striato-pallido-retikulární dráhy (přehled viz Lalonde a Strazielle 2011). U mutantů myši s poruchou kortexu mozečku dochází při extenzi předních končetin k jejich fixaci a následnému zkroucení těla (obr. 4b, kapitola 3) nebo dochází k ustrnutí těla v tzv. *bat-like* poloze (obr. 4c, kapitola 3). Obdobné zkroucení těla bylo pozorováno i u několika jedinců rypošovitých v této práci, avšak tyto projevy jsou v kontextu s výše uvedenými neuroanatomickými limitacemi mozkových drah pouze spekulativní, neboť nebyly u rypošů popsány.

Při druhém pokusu byla testována schopnost percepce hloubky pomocí zrakového systému. Taktilní smysl, primárně využívaný pro orientaci u testovaných hlodavců, byl eliminován dostatečným vyvýšením středového panelu v experimentální aparatuře (viz kapitola 3). Ověřili jsme, že barevné provedení nemá vliv na výsledky pokusu, důležitým faktorem je samotný kontrast mezi jednotlivými čtverci šachovnicového vzoru (viz přílohy, slepý pokus s červenou – bílým vzorem šachovnice). Laboratorní myši testované v tomto pokusu se očekávaně chovaly obdobně jako v jiných studiích (přehled viz Gibson a Walk 1960, Walk a Gibson 1961, Fox 1965), tedy signifikantně preferovaly mělkou část aparatury a vyhýbaly se hluboké části. Stejných výsledků dosáhl i fosoriální hlodavec kururo, který reprezentuje přechodnou formu mezi podzemním a nadzemním způsobem života hlodavců. Naopak u rypošovitých nedocházelo k signifikantní preferenci žádné části aparatury a testovaní jedinci si vybírali náhodně mezi mělkou a hlubokou stranou v poměru téměř 1:1. Náznak preference mělké části byl přítomen jen u solitérního rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*), ale byl statisticky nevýznamný. Pozoruhodným prvkem chování rypošů v tomto experimentu je téměř absolutní (vyjma jedince sociálního rypoše

obřího) rozhodování pro jednu či druhou stranu. Naopak u myši i kurura bylo vždy několik jedinců (myš  $n=7$ , kururo  $n=5$ ) kteří se nedokázali rozhodnout ve stanoveném čase a zůstali na středovém panelu. Nerozhodnost několika jedinců byla vždy pozorována i v předchozích studiích u druhů, které prokazatelně preferovaly mělkou stranu (přehled viz Rosenblum a Cross 1963, Eichengreen et al. 1966, Schiffmanem et al. 1970).

Další pozorovanou zajímavostí v chování testovaných jedinců byl celkový čas potřebný pro rozhodnutí (latence vstupu, viz výsledky). Zde se signifikantně nejdéle rozhodovala myš, která se statisticky lišila od rypošů, ale také překvapivě od fosoriálního kurura, který se z hlediska zrakových schopností choval stejně jako myš, ale z hlediska rozhodování je podobný podzemním rypošům. Mezi rypoši se dále prokazatelně lišil rypoš obří (*Fukomys mechowii*) od *Fukomys darlingi*, jehož výběr stran trval nejdéle mezi podzemními hlodavci.

Experiment Visual cliff byl původně vytvořen k testování percepce hloubky, jakožto specifického případu vzdálenosti, u lidských a zvířecích mláďat (Gibson & Walk 1960, Walk & Gibson 1961). Mnoha experimenty byla tedy percepce hloubky demonstrována u potkanů, kuřat, jehňat, koťat, kůzlat, telat či želv (Gibson & Walk 1960, Walk & Gibson 1961, Schiffman et al. 1970, Arnold et al. 2007). Například mláďata kuřat dokáží rozpoznat hloubku již do 24 hodin po narození, což je samozřejmě úzce spojeno s jejich bezprostřední aktivitou již několik hodin po vylíhnutí, na rozdíl od jiných nidikolních mláďat (Gibson a Walk 1960). Percepce hloubky je tedy u zvířat i člověka zjevně vrozená a nevyžaduje předchozí zkušenost.

