

*Katedra zoologie Přírodovědecké fakulty
Univerzity Karlovy v Praze*

**Volumetrická analýza CNS rypošů čeledi
Bathyergidae: model pro testování hypotézy
sociálního mozku**

Diplomová práce

Tereza Bělíková

Vedoucí diplomové práce Mgr. Pavel Němec Ph.D.

V Praze dne 3.9. 2007

Poděkování:

V první řadě bych ráda poděkovala vedoucímu mé diplomové práce Mgr. Pavlu Němcovi Ph.D. za všestrannou pomoc a kritický vhled do výzkumu mozku.

Děkuji také prof. Hynku Burdovi za poskytnutí materiálu a za uvedení do problematiky výzkumu rypošů na Abt. Allgemeine Zoologie Universität GH Essen.

Prof. Nigelovi C. Bennettovi a Dr. Radimovi Šumberovi děkuji za poskytnutí materiálu.

Dr. Heiko D. Frahmovi a všem členům C. u. O. Vogt-Institut für Hirnforschung, Heinrich Heine Universität in Düsseldorf děkuji za poskytnutí technického vybavení a cenných rad při zpracovávání materiálu.

Ivaně Rašplíčkové, Mgr. Marcele Lucové a Mgr. Pavle Cvekové chci poděkovat za velkorysou pomoc při zpracovávání materiálu.

Nakonec děkuji svým rodičům a přátelům za nezištnou podporu při studiu.

Prohlášení:

Tato diplomová práce byla vypracována na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze pod vedením Pavla Němce.

Prohlašuji, že jsem předloženou práci vypracovala samostatně. Pokud jsem použila výsledků z již publikovaných prací, řádně je cituji a uvádím v seznamu literatury.

Pálková
.....

Praha 3.9. 2007

OBSAH

1.	ÚVOD.....	6
	1.1 HYPOTÉZA SOCIÁLNÍHO MOZKU.....	6
	1.1.1 Testování hypotézy : Primáti.....	7
	1.1.1.1. Neokortex.....	8
	1.1.1.2. Zraková oblast.....	10
	1.1.1.3 Limbický systém.....	10
	1.1.2. Testování hypotézy: ostatní savci.....	11
	1.2 ALTERNATIVNÍ HYPOTÉZY.....	13
	1.2.1 Vývojové hypotézy.....	13
	1.2.2 Ekologické hypotézy.....	13
	1.2.3 Kognitivní hypotézy.....	14
	1.3. Sociální organizace rypošů.....	14
	1.3.1 Soliterní rypoši.....	14
	1.3.2 Sociální rypoši.....	14
	1.3.3. Eusociální rypoši.....	15
	1.3.4 Původ sociality rypošů.....	16
2.	MATERIÁL A METODIKA.....	18
	2.1 Materiál.....	18
	2.2. Používané přístroje a zařízení	18
	2.2.1 Přístroje používané na řezání tkáně.....	18
	2.2.2 Optické přístroje.....	18
	2.2.3 Planimetrické přístroje.....	18
	2.2.4 Počítačové programy.....	18
	2.2. Metodika.....	19
	2.3.1. Zpracování tkáně.....	19
	2.3.2 Zhotovení obrazové dokumentace.....	19
	2.3.3 Morfometrická šetření.....	21
	2.3.4. Měřítka sociální komplexity.....	21
	2.3.5 Statistické zpracování.....	22
3.	VÝSLEDKY.....	24
	3.1 Celková velikost mozku.....	24
	3.2 Velikost vybraných analyzovaných struktur.....	28

3.2.1 Neokortex.....	35
3.2.2.Paleokortex.....	38
3.2.3 Schizokorzex.....	40
3.2.4 Striatum.....	42
3.2.5. Hippokampus.....	44
3.2.6. Amygdala.....	46
3.2.7. Čichový lalok.....	48
3.2.8 Thalamus.....	51
3.2.9 Hypothalamus.....	53
3.2.10 Tektum středního mozku.....	55
3.2.11 Mozeček.....	57
3.3 Nezávislé fylogenetické kontrasty.....	59
4. DISKUZE.....	60
5. SOUHRN.....	65
LITERATURA.....	66

1. ÚVOD

Rypoši (čeleď: Bathyergidae) jsou podzemní hlodavci žijící v subsaharské Africe. Všichni zástupci obývají téměř shodné ekologické niky, žijí v tunelových systémech a živí se hlízkami. Liší se však v sociální organizaci. V rámci této čeledi lze nalézt jak soliterní, tak sociální druhy. Některé druhy jsou dokonce považovány za eusociální, což je mezi savci zcela výjimečné. Díky těmto vlastnostem se stávají ideálním modelem pro testování hypotézy sociálního mozku.

Studie, ve kterých byla tato hypotéza doposud testována, se zaměřovaly na skupiny savců, které sice vykazovaly širokou škálu sociální organizace, ale zároveň se značně lišily i ekologickými nároky jednotlivých druhů. Nebylo tedy možné jednoznačně rozhodnout, které selekční tlaky mají zásadní vliv na rozvoj mozku savců.

Na ekologicky uniformní skupině tedy lze kriticky testovat platnost hypotézy sociálního mozku.

1.1 HYPOTÉZA SOCIÁLNÍHO MOZKU

V průběhu evoluce savců došlo k enormnímu zvětšení mozku. Tento trend dosáhl svých vrcholů zejména u primátů a kytovců. Jaké selekční tlaky tuto expanzi vyvolaly? Existuje řada hypotéz a jednou z nich je právě hypotéza sociálního mozku.

Kořeny této hypotézy lze nalézt ve studii, kterou publikoval Humphrey (1976). Sociálně žijící primáti musí umět rozpoznat jedince ze své skupiny, musí průběžně sledovat a odhadovat chování ostatních jedinců spolu s jejich postavením v dominantní hierarchii. Zároveň jim skupina poskytuje zázemí pro učení se od ostatních jedinců a možnost experimentovat a prozkoumávat prostředí v prodlouženém období závislosti na rodičích. Humphrey tedy předpokládá, že se díky složitosti a proměnlivosti takového prostředí budou u primátů zvyšovat jejich kognitivní schopnosti. Sociální komplexita tak může být primárním podnětem pro evoluci inteligence.

Tato myšlenka se stala podkladem pro hypotézu Machiavellistické inteligence, ve které je za inteligentní sociální chování považována schopnost manipulace ostatními členy skupiny. Whitten a Byrne (1988) interpretují sociální manipulaci jako dědičný znak

zvýhodňující svého nositele. Působením selekčních tlaků se spustí závody ve zbrojení a u sociálních kompetitorů se začnou vyvíjet stále sofistikovanější manipulační taktiky. To povede ke spirálovitému zvyšování inteligence. Reader a Laland (2002) poukazuje na roli sociálního učení v rozvoji sociokognitivních schopností. A Lindenfors (2005) předpokládá, že má na evoluci tohoto procesu vliv affilialita a kooperativita samic.

Protože vznik hypotézy sociálního mozku zapříčinila potřeba vysvětlit expanzi mozku u primátů, není divu, že se její testování soustředilo především na primáty (Sawaguchi a Kudo, 1990; Dunbar, 1992; Barton, 1996). Podle některých autorů jsou skupiny primátů unikátní tím, že formují dlouhodobé koalice a jsou schopni odhadovat chování ostatních jedinců ve skupině (Whitten a Byrne, 1988). Alternativně jsou kognitivní schopnosti uplatňující se v sociálním životě v podstatě shodné u všech savců, ale u primátů dosáhly vyššího stupně (Dunbar a Bever, 1998). Vznikají tedy studie, ve kterých je tato hypotéza testována na dalších taxonech: kytovcích (Marino, 1996; Connor, 1998), šelmách a hmyzožravcích (Dunbar a Bever, 1998), netopýrech (Barton a Dunbar, 1997) a kopytnících (Perez-Barberia a Gordon, 2005; Shultz a Dunbar, 2006).

1.1.1 Testování hypotézy: Primáti

U primátů je vztah mezi socialitou a rozvojem mozku prozkoumán detailně. Studie berou v potaz fakt, že mozek je funkčně i strukturně heterogenní orgán a jeho celková velikost proto nemusí nutně korelovat s kognitivními schopnostmi jedince. Hodos (1969) ex Barton a Dunbar (1997) popírá relevanci vztahů mezi inteligencí a velikostí mozku jako celku a navrhuje použití korelací mezi behaviorálními schopnostmi a specifickými funkčními systémy, jež tyto schopnosti zajišťují. Sociální kognice je definovaná jako zpracování jakékoliv informace o možnostech a záměrech ostatních jedinců. Ke zpracování tohoto typu informací dochází v temporálním laloku, orbito-frontálním kortexu (Brothers a kol., 1990) a v prefrontálním neokortexu (area 8 sensu Brodmann). Ideální by tedy bylo testovat velikost zmíněných, funkčně definovaných oblastí. Vzhledem k tomu, že jejich ohraničení ve sbírkovém materiálu je problematické, v praxi se používá k testování hypotézy sociálního mozku velikost neokortexu jako celku a velikost některých částí limbického systému jako jsou amygdala a některá jádra talamu

(Barton a Dunbar, 1997). Jako index sociální komplexity se nejčastěji používá velikost skupiny, protože s rostoucím počtem jedinců ve skupině roste i počet dyadických a triadických vztahů, které musí jedinec monitorovat.

1.1.1.1 Neokortex

Sawaguchi a Kudo (1990) prokázali, že relativní velikost neokortexu je úzce spjata s velikostí sociální skupiny a reprodukčními systémy primátů. Relativní velikost mozku byla počítána z alometrických vztahů mezi objemem neokortexu a hmotností mozku. Druhy primátů byly rozděleny do kongenerických skupin podle ekologických (doba aktivity, dieta) a sociálních (soliterie, monogynie, polygynie) charakteristik. U poloopic (podřád: *Prosimiae*) byla zjištěna větší relativní velikost neokortexu u druhů žijících v tlupě než u druhů soliterních. Mezi vyššími primáty (podřád: *Anthropoidea*) měly větší relativní velikost neokortexu polygynní druhy než monogynní druhy. Relativní velikost neokortexu pozitivně korelovala s velikostí tlupy u ploskonosých (nadčeleď: *Ceboidea*).

Barton (1996) ve své analýze postupoval odlišně. Zjistil pozitivní korelaci mezi velikostí neokortexu a velikostí skupiny nezávislou na fylogenezi, alometrii a době aktivity. Tato zjištění se však vztahovala pouze na vyšší primáty. U poloopic korelace zjištěna nebyla. Příčinou těchto výsledků ale mohlo být nepřesné definování velikosti skupiny a aktivity druhů (Dunbar, 1998).

Dunbar (1992) nahlíží sledovaný vztah z jiné perspektivy. Tvrdí, že velikost neokortexu determinuje počet vztahů, které je jedinec schopen monitorovat, což zároveň limituje velikost stabilní skupiny. Ve svém výzkumu prokázal, že velikost skupiny primátů pozitivně koreluje s poměrem objem neokortexu / objem zbytku mozku. Klíčovým omezením počtu možných vztahů je tedy absolutní velikost neokortexu.

Kudo a Dunbar (2001) se hlouběji zaměřili na vnitřní strukturu skupin primátů. Zajímala je velikost koalic, ve kterých mají zvířata pevné vztahy. Protože k posilování těchto vztahů dochází vzájemnou péčí o srst (groomingem), je za koalici považována skupina, ve které si zvířata pravidelně poskytují grooming. Ukázalo se, že velikost této skupiny pozitivně koreluje s velikostí neokortexu. Zároveň koreluje i s velikostí celé skupiny. Velikost skupiny je tedy determinována i počtem jedinců v koalici. Koalice

napomáhají minimalizovat kompetici o zdroje a reprodukční supresi.

Byrne a Corp (2004) si za měřítko sociálních kognitivních schopností zvolili četnost taktického klamání, které zvířata používají při manipulaci ostatními členy skupiny. Dokázali, že relativní velikost neokortexu a poměr objem neokortexu / objem zbytku mozku koreluje s četností taktického klamání u primátů. Nepřímým důkazem je i zjištění, že postavení samců v dominantní hierarchii předpovídá hůře jejich reprodukční úspěšnost u druhů s větší relativní velikostí neokortexu (Pawlowski a kol., 1998). To naznačuje, že níže postavení samci používají sofistikované sociální taktiky jako je tvorba koalic nebo využití volby samic. Oproti tomu taktiky dominantního samce jsou založeny hlavně na síle (Dunbar, 1998).

Dále byla zjištěna korelace mezi poměrem objem neokortexu bez oblastí zodpovědných za zpracování zrakových vjemů ("non-visual cortex") / objem celkového mozku a délkou juvenilního období (Joffe, 1997). Delší juvenilní období je zapotřebí k tomu, aby zvířata prostřednictvím učení dosáhla všech potřebných sociálních schopností.

Lindenfors a kol. (2005) se zajímal o pohlavní rozdíly v rozvoji mozku, které jsou způsobeny různou úlohou samců a samic ve skupinách primátů. Zjistil, že počet samic ve skupině primátů pozitivně koreluje s relativní velikostí koncového mozku respektive neokortexu. Oproti tomu s dimorfismem v tělesné velikosti koreluje pozitivně relativní velikost mezimozku, prodloužené míchy (tedy částí mozku spojených s autonomními funkcemi a s motorickými dovednostmi), hypotalamu a amygdaly (tedy částí spojených s agresivitou). Relativní velikost telencefala koreluje negativně s mírou dimorfismu v tělesné velikosti. Relativní velikost septa (oblast kontrolující agresivitu) koreluje negativně s počtem samců ve skupině. Z poslední závislosti plyne, že s rostoucí kompeticí mezi samci se snižuje jejich kontrola nad agresivitou. Celkové výsledky naznačují, že mozky samic a samců podléhaly různým selekčním tlakům. U samic je významným faktorem sociální integrita, u samců kompetice a bojovnost. Socialita samic je tedy zodpovědná za evoluční změnu relativní velikosti neokortexu.

1.1.1.2 Zraková oblast

Testování hypotézy sociálního mozku poněkud komplikuje fakt, že velkou část neocortexu zaujímá u primátů zraková oblast, např. u rhesuse - *Macaca mulata* tvoří kůra podílející se na zpracování zrakových vjemů více než 50% objemu neokortexu a 39% objemu celkového mozku (van Essen a Drury, 1997). Lze tedy očekávat, že zpracování zrakových podnětů hraje významnou roli v evoluci mozku primátů, jak dokazují následující zjištění: korelace mezi počtem parvocelulárních neuronů *nc. geniculatus lateralis* a relativní velikostí celkového mozku i neokortexu (Barton, 1998), korelace mezi velikostí primární zrakové kůry (V1) a velikostí optické dráhy (Dunbar, 2003; ex Kirk, 2006) a korelace mezi velikostí canalis opticus a objemem endokrania (Kirk, 2006). Funkce zraku tak tedy mohla ovlivnit některé socioekologické faktory, jako je frugivorie a velikost skupiny. Velikost zrakové kůry sice koreluje s velikostí skupiny, korelace je však slabší než pro zbytek mozkové kůry ("non-visual cortex") (Joffe a Dunbar, 1997). Důležitějším poznatkem je, že velikost *nc. geniculatus lateralis* nekoreluje s velikostí skupiny (Joffe a Dunbar, 1997). Tyto kvantifikace naznačují, že ultimátní omezení velikosti skupiny neleží přímo uvnitř percepčních mechanismů (Dunbar, 1997).

1.1.1.3 Limbický systém

Velikost limbického systému může být též určujícím faktorem rozvoje kognitivních schopností. Nezbytnost rozvoje limbického systému vysvětluje Armstrong (1991) jeho těsným spojením s asociačními centry mozkové kůry. Limbický systém musí vykazovat dostatečnou velikost, aby byl schopen přijímat a integrovat informace přicházející z asociačních center kůry a použít je ve vhodném kontextu a s adekvátním emocionálním zabarvením, což je důležité pro sociální interakce mezi zvířaty. Neodmyslitelná je i jeho funkce při tvorbě, ukládání a vybavování paměťových stop (Mishkin a Appenzeller, 1986; Squire, 1986; ex Armstrong 1991).

Alometrická měření velikosti limbických struktur u primátů (Andy a Stephan, 1976; Stephan a kol., 1981; Stephan a kol., 1987) demonstrují, že velikost limbických struktur koreluje s velikostí celkového mozku (Armstrong 1991). Armstrong a kol. (1983)

testoval, zda se vyšší primáti žijící v různých sociálních systémech liší ve velikosti limbických jader. Anteriorní thalamická jádra a *corpus medialis mamillaris* jsou klíčovými uzly Papezova okruhu zodpovídajícího za agresi a mateřské chování. Tyto struktury se tedy zdají být funkčně spjaty s reprodukčními systémy. Zjištěná morfometrická data ukazují, že rozdíly ve velikosti limbických jader lze z největší části připsat hmotnosti mozku, rovněž počet neuronů v anteriorních thalamických jádrech koreluje především s velikostí mozku. Nicméně lze nalézt i korelaci se sociálním systémem - lidé a ostatní vyšší primáti se sociálními skupinami s jedním samcem (monogamní nebo polygynní) mají více principálních neuronů anteriorních thalamických jader než skupiny s více samci. Tato korelace se nevyskytuje u *corpus mamillaris medialis*.

Recentní studie však demonstrují negativní korelaci mezi velikostí neokortexu a velikostí limbického systému (Reep a kol., 2007).

1.1.2 Testování hypotézy: ostatní savci

Jedni z adeptů pro testování hypotézy sociálního mozku jsou kytovci. Důvodem jsou nejen četné konvergence v kognitivních schopnostech a v sociálním chování, které sdílí s primáty. Byla u nich zjištěna schopnost kooperace, manipulace i klamání (Connor, 1998; Marino, 2002). Přesvědčivá je i značná velikost jejich mozků. Encefalizační kvocienty (EQ) u nich dosahují hodnot primátů a některé druhy např. delfín brazilský - *Sotalia fluviatilis*, delfín obecný - *Delphinus delphis* je dokonce převyšují (Marino, 1998). Byla dokonce zjištěna pozitivní korelace mezi EQ a velikostí skupiny kytovců (Marino, 1996). Vnitřní struktura mozku těchto řádů je však značně odlišná. Mozky primátů a kytovců tak představují alternativní způsoby rozvoje mozku, čímž připouští možnost výskytu obecných principů v evoluci inteligence (Marino, 2002). Tento názor však není sdílen všemi autory (viz např. Manger, 2006).

Vhodným řádem se zdají být i šelmy. Skupiny šelem jsou založeny na silných poutech mezi zvířaty v rodině i ve smečce. Některé druhy (hyena skvrnitá - *Crocuta crocuta*, lev - *Pantera leo*, pes hyenový - *Lyacon pictus*) používají složité lovecké techniky, které vyžadují koordinaci a kooperaci mezi zvířaty. Hypotézu sociálního mozku podporuje už Gittleman (1986), který zjistil, že relativní velikost mozku (vztažená k

velikosti těla) koreluje s reprodukčními systémy šelem. Dunbar a Bever (1998) prokázali pozitivní korelaci mezi poměrem neokortexu / zbytek mozku a velikostí skupiny. Do popředí zájmu se dostala hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*), která žije ve výjimečně velké skupině a má i značně vyvinutý neokortex. Navíc se vyznačuje i tvorbou koalic (Zabel, 1992; ex Dunbar a Bever, 1998).

Kopytníci byli vybráni díky tomu, že obývají podobné ekologické podmínky a mají omezené potravní strategie. Naopak jejich reprodukční a sociální chování je rozmanité (Shultz a Dunbar, 2006). Perez-Barbeia a Gordon (2005) zjistili korelaci mezi stádností, délkou gestačního období a relativní velikostí mozku (vztaženo vůči velikosti těla). Za stádní byly považovány všechny druhy, které udržovaly po celý rok nejméně šestičlennou skupinu. Analýza, kterou provedli Shultz a Dunbar (2006), byla komplexnější. Kopytníky rozdělili podle sociálních systémů do skupin : soliterní, monogamní, harem/sezonní skupiny, stabilní smíšená stáda. Soustředili se i na velikost skupiny. Zjistili, že relativní velikost mozku (vůči velikosti těla) i relativní velikost neokortexu (vůči velikosti celkového mozku) koreluje se socialitou, ale nekoreluje s velikostí skupiny. Relativně největší mozky mají monogamní druhy. Malá stabilní skupina může klást jiné kognitivní nároky na rozvoj mozku než velké a nestabilní stádo. Velikost skupiny tak může být zavádějícím parametrem. K rozhodnutí, jestli je velikost skupiny kopytníků určujícím faktorem pro rozvoj mozku, by bylo třeba prozkoumat hlouběji strukturu sociálních skupin.

Korelace mezi stabilitou a velikostí skupiny byla zjištěna i u netopýru. Druhy žijící ve stabilní skupině měly větší relativní velikost neokortexu (vůči velikosti celkového mozku) než druhy žijící v nestabilních skupinách (Barton a Dunbar, 1997).

Podporu hypotézy sociálního mozku přináší i práce Perez-Barberia (nepublikováno); ex Dunbar a Shutz (2007). Pomocí Pagelovy diskrétní metody prokázaly koevoluci mezi relativní velikostí mozku i relativní velikostí neokortexu a socialitou u primátů, šelem a kopytníků.

1.2 ALTERNATIVNÍ HYPOTÉZY

1.2.1 Vývojové hypotézy

Vývojové hypotézy vychází z poznatku, že vývoj mozku a jeho udržování jsou energeticky nákladné (Aillo a Wheeler, 1995). Martin (1981) tvrdí, že velikost mozku závisí primárně na metabolickém obratu matky, který je závislý na výběru a kvalitě potravy. Samice druhů, které se živí kvalitní potravou, tak mohou investovat víc energie na vývoj plodu a родit potomky s většími mozky.

Dalším faktorem může být i délka života. Dlouhověkost rodičů je kvůli pomalému vývoji, dlouhé periodě závislosti mláďete na rodičích a závislosti sociálního statutu mláďat na parentálním statutu důležitá pro úspěšnost potomků primátů (Hakeem a kol., 1996).

Allman a kol. (1993 a) testovali hypotézu, zda primáti s většími mozky než se očekává pro velikost jejich těla mají i vyšší délku života než se předpokládá pro velikost jejich těla. U vyšších primátů mezi sebou korelují relativní hmotnost mozku a relativní délka života. Distribuce residuí hmotnosti mozku a délky života odráží potravní specializaci. Relativní velikost mozku koreluje s průměrným věkem samice při první reprodukci, nekoreluje však s délkou gravidity (Allman a kol., 1993 a).

1.2.2 Ekologické hypotézy

Podle hypotézy potravních strategií je rozvoj mozku ovlivněn přijímanou potravou a habitatem. Folivorní druhy primátů mají menší mozky než frugivorní druhy (Clutton-Brock a Harvey 1980). U letounů je hodnota encephalizačního indexu největší u nektarivorních a frugivorních druhů a postupně klesá v řadě přes karnivorní a piscivorní druhy k druhům insektivorním (Eisenberg a Wilson, 1977; Baron a kol., 1996). Druhy primátů obývajících větší domovské okrsky a otevřené habitaty mají větší mozky než arboreální druhy obývajících menší domovský okrsek (Gibson, 1986). Zdroje potravy, které jsou rozptýlené v prostoru a čase kladou zvýšené nároky na vývoj kognitivních schopností.

Podle hypotézy extraktivních strategií mohly rozvoj mozku způsobit požadavky na

sensomotorické dovednosti, které se uplatňují při získávání potravy z těžko dostupných zdrojů (Gibson, 1986).

1.2.3 Kognitivní hypotézy

Vliv učení může mít zásadní vliv na rozvoj mozku. Kognitivní hypotézy nabízejí vysvětlení evoluce mozku primátů alternativní k Machiavellistické hypotéze. Wilson (1985) poukazuje na to, že epizody inovace (tendence hledat nová řešení environmentálních a sociálních problémů) jsou častější u druhů s většími mozky. Takové chování vede zvířata k prozkoumávání prostředí novým způsobem, a tak jsou vystavována novým selekčním tlakům.

Reader a Laland (2002) sledovali vliv inovace, sociálního učení a používání nástrojů na velikost tzv. "exekutivního mozku". Tento název se používá pro neokortex a striatum, které spolu tvoří genomově a funkčně spojenou jednotku (Keverne a kol. 1996). Frekvence inovací, sociálního učení i používání nástrojů pozitivně koreluje s absolutní velikostí "exekutivního mozku" a s poměrem objem exekutivního mozku / objem mozkového kmene. Frekvence učení a velikost skupiny spolu nekorelují. V další práci, kterou publikoval Lewis (2000), byla prokázána pozitivní korelace mezi sociální hrou a poměrem objemu neokortex / objemu zbytek mozku.

1.3 Sociální organizace rypošů

1.3.1 Soliterní rypoši

Soliterní rypoši zahrnují rody *Bathyergus*, *Georchus* a *Heliophobius*. Jsou silně teritoriální a párují se nakrátko v reprodukční sezoně (Jarvis a Bennett, 1990). Klíčovým podnětem pro spuštění reprodukce je příchod deště (Herbst a kol., 2004).

