

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Návrh revize vokalizace rypoše lysého
(*Heterocephalus glaber*)

Bakalářská práce

Jana Řihánková

Školitelka: Mgr. Ema Hrouzková, Ph.D.

České Budějovice 2017

Řihánková J. 2017: Návrh revize vokalizace rypoše lysého (*Heterocephalus glaber*). [The Project of the Revision of the Naked Mole-Rat's (*Heterocephalus glaber*) Vocalization. Bc. Thesis, in Czech]. – 79 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

ANNOTATION:

Bathyergids are interesting group of rodents from several points of view: they have all kinds of social systems and they live in very special underground ecotope. The naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*) has the most numerous families and should have the most complex social groups. Their vocalization was described in 1991 by outdated methods, which complicate comparison with other mole-rat species. In this work we compared the relationship between social complexity and richness of vocal repertoires in Bathyergids, and influence of acoustic environment in underground burrows on physical parameters of sounds. We considered occurrence of nonlinear phenomena and application of Morton's motivation-structural rules on vocalization of mole-rats with the emphasis on naked mole-rat. Moreover, we proposed an experiment for revision of vocalization of the naked mole-rats.

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.

České Budějovice, 19. 4. 2017

.....
Jana Řihánková

PODĚKOVÁNÍ:

Na prvním místě bych ráda poděkovala své školitelce Mgr. Emě Hrouzkové, Ph.D. za vedení mé práce, užitečné konzultace a v neposlední řadě i za její trpělivost a ochotu. Velké děkuji patří i členům LabMeetingů za cenné rady a za vytvoření příjemné atmosféry.

Mé úprimné díky také patří mým přátelům a rodině za opravdu velkou podporu. Jmenovitě bych ráda poděkovala Bc. Miroslavě Šlajsové, která mi neváhala poradit s překladem anglických textů a Bc. Karlu Hořejšímu za pomoc s formátováním.

OBSAH

1	Úvod	1
2	Sociální komplexita	2
2.1	Antifonalita	3
3	Komunikace.....	4
3.1	Akustická komunikace.....	5
3.1.1	Fyzikální vlastnosti akustických signálů	5
3.1.2	Vliv prostředí na šíření akustických signálů.....	5
3.2	Sluch	6
3.3	Produkce komunikačních signálů	7
3.3.1	Vznik akustického signálu.....	7
3.3.2	Nelineární fenomény	8
3.4	Vyjádření motivace a emocí	10
3.4.1	Mortonova strukturálně motivační pravidla	10
3.4.2	Behaviorální kontext vokalizace	12
4	Cíle práce.....	14
5	Rypošovití (Bathyergidae).....	15
5.1	Socialita ze vztahu k vokálnímu repertoáru u rypošovitých.....	15
5.2	Život a komunikace v podzemí.....	19
5.2.1	Akustické prostředí v podzemních chodbách.....	19
5.2.2	Sluch rypošů	20
5.2.3	Vznik akustických signálů u rypošovitých.....	21
5.2.4	Nelineární fenomény u rypošovitých	24
5.2.5	Mortonova pravidla u rypošovitých	25
6	Závěr.....	28

7	Materiál a metodika	30
7.1	Studovaný druh – rypoš lysý	30
7.2	Pokusná zvířata	30
7.3	Nahrávání	31
7.4	Měření parametrů zvuku	31
7.5	Návrh experimentu	32
8	Plány a budoucí cíle.....	34
9	Reference	35
10	Textová příloha.....	46
10.1	Vokalizace	46
10.1.1	Rypoš lysý	46
10.1.2	Rypoš Ansellův	48
10.1.3	Rypoš <i>Fukomys micklei</i>	50
10.1.4	Rypoš obří	53
10.1.5	Rypoš Darlingův	55
10.1.6	Rypoš stříbřitý	57
10.2	Srovnání vokálních repertoárů rypošovitých	59
11	Obrazová příloha	66
11.1	Vokalizace rypoše lysého	66
11.2	Vokalizace rypoše Ansellova	68
11.3	Vokalizace <i>F. micklei</i>	70
11.4	Vokalizace rypoše obřího	73
11.5	Vokalizace rypoše Darlingova	76
11.6	Vokalizace rypoše stříbřitého	78

1 Úvod

Rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) je často zkoumaným druhem z velmi zajímavé čeledi rypošovitých (Bathyergidae). Rypoš lysý je zkoumán hlavně kvůli odolnosti k rakovinému bujení (Buffenstein 2008), necitlivosti k chemické bolesti a velké toleranci k hypoxii (Park et al. 2008). Výzkum jeho chování je ale opomíjen a poslední publikace týkající se jeho vokálního repertoáru vyšla v roce 1991 (Pepper et al. 1991), což ztěžuje porovnání s ostatními členy čeledi Bathyergidae.

Rypoši představují skupinu s několika velmi zajímavými vlastnostmi. Z hlediska sociality jsou tak rozmanití (review in Begall et al. 2007), že nám umožňují studovat souvislosti mezi bohatostí vokálního repertoáru, velikostí a sociálním uspořádáním skupiny. Výhodou je i to, že díky podzemnímu způsobu života je vokální repertoár rypošovitých minimálně ovlivněn predací (Burda 1995). Podle publikovaných výsledků neodpovídá bohatost vokálního repertoáru rypoše lysého velikosti sociální skupiny. Repertoár rypoše lysého poukazuje na menší sociální složitost ve velkých skupinách rypošů lysých ve srovnání s menšími skupinami rypošů rodu *Fukomys* (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013). Současné znalosti vokálního repertoáru rypoše lysého nám ale nemumožňují toto potvrdit.

V práci Pepper et al. (1991) chybí i některé důležité fyzikální parametry, např. frekvence s nejsilnější intenzitou. Tyto chybějící údaje nám v současné době nedovolují odpovědět na otázky o tom, jak velký je vliv velikosti těla na výšku vokalizace v silně omezeném akustickém prostředí podzemních nor (e.g. García-Navas & Blumstein 2016), zda je u nejmenšího zástupce rypošovitých zvýšený výskyt nelinearit ve vokalizaci (Fitch et al. 2002) a zda se uplatňují u rypoše lysého Mortonova strukturálně motivační pravidla spíše změnou v tonalitě nebo i ve výšce vokalizace (Morton 1977). Tyto nedostatky nás motivovaly k vytvoření experimentu, který by přehodnotil údaje o vokálních signálech rypoše lysého a pomohl k přesnějšímu srovnání s ostatními rypošovitými.

2 Sociální komplexita

Schopnost jedinců komunikovat (vnímat a produkovat signály) je ovlivněna sociálním a environmentálním tlakem. Zatímco vliv prostředí vede k selekci vhodného komunikačního prostředku (akustického, vizuálního atd.), sociální tlak formuje míru složitosti komunikačního systému u daného druhu (Freeberg et al. 2012).

Život ve skupině s sebou přináší časté interakce s ostatními členy. Definice sociální složitosti je založena na četnosti, povaze a důslednosti vzájemných interakcí mezi individui. Jednoduchý sociální systém je takový, kde jsou vzájemné interakce mezi individui méně časté a mnohdy v omezeném kontextu (např. reprodukce) a téměř nikdy nedochází k opětovnému kontaktu se stejným jedincem. Taková situace nastává u solitérních druhů. Ty mají celkově méně bohaté vokální repertoáry než druhy sociální (Wilson 1998). Naopak u složitých sociálních skupin dochází k opakovaným a častým interakcím v různých kontextech, a to se známými jedinci. Z tohoto tvrzení logicky vyplývá, že by skupiny čítající větší počet jedinců v rámci skupiny by měli mít i složitější komunikaci (Freeberg et al. 2012). Tento předpoklad byl prokázán u subhumánních denních primátů (McComb & Semple 2005).

Přesto se setkáváme s druhy s méně početnými skupinami, které ve srovnání s druhy s většími skupinami jeví výrazně složitější sociální komunikaci (Dunbar et al. 1995). To je dáno dynamikou sociální skupiny, kterou kromě počtu interagujících jedinců ovlivňují i další faktory, jako je hustota výskytu, velikost teritoria, stabilita skupiny, hierarchické uspořádání a počet sociálních rolí. Žijí-li zvířata ve skupině o vyšší hustotě, jejich četnost interakcí je častější než u skupin s nižší hustotou výskytu. S hustotou souvisí také velikost teritoria. Dá se předpokládat, že jedinci žijící na menším území se budou častěji setkávat se zvířaty ve svém okolí oproti jedincům obývajících větší areál. Neméně důležitým faktorem je stabilita skupiny (Freeberg et al. 2012). Zvířata, která žijí ve stabilní skupině, vytváří poměrně pevnou hierarchii, což jim umožňuje snadnější koordinaci celé society. Existence sociálních rolí je dalším faktorem, který ovlivňuje složitost skupiny. Počet sociálních rolí úzce souvisí se schopností individuálního rozpoznávání, pokud se jedinci dokáží poznávat individuálně, mají více sociálních rolí než jedinci, kteří v rámci society dokáží určit jen příslušnost k určité podskupině (reprodukcující se jedinci, jedinci s potlačenou schopností reprodukce) (Wilson 1998). Vyskytuje-li se ve skupině více sociálních rolí, dá se předpokládat, že taková skupina bude mít i složitější komunikaci (Freeberg et al. 2012).

Složitost komunikace se dá měřit počtem signálů v repertoáru daného druhu, které v sobě ukrývají množství strukturálně a funkčně odlišných prvků. Důležité je si uvědomit, že určit zřetelnou hranici mezi jednotlivými signály může být značně problematické. Ke složitosti v komunikaci také přispívá fakt, že mezi jednotlivými zvuky, ale i v rámci jednoho zvuku, může docházet k postupnému přechodu (Fitch et al 2002, Freeberg et al. 2012).

Bohatost a skladba signálů v repertoáru závisí na tom, jaký druh informace je nejčastěji používán v komunikaci a jeho význam. U skupiny se složitějším sociálním uspořádáním se nachází více typů přátelské vokalizace zlepšující soudržnost skupiny. Přátelská vokalizace zahrnuje zvuky produkované při vyjadřování strachu, při uklidňování jiného jedince a zvuky spojené s reprodukcí. Problematictější je zařazení varovných signálů, protože nejsou přímo způsobeny socialitou, ale mírou predace. Poměr signálů přátelské vokalizace k celkovému počtu signálů v repertoáru může podhalit míru složitosti v sociálním systému (Cap et al. 2008, Le Roux et al. 2009, Schassburger 1993). Teorie sociální složitosti byla prokázána např. u vydry obrovské s průměrným počtem jedinců ve skupině, ale v porovnání s ostatními podčeledmi (*Lutrinae*) nejsložitějším sociálním uspořádáním a nejbohatším repertoárem (Mumm & Knörnschild 2014). Stejná závislost byla prokázána u psovitých (Schassburger 1993) a promykovitých šelem (Le Roux et al. 2009).

2.1 Antifonalita

Antifonální vokalizace se vyskytuje u sociálních druhů a má zásadní význam v komunikaci, protože umožňuje vzájemné rozpoznávání jedinců i bez vizuálního kontaktu (Schleidt 1973). Dva jedinci stejného druhu, kteří nemusí být pár (mohou být stejného i různého pohlaví), vokalizují při setkání způsobem, že první zvíře vyšle komunikační signál a druhé mu na tento signál odpoví stejným druhem vokalizace (Becker et al. 2003, Miller et al. 2001). Tyto akustické signály jsou používány k identifikaci členů skupiny (Judd & Sherman 1996) a většinou kódují znaky jedince jako je pohlaví, příbuzenský vztah a dominance (Becker et al. 2003, Miller et al. 2001). Antifonalita se vyskytuje u mnoha různých druhů ptáků a savců (např.: u primátů, netopýrů a slonů). Využívají ji zvířata, která mají složitou sociální strukturu a je často spojována s individuálním rozpoznáváním (review in Yoshida & Okanoya 2005).

3 Komunikace

Komunikace mezi jedinci spočívá v tom, že odesílatel vysílá informaci kódovanou signálem směrem k příjemci, který informaci zpracuje a následně na ni reaguje dle vlastního uvážení (Manning & Dawkins 1998). Na komunikaci můžeme pohlížet ze dvou odlišných stanovisek, a to jako proces přenosu informace o vnějším prostředí nebo jako způsob vyjádření vnitřního rozpoložení – emoce nebo motivace (Freeberg et al. 2012).

V rámci vnitrodruhové komunikace mohou signály obsahovat velmi rozmanité informace, například o identitě, pohlaví či příslušenství k dané sociální skupině. Zejména u druhů žijících ve skupinách mohou obsahovat důležité zprávy o významných objevech v okolí, lokaci jídla nebo přítomnosti predátorů. Další údaje obsažené v signálu mohou vypovídat o dominanci, stavu a motivaci jedince, ochotě se pářit, strachu či agresi nebo mohou informovat ostatní členy kolonie o reakcích na různé podněty (jako je útěk před nebezpečím nebo vzájemné čištění srsti) (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Podle způsobu šíření signálů, se komunikace dělí na několik hlavních kategorií: a to vizuální, vibrační (akustická a seismická), dotyková, elektrická a chemická (Goodenough et al. 2010). Všechny prostředky jsou ovlivněny fyzikálními vlastnostmi okolí a v důsledku jejich omezení dochází k adaptacím smyslových orgánů (Ey & Fisher 2009). Vizuální komunikace využívá vlastnosti světla, jako jsou například intenzita, polarizace, vlnová délka, odrazivost nebo lom světla. K recepci signálu jsou využívány světločivné aparáty. Dotykové senzory jsou zpravidla rozmístěny po celém těle živočichů. Jelikož dotyková komunikace vyžaduje těsnou blízkost dvou jedinců je spojena především se signály v sexuální oblasti, sociální druhy je navíc používají k udržování stabilní skupiny. Elektrorecepce je schopnost živočichů detekovat slabé elektrické pole ve svém okolí (Goodenough et al. 2010). Tato metoda je účinná hlavně ve vodním prostředí, ale byla popsána i u čmeláků (*Bombus terrestris*) (Sutton et al. 2016). Komunikace založená na získávání podnětů přenášených chemickými látkami se nazývá čichová. Působí jak na úrovni vnitrodruhové (feromony), tak i na úrovni mezidruhové (alomony) a velmi významně ovlivňuje sociální interakce mezi jednotlivci. Vibrace se šíří pevným, kapalným nebo plynným prostředím. Při šíření vzduchem nebo vodou jsou vibrace označovány jako zvuky a využívají se při akustické komunikaci (Goodenough et al. 2010). Vibrace šířící se pevným prostředím (půdou) jsou používány k seismické komunikaci (Nevo et al. 1991).

3.1 Akustická komunikace

3.1.1 Fyzikální vlastnosti akustických signálů

Vibrace se prostředím nesou jako zvukové signály, které ve své konečné podobě mají schopnost vyvolat sluchový vjem. Díky svým rozmanitým fyzikálním vlastnostem můžou kódovat širokou škálu informací, které jsou nezbytné pro komunikaci (Manning & Dawkins 1998). Například výška zvuku je dána frekvencí, která představuje počet kmitů nebo period za jednotku času. Její základní jednotkou je hertz (Hz) (Rossing et al. 2002, Syrový 2008).

Důležitou vlastností zvuku je jeho intenzita. Je definována jako akustická energie procházející jednotkou plochy, která je kolmá na směr šíření zvuku, za jednotku času (Rossing et al. 2002, Syrový 2008). U zvířat záleží na kapacitě plic, energie je produkována vydechnutím vzduchu (Fletcher 1992).

Významná, především pro individualitu, je také barva zvuku, kterou určuje počet a intenzita jednotlivých harmonických složek. Jedná se spíše o kvalitativní rys zvuku, který je hodnocen spíše subjektivním vnímáním příjemce. Harmonické frekvence jsou pravidelně opakované násobky původní akustické vlny, která tvoří fundamentální (základní) frekvenci (Rossing et al. 2002, Syrový 2008).

3.1.2 Vliv prostředí na šíření akustických signálů

Nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím vokalizaci je akustické prostředí. Vokální signály šířící se okolím naráží na překážky, které zvuky buď pohlcují, nebo odrážejí. To ovlivňuje především vzdálenost, na jakou se signály šíří. Obecně platí, že nízkofrekvenční zvuky se prostředím nesou lépe než vysokofrekvenční, protože jejich dlouhé vlnové délky jsou hůře absorbovány okolními předměty než krátké vlnové délky (Bradbury & Vehrencamp 1998). Pro každé prostředí však existují specifické akustické podmínky pro šíření zvuků a charakteristický okolní hluk. Adaptace živočichů jsou proto vázány na lokální habitat a jsou druhově specifické (review in Ey & Fisher 2009).

Všeobecně se habitaty dělí na otevřené a uzavřené. Uzavřeným životním prostředím se rozumí takové, které má ve svém okolí daleko větší množství překážek, které by mohly deformovat produkované zvuky, kdežto otevřený habitat jich má jen velmi málo, za to jsou ale zvuky vystaveny výkyvům v proudění vzduchu (Bradbury & Vehrencamp 1998, review in Ey & Fisher 2009).

Uzavřený habitat (např. les s velkou vegetační hustotou) vytváří poměrně stálé akustické podmínky pro šíření zvuků, proto se očekává, že vokalizace by zde měla být stereotypnější. Vydávané signály jsou oslabovány vegetací, z tohoto důvodu by měli být produkovány spíše zvuky s delším trváním, čímž se zvyšuje pravděpodobnost rozpoznání zvuku příjemcem, kterému je signál určený. Navíc s délkou zvuku i roste vzdálenost, na kterou se signál šíří. Dále jsou v takovém prostředí více omezené proporce zvuku, jako je frekvenční modulace a výška zvuků je posunuta do nižších maximálních, minimálních a hlavních frekvencí. Oproti tomu v otevřeném habitatu je menší vegetační hustota, ale větší turbulence vzduchu, což způsobuje méně stabilní podmínky pro šíření zvuku. Lépe se v takovém prostředí šíří kratší signály, které jsou méně náchylné ke kolísajícím podmínkám. Větší míra vydávání zvuků v uzavřeném habitatu může také kompenzovat omezenou schopnost vizuálního komunikačního kanálu ve srovnání s otevřeným habitatem (review in Ey & Fisher 2009).

Vlastnostem akustického prostředí přizpůsobují zvířata nejen efektivní produkci zvuků, ale také svůj sluch. Ty jsou většinou naladěny na frekvence, které se v prostředí šíří nejlépe (e.g. Brückmann & Burda 1997, Heffner & Heffner 1992, 1993, Knotková 2005, Müller & Burda 1989, Quilliam 1966).

3.2 Sluch

Smyslové vnímání hraje klíčovou roli v prostorové a časové orientaci zvířat, shánění potravy a komunikaci s jedinci stejného druhu. Zvířata musí umět najít a rozpoznat partnera, příbuzného, vetřelce nebo nebezpečí obecně (Goodenough et al. 2010). U obratlovců je akustický signál na straně příjemce zachycen pomocí sluchového aparátu – ucha, které je tvořené zevní, střední a vnitřní částí (Silberagl & Despopoulos 1993).

Zevní ucho zahrnuje chrupavčitý boltec, který usměrňuje zvuk do vnějšího zvukovodu. Obě tyto části modifikují zvuk před vstupem do středního ucha. Boltec navíc pomáhá lokalizovat zdroje zvuků (Sinyor & Laszlo 1973).

Střední ucho se skládá z vazivové blanky bubínku a středoušní dutiny se třemi sluchovými kůstkami (kladívko, kovádlínka a třmínek), které nasedají na oválné okénko. Velikost a vzájemná poloha středoušních kůstek a poměr ploch bubínku a oválného okénka ovlivňují účinnost přenosu zvuku, střední ucho slouží jako zesilovač (Mason 2013).

Zvuk se do vnitřního ucha přenáší přes oválné okénko. Zvuková vlna rozvlní tekutinu v hlemýždi (kochlee) a tím rozkmitá vláskové buňky na Cortiho orgánu. Kochlea je uspořádána tonotopicky – každá frekvence je zachycována její definovanou částí. Hustota vláskových buněk v těchto částech potom ovlivňuje citlivost sluchu na určité frekvence (Tsuprun & Santi 2001).

3.3 Produkce komunikačních signálů

3.3.1 Vznik akustického signálu

Akustické signály vznikají vibrací hlasivkových řas (hlasivek), které se příčně rozechvíávají proudem vzduchu z plic do rezonančního prostoru – soustavy dutin (hltna, dutina nosní a dutina ústní). Změnami v síle vydechování vzduchu z plic se reguluje hlasitost zvuku. Základní tón hlasu se mění napětím hlasivkových vazů a změnou šířky a tvaru hlasivkové štěrbin (Silbernagl & Despopoulos 1993). Podle teorie zdroje a filtru (source-filter theory) je základní frekvence hlasu určena především délkou a tloušťkou hlasivek. Čím je delší hlasivková štěrbina, tím je frekvence produkovaného zvuku posunuta do vyšších frekvencí, ale s narůstající tloušťkou hlasivkové stěny se zvuky rapidně posouvají do nízkých frekvencí (review in Hollien 2014). Proto produkují menší druhy i menší jedinci v rámci druhu zvuky o vyšších frekvencích (Gillooly & Ophir 2010), přestože mají spíše kratší hlasivkovou štěrbinu, vliv tloušťky je daleko větší na určení odpovídající frekvence (review in Hollien 2014). Vliv velikosti těla na frekvenci vydávaných zvuků je prokázán i u mnohých ptáků, žab a savců, kde větší jedinci vokalizují na nižších frekvencích (e.g. Bertelli & Tubaro 2002,

Gillooly & Ophir 2010, Micancin & Wiley 2014). Stejný předpoklad testovali i García-Navas & Blumstein (2016) na hlodavcích a výsledek se shoduje s předchozím tvrzením. Tento efekt je i patrný na vnitrodruhové úrovni, kdy vlivem sexuálního dimorfismu samci, kteří jsou větší než samice, vokalizují na nižších frekvencích (Charlton & Reby 2016). Nutno však připomenout, že vliv akustického prostředí je také poměrně silným faktorem a může upravovat produkci zvuků, kterou musí zvířata přizpůsobit obývanému smyslovému prostředí, zvláště pak u podzemních druhů (review in Ey & Fisher 2009).

Akustický signál může vznikat i jinak než hlasivkami, a to mechanicky (Fletcher et al. 1992). Nejčastějším mechanickým signálem u hlodavců je tření zubů (tooth grinding), bylo zaznamenáno u všech zkoumaných druhů hlodavců a slouží jako univerzální signál hrozby (Eisenberg 1974, Adams 1980).

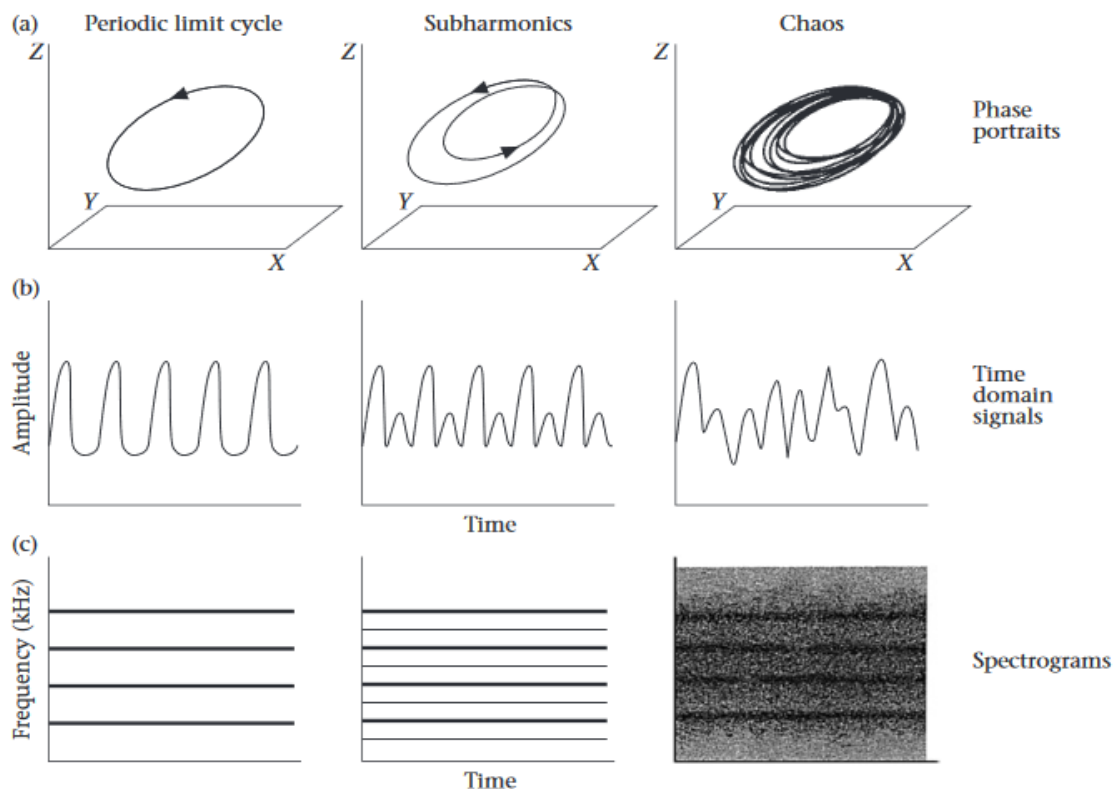
Specifickým mechanickým signálem je signál seismický. Seismické signály jsou vibrace, které se šíří pevným prostředím – půdou (review in Hill 2001). Seismické signály mají dvě složky – akustickou a seismickou, které se liší především vzdáleností, na kterou se šíří. Akustickou část jsou zvířata schopná rozpoznat pouze na krátké vzdálenosti, přibližně do 100 cm od zdroje, na seismickou část reagují jedinci spolehlivě i na větší vzdálenosti, a to na 270 cm a více. To je dáno tím, že jsou zvířata schopna vnímat seismické signály somatosenzoricky – registrují signály pomocí určitých částí těla citlivých na daný podnět (Nevo et al. 1991, review in Mason & Narins 2002). Zvířata mohou seismické signály využívat nejen ke komunikaci mezi jedinci ze sousedních teritorií, ale také jimi mohou varovat predátory a vetřelce (review in Mason & Narins 2002). Vnímání seismických podnětů nemusí být spojeno jen s komunikací, ale i s orientací (Kimchi et al. 2005) nebo lokalizací potravy (Fielden 1989, Narins et al. 1997).

3.3.2 Nelineární fenomény

Při produkci akustického signálu mohou vznikat nelineární fenomény. Tyto jevy se vyskytují nejen v akustice, ale také v mnohých oblastech biologických disciplín, a to především ve fyzice a fyziologii. Vysvětlují velmi složité modely chování jedinců pomocí jednoduchých matematických systémů, které zahrnují nelinearity – náhodné a nepředvídatelné projevy (Fitch et al. 2002).

Při vokalizaci jsou jedním z možných míst vzniku těchto fenoménů hlasivky. Hlasivky se skládají z částí, jejichž vzájemná synchronizace určuje míru čistoty zvuku. Podle čistoty se dělí na několik typů zvuků. **Limit cycles** je nejjednodušší a nejběžnější formou hlasového projevu, vznikají tak čisté tóny. Ve schematickém vyjádření fázového posunu má jedinou a neměnnou trajektorii a také má periodickou amplitudu v časovém sledu. Jde o výchozí stav pro vznik nelineárních jevů ve vokalizaci. Společným rysem nelineárních zvuků je rychlý kvalitativní přechod, a to buď v rámci jednoho zvuku, nebo mezi jednotlivými zvuky. První z nelineárních jevů je **subharmonics**, který vytváří subharmonické frekvence v poměru 1:2 s harmonickou frekvencí. Ve schematickém vyjádření se od lineárního cyklu liší tím, že neopisuje pouze jednu trajektorii, ale přechází v poloviční cyklus a zase se vrací do původní trajektorie (obr. 1). Nepravidelnou vibrací vzniká **deterministic chaos** charakteristický netonálním zašuměním zvuku. Chaos má nepředvídatelnou trajektorii, tudíž nelze s přesností určit, jak se bude průběh křivky dále vyvíjet na fázovém posunu, ani jak bude vypadat tvar amplitudy v čase (obr. 1) Posledním známým nelineárním jevem jsou **bifurcations**, což je v podstatě přechodný typ mezi jednotlivými nelineárními fenomény (Fitch et al. 2002).

