

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Reprodukční kasta. Další z mýtů o biologii rypošů?

Bakalářská práce

Zuzana Hrnčířová

Školitel: prof. Mgr. Radim Šumbera, Ph.D.

Konzultant: MSc. Germán Montoya-Sanhueza, Ph.D.

České Budějovice 2024

Hrnčířová Z., 2024: Reprodukční kasta. Další z mýtů o biologii rypošů? [Reproductive caste. Another myth in the biology of mole rats?. Bc. Thesis, in Czech]. – 43 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

According to some studies, breeding females of social mole rats have longer lumbar vertebrae than nonbreeding individuals. This thesis focuses on vertebral lengthening in two solitary species of subterranean rodents – silvery mole-rat and Upper Galilee Mountain blind mole rat. Lumbar vertebrae of these two species were measured based on sex and reproductive experience. If there is an elongation of lumbar vertebrae in breeding females of solitary species, it questions the connection with reproductive caste.

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

V Českých Budějovicích,

dne

Podpis studenta

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému školiteli prof. Mgr. Radimu Šumberovi, Ph.D. za vedení práce, trpělivost a věcné připomínky. Dále bych chtěla poděkovat svému konzultantovi MSc. Germán Montoya-Sanhueza, Ph.D. za velkou ochotu a pomoc s měřením obratlů a zpracováním výsledků. Také chci poděkovat RNDr. Matějovi Lövyemu, Ph.D. za pomoc se statistickou analýzou a také Radce za pomoc s přípravou mrtvol.

V neposlední řadě chci poděkovat svému snoubenci, rodině a kamarádce, kteří mi byli velkou oporou.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Kosterní soustava savců	2
2.1. Kostní remodelace	2
2.1.1. Kostní remodelace u rypošovitých (Bathyergidae)	5
3. Podzemní savci.....	7
3.1. Podzemní hlodavci	7
3.1.1. Solitérní druhy podzemních hlodavců – rypoš stříbřitý a slepec galilejský	8
4. Eusocialita a kooperativní rozmnožování	10
4.1. Sociální druhy hmyzu	10
4.2. Kooperativní rozmnožování savců	10
4.3. Eusocialita rypošů	11
5. Prodlužování bederních obratlů u samic rypošů spojené s rozmnožováním	12
5.1. Rozmnožování sociálních druhů rypošů	12
5.2. Změny u samic rypošů v souvislosti s rozmnožováním	12
5.3. Prodlužování bederní oblasti páteře reprodukčně aktivních samic	13
6. Cíle práce.....	17
7. Materiály a metody.....	18
7.1. Studované druhy	18
7.2. Rentgenování	18
7.3. Zpracování dat	19
8. Výsledky.....	21
9. Diskuze.....	28
10. Závěr.....	30
11. Reference	31
12. Přílohy	40

1. Úvod

U sociálních druhů rypošů, jako je rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) a rypoš damarský (*Fukomys damarensis*), dochází k unikátnímu jevu mezi obratlovci, a to k prodloužení bederních obratlů u množících se samic. Podle některých autorů můžeme v sociálním systému obou druhů vidět podobnost s některými sociálními druhy bezobratlých, především s blanokřídlými (Hymenoptera). U těchto druhů hmyzu se setkáváme s morfologickými a behaviorálními změnami u reprodukcujících se jedinců, především celkové zvětšení velikosti reprodukční samice. U rypošů tato změna stojí za definováním tzv. reprodukční kasty.

Otázkou je, zda se tento rys vyskytuje pouze u množících se samic sociálních druhů nebo se konkrétně u podzemních savců může jednat o adaptaci na pohyb březích samic v úzkých tunelech. Má bakalářská práce je zaměřena na dva druhy soliterně žijících podzemních hlodavců, rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*) a slepce galilejského (*Spalax galili*). Porovnání bederních obratlů reprodukcujících se samic a nereprodukcujících se jedinců by mělo ukázat, zda k prodloužení páteře a celkovému zvětšení těla dochází i u druhů samotářských, což by v případě sociálních rypošů zpochybnilo, že se jedná o reprodukční kasty.

2. Kosterní soustava savců

Kost se v těle nachází ve tvaru trojího typu: kost dlouhá (skládající se z těla a na obou koncích specificky odlišených kloubních úseků; např. kost pažní), kost krátká (tvaru nepravidelného s různými kloubními plochami; např. kosti zápěstní) a kost plochá (např. kosti lebeční nebo kost hrudní). Proces tvorby a vývoje kosti se nazývá osifikace (= kostnatění) a je způsobena činností osteoblastů. Při osifikaci dlouhých kostí dochází prvně k perichondrální osifikaci (= povrchová osifikace), ke které dochází především uprostřed kosti, a tu následuje enchondrální osifikace (= osifikace uvnitř chrupavky). Střední část dlouhé kosti se nazývá diafýza a koncové části se nazývají epifýzy. Kost roste do délky, tedy se prodlužuje, pomocí růstových chrupavek. Tyto chrupavky v období dosažení dospělosti mizí. Pokud kost roste do šířky, dochází v místech periostu (= okostice) i endostu (= vazivová vrstva mezi kostní tkání a kostní dřeví) k procesu zvanému apozice (= přestavba), ke kterému je přidána ještě kostní resorpce (= odbourávání). U kostí krátkých dochází pouze k osifikaci endochondrální (Čihák, 2001).

Kostra savců je tvořena lebkou, páteří a pletemcem přední a zadní končetiny. Kostra je u dospělců plně osifikovaná s určitým podílem vaziv a chrupavek. Páteř savců se skládá z obratlů a dělí se na pět oddílů: krční, hrudní, bederní, křížový a ocasní. Krční oddíl se skládá ze sedmi obratlů (tento počet je typicky pro savce neměnný), první a druhý obratel se nazývá nosič (atlas) a čepovec (axis). Počet hrudních obratlů se pohybuje mezi 12–15, jsou to mohutné obratle s trnovými a postranními výběžky a napojují se na ně hrudní žebra. Bederních obratlů je typicky šest (Gaisler et al., 1983), například ptakopysk podivný má pouze 2 bederní obratle, bobr kanadský nebo hrabáč kapský jich mají 8 (Owen, 1853). Čtyři křížové obratle srůstají v kost křížovou a počet ocasních obratlů je v rozmezí 3–50. Obratle savců jsou platycélní (= tělo obratle je rovné z obou stran) (Gaisler et al., 1983). Samotný obratel se skládá z těla (typ krátké kosti tvořící nosnou část obratle), oblouku (připojujícího se zezadu na tělo obratle s funkcí ochrany míchy) a výběžků (umožňujících pohyblivost) (Čihák, 2001).

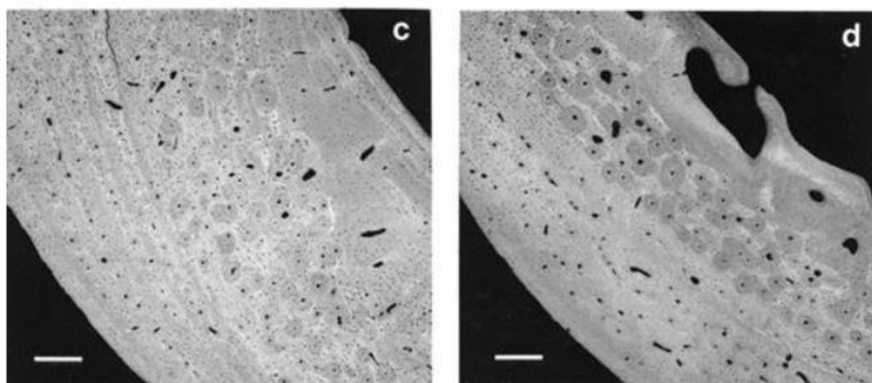
2.1. Kostní remodelace

Po celý život jedince dochází k přestavbě kostí, jež by se dala definovat jako odbourávání a novotvorba kosti. Z vláknité kosti tvořící se při osifikaci vzniká při přestavbě kost lamelární (ta je později opět přestavována s průběhem růstu). K procesu přestavby dochází díky nemožnosti rovnoměrného růstu kosti kvůli pevně zabudovaným buňkám. V přirůstající kosti tedy probíhá apozice nových vrstev (lamel) na povrchu, kdy se pomocí osteoklastů narušují staré lamely při odbourávání povrchu kosti a vzniklé dutiny jsou vyplňovány novými

lamelami. Pokud začne nad tvorbou nové kosti převažovat její odbourávání, znamená to, že kost řídne (osteoporóza). Nejvíce postiženy osteoporózou mohou být právě obratle nebo kosti stehenní (Čihák, 2001).

Ztráta kostní hmoty může být spojena se snížením hladiny pohlavních hormonů, zejména estrogenů. Obecně je tento jev spojován s příchodem menopauzy u žen (Albright et al., 1941 in Bhatnagar & Kekatpure, 2022). Při pokusech na zvířatech se využívá metody odstranění vaječníků, díky čemuž dochází ke zmíněnému snížení hladiny pohlavních hormonů. Tímto úkazem se zabývaly studie na potkanech (Kalu, 1991) nebo psech (Malluche et al., 1986).

Ke kostní remodelaci dochází intenzivně i při laktaci u samic s mláďaty. Tyto změny zkoumaly například studie na potkanech (Bowman & Miller, 1999; Miller & Bowman, 2004) nebo psech (Vajda et al., 1999), kde samice během laktace vykazovaly ztrátu kostní hmoty (Obrázek 1) a po odstavení mláďat došlo k rapidnímu nárůstu tvorby kosti a její obnově. Postlaktanční období může být tedy bráno jako období zotavování kostí (Bowman & Miller, 1999; Vajda et al., 1999; Miller & Bowman, 2004). U samic v období laktace může docházet ke ztrátě kosterní hmoty a ztenčení dlouhých kostí nebo nepatrně i bederních obratlů. Kost je v důsledku snížení hustoty méně pevná (de Bakker et al., 2017). Povrch kosti je v době laktace více pokryt osteoklasty než mimo tuto dobu (Miller & Bowman, 2007). Mimo reprodukci mají proto samice nadbytek kosterní hmoty, aby byly připraveny na požadavky na vápník během reprodukčního cyklu (Bowman & Miller, 1999; Miller & Bowman, 2004). U lidí v průběhu těhotenství dochází ke snížení kosterní hmoty až o 4 % přímo v bederní oblasti páteře a zároveň se ke konci a po skončení těhotenství zvyšuje celková kostní resorpce (pro uvolnění vápníku) (Ulrich et al., 2003). Po porodu dochází (ve srovnání se stavem před otěhotněním) ke zvýšení minerální hustoty kosti v nohou a pažích a naopak se snižuje v pánvi a páteři (Naylor et al., 2009). Důležitým hormonem při ochraně kostry matky při laktaci před nadměrnou ztrátou kostní hmoty je kalcitonin (při nedostatečné až nulové sekreci kalcitoninu je ztráta kostní hmoty až dvojnásobně vyšší, zejména v oblasti páteře) (Woodrow et al., 2006).



Obrázek 1: Porovnání stehenní kosti u kontrolních samic bigla (c) a samic bigla v období laktace (d). In: Vajda et al. (1999).

U žen v období těhotenství může docházet ke změnám v zakřivení páteře zejména v oblasti hrudní, bederní a křížové. Například je u nich patrná tendence ke snížení zakřivení páteře v oblasti beder a kříže. Tento jev přispívá k charakteristickému postoji a držení těla těhotných žen (Okanishi et al., 2012). Ke změnám v postoji ženy dochází na základě změny těžiště těla díky vyšší zátěži. Dokonce u nich pro stabilizaci polohy může dojít společně s bederní lordózou (= prohnutí směrem dopředu) k prodlužování dolní části zad (Whitcome et al., 2008). Zároveň se u těhotných žen může objevovat zvýšená pohyblivost křížokýčelního kloubu a stydké spony nebo volnější vazivové spojení v bederní páteři (Soma-Pillay et al., 2016).

Na základě experimentů prováděných na myších nebo lidech (Schulte et al., 2013; Christen et al., 2014) existuje určitý vztah mezi kostní remodelací a zatížením kosti, což by mohl být důkaz o adaptaci kosti na základě lokálního zatížení kostní tkáně. V místech s vysokou lokální zátěží se objevuje tvorba kosti a v místech s nízkou lokální zátěží resorpce (Schulte et al., 2013; Christen et al., 2014).

U savců můžeme vidět ve spojení s remodelací páteře vnitrodruhovou variabilitu. Například u úzkonosých opic (gorila, šimpanz, orangutan a další) je poměrně vysoká variabilita mezi jedinci stejného druhu v délce trnového výběžku a šířce otvoru obratle (Shapiro & Kemp, 2019). Kromě odlišných parametrů jednoho obratle se může lišit i celkový počet obratlů (zejména v oblasti hrudní a bederní) – to můžeme pozorovat například u hlodavců jako jsou kapybary, nutrie, bobři, nebo také u netopýrů. Počet obratlů se může lišit v rámci jednoho druhu i na základě odlišných geografických podmínek, ve kterých jedinci žijí (např. u letuch) (Kawashima et al., 2018).

2.1.1. Kostní remodelace u rypošovitých (*Bathyergidae*)

Na základě starších studií má sociální druh rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) sedm bederních obratlů (Parona & Cattaneo, 1893; Hamilton, 1928), avšak například v novější studii autoři napočítali bederních obratlů dokonce osm (Henry et al., 2007). U hlodavců může docházet ke spojení křížové kosti s posledním bederním obratlem, což může způsobit variabilní počet obratlů (Jerome et al., 2018). Zajímavostí je, že ke srůstu posledního bederního obratle s kostí křížovou dochází konkrétně u myši více u samců než u samic (Munro & Barnett, 1969). Může se stát, že se nezmění celkový počet obratlů, ale dojde k přeměně identity jednoho obratle na druhý (např. krčního na hrudní), nebo se počet obratlů může zvýšit (Asher et al., 2009).

Z hlediska remodelace kostry můžeme u rypoše lysého vidět například u kosti stehenní (femuru) určité změny v průběhu života jedince (bez efektu reprodukce u samic). Tloušťka femuru rypoše lysého s věkem narůstá (Carmeli-Ligati et al., 2019), zároveň pozitivně koreluje s tělesnou hmotností (Pinto et al., 2010). Po deseti letech věku se naopak tloušťka femuru zmenšuje v důsledku endokortikální resorpce a zároveň se uzavírá epifyzární růstová ploténka. Stejně s věkem vzrůstá i minerální hustota kostí (typický jev umožňující elasticitu kostí mladých jedinců, kteří mají minerální hustotu kostí nižší) (Carmeli-Ligati et al., 2019). V souvislosti s reprodukcí byla u rypoše lysého objevena zvýšená remodelace dlouhých kostí u reprodukčně aktivních jedinců, především v oblasti humeru, ulny a femuru. Právě u femuru můžeme například zaznamenat nápadné ztenčení jeho kortikální části (Montoya-Sanhueza et al., 2021). Reprodukčně aktivní samice mohou mít oproti nereprodukčním také delší femur (Pinto et al., 2010). U samic solitérního druhu rypoše prasečího (*Bathyergus suillus*) dochází k intrakortikální resorpci a remodelaci femuru v oblasti endostea více než u samců a samice mohou ztratit až šestkrát více kostní hmoty (Montoya-Sanhueza & Chinsamy, 2018). Dá se předpokládat, že tento rozdíl také souvisí s reprodukcí samic.

