

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Dělba práce a polyethismus v koloniích sociálních rypošů

Bakalářská práce

Terezie Englová

Vedoucí práce: doc. Mgr. Radim Šumbera, Ph.D.

České Budějovice 2016

Englová T. 2016. Dělna práce a polyethismus v koloniích sociálních rypošů. (Division of labour and polyethism in colonies of social mole-rats. Bc. Thesis, in Czech) – 34 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Eusocial species of African mole-rats live in groups cooperating on multiple tasks and employing division of labour. In captivity, individuals of the same group were found to differ in cooperative contribution as well as in preference for a particular task which is usually interpreted either as temporal polyethism or existence of behavioural castes. Studies describing these phenomena based on observations of captive colonies suffer from methodological problems and their results are often contradictory, whereas studies on free-ranging mole-rats are few and limited by small sample sizes. In my thesis I review available literature on polyethism, division of labour and related phenomena in African mole-rats. Its general aim is to provide theoretical background for future laboratory experiments.

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

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

V Českých Budějovicích, 21. 4. 2016

.....
Terezie Englová

Poděkování:

Chtěla bych tímto poděkovat svému školiteli Radimu Šumberovi za jeho vedení, užitečné rady a připomínky a za přátelský přístup. Dále bych ráda poděkovala Janu Šklíbovi, který mně vždy pomohl s řešením jakéhokoli problému a Janu Okrouhlíkovi za jeho ochotu mi vše vysvětlit během navrhování experimentu. Velké poděkování patří především mé rodině za umožnění studia a celoživotní podporu ve studiu. Na závěr bych chtěla poděkovat všem svým kamarádům a přátelům, za zlepšování nálady, jejich optimistický přístup a za jejich důvěru.

Obsah

1.	Úvod.....	1
1.1	Kooperativní chování a altruismus	1
1.1.1	Vysoce kooperativní systémy u hmyzu a rypošů	2
1.2	Redefinování eusociality a jednotlivé směry	4
1.3	Polyethismus	5
2	Rypoši jako modelová skupina pro studium rozdílů v aktivitě mezi členy kolonie.....	6
2.1	Pokusy o definování morfologických kast u rypošů.....	6
2.1.1	Znaky odlišující rozmnožující se jedince	7
2.1.2	Definování „královny“ jako kasty	7
2.1.3	Disperze a zakládání nové rodiny u rypošů.....	9
2.1.4	Definování „disperzní/ fyziologické kasty	10
2.2	Behaviorální kasty a věkový polyethismus.....	10
2.2.1	Definování behaviorálních kast.....	11
2.3	Rozdíly v pracovní aktivitě v závislosti na hmotnosti, věku a dominanci.....	12
2.4	Problémy studia pracovní aktivity v laboratorních podmínkách a určení kast.....	15
2.5	Specializace na aktivity spojené s péčí o potomstvo a obranou	16
2.5.1	Sociální hierarchie v rodinách rypošů	19
2.6	Rozdíly v prostorové aktivitě v přirozených podmínkách	20
2.6.1	Aktivita mimo hnízdo v závislosti na reprodukčním statusu	21
2.6.2	Synchronizace pracovní aktivity	22
3	ZÁVĚR	23
4	NAVAZUJÍCÍ POKUS	23
5	OBRAZOVÁ PŘÍLOHA.....	27
6	ZDROJE	29

1. Úvod

V živočišné říši většinou platí, že přirozeným výběrem jsou selektovány geny jedinců, kteří co nejefektivněji zvyšují přímý fitness maximalizováním svého reprodukčního úspěchu. Jedinci by tedy svým chováním měli sledovat své individuální reprodukční zájmy, což však pro některé druhy živočichů neplatí. Někteří jedinci těchto druhů se nerozmnožují a místo toho pomáhají v reprodukci dalším jedincům, což se na první pohled může jevit v rozporu s Darwinovou evoluční teorií (Darwin 1859). Taková kooperace a reprodukční altruismus jsou v živočišné říši poměrně běžné jevy. U některých skupin hmyzu daly vzniknout složitým sociálním uspořádáním, které jsou charakteristické mimo jiné i dělbou práce a specializací jedinců k různým činnostem ve prospěch své kolonie či rodiny (Aoki 1982, Crespi 1992, Kent & Simpson 1992). Podobný sociální systém se vyvinul i u savců, konkrétně v hlodavčí čeledi rypošovité (Rodentia, Bathyergidae) (Jarvis 1981, Jarvis & Bennett 1988, Patzenhauerová et al. 2013). Poznatky o životě rypošů jsou limitovány obtížností jejich výzkumu v přirozených podmínkách a také obtížností simulovat tyto podmínky v zajetí (viz. Kap. Problémy laboratorních studií). U rypošů byla dělba práce a specializace na určité činnosti mnohokrát studována, avšak různí autoři došli poměrně k odlišným výsledkům. Cílem této bakalářské práce je porovnat studie z laboratorních i terénních podmínek zabývající se různými druhy rypošů, porovnat jejich přístup a především porovnat rozdílné výsledky týkající se množství aktivity jednotlivých členů kolonií v závislosti na hmotnosti, věku či dominanci a jejich rozdílnou interpretaci. Dále se také budu zabývat sociální hierarchií, která může dělbu práce ovlivnit a pokusy o definování morfologických kast u rypošů.

1.1 Kooperativní chování a altruismus

Chování je obecně považováno za kooperativní, pokud jsou jeho následky prospěšné i pro jiné jedince. Toto chování může být za určitých podmínek selektováno. Například v případě, že je kooperace vzájemně výhodná a může být opět vysvětlena maximalizováním individuálního reprodukčního úspěchu (Danchin et al. 2008, Davies et al. 2012). Existuje ale i chování, které je přínosné pro jiného jedince, ale naopak nevýhodné pro individuální rozmnožování aktéra. Takový typ chování, kdy

živočich „obětuje“ vlastní rozmnožování, se nazývá reprodukční altruismus (Davies et al. 2012). Reprodukční altruismus je vysvětlován příbuzenskou selekcí. Pokud je altruistické chování směřováno vůči příbuzným jedincům, zvyšuje inkluzivní fitness, tj. přenos genů do další generace skrze jedince s kopiemi stejných genů, jako má kooperující jedinec (Danchin et al. 2008, Davies et al. 2012). Tzv. Hamiltonovo pravidlo říká, že altruismus může být upřednostňován, pokud přínos pro příjemce vynásobený koeficientem jeho příbuznosti převáží náklady dárce (Hamilton 1964). Podle tohoto pravidla může být tedy pro živočichy výhodné pomáhat blízcí příbuznému jedinci. Takoví jedinci, kteří zůstávají v rodině, kde se sami nerozmnožují, ale místo toho různým způsobem pomáhají svým rodičům především s péčí o mláďata, která nejsou jejich potomky (nýbrž nejčastěji sourozenci), se nazývají pomocníci (helpři, ang. helpers) (Krebs & Davis 1997). Tento jev se nazývá kooperativní rozmnožování. U kooperativně se množících obratlovců žijí jedinci ve skupinách, které zahrnují převážně jeden rozmnožující se pár, který produkuje všechny, popř. většinu potomků (Davies et al. 2012). U některých druhů jsou rozmnožující se jedinci jen obtížně schopni vychovat potomky bez pomocníků. Pomocníků může být ve skupině více než rozmnožujících se jedinců (u hmyzu podstatně více) a tito pomocníci také více přispívají k některým činnostem (hlídání, hledání potravy, péče o mláďata). Zástupci jsou například pes hyenový *Lycaon pictus* (Creel & Creel 2002), surikata *Suricata suricatta* (Clutton- Brock et al. 2000) a několika druhů rypošů, např. rypoš lysý *Heterocephalus glaber* (Jarvis 1981) a damarský *Fukomys damarensis* (Bennett & Jarvis 1988).

1.1.1 Vysoce kooperativní systémy u hmyzu a rypošů

Nejsložitějším sociálním systémem je eusocialita. Poprvé byla definována u hmyzu, především řádů Hymenoptera a Isoptera. Wilson (1971) eusocialitu popsal jako sociální uspořádání s dělbou reprodukčních rolí (jeden nebo jen několik reprodukčně aktivních jedinců), kooperativní péčí o potomstvo (pomoc rozmnožujícím se jedinců od těch nerozmnožujících) a překryvem generací (vznikající koexistencí rodičů a mláďat z různých vrhů v jedné kolonii). Jeho definice se postupně stala všeobecně přijímanou a na jejím základě byla eusocialita následně popisována i u dalších hmyzích řádů. Například u japonských mšic řádu *Sternorrhyncha* (Aoki 1982),

australských nosatců (Kent & Simpson 1992), australských třásněnek řádu *Thysanoptera* (Crespi 1992) a dalších.

V 80. letech byla eusocialita popsána i u savců, konkrétně u rypoše lysého *Heterocephalus glaber* (Bathyergidae, Rodentia) (Jarvis 1981). Jako hlavní znak, kterým se rypoši lysí měli lišit od kooperativně se množících savců (tedy těch s pomocníky), autorka uvedla kasty nereprodukujících se jedinců. Ty se měly odlišovat na základě množství vykonané práce, jako hrabání a shromažďování hnízdní výstelky. Následně byla na základě podobných důvodů popsána eusocialita i u dalšího druhu čeledi Bathyergidae, a to u rypoše damarského *Fukomys damarensis* (Bennett & Jarvis 1988, Jarvis & Bennett 1993).

Pro vznik reprodukčního altruismu a eusociality existuje několik různých vysvětlení. Jedním z hlavních je vliv ekologických faktorů. V případě nepříznivých ekologických podmínek, jako je nedostatek zdrojů potravy a volných teritorií, může být opuštění mateřského teritoria, či kolonie za účelem vlastní reprodukce příliš riskantní (Danchin et al. 2008, Davies et al. 2012). Vznik eusociality u rypošů je vysvětlován tzv. hypotézou aridity a distribuce potravy. Tato teorie je založena na předpokladu výhody společného hledání potravy v aridních podmínkách, kde se geofyty vyskytují shlukovitě (Jarvis et al. 1994, Faulkes & Bennett 2013, Lovegrove 1991, Sichilima et al. 2008). V rámci této teorie navrhl Lovegrove (1991) model, který kvantifikuje riziko neúspěšného získávání potravy jako funkci velikosti skupiny a hustoty a množství potravy. Pomocí tohoto modelu se pokusil vysvětlit proč je společné shánění potravy v aridních oblastech nezbytné pro přežití. Největší slabinou této teorie je fakt, že nemůže rozlišit mezi sociálním způsobem života jako důsledkem nepříznivých podmínek a socialitě a kooperaci jako předpokladu k osidlování takového prostředí (Burda et al. 2000).

Další teorie vzniku eusociality byla založena na předpokladu, že příbuznost členů kolonie, a s ní související výhoda kooperativního chování, se může podstatně zvýšit díky inbreedingu (Reeve et al. 1990). Ale centrální role inbreedingu byla u rypošů zpochybněna (Braude 2000). Terénní i laboratorní studie ukazují, že u rypošů je preferován spíše outbreeding (Braude 2000, Cizsek 2000, O'Rian et al. 1996, Patzenhauerová et al. 2013). Centrální role ekologických faktorů je pravděpodobná, avšak existují i solitérní druhy rypošů, kteří žijí v podobných podmínkách, které by měly iniciovat evoluci sociálního života, například rypoš písečný (Bennett & Faulkes 2000).