1.3.2 Sociální rypoši

Zástupci sociálních rodů *Cryptomys* a *Fukomys* žijí v rodinných jednotkách, které tvoří dominantní rodičovský pár a jeho potomci. Dominantní samice si své postavení zachovává po celý život. Její potomci se v mateřské kolonii nerozmnožují, ale pomáhají

v péči o sourozence, shánějí potravu a udržují tunelové systémy (Jarvis, 1981; Bennett a Jarvis, 1988; Burda, 2000). Sterilitu potomků udržuje tabu incestu (Burda, 1995; Greeff a Bennett, 2000). Protože zástupci těchto rodů upřednostňují páření s jedinci z cizí kolonie, čekají na vhodnou dobu pro disperzi, aby mohli založit novou kolonii. Disperze je vázaná na příchod deště (Spinks, 2000).

1.3.3 Eusociální rypoši

Za eusociální považují Jarvis a Bennett (1993) ty druhy, které splňují 3 tradiční kritéria: dělbu práce při reprodukci, překryv generací, kooperativní péči o potomstvo (Wilson, 1971). Řadí sem druhy *Heterocephalus glaber* a *Fukomys damarensis*. Sherman a kol. (1994) neuznávají eusocialitu jako samostatnou třídu, je pro ně jen dalším stupněm kooperativní monogamie. Důležitým kritériem jsou pro ně rozdíly v reprodukční úspěšnosti mezi členy kolonie. Bylo zjištěno, že se rozmnožuje 1% zvířat u druhu *H. glaber* a 8% zvířat u druhu *C. damarensis*. Burda (2000) vidí hranici mezi sociálními druhy s kooperativní monogamií a eusociálními druhy v trvalé filopatrii eusociálních druhů. Mezi eusociální druhy řadí rovněž druhy *Fukomys anelli* a *Fukomys mechowii* (Burda a Kawalika, 1993; Burda a kol., 2000).

Eusociální druhy žijí v koloniích o různé velikosti. Tvoří je dominantní samice, která se páří s jedním nebo více samci a jejich filopatriční potomci. V kolonii se mohou vyskytovat i cizí samci, kteří se u druhu *F. damarensis* dokonce úspěšně páří s dominantní samicí (Burland a kol. 2004)

Sterilita potomků je u zmíněných rodů udržována odlišně. U druhu *H. glaber* má rozhodující vliv behaviorální suprese ze strany dominantní samice (Faulkes a kol. 1990, ex Bennett a kol. 2007). Fyziologická suprese rozmnožování byla prokázána u obou pohlaví (Faulkes a kol. 1990a,b; Faulkes a kol. 1991). Důvodem výskytu těchto extrémních, ale reversibilních bloků, může být výskyt inbreedingu v populacích tohoto druhu (Reeve a kol. 1990). V laboratorních podmínkách bylo pozorováno usmrcení stávající dominantní samice a následné incestní páření (Faulkes, 1990; ex Bennet a kol. 2007).

Hlavním mechanismem udržujícím sterilitu u rodu *Fukomys* je tabu incestu, které

je založené na individuálním rozpoznávání členů kolonie (Burda, 1995). U druhu *Fukomys damarensis* se vyskytuje fyziologická suprese pouze u nereproduktivních samic. Mají snížené hladiny pohlavních hormonů a neovulují (Bennet a kol. 1993; Molteno a Bennet, 2000). Fyziologická suprese samic může být opatřením proti nepříbuzným imigrantům. Zabraňuje jim pářit se s nereproduktivními samicemi (Bennett a kol. 1999). U druhu *Fukomys ansellii* však fyziologická suprese rozmnožování prokázána nebyla, naopak bylo potvrzeno, že nereprodukující se samice pravidelně ovulují (Willingstorfer a kol, 1998).

Vztahy mezi podřízenými nereprodukčními jedinci nejsou jasné. Clarke a Faulkes (1997) prokázali u druhu *H. glaber* výskyt lineární dominantní hierarchie. Na vyšším stupni žebříčku hierarchie byli starší a větší jedinci, kteří měli vyšší hladiny testosteronu. Měli i největší šance nahradit stávající reprodukční jedince. U rodu *Fukomys* se uplatňuje agonistické chování mezi nereprodukčními jedinci a byl prokázán výskyt lineární dominantní hierarchie (Bennett, 1988). Rosenthal a kol. (1992), Gabathuler a kol. (1996) a Wallace a Bennett (1998) porovnávali stabilitu lineární dominance u sociálních a eusociálních druhů *Fukomys* a *Cryptomys* a považují dominanci za indikátor sociální komplexity. Podle Burdy (2000) se však v eusociálním systému může klasický vztah dominantního a podřízeného vyskytovat jen mezi reprodukčními a nereprodukčními jedinci a dominantní jedinci musí svým chováním omezovat reprodukci podřízených. Lineární dominance je potom indikátorem mechanismu udržování sociální organizace, ale nevypovídá nic o stupni sociální komplexity (Burda, 2006).

1.3.4 Původ sociality rypošů

Podle Burdy a kolektivu (2000) je socialita rypošů ancestrálním znakem. Svědčí o tom fakt, že u rypošů blízké příbuzných čeledí hlodavců nalézáme různé formy sociality (Nedbal, 1994). Na vznik sociality má zásadní vliv pomalý fetální a postnatální vývoj, což jsou fylogeneticky determinované znaky pro Hystriognatha (Weir, 1974). Samice nejsou schopné nashromáždit dostatečné zásoby tuku na dlouhá období gravidity a laktace a jsou odkázány na pomoc od ostatních zvířat v kolonii (Burda 1989, 1990;

Burda a Kawalika, 1993).

Alternativně byl předek rypošů soliterní, socialita je odvozená a eusocialita představuje konečnou fázi evoluce (Jarvis a Bennett, 1990;). Vznik sociality je podmíněn ekologickými faktory, především ariditou prostředí a rozptýlenými potravními zdroji. Život ve skupinách a kooperativní vyhledávání potravy jsou interpretovány jako adaptace na aridní, těžko predikovatelné prostředí (Faulkes, 1997).

2. MATERIÁL A METODIKA

2.1 Materiál

K této studii bylo vyžito 90 rypošů náležících 11 druhům čeledi Bathyergidae. Výběr druhů byl proveden tak, aby reprezentoval celou škálu sociálních systémů vyskytujících se u této skupiny hlodavců. Většina materiálu pochází z odchyťů v Jihoafrické republice. Tato zvířata nám laskavě poskytl Prof. Nigel C. Bennett. Druhy *Fukomys mechowii*, *Fukomys anelli* a 5 jedinců druhu *Heterocephalus glaber* bylo získáno z laboratorních chovů v Essenu. Tato zvířata nám laskavě poskytl Prof. Hynek Burda. Druh *Heliophobius argenteoceanus* pochází z odchyťů v Malawi. Zvířata laskavě poskytl Dr. Radim Šumbera.

Přehled zpracovaného materiálu je uveden v Příloze č. 1.

2.2 Používané přístroje a zařízení

2.2.1 Přístroje používané na řezání tkáně

Sáňkový mikrotom Leica RM 2155

Kryostat Leica CM 3050

2.2.2 Optické přístroje

Kamera lucida

2.2.3 Planimetrické přístroje

Tablet WACOM A4 + pero Intuos

2.2.4 Počítačové programy

Scion Image, beta 4.0.2., Scion Corporation, USA

Statistica 7, Stat Soft, Inc., USA

NCSS 2007

Compare 4.6b

2.3 Metodika

2.3.1 Zpracování tkáně

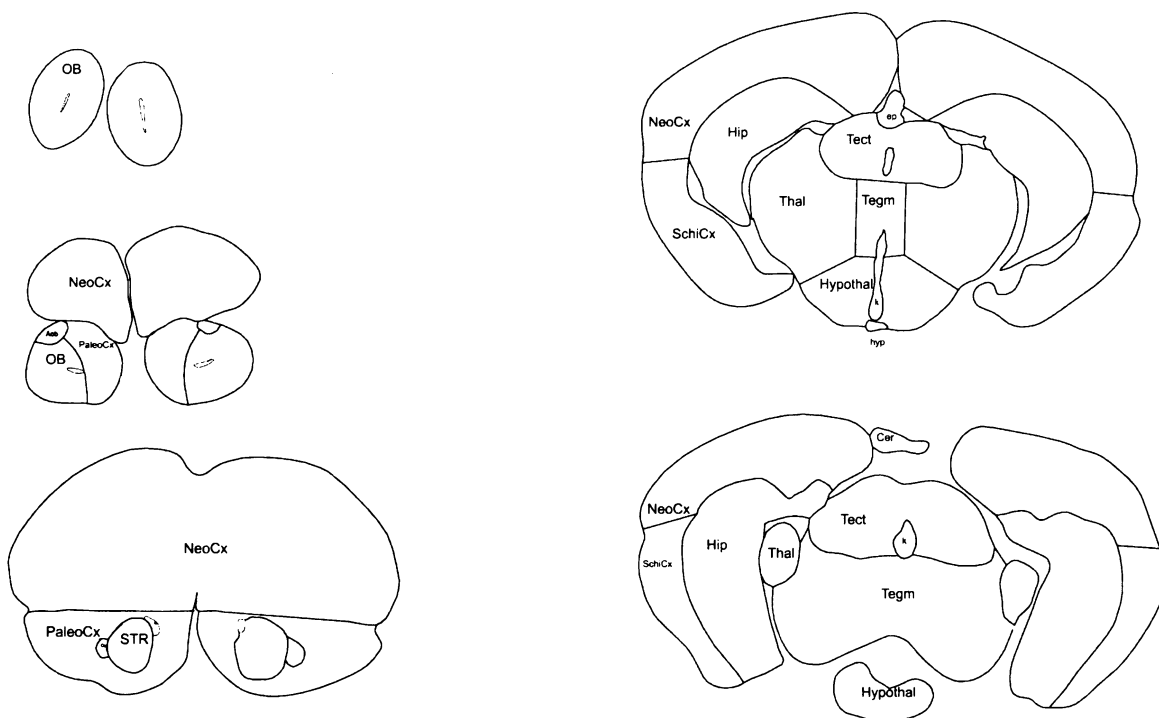
Zvířata byla zvážena, uvedena do hluboké celkové anestezie pomocí halothanu a usmrcena transkardinální perfuzí heparinizovaným fyziologickým roztokem a

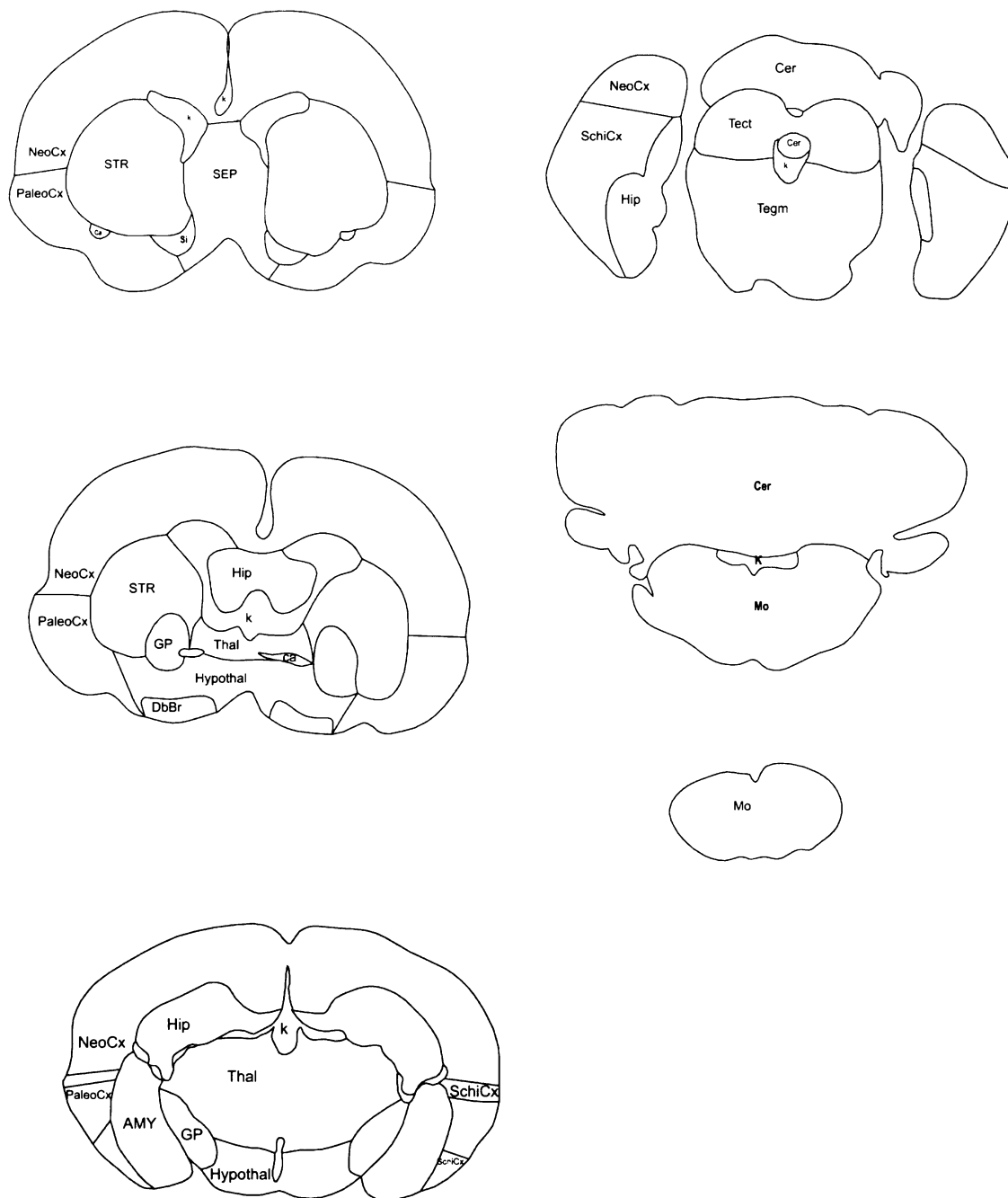
následně 4% roztokem paraformaldehydu ve fosfátovém pufru (pH = 7,4). Mozek byl poté vypreparován a zvážen. Mozky druhů pocházejících z Essenu byly zality do parafínu a řezány na sáňkovém mikrotomu ve frontální rovině (tloušťka řezu 20 µm). Mozky druhů pocházejících z Jihoafrické republiky byly prosyceny 30% sacharózou, zality do želatiny a řezány ve frontální rovině na kryostatu (tloušťka řezu 60 µm). Každý druhý řez, případně každý třetí řez (parafínová metoda) byl lepen na skla a histologicky zpracováván. Řezy byly barveny kresylovou violetí (Nisslova metoda).

2.3.2 Zhotovení obrazové dokumentace

Každý vypreparovaný mozek byl vyfocen z dorzálního, ventrálního a laterálního pohledu. Fotografie byly pořízeny klasickým fotoaparátem upraveným pro fotografování v makrorežimu. Použit černobílý kinofilm AGFA APX 25.

Pomocí kamery lucidy byly zhotoveny perokresby vnitřní stavby jednotlivých mozkových řezů (Obr.1).





Obr.1 Vnitřní stavba řezů

Mo - *medulla oblongata*; Cer - *cerebellum*; Tect - *tectum mesencephali*; Tegm - *tegmentum*; Thal - *thalamus*; Hypoth - *hypothalamus*; Hip - *hippocampus*; STR - *striatum*; SEP - *septum*; AMY - *amygdala*; OB - *bulbus olfactorius*; PaleoCx - *paleocortex*; NeoCx - *neocortex*; SchiCx - *Schizocortex*; GP - *globus pallidus*; BdBr - *diagonal band of Broca*; ca - *comissura anterior*, k - *komora*

2.3.2 Morfometrická šetření

Zhotovené perokresby byly podkladem pro planimetrické měření ploch vybraných struktur. Pro digitalizaci byl použit Tablet, na měření ploch program Scion Image.

Měřeny byly následující struktury: **prodloužená mícha (*medulla oblongata*, Mo); mozeček (*cerebellum*, Cer), tectum středního mozku (*tectum mesencephali*, Tect), tegmentum středního mozku (*tegmentum mesencephali*, Tegn), thalamus (Thal), hypothalamus (Hypoth), hippokampus (*hippocampus*, Hip), *striatum* (STR), *septum* (SEP), *amygdala* (AMY), čichový lalok (*bulbus olfactorius*, OB), paleocortex (PaleoCx), neocortex (NeoCx), Schizocortex (SchiCx). Rovněž byla měřena velikost základních částí mozku: **koncový mozek (telencephalon, Tel), mezimozek (diencephalon, Dien) a střední mozek (mesencephalon, Mes)**. Vodítkem pro ohraničení těchto struktur byl stereotaktický atlas mozku potkana (Paxinos a Watson, 1986) a stereotaktický atlas mozku rysoše druhu *Heterocephalus glaber* (Xiao a kol, 2006). Detailní popis vymezení jednotlivých struktur je uveden v příloze č. 1.**

Během fixace a následného histologického zpracování se mozková tkáň nepredikovatelně smršťuje. Plochy naměřené z histologických řezů bylo proto nutné korigovat. Míru smrštění udává individuální faktor smrštění tj. podíl celkového objemu mozku změřeného z řezů a celkového objemu čerstvého mozku. K jeho zjištění bylo nutno změřit plochu celého mozku na řezech, tuto plochu vynásobit šířkou řezu (vzdáleností mezi 2 řezy použitými k analýze). Po té jsem dostala celkový objem zpracované mozkové tkáně. Objem čerstvého mozku jsem spočetla tak, že jsem hmotnost čerstvě vypreparovaného mozku vydělila hustotou mozkové tkáně (1,036 g/cm³, Stephan a kol., 1960). Výsledné korekce jsem dosáhla vynásobením naměřených hodnot tímto faktorem.

2.3.4 Měřítka sociální komplexity

Jako měřítka sociální komplexity byla použita maximální velikost sociální skupiny. Jednak proto, že je nejpoužívanějším měřítkem v ostatních pracích testujících hypotézu sociálního mozku. Dále proto, protože je k ní v literatuře nejvíce dat. Pro ostatní možné koreláty sociální komplexity, jako jsou rychlost výměny skupiny, repertoár akustické komunikace, velikost tunelových systémů, však nejsou v literatuře dostačující data. Odhady maximálních velikostí kolonií se v jednotlivých studiích značně liší. Při sestavení tabulky maximálních velikostí kolonií pro jednotlivé

druhy jsem tedy čerpala ze tří zdrojů: Burda a Kawalika (1993); Bennett a Faulkes, (2000); Burda a kol. (2000). Data byla upravena po personální komunikaci s prof. Hynkem Burdou. Shrnuto v tabulce č.1.

Tabulka 1. Sociální organizace rypošů

Druh		Max velikost kolonie
<i>Bathyergus suillus</i>	soliterní	1
<i>Cryptomys hottentotus</i>	sociální	10
<i>Cryptomys natalensis</i>	sociální	10
<i>Cryptomys pretoriae</i>	sociální	10
<i>Fukomys anelli</i>	eusociální	20
<i>Fukomys damarensis</i>	eusociální	40
<i>Fukomys darlingi</i>	sociální	10
<i>Fukomys mechowi</i>	eusociální	40
<i>Georychus capensis</i>	soliterní	1
<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	soliterní	1
<i>Heterocephalus glaber</i>	eusociální	100

Burda a Kawalika (1993); Burda a kol, 2000; Bennett a Faulkes, 2000; upraveno Burda (personální komunikace)

2.3.5 Statistické zpracování

Nejprve jsem testovala vztah velikosti mozku k maximální velikosti kolonie. Postup byl následující:

Velikost mozku roste alometricky s velikostí těla. Tento vztah vyjadřuje tzv. alometricá rovnice: $y = b \cdot x^a$

případně její zlogaritmovaná forma:

$$\log y = a \cdot \log x + \log b$$

kde y je hmotnost mozku, x hmotnost těla; a, b jsou konstanty.

Hodnotu těchto konstant pro studovanou skupinu jsem získala následovně: Do grafu proti sobě jsem vynesla logaritmy hmotnosti mozku a logaritmy hmotnosti těla. Získanými body jsem proložila regresní přímku. Konstanta a je směrnici regresní přímky, konstanta b je rovna hodnotě v níž regresní přímka protíná osu y.

Z regresních přímek byly dále počítány reziduály jako podíl rozdíl mezi predikovanou a pozorovanou hodnotou hmotnosti mozku vzhledem k dané hmotnosti těla. Reziduály byly vyneseny proti velikosti kolonie jednotlivých druhů a testovány metodami lineární regrese a korelace.

Reálné hmotnosti byly dále převedeny na relativní velikostní indexy, což umožnilo mezidruhové srovnání. Hodnoty velikostních indexů jsem získala následovně: Všechny body ležící na regresní přímce mají velikostní index roven 100. Vzdálenost od regresní přímky vyjadřuje hodnotu velikostního indexu. Jinými slovy, pokud dosadíme do alometrické rovnice hmotnost těla, spočteme předpokládanou hmotnost mozku. Pokud je skutečná (tj. změřená) hmotnost např. 2x vyšší než hmotnost předpokládaná, velikostní index je roven 200, atd.

Velikost celkového mozku ale nemusí být nejvhodnějším měřítkem kognitivních schopností. Rovněž není jisté do jaké míry je zvětšování mozku adaptivní (určité selektované funkční systémy se zvětšují více než jiné – mozaikovitě; Barton a Harvey, 2000; de Winter a Oxnard, 2001), nebo naopak evolučně omezené (všechny oblasti se zvětšují koordinovaně; Finlay a Darlington, 1995; Finlay a kol. 2001). Proto jsem v další části práce analyzovala vztah mezi velikostí vybraných struktur mozku a velikostí kolonie.

Pro zjištění vztahu mezi velikostí studovaných struktur mozku a velikostí kolonie byly opět použity reziduály spočtené z lineární regrese. Tentokrát byly proti sobě do grafů vyneseny hodnoty 1) logaritmů objemů studovaných struktur a logaritmů hmotnosti těla, 2) logaritmů objemů studovaných struktur a logaritmů hmotnosti mozku, a 3) logaritmů objemů studovaných struktur a logaritmů objemu prodloužené míchy. Velikost jednotlivých měřených struktur nebyla tedy vztahována jen k velikosti těla, ale také k velikosti mozku jako celku a k velikosti prodloužené míchy (její velikost je evolučně značně konzervativní; Dunbar, 1998). Další postup se shodoval s postupem výše popsáním. Reziduály byly tedy vyneseny proti velikosti kolonie jednotlivých druhů a testovány metodami lineární regrese a korelace; pro jednotlivé struktury byly vypočteny velikostní indexy.

Výpočty byly prováděny pomocí programu Statistica, NCSS, Compare.

Abychom odfiltrovali vliv fylogeneze, byl vztah mezi maximální velikostí kolonie a velikostí mozku, respektive mezi maximální velikostí kolonie a objemem jednotlivých měřených struktur analyzován také metodou nezávislých fylogenetických kontrastů (Felsenstein, 1985). K analýze byl použit freewareový program Compare 4.6b (viz <http://www.indiana.edu/~martins/compare/v46b/compare.html>). Použitelnost metody je však v daném případě omezena tím, že fylogenetické vztahy v rámci rodů *Fukomys* a *Cryptomys* nejsou uspokojivě rozřešeny, následkem toho je v rámci studované skupiny k dispozici jen velmi málo nezávislých uzlů.

3. VÝSLEDKY

3.1 Celková velikost mozku

Hmotnosti těla a mozku naměřené u jednotlivých experimentálních zvířat jsou shrnuty v příloze č. 1.. Obrázek č. 2 znázorňuje závislost hmotnosti mozku na tělesné hmotnosti. Protože velikost vzorku nebyla u všech studovaných druhů schodná, byly k analýze dat použity průměrné hodnoty (viz Obr. 2 D,E).

Hmotnost mozku silně koreluje s hmotností těla (viz Obr. 2 ; $p < 0,001$). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 90,53% variability hmotnosti mozku ($r_s = 0,9515$). V analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* lze hmotností těla vysvětlit 95,44% variability hmotnosti mozku ($r_s = 0,9769$). Z regresních přímek na obrázcích 2D, E byly spočteny velikostní indexy; jejich souhrn je uveden v tabulce č.2.

Z obrázku 3 a z tabulky 2 je patrné, že hmotnost mozku u druhů *Cryptomys natalensis*, *Cryptomys pretoriae*, *Fukomys anelli*, *Fukomys damarensis*, *Fukomys darlingi*, *Fukomys mechowi* a *Georychus capensis* převyšuje alometrická očekávání. Naopak nižší než očekávaná hmotnost mozku byla naměřena u druhů, *Bathyergus suillus*, *Cryptomys hottentotus*, *Heliophobius argenteocinereus* a *Heterocephalus glaber*. Nejnižší hodnota velikostního indexu byla zjištěna u druhu *Heterocephalus glaber* (94), nejvyšší u druhů *Fukomys mechowi*, *Fukomys anelli* a *Cryptomys pretoriae* (102). Tyto výsledky poskytuje analýza všech druhů.

