

Jde např. o ještěrku živorodou nebo zmiji obecnou, které žijí od Britských ostrovů po asijský Dálný východ a od balkánských pohoří po Skandinávii. Glaciální refugia ještěrky živorodé byla lokalizována v oblastech dnešního Chorvatska, Bulharska, Srbska, Černé Hory a Rumunska, odkud v případě dvou nejrozšířenějších linií došlo koncem pleistocénu k expanzi do Evropy a dále do Asie. Zmije obecná v první vlně kolonizace ve středním pleistocénu začala postupovat z refugií na severu Apeninského poloostrova (a byla zadržena Alpami – tzv. italská nebo též alpská evoluční linie, pravděpodobně specifický taxon), z jihozápadního Balkánu (která osídlila horské oblasti Balkánu a dala vzniknout poddruhu *V. berus bosniensis*, obr. 9) a z doposud neupřesněného území v rumunských Karpatech na sever, přičemž nejvíce se šířily populace právě z Karpat, korespondující s tzv. severní linií. V období svrchního pleistocénu se severní linie diverzifikovala, což poukazuje na existenci dalších glaciálních mikrorefugií mimo Středozemí, z nichž se zmije obecná mohla šířit v druhé vlně kolonizace do zbylé části areálu. Např. na Slovensku se proto dnes vyskytují dvě různé podlinie (karpatská a východní) pocházející z odlišných mikrorefugií (např. Živa 2015, 2: 85–86).

Když zůstaneme u zmijí, tak z. růžkatá se do střední Evropy (Slovinsko, jižní Ra-

kousko) a přilehlé oblasti v severní Itálii dostala z balkánského jadranského refugia. Její předek nejspíše vznikl na Balkáně v miocénu, případně poloostrov v té době osídlil z jiného centra. Rozrůznění populací pak proběhlo relativně rychle v pliocénu. Následný opakovaný vliv pleistocenních glaciálních cyklů měl za následek rozdrobení populací do několika refugií po celém Balkáně (příklady jsme již uvedli výše). Ke kolonizaci střední Evropy pak přispěla severozápadní linie, šířící se podél Jadranu dvěma možnými trasami. Jedna vedla v blízkosti dnešních Kvarnerských ostrovů přes Istrii do severního Slovinska a jižního Rakouska, druhá dosáhla severovýchodní Itálie napříč Jaderskou pávní, která v té době byla pevninou.

Jak jsme zmínili, hned z několika refugií severního Balkánu a karpatské oblasti pocházejí středoevropské populace slepýše křehkého a s. východního. Zřejmě z jihovýchodního Řecka či Bulharska se v poledové době do střední Evropy rozšířila ještěrka zelená. Až do Maďarska pronikla štiřlovka kaspická. Rychlá disperzní schopnost užovky stromové pomohla východní linii druhu kolonizovat po skončení posledního ledovcového maxima střední a severní Evropu z balkánského útočiště, zatímco zbytek evropského areálu obsadily populace z apeninského refugia (Musilová a kol. 2010). Užovka podplamatá pro cestu do střední Evropy

využila zřejmě nivu Dunaje, což potvrzuje identické typy mitochondriální DNA u bulharských a západoněmeckých populací i kosterní pozůstatky holocenního stáří. K těmto kolonizacím muselo docházet rychle, jak svědčí hlavně fosilní data ze střední Evropy a jižní Skandinávie u teplotně náročnějších druhů (např. želva bahenní, užovka stromová), které se v době klimatického optima holocénu vyskytovaly dokonce severněji než v současnosti.

Z hlediska genetické diverzity herpetofauny nepředstavuje střední Evropa příliš významný region, protože kvůli efektu zakladatele (šíření se účastnila jen omezená část populace a jejich potomků) mají středoevropské populace obvykle nižší genetickou variabilitu. Výjimku představují čolek obecný, slepýši, užovka obojková nebo zmije obecná, protože jejich středoevropské populace pocházejí z více evolučních linií původem z různých glaciálních refugií. Ve střední Evropě se pak stýkají a vytvářejí kontaktní a hybridní zóny (např. Kindler a kol. 2017). To už je ale téma na jiný článek.

Práce vznikla za podpory Agentury pro vědu a výzkum Slovenské republiky pod číslem APVV-15-0147.

Seznam použité a doporučené literatury najdete na webových stránkách Živy.

Tereza Vlasatá

Jak se žije hlodounům v etiopském pohoří Bale? Telemetrická studie jedinečného podzemního hlodavce

Studiu hlodavců s podzemní (fosoriální) aktivitou se věnuje mnoho vědeckých skupin po celém světě. Specifické vlastnosti podzemního prostředí, jako je nízká koncentrace kyslíku, vysoká koncentrace oxidu uhličitého nebo absence vnějších podnětů běžně používaných k orientaci v prostoru, vystavují všechny tyto hlodavce obdobným selekčním tlakům, díky čemuž se stali ideálním modelem pro výzkum mozaikovitě konvergentní evoluce (Nevo 1999). Jejich specializace na život v podzemí se projevuje modifikovanou morfologií, fyziologií, ale i chováním (viz např. seriál v Živě 1996, 1–4), a proto výzkum těchto hlodavců přesahuje do mnoha vědních oborů. Např. v medicíně se badatelé věnují především studiu jejich dlouhověkosti a odolnosti proti rakovině.

Jedna z pracovních skupin, která se zabývá podzemními savci, funguje i na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Kromě laboratorních studií zaměřených především na fyziologii a chování různých druhů hlodavců, např. rypošů (čeleď Bathyergidae) ze savan východní a jižní Afriky, patří mezi

naše zajímavé práce z terénu i výzkum aktivity a chování fosoriálního hlodavce hlodouna velkého