Hlavním vrozeným mechanismem zrakového vnímání hloubky se zdá být tzv. *motion parallax*, kdy zvířata pohybují hlavou tak, aby získala různé prostorové náhledy v aktuálním vizuálním poli. Například holubi, kteří nemají oči uzpůsobené k binokulárnímu vidění, pohybují hlavou nahoru a dolů, aby rozpoznali hloubku (Steinman et al. 2000). Tento typ chování (střídaté otáčení hlavy či celého těla směrem k jedné ze stran) byl pozorován i v našich experimentech s hlodavci, kteří mají také monokulární vidění. Další faktor, který má vliv na percepci hloubky, je rozdílná hustota šachovnicového vzoru (velikost jednotlivých kostek). Tento mechanismus však není vrozený, lze se ho ale naučit postupným tréninkem (Gibson a Walk 1960). Dle i našich výsledků je tak zřejmé, že klíčovým faktorem pro percepci hloubky je dostatečně funkční zrakový systém pro vyhodnocení

tohoto základního zrakového úkolu, respektive míra regrese zrakového smyslu v závislosti na stupni kolonizace podzemního prostředí.

Na základě výsledků pokusů této práce lze tedy konstatovat, že testování zástupci čeledi Bathyergidae nedokáží zrakově rozlišit hloubku a tato schopnost byla u nich redukována. Tyto dva základní zrakové experimenty dále naznačují zjevné limitace ve funkčnosti zrakového systému těchto striktně podzemních hlodavců a podporují neuroanatomické studie (viz kapitola 2), které možnou efektivní využitelnost tohoto smyslu nad zemí spíše vylučují. Lze se tedy domnívat, že následné komplikovanější úlohy zapojující zrak v prostorové orientaci by nepřinesly pozitivní výsledky. V současné době se vhodným experimentem, na který by se v kontextu těchto výsledků dalo navázat, zdá být základní stanovení rozlišovací schopnosti (Visual acuity, viz kapitola 3), které nebylo vzhledem ke zvýšené technické náročnosti cílem této práce. Rozlišovací schopnost oka je anatomicky podmíněna dostatečnou hustotou retinálních gangliových buněk (RGB), jejichž axony tvoří vlákna optického nervu, významného pro přenos zrakové informace z oka do mozku (viz kapitola 2). Na základě předešlých neuroanatomických studií byly popsány hustoty RGB v sítnici rypošů a z jejich nejvyšších hladin v korelaci s velikostí oka následně stanoveny odhady pro horní limity rozlišovací schopnosti, které jsou 0,3-0,5 stupňů/cyklus (viz přehled Němec et al. 2007). Tyto odhady jsou, ale pouze teoretické a nadhodnocené, protože ne všechny RGB přispívají do zrakové schopnosti a tak pouze behaviorálním testováním lze zjistit skutečnou rozlišovací schopnost oka.

## **8. Závěr**

V rámci této práce byly provedeny behaviorální zrakové pokusy, které přispěly k rozšíření znalostí o rozsahu reziduálního zraku u podzemních hlodavců čeledi Bathyergidae. Výsledky indikují, že zrakový systém rypošovitých je limitovaný a pravděpodobně je jeho funkčnost omezena pouze na základní fyziologické činnosti (percepce světla), což odpovídá dosavadním neuroanatomickým zjištěním u této skupiny striktně podzemních savců.

## 9. Literatura

Ali M. A., Klyne M. A. (1985) Vision in vertebrates. Plenum Press, New York

ALPHEN B., WINKELMANB. H. J., FRENS M. A. (2009) Age- and sex-related differences in contrast sensitivity in C57Bl/6 mice. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 50, 2451 – 2458

BEGALL S., BURDA H., SCHLEICH C., BENNETT N. C., GUTJAHR G., FAULKES C. G. (2007) The reproductive physiology and endocrinology of the african mole-rats: with special reference to southern african mole-rat species. In *Subterranean Rodents: News from Underground* (eds. S. Begall, H. Burda, C. E. Schleich), pp 61 – 78. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin

BEN SHLOMO R., RITTE U., NEVO, E. (1995) Activity pattern and rhythm in the subterranean mole rat superspecies, *Spalax ehrenbergi*. *Behavior Genetics*, 25, 239 – 245