Dalším příkladem jsou remodelace v dutině ústní solitérního druhu rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*), u kterého se vyskytují nadpočetné stoličky a jakmile se zub opotřebuje, je nahrazen zubem doplňkovým. Když dojde k prořezání zubu, zub se horizontálně posune na čelisti dopředu a dojde k remodelaci (dentální resorpci) kostní přepážky (Rodrigues et al., 2011).

Morfologie kostí se může lišit mezi pohlavími a indikuje tak sexuální dimorfismus u některých druhů rypošů. Například u rypoše Ansellova (*Fukomys anelli*) mají samci větší relativní šířku a délku lebky, prodlouženou obličejovou část a protáhlejší dolní čelist (Caspar

et al., 2021), podobně je tomu i u poddruhu rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus emini*) (Katandukila, 2020). Sexuální dimorfismus můžeme vidět i v rozdílné velikosti těla mezi samci a samicemi. Například u soliterně žijícího rypoše písečného (*Bathyergus janetta*) a rypoše prasečího (*Bathyergus suillus*) bývají dospělí samci větší než dospělé samice (Bennett & Faulkes, 2000). Větší velikost samců můžeme vidět i u solitérního rypoše stříbřitého (Šumbera et al., 2003). Podobně je tomu i u rodu *Cryptomys*, kde jsou reprodukční samci větší než reprodukční samice (Bennett & Faulkes, 2000), reprodukční samci bývají větší také u rypoše damarského (Thorley & Clutton-Brock, 2019). Naopak jsou i druhy, u kterých nebyla nalezena velikostní rozdílnost mezi pohlavími, jako je např. rypoš kapský (*Georchus capensis*) (Scantlebury et al., 2006).

3. Podzemní savci

Mezi podzemní savce zařazujeme čeledě vakokrtovití (Notoryctidae), zlatokrtovití (Chrysochloridae) a krtkovití (Talpidae), dále podzemní hlodavce z čeledí: rypošovití (Bathyergidae), slepcovití (Spalacidae), pytlonošovití (Geomyidae), křečkovití (Cricetidae), osmákovití (Octodontidae), tukotukovití (Ctenomyidae) a hlodounovití (Rhizomyidae) (Nevo, 1979). Typické znaky podzemních hlodavců jsou krátké a často tvarově specializované končetiny, podlouhlé tělo, zmenšené oči a uši (které jsou u některých druhů zcela redukovány), zkrácený ocas a u hlodavců řezáky přizpůsobené k hrabání (Ellerman, 1956).

3.1. Podzemní hlodavci

Podzemní hlodavci osidlují téměř všechny kontinenty světa, s výjimkou Austrálie a Antarktidy (Begall et al., 2007). Většina podzemních hlodavců patří do čeledi rypošovitých (Bathyergidae), kteří jsou endemičtí v oblasti subsaharské Afriky. Mezi rypošovitými bychom našli jak druhy velmi sociální, jako je rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) nebo rypoš damarský (*Fukomys damarensis*), tak druhy solitérní např. rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*). Se socialitou se váže např. velikost těla jednotlivých druhů, eusociální jsou zpravidla menší než druhy striktně solitérní (existují však i výjimky) (Bennett & Faulkes, 2000). Další čeledi podzemních hlodavců obývající Afriku jsou Rhizomyinae (s výskytem také v jihovýchodní Asii) (Musser & Carleton, 1993). V Euroasii bychom našli Spalacinae (Musser & Carleton, 1993), v Severní Americe Geomyidae (Patton, 1993) a v jižní Americe Ctenomyidae a Octodontidae (Woods, 1993). Rozšíření podzemních hlodavců je poměrně nerovnoměrné a závisí na vegetačních podmínkách a na tom, kde je vhodná půda (většina z nich se vyskytuje v otevřených biotopech, např. savanách, stepích). Téměř všechny najdeme ve vlhkých nebo suchých půdách (preferují půdy spíše hlinité než jílové), v zamrzlých nebo vodou nasáklých půdách se nevyskytují (Lacey et al., 2000).

Rypošovití jsou dokonale přizpůsobeni na život pod zemí, kde si budují tunelové komplexy, které si všechny druhy, kromě rodu *Bathyergus*, vytvářejí pomocí řezáků a půdu podsouvají pod tělem za sebe (MacDonald & Norris, 2001). Hrabání a vytváření tunelů je omezené na dobu, kdy je půda měkká, hlavně v období dešťů (Nunes, 2007). U rypošovitých můžeme najít tunely dlouhé jen několik desítek metrů až po rozsáhlé tunelové komplexy sahající do délky několika kilometrů. Těsně pod zemí se nachází nory pro skladování potravy, dále nalezneme také nory sloužící jako hnízda nebo nory s termoregulační či antipredační funkcí (Šumbera, 2019). Hlavní složkou potravy jsou především geofyty (MacDonald &

Norris, 2001), s jejichž výskytem se pojí i distribuce rypošovitých. Díky vysokému obsahu vody v potravě ke svému životu nepotřebují přijímat vodu jiným způsobem (Bennett & Faulkes, 2000).

Podzemní prostředí se z hlediska teplotních podmínek (nižší teplota), světelných podmínek a ve vlhkosti a složení vzduchu zřetelně odlišuje od prostředí nad zemí (Bennett et al., 1988; Bennett, 2009). Pod zemí jsou rypošovití chráněni před výkyvy počasí a predátory, ale musí se potýkat s nedostatkem světla, energeticky náročným hloubením tunelů a menším ziskem nerovnoměrně distribuované potravy (Begall et al., 2007). Vůči predaci jsou rypošovití ohroženi v okamžiku, kdy se nad zemí zbavují vykopané půdy (Jarvis et al., 1994) (příkladem jejich predátora nad zemí mohou být šelmy nebo ptáci) (Hill et al., 1957).

Život v takovém prostředí se pojí s různými morfologickými a fyziologickými adaptacemi. Uniformním znakem podzemních hlodavců je vřetenovitý tvar těla s krátkými končetinami. Jednou z adaptací může být zkrácení až redukce ocasu (s výjimkami jako např. *Heterocephalus glaber*). Charakteristickým rysem podzemních hlodavců jsou i široká chodidla (Stein, 2000). Behaviorální specializace obecně zahrnují především aktivity spojené s hloubením nor (a transportem zeminy), stavěním hnízda a staráním se o něj a hledáním potravy (Bennett & Faulkes, 2000).

3.1.1. Solitérní druhy podzemních hlodavců – rypoš stříbřitý a slepec galilejský

Rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*) je samotářský a teritoriální druh hlodavce žijící v oddělených systémech podzemních chodeb (Šumbera et al., 2007a). Vyskytuje se v oblasti jižní Keni, Tanzanie, Zambie, Malawi a Mosambiku (Burda, 2001). Obývá různorodá prostředí, najdeme ho i v tvrdé půdě s nedostatkem potravy (Šumbera et al., 2007a), vydrží i dlouhá období sucha. Délka těla rypoše stříbřitého se pohybuje mezi 100–200 mm a váží okolo 160 g (Kingdon, 1974), větší jedinci mohou vážit 200–300 g (Šumbera et al., 2003). Má delší šedou srst a výrazné řezáky (Kingdon, 1974).

Rypoš stříbřitý se páří sezónně v chladném a suchém období (Šumbera et al., 2003). V období páření může docházet k páření jednoho samce s více samicemi (polygynie) (Patzenhauerová et al., 2010). Samci rypošů stříbřitých jsou zpravidla větší a těžší než samice (Šumbera et al., 2003). Při vzájemném setkání samce se samicí dochází k poměrně agresivnímu chování, které může vyústit až v napadání. Samec iniciuje námluvy a ty vedou až ke kopulaci (Šumbera, 2001), může docházet i k několika opakovaným kopulacím. Průměrná délka březosti je 95 dní. Mláďata se rodí v horkém a suchém období. V průměru má samice

2–3 mlád'ata ve vrhu. Rypoše stříbřitého pojí se sociálními druhy rypošů delší březost a pomalejší postnatální vývoj (samice obvykle porodí pouze jeden vrh za rok). Mlád'ata se rodí s velmi krátkou srstí (která jim ale velmi rychle naroste), pevnou stravu začínají přijímat po osmi až jedenácti dnech, oči otvírají až po dvou týdnech života (Šumbera et al., 2003). U solitérních rypošů jsou mlád'ata schopna disperze již přibližně ve dvou měsících věku (což je kratší doba než u sociálních druhů, u kterých potomci většinou zůstávají ve své původní kolonii). Mlád'ata solitérních druhů také vkládají více energie do růstu, kdy větší tělesná hmota je klíčová pro samotné přežití (Bennett et al., 1991).

Asi nejlépe prozkoumaným slepcem je *Nannospalax ehrenbergi*, z něhož byly na základě chromozomální speciace odděleny čtyři druhy: *Spalax galili*, *Spalax golani*, *Spalax carmeli* a *Spalax judaei* (Nevo et al., 2001), pravděpodobně v důsledku klimatických cyklů (Li et al., 2020).

Slepce se vyznačují masivním krkem se zploštělou hlavou a dorsoventrálně zploštělým tělem bez ocasu (Nevo, 1979) a jsou vysoce agresivní a teritoriální (i mezidruhově) (Nevo et al., 1975). Ne všechny druhy však toto agresivní chování vykazují, některé pouštní druhy se chovají mírumilovně, pravděpodobně v důsledku snahy o minimalizaci spotřeby vody a přehřátí (Nevo et al., 1992). Délka těla slepců je v rozmezí 130–310 mm, průměrná váha v rozmezí 100–570 g, velikost těla se odvíjí od místa výskytu (Nevo, 1999). Barva srsti se pohybuje převážně v šedých odstínech (Heth et al., 1988).

K páření mezi izraelskými slepci dochází především mezi listopadem a únorem (Shanas et al., 1995). Rozmnožování slepců je doprovázeno počátku nepřátelským chováním (útok/obrana), které následují námluvy a kopulace. Iniciale námluv obvykle náleží samci (Nevo, 1969). Samice je březí zhruba 34 dní (Gazit et al., 1996; Gazit & Terkel, 2011) a průměrně má mlád'ata jen jednou za rok. Ve vrhu jsou v průměru 3 mlád'ata (Nowak, 1991). Laktace netrvá déle než tři týdny (Topachevskii, 1976). Mlád'ata zůstávají s matkou minimálně 7 týdnů, po 11. týdnu se už pohybují ve svém vlastním tunelovém systému (Rado et al., 1992).

4. Eusocialita a kooperativní rozmnožování

4.1. Sociální druhy hmyzu

Sociální organizace velmi sociálních druhů rypošů bývá často přirovnávána k systémům sociálních druhů hmyzu, především blanokřídlých (Hymenoptera) a termitů (Isoptera). Typickými zástupci blanokřídlých jsou včely, vosy, čmeláci a mravenci. Hmyzí kolonie takových druhů mohou čítat až 20 milionů jedinců. Systém kolonie by se dal rozdělit na jedince, kteří pracují a pomáhají s péčí o potomstvo a jedince, kteří se rozmnožují. U většiny blanokřídlých tvoří kolonii převážně jen samice, samci nepracují a slouží zejména k rozmnožování, naopak u termitů jsou součástí kolonie obě pohlaví rovnoměrně rozdělená do jednotlivých funkcí (Hölldobler & Wilson, 2009). Mezi reprodukčními a nereprodukčními jedinci primitivně eusociálních druhů hmyzu, který tvoří málo početné kolonie a žije přibližně rok, obvykle žádné velké rozdíly nejsou a všichni mají zachovaný reprodukční potenciál (do této skupiny patří například čmeláci) (Keller & Vargo, 1993; Hölldobler & Wilson, 2009). Vysoce sociální druhy hmyzu (např. mravenci) mají přítomnou pouze jednu reprodukčně aktivní samici (královnu) a zbytek samic v kolonii (dělnic) je sterilních (Hölldobler & Wilson, 2009). Královna se od ostatních liší tvarem hlavy, má větší abdomen a delší žihadlo (Snodgrass, 1910).

4.2. Kooperativní rozmnožování savců

Kooperativní druhy formují sociální skupiny, v nichž se členové skupiny podílejí na péči o potomstvo reprodukčních jedinců (= starají se o mláďata, která nejsou jejich) (Solomon & French, 1997). Při kooperativním rozmnožování je skupina rozdělena zejména na dvě skupiny. Reprodukční jedinci produkují potomstvo, úkolem druhé skupiny je pomáhat první skupině při reprodukci a v péči o mláďata. Pomáhající jedinci se po dosažení pohlavní dospělosti mohou reprodukovat (Crespi and Yanega, 1995).

U savců můžeme sdílenou péči o potomstvo vidět u některých primátů, jako např. kosmanů a tamarinů (Tardif, 1997), psovítych šelem (Moehlman & Hofer, 1997), mangust (Creel & Waser, 1997), surikat (Clutton-Brock & Manser, 2016) nebo právě některých hlodavců (Carter & Roberts, 1997; Lacey & Sherman, 1997).

Jedním z nejznámějších případů kooperativního rozmnožování jsou surikaty (*Suricata suricatta*). U surikat tvoří skupinu rozmnožující se pár a (většinou) jejich potomci (pomocníci), kteří svou původní skupinu neopustili (Koenig & Dickinson 2016). Pokud je ve skupině jedna množící se samice, vykazuje určité morfologické změny podobně jako královna

u blanokřídých, neboť se v okamžiku dosažení dominantního statusu zvětší její velikost. U těchto samic docházelo především k prodloužení těla a měly také širší lebku. Vysvětlením může být zvýšená hladina hormonů zapříčínující růst kostí, jako je progesteron a estradiol (Russell et al., 2004). Obecně se dominantní samice ve skupině častěji stává samice s vyšší váhou a vyšším věkem (Thavarajah et al., 2014). Pokud je samice větší a delší, má také větší vrhy, větší a těžší potomky a celkově lepší kondici, takže zde můžeme vidět pozitivní korelaci a zvětšení bude adaptivní. Tento fakt, že k prodloužení a zvětšení těla dominantních samic dochází i u masožravých savců naznačuje, že takováto adaptace může být u savců rozšířenější, než jsme si mysleli (Russell et al., 2004).

4.3. Eusocialita rypošů

Sociální systémy podzemních hlodavců se dají rozdělit do několika kategorií: solitérní – v tunelovém komplexu se vyskytuje pouze jeden dospělec, např. *Spalax ehrenbergi*. Další je sociální systém s kooperativním a polygamním rozmnožováním – v tunelovém systému se vyskytuje více dospělců, rozmnožuje se více než jedna samice a ostatní jim mohou nebo nemusí pomáhat, např. kururo (*Spalacopus cyanus*). Následně existuje sociální systém s kooperativním a monogamním rozmnožováním – typicky se rozmnožuje jen jedna samice, potomci se ve skupině nerozmnožují, jejich odchod je opožděn a pomáhají se staráním se o kolonii, např. hrabošík americký (*Microtus pinetorum*) (může být některými považován i za eusociálního). A poslední je eusociální – podobný předchozímu typu, jen potomci obvykle neopouštějí původní kolonii, např. rypoš damarský (Burda et al., 2000).