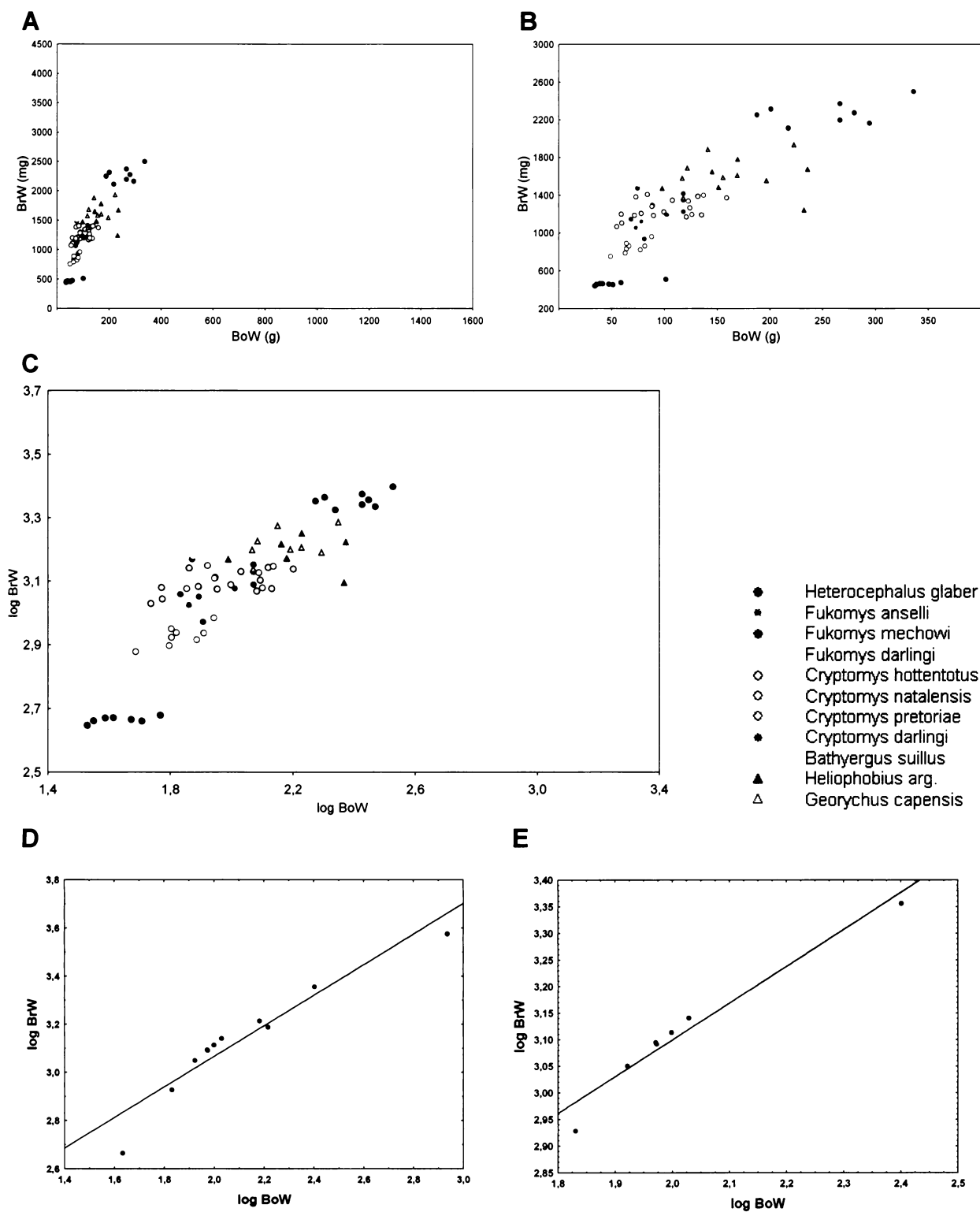
Pokud jsou v analýze použity jen rody *Fukomys* a *Cryptomys*, výsledky se nepatrně liší. Rozdělení druhů podle rozdílu naměřené a očekávané hmotnosti mozku zůstává shodné až na druh *F. mechowi*, u kterého je naměřená hmotnost mozku nižší než očekávaná. Nejvyšší velikostní index mají druhy *Cryptomys pretoriae*, *Fukomys anelli* a *Fukomys damarensis* (101), nejnižší druh *Cryptomys hottentotus* (98).

Vliv hmotnosti těla na hmotnost mozku byl odfiltrován použitím residuálů spočtených z regresních přímek (viz Obr. 2D,E). Residuály byly následně použity pro určení vztahu mezi relativní hmotností mozku a maximální velikostí kolonie, jak ukazuje obrázek 3. Velikost mozku s maximální velikostí kolonie nekoreluje (rypoši čeledi Bathyergidae: $p = 0,078$; rody *Fukomys* a *Cryptomys*: $p = 0,551$).

Závěr: 1) Velikost mozku rypošů čeledi Bathyergidae nekoreluje s maximální velikostí kolonie a je tedy nezávislá na míře jejich sociality; 2) eusociální druh *Heterocephalus glaber* žijící v nejpočetnější kolonii má relativně nejmenší mozek.

Tabulka 2. Velikostní indexy

Druh	všechny druhy	rody Fukomys a Cryptomys
<i>Bathyergus suillus</i>	98	
<i>Cryptomys hottentotus</i>	99	98
<i>Cryptomys natalensis</i>	101	100
<i>Cryptomys pretoriae</i>	102	101
<i>Fukomys anelli</i>	102	101
<i>Fukomys damarensis</i>	102	101
<i>Fukomys darlingi</i>	101	100
<i>Fukomys mechowi</i>	101	99
<i>Georychus capensis</i>	101	
<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	99	
<i>Heterocephalus glaber</i>	94	



Obr. 2. (A,B) Hmotnost mozku (mg) vynesena proti hmotnosti těla (g). (A) Data pro všechny studované druhy (n = 88). (B) Pro větší přehlednost vypuštěna data pro druh *Bathyergus suillus* (n = 77). (C–E) Logaritmus hmotnosti mozku vyneseny proti logaritmu hmotnosti těla. (C) Data pro všechna experimentální zvířata (n = 88).

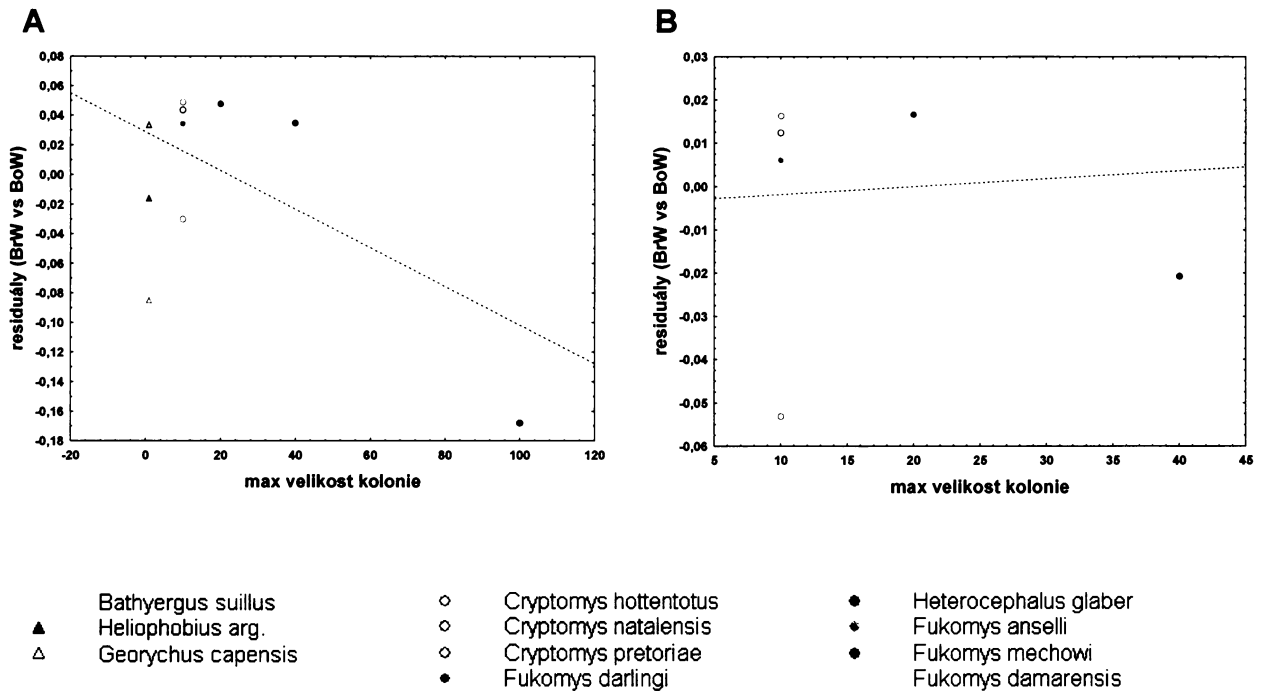
(D) Průměrné hodnoty pro všechny studované druhy. Závislost logaritmu hmotnosti těla vyjadřuje rovnice regresní přímky:

$$\log \text{BrW} = (1,796) + (0,6359) \log \text{BoW}$$

(E) Průměrné hodnoty pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* (n = 6). Závislost logaritmu hmotnosti těla vyjadřuje rovnice regresní přímky:

$$\log \text{BrW} = (0,715) + (0,6928) \log \text{BoW}.$$

Zkratky: BoW, hmotnost těla; BrW, hmotnost mozku.



Obr. 3. (A, B) Residuály (spočtené z lineární regrese log BrW vs log BoW) vynesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy., (B) Rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; BrW, hmotnost mozku.

3.2 Velikost vybraných analyzovaných struktur CNS

Průměrné absolutní objemy měřených struktur jsou shrnuty v tabulce č. 3. Objemy měřených struktur silně korelují s tělesnou hmotností, hmotností mozku a objemem prodloužené míchy. Síla těchto korelací je shrnuta v tabulkách č. 4 a 5. Výjimku tvoří *bulbus olfactorius* (OB), který je, pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy čeledi Bathyergidae, korelován s výše zmíněnými proměnnými, tento vztah však není příliš těsný (např. hmotnost těla lze vysvětlit 52,5 % pozorované variability objemu OB). Pokud jsou do analýzy zahrnuty pouze rody *Fukomys* a *Cryptomys*, objem OB s hmotností těla, mozku ani objemem prodloužené míchy nekoreluje. Obdobnou situaci je možné pozorovat také u tegmenta středního mozku.

Tabulka 4. Korelace objemu měřených struktur s tělesnou hmotností, hmotností mozku a objemem prodloužené míchy; data pro všechny studované druhy.

Struktura	Objem struktury vs. hmotnost těla	Objem struktury vs. hmotnost mozku	Objem struktury vs. objem prodloužené míchy
Tel	$p < 0,001$ $r_s = 0,943$	$p < 0,001$ $r_s = 0,996$	$p < 0,001$ $r_s = 0,935$
OB	$p = 0,012$ $r_s = 0,725$	$p < 0,001$ $r_s = 0,796$	$p = 0,003$ $r_s = 0,796$
PaleoCx	$p < 0,001$ $r_s = 0,966$	$p < 0,001$ $r_s = 0,978$	$p < 0,001$ $r_s = 0,9947$
NeoCx	$p < 0,001$ $r_s = 0,949$	$p < 0,001$ $r_s = 0,992$	$p < 0,001$ $r_s = 0,932$
STR	$p < 0,001$ $r_s = 0,935$	$p < 0,001$ $r_s = 0,977$	$p < 0,001$ $r_s = 0,920$
Sep	$p < 0,001$ $r_s = 0,925$	$p < 0,001$ $r_s = 0,990$	$p < 0,001$ $r_s = 0,931$
Hip	$p < 0,001$ $r_s = 0,859$	$p < 0,001$ $r_s = 0,963$	$p < 0,001$ $r_s = 0,862$
AMY	$p < 0,001$ $r_s = 0,909$	$p < 0,001$ $r_s = 0,9246$	$p < 0,001$ $r_s = 0,866$
SchiCx	$p < 0,001$ $r_s = 0,807$	$p < 0,001$ $r_s = 0,938$	$p = 0,001$ $r_s = 0,842$
Dien	$p < 0,001$ $r_s = 0,952$	$p < 0,001$ $r_s = 0,989$	$p < 0,001$ $r_s = 0,925$
Thal	$p < 0,001$ $r_s = 0,934$	$p < 0,001$ $r_s = 0,986$	$p < 0,001$ $r_s = 0,918$
Hypoth	$p < 0,001$ $r_s = 0,966$	$p < 0,001$ $r_s = 0,984$	$p < 0,001$ $r_s = 0,930$
Mes	$p < 0,001$ $r_s = 0,856$	$p < 0,001$ $r_s = 0,9029$	$p < 0,001$ $r_s = 0,957$
Tect	$p = 0,002$ $r_s = 0,817$	$p = 0,002$ $r_s = 0,865$	$p < 0,001$ $r_s = 0,937$
Tegm	$p < 0,001$ $r_s = 0,860$	$p < 0,001$ $r_s = 0,950$	$p < 0,001$ $r_s = 0,910$
Cer	$p < 0,001$ $r_s = 0,902$	$p < 0,001$ $r_s = 0,981$	$p < 0,001$ $r_s = 0,907$
Mo	$p < 0,001$ $r_s = 0,952$	$p < 0,001$ $r_s = 0,953$	

Tabulka 5. Korelace objemu měřených struktur s tělesnou hmotností, hmotností mozku a objemem prodloužené míchy; data pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Struktura	Objem struktury vs. hmotnost těla	Objem struktury vs. hmotnost mozku	Objem struktury vs. objem prodloužené míchy
Tel	p < 0,001 r _s = 0,979	p < 0,001 r _s = 0,993	p < 0,001 r _s = 0,866
OB	p = 0,503	p = 0,0750	p = 0,829
PaleoCx	p < 0,001 r _s = 0,968	p < 0,001 r _s = 0,967	p < 0,013 r _s = 0,861
NeoCx	p < 0,001 r _s = 0,974	p < 0,001 r _s = 0,991	p < 0,018 r _s = 0,842
STR	p < 0,001 r _s = 0,964	p = 0,001 r _s = 0,962	p = 0,013 r _s = 0,859
Sep	p < 0,001 r _s = 0,952	p < 0,001 r _s = 0,981	p = 0,004 r _s = 0,910
Hip	p < 0,001 r _s = 0,968	p < 0,001 r _s = 0,950	p < 0,001 r _s = 0,778
AMY	p = 0,004 r _s = 0,917	p = 0,005 r _s = 0,909	p = 0,049 r _s = 0,757
SchiCx	p < 0,011 r _s = 0,866	p < 0,001 r _s = 0,903	p = 0,022 r _s = 0,825
Dien	p < 0,001 r _s = 0,960	p < 0,001 r _s = 0,962	p < 0,033 r _s = 0,794
Thal	p = 0,012 r _s = 0,947	p < 0,001 r _s = 0,960	p = 0,024 r _s = 0,819
Hypoth	p < 0,001 r _s = 0,954	p < 0,001 r _s = 0,954	p = 0,055
Mes	p = 0,029 r _s = 0,805	p < 0,001 r _s = 0,884	p = 0,016 r _s = 0,846
Tect	p = 0,006 r _s = 0,901	p < 0,001 r _s = 0,937	p = 0,009 r _s = 0,879
Tegm	p = 0,093	p = 0,038 r _s = 0,780	p = 0,051
Cer	p < 0,001 r _s = 0,966	p = 0,039 r _s = 0,967	p = 0,035 r _s = 0,789
Mo	p = 0,019 r _s = 0,835	p = 0,008 r _s = 0,885	

Z rovnic příslušných regresních přímek byly spočteny velikostní indexy pro jednotlivé struktury. Jejich souhrn je uveden v tabulkách č. 6-8.

Vliv hmotnosti těla, případně vliv hmotnosti mozku nebo vliv objemu prodloužené míchy byl odfiltrován použitím residuálů. Tyto byly vyneseny do grafů proti maximální velikosti kolonie. Následně bylo testováno zda residuály objemu jednotlivých měřených struktur korelují s velikostí kolonie, tj. mírou sociality studovaných druhů. Výsledky této analýzy jsou shrnuty v tabulkách č. 9 a 10.

Tabulka 9. Korelace residuálů* objemu měřených struktur s maximální velikostí kolonie; data pro všechny studované druhy (pokud není uvedeno jinak).

Struktura	Residuál objemu struktury – hmotnost těla	Residuál objemu struktury – hmotnost těla, <i>H. glaber</i> vyloučen z analýzy	Residuál objemu struktury – hmotnost mozku	Residuál objemu struktury – objemu prodloužené míchy
Tel	p = 0,103	p = 0,173	p = 0,802	p = 0,292
OB	p = 0,021 $r_s = -0,680$	p = 0,082	p = 0,090	p = 0,031 $r_s = -0,647$
PaleoCx	p = 0,430	p = 0,256	p = 0,280	p = 0,822
NeoCx	p = 0,182	p = 0,102	p = 0,584	p = 0,445
STR	p = 0,365	p = 0,186	p = 0,502	p = 0,634
Sep	p = 0,051	p = 0,678	p = 0,200	p = 0,138
Hip	p = 0,028 $r_s = -0,657$	p = 0,393	p = 0,067	p = 0,069
AMY	p = 0,923	p = 0,273	p = 0,243	p = 0,806
SchiCx	p = 0,046 $r_s = -0,611$	p = 0,082	p = 0,127	p = 0,078
Dien	p = 0,084	p = 0,344	p = 0,822	p = 0,309
Thal	p = 0,048 $r_s = -0,607$	p = 0,506	p = 0,331	p = 0,180
Hypoth	p = 0,277	p = 0,186	p = 0,379	p = 0,643
Mes	p = 0,042 $r_s = -0,620$	p = 0,544	p = 0,135	p = 0,062
Tect	p = 0,024 $r_s = -0,671$	p = 0,522	p = 0,066	p = 0,037 $r_s = -0,632$
Tegm	p = 0,084	p = 0,093	p = 0,287	p = 0,113
Cer	p = 0,046 $r_s = -0,610$	p = 0,055	p = 0,150	p = 0,116
Mo	p = 0,456	p = 0,894	p = 0,577	

* Residuály byly spočteny z lineární regrese logaritmicky transformovaného objemu struktury a 1) logaritmicky transformované tělesné hmotnosti, 2) logaritmicky transformované hmotnosti mozku a 3) logaritmicky transformovaného objemu prodloužené míchy.

Z tabulky č. 9 je zřejmé, že objem řady analyzovaných struktur (OB, Hip, SchiCx, Thal, Mes, Tect, Cer) koreluje negativně s mírou sociality rypošů čeledi Bathyergidae. Tento vztah je však pravděpodobně artefaktem. Z grafů (viz Obr. 6, 7, 10, 11, 13 a 14) je patrný výrazný vliv druhu *Heterocephalus glaber*, který má absolutně i relativně (VI = 94) nejmenší mozek a proto také výrazně menší relativní velikost všech jeho částí, výrazně tak ovlivňuje výsledky statistiky. Pokud je tento druh vyřazen z analýzy, korelace se u všech struktur vytrácí (uvažujeme-li residuály vztažené k tělesné velikosti). Negativní korelace mezi objemem dvou struktur – *bulbus olfactorius* a *tectum mesencephali* – a mírou sociality rypošů je však patrná i v případě, že odfiltrujeme vliv absolutní velikosti mozku použitím residuálů spočtených z lineární regrese objemu struktury a objemu prodloužené míchy. I v tomto případě výsledky

výrazně ovlivňuje druh *H. glaber*. U tohoto druhu tedy došlo k redukci velikosti čichového laloku a tekta středního mozku.

Pokud jsou analyzována pouze data pro blízce příbuzné rody *Fukomys* a *Cryptomys* (viz tabulka 10) a s pomocí residuálů je odfiltrován vliv velikosti těla (residuál objem struktury – hmotnost těla), objem měřených struktur nekoreluje s mírou sociality. Pokud je však s použitím residuálů odfiltrován vliv absolutní velikosti mozku (residuál objem struktury – objem prodloužené míchy), je s mírou sociality pozitivně korelována velikost septa, mezimozku, thalamu, tekta středního mozku a mozečku.

Tabulka 10. Korelace residuálů* objemu měřených struktur s maximální velikostí kolonie; data pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Struktura	Residuál struktury – hmotnost těla	objem struktury – hmotnost mozku	Residuál struktury – hmotnost mozku	objem struktury – objem prodloužené míchy
Tel	p = 0,820		p = 0,574	p = 0,081
OB	/		/	/
PaleoCx	p = 0,454		p = 0,473	p = 0,202
NeoCx	p = 0,930		p = 0,999	p = 0,070
STR	p = 0,856 p = 0,905		p = 0,837 p = 0,681	p = 0,051 p = 0,047 $r_s = 0,761$
Sep				
Hip	p = 0,880		p = 0,990	p = 0,149
AMY	p = 0,646		p = 0,930	p = 0,083
SchiCx	p = 0,956		p = 0,857	p = 0,234
Dien	p = 0,330		p = 0,312	p = 0,019 $r_s = 0,824$
Thal	p = 0,624		p = 0,614	p = 0,045 $r_s = 0,766$
Hypoth				
	p = 0,143		p = 0,135	/
Mes				
Tect	p = 0,723 p = 0,777		p = 0,851 p = 0,839	p = 0,112 p = 0,045 $r_s = 0,766$
Tegm	/		p = 0,776	/
Cer	p = 0,206		p = 0,194	p = 0,011 $r_s = 0,870$
Mo	p = 0,399		p = 0,227	

* Residuály byly spočteny z lineární regrese logaritmičsky transformovaného objemu struktury a
1) logaritmičsky transformované tělesné hmotnosti, 2) logaritmičsky transformované hmotnosti mozku a
3) logaritmičsky transformovaného objemu prodloužené míchy.

V následující stati pojednávám vybrané měřené struktury jednotlivě. Protože je korelace mezi objemem měřených struktur a tělesnou hmotností, hmotností mozku nebo objemem prodloužené míchy jsou do značné míry triviální, nezařadila jsem jejich grafy s výjimkou dvou případů do této práce. Těmito výjimkami jsou neokortex a čichový lalok. V prvním případě jde o příklad silné, ve druhém naopak spíše slabé korelace.