BENNETT, N. C. (2009) African mole-rats (family Bathyergidae): models for studies in animal physiology. *African Zoology*, 44, 263 – 270

BENNETT N. C., AGUILAR G. H. (1995) The reproductive biology of the giant zambian mole-rat, *Cryptomys mechowi* (Rodentia: Bathyergidae). *South African Journal of Zoology*, 30, 1 – 4

BENNETT, N. C., FAUKELS, C. G. (2000) African Mole-Rats, Ecology and Eusociality. Cambridge University Press, Cambridge

BENNETT N. C., JARVIS J. U. M., COTTERILL F. P. D. (1994) The colony structure and reproductive biology of the afrotropical Mashona mole – rat, *Cryptomys darlingi*. *Journal of Zoology*, 234, 477 – 487

BOYLES J. G., VERBURGT L., MCKECHNIE A. E., BENNETT N. C. (2012) Heterothermy in two mole-rat species subjected to interacting thermoregulatory challenges. *Journal of Experimental Zoology*, 317, 73 – 82

BRONCHTI G., RADO R., TERKEL J., WOLLBERG Z. (1991) Retinal projection in the blind mole-rat: a WGA-HPR tracing study of a natural degeneration. *Developmental Brain Research*, 58, 159 – 170

- BURDA H., BRUNS V., MÜLLER M. (1990) Sensory adaptations in subterranean mammals. *Progress in Clinical and Biological Research*, 335, 269 – 293
- BURDA H. (2001) Determinants of the distribution and radiation of African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia): Ecology or geography? In African Small Mammals. Collection Colloques et séminaires, Paris. Editions IRD, 263 – 277
- BURDA H. (2003) Adaptations for subterranean life. In Mammals I. Vol. 12 of Grzimek's Animal Life Encyclopedia. (eds. Kleiman, D.G.; Geist, V. Hutchins, M. C. McDade), pp. 69 – 78. The Gale Group, Farmington Hills
- BURROUGHS S. L., KAJA S., KOULEN P. (2011) Quantification of deficits in spatial visual function of mouse models for glaucoma. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 52, 3654 – 3659
- CAMPEAU S., DAVIS M. (1995) Involvement of the central nucleus and basolateral complex of the amygdala in fear conditioning measured with fear-potentiated startle in rats trained concurrently with auditory and visual conditioned stimuli. *The Journal of Neuroscience*, 15, 2301 – 2311
- CARDENAS F., LAMPREA M. R., MORATO S. (2001) Vibrissal sense is not the main sensory modality in rat exploratory behavior in the elevated plus-maze. *Behavioural Brain Research*, 122, 169 – 174
- CARPENTER R. H. S. (1996) Neurophysiology. Arnold, London
- CERNUDA-CERNUDA R., GARCIA-FERNANDEZ J. M., GORDIJN M. C. M., BOVEE-GEURTS P. H. M., DEGRIP W. J. (2003) The eye of the African mole-rat *Cryptomys anelli*: to see or not to see? *European Journal of Neuroscience*, 17, 709 – 720
- COOPER H. M., HERBIN M., NEVO, E. (1993a) Ocular regression conceals adaptive progression of the visual system in a blind subterranean mammal. *Nature*, 361, 156 – 159
- COOPER H. M., HERBIN M., NEVO E. (1993b) Visual system of a naturally microphthalmic mammal: the blind mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *The Journal of Comparative Neurology*, 328, 313 – 350