Jako problematická se může jevit správná identifikace jednotlivých zvuků (Freeberg et al. 2012). Z behaviorálního kontextu a vjemového hlediska si zvuky mohou být velmi podobné, na spektrogramu jsou ale jednoznačně každý jiný. To je dáno různou mírou vlivu nelineárních jevů. Pro mnohé jedince, kteří jsou v podřízených rolích v sociální skupině nebo v určité životní fázi, může být nelineární fenomén dominantní složkou individuální vokalizace (Fitch et al. 2002).

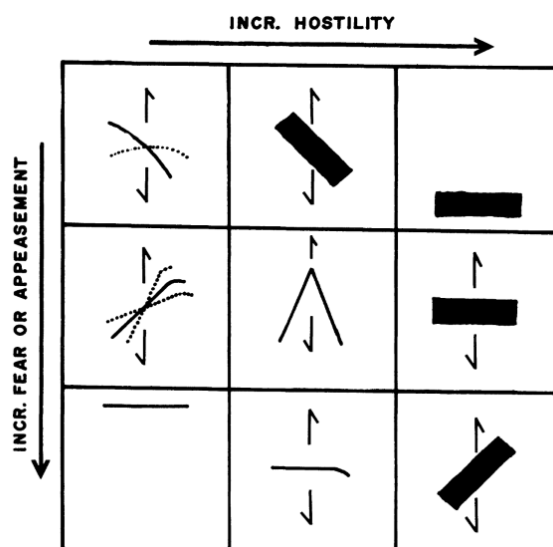


Obrázek 1: Obrázek schematicky popisuje lineární jev limite cycle, a také dva nelineární jevy subharmonics a chaos. Jsou ilustrovány na třech úrovních, jako (a) fázový posun (phase portraits), dále z hlediska (b) časového rozložení (time domain signals) a podle svého vyobrazení na (c) spektrogramu (spectrograms) (Fitch et al. 2002).

3.4 Vyjádření motivace a emocí

3.4.1 Mortonova strukturálně motivační pravidla

V r. 1977 se E. S. Morton pokusil vyjádřit obecná pravidla vyjádření motivace, která platí v akustické komunikaci všech ptáků a savců. Určil dvě osy změn v motivaci od neutrality po nepřátelství a agresivitu a od neutrality k přátelství nebo snaze uklidnit partnera (obr. 2).



Obrázek 2: Schématický popis struktury zvuku v závislosti na úrovni motivace jedince. Šipkami je znázorněno stupňování agrese (hostility) v kombinaci s protichůdnou motivací, a tou je strach nebo uklidňující signály (fear or appeasement). Tenkými čarami jsou vyobrazeny tonální zvuky a černými obdélníky netonální zvuky, sklon a umístění udává průběh frekvence (Morton 1977).

S postupně se měnící motivací se pak mění hlavní frekvence a tonalita zvuků. Vzrůstající nepřátelství a agresivita je vyjádřena netonalitou a nižšími frekvencemi. Naopak tonální zvuky o vyšších frekvencích jsou uklidňující a přátelské, u dominantnějších (útočících) jedinců redukuje míru agrese. Produkce vysokých tonálních frekvencí v úzkostných situacích jsou navíc dány fyziologicky, například při strachu dochází k nedobrovolnému napětí svalů na hlasívkách, což vede k produkci zvuků o vyšší frekvenci (Morton 1977).

Výška tónu je důležitá pro odhad velikosti těla, obecně platí, že větší jedinec může produkovat zvuky s nižší frekvencí (Gillooly & Ophir 2010). To je důvod, proč se snaží agresivně naladěné zvíře produkovat zvuky o co nejnižších frekvencích. Snaží se působit co největší, aby zastrašilo oponenta a vyhnulo se tak přímému útoku. Zvuky o nižších frekvencích jsou automaticky doprovázeny netonalitou, což je dáno vznikem nelinearit v hlasovém ústrojí (Fitch et al. 2002). Důvodem vzniku nelinearit je, že při tvorbě nízkého tónu nejsou hlasivky dobře napnuté a dochází tak ke zdrsnění zvuku. Naopak při vzniku vysokého tónu dochází ke kmitání na dobře napnutých hlasívkách, a proto se vytváří čistě tonální zvuky (Morton 1977).

Mortonova pravidla jsou aplikovatelná na širokou škálu zvířat. Z šelem jsou pravidla dobře patrná například u vydry obrovské (*Pteronura brasiliensis*), jejíž repertoár obsahuje jak vokalizace vyjadřující extrémní motivaci, tak i odstupňované emoce, které vypovídají o vnitřním rozpoložení jedince i o reakcích na pozněty z okolí (Mumm & Knörnschild 2014). Podobně na tom jsou i psi hyenovití (*Lycaon pictus*), u kterých převládají vokalizace, které jsou spojeny s neutrálním chováním (Robbins & McCreery 2003). U primátů byla závislost struktury vokálních signálů na motivaci jedinců demonstrována u kotula veverovitého (*Saimiri sciureus*) (Jürgens 1979). Pro hlodavce byla tato závislost zaznamenána například u křečička džungarského (*Phodopus sungorus*) (Keesom et al. 2015).

3.4.2 Behaviorální kontext vokalizace

Všechny zvuky, které jsou produkovány příslušníky určitého druhu jsou označovány jako vokální repertoár. Podle kontextu a motivace, při kterém zvířata vokalizují se signály dělí na několik behaviorálních kategorií (Bradbury & Vehrencamp 2011).

Kontaktní zvuky (contact calls) jsou produkovány při každodenních aktivitách. U sociálních druhů živočichů slouží k synchronizaci skupiny a udržování její soudržnosti. Jedná se o přátelské zvuky (ve většině případů o tonální), které mají uklidňující vliv na ostatní členy kolonie. Zvířata žijící ve stabilních skupinách je běžně používají při vítání navracejícího se člena nebo doprovází rituální chování, jako je očichávání a vzájemná péče o srst (Bradbury & Vehrencamp 2011).

Úzkostné zvuky (distress calls) jsou vydávány jedinci v submisivním postavení. Podobně jako kontaktní zvuky redukuje agresi ostatních. Jedná se o projevy strachu a jsou slyšet při stresových situacích, jako je napadení silnějším zvířetem případně predátorem. V experimentálním prostředí jsou nejčastěji zaznamenány při interakcích dvou cizích jedinců nebo při vyrušení. Odpovědí neagresivních dominantních zvířat jsou tzv. smířčí zvuky jako projev přátelské vokalizace (Bradbury & Vehrencamp 2011).

Agresivní zvuky (aggressive calls) je spojováno s konfliktním chováním, při zastrašování nebo při obraně teritoria. Při vzájemných interakcích je používají dominantnější jedinci. V rámci sociální skupiny jsou produkovány při vyhocení sporů mezi

členy. V experimentech je zvířata produkují při setkání s cizími jedinci (Bradbury & Vehrencamp 2011).

Namlouvací zvuky (mating calls) produkují samci a samice během dvoření a páření. Obsahují informace o schopnosti a ochotě se pářit. Často jsou patrné odlišné typy vokalizací v různých fázích námluv (Bradbury & Vehrencamp 2011).

Varovné zvuky (alarm calls) se vyskytují především u sociálních zvířat. Těmito vokalizacemi upozorňují zbytek své sociální skupiny před blížícím se nebezpečím, například výskyt predátora. V laboratorních podmínkách jsou používány při vyrušení nebo při manipulaci se zvířaty (Bradbury & Vehrencamp 2011).

4 Cíle práce

1. Jaký je vztah mezi bohatostí repertoáru a složitostí sociálního uspořádání u rypošovitých.
2. Jak ovlivňuje omezené akustické prostředí fyzikální parametry vokalizace rypošovitých.
3. Vytvořit návrh experimentu pro revizi vokalizace rypoše lysého.

5 Rypošovítí (Bathyergidae)

Rypošovítí (Bathyergidae) jsou endemickou skupinou podzemních hlodavců žijících v Subsaharské Africe (Bennett & Faulkes 2000, Honeycutt et al. 1991). Společným rysem pro všechny rypoše je herbivorie. Jejich potrava se skládá především z hlíz, kořenů a částí rostlin (Bennett & Faulkes 2000).

Členíme je do několika rodů: *Bathyergus*, *Cryptomys*, *Fukomys*, *Georychus*, *Heliophobius*, *Heterocephalus*. Z hlediska sociality je čeleď Bathyergidae velmi rozmanitá. Rody *Bathyergus*, *Georychus* a *Heliophobius* žijí samotářským způsobem života, každé zvíře si chrání své vlastní teritorium (Bennett & Jarvis 1988, Bennett et al. 1991, Herbst et al. 2004, Jarvis & Bennett 1991, Šumbera et al. 2003). Jedinci z rodů *Cryptomys* a *Fukomys* naopak žijí po skupinkách, které mají přibližně 10 členů (review in Begall et al. 2007). Poslední rod *Heterocephalus* obsahuje jediný druh, rypoše lysého, který žije v koloniích s průměrným počtem 70 až 80 jedinců (Brett 1991, Braude 1991).

Rypoš lysý byl popsán jako eusociální (Jarvis 1981, Jarvis & Bennett 1993). Aby mohla být sociální skupina charakterizována jako eusociální, musí splňovat jistá kritéria, jako je dělba práce mezi členy kolonie v závislosti na reprodukční schopnosti individuí, dále společná péče o potomstvo dospělými jedinci a překrývající se generace v rámci skupiny (Wilson 1971). Kromě rypoše lysého jsou jako eusociální označováni i rypoš damarský (*Fukomys damarensis*) (O'Riain & Faulkes 2008) a rypoš Ansellův (*Fukomys anelli*) (Patzenhauerová et al. 2013).

5.1 Socialita ze vztahu k vokálnímu repertoáru u rypošovítých

Vokální repertoár byl studován u šesti druhů rypošovítých. Mezi sociální druhy patří rypoš lysý (Pepper et al. 1991) a z rodu *Fukomys* rypoši Ansellův (Credner et al. 1997), *F. micklemi* (Vanden Hole et al. 2013), rypoš obří (*Fukomys mechowii*) (Bednářová et al. 2013) a rypoš Darlingův (*Fukomys darlingi*) (Dvořáková et al. 2016). Ze solitérních druhů byl studován pouze jediný druh rypoš stříbřitý (*Heliphobius argenteocinereus*) (Knotková et al. 2009) (tab. I).

Tabulka I: Procentuální vyjádření přátelské vokalizace dané poměrem celkového množství signálů v repertoáru vzhledem k počtu přátelských signálů (contact, mating a alarm calls) ve srovnání s průměrným počtem jedinců v rámci kolonie (¹Braude 1991, ²Šklíba et al. 2012, ³Šumbera et al. 2012, ⁴Bennett et al. 1994).

	Členové kolonie (průměr ± SD)	Celkové množství vokalizací	Přátelské vok.	Vyjádření přátelské vok. v %
<i>Heterocephalus glaber</i>	78,3 ± 55,30 ¹	12	6	50,00
<i>Fukomys anselli</i>	9,2 ± 2,50 ²	13	5	38,46
<i>Fukomys micklei</i>	Neznámé	11	5	45,45
<i>Fukomys mechowii</i>	9,9 ± 2,49 ³	18	10	55,56
<i>Fukomys darlingi</i>	7,4 ± 1,70 ⁴	12	5	41,67
<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	Samotář	8	3	37,50

Mezi rypošovitými má soliterní rypoš stříbřitý nejméně vokálních signálů, 8 typů (Knotková et al. 2009), což odpovídá předpokladu, že soliterní druhy obecně mají méně bohatý vokální repertoár než sociální druhy. Tento fakt potvrzují i další studie zabývající se vokálním repertoárem soliterních podzemních hlodavců (Capranica et al. 1974, Devries & Sikes 2012, Francescoli 1999, Shleich & Busch 2002). Rypoši rodu *Fukomys* mají přibližně stejný počet jedinců v rámci sociální skupiny (Bennett et al. 1994, Šklíba et al. 2012) a také podobný počet vokalizací – 13, 12, 11 typů (Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013). Jedinou výjimkou je rypoš obří, který má nejvyšší počet vokalizací (18 typů) (Bednářová et al. 2013), a to i přes průměrný počet individuů v rámci skupiny 10 členů (Šumbera et al. 2012). Oproti němu rypoš lysý, jehož kolonie čítají průměrně zhruba 78 individuů (Braude 1991) má pouze 12 typů vokalizací (Pepper et al. 1991). To naznačuje, že se zde nevyskytuje vztah mezi velikostí skupiny a bohatostí repertoáru stejně jako např. u promykovitých, psovitých a lasicovitých šelem (Schassburger 1993, Le Roux et al. 2009, Mumm & Knörnschild 2014).

U rypošů má zřejmě větší vliv na bohatost repertoáru složitost sociální skupiny než její absolutní velikost. Složitost sociální skupiny by měla být korelována s poměrem přátelské vokalizace – contact, mating a alarm calls (Schassburger 1993). Soliterním druhům chybí celé kategorie přátelských vokalizací a to kontaktní (contact calls) a varovné zvuky (alarm calls)

(Capranica et al. 1974, Devries & Sikes 2012, Francescoli 1999, Knotková et al. 2009, Shleich & Busch 2002). Rypoš stříbřitý má podle očekávání nejnižší procento přátelské vokalizace (37,5 %) (Knotková et al. 2009). Překvapivé ale je že, rypoš Ansellův, u kterého se předpokládá eusociální uspořádání skupiny (Patzenhauerová et al. 2013) s průměrným počtem asi 9 jedinců v rámci skupiny (Šklíba et al. 2012), má také poměrně nízké procento přátelské vokalizace (38,46 %) (Credner et al. 1997). Může to být ovlivněno agresivní povahou zvířete, která se předpokládá ze zvýšeného počtu agonistických signálů (Credner et al. 1997). Rypoš Darlingův s průměrnou velikostí skupiny cca 7 jedinců (Bennett et al. 1994) má oproti rypoši Ansellovu o jednu vokalizaci méně, ale stejný počet přátelských signálů – 5 (Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016), proto i procento přátelské vokalizace je o něco vyšší – 41,67 %. Stejný počet přátelské vokalizace připadá i *F. micklei*, jehož průměrná velikost skupiny není známá. Celkový počet signálů byl stanoven na 11 typů (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013), má tedy procento přátelské vokalizace 45,45 %. U rypoše lysého, který má nejpočetnější skupiny (může dosahovat až 300 jedinců) s eusociálním uspořádáním (Jarvis 1981, Jarvis & Bennett 1993) by se dalo předpokládat, že bude mít nejvyšší procento přátelské vokalizace mezi rypošovitými. Rypoš obří má však oproti rypoši lysému jak bohatší vokální repertoár, tak i více typů přátelské vokalizace – dokonce je jediným popsáním druhem mezi rypošovitými, u kterého počet přátelské vokalizace převládá. Procentuálně má rypoš lysý 50 % přátelské vokalizace, zatímco rypoš obří 55,56 %. Z těchto výsledků vyplývá, že rypoš obří by měl mít nejsložitější sociální komplexitu v rámci skupiny.

Větší bohatost vokálního repertoáru a větší procento přátelských vokalizací u rypoše obřího by mohlo být způsobeno větším počtem sociálních rolí v jeho skupinách ve srovnání s rypošem lysým. Podmínkou by v tomto případě bylo, že rypoši obří se dokáží poznat individuálně, zatímco rypoši lysí poznají jen příslušnost jedince ke kastě. Vokální individuální rozpoznávání bylo zkoumáno jen u jednoho druhu rodu *Fukomys* (u rypoše Darlingova) a existují náznaky, že jsou schopni se navzájem rozpoznávat na základě vokalizace (Dvořáková 2013). U rypošů lysých bylo dokázáno, že podle vokalizace dokáží rozpoznat vetřelce od člena skupiny a také jsou schopni určit sociálního postavení v hierarchii spíše než individualitu. V hierarchii existuje lineární závislost mezi hmotností a sociálním postavením, větší zvířata jsou dominantnější a zaujímají tak i vyšší postavení v hierarchii (Jarvis 1981, Jarvis & Bennett 1993). Rozdělením do specializovaných kast – zmenšením počtu sociálních rolí (Clarke & Faulkes 1997, 1998, Faulkes et al. 1991, Jarvis 1981) mohou docílit zjednodušení vokálního repertoáru a usnadnění koordinace členů enormně velké skupiny.

Kromě vokalizace může u rypošů hrát důležitou roli v individuálním rozpoznávání také pach. Pachové rozpoznávání na individuální úrovni nebylo u rypošů zkoumáno. Ale rypoši obří jsou podle pachu schopni rozpoznat sourozence (Heth et al. 2002). Rypoši lysí jsou podle čichu schopni poznat členy vlastní kolonie od vetřelců (Toor et al. 2015).

Složení vokálního repertoáru může být ovlivněno i různou mírou predace, což se odráží především v množství varovných zvuků (Burda 1995). Zajímavé je, že varovné signály byly zaznamenány pouze u dvou druhů sociálních rypošovitých – rypoše lysého a rypoše obřího (Bednářová et al. 2013, Pepper et al. 1991). Větší variabilita varovných signálů u rypoše lysého je pravděpodobně dána formou vyhrabávání hlíny na povrch, tzv. volcaning, čímž jsou jedinci hrabající nejbližší povrchu vystaveni predátorům v daleko větší míře než ostatní (Braude 1991).

U sociálních druhů může různorodost vokalizace odrážet například různé způsoby potlačení reprodukce (Burda 1995). U rypošů lysých je reprodukce potlačena feromonovým působením královny na ostatní samice v kolonii (Bennett et al. 2007). To může vést k výskytu speciální vokalizace reprodukcí se samicí, kterým je toilet call. Kromě něj používají reprodukcí se jedinci i speciální vokalizaci upsweep trill v agonistickém kontextu (Pepper et al. 1991). U jiných rypošovitých je reprodukce omezena pouze na jeden pár ve skupině spíše vlivem chování (Bennett et al. 1999) a ani u nich nebyl zjištěn výskyt těchto speciálních signálů reprodukcí se jedinců (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013).

Nesmíme ale opomenout ani výskyt antifonálních signálů u rypoše lysého (Yosida et al. 2007, Yosida & Okanoya 2009). Antifonální signály se vyskytují u vysoce komplexních sociálních druhů, jako jsou někteří primáti nebo sloni (e.g. Digweed et al. 2007, Leighty et al. 2008). Jako antifonální signál používají rypoši lysí soft chirp, což je nejčastěji používaný typ vokalizace v kolonii (Pepper et al. 1991). Antifonalita se u jiných druhů rypošovitých nevyskytuje (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013).

5.2 Život a komunikace v podzemí

Podzemní prostředí je velmi specifické, a přináší množství překážek, ale i několik výhod. Především se jeho obyvatelé musí potýkat s vysokou vlhkostí a koncentrací dýchacích plynů (nízký obsah kyslíku a vysoká koncentrace oxidu uhličitého) (Burda et al. 2007). Budování podzemních tunelů je energeticky velmi obtížné a jeho náročnost se stupňuje s rostoucí soudržností půdy (Bennett & Faulkes 2000, Du Toit et al. 1985, Lovegrove 1989, Nevo 1999, Zelová et al. 2010).

Výhodou jsou stabilní mikroklimatické podmínky jako je stálá teplota a vlhkost (Begall et al. 2007, Burda et al. 2007, Lacey et al. 2000, Nevo 1999). Nebo to, že podzemní nory poskytují bezpečné útočiště před predátory (Begall et al. 2007, Genoways et al. 1990, Lacey et al. 2000, Nevo 1999).

Savci obývající toto extrémní prostředí žijí v neustálé tmě, což jim znemožňuje přijímat zrakové vjemy, na které se spoléhá většina nadzemních zvířat (Nevo 1999). V chodbách podzemních systémů se vlivem zhoršené cirkulace vzduchu špatně nesou pachové signály, což omezuje pachovou komunikaci jen na krátkou vzdálenost (Begall et al. 2007). Navíc podzemní prostředí značně omezuje i akustickou komunikaci (Heth et al. 1986, Lange et al. 2007).

5.2.1 Akustické prostředí v podzemních chodbách

Přenos akustických signálů v podzemních tunelech je limitován prostředím. Zatímco zvuky o vysokých frekvencích jsou stěnami tunelů absorbovány, zvuky o frekvenci 440 Hz se podzemními norami šíří nejlépe (Heth et al. 1986). Přesto je jejich efektivita omezena jen na krátké vzdálenosti (cca do 5 m) (Heth et al. 1986, Lange et al. 2007). Naproti tomu nejsou zvuky produkované zvířaty v podzemních systémech oslabovány rozptylem do okolí, jak je tomu nad zemí, ale jsou soustředěny tunelem pouze jedním směrem. Právě stavbou tunelového systému může docházet k zesilování zvuku, mluvíme tedy o takzvaném stetoskopickém efektu (Quilliam 1966). Princip zesílení určitých frekvencí je dán vlastnostmi prostředí, vlnovou délkou zvuku a z toho vyplývající schopností odrazu těchto vln od stěn tunelu. Tím vzniká

"stetoskopická oblast" v určité vzdálenosti od zdroje zvuku, kde dochází k výraznému zesílení účinku. Při měření se zjistilo, že zvuky o frekvenci 200 – 400 Hz na vzdálenost 1 m mohou být zesíleny až dvojnásobně. Akustické vlastnosti rýpoších tunelů jsou velmi podobné – nezáleží na jejich průměru (měřeno při 4,5 – 9 cm), ani na hloubce, ve které leží, dokonce nezáleží na tom, v jakém habitatu či typu půdy se nacházejí (Lange et al. 2007).

5.2.2 Sluch rýpošů

U podzemních savců dochází k adaptaci sluchového orgánu na zdejší specifické akustické prostředí (review in Reichman & Smith 1990), sluch je zaměřen na nízké frekvence (review in Begall et al. 2007).

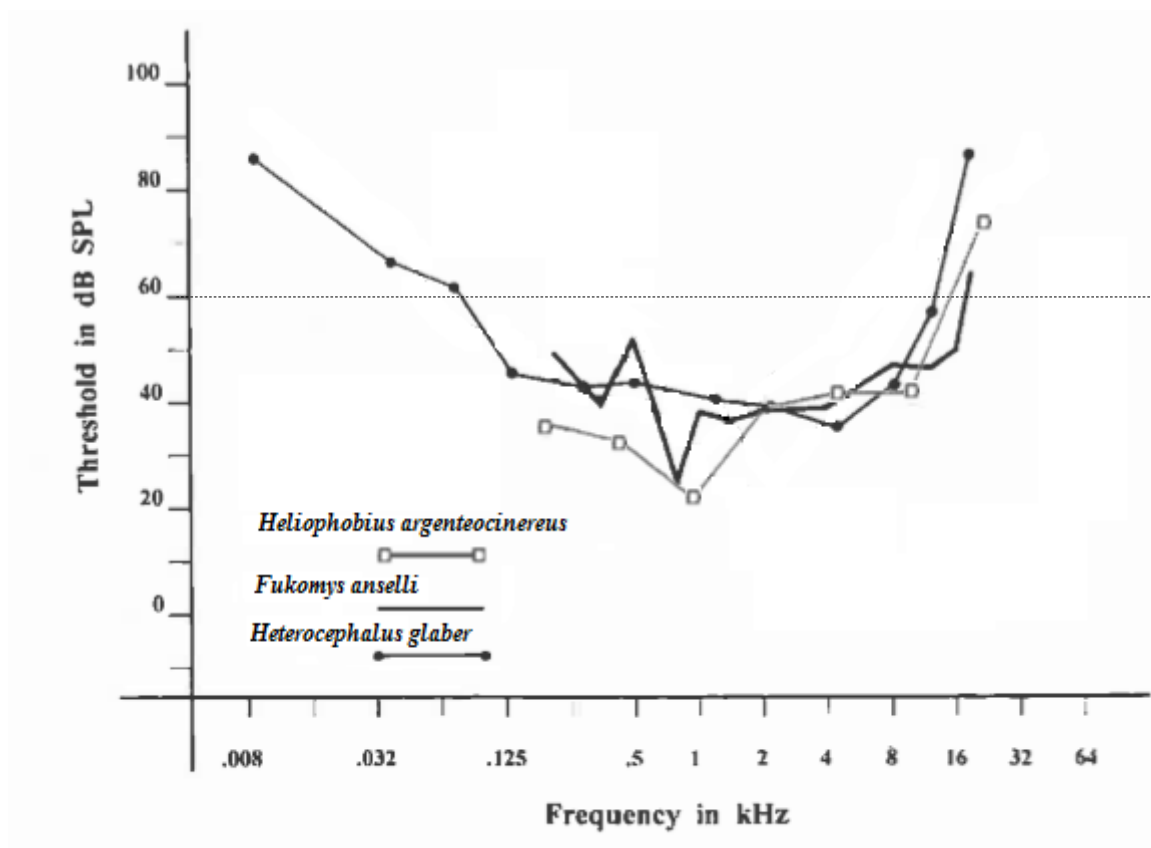
Boltec je používán hlavně k lokalizaci zdroje zvuku, což je v podzemních chodbách zbytečné. Zvuk nemůže přicházet ze stran, kde tomu brání stěny tunelu, zadní směr je stíněn tělem zvířete, takže zvuk přichází vždy zepředu (Heffner & Heffner 1992, 1993), proto je boltec redukován nebo úplně chybí (Burda et al. 1990).

Z hlediska stavby středního ucha existují společné rysy některých podzemních savců. Mají poněkud ploché inkudomaleolární skloubení mezi kladívkem a kovadlinkou, která je oproti kladívkem větší a krátký výběžek kovadlinky (*crus breve*) je téměř souběžný s výběžkem kladívka (*manubrium mallei*). Tyto adaptace jsou způsobeny zesílením akustických signálů v jejich přirozeném prostředí, protože dochází k nadměrné stimulaci sluchového ústrojí (Burda et al. 1989). Snížená citlivost sluchu a s tím související omezená schopnost detekce zvuku je tedy konvergentním přizpůsobením smyslovému prostředí (Heffner & Heffner 1993, Lange et al. 2007).

Kochlea podzemních savců má tvar věže s více než třemi závitmi (Burda et al. 1988). V poměru k velikosti lebky mají podzemní hlodavci delší kochleární kanálek a bazilární membránu, a tedy i větší počet vláskových buněk. Tyto adaptace jim pomáhají lépe vnímat nízké frekvence (Müller et al. 1992).