1.2 Redefinování eusociality a jednotlivé směry

Široké používání termínu eusocialita, který původně vznikl za účelem popisu sociálního uspořádání u hmyzu, způsobilo určité problémy. Jako eusociální druhy mohly teoreticky být označeny i mnohé další druhy kooperativně se množících savců a ptáků, například pes hyenový (Creel & Creel 2002), surikata (Clutton-Brock et al. 2000) hraboš prériový (Solomon 1994) mangusta jižní (Rood 1990) a tamaríni (Tergorgh & Goldizen 1985). Z toho důvodu se začaly objevovat návrhy, jak tento problém vyřešit. Přístupy autorů by se daly rozdělit do dvou směrů. Prvním směrem, kterým se ubíraly snahy o revizi eusociality, byly návrhy rozšíření její definice o přítomnost permanentních kast (Crespi & Yanega 1994). Kasty byly poprvé definovány u hmyzu jako jakýkoliv soubor jedinců určitého morfologického typu, který vykonává určité činnosti v kolonii (Wilson 1971). Podle tohoto přístupu by se měly striktně oddělit eusociální společenstva (hmyzu) od kooperativně se množících societ a sociálního uspořádání rypošů *H. glaber* a *F. damarensis* by mělo být zařazeno do skupiny semisociální, nikoliv eusociální (Crespi & Yanega 1994). Gadagkar (1994) také ve své práci navrhuje použít přítomnost kast jako kritérium, ale pouze k rozlišení tzv. vysoce eusociálních druhů od primitivně eusociálních druhů.

Druhý směr reprezentuje především práce Shermana et al. (1995), která považuje kooperativně množící se druhy a eusociální druhy za součást jednoho kontinua spíše než za diskrétní skupiny. Zároveň navrhuje, že pozice určitého druhu, či populace na tomto kontinuu by mohla být určena hodnotou tzv. reprodukční šikmosti (reproductive skew), která nabývá hodnot od nuly (pro skupiny s rovnoměrným rozložením celoživotního reprodukčního úspěchu) do jedné (u druhů, kde je veškerá reprodukce ve skupině omezena na jediný rodičovský pár). Výhodou tohoto přístupu je, že zde mohou být bezobratlí i obratlovci seřazeni na společné ose (obr. 1). Na začátku osy leží skupiny s pomocníky (tj. dospělými jedinci, kteří se momentálně nerozmnožují) jako jsou kukačka rýhozobá, hyeny skvrnitá, psoun prériový, šakal obecný, včely rodu *Xylocopa* a vosy čeledi Stenogastrinae. Zhruba uprostřed leží druhy se societami s jediným reprodukčním párem, ve kterých jsou příležitosti pro vlastní reprodukci pomocníků limitovány celý jejich život, což jsou rypoši lysí a rypoši damarští, mangusty jižní, psi hyenovití, včely rodu Halictidae a termity. U těchto druhů se jen několik pomocníků stane reprodukčně aktivními, kvůli

limitovaným možnostem disperze. Na konci kontinua (Obr. 1) se nachází druhy, které vykazují konzistentní vnitroskupinové rozdíly v celoživotním reprodukčním úspěchu. Velká část členů kolonie se nikdy nereprodukuje a ve většině případů jsou zcela sterilní. Do této části kontinua patří známé příklady kolonií se sterilními či částečně sterilními kastami, jako jsou japonské mšice, termiti s velkými koloniemi a včely.

Jistým nedostatkem tohoto přístupu je obtížnost stanovení přesné hodnoty reprodukční šikmosti u volně žijících dlouhověkých živočichů, jako jsou právě rypoši. Jako možné řešení navrhli Patzenhauerová et al. (2013) použití proxy parametrů spočtených na základě molekulárních dat o rodičovství a vzájemné příbuznosti jedinců ve skupině. Těmito parametry by mohly být například četnost výskytu známek změny na pozici rozmnožujícího se samce, či samice (tj. případů, kdy nejstarší generace potomků není zplozena přítomným rozmnožujícím se samcem, či samicí), četnost výskytu sdílené reprodukce a četnost výskytu mimoskupinové paternity. U každého tohoto parametru lze totiž předpokládat negativní vztah s reprodukční šikmostí.

1.3 Polyethismus

Pokud se specializace na jednotlivé úkony mění s rostoucím věkem individua, nazývá se tento jev věkovým polyethismem (Wilson 1971). Věkový polyethismus se dá předpokládat na základě existence více vrhů ve skupině, tudíž možnosti nových jedinců nahrazovat předešlé jedince v různých pracovních činnostech.

Byly navrženy dva matematické modely („rizikovitost úkonu“ a „hledání práce“), které by měly vysvětlovat udržitelnost polyethismu, jako rozdílu mezi jednotlivci v objemu vykonané práce či druhu práce. Model hledání si práce (foraging for work) je založena na tom, že jedinci po narození začnou provádět úkony, které je možno vykonávat co nejblíže od místa narození a přejdou k jiné aktivitě, pokud na předešlém místě již není práce dostupná. Změna druhu práce (činnosti) zde ale nemusí být striktně závislá na věku (Toft and Franks 1992). Další hypotéza založena na rizikovosti úkonů byla navržena Tofilskim (2002). Ten rozdělil jednotlivé úkony podle rozdílné úmrtnosti na bezpečné a riskantní. Tofilski aplikoval model věkového polyethismu a prokázal, že jedinci kteří provádějí nejdříve bezpečné

úkony, se dožijí déle, než ti kteří by úkony prováděli náhodně. Rozdíl je však v tom, že Tofilski předpokládá, že jedinci určitého věku budou striktně vykonávat určitou činnost. To by však bylo nevýhodné. Kolonie by po odstranění některých jedinců nemohla dále efektivně fungovat (pro rypoše cf. Mooney et al. 2015). Rozdělení rolí v závislosti na věku tedy vzniká díky aktuální potřebě vykonávat určité činnosti nutné k udržování kolonie (Tofts & Franks 1992).

2 RYPOŠI JAKO MODELOVÁ SKUPINA PRO STUDIUM ROZDÍLŮ V AKTIVITĚ MEZI ČLENY KOLONIE

Mezi rypoši můžeme najít širokou škálu sociálních systémů. Jedinci striktně soliterních druhů (rypoš kapský *Georychus capensis*, rypoš prasečí *Bathyergus suillus*, rypoš písečný *Bathyergus janetta* a rypoš stříbřitý *Heliophobius argenteocinereus*) sdílí své nory s dalším jedincem pouze v období páření a péče o mláďata. Sociální rypoši žijí v rozsáhlých podzemních systémech tunelů s hnízdem (či více hnízdy) a potravními komorami. Vyskytují se v různých biotopech od aridních až po mezické. Mezi sociálními druhy byly popsány různé stupně sociality, přičemž u rypoše lysého, rypoše damarského a rypoše Ansellova (*Fukomys anelli*) byla popsána eusocialita (Bennett & Jarvis 1988, Jarvis 1981, Jarvis & Bennett 1993, Panzenhauerová et al. 2013). Mezi sociální druhy rypošů existuje různá míra rozdělení pracovních úkonů a různá míra rozdílů v aktivitě mezi jednotlivými členy kolonie.

2.1 Pokusy o definování morfologických kast u rypošů

Díky kritériu permanentních kast, které bylo navrženo jako dodatek k definici eusociality (Crespi & Yanega 1994), se autoři některých studií zaměřili na jejich prokázání i u rypošů. U eusociálních druhů byly na základě viditelných změn těla spojených s rozmnožováním definovány reprodukční kasty (Bennett & Jarvis 1988, Hazell et al. 2000, Jarvis 1981, Jarvis & Sherman 2002, Lacey & Sherman 1991, van Rensburg et al. 2004). Později se pozornost zaměřila především na fenomén

prodloužení obratlů reprodukčních samic jako nevratné morfologické změny (Henry et al. 2007, O'Rian et al. 2000, Young & Bennett 2010).

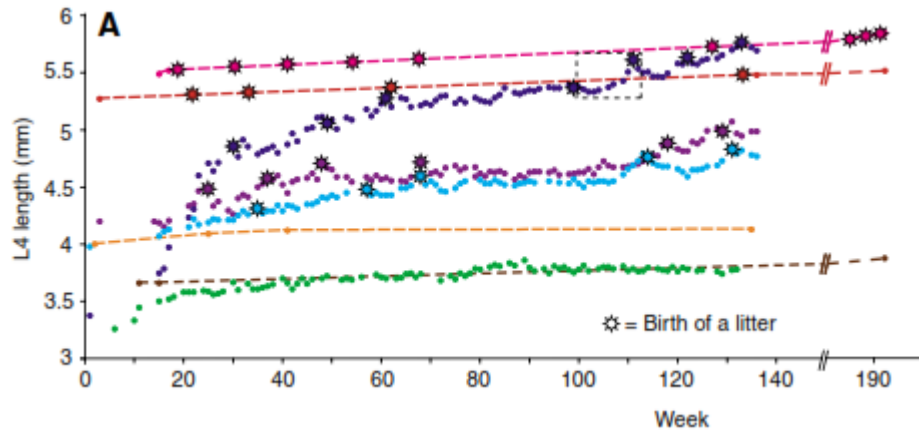
2.1.1 Znaky odlišující rozmnožující se jedince

Rozmnožující se samice rypošů mohou být vizuálně identifikovány podle morfologických odlišností, jako jsou výrazné tříselní a podpažní struky, zduřelá genitální oblast, vyšší hmotnost a celkově protáhlý tvar těla (Bennett & Jarvis 1988, Hazell et al. 2000, Henry et al. 2006, Jarvis 1981, Jarvis & Sherman 2002, van Rensburg et al. 2004). Odlišit reprodukčně aktivní samce je obtížnější. Dají se poznat podle větších varlat (Bennett & Jarvis 1988, Lacey & Sherman 1991). Zpravidla též patří mezi nejtěžší a nejvýše postavené jedince v kolonii (Gaylard et al. 1998, Jacobs et al. 1991, Wallace & Bennett 1998).