- COOPER H. M., HERBIN M., NEVO E., NEGRONI J. (1995) Neuroanatomical consequences of microphthalmia in mammals. *Les Séminaires ophtalmologiques d'IPSEN*, 6, 127 – 138
- DAVID-GRAY Z. K., JANSSEN J. W. H., DEGRIP W. J., NEVO E., FOSTER R, G. (1998) Light detection in a 'blind' mammal. *Nature neuroscience*, 1, 655 – 656
- DAVID-GRAY Z. K., BELLINGHAM J., MUNOZ M., AVIVI A., NEVO E., FOSTER R. G. (2002) Adaptive loss of ultraviolet-sensitive/violet-sensitive (UVS/VS) cone opsin in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *European Journal of Neuroscience*, 16, 1186 – 1194
- EICHENGREEN J. M., COREN S., NACHMIAS J. (1966) Visual-Cliff preference by infant rats: Effects of rearing and test conditions. *Science*, 151, 830 – 831
- ELOFF G. (1951) Adaptation in Rodent Moles and Insectivorous Moles, and the Theory of Convergence. *British Journal of Psychology*, 42, 1 – 2
- ELOFF G. (1958) The functional and structural degeneration of the eye of South African rodent moles, *Cryptomys bigalkei* and *Bathyergus maritimus*. *South African Journal of Science*, 54, 293 – 302
- FERNALD, R. D. (2000) Evolution of eyes. *Current Opinion in Neurobiology*, 10, 444 – 450.
- FOX M. W. (1965) The visual cliff test for the study of visual depth perception in the mouse. *Animal Behaviour*, 13, 232 – 233
- FRANCESCOLI G. (2000) Sensory capabilities and communication in subterranean rodents. In *Life underground: The biology of subterranean rodents*. (eds. E. A. Lacey, J. L. Patton, and G. N. Cameron), pp. 111 – 144, University of Chicago Press, Chicago
- GIBSON E. J., WALK R. D. (1960) The Visual Cliff. *Scientific American*, 202, 64 – 72
- GEHRING W. J. (2012) The animal body plan, the prototypic body segment, and eye evolution. *Evol Dev.*, 14, 34 – 46.
- GERALD H. J., MICKEY P. R. (2004) Evolution of vertebrate colour vision, *Clinical and Experimental Optometry*, 87, 206 – 216

- GOLDMAN B. D., GOLDMAN S. L., RICCO A. P., TERKEL J. (1997) Circadian patterns of locomotor activity and body temperature in blind mole-rats, *Spalax ehrenbergi*. *Journal of Biological Rhythms*, 12, 348 – 361
- GRZIMEK B., SCHLAGER N., OLENDORF D. A., AMERICAN ZOO AND AQUARIUM (2003) Grzimek's animal life encyclopedia. Gale, Detroit
- HETLING J. R., BAIG-SILVA M. S., COMER C. M., PARDUE M. T., SAMAAAN D. Y., QTAISHAT N. M., PEPPERBERG D. R., PARK T. J. (2005) Features of visual function in the naked mole-rat *Heterocephalus glaber*. *Journal of comparative physiology a-neuroethology sensory neural and behavioral physiology*, 191, 317 – 330
- HILL R. W., WYSE G. A., ANDERSON M. (2008) *Animal Physiology*, Sinauer Associates, Massachusetts
- IRWIN S. (1968) Comprehensive observational assessment: Ia. A systematic, quantitative procedure for assessing the behavioral and physiologic state of the mouse. *Psychopharmacologia*, 13, 222 – 57
- JANSSEN J. W. H., BOVEE-GEURTS P. H. M., PEETERS Z. P. A., BOWMAKER J. K., COOPER H. M., DAVID-GRAY Z. K., NEVO E., DEGRIP W. J. (2000) A fully functional rod visual pigment in a blind mammal. A case for adaptive functional reorganization? *Journal of Biological Chemistry*, 275, 38674 – 38679
- JARVIS J. U. M. (2004) African mole-rats (Bathyergidae). In *Mammals V*. Vol. 16 of Grzimek's Animal Life Encyclopedia. (eds. D. G. Kleiman, V. Geist, M. C. McDade), pp 339 – 350. Gale, Detroit
- JARVIS J. U. M., BENNETT N. C. (1991) Ecology and behavior of family Bathyergidae. In *The Biology of the Naked Mole-Rat*. (eds. P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, R. D. Alexander), pp. 66 – 96. Princeton University Press, Princeton
- KAWALIKA M., BURDA H. (2007) Giant mole-rats, *Fukomys mechowii*, thirteen years on the stage. In *Subterranean rodents: News from underground*. (eds. S. Begall, H. Burda, C. E. Schleich), pp. 61 – 78. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin
- KOTT O., ŠUMBERA R., NĚMEC P. (2010) Light perception in two strictly subterranean rodents: life in the dark or blue? *Plos One*, 5, 1 – 8