Tabulka 3. Průměrné absolutní objemy měřených struktur (mm³)

Druh	OB	PaleoCx	NeoCx	STR	SEP	Hip	Amy	SchCx	Thal	Hypoth	Tect	Tegm	Cer	Mo
<i>Bathyergus suillus</i>	128,90	174,74	1008,72	215,43	40,74	197,02	47,60	98,92	195,20	94,37	73,97	147,18	663,62	355,31
<i>Cryptomys hottentotus</i>	40,96	59,18	177,63	50,11	8,19	64,86	12,20	27,12	40,25	25,98	19,53	30,43	141,41	76,69
<i>Cryptomys natalensis</i>	56,90	84,20	314,31	59,91	11,72	85,90	17,95	35,47	56,75	30,55	22,98	36,23	169,68	107,63
<i>Cryptomys pretoriae</i>	79,40	85,13	294,65	78,01	13,71	87,97	14,39	47,87	52,47	31,25	25,97	53,27	196,63	144,75
<i>Fukomys ansellii</i>	52,95	71,57	284,54	74,62	13,63	70,59	23,48	39,15	67,97	34,69	29,95	54,22	184,15	126,25
<i>Fukomys damarensis</i>	56,78	80,97	338,65	80,47	13,59	92,49	19,48	47,32	62,39	40,21	27,04	57,86	233,42	99,70
<i>Fukomys darlingi</i>	53,59	68,86	265,13	72,37	12,77	78,08	14,62	51,19	47,37	30,44	25,18	52,95	158,28	104,37
<i>Fukomys mechowii</i>	38,82	128,05	630,39	172,68	25,09	147,58	41,02	81,16	109,10	56,37	39,47	66,06	348,47	181,51
<i>Georchus capensis</i>	71,55	87,86	373,94	104,75	20,08	119,84	29,10	61,85	83,89	48,73	35,02	63,44	266,17	138,94
<i>Heliophobius argenteocinerus</i>	57,50	98,71	435,05	112,29	18,70	102,40	27,13	52,58	87,68	42,00	23,23	46,21	210,39	120,51
<i>Heterocephalus glaber</i>	20,56	45,52	99,41	29,68	3,97	21,66	10,25	8,29	17,34	16,66	4,33	12,20	41,11	60,65

Tabulka 6. Velikostní indexy vztažené k hmotnosti těla*

Druh	OB	PaleoCx	NeoCx	STR	SEP	Hip	AMY	SchCx	Thal	Hypoth	Tect	Tegm	Cer	Mo
<i>Bathyergus suillus</i>	101	98	96	95	92	94	94	91	95	97	94	97	96	100
<i>Cryptomys hottentotus</i>	100	98	97	98	95	102	93	99	100	100	107	99	103	97
<i>Cryptomys natalensis</i>	104	103	103	96	100	104	100	100	102	98	103	97	101	100
<i>Cryptomys pretoriae</i>	112	103	101	102	105	104	92	107	100	99	107	107	104	106
<i>Fukomys ansellii</i>	102	100	101	102	107	100	110	103	107	103	113	108	103	104
<i>Fukomys damarensis</i>	103	101	103	102	103	104	101	105	102	105	106	107	106	97
<i>Fukomys darlingi</i>	104	100	102	103	108	104	96	113	100	100	110	110	102	101
<i>Fukomys mechowii</i>	85	103	103	106	103	103	109	104	101	101	99	97	101	100
<i>Georchus capensis</i>	105	99	100	102	108	105	107	106	104	105	106	104	103	100
<i>Heliophobius argenteocinerus</i>	98	101	101	103	103	100	103	100	103	100	92	94	97	96
<i>Heterocephalus glaber</i>	85	96	92	91	73	81	96	69	85	93	60	79	83	97

* (tj spočtené z lineární regrese logaritmičky transformovaného objemu struktury a logaritmičky transformované tělesné hmotnosti)

Tabulka 7. Velikostní indexy vztážené k hmotnosti mozku*

Druh	OB	PaleoCx	NeoCx	STR	SEP	Hip	AMY	SchCx	Thal	Hypoth	Tect	Tegm	Cer	Mo
<i>Bathergus sulius</i>	103	101	99	98	97	96	98	93	99	101	96	100	99	103
<i>Cryptomys hottentotus</i>	101	99	99	99	99	105	95	102	102	101	112	101	105	98
<i>Cryptomys natalensis</i>	103	101	101	95	97	102	98	98	100	97	101	95	100	99
<i>Cryptomys pretoriae</i>	110	101	99	99	100	101	88	104	96	96	102	103	101	104
<i>Fukomys anselli</i>	101	97	99	99	102	97	106	100	104	100	109	105	100	102
<i>Fukomys damarensis</i>	101	99	100	99	98	101	97	102	99	102	102	104	103	95
<i>Fukomys darlingtoni</i>	103	98	100	101	104	102	93	111	98	99	108	108	100	100
<i>Fukomys mechowii</i>	84	101	101	104	99	100	106	101	99	100	95	94	99	99
<i>Georchus capensis</i>	103	98	98	101	104	103	105	103	101	103	103	101	101	99
<i>Heliohobius argenteocinctus</i>	99	102	102	104	104	101	105	101	104	100	93	95	98	97
<i>Heterocephalus glaber</i>	93	103	100	102	95	91	109	84	97	103	76	92	94	104

* (i): spočtené z lineární regrese logaritmičky transformovaného objemu struktury a logaritmičky transformované hmotnosti mozku)

Tabulka 8. Velikostní indexy vztážené k objemu prodloužené míchy*

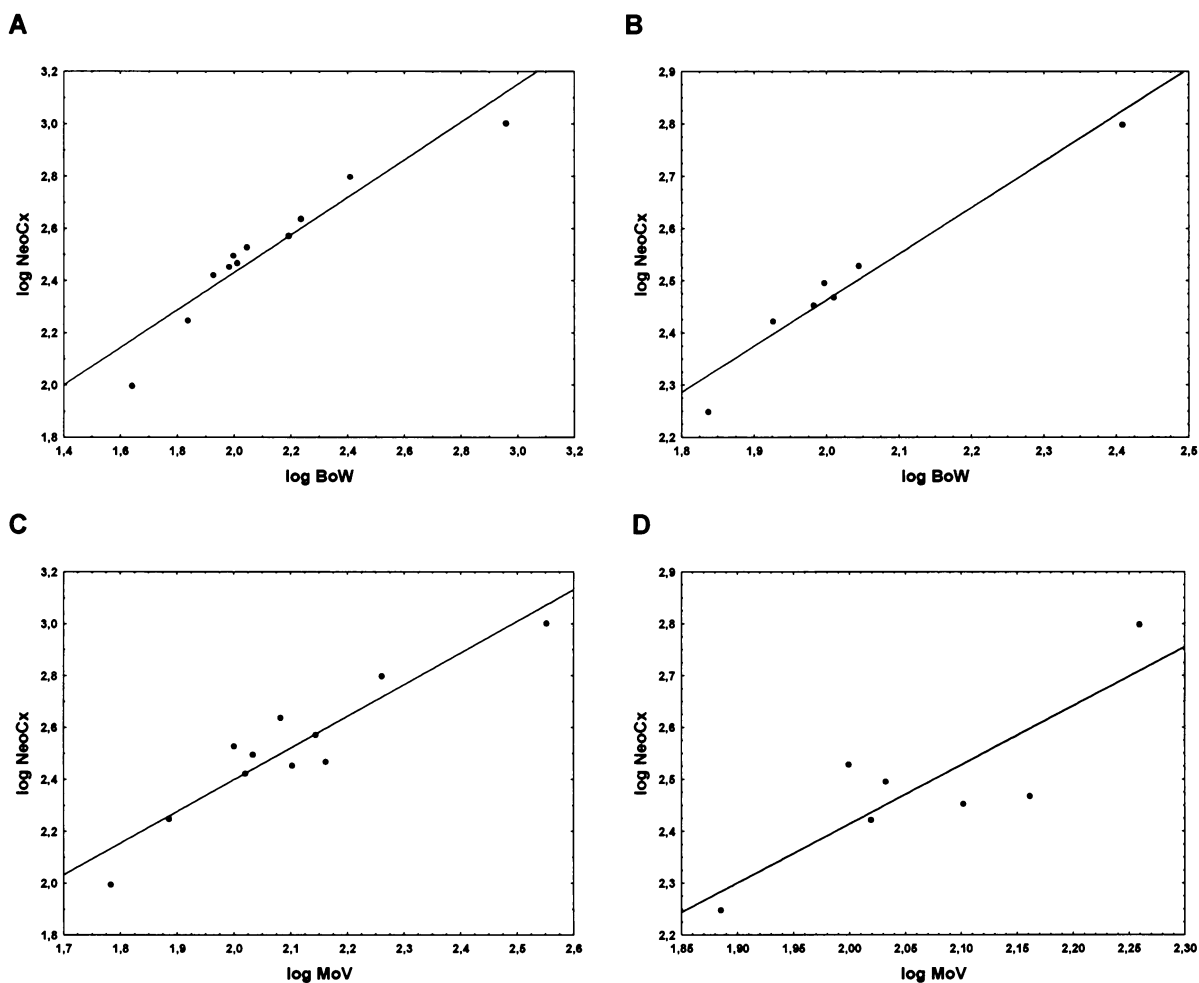
Druh	OB	PaleoCx	NeoCx	STR	SEP	Hip	AMY	SchCx	Thal	Hypoth	Tect	Tegm	Cer
<i>Bathergus sulius</i>	101	99	98	96	94	95	96	91	97	100	94	97	97
<i>Cryptomys hottentotus</i>	103	100	100	100	101	105	96	103	104	102	114	103	107
<i>Cryptomys natalensis</i>	104	102	102	96	100	103	100	100	102	98	103	97	101
<i>Cryptomys pretoriae</i>	106	98	95	95	92	98	84	98	91	92	95	98	96
<i>Fukomys anselli</i>	99	96	97	97	98	95	103	97	101	98	105	102	98
<i>Fukomys damarensis</i>	105	103	105	105	109	107	104	110	106	108	112	112	109
<i>Fukomys darlingtoni</i>	103	98	100	101	104	102	93	110	98	99	107	108	100
<i>Fukomys mechowii</i>	85	103	103	106	103	103	110	104	102	102	99	97	101
<i>Georchus capensis</i>	104	100	100	102	107	105	107	106	103	104	105	103	103
<i>Heliohobius argenteocinctus</i>	102	104	106	107	112	105	110	106	109	104	99	100	102
<i>Heterocephalus glaber</i>	88	98	94	93	77	83	98	73	87	95	63	83	86

* (i): spočtené z lineární regrese logaritmičky transformovaného objemu struktury a logaritmičky transformovaného objemu prodloužené míchy)

3.2.1 Neokortex

Objem neokortexu koreluje s hmotností těla (Obr. 4A, B; Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 90,0 % variability objemu neokortexu ($r_s = 0,949$). Pokud jsou analyzována jen data pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 94,9% variability objemu neokortexu ($r_s = 0,974$). Rovněž tak koreluje objem neokortexu s objemem prodloužené míchy (Obr. 4C,D; Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 86,8% variability objemu neokortexu ($r_s = 0,932$). V analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 70,9% variability objemu neokortexu ($r_s = 0,8419$). V kontextu hypotézy sociálního mozku jistě není bez zajímavosti poznamenat, že vůči tělesné hmotnosti má relativně nejmenší neokortex *Heterocephalus glaber*, žijící v nejpočetnějších skupinách (VI = 92). Relativně velký neokortex mají sociální druh *Cryptomys natalensis* a eusociální druhy *Fukomys mechowii* a *Fukomys damarensis*. Rovněž vůči objemu prodloužené míchy má *H. glaber* nejmenší neokortex (VI = 94), naopak největší soliterní *Heliophobius argenteocinereus* (VI = 106).

Velikost neokortexu není korelována s maximální velikostí kolonie v níž studované druhy žijí (Obr. 5, Tabulky 9 a 10).



Obr. 4. (A,B) Logaritmus objemu neokortexu vyneseny proti logaritmu hmotnosti tēla, průměrné hodnoty. (A) data pro všechny studované druhy (n = 11). Závislost vyjadřuje rovnice regresní přímky:

$$\log \text{NeoCxV} = 0,9944 + 0,719 \log \text{BoW}$$

(B) Data pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* (n = 6). Závislost vyjadřuje rovnice regresní přímky:

$$\log \text{NeoCxV} = 0,6929 + 0,8855 \log \text{BoW}$$

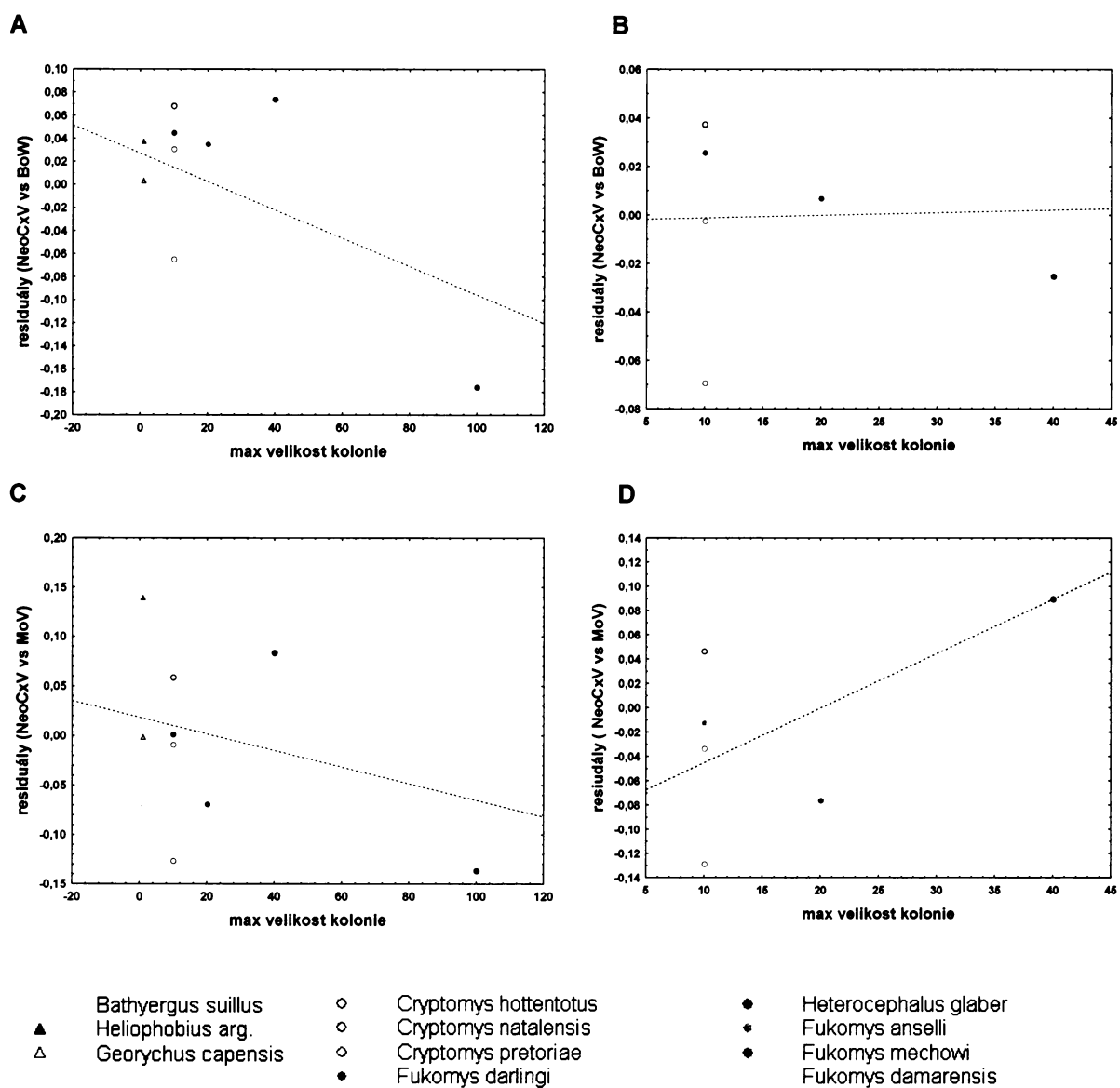
(C,D) Logaritmus objemu neokortexu vyneseny proti logaritmu objemu prodloužené míchy, průměrné hodnoty. (C) data pro všechny studované druhy (n = 11). Závislost vyjadřuje rovnice regresní přímky:

$$\log \text{NeoCxV} = -0,0433 + 1,2216 \log \text{MoV}$$

(D) Data pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* (n = 6). Závislost vyjadřuje rovnice regresní přímky:

$$\log \text{NeoCxV} = 0,1401 + 1,375 \log \text{MoV}$$

Zkratky: BoW, hmotnost tēla; MoV, objem prodloužené míchy; NeoCx, objem neokortexu



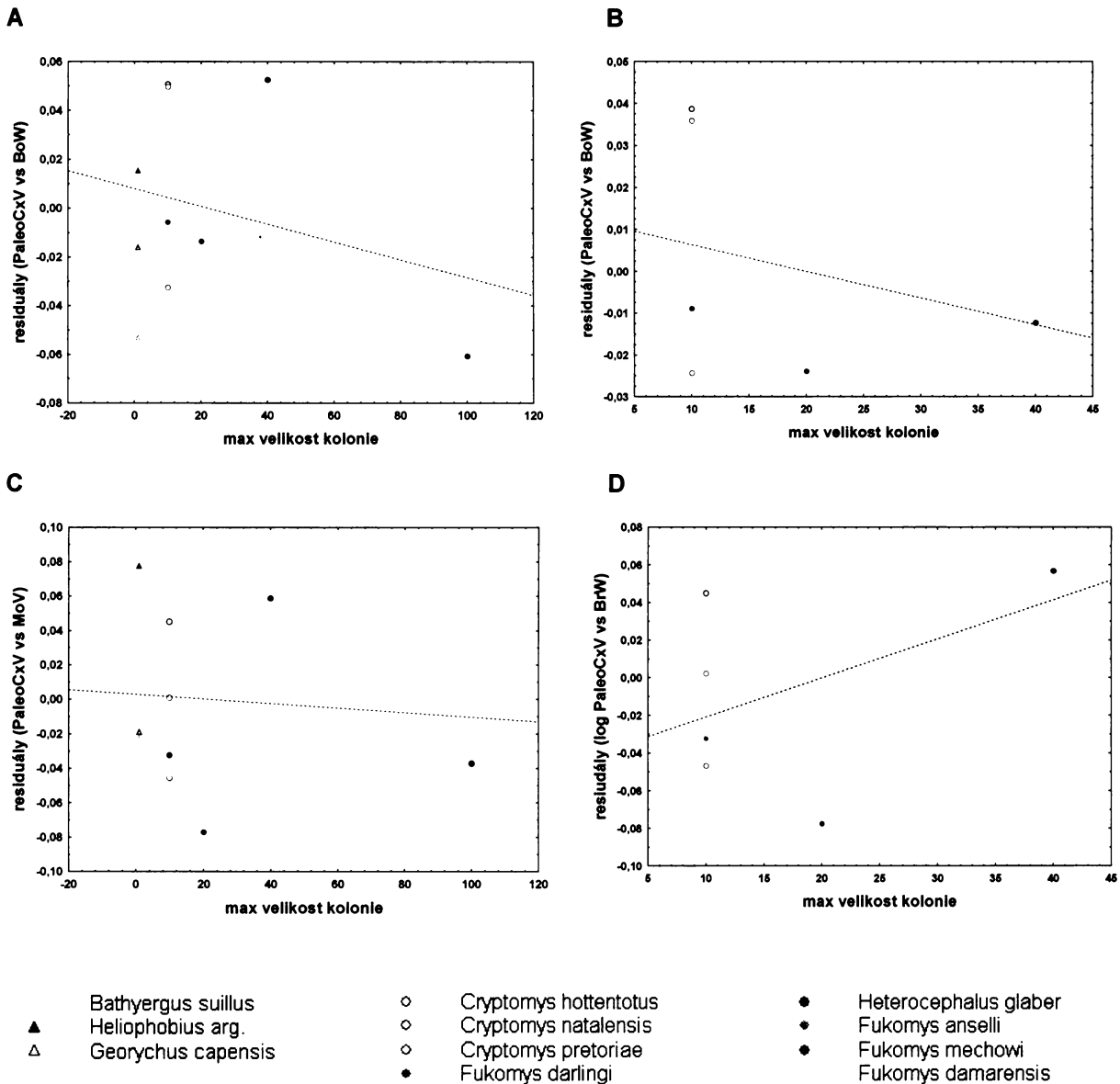
Obr. 5. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem neokortexu vs log hmotnost těla vynesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log objem neokortexu vs log objem prodloužené míchy vynesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; NeoCx, objem neokortexu

3.2.2 Paleokortex

Objem paleokortexu koreluje s hmotností těla (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 93,4 % variability objemu paleokortexu ($r_s = 0,9665$). Pokud jsou analyzována jen data pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 93,7% variability objemu paleokortexu ($r_s = 0,9680$). Rovněž tak koreluje objem paleokortexu s objemem prodloužené míchy (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 89,7% variability objemu neokortexu ($r_s = 0,9469$). V analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 74,20% variability objemu neokortexu ($r_s = 0,8614$). Vůči tělesné hmotnosti má relativně největší paleokortex soliterní *Heliophobius argenteocinereus* (VI = 104), což je v rozporu s hypotézou sociálního mozku.

Velikost paleokortexu není korelována s maximální velikostí kolonie v níž studované druhy žijí (Obr. 6; Tabulky 9 a 10).



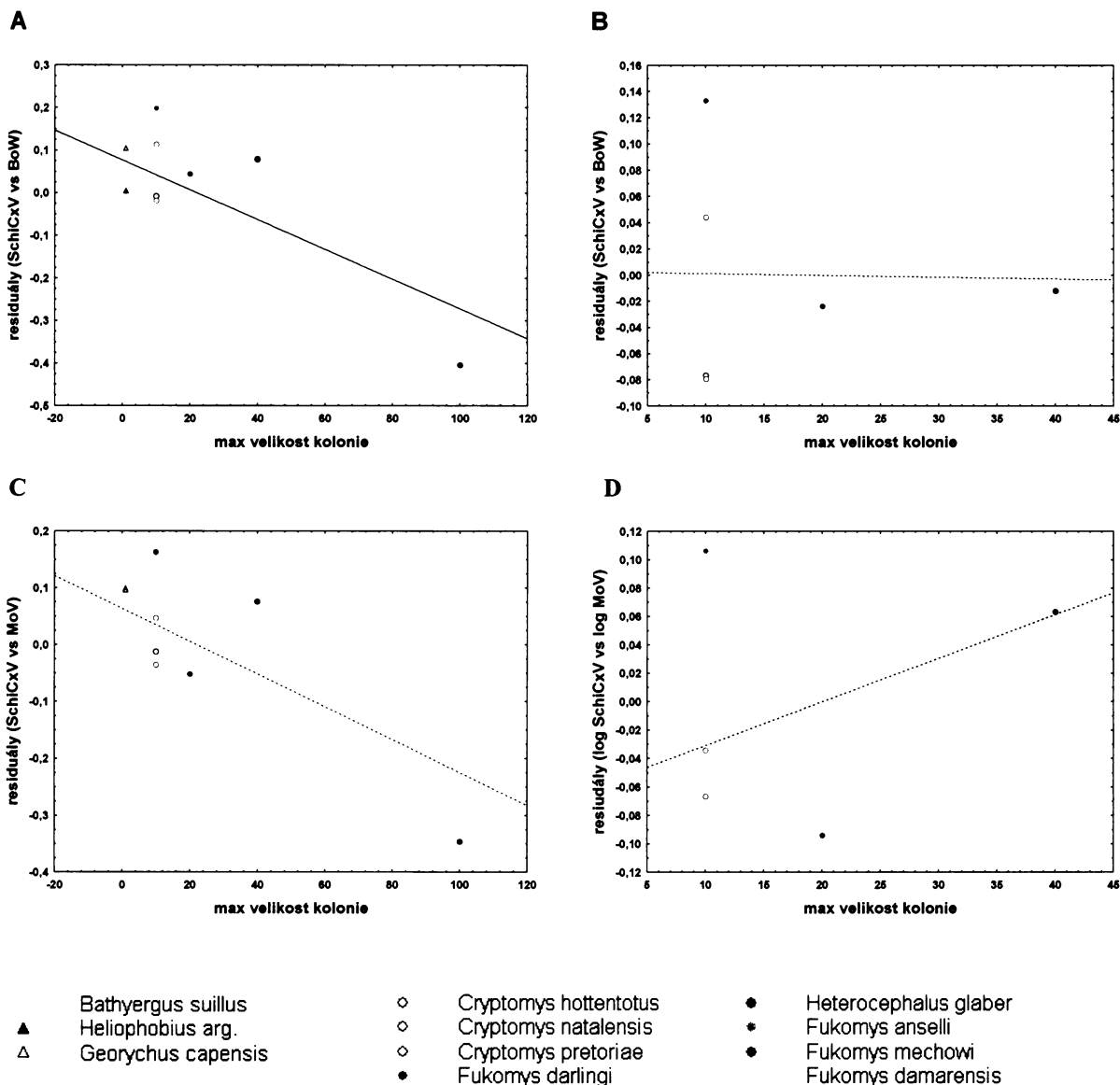
Obr. 6. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem paleokortexu vs log hmotnost těla vnesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log objem paleokortexu vs log objem prodloužené míchy vnesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; PaleoCx, objem paleokortexu

3.2.3 Scizokortex

Objem schizokortexu koreluje s hmotností těla (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 65,2% variability objemu schizokortexu ($r_s = 0,8074$). Pokud jsou analyzována data jen pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 75,4% variability objemu schizokortexu ($r_s = 0,866$). Rovněž tak koreluje objem schizokortexu s objemem prodloužené míchy (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 70,9% variability objemu schizokortexu ($r_s = 0,842$). V analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 68,0% variability objemu schizokortexu ($r_s = 0,825$). Eusociální *Fukomys damarensis* a sociální *Fukomys darlingi* mají relativně největší schizokortex vůči tělesné hmotnosti má (VI = 110). Naopak eusociální *Heterocephalus glaber* má vůči tělesné hmotnosti relativně nejmenší schizokortex (VI = 69). Soliterní *Bathyergus suillus* má také relativně malý schizokortex.

Relativní velikost schizokortexu negativně koreluje s maximální velikostí kolonie ($p = 0,046$), pokud jsou použity residuály spočtené z lineární regrese logaritmu objemu schizokortexu vůči logaritmu hmotnosti těla pro všechny studované druhy (Obr. 7A). Velikostí kolonie lze vysvětlit 37,37% variability objemu schizokortexu ($r_s = - 0,611$). Pokud se z analýzy vyřadí druh *H. glaber*, korelace se vytrácí. V ostatních analýzách nebyla zjištěna žádná korelace (Obr. 7; Tabulky 9 a 10).