Vezmeme-li ale v potaz vliv stetoskopického efektu, znamená to, že ve svém přirozeném prostředí, mají rýpoši citlivost sluchu srovnatelnou s většinou ostatních savců, včetně člověka (Lange et al. 2007). Rozsah sluchu rýpoše lysého je 65 Hz až 12,8 kHz

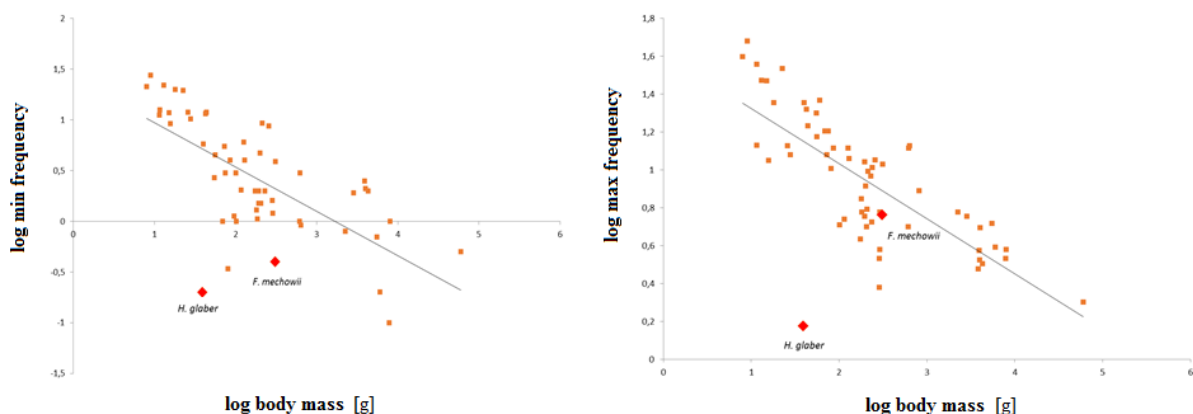
s největší citlivostí mezi 4 – 6 kHz. Nemají binaurální slyšení, nejsou schopni lokalizovat nízkofrekvenční zvuky kratší než 400 ms (Heffner & Heffner 1993). Obdobně jsou na tom i ostatní rypošovítí – rypoš Ansellův a rypoš stříbřitý, kteří mají rozsah sluhu zhruba od 65 Hz – 12,8 kHz s nejlepší citlivostí kolem 1 kHz (obr. 3) (Brückmann & Burda 1997, Knotková 2005).



Obrázek 3: Srovnání audiogramů rypoše lysého, rypoše Anellova a rypoše stříbřitého (Brückmann & Burda 1997, Knotková 2005).

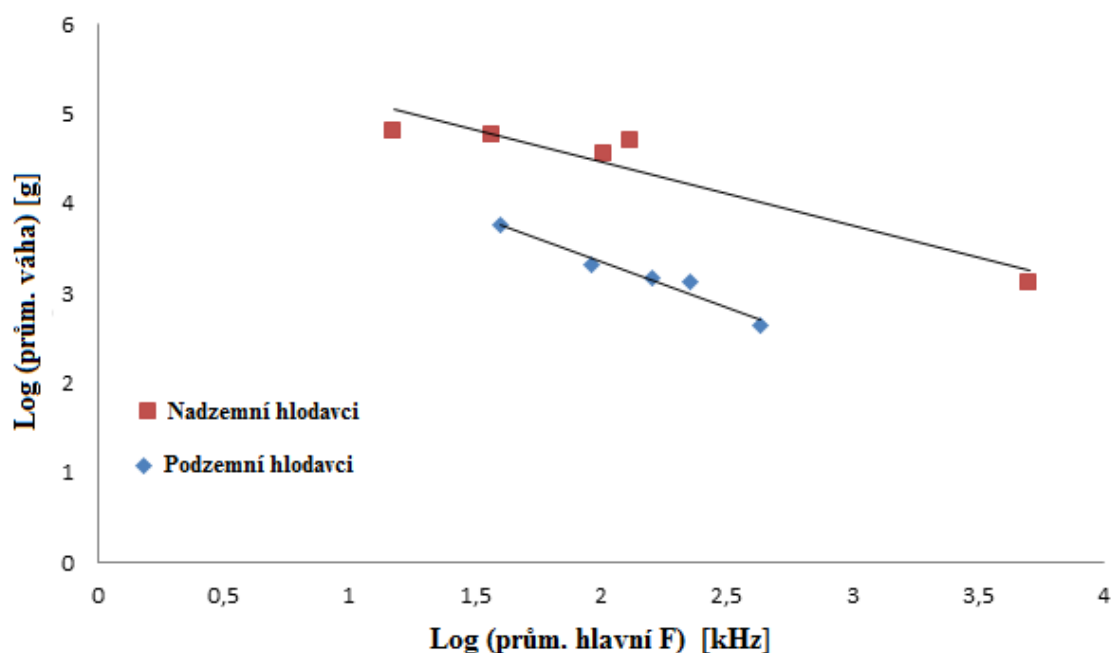
5.2.3 Vznik akustických signálů u rypošovitých

Vlivem velikosti těla a potažmo délky hlasivek na frekvenci vokalizace u hlodavců se zabývali García-Navas & Blumstein (2016). Pro svou práci použili alarmní vokalizaci, která se u rypošovitých vyskytuje pouze u dvou druhů – rypoše obřího a rypoše lysého (Bednářová et al. 2013, Pepper et al. 1991). Po jejich doplnění do grafu je zřejmé, že by u podzemních druhů mohla existovat daleko větší závislost na akustickém prostředí než na velikosti těla (obr. 4).



Obrázek 4: Grafy vyjadřující závislost velikosti těla na minimální (vlevo) a maximální (vpravo) frekvenci varovných signálů 65 hlodavců (García-Navas & Blumstein 2016). Údaje o *F. mechowii* a *H. glaber* byly do grafu dodatečně přidány.

Pro srovnání vlivu velikosti těla na frekvenci vokalizace je vhodnější použití vokalizace produkované při páření, která je přítomná u všech druhů. Takové srovnání provedli Charlton & Reby (2016), kteří do své studie zahrnuli 67 druhů savců z 52 různých rodů. Vybraly jsme z nich nadzemní hlodavce s podobnou velikostí těla rypošovitým a doplnily jsme podzemní rypošovitě (vyjma *F. micklemi*) (obr. 5). U podzemních rypošovitých stejně jako u vybraných nadzemních hlodavců je vidět stejná závislost velikosti těla na frekvenci vokalizace, tj. větší druhy vokalizují na nižších frekvencích. Tato závislost je ale u podzemních druhů posunutá do nízkých frekvencí, které se nejlépe šíří podzemními chodbami (Heth et al. 1986).



Obrázek 5: Závislost nejintenzivnější frekvence na velikosti těla (podle Charlton & Reby 2016) Hodnoty pro *F. micklei* nebyly do grafu zaneseny z důvodu chybějících údajů o hlavní frekvenci (Vanden Hole et al. 2013). Pro rypoše lysého byly použity hodnoty z měření podle metodiky tohoto dokumentu (unpub.).

Produkce seismických signálů je druhově specifická a podzemní savci je využívají v různých kontextech. Signály vytváří úderem části těla o pevný substrát. Jsou známy čtyři typy produkce seismických signálů u podzemních hlodavců: bouchání hlavou o strop tunelu (headthumping), bubnování nohama (footdrumming), tlukot řezáky o dno tunelu (incisor tapping) a bušení hrudníkem o dno nory (chestbeating) (review in Bednářová et al. 2013).

U rypošovitých bylo bubnování nohama popsáno u tří druhů, jednoho sociálního a dvou soliterních (Jarvis & Bennett 1991, Narins et al. 1997). Bubnování hrudníkem o dno tunelu bylo popsáno jen u rypoše obřího (Bednářová et al. 2013). Toto chování je popisováno i jako „pumping“ (pumpování) a vyskytuje se také u jiných menších druhů rypošovitých (e.g. Poduschka 1978, Bennett et al. 2006) včetně rypoše lysého (Hrouzková pers. observation). U těchto menších druhů při pumpování nejspíš nevzniká dost silný signál, aby mohl přebrat komunikační funkci. U tarbíkomyší (Dipodidae) bylo pozorováno, že druhy o hmotnostech nižších než 150 g produkují seismické signály jen sporadicky a druhy menší než 60 g

seismické signály neprodukují vůbec (Randall 1997). U rypošů lysých s průměrnou vahou 39 g proto seismickou komunikaci nepředpokládáme.

5.2.4 Nelineární fenomény u rypošovitých

Porovnání výskytu nelinearit u rypošovitých je ztíženo tím, že nejsou v jejich vokálních repertoárech přímo popsány (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Knotková et al. 2009, Pepper et al. 1991, Vanden Hole et al. 2013). Jejich identifikace proběhla na základě popisů jednotlivých zvuků a podle obrazové dokumentace z původních prací. V době vydání publikace vokálního repertoáru rypoše lysého navíc nebyly nelinearity vůbec známy, a i obrazová dokumentace má horší kvalitu, nelinearity se tudíž dají jen stěží identifikovat. Přesto výsledky naznačují, že i přes svou poměrně nízkou hmotnost (samci v průměru 40 g) vokalizují tonálně i na nízkých frekvencích, což je v rozporu s předpokladem, že menší zvířata snažící se vokalizovat na nižších frekvencích produkují více nelinearit (Fitch et al. 2002, Pepper et al. 1991).

Všechny druhy zvířat za normálních okolností nejčastěji vokalizují pomocí lineárního limit cyclu (Fitch et al. 2002) a rypošovití nejsou výjimkou. Ze všech 74 vokalizací všech zkoumaných rypošovitých (tab. II) je 55,4 % signálů tonálních, bez nelinearit (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Knotková et al. 2009, Pepper et al. 1991, Vanden Hole et al. 2013). Z nich pak vychází přechodné typy zvuků bifurkace, které mají jak tonální, tak i netonální část (Fitch et al. 2002). V repertoárech tvoří spíše minoritní skupinu – 12,2 % vokalizací, a navíc u rypoše Darlingova a *F. micklei* nebyli přechody popsány vůbec (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013). Nelineární (netonální) zvuky deterministic chaos zaujmají 32,4 % vokalizací rypošovitých. Tyto vokalizace vznikají buď mechanicky nebo nedokonalým napětím na hlasivkách. O hlasivkách rypošovitých se toho příliš neví, nebyl na nich proveden detailnější výzkum.

Z hlediska nelinearit má zajímavý průběh zvuk scream rypoše lysého (obr. 7), je rozdělen na dva segmenty – první je čistě tonální a druhý vykazuje nelinearity (Pepper et al. 1991). Podobná struktura byla popsána u mangusty žíhané (*Mungos mungo*) jako individuální podpis ve vokalizaci (Jansen et al. 2012).

5.2.5 Mortonova pravidla u rypošovitých

Mortonova pravidla popisují dva základní mechanismy vyjádření motivace a emocí ve vokalizaci – změny v tonalitě a výšce frekvence (Morton 1977). Netonální (nelineární) vokalizace naznačují stoupající agresivitu, proto v kategoriích contact call, distress call a mating call převládají lineární typy zvuků (limit cycles) a naopak v kategoriích aggressive a alarm calls převládají nelineární (deterministic chaos). Pomocí nelinearity subharmonics a bifurcations se nevyjadřují extrémně ve vokalizaci, a proto jsou rozptýleny mezi různé skupiny zvuků. Přesto se však nelineární struktury ve vokalizaci vyskytují i v kategoriích, u kterých se předpokládá relativně „přátelský“ kontext (tab. II) (Bednářová et al. 2013, Dvořáková et al. 2016, Credner et al. 1997, Knotková et al. 2009, Pepper et al. 1991, Vanden Hole et al. 2013).

Vyjádření emocí a motivace jedinců pomocí výšky zvuku je v podzemním prostředí limitováno akustickými vlastnostmi (Morton 1977, Heth et al. 1986), přesto i v takto malém rozsahu jsou patrné změny ve výšce vokalizace v souvislosti s behaviorálním kontextem (Knotková et al. 2009). Nejlépe je uplatnění Mortonových pravidel popsáno u rypoše stříbřitého, u kterého se agresivita ve vokalizaci projevuje nejen větší mírou netonalit, ale také nižší hlavní frekvencí (1,4 kHz) u zvuků low cluck a hissing a při vyjádření strachu jsou tonální signály spíše s vyšší frekvencí (3,4 kHz), a to u zvuků scream a squeaks (tab. II) (Knotková et al. 2009). U rypoše obřího jsou všechny zvuky laděny na nižší frekvence, což může být spojeno s jeho velikostí. Samci dosahují v průměru 380 g a jsou největšími rypošovitými mezi studovanými druhy. Jediný jejich signál kategorie distress – alert, kterým jedinci odpovídají na agresi, dosahuje v rámci repertoáru nejvyšší frekvenční hodnoty (4,45 kHz). Zajímavá je ale spojitost Mortonových pravidel mezi aggressive calls. Morton říká, že s narůstající agresi mají produkované zvuky spíše nižší frekvence (Morton 1977), ale pro rypoše obřího je tento vztah obrácený. Signály spojené s mírnější agresivitou swing trill a high trill, které jsou dokonce i více tonální, mají frekvenci velmi nízkou (0,8 kHz) oproti vokalizacím, které jsou spojené s větší agresi (2,4 kHz) (tab. II) (Bednářová et al. 2013). Rypoš Darlingův při strachu vokalizuje na frekvencích 4,26 kHz v průměru, přesto signály z kategorie contact calls, které by měli být více neutrální, zaujímají o něco vyšší frekvence (4,71 kHz). Typicky agonistickým projevem je snort, který odpovídá strukturálně motivačním pravidlům jak svojí nelinearitou, tak i nízkou položenou frekvencí (0,48 kHz). Ovšem co se týče ostatních vokalizací v tomto kontextu, neodpovídá ani jeden parametr – zvuky jsou tonální a relativně vysoké (4,57 kHz)

(tab. II) (Dvořáková et al. 2016). Pro rypoše Ansellova, rypoše lysého a *F. micklei* nejsou uvedeny údaje o hlavní intenzitě (Credner et al. 1997, Pepper et al. 1991, Vanden Hole et al. 2013), nelze je tedy náležitě porovnat. Srovnáme-li nejnižší naměřenou frekvenci u vokalizací rypoše lysého, zjistíme že, signály spojené s agonistickým chováním (hiss, grunt, upsweep trill a loud chirp) mají nižší minimální frekvenci (0,67 kHz) než signál spojený s reakcí na bolest scream (2 kHz) a také signály z kategorie contact calls – soft chirp (od 2,5 kHz) a toilet call (od 1,5 kHz) (tab. II.) (Pepper et al. 1991).

Tyto informace poukazují na to, že rypošovitým omezené akustické podmínky neumožňují vyjadřovat motivaci velkými změnami ve výšce vokalizace, proto se vyjadřování motivace omezuje především na tonalitu signálů. Existují i dalších podzemní hlodavci, např. pytlonoš *Geomys breviceps*, kteří svou motivaci projevují spíše změnami v tonalitě než výškou frekvencí (e.g. Devries & Sikes 2012). Možným dopadem by mohla být větší variabilita signálů s četnými bifurkacemi.

Tabulka II: Bohatost vokálního repertoáru rozděleného do jednotlivých kategorií na základě behaviorálního kontextu. Modře zbarvená políčka vyjadřují silně nelineární zvuky, oranžová barva znázorňuje přechodné typy zvuků a nezvýrazněná políčka představují lineární tonální zvuky. Údaje o průměrných hmotnostech jednotlivých druhů jsou přejaté z chovů Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích a průměrný počet jedinců v sociální skupině z následujících zdrojů: ¹Braude 1991, ²Šklíba et al. 2012, ³Šumbera et al. 2012, ⁴Bennett et al. 1994.

	Heterocephalus glaber (rozsah) [kHz]	Fukomys anselli (rozsah) [kHz]	Fukomys micklemi (rozsah) [kHz]	Fukomys mechowii - hlavní frekvence (rozsah) [kHz]	Fukomys darlingi - hlavní frekvence (rozsah) [kHz]	Heliophobius argenteocinereus - hlavní frekvence (rozsah) [kHz]
Contact calls	Soft chirp (2,5 - 4,5) Toilet call (1,5 - 4,0)	Twitter (0,5 - 3) Grunt (1,6 - 12,0)	Calls (2,0 - 4,5) High call (5,0 - 7,0) Squeaks (2,0 - 20,0)	Twitter - 3,65 (3,0 - 9,7) Twitter-like - 1,91 (0,4 - 8,7) Long twitter - 1,57 (0,3 - 12,6) Squeak - 1,28 (0,1 - 11,0) Gabbling - 0,96 (0,3 - 4,3) Grunt - 0,25 (0,3 - 12,1)	Twitter - 3,5 (1,5 - 3,7) Cheep2 - 5,13 (3,5 - 6,4) Cheep1 - 4,20 (1,9 - 4,7)	
Počet	2	2	3	6	3	0
Distress calls	Scream (2,0 - 4,0)	Loud scream (1,3 - 16,0)	Squeal (2,5 - 4,0) Adult chirp (1,5 - 3,0) Chevron (1,0 - 1,5) Whistle (0,5 - 3,0)	Alert - 4,45 (0,3 - 22,0)	Alert - 5,21 (3,7 - 5,5) Squeal - 3,80 (2,0 - 5,3) Harsh call - 3,77 (1,5 - 10,4)	Scream - 4,39 (0,9 - 13,2) Squeaking - 3,69 (1,6 - 5,0)
Počet	1	1	4	1	3	2
Aggressive calls	Hiss (0,4 - 1,3) Grunt (0,2 - 20,0) Upsweep trill (1,0 - 9,0) Low chirp (1,0 - 6,0)	Hiss (3,0 - 14,0) Grunt II (0,5 - 16,0) Whistle (0,4 - 0,6) Trill I (1,4 - 3,2) Trill II (2,0 - 6,0) Grunt I (0,8 - 5,0)	Grunt (0,3 - 20,0)	Hiss - 2,58 (0,9 - 4,4) Snorting - 2,31 (0,3 - 20,5) Scream - 2,23 (0,3 - 14,4) High trill - 0,83 (0,4 - 12,5) Swing trill - 0,51 (0,3 - 0,8)	Snort - 0,48 (0,1 - 6,6) Whistle - 4,58 (3,6 - 4,8) Squeak - 4,57 (3,3 - 5,7)	Hissing - 1,77 (0,2 - 19,8) Low chuck - 0,99 (0,3 - 1,5)
Počet	4	6	1	5	3	2
Mating calls	V-trill (1,5 - 6,0)	Cluck (0,6 - 3,0) Shriek (0,5 - 16,0) Cry (0,3 - 16,0)	Cluck (1,5 - 2,0) Shriek (1,5 - 2,5)	Harsh - 1,48 (0,3 - 9,0) Cluck - 0,43 (0,3 - 1,4) Shriek - 0,68 (0,3 - 8,8)	Cluck - 1,50 (0,7 - 1,9) Shriek - 0,98 (0,5 - 1,4)	High chucks - 1,54 (0,5 - 4,1) Female courtship calls - 1,98 (1,2 - 3,4) Gabbling - 1,85 (0,3 - 6,5)
Počet	1	3	2	3	2	3
Alarm calls	Tap (0,2 - 1,2) Sneeze (5,0 - 16,0) Low-pitched chirp (1,0 - 4,5)			Trill - 0,94 (0,4 - 5,8)		
Počet	3	0	0	1	0	0
Mechanical sounds	Tooth grinding (1,0 - 20,0)	Tooth grinding (1,0 - 20,0)	Tooth grinding	Teeth grinding - 3,95 (0,3 - 21,9) Seismic - 0,5 (0,4 - 1,9)	Teeth grinding - 1,34 (0,4 - 14,0)	Teeth grinding - 2,57 (0,6 - 10,7)
Počet	1	1	1	2	1	1
Celkový počet vokalizací	12	13	11	18	12	8
Reference	Pepper et al. 1991	Credner et al. 1997, Schleich et al. 2007	Vanden Hole et al. 2013, Dvořáková et al. 2016	Bednářová et al. 2013	Dvořáková et al. 2016	Knotková et al. 2009
Prům. hmot. jedinců (samci / samice) g	40/38	93/79	Neznámé	380 / 260	65 / 63	190 / 162
Prům. vel. skupiny	78,3 ± 55,3 ¹	9,2 ± 2,5 ²	Neznámé	9,9 ± 2,5 ³	7,4 ± 1,7 ⁴	Samotář

6 Závěr

U rypošovitých existuje souvislost mezi bohatostí repertoáru a složitostí sociálního uspořádání. Podle předpokladu vychází, že solitérní rypoš stříbřitý má jak nejmenší počet signálů v repertoáru, tak i nejnižší procento přátelské vokalizace. Druhy rodu *Fukomys* s výjimkou rypoše obřího, mají podobný počet jedinců ve skupině (cca 8 členů) a zároveň i podobný počet vokalizací v repertoáru (11, 12 a 13 typů). Liší se však v procentu přátelské vokalizace (38,46 %, 45,45 % a 41,67 %), což poukazuje na různou mírou agresivity v rámci druhu. Rypoš obří s průměrnou velikostí skupiny 10 členů je výjimečný jak celkovým počtem vokalizací (18), tak procentem přátelské vokalizace (55,56 %). Což vynikne ještě více při srovnání s rypošem lysým, který má i přes velmi početné skupiny (78 jedinců) poměrně málo typů vokalizací (12) a dokonce i menší procento přátelských vokalizací (50%). Z toho vyplývá, že rypoš obří má i přes menší počet jedinců v rodině, nejsložitější sociální skupiny. Tento poznatek ovšem nelze potvrdit, protože vokální repertoár rypoše lysého byl sestavován na základě jiné metodiky než u ostatních druhů rypošů. Navíc se v repertoáru rypoše lysého nachází antifonální signál, který je používán hlavně živočichy s vysoce komplexními skupinami, což naznačuje, že jejich sociální systém by mohl být složitější, než se zdá z dosavadních výsledků.

Akustické prostředí je v případě podzemních savců silným faktorem ovlivňujícím sluch a tím i vokalizaci směrem k nízkým frekvencím, které se zde šíří nejlépe. Při srovnání frekvence vokalizace rypošovitých s nadzemními hlodavci se srovnatelnou hmotností, používají rypošovití obecně nižší frekvence. Pokud, ale je srovnáme mezi sebou, uvidíme závislost frekvence vokalizace na velikosti těla, ta je jen celá posunutá do nižších frekvencí. Pokud se zvíře s malým tělem snaží produkovat nízké frekvence, vede to k častějšímu výskytu netonálních signálů (s nelinearitami). Podle Mortonových motivačně-strukturálních pravidel jsou nelineární a nízké zvuky spojené spíše s agresí a tonální vysoké s uklidňujícími a přátelskými vokalizacemi. Uplatnění změny výšky frekvence je v podzemí výrazně limitováno akustickým prostředím, přesto je v omezené míře rypoši používáno. Mnohem důležitější je ovšem změna tonality vokalizace. Rypoši lysí používají netonální signály při konfliktních situacích nebo jako varovné vokalizace. V jeho repertoáru jsme výskyt netonalit (nelinearit) určily na základě popisu zvuků a podle obrazové přílohy. Pro rypoše

lysého nebyly v původní publikaci uvedeny nejintenzivnější frekvence, nedá se proto stanovit, jak moc se u něj strukturálně motivační pravidla projevují změnou ve výšce vokalizace.

Na základě chybějících údajů v původní práci jsme se rozhodly sestavit návrh experimentu, kterým zrevidujeme naměřená data. Z nově získaných výsledků porovnáme vztah sociality a bohatosti vokálních repertoárů a mohli bychom odpovědět na otázky ohledně vlivu velikosti těla na výšku vokalizace v podzemním prostředí, výskytu nelinearit ve vokalizaci u nejmenšího zástupce rypošovitých a zda se uplatňují u rypoše lysého Mortonova pravidla ve výšce frekvence vokalizace.

7 Materiál a metodika

7.1 Studovaný druh – rypoš lysý

Rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*, Rüppell 1842) se vyskytuje na teplých sušších místech v tropických savanách na východě Afriky, převážně v jižní Etiopii, Keni a Somálsku (Honeycutt et al. 1991, Sherman et al. 1991). Rypoši lysí žijí v koloniích, které mohou čítat až 300 členů. V průměru se ale setkáváme s 78 jedinci (Brett 1991). Zvířata v kolonii se dělí do několika kast. V každé kolonii žije jedna dominantní samice – královna (queen), 1 – 3 reprodukční samci (breeding males) a zbytek společenstva tvoří dělníci a dělnice, kteří se nemnoží (workers) (Clarke & Faulkes 1997, 1998, Faulkes et al. 1991, Jarvis 1981). Podle databáze AnAge se rypoši lysí mohou v zajetí dožít více než 30 let (Buffenstein & Jarvis 2002, Dammann & Burda 2007) a jejich průměrná hmotnost se pohybuje kolem 35 g. Ve volné přírodě byli nalezeni reprodukční jedinci ve věku kolem 17 let, ale dělníci se nedožívají více než 4 roky (Buffenstein 2005).

7.2 Pokusná zvířata

Rypoši lysí jsou chováni v laboratořích Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. V chovech je k dispozici 36 zdravých jedinců ve věku od půl roku do 10 let, kteří jsou umístěni ve čtyřech systémech s různým počtem zvířat. Každé z nich je vybaveno veterinárním čipem s jedinečným kódem pro snazší identifikaci. Také je zvířatům jednou týdně kontrolována hmotnost. Původ zvířat je následovný: dva jedinci byli přivezeni ze Zoo Praha v roce 2009, tři jedinci ze Zoo Osnabrück v roce 2010 a osm ze Zoo Drážďany v roce 2016. Zbylých 23 zvířat bylo narozeno v zajetí přímo v chovech Jihočeské univerzity. Chovy se nachází v samostatné místnosti se stálou teplotou 25,66 °C a vlhkostí 28,55 %. V teráriích je podestýlka z hrubých pilin. Potrava je podávána třikrát týdně a její hlavní složkou je čerstvá mrkev, batát, červená řepa, kousek jablka a banánu. Jednou týdně se přidává sušené krmivo pro hlodavce od firmy Agrochovex s. r. o. složené ze sušeného ovoce, semen a zrnin.

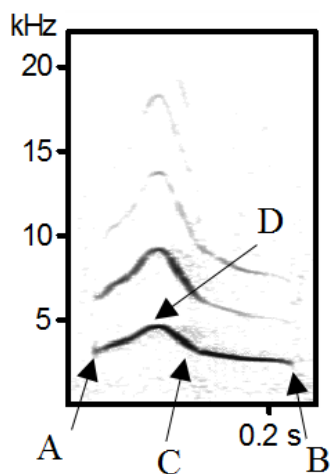
7.3 Nahrávání

Nahrávání probíhá buď v oddělené místnosti, nebo přímo v teráriu. K záznamu se využívá audio rekordér Marantz PMD 661 (sample frequency 44.1 kHz, resolution 16 bit), který ukládá nahrávky ve formátu WAV (Waveform Audio File Format). K zachycení zvuků se používá kardioidní mikrofon Sennheiser ME 64 (frequency range 40 – 20 000 Hz), který účinně potlačuje okolní hluk.

7.4 Měření parametrů zvuku

Zvuky jsou vyhodnoceny pomocí programu Avisoft-SASLab Pro 5.2.10 s frekvencí sampling rate 44,1 kHz. Nastavené parametry spektrogramu v programu jsou: Hamming window, FFT length s hodnotou 512, frame size 100 % a overlap 87,5 %.

Měření probíhá v místě nejsilnější frekvence a v krajních bodech zvuku – na začátku a na konci zvuku. Krajní body jsou určeny tam, kde je intenzita zvuku o 20 dB slabší než v bodě frekvence s nejsilnější intenzitou. V případě zvuků s frekvenční modulací jsou parametry měřeny i ve vrcholech nebo v dolech fundamentální linie není-li to současně místo nejsilnější frekvence. Pro lepší demonstraci modulovaného tonálního zvuku byl přiložen obrázek z vlastního nahrávání (obr. 6).



Obrázek 6: Soft chirp, na kterém jsou znázorněny body měření fundamentální linie. A) začátek, B) konec, C) nejvyšší energie a D) vrchol.