- LAMBERTY Y., GOWER A. J. (1996) Arm width and brightness modulation of spontaneous behaviour of two strains of mice tested in the elevated plus-maze. *Physiology and Behavior*, 59, 439 – 444
- LAND M. F., NILSSON D. E. (2002) *Animal Eyes*. Oxford University Press, New York
- LALONDE R., STRAZIELLE C. (2011) Brain regions and genes affecting limb-clasping responses. *Brain Research Reviews*, 67, 252 – 259
- LEMMON W. B., PATTERSON G. H. (1964) Depth perception in sheep: effects of interrupting the mother-neonate bond. *Science*, 145, 835 – 836
- LUND R. D., KWAN A. S., KEEGAN D. J., SAUVÉ Y., COFFEY P. J., LAWRENCE J. M. (2001) Cell transplantation as a treatment for retinal disease, *Progress in Retinal and Eye Research*, 20, 415 – 449
- MARTÍNEZ J. C., CARDENAS F., LAMPREA M., MORATO S. (2002) The role of vision and proprioception in the aversion of rats to the open arms of an elevated plus-maze. *Behavioural Processes*, 60, 15 – 26
- MAYR E. (2001) *What Evolution Is*. Basic Books, New York
- MORRIS R. G. M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 2, 239 – 260
- MUSTAFI D., ENGEL A. H., PALCZEWSKI K. (2009) Structure of cone photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*, 28, 289 – 302
- NEVO E. (1999) *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Regression, Progression, and Global Convergence*. Oxford University Press, Oxford
- NĚMEC P., BURDA H., PEICHL L. (2004) Subcortical visual system of the African mole-rat *Cryptomys anselli*: to see or not to see? *European Journal of Neuroscience*, 20, 757 – 768
- NĚMEC P., CVEKOVÁ P., BENADA O., WIELKOPOLSKA E., OLKOWICZ S., TURLEJSKI K., BURDA H., BENNETT N. C., PEICHL L. (2008) The visual system in subterranean African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae): Retina, subcortical visual nuclei and primary visual cortex. *Brain Research Bulletin*, 75, 356 – 364

- 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 *Subterranean Rodents: News from Underground* (eds. S. Begall, H. Burda, C. E. Schleich), pp. 129 – 160. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlín
- NIKITINA N. V., MAUGHAN-BROWN B., O'RIAIN M. J., KIDSON S. H. (2004) Postnatal development of the eye in the naked mole rat (*Heterocephalus glaber*). *Discoveries in molecular cellular and evolutionary biology*, 277A, 317 – 337
- PEICHL L., CHAVEZ A. E., OCAMPO A., MENA W., BOZINOVIC F., PALACIOS A. G. (2005) Eye and vision in the subterranean rodent cururo (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae). *Journal of Comparative Neurology*, 486, 197 – 208
- PEICHL L., NĚMEC P., BURDA H. (2004) Unusual cone and rod properties in subterranean African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae). *European Journal of Neuroscience*, 19, 1545 – 1558
- PELLOW S, CHOPIN P, FILE S, BRILEY M. (1985) Validation of open:closed arm entries in an elevated plus-maze as a measure of anxiety in the rat. *Journal of Neuroscience Methods*, 14, 149 – 67
- PINTO L. H., ENROTH-CUGELL C. (2000) Tests of the mouse visual system. *Mammalian Genome*, 11, 531 – 536
- PRUSKY G. T., WEST P. W. R., DOUGLAS R. M. (2000) Behavioral assessment of visual acuity in mice and rats. *Vision Research*, 40, 2201 – 2209
- RADER N., BAUSANO M., RICHARDS J. E. (1980) On the nature of the visual-cliff-avoidance response in human infants. *Child Development*, 51, 61 – 68
- RADO R., BRONCHTI G., WOLLBERG Z., TERKEL J. (1992) Sensitivity to light of the blind mole rat. Behavioral and neuroanatomical study. *Israel Journal of Zoology*, 38, 323 – 331
- RANDALL D., BURGGREN W., FRENCH K. (2001) *Eckert Animal Physiology*. W. H. Freeman and Company, New York