Mezi eusociální rypoše se tradičně zařazuje rypoš lysý a rypoš damarský (Jarvis et al. 1994, Bennett & Faulkes, 2000), nicméně existují názory, že i další zástupci rodu *Fukomys* jsou eusociální (Burda et al. 2000), což bylo později geneticky potvrzeno pro rypoše Ansellova (Patzenhauerová et al. 2013). Kolonii rypoše lysého může tvořit až 300 jedinců (Jarvis, 1981), kolonii rypoše damarského až okolo 40 jedinců (Jarvis & Bennett, 1993), obvykle je to však méně. Vysoký počet jedinců v kolonii oproti jiným druhům by mohl indikovat určení eusociality, z hlediska definice eusociality je však velikost kolonie neinformativní (Burda et al., 2000), důležitějším kritériem je trvalá filopatrie (= potlačení disperze potomků) (Burda, 1999). Díky filopatrii dochází u eusociálních druhů rypošů k překrývání generací (Jarvis & Bennett, 1993; Burda et al., 2000), což vymezuje typický znak pro eusociální druhy.

5. Prodlužování bederních obratlů u samic rypošů spojené s rozmnožováním

5.1. Rozmnožování sociálních druhů rypošů

Dominantní samice rypošů lysých bývají obvykle největšími, nejstaršími a také nejagresivnějšími členy kolonie. Dominantní a zároveň reprodukčně aktivní samice můžeme poznat (kromě toho, že již někdy byly březí) zvýšenou hladinou progesteronu nasvědčující existenci ovariálního cyklu, zvýšenou hladinou testosteronu a perforací vagíny. Může se stát, že se reprodukčně aktivními stane několik samic naráz (například po odstranění/úmrtí předešlé dominantní samice) a tyto samice dále soupeří o reprodukční dominanci (Clarke & Faulkes, 1997).

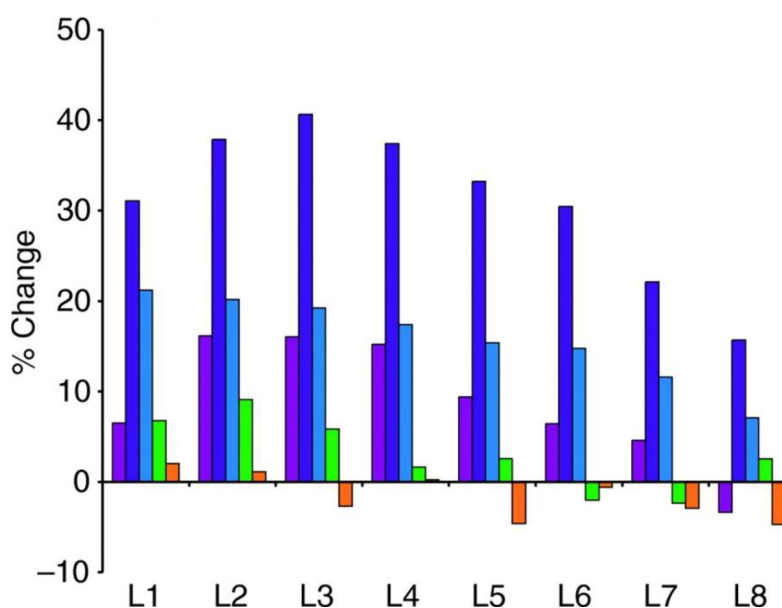
Zakládání nové kolonie rypoše damarského je doprovázeno opuštěním původní kolonie potomky. Samice se po odchodu obvykle usadí jednotlivě, samci pravděpodobně tyto samice hledají. Obvykle má zvýšená disperze souvislost s lepší kondicí jedinců a také s příznivými ekologickými podmínkami (např. srážkami) (Thorley et al., 2023). V nové kolonii je vždy jen jedna reprodukčně aktivní samice (Bennett & Jarvis, 1988). Pro zabránění inbreedingu dochází k sexuálním aktivitám jen u nepříbuzných jedinců (Bennett et al., 1996).

5.2. Změny u samic rypošů v souvislosti s rozmnožováním

Pokud se samice rypoše stane reprodukčně aktivní, doprovází ji řada morfologických, fyziologických a behaviorálních změn. Reprodukční samice rypoše damarského, která je těžší a delší než ostatní samice, provádí většinu svých aktivit v okolí hnízda (Bennett & Jarvis, 1988) a až o polovinu méně se účastní shánění potravy než nereprodukční jedinci (Francioli et al., 2020). Podobně je tomu i u rypoše Ansellova, kdy se reprodukční jedinci obecně pohybují v menším prostoru než nereprodukční a reprodukční samice se pohybují především v blízkosti hnízda (Šklíba et al., 2016). Reprodukční samice rypoše lysého se může chovat více agresivně vůči ostatním samicím (strkání, kousání) (Clarke & Faulkes, 1997). Z fyziologického hlediska mají například reprodukční samice rypoše lysého zvýšenou hladinu luteinizačního hormonu a progesteronu oproti nereprodukčním (Faulkes & Jarvis, 1990), stejně tak mohou mít i zvýšenou expresi genů pro dopamin, což může způsobovat zvýšenou inhibici sekrece prolaktinu. Nereprodukční samice mají tím pádem vyšší hladinu prolaktinu a zároveň mají vaječníky v prepubertálním stavu (Mulugeta et al., 2017).

5.3. Prodlužování bederní oblasti páteře reprodukčně aktivních samic

Podle studií na rypoši lysém (O'Riain et al., 2000b; Henry et al., 2007; Dengler-Crish and Catania, 2007; Dengler-Crish & Catania, 2008) a rypoši damarském (Thorley et al., 2018; Johnston et al., 2021) dochází u těchto dvou sociálních druhů k prodlužování bederní oblasti páteře u reprodukčních samic (anglicky zvaných *queens*). Nereprodukční samice a samci mají délku bederní páteře téměř shodnou na začátku i na konci měření (doba měření je většinou v rámci několika let). Hlavními indikátory růstu bederní oblasti ve studiích O'Riain et al. (2000b), Henry et al. (2007), Dengler-Crish and Catania (2007), Dengler-Crish & Catania (2008), Thorley et al. (2018) a Johnston et al. (2021) jsou čtvrtý a pátý bederní obratel, značené L4 a L5 (bederní je anglicky *lumbar*). Pravděpodobně ale nemusí docházet k růstu jen čtvrtého nebo pátého bederního obratle. Dle výzkumu Henry et al. (2007) se zvětšují u každé reprodukční samice všechny její obratle (u druhého, třetího a čtvrtého obratle bylo prodloužení největší) (Obrázek 2).



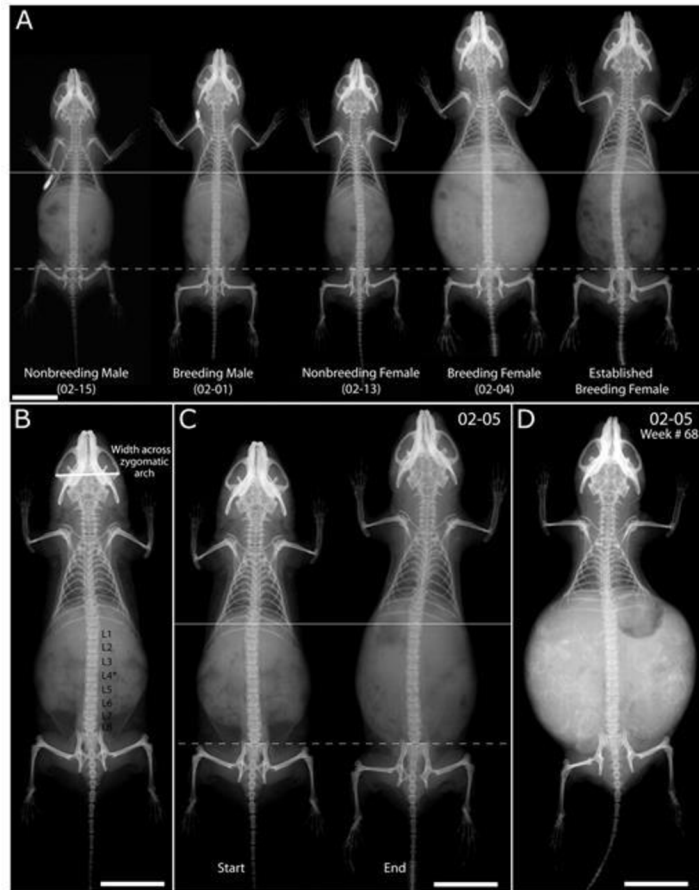
Obrázek 2: Procentuální změna délky každého bederního obratle (L1–L8) v porovnání s šířkou hlavy u rypoše lysého. Fialové a modře jsou označené reprodukční samice (n=3), zeleně nereprodukční samice (n=1) a oranžově samec (n=1). In: Henry et al. (2007).

Zásadním faktorem pro zvýšení růstu kostí v bederní oblasti u rypoše lysého je březost. V období, kdy se samice nereprodukuje, dochází k minimálnímu prodlužování bederních obratlů (Henry et al., 2007). K minimálnímu prodloužení dochází i u samic, které se reprodukují již několik let a v minulosti prodělaly více než pět březostí (anglicky zvané *established queens*) (O'Riain et al., 2000b; Henry et al., 2007). Ve studii Dengler-Crish &

Catania (2008) uvádějí, že těmito samicemi jsou samice, které prodělaly více než osm březostí. Znamená to tedy, že k největšímu prodlužování by mělo docházet u samic, které se dříve nereprodukovaly (anglicky zvané *nascent queens*), do prodělání pěti (resp. osmi) a více březostí. U těchto samic se po více než pěti březostech čtvrtý bederní obratel prodlouží až o 34 % (v porovnání se 7 % u zbytku kolonie) (Obrázek 2). Zároveň je u nich největší růst obratle až ke konci březosti těsně před porodem (Henry et al., 2007). Během období laktace je prodloužení velmi nízké, pravděpodobně v důsledku vyšší potřeby vápníku (Dengler-Crish & Catania, 2008).

Z tvrzení, že u reprodukčních samic po osmi a více březostech dochází k minimálnímu prodlužování bederní páteře, vyplývá, že prodlužování patrně nebude celoživotním procesem a reprodukční samice tak poměrně brzy získá svůj typický morfologicky odlišný vzhled (delší tělo) (Dengler-Crish & Catania, 2008). Další názor na začátek prodlužování obratlů má studie autorů Dengler-Crish & Catania (2007). Dle jejich výsledků k prodlužování začíná docházet už po odloučení samice ze své původní kolonie a po spárování s cizím samcem, dochází k tomu tedy ještě před březostí (pokud ihned po setkání se samcem nedojde k tomu, že samice zabřezne). Může to být způsobeno vlivem pohlavních hormonů při kontaktu se samcem (Dengler-Crish & Catania, 2007). Ovlivnění prodlužování obratlů pohlavními hormony je předkládáno i předchozí studií Henry et al. (2007).

Současně s prodlužováním bederních obratlů roste i tělesná hmota reprodukčních samic. Samice během březosti zvýší svou hmotnost téměř dvojnásobně (o 82 % po padesáti týdnech). Nárůst tělesné hmoty je však i u reprodukčních samců a nereprodukčních jedinců, ale skoro polovinu méně (Dengler-Crish & Catania, 2007).



Obrázek 3: Radiografické snímky rypose lysého s vyobrazením délky bederní oblasti páteře reprodukční samice v porovnání s nereprodukčním samcem, reprodukčním samcem a nereprodukční samicí. In: Henry et al. (2007).

Důkazy, že k těmto procesům dochází i u rypose damarského, předkládají studie Thorley et al. (2018) a Johnston et al. (2021). V experimentálních podmínkách se solitérně žijící samice i samice nemnožící se výrazně neliší ve velikosti těla a délce obratlů. U reprodukčních samic, které byly odebrány z původní rodiny a spářeny s cizím samcem, můžeme vidět zejména prvních 12 měsíců po spáření se samcem růst bederních obratlů obzvláště v oblasti pátého a šestého obratle (L5 a L6). V prvních dvanácti měsících pokusu byla celková délka pátého bederního obratle o 4,8 % větší u reprodukčních samic než u nereprodukčních, celková délka bederní páteře byla o 3,5 % větší. Dále bylo zjištěno, že reprodukční samice měly větší a těžší mláďata a také více mláďat ve vrhu s každým dalším vrhem, což by značilo určité reprodukční investice klíčové pro zlepšenou budoucí fitness samice (Johnston et al., 2021). Je otázkou, zda se taková investice (zvýšený požadavek vápníku) vyplatí i solitérním druhům rypošů.

Druhým cílem studie Johnston et al. (2021) bylo zjistit změny v genové expresi u reprodukčních a nereprodukčních samic. Ke screeningu exprimovaných genů v kostních

buňkách bederních obratlů se přidaly i buňky dlouhých kostí, které se u reprodukčních samic neprodlužují (kost pažní, kost stehenní, kost holenní a další). Ačkoliv se tyto kosti neprodlužují, byla u nich zjištěna určitá kostní remodelace a kostní resorpce. Jelikož je během březosti a kojení vysoký požadavek na dostatek vápníku pro mláďata a samice vkládají intenzivní investice do reprodukce, objevuje se u reprodukčních samic snížená hustota dlouhých kostí (v pokusu konkrétně kosti stehenní). Čím více mláďat za život samice měla, tím menší tloušťku kortikální oblasti stehenní kosti má – řídnutí je tady důsledkem opakované investice do reprodukce. S nižší hustotou kosti souvisí i její snížená pevnost, což znamená, že u reprodukčních samic je větší riziko zlomení kosti a toto riziko vzrůstá o 21 % s každým dalším vrhem (Johnston et al., 2021). Toto zjištění může být jedním z důvodů, proč reprodukční samice tráví více času v oblasti hnízda a jejich aktivity se týkají zejména starání se o to hnízdo a naopak na shánění potravy mají mnohem menší podíl než ostatní členové kolonie (Bennett & Jarvis, 1988; Francioli et al., 2020).

Z experimentů na rypoši lysém (O'Riain et al., 2000b; Henry et al., 2007; Dengler-Crish and Catania, 2007; Dengler-Crish & Catania, 2008) a rypoši damarském (Thorley et al., 2018; Johnston et al., 2021) je patrné, že prodlužování bederních obratlů (a celkové prodlužování těla) u reprodukčně aktivních samic těchto druhů souvisí se zvyšováním reprodukční zdatnosti, to zahrnuje větší počet potomků na vrh a jejich větší hmotnost a velikost těla, na úkor snižování hustoty dlouhých kostí a větší náchylnosti k jejich zlomení.

Zajímavou otázkou je, zda k prodloužení bederní oblasti páteře v souvislosti s reprodukcí dochází i u druhů podzemních hlodavců, které žijí solitérně.