Nejdůležitější měřené parametry jsou shrnuty v tabulce (III). Měřená je celková délka zvuku (duration) v sekundách, hlavní, minimální, maximální a fundamentální (pro tonální zvuky) frekvence v každém měřeném bodě zvuku, dále rozsah minimální a maximální frekvence (bandwidth) a nakonec míra zašumění (entropy) u netonálních zvuků.

Tabulka III: Měřené parametry u tonálních i netonálních zvuků.

Duration (s)	Peak freq (kHz)	Fundamental (kHz)	Min freq (kHz)	Max freq (kHz)	Bandw (kHz)	Entropy (kHz)
-----------------	--------------------	----------------------	-------------------	-------------------	----------------	------------------

7.5 Návrh experimentu

Experimenty budou probíhat buď v samostatné místnosti, aby se omezilo rušení pohybem ostatních zvířat nebo přímo v teráriu se skupinou rypošů. Nahrávací aparatura je buď umístěna na stativu ve vzdálenosti 15 – 20 cm od dna boxu nebo v bezprostřední blízkosti vokalizujícího jedince. Délka nahrávek závisí na ochotě jedinců vokalizovat. Experiment se dá rozdělit do pěti kategorií v závislosti na interagujících jedincích:

1. Interakce dvou známých jedinců

Při této interakci se zvířata vyjmou ze domovského systému a umístí se do plastového boxu v nahrávací místnosti. Pomocí tohoto experimentu by měly být získány zvuky z kontaktní vokalizace soft chirp a agonistické interakce loud chirp.

2. Nahrávání samostatně

Zvíře je vyjmuto ze svého domovského systému a umístěno samostatně do plastového boxu, který je vyplněn molitanem, aby se redukoval šum, způsobený škrábáním noh o dno boxu. Jelikož zvířata samostatně nevokalizují, zasahuje do této interakce nahrávající, a to buď doteky, kterými může zvíře zmást, a to pak vokalizuje soft chirpem nebo omezením v pohybu či jiné pošťuchování pro vokalizaci hiss, grunt, low-pitched chirp, případně i scream.

3. Interakce dvou neznámých jedinců

Tato interakce probíhá ve speciálním systému, který zahrnuje dvě komory propojené tunelem. Uprostřed tunelu se nachází perforovaná přepážka. Zvířata z různých systémů se umístí každý do svého boxu a přepážka slouží k tomu, aby se zvířata nedostala do přímé konfrontace a nedošlo ke zranění, případně zabití některého z interagujících jedinců. Tato metoda by měla přinést zvuky spojené s agonistickým jednáním – hiss, grunt, upsweep trill nebo signály produkované submisivními jedinci.

4. Vytvoření nového páru

Při vytváření nového páru se dvě zvířata z různých rodin budou opakovaně umisťovat do systému z experimentu 3 a po vyloučení agresivního chování se začnou dávat do společného boxu pod dohledem výzkumného pracovníka. Následně budou umístěny do společného systému. Všechny fáze vytváření nového páru se dokumentují na rekordér. Touto interakcí by měly být zaznamenán reprodukční signál V-trill.

5. Nahrávání v systému

Tento typ experimentu je rozdělen na dvě fáze. V jednom případě musí systém zůstat v klidu, bez rušení, aby mohly být nahrány zvuky toilet call a tooth grinding. V druhé části půjde o řízené vyrušování kolonie klepáním na systém ve snaze zachytit varovné signály tap, sneeze a low-pitched chirp. Nahrávací aparatura bude umístěna přímo v chovech nad studovaným teráriem.

8 Plány a budoucí cíle

1. Nahrát a vyhodnotit vokalizaci rypoše lysého.
2. Porovnat zjištěnou velikost repertoáru s již publikovanými daty o rypoši lysém i jiných druhích rypošovitých v souvislosti s průměrnou velikostí skupiny.
3. Získat srovnatelné fyzikální parametry.

9 Reference

- Adams D. B.** 1980: Motivational system of agonistic behavior in muroid rodents – a comparative review and neural model. *Aggressive Behavior*. 6: 295-346.
- Becker M.; Buder E.; Bakeman R.; Price M.; Ward J.** 2003: Infant response to mother call patterns in *Otolemur garnetti*. *Folia Primatol.* 74: 301—311.
- Bednářová R.; Hrouzková-Knotková E.; Burda H.; Sedláček F.; Šumbera R.** 2013: Vocalizations of the giant mole-rat (*Fukomys mechowii*), a subterranean rodent with the richest vocal repertoire. *Bioacoustics*. 22(2): 87-107. ISSN 0952-4622.
- Begall S.; Burda H.; Schleich C. E.** (editors). 2007: *Subterranean Rodents – News from Underground*. Berlin: Springer, 2007. ISBN 9783540692768.
- Bennett N. C.; Jarvis J. U. M.** 1988: The social structure and reproductive biology of colonies of the mole-rat *Cryptomys damarensis* (Rodentia, Bathyergidae). *Journal of Mammalogy* 69: 293-302.
- Bennett N. C.; Jarvis J. U. M.; Aguilar G. H. McDaid E. J.** 1991: Growth rates and development in six species of African mole-rats (Rodentia: Bathyergidae) in South Africa. *Journal of Zoology London* 225: 13-26.
- Bennett N. C.; Jarvis J. U. M.; Cotterill F. P. D.** 1994: The colony structure and reproductive biology of the afro-tropical mashona mole-rat, *Cryptomys darlingi*. *Journal of Zoology*. 234: 477-487.
- Bennett N. C.; Faulkes C. G.; Jarvis J. U. M.** 1999: Socially Induced Infertility, Incest Avoidance and the Monopoly of Reproduction in Cooperatively Breeding African Mole-Rats, Family Bathyergidae. In: *Advances in the Study of Behavior* (Slater J. B. P.; Rosenblatt S. J.; Snowden T. C.; Roper J. T., eds.). San Diego, California: Academic. ISBN 0120045281.
- Bennett N. C.; Faulkes C. G.** (editors). 2000: *African mole-rats: ecology and eusociality*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bennett N. C.; Maree S., Faulkes C. G.** 2006: The Cape blesmole, *Georychus capensis*. *Mammalian Species*. 799: 1-4.

- Bennett N. C.; Gutjahr G. H.; 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 (Begall S.; Burda H.; Schleich C. E., eds). Berlin: Springer.
- Bertelli S.; Tubaro P. L.** 2002: Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*. 77(4): 423-430.
- Bradbury J. W.; Vehrencamp S. L.** (editors). 1998: Principles of animal communication. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. ISBN 0878931007.
- Bradbury J. W.; Vehrencamp S. L.** (editors). 2011: Principles of animal communication. 2nd ed. Sunderland, Massachusetts. Sinauer Associates. ISBN 978-0878930456.
- Braude S.** 1991: The behaviour and demographics of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. PhD. Thesis. University of Michigan, USA.
- Brett A. R.** 1991: The population structure of naked mole-rat colonies. In: The Biology of the Naked Mole-Rat (Sherman P. W.; Jarvis J. U. M.; Alexander R. D., eds). Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Brückman G. P.; Burda H.** 1997: Hearing in blind subterranean Zambian mole-rats (*Cryptomys* sp.): collective behavioural audiogram in a highly social rodent. *Journal of Comparative Physiology A*. 181: 83-88.
- Buffenstein R.; Jarvis J. U.** 2002: The naked mole rat — a new record for the oldest living rodent. *Sci Aging Knowledge Environment*. 21: 7.
- Buffenstein R.** 2005: The naked mole-rat: a new long-living model for human aging research. *J Gerontol* 60: 1369–1377.
- Buffenstein R.** 2008: Negligible senescence in the longest living rodent, the naked mole-rat: insights from a successfully aging species. *Journal of Comparative Physiology. B*. 178:439–445.
- Burda H.; Ballast L.; Bruns V.** 1988: Cochlea in old world mice and rats (*Muridae*). *Journal of Morphology* 198: 269–285.

- Burda H.; Bruns V.; Nevo E.** 1989: Middle ear and cochlear receptors in the subterranean mole-rat, *Spalax ehrenbergi*. *Hearing Research*. 39(3): 225-230. ISSN 03785955.
- Burda H.** 1990: Constraints of pregnancy and evolution of sociality in mole-rats, with special reference to reproductive and social patterns in *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae, Rodentia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 28: 26-39.
- Burda H.; Bruns V.; Müller M.** 1990: Sensory Adaptations in subterranean Mammals. In: *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. (editors: Nevo E.; Reig O. A.). Wiley-Liss, New York. 269–29.
- Burda H.** 1995: Individual recognition and incest avoidance in eusocial common mole-rats rather than reproductive suppression by parents. *Experientia*. 51: 411–413.
- Burda H.; Šumbera R.; Begall S.** 2007: Microclimate in Burrows of Subterranean Rodents – Revisited. *Subterranean Rodents*. Berlin, Heidelberg. Springer Berlin Heidelberg, s. 21. ISBN 978-3-540-69275-1.
- Cap H.; Deleporte P.; Joachim J.; Reby D.** 2008: Male vocal Behaviour and Phylogeny in Deer. *Cladistics* 24(6): 917-931.
- Capranica R. R.; Nevo E.; Moffat M. J. A.** 1974: Vocal Repertoire of a Subterranean Rodent (*Spalax*). *Acoustical Society of America*. 55:481.
- Charlton D. B.; Reby D.** 2016: The evolution of acoustic size exaggeration in terrestrial mammals. *Nature Communications*. 7: 12739.
- Clarke F. M.; Faulkes C. G.** 1997: Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proc. R. Soc. B*. 264: 993—1000.
- Clarke F. M.; Faulkes C. G.** 1998: Hormonal and behavioural correlates of male dominance and reproductive status in captive colonies of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proc. R. Soc. B*. 265: 1391—1399.
- Credner S.; Burda H.; Ludescher F.** 1997: Acoustic communication underground: vocalization characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys* sp., Bathyergidae). *J Comp Physiol A*. 180: 245–255.

- Dammann P.; Burda H.** 2007: Senescence patterns in African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia). In: Begall S, Burda H, Schleich CE (eds) Subterranean rodents: news from underground. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Devries M. S.; Sikes S. R.** 2012: Vocalisations of a north American subterranean rodent *Geomys breviceps*. *Bioacoustics*, 18(1): 1-15.
- Digweed S. M.; Fedigan M. L.; Rendall D.** 2007: Who cares who calls? Selective responses to the lost calls of socially dominant group members in the white-faced capuchin (*Cebus Capucinus*). *American Journal of Primatology*. 69(7): 829-835.
- Dunbar, R. I. M.; Duncan N.; Nettle, D.** 1995: Size and structure of freely forming conversational groups. *Human Nature*. 6: 67–78.
- Du Toit J. T.; Jarvis J. U. M.; Louw G. N.** 1985: Nutrition and burrowing energetics of the Cape mole-rat *Georychus capensis*. *Oecologie*. 66(1): 81-87. ISSN 0029-8549.
- Dvořáková V.** 2013: Individual features in vocalization of the Mashona mole-rat (*Fukomys darlingi*). Mgr. thesis. Department of Zoology, University of South Bohemia, Czech Republic.
- Dvořáková V.; Hrouzková E., Šumbera R.** 2016: Vocal repertoire of the social Mashona mole-rat (*Fukomys darlingi*) and how it compares with other mole-rats. *Bioacoustics*, 25(3): 253-266. ISSN 0952-4622.
- Eisenberg J. F.** 1974: The function and motivational basis of hystricomorph vocalisation. *Symposia of the Zoological Society of London*. 34: 211-247.
- Ey E.; Fisher J.** 2009: The “acoustic adaptation hypothesis” - A review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics*. 19: 24-48.
- Faulkes C. G.; Abbot D. H.; Liddell C. E.; George L. M.; Jarvis J. U. M.** 1991: Hormonal and behavioral aspects of reproductive suppression in female naked mole-rats. In: *The Biology of the Naked Mole-Rat* (Sherman P. W.; Jarvis J. U. M.; Alexander R. D., eds). Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Fielden, L. J.** 1989: Adaptive biology and ecology of the Namib Desert golden mole, *Eremitalpa granti namibensis*. PhD dissertation, University of Natal, Pietermaritzburg, RSA.

- Fitch W. T. S.; Neubauer J.; Herzog H.** 2002: Calls out of chaos: The adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour*, 63(3): 407-418.
- Fletcher N. H.** 1992: *Acoustic systems in biology*. New York: Oxford University Press. ISBN 0195069404.
- Francescoli G.** 1999: A preliminary report on the acoustic communication in Uruguayan *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae): Basis sound types. *Bioacoustics*. 10: 203-218.
- Freeberg T. M.; Dunbar R. I.; Ord T. J.** 2012: Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 367, 1785.
- García-Navas V.; Blumstein T. D.** 2016: The effect of body size and habitat on the evolution of alarm vocalizations in rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*. 118(4): 745-751.
- Genoways H. H.; Reichman O. J.; Smith S. C.** 1990: Burrows and burrowing behavior by mammals. In *Current mammalogy* (ed. Genoways HH). 197–244. New York, NY: Plenum Press.
- Gillooly J. F.; Ophir A. G.** 2010: The energetic basis of acoustic communication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 277(1686): 1325-1331.
- Goodenough J.; McGuire B.; Jakob M. E.** 2010: *Perspectives on animal behavior*. 3rd ed. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons. ISBN 9780470045176.
- Heffner R. S.; Heffner E. H.** 1992: Hearing and sound localization in blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Hearing Research*. 62: 206-216.
- Heffner R. S.; Heffner E. H.** 1993: Degenerate hearing and sound localization in naked mole rats (*Heterocephalus glaber*), with an overview of central auditory structures. *The Journal of Comparative Neurology*. 331(3): 418-433. ISSN 0021-9967.
- Heth G.; Frankenberg E.; Nevo E.** 1986: Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*). *Experientia* 42: 1287-1289.
- Heth G.; Tondrak J.; Burda H.** 2002: Individual Odor Similarities Within Colonies and Across Species of *Cryptomys* Mole Rats. *Journal of Mammalogy*. 83: 569-575.

- Herbst M.; Jarvis J. U. M.; Bennett N. C.** 2004: A field assesment of reproductive seasonality in the threatened wild Namaqua dune mole-rat (*Bathyergus janetta*). Journal of Zoology 263: 259-268.
- Hill S. M. P.** 2001: Vibration and Animal Communication: A Review. American Zoology. 41: 1135-1142.
- Hollien H.** 2014: Vocal fold dynamics for frequency change. Journal of Voice 28: 395-405.
- Honeycutt L. R.; Allard W. M.; Edwards V. S.; Schlitter A. D.** 1991: Systematics and evolution of the family Bathyergidae. In: The Biology of the Naked Mole-Rat (Sherman P. W.; Jarvis J. U. M.; Alexander R. D., eds). Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Jansen A. D.; Cant A. M.; Manser B. M.** 2012: Segmental concatenation of individual signatures and context cues in banded mongoose (*Mungos mungo*) close calls. BMC Biology. 10: 97.
- Jarvis J. U. M.** 1981: Eusociality in mammal – cooperative breeding in naked mole-rat colonies. Science 212: 571-573.
- Jarvis J. U. M.; Bennett N. C.** 1991: Ecology and behavior of the family bathyergidae. In: The Biology of the Naked Mole-Rat (Sherman P. W.; Jarvis J. U. M.; Alexander R. D., eds). Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Jarvis J. U. M.; Bennett N. C.** 1993: Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. Behav Ecol Sociobiol 33: 353–360.
- Judd T. M.; Sherman P. W.** 1996: Naked mole-rats recruit colony mates to food sources. Anim. Behav. 52: 957—969.
- Jürgens U.** 1979: Vocalization as an emotional indicator a neuroethological study in the squirrel monkey. Behaviour. 69: 88-117.
- Keesom M. S.; Rendon M. N.; Demas E. G.** 2015: Vocal behaviour during aggressive encounters between Siberian hamster, *Phodopus sungorus*. Animal Behaviour. 102: 85-83.

- Kimchi T.; Reshef M.; Terkel J.** 2005: Evidence for the use of reflected self-generated seismic waves for spatial orientation in a blind subterranean mammal. *Journal of Experimental Biology*. 208: 647-659.
- Knotková E.** 2005: Audiogram of the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). Mgr. thesis. Department of Zoology, University of South Bohemia, Czech Republic.
- Knotková E.; Veitl S.; Šumbera R.; Sedláček F.; Burda H.** 2009: Vocalization of the silvery mole-rat, comparison of vocal repertoire in subterranean rodents with different social systems. *Bioacoustics*, 18(3): 241-257. ISSN 0952-4622.
- Lacey E. A.; Patton J. L.; Cameron G. N.** 2000: *Life underground: the biology of subterranean rodents*. Chicago: University of Chicago Press. 457 p.
- Lange S.; Burda H.; Wegner R. E.; Danmann P.; Begall S.; Kawalika M.** 2007: Living in a “stetoscope“: burrow-acoustics promote auditory specializations in subterranean rodents. *Naturwissenschaften*. 94(2): 134-138.
- Leighty K. A.; Soltis J.; Leong K.; Savage A.** 2008: Antiphonal exchanges in African elephants (*Loxodonta africana*): collective response to a shared stimulus, social facilitation, or true communicative event? *Behaviour*. 145(3): 297-312.
- Le Roux A.; Cherry M. I.; Manser M. B.** 2009: The vocal repertoire in a solitary foraging carnivore, *Cynictis penicillata*, may reflect facultative sociality. *Naturwissenschaften* 96: 575-584.
- Lovegrove B. G.** 1989: The cost of burrowing by the social mole-rats (Bathyergidae) *Cryptomys damarensis* and *Heterocephalus glaber*; the role of soil moisture. *Physiological Zoology* 62: 449–469.
- Manning A.; Dawkins S. M.** 1998: *An Introduction to Animal Behaviour*. 5th ed. New York, Cambridge University Press. ISBN 0521570247.
- Mason M. J.; Narins M. P.** 2002: Seismic Sensitivity in the Desert Golden Mole (*Eremitalpa granti*): A Review. *Journal of Comparative Psychology*. 116(2): 158-163.
- Mason M. J.** 2013: Of mice, moles and guinea pigs: Functional morphology of the middle ear in living mammals. *Hearing Research*. 301. ISSN 03785955.

- McComb K.; Semple S.** 2005: Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters*. 1(4): 381-385.
- Micancin J. P.; Wiley R. H.** 2014: Allometric Convergence, Acoustic Character Displacement, and Species Recognition in the Syntopic Cricket Frogs *Acris crepitans* and *A. gryllus*. *Evolutionary Biology*. 41(3): 425-438.
- Miller C. T.; Miller J.; Gil-da-costa R.; Hauser M. D.** 2001: Selective phonotaxis by cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Behaviour* 138: 811—826.
- Müller M.; Laube B.; Burda H.; Bruns V.** 1992: Structure and function of the cochlea in the African mole rat (*Cryptomys hottentotus*): evidence for a low frequency acoustic fovea. *J Comp Phys A* 171: 469–476.
- Müller M.; Burda H.** 1989: Restricted hearing range in a subterranean rodent, *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Naturwissenschaften*. 76: 134-135.
- Morton E. S.** 1977: Occurrence and significance of motivation structural rules in some bird and mammals sounds. *American Naturalist*. 111(981): 855-869.
- Mumm C. A. S.; Knörnschild M.** 2014: The Vocal Repertoire of Adult and Neonate Giant Otters (*Pteronura brasiliensis*). *PLoS ONE* 9(11): e112562.
- Narins M. P.; Lewis R. E.; Jarvis J. U. M. J.; O'Rian J.** 1997. The Use of Seismic Signals by Fossorial Southern African Mammals: A Neuroethological Gold Mine. *Brain Research Bulletin*. 44(5): 641–646.
- Nevo E.; Heth G.; Pratt H.** 1991: Seismic communication in a blind subterranean mammal: A major somatosensory mechanism in adaptive evolution underground. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 88: 1256–1260.
- Nevo E.** 1999: *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals. Regression, Progression, and Global Convergence.* Oxford University Press, Oxford.
- O'Riain M. J.; Faulkes C. G.** 2008: African mole rats: eusociality, relatedness and ecological constraints". In Korb, Judith; Heinze, Jörgen. *Ecology of Social Evolution.* Springer. 207–223. doi:10.1007/978-3-540-75957-7_10. ISBN 978-3-540-75956-0.

- Patzenhauerová H.; Šklíba J.; Bryja J.; Šumbera R.** 2013: Parentage analysis of Ansell's mole-rat family groups indicates a high reproductive skew despite relatively relaxed ecological constraints on dispersal. *Molecular Ecology*. 22(19): 4988-5000.
- Park J. T.; Lu Y.; Jüttner R.; Smith S. J. E.; Hu J.; Brand A.; Wetzel C.; Milenkovic N.; Erdmann B.; Heppenstall A. P.; Laurito E. C.; Wilson P. S.; R Lewin R. G.** 2008: Selective Inflammatory Pain Insensitivity in the African Naked Mole-Rat (*Heterocephalus glaber*). *PLoS Biology*. 6: 156-170.
- Poduschka W.** 1978: Abwehrreaktion der Mullratte, *Cryptomys hottentotus*. *Säugetierk Mitt*. 26: 260-268.
- Pepper J. W.; Braude S. H.; Lacey E. A.; Sherman P. W.** 1991: Vocalizations of the naked mole-rat. In: *The Biology of the Naked Mole-Rat* (Sherman, P. W., Jarvis, J. U. M. & Alexander, R. D., eds). Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Quilliam T. A.** 1966: The mole's sensory apparatus. *Journal of Zoology*. 149(1): 76-88.
- Randall A. J.** 1997: Species-specific footdrumming in kangaroo rats: *Dipodomys ingens*, *D. deserti*, *D. spectabilis*. *Animal Behaviour*. 54: 1167-1175.
- Reichman O. J.; Smith S. C.** 1990: Burrows and burrowing behavior by mammals. *Current Mammalogy*. 2: 197-244.
- Robbins L. R.; McCreery E. K.** 2003: African Wild Dog Pup Vocalizations with Special Reference to Morton's Model. *Behaviour*. 140(3): 333-351.
- Rossing D. T.; Wheeler P.; Moore F. R.** 2002: *The science of sound*. 3rd ed. San Francisco: Addison Wesley. ISBN 978-0805385656.
- Schassburger R. M.** 1993: Vocal Communication in the Timber Wolf, *Canis lupus*, Linnaeus. Structure, Motivation, and Ontogeny. *Advances in Ethology* 30. Paul Parey, Berlin and Hamburg.
- Schleidt W. M.** 1973: Tonic communication: continual effects of discrete signs in animal communication systems. *Journal of Theoretical Biology*. 42: 359-386.

Schleich E. C.; Busch C. 2002: Acoustic signals of a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): physical characteristics and behavioural correlates. *Journal Ethology*. 20: 123-131.

Schleich E. C.; Veitl S.; Knotková E.; Begall S. 2007: Acoustic communication in subterranean rodents, In: *Subterranean Rodent: News from Underground* (Begall S.; Burda H.; Schleich C. E.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 113-127.

Sherman P. W.; Jarvis J.; Alexander R. 1991: *The Biology of the Naked Mole-rat*. Princeton, N. J.: Princeton University Press. ISBN 0691024480.

Silbernagl S.; Despopoulos A. 1993: *Atlas fyziologie člověka*. Praha, Grada avicenum. ISBN 80-85623-79-X.

Sinyor A.; Laszlo A. C. 1973: Acoustic behavior of the outer ear of the guinea pig and the influence of the middle ear. *The Journal of Acoustical Society of America*. 54(4): 916-921.

Sutton G.; Whitney H.; Clarke D.; Robert D. 2016: Bumble Bees (*Bombus terrestris*) use mechanosensory hairs to detect electric fields. *BIO Web of Conferences*. ISSN 2117-4458.

Syrový V. 2008: *Hudební akustika*. V Praze: Akademie múzických umění. Akustická knihovna Zvukového studia Hudební fakulty AMU. ISBN 978-80-7331-127-8.

Šklíba J.; Mazoch V.; Patzenhauerová H.; Hrouzková E.; Lövy M.; Kott O.; Šumbera R. 2012: A maze-lover's dream: Burrow architecture, natural history and habitat characteristics of Ansell's mole-rat (*Fukomys anseli*). *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde*. 77(6): 420-427.

Šumbera R.; Burda H.; Chitaukali W. N. 2003: Reproductive biology of a solitary subterranean bathyergid rodent, the silky mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *Journal of Mammalogy* 84: 278-287.

Šumbera R.; Mazoch V.; Patzenhauerová H.; Lövy M.; Šklíba J.; Bryja J.; Burda H. 2012: 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.

Toor I.; Clement D.; Cerlson N. E.; Holmes M. M. 2015: Olfaction and social cognition in eusocial naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *Animal Behaviour*. 107:175-181.

Tsuprun V.; Santi P. 2001: Proteoglycan arrays in the cochlear basement membrane. *Hearing Research*. 157: 65-76.

Vanden Hole C.; Van Daele P. A. A. G.; Desmet N.; Devos P.; Adriaens D. 2013: Does sociality imply a complex vocal communication system? A case study for *Fukomys micklei* (Bathyergidae, Rodentia). *Bioacoustics*. 23(2): 143-160.

Wilson E. O. 1971: *The Insect Societies*. Cambridge, Mass. Belknap Press of Harvard University Press. ISBN 9780674454903.

Wilson E. O. 1998: *Sociobiology. The Abridged Edition*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London, England. ISBN 0-674-81623-4.

Yoshida S.; Okanoya K. 2005: Evolution of turn-taking: a bio-cognitive perspective. *Cogn. Stud.* 12: 153—165.

Yosida S.; Kobayasi K. I.; Ikebuchi M.; Ozaki R.; Okanoya K. 2007: Antiphonal Vocalization of a Subterranean Rodent, the Naked Mole-Rat (*Heterocephalus glaber*). *Ethology*. 113(7): 703-710.

Yosida S.; Okanoya K. 2009: Naked Mole-Rat is Sensitive to Social Hierarchy Encoded in Antiphonal Vocalization. *Ethology*. 115: 823-831.

Zelová J.; Šumbera R.; Okrouhlík J. 2010: Cost of digging is not determined by different soil quality in two subterranean rodents. *Physiology and Behavior* 99: 54-58.

10 Textová příloha

10.1 Vokalizace

10.1.1 Rypoš lysý

Autoři publikace *The Biology of the Naked Mole-rat* se rozhodli touto tematikou zabývat podrobněji a ucelily nashromážděné informace na základě dvou nezávislých měření na Univerzitě v Michiganu a Cornellově Univerzitě. Údaje rozdělili do kategorií na základě behaviorálního kontextu (Pepper et al. 1991). Rypoši lysí ve vokalizaci nepoužívají ultrazvukové signály (Heffner & Heffner 1993, Pepper et al. 1991).

Contact calls

Nejčastěji slyšitelným zvukem je **soft chirp**. Tiché švitoření nebo štěbetání připomínající pískání kuřátek trvá jen asi 130 ms. Jeho horní hranice dosahuje 4 – 4,5 kHz a dolní 4,5 – 2,5 kHz. Byl slyšen i při vzrušení a sexuální aktivitě a zásahu člověka do kolonie (Pepper et al. 1991). Jedná se o antifonální signál (Yosida et al. 2007) s rozsahem frekvence (4 – 6 kHz), kterou jedinci nejlépe slyší (Heffner & Heffner 1993). **Toilet call** je specifický zvuk, který vydávají močící sexuálně aktivní rypoši. Není však podmínkou, že při každém močení takto vokalizují, někdy jsou potichu, jindy lze slyšet soft chirp. Délka zvuku dosahuje 200 ms v rozmezí 1,5 – 4 kHz. V některých případech bylo zaznamenáno, že toilet call přešel do podoby soft nebo loup chirpu (Pepper et al. 1991).