- RODGERS R. J., CAO B. J., DALVI A., HOLMES A. (1997) Animal models of anxiety: an ethological perspective. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 30, 289 – 304
- ROSENBLUM L. A., CROSS H. A. (1963) Performance of neonatal monkeys in the visual cliff-situation. *The American Journal of Psychology*, 76, 318 – 320
- SALUM C., ROQUE-DA-SILVA A. C., MORATO S. (2003) Conflict as a determinant of rat behavior in three types of elevated plus-maze. *Behavioural Processes*, 63, 87 – 93
- SALVINI-PLAWEN L. V., MAYR E. (1977) On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evolutionary Biology*, 10, 207 – 263
- SCHARFF A., LOCKER-GRÜTJEN O., KAWALIKA M., BURDA H. (2001) Natural history of the giant mole-rat, *Cryptomys mechowi* (Rodentia: Bathyergidae), from Zambia. *Journal of Mammalogy*, 82, 1003 – 1005
- SCHIFFMAN H. R., LORE R., PASSAFIUME J., NEEB R. (1970) Role of vibrissae for depth perception in the rat (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour*, 18, 290 – 292
- SCHLEICH C. E., VIELMA A., GLOESMANN M., PALACIOS A. G., PEICHL L. (2010) Retinal Photoreceptors of Two Subterranean Tuco-tuco Species (Rodentia, Ctenomys): Morphology, Topography, and Spectral Sensitivity. *Journal of Comparative Neurology*, 518, 4001 – 4015
- STEINMAN S., STEINMAN B., GARZIA R. (2000) *Foundations of Binocular Vision: A Clinical Perspective*. McGraw-Hill Medical, Texas
- 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, 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, 370 – 373

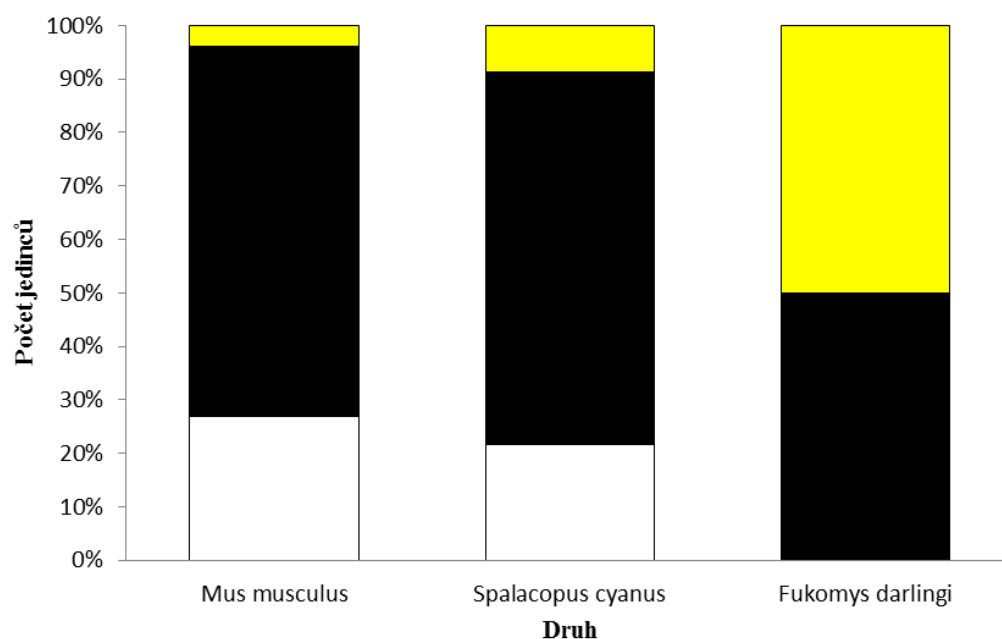
- ŠUMBERA R., MAZUCH V., PATZENHAUEROVÁ H., LÖVY M., ŠKLÍBA J., BRYJA J., BURDA H. (2011) Burrow architecture, family composition and habitat characteristics of the largest social African mole-rat: the giant mole-rat constructs really giant burrow systems. *Acta Theriologica*, 57, 121 – 130
- THAUNG C., ARNOLD K., JACKSON I. J., COFFEY P. J. (2002) Presence of visual head tracking differentiates normal sighted from retinal degenerate mice. *Neuroscience Letters*, 325, 21 – 24
- TOBLER I., HERRMANN M., COOPER H. M., NEGRONI J., NEVO E., ACHERMANN, P. (1998) Rest-activity rhythm of the blind mole rat *Spalax ehrenbergi* under different lighting conditions. *Behavioral Brain Research*, 96, 173 – 183
- TORRES-MURA J. C., CONTRERAS L. C. (1998) *Spalacopus cyanus*. *Mammalian Species*, 594, 1 – 5
- TREIT D., FUNDYTUS M. (1989) Thigmotaxis as a test for anxiolytic activity in rats. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 31, 959 – 962
- WALK R. D., GIBSON E. J. (1961) A comparative and analytical study of visual depth perception. *Psychological monographs: general and applied*, 75, 1 – 44
- WARTHEN D. M., WILTGEN B. J., PROVENCIO I. (2011) Light enhances learned fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 13788 – 13793
- WEGNER R. E., BEGALL S., BURDA H. (2006) Light perception in 'blind' subterranean Zambian mole-rats. *Animal Behaviour*, 72, 1021 – 1024
- WONG A. A., BROWN R. E. (2006) Visual detection, pattern discrimination and visual acuity in 14 strains of mice. *Genes Brain and Behavior*, 5, 389 – 403.