2.1.2 Definování „královny“ jako kasty

Autoři studií zabývajících se morfologicky odlišnými kastami rypošů se zaměřili především na studium změn v délce těla reprodukčně aktivních samic. Například ve studii (O'Rian et al. 2000) autoři měřili různé rozměry kostry rypoše lysého (šířku lebky mezi lícními oblouky, délku pánve, délku lebky od vedlejších dutin nosních po velký týlní otvor, maximální šířku mezi temenními kostmi, délku stehenní kosti a délku obratle (L5). Na základě mírného nárůstu bederního obratle u samic po nástupu reprodukce (cca 2mm od největší nerozmnožující se samice) označili reprodukčně aktivní samice za morfologicky specializovanou skupinu. Autoři tento jev nazvali kompletním dimorfismem charakterizovaným výskytem dvou morfologicky velmi odlišných skupin bez přítomnosti přechodných jedinců, viz analogická situace u hmyzu (Holldobler & Wilson 1990). V další studii zabývajících se rozdíly mezi „královnou“ a ostatními samicemi u stejného druhu Henry et al. (2007) popsali mírný nárůst stejného bederního obratle v poměru k šířce lebky (lícních oblouků) (Obr. 2 viz příloha). Dále zjistili, že délka páteře rodiček je úměrná počtu březostí (Obr. 3). Bederní obratle rozmnožujících se samic rostly rychleji během každé březosti, ale jinak rychlost růstu mezi březostmi byla normální ve srovnání s nerodícími samicemi. Jediný rozdíl, který je uváděn mezi rypošem lysým a ostatními savci je, že délky obratlů u ostatních savců nenarůstají s každým cyklem březosti. Nicméně

autoři studovali pouze maximálně sedm po sobě jdoucích vrhů u tří samic, což je relativně malý vzorek. Stejný fenomén byl zjištěn i u rypoše damarského (Young & Bennett 2010).



Obr. 3: Růstové křivky obratlů u rypoše lysého (Henry et al. 2007).

Dlouhodobě plodící královny (růžová a červená křivka), plodící samice sledované od první březosti (tmavě modrá, fialová a světle modrá křivka, body značí porod), nemnožící se samec (okrová křivka), nemnožící se samice (zelená křivka).

Existují různé teorie, proč se obratle reprodukčně aktivních samic prodlužují. První z nich je, že hormony spojené s březostí (androgeny, estrogeny, progesteron) mají u březích samic také důležitou roli v růstu obratlů. Prodlužování obratlů umožňuje zvětšení reprodukčního ústrojí a tedy možnost vyšší natality. Je tedy pravděpodobné, že jsou selektovány samice se schopností plodit vrhy s co nejvíce potomky (Henry et al. 2007). Jiní autoři naopak předpokládají, že tento rozdíl ve velikosti obratlů mezi rozmnožující se samicí a nereprodukujícími se samicemi vzniká až poté, co se hlavní samice stane nejvíce dominantní. Navíc je, spíše než prodlužování obratlů, nápadné zpomalení růstu lebky, což může být způsobeno rozdílnými selekčními tlaky působícími na dominantní samice a podřízené jedince. Dominantní samice totiž redukcí lebky redukuje zároveň i růst řezáků. Předpokladem je, že investice do jejich stálého prodlužování už není nutná, protože se už nepodílejí na hrabání a udržování systému chodeb (Young & Bennett 2010).

Zajímavostí je, že používání termínu morfologická kasta u rypošů na základě kostrečních změn během březosti je zpochybňováno, protože mírné prodloužení bederních obratlů u samic, které byly delší dobu reprodukčně aktivní, je u savců

poměrně běžné, stejně tak i mechanismus hormonálního působení, kterým toto prodloužení vzniká (Bowman & Miller 1999, Vajda et al. 2001). Podle některých autorů je tento jev považován za znak rozšířený mezi savci (c.f. Burda 1999).

2.1.3 Disperze a zakládání nové rodiny u rypošů

Určité morfologické, fyziologické a behaviorální odchylky byly nalezeny i u jedinců, u kterých se očekává, že brzy opustí rodinu a budou dispergovat. Pro pomocníky z kolonie rypošů je disperze často jediný možný způsob, jak se rozmnožovat. U eusociálních rypošů se předpokládá, že puberta je ontogeneticky opožděná a většina jedinců zemře dříve, než se jim naskytne příležitost disperze (Burda 1999). Kombinace strategií zahrnující disperzi části jedinců a filopatrii ostatních může být výhodná, pokud je genetická příbuznost mezi sourozenci vysoká (to znamená koeficient příbuznosti je vyšší než 0.5) a zároveň pokud je vysoké riziko disperze (Burda et al. 2000). Populace rypošů, kteří žijí v aridním prostředí, mají vyšší hodnotu reprodukční šikmosti právě kvůli velmi málo častým změnám v hlavním páru a vysoce riskantní disperzi (Panzenhauerova et al. 2013).

Ukazuje se, že rypoši Ansellovi přijímají do kolonie ochotněji cizí samce než samice. V případě cizích samic měly útoky samic z kolonie pro nově příchozí fatální důsledky (Burda 1990). V terénní studii na rypoši damarském (Hazell et al. 2000) byl poměr dispergujících jedinců lehce vychýlen ve prospěch samců a toto vychýlení bylo ještě markantnější v období s menšími srážkami. Burland et al. (2002) zjistili větší příbuznost mezi samicemi z jednotlivých rodin, což byl zřejmě důsledek častější přítomnosti nepříbuzných samců. V laboratorních podmínkách se "disperzní" jedinci (viz násl. kapitola) u rypoše lysého vyskytovali v koloniích s větším počtem členů a v 95 % se jednalo o samce (O'Rian et al. 1996).

Je možné, že v přirozených podmínkách samci a samice využívají rozdílné způsoby dispergování. Samice zřejmě dispergují častěji pod zemí (Lövy et al. 2013), zatímco samci se mohou k některé takové samici pouze připojit či se mohou pokusit připojit do cizí rodiny, což by vysvětlovalo častější pohyb samců nad zemí ve studii Hazel et al. (2000). Kromě vhodných vnějších podmínek (př. vlhkosti půdy) může být výskyt takovýchto jedinců podmíněn podněty, vycházejícími z velikosti a věkové kompozice kolonie (O'Rian et al. 1996).

2.1.4 Definování „disperzní/ fyziologické kasty

Disperzní jedinci rypoše lysého a rypoše damarského mají větší zásoby tuku (O'Rian et al. 1996, Braude 2000, Hazell et al. 2000), zvýšené množství luteinizačního hormonu (lutropinu) v krvi a méně pracují (Bennet & Faulkes 2000). Tito jedinci též preferují páření se zvířaty z jiné kolonie, zatímco ostatní vykazují vůči cizím jedincům agresivitu (O'Rian et al. 1996).

Scantlebury et al. (2006) ukazují na základě pozorování v terénu a měření denního energetického výdaje, že aktivita rypošů se liší v závislosti na ročním období. Během suchého období byly hodnoty denního energetického výdaje průkazně vyšší u menších jedinců (autoři použili definici kast často pracujících a málo pracujících dělníků, viz níže), ale v období dešťů se energetický výdej těžších jedinců zvýšil. Autoři předpokládají, že méně pracující dělníci tvoří fyziologicky odlišnou disperzní kastu, jejíž členové nepřispívají k úkonům nutným k fungování kolonie, ale soustřeďují se na vybudování vlastních tukových zásob pro budoucí disperzi. U této disperzních „kast“ nebyly prokázány žádné změny ve stavbě kostry, pouze zvýšené množství tukových zásob, které má zřejmě usnadnit přežití po opuštění kolonie a založení nové kolonie.

2.2 Behaviorální kasty a věkový polyethismus

Nerozmnožující se jedinci u sociálně žijících rypošů přispívají k péči o potomstvo nepřímo, a to přinášením potravy a budováním a udržováním systému tunelů, či jejich obranou. Činnosti spojené s udržováním a hloubením nor však nejsou mezi členy kolonie rozděleny rovnoměrně. Mnoho studií se proto zaměřilo na prokázání kast na základě odlišného množství práce, či aktivity (viz Tab. I) (Bennett 1990, Bennett 1992, Bennett & Jarvis 1988, Jacobs et al. 1991, Jarvis 1981, Wallace & Bennett 1998).

2.2.1 Definování behaviorálních kast

Jarvis (1981), která poprvé popsala eusocialitu u rypošů, rozdělila jedince v kolonii na skupiny = kasty na základě odhadu vykonané práce, konkrétně přesouvání potravy a hrabání. Autorka zavedla pojmy, které se použily i v následujících studiích. Jsou to takzvaní často pracující a málo pracující dělníci (ang. frequent, infrequent workers). První skupina se skládala z mladých jedinců s menší hmotností, kteří se nejvíce podíleli na hrabání a nošení potravy. Do druhé skupiny byli řazeni starší a větší jedinci. Dále rozlišila takzvané nepracující jedince (nonworkers), mezi které zařadila největší jedince. V následujících studiích je název „nonworkers“ používán pouze pro reprodukčně aktivní samici a samce (Bennett & Jarvis 1988, Bennett et al. 1990, Bennett 1990).

Po definování eusociality u rypoše lysého se řada studií zaměřila na prokázání behaviorálních kast na základě rozdělení pracovních úkonů u dalších druhů rypošů. Největší pozornost byla zaměřena na rypoše damarského z důvodu podobné sociální struktury, velkých kolonií a podobných ekologických charakteristik v jeho areálu rozšíření (aridní oblasti). V následujících studiích autoři pozorovali členy kolonie rypoše damarského dvakrát týdně dvě až čtyři hodiny a zaznamenávali chování rypošů se zaměřením na pracovní činnost, do které bylo zahrnuto nošení potravy a hnízdního materiálu, udržování systému chodeb, kopání a přesun půdy. V těchto studiích autoři popsali stejné kasty, jako definovala Jarvis (1981) u rypoše lysého (Bennett 1990, Bennett & Jarvis 1988, Jacobs et al. 1991). Hmotnost u neochotně pracujících dělníků byla opět většinou vyšší (viz. Tab. I) (Bennett & Jarvis 1988, Bennett et al 1990, Jacobs et al 1991). Rozdělení do kast podle množství vykonané práce bylo použito i ve studii na rypoši obřím *Fukomys mechowii* (Wallace & Bennett 1998). Množství vykonané práce zde bylo na hmotnosti či věku nezávislé, a nejvíce práce vykonávali nejstarší samec a samice v kolonii (40%). Do kasty více pracujících byl v tomto případě tedy zařazen i rozmnožující se pár.

U rypoše hotentotského *Cryptomys hottentotus hottentotus* Bennett (1992) pozoroval, že mladší a menší jedinci více nosili potravu do potravních zásobáren, nicméně nebyl nalezen rozdíl v hrabání a přesouvání půdy. Aby byly zachovány kasty, bylo zavedeno nové pojmenování - takzvaní dělníci a příležitostní dělníci. Hmotnost příležitostných dělníků, však byla nižší než dělníků. Je také nutno

poznamenat, že toto nové rozdělení vzniklo na základě pozorování jediné kolonie podobně jako i rozdělení na málo a více pracujících dělníky v jiných studiích (Tab. I).

Tab. I: Laboratorní studie zabývající se množstvím vykonané práce v rámci behaviorální kasty a rozdíly v hmotnostech mezi kastami.

Rep. samice (reprodukčně aktivní samice), Rep. samec (reprodukčně aktivní samec), FW (často pracující dělníci), IW (málo pracujících dělníci), průměrná hmotnost často pracujících dělníků (fw) vs. málo pracujících dělníků (iw).