6. Cíle práce

Cíle práce:

1. Literární rešerše o morfologických kstách a o změnách osteologických charakteristik v souvislosti s březostí samic savců
2. Připravit a otestovat metodiku měření parametrů bederních obratlů a délky femuru u reprodukčních a nereprodukčních jedinců rypoše stříbřitého a slepce galilejského. Pokud platí, že prodlužování obratlů je adaptací na pohyb březích samic v úzkých tunelech, tak i u těchto druhů by mělo dojít k prodloužení těchto obratlů.

7. Materiály a metody

7.1. Studované druhy

Pro rentgenování bylo k dispozici 10 slepců galilejských (*Spalax galili*) a 17 rypošů stříbřitých (*Heliophobius argenteocinereus*), kteří byli z volné přírody. Ze slepců byli k dispozici 3 reprodukční samice a 7 samců, z rypošů stříbřitých bylo 5 reprodukčních samic, 5 nereprodukčních samic a 7 samců. Jako reprodukčně aktivní samice byly vybrány ty, které měly za svůj život alespoň jednou mláďata. U těchto samic ale nebylo známo, kolik březostí v minulosti prodělaly. Studovaná zvířata byla konzervována v lihu. Základní informace o zvířatech jsou zobrazeny v Tabulkách 1–4 v přílohách.

7.2. Rentgenování

Pro pokus bylo využito stacionárního rentgenu Sedecal NEOVET F ve veterinární klinice BUDvet Rožnov v Českých Budějovicích. Ke každému zvířeti bylo umístěno identifikační číslo a měřítko (1,26 cm). Jedinec byl rentgenován z dorsální a laterální strany, počet snímků závisel na kvalitě a viditelnosti daného snímku, počet se pohyboval v rámci 1–2 snímků z každé strany na jedince. Při snímání se důraz kladl především na viditelnost páteře, proto se zvíře umísťovalo do vhodné pozice (Obrázek 3).



Obrázek 4: Rentgenování mrtvého jedince slepce galilejského.

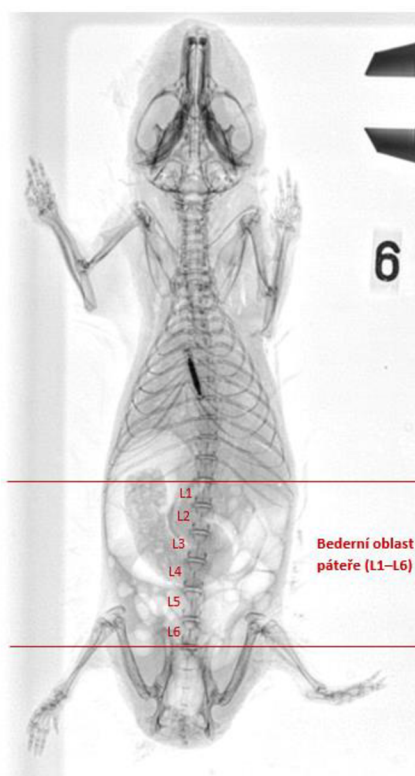


Obrázek 5: Rentgenový snímek rypoše stříbřitého.

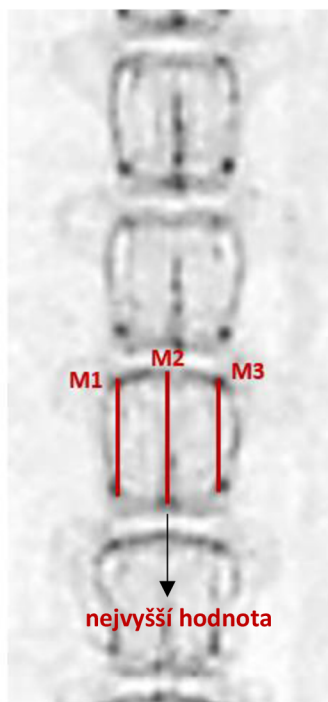
7.3. Zpracování dat

Pro analýzu snímků byly použity dva programy, XnView a ImageJ. Nejprve byla potřeba v programu XnView převést snímky do negativu a upravit kontrast pro lepší viditelnost jednotlivých obratlů. V programu ImageJ bylo zprvu nutné provést kalibraci, která se musela učinit u každého snímku pro správnost měření. Měřítka je mince široká 12,6 mm. Nakonec pro měření byly vybrány snímky z dorsální strany z toho důvodu, že na nich bylo lépe zřetelné rozeznání začátku a konce bederní oblasti páteře.

Při samotném měření bylo nejprve nutno určit bederní obratle a spočítat jejich počet. Měření se týkala všech bederních obratlů, značených L1–L6. U každého obratle byla provedena tři měření délky, na okrajích a uprostřed obratle, a tyto hodnoty byly následně zprůměrovány (Obrázek 6). Při výpočtech byla použita nejvyšší naměřená hodnota (uprostřed obratle). Dále se u každého jedince měřila i délka celé bederní páteře (zahrnující meziobratlové ploténky) a délka stehenní kosti (femuru). Délka stehenní kosti byla použita jako kovariáta pro analýzy a sloužila jako ukazatel celkové velikosti těla. Bylo pracováno pouze s mrtvými jedinci, takže nebylo možné měřit změnu délky obratlů za určité období, jako ve studiích Henry et al. (2007), Dengler-Crish & Catania (2007) a Dengler-Crish & Catania (2008).



Obrázek 6: Rentgenový snímek slepce galilejského s vyobrazenou bederní páteří a bederními obratli.



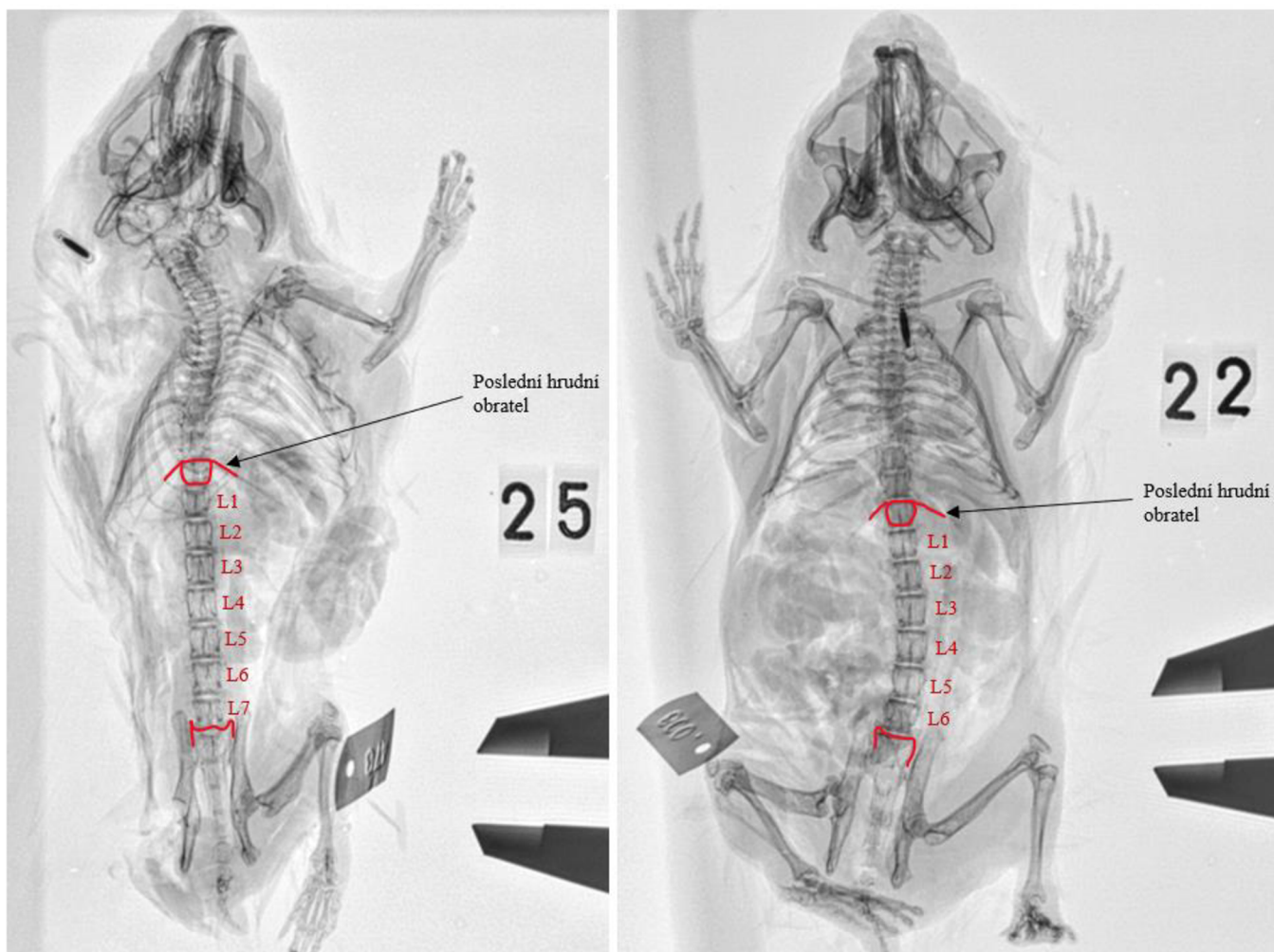
Obrázek 7: Tři provedená měření délky každého bederního obratle.

Pro zpracování naměřených dat bylo využito počítačového programu RStudio (R Core Team, 2021). Nejprve bylo otestováno, zda data pocházejí z normálního rozdělení (Shapiro-Wilkův test), poté byla otestována homogenita rozptylu (Levenův test). Data byla spočítána pomocí analýzy kovariance (ANCOVA), kterou byly testovány rozdíly mezi třemi skupinami (reprodukční samice, nereprodukční samice a samci), vysvětlovanou proměnnou byla nejvyšší naměřená délka bederního obratle a kovariátou délka stehenní kosti. Při nalezení signifikantních rozdílů byl proveden Tukeyho post hoc test.

Jedním z předpokladů pro výpočet analýzy kovariance je normální rozdělení dat. Bylo zjištěno, že u všech bederních obratlů data pochází z normálního rozdělení (Shapiro-Wilkův test, $p > 0,05$). Dále byl otestován paralelismus křivek představujících změnu v délce obratle s délkou femuru pro tři testované skupiny (reprodukční samice, nereprodukční samice a samci). Bylo zjištěno, že tři skupiny se neliší sklonem křivek u všech bederních obratlů (Levenův test, $p > 0,05$).

8. Výsledky

U dvou reprodukčních samic bylo napočítáno 7 obratlů namísto 6. Konkrétně to byl slepec galilejský č. 0 (č.p. JR04) a rypoš stříbřitý č. 25 (č.p. 473). Jelikož se tato odchylka vyskytla jen u 2 jedinců z 27, nebylo s těmito jedinci ve výsledcích počítáno.

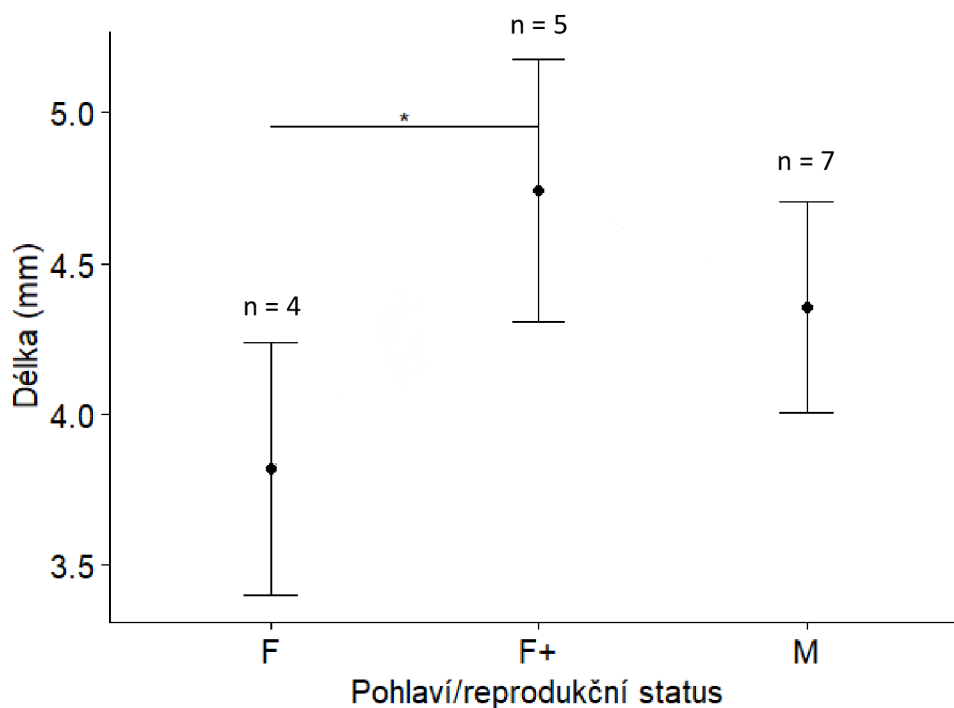


Obrázek 8: Srovnání počtu bederních obratlů u rypoše stříbřitého č. 25 a č. 22.

Tabulka 4: Výsledky analýzy kovariance (ANCOVY) u rypoše stříbřitého.

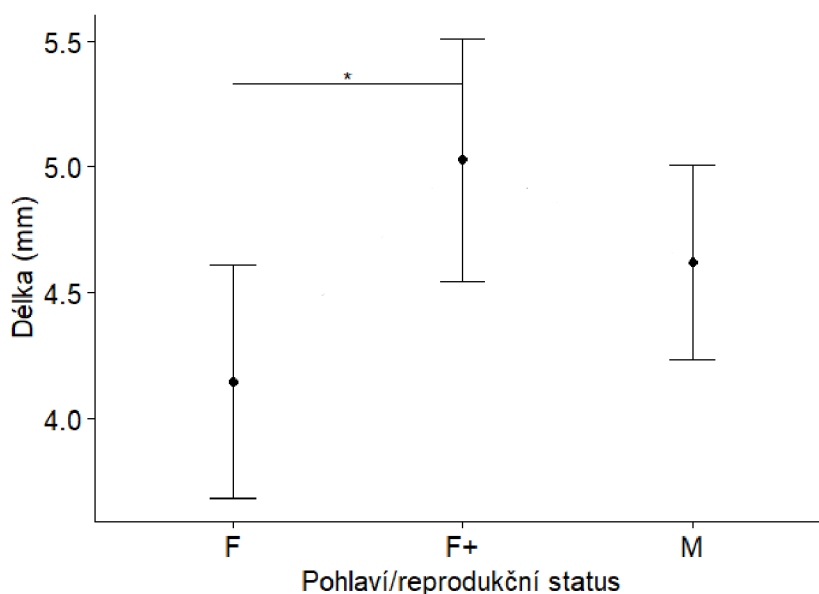
Bederní obratel	F (2,12)	Hladina významnosti (p)
L1	5,679	0,018 *
L2	4,209	0,041 *
L3	6,355	0,013 *
L4	5,513	0,020 *
L5	16,105	< 0,001 *
L6	3,833	0,052

Mezi reprodukčními samicemi, nereprodukčními samicemi a samci je rozdíl v délce prvního bederního obratle (L1) (ANCOVA, $F_{(2,12)} = 5,679$, $p < 0,05$). Délka L1 se liší mezi reprodukčními a nereprodukčními samicemi (Tukeyho test, $p < 0,05$) (Graf 2).