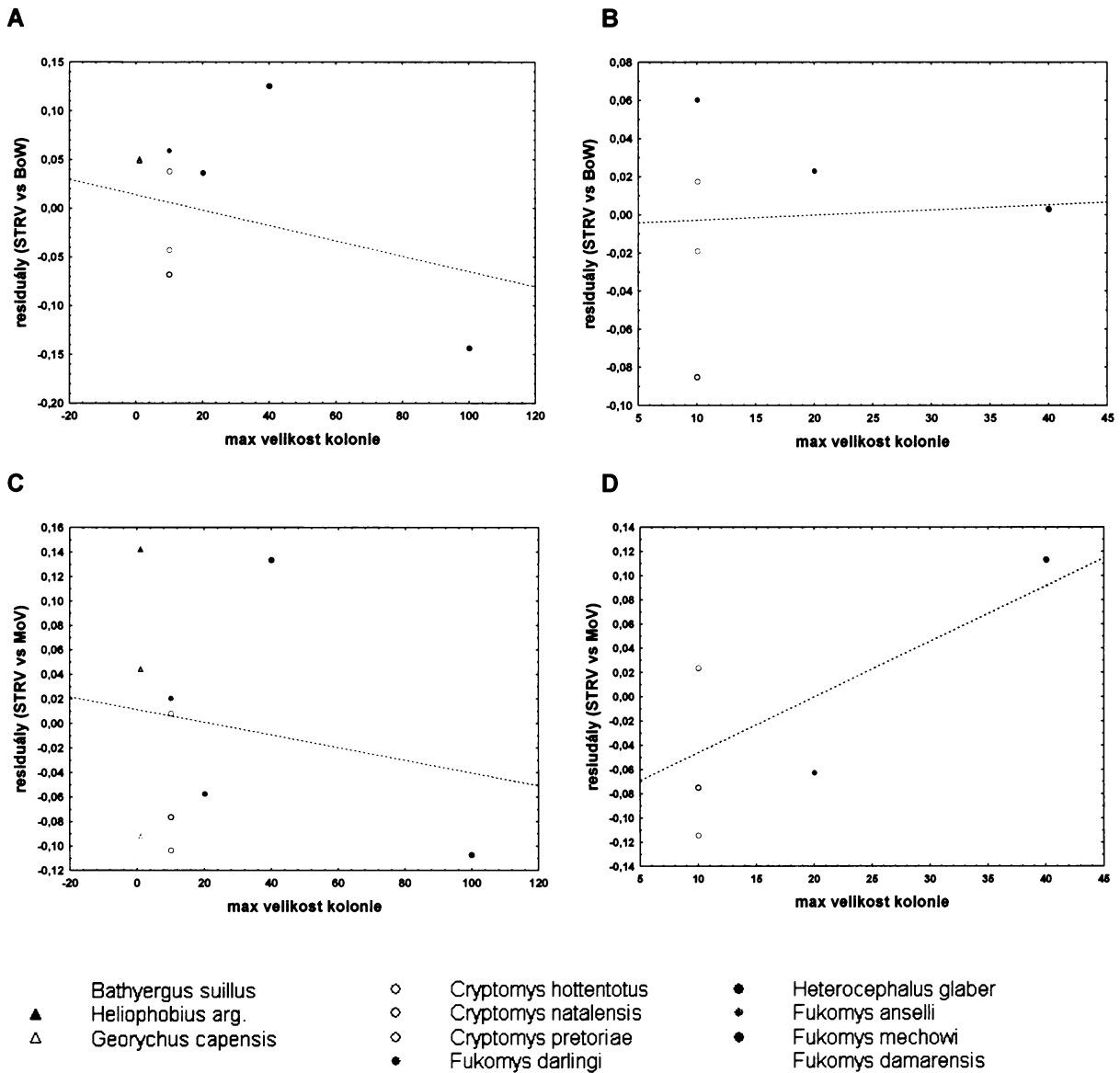
Obr. 7. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem schizokortexu vs log hmotnost těla vynesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log objem schizokortexu vs log objem prodloužené míchy vynesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; SchiCx, objem schizokortexu

3.2.4 Striatum

Objem striata koreluje s hmotností těla (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 87,34% variability objemu striata ($r_s = 0,9346$), pokud je analýza omezena na rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 92,93% variability objemu striata ($r_s = 0,9640$). Rovněž tak koreluje objem striata s objemem prodloužené míchy (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 84,72% pozorované variability ($r_s = 0,9204$), v analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 73,74% pozorované variability ($r_s = 0,8587$).

Velikost striata není korelována s maximální velikostí kolonie (Obr. 8, Tabulky 9 a 10).

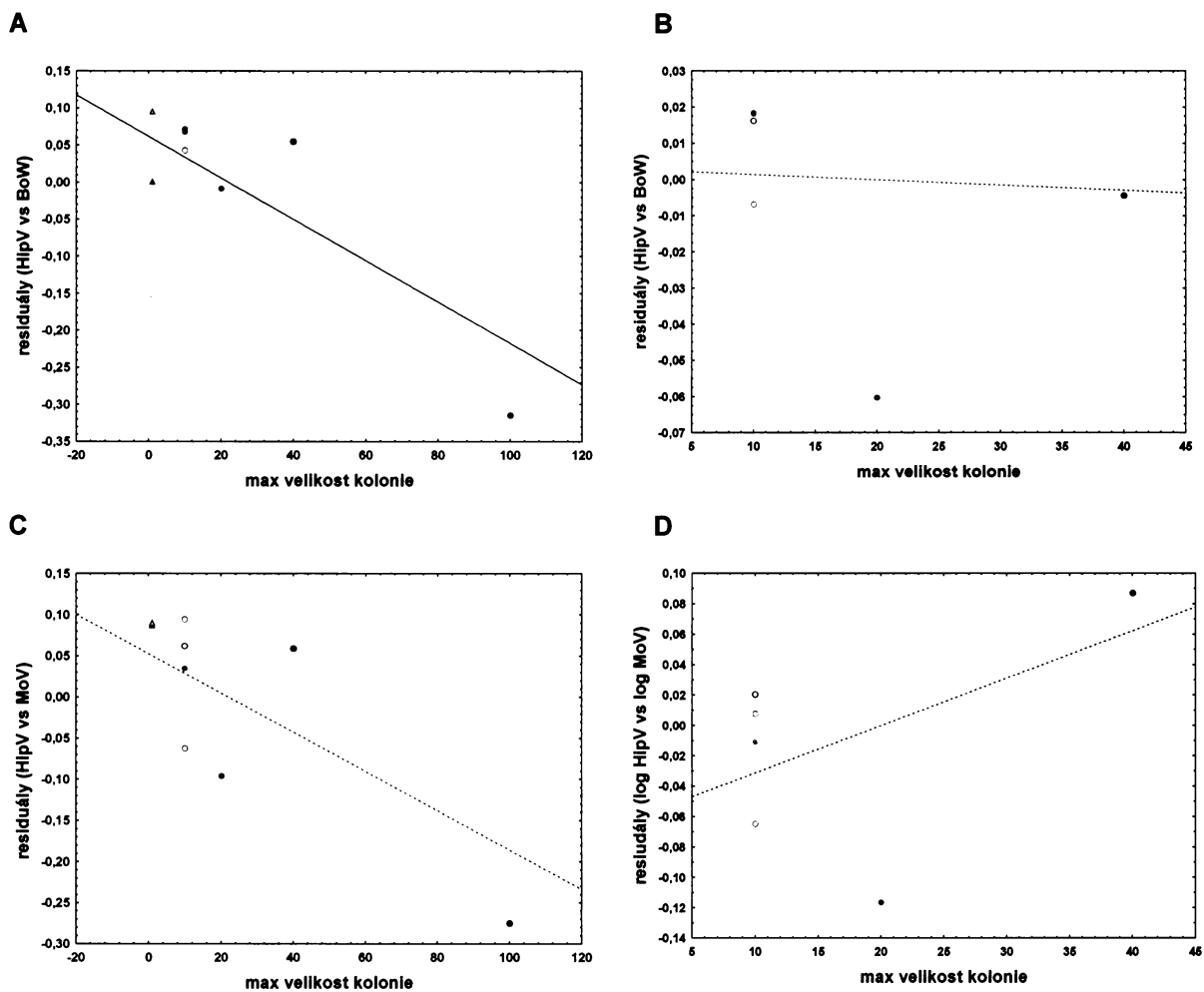


Obr. 8. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem striatum vs log hmotnost těla vynesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log objem striatum vs log objem prodloužené míchy vynesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; STRV, objem striatum

3.2.5 Hippokampus

Objem hippokampu koreluje s hmotností těla (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 73,8% variability objemu hippokampu ($r_s = 0,859$), pokud je analýza omezena na rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 93,8% variability objemu hippokampu ($r_s = 0,969$). Rovněž tak koreluje objem hippokampu s objemem prodloužené míchy (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 74,3% pozorované variability ($r_s = 0,862$), v analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 79,6% pozorované variability ($r_s = 0,778$). Vůči tělesné hmotnosti má relativně nejmenší hippokampus eusociální *Heterocephalus glaber* (VI = 91).

Relativní velikost hippokampu negativně koreluje s maximální velikostí kolonie ($p = 0,028$), pokud jsou použity residuály spočtené z lineární regrese logaritmu objemu hippokampu vůči logaritmu tělesné hmotnosti pro všechny studované druhy (Obr. 9A). Velikostí kolonie lze vysvětlit 43,18% variability objemu hippokampu ($r_s = - 0,657$). Jiné signifikantní korelace zjištěny nebyly (viz. Obr. 9; Tabulky 9 a 10).



- | | | | | | |
|---|--------------------|---|-----------------------|---|-----------------------|
| ▲ | Bathyergus suillus | ◇ | Cryptomys hottentotus | ● | Heterocephalus glaber |
| △ | Heliophobius arg. | ◇ | Cryptomys natalensis | ● | Fukomys anelli |
| △ | Georchus capensis | ◇ | Cryptomys pretoriae | ● | Fukomys mechowi |
| | | ● | Fukomys darlingi | ● | Fukomys damarensis |

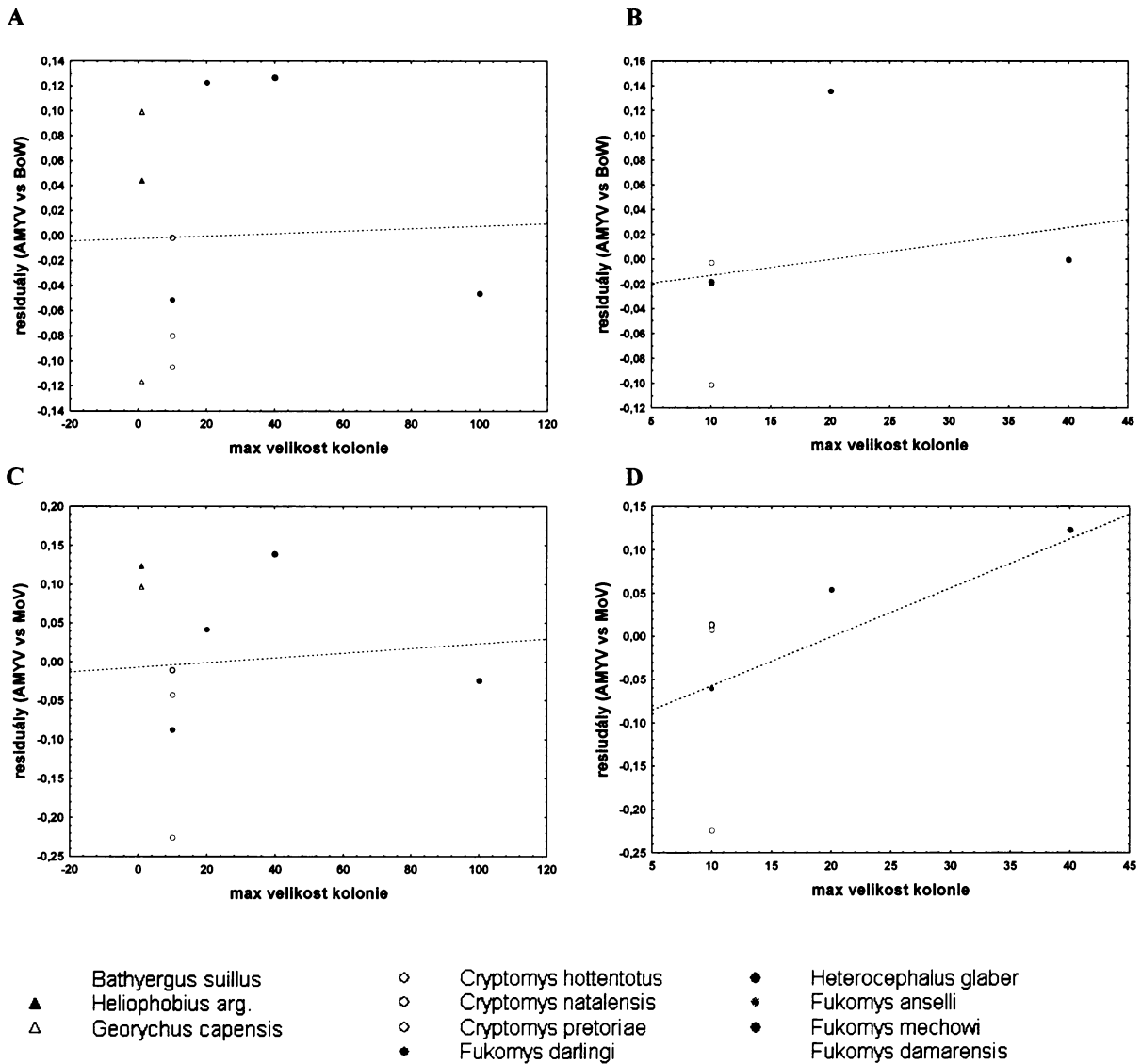
Obr. 9. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem hipokampus vs log hmotnost těla vnesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log objem hipokampus vs log objem prodloužené míchy vnesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; HipV, objem hippocampu

3.2.6 Amygdala

Objem amygdaly koreluje s hmotností těla (Tabulky 9 a 10). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 82,7% variability objemu amygdaly ($r_s = 0,909$), pokud je analýza omezena na rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 84,1% variability objemu amygdaly ($r_s = 0,917$). Rovněž tak koreluje objem amygdaly s objemem prodloužené míchy (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 75,0% pozorované variability ($r_s = 0,866$), V analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 57,25% pozorované variability ($r_s = 0,757$). Relativně nejmenší amygdalu vůči tělesné hmotnosti i vůči prodloužené míše má sociální *Cryptomys pretoriae* (VI = 92,84). U druhu *Heterocephalus glaber* nedochází k redukci amygdaly. Relativní velikost amygdaly (vztaženo k hmotnosti celého mozku) je u druhu *H. glaber* dokonce největší v rámci celé čeledi.

Velikost amygdaly není korelována s maximální velikostí kolonie (Obr. 10; Tabulky 9 a 10).



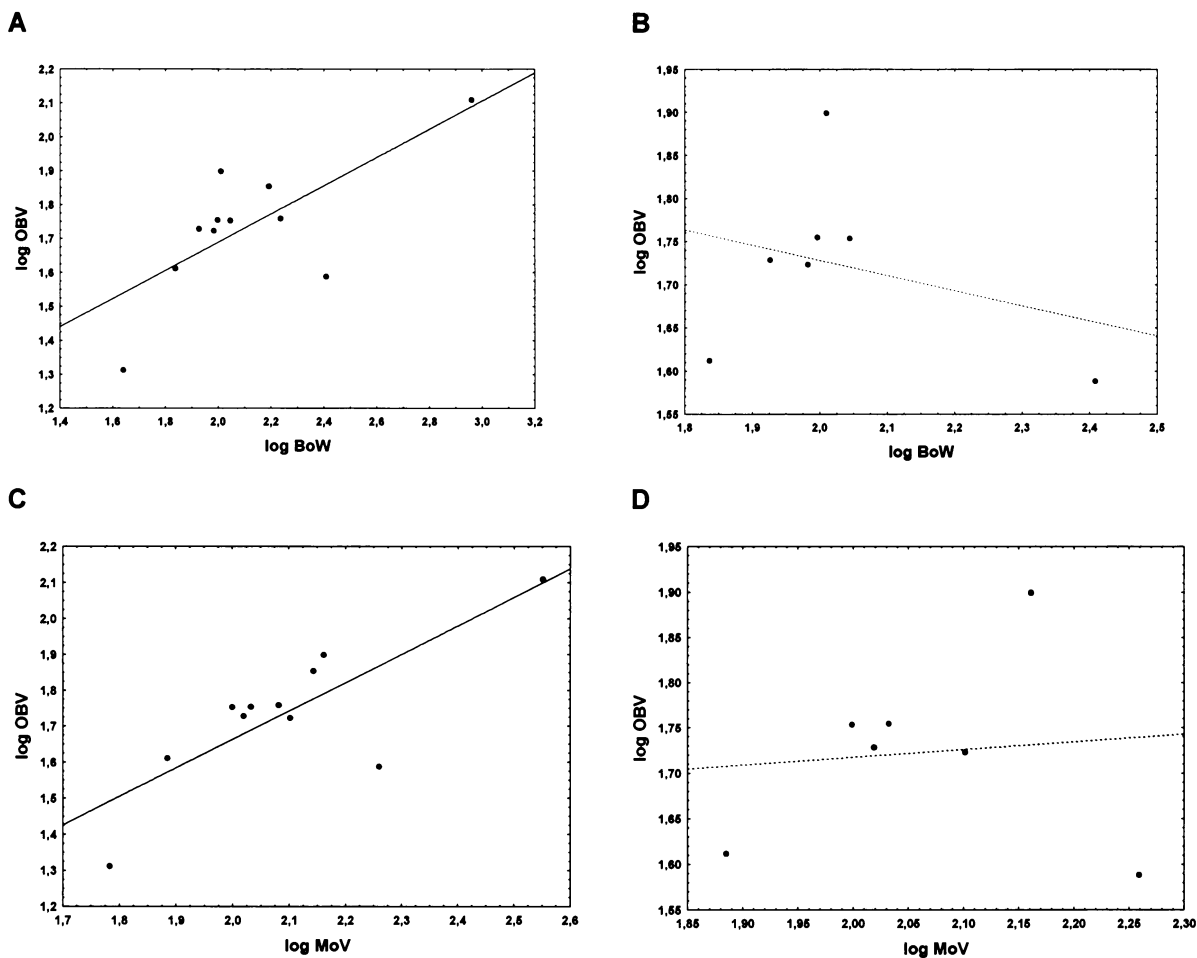
Obr. 10. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem amygdaly vs log hmotnost těla vynesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log objem amygdaly vs log objem prodloužené míchy vynesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; AMYV, objem amygdaly

3.2.7 Čichový lalok

Objem čichového laloku koreluje s hmotností těla, pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy (Tabulky 4 a 5). Vztah však není příliš těsný. Hmotností těla vysvětlit pouze 52,5% variability objemu čichového laloku ($r_s = 0,725$). Rovněž tak koreluje objem čichového laloku s objemem prodloužené míchy v analýze pro všechny studované druhy (Tabulky 4 a 5). Ani tentokrát není vztah příliš těsný. Objemem prodloužené míchy lze vysvětlit 63,26% variability objemu čichového laloku ($r_s = 0,795$). Pokud je analýza omezena na rody *Fukomys* a *Cryptomys*, objem čichového laloku nekoreluje s hmotností těla ($p = 0,5028$) ani s objemem prodloužené míchy ($p = 0,8294$). Relativně nejmenší čichový lalok mají eusociální *Cryptomys mechowii* (VI = 85) a *Heterocephalus glaber* (VI = 85,88).

Relativní velikost čichového laloku negativně koreluje s maximální velikostí kolonie ($p = 0,021$), pokud jsou použity residuály spočtené z lineární regrese logaritmu objemu čichového laloku vůči logaritmu tělesné hmotnosti pro všechny studované druhy (Obr. 12A). Velikostí kolonie lze vysvětlit 46,22% variability objemu čichového laloku ($r_s = - 0,680$). Pokud se z analýzy vyřadí druh *H. glaber*, korelace se vytrácí. Obdobně byla zjištěna negativní korelace ($p = 0,031$) v analýze počítané z lineární regrese logaritmu objemu čichového laloku vůči logaritmu objemu prodloužené míchy (Obr. 12B). Velikostí kolonie lze vysvětlit 41,92% variability objemu čichového laloku ($r_s = - 0,647$).



Obr. 11. (A,B) Logaritmus objemu čichového laloku vyneseny proti logaritmu hmotnosti těla, průměrné hodnoty. (A) data pro všechny studované druhy ($n = 11$). Závislost vyjadřuje rovnice regresní přímky:

$$\log OBV = 0,8567 + 0,4167 \log BoW$$

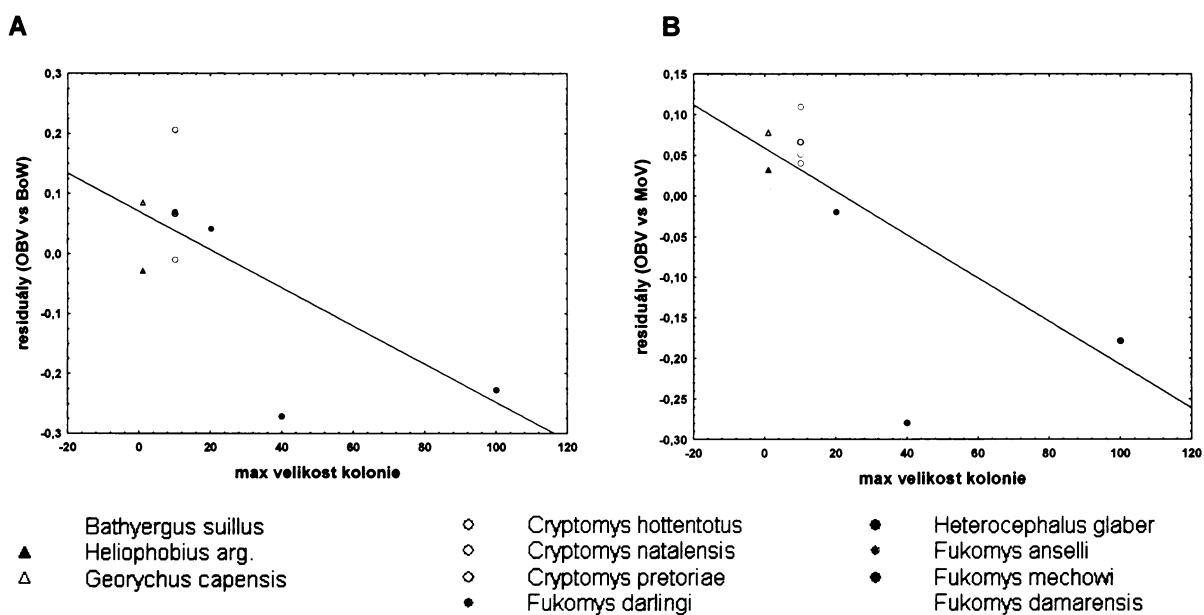
(B) Data pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* ($n = 7$). Závislost vyjadřuje rovnice regresní přímky:

$$\log OBV = 0,0808 + 0,7914 \log BoW$$

(C,D) Logaritmus objemu čichového laloku vyneseny proti logaritmu objemu prodloužené míchy, průměrné hodnoty. (C) data pro všechny studované druhy ($n = 11$).

(D) Data pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* ($n = 7$).

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; OBV, objem čichového laloku

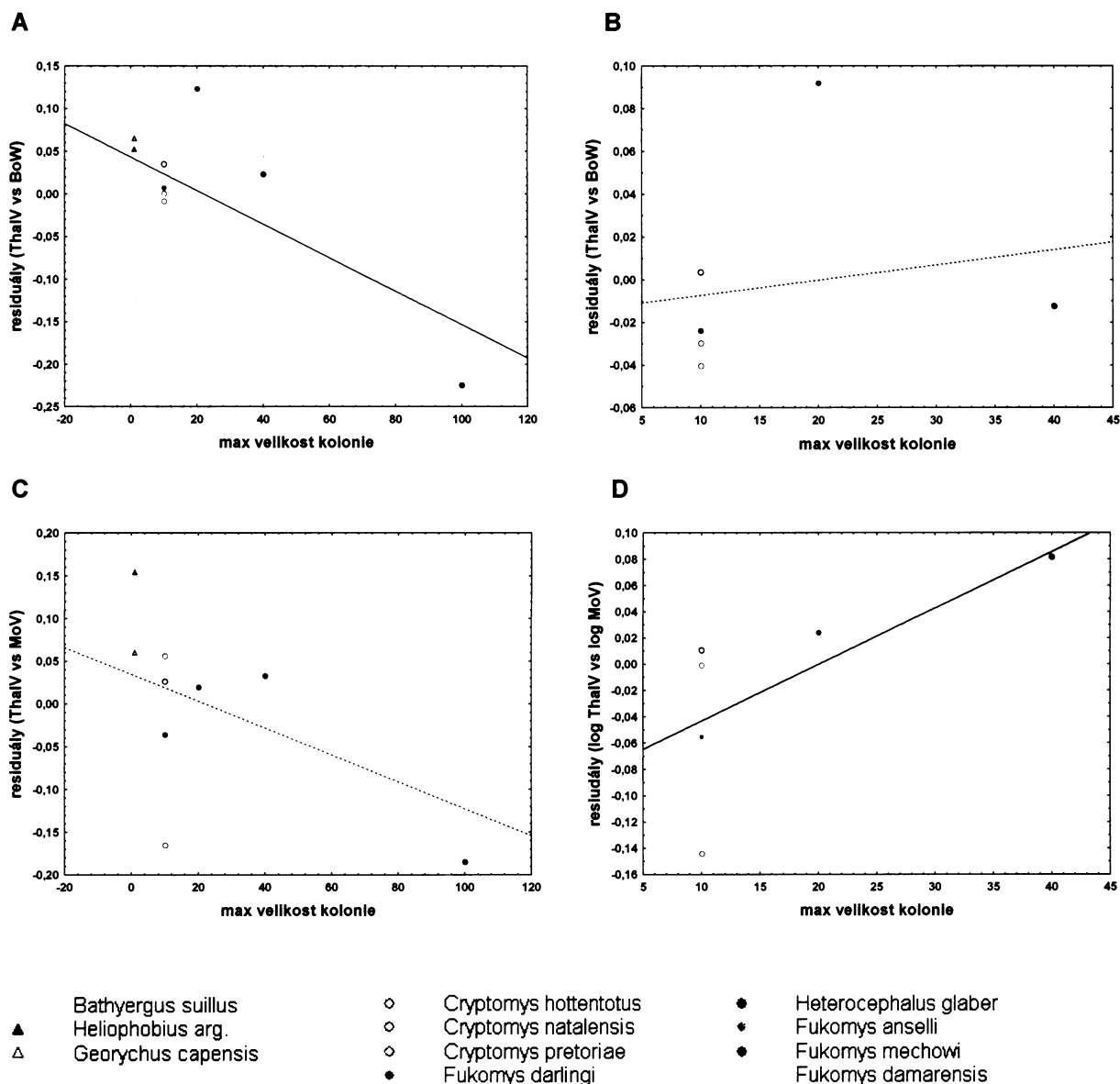


Obr. 12. (A) Residuály spočtené z lineární regrese log objem čichového laloku vs log hmotnost těla vynesené proti maximální velikosti kolonie, všechny studované druhy, (B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem čichového laloku vs log objem prodloužené míchy vynesené proti maximální velikosti kolonie, všechny studované druhy.

