

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

DIPLOMOVÁ PRÁCE

2023

Šárka Zemanová

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Maximální metabolismus u rypošovitých
(Bathyergidae)

Diplomová práce

Bc. Šárka Zemanová

Školitel:

Mgr. Jan Okrouhlík, Ph.D.

České Budějovice

2023

Zemanová Š., (2023): Maximální metabolismus u rypošovitých (Bathyergidae) [Maximal metabolic rate in mole-rats (Bathyergidae) Mgr. Thesis, In Czech]. 39 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: Maximal metabolic rate of mole-rats (Bathyergidae) was studied in five species bred in captivity in Faculty of Science. For each species resting and maximal metabolic rate were measured and compared with digging metabolic rate in mole-rats and maximal metabolic rate of rodents with similar body mass and ecology.

Key words: Bathyergidae, metabolic rate, resting metabolic rate, maximal metabolic rate, *Fukomys mechowii*, *Fukomys darlingi*, *Fukomys micklei*, *Fukomys anselli* a *Heterocephalus glaber*

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích, dne

.....

Bc. Šárka Zemanová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mgr. Jan Okrouhlík, Ph.D. za vedení celé mé práce, konzultace, pomoc se sestavením experimentů po technické stránce a vyhodnocením výsledků a velikou ochotu a trpělivost. Dále bych ráda poděkovala i všem členům LabMeetingů, především za věcné připomínky a úžasnou atmosféru. Jmenovitě bych ráda poděkovala Radce, za skvělou práci se zvířaty v rypošáriu, pomoc s manipulací a přípravou zvířat na pokusy a za zasvěcení do života v něm, Zuzce za pomoc s psaním a opravami práce a Matesovi s Radimem za věcné připomínky při hledání správné metodiky měření plavacího metabolismu.

Veliké díky patří i mé rodině za velikou podporu a v neposlední řadě i mým přátelům za pomoc a podporu.

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Energetický metabolismus.....	2
1.1.1. Bazální metabolismus.....	2
1.1.2. Klidový metabolismus.....	3
1.1.3. Maximální metabolismus	4
1.1.3.1. Typy maximálního metabolismu.....	4
1.1.4. Souvislost BMR a MMR	5
1.2. Podzemní hlodavci	6
1.2.1. Podzemní prostředí	6
1.2.2. Základní charakteristika podzemních hlodavců	7
1.3. Energetický metabolismus podzemních hlodavců	7
1.3.1. Bazální metabolismus.....	7
1.3.2. Maximální metabolismus	8
1.3.2.1. Maximální pracovní metabolismus (kopání).....	8
1.3.2.2. Maximální metabolismus	8
1.4. Biologie rypošovitých (Bathyergidae) s detailním zaměřením na testované druhy	9
1.4.1. <i>Fukomys mechowii</i>	9
1.4.2. <i>Fukomys darlingi</i>	9
1.4.3. <i>Fukomys anelli</i>	9
1.4.4. <i>Fukomys micklei</i>	10
1.4.5. <i>Heterocephalus glaber</i>	10
2. Cíle práce.....	11
3. Materiály a metody.....	12

3.1. Pokusovaná zvířata	12
3.2. Metody	13
3.2.1. Klidový metabolismus	13
3.2.1.1. Měření klidového metabolismu.....	13
3.2.1.2. Zpracování dat bazálního metabolismu.....	14
3.2.2. Maximální metabolismus	15
3.2.2.1. Měření maximálního metabolismu.....	16
3.2.2.2. Zpracování dat maximálního metabolismu	18
3.2.3. Statistické zpracování dat	18
4. Výsledky.....	20
4.1. Klidový a maximální metabolismus	20
4.2. Poměr maximálního vůči klidovému metabolismu.....	22
5. Diskuse	23
6. Závěr	28
7. Seznam literatury	29
8. Seznam zkratk.....	37
9. Přílohy.....	38

1. Úvod

Pro udržení fyziologických procesů, jako je dýchání, krevní oběh, růst či rozmnožování, je potřeba u všech živých organismů vydat určité množství energie. U jednotlivých organismů je množství této energie rozdílné. U živočichů je tato energie nazývána jako energetický metabolismus (Pettersen et. Al, 2018; Gillooly et al. 2001).

Z vědeckého hlediska je metabolismus považován za velmi zajímavou veličinu, která nám umožňuje zjistit, jaké minimální množství energie musí být přijato živočichem, aby přežil. Tato hodnota je nazývána jako bazální metabolismus. Avšak bazální metabolismus není jedinou složkou metabolismu, kterou lze měřit. Pozornost lze zaměřit i na další parametry metabolismu jako například maximální či pracovní metabolismus, jelikož umožňuje zjistit, jakou zátěž je organismus ještě schopen zvládnout. Naměřené hodnoty mohou prozradit zajímavé například zajímavé informace např. porozumění v oblasti termoregulace živočichů a tím i schopností vyrovnat se s klimatickými vlivy, schopnosti úniku před predátory (Hayes & Chappell, 1986; Boratynsky & Koteja 2009), či schopnost shánění potravy za pomoci kopání tunelů (Zelova et al., 2010). Využití tohoto výzkumu u domestikovaných zvířat používaných ve sportu může pomoci s nastavením lepšího krmného a tréninkového plánu, aby dosahovali lepších výkonů.

Tato diplomová práce je věnována výzkumu maximálního metabolismu u afrických podzemních hlodavců z čeledi rypošovitých (Bathyergidae), které se nachází v chovech Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. U většiny druhů z této čeledi byl již změřen bazální metabolismus a u některých z nich vzniklo i několik publikací týkajících se pracovního (kopacího) metabolismu (Lovegrove, 1989; Zelova et al., 2010), avšak maximálnímu metabolismu pozornost věnována nebyla. Ze studií o bazálním metabolismu vzešly zajímavé výsledky v porovnání s ostatními druhy hlodavců podobné velikosti, kdy hodnoty bazálního metabolismu jsou u rypošovitých mnohem nižší (Bennett et al., 1994b; Bennett et al., 1993; McNab 1966; Marhold & Nagel 1995) a podobné výsledky by se daly očekávat i u hodnot maximálního metabolismu, protože jak bazální tak maximální metabolismus podléhá alometrickému škálování na základě hmotnosti (Weibel et al., 2004). Výkonnostní model předpokládá pozitivní korelaci mezi bazálním metabolismem, ostatními složkami metabolismu a denním energetickým výdejem způsobenou fyziologickými změnami pro udržení energeticky náročné aktivity po určitý čas (Salsbury & Armitage, 1997; Timotin

et al., 2011), avšak doposud nebyl velmi dobře podpořen experimenty (Mathot & Dingemanse, 2015). Na základě těchto předpokladů vzniklo téma této diplomové práce, jejímž úkolem je nalezení správné metodiky pro sestavení a změření maximálního metabolismu, kterou půjde použít i u volně žijících rysošů. Získané hodnoty budou poté porovnány s výsledky studií věnovaných pracovnímu metabolismu rysošovitých a zároveň srovnány s modelovými druhy hlodavců s podobnou velikostí.

1.1. Energetický metabolismus

Organismy potřebují energii pro růst, udržení životních funkcí a rozmnožování, kdy je tato energie nazývána jako energetický metabolismus (Pettersen et al., 2018; Gillooly et al., 2001). Energetický metabolismus je proces přeměny chemické energie na práci a teplo. Zahrnuje zejména aerobní či anaerobní metabolické aktivity. (Savage et al., 2007). Metabolismus a jeho rychlost lze považovat za jednu ze sil, která má na svědomí evoluci druhů. Pokud se podíváme na různé druhy, zjistíme, že mají odlišnou rychlost metabolismu a jeho složek (bazální, klidový a maximální). Na rychlost metabolismu má kromě vnějšího prostředí vliv například i ontogeneze (Pettersen et al., 2018). Všechny typy metabolismů u savců vykazují škálování v závislosti na tělesné hmotnosti na základě alometrické rovnice $MR \propto M_b^b$ (Weibel & Hoppeler, 2005).

1.1.1. Bazální metabolismus

Bazální metabolismus (BMR) reflektuje nejnižší potřebu energie, kterou organismus potřebuje pro udržení vitálních funkcí. Jedná se tedy o energii měřenou u zvířete v klidovém stavu-není měřeno ve spánku, ale zároveň není vykonávána žádná fyzická aktivita, hladovějící po dostatečně dlouhý časový interval pro dosažení post-absorpčního stavu (jednotlivé druhy se od sebe budou lišit, lze tedy čekat hodiny či dny) a je drženo v termoneutrální zóně, tedy v teplotě, kdy nemusí vydávat energii na produkci tepla či ochlazení organismu (Weibel & Hoppeler, 2005). Bazální metabolismus vykazuje u savců velkou intraspecifickou a interspecifickou variabilitu, která reaguje na různé enviromentální a fyziologické faktory (McNab, 1988; Derting, 1989). Na interspecifickou variabilitu mají větší vliv enviromentální faktory jako habitat, tedy v jakém prostředí zvíře žije, jeho potravní nabídka (množství potravy a její kvalita) a klima (nadmořská výška, teplota, srážky), důležitým faktorem je také přítomnost kompetice (McNab 1988; McNab 2002). Příklad, jak klima ovlivňuje bazální metabolismus lze pozorovat na základě zeměpisné šířky, kdy zvířata s vyšším BMR nalezneme v oblastech dále od rovníku s nižší okolní teplotou, a naopak zvířata

v subtropických a tropických oblastech s vysokou teplotou a nepředvídatelnými klimatickými podmínkami budou mít nižší BMR (Clarke et al., 2010). Mezi fyziologické faktory ovlivňující interspecifickou variabilitu lze zařadit rozdílné cirkadiální rytmy či sezonalitu, odlišný zdroj potravy (karnivorie, herbivorie, ...), rozdílný stupeň aktivity a způsob rozmnožování (McNab, 1988). Intraspecifickou variabilitu lze z pohledu environmentálních vlivů vysvětlit sezonalitou habitatu, kdy je ovlivněna potravní nabídka (množství, kvalita, složení druhů) (Bozinovic et al., 2007; Burton et al., 2011; Konarzewski & Ksiazek, 2013). Do fyziologických faktorů lze zařadit věk, hmotnost, pohlaví, reprodukční stav, schopnost regulace teploty a potravní preference (Derting, 1989; Burton et al., 2011). Například jedinci vyrůstající v prostředí bohatém na potravu budou vykazovat vyšší hodnoty BMR, které povedou k rychlejšímu příjmu potravy, a tím k rychlejšímu růstu a dřívejšímu zahájení rozmnožování (Derting, 1989). BMR tedy může ovlivnit i jejich vnitřní orgány (játra, ledviny, srdce a rozmnožovací soustavu), které dosahují větší velikosti u jedinců s vyšším BMR (Brzek et al., 2007; Ksiazek et al., 2004).

Přímé stanovení energetického metabolismu spočívá v měření množství produkovaného tepla, které objekt produkuje za pomoci přímé kalorimetrie. U živočichů je používána pro měření bazálního metabolismu metoda nepřímé kalorimetrie, kdy je měřena produkce tepla skrze spotřebu O₂ a anaerobní složka zůstává neměřena a je empiricky odhadována. Jednou z metod měření bazálního je tzv. flow-through respirometrie. Tato metoda je založena na předpokladu, že jsme schopni zvíře umístit do prostoru, kde může dýchat vzduch o známém průtoku a složení, a zároveň lze odebírat vzorek vzduchu bez jeho vědomí. Při tomto měření lze zajistit stejné podmínky pro všechna měřená zvířata: průtok vzduchu, teplota. Měření může probíhat ve dvou módech, a to buď v módu tahu či tlaku. V módu tahu je zvíře umístěno před pumpou a vzduch je směrem od zvířete vysáván a v módu tlaku je pumpa umístěna před zvířetem a vzduch je tlačěn přes komoru, ve které je zvíře umístěno (Lighton, 2008).

1.1.2. Klidový metabolismus

Klidový metabolismus je klidový výdej energie, které zahrnuje minimální metabolický obrat celého organismu včetně energie potřebné k udržení stále tělesné teploty. Odpovídá tedy principem bazálnímu metabolismu, avšak je mnohem méně restriktivní v ohledu příjmu potravy.