Mating calls

Do této kategorie spadá jediný nahraný zvuk **V-trill**. Trvá 50 ms, začíná na 2,5 – 6 kHz a posléze klesá na 1,5 – 3,5 kHz. Je tvořen rychlou sérií po sobě jdoucích zvuků – obvykle čtyřmi a celá série trvá asi 5 s. Primárně tento zvuk vydává množící se samice (Pepper et al. 1991).

Disturbance or alarm calls

Atonální zvuk **tap** začíná kolem 4 kHz a pokračuje asi 100 ms až na 0,2 – 1.2 kHz. Jedná se o zvuk, který je vydáván po sériích 2 – 4 zvuky za sekundu. Přestože je běžný, dá se snadno přeslechnout. Zaznamenán byl při vyrušení např.: odkrytí tunelu, bouchnutí dveří atd. Jedinci obvykle začali 5 – 10 s po vyrušení a poté vokalizovali několik minut. Podobný tapu je **sneeze**, který má energii ve vyšších frekvencích a to 5 – 16 kHz a vyskytuje se jednotlivě. Slyšitelný je za stejných podmínek jako tap, ale oproti němu měl obvykle méně prudký začátek. **Low-pitched chirp** je podobný soft chirpu, ale nachází se na nižší frekvenci (1 – 3 kHz vs. 2,5 – 4,5 kHz) Tímto zvukem reagují rypoši na hlasitý hluk nebo silné vibrace tunelového systému. Pářící se jedinci jej vydávají při sexuální aktivitě. Každý **scream** se skládá ze dvou segmentů. První část začíná na 2 kHz, vystoupá na 4 kHz a zase se vrátí na 2 kHz. Tato část trvá asi 130 ms. Druhá část začíná na 1 až 1,5 kHz a trvá zhruba 510 ms. Tento segment obsahuje 4 – 7 harmonických frekvencí. Vokalizace je slyšet od zraněného zvířete (Pepper et al. 1991).

Agonistic vocalization

Velmi častým atonálním zvukem je **hiss**. Jde o rychlé vdechování a vydechování vzduchu. Vydechování je hlasitější část hissu a trvá cca 150 ms, přičemž nejvíc energie má mezi 400 – 1,300 Hz. Rypoši hiss vydávají v sériích 3 – 7 zvuků, rychlostí 3 hissy za sekundu. Existují dva různé kontexty, při nichž se podařilo zvuk nahrát. První se ozýval během šťouchnutí do královny členem kolonie a ta na tento podnět reaguje tichým hissem. Druhý kontext byl pozorován při obraně kolonie. **Grunt** je krátký ostrý hrdelní zvuk nacházející se v rozmezí 0,2 – 20 kHz a dlouhý 40 – 100 ms. Je agresivnější než hiss a varuje vetřelce před kousnutím. Pro svou vysokou hlasitost a rychlou sérii zvuků je **upsweep trill** nápadná vokalizace. Fundamentální frekvence na každém jednotlivém zvuku se vyskytuje v rozmezí 1 – 9 kHz. Jedna perioda trvá asi 80 ms s rychlostí 7 zvuků za sekundu. Celá série pak dosahuje cca 3 s (někdy až 6 s). Zvuk byl zaregistrován opět ve dvou kontextech. Buď při prudce agresivním setkání, kdy jedinci chrání kolonii před jinou kolonií. Z 89 % vokalizovali nepářící se jedinci, kteří aktivně bránili kolonii a útočili na členy cizích kolonií. Nebo po útoku královnou na jiné nerozmnožující se členy kolonie. Ona sama opakovaně napadá stejného jedince po několik dní, odpovědí je nejčastěji soft chirp. Kaufmann (1986) dokonce zaznamenal upsweep trill, když členové kolonie zavrhli jednoho ze svých příslušníků a následně jej zabili. **Loud chirp** se podobá soft chirpu, ale je drsnější a hlasitější, leží v širší

frekvenční škále – 1 – 6 kHz a trvá přibližně 320 ms. Loud chirp obsahuje 4 – 12 harmonických frekvencí a někdy zahrnuje atonální části (buď se jedná o krátký grunt na počátku, nebo hluk na klesající části). Loud chirpy vyvolávaly lehké konflikty mezi členy kolonie jako je soupeření o jídlo nebo o místo hrabání. Rypoši ale také používali loud chirpy, když byli zablokováni v tunelu, přimáčknuti nebo kousnuti jiným členem kolonie. Nikdy nebyl zaznamenán během útoku, kdy došlo ke zranění ani při střetu s nepřátelskou kolonií (Pepper et al. 1991).

Mechanical sounds

Třením horních a dolních hlodáků o sebe vzniká zvuk zvaný **tooth grinding**. Ten byl nejčastěji zaznamenán u zvířat ležících v hnízdě, někdy ale také během souboje dvou jedinců. Existují dva typy broušení řezáků, krátké (20 ms) a dlouhé (300 ms). Krátké tahy se opakují v intervalu 5 zvuků za sekundu a dlouhé se opakují dvakrát za sekundu obvykle po dobu několika minut. Největší energie obou typů tahů se koncentruje mezi 1 – 20 kHz (Pepper et al. 1991).

10.1.2 Rypoš Ansellův

Credner et al. (1997) vypracovali vokální repertoár pro sociálního rypoše Ansellova. Z kategorií nebyl zaznamenán žádný z poplašných zvuků alarm calls.

Contact calls

Grunt je jedním ze zvuků, které vydávají zvířata při shledání dvou jedinců ze stejné kolonie. Byl zaznamenán u samice z množícího se páru, při tom, když jí samec očichával anogenitální oblast. Frekvence zvuku se pohybuje mezi 1,6 – 12 kHz s dominantní frekvencí kolem 5 kHz. Při setkání dospělého jedince z neznámým juvenilem vydává dospělé zvíře **twitter**. Rypoši Ansellovy nenapadají opuštěné juvenilní jedince, nýbrž si je osvojí (Burda 1990). Rozsah frekvencí je 0,5 – 3 kHz bez žádného patrného vrcholu. Zvuky jsou vydávány v sériích (Credner et al. 1997).

Mating calls

Samice vokalizovaly aktivněji při interakcích, které jsou spojovány s námluvami. Zvuky se liší nejen strukturálně, ale také podle toho, ve které fázi námluv byly produkovány. **Cluck** byl obvykle slyšet u samců v počáteční fázi námluv, nejčastěji vydáván v sérii po dvou až třech. Frekvence zvuku sahá od 0,6 – 3 kHz s vrcholem mezi 1,6 – 2,5 kHz. Pro samice je typičtější **shriek** v pokročilejší fázi námluv. Dosahuje frekvence od 0,5 až k 16 kHz s maximy při 0,5 – 0,8 kHz, 1,6 – 2,5 kHz a 4 – 9 kHz. Nejvyšší intenzita je soustředěna do prostředního maxima. Vyvrcholení páření doprovázel **cry** s opravdu širokou škálou frekvencí (0,3 – 16 kHz). Zřejmě byl produkován samicí (Credner et al. 1997).

Aggressive calls

Útočící dominantnější jedinci produkují **whiste**. Obsahuje omezené frekvenční pásmo při 0,5 nebo 0,6 kHz. Je vydáván v kombinaci se zvukem zvaným **trill I**, jehož frekvence zabírá rozsah 1,6 – 2,5 kHz. **Trill II** se od trillu I liší modulací. Trill I má tvar písmene „V“, zatímco trill II má po celou dobu trvání zvuku stejnou frekvenci v rozmezí 2 – 6 kHz (fundamentální 2 – 3 kHz). Zvuk produkováný silným výdechem vzduchu je **hiss**. Jeho největší energie je soustředěna mezi 8 a 14 kHz. Dalšími podobně nazvanými zvuky jsou **grunt I** (0,8 – 5 kHz) a **grunt II** (0,5 – 16 kHz). Grunt I je oproti gruntu II podstatně delší (Credner et al. 1997).

Distress calls

Podřízená nebo napadená zvířata produkují **loud call**. Jedná se o nejběžněji užívanou vokalizaci dospělých rypošů. Tato vokalizace by mohla označena i jako sténání. Zvíře, které bylo napadeno v cizí kleci, a pak se vrátilo do své domovské klece, sténalo jako by hledalo sociální podporu. Široký rozsah frekvencí zabírá 1,25 – 16 kHz. **Scream** je jasná reakce na bolest nebo strach. Jeho frekvence je stejná jako u loud callu a na spektrogramu si jsou oba zvuky výrazně podobné (Credner et al. 1997), proto jsou tyto dva typy zvuků považovány za jeden zvuk **loud scream** (Schleich et al. 2007).

Mechanical sound

Nepravým typem vokalizace je **tooth grinding**, který je produkován třením a broušením řezáků. Jedná se o frekventovaný primární komunikační signál vydávaný odpočívajícími nebo spícími jedinci. Rozsah frekvencí je 1 – 20 kHz (Credner et al. 1997).

10.1.3 Rypoš *Fukomys micklei*

Vanden Hole et al. (2013) původně popsali 15 druhů vokalizace, z nichž jeden zvuk je mechanický. Kromě rozčlenění na pět hlavních behaviorálních kategorií přidali ještě jednu skupinu s názvem submissive calls. Varovné signály (alarm calls) naopak nebyly zaznamenány žádné (Vanden Hole et al. 2013). Pro zachování dosavadní struktury dělení do pěti hlavních skupin a na základě výrazné podobnosti byly kategorie distress a submissive calls sloučeny do jedné skupiny s názvem distress calls. Na základě podobnosti fyzikálních vlastností jistých zvuků byly i konkrétní zvuky sloučeny, například zvuky rozdělené na základě hlasitosti nebo zvuky z různých behaviorálních kontextů od zvířat různého pohlaví (Dvořáková et al. 2016).

Contact calls

Zvuky **calls** byly původně rozděleny na dva různé typy podle hlasitosti (soft call a loud call) a oba byly zařazeny do dvou kategorií contact a distress calls. Zvířata je produkují při kontaktu s členy vlastní kolonie, například při očichávání nebo vzájemné péči o srst, ale také při interakci s neznámými zvířaty jako součást submisivního chování nebo při vyrušení z odpočinku. Délka zvuku je asi 40 – 100 ms a rozsah frekvencí ve vrcholu 2 – 4,5 kHz. Tišší zvuky mají pouze jednu nebo dvě harmonické frekvence a počet harmonických řad u hlasitějších calls se pohybuje od tří do osmi. Dalším typem kontaktní vokalizace je **high call**, přestože čtvrtina všech high calls byla produkována během kontaktu s neznámým jedincem nebo při vyrušení z odpočinku. Je velmi podobný vokalizaci soft call, jen má oproti ní vyšší základní frekvenci, a to v rozsahu 5 – 7 kHz. **Squeaks** jsou zvuky zaznamenané při interakcích jak se známými, tak i s neznámými zvířaty nebo při obraně jídla a při vyrušení. Tento typ zvuků byl také v původní práci rozdělen podle hlasitosti na dva typy (soft squeaks a loud squeaks). Jedná se o netonální širokopásmový zvuk o frekvenci v rozsahu 2 – 20 kHz a dobou

trvání 40 – 90 ms. Jeho hlasitější verze je používána v kombinaci s hlasitějším callem a je doprovázena poskakováním individua (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013).

Aggressive calls

Zde je zařazen pouze jeden snadno rozpoznatelný zvuk **grunt**. Často je doprovázen agonistickým chováním, jako zastrašování jiného individua otevíráním úst a ceněním zubů. Jedinci takto vokalizují před i během útoku. Je vydáván samostatně nebo ve většině případů v sériích od 2 – 23 jednotlivých zvuků. Jde o široko frekvenční zvuk v rozsahu 0,3 – 20 kHz a maximální intenzitou kolem 0,3 – 0,4 kHz a 0,7 – 0,8 kHz. Délka zvuku je v průměru 100 ms (Vanden Hole et al. 2013).

Distress calls

Pišťivý **chevron** byl zaznamenán při vyrušení zvířete. Obsahuje pět až sedm harmonických frekvencí a jeho fundamentální frekvence je v rozmezí 1 – 1,5 kHz a délka 40 – 80 ms. Dalším zvukem této kategorie je **squeal**. Většinu těchto zvuků zaznamenali při setkání a očichávání dvou navzájem neznámých zvířat. Zvuk je charakteristický svou modulací, má hned několik vrcholů v rozsahu 2,5 – 4 kHz, tři až pět harmonických frekvencí a délka zvuku je velmi variabilní (75 – 550 ms). Poměrně vzácným zvukem je **adult chirp** popisován jako loud call nebo squeal, který pozvolna slábne směrem ke svému konci. Byl zachycen během konfliktů o potravu nebo při interakci neznámých individuí. Vrchol fundamentální frekvence dosahuje 1,5 – 3 kHz a délka zvuku se pohybuje mezi 100 – 500 ms. Setkání dvou samečů v rámci kolonie vedlo submisivnějšího samce k produkci zvuku **whistle**. Délka trvání je mezi 200 – 400 ms a nejvyšší intenzita se pohybovala mezi 0,5 – 3 kHz (Vanden Hole et al. 2013).

Mating calls

Cluck byl zaznamenán samicemi (původně female cluck) pouze při rituálech před spářením, například očichávání anogenitální oblasti a pronásledování partnera. Vydávají je samice v sériích 4 – 29 zvuků. Samci v submisivním postavení produkují cluck (původně male cluck) během souboje nebo po útoku dominantnějším jedincem často v kombinaci se samčími shrieks nebo soft calls. Jsou vydávány v sériích od 2 – 14 zvuků. Vrchol základní frekvence je kolem 1,5 – 2 kHz a délka zvuku 20 – 60 ms. V kombinaci se samičími clucks je vydáván druhý samičí typ namlouvacího signálu **shriek** (původně female shriek). Samci tento typ zvuky používají v případě, ocitnou-li se v podřízené pozici (původně male shriek). Délka

zvuku sahá od 40 – 700 ms a jsou produkovány v sériích 2 – 20 zvuků. Vrchol fundamentální frekvence je mezi 1,5 – 2,5 kHz (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013).

Mechanical call

Tooth grinding je mechanický zvuk produkováný při relaxaci v hnízdě. Dělí se na dva podtypy, krátké trvaly 20 ms v intervalu až šestkrát za sekundu a dlouhé kolem 100 ms s intervalem dva až třikrát za sekundu (Vanden Hole et al. 2013).

Jak již bylo zmíněno, původní práce byla upraven a celkový počet vokalizací se tím změnil z 15 na 11 zvuků (včetně mechanical sound) (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013). Změny jsou znázorněny v tabulce IV.

Tabulka IV.: Uspořádání a úprava výsledků původní práce do struktury, která umožňuje srovnání s ostatními zástupci rypošovitých.

Fukomys micklemi	Původní verze	Sloučení a přesun	Upravená verze
Contact calls	Soft call High call Soft squeaks Loud call	Soft call + Loud call → → Soft squeaks + Loud squeaks →	Calls High call Squeaks
Distress calls	Chevron Squeal Adult chirp Loud call Loud squeak High call	→ → →	Chevron Squeal Adult chirp Whistle
Agressive calls	Grunt	→	Grunt
Mating calls	Female cluck Female shriek	Female cluck + male cluck → Female shriek + male shriek →	Cluck Shriek
Submisive calls	Soft call Male cluck Male shriek Whistle		
Mechanical sound	Tooth grinding	→	Tooth grinding
Počet zvuků	15		11
Reference	Vanden Hole et al. 2013		Dvořáková et al. 2016

Sloučení se týká zvuků, které se liší pouze hlasitostí, ale jejich fyzikální vlastnosti jsou stejné. Zvuky soft call a loud call jsou nyní pojmenovány souhrnně calls a zvuky soft squeak a loud squeak jako squeaks. Slučují se také vokalizace produkované v různých kontextech od zvířat opačného pohlaví, tj. samičí mating calls a samčí distress calls. Jedná se o zvuky female cluck a male cluck, které jsou pojmenovány cluck a female shriek a male shriek jako shriek. Tyto zvuky (cluck a shriek) jsou umístěny do kategorie mating calls (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013). Samci v submisivním postavení vokalizují stejně jako samice při páření ve snaze uklidnit dominantnějšího jedince (Bradbury & Vehrencamp 1998). Kromě toho byly v původní práci některé vokalizace řazeny do více kategorií, ale pro snazší srovnávání s ostatními rypoši byla každému zvuku přiřazena jen jedna kategorie. Zvuky sloučené do skupiny calls byly umístěny v kategorii contact calls, ale oba se navíc vyskytovaly i v další kategorii. Soft call byl navíc umístěn mezi submissive calls a loud call do distress calls. Při sloučení jim byla přidělena kategorie contact calls. Zvuk high call byl původně také umístěn v kategoriích contact a distress calls, ale ve většině případů byl zaznamenán v kontextu odpovídajícímu contact call, proto byla tato kategorie upřednostněna (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013).

Navíc byla přidána kategorie submissive calls (Vanden Hole et al. 2013), která byla na základě výrazné podobnosti spojena se skupinou distress calls. Toto sloučení se týká především zvuku whistle, který byl přesunut do distress calls (Dvořáková et al. 2016).

10.1.4 Rypoš obří

Vokalizace sociálního rypoše obřího se dělí do pěti skupin na základě behaviorálního kontextu (Bednářová et al. 2013).

Contact calls

Mezi tonální pískavé zvuky s více než jednou harmonickou frekvencí patří **twitter**. Obvykle je vydáván v sériích. Frekvence se pohybuje od 0,51 – 9,73 kHz s nejvyšší intenzitou kolem 3,65 kHz a doba trvání slabiky je v průměru $0,06 \pm 0,02$ s. Velmi podobným zvukem je **twitter-like**, který má na rozdíl od twitteru pouze jednu harmonickou frekvenci. Rozsah frekvence je 0,38 – 8,69 kHz a nejvyšší frekvence dosahuje kolem 1,91 kHz v průměru. Zvuk je dlouhý $0,14 \pm 0,06$ s. Další zvuk řazený mezi pískavé zvuky je **long twitter**. Obsahuje pouze

jednu harmonickou linii s frekvencí v rozmezí 0,3 – 12,61 kHz, nejvyšší intenzity však dosahuje kolem 1,57 kHz. Délka zvuku je $0,2 \pm 0,12$ s. Harmonický **gabbling** je uklidňující zvuk, který se střídá s twitterem během vítacího rituálu. Frekvence odpovídá hodnotám 0,3 – 4,34 kHz s průměrnou intenzitou kolem 0,96 kHz a dobou trvání $0,16 \pm 0,06$ s. Zvuk následující gabbling je **squeak**. Oproti gabblingu je méně modulovaný. Rozmezí frekvence je 0,12 – 10,98 kHz a délka zvuku $0,2 \pm 0,08$ s. Nejintenzivnějším zvukem mezi kontaktními zvuky je **grunt**. Po vydání tohoto zvuku se komunikace vrací zpět ke squeakům a gabblingům. Rozmezí frekvence je 0,25 – 12,1 kHz. Zvuk trvá po dobu $0,24 \pm 0,06$ s (Bednářová et al. 2013).

Aggressive a territorial calls

Mezi ně řadíme zvuk **high trill**. Ten je slyšet od dominantnějšího zvířete na počátku agonistické interakce při setkání s cizím jedincem. Jde o opakující se zvuk, jehož frekvence v rámci zvuku stoupá a dosahuje rozmezí 0,38 – 12,48 kHz. Jednotlivé zvuky v sérii jsou velmi krátké ($0,005 \pm 0,02$ s). Poté přechází na **swing trill**, který je vytvářen dvěma různými zvuky, jež se liší jen nepatrně. První část zvuku jde z vyšší frekvence do nižší a ve druhé části naopak. Co se týče frekvence, jsou si obě části velmi podobné: první část má frekvenci 0,34 – 5,12 kHz s maximální energií při 0,9 kHz a trváním 0,18 s a druhá 0,34 – 5,21 kHz s maximem v 0,81 kHz a dobou 0,21 s. Jestliže setkání vygraduje v konflikt je swing trill vystřídám **screamem**. Zvuk je doprovázen chováním vyzývající k souboji (např. šermování zuby). Frekvence se pohybuje v rozmezí 0,34 – 14,42 kHz a průměrná intenzita je kolem 2,23 kHz. Délka zvuku je $0,15 \pm 0,07$ s. **Snorting** je znám z několika různých kontextů. Samci jej produkují při nepřátelském setkání, nebo když je zvíře chyceno a vyjmuto z terária výzkumným pracovníkem. Frknutí je také vydáváno při utěšování nebo během uklidňujícího chování. Je produkován prudkým vydechnutím vzduchu z plic. Rozsah frekvencí se pohybuje mezi 0,25 – 20,45 kHz a trvá po dobu $0,1 \pm 0,04$ s. Podobný sortingu je **hiss** produkován intenzivním dýcháním. Je používán při setkání s neznámými zvířaty. Frekvence je 0,94 – 4,39 kHz a trvání $0,24 \pm 0,07$ s (Bednářová et al. 2013).

Distress calls

Odpovědí submisivnějších jedinců na agresivitu je **alert**, což je poměrně krátký (0,12 s) a hlasitý výkřik, který naplňuje celé spektrum frekvence od 0,25 po 22,0 kHz. Největší energii má v oblasti 4,45 kHz. Uplatňuje se také při soupeření o jídlo v rámci skupiny nebo, je-li jedinec omezen v pohybu (Bednářová et al. 2013).

Mating calls

Každý ze zvuků odpovídá konkrétní fázi námluv. **Cluck** vydávají samice pobíhající po výběhu, zatímco jim samec očuchává anogenitální oblast. Jeho frekvence je mezi 0,34 – 1,37 kHz s maximem asi 0,43 kHz. Doba trvání zvuku je jen $0,03 \pm 0,01$ s. **Shriek** je intenzivnější cluck a dokonce je i vydáván při stejném chování. Frekvence je mezi 0,3 – 8,78 kHz a délka zvuku $0,04 \pm 0,02$ s. **Harsh** zahrnuje zvuky o frekvencích od 0,25 až po 9,04 kHz a je charakteristický výskytem hned několika harmonických frekvencí. Doba trvání je $0,06 \pm 0,04$ s (Bednářová et al. 2013).

Alarm calls

Pro rypoše obřího byl nahrán pouze jediný typ poplašného volání a tím je **trill**. Používají jej při vyrušení kolonie nebo při konfliktech v rámci skupiny. Trill je velmi tichý (0,34 – 0,52 kHz) a vydávaný v 0,048 vteřinových intervalech. Délka jednotlivých zvuků je $0,07 \pm 0,03$ s (Bednářová et al. 2013).

Mechanical calls

Nejčastějším zvukem této kategorie je **teeth grinding** vyvolaný třením horních a dolních hlodáků o sebe. Nejčastěji je slyšet, když zvíře odpočívá v hníždě, ale byl zaznamenán i při agresivním chování. Skřípání má dvě fáze: rychlou a pomalou. Minimální zaznamenaná frekvence je 0,3 kHz a maximální až 21,92 kHz a délka jednotlivých skřípnutí je $0,04 \pm 0,02$ s (Bednářová et al. 2013).

Důležitou složkou komunikace rypoše obřího je i seismická komunikace. Samci ji používají k zastrašení nepřátelských jedinců a samice tímto signálem upozorňují, že bylo do systému vloženo krmení. Seismické signály vytváří bušením hrudi do podlahy tunelu. Frekvence dosahuje výšky až 1,86 kHz a jednotlivé údery jsou dlouhé $0,02 \pm 0,019$ s (Bednářová et al. 2013).

10.1.5 Rypoš Darlingův

V této kapitole představím vokální repertoár dalšího sociálního rypoše, tentokrát rypoše Darlingova (Dvořáková et al. 2016).

Contact calls

Cheep2 je netonální zvuk, který produkují samice v hníždě nebo v plastové trubce napodobující tunel, když se přibližuje samec. Rozsah frekvencí je od 2,59 – 14,48 kHz (fundamentální frekvence od 3,5 – 5,09 kHz). Délka zvuku je asi 0,05 s v průměru. Podobným kontaktním zvukem je **cheep1**. Hlavním rozdílem je, že není atonální a má nižší minimální frekvenci 1,82 – 13,72 kHz s fundamentální linií od 1,91 – 4,69 kHz. Průměrné trvání zvuku je 0,07 s. **Twitter** je posledním typem kontaktních zvuků. Byl nahrán při míjení dvou zvířat v plexisklovém systému. Škála frekvencí je mezi 1,52 – 7,26 kHz s fundamentální frekvencí 1,53 – 3,65 kHz a trvání zvuků se pohybuje kolem 0,06 s (Dvořáková et al. 2016).

Aggresive calls

Nejkratším zvukem z kategorie je tonální **whistle**. Byl zaznamenán při experimentu, při němž byla dvě neznámá zvířata umístěna do boxů propojených tunelem. Doprostřed tunelu se umístila perforovaná přepážka, aby nedošlo k přímé konfrontaci. Whistle používá útočící jedinec při frekvencích od 3,5 – 10,41 kHz s největší intenzitou kolem 4,58 kHz a délka zvuku je 0,04 s. Podobným zvukem je tonální **squeak**, ale s delším trváním (0,06 s). Rozdíl je také v inklinaci křivek a to tak, že whistle má vzestupnou křivku. Jeho frekvence se pohybuje v rozmezí 3,28 – 11,0 kHz. Netonálním zvukem je **snort**. Je odpovědí na agresivní typ zvuku a je vydáván prudkým vydechnutím vzduchu. Jedinci ho používají i při manipulaci (Dvořáková et al. 2016).

Distress calls

Jedním z nejčastějších zvuků této kategorie je **squeal**. Existují dva podtypy, které se liší strukturou tonální části zvuku. Rozsah frekvencí je 1,96 – 12,45 kHz a délka zvuku je 0,07 s. Čistě netonálním zvukem je **harsh** vydávaný bránícím se zvířetem. Frekvence se pohybuje mezi 0,14 – 6,57 kHz a délka zvuku je 0,08 s. Rozmezí frekvence je od 1,51 – 10,35 kHz a doba zvuku je 0,06 s. Relativně dlouhým tonálním **alertem** zvířata reagují na bolest při soubojích nebo je-li omezeno v pohybu jiným zvířetem. Frekvence se pohybují ve škále od 2,85 – 16,06 kHz a délka zvuku je 0,07 s (Dvořáková et al. 2016).

Mating calls

Rypoš Darlingův používá krátké tonální zvuky vydávané společně v sériích. **Cluck** je vydáván především samicemi při námluvách, když si zvířata očichávají anogenitální oblast.

Frekvenci má mezi 0,66 – 3,73 kHz a trvá 0,03 s. **Shriek** je mu podobný. Jeho frekvence je 0,5 – 2,81 kHz a trvá také 0,03 s (Dvořáková et al. 2016).

Mechanical sounds

Nepřavá vokalizace vytvořená mechanickou cestou zahrnuje **tooth grinding**. Jedinci zvuk produkují třením předních zubů o sebe. Jde pouze o zbrušování zubů, ale mohou být využita i při nepřátelských interakcích. Frekvence se vyskytuje v rozsahu od 0,43 – 13,98 kHz a délka zvuku je 0,03 s (Dvořáková et al. 2016).

10.1.6 Rypoš stříbřitý

U solitérního rypoše stříbřitého bylo zaznamenáno sedm typů pravé a jeden typ mechanické vokalizace. Jejich repertoár je ve srovnání se sociálními rypoši chudší. Postrádá zejména alarm calls a contact calls, tedy zvuky, které sociální druhy používají při běžné každodenní interakci (Knotková et al. 2009).

Mechanical sounds

Teeth grinding je sekundární komunikační signál produkovaný třením hlodáků o sebe, které zvířata produkují například před nebo během souboje nebo při manipulaci. Frekvence těchto netonálních zvuků je v rozmezí 0,6 – 10,65 kHz (Knotková et al. 2009).