Druh	$N_{(\text{kolonií})} / n_{(\text{jedinců})}$	Rep. samice	Rep. samec	FW	IW	Rozdíl v hmotnostech (FW vs. IW)	Zdroj
<i>H. glaber</i>	1/40	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	1
<i>F. mechowii</i>	1/9	3,4	3,4	15-22	7,11	273/236	2
<i>F. damarensis</i>	1/11	5,4-7,7	0,9- 1,5	12-17,8	5	83/120	3
<i>F. damaren.sis</i>	1/11	8,2	1,1	13-20	6	80/120	4
<i>F. damarensis</i>	2/29	1,8-14	6,2-8,9	5,4-13,2	0-5	93/127	5
<i>C.h. hottentotus</i>	1/8	30,4	3,4	12-22,3	5,5-6,8	88/80	6

1: Jarvis 1981, 2: Wallace & Bennett 1998, 3: Bennett 1990, 4: Bennett & Rarvis 1988, 5: Jacobs et al. 1991 (jedna ze dvou kolonií), 6: Bennett 1992

2.3 Rozdíly v pracovní aktivitě v závislosti na hmotnosti, věku a dominanci

Je zajímavé, že po definování kast u rypoše lysého (Jarvis 1981) žádná další práce nepřinesla přesvědčivé důkazy o tom, že skutečně existují rozdíly v chování/vykonané práci jako diskrétní a více, či méně trvalé kategorie. Autoři jako Lacey & Sherman (1991), ani Jarvis et al. (1991) v navazující studii neprokázali kasty založené na množství vykonané práce. Podle těchto studií by se dalo usuzovat, že variabilita mezi jedinci v množství odvedené práce tvoří spíše kontinuum a její značnou část lze vysvětlit věkem. Jarvis (1981) také předpokládala, že věkový polyethismus se u rypoše lysého vyskytuje, ale pouze u některých jedinců, kteří rychle vyrostou a jsou schopni se tak přeradit do kasty méně pracujících dělníků. Věkový polyethismus však zřejmě není limitován pouze na některé jedince v kolonii

a představuje flexibilní sérii změn v chování s rostoucím věkem a hmotností (Lacey & Sherman 1991). V recentní studii Mooney et al. (2015) u stejného druhu také prokázali závislost preference určitého typu činnosti (péče o mláďata vs. obrana kolonie) na věku a tělesné hmotnosti.

U následujících druhů již nebylo prokázáno rozdělení na kasty na základě množství vykonané práce, i když byla pozorována jistá tendence k rozdělení úkonů v závislosti na hmotnosti či věku (Bennett 1990, Bennett & Jarvis 1988, Burda 1990, Fritsch & Gattermann 2002, Gaylard et al. 1998, Jacobs et al. 1991, Lacey & Sherman 1991, Lövy et al. 2013, Mooney et al. 2015 Schielke et al. 2012). Množství práce jedince a jeho celková aktivita mohou být ovlivněny tělesnou hmotností či věkem, pohlavím a reprodukční aktivitou.

U rypoše pretorijského *Cryptomys hottentotus pretoriae* nebylo možné jasně odlišit kasty na základě vykonané práce, ale byla prokázána negativní korelace mezi statusem dominance a hmotností a množstvím vykonané práce (Tab. II) (Moolman et al. 1998). Ve studii Schielke et al. (2012), kde se rodiny rypoše Ansellova umístily do systému chodeb, autoři zkoumali pohybovou aktivitu metodou radiofrekvenční identifikace pomocí čteček, které zaznamenávají pohyb jedince. Bylo zjištěno, že starší jedinci byli méně aktivní než mladší, ale nebyl prokázán rozdíl v aktivitě mezi reprodukčními a nereprodukčními jedinci. Byl pozorován pouze určitý rozdíl mezi pohlavími, přičemž samice měly tendenci být více aktivní (Tab. II). Fritzsche & Gatterman (2002) u stejného druhu také zjistili, že hmotnost je negativně korelována s aktivitou. Samice více kopaly a nosily potravu, kdežto samci spíše prozkoumávali okolí. (Tab. II). Vyšší aktivita samic byla pozorována také u rypoše obřího (Dammann et al. 2011), což je ale rozdíl oproti studii Wallace & Bennett (1998), kde byli u stejného druhu více aktivní samci (Tab. II).

Naproti tomu, někdy se podaří zjistit úplně jiné popř. opačné výsledky. V jedné studii na rypoši damarském měli tzv. více pracující dělníci větší hmotnost, než méně pracující dělníci (Tab. II) a všichni tito více pracující jedinci, včetně rozmnožujícího se páru byli dominantní (Gaylard et al. 1998). Tento rozdíl ve zvýšené aktivitě větších jedinců byl zřejmě způsoben nízkým stářím kolonie, neboť po odchování několika vrhů (kteří se stali „často pracujícími dělníky“) snížili dominantní jedinci svou aktivitu. V nově založených koloniích tvoří silní a velcí jedinci zřejmě hlavní pracovní sílu (Gaylard et al. 1998). Burda (1990) také zjistil vyšší aktivitu větších jedinců u druhu *F. anselli*.

Polyethismus je tedy zřejmě ovlivněn různými faktory jako velikost skupiny a její stáří, výskytem reprodukčně aktivních jedinců či ekologickými podmínkami. Ve většině studií (kromě Gaylard et al. 1998, Burda 1990) byla však popsána vyšší aktivita menších členů kolonie.

Tab. II: Rozdíl v aktivitě členů kolonie v závislosti na reprodukčním statutu, pohlaví a hmotnosti u různých druhů rypošů.

T- terénní studie, L- laboratorní studie, RJ- reprodukční jedinci

Druh	T	N	Aktivita RJ		Aktivita závislá na pohlaví	Korelace na aktivity a hmotnosti	Zdroj
			Samice	Samec			
		(skupin) / L n					
		(jedinců)					
<i>H. glaber</i>	L	1/40	N/A	Nízká	Bez rozdílu	Negativní	1
<i>H. glaber</i>	L	1/31	N/A	N/A	Bez rozdílu	Negativní	2
<i>H. glaber</i>	L	3/48	N/A	N/A	N/A	Negativní	3
<i>F. mechowii</i>	T	1/5	N/A	Nízká	Bez rozdílu	Negativní	4
<i>F. mechowii</i>	L	1/9	Nízká	Nízká	++ samci	Bez rozdílu	5
<i>F. mechowii</i>	L	18	Průměrná	Průměrná	++ samice	N/A	6
<i>F. damarensis</i>	T	1/5	N/A	Nízká	Bez rozdílu	Negativní	7
<i>F. damarensis</i>	L	1/11	Průměrná	Nízká	Bez rozdílu	Negativní	8
<i>F. damarensis</i>	L	1/11	Průměrná	Nízká	Bez rozdílu	Negativní	9
<i>F. damarensis</i>	L	1/17	N/A	N/A	Bez rozdílu	Pozitivní	10
<i>F. damarensis</i>	L	2/33	Nízká a vysoká	Průměrná	Bez rozdílu	Negativní	11
<i>F. anelli</i>	T	5/17	Průměrná	Nízká	Bez rozdílu	Negativní	12
<i>F. anelli</i>	L	7/45	Nízká	Nízká	N/A	Pozitivní?	13
<i>F. anelli</i>	L	1/11	Průměrná	Nízká	N/A	Negativní	14
<i>F. anelli</i>	L	6/47	Průměrná	Průměrná	++ samice	Negativní	15

1: Jarvis 1981, 2: Lacey & Sherman 1991, 3: Mooney et al. 2015, 4: Lövy et al. 2013, 5: Wallace & Bennett 1988, 6: Dammann et al. 2011, 7: Lovegrove 1988, 8: Bennett & Jarvis 1988, 9: Bennett 1990, 10: Gaylard et al. 1998, 11: Jacobs et al. 1991, 12: Šklíba et al. (in prep.), 13: Burda 1990, 14: Fritzch & Gattermann 2002, 15: Schielke et al. 2012

2.4 Problémy studia pracovní aktivity v laboratorních podmínkách a určení kast

Velká většina studií zaměřených na rozdělení pracovních úkonů mezi jednotlivé členy kolonie byla provedena v laboratorních podmínkách v jednoduchých systémech (Bennett & Jarvis 1988, Bennett 1990, Bennett 1992, Gaylard et al. 1998, Jacobs et al. 1991) či akváriích (Jarvis 1981). Jejich problémem je redukce nebo dokonce úplně znemožnění mnoha přirozých typů chování. Ty mohou být způsobeny potravou dodávanou *ad libitum*, nemožností hrabat, dispergovat, popřípadě jednoduchým prostředím. Některé rozdíly mezi terénními a laboratorními daty tedy mohou být přisuzovány limitací prostoru, ve kterém jsou zvířata chována. Kvůli nemožnosti disperze se v chovech vyskytují velcí jedinci, kteří vykazují nejméně pracovní aktivity (nošení potravy a přesouvání hlíny). Takoví jedinci mohou být ti, kteří by kolonii již dávno opustili, pokud by k tomu měli příležitost. Navíc díky absenci predace není nutné, aby tato velká zvířata prováděla specifické úkony, jako je obrana kolonie nebo riskantní vyhazování hlíny z tunelů (Lacey & Sherman 1991, Braude 1991). I aktivity, jako je nošení potravy, či přesouvání hlíny, jsou usnadněné, jelikož zvířata potravu nemusí vyhledávat a nehloubí nové tunely k potravě, pouze půdu přesouvají mezi tunely z plexiskla. Mnozí autoři (Bennett and Jarvis 1988, Bennett 1990, Jacobs et al. 1991, Moolman et al. 1998) dokonce nevytvořili pro experimentální kolonie žádný systém trubek určený ke kopání, přestože sledovali přemísťování půdy. Pouze ve studii Wallace & Bennett (1998) použili autoři rozšířený systém se speciálním prostorem ke kopání. Desmet et al. (2012) zjistili, že přidání takového prostoru zvýší aktivitu jedinců.

To, že jsou zvířata krmena *ad libitum*, má vliv na jejich hmotnost. Například Bennett & Jarvis (1988) uvádí, že z tohoto důvodu již po dvou letech není tělesná hmotnost jasným indikátorem kast kvůli vyšší tělesné hmotnosti mláďat a nižším energetickým požadavkům (absence nutnosti práce). Autoři přiznávají, že nejsou schopni odhadnout, do jaké míry je chování členů kolonie ovlivněno podmínkami v zajetí.

Další problém studií zabývajících se rozdělením pracovních úkonů mezi jedinci ve skupině je malý vzorek a mnohdy neúplné kolonie odchycené bez reprodukčně aktivní samice (viz Tab. I, Tab. II). Výsledky může také velmi ovlivnit

způsob zaznamenávání aktivity. Ve studiích (Bennett 1990, Bennett 1992, Bennett & Jarvis 1988, Jacobs et al. 1991, Moolman et al. 1998) autoři nezaznamenávali, jak dlouho jedinec danou činnost vykonává. Tento způsob zakrývá rozdíly v aktivitě jedince (během dne) i mezi jedinci. Jedinci, kteří pracují častěji, avšak v kratších intervalech, pak mohou být mylně považováni za tzv. často pracující dělníky (Desmet et al. 2012).