1.1.3. Maximální metabolismus

Maximální metabolismus (dále MMR) je nejvyšší hodnota metabolismu, kterou můžeme u zvířete změřit a je definována také jako maximální udržitelný energetický výdej během pohybové aktivity nebo termoregulace (Weibel & Hoppeler, 2005). Maximální metabolismus může pozitivně ovlivňovat přežití savců nastavením vyšších limitů, jako například útěk od predátorů či chladu (Hayes & Chappell, 1986; Boratynsky & Koteja, 2009). Maximální metabolismus vykazuje obrovskou intraspecifickou a interspecifickou variabilitu, která má souvislost s biologií daného druhu či s aktivitou jedince (Weibel & Hoppeler, 2005). Pokud proti sobě postavíme logaritmické hodnoty s maximálním metabolismem (spotřeba O_2) na jedné ose a logaritmickou hmotnost na druhé a proložíme jimi přímku, budou některá zvířata nad touto osou (zejména ta aktivnější a atletičtější) a některé pod touto přímkou. Pro lepší představu této variability lze porovnat dva druhy o podobné hmotnosti, ale s odlišným způsobem života (např. typ potravy). Na jedné straně bude průměrný vlk (*Canis lupus*) o hmotnosti cca 26 kg se spotřebou O_2 4310 ml O_2 /min, kterého řadíme mezi karnivory a na straně druhé koza (*Capra hircus*) s průměrnou hmotností 24 kg a spotřebou O_2 1345 ml O_2 /min (Weibel et al., 2004; Hoppeler et al., 1987; Weibel et al., 1983). Maximální metabolismus škáluje s hmotností zvířete, větším faktorem nežli BMR, a tudíž bývá u malých živočichů menším násobkem než u velkého, takže MMR se s rostoucí hmotností zvětšuje rychleji, než je tomu u BMR (Weibel & Hoppeler, 2005; Painter, 2005). MMR do značné míry souvisí také s rychlostí a velikostí kardiovaskulárního systému a toho, jak rychle a efektivně může tento systém dodávat kyslík do mitochondrií ve svalové tkáni (Weibel et al. 2004). Dalším fyziologickým faktorem ovlivňujícím MMR je efektivita okysličení krve v plicích a její pumpování skrze srdce, kdy zvířata s větším objemem plic a větším srdcem budou schopna dosáhnout vyšších hodnot MMR (Painter, 2005).

1.1.3.1. Typy maximálního metabolismu

Pro měření MMR můžeme volit z několika metod, a to na základě typu měřeného MMR. Mezi hlavní metody měření řadíme: podchlazení: chladné prostředí, větrné tunely nebo vystavení atmosféře He- O_2 a nucenou fyzickou aktivitu, čímž může být běh, nebo plavání (Hayes & Chappell, 1986).

První dvě metody se využívají k měření tzv. termoregulačního maximálního metabolismu, kdy je měřena energie potřebná k pokrytí energetických potřeb při expozici extrémním tepelným podmínkám (Swanson et al., 2012). Maximální chladem indukovaná spotřeba

kyslíku je celkem složitá na správné měření, jelikož je třeba dosáhnout velmi nízkých teplot pro dosažení správných výsledků a může hrozit velké podchlazení měřených zvířat a omrzliny (Swanson et al., 1996), to se však změnilo s vynálezem měření v heloxu, tedy v atmosféře smíchané z 79 % helia a 21 % kyslíku (Marsh & Dawson, 1989). Helox velmi dobře odvádí teplo z těla zvířete, jelikož je několikrát vodivější než vzduch (Chappell & Bachman, 1995). Při měření v heloxu není tedy třeba dosahovat tak nízkých teplot, jako při měření v chladu v normálním vzduchu, čímž lze zabránit hypotermii a omrzlinám. Maximální metabolismus je změřen na základě spotřeby O_2 , kterou zvíře spotřebuje k produkci tepla a udržení tělesné teploty (Swanson et al., 1996; Rezende et al., 2005). Hinds et al. (1993) zjistili, že metody, které využívají vystavení chladu či heloxu jdou logisticky použít pouze pro zvířata do hmotnosti cca 2 kg.

U nucené aktivity je maximálního metabolismu dosaženo za pomoci nuceného pohybu, kdy je zvíře nuceno zapojit velké množství svalů (Weibel et al., 2004). K měření je nejčastěji použito buď poháněné běhací kolečko pro menší hlodavce, či poháněný běžecký pás. U tohoto měření je řízena rychlost pásu, případně jeho sklon. Nejčastěji se jeho rychlost postupně zvyšuje až do maxima, kterého je testované zvíře schopno běžet či do doby, kdy už se měřená spotřeba O_2 nezvyšuje (Rezende et al., 2005). Bohužel u hlodavců se lze často setkat s tím, že běhat odmítají (Sadowska et al., 2005) a proto je vhodné použít jinou metodu nuceného pohybu, kterou je například plavání. Při měření MMR během plavání je do nádoby vloženo zvíře a nechá se plavat do doby, dokud je schopno mít hlavu nad vodou, kdy během této aktivity zvíře opět zapojuje velké množství svalů a zároveň je měřena spotřeba O_2 (Labocha et al., 2003; Labocha et al., 2004; Sadowska et al., 2005).

1.1.4. Souvislost BMR a MMR

Vyšší hodnoty BMR dovolují zvířatům dosahovat vyšších hodnot MMR, avšak vyšší BMR vede k vyšší spotřebě energie a tím klade vyšší nároky na příjem energie (Derting, 1989). Výsledky studií ukazují, že pro přežití je důležitější MMR než BMR, nebo spíše velikost exponentu b , o který se MMR oproti BMR navyšuje, jelikož lépe vysvětluje kondici jedinců nebo druhů (Weibel & Hoppeler, 2005; Boratynsky & Koteja, 2009).

Bazální metabolismus závisí na hmotnosti zvířete, kdy u menších zvířat naměříme vyšší hodnoty bazálního metabolismu na gram živé váhy zvířete (msBMR), než u zvířat větších, např. myš o hmotnosti 20 g má až 20x vyšší msBMR než člověk, jedná se tedy o alometrickou závislost, kdy některé fyziologické hodnoty klesají s rostoucí velikostí

organismu (McNab 1988; Weibel et al., 2004). Při srovnání bazálního metabolismu u savců v rozmezí velikosti od myši až po slona byla zjištěna závislost hmotnosti na výšce bazálního metabolismu. Starší studie uvádějí tuto závislost jako exponentu $\frac{3}{4}$ tedy přesněji $b=0,74$ (Kleiber, 1932; Brody et al., 1934). Novější studie však uvádějí tento exponent nižší a lze tedy předpokládat, že se bude pohybovat v rozmezí $b=0,67-0,75$ (White & Seymour, 2005; Savage et al., 2004, Clarke et al., 2010). Rozdíly v získaném exponentu b lze vysvětlit několika faktory, jako výběr dat, vliv fylogeneze či vliv teploty (teplota okolního prostředí i výdej tepla měřeného živočicha) na bazální metabolismus (Clarke et al., 2010; Genoud, 2018).

Hinds et al. (1993) zkoumali naopak spojitost hmotnosti a maximálního metabolismu a rozdíl mezi chladem indukovaným MMR a MMR indukovaným cvičením. Ve studii zjistili, že cvičením indukovaný MMR je dokonce násobně vyšší než ten indukovaný chladem pro všechny skupiny endotermních živočichů. Exponent se pro chladem indukovaný MMR rovná $b=0,65$, zatímco pro cvičením indukovaný MMR se pohybuje v rozmezí $b=0,85-0,94$, v závislosti na kondici zvířete, kdy atletičtější zvířata dosahují vyšších hodnot MMR (Weibel et al., 2004; White & Seymour, 2005).

1.2. Podzemní hlodavci

1.2.1. Podzemní prostředí

Podzemní prostředí představuje poměrně extrémní ekologické podmínky pro život, mezi které se řadí převážně absence světla, vysoká vlhkost vzduchu, relativně stálá a neměnná teplota a díky omezenému přístupu vzduchu i potenciálně nízká koncentrace kyslíku a vysoká koncentrace oxidu uhličitého (Nevo, 1999; Lacey et al., 2000). I přes tyto zdánlivě nepřilíš vhodné podmínky pro život, se několik skupin savců rozhodlo do podzemí přesunout, protože poskytuje svým obyvatelům nejen úkryt před predátory, ale také relativně stálé prostředí, které je vcelku rezistentní ke změnám klimatu, které probíhají nad zemským povrchem (Lacey et al., 2000). Podzemní nika působí na všechny své obyvatele velmi podobnými selektivními tlaky, avšak regionální rozdíly v klimatu, půdě a vegetaci mohou odlišovat jednotlivé populace a druhy, které obývají podzemní prostředí. Z tohoto důvodu mohou podobné taxony obývající podzemí vykazovat odlišné adaptace (Lacey et al., 2000).

1.2.2. Základní charakteristika podzemních hlodavců

Podzemní hlodavci se plně přizpůsobili životu v podzemí, a tak se u nich vyvinulo několik adaptací, které jim život v těchto podmínkách usnadnili, a to jak morfologické, tak fyziologické (Nevo et al., 1979; Lacey et al., 2000).

Nejdůležitějšími morfologickými adaptacemi jsou válcovitý tvar těla a zmenšení, či úplná redukce tělních výběžků (ocas, končetiny, oči, uši, ...) (Nevo et al., 1979). Z fyziologických změn se u podzemních hlodavců setkáváme se sníženým bazálním metabolismem, vysokou konduktancí a nízkou tělesnou teplotou (McNab, 1979; Nevo, 1999; Lacey et al., 2000; Šumbera, 2019).

1.3. Energetický metabolismus podzemních hlodavců

Výše zmíněná charakteristika podzemního prostředí, vedla u podzemních hlodavců k řadě adaptací, mezi které řadíme i nízký bazální metabolismus (McNab, 1979; Nevo, 1999). Bazální metabolismus byl detailně zkoumán a zároveň se objevilo i několik studií na maximální pracovní (kopací) metabolismus. Tyto studie věnující se různým typům metabolismu budou popsány v následujících kapitolách.

1.3.1. Bazální metabolismus

McNab (1979) spojoval nízký bazální metabolismus u podzemních hlodavců s malou velikostí a životem v teplejších norách, ale dnes už se začínají objevovat náznaky (zatím nepotvrzené), že by tomu takto být nemuselo. Později se nízký bazální metabolismus u podzemních hlodavců pokouší vysvětlit několik hypotéz. První z nich předpokládá, že nízký bazální metabolismus minimalizuje riziko přehřátí v norách, jelikož je v podzemí snížena možnost ochlazování organismu za pomoci ztráty vody vypařováním a konvektivním chlazením (McNab, 1966). Druhá hypotéza spojuje nízký bazální metabolismus s hypoxickým prostředím v podzemních chodbách (Arieli, 1979). Další hypotéza říká, že nízký bazální metabolismus kompenzuje vysoké energetické nároky na shánění potravy, které je v podzemí nedostatek a je velmi rozptýlená v okolí (Lovegrove, 1987; Lovegrove & Wissel, 1988; Jarvis, 1978). Všechny tyto hypotézy se však nemusí vzájemně vylučovat a jednotlivé faktory mohou vzájemně ovlivňovat výšku bazálního metabolismu u podzemních hlodavců (White, 2003).

Dalším faktorem, který by mohl podle Lovegrove (1986) ovlivnit velikost bazálního metabolismu je sociální uspořádání. Jeho data ukazují, že sociální druhy Bathyergidae, žijící

v suchých oblastech vykazují nižší bazální metabolismus, než Bathyergidae žijící soliterně. Tuto studii však nelze brát úplně vážně, jelikož poměr sociálních druhů byl velmi malý, aby vykazoval nějaký trend a zároveň některé solitérní druhy žijící v podobných podmínkách jako sociální druhy, vykazovali podobné adaptace u bazálního metabolismu. Vyšší bazální metabolismus u sociálních druhů mohl být také způsoben stresem z odloučení od ostatních členů skupiny (Šumbera, 2019; Weidenova et al. 2018).