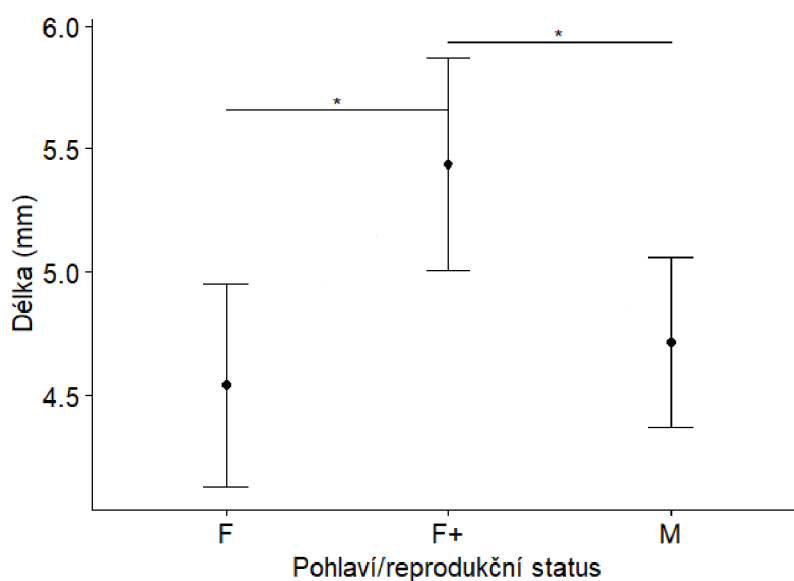
Graf 2: Srovnání délky L1 (průměr ± s.d.) mezi třemi skupinami rypoše stříbřitého – reprodukční samice (F+), nereprodukční samice (F), samci (M). Signifikantní rozdíl je označen hvězdičkou.

Mezi třemi skupinami (F, F+, M) je rozdíl v délce druhého bederního obratle (L2) (ANCOVA, $F_{(2,12)} = 4,209$, $p < 0,05$). Délka L2 se liší mezi reprodukcí a nereprodukcí samicemi (Tukeyho test, $p < 0,05$) (Graf 3).



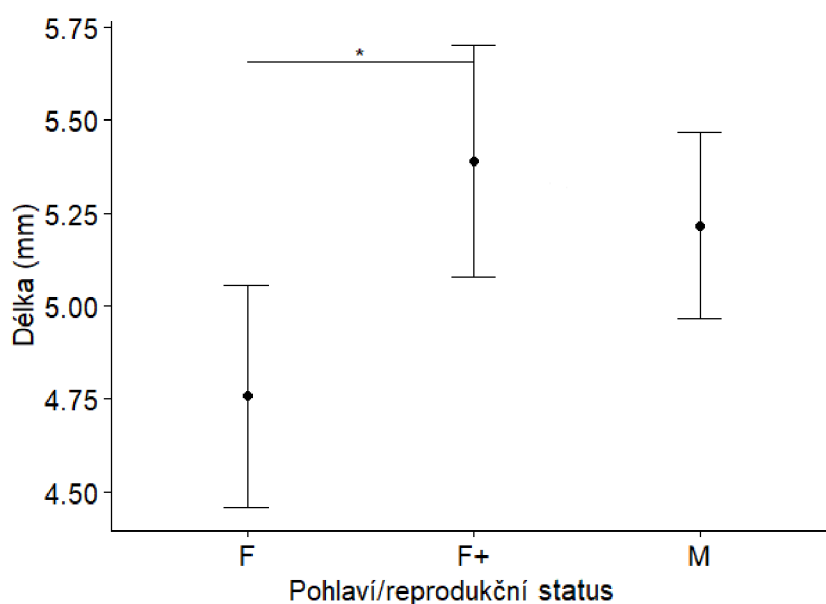
Graf 3: Srovnání délky L2 (průměr ± s.d.) mezi třemi skupinami rypoše stříbřitého – reprodukční samice (F+), nereprodukční samice (F), samci (M). Signifikantní rozdíl je označen hvězdičkou.

Mezi třemi skupinami (F, F+, M) je rozdíl v délce třetího bederního obratle (L3) (ANCOVA, $F_{(2,12)} = 6,355$, $p < 0,05$). Délka L3 se liší mezi reprodukcí a nereprodukcí samicemi (Tukeyho test, $p < 0,05$) a mezi reprodukcí samicemi a samci (Tukeyho test, $p < 0,05$) (Graf 4).



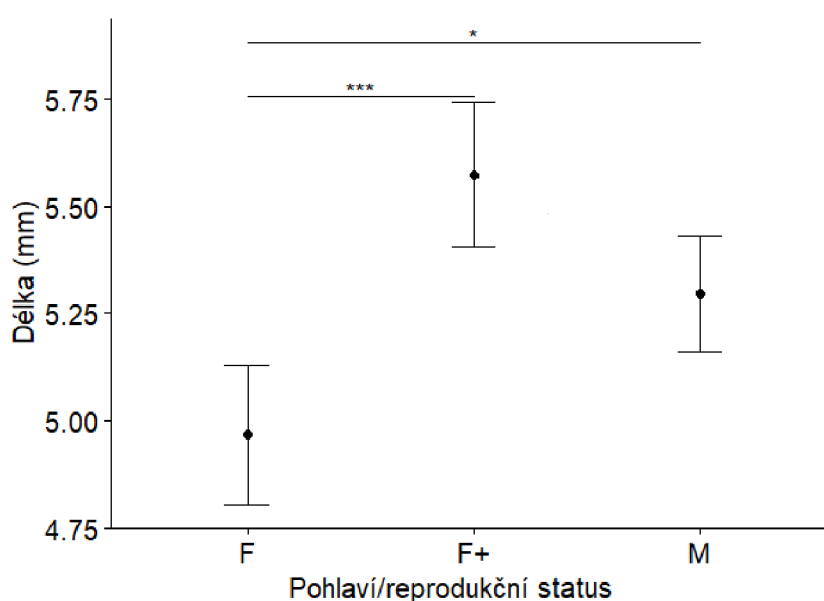
Graf 4: Srovnání délky L3 (průměr ± s.d.) mezi třemi skupinami rypoše stříbřitého – reprodukční samice (F+), nereprodukční samice (F), samci (M). Signifikantní rozdíl je označen hvězdičkou.

Mezi třemi skupinami (F, F+, M) je rozdíl v délce čtvrtého bederního obratle (L4) (ANCOVA, $F_{(2,12)} = 5,513$, $p < 0,05$). Délka L4 se liší mezi reprodukčními a nereprodukčními samicemi (Tukeyho test, $p < 0,05$) (Graf 5).



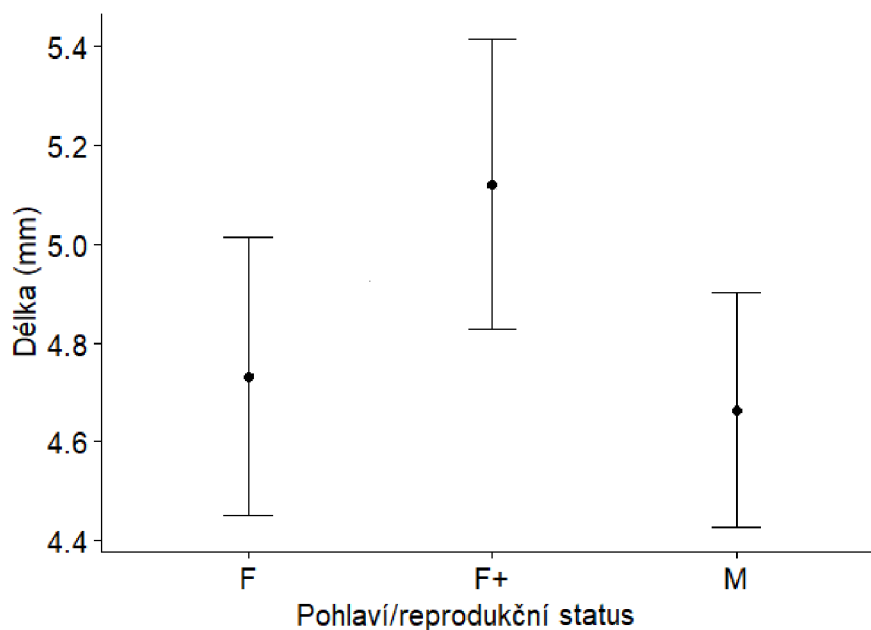
Graf 5: Srovnání délky L4 (průměr ± s.d.) mezi třemi skupinami rypoše stříbřitého – reprodukční samice (F+), nereprodukční samice (F), samci (M). Signifikantní rozdíl je označen hvězdičkou.

Mezi třemi skupinami (F, F+, M) je rozdíl v délce pátého bederního obratle (L5) (ANCOVA, $F_{(2,12)} = 16,105$, $p < 0,05$). Délka L5 se liší mezi reprodukčními a nereprodukčními samicemi (Tukeyho test, $p < 0,05$) a mezi nereprodukčními samicemi a samci (Tukeyho test, $p < 0,05$) (Graf 6).



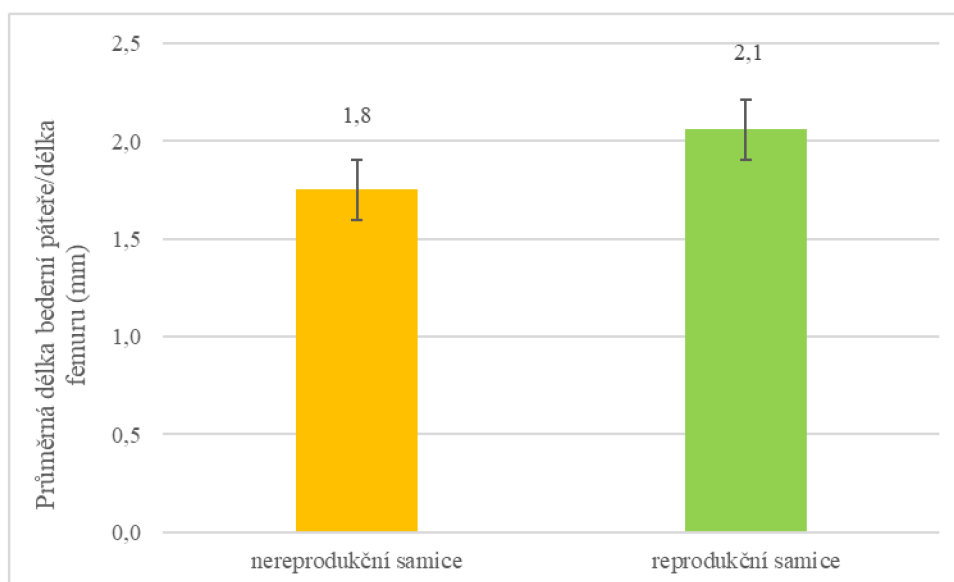
Graf 6: Srovnání délky L5 (průměr ± s.d.) mezi třemi skupinami rypoše stříbřitého – reprodukční samice (F+), nereprodukční samice (F), samci (M). Signifikantní rozdíl je označen hvězdičkou.

Mezi třemi skupinami (F, F+, M) není rozdíl v délce šestého bederního obratle (L6) (ANCOVA, $F_{(2,12)} = 3,833$, $p > 0,05$) (Graf 7).



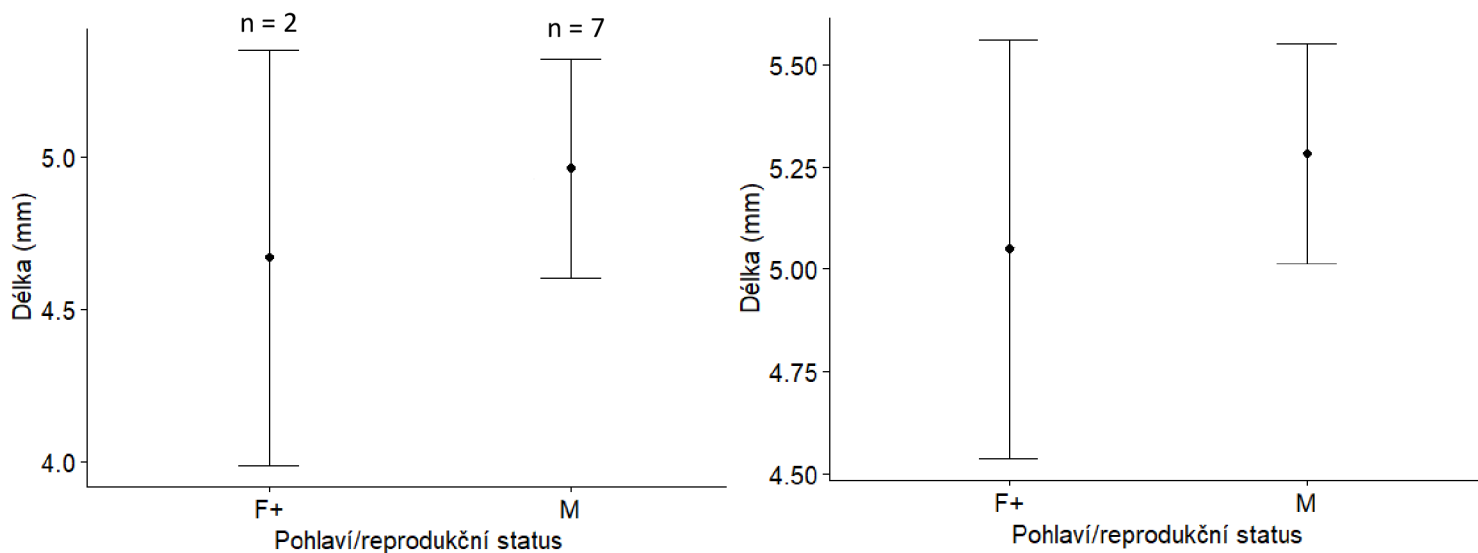
Graf 6: Srovnání délky L6 (průměr \pm s.d.) mezi třemi skupinami rypoše stříbřitého – reprodukční samice (F+), nereprodukční samice (F), samci (M).

Reprodukční samice rypošů stříbřitých vykazují v průměru o 17,5 % delší bederní páteř (včetně meziobratlových plotének) v poměru k délce femuru než samice nereprodukční (Graf 7).