#### **Internetové zdroje:**

- (1) <http://btc.bol.ucla.edu/ram.htm> (19. 11. 2012)
- (2) [http://phenome.jax.org/db/q?rtn=projects/docstatic&doc=Wahlsten1/Wahlsten1\\_Protocol](http://phenome.jax.org/db/q?rtn=projects/docstatic&doc=Wahlsten1/Wahlsten1_Protocol) (6. 11. 2012)
- (3) <http://watarts.uwaterloo.ca/~bfleming/psych101/lec6%202001.htm> (24. 10. 2012)

## 10. Přílohy

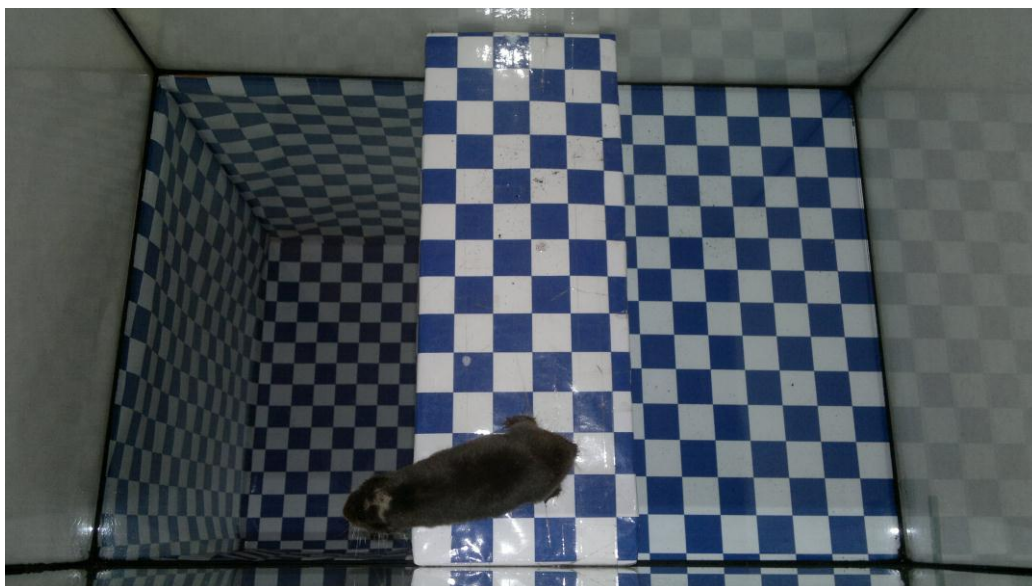
Pokus Visual cliff byl také proveden v původním červeno – bílém šachovnicovém vzoru u kurura, myši a jednoho zástupce rypošů, *Fukomys darlingi*. I přestože dichromatičtí hlodavci nevnímají červenou barvu, výsledky byly shodné s výsledky se vzorem modro-bílým, tedy signifikantní preference mělké části byla přítomna opět u myši a kurura, ale u rypoše nikoliv (*Spalacopus cyanus*:  $\chi^2= 10.89$ ,  $P<0.001$ ; *Mus musculus*:  $\chi^2= 15.21$ ,  $P<0.001$ , *Fukomys darlingi*:  $\chi^2=0$ ,  $P=1$ , graf 4). Výsledky indikují, že pro orientaci v tomto typu experimentu má zásadní roli kontrast šachovnicového vzoru, spíše než samotná barva vzoru.