Největším nedostatkem těchto studií je však rozdělení jedinců do kast na základě arbitrárně zvolených kritérií. Například Gaylard et al. (1998) si jako mezní hodnotu pro ochotně a neochotně pracující dělníky vybrali 5% z celkového objemu práce vykonané všemi jedinci z dané kolonie. Stejné kritérium se objevuje i ve studiích Bennett & Jarvis (1988) a Jacobs et al. (1991). Jedinci, kteří vykonali více, než 5% z celkové práce kolonie byli hodnoceni jako často pracující dělníci a naopak. Toto rozdělení je tedy založeno na jedné mezní hodnotě, která byla stanovena autory a je nemožné určit, jestli množství práce vykonané jednotlivými jedinci ve skutečnosti netvoří kontinuum.

2.5 Specializace na aktivity spojené s péčí o potomstvo a obranou

Pro kolonie sociálních druhů zvířat, které jsou složeny z velkého počtu jedinců, u hmyzu i u savců, je důležité, aby byly různé úkoly, které jsou s udržováním kolonie spojené, prováděny s co největší efektivitou (Tofts & Franks 1992). Specializace na jednotlivé úkony může eliminovat neefektivní práci. Rozdělení jednotlivých úloh tedy může být u rypošů vnímáno jako produkt selekce pro zvýšení efektivity kolonie (O'Rian & Jarvis 1998, Mooney et al. 2015). Schopnost operativně měnit svoji specializaci na jiné úkony umožňuje uspět v měnících se podmínkách (Mooney et al. 2015).

U rypoše lysého mláďata začínají provádět úkony spojené s udržováním kolonie, jako je odstraňování půdy nebo nošení potravy, po odstavení, tedy kolem pěti týdnů věku (Jarvis & Sherman 2002). Další pracovní aktivitou, kterou provádí především mladší členové rodin u rypoše lysého a damarského, je péče o novorozená mláďata (Lacey & Sherman 1991, Bennett 1990, Mooney et al. 2015). U rypoše damarského tito mladí pomocníci čistí a zahřívají mláďata (Bennett & Jarvis 1988).

Burda (1990) rozdělil členy kolonie rypoše Ansellova (v původní práci označeno jako *C. h. hottentottus*) do šesti kategorií podle velikosti těla a chování. První tři kategorie jsou novorozenci (0-10 dnů), kojenci (1-15 týdnů) a odstavená mláďata (12-24 týdnů), která se již podílejí na přinášení potravy a hnízdního materiálu. Další kategorie jsou takzvaní hlídači mláďat (starší 15 ti týdnů), kteří trávili nejvíce času v hnízdě a jeho okolí, kde mláďata zahřívali a čistili. Také nosili do hnízda potravu ze zásobárny. Někteří jedinci zůstali v této skupině i po odchování prvního vrhu. Další skupinou byli vojáci a dělníci (starší 25 ti týdnů). Ti nejvíce času trávili prozkoumáváním tunelového systému, jeho udržováním a nošením potravy. Poslední byl rozmnožující se pár (cca 1.5 roku), což byli největší jedinci z celé kolonie a většinou zůstávali v hnízdě, i když to bylo pouze odhadnuto a nekvantifikováno. Nebylo ani testováno, zda prozkoumávání systému bylo zapříčiněno jeho patrolováním, tedy zda se skutečně jednalo o vojáky.

Obrana podzemních systémů chodeb proti predátorům je právě však obvykle zastávána jedinci s vysokou hmotností. U rypoše lysého byl počet útoků na predátora (hada) či jedince z cizí kolonie pozitivně korelován s tělesnou hmotností (Burda 1990, Lacey & Sherman 1991, Mooney et al. 2015). Jedinci, kteří kolonii bránili, nebyli ti první, kteří se s vetřelcem setkali (Lacey & Sherman 1991), ale byli přivoláni specifickou vokalizací ostatních (Pepper 1991). Mooney et al. (2015) prokázali u rypoše lysého korelaci mezi agresí a množstvím tělesného tuku. Ochrannou funkci velkých jedinců lze také vypožorovat podle pořadí odchyty (Tab. III). Velcí jedinci bývají chyceni mezi prvními jedinci kolonie (Jacobs et al. 1991, Lovegrove 1988, Yeboah & Dakwa 2002). Nicméně reprodukčně aktivní jedinci (většinou ti největší) bývají chyceni až mezi posledními.

Tab. III: Pořadí odchycených jedinců v závislosti na hmotnosti, statusu dominance a reprodukční aktivitě.

N (počet jedinců), pořadí odchycení korelované s hmotností, pořadí odchycení korelované se statusem dominance, repr. samice (reprodukčně aktivní samice), repr. samec (reprodukčně aktivní samec)

Druh	N	Pořadí/ hmotnost	Pořadí/ status domin.	Odchycení repr. samce	Odchycení repr. samice	Poměr pohlaví M:F	Zdroj
<i>F. damarensis</i>	16	Nezávislé	Pozitivní	Mezi posledními	Mezi posledními	N/A	1
<i>F. damarensis</i>	20	Negativní	N/A	N/A	N/A	3 : 1	2
<i>H. glaber</i>	71	Negativní	N/A	Mezi posledními	Mezi posledními	1,11 : 1	3
<i>C.h. pretoriae</i>	N/ A	Negativní	Negativní	N/A	N/A	1,5 : 1,5	4
<i>F. zechi</i>	10 2	nezávislé	N/A	Poslední	Před repro.sam.	N/A	5

1: Jacobs et al. 1991, 2: Lovegrove 1988, 3: Brett 1991, 4: Moolman et al. 1998,
5: Yeboah & Dakwa . 2002

Velcí jedinci rypoše lysého provádí takzvané vulkánování, což je činnost při které poslední jedinec z kopajícího řetězce vykopává přebytečnou hlínu na povrch. Zvířata jsou při této činnosti vystavena predaci, protože se nachází téměř na povrchu. Rypoši, kteří vyhazují půdu, bývají jedni z největších jedinců v kolonii (Braude 1991). Zajímavým typem chování je také lehávání velkých jedinců u vchodu do hnízda. Toto chování může být považováno za obrané, neboť se tak chovají jedinci, kteří útočili na predátory (Lacey & Sherman 1991).

U rypoše lysého byla také zjištěna pozitivní korelace dominance s obranou kolonie a negativní s péčí o potomstvo (Mooney et al. 2015). V této studii navíc provedli zajímavý pokus pro zjištění, zda jsou jedinci schopni změny specializace. V experimentu odstranili několik jedinců, kteří nejčastěji pečovala o mláďata a několik dalších, kteří aktivně bránili kolonii. Odstranění těchto „specializovaných“ jedinců vyústilo u zbývajících členů v nahrazení a převzetí těchto rolí. Mladší členové nahradili péči o potomstvo a starší jedinci obrannou funkci.

2.5.1 Sociální hierarchie v rodinách rypošů

Většina druhů rypošů (rod *Fukomys*, *Cryptomys* a *Heterocephalus*) jsou sociální, žijící v rodinách, kde se většinou rozmnožuje pouze jedna samice a jeden samec (Bennett 1990, Bennett et al. 1990, Bennett & Jarvis 1988, Lacey & Sherman 1991). V laboratorních podmínkách u rypose lysého a rypose damarského bylo pozorováno i páření dvou samců s jednou samicí (Burland et al. 2004, Jarvis 1981, Lacey & Sherman 1997). U samců stále probíhá i spermatogeneze a samice jsou schopné zabřeznout už po týdnu od smrti královny, po které započne zápasení mezi tzv. beta samicemi o její místo (Jarvis 1981, Bennett & Jarvis 1998). Počty členů rodin rypošů se liší mezi jednotlivými druhy. Např. *Cryptomys hottentotus pretoriae* žije v rodině o přibližně 12 ti členech (van Rensburg et al. 2004), rypoš hottentotský má ve skupině obvykle 4-18 členů (Bennett 1989) rypoš Ansellův žije ve skupinách čítajících kolem 13 ti členů (Šklíba et al. 2012), rodina rypose damarského má 10 až maximálně 49 členů (Burland et al. 2004) a rypoš *Fukomys darlingi* žije v rodinách kolem 5 až 10 členů (Gabathuler et al. 1996).

2.5.1.1 Dominance a způsoby její kvantifikace

Hierarchie kolonie se u sociálních rypošů může vyjadřovat indexem linearity. Skupiny s indexem linearity rovným jedné, tedy skupiny s lineární dominancí zřejmě vykazují nejlepší rozdělení pracovních činností (Gaylard et al. 1998).

Jacobs et al. (1991) a Gaylard et al. (1998) sledovali u rypose damarského intenzitu a frekvenci až 21 typů chování, např. „allogrooming“, kousání do jiných jedinců, přetahování, procházení kolem či přes sebe v tunelech atd. Jednotlivé typy chování byly hodnoceny buď jako dominantní nebo submisivní a na jejich základě byl spočten index dominance. Pomocí tohoto indexu byla pro každého jedince určena hodnota dominance, která odpovídala počtu jedinců, nad kterými byl určitý jedinec dominantní a hodnota submisivity, která odpovídala počtu jedinců, kterým byl jedinec podřízený. Tato hodnota byla použita pro výpočet Landausova indexu linearity, jenž v obou případech ukazoval na lineární hierarchii ($h=0.94$, Jacobs et al. 1991), ($h=0.9$, Gaylard et al. 1998). Hodnota Landausova indexu nevypovídá o

sociální struktury druhu, ale je zajímavá pro porovnávání vospělosti a sociální struktury daných kolonií.

U rypoše damarského byla prokázána korelace mezi indexem dominance a tělesnou hmotností. Dominantní jedinci byli těžší a dominantní samci byly těžší než dominantní samice (Gaylard et al. 1998, Jacobs et al. 1991). Zajímavé bylo, že hmotnost nebyla u rypoše damarského ve všech případech indikací věku, ale spíše známkou jejich sociálního postavení (Jacobs et al. 1991). V případě mladé kolonie rypošů damarských (tři vrhy) linearita prokázána nebyla, neboť index linearity byl velmi malý ($h=0.32$). Větší jedinci navíc pracovali více než mladí (Gaylard et al. 1998). Po následujících dvou vrzích bylo $h=0.9$. U rypoše obřího byla hodnota Landausova indexu 0.83 (Wallace & Bennett 1998). U *F. darlingi* byla u mladé kolonie o 10 členech dominance lineární (Gabathuler et al. 1996). U rypoše *Cryptomys h. pretoriae* linearita prokázána nebyla, neboť hodnota Landausova indexu byla 0.3 (Moolman et al. 1998).

Rypoši damarští mají strukturovanou hierarchii, kde je na ose hierarchie reprodukčně aktivní pár následován nereprodukcujícími se samci. Samice byly většinou podřazené samcům a vždy reprodukčnímu páru (Jacobs et al. 1991). Stejná posloupnost dominance a hmotnosti byla popsána i u rypoše obřího. U tohoto druhu byl index dominance roven 0,83 (Wallace & Bennett 1998). Gaylard et al. (1988) nepozorovali dominanci založenou na pohlaví, ale spíše na pořadí jednotlivých vrhů. Všechna zvířata (krom jednoho) v prvním a druhém vrhu byla identifikována jako dominantní a následovala na hierarchické ose reprodukcující se pár. Fritzsche & Gattermann (2002) popsali u rypoše Anellova hierarchii, kde samci byli dominantní nad samicemi. Ve starší pozorované kolonii *F. darlingi* byli samci také dominantní nad samicemi. Dominance zde korelovala s hmotností a hodnota Landausova indexu byla 0,77 (Gabathuler et al. 1996).