1.3.2. Maximální metabolismus

1.3.2.1. Maximální pracovní metabolismus (kopání)

Živočichové žijící pod zemí musí vynakládat spousty energie na shánění potravy, jelikož urazit podobnou vzdálenost je pod zemí mnohem obtížnější než na povrchu (Vleck, 1979). Kopání v tvrdé půdě je energeticky mnohem náročnější než v půdě měkké, proto zvířata využívají období dešťů, kdy je půda vlhčí a relativně měkčí a zároveň v tvrdé půdě zvířata kopou pomaleji (Zelova et al. 2010; Luna & Antinuchi, 2007). Při měření pracovního maximálního metabolismu však nemusí být dosaženo hodnot reálného MMR, jelikož měření probíhá u dobrovolné aktivity a zvířata tedy nemusí vynakládat do práce své maximální úsilí. Maximálním pracovním metabolismus je u čeledi Bathyergidae cca 4-5 x vyšší než bazální metabolismus (Lovegrove, 1989; Zelova et al., 2010) u jiných čeledí byl tento rozdíl o něco nižší a pracovní metabolismus byl jen cca 3 x vyšší (Luna et al., 2002; Luna & Antinuchi, 2007, McNab, 1966). Rozdíly ve výšce pracovního metabolismu byly způsobeny převážně typem půdy (nižší v měkké suché půdě, vyšší v tvrdé či vlhké půdě) (Zelova et al., 2010; Lovegrove 1989; Luna et al., 2002), dále sociální druhy dosahovali nižších hodnot pracovního metabolismu než solitérní, ale to mohlo být způsobeno rozdělením práce u sociálních druhů (Zelova et al. 2010).

1.3.2.2. Maximální metabolismus

O maximálním metabolismu u podzemních hlodavců nebylo dosud dohledatelně publikován u žádného druhu, avšak existuje zmínka věnující se nepublikovaným datům maximálního metabolismu u jihoamerického *Ctenomys talarum*. V tomto případě bylo zjištěno, že maximální metabolismus měřený při běhu byl velmi podobný hodnotám naměřeným u DMR (Sadowska et al., 2005).

Maximálnímu metabolismu u čeledi Bathyergidae je i právě z nedostatku studií věnována tato práce, ve které bude zaměřena pozornost na 4 druhy rypošovitých: *Fukomys mechowii*, *Fukomys darlingi*, *Fukomys micklei*, *Fukomys anselli* a *Heterocephalus glaber*.

1.4. Biologie rypošovitých (Bathyergidae) s detailním zaměřením na testované druhy

Čeď rypošovitých (Bathyergidae) je skupina podzemních hlodavců pocházející ze subsaharské Afriky (Jarvis, 1984) a zahrnuje přibližně 30 druhů, mezi kterými nalezneme, jak solitérní, tak sociální druhy (Bennett & Faulkes, 2000). U všech sociálních druhů se vždy rozmnožuje jen jeden hlavní pár a zbytek pomáhá s výchovou a sháněním potravy (Scharff et al., 2001; Kawalika & Burda, 2007; Bennett et al., 1994a; Šklíba et al., 2012). Rypoši se živí podzemními částmi rostlin, jako jsou oddenky, hlízy či cibulky, ze kterých také získávají tekutiny (Šumbera et al., 2012).

1.4.1. *Fukomys mechowii*

Fukomys mechowii je největším zástupcem rodu *Fukomys* dosahující hmotnosti přes 400 g (Burda & Kawlika, 1993) obývajícím africký kontinent jižně od rovníku v oblastech jižního Konga, Angole a Zambii (Maree & Faulkes, 2016). *Fukomys mechowii* řadíme mezi sociální druhy Bathyergidae (Scharff et al., 2001; Kawalika & Burda, 2007). Na základě jeho velkého rozšíření lze tvrdit, že *Fukomys mechowii* je schopný obývat široké spektrum habitatů, jako jsou zalesněné oblasti, savany, bažiny, a dokonce i lidmi obhospodařované půdy (plantáže a pole) (Kawalika & Burda, 2007). Tento druh také obývá různé typy půd, od těch velmi tvrdých a kamenitých po čistě písčité či jílové půdy (Bennett & Burda, 2013).

1.4.2. *Fukomys darlingi*

Fukomys darlingi byl uznán jako samostatný druh až po chromosomálních testech, kdy se ho podařilo oddělit od druhu *Cryptomys hottentotus hottentotus* (Aguilar, 1993). *Fukomys darlingi* nalezneme v oblasti Zimbabwe, Mosambiku a v Malawi. Jeho hlavním habitatem jsou keřovité oblasti a lesy v oblastech s vyššími předvídatelnými srážkami v průměru 700 mm/rok (Bennett & Faulkness, 2000). Jedná se o sociální druh žijící v rodinách až o 7 členech (Bennett et al., 1994a). Zatímco jedinci odchycení v Zimbabwe nejsou schopni vygenerovat dostatek tepla, aby udrželi svou tělesnou teplotu pod T_b 25 °C (Bennett et al., 1993), jedinci z Malawi tuto schopnost mají i při T_b 10 °C (Zemanova et al., 2012).

1.4.3. *Fukomys anselli*

Fukomys anselli je endemický druh žijící v Zambii v e vlhčích oblastech se srážkami v průměru 820 mm/rokv okolí řeky Kaufe (Burda et al., 1999). Jedná se o sociální druh, který žije v rodinách o velikosti až 13 členů, kde se rozmnožuje jeden rodičovský pár. Jednotlivé

skupiny obývají velké komplexní podzemní systémy, které mohou být spojené s jinými rodinami, což prozatím nebylo zjištěno u žádného jiného druhu Bathyergidae (Šklíba et al., 2012).

1.4.4. *Fukomys micklei*

Fukomys micklei je druh pocházející ze Zambie a je blízkým příbuzným druhu *Fukomys damarensis* a nejspíše by měl být řazen mezi *Fukomys anelli* (Šumbera nepublikovaná data). Typickým habitatem tohoto druhu jsou suché lesy (Van Daele et al., 2004). Tento druh se řadí mezi sociální tzv. kooperativní druh, kde se rodinná skupina skládá z několika rozmnožujících se zvířat a také nemnožících se helprů (Van Daele et al., 2019).

1.4.5. *Heterocephalus glaber*

Heterocephalus glaber je nejmenší druh rypoše dosahující hmotnosti kolem 35 g. Jeho hlavním znakem je však chybějící srst. Nalezneme ho v horkých a suchých oblastech Keni, Somálska a Etiopie. Jedná se o sociální druh tvořící obrovské skupiny čítající až 300 jedinců, kde se obvykle rozmnožuje pouze jedna samice až se 3 samci. Zbytek jedinců se stará odlišné činnosti, mezi které řadíme péči o mláďata, budování tunelů či shánění potravy (Jarvis, 1981). Zároveň se tento druh dožívá oproti jiným velmi vysokého věku (Braude, 2000; Sherman & Jarvis, 2002). *Heterocephalus glaber* obývá oblasti s velmi tvrdou půdou, která nejspíše pomáhá tvořit ochranu před predátory (Braude, 2000). Další zajímavostí tohoto druhu je, že dosahuje velmi nízkých hodnot BMR a díky tomu je schopen redukovat oxidativní stres (Buffenstein, 2000). Tento druh má díky chybějící srsti horší termoregulaci a je schopen heterotermie-tedy stavu, kdy je schopen v závislosti na poklesu okolní teploty regulovat svůj BRM snížením své tělesné teploty a tím snížit spotřebu energie (Buffenstein & Yahav, 1991; Zelova et al., 2007; Zemanova et al., 2012).

2. Cíle práce

- 1.) Vymyslet metodiku měření maximálního metabolismu a sestavit experiment.
- 2.) Změření klidového a maximálního metabolismu u modelových druhů podzemních hlodavců.

3. Materiály a metody

3.1. Pokusovaná zvířata

Maximální a klidový metabolismus byl měřen u 5 druhů podzemních hlodavců z čeledi rypsovitých (Bathyergidae) z chovů Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Jelikož se v chovech nachází spousta jedinců od jednotlivých druhů, tak bylo v plánu zaměřit se pouze na jedno pohlaví a u změřit 16 samic. Bohužel u bylo zjištěno, že toto není možné a tak, k dosažení průkazných výsledků museli být použiti i samci k doplnění plného počtu 16 zvířat. Do pokusů byly zařazeny následující druhy *Fukomys Mechowii*, *Fukomys darlingi*, *Fukomys micklei*, *Fukomys anelli* a *Heterocephalus glaber*, kdy počet jedinců a poměr pohlaví je uveden v Tab. č. 1.

Všechna zvířata z pokusu jsou chována ve skleněných akváriích rozdělené do rodin s pravidelně zvlhčovanou půdou, ve které mohou kopat. V místnostech je držen pravidelný režim dne a noci (12:12). Krmena jsou třikrát týdně brambory, mrkvi, batáty, kouskem jablka, řepy a jednou týdně na víkend i hrstkou směsi pro hlodavce.

Tabulka č. 1: Poměr a počet jedinců jednotlivých druhů spolu s termoneutrální zónou.

Druh	TNZ (°C)	Počet jedinců	Poměr F:M	Zdroj
<i>Fukomys mechowii</i>	29-30	16	16:0	Bennett et al. (1994b)
<i>Fukomys darlingi</i>	28-30,5	16	16:0	Bennett et al. (1993)
<i>Fukomys micklei</i>	28-32	15	10:5	Bennett et al. (1994b)
<i>Fukomys anelli</i>	28-31	11	7:4	Bennett et al. (1992)
<i>Heterocephalus glaber</i>	31-34	12	8:4	Buffenstein & Yahav (1991)

3.2. Metody

3.2.1. Klidový metabolismus

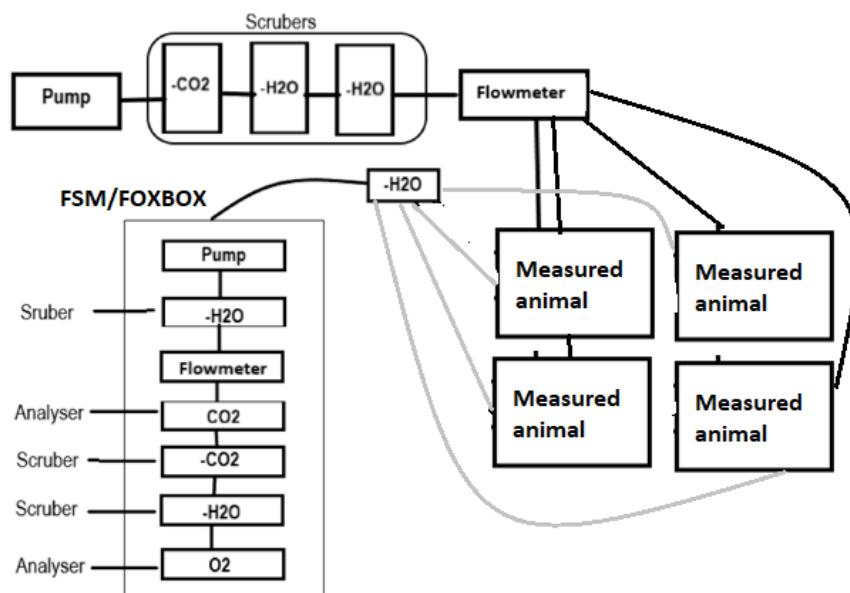
Klidový metabolismus byl měřen u zvířat v 2hodinovém postabsorbčním stavu, kterého bylo dosaženo vyndáním zvířat z akvárek cca 2-3 hodiny před samotným měřením. Metabolismus byl měřen metodou nepřímé kalorimetrie během 2hodinového úseku, ze kterého byla poté odečtena nejnižší spotřeba O_2 . Měřená zvířata byla umístěna v boxech pod vodou, která zajistila udržení teploty v termoneutrální zóně daného druhu (tabulka č. 1).