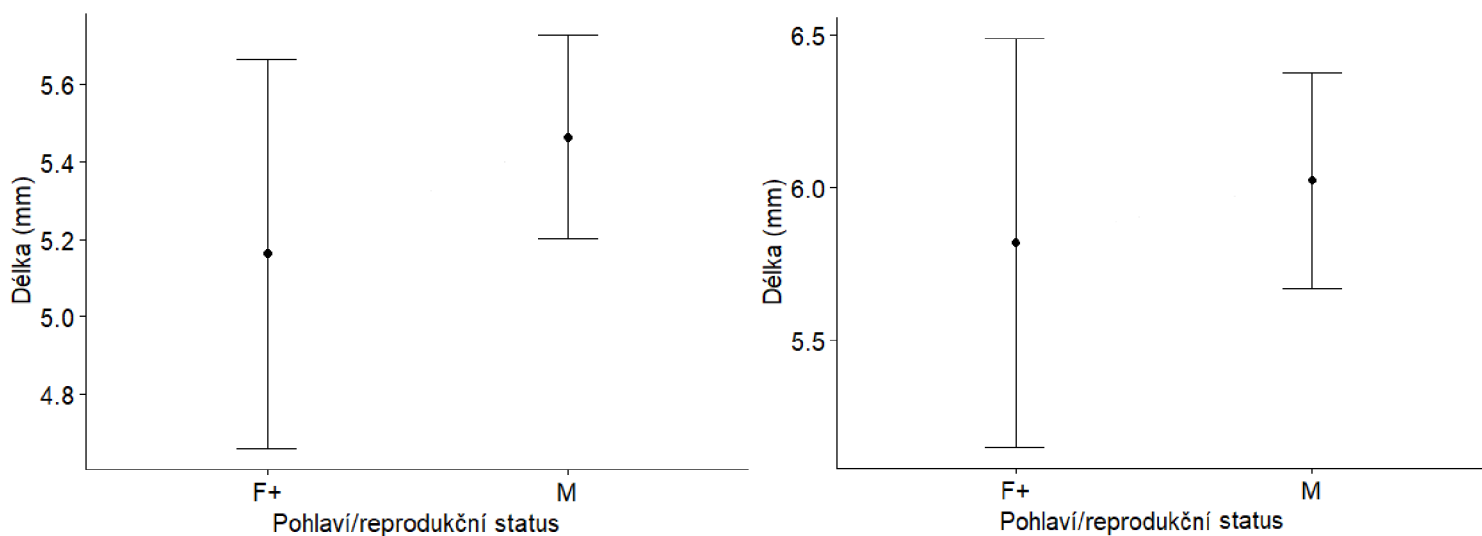


Graf 7: Srovnání průměrné délky celé bederní páteře v poměru k délce femuru (\pm s.d.) mezi reprodukčními a nereprodukčními samicemi rypoše stříbřitého.

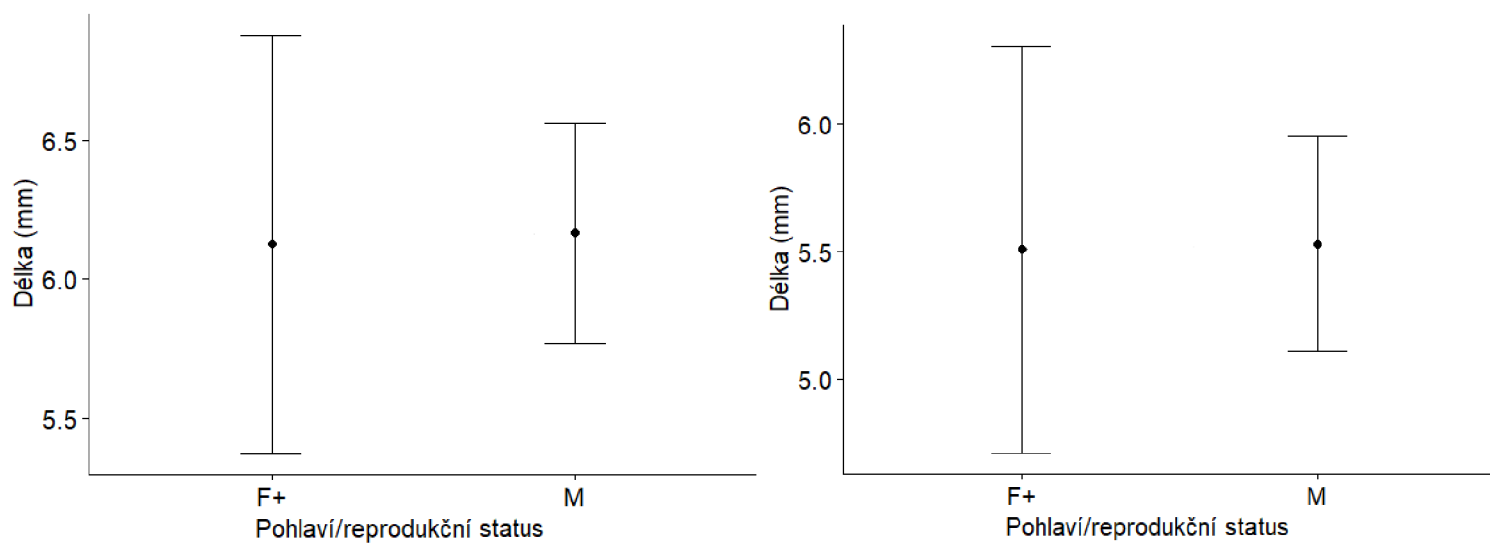
Jelikož jsou u slepce galilejského k dispozici pouze dvě skupiny, nebyla u něj prováděna statistická analýza pro rozpoznání vlivu reprodukční zkušenosti na délku bederních obratlů. Pouze z grafů (8–13) můžeme pozorovat, že samci mají delší všechny bederní obratle než reprodukční samice.



Graf 8,9: Srovnání délky L1 (vlevo) a L2 (vpravo) (průměr ± s.d.) u dvou skupin slepce galilejského – reprodukční samice (F+) a samci (M).



Graf 10,11: Srovnání délky L3 (vlevo) a L4 (vpravo) (průměr ± s.d.) u dvou skupin slepce galilejského – reprodukční samice (F+) a samci (M).



Graf 12,13: Srovnání délky L5 (vlevo) a L6 (vpravo) (průměr \pm s.d.) u dvou skupin slepce galilejského – reprodukční samice (F+) a samci (M).

9. Diskuze

Cílem bakalářské práce bylo zjistit, zda k prodlužování bederních obratlů v souvislosti s březostí dochází vedle sociálních druhů podzemních hlodavců rypoše lysého (*Heterocephalus glaber*) a rypoše damarského (*Fukomys damarensis*) i u druhů solitérních rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*) a slepce galilejského (*Spalax galili*). U rypoše stříbřitého je patrné prodloužení prvního až pátého bederního obratle u samic, které měly alespoň jednu za život mláďata. Znamená to, že reprodukční zkušenost vliv na délku všech bederních obratlů (kromě šestého) má. Bylo zjištěno, že průměrná délka bederní páteře je u reprodukčních samic o 17,5 % delší v porovnání k délce stehenní kosti než u samic nereprodukčních. U slepce galilejského jsem nemohla vliv reprodukční zkušenosti na bederní obratle hodnotit, neboť jsme neměli nereprodukční samice.

U rypoše lysého dochází u reprodukčních samic k prodloužení všech bederních obratlů (Henry et al., 2007), což jsem našla (kromě šestého obratle) i u rypoše stříbřitého. Jelikož k prodloužení bederní páteře dochází i u druhu solitérního, nemusí tento jev nutně souviset s přítomností reprodukční kasty sociálních druhů, jak je interpretováno v některých studiích (O'Riain et al., 2000b; Henry et al., 2007; Dengler-Crish and Catania, 2007; Dengler-Crish & Catania, 2008; Thorley et al., 2018; Johnston et al., 2021) a je třeba hledat vysvětlení v aspektech biologie, které spojují solitérní i sociální druhy.

Jedním z důvodů prodlužování páteře, které nemusí být nutně spojeno s výskytem reprodukční kasty, může být zvýšení fitness samice, která má v souvislosti s delším tělem také větší a těžší potomky a více potomků na vrh (Henry et al., 2007; Johnston et al., 2021). Samice díky tomu může prodloužit své tělo pro produkci více potomků, aniž by se musela celkově zvětšit a hrozilo by, že by se nevešla do podzemních tunelů. S tím souvisí vysvětlení prodloužení těla reprodukční samice ve formě adaptace na pohyb v úzkých podzemních tunelech. Je otázkou, zda prodloužení bederní páteře v průměru o 17,5 % způsobí nějakou výraznou změnu ve výsledné fitness. Jelikož 17,5 % bederní páteře by mohla být délka skoro jednoho obratle, můžeme to přirovnat k tomu, jako by samice měla o jeden obratel navíc, což může indikovat poměrně velký rozdíl. Samice tak získá relativně větší prostor pro větší potomky nebo více potomků ve vrhu a díky tomu se jí zvýší plodnost (Johnston et al., 2021).

Zajímavostí také je, že oběma jedinci s naměřeným větším počtem obratlů byly reprodukční samice, což by mohlo potvrdit tvrzení, že ke srůstu posledního bederního obratle s kostí křížovou dochází více u samců (Munro & Barnett, 1969). To by ale muselo dojít ke

srůstu bederního obratle s kostí křížovou u většiny jedinců a tak je další variantou vznik nadpočetného obratle (Asher et al., 2009; Kawashima et al., 2018). U některých hlodavců je relativně vysoká variabilita v počtu obratlů v hrudní a bederní části, např. u kapybar, nutrií nebo pytlonošů. U všech tří druhů se vždy našel jeden jedinec, který měl o bederní obratel více nebo méně. K takovéto variaci v počtu obratlů pravděpodobně dochází u savců s aerodynamickým tvarem, např. u semiakvatických druhů. Je však zajímavé, že tuto variaci můžeme vidět i u pozemních hlodavců, kteří si dělají nory (pytlonoši, psouni, svišti) (Kawashima et al., 2018).

U slepce galilejského jsme neměli nereprodukční samice k dispozici. Samice z volné přírody totiž většinou bývají březí v době, kdy byly odchyceny. V budoucím výzkumu by bylo na místě pracovat i se samicemi, které se nikdy nemnožily. Tím by se mohl buď potvrdit nebo vyvrátit fenomén prodlužování páteře na základě reprodukční zkušenosti u dalšího solitérního druhu. Dále by mohlo být vhodné provést tento pokus i u dalších solitérních druhů nebo i u druhů sociálních, na kterých prozatím nebyl tento pokus prováděn (např. další druhy rodu *Fukomys*). Také by bylo zajímavé sledovat u mnou zkoumaných druhů změnu délky bederních obratlů za konkrétní časové období u živých jedinců, jelikož jsem tuto možnost s mrtvými jedinci neměla. Další variantou budoucího výzkumu by mohlo být změření a porovnání ostatních obratlů – hrudních a krčních, které z mých rentgenových snímků nebylo možné přesně určit a změřit. Dle toho by se dalo zjistit, jestli se u reprodukčních samic prodlužují i ostatní obratle mimo bederní oblast.

U reprodukčních samic také nebylo známo, kolik březostí v minulosti prodělaly, protože to byly samice odchycené z volné přírody. Znamená to tedy, že ve skupině reprodukčních samic mohla být samice, která byla březí pouze jednou a samice, která byla březí několikrát. Pro pokus by bylo vhodné vědět přesný počet prodělaných březostí, problémem je, že je velice obtížné solitérní druhy množit v zajetí (Nevo, 1969; Gazit et al., 1996).

Pro určení celkové velikosti těla (a vyloučení toho, že by rostlo celé tělo) by se dala použít i jiná kost nebo část těla, nejčastěji používaná byla šířka hlavy (nejšířší vzdálenost mezi dvěma jařmovými oblouky) (O'Riain et al., 2000b, Henry et al., 2007). Ten by bylo pravděpodobně jednodušší z rentgenových snímků naměřit, ale kvůli chybějícím hlavám u několika jedinců to nebylo uskutečnitelné. Také by bylo lepší pro hodnotnější výsledky pracovat s větším počtem jedinců, pokusy jsou prováděny na relativně malém počtu u obou druhů.

10. Závěr

Má bakalářská práce přinesla řadu zajímavých výsledků. Cílem práce bylo zjistit, zda k prodlužování délky bederních obratlů u množících se samic dochází kromě sociálních druhů podzemních hlodavců i u druhů solitérních. Zjistila jsem, že nemnožící se samice solitérního rypoše stříbřitého mají, s výjimkou šestého bederního obratle, kratší všechny bederní obratle než množící se samice. Při porovnání samců, množících se a nemnožících se samic je ve většině případů průkazný rozdíl pouze mezi množícími a nemnožícími samicemi. Z toho vyplývá, že prodlužování bederní páteře závisí na reprodukční zkušenosti samice. Tento jev by mohl zpochybnit fenomén reprodukční kasty u sociálních druhů rypošů a takováto adaptace by měla spíše zvýšit fitness množící se samice, která bude mít díky delšímu tělu více potomků. Pro potvrzení této teorie by bylo vhodné provést pokus i na dalších solitérních druzích.

11. Reference

Albright F., Smith P. H. and Richardson A. M., 1941. Postmenopausal osteoporosis: its clinical features. *JAMA*: 116 (22), 2465–2474. In: Bhatnagar A. and Kekatpure A. L., 2022. Postmenopausal Osteoporosis: A Literature Review. *Cureus*: 14 (9), e29367.

Asher R. J., Bennett N. and Lehmann T., 2009. The new framework for understanding placental mammal evolution. *BioEssays*: 31 (8), 853–864.

Begall S., Burda H. and Schleich C. E., 2007. Subterranean rodents: News from Underground. Springer. ISBN 978-3-540-69275-1.

Begall S., Lange S., Schleich C. E. and Burda H., 2007. Acoustics, Audition and Auditory System. In: Begall S., Burda H. and Schleich C. E., 2007. Subterranean rodents: News from Underground. Springer. ISBN 978-3-540-69275-1.

Bennett N. C. and Faulkes C. G., 2000. African Mole-Rats: Ecology and Eusociality. Cambridge University Press. ISBN 0-521-77199-4.

Bennett N. C. and Jarvis J. U. M., 1988. The Social Structure and Reproductive Biology of Colonies of the Mole-Rat, *Cryptomys Damarensis* (Rodentia, Bathyergidae). *Journal of Mammalogy*: 69 (2), 293–302.

Bennett N. C., 2009. African Mole-Rats (Family Bathyergidae): Models for Studies in Animal Physiology. *African Zoology*: 44 (2), 263–270.

Bennett N. C., Faulkes C. G. and Molteno A. J., 1996. Reproductive suppression in subordinate, non-breeding female Damaraland mole-rats: two components to a lifetime of socially induced infertility. *Proceedings of the Royal Society B*: 263 (1376), 1599–1603.

Bennett N. C., Jarvis J. U. M. and Davies K. C., 1988. Daily and seasonal temperatures in the burrows of African rodent moles. *South African Journal of Zoology*: 23 (3), 189–195.

Bennett N. C., Jarvis J., Aguilar G. H. and McDaid E. J., 1991. Growth and development in six species of African mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology*: 225 (1), 13–26.

Bowman B. M. and Miller S. C., 1999. Skeletal mass, chemistry, and growth during and after multiple reproductive cycles in the rat. *Bone*: 25 (5), 553–559.

Burda H., 1995. Individual recognition and incest avoidance in eusocial common mole-rats rather than reproductive suppression by parents. *Experientia*: 51 (4), 411–413.

Burda H., 1999. Syndrome of Eusociality in African Subterranean Mole-Rats (Bathyergidae, Rodentia), its Diagnosis and Aetiology. In: Wasser S. P. (ed), *Evolutionary theory and processes: modern perspectives*. Kluwer, Dordrecht, 385–418.