2.6 Rozdíly v prostorové aktivitě v přirozených podmínkách

Přestože výzkumu sociality rypošů byla věnována velká pozornost, jen velmi málo informací bylo získáno v přirozených podmínkách. Je samozřejmě velmi složité získat informace o konkrétním detailním chování, protože není možnost v chodbách bez přístupu světla toto chování pozorovat. Nicméně radiová telemetrie, kterou je

možno lokalizovat zvíře označené vysílačkou, umožňuje hodnotit rozdíly v prostorové a mimohnízdní aktivitě. Hlavním problémem terénních studií aktivity rypošů je jejich velká náročnost, z které pramení jejich malý počet a různá metodika. Z tohoto důvodu se jednotlivé práce špatně porovnávají. V první terénní radiotelemetrické studii Lovegrove (1988) nebyl vůbec schopen měřit aktivitu 9 z 21 členů kolonie z důvodu jejich malé hmotnosti a tedy nemožnosti nasadit obojky. Obojky s vysílačkami by měly být těžší než 5% jejich tělesné hmotnosti. V těchto studiích nemohou být mapováni všichni členové kolonie a není možné přesně určit, jakou pracovní, či jinou aktivitu zvířata právě konají. Avšak polyethismus jako předmět studia je zajímavý právě mezi dospělými jedinci a tento přístup umožňuje získat data o jejich aktivitě v přirozeném prostředí. Různý vzorec aktivity jednotlivých zvířat je zřejmě indikátorem různého typu úloh, které jedinci vykonávají. Pokud se například jedinci pohybují ve velkém okrsku, může to znamenat, že okrsek buď patrolují nebo explorují tunely na jeho okrajích.

2.6.1 Aktivita mimo hnízdo v závislosti na reprodukčním statusu

Ve všech radiotelemetrických studiích provedených na volně žijících sociálních rypoších byli rozmnožující se jedinci nejméně často detekováni mimo hnízdo (Lovegrove 1988, Lövy et al. 2013, Šklíba et al. in prep.). U rypoše obřího byl rozmnožující se samec aktivní pouze polovinu času oproti ostatním členům kolonie a využíval jen asi 20% domovského okrsku ve srovnání s ostatními jedinci. Tento samec se nejčastěji vyskytoval v hnízdě a v jeho těsné blízkosti - zřejmě také v potravních komorách (Lövy et al. 2013). Podobně i reprodukční samci rypoše Ansellova využívali méně prostoru než většina nerozmnožujících se jedinců (Šklíba et al. in prep.). Během těchto terénních studií se podařilo pouze jednou odchytil i reprodukčně aktivní samice, a to u rypoše Ansellova. Ty byly nejvíce aktivní v okolí hnízda, avšak jejich celkové využívání prostoru se překvapivě příliš nelišilo od nerozmnožujících se jedinců. (Šklíba et al. in prep.).

Nejvíce mimohnízdní aktivity vykazovaly malé samice rypošů obřích a damarských (Lovegrove 1988, Lovy et al. 2014). Stejný výsledek byl zjištěn i v případě rypoše Ansellova, kde mezi nerozmnožujícími se jedinci to byly právě samice, kdo se pohyboval ve větších vzdálenostech od hnízda, což by mohlo souviset s jejich odlišným způsobem disperze, při němž zřejmě využívají existující síť tunelů

(Lövy et al. 2013, Šklíba et al. in prep.). U jedné z těchto samic byla dokonce zjištěna krátká návštěva teritoria sousední rypoší kolonie (Šklíba et al. in prep.). Lovegrove (1988) zjistil, že dvě hnízda na okraji systému obývali téměř výhradně dva největší samci, proto předpokládá, že tito samci mohli patrolovat podzemní systém.

Stejně tak jako ve studiích, které byly prováděny v laboratoři, přispívají reprodukčně aktivní zvířata (alespoň samci) nejméně k pracovním úkonům v rámci udržování kolonie i v terénních studiích. Ale na rozdíl od některých laboratorních studií, ve kterých byly popsány kasty na základě pracovní aktivity, v žádné ze studií prováděných v terénu takovéto kasty popsány nebyly. Tělesná hmotnost u rypoše Ansellova korelovala pozitivně s pobytem v hnízdě a negativně s výskytem ve středních a velkých vzdálenostech od hnízda (Šklíba et al. in prep.). Větší jedinci byli méně často zaznamenáni mimo hnízdo i u rypoše obřího a rypoše damarského (Lövy et al. 2013, Lovegrove 1988), což odpovídá i většině laboratorních studií, kde velcí jedinci byli méně aktivní (Dammann et al. 2011, Fritzsche and Gattermann 2002, Lacey a Sherman 1991, Mooney et al. 2015, Schielke et al. 2012).

2.6.2 Synchronizace pracovní aktivity

Lovegrove (1988) předpokládá, že rypoši damarští žijící v poušti Kalahari vyznačující se vysokými teplotami během dne vydrží být aktivní jen jednu hodinu, než se začnou přehřívat. Avšak Lövy et al. (2013) zjistili stejný vzorec denní aktivity u rypoše obřího žijícího v chladných podmínkách, kde byl nebyl důvod k přehřátí z důvodu vysoké teploty. Tuto časovou distribuci považují tedy spíše za vedlejší efekt společného využívání hnízda či za důsledek kooperativní práce. Je velmi pravděpodobné, že u těchto druhů existuje jistá míra koordinace pracovních aktivit. Ukazují na to studie, kdy nemnozíci se jedinci byli opakovaně nalézáni na určitých místech minimálně s jedním dalším členem kolonie, popřípadě bylo pozorováno nahrazování jedince jiným na určitém místě jako například u rypoše obřího (Lövy et al. 2013). U rypoše Ansellova byly denní vzorce mimohnízdní aktivity podobnější u jedinců stejné skupiny, než u jedinců napříč skupinami (Šklíba et al. 2014). Synchronizace aktivity jedinců však u žádného z těchto druhů nebyla spolehlivě prokázána.

3 ZÁVĚR

V rodinách sociálních druhů rypošů lze v laboratorních podmínkách ale do jisté míry i v terénu za pomoci radiové telemetrie pozorovat určité rozdělení rolí. Protože se toto rozdělení rolí zřejmě ve většině případů mění s věkem, lze ho považovat za tzv. věkový polyethismus. Ideální věkový polyethismus je však v přirozených podmínkách zřejmě mnohdy narušen různými ekologickými faktory, např. predací, které mají následně vliv na složení kolonie a dále například rozdílnými rychlostmi růstu u po sobě jdoucích vrhů. Přítomnost behaviorálních kast jako diskrétních kategorií víceméně nezávislých na věku však dosud nebyla u žádného druhu spolehlivě prokázána. Kvůli mnohonásobně nižšímu počtu členů kolonie rypošů oproti koloniím hmyzu se rozdíly v chování jedinců v kolonii nemusí na první pohled zdát kontinuální, což může svádět tyto kasty nějakým způsobem definovat. Vždy by však mělo být jasné, že jde pouze o arbitrární rozdělení jedinců do kategorií, nikoliv o kasty v pravém slova smyslu. Savci jsou kromě věku velmi ovlivněni sociálními interakcemi, a proto jsou zajímavé studie zabývající se rozdělením pracovních úkonů v závislosti na statutu dominance

4 NAVAZUJÍCÍ POKUS

Popisu rozdílů v aktivitě mezi členy kolonií sociálních rypošů se věnovalo mnoho studií (např. Dammann et al. 2011, Fritzsche and Gattermann 2002, Lacey a Sherman 1991, Mooney et al. 2015, Schielke et al. 2012). V žádné z nich se však nepodařilo na základě rozdílů v aktivitě, či v preferenci pracovních úkonů dokázat existenci behaviorálních kast. Hlavním nedostatkem studií je malý vzorek, který ve většině případů znemožnil rozlišit, zda variabilita v chování jedinců tvoří diskrétní shluky, což by ukazovalo na existenci kast (Bennett 1990, Bennett, 1992, Bennett and Jarvis 1988, Jacobs et al. 1991, Jarvis 1981, Wallace and Bennett 1998) nebo kontinuum, což by ukazovalo spíše na polyethismus závislý na věku. Ve své navazující magisterské práci se proto zaměřím na tento jev.

Pozorování bude prováděno na druhu *F. darlingi*. K pozorování využiji pět rodin, které byly odchyceny v Nsanje, jižní Malawi v roce 2005. Všechny rodiny

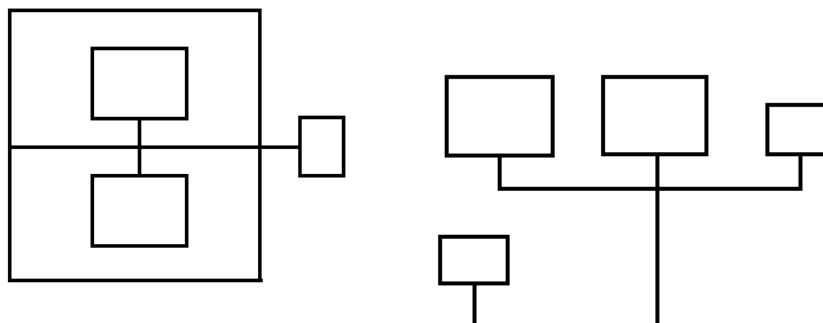
mají jeden rozmnožující se pár. V těchto rodinách jsou také nerozmnožující se potomci reprodukčního páru, kteří pocházejí z různých vrhů. Počet členů jednotlivých rodin je sedm až deset (průměr 9.2). Celkově se jedná o 46 jedinců o hmotnosti od 60 g do 198 g. Jejich věk se pohybuje od jednoho roku do minimálně 10 let u odchycených zvířat, u kterých není přesný věk známý.

Experiment bude probíhat na katedře zoologie, PřF JU v Českých Budějovicích. V experimentální místnosti bude nastavena světelná perioda 12 hodin se světlem od 6:00 do 18:00 h. Rypoši jsou krmeni několika druhy zeleniny a ovoce (mrkvi, bramborem, jablkem, batátem, řepou) a jednou týdně komerčně vyráběnou potravou Darwin (sušené ovoce, semena). Jako výstelka je používáno konstantní množství rašeliny. Všechna zvířata z rodin, které budou používat při pokusu, mají zaveden podkožní veterinární čip, který umožňuje jejich identifikaci.

K zaznamenávání aktivity bude používán systém elektronické identifikace Trovan[®] technology, který je založený na nízkofrekvenčních transpondérech (125 kHz). Pro pilotní experiment bylo použito 5 RFID čteček (Trovan LID650) s anténami umístěnými kolem chodby. Čtečky rozpoznají každého jedince podle implantovaného podkožního identifikačního čipu. Čas průchodu jedince anténou byl zaznamenán spolu s kódem jeho čipu a číslem antény a uložen do paměti čtečky. Pomocí programu Dorset ID pak byla data z jednotlivých čteček denně stahována. Tento systém je velice citlivý a zaznamená každý průchod jedince. K dispozici je v současné době šest kruhových čteček, které se mohou umístit libovolně na systém, který byl vyroben, aby byl kompatibilní s průměrem čteček a odpovídal tělesné velikosti *F. darlingi*. Tato metoda poskytuje možnost získat mnohonásobně více záznamů, než při pozorování, které by prováděl jeden člověk pouze několik hodin denně, jak tomu bylo v mnoha předchozích studiích (Bennett 1990, Bennett et al. 1990, Bennett and Jarvis 1988, Jacobs et al. 1991).