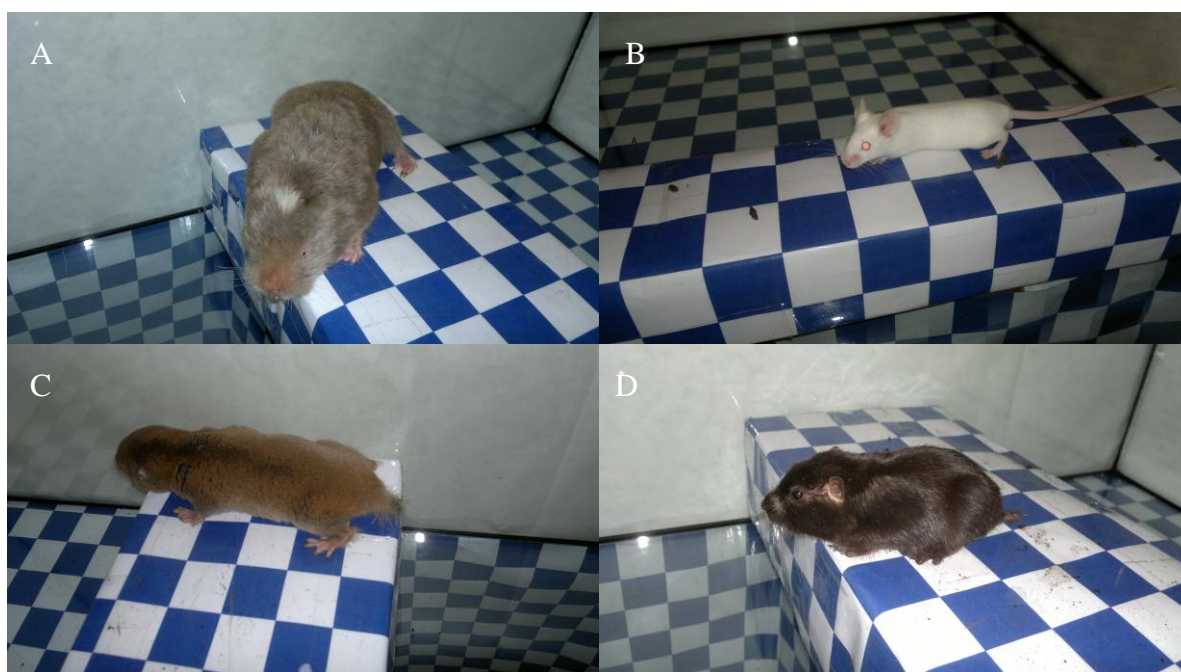
**Graf 4: Visual cliff.** MM - *Mus musculus*, SC - *Spalacopus cyanus* a FD - *Fukomys darlingi*.

Černá – jedinci (%), kteří se rozhodli pro mělkou část, žlutá – jedinci (%), kteří se rozhodli pro hlubokou část, bílá – jedinci (%), kteří se nerozhodli pro žádnou volbu v stanoveném čase.

**Fotodokumentace experimentu VC:**



**Obr. 7: Testovací aparatura Visual cliff.**



**Obr. 8: Visual cliff – rozhodování pro mělkou/hlubokou stranu. A - *Heliophobius argenteocinereus*, B - *Mus musculus*, C - *Fukomys mechowii*, D - *Spalacopus cyanus*.**