3.2.1.1. Měření klidového metabolismu

Klidový metabolismus byl měřen metodou nepřímé kalorimetrie neboli měřením spotřeby kyslíku (VO_2) za určité teploty (T_a). Venkovní vzduch byl nasáván pumpou přes kolonu se sodným vápnem (sodalime, Sigma-Aldrich) zachycující oxid uhličitý. Pro měření byly použity komory o několika velikostech, vždy jedna velikost pro všechna zvířata daného druh (tab. č. 2). Následně vzduch putoval přes dvě kolony, která ho zbavila vody (Drierite + indikátor, W.A. Hammond Drierite Co. a Silicagel). Následoval průtokoměr (S082-01, Aalborg, USA), ze kterého byl vzduch rozdělen do pěti oddělených trubek a udržoval stálou hodnotu průtoku vzduchu mířícího do čtyř komor se zvířaty a pátá trubička vedla mimo tyto komory pro stanovení základní koncentrace vzduchu a kalibrace systému. Toto rozdělení umožnilo měření čtyř zvířat během jednoho pokusu. Následně byl vzduch z komor a baseliny veden do dvou analyzátorů FMS (Sable Systems International) a Fox Box (Sable Systems International), ve kterých bylo změřeno množství kyslíku. Před zahájením a po ukončení každého měření byl zaznamenán pětiminutový úsek průtoku vzduchu prázdným systémem přes linii s baselinou, který sloužil jako kalibrace pro výpočet vlastní spotřeby kyslíku měřených zvířat. Zvířata byla měřena v 10minutových úsecích, které byly střídány průtokem skrze prázdný systém, aby došlo k ověření správné kalibrace systému během celého dvouhodinového měření. Schéma tohoto systému je možné vidět na obr. 1. Výstupy těchto měření byly převedeny do digitální podoby a dále zpracovány v programu ExpeData (verze 1.08.0004).

Pokusované zvíře bylo nejdříve zváženo na elektronické váze (KERN & Sohn GmbH 572-45, BRD) a poté umístěno do vzduchotěsné respirometrické komory s kontrolovaným vstupem a výstupem vzduchu. Tato komora byla celá ponořena do vodní lázně, která zajistila stálou teplotu v úrovni termoneutrální zóny daného druhu (tab. č.1). Stálá teplota uvnitř lázně

byla udržována termostatem (Haake, BRD) a sledována lihovým teploměrem spolu s teplotními čidly.



Obr. 1: Schéma experimentu pro měření BMR.

Tabulka č. 2: Základní parametry pro měření klidového metabolismu.

Druh	Hmotnost (g)	T _a (°C)	Objem komory (l)	Průtok (l/min)
<i>Fukomys mechowii</i>	225,8±61,7	31,0±	1,3	1,06
<i>Fukomys darlingi</i>	109,1±16,7	30,2	1	0,88
<i>Fukomys micklemi</i>	99,0±21,2	31,5	0,7	0,48
<i>Fukomys ansellii</i>	95,7±15,6	31,0	0,7	0,49
<i>Heterocephalus glaber</i>	39,3±8,7	33,9	0,4	0,41

3.2.1.2. Zpracování dat bazálního metabolismu

Zpracování výsledků probíhalo v programu ExpeData. Prvním krokem bylo nahrání jednotlivých hodinových úseků měření a jejich spojení v jeden. Druhým krokem byla standardizace baseline (dále BS) za pomoci funkce transform → corrections → drift, kdy byly v zobrazené tabulce zaškrtnuty následující políčka: start-end, drift, a následně upravena hodnota na 20.95 a políčko scan v % bylo posunuto na minimum, následně přes políčko try it došlo k uplatnění těchto nastavení. Třetím krokem bylo spárování měření pro všechny 4

zvířata na základě vlastních poznámek o pořadí měření a přepínání mezi jednotlivými komorami, aby bylo s daty možné pracovat. Ve čtvrtém kroku program vybral časový úsek 300 sekund s nejvyšší hodnotou O₂, nejvyšší hodnota je hledána z důvodu, že zvíře v klidu spotřebovává minimum kyslíku a v analyzovaném vzduchu ho tedy zbývá nejvíce. Z tohoto výběru program za pomoci funkce Zenith vyselektuje nejvyšší hodnotu O₂. Takto získaná data jsou uložena do excelového souboru, aby s nimi mohlo být dále pracováno a mohla být získána vlastní hodnota BMR.

Po nahrání dat do excelu bylo zapotřebí doplnit další potřebná data, aby bylo možné spočítat skutečnou potřebu kyslíku a vypočítat BMR. Na základě ID zvířete bylo doplněno pohlaví zvířete, jeho aktuální hmotnost, teplota vzduchu v komoře a rektální teplota zvířete po ukončení experimentu. Dále bylo potřeba uvést data objemu vzduchu v komoře, průtok nastavený na analyzátoru a průtok (mm) naměřený na průtokoměru před komorami, z čehož byl spočítán průtok (ml/h) a následně množství kyslíku ve vzorku za pomoci vzorce:

$$VO_2 = \frac{(0,2095 - FeO_2) * FR}{1 - FeO_2}$$

Kde FeO₂ změřená koncentrace O₂ ve vzorku a FR (ml/h) je hodnota průtoku systémem a následně byla hodnota VO₂ vydělena váhou, abychom získali spotřebu kyslíku na gram váhy zvířete.

3.2.2. Maximální metabolismus

Pro změření maximálního metabolismu bylo nejprve třeba zvolit správnou metodu, kterou lze použít u podzemních hlodavců. Metoda měření termoregulačního maximálního metabolismu musela být vyloučena z důvodu, že u některých druhů rypošů byla zjištěna schopnost heterotermie-tedy stav, kdy jsou schopni v závislosti na poklesu okolní teploty regulovat svůj BRM snížením své tělesné teploty a tím snížit spotřebu energie (Buffenstein & Yahav, 1991; Zelova et al., 2007; Zemanova et al., 2012). Po vyloučení této metody zbývá měření maximálního pohybového metabolismu, u něhož přicházeli v úvahu tři možnosti. První z nich bylo měření pracovního metabolismu, avšak zde nemuselo být změřeno maximum, kterého je zvíře schopné dosáhnout, jelikož se jedná o dobrovolnou aktivitu. Druhou možností bylo měřit nucenou aktivitu, kterou je běh, ale to se nezdálo u rypošů jako možné. Třetí metodou bylo plavání, které bylo nakonec vybráno jako nejvhodnější metoda pro měření maximálního metabolismu, jelikož ponořením do vody, začala zvířata intuitivně plavat, aby se dostala z vody ven.

Maximální metabolismus byl měřen v 2hodinovém postabsorbčním stavu, kterého bylo dosaženo vyndáním zvířat z akvárek cca 2-3 hodiny před samotným měřením. Všechna zvířata byla držena po tuto dobu při pokojové teplotě až na *Heterocephalus glaber*, kterého bylo potřeba držet 15 minut před experimentem v inkubátoru o teplotě 34 °C. Pokud nebyl tento postup dodržen, tak stoupalo množství jedinců, kteří odmítali plavat.

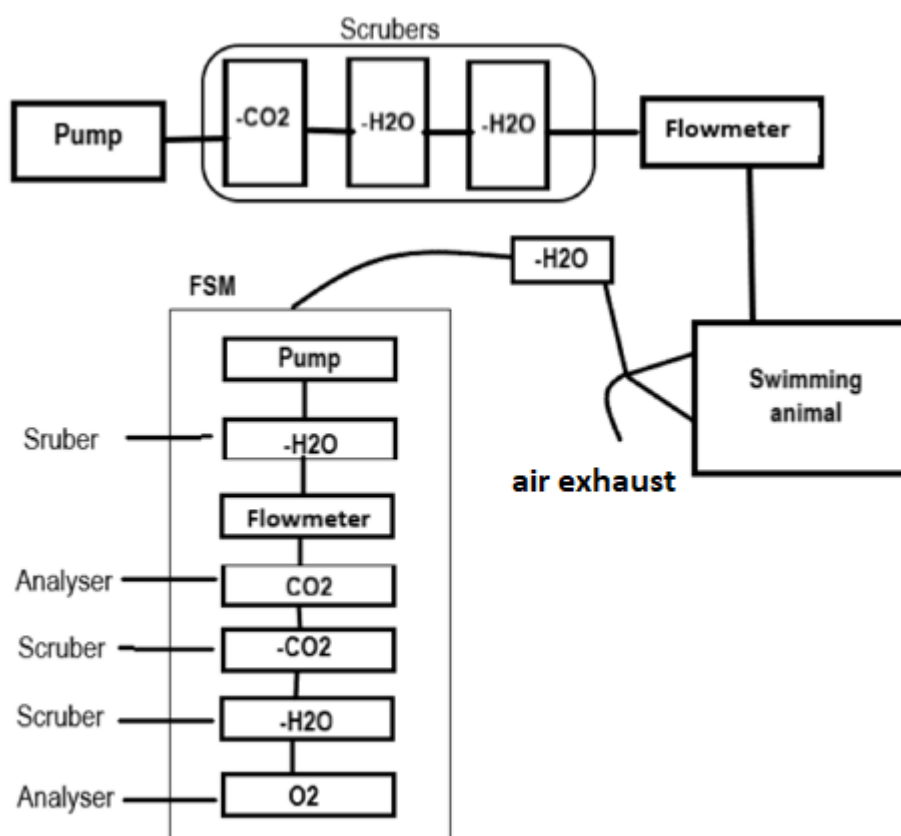
Maximální metabolismus byl měřen u zvířat, která byla schopna plavat alespoň 4-6 min v kuse s hlavou nad hladinou, což byl dostatečně dlouhý časový úsek pro správné změření hodnot spotřeby kyslíku. Experimentální komora obsahovala vodu o teplotě v termoneutrální zóně daného druhu s kapkou saponátu, která sloužila k narušení povrchového napětí vody a zabránila nadnášení zvířat za pomoci vzduchových kapes v srsti.

3.2.2.1. Měření maximálního metabolismu

Soustava pro měření maximálního metabolismu (dále MMR) byla sestavena stejným způsobem jako jeden kanál pro měření BMR, jediným rozdílem bylo, že z pumpy byl vzduch hnán přes průtokoměr (výrobce opsat v úterý) do vzduchotěsné plavací komory. Velikost komory byla uzpůsobena každému druhu, jelikož musela být dostatečně prostorná pro plavání, ale zároveň dostatečně malá, aby bylo možné získat co nejrychlejší odpověď systému. Velikosti komor, jsou spolu s objemem vzduchu a průtokem uvedeny v tab. č.3. Komora obsahovala jeden vstup a dva výstupy, aby docházelo k dostatečné cirkulaci a míchání vzduchu. Výstupy z komory byly spojeny v jednu hadičku se společným odfukem, aby v komoře nevznikal přetlak, jelikož k analýze byl potřeba jen velmi malý vzorek vzduchu. Tento vzorek byl poté analyzován v přístroji FMS (Sable Systems International). Na každém začátku a konci měření docházelo k pětiminutové kalibraci prázdného systému, jako tomu bylo u měření BMR. Výstupy těchto měření byly převedeny do digitální podoby a dále zpracovány v programu ExpeData (verze 1.08.0004). Schéma systému pro měření MMR je možné vidět na obr. 2.

Tabulka č. 3: Základní parametry pro měření maximálního metabolismu.

Druh	Váha (g)	T _a (°C)	Objem vzduchu (l)	Objem komory (l)	Průtok (l/min)
<i>Fukomys mechowii</i>	225,8±61,7	30,3	1,5	14,9	3,02
<i>Fukomys darlingi</i>	109,1±16,7	30,6	0,8	6,1	3,00
<i>Fukomys micklemi</i>	99,0±21,2	30,4	0,6	6,1	1,87
<i>Fukomys anelli</i>	95,7±15,6	30,6	0,5	6,1	1,57
<i>Heterocephalus glaber</i>	39,3±8,7	34,0	0,3	2,9	0,61



Obr. 2.: Schéma systému pro měření maximálního metabolismu.

3.2.2.2. Zpracování dat maximálního metabolismu

Zpracování výsledků probíhalo v programu ExpeData., které probíhalo podobným způsobem jako u analýzy BMR. Rozdíl byl pouze v posledním kroku, kdy byl program nastaven, aby vybral časový úsek dlouhý 60 sekund s nejnižší hodnotou O₂. Nejnižší hodnota kyslíku byla hledána z důvodu, že ho zvíře při aktivitě spotřebovává velké množství, díky zapojení práce svalů a stresu, díky čemuž ho v analyzovaném vzduchu zbývalo nejméně. Z tohoto výběru program za pomoci funkce Nadir vyseletoval nejnižší hodnotu O₂. Takto získaná data jsou uložena do excelového souboru, aby s nimi mohlo být dále pracováno a mohla být získána vlastní hodnota MMR.