Pokus bude probíhat v systému z plexiskla, který bude obsahovat hnízdni a potravní komoru a jednu komoru, která slouží k vylučování. V současné době jsou k dispozici dva návrhy systémů chodeb, jeden „linearizovaný“ a jeden „cirkulární“ systém (Obr. 4). Výhody a nevýhody těchto typů systému budou v nejbližší době testovány a následně bude pro pokus používán jeden standardizovaný systém. Pokus bude probíhat u každé z pěti rodin opakovaně s pauzou jednoho měsíce, aby zvířata nepřestala být v systému aktivní a nebyl u nich například vyvolán příliš velký stres z

častého přemísťování. Rodina bude v systému ponechána šest dní a to z hygienických důvodů a pro porovnání se studií Schielke et al. (2012)



Obr. 4: Cirkulární a linearizovaný systém

Během pobytu zvířat v systému budou prováděny určité zásahy, jako zablokování tunelu vedoucího k potravě překážkou, kdy se bude pozorovat, kteří jedinci hlínu odstraňují

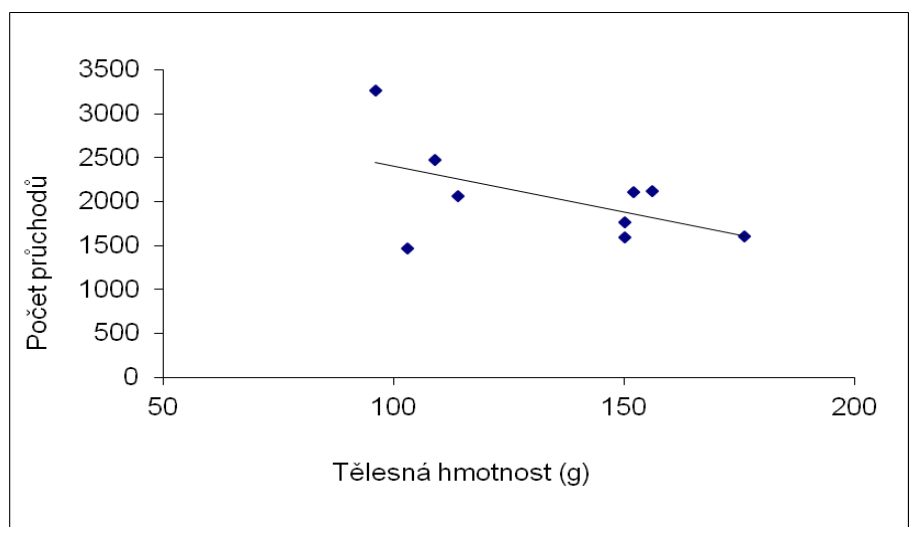
Ve své diplomové práci se budu zabývat těmito otázkami:

1. Snižuje se aktivita u jedinců s vyšší hmotností?
2. Vyskytují se těžší jedinci častěji v hníždě?
3. Liší se aktivita v závislosti na pohlaví?
4. Pokud dojde k zablokování tunelu, odstraňují překážku mladší (menší) jedinci?

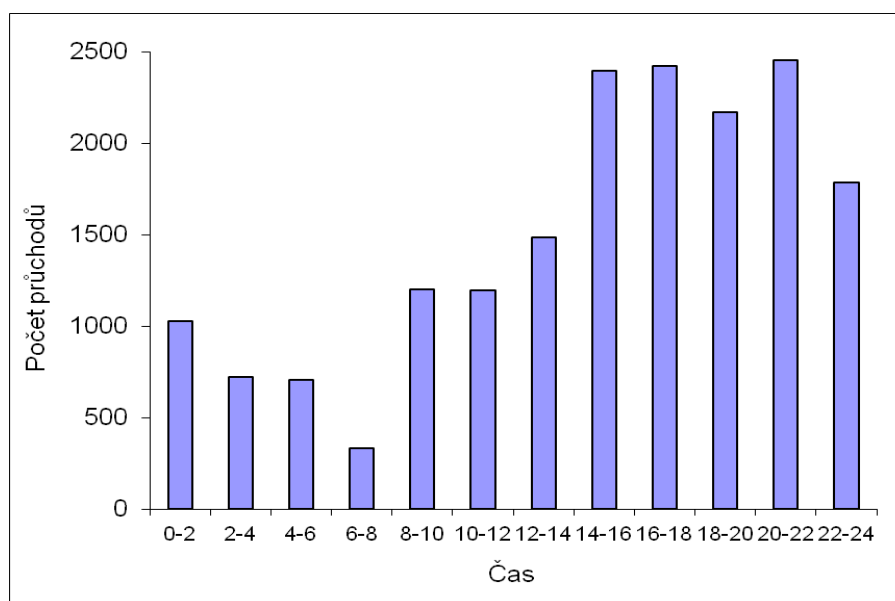
Níže jsou uvedeny předběžné výsledky pozorování jedné rodiny s deseti členy, u které byla u všech členů zaznamenávána aktivita po dobu šesti dnů. Data byla filtrována z důvodu možného opakujícího se zaznamenávání jedince, který se nachází u čtečky, což znamenalo, že za aktivního byl považován pouze takový jedinec, jehož záznam na jedné čtečce byl oddělen pauzou deseti sekund. Data z prvního dne, kdy byla rodina přemísťována do systému, byla odstraněna z důvodu prozkoumávání a nadměrné aktivity v novém prostředí.

Pro zpracování dat a určení aktivity jsem prozatím použila pouze četnost jednotlivých průchodů. Další možností je stanovovat aktivitu na základě pobytu v hníždě. Zda je jedinec v hníždě by umožňovaly určit dvě čtečky umístěné v těsné

blízkosti sebe, což jsme v tomto pilotním experimentu neměli. Na obrázku č. 5 je vidět mírný pokles celkové aktivity s rostoucí tělesnou hmotností.

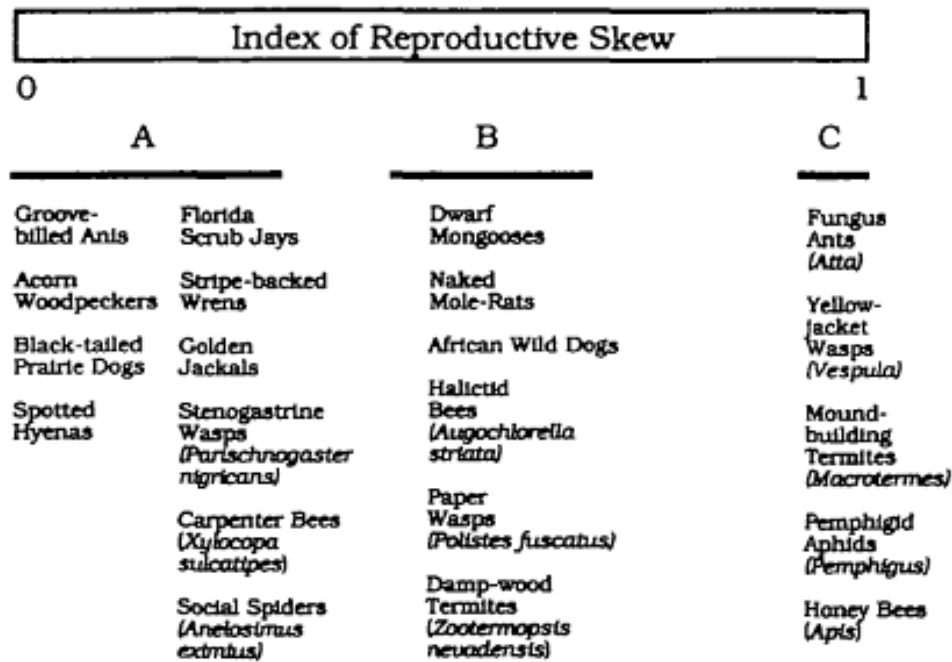


Obr. 5: Závislost počtu průchodů na tělesné hmotnosti během šesti dní záznamu jedné rodiny rypoše *F. darlingi*.



Obr. 6: Počet průchodů zvířat čtečkami v průběhu 24-h dne. Aktivita je minimální v ranních a maximální ve večerních hodinách, což by odpovídalo denní aktivitě, avšak aktivita se nezvyšuje ihned po rozsvícení (v 6 hodin ráno), ale až o dvě hodiny déle.

5 OBRAZOVÁ PŘÍLOHA



Obr. 1: Kontinuum eusociality (Sherman 1995)



Obr. 2: Rentgenové snímky rypošů lysých (Henry et al. 2007).

Vysvětlivky: A: relativní velikosti zkoumaných rypošů (plná čára- vrchol bederní páteře, přerušovaná čára- začátek obratle L8), B: číselné značení obratlů, C: reprodukčně aktivní samice na začátku a na konci studia, D: reprodukčně aktivní samice ve vysokém stádiu březosti.

6 ZDROJE

- Aoki S. 1982. Soldiers and altruistic dispersal in aphids. UK: Westview Press.
- Bennett NC, Faulkes CHG. 2000. African mole-rats: ecology and eusociality. UK: Cambridge University Press.
- Bennett NC, Jarvis JUM, Wallace DB. 1990. The relative age structure and body masses of complete wild-captured colonies of two social mole-rats, the common mole-rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus* and Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis*. J. Zool. 220: 469-485.
- Bennett NC, Jarvis JUM. 1988. The social structure and reproductive biology of colonies of the mole-rat, *Cryptomys damarensis* (Rodentia, Bathyergidae). J. Mamm. 69(2): 293-302.
- Bennett NC. 1989. The social structure and reproductive biology of the common mole-rat, *Cryptomys h. hottentotus* and remarks on the trends in reproduction and sociality in the family Bathyergidae. J. Zool. 219: 45-59.
- Bennett NC. 1990. Behaviour and social organization in a colony of the Damaraland mole-rat *Cryptomys damarensis*. J. Zool. 220: 225-248.
- Bennett NC. 1992. Aspects of the social behaviour in a captive colony of common mole-rat *Cryptomys hottentotus* from South Africa. Z Saugetierdkd. 57: 294-309.
- Bowman BM, Miller SC. 1999. Skeletal mass, chemismy and growth during and after multiple reproductive cycles in the rat. Bone. 25: 553-559.
- Braude S. 2000. Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. Behav. Ecol. 11: 7-11.
- Braude SH. 1991. Which naked mole-rats volcano?. In: The biology of the naked mole-rat. Sherman PW, Jarvis JUM, Alexander RD. USA: Princeton University Press. p. 185-194.
- Brett RA. 1991. The populations structure of naked mole-rat colonies. In: The biology of the naked mole-rat. Sherman PW, Jarvis JUM, Alexander RD. USA: Princeton University Press. p. 97-136.