Distress calls

Při heterosexuálních interakcích dvou neznámých jedinců jsou častěji produkovány samicemi a při homosexuálních interakcích spíše submisivními jedinci. Kategorie **squeaking** je rozdělena do několika podtypů: cheeps, squeals, squeaks a scream (Knotková et al. 2009).

Cheeps zvuky jsou produkovány na začátku prvního setkání s neznámým jedincem. Kromě toho jsou také produkovány submisivními jedinci při boji. Jejich frekvence se pohybuje v rozmezí 0,9 – 6,5 kHz s největší intenzitou mezi 1,6 – 5 kHz. Délka zvuku je 0,093 – 0,984 s a jeho harmonická struktura má modulovanou frekvenci (Knotková et al. 2009).

Při delším kontaktu dvou jedinců vydávají submisivní zvířata zvuky zvané *squeals*. Tato vokalizace obsahuje jak harmonickou, tak i neharmonickou složku. Frekvence je mezi

0,7 – 7,6 kHz s intenzitou soustředěnou do 1,8 – 5 kHz a trvá 0,797 – 1,752 s (Knotková et al. 2009).

Squeaks jsou charakteristické při delších interakcích, kdy zvířata spolu přicházela do fyzického kontaktu. Produkují je především samice a velmi často taková interakce končí soubojem. Squeak je čistě netonální zvuk s velkou modulací frekvence (0,1 – 7,1 kHz). Největší intenzity dosahují při frekvenci 1,8 – 5 kHz. Jedná se o poměrně dlouhé zvuky v rozsahu 0,608 - 1,317 s (Knotková et al. 2009).

Scream je slyšet, jakmile se zvířata stanou vůči sobě agresivními, při kontaktu, který končil bojovnými gesty, jako je cenění řezáků nebo cvakání zubů, a napadením. Používají jej zvířata, která jsou vystavená útoku. Tato vokalizace je charakteristická svou vysokou frekvencí začínající na 0,5 kHz a dosahující až 17,8 kHz. Nejvyšší intenzita je mezi 2,8 – 4,6 kHz a doba trvání 0,061 – 0,064 s (Knotková et al. 2009).

Mating calls

Oproti sociálním druhům je tato kategorie bohatá. V první fázi námluv a páření jsou zřetelné **high clucks** produkované samci. S narůstajícím zájmem o samici jsou zvuky high cluck vydávány v kratších intervalech. Tyto harmonické zvuky mají frekvenci v rozmezí 0,3 – 5,8 kHz s nejintenzivnější frekvencí mezi 0,5 – 4,1 kHz. Jednotlivé zvuky jsou dlouhé 0,056 – 0,08 s, ale jsou vydávány v sériích v intervalu od 0,05 – 0,393 s. Protáhne-li se páření samci, reagují pomocí zvuku **gabbling**. Netonální gabbling je dlouhý od 0,019 až 0,092 s a s frekvencí mezi 0,3 – 6,5 kHz s největší intenzitou od 1,1 – 2,2 kHz. Intervaly mezi jednotlivými zvuky je 0,056 – 0,111 s. Pro samice jsou typické **female courtship calls**. Ty se člení na dva podtypy: chirp a female cluck (Knotková et al. 2009).

Na samcův cluck samice připravená k páření odpovídá *chirpem*. Jde o tonální zvuk s maximem ve dvou harmonických liniích s frekvencí mezi 1,2 – 6,5 kHz a největší energií do 3,35 kHz (Knotková et al. 2009).

V poslední fázi páření začínají samice produkovat *female clucks*. Zvuky jsou kratší než 0,06 s a mají více harmonických linií a nižší frekvenci než chirpy. Rozsah frekvence je mezi 0,7 – 6,3 kHz, ale nejvyšší energii mají do 1,37 kHz. Female a male clucks si jsou velmi podobné a zvířata je produkují antifonálně (Knotková et al. 2009).

Aggressive calls

Jedním z typů je **low cluck**, který samci produkují například při zkoumání nové klece nebo při setkání s neznámým jedincem. Frekvence zvuku se pohybuje mezi 0,1 – 2,8 kHz s největší intenzitou mezi 0,3 – 1,5 kHz a délka zvuku je 0,022 – 0,037 s. Tyto zvuky jsou většinou vydávány v sériích s intervalem 0,08 – 0,318 s. Další kategorií nepřátelských zvuků je **hissing** (Knotková et al. 2009).

Jeho podtyp *hiss* je netonální zvuk vydávaný jak samci, tak i samicemi prudkým výdechem. Frekvence hissů se pohybuje mezi 0,17 – 19,82 kHz s intenzitou mezi 0,34 – 0,9 kHz (Knotková et al. 2009).

A *grunt* je zvuk, který zvířata produkují při manipulaci. Gruntem zvíře varuje před kousnutím. Jsou vydávány v sériích při frekvenci od 0,2 – 18,6 kHz s intenzitou při 0,17 – 3,45 kHz (Knotková et al. 2009).

10.2 Srovnání vokálních repertoárů rypošovitých

Vokální repertoáry všech podzemních savců jsou laděny na nízké frekvence (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 20016, Heffner & Heffner 1993, Knotková et al. 2009, Pepper et al. 1991, Quilliam 1966, Vanden Hole et al. 2013). To je dáno konvergentní evolucí a přizpůsobením se podzemnímu prostředí, které znemožňuje přenos zvuků o vysokých frekvencích (Heth et al. 1986, Lange et al. 2007, Quilliam 1966).

Bohatost vokalizace je dána počtem signálů ve vokálním repertoáru. Ty můžeme rozdělit na pravou vokalizaci a mechanické zvuky. Ze studovaných zvířat má nejbohatší repertoár rypoš obří s celkovým počtem 18 signálů (Bednářová et al. 2013). Za ním je rypoš Ansellům, který má 13 typů vokalizací (Credner et al. 1997) a v těsném závěsu stojí se 12 zvuky rypoš lysý a rypoš Darlingův (Dvořáková et al. 2016, Pepper et al. 1991). U *F. micklemi* bylo sice původně popsáno 15 typů vokalizace (Vanden Hole et al. 2013), ale jelikož jsou některé typy zvuků rozdělené pouze na základě hlasitosti nebo vydávané jedinci různého pohlaví v odlišném kontextu, jsou některé typy vokalizace sloučeny a ve výsledku má *F. micklemi* 11 druhů vokalizace (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013). Soliterní rypoš stříbřitý má pouhých 8 signálů (Knotková et al. 2009).

Jednotlivé signály pravé vokalizace ve vokálním repertoáru jsou rozděleny podle situace, při níž jsou nejčastěji vydávány: contact, distress, aggressive, mating a alarm calls (Bradbury & Vehrencamp 2011). Přestože by bylo možné v některých případech zařadit signály do několika různých kategorií, pro srovnávání byli zvuky umístěny vždy jen do jedné skupiny.

Contact calls

V kategorii s kontaktními zvuky (contact calls) dominuje rypoš obří se 6 typy zvuků (Bednářová et al. 2013). Po 3 signálech mají *F. micklei* a rypoš Darlingův (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013) a po 2 signálech rypoš lysý a rypoš Ansellův (Credner et al. 1997, Pepper et al. 1991). U solitérů kontaktní zvuky zpravidla chybí (Capranica et al. 1974, Devries & Sikes 2012, Francescoli 1999, Knotková et al. 2009, Shleich & Busch 2002). V této kategorii se nachází zvuky, které používají ke komunikaci všechna sociální zvířata. Jedná se o nejčastěji užívané zvuky v repertoáru, které slouží ke koordinaci skupiny a udržení její soudržnosti. Z hlediska sociality je charakterizována jako součást přátelské vokalizace.

Při setkání rypoši lysí produkují antifonálně soft chirp (Pepper et al. 1991, Yosida et al. 2007, Yosida & Okanyoa 2009), který je analogický zvukům ostatních sociálních rypošovitých z této kategorie, jako jsou calls u *F. micklei* (Vanden Hole et al. 2013), grunt u rypoše Ansellova (Credner et al. 1997), twitter u rypoše Darlingova (Dvořáková et al. 2016). Přestože si jsou všechny tyto zvuky velmi podobné strukturou a odpovídajícím kontextem, ostatní rypošovití tyto zvuky nepoužívají antifonálně (Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013). Zajímavostí je, že rypoš obří používá všech 6 popsaných zvuků spojených s tímto kontextem (Bednářová et al. 2013). To také přispívá hypotéze, že rypoši obří mají nejsložitější sociální strukturu. Co se týče dalšího kontaktního zvuku, který používají rypoši lysý, je toilet call. Jedná se o specifickou vokalizaci pravděpodobně spojenou s eusocialitou. Vokalizují tak pouze reprodukční samice při močení (Pepper et al. 1991). Podobný typ signálu nebyl u ostatních rypošovitých zaznamenán (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Knotková et al. 2009, Vanden Hole et al. 2013, Pepper et al. 1991).

Kategorie s kontaktními zvuky zahrnuje převážně zvuky tonální, u rypoše Darlingova, rypoše obřího a *F. micklei* se vyskytují i netonální zvuky cheep¹, grunt a squeaks. Tyto zvuky sice převážně užívají v interakci se známými jedinci, ale není výjimkou setkat se s tímto

typem vokalizace i v mírně agonistických kontextech – např. při setkání s neznámým jedincem nebo při obraně jídla (Bednářová et al. 2013, Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013).

Distress calls

Další kategorie obsahuje vokalizace spojené se strachem – distress. Bohatě zastoupeny jsou u *F. micklei* v počtu 4 signálů (Vanden Hole et al. 2013). Rypoš Darlingův má 3 typy (Dvořáková et al. 2016) a rypoš stříbřitý 2 typy (Knotková et al. 2009). U rypoše lysého, rypoše Ansellova a rypoše obřího bylo zaznamenáno po jednom zvuku (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Pepper et al. 1991).

Rypoš lysý má pouze jediný typ této vokalizace a tím je scream. Jedná se o vokalizaci spojenou s bolestí (Pepper et al. 1991). Podobnou vokalizaci mají i všichni ostatní rypošovití. Jako reakci na napadení a v reakci na bolest používají zvuky jako loud scream u rypoše Ansellova (Credner et al. 1997), alert u rypoše obřího a rypoše Darlingova (Bednářová et al. 2013, Dvořáková et al. 2016), scream u rypoše stříbřitého (Knotková et al. 2009). U rypoše Darlingova jsou i ostatní vokalizace (squeal a harsh call) spojené s fyzickým napadením (Dvořáková et al. 2016). Submisivní zvířata projevující se touto vokalizací při interakcích s dominantnějšími jedinci produkují především *F. micklei* (Vanden Hole et al. 2013).

U zvuků spojených se stresem je převaha tonálních zvuků z fyziologického hlediska dána napětím na hlasivkách při strachu. Přesto se i v této kategorii mohou vyskytovat nelinearity. U rypoše Darlingova napadená zvířata při agonistických interakcích mohou vokalizovat netonálním harsh callem (Dvořáková et al. 2016). U rypoše stříbřitého byla vokalizace squeaking rozdělena na tři podtypy podle míry tonality (Knotková et al. 2009). Nelineární přechody ve vokalizaci jasně demonstrují stupňující se agresi v motivaci jedinců podle Mortonových pravidel (Morton 1977).

Aggressive calls

V případě zvuků spojených s agresivním chováním (aggressive calls) jsou nejvíce zastoupeny u rypoše Ansellova s počtem 6 různých zvuků (Credner et al. 1997). 5 zvuků má rypoš obří (Bednářová et al. 2013), 4 zvuky rypoš lysý (Pepper et al. 1991), 3 zvuky rypoš Darlingův (Dvořáková et al. 2016), 2 zvuky rypoš stříbřitý (Knotková et al. 2009) a jeden zvuk má *F. micklei* (Vanden Hole et al. 2013).

Přestože má rypoš Ansellův nejbohatší repertoár v této kategorii, nejsou jednotlivé vokalizace přiřazeny ke konkrétnímu jednání při interakcích s neznámými jedinci. V článku jsou označeny souhrnně za zvuky produkované útočícími dominantnějšími jedinci nebo zvířaty ve svém teritoriu (Credner et al. 1997), proto je sjednocení dat komplikovanější. Dobře určitelným zvukem je vokalizace produkovaná prudkou exhalací a inhalací vzduchu – hiss. Byla zaznamenána u rypoše lysého, rypoše Ansellova a rypoše obřího (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Pepper et al. 1991). U rypoše stříbřitého se tento typ vokalizace vyskytuje také jako součást zvuku hissing. Ten je rozdělen na dva podtypy, z nichž hiss je produkován právě prudkým vydechováním a nadechováním vzduchu analogicky s předchozími. Druhým podtypem je grunt, který je produkován podobně ale s větším důrazem a silnější intenzitou. Gruntem zvíře dává najevo zvýšenou agresi a varuje před pokousáním (Knotková et al. 2009). Podobně varuje i rypoš lysý hrdelním zvukem grunt (Pepper et al. 1991) a rypoš obří a rypoš Darlingův zvukem snorting nebo snort (Bednářová et al. 2013, Dvořáková et al. 2016). U rypoše Ansellova by se dalo předpokládat, že tímto zvukem bude grunt II, a to díky své struktuře (Credner et al. 1997). Jelikož se však jedná o určení podobnosti na základě přiložené obrazové dokumentace a nikoli na behaviorálním kontextu, nelze tedy podobnost určit s maximální jistotou. Při setkání, které ještě úplně nevygradovalo k přímé konfrontaci, dvě neznámá zvířata vokalizují s lehkou agresí. Rypoši obří vokalizují signály high trill, který následuje swing trill (Bednářová et al. 2013) a rypoši stříbřítí signálem low cluck (Knotková et al. 2009). Jakmile situace vygradoje v souboj, útočící jedinci produkují agresivnější zvuky. Pro rypoše lysého je charakteristický upsweep trill (Pepper et al. 1991), pro rypoše Ansellova whistle (Credner et al. 1997), pro *F. micklei* grunt (Vanden Hole et al. 2013), pro rypoše obřího scream (Bednářová et al. 2013) a pro rypoše Darlingova whistle (Dvořáková et al. 2016). Rypoš lysý používá ještě jeden typ agonistické vokalizace, který ale není spojen s obranou kolonie před cizími jedinci nebo před predátory. Jedná se o loud chirp, jenž se používá při interakcích v rámci sociální skupiny a je slyšet například při soubojích o potravu nebo o prostor k hrabání (Pepper et al. 1991).

V rámci kategorie spojené s agonistickým chováním výrazně převažují netonality ve vokalizaci, což odpovídá Mortonovým pravidlům (Morton 1977), přesto se v této kategorii objevuje mnoho tonálních zvuků. U rypoše Ansellova a rypoše Darlingova dokonce tonální zvuky převládají nad netonálními, ale ani v jednom případě není přesněji specifikována míra agrese, nedá se tedy určit důvod jejich výskytu v agresivních kontextech (Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016). Na počátku interakce s neznámými individui nebo při agonistických

situacích ve skupině jsou některé zvuky tonální nebo přechodné – loud chirp rypoše lysého, high trill a swing trill rypoše obřího a low cluck rypoše stříbřitého (Bednářová et al. 2013, Knotková et al. 2009, Pepper et al. 1991). Se stupňující agresí pronikají do zvuků nonlinearity – např. grunty, hissy, scream a další (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Knotková et al. 2009, Pepper et al. 1991, Vanden Hole et al. 2013). V repertoáru rypoše obřího se dá přesně určit stupňující se míru agrese v závislosti na tonalitě vokalizovaných signálů od tonálního swing trillu přes přechodný high trill až k netonálnímu screamu (Bednářová et al. 2013). U rypoše stříbřitého se tonální low cluck kromě setkání s neznámým jedincem vyskytuje i při průzkumu nového prostředí (Knotková et al. 2009).

Mating calls

Zvuky spojené s reprodukcí (mating calls) jsou v počtu 3 signálů zastoupeny u rypoše Ansellova, rypoše obřího a rypoše stříbřitého (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Knotková et al. 2009). Po 2 signálech se nachází v repertoáru rypoše Darlingova a *F. micklei* (Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013). Rypoš lysý má pouze jediný signál, který navíc produkuje pouze reprodukující se samice (Pepper et al. 1991). Solitérní rypoš stříbřítý sice nemá ve srovnání se sociálními rypošovitými výrazněji odlišné množství vokalizací v této kategorii, je ale významné, že v rámci svého vlastního repertoáru zaujímá tato vokalizace dominantní postavení (Knotková et al. 2009). To platí i pro ostatní studované hlodavce žijící samotářským způsobem života (Capranica et al. 1974, Devries & Sikes 2012, Francescoli 1999, Shleich & Busch 2002).

Vokalizace spojená s reprodukcí bývá často rozdílná pro obě pohlaví a pro různé fáze námluv. Samice rypošovitých mají oproti samcům větší variabilitu ve vokalizaci nebo dané zvuky produkují ve větší míře než samci. V časnější fázi námluv vokalizují samice rypoše Ansellova zvuky shriek (Credner et al. 1997), *F. micklei*, rypoš obří a rypoš Darlingův používají cluck (Bednářová et al. 2013, Dvořáková et al. 2016, Vanden Hole et al. 2013) a pro rypoše stříbřitého byl popsán female courtship calls, který je dále rozdělen na podtypy: chirp a female cluck Chirp je produkován v první fázi námluv a v konečné fázi vydává female cluck (Knotková et al. 2009). V pokročilejší fázi námluv nebo při vyvrcholení námluv byl popsán zvuk cry pro rypoše Ansellova (Credner et al. 1997), shriek u *F. micklei* (Vanden Hole et al. 2013).

U rypoše lysého a *F. micklei* nebyl zaznamenán žádný specializovaný typ samčího reprodukčního signálu (Pepper et al. 1991, Vanden Hole et al. 2013). U rypoše stříbřitého na

začátku páření produkuje samec více zvuků high cluck a gabbling (Knotková et al. 2009) a samec rypoše Ansellova produkuje cluck (Credner et al. 1997). Ostatní typy zvuků vydávají obě pohlaví, jsou jimi harsh a shriek u rypoše obřího (Bednářová et al. 2013) a shriek u rypoše Darlingova (Dvořáková et al. 2016). Pro samce je také typické, že produkují samičí typy reprodukční vokalizace v případě nepřátelských interakcích v rámci submisivního chování. Bylo to popsáno u *F. micklei*, kdy samec používá samičí shriek (Vanden Hole et al. 2013) nebo bylo podobné chování pozorováno i u rypoše lysého (pers. observation), v původní práci ale nebylo popsáno (Pepper et al. 1991).

Při reprodukci vokalizují rypošovité převážně pomocí tonálních zvuků, ale často je taková interakce spojená i s mírně zvýšenou agresí (Wilson 1998), čili sem proniká zvýšené množství nelinearit. Jedná se převážně o bifurkace ve vokalizaci, gabbling rypoše stříbřitého (Knotková et al. 2009), shriek a cry rypoše Ansellova (Credner et al. 1997) a shriek a cluck rypoše obřího (Bednářová et al. 2013).

Alarm calls

Varovné signály (alarm calls) se vyskytují pouze u sociálních druhů, u soliterních zvířat takto kategorie chybí. Přesto mezi sociálními rypošovími byly zaznamenány pouze u rypoše lysého v počtu 3 typů (Pepper et al. 1991) a jeden typ u rypoše obřího (Bednářová et al. 2013).

Větší variabilita této vokalizace u rypoše lysého by mohla být ovlivněna způsobem vyhrabávání materiálu z tunelového systému na povrch – volcaning. Zvířata utváří řetězec, kdy poslední jedinec vykopává hlínu ven, je blízko povrchu a je tak nejvíce ohrožen predátory (Braude 1991). V zajetí jsou signály produkovány při vyrušení kolonie spojené s otevřením systému. Tyto lehčí disturbance provází zvuky tap a sneeze rypoše lysého (Pepper et al. 1991) a trill rypoše obřího (Bednářová et al. 2013). Hlasitý hluk a silné vibrace tunelového systému vedou u rypošů lysých k produkci low-pitched chirpu, který je kromě tohoto kontextu zaznamatelný i při konfliktním chování mezi jedinci v rámci skupiny (Pepper et al. 1991).

Varovné signály jsou převážně netonální – tap a sneeze rypoše lysého (Pepper et al. 1991), přechodným typem je trill rypoše obřího (Bednářová et al. 2013) a tonální zvuk je low-pitched chirp opět u rypoše lysého (Pepper et al. 1991). Výskyt tonálního low-pitched chirpu naznačuje relativně tenkou hranici mezi kategoriemi alarm a distress call. Tato vokalizace by mohla být řazena do obou skupin, protože ji jedinci používají i při vyjádření strachu (Pepper

et al. 1991). Spíše než tonalita je u těchto zvuků důležitější nízká hlasitost a délka zvuku. Jedná se o zvuky tiché a krátké, čímž znesnadňují predátorovi lokalizaci individua, který varovné signály vydává. Rypoš obří má v této kategorii pouze jeden typ vokalizace, přesto by se sem dal zařadit i seismický signál, protože i ten plní varovnou funkci (Bednářová et al. 2016).

Mechanical sounds

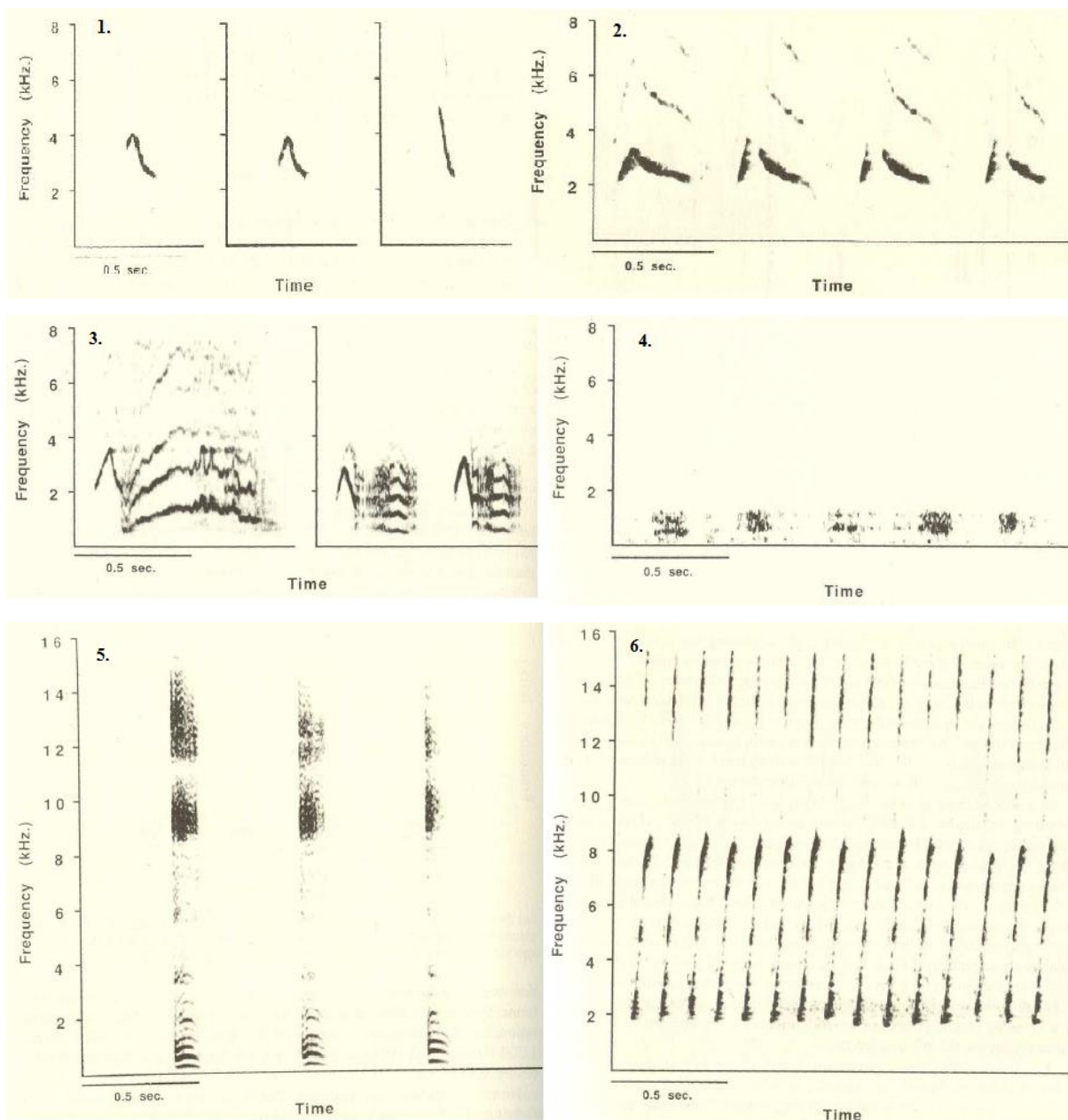
Samostatnou kategorií jsou zvuky vznikající mechanicky. U hlodavců obecně se jedná o zvuky produkované při broušení zubů, které mohou mít i komunikační význam (Shleich & Busch 2002). Tyto zvuky byly zaznamenány u všech rypošovitých (Bednářová et al. 2013, Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Knotková et al. 2009, Pepper et al. 1991, Vanden Hole et al. 2013), jen u rypoše Ansellova a *F. micklemi* nebyl zaznamenán komunikační význam (Credner et al. 1997, Vanden Hole et al. 2013). Dalším typem mechanického zvuku jsou seismické signály. Mezi studovanými rypošovitými tento typ komunikace používá pouze rypoš obří (Bednářová et al. 2013), ostatní tyto signály neprodukují (Credner et al. 1997, Dvořáková et al. 2016, Knotková et al. 2009, Pepper et al. 1991, Vanden Hole et al. 2013).