3.2.8 Thalamus

Objem thalamu koreluje s hmotností těla (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 87,3% variability objemu thalamu ($r_s = 0,934$), pokud je analýza omezena na rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 89,7% variability objemu thalamu ($r_s = 0,947$). Rovněž tak koreluje objem thalamu s objemem prodloužené míchy (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 84,2% pozorované variability ($r_s = 0,918$), v analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 67,1% pozorované variability ($r_s = 0,819$). Vůči prodloužené míše má relativně největší thalamus eusociální *Fukomys anelli* (VI = 107).

Relativní velikost thalamu negativně koreluje s maximální velikostí kolonie ($p = 0,048$), pokud jsou použity residuály spočtené z lineární regrese logaritmu objemu thalamu vůči tělesné hmotnosti pro všechny studované druhy (Obr. 13A). Velikostí kolonie lze vysvětlit 36,82% variability objemu thalamu ($r_s = - 0,607$). Pokud se z analýzy vyřadí druh *H. glaber*, korelace se vytrácí. Dále byla zjištěna pozitivní korelace ($p = 0,045$) v analýze počítané z lineární regrese logaritmu objemu thalamu vůči logaritmu objemu prodloužené míchy pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* (Obr. 13D). Velikostí kolonie lze tentokrát vysvětlit 58,71% pozorované variability ($r_s = 0,766$). Jiné korelace nebyly nalezeny (13B, C; Tabulky 9 a 10).



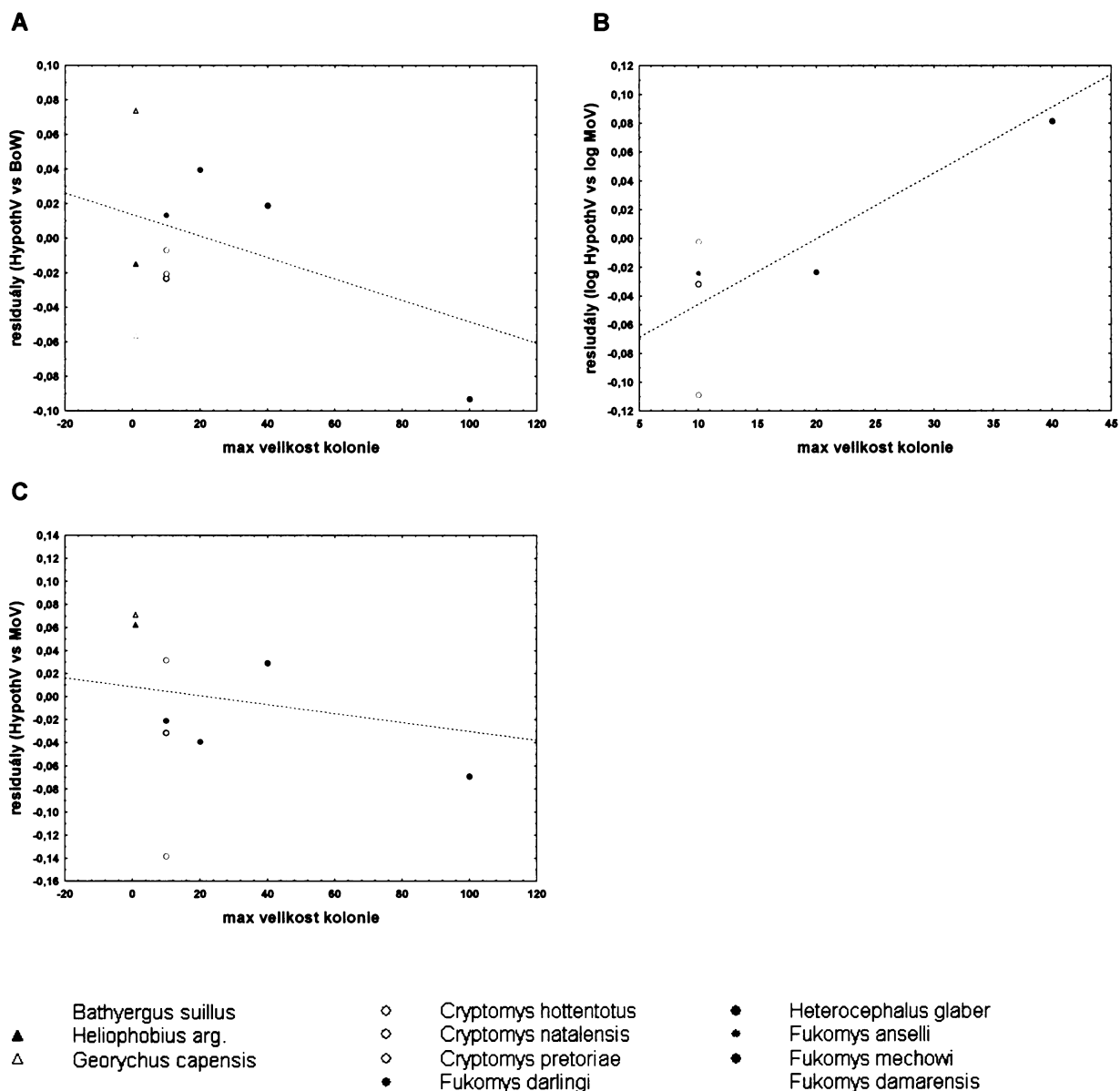
Obr. 13. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem thalamus vs log hmotnost těla vnesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log thalamus vs log objem prodloužené míchy vnesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; ThaIV, objem thalamu

3.2.9 Hypothalamus

Objem hypothalamu koreluje s hmotností těla (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 93,3% variability objemu hypothalamu ($r_s = 0,966$). Pokud je analýza omezena na rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 91,0% variability objemu hypothalamu ($r_s = 0,954$). Rovněž tak koreluje objem thalamu s objemem prodloužené míchy, pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy (Tabulky 4 a 5). Objemem prodloužené míchy lze vysvětlit 86,5% pozorované variability ($r_s = 0,930$). V analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* nekoreluje objem hypothalamu s objemem prodloužené míchy ($p = 0,055$). Vůči prodloužené míše má relativně největší hypothalamus eusociální *Fukomys damarensisi* (VI = 107) a nejmenší *Cryptomys pretoriae* (VI = 92).

Velikost hypotalhamu není korelována s maximální velikostí (Obr. 14, Tabulky 9 a 10).

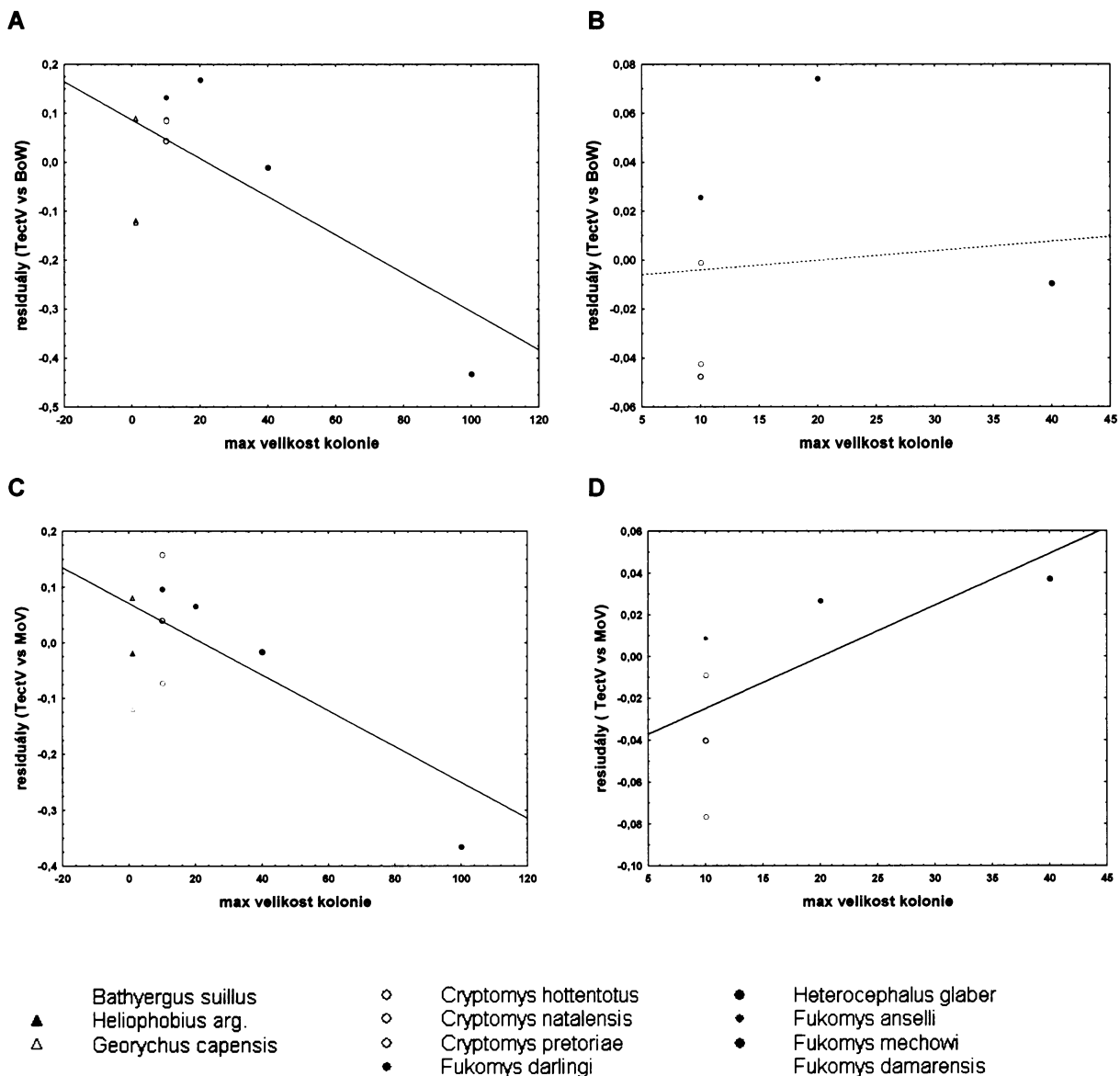


Obr. 14. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem hypothalamus vs log hmotnost těla vynesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C) Residuály spočtené z lineární regrese log objem hypothalamus vs log objem prodloužené míchy vynesené proti maximální velikosti kolonie, všechny studované druhy. Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; HypothV, objem hypothalamu

3.2.10 Tektum středního mozku

Objem tekta středního mozku koreluje s hmotností těla (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 66,8% variability objemu tekta středního mozku ($r_s = 0,817$), pokud je analýza omezena na rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 81,2% variability objemu tekta středního mozku ($r_s = 0,901$). Rovněž tak koreluje objem tekta středního mozku s objemem prodloužené míchy (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 74,2% pozorované variability ($r_s = 0,865$), v analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 77,3% pozorované variability ($r_s = 0,879$). Eusociální *Heterocephalus glaber* má relativně nejmenší tektum středního mozku vůči tělesné velikosti i objemu prodloužené míchy (VI = 60,63). Relativně velké tektum mají eusociální *Fukomys anelli* (VI = 113), *Fukomys damarensis* (VI = 112) a sociální *Fukomys darlingi* (VI = 110).

Relativní velikost tekta středního mozku negativně koreluje s maximální velikostí kolonie ($p = 0,024$), pokud jsou použity residuály spočtené z lineární regrese logaritmu objemu tekta vůči logaritmu tělesné hmotnosti pro všechny studované druhy (Obr. 15A). Velikostí kolonie lze vysvětlit 40,0% variability objemu tekta středního mozku ($r_s = -0,671$). Rovněž tak byla zjištěna negativní korelace ($p = 0,066$) v analýze počítané lineární regrese logaritmu objemu tekta středního mozku a logaritmu objemu prodloužené míchy (Obr. 15B). Velikostí kolonie lze vysvětlit 39,87% pozorované variability ($r_s = -0,632$). Naopak pozitivní korelace ($p = 0,045$) byla zjištěna naopak zjištěna v analýze spočtené z lineární regrese logaritmu objemu tekta středního mozku vůči prodloužené míše pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* (Obr. 15D). Velikostí kolonie lze tentokrát vysvětlit 58,64% pozorované variability ($r_s = 0,766$). Ve zbývajících analýzách nebyla zjištěna žádná korelace (viz. Obr. 15C; Tabulky 9 a 10).



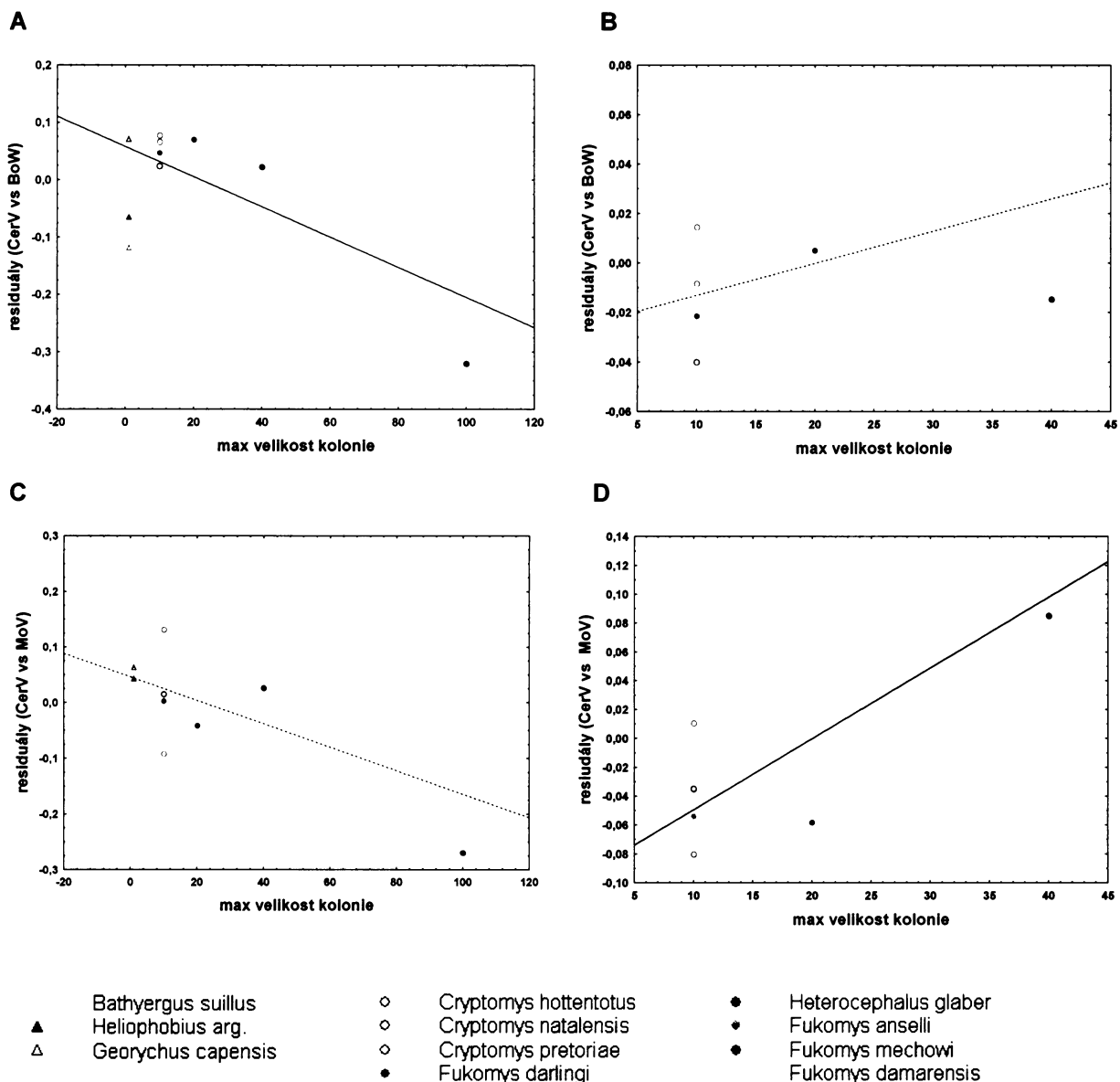
Obr. 15. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem tekta středního mozku vs log hmotnost těla vynesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log objem tekta středního mozku vs log objem prodloužené míchy vynesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; TectV, objem tekta

3.2.11 Mozeček

Objem mozečku koreluje s hmotností těla (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze hmotností těla vysvětlit 81,4% variability mozečku ($r_s = 0,902$), pokud je analýza omezena jen na rody *Fukomys* a *Cryptomys*, lze hmotností těla vysvětlit 93,3% variability objemu mozečku ($r_s = 0,966$). Rovněž tak koreluje objem mozečku s objemem prodloužené míchy (Tabulky 4 a 5). Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, lze objemem prodloužené míchy vysvětlit 82,3% pozorované variability ($r_s = 0,907$), v analýze pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* pak 62,3% pozorované variability ($r_s = 0,789$). Eusociální *Heterocephalus glaber* má relativně nejmenší cerebellum vůči tělesné velikosti (VI = 83) i objemu prodloužené míchy (VI = 86). Relativně největší tektum středního mozku má eusociální *Fukomys damarensis* (VI = 109).

Relativní velikost mozečku negativně koreluje s maximální velikostí kolonie ($p = 0,048$), pokud jsou použity residuály spočtené z lineární regrese logaritmu mozečku vůči tělesné hmotnosti pro všechny studované druhy (Obr. 16A). Velikostí kolonie lze vysvětlit 36,82% variability objemu mozečku ($r_s = - 0,607$). Pokud se z analýzy vyřadí druh *H. glaber*, korelace se vytrácí. Dále byla zjištěna pozitivní korelace ($p = 0,045$) v analýze počítané lineární regresi logaritmu objemu mozečku vůči logaritmu objemu prodloužené míchy pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* (Obr. 16D). Velikostí kolonie lze tentokrát vysvětlit 58,71% variability objemu mozečku ($r_s = 0,766$). Ve zbývajících analýzách nebyla zjištěna žádná korelace (viz. Obr. 16B, C; Tabulky 9 a 10).



Obr. 16. (A,B) Residuály spočtené z lineární regrese log objem mozečku vs log hmotnost těla vynesené proti maximální velikosti kolonie. (A) Všechny studované druhy, (B) rody *Fukomys* a *Cryptomys*. (C,D) Residuály spočtené z lineární regrese log objem mozečku vs log objem prodloužené míchy vynesené proti maximální velikosti kolonie. (C) Všechny studované druhy, (D) rody *Fukomys* a *Cryptomys*.

Zkratky: BoW, hmotnost těla; MoV, objem prodloužené míchy; TectV, objem mozečku

3.3 Nezávislé fylogenetické kontrasty

Vztah mezi maximální velikostí kolonie a velikostí mozku, respektive mezi maximální velikostí kolonie a objemem jednotlivých měřených struktur byl analyzován také metodou nezávislých fylogenetických kontrastů. Po odfiltrování vlivu fylogeneze nebyly nalezeny žádné korelace mezi velikostí mozku / objemem měřených struktur a mírou sociality studovaných druhů.

4. DISKUZE

Hypotéza sociálního mozku byla testována na modelu rypoušů čeledi Bathyergidae. Bylo zjištěno, že eusociální druh *Heterocephalus glaber* žijící v nejpočetnějších koloniích má absolutně i relativně nejmenší mozek i objemy většiny struktur v rámci této čeledi. Pokud byly v analýze použity všechny studované druhy, nebyla zjištěna žádná pozitivní korelace mezi relativním objemem vybrané struktury a velikostí kolonie. Toto zjištění je v příkrém rozporu s výsledky prací, které byly prováděny na primátech i na jiných skupinách savců. Pozitivní korelace mezi velikostí skupiny a velikostí mozku respektive neokortexu byla opakovaně prokázána u primátů (Sawaguchi a Kudo, 1990; Dunbar, 1992, 1995; Barton, 1996), kytovců (Marino, 1996; Connor, 1998), šelem (Dunbar a Bever, 1998) a kopytníků (Barberia a Gordon, 2005; Shultz a Dunbar, 2006). U rypoušů nejen že pozitivní vztah nenajdeme, naopak velikost řady mozkových struktur koreluje s velikostí skupiny negativně. Platí to o velikostech čichového laloku, schizokortexu, hippocampu, mezimozku, talamu, střední mozku, tekta středního mozku, mozečku. Je však pravděpodobné, že tento výsledek je silně ovlivněn druhem *H. glaber*, který má výrazně menší relativní velikost těchto struktur než ostatní druhy. Pokud se *H. glaber* vyřadí z analýzy, zmíněné korelace se vytrácí. Tyto korelace se rovněž vytrácejí, pokud je odfiltrován vliv fylogeneze metodou nezávislých fylogenetických kontrastů (Felsenstein, 1985).

Výsledky analýzy pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* jsou pro testovanou hypotézu poněkud příznivější. S velikostí skupiny pozitivně koreluje relativní velikost septa, mezimozku, talamu, tekta středního mozku a mozečku. Jedině septu je však připisována účast při zpracování sociálních vjemů (Newman, 1999). Objem neocortexu (Brothers a kol., 1997, Fletcher a kol., 1996), který je sídlem sociálních kognitivních schopností, však s velikostí sociální skupiny nekoreluje.

Zdá se tedy, že velikost skupiny nemá vliv na rozvoj sociálních kognitivních schopností rypoušů. Velikost skupiny však nemusí být nejvhodnějším korelátem sociální komplexity rypoušů. Jedním důvodem je to, že u většiny druhů neexistují přesná data nebo se odhady velikosti skupiny v rámci jednoho druhu značně liší. Dále je možné, že život v nestabilní malé skupině, kde spolu zvířata soupeří o postavení a kde se mění složení protihráčů, může klást větší nároky na rozvoj mozku než život ve stabilní eusociální skupině, kde je rozmnožování monopolizováno několika málo dominantními jedinci. Sociální prostředí eusociálních druhů tak může být značně rigidní.

Další komplikací při testování hypotézy je fakt, že u druhu *H. glaber* dochází k redukci velikosti těla. Podle některých autorů je zmenšování těla ovlivněno životem ve velké kolonii v aridním prostředí. Například Lovegrove a Wissel (1988) předpokládají, že výhody sociality mohou být realizovány jedině tehdy, pokud je celkový výdej energie kolonie minimalizován redukcí velikosti těla. Výsledky tedy mohly být ovlivněny evolučním nanismem. Pokud by se tento jev vyskytoval u druhu *H. glaber*, byla by naměřená velikost mozku vyšší než předpokládaná pro patřičnou velikost těla v rámci studované čeledi. Analýza však prokázala pravý opak. Tento druh má jednoznačně nejmenší mozek relativně k velikosti těla v rámci studované čeledi. Z toho plyne, že v evoluci prošel selekcí, která vedla ke zmenšení mozku.

Podobně by analýzu mohl ovlivnit i evoluční gigantismus u druhů *Bathyergus suillus* a *Cryptomys mehowi*. Ani tentokrát nebyl prokázán vliv tohoto jevu. Ani jeden z nich nemá menší mozek reativně k velikosti těla v rámci studované čeledi.

Přestože je druh *H. glaber* stejně tak jako někteří zástupci rodu *Fukomys* eusociální, jejich sociální organizace se značně liší. U druhu *H. glaber* se rozmnožuje jen dominantní samice, která si své postavení udržuje po celý život (Jarvis, 1981). Podřízení jedinci jsou za normálních okolností infertilní, k obnovení jejich reprodukční schopnosti dochází po smrti stávající dominantní samice nebo pokud je odebrána z kolonie (Brett, 1991; Faulkes a kol., 1990). Může docházet i k turn-overům (Faulkes, 1990; ex Bennett a kol., 2007). V přírodě se však rozmnožuje jen asi 5-ti % zvířat (Jarvis a kol., 1994). I kdyby se tedy mezi podřízenými jedinci vyskytovala dominantní hierarchie, nemělo by postavení v ní bezprostřední vliv na jejich fitness. V takovéto sociální organizaci se klasická Machiavellistická inteligence neuplatňuje.

Přesto však lze sledovat vliv sociality na rozvoj mozku u tohoto druhu. Holmes a kol. 2007 prokázali, že reprodukční jedinci mají větší objemy bed nucleus of stria terminalis, paraventricular nucleus of hypothalamus a medial nucleus of amygdala než nereprodukční. Tyto struktury jsou spojeny s reprodukční funkcí (Cooke a kol. 1999) a podle Newmana (1999) jsou součástí neurální sítě sociálního chování savců. Holmes a kol. (2007) předpokládají vliv agresivního chování, kterým dominantní samice stresuje podřízené jedince, na morfologii jejich mozku. Přesný mechanismus není znám. Na morfologii mozku mohou mít vliv zvýšená hladina glukokortikoidů spjatá se sociálním stresem (Tamashiro a kol. 2005). Výsledky sledování hladin kortizolu ovlivněných reprodukčním postavením jsou však protichůdné (Clarke a Faulkes, 1997, 1998).