Po nahrání dat do excelu bylo zapotřebí doplnit další potřebná data, aby bylo možné spočítat skutečnou potřebu kyslíku a vypočítat BMR. Na základě ID zvířete bylo doplněno pohlaví zvířete, jeho aktuální hmotnost, teplota vzduchu v komoře a rektální teplota zvířete po ukončení experimentu. Dále bylo potřeba uvést data objemu vzduchu v komoře, průtok nastavený na analyzátoru a průtok (mm) naměřený na průtokoměru před komorami, z čehož byl spočítán průtok (ml/h) a dále vypočtena spotřeba kyslíku na základě vzorce:

$$VO_2 = \frac{(0,2095 - FeO_2) * FR}{1 - FeO_2}$$

Kde FeO₂ změřená koncentrace O₂ ve vzorku a FR (ml/h) je hodnota průtoku systémem a následně byla hodnota VO₂ vydělena váhou, abychom získali spotřebu kyslíku na gram váhy zvířete.

3.2.3. Statistické zpracování dat

Data byla hodnocena v programu R (R Core Team, 2021). Udávané hodnoty představují průměr±SD (min-max, N). Před analýzou byly RMR, MMR a hmotnost zlogaritmovány. Pro zjištění, zda úroveň metabolismu (MR) závisí na hmotnosti jedince (m) a jeho druhu byla použita metoda generalizovaných nejmenších čtverců (GLS) z balíčku nlme (Pinheiro et al., 2022). Nejdříve byl vytvořen nulový model, který byl rozšířen o hmotnost nebo druh a byla spočítána hodnota jejich Akaike informačního kritéria (AIC). Model s nižší AIC byl v dalším kroku rozšířen o druhý faktor a v případě že hodnota AIC tohoto modelu byla alespoň o dvě jednotky nižší, byl tento model považován za lépe vysvětlující variabilitu dat a byl dále použit.

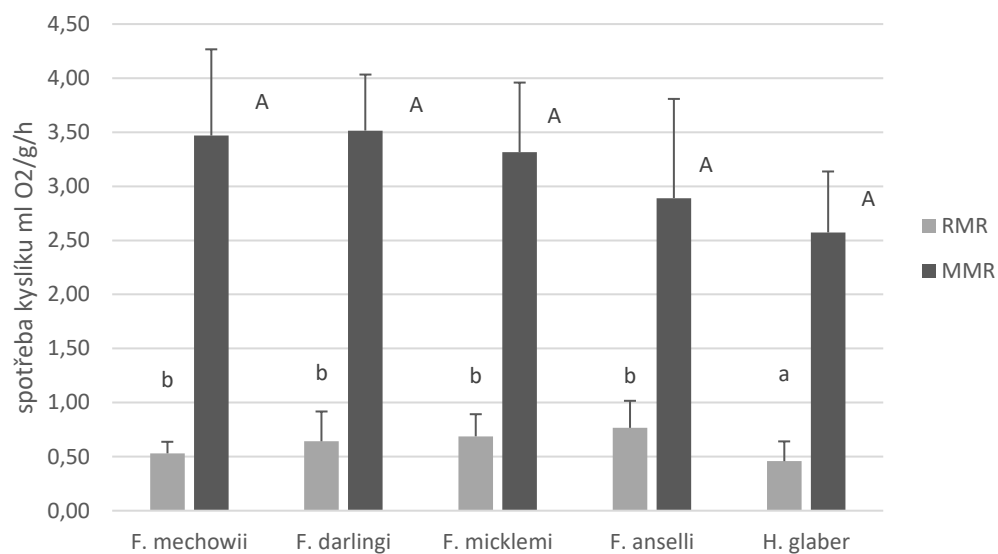
V případě faktoru druh byl k posouzení statistické významnosti v rozdílech mezi modelem obsahujícím tento faktor a tím do něj použit likelihood ratio test (L.ratio). V případě ze finální model obsahoval prediktor hmotnost, byly k posouzení významnosti hmotnosti použity funkce `summary()` a udané hodnoty hlášeného t-testu pro hmotnost. K hodnocení významnosti vzájemných rozdílů mezi druhy byla použita funkce `glht()` z balíčku `multcomp` (Hothorn et al 2008) a byl použit Tukey post-hoc test.

4. Výsledky

4.1. Klidový a maximální metabolismus

Klidový metabolismus u jednotlivých druhů byl: *Fukomys mechowii* $0,53 \pm 0,11$ ml O₂/g/h (T_a = 31 °C, N = 16); *Fukomys darlingi* $0,64 \pm 0,28$ ml O₂/g/h (T_a = 30,2 °C, N = 16); *Fukomys micklei* $0,69 \pm 0,20$ ml O₂/g/h (T_a = 31,5 °C, N = 15); *Fukomys anelli* $0,77 \pm 0,25$ ml O₂/g/h (T_a = 31,0 °C, N = 11); *Heterocephalus glaber* $0,46 \pm 0,18$ ml O₂/g/h (T_a = 33,9 °C, N = 12; příloha 1). Intenzita RMR rostla s hmotností (GLS, $t=3,04$, $p=0,0034$) a jeho výše byla druhově specifická (GLS, L.ratio test= $22,91787$, $p=1e-04$). Klidový metabolismus byl průkazně nižší u *Heterocephalus glaber* než u zbylých druhů (Tukey posthoc test, $p<0,035$), které se od sebe nelišily (Tukey posthoc test, $p>0,65$; obr. 3).

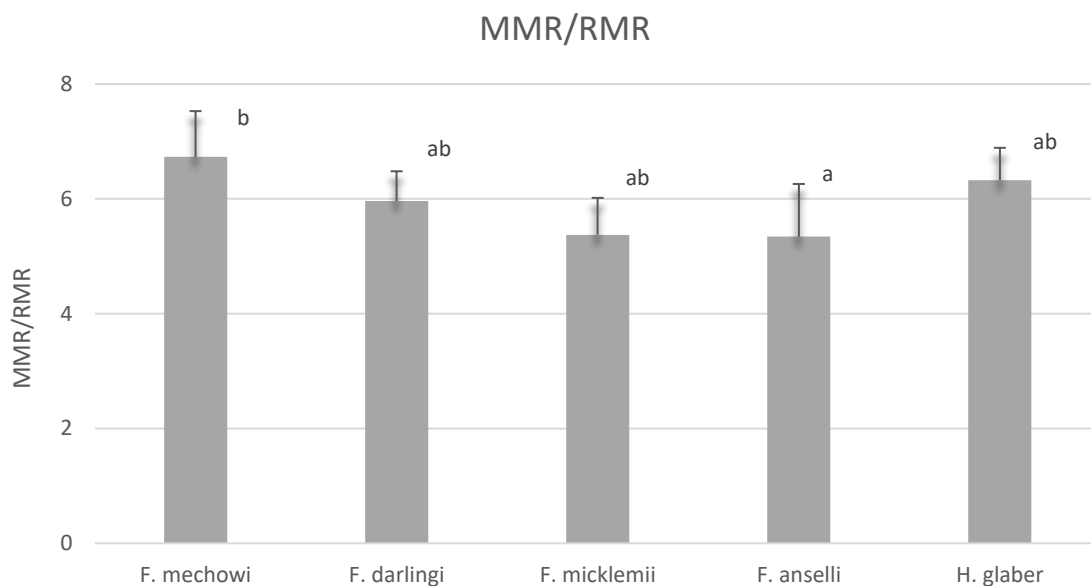
Maximální metabolismus u měřených druhů byl: *Fukomys mechowii* $3,47 \pm 0,80$ ml O₂/g/h (T_a = 30,3 °C, N = 16); *Fukomys darlingi* $3,52 \pm 0,52$ ml O₂/g/h (T_a = 30,6 °C, N = 16); *Fukomys micklei* $3,32 \pm 0,64$ ml O₂/g/h (T_a = 30,4 °C, N = 16); *Fukomys anelli* $2,89 \pm 0,92$ ml O₂/g/h (T_a = 30,6 °C, N = 11); *Heterocephalus glaber* $2,57 \pm 0,56$ ml O₂/g/h (T_a = 34 °C, N = 12; příloha 2). U maximálního metabolismus byla zjištěna závislost na hmotnosti (GLS, $t=5,050859$, $p<0,0001$) a druhu (GLS, L.ratio test= $23,29218$, $p=1e-04$), nicméně na základě posthoc testu nebyly detekovány žádné mezidruhové rozdíly (Tukey, všechna $p>0,11$; obr. 3).



Obr. 3.: Klidový (RMR) a maximální (MMR) metabolismus u měřených druhů z čeledi Bathergidae. Všechny druhy rypošovitých mají vyšší RMR než *H. glaber* (Tukey, posthoc test, $p < 0,035$). Z MMR nelze detekovat žádné rozdíly mezi jednotlivými druhy (Tukey, posthoc, $p > 0,05$)

4.2. Poměr maximálního vůči klidovému metabolismu

Hodnoty tohoto poměru vyšly pro jednotlivé druhy následovně: *Fukomys mechowii* $6,73 \pm 0,79$ (N=16); *Heterocephalus glaber* $6,32 \pm 0,56$ (N=12); *Fukomys darlingi* $5,96 \pm 0,51$ (N=16); *Fukomys micklemii* $5,37 \pm 0,64$ (N=15); *Fukomys anselli* $5,34 \pm 0,91$ (N=11; obr. 4). U poměru MMR/RMR nebyla nalezena závislost na hmotnosti (GLS, L.ratio test=1,705671, $p=0,1915$), ale pouze na druhové příslušnosti (GLS, L.ratio test=10,184914, $p=0,0171$; obr. 4).



Obr. 4: V grafu je znázorněn poměr MMR/RMR, který ukazuje o kolik je daný druh schopen navýšit svůj metabolismus při pohybové aktivitě. Významný rozdíl byl nalezen mezi druhy *F. Anselii* a *F. Mechowii*, zbytek druhů se od sebe nelišil (Tukey, posthoc test, $p=0,02$)

5. Diskuse

Tato studie byla zaměřena na maximální „plavací“ metabolismus pouze u sociálních druhů rypošů nacházejících se v chovech Jihočeské univerzity. Z výsledků vyplývá, že druhy byly schopny navýšit svůj metabolismus 5-7 x oproti klidovému metabolismu. Hodnoty MMR se pohybovaly v rozsahu od 1,54 ml O₂/g/h do 5,23 ml O₂/g/h. Nejmenší *H. glaber* dosahoval nejnižších hodnot maximálního metabolismu, avšak použitými statistickými metodami se nepodařilo žádný rozdíl v MMR u jednotlivých druhů nalézt. Rozdíl mezi druhy by mohla zkoušet vysvětlit jiná statistická metoda, protože z obr. 3 je vidět trend klesajícího MMR s klesající hmotností druhů a odpovídá tedy teorii růstu MMR s rostoucí hmotností (Weibel et al., 2004). Pokud porovnáme druhy, u kterých byl v této studii měřen maximální pohybový metabolismus s výsledky měření maximálního pracovního metabolismu, zjistíme že naměřené hodnoty pracovního metabolismu se od pohybového metabolismu příliš nelišily či byly velmi podobné: pracovní MMR u druhu *Fukomys mechowii* byl v průměru 3,60 ml O₂/g/h v tvrdé půdě, zatímco pohybový MMR byl v průměru 3,47 ml O₂/g/h.