Burda H., 2001. Determinants of the distribution and radiation of African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia): Ecology or geography? In: Denys C., Granjon L. and Poulet A., 2001. African small mammals. Collection colloques et séminaires, Inst de Recherche pour le Développement Editions. Paris, France, 263–277.

Burda H., Honeycutt R. L., Begall S., Locker-Grütjen O. and Scharff A., 2000. Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? Behavioral Ecology and Sociobiology: 47 (5), 293–303.

Carmeli-Ligati S., Shipov A., Dumont M., Holtze S., Hildebrandt T. and Shahar R., 2019. The structure, composition and mechanical properties of the skeleton of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). Bone: 128:115035.

Carter C. S. and Roberts R. L., 1997. The Psychobiological Basis of Cooperative Breeding in Rodents. In: Solomon N. G. and French J. A., 1997. Cooperative breeding in mammals. Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-45491-9.

Caspar K. R., Müller J. and Begall S., 2021. Effects of Sex and Breeding Status on Skull Morphology in Cooperatively Breeding Ansell's Mole-Rats and an Appraisal of Sexual Dimorphism in the Bathyergidae. Frontiers in Ecology and Evolution: 9:638754.

Clarke F. M. and Faulkes C. G., 1997. Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. Proceedings of the Royal Society B: 264 (1384), 993–1000.

Clutton-Brock T. and Manser M., 2016. Meerkats: Cooperative breeding in the Kalahari. In: Koenig W. D. and Dickinson J. L., 2016. Cooperative Breeding in Vertebrates. Cambridge University Press. 294–317. ISBN 978-1-107-04343-5.

Creel S. R. and Waser P. M., 1997. Variation in Reproductive Suppression among Dwarf Mongooses: Interplay between Mechanisms and Evolution. In: Solomon N. G. and French J. A., 1997. Cooperative breeding in mammals. Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-45491-9.

Crespi B. J. and Yanega D., 1995. The definition of eusociality. Behavioral Ecology: 6 (1), 109–115.

Čihák R., 2001. Anatomie 1, druhé, upravené a doplněné vydání. Ilustroval Med M., ilustroval Helekal I. Praha: Grada. ISBN 80-7169-970-5.

De Bakker Ch. M. J., Tseng W., Li Y., Zhao H., Altman-Singles A. R., Jeong Y., Robberts J., Han L., Kim D. and Liu X. S., 2017. Reproduction Differentially Affects Trabecular Bone Depending on Its Mechanical Versus Metabolic Role. Journal of biomechanical engineering: 139 (11), 1110061–11100610.

Dengler-Crish C. M. and Catania K. C., 2007. Phenotypic plasticity in female naked mole-rats after removal from reproductive suppression. Journal of Experimental Biology: 210 (24), 4351–4358.

Dengler-Crish C. M. and Catania K. C., 2008. Cessation of Reproduction-Related Spine Elongation After Multiple Breeding Cycles in Female Naked Mole-Rats. *Anatomical Record*: 292 (1), 131–137.

Ellerman J. R., 1956. THE SUBTERRANEAN MAMMALS OF THE WORLD. *Transactions of the Royal Society of South Africa*: 35 (1), 11–20.

Faulkes C. G., Abbott D. H. and Jarvis J. U. M., 1990. Social suppression of ovarian cyclicity in captive and wild colonies of naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *Journals of Reproduction & Fertility*: 88 (2), 559–568.

Francioli Y., Thorley J., Finn K., Clutton-Brock T. and Zöttl M., 2020. Breeders are less active foragers than non-breeders in wild Damaraland mole-rats. *Biology Letters*: 16 (10), 20200475.

Gaisler J., Dungal J. and Jelínek K., 1983. *Zoologie obratlovců: vysokošk. učebnice pro přírodověd. fakulty*. Praha: Academia. ISBN 104-21-857.

Gazit I., Shanas U. and Terkel J., 1996. First successful breeding of the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*) in captivity. *Israel Journal of Zoology*: 42 (1), 3–13.

Gazit I. and Terkel J., 2011. Reproductive behavior of the blind mole-rat (*Spalax ehrenbergi*) in a seminatural burrow system. *Canadian Journal of Zoology*: 78 (4), 570–577.

Hamilton W. J., Jr., 1928. *Heterocephalus*, the Remarkable African Burrowing Rodent. *Science Bulletin*: 3 (5), 173–184.

Henry E. C., Dengler-Crish C. M. and Catania K. C., 2007. Growing out of a caste – reproduction and the making of the queen mole-rat. *Journal of Experimental Biology*: 210 (2), 261–268.

Heth G., Beiles A. and Nevo E., 1988. Adaptive Variation of Pelage Color within and between Species of the Subterranean Mole Rat (*Spalax ehrenbergi*) in Israel. *Oecologia*: 74 (4), 617–622.

Hill W. C. O., Porter A., Bloom R. T., Seago J. and Southwick M. D., 1957. Field and laboratory studies on the naked mole rat, *Heterocephalus glaber*. *Journal of Zoology*: 128 (4), 455–514.

Hodge S. J., Manica A., Flower T. P. and Clutton-Brock T. H., 2007. Determinants of reproductive success in dominant female meerkats. *Journal of Animal Ecology*: 77 (1), 92–102.

Hölldobler B. and Wilson E. O., 2009. *The superorganism: The Beauty Elegance And Strangeness Of Insect Societies*. W. W. Norton & Company. ISBN 978-0-393-06704-0.

Christen P., Ito K., Ellouz R., Boutroy S., Sornay-Rendu E., Chapurlat R. D. and van Rietbergen B., 2014. Bone remodelling in humans is load-driven but not lazy. *Nature Communications*: 5 (1), 4855.

Jarvis J. U. M. and Bennett N. C., 1993. Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats - but occurs in no other subterranean mammal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*: 33 (4), 253–260.

Jarvis J. U. M., 1981. Eusociality in a Mammal: Cooperative Breeding in Naked Mole-Rat Colonies. *Science*: 212 (4494), 571–573.

Jarvis J. U., O'Riain M. J., Bennett N. C. and Sherman P. W., 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology & Evolution*: 9 (2), 47–51.

Jerome C., Hoch B. and Carlson C. S., 2018. 5 – Skeletal system. In: Treuting P. M., Dintzis S. M. and Montine K. S., 2018. *Comparative Anatomy and Histology: A Mouse, Rat and Human Atlas (Second Edition)*. Academic Press. 67–88. ISBN 9780128029008.

Johnston R. A., Vullioud P., Thorley J., Kirveslahti H., Shen L., Mukherjee S., Karner C. M., Clutton-Brock T. and Tung J., 2021. Morphological and genomic shifts in mole-rat 'queens' increase fecundity but reduce skeletal integrity. *ELife* 10: e65760.

Kalu D. N., 1991. The ovariectomized rat model of postmenopausal bone loss. *Bone Miner*: 15 (3), 175–191.

Katandukila J. V., 2020. Craniometrics Analysis for Ontogenetic Physiognomy and Sexual Dimorphism in Emin's Silvery Mole-Rats (*Heliophobius argenteocinereus emini*: Bathyergidae) from Tanzania. *Tanzania Journal of Science*: 46 (3), 647–660.

Kawashima T., Thorington R. W. Jr., Bohaska P. W. and Sato F., 2018. Variability and constraint of vertebral formulae and proportions in colugos, tree shrews, and rodents, with special reference to vertebral modification by aerodynamic adaptation. *Folia Morphologica*: 77 (1), 44–56.

Keller L. and Vargo E. L., 1993. Reproductive structure and reproductive roles in colonies of eusocial insects. In: Keller L., 1993. *Queen Number and Sociality in Insects*. USA: Oxford University Press. 16–44. ISBN 0-19-854057-4.

Kingdon J., 1974. *East African mammals: an atlas of evolution in Africa, Volume 2 Part B: Hares and Rodents*. Academic Press, London, New York. ISBN 0.12.408342.0.

Koenig W. D. and Dickinson J. L., 2016. *Cooperative Breeding in Vertebrates*. Cambridge University Press. ISBN 978-1-107-04343-5.

Lacey E. A. and Sherman P. W., 1997. Cooperative Breeding in Naked Mole-Rats: Implications for Vertebrate and Invertebrate Sociality. In: Solomon N. G. and French J. A., 1997. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press. 267–301. ISBN 978-0-521-45491-9.

Lacey E. A., Patton J. L. and Cameron G. N., 2000. Life underground: the biology of subterranean rodents. The University of Chicago Press. ISBN 0-226-46728-7.

Leclaire S., Nielsen J. F., Thavarajah N. K., Manser M. and Clutton-Brock T. H., 2013. Odour-based kin discrimination in the cooperatively breeding meerkat. *Biology Letters*: 9 (1), 20121054.

Li K., Zhang S., Song X., Weyrich A., Wang Y., Liu X., Wan N., Liu J., Lövy M., Cui H., Frenkel V., Titievsky A., Panov J., Brodsky L. and Nevo E., 2020. Genome evolution of blind subterranean mole rats: Adaptive peripatric versus sympatric speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*: 117 (51), 32499–32508.

MacDonald D. W. and Norris S., 2001. The encyclopedia of mammals. Volume III, Marsupials, insect eaters, and small herbivores. Facts on file natural science library. New York: Fact on File. ISBN 0-8160-4270-5.

Malluche H. H., Faugere M. C., Rush M. and Friedler R., 1986. Osteoblastic insufficiency is responsible for maintenance of osteopenia after loss of ovarian function in experimental beagle dogs. *Endocrinology*: 119 (6), 2649–2654.

Miller S. C. and Bowman B. M., 2004. Rapid improvements in cortical bone dynamics and structure after lactation in established breeder rats. *Anatomical Record*: 276A (2), 143–149.

Miller S. C. and Bowman B. M., 2007. Rapid inactivation and apoptosis of osteoclasts in the maternal skeleton during the bone remodeling reversal at the end of lactation. *The Anatomical Record*: 290 (1), 65–73.

Moehlman P. D. and Hofer H., 1997. Cooperative Breeding, Reproductive Suppression, and Body Mass in Canids. In: Solomon N. G. and French J. A., 1997. Cooperative breeding in mammals. Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-45491-9.

Montoya-Sanhueza G. and Chinsamy A., 2018. Cortical bone adaptation and mineral mobilization in the subterranean mammal *Bathyergus suillus* (Rodentia: Bathyergidae): effects of age and sex. *PeerJ*: 6, e4944.

Montoya-Sanhueza G., Bennett N. C., Oosthuizen M. K., Dengler-Crish C. M. and Chinsamy A., 2021. Bone remodeling in the longest living rodent, the naked mole-rat: Interelement variation and the effects of reproduction. *Journal of Anatomy*: 239 (1), 81–100.

Mulugeta E., Marion-Poll L., Gentien D., Ganswindt S. B., Ganswindt A., Bennett N. C., Blackburn E. H., Faulkes C. G. and Heard E., 2017. Molecular insights into the pathways underlying naked mole-rat eusociality. *BioRxiv*: doi: <https://doi.org/10.1101/209932>.

Munro K. M. H. and Barnett S. A., 1969. Variation of the lumbar vertebrae of mice at two environmental temperatures. *Journal of Embryology and Experimental Morphology*: 21 (1), 97–103.

- Musser G. G. and Carleton M. D., 1993. Family Muridae. In: Wilson D. E. and Reeder D. M., 1993. Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. Second edition. Washington and London: Smithsonian Institution Press. ISBN: 1-56098-217-9.
- Naylor K. E., Iqbal P., Fledelius C., Fraser R. B. and Eastell R., 2009. The Effect of Pregnancy on Bone Density and Bone Turnover. *Journal of Bone and Mineral Research*: 15 (1), 129–137.
- Nevo E., 1969. Mole Rat *Spalax ehrenbergi*: Mating Behavior and Its Evolutionary Significance. *Science*: 163 (3866), 484–486.
- Nevo E., 1979. Adaptive Convergence and Divergence of Subterranean Mammals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 10, 269–308.
- Nevo E., 1999. Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression, and global convergence. New York: Oxford University Press. ISBN: 0-19-857572-6.
- Nevo E., Ivanitskaya E. and Beiles A., 2001. Adaptive radiation of blind subterranean mole rats : naming and revisiting the four sibling species of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel: *Spalax galili* (2n=52), *S. golani* (2n=54), *S. carmeli* (2n=58), and *S. judaei* (2n=60). Backhuys, Leiden. ISBN 90–5782–086–2.
- Nevo E., Naftali G. and Guttman R., 1975. Aggression Patterns and Speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*: 72 (8), 3250–3254.
- Nevo E., Simson S., Heth G. and Beiles A., 1992. Adaptive Pacifistic Behaviour in Subterranean Mole Rats in the Sahara Desert, Contrasting to and Originating from Polymorphic Aggression in Israeli Species. *Behaviour*: 123 (1/2), 70–76.
- Nowak R. M., 1991. *Walker's Mammals of the World* (5th Ed.). Baltimore: The Johns Hopkins University Press. ISBN 0-8018-3970-X.
- Nunes S., 2007. Dispersal and Philopatry. In: Wolff J. O. and Sherman P. W., 2007. *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective*. University of Chicago Press. ISBN 0-226-90536-5.
- Okanishi N., Kito N., Akiyama M. and Yamamoto M., 2012. Spinal curvature and characteristics of postural change in pregnant women. *AOGS*: 91 (7), 856–861.
- O'Riain M. J., Bennett N. C., Brotherton P. N. M., McIlrath G. and Clutton-Brock T. H., 2000a. Reproductive suppression and inbreeding avoidance in wild populations of cooperatively breeding meerkats (*Suricata suricatta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*: 48 (6), 471–477.
- O'Riain M. J., Jarvis J. U. M., Alexander R., Buffenstein R. and Peeters C., 2000b. Morphological castes in a vertebrate. *PNAS*: 97 (24), 13194–13197.

Owen R., 1853. Descriptive catalogue of the osteological series contained in the museum of the Royal College of Surgeons of England. Volume 1,2. London: The Royal College of Surgeons. Printed by: Taylor and Francis.

Parona C. and Cattaneo G., 1893. Note anatomiche e zoologiche sull' Heterocephalus, Ruppel. Ann. Mus. Civ. Storia Nat. Genova: 13, 419–446.

Patton J. L., 1993. Family Geomyidae. In: Wilson D. E. and Reeder D. M., 1993. Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. Second edition. Washington and London: Smithsonian Institution Press. ISBN: 1-56098-217-9.

Patzenhauerová H., Bryja J. and Šumbera R., 2010. Kinship structure and mating system in a solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat. Behavioral Ecology and Sociobiology: 64 (5), 757–767.

Patzenhauerová H., Šklíba J., Bryja J. and Šumbera R., 2013. Parentage analysis of Ansell's mole-rat family groups indicates a high reproductive skew despite relatively relaxed ecological constraints on dispersal. Molecular Ecology: 22 (19), 4988–5000.

Pinto M., Jepsen K. J., Terranova C. J. and Buffenstein R., 2010. Lack of sexual dimorphism in femora of the eusocial and hypogonadic naked mole-rat: a novel animal model for the study of delayed puberty on the skeletal system. Bone: 46 (1), 112–120.

R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rado R., Wollberg Z. and Terkel J., 1992. Dispersal of Young Mole Rats (*Spalax ehrenbergi*) from the Natal Burrow. Journal of Mammalogy: 73 (4), 885–890.