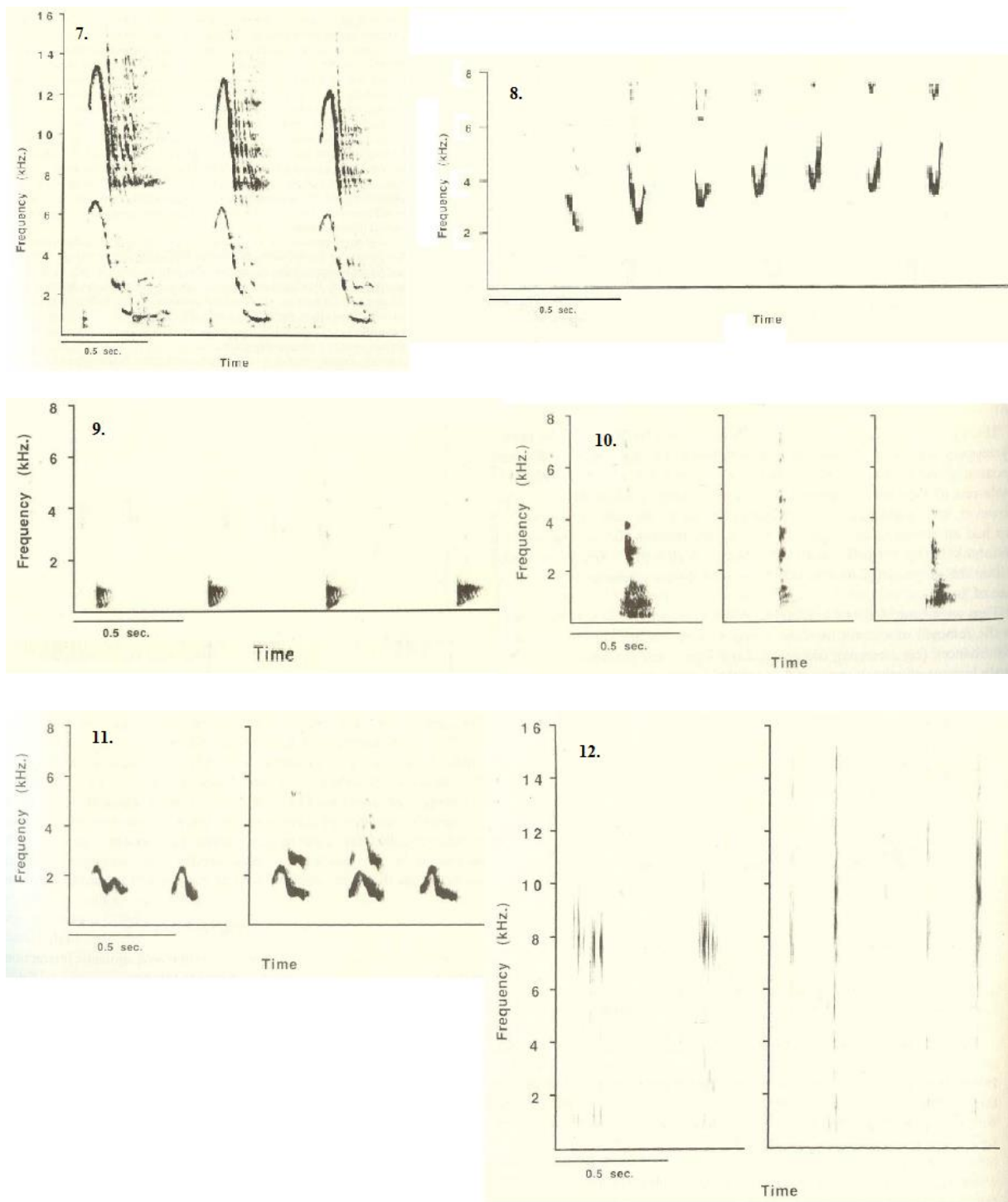
Přestože u rypoše lysého nebyla definována seismická komunikace, vyskytuje se v jeho repertoáru zvuk nápadně podobný seismickému signálu – tap. Tento zvuk je popsán jako velmi tichý varovný signál, který jedinci produkují při vyrušení kolonie, a zní jako poklepávání o pevný povrch. Produkce signálu zřetelně doprovází pohyb hrudníkem, není však specifikováno, zda hrudí skutečně poťukává o dno tunelu (Pepper et al. 1991). Tap frekvenčním rozsahem a strukturou odpovídá skutečnému seismickému signálu, který produkují rypoši obří (Bednářová et al. 2013).

Mechanické zvuky nejsou vydávány hlasivkami, proto nemůžou být tonální. V rámci komunikačního kontextu jsou tyto zvuky používány právě v agonistických situacích (Bednářová et al. 2013, Dvořáková et al. 2016, Knotková et al. 2009). U rypoše lysého byli tyto zvuky zaznamenány přímo v soubojích (Pepper et al. 1991).

11 Obrazová příloha

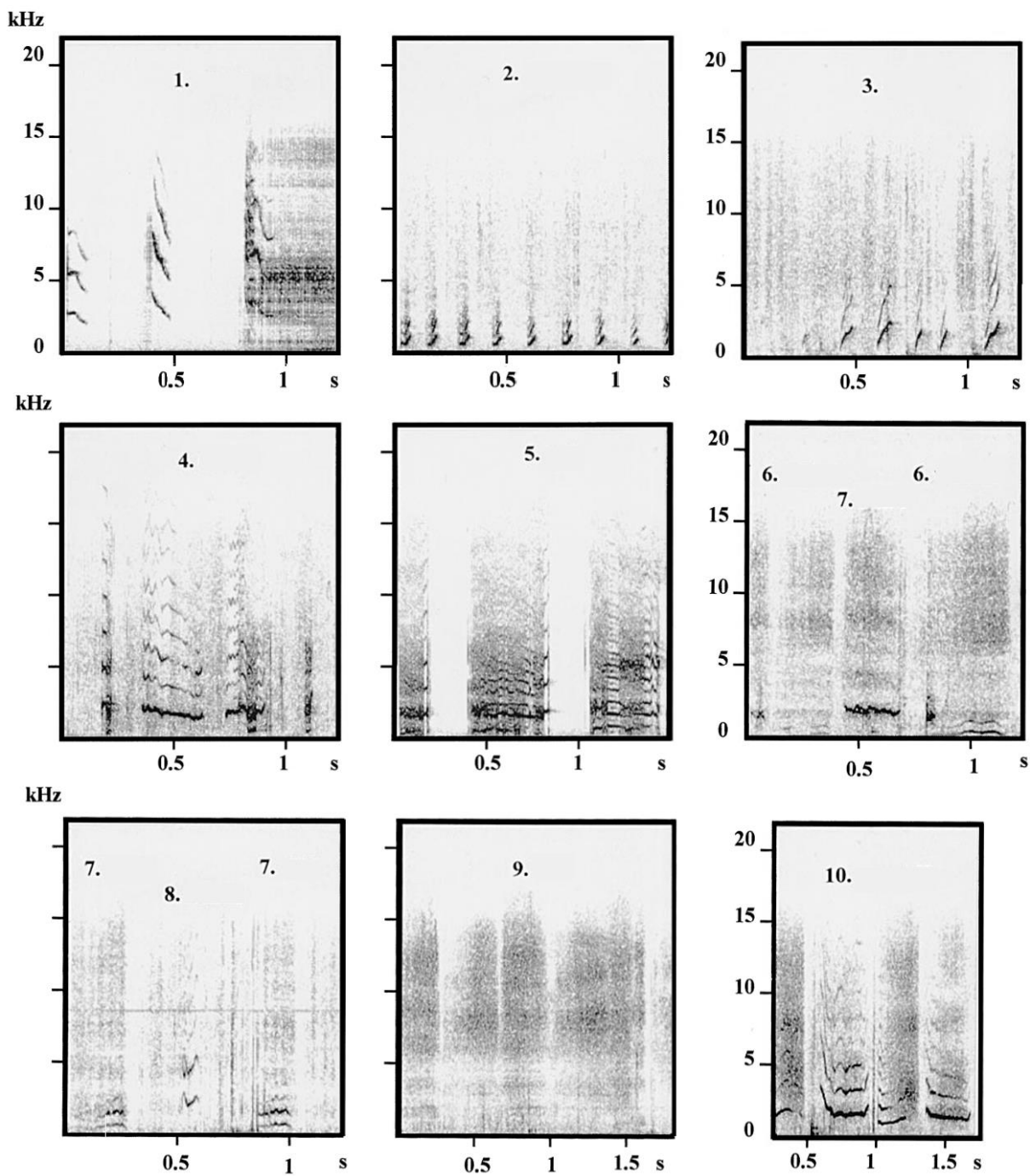
11.1 Vokalizace rypoše lysého

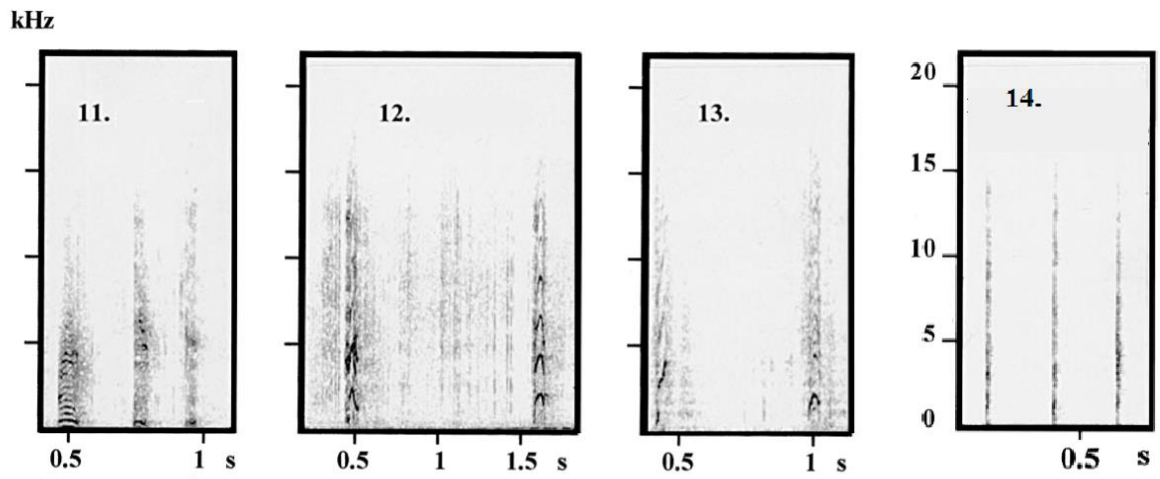




Obrázek 7: Vokalizace rypoše lysého. 1 – soft call, 2 – toilet call, 3 – scream, 4 – hiss, 5 – grunt, 6 – upsweep trill, 7 – loud chirp, 8 – V-trill, 9 – tap, 10 – sneeze, 11 – low-pitched chirp a 12 – tooth grinding (Pepper et al. 1991).

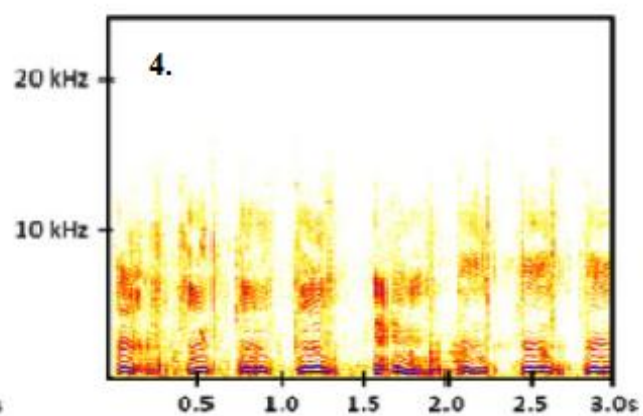
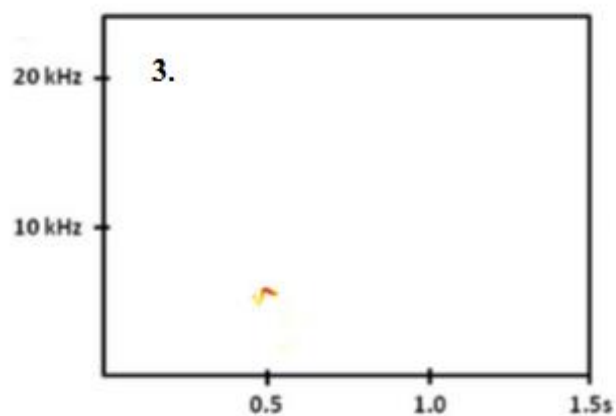
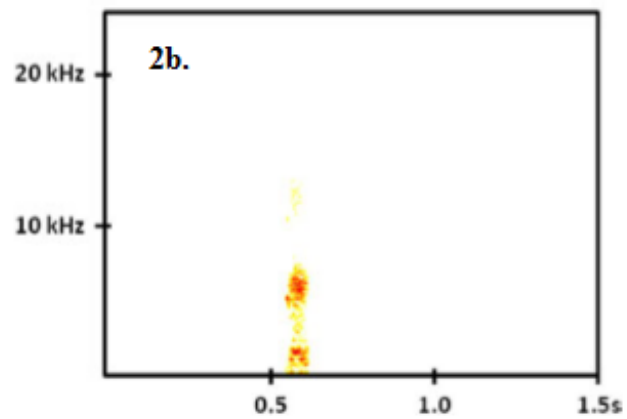
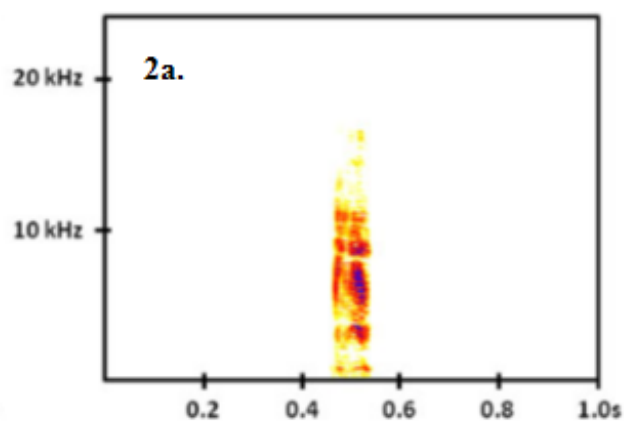
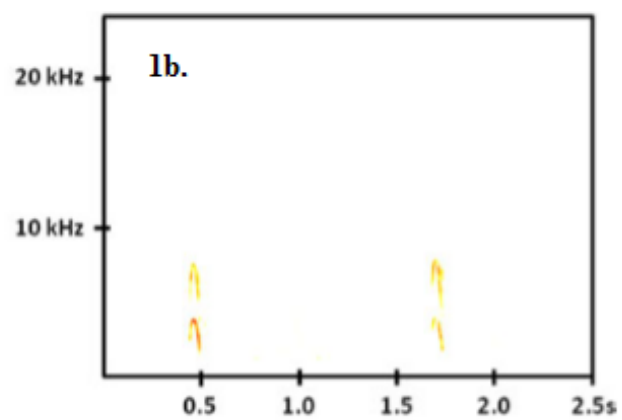
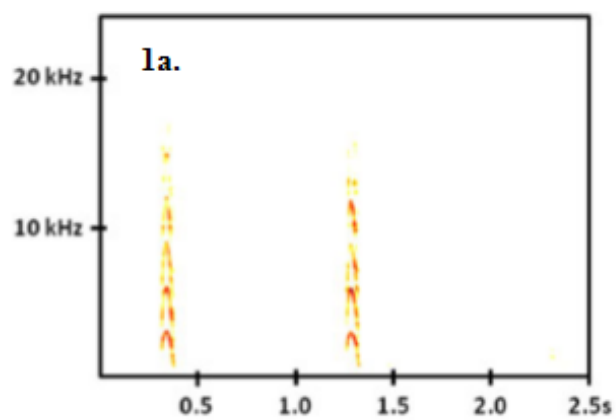
11.2 Vokalizace rypoše Ansellova

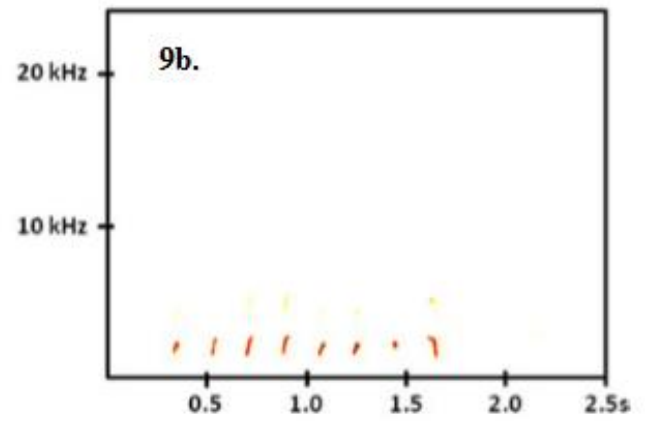
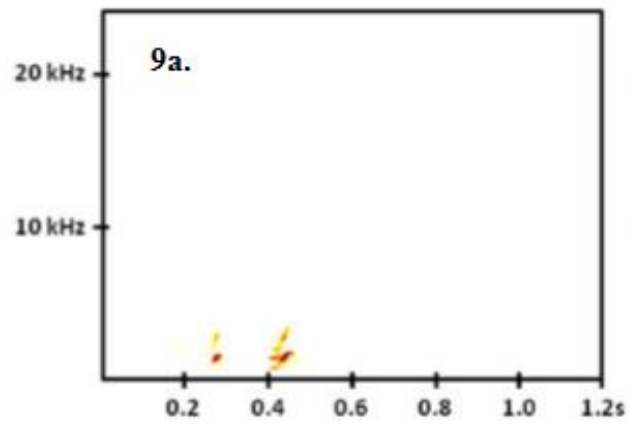
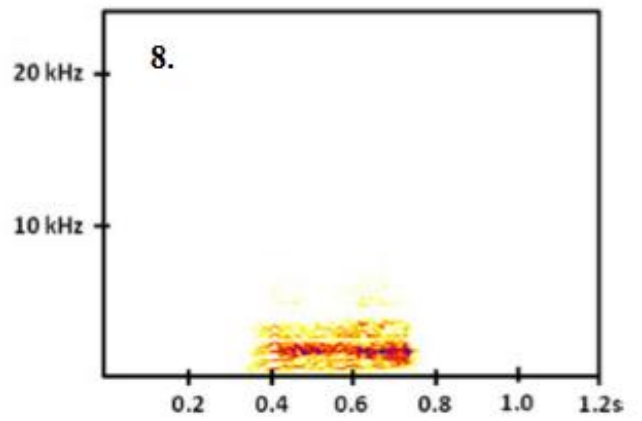
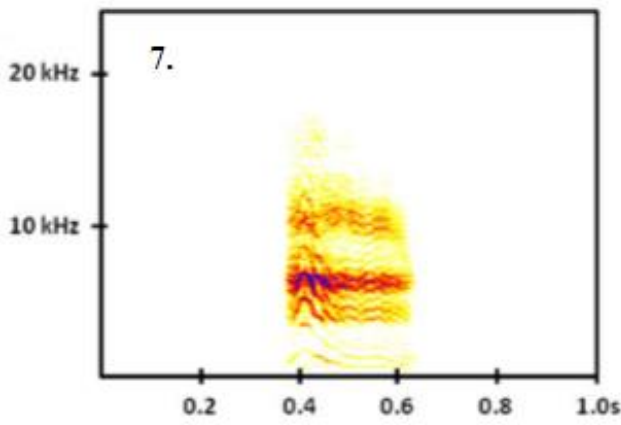
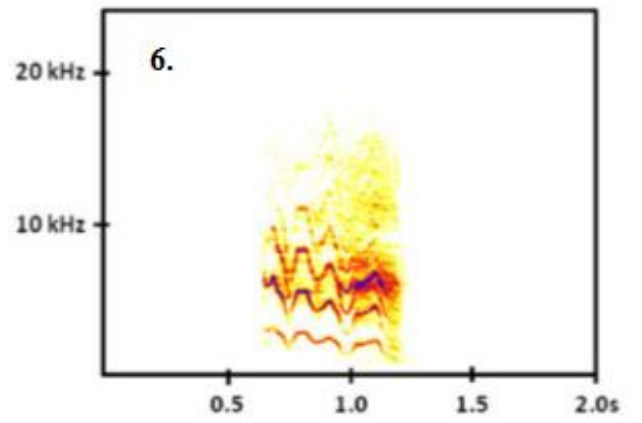
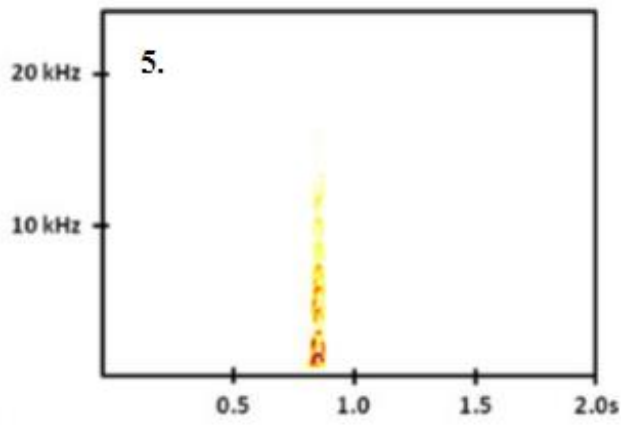


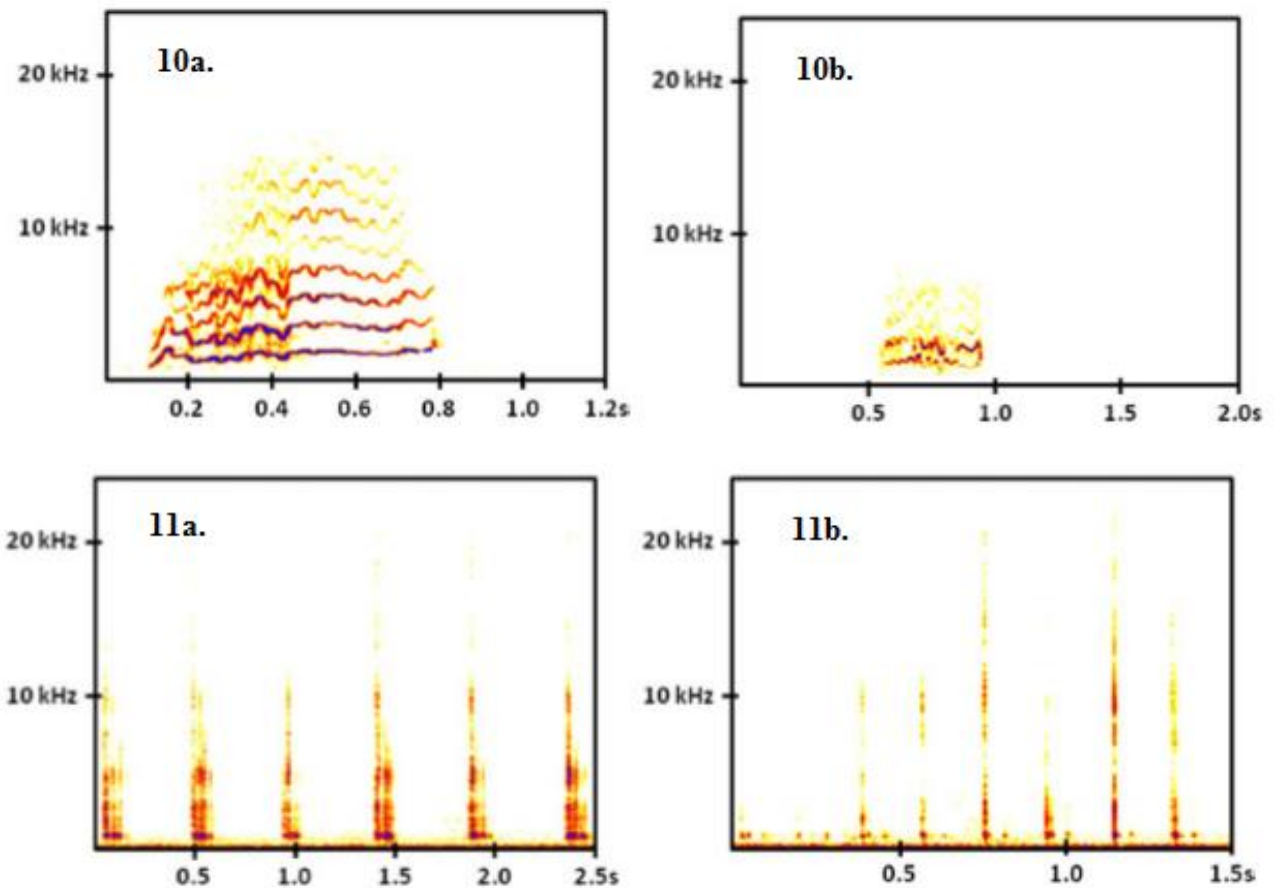


Obrázek 8: Vokalizace rypoše Anellova. 1 – grunt I, 2 - twitter, 3 – cluck, 4 – shriek, 5 – cry, 6 – whistle, 7 – trill I, 8 – trill II, 9 – hiss, 10 a 11 – grunt II, 12 a 13 – loud scream a 14 – tooth grinding (Credner et al. 1997).

11.3 Vokalizace *F. micklei*

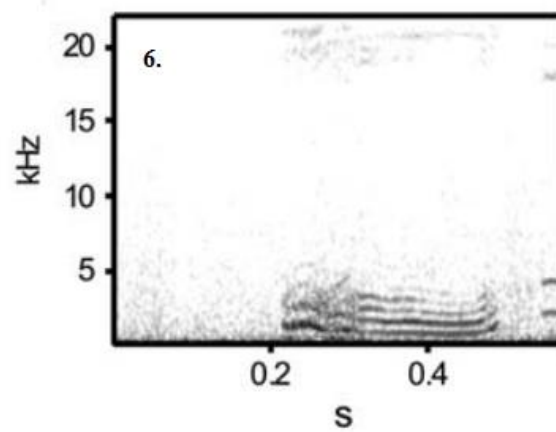
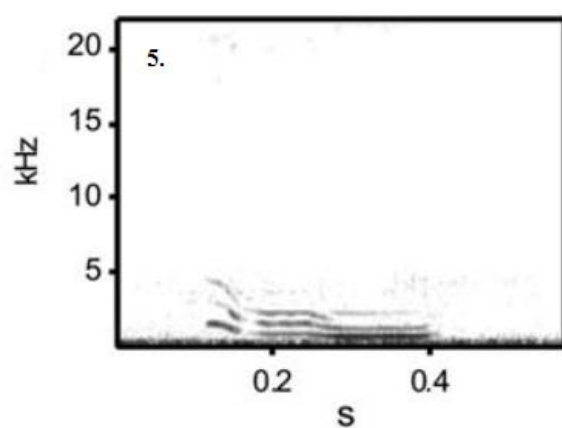
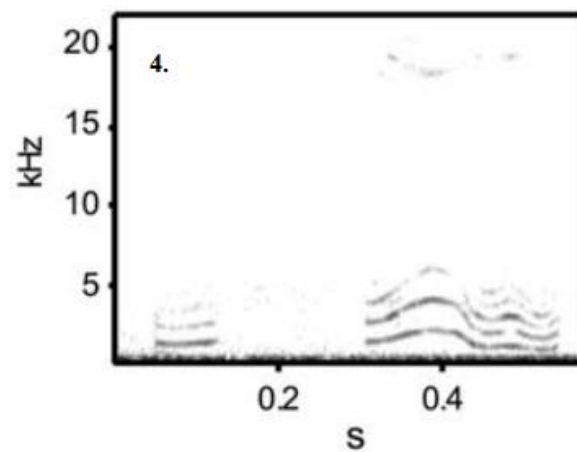
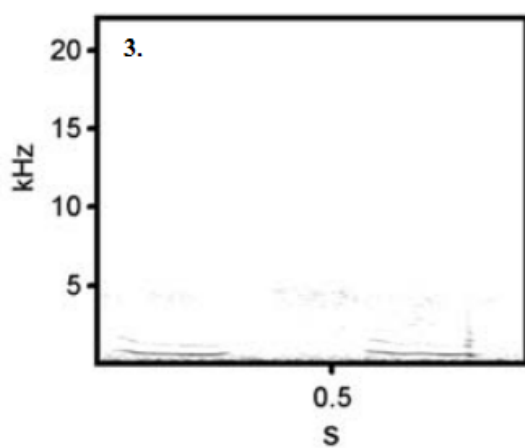
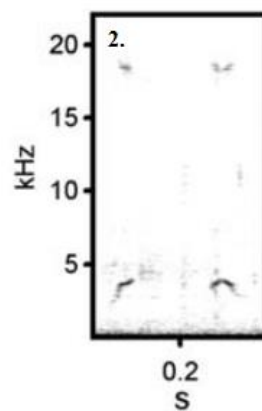
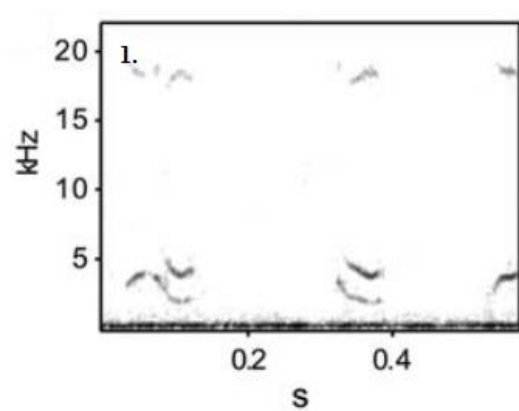