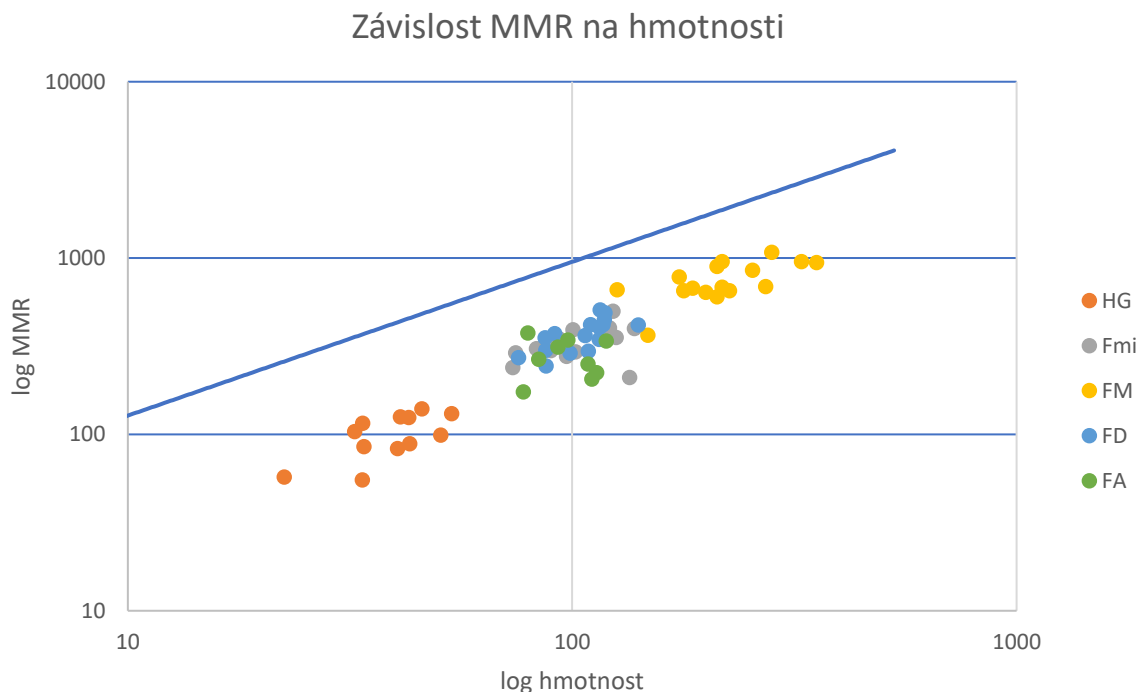
Výše RMR klesá s narůstající hmotností a je tedy pravděpodobné, že rypoší budou mít nižší RMR, než větší zvířata celkově (McNab, 1988; White & Seymour, 2005; Savage et al., 2004, Clarke et al., 2010). Klidový metabolismus bývá u rypošů také nižší, než u jiných hlodavců s podobnou hmotností a bývá vysvětlován potřebou energetických úspor v důsledku jejich energeticky náročného způsobu života (Lovegrove, 1987; McNab, 1979; Arieli, 1979). Naše výsledky podporují toto tvrzení, jelikož se naměřenými hodnotami klidového metabolismu (0,31 – 1,25 ml O₂/g/h) přibližují hodnotám v jiných studiích (viz tab. č. 4), a zároveň se nám u dvou druhů (*F. mechowii* a *H. glaber*) podařilo naměřit nižší bazální metabolismus, než uvádí literární zdroje (viz tab. č. 4). Nejnižší hodnoty bazálního metabolismu byly naměřeny u druhu *H. glaber* (0,46 ± 0,18 ml O₂/g/h), což bylo potvrzeno i statistickými metodami.

Nejzajímavějším výsledkem této studie byl poměr MMR/RMR u druhu *Heterocephalus glaber* kde, přestože je tento druh nejmenší a měl nejnižší naměřené hodnoty klidového metabolismu, tak poměr MMR/RMR byl druhý nejvyšší (6,32±0,56) hned po největším měřeném druhu *Fukomys mechowii* (6,73±0,79). Takto vysoký poměr MMR/RMR by mohl být u *Heterocephalus glaber* dán podmínkami ve kterých žije, jelikož obývá oblasti s velmi tvrdou a málo úrodnou půdou, a tak musí vynakládat mnohem více energie na shánění potravy či na termoregulaci, díky chybějící srsti (Braude et al., 2000), zatímco *Fukomys mechowii* je

schopen obývat široké spektrum habitatů s různými typy půd (Kawalika & Burda, 2007; Bennett & Burda, 2013). Rostoucí poměr MMR/RMR s rostoucí hmotností je predikovaný pouze teoreticky, protože MMR škáluje vyšším koeficientem s hmotností než RMR. Vysokého poměru u *H. glaber* je dosaženo díky jeho velmi nízké hodnotě RMR vůči ostatním rypošům, přičemž hodnoty MMR jsou srovnatelné s ostatními rypoši. Poměr MMR/RMR u *Fukomys micklemi* ($5,37 \pm 0,64$) a *Fukomys anselli* ($5,34 \pm 0,91$) byl velmi podobný, což by mohlo být dáno jejich relativně blízkým fylogenetickým vztahem (Van Daele et al., 2007; Šumbera nepublikovaná data), následování druhem *Fukomys darlingi* ($5,96 \pm 0,51$). Maximální metabolismus je u jiných skupin hlodavců vyšší než u rypošů, stejně jako poměr MMR/RMR. Tento rozdíl by mohl být dán rozdílným způsobem měření maximálního metabolismu, kdy u přidávaných druhů hlodavců byl měřen termoregulační maximální metabolismus (Rosenmann & Morrison 1974; Bozinovic, 1992). Vyšší MMR/RMR může být dán také tím, že vyšší BMR u hlodavců pomáhá k dosažení vyšších hodnot MMR (Derting, 1989, Sadowska et al., 2005; Weibel & Hoppeler, 2005), přičemž rypoši mají nižší BMR a tím pádem i nižší MMR. Při srovnání námi naměřeného MMR/RMR s poměrem pracovního metabolismu DMR/RMR, tak u pracovního MMR vyjde poměr DMR/BMR 4,62 zatímco u pohybového MMR tento poměr vyjde 1,5x vyšší a tedy MMR/RMR 6,72. Podobné výsledky byly nalezeny i u dalšího druhu *Heterocephalus glaber*. Pracovní MMR byl 3,36 ml O₂/g/h v tvrdé půdě, zatímco pohybový MMR byl 2,57 ml O₂/g/h, pokud ovšem bude pozornost zaměřena na poměry maximálního metabolismu vůči klidovému, byl poměr MMR/RMR 6,33 tedy opět přibližně 1,5x vyšší, než poměr DMR/RMR= 4,34 v tvrdé půdě. Tento rozdíl je dán odlišnými naměřenými hodnotami pro klidový metabolismus, kdy v této studii dosahuje RMR nižších hodnot, než je tomu v porovnávaných studiích věnujících se pracovnímu (kopacímu) maximálnímu metabolismu (Zelova et al., 2010; Lovegrove 1989) a pro porovnání vztahu DMR a MMR by bylo třeba změřit oba typy metabolismů na stejných jedincích a případně změřit více druhů, zda je viditelný trend cca 1,5 x vyššího MMR.

Škálování MMR s hmotností byl u rypošů ověřen za pomoci obecné regresivní rovnice škálování MMR s hmotností pro savce s podobnou hmotností ($VO_{2MAX} = 118,2 * Mb^{0,872}$; Weibel et al., 2004). Z těchto výsledků vyplývá, rypoši mají obecně nižší MMR oproti jiným savcům podobné hmotnosti a že škálují na základě jiné rovnice ($VO_{2MAX} = 1,895 * Mb^{1,1076}$), která se nachází pod hodnotami predikovanými pro savce a mají zvyšující se tendenci (obr. 5), pokud však byl z těchto dat odebrán *H. glaber*, byla tato přímka sice pod hodnotami

predikovanými pro savce, ale už byla rovnoběžná. Vypadá to tedy, že *H. glaber* má na svou hmotnost nižší MMR, než jaký je u rypošů trend.



Obr. 5: Ověření alometrické závislosti logaritmičkových hodnot maximálního metabolismu na logaritmičkových hodnotách hmotnosti. Graf je proložen přímkou regrese škálování VO_{2max} ($VO_{2MAX}=118,2 * Mb^{0,872}$; $R^2 = 0,9653$; Weibel et al. 2004). (Fa-*Fukomys anelli*, Fd-*Fukomys darlingi*, Fm-*Fukomys mechowii*, Fmi-*Fukomys micklei*, Hg-*Heterocephalus glaber*; přímká-regresivní přímká).

Výběr správné metody pro měření MMR byl komplikovaný. U některých druhů rypošů byla zjištěna schopnost heterotermie, což je stav, kdy je živočich schopen snížit své energetické nároky snížením či zvýšením své tělesné teploty v závislosti na poklesu či zvýšení okolní teploty (Buffenstein & Yahav, 1991; Zelova et al., 2007; Zemanova et al., 2012). Z tohoto důvodu musela být tato metoda měření maximálního termoregulačního metabolismu u rypošů vyloučena. V úvahu tedy přicházelo měřit maximální pohybový metabolismus, kde se využívají zejména dvě metody. První metodou je měřit pracovní metabolismus, což by u rypošů znamenalo měřit kopací metabolismus. Nevýhodou této metody však je, že pro zvíře je kopání dobrovolná aktivita, a tak by nemusel být změřen maximální výdej energie, kterého

je dané zvíře schopné dosáhnout. Druhou metodou je měření nucené aktivity při běhu či plavání. Metoda měření maximálního pohybového metabolismu za pomoci běhu ale nebyla u rypošů logisticky proveditelná, jelikož je nepravděpodobné, že by zvířata běhala v poháněném kolečku či na běžícím páse. Nevhodnější metodou tedy bylo respirometrické měření za pomoci plavání, kdy je zvíře umístěno do vzduchotěsné komory s vodou, protože většina zvířat začne instinktivně plavat. Tato metoda byla nejprve vyzkoušena jako trial test pro ověření, že zvířata jsou schopna plavat. Všechny druhy tuto schopnost viditelně měli, dle pár použitých jedinců od každého druhu.

Pro měření maximálního pohybového metabolismu byly zvoleny pouze samice, aby nedošlo k ovlivnění výsledků na základě pohlaví. Během měření maximálního pohybového metabolismu plaváním se však ukázala určitá úskalí, kdy někteří jedinci nebyli schopni plavat dostatečně dlouho dobu, aby bylo možné získat záznam, se kterým by bylo možné dále pracovat. Neplavající jedinci byly nahrazeni, ale u některých druhů se objevila limitace počtem samic, a tak byly použiti i samci, tento případ se týkal druhů *Fukomys micklei*, *Fukomys anselli* a *Heterocephalus glaber*. Druh *Heterocephalus glaber* zahrnoval největší množství neplavajících jedinců, a tak bylo zapotřebí pro tento druh poupravit metodiku měření. Nejprve proběhla snaha upravit teplotu vody, ve které měli zvířata plavat, ale bohužel ani vyšší teplota vody nepřinesla pozitivní výsledky poté byla zvířata před samotným měřením umístěna na 15 minut do inkubátoru o teplotě 34 °C, kdy vyšší T_b měla za následek vyšší pohodu zvířat a tím zvýšení počtu jedinců schopných plavat po dostatečně dlouhý časový úsek (4-6 min). Bohužel i přes úpravu metodiky muselo být otestováno přibližně 45 zvířat, aby bylo dosaženo alespoň 12 plavajících zvířat, se kterými mohlo být nadále pracováno. U druhů *Fukomys micklei* a *Fukomys anselli* to poté byly dva neplavající jedinci od každého druhu. Neschopnost plavat není zcela výjimečná a s podobným problémem se setkali také v jiných studiích (Labocha et al., 2003; Labocha et al., 2004; Sadowska et al., 2005). Snaha nalézt mezi neplavajícími jedinci určitou spojitost na základě příliš vysokého či nízkého bazálního metabolismu, váhy, věku či pohlaví nebyla úspěšná, jelikož se neplavající zvířata nacházela napříč celým tímto spektrem.

Z celé této studie vyplývá, že *H. glaber* se sice na základě BMR od ostatních druhů odlišuje, ale zároveň je schopen dosáhnout podobných hodnot MMR. Vypadá to, že jejich život v oblastech s velmi tvrdou a málo úrodnou půdou (Braude et al., 2000), tlačí jejich BMR co nejnižší, ale zároveň tyto energeticky náročné podmínky mají za následek vysoké hodnoty MMR.