Volumetrická analýza provedená v této studii prokázala, že relativní objemy amygdaly a hypotalamu jsou u tohoto druhu vyšší než relativní objemy ostatních struktur. Amygdala je zodpovědná za zařazení podnětu do patričního emotivního kontextu a její poškození vede ke snížené schopnosti rozpoznat výstražné signály (Brothers a kol. 1990). Relativní velikost amygdaly (vztaženo k hmotnosti celého mozku) je u druhu *H. glaber* dokonce největší v rámci celé čeledi (VI = 109).

U ostatních druhů rypošů je soudržnost kolonie zajištěna tolerancí příbuzných jedinců (rodičů a jejich potomků) (Burda, 1999). Hlavním mechanismem udržujícím infertilitu podřízených jedinců je tabu incestu (Burda, 2000). Vliv přítomnosti dominantní samice na infertilitu podřízených samic byl sice prokázán u *F. damarensis* (Bennett, 1996) a *C. pretoriae* (Du Toit a kol., 2006), projevy agresivity nejsou tak výrazné jako u druhu *H. glaber* (Burda, 1999).

Protože nové kolonie zakládají nepříbuzní jedinci (Burda, 1995; Bennett, 1996; Rickard a Bennett, 1997; Bappert a Burda, 2005), bude hrát důležitou roli i agresivita vůči nepříbuzným jedincům. Ta se zvyšuje s mírou sociality (O'Riain a kol. 1997; Cooney a kol. 2000). Ganem a Bennett (2004) prokázali, že míra agresivity k nepříbuzným jedincům je vyšší u druhů *F. damarensis* a *F. darlingi* než u druhu *C. pretoriae*. Jednotlivé druhy se lišily i hladinami kortizolu. Při setkání s nepříbuzným jedincem nedošlo u nereprodukčních samic všech studovaných druhů ani u reprodukčních samic druhu *C. pretoriae* ke zvýšení hladiny kortizolu. Z toho vyplývá, že setkání s jedincem z cizí kolonie není pro podřízené jedince stresující. Tolerance k cizím jedincům tak může přispět ke vzniku nové kolonie. Naproti tomu dominantní samice, která se snaží udržet si své postavení, může podléhat chronickému stresu (Creel a kol., 1996). U dominantních samic druhů *F. damarensis* a *F. darlingi* byly zjištěny zvýšené hladiny kortizolu po setkání s cizím jedincem (Ganem a Bennett, 2004).

V analýze omezené na rody *Fukomys* a *Cryptomys* byla zjištěna pozitivní korelace mezi relativní velikostí septa a velikostí kolonie. Podle Keverne a kol. (1996); Lindenfors (2005) hraje septum důležitou roli při ovládnutí agresivity. Je možné, že s rostoucí velikostí kolonie roste i potřeba ovládat agresivitu. Čím je kolonie větší, tím je pro jedince obtížnější rozpoznat ostatní členy kolonie (Dunbar, 1998). Roste tedy i riziko, že zvíře nerozezná jedince ze stejné kolonie a bude se k nim chovat agresivně, což může ohrozit stabilitu skupiny.

Rozpoznávání členů kolonie může hrát důležitou roli v rozvoji sociokognitivních schopností (Dunbar, 1998). Rypoši rozlišují členy vlastní kolonie od cizích jedinců a jedince z vlastní kolonie rozpoznávají individuálně (Heth a Todrank, 2007). Při rozpoznávání se uplatňují pachové signály, výzkumy sledující konkrétní mechanismy však poskytují kontroverzní výsledky (Heth a kol. 2002,b; Heth a kol. 2004). Zdá se, že rypoši při rozpoznávání členů kolonie používají dva odlišné způsoby. Jedním z nich je individuální rozpoznávání. To je založené na častém vzájemném potkávání členů kolonie, při kterém si zapamatují a následně porovnávají individuální pachy ostatních jedinců. Druhým je rozpoznávání podle genetické příbuznosti (tzv "G-ratios"), kdy porovnávají pach cizích jedinců se svým vlastním (Heth a Todrank, 2007).

Analýza objemu čichového laloku rypošů však poskytuje poněkud nejasné výsledky. Velikost čichového laloku koreluje slabě s velikostí těla, mozku nebo objemem prodloužené míchy. Pokud jsou analyzována data jen pro rody *Fukomys* a *Cryptomys*, nekoreluje s těmito proměnnými vůbec. To jasně naznačuje, že se velikost struktury vymkla vývojovým omezením, a došlo zde k adaptivní evoluci. Zajímavá je též vztah velikosti čichového laloku k velikosti kolonie. Pokud jsou analyzována data pro všechny studované druhy, objem čichového laloku koreluje negativně s velikostí kolonie. Relativně velmi malý čichového lalok mají *H. glaber* a *Fukomys mechowii*. Na základě tohoto zjištění je možné spekulovat o tom, že ve velkých koloniích (nejpravděpodobněji u druhu *H. glaber*) poznávají zvířata jenom to, který jedinec patří do kolonie, ale, na rozdíl od druhů žijících v menších koloniích, se osobně neznají.

Velmi zajímavé by bylo použít pro naši analýzu i jiná měřítka/koreláty sociální komplexity. V úvahu přicházejí například rychlost výměny skupiny (turn-over), repertoár akustické komunikace, nebo velikost tunelových systémů. Data dostupná v literatuře však nejsou pro provedení formálních kvantitativních analýz dostačující.

Rychlost obnovy skupiny (turn-over) je nepřímým měřítkem filopatrie a stability skupiny. Vliv stability skupiny na rozvoj mozku byl prokázán u netopýrů (Barton a Dunbar, 1997). Podle teoretických výpočtů z plodnosti a velikosti kolonií rypošů, zůstávají zástupci druhu *H.glaber* v mateřské kolonii 15 měsíců a zástupci druhů *F.anselli* a *F.mechowi* 31 měsíců (Burda, 2000). Hlavním mechanismem zvětšování a udržování velikosti kolonie je u druhu *H.glaber* velký počet potomků a regenerace kolonií. Naproti tomu u druhů *F.anselli* a *F. mechowii* je podstatná stabilita kolonie i

neměnnost její velikosti (Burda, 2000). V tomto kontextu jistě není bez zajímavosti poznamenat, že druhy *F. anselli* a *F. mechowii* mají znatelně větší mozek a neokortex než *H. glaber*.

Dále by bylo možné sledovat velikost tunelových systémů. Velká kolonie rychle a neustále obměňuje tunelové systémy, takže zvířata musejí každý den poznávat a učit se nové chodby, které vyhrabali ostatní členové kolonie. To může mít vliv na rozvoj krátkodobé paměti a prostorové orientace (Burda, osobní sdělení). Recentní data však naznačují, že i solitérní druhy systémy svých tunelů velmi dynamicky přetvářejí (Šumbera a kol., 2003) Sídlem pro zpracování a ukládání prostorových map prostředí je hippocampus (O'Keefe a Nadel, 1978, ex Armstrong, 1991). Při měření velikosti hippocampu u arboreálních primátů byla zjištěna pozitivní korelace mezi velikostí hippocampu a velikostí domovských okrsků (Barton a Purvis, 1996). U rypošů však k rozvoji hippocampu nedochází. Volumetrickou analýzou pro všechny druhy rypošů byla zjištěna negativní korelace mezi objemem hippocampu a velikostí kolonie. Výsledky jsou ovlivněny druhem *H. glaber*, který má relativně menší hippocampus než ostatní druhy.

Nabízí se i možnost provést analýzu s repertoárem akustické komunikace. Lze sledovat souvislost mezi tímto repertoárem a mírou sociality. Solitérní druhy podzemních hlodavců mají nižší počty akustických signálů (Francesoli, 1999; Schleich a Bush, 2002a; Knotková a Veitl, nepublikováno; Ex Scheich a kol., 2007) než sociální druhy (Pepper a kol., 1991; Credner a kol., 1997; Veitl a kol., 2000). Solitérní *Heliophobius argenteocinereus* uplatňuje akustické signály při rozmnožování a v agonistickém kontextu (Knotková a Veitl, nepublikováno; ex Schleich a kol., 2007). Eusociální *Heterocephalus glaber* používá především výstražných signálů, ale má jen jeden signál spojený s reprodukcí. Patrně tedy postrádá kompetitivní chování během estru a páření (Pepper a kol., 1991). Oproti tomu eusociální *Fukomys anselli* disponuje širší škálou signálů spojených s reprodukcí a má rozlišené i agonistické signály (Credner a kol., 1997). Eusociální *F. mechowii* má různé kontaktní signály, které slouží zřejmě k identifikaci jedinců (Veitl, nepublikováno; ex Bennett; 2007). Rozdíly ve velikosti mozku a neokortexu u solitérních druhů s chudým repertoárem akustické komunikace a druhy *F. anselli*, *F. mechowii* s bohatým akustickým repertoárem jsou však velmi malé.

5. SOUHRN

V předložené volumetrické studii jsem testovala platnost hypotézy sociálního mozku na modelu rypošů čeledi Bathyergidae. Tato ekologicky uniformní skupina hlodavců vykazuje širokou škálu sociality a je tak ideálním modelem pro testování zmíněné hypotézy. Výsledky získané v této studii, jsou v rozporu s testovanou hypotézou. U rypošů nedochází se zvětšováním sociální skupiny (kolonie) ke zvětšování celého mozku ani částí spojených se sociokognitivními schopnostmi. Nejdůležitější výsledky předložené studie je možno shrnout následovně:

- 1) Velikost mozku ani žádná z měřených struktur není pozitivně korelována s maximální velikostí kolonie. Naopak, velikost čichového laloku, schizokortexu, hipokampu, mezimozku, talamu, střední mozku, tekta středního mozku a mozečku negativně koreluje s maximální velikostí kolonie. Tyto korelace jsou silně ovlivněny druhem *Heterocephalus glaber*.
- 2) Eusociální druh *Heterocephalus glaber* žijící v nejpočetnějších koloniích má absolutně i relativně nejmenší mozek i objemy většiny měřených mozkových struktur. Jeho sociální organizace je založena na silné dominanci několika málo jedinců a reprodukční supresi ostatních členů kolonie, která je velmi početná. Vzhledem k tomu, že se rozmnožuje jen velmi malé procento zvířat, neovlivňuje rozvoj sociokognitivních schopností a případný postup v dominačním žebříčku fitness podřízených jedinců. Agresivní projevy dominantní samice však mají vliv na některé části limbického systému. U tohoto druhu nedochází k redukci amygdaly, která je zodpovědná za zařazení podnětu do patřičného emotivního kontextu. Relativní velikost amygdaly (vztaženo k hmotnosti celého mozku) je u druhu *H. glaber* dokonce největší v rámci celé čeledi.
- 3) U ostatních eusociálních a sociálních druhů (rody *Fukomys* a *Cryptomys*) pozitivně koreluje s velikostí kolonie relativní velikost septa, mezimozku, talamu, tekta středního mozku a mozečku. Hlavním mechanismem udržujícím infertilitu nereprodukujících se jedinců je zde tabu incestu. Velikost septa může odrážet potřebu tlumit agresivitu ve větších skupinách.
- 4) Velikost čichového laloku se zdá být specificky redukována u některých druhů žijících ve velkých koloniích (*H. glaber* a *F. mehowi*).

LITERATURA:

- Aiello L. a P. Wheeler 1995: The expensive tissue hypothesis: The brain and digestive system in humane evolution. *Current Anthropology*. 36: 199-221. Ex Hakeem a kol. 1996.
- Allman J.M., T. McLaughlin, A. Hakeem 1993: Brain structures and life-span in primate species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 90: 118-122.
- Andy O. J. a H. Stephan, 1967: Phylogeny of the Primate Septum Telencephali. In *Evolution of the Forebrain*. R. Hassler a H. Stephan. Eds. pp. 389-399. New York: Plenum Press. Ex Armstrong 1991.
- Armstrong E. 1983: Relative brain size and metabolism in mammals. *Science*. 220: 1302-4.
- Armstrong E. 1991: The limbic system and culture: An Allometric Analysis of the Neocortex and the Limbic Nuclei. *Human Nature*. 2 (2): 117-136.
- Baron G., H. Stephan, H. D. Frahm 1996: *Comparative Neurobiology in Chiroptera. Brain characteristics in Taxonomic Units*. 1592. Birkhauser Verlag. Basel. Boston. Berlin.
- Barton R.A. 1996 Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proc. R. Soc. B* 263:173-177.
- Barton R. A. a Dunbar R. I. M. 1997: Evolution of the social brain. 251-265.
- Barton R. A. a A. Purvis 1994: Primate brains and ecology: Looking beneath the surface. In *Current Primatology: Proceedings of the XIVth Congress of the International Primatological Society*. Ed. J. R. Anderson, B. Thierry a N. Herrenschmidt. pp. 1-11. Strasbourg: Université Louis Pasteur. Ex Barton a Dunbar 1997.
- Barton R.A. 1998:, Visual specialization and brain evolution in primates, *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 265:1933–1937.
- Barton R.A. a Dunbar R.I.M. 1997 Evolution of the social brain. *Machiavellian intelligence II*. Whiten, A. a Byrne, R.W. (eds), Cambridge, UK: Cambridge University Press. pp. 240-263.
- Barton R.A. a Harvey P.H. 2000: Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature* 405:1055-1058.
- Bennett N.C., Jarvis J.U.M 1988b: The social structure and reproductive biology of colonies of the mole-rat *Cryptomys damarensis* (Rodentia, Bathyergidae). *J. Mammal.* 69:293–302.

- Bennett N.C., Jarvis J.U.M., Faulkes C.G., Millar R.P. 1993: LH responses to single doses of exogenous GnRH by freshly captured Damaraland mole-rats, *Cryptomys damarensis* J. Reprod.Fert. 99:81–86.
- Bennett N.C.1994: Reproductive suppression in social *Cryptomys damarensis* colonies:- a lifetime of socially-induced sterility in males and females (Rodentia: Bathyergidae). J. Zool.Lond. 234:25–39.
- Bennett NC, Faulkes CG, Molteno AJ. 1996. Reproductive suppression in subordinate, non-breeding female Damaraland mole-rats: two components to a lifetime of socially induced infertility. Proc R Soc Lond B Biol Sci 263:1599–1603.
- Bennett N.C., Faulkes C.G., Jarvis J.U.M 1999: Socially induced infertility, incest avoidance and the monopoly of reproduction in cooperatively breeding African mole-rats, family Bathyergidae. Adv. Study Behav. 28:75–114.
- Bennett, N.C. a Faulkes, C.G. 2000: African Mole-Rats, Ecology and Eusociality. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bennett N.C., Gundula H.G., Faulkes Ch.G. 2007: The reproductive physiology and endocrinology of the african mole-rats: with special reference to southern african mole-rats species. Schleich C.E. (eds). Subterranean Rodents: News from underground. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Brett R. A. 1991: The population structure of naked mole-rats colonies. In: Sherman P.V., Jarvis J.U.M., Alexander R.D. (eds) The biology of the naked mole-rat. Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 97-136. ex Burda a kol. 2000.
- Brothers L. 1990: The social brain: A project for integrating primate behaviour and neurophysiology in a new domain. Concepts in Neuroscience. 1: 27-51. Ex Barton a Dunbar 1997.
- Burda H. 1989: Reproductive biology (behaviour, breeding, and postnatal development) in subterranean mole-rats, *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). Z Säugetierk 54: 360–376.
- Burda H. 1990: Constraints of pregnancy and evolution of sociality in mole-rats. Z. Zool. Syst Evol-forsch 28:26–39.
- Burda H., Kawalika 1993: Evolution of eusociality in Bathyergidae: the case of the giant mole-rats (*Cryptomys mechowii*). Naturwiss. 80:235–237.

- Burda H., 1995: Individual recognition and incest avoidance in eusocial common mole-rats rather than reproductive suppression by parents. *Experientia* 51: 411-413.
- Burda H. 1999: Syndrome of eusociality in African subterranean mole-rats (Bathyergidae, Rodentia), its diagnosis and aetiology. In: Wasser SP (ed) *Evolutionary theory and processes: modern perspectives*. Kluwer Academic Publ, NL-Dordrecht, pp. 385–418.
- Burda T.M., Bennett N.C., Jarvis J.U.M., Faulkes C.G. 2004: Colony structure and parentage in wild colonies of cooperatively breeding Damaraland mole-rats suggest incest avoidance alone may not maintain reproductive skew. *Mol. Ecol.* 13:2371–2379.
- Byrne R.W. and Corp N. 2004 Neocortex size predicts deception rate in primates. *Proc. R. Soc. B* 271:1693-1699.
- Clarke F.M., Faulkes C.G., 1998: Hormonal and behavioural correlates of male dominance and reproductive status in captive colonies of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proc R Soc Lond B* 265: 1391-1399.
- Clarke F.M., Faulkes C.G., 1997: Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proc R Soc Lond B* 264: 993-1000.
- Clutton-Brock T.H. and Harvey P.H. 1980 Primates, brains and ecology. *J. Zool.* 190:309-323.
- Cooke B., Hegstrom C.D., Villeneuve L.S., Breedlove S.M. 1998: Sexual differentiation of the vertebrate brain. *Front Neuroendo* 19:323-362.
- Cooney, Bennett N.C. 2000: Inbreeding avoidance and reproductive skew in cooperative mammal. *Proc R Soc Lond B.* 267: 801-806
- Connor R.C., Mann J., Tyack P.L., and Whitehead H. 1998: Social evolution in toothed whales. *Trends Ecol. Evol.*, 13: 228–232.
- Credner S., Burda H., Ludesher F. 1997: Acoustic communication underground: vocalization characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys* sp., Bathyergidae). *Journal of Comparative physiology A* 180:245-255.
- Creel S., Creel N.M. and Monfort S.L. 1996: Social stress and dominance. *Nature* 379, p. 212.

- Deaner R.O., Nunn C.L., van Schaik C.P. 2000: Comparative tests of primate cognition: different scaling methods produce different results. *Brain Behav. Evol.* 55:44-52.
- Dunbar R. I. M. 1992: Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution.* 20: 469-493.
- Dunbar R. I. M. 1998: The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology.* 178-193.
- Dunbar R.I.M. 1992 Neocortex size as a constraint on group-size in primates. *J. Hum. Evol.* 22:469-493.
- Dunbar R.I.M. 2003: Why are apes so smart?. In: P.M. Kappeler and M.E. Pereira (ed), *Primate Life Histories and Socioecology*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 285–298.
- Eisenberg J. F. a D. E. Wilson 1978: Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution.* 32(4): 740-751.
- Van Essen D.C. a Drury H.A. 1997: Structural and functional analyses of human cerebral cortex using a surface-based atlas, *J. Neurosci.* 17:7079–7102.
- Faulkes C.G. 1990: Social suppression of reproduction in the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. Unpubl doctoral dissertation. Univ London, UK; Scheich a kol. 2007.
- Faulkes C.G., Abott D.H., Jarvis J.U.M. 1990a: Social suppression of ovarian cyclicity in a captive and wild colonies of naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *J. Reprod. Fert.* 88:559–568.
- Faulkes C.G., Abott D.H., Jarvis J.U.M., Sheriff F.E. 1990b: LH responses of female naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*, to single an multiple doses of exogenous GnRH. *J. Reprod. Fert.* 89:317–323.
- Faulkes C.G., Abbott D.H 1993: Evidence that primer pheromones do not cause social suppression of reproduction in male and female naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*). *J. Reprod Fertil* 99:225-230.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the Comparative Method..*American Naturalist* 125: 1-15.

- Faulkes C.G., Bennett N.C., Bruford M.W., O'Brien H.P., Aguilar G.H., Jarvis J.U.M. 1997: Ecological constraints drive social evolution in the African mole-rats. *Proc R Soc Lond B* 264:1619–1627.
- Finlay, B.L. & Darlington, R.B. 1995 Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science* 268, 1578-1584.
- Finlay B.L., Darlington R.B., Nicastro N. 2001: Developmental structure in brain evolution. *Behav. Brain Sci.* 24, 263-308.
- Francescoli G. 1999: A preliminary report on the acoustic communication in Uruquayn *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae): Basic sound types. *Bioacoustics* 10:203-218.
- Gabathuler U., Bennet N.C., Jarvis J.U.M. 1996: The social structure and dominance hierarchy of the Mashona mole-rat, *Cryptomys darlingi* (Rodentia: Bathyergidae) From Zimbabwe. *J. Zool London* 240: 221-231.
- Gibson K. R., 1986: Cognition, brain size and the extraction of embedded food resources. In: *Primate Ontogeny, Cognition and Social Behaviour*. Ed. G. Else & P. C. Lee, pp. 93-104. Cambridge: Cambridge University Press. Ex Barton & Dunbar 1992.
- Gittleman J.L. 1986: Carnivore brain size, behavioral ecology, and phylogeny. *J. Mammal.* 67:23-36.
- Ganem G. & Bennett N.C., 2004: Tolerance to unfamiliar conspecifics varies with social organization in female African mole-rats. *Physiology & Behavior* 82: 555-562.
- Greeff J.M., Bennett N.C. 2000: Causes and consequences of incest avoidance in the cooperatively breeding mole-rat, *Cryptomys darlingi* (Bathyergidae). *Ecol. Lett.* 3:318–328.
- Herbst M., Jarvis J.U.M., Bennett N.C. 2004: A field assessment of reproductive seasonality in threatened wild Namaqua dune mole-rat (*Bathyergus janetta*). *J. Zool. Lond.* 263:259–268.
- Heth G., Todrank J., Burda H. 2002b: Individual odour similarities within colonies and across species of eusocial *Cryptomys* mole rats. *J Mammal* 83:569-575.
- Heth G., Todrank J., Begall S., Wegner R., Burda H. 2004: Genetic relatedness discrimination in a eusocial mole-rat, *Cryptomys ansellii* (Bathyergidae, Rodentia). *Folia Zoologica* 53:629-278.

- Heth G., Todrank J. 2007: Using odours underground. In: S. Begall, Burda H., Schleich C.E. (eds). *Subterranean Rodents: News from underground*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp.85-96.
- Hodos W. a C. B. G. 1969: The scala naturae: Why there is no theory in comparative psychology. *Psychological Review*. 76: 337-350. Ex Barton a Dunbar 1997.
- Holmes M.M., Rosen G.J., Jordan, C.L., de Vries Bruce G.J., Goldman D., Forger N.G. 2007: Social control of brain morphology in a eusocial mammal. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 25:10548-10522.
- Humphrey N.K. 1976: The social function of intellect. In: *Growing Points of ethology*. Batheson P.P.G., Hinde R.A.. Cambridge. Cambridge University Press. pp 303-317.
- Jarvis J.U.M. 1981: Eu-sociality in a mammal – cooperative breeding in naked mole-rat *Heterocephalus glaber* colonies. *Science* 212:571–573.
- Jarvis J.U.M, Bennett N.C. 1990: The evolutionary history, population biology and social structure of African mole-rats: family Bathyergidae. In: Nevo E, Reig OA (eds) *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Wiley-Liss, New York, pp 97–128.
- Joffe T.H. a Dunbar R.I. 1997: Visual and socio-cognitive information processing in primate brain evolution. *Proc Biol Sci*. September 22; 264(1386): 1303–1307.
- Joffe T.H. 1997: Social pressures have selected for an extended juvenile period in primates. *J. Hum. Evol.* 32:593-605.
- O’Keefe J. a L. Nadel 1978: *The Hippocampus as a cognitive map*. Oxford: Clarendon Press. Ex Armstrong a kol. 1991.
- Knotková a Veitl ex Shleich E., Veitl S., Knotlová E., Begall S. 2007: Acoustic communication in subterranean Rodents. In: S. Begall, Burda H., Schleich C.E. (eds). *Subterranean Rodents: News from underground*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp113-126.
- Kudo H. a Dunbar R.I.M. 2001: Neocortex size and social network size in primates. *Anim. Behav.* 62:711-722.
- Lewis K.P. 2000: A comparative study of primate play behaviour: implications for the study of cognition. *Folia Primatol.* 71:417-421.
- Lindenfors P. 2005: Neocortex evolution in primates: the „social brain“ is for females. *Biol Lett.* 1:407-410.

- Lovegrove B.G. a Wissel C. 1998: Sociality in molerats: metabolic scaling and the role of risks-sensitivity. *Oecologia* 74:111-128.
- Keverne E.B., Martel F.L., Nevison C.M. 1996: Primate brain evolution: genetic and functional considerations. *Proc. R. Soc. Lond.* 262:689-696.
- Kirk E. C. 2006: Visual influences on primate encephalization. *Journal of Human Evolution* 51:76-90.
- Manger P.R. 2005: Establishing order at the systems level in mammalian brain evolution *Brain Research Bulletin* 66:282–289
- Marino L. 1996: What can dolphins tell us about primate evolution?. *Evol. Anthropol.* 5:81-86.
- Marino L. 1998: A comparison of encephalization between odontocete cetaceans and anthropoid primates. *Brain Behav. Evol.* 51:230–238.
- Marino 2002: Convergence of Complex Cognitive Abilities in Cetaceans and Primates: *Brain Behav. Evol.* 2002;59:21–32.
- Martin R.D. 1981: Relative brain size and basal metabolic-rate in terrestrial vertebrates. *Nature* 293:57-60.
- Mishkin M. a Appenzeller T. 1986: *The Anatomy of Memory.* *Scientific American.* 254: 80-89. Ex Armstrong a kol. 1991.
- Molteno A.J, Bennett N.C 2000: Anovulation in non-reproductive female Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*) *J Report Fert* 119:35 –41.
- Nedbal A.M., Allard M.W., Honeycutt R.L. 1994: Molecular systematics of Hystricognath Rodents: Evidence from the Mitochondrial 12S rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 3:206–220.
- Pawlowski B., Lowen C.B. a Dunbar R.I.M. 1998: Neocortex size, social skills and mating success in primates. *Behaviour* 135:357-368.
- Paxinos G., Watson C. 1986: *The rat brain in stereotaxic coordinates.* Academic Press, inc, London
- Pepper J.W., Stanton H.B., Lacey E.A., Sherman P.W. 1991: Vocalizations of the naked mole-rat. In: Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Alexander R.D. (eds). *The biology of the naked mole-rat.* Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 243-274, ex Shleich a kol. 2007.
- Perez-Barberia F.J., Gordon, I.J. 2005: Gregariousness increases brain size in ungulates. *Oecologia* 145, 41-52.