Rodrigues H. G., Marangoni P., Šumbera R., Tafforeau P., Wendelen W. and Viriot L., 2011. Continuous dental replacement in a hyper-chisel tooth digging rodent. Proceedings of the National Academy of Sciences: 108 (42), 17355–17359.

Russell A. F., Carlson A. A., McIlrath G. M., Jordan N. R. and Clutton-Brock T., 2004. Adaptive size modification by dominant female meerkats. Evolution: 58 (7), 1600–1607.

Scantlebury M., Speakman J. R. and Bennett N. C., 2006. The energy costs of sexual dimorphism in mole-rats are morphological not behavioural. Proceedings of the Royal Society B: 273 (1582), 57–63.

Shanas U., Heth G., Nevo E., Shalgi R. and Terkel J., 1995. Reproductive behaviour in the female blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). Journal of Zoology: 237 (2), 195–210.

Shapiro L. J. and Kemp A. D., 2019. Functional and developmental influences on intraspecific variation in catarrhine vertebrae. American Journal of Biological Anthropology: 168 (1), 131–144.

Scharff A., Locker-Grütjen O., Kawalika M. and Burda H., 2001. Natural History of the Giant Mole-Rat, *Cryptomys mechowi* (Rodentia: Bathyergidae), from Zambia. *Journal of Mammalogy*: 82 (4), 1003–1015.

Schulte F. A., Ruffoni D., Lambers F. M., Christen D., Webster D. J., Kuhn G. and Müller R., 2013. Local Mechanical Stimuli Regulate Bone Formation and Resorption in Mice at the Tissue Level. *PLoS One*: 8 (4), e62172.

Snodgrass R. E., 1910. *The Anatomy of the Honey Bee*. Cornell University Library. Washington: Government Printing Office.

Solomon N. G. and French J. A., 1997. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-45491-9.

Soma-Pillay P., Nelson-Piercy C., Tolppanen H. and Mebazaa A., 2016. Physiological changes in pregnancy. *Cardiovascular Journal of Africa*: 27 (2), 89–94.

Stein B. R., 2000. Morphology of Subterranean Rodents. In: Lacey E. A., Patton J. L. and Cameron G. N., 2000. *Life underground: the biology of subterranean rodents*. The University of Chicago Press. 19–61. ISBN 0-226-46728-7.

Šklíba J., Lövy M., Burda H. and Šumbera R., 2016. Variability of space-use patterns in a free living eusocial rodent, Ansell's mole-rat indicates age-based rather than caste polyethism. *Scientific reports*: 6:37497.

Šumbera R., 2001. The mating behaviour of the Silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). In: Denys C., Granjon L. and Poulet A. (eds), 2001. *African small mammals. Collection colloques et séminaires*, Institut de Recherche pour le Développement Editions, Paris, France. 353–364. ISBN: 9782709914703.

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., Burda H. and Chitaukali W. N., 2003. Reproductive Biology of a Solitary Subterranean Bathyergid Rodent, the Silvery Mole-Rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *Journal of Mammalogy*: 84 (1), 278–287.

Šumbera R., Chitaukali W. N. and Burda H., 2007a. Biology of the Silvery Mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). Why Study a Neglected Subterranean Rodent Species? In: Begall S., Burda H. and Schleich C. E., 2007. *Subterranean rodents: News from Underground*. Springer. 221–234. ISBN 978-3-540-69275-1.

Šumbera R., Šklíba J., Elichová M., Chitaukali W. N. and Burda H., 2007b. Natural history and burrow system architecture of the silvery mole-rat from *Brachystegia* woodland. *Journal of Zoology*: 274 (1), 77–84.

Tardif S. D., 1997. The Bioenergetics of Parental Behavior and the Evolution of Alloparental Care in Marmosets and Tamarins. In: Solomon N. G. and French J. A., 1997. Cooperative breeding in mammals. Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-45491-9.

Thavarajah N., Fenkes M. and Clutton-Brock T., 2014. The determinants of dominance relationships among subordinate females in the cooperatively breeding meerkat. *Behaviour*: 151 (1), 89–102.

Thorley J., Bensch H. M., Finn K., Clutton-Brock T. and Zöttl M., 2023. Damaraland mole-rats do not rely on helpers for reproduction or survival. *Evolution Letters*: 7 (4), 203–215.

Thorley J. and Clutton-Brock T. H., 2019. A unified-models analysis of the development of sexual size dimorphism in Damaraland mole-rats, *Fukomys damarensis*. *Journal of Mammalogy*: 100 (4), 1374–1386.

Thorley J., Katlein N., Goddard K., Zöttl M. and Clutton-Brock T., 2018. Reproduction triggers adaptive increases in body size in female mole-rats. *Proceedings of the Royal Society B*: 285 (1880), 20180897.

Topachevskii V. A., 1976. Fauna of the USSR: mammals: mole rats, spalacidae. Volume 3. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi.

Ulrich U., Miller P. B., Eyre D. R., Chesnut C. H. 3rd, Schlebusch H. and Soules M. R., 2003. Bone remodeling and bone mineral density during pregnancy. *Archives of Gynecology and Obstetrics*: 268 (4), 309–316.

Vajda E. G., Kneissel M., Muggenburg B. and Miller S. C., 1999. Increased Intracortical Bone Remodeling During Lactation in Beagle Dogs. *Biology of Reproduction*: 61 (6), 1439–1444.

Whitcome K. K., Shapiro L. J. and Lieberman D. E., 2008. Fetal load and the evolution of lumbar lordosis in bipedal hominins. *Nature*: 450 (7172), 1075–1078.

Woodrow J. P., Sharpe Ch. J., Fudge N. J., Hoff A. O., Gagel R. F. and Kovacs Ch. S., 2006. Calcitonin Plays a Critical Role in Regulating Skeletal Mineral Metabolism during Lactation. *Endocrinology*: 147 (9), 4010–4021.

Woods C. A., 1993. Family Ctenomyidae. Family Octodontidae. In: Wilson D. E. and Reeder D. M., 1993. Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. Second edition. Washington and London: Smithsonian Institution Press. ISBN: 1-56098-217-9.

12. Přílohy

Tabulka 1: Základní informace o zvířatech druhu *Spalax galili*.

Číslo	Číslo pitvy	Původ	Země	Datum odchyty	Pohlaví	Reprodukční status	Hmotnost (g)	L1 (mm)	L2 (mm)	L3 (mm)	L4 (mm)	L5 (mm)	L6 (mm)	L7 (mm)	Délka bederní páteře (mm)	Délka femuru (mm)
0	JR04	J.r.	Izrael	12.3.2022	samice	množící	120,8	4,95 ± 0,13	5,21 ± 0,05	5,48 ± 0,13	5,72 ± 0,17	5,91 ± 0,11	5,37 ± 0,11	4,49 ± 0,16	42,82	13,12
1	JB04	J.b.	Izrael	16.3.2022	samec	-	132,5	5,56 ± 0,21	5,52 ± 0,11	5,44 ± 0,18	6,25 ± 0,15	6,52 ± 0,10	5,93 ± 0,21	-	39,11	17,78
2	JR05	J.r.	Izrael	14.3.2022	samice	množící	129,3	4,57 ± 0,12	5,07 ± 0,10	5,17 ± 0,15	5,80 ± 0,17	6,22 ± 0,07	5,65 ± 0,25	-	38,25	17,82
3	JR08	J.r.	Izrael	14.3.2022	samice	množící	92,6	4,59 ± 0,07	4,88 ± 0,07	4,96 ± 0,04	5,60 ± 0,08	5,67 ± 0,02	5,14 ± 0,15	-	35,68	17,02
4	JR03	J.r.	Izrael	12.3.2022	samec	-	85,5	4,29 ± 0,12	4,86 ± 0,12	4,82 ± 0,23	5,31 ± 0,12	5,31 ± 0,12	4,61 ± 0,28	-	33,92	16,21
5	JR22	J.r.	Izrael	20.3.2022	samec	-	110,4	4,62 ± 0,19	5,02 ± 0,06	5,39 ± 0,16	5,70 ± 0,11	5,71 ± 0,07	5,34 ± 0,16	-	35,95	16,68
6	JB12	J.b.	Izrael	17.3.2022	samec	-	127,3	5,03 ± 0,25	5,38 ± 0,15	5,64 ± 0,17	6,18 ± 0,13	6,18 ± 0,12	5,48 ± 0,16	-	38,53	19,91
7	JB03	J.b.	Izrael	16.3.2022	samec	-	194,7	5,49 ± 0,26	5,86 ± 0,16	6,09 ± 0,12	6,75 ± 0,04	6,81 ± 0,06	6,16 ± 0,12	-	40,29	18,43
8	JR07	J.r.	Izrael	14.3.2022	samec	-	131,4	5,11 ± 0,16	5,45 ± 0,20	5,66 ± 0,26	5,87 ± 0,25	5,90 ± 0,06	5,43 ± 0,08	-	38,76	18,65

Tabulka 2: Základní informace o zvířatech druhu *Spalax galili* – pokračování.

Číslo	Číslo pitvy	Původ	Země	Datum odchyty	Pohlaví	Reprodukční status	Hmotnost (g)	L1 (mm)	L2 (mm)	L3 (mm)	L4 (mm)	L5 (mm)	L6 (mm)	L7 (mm)	Délka bederní páteře (mm)	Délka femuru (mm)
9	JR20	J.r.	Izrael	20.3.2022	samec	-	163,3	4,81 ± 0,10	5,04 ± 0,08	5,40 ± 0,12	6,17 ± 0,05	6,35 ± 0,04	5,98 ± 0,12	-	38,42	18,50

J.r. = Jish-rendzina; J.b. = Jish-basalt; LX = průměrná délka bederního obratle ± s.d.

Tabulka 3: Základní informace o zvířatech druhu *Heliophobius argenteocinereus*.

Číslo	Číslo pitvy	Původ	Země	Datum odchyty	Pohlaví	Reprodukční status	Hmotnost (g)	L1 (mm)	L2 (mm)	L3 (mm)	L4 (mm)	L5 (mm)	L6 (mm)	L7 (mm)	Délka bederní páteře (mm)	Délka femuru (mm)
10	844	Kacholola	Zambie	15.6.2010	samice	nemnožící	119,3	3,36 ± 0,27	3,60 ± 0,26	3,96 ± 0,24	4,71 ± 0,16	4,93 ± 0,08	4,45 ± 0,05	-	29,18	16,87
11	605	Kacholola	Zambie	15.6.2010	samice	nemnožící	174,5	3,94 ± 0,03	4,49 ± 0,14	4,42 ± 0,44	4,94 ± 0,09	4,77 ± 0,12	3,89 ± 0,29	-	31,70	17,09
12	27	Malawi	Malawi	13.9.2000	samice	nemnožící	135	3,31 ± 0,24	3,58 ± 0,37	3,25 ± 0,21	4,05 ± 0,25	4,67 ± 0,25	4,87 ± 0,12	-	29,01	18,20
13	13	Mulanje	Malawi	23.7.2005	samice	nemnožící	120	2,85 ± 0,03	3,38 ± 0,11	4,15 ± 0,11	4,62 ± 0,01	4,65 ± 0,11	4,20 ± 0,26	-	27,54	15,96
14	525	Kacholola	Zambie	28.5.2010	samice	nemnožící	112	4,05 ± 0,16	4,52 ± 0,33	4,50 ± 0,21	5,08 ± 0,19	4,65 ± 0,07	4,12 ± 0,48	-	30,04	16,11
15	178	Zomba plateau	Malawi	25.7.2005	samec	-	133	3,81 ± 0,18	4,07 ± 0,04	4,50 ± 0,10	5,10 ± 0,13	5,39 ± 0,07	4,00 ± 0,44	-	30,63	18,08
16	476	Kacholola	Zambie	28.5.2010	samec	-	243	4,46 ± 0,37	4,76 ± 0,32	4,21 ± 0,25	4,74 ± 0,08	5,25 ± 0,16	4,79 ± 0,18	-	30,36	19,51
17	516	Malosa	Malawi	31.7.2005	samec	-	166,5	4,08 ± 0,21	4,72 ± 0,21	4,89 ± 0,05	5,20 ± 0,18	5,23 ± 0,18	5,21 ± 0,40	-	33,72	19,88
18	730	Kacholola	Zambie	-	samec	-	151,3	3,58 ± 0,04	4,13 ± 0,13	4,49 ± 0,30	4,90 ± 0,01	4,93 ± 0,07	4,55 ± 0,24	-	30,68	17,82
19	526	Petauke	Zambie	31.12.2012	samec	-	101,4	4,26 ± 0,29	4,02 ± 0,15	4,24 ± 0,05	5,25 ± 0,07	5,12 ± 0,10	4,33 ± 0,33	-	31,50	16,90

Tabulka 4: Základní informace o zvířatech druhu *Heliophobius argenteocinereus* – pokračování.

Číslo	Číslo pitvy	Původ	Země	Datum odchyty	Pohlaví	Reprodukční status	Hmotnost (g)	L1 (mm)	L2 (mm)	L3 (mm)	L4 (mm)	L5 (mm)	L6 (mm)	L7 (mm)	Délka bederní páteře (mm)	Délka femuru (mm)
20	-	Kacholola	Zambie	16.6.2010	samec	-	198,1	4,48 ± 0,20	4,58 ± 0,17	4,70 ± 0,35	4,94 ± 0,17	5,16 ± 0,11	3,95 ± 0,54	-	33,22	20,109
21	-	Kacholola	Zambie	15.6.2010	samec	-	155	4,30 ± 0,05	4,58 ± 0,14	4,99 ± 0,09	4,87 ± 0,19	4,94 ± 0,25	4,13 ± 0,58	-	34,63	17,99
22	600	Petauke	Zambie	28.5.2010	samice	množící	200,6	4,68 ± 0,12	5,16 ± 0,23	5,20 ± 0,06	5,66 ± 0,07	5,37 ± 0,16	5,04 ± 0,05	-	34,99	17,78
23	789	Malosa	Malawi	31.7.2005	samice	množící	111,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	11	Zomba plateau	Malawi	20.6.2005	samice	množící	129	4,06 ± 0,22	4,68 ± 0,09	5,24 ± 0,22	4,81 ± 0,09	5,59 ± 0,22	4,18 ± 0,20	-	34,69	19,83
25	473	Zomba plateau	Malawi	20.6.2005	samice	množící	231,3	5,26 ± 0,60	4,52 ± 0,06	4,93 ± 0,23	5,55 ± 0,02	5,70 ± 0,15	5,33 ± 0,06	4,97 ± 0,14	42,59	16,07
26	508	Kacholola	Zambie	28.5.2010	samice	množící	226,4	4,70 ± 0,14	4,95 ± 0,14	5,25 ± 0,30	5,53 ± 0,10	5,44 ± 0,06	3,29 ± 0,18	-	33,69	14,07
27	678	Kacholola	Zambie	28.5.2010	samice	množící	137,7	4,04 ± 0,09	4,29 ± 0,06	4,69 ± 0,14	5,21 ± 0,08	5,30 ± 0,05	5,01 ± 0,12	-	32,85	19,13

LX = průměrná délka bederního obratle ± s.d.