Tabulka. č.4: Přehled výsledků studií věnujících se maximálnímu metabolismu.

Druh	Váha (g)	RMR (ml O ₂ /g/h)	DMR (ml O ₂ /g/h)	DMR/RMR	MMR (ml O ₂ /g/h)	MMR/RMR	Typ půdy	Zdroj
<i>Fukomys mechowii</i>	180	0,78	3,60	4,62			tvrdá	Zelova et al. 2010
	226	0,53	3,43	4,40			měkká	Zelova et al. 2010
<i>Fukomys darlingi</i>	109	0,64			3,47	6,73		tato studie
<i>Fukomys mitchelli</i>	99	0,69			3,52	5,96		tato studie
<i>Fukomys anselli</i>	98	0,77			3,32	5,37		tato studie
<i>Heterocephalus glaber</i>	32	0,64	2,78	4,34			měkká	Lovegrove 1989
	39	0,46	3,36	5,25			tvrdá	Lovegrove 1989
<i>Fukomys damarensis</i>	152	0,57	2,58	4,52			měkká	tato studie
			2,86	5,02			tvrdá	Lovegrove 1989
<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	232	0,77	3,16	4,62			tvrdá	Zelova et al. 2010
			2,92	4,40			měkká	Zelova et al. 2010
<i>Georchus capensis</i>	197	1,13	3,41	3,01			měkká	McNab 1966
<i>Thomomys botae</i>	143	0,84	4,10	4,88			měkká	Vleck 1979
<i>Thomomys talpoides</i>	75	1,65	4,08	2,47			měkká	Vleck 1987
<i>Ctenomys talarum</i>	125	0,95	3,95	4,15	3,06	3,22	tvrdá	Luna & Antinuchi 2007
		1,03	3,69	3,58			měkká	Luna & Antinuchi 2007
<i>Ctenomys australis</i>	302	0,66	2,46	3,73			tvrdá	Luna & Antinuchi 2007
		0,70	2,57	3,67			měkká	Luna & Antinuchi 2007
<i>Rattus norvegicus</i>	253	1,06			5,20	4,90		Rosenmann & Morrison 1974
<i>Mus musculus</i>	17	1,76			13,80	7,08		Rosenmann & Morrison 1974
<i>Octodon degus</i>	195	0,93			5,50	5,91		Rosenmann 1977
<i>Abrotrix a. andinus</i>	33	1,77			10,70	6,04		Bozinovic & Novoa 1992
<i>Microcaviata nitata</i>	255	0,68			7,03	10,33		Bozinovic & Novoa 1992

6. Závěr

Maximální pohybový metabolismus u rypošů (Bathyergidae) se u jednotlivých druhů liší na základě velikosti, ekologie a fylogeneze. Podle výsledků této studie je maximální plavací metabolismus cca 5-7 x vyšší než BMR a zároveň přibližně 1,5 x vyšší, než je tomu u maximálního kopacího metabolismu, čímž se potvrdilo, že maximální kopací metabolismus neukazuje maximální výdej energie, kterého jsou rypoši schopni. Maximální plavací metabolismus byl u rypošů nižší než maximální termoregulační metabolismus u jiných hlodavců či druhů s podobnou hmotností. Tyto výsledky potvrzují, že nejen bazální metabolismus, ale i maximální plavací metabolismus je u rypošů nižší než u ostatních hlodavců. Zajímavým výsledkem je počet neplavajících jedinců u druhu *Heterocephalus glaber*, kdy plavalo pouze 6 % z testovaného počtu zvířat. U neplavajících zvířat nebyla nalezena žádná spojitost.

7. Seznam literatury

- Aguilar, G. H. (1993). The karyotype and taxonomic status of *Cryptomys hottentotus darlingi* (Rodentia: Bathyergidae). *African Zoology*, 28(4), 201-204.
- Arieli, R. (1979). The atmospheric environment of the fossorial mole rat (*Spalax ehrenbergi*): effects of season, soil texture, rain, temperature and activity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 63(4), 569-575.
- Bennett N.C., Burda H. 2013. *Cryptomys mechowi*. In: Happold M., Happold D.C.D., editors. *Mammals of Africa. 3. Rodents, hares and rabbits*. Bloomsbury Publishing, London, United Kingdom; p. 659–660.
- Bennett, N. C., & Faulkes, C. G. (2000). *African mole-rats: ecology and eusociality*. Cambridge University Press.
- Bennett, N. C., Aguilar, G. H., Jarvis, J. U. M., & Faulkes, C. G. (1994b). Thermoregulation in three species of Afrotropical subterranean mole-rats (Rodentia: Bathyergidae) from Zambia and Angola and scaling within the genus *Cryptomys*. *Oecologia*, 97(2), 222-227.
- Bennett, N. C., Clarke, B. C., & Jarvis, J. U. M. (1992). A comparison of metabolic acclimation in two species of social mole-rats (Rodentia, Bathyergidae) in southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 23(2), 189-198.
- Bennett, N. C., Jarvis, J. U. M., & Cotterilli, F. P. D. (1993). Poikilothermic traits and thermoregulation in the Afrotropical social subterranean Mashona mole-rat (*Cryptomys hottentotus darlingi*)(Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology*, 231(2), 179-186.
- Bennett, N. C., Jarvis, J. U. M., & Cotterill, F. P. D. (1994a). The colony structure and reproductive biology of the afrotropical Mashona mole-rat, *Cryptomys darlingi*. *Journal of Zoology*, 234(3), 477-487.
- Boratyński, Z., & Koteja, P. (2009). The association between body mass, metabolic rates and survival of bank voles. *Functional Ecology*, 23(2), 330-339.
- Bozinovic, F. (1992). Scaling of basal and maximum metabolic rate in rodents and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. *Physiological Zoology*, 65(5), 921-932.

- Bozinovic, F., Muñoz, J. L., & Cruz-Neto, A. P. (2007). Intraspecific variability in the basal metabolic rate: testing the food habits hypothesis. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80(4), 452-460.
- Braude, S. (2000). Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. *Behavioral Ecology*, 11(1), 7-12.
- Brody, S. (1934). Basal metabolism, endogenous nitrogen, creatinine, and sulphur excretions as functions of body weight. *Univ. Mo. Agric. Exp. Sta. Res. Bull.*, 220, 1-40.
- Brzęk, P., Bielawska, K., Książek, A., & Konarzewski, M. (2007). Anatomic and molecular correlates of divergent selection for basal metabolic rate in laboratory mice. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80(5), 491-499.
- Buffenstein, R. (2000). Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats. *Life underground: the biology of subterranean rodents*, 62, 110.
- Buffenstein, R., & Yahav, S. (1991). Is the naked mole-rat *Hererocephalus glaber* an endothermic yet poikilothermic mammal?. *Journal of Thermal Biology*, 16(4), 227-232.
- Burda, H., & Kawalika, M. (1993). Evolution of eusociality in the bathyergidae The case of the giant mole rats (*Cryptomys mechowii*). *Naturwissenschaften*, 80(5), 235-237.
- Burda, H., Zima, J., Scharff, A., Macholan, M., & Kawalika, M. (1999). The karyotypes of *Cryptomys anelli* sp. nova and *Cryptomys kafuensis* sp. nova: new species of the common mole-rat from Zambia (Rodentia, Bathyergidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 64(1), 36-50.
- Burton, T., Killen, S. S., Armstrong, J. D., & Metcalfe, N. B. (2011). What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1724), 3465-3473.
- Clarke, A., Rothery, P., & Isaac, N. J. (2010). Scaling of basal metabolic rate with body mass and temperature in mammals. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 610-619.
- Derting, T. L. (1989). Metabolism and food availability as regulators of production in juvenile cotton rats. *Ecology*, 70(3), 587-595.
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., & Charnov, E. L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *science*, 293(5538), 2248-2251.

- Hayes, J. P., & Chappell, M. A. (1986). Effects of cold acclimation on maximum oxygen consumption during cold exposure and treadmill exercise in deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Physiological zoology*, 59(4), 473-481.
- Hinds, D. S., Baudinette, R. V., MacMillen, R. E., & Halpern, E. A. (1993). Maximum metabolism and the aerobic factorial scope of endotherms. *Journal of Experimental Biology*, 182(1), 41-56.
- Hoppeler, H., Kayar, S.R., Claassen, H., Uhlmann, E., Karas, R.H., 1987. Adaptive variation in the mammalian respiratory system in relation to energetic demand: III Skeletal muscles: setting the demand for oxygen. *Respir. Physiol.* 69, 27–46.
- Chappell, M. A., & Bachman, G. C. (1995). Aerobic performance in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*): variance, ontogeny, and the aerobic capacity model of endothermy. *Physiological Zoology*, 68(3), 421-442.
- Jarvis, J. U. M. (1978). Energetics of survival in *Heterocephalus glaber* (Rüppell), the naked mole-rat (Rodentia: Bathyergidae).
- Jarvis, J. U. M. (1981). Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science*, 212(4494), 571-573.
- Kawalika, M., & Burda, H. (2007). Giant mole-rats, *Fukomys mechowii*, 13 years on the stage. *Subterranean rodents: news from underground*, 205-219.
- Kleiber, M. (1932). Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6(11), 315-353.
- Konarzewski, M., & Książek, A. (2013). Determinants of intra-specific variation in basal metabolic rate. *Journal of Comparative Physiology B*, 183, 27-41.
- Książek, A., Konarzewski, M., & Łapo, I. B. (2004). Anatomic and energetic correlates of divergent selection for basal metabolic rate in laboratory mice. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77(6), 890-899.
- Labocha, M., Kruczek, M., Radwan, J., Koteja, P., & Grabiec, K. (2004). Contest winning and metabolic competence in male bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Behaviour*, 141(3), 343-354.
- Labocha, M., Sadowska, E., Baliga, K., Semer, A., & Koteja, P. (2003). The relationship between basal and maximum metabolic rates in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 134, S8.

- Lacey E. A., Patton J. L., Cameron G. N. (2000) Life underground the biology of subterranean rodents. The University of Chicago Press. Chicago.
- Lighton, J. R. (2008). Measuring metabolic rates: a manual for scientists. Oxford University Press.
- Lovegrove, B. G. (1986). The metabolism of social subterranean rodents: adaptation to aridity. *Oecologia*, 551-555.
- Lovegrove, B. G. (1987). Thermoregulation in the subterranean rodent *Georychus capensis* (Rodentia: Bathyergidae). *Physiological Zoology*, 60(1), 174-180.
- 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(2), 449-469.
- Lovegrove, B. G., & Wissel, C. (1988). Sociality in molerats: metabolic scaling and the role of risk sensitivity. *Oecologia*, 74, 600-606.
- Luna, F., & Antinuchi, C. D. (2006). Cost of foraging in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: effect of soil hardness. *Canadian journal of zoology*, 84(5), 661-667.
- Luna, F., & Antinuchi, C. D. (2007). Energetics and thermoregulation during digging in the rodent tuco-tuco (*Ctenomys talarum*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 146(4), 559-564.
- Luna, F., Antinuchi, C. D., & Busch, C. (2002). Digging energetics in the south American rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, Ctenomyidae). *Canadian Journal of Zoology*, 80(12), 2144-2149.
- Maree S., Faulkes C.G. 2016. *Fukomys mechowii* The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org> Accessed 28 March 2023.
- Marhold, S., & Nagel, A. (1995). The energetics of the common mole rat *Cryptomys*, a subterranean eusocial rodent from Zambia. *Journal of Comparative Physiology B*, 164, 636-645.
- Marsh, R. L., & Dawson, W. R. (1989). Avian adjustments to cold. *Animal adaptation to cold*, 205-253.
- Mathot, K.J., & Dingemanse, N.J., (2015). Energetics and behavior: Unrequited needs and new directions. *Trends Ecol. Evol.* 30,199–206.