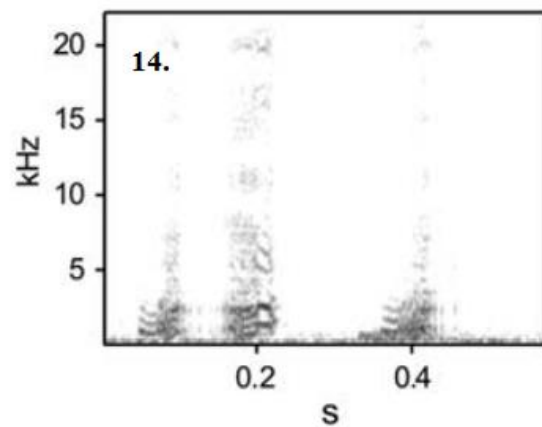
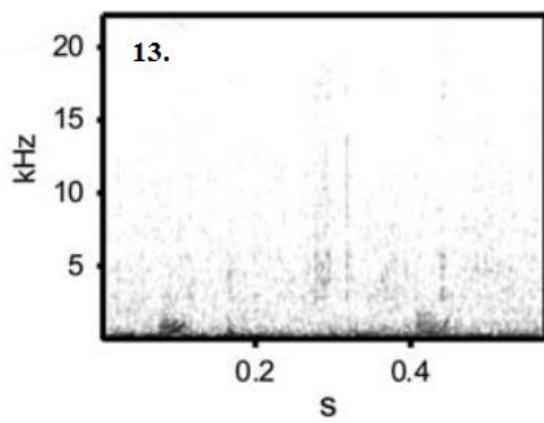
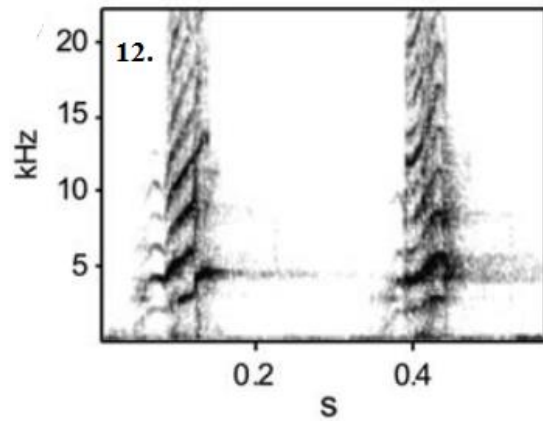
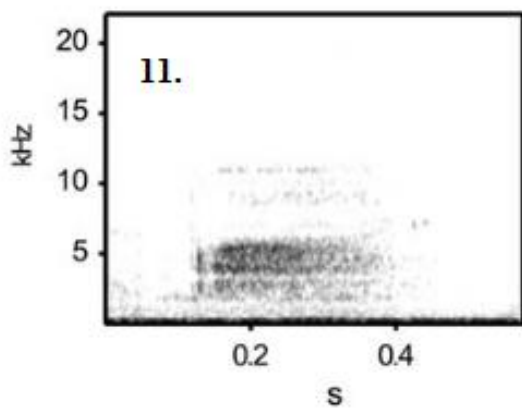
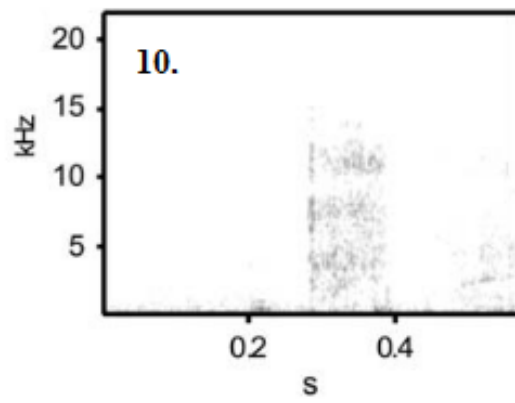
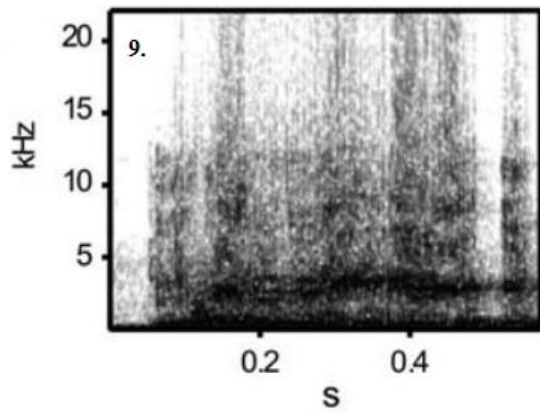
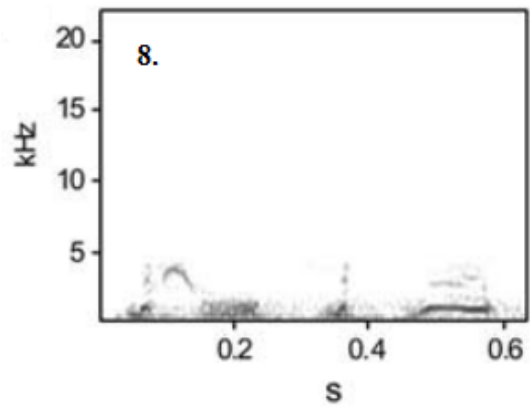
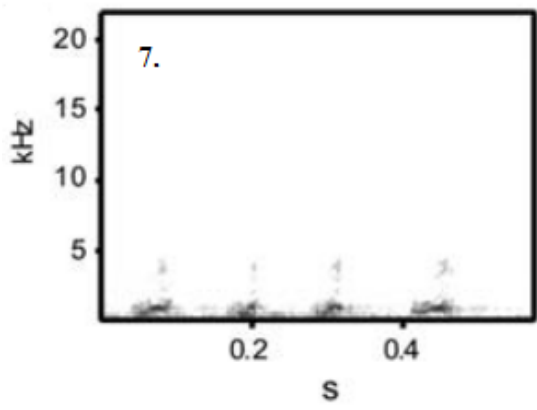


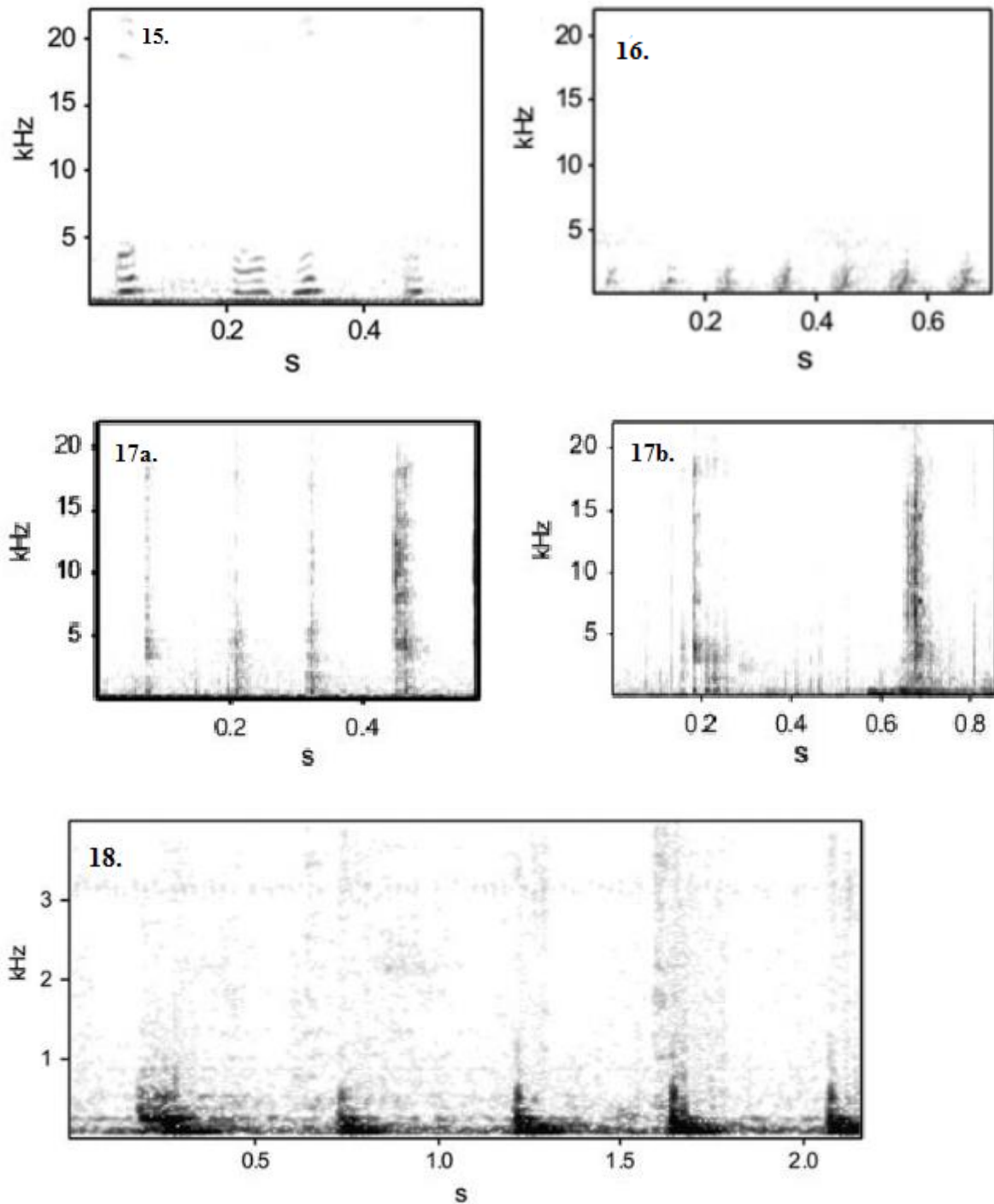


Obrázek 9: Vokalizace *Fukomys micklei*. 1 – calls, 1a – loud call, 1b – soft call, 2 – squeaks, 2a – loud squeak, 2b – soft squeak, 3 – high call, 4 – grunt, 5 – chevron, 6 – squeal, 7 – adult chirp, 8 – whistle, 9 – clucks, 9a – female cluck, 9b – male cluck, 10 – shrieks, 10a – female shriek, 10b – male shriek, 11 – tooth grinding, 11a – long strokes a 11b – short strokes (Vanden Hole et al. 2013).

11.4 Vokalizace rypoše obřího

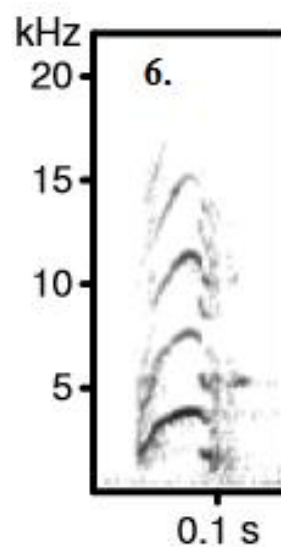
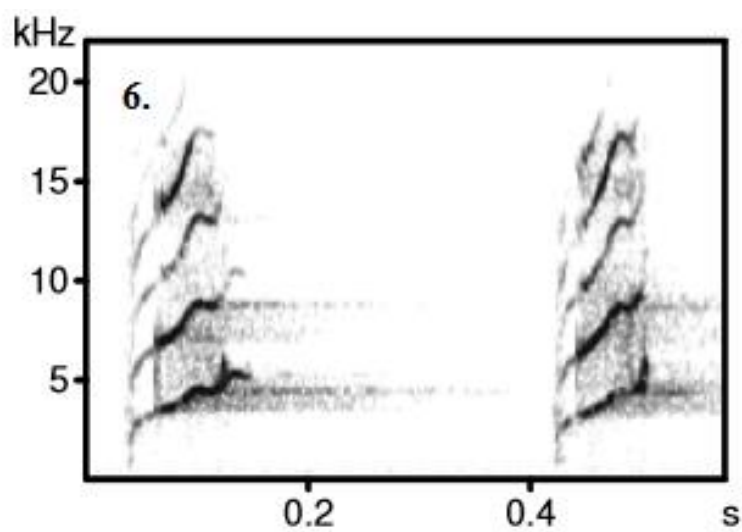
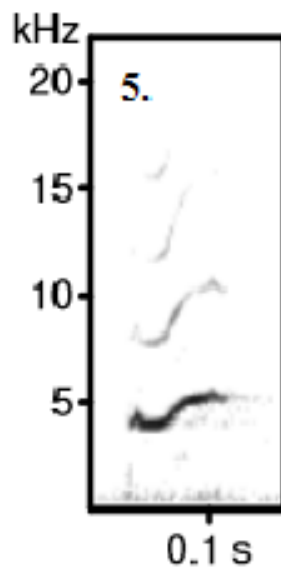
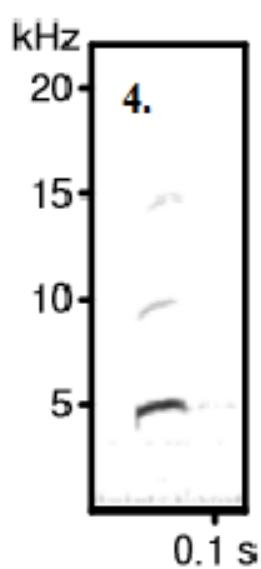
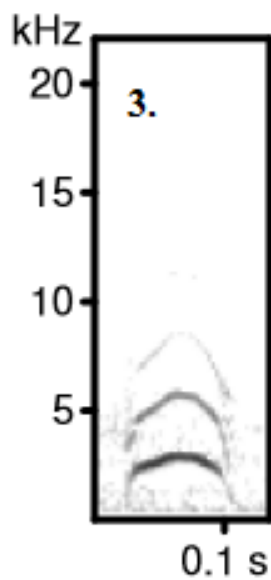
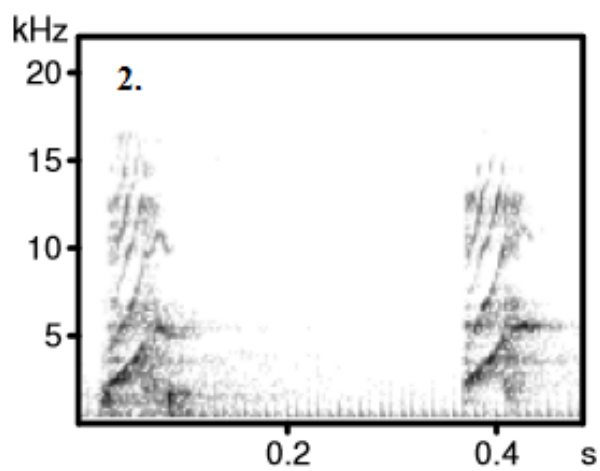
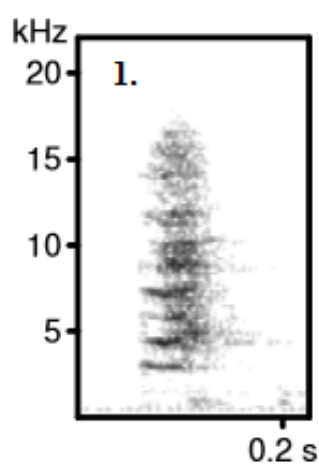


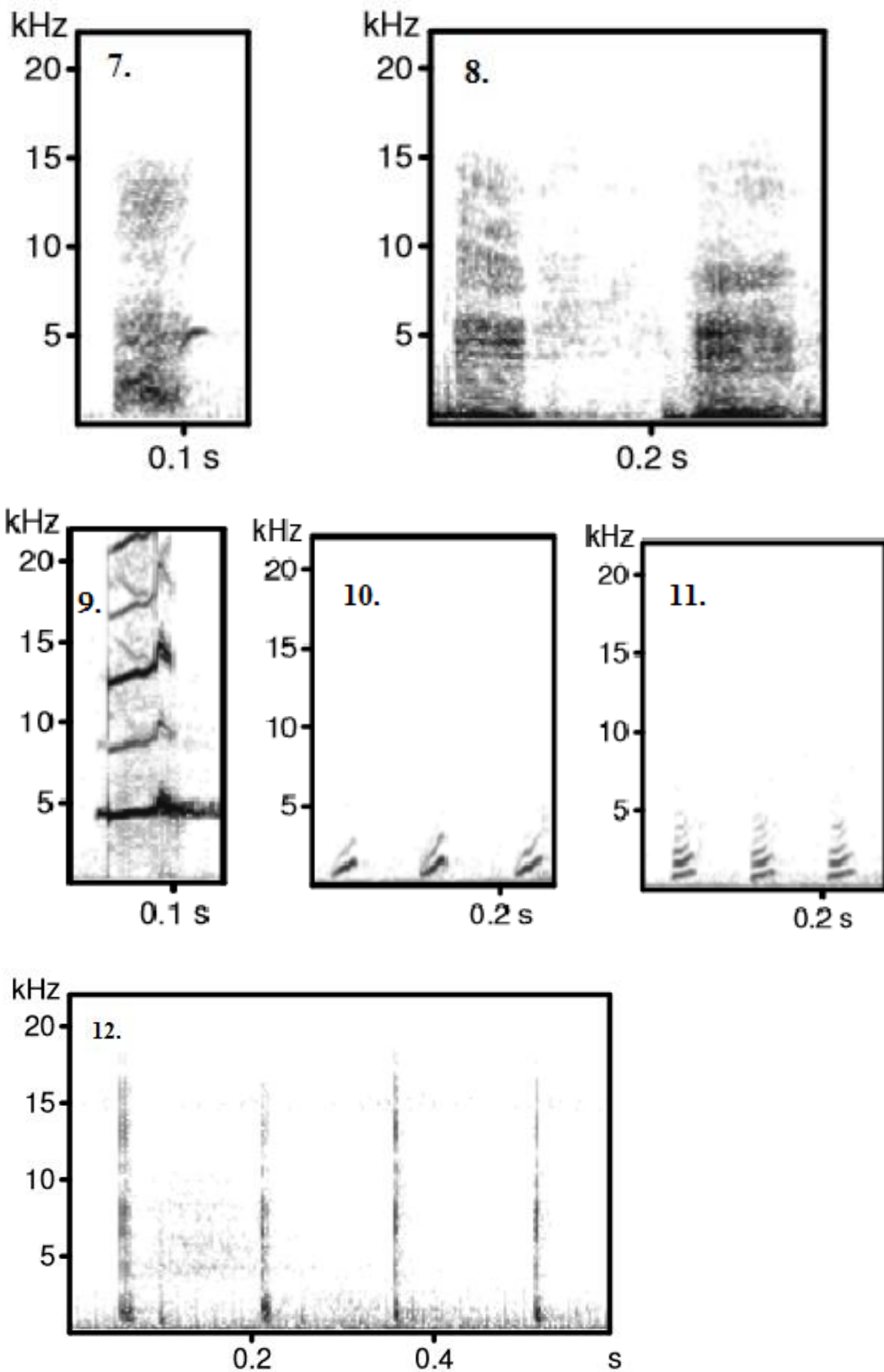




Obrázek 10: Vokalizace rypoše obřího. 1 – twitter, 2 – twitter-like, 3 – long twitter, 4 – gabbling, 5 – squeak, 6 – grunt, 7 – high trill, 8 – swing trill, 9 – scream, 10 – snorting, 11 – hiss, 12 – alert, 13 – cluck, 14 – shriek, 15 – harsh, 16 – trill, 17 – teeth grinding, 17a – fast teeth grinding, 17b – slow teeth grinding a 18 – seismic signals (Bednářová et al. 2013).

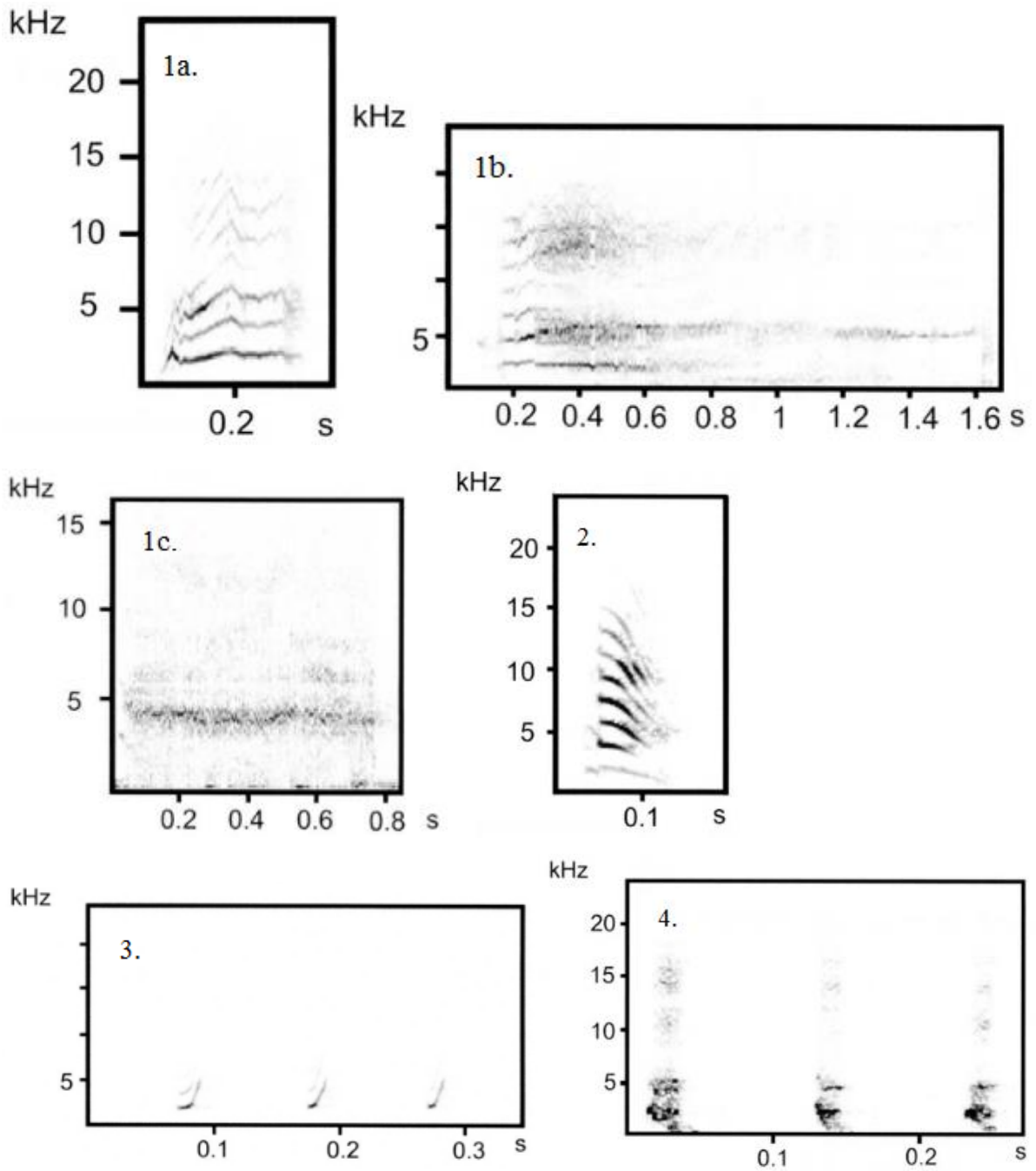
11.5 Vokalizace rypoše Darlingova

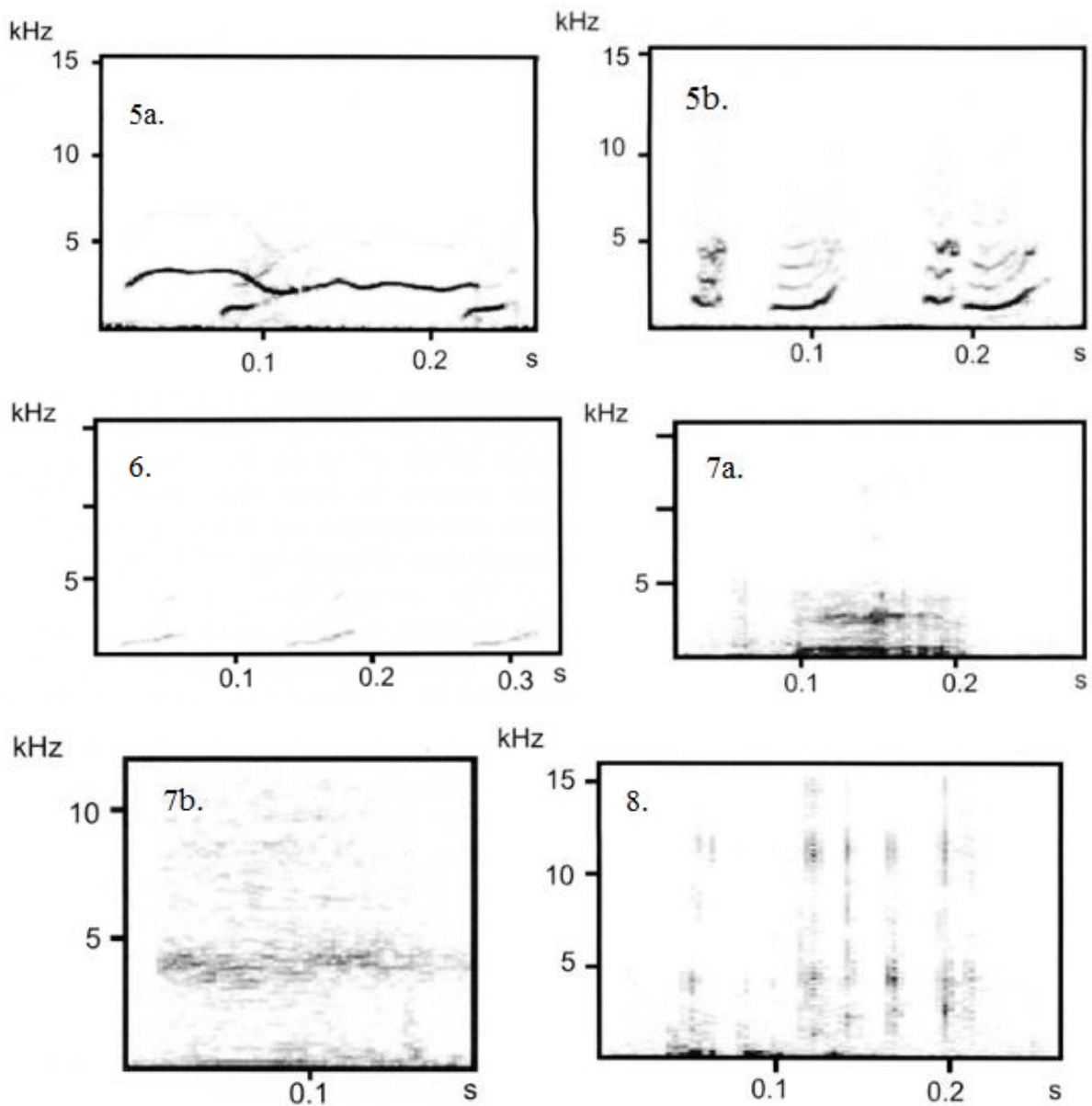




Obrázek 11: Vokalizace rypoše Darlingova. 1 – cheep2, 2 – cheep1, 3 – twitter, 4 – whistle, 5 – squeak, 6 – squeal, 7 – harsh, 8 – snort, 9 – alert, 10 – cluck, 11 – shriek a 12 – teeth grinding (Dvořáková et al. 2016).

11.6 Vokalizace rypoše stříbřitého





Obrázek 12: Vokalizace rypoše stříbřitého. 1 – squeaking, 1a – cheep, 1b – squeal, 1c – squeak, 2 – scream, 3 – high cluck, 4 – gabbling, 5 – female courtship call, 5a – chirp, 5b – female cluck, 6 – low cluck, 7 – hissing, 7a – hiss a 7b – grunt, 8 – teeth grinding (Knotková et al. 2009).