- Burda H, Honeycutt RL, Begall S, Locker-Grütjen O, Scharff A. 2000. Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47:293-303.
- Burda H. 1990. Constraints of pregnancy and evolution of sociality in mole-rats with a special reference to reproductive and social patterns in *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae, Rodentia). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 28: 26-39.
- Burda H. 1999. Syndrome of eusociality in african subterranean mole-rats (Bathyergidae, Rodentia), its diagnosis and aetiology. In: *Evolutionary Theory and Processes: Modern Perspectives*. Wasser S. NLD: Springer Netherlands. p. 385-418.
- Burland TM, Bennett NC, Jarvis JU, Faulkes CG. 2004. Colony structure and parentage in wild colonies of co - operatively breeding Damaraland mole - rats suggest incest avoidance alone may not maintain reproductive skew. *Mol. Ecol.* 13(8): 2371-2379.
- Burland TM. Bennett NC. Jarvis JU. Faulkes CG. 2002. Eusociality in African mole-rats: new insights from patterns of genetic relatedness in the Damaraland mole-rat (*Cryptomys damarensis*). *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269(1495): 1025-1030.
- Ciszek D. 2000. New colony formation in the „highly inbred“ eusocial naked mole-rat: outbreeding is preferred. *Behav. Ecol.* 11: 1-6.
- Clutton- Brock TH, Brotherton PNM, O'Rian MJ, Griffin AS, Gaynor G, Sharpe L, Kansky R, Manser MB, McIlrath GM. 2000. Individual contributions to babysitting in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Proc. R. Soc. London. B.* 267: 301-305
- Creel NM, Creel S. 2002. *The African wild dog: behavior, ecology and conservation*. US: Princeton University press.
- Crespi BJ, Yanega D. 1994. The definition of eusociality. *Behav. Ecol.* 6: 109-115.
- Crespi BJ. 1992. Eusociality in Australian gall thrips. *Nature.* 359: 724-726.
- Dammann P, Sell DR, Begall S, Strauch CH, Monnier VM. 2011. Advanced glycation end-products as markers of aging and longevity in the long-lived Ansell's mole-rat (*Fukomys ansellii*). *J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci.* glr208.

- Danchin E, Giraldeau LA, Cézilly F. 2008. Behavioural ecology. UK: Oxford University Press.
- Darwin CH. 1859. The origin of species. UK: Murray.
- Davies NB, Krebs JR, West SA. 2012. An introduction to behavioural ecology. UK: John Wiley & Sons.
- Desmet N, Van Daele PAAG, Adriens D. 2012. A methodical analysis of behavioral observation in social African mole-rats (Bathyergidae, rodentia). *Mammalia* 77.1: 59-69.
- Faulkes CHG, Bennett NC. 2013. Plasticity and constraints on social evolution in African mole-rats: ultimate and proximate factors. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 368: 20120347.
- Fritzsche P, Gattermann R. 2002. Sozialverhalten, Kommunikation und Arbeitsteilung beim Sambischen Graumull *Cryptomys anselli*. In: Gansloßer U, editor. Gruppenmechanismen. Fürth, Germany: Filander-Verlag. p. 159–172.
- Gabathuler U, Bennett NC, Jarvis JUM. 1996. The social structure and dominance hierarchy of the Mashona mole-rat *Cryptomys darlingi* (Rodentia: Bathyergidae) from Zimbabwe. *J. Zool.* 240: 221-231.
- Gadagkar R. 1994. Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what should we do about it. *Oikos* 70: 485-488.
- Gaylard A, Harrison Y, Bennett NC. 1998. Temporal changes in the social structure of a captive colony of the Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis*: the relationship of sex and age to dominance and burrow-maintenance activity. *J. Zool.* 244: 313-321.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theoret. Biol.* 7: 17-52.
- Hazell RWA, Bennett NC, Jarvis JUM, Griffin M. 2000. Adult dispersal in the cooperatively breeding Damaraland mole-rat (*Cryptomys damarensis*): a case study from the Waterberg region of Namibia. *J. Zool.* 252:19-25.
- Henry EC, Dengler-Crish CHM, Catania KC. 2007. Growing out of a caste – reproduction and the making of the queen mole-rat. *J. Exp. Biol.* 210:261-268.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. The ants. USA: Harvard University Press.

- Jacobs DS, Bennett NC, Jarvis JUM, Crowe TM. 1991. The colony structure and dominance hierarchy of the Damaraland mole-rat *Cryptomys damarensis* (Rodentia: Bathyergidae), from Namibia. *J. Zool.* 224: 553-576.
- Jarvis JUM, Bennett NC. 1993. Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. *33*: 353-360.
- Jarvis JUM, O’Rian MJ, Bennett NC, Sherman PW. 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Tree.* 9: 47-51.
- Jarvis JUM, O’Rian MJ, McDaid E. 1991. Growth and factors affecting body size in naked mole rats. In: *The biology of the naked mole-rat.* Sherman PW, Jarvis JUM, Alexander RD. USA: Princeton University Press. p. 358-383.
- Jarvis JUM, Sherman PW. 2002. *Heterocephalus glaber*. *Mamm. Species.* 706: 1-9.
- Jarvis JUM. 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science.* 212: 571-573.
- Kent DS, Simpson JA. 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae). *Naturwissenschaften.* 79: 86-87.
- Krebs JR, Davies NB. 1997. *Behavioural ecology: an evolutionary approach.* UK: Blackwell Publishing.
- Lacey EA, Sherman PW. 1991. Social organization of naked mole-rat colonies: Evidence for divisions of labor. In: *The biology of the naked mole-rat.* Sherman PW, Jarvis JUM, Alexander RD. USA: Princeton University Press. p. 275-336.
- Lacey EA, Sherman PW. 1997. Cooperative breeding in mammals. In: *Cooperative breeding in naked mole-rats: Implications for vertebrate and invertebrate sociality.* Lacey EA, Sherman PW. US: Cambridge University Press. p. 267-301.
- Lovegrove BG. 1988. Colony size and structure, activity patterns and foraging behaviour of a colony of the social mole-rat *Cryptomys damarensis* (Bathyergidae). *J. Zool.* 216: 319-402.
- Lovegrove BG. 1991. The evolution of eusociality in mole rats (Bathyergidae): a question of risks, numbers and costs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 37-45.
- Lövy M, Šklíba J, Šumbera R. 2013. Spatial and temporal activity patterns of the free-living giant mole-rat (*Fukomys mechowii*), the largest social Bathyergid. *Plos one.* 8(1): 1-9.

- Moolman M, Bennett NC, Schoeman AS. 1998. The social structure and dominance hierarchy of the highveld mole-rat *Cryptomys hottentotus pretoriae* (Rodentia: Bathyergidae). *J. Zool.* 246: 193-201.
- Mooney SJ, Filice DCS, Douglas NR, Holmes MM. 2015. Task specialization and task switching in eusocial mammals. *Anim. Behav.* 109: 227-233.
- O'Rian MJ, Jarvis JUM, Alexander R, Buffenstein R, Peeters C. 2000. Morphological castes in a vertebrate. *Pnas.* 97: 13194-13197.
- O'Rian MJ, Jarvis JUM, Faulkes CHG. 1996. A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature.* 380: 619-621.
- O'Rian MJ, Jarvis JUM. 1998. The dynamics of growth in naked mole-rats: the effects of litter order and changes in social structure. *J. Zool.* 246: 49-60.
- 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. *Mol. Ecol.* 22: 4988-5000.
- Pepper JW, Braude SH, Lacey EA, Sherman PW. 1991. Vocalizations of the naked mole-rat. In: *The biology of the naked mole-rat*. Sherman PW, Jarvis JUM, Alexander RD. USA: Princeton University Press. p. 243-274.
- Reeve HK, Westneat DF, Noon WA, Sherman PW, Aquadro CHF. 1990. DNA "fingerprinting" reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87: 2496-2500.
- Rood JP. 1990. Group size, survival, reproduction and routes to breeding in dwarf mongooses. *Anim. Behav.* 39(3): 566-572.
- Rood JP. 1990. Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Anim. Behav.* 39(3): 566-572.
- Scantlebury M, Speakman JR, Oosthuizen MK, Roper TJ, Bennett NC. 2006. Energetics reveals physiologically distinct castes in eusocial mammal. *Nature.* 440: 795-797.
- Sherman PW, Lacey EA, Reeve HK, Keller L. 1995. The eusociality continuum. *Behav. Ecol.* 6: 102-108.
- Schielke CHKM, Begall S, Burda H. 2012. Reproductive state does not influence activity budgets of eusocial Ansell's mole-rats, *Fukomys anelli* (Rodentia, Bathyergidae): A study of locomotor activity by means of RFID. *Z Saugetierkd.* 77: 1-5.

- Sichilima AM, Bennett NC, Faulkes CG, Le Comber SC. 2008. Evolution of African mole-rat sociality: burrow architecture, rainfall and foraging in colonies of cooperatively breeding *Fucomys mehowi*. *J. Zool.* 275: 276-282.
- Solomon NG. 1994. Effect of the pre-weaning environment on subsequent reproduction in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Anim. Behav.* 48(2): 331-341.
- Šklíba H, Lövy M, Burda H, Šumbera R. Space-use patterns in a free living eusocial subterranean rodent, the Ansell's mole-rat. In prep.
- Šklíba J, Mazoch V, Patzenhauerová H, Hrouzková E, Lövy M, Kott O, Šumbera R. 2012. Burrow architecture, family composition and habitat characteristics of the largest social African mole-rat: the giant mole-rat constructs really giant burrow systems. *Mamm. Biol.* 57(2): 121-130.
- Terborgh J, Goldizen AW. 1985. On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16(4): 293-299.
- Tofilski A. 2002. Influence of age polyethism on longevity of workers in social insects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51: 234-237.
- Tofts CH, Franks NR. 1992. Doing the right thing: Ants, Honeybees and naked mole-rats. *Tree.* 7: 346-349.
- Vajda EG, Bowman BM, Miller SC. (2001) Cancellous and cortical bone mechanical properties and tissue dynamics during pregnancy, lactation and poslactation in the rat. *Biol. Reprod.* 65(3): 689-695.
- van Rensburg LJ, Chimimba CT, van der Merwe M, Schoeman AS, Bennett NC. 2004. Relative age and reproductive status in *Cryptomys hottentotus pretoriae* (Rodentia: Bathyergidae) from South Africa. *J. Mammal.* 85(6): 1225-1232.
- Wallace ED, Bennett NC. 1998. The colony structure and social organization of the giant Zambian mole-rat, *Cryptomys mehowi*. *J. Zool.* 244: 51-61.
- Wilson EO. 1971. *The Insect Societies*. US: Harvard University Press.
- Yeboah S, Dakwa KB. 2002. Colony and social structure of the Ghana mole-rat (*Cryptomys zechi*, Matchie) (Rodentia: Bathyergidae). *J. Zool.* 256: 85-91.
- Young AJ, Bennett NC. 2010. Morphological divergence of breeders and helpers in wild Damaraland mole-rat societies. *Evolution.* 64(11): 3190-3197.