- McNab, B. K. (1966). The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence. *Ecology*, 47(5), 712-733.
- McNab, B. K. (1979). The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology*, 60(5), 1010-1021.
- McNab, B. K. (1988). Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 63(1), 25-54.
- McNab, B. K. (2002). *The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics*. Cornell University Press.
- Nevo, E. (1979). Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual review of ecology and systematics*, 10(1), 269-308.
- Painter, P. R. (2005). Allometric scaling of the maximum metabolic rate of mammals: oxygen transport from the lungs to the heart is a limiting step. *Theoretical Biology and Medical Modelling*, 2, 1-8.
- Pettersen, A. K., Marshall, D. J., & White, C. R. (2018). Understanding variation in metabolic rate. *Journal of Experimental Biology*, 221(1), jeb166876.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2022). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-155, <URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- R Core Team (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rezende, E. L., Chappell, M. A., Gomes, F. R., Malisch, J. L., & Garland Jr, T. (2005). Maximal metabolic rates during voluntary exercise, forced exercise, and cold exposure in house mice selectively bred for high wheel-running. *Journal of Experimental Biology*, 208(12), 2447-2458.
- Rosenmann, M. (1977). Regulación térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente (Chile)*, 3, 127-131.
- Rosenmann, Mario, & Morrison, Peter. (1974). Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 226(3), 490-495.

- Sadowska, E. T., Labocha, M. K., Baliga, K., Stanis, A., Wróblewska, A. K., Jagusiak, W., & Koteja, P. (2005). Genetic correlations between basal and maximum metabolic rates in a wild rodent: consequences for evolution of endothermy. *Evolution*, 59(3), 672-681.
- Salsbury, C.M. & Armitage, K.B. (1995). Reproductive energetics of adult male yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Can. J. Zool.* 73,1791-1797.
- Savage, V. M., Allen, A. P., Brown, J. H., Gillooly, J. F., Herman, A. B., Woodruff, W. H., & West, G. B. (2007). Scaling of number, size, and metabolic rate of cells with body size in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(11), 4718-4723.
- Sherman, P. W., & Jarvis, J. U. (2002). Extraordinary life spans of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*). *Journal of Zoology*, 258(3), 307-311.
- Scharff, A., Locker-Grütjen, O., Kawalika, M., & Burda, H. (2001). Natural history of the giant mole-rat, *Cryptomys mechowi* (Rodentia: Bathyergidae), from Zambia. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 1003-1015.
- Swanson, D. L., Drymalski, M. W., & Brown, J. R. (1996). Sliding vs static cold exposure and the measurement of summit metabolism in birds. *Journal of Thermal Biology*, 21(4), 221-226.
- Swanson, D. L., Thomas, N. E., Liknes, E. T., & Cooper, S. J. (2012). Intraspecific correlations of basal and maximal metabolic rates in birds and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. *PLoS One*, 7(3), e34271.
- 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 anelli*). *Mammalian Biology*, 77, 420-427.
- Šumbera, R. (2019). Thermal biology of a strictly subterranean mammalian family, the African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia)-a review. *Journal of Thermal Biology*, 79, 166-189.
- 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.
- Taylor, C. R., Schmidt-Nielsen, K., & Raab, J. L. (1970). Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 219(4), 1104-1107.

- Timonin, M.E., Carrière, C.J., Dudych, A.D., Latimer, J.G.W., Unruh, S.T. & Willis, C.K.R. (2011). Individual differences in the behavioural responses of meadow voles to an unfamiliar environment are not correlated with variation in resting metabolic rate. *J. Zool.* 284,198-205.
- Torsten Hothorn, Frank Bretz and Peter Westfall (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3), 346--363.
- Van Daele, P. A. A. G., Dammann, P., Meier, J. L., Kawalika, M., Van De Woestijne, C., & Burda, H. (2004). Chromosomal diversity in mole-rats of the genus *Cryptomys* (Rodentia: Bathyergidae) from the Zambezi region: with descriptions of new karyotypes. *Journal of Zoology*, 264(3), 317-326.
- Van Daele, P. A., Desmet, N., Šumbera, R., & Adriaens, D. (2019). Work behaviour and biting performance in the cooperative breeding Mickle's mole-rat *Fukomys micklei* (Bathyergidae, Rodentia). *Mammalian Biology*, 95, 69-76.
- Van Daele, P. A., Verheyen, E., Brunain, M., & Adriaens, D. (2007). Cytochrome b sequence analysis reveals differential molecular evolution in African mole-rats of the chromosomally hyperdiverse genus *Fukomys* (Bathyergidae, Rodentia) from the Zambezi region. *Molecular phylogenetics and evolution*, 45(1), 142-157.
- Vleck, D. (1979). The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiological Zoology*, 52(2), 122-136.
- Vleck, D., & Kenagy, G. J. (1987). Digging performance of fossorial mammals: energetic significance of alternative morphologies. Department of Biology, University of Arizona, Tucson.
- Vleck, J., Šumbera, R., Okrouhlík, J., & Burda, H. (2010). Cost of digging is determined by intrinsic factors rather than by substrate quality in two subterranean rodent species. *Physiology & behavior*, 99(1), 54-58.
- Weibel, E. R., & Hoppeler, H. (2005). Exercise-induced maximal metabolic rate scales with muscle aerobic capacity. *Journal of Experimental Biology*, 208(9), 1635-1644.
- Weibel, E. R., Bacigalupe, L. D., Schmitt, B., & Hoppeler, H. (2004). Allometric scaling of maximal metabolic rate in mammals: muscle aerobic capacity as determinant factor. *Respiratory physiology & neurobiology*, 140(2), 115-132.
- Weibel, E.R., Taylor, C.R., O'Neil, J.J., Leith, D.E., Gehr, P., Hoppeler, H., Langman, V., Baudinette, R.V., 1983. Maximal oxygen consumption and pulmonary diffusing capacity: a

direct comparison of physiologic and morphometric measurements in canids. *Respir. Physiol.* 54, 173–188.

White, C. R. (2003). The influence of foraging mode and arid adaptation on the basal metabolic rates of burrowing mammals. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(1), 122-134.

White, C. R., & Seymour, R. S. (2005). Allometric scaling of mammalian metabolism. *Journal of Experimental Biology*, 208(9), 1611-1619.

Wiedenová, P., Šumbera, R., & Okrouhlík, J. (2018). Social thermoregulation and socio-physiological effect in the subterranean Mashona mole-rat (*Fukomys darlingi*). *Journal of thermal biology*, 78, 367-373.

Zelová, J., Šumbera, R., Okrouhlík, J., & Burda, H. (2010). Cost of digging is determined by intrinsic factors rather than by substrate quality in two subterranean rodent species. *Physiology & behavior*, 99(1), 54-58.

Zelová, J., Šumbera, R., Sedláček, F., & Burda, H. (2007). Energetics in a solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat, *Heliophobius argenteocinereus*, and allometry of RMR in African mole-rats (Bathyergidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 147(2), 412-419.

Zemanová, M., Šumbera, R., & Okrouhlík, J. (2012). Poikilothermic traits in Mashona mole-rat (*Fukomys darlingi*). Reality or myth?. *Journal of Thermal Biology*, 37(7), 485-489.

8. Seznam zkratek

BMR-bazální metabolismus

RMR-klidový metabolismus

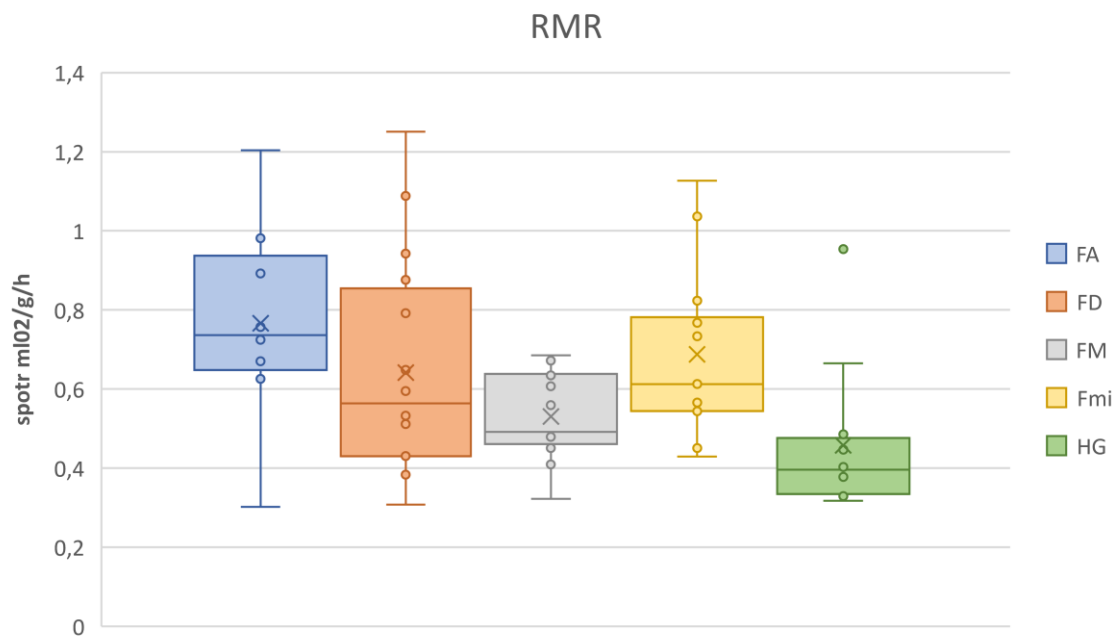
MMR-maximální metabolismus

DMR-kopací metabolismus (maximální kopací metabolismus)

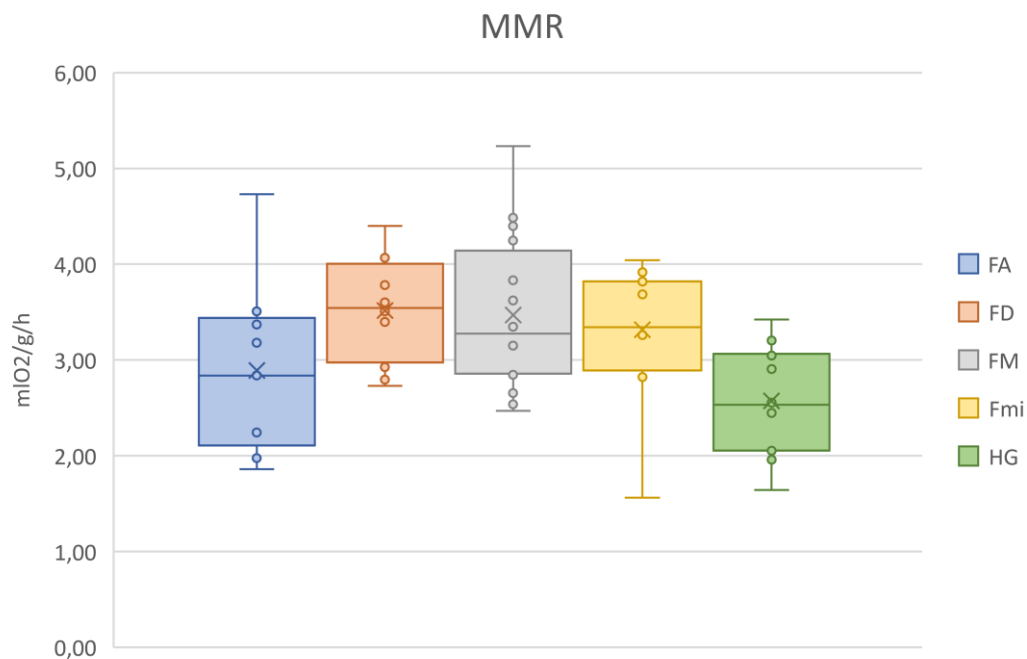
T_a -teplota zvířete

T_b -teplota prostředí

9. Přílohy



Příloha 1: Graf zobrazující spotřebu kyslíku (ml O₂/g/h) jednotlivců u klidového metabolismu. (FA-*Fukomys anelli*, FD-*Fukomys darlingi*, FM-*Fukomys mechowii*, Fmi-*Fukomys micklei*, HG-*Heterocephalus glaber*, X-průměr, o-jedinci)



Příloha 2: Graf zobrazující spotřebu kyslíku ($\text{ml O}_2/\text{g/h}$) jednotlivců u maximálního metabolismu. (FA-*Fukomys anelli*, FD-*Fukomys darlingi*, FM-*Fukomys mechowii*, Fmi-*Fukomys micklei*, HG-*Heterocephalus glaber*; X-průměr; o-jedinci).