- Perez-Barberia F. J., Shultz S., Dunbar, R. I. M. Submitted. Evidence for intense coevolution of sociality and brain size in three orders of mammals.
- Reader S.M. a Laland K.N. 2002: Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. Proc. Natl Acad. Sci. USA 99:4436-4441.
- Reep R.L., Finlay B.L., Darington R.B., The Limbic System in Mammalian Brain Evolution Brain Behav Evol 2007;70:57–70.
- Reeve H.K, Westneat D.F, Noon W.A, Sherman P.W, Aquardo C.F. 1990: DNA „fingerprinting“ reveals high of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole—rat. Proc. Natl. Sci. USA 87:2496–2500.
- Rickard C.A., Bennett N.C.:1997: Recrudescence of sexual activity in a reproductively quiescent colony of the Damaraland mole-rat (*Cryptomys damarensis*), by the introduction of an unfamiliar and genetically unrelated male – a case of incest avoidance in “queenless” colonies. J. Zool. Lond. 241:185–202.
- O’Riain M.J., Jarvis J.U.M. 1997: Colony member recognition and xenophobia in the naked mole-rat. Animal Behaviour. 53: 487-497.
- Rosenthal C.M., Bennett N.C., Jarvis J.U.M. 1992: The changes in the dominance hierarchy over time of complete field-captured colony of *Cryptomys hottentotus hottentotus*. J. Zool. London 228:205-225.
- Sawaguchi T. a Kudo, H. 1990: Neocortical development and social-structure in primates. Primates 31:283-289.
- Sherman P.W., Lacey E.A., Reeve H.K., Keller L. 1994: The eusociality continuum. Behavioural Ecology 6:102-108.
- Schleich C.E. a Busch C. 2002a: Acoustic signals of a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum*. Animal Behaviour. 35:1249-1251.
- Spinks A.C, Jarvis J.U.M, Bennett N.C 2000: Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat population: implications for the evolution of mole-rat sociality. J Anim Ecol 69:224 – 234.
- Shultz S. a Dunbar R.I.M. 2006: Both social and ecological factors predict ungulate brain size. Proc. R. Soc. B 273:207-215.

- Stephan H., H.D. Frahm a G. Baron 1981: New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates. *Folia Primatologica*.35: 1-29.
- Stephan H., H. D. Frahm a G. Baron 1987: Comparison of Brain Structures. In *Insectivores and Primates. Folia Primatologica*. 35: 1-29. Ex Armstrong 1991.
- Šumbera R., Burda H., Chitaukali W.N., Kuboava J. 2003: *Naturwiss.* 90: 370-373
- Tamashiro K. L., Nguyen M.M, Sakai R.R. 2005: Social stress: From rodents to primates.*Front Neuroendocrinol* 26:27-40
- du Toit L., Bennett N.C., Katz A.A., Kallo I., Coen C.W. 2006: Relations between social status and the gonadotropin-releasing hormone system in females of two cooperatively breeding species of African mole-rats. *Cryptomys hottentotus hottentotus* and *Cryptomys hottentotus pretoriae*, neuroanatomical and neuroendocrinological studies. *The Journal of Comparative Neurology*. 494:303-313.
- Wallace E.D., Bennett N.C. 1998: The colony structure and social organization of the giant Zambian mole-rat, *Cryptomys mechowi*. *J Zool (London)* 244:51-61.
- Weir B.J., 1974: Reproductive characteristics of hystricomorph rodents. *Symposia of the Zoological Society of London* 34: 265 –301.
- Whiten A. a R. B. Byrne 1988: Taking (Machiavellian) intelligence apart. In R. Byrne a A. Whiten. Eds. *Machiavellian Intelligence*. pp. 50-56. Oxford. Oxford University Press. Ex Dunbar 1998 a kol. 2000.
- Willingstorfer, W., Burda, H., Winckler, J. 1998: Ovarian growth and folliculogenesis in breeding and non-breeding females of a social rodent, the Zambian common mole-rat, *Cryptomys* sp. *J. Morphology* 237:33-41.
- Wilson E.O., 1971: *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, ex Burda a kol. 2000.
- De Winter, Willem, Oxnard, Charles E. 2001: Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains. *Nature* 409:710
- Xiao, J.; Levitt, J.B.; Buffenstein, R.; Xiao, J. 2006: A stereotaxic atlas of the brain of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *Neuroscience* 141:1415-1435.

Zabel C.J., Glickman S.E., Frank L.G., Woodmansee, K.B., Keppel 1992: Coalition formation in a colony of prepubertal spotted hyenas. In: Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals. Harcourt A.H. a de Waal F. (eds), Oxford Univ. Press, Oxford. pp. 113-136

Příloha 1

Seznam struktur ohraničených podle Paxinos a Watson, (1986) a Xiao a kol. (2006).

medulla oblongata (MO): *accessory nucleus of the ventral horn, ambiguous nucleus, area postrema, Barrington's nucleus, central canal, central gray, claustrum, dorsal cochlear nucleus, dorsal tegmental nucleus, dorsal terminal nucleus of the accessory, dorsomedial spinal trigeminal nucleus, external cuneate nucleus, gracile nucleus, inferior olive, inferior salivatory nucleus, intermediate reticular nucleus, lateral parabrachial nucleus, lateral preoptic area, lateral reticular nucleus, lateral superior olive, medial parabrachial nucleus, medial lemniscus, medial vestibular nucleus, median accessory nucleus of the medulla, medullary reticular nucleus optic tract, ??mesencephalic trigeminal nucleus, nucleus of origin of efferents of the vestibular nerve, nucleus of the solitary tract, nucleus of Roller, parapyramidal nucleus, parvicellular reticular nucleus, perifacial zone, ??pontine reticular nucleus, sphenoid nucleus, principal sensory trigeminal nucleus, pyramidal decussation, pyramidal tract, raphe magnus nucleus, raphe obscurus nucleus, raphe pallidus nucleus, rostroventrolateral reticular nucleus, spinal trigeminal tract, superficial glial zone of the cochlear nuclei, superior paraolivary nucleus, ventral cochlear nucleus, superior vestibular nucleus, tectospinal tract, ventral cochlear nucleus*

pons Varoli (PV): *brachium pontis, dorsomedial pontine nucleus, longitudinal fasciculus of the pons, medial lemniscus, pontine nuclei, transverse fibers of the pons*

cerebellum (Cer): *anterior lobe cerebellum, copula of the pyramis, crus 1,2 of the ansiform lobule, flocculus, interposed cerebellar nucleus, lateral (dentate) cerebellar nucleus, medial (fastigial) cerebellar nucleus, paraflocculus, paramedian lobule, simple lobule, vestibulocerebellar nucleus*

tectum mesencephali (Tec): *anterior pretectal nucleus, inferior colliculus, magnocellular nucleus, medial pretectal nucleus, nucleus of the optic tract, nucleus of the posterior commissure, olivary pretectal nucleus, posterior pretectal nucleus, superior colliculus*

tegmentum mesencephali (Teg): *anterior tegmental nucleus, deep mesencephalic nucleus, dorsal raphe nucleus, Edinger-Westphal nucleus, fasciculus retroflexus, subcommissural organ, inferior salivatory nucleus, interfascicular nucleus, interstitial nucleus of Cajal, medial accessory oculomotor nucleus, median raphe nucleus, minimus nucleus, nucleus of Darkschewitsch, parabrachial pigmented nucleus, paralemniscal nucleus, paranigral nucleus, periaqueductal gray, red nucleus, retroparafascicular nucleus, retrorubral field, ??retrorubral nucleus, rostral linear nucleus of the raphe, subbrachial nucleus, subpeduncular tegmental nucleus, ventral nucleus of the lateral lemniscus, ventral tegmental area, ventral tegmental decussation, ventral tegmental nucleus*

thalamus (Th): *anterior commissural nucleus, anterodorsal thalamic nucleus, anteromedial thalamic nucleus, anteroventral thalamic nucleus, basal nucleus (Meynert), bed nucleus of the anterior commissure, central medial thalamic nucleus, dopamine cells, ethmoid thalamic nucleus, fomic, intergeniculate leaf, interanterodorsal thalamic nucleus, intermediodorsal thalamic nucleus, interanteromedial thalamic nucleus, internal capsule, intramedullary thalamic area, lateral terminal nucleus of the accessory, optic tract, laterodorsal thalamic nucleus, mammillothalamic tract, medial habenular nucleus, nucleus of the fields of Forel, nucleus of the stria medullaris, paratenial thalamic nucleus, paraventricular thalamic nucleus, peripeduncular nucleus, prerubral field, raphe cap, reticular thalamic nucleus, retroethmoid nucleus, rhomboid thalamic nucleus, stria medullaris of the thalamus, subparafascicular thalamic nucleus, submedius thalamic nucleus, subparaventricular zone of the supragenulate thalamic nucleus, ventral anterior thalamic nucleus, ventral lateral geniculate nucleus, ventral posterolateral thalamic nucleus, ventrolateral thalamic nucleus, ventromedial thalamic nucleus, xiphoid thalamic nucleus, zona incerta*

hypothalamus (Hyth): arcuate hypothalamic nucleus, anterior commissural nucleus, anteroventral preoptic nucleus, lateral hypothalamic area, lateral mammillary nucleus, magnocellular nucleus of the lateral hypothalamus, medial accessory optic tract, medial mammillary nucleus, ??medial preoptic nucleus, nigrostriatal bundle, optic tract, parastrial nucleus, paraventricular hypothalamic nucleus, premammillary nucleus, stigmoid hypothalamic nucleus, subparaventricular zone of the hypothalamus, suprachiasmatic nucleus, supramammillary decussation, supramammillary nucleus, supraoptic decussation, terete hypothalamic nucleus, ventral tuberomammillary nucleus, ventromedial hypothalamic nucleus, ventromedial preoptic nucleus

striatum (Str): accumbens nucleus, bed nucleus of the stria terminalis, caudate putamen, cell bridges of the ventral striatum, islands of Calleja, interstitial nucleus of the posterior limb, lateral accumbens shell, lateral stripe of the striatum, lateral ventricle, zona limitans

hippocampus (Hip): septofimbrial nucleus, subfornical organ, triangular septal nucleus, fornix, oriens layer of the hippocampus, pyramidal cell layer of the hippocampus, dentate gyrus, field CA2 of hippocampus, field CA3 of hippocampus, fimbria of the hippocampus, stratum lucidum, hippocampus, stratum radiatum of the hippocampus, fasciola cinereum, subiculum, presubiculum, parasubiculum, medial geniculate nucleus

paleocortex (Pc): dorsal endopiriform nucleus, islands of Calleja, lateral ventricle, piriform cortex, semilunar nucleus, ventral endopiriform nucleus; hippocampus - hippocampus (HIP) · dentate gyrus, fasciola cinereum, field CA2, CA3 of hippocampus, fimbria of the hippocampus, fornix, medial geniculate nucleus, oriens layer of the hippocampus, parasubiculum, presubiculum, pyramidal cell layer of the hippocampus, septofimbrial nucleus, stratum lucidum of the hippocampus, stratum radiatum of the hippocampus, subfornical organ, subiculum, triangular septal nucleus

neocortex (Nc): association cortex, central canal, corpus callosum, dysgranular insular cortex, indusium griseum, infralimbic cortex, motor cortex, orbital cortex, peduncular cortex, prelimbic cortex, perirhinal cortex, retrosplenial (a)granular cortex, secondary visual cortex, somatosensory cortex, adrenaline cells, noradrenaline cells

schizocortex (Schc): amygdalohippocampal area, dorsal spinocerebellar tract, entorhinal cortex, entorhinal cortex, perirhinal cortex, temporal association cortex

septum (Sep): internal capsule, islands of Calleja, lateral septal nucleus, lambdoid septal zone, lateral preoptic area, septohippocampal nucleus, medial septal nucleus, medial preoptic area, median preoptic nucleus, medial septal nucleus, septohippocampal nucleus, ventrolateral preoptic nucleus

amygdala (Am) se strukturami: anterior amygdaloid area, anterior cortical amygdaloid nucleus, amygdalostriatal transition area, basolateral amygdaloid nucleus, basomedial amygdaloid nucleus, bed nucleus of the accessory olfactory, central amygdaloid nucleus, cortex-amygdala transition zone, intercalated nuclei of the amygdala, lateral amygdaloid nucleus, ???nucleus of the lateral olfactory tract, ventral, dorsal endopiriform nucleus

globus pallidus (GP)

pedunculus (P): cerebral peduncle, interpeduncular nucleus, optic tract

bed nucleus of stria terminalis (StrT)

bulbus olfactorius (Bo): anterior olfactory nucleus, ependymal and subependymal layer/olfactory ventricle, external plexiform layer of the olfactory bulb, gigantocellular reticular nucleus, granular cell layer of the olfactory bulb, granule cell layer of the accessory olfactory bulb, interpeduncular nucleus, intermediate subnucleus, mitral cell layer of the olfactory bulb, olfactory nerve layer, dorsal tenia tecta, ventral tenia tecta

Tabulka I. Základní data

Drůh	Číslo	Pohlaví	Bow (g)	Head (mm)	Tail (mm)	H.Limb (mm)	Body (mm)	BRW (mg)	BL (mm)	HL (mm)	HW (mm)	HH (mm)	Tráv.tr. (g)	Játro (g)	Ledv. (g)	
<i>Bathyergus suillus</i>	BS 38	F	605,5	70,77	56	46,74	244	3447	29,65	17,95	18,1	11,21				
	BS 39	M	1447,5	94,51	63	58,48	312	3916,7	33,76	18,9	15,77	8,43				
	BS 54	M	642	69,13	52,12	50,42	232,93	3833	28,69	16,42	16,74	10,53	96	27,8	5,6	
	BS 55	F	1065	77,91	57,28	48,3	286,95	3780	28,8	16,96	16,72	10,06				
	BS 59	M	798	68,43	52,37	49,41	249,36	3688	28,9	16,91	16,94	9,75	121	26,52	4,01	
	BS 60	F	835	75,16	54,8	48,33	254,33	3677	28,95	16,6	17,03	11,21	110	27,87	4,2	
	BS 61	M	1245	91,96	53	53,14	298,3	3920	30,51	16,58	16,96	11,47	150	36,69	7,734	
	BS 62	M	1350	80,08	57,87	54,6	287	3703	29,71	18,26	15,96	9,29	222	26,26	9	
	BS 63	M	564	64,1	48,73	44,66	237,59	3837	27,06	16,62	16,99	11,51	84	17,01	4,9	
	BS 64	F	586	62,52	49,55	46,63	235,5	3818	27,3	15,58	17,06	10,65	89	24,25	4,39	
	BS 66	F	848	71,22	53,97	78,73	263,7	3926	29,89	17,09	17,2	10,6	118	29,46	6,12	
	<i>Cryptomys hottentotus</i>	CHH 42	F	63,5	33,77	21,41	20,05	109,25	840	15,85	9,72	11,05	6,85	15,6	3,88	0,7
		CHH 50	F	62,4	33,02	21,7	18,56	111,22	793	14,32	8,93	11,4	6,24			
		CHH 51	F	65,9	33,85	21,15	20,19	112,18	870	15,58	9,21	11,54	6,94	7,105	3,794	0,577
		CHH 52	M	63,4	32,48	17,92	19,5	109,69	894	15,81	8,23	11,93	7,17			
		CHH 53	M	76,7	35,48	20,76	20,01	114,86	827	15,41	9,6	11,34	6,25			
CHH 75		M	87,3	36,17	20,82	21,86	114,28	967,5	15,25	9,92	11,81	6,83	10,78	5,241	0,615	
CHH 76		M	80,9	35,58	25,19	21,11	118,86	888	14,76	10,44	11,64	6,97	12,21	4,575	0,584	
CHH 77		F	48,5	32,32	22,13	20,44	99,79	758	14,92	9,85	10,99	6,54	9,697	2,23	0,47	
CHN 21		M	89,4		19,64	22,8	126	1189,5	17,83	8,91	12,53	8,06				
CHN 22		M	120,4	40,9	18,2	23,72	138,4	1174,5	18,32	9,95	12,25	7,42				
<i>Cryptomys natalensis</i>	CHN 23	M	158,5	42,36	25,52	25,21	150,73	1376	19,07	10,44	12,94	7,93				
	CHN 24	M	134,8	39,63	23,61	24,52	137,61	1194,5	19,89	10,59	13,42	8,21				
	CHN 25	F	58,9	31,11	16	19,57	110,25	1203	18,48	10,72	13,22	9,1				
	CHN 26	F	77,7	35,8	17,4	21,8	111,19	1213	17,75	10,59	13	8,7				
	CHN 27	M	131,2	41	23,19	23,93	132,95	1393	19,95	11,85	14	8,49				
	CHN 28	F	72,6	34,62	15,62	22,38	115,49	1387	19,18	12,42	14,14	9,83				
	CHN 29	F	123,7	41,75	20,18	25,08	134,32	1270	20,52	11,48	13,85	8,44				
	CHN 30	M	59,3	34,45	18,92	20,15	109,43	1109	17,8	12,19	13,02	8,51				
	CHN 31	M	99,2	37,14	21,52	22,02	131,25	1228	19,16	12,21	13,75	8,94				
	CHN 32	F	54,4	30,74	17,62	19,25	97,76	1073	17,02	10,08	12,87	8,9				
	CHN 33	M	107,1	41,12	22,76	24,8	132,74	1352	19,95	12,48	13,18	9,33				

Drůh	Číslo	Pohlaví	Bow (g)	Head (mm)	Tail (mm)	H.Limb (mm)	Body (mm)	B.W (mg)	BL (mm)	HL (mm)	HW (mm)	HH (mm)	Třáv.tr. (g)	Játřa (g)	Ledv. (g)	
<i>Cryptomys natalensis</i>	CHN 84		108										14,142	4,07	0,81	
	CHN 85															
	CHN 86		96										13,239	4,16	0,851	
	CHN 87		127,8										22,74	6,215	1,118	
	CHN 88		109,4													
	CHN 89		145,7													
	<i>Cryptomys pretoriae</i>	CHP 48	F	88,2	39,26	26,11	23,34	135	1299	18,44	11,5	13,04	7,88			
		CHP 67	F	136,5	40,49	23,5	24,07	135,74	1405	17,72	12,25	13	8,5	32	6,911	1,194
		CHP 68	F	83,3	35,3	22,67	23,53	122,37	1413,2	17,63	10,82	13,37	8,48	18,09	5,354	0,841
CHP 69		?	87,6	38,11	23,49	25,98	132,1	1288	18,82	11,23	12,16	7,94	19,32	4,668	0,9	
CHP 70		M	125,6	40,19	26,19	25,33	141,45	1201,5	18,27	11,49	12,14	6,82				
CHP 71		F	71,2	34,85	23,97	24,48	121,02	1194,3	17,35	11,64	12,28	7,99	17,7	6,015	0,72	
CHP 72		M	122,3	39,21	25,81	26,82	136,29	1342,4	18,4	11,81	12,97	8,12	25,253	10,48	1,163	
<i>Fukomys anselli</i>		CA 6	F	74,11		30,7	19,98	110,21	1478	19,359	10,963	14,325	8,551			
		CA 7	F	117,55		20,06	21,94	139,03	1350	20,562	11,854	14,2525	9,364			
		CA 8	M	117,55		12	21,72	148,68	1422	20,919	11,905	14,76	9,555			
		CA 13	M	117,55		28,85	24,05	146,39	1230	19,578	11,628	13,641	8,01			
		CA 15	F	67,9					1149							
<i>Fukomys damarensis</i>	CD 43	F	107	40,6	23,85	27,23	140,1	1323	18,65	11,23	12,93	8,16	39,8	6,88	1,172	
	CD 49	M	127,2	39,93	21,72	26,08	136,95	1136	18,29	11,01	12,45	7,55				
	CD 73	M	87,3	35,81	21,66	24,36	127,84	1412	18,19	11,64	12,49	8,26	18,164	5,985	1,231	
	CD 74	M	142,3	42,97	25,48	27,9	152,27	1667,8	19,36	13,82	13,09	8,18	23,5	5,962	1,756	
	CD 78	M	145,1	40,13	22,49	25,91	159	1443	18,67	12,64	13,49	7,66	63,5	6,33	1,475	
	CD 79	M	151,5	42,89	25,07	28,58	162,79	1471	19,9	12,17	13,06	7,9	59,3	8,14	0,741	
	CD 80	M	65,8	33,88	19,1	22,8	125,7	1303	17,61	13,29	12,17	8,18	18,327	3,262	0,889	
	CD 81	M	131,9	40,71	23,96	26,91	160,5	1408,6	19,06	12,75	13	7,96	27,59	7,604	1,854	
	CD 82	F	91,2	39,14	21,32	24,58	138,41	1360	17,91	13,28	12,85	8,2				
	CD 90	F	91,6	37,47	21,27	25,75	137,91	1287	18,59	13,28	12,92	8,02				
	CD 91	F	74,9	37,79	19,41	23,72	126,16	1520	18,23	10,9	13,74	9,22				
	<i>Fukomys darlingi</i>	CHD 44	M	?	38,7	14,84	20,38	134,7	1200	17,8	11,7	12,46	8,3	27,6	4,164	0,733
		CHD 45	M	72,5	34,3	16,72	19,23	130,27	1060	16,73	11,21	12,07	7,84	21,4	5,977	0,673
		CHD 46	F	78	33,4	17,59	19,5	129,06	1127,2	16,55	10,6	12,13	7,5	22,63	4,056	0,756

Druh	Číslo	Pohlaví	Bow (g)	Head (mm)	Tail (mm)	H.Limb (mm)	Body (mm)	BW (mg)	BL (mm)	HL (mm)	HW (mm)	HH (mm)	Tráv.tr. (g)	Játro (g)	Ledv. (g)
<i>Fukomys mechowii</i>	CHD 47	M	102,2	40,43	22,12	22,22	139,91	1195,4	18,9	11,39	12,75	7,73	32,18	6,017	0,846
	CM 9	F	266		24,88	19,98	192,62	2200	23,4	13,45	15,579	10,063			
	CM 10	F	266		29,49	34	211,52	2375	25,368	13,459	15,923	10,465			
	CM 11	F	217,15		21,59	30,52	169,98	2118	23,579	13,0746	14,845	9,556			
	CM 12	M	335,65		23,27	34,55	200,17	2506	26,081	14,849	17,3255	9,564			
	CM 16	F	279,6					2280							
	CM 17	F	293,73					2170							
	CM 18	F	200,5					2320							
	CM 96	F	187,3					2257							
	GC 34	F	117,7	41,51	20,38	21,1	125,31	1374	19,25	10,75	13,95	9,18			
GC 35	F	196,6	50,65	28,12	26,77	155,5	1551	20,12	12,79	15,53	8,65				
GC 36	F	168,9	46,42	25,79	25,24	150,38	1608	20,61	11,94	15,47	8,16				
GC 37	F		41,4	23,71	25,3	128,8									
GC 40	F	141,2	44,23	26,65	26,65	137,11	1884,2	18,93	12,95	14,25	8,46				
GC 41	F	155,3	46,91	23,95	24,08	140,9	1586	19,14	11,32	14,31	8,05				
GC 83	M	116,7	41,45	23,09	23,97	129,42	1579	19,03	12,91	13,85	8,46	17,35	5,995	1,058	
GC 92	M	121,5	42,45	23,82	24,22	136,16	1685,7	19,97	12,12	14,66	8,98	22,084	3,67	0,786	
GC 93	M	222,8	48,23	26,21	25,42	166,9	1934	21,71	13,92	16,06	9,08	30,5	12,7	2,197	
<i>Heliophobius arg.</i>	HA 94	F	169				1786								
	HA 98	F	235,3				1678								
	HA 105	F	145				1651								
	HA 106	F	97,4				1478								
	HA 108	F	232				1248								
	HA 110	F	150,8				1489								
<i>Heterocephalus glaber</i>	HG 1	F	38,68			17,99	469	13,375	7,875	10,125	5,75				
	HG 2	M	35,47			18,85	460	13,375	8	10	5,625				
	HG 3	M	33,79		38,6	15,66	99,37	445	13,125	7,875	9,75	5,625			
	HG 4	M	41,16			20,08	97,77	470	13,375	8	10	5,375			
	HG 5	F	50,9		30,7	19,98	110,21	469	13,4375	7,875	9,5	5,25			
	HG 56	F	?	25,3	44,52	18,1	105,48	515,7	12,66	7,79	9,97	5,68	9,144	2,19	0,284
	HG 57	F	58,5	25,77	39,24	19,08	106,74	479	12,33	7,98	9,53	5,37	11,93	4,03	0,432
	HG 58	M	46,98	26,9	38,3	16,59	110,78	464	14,22	8,73	10,55	6,03	8,59	2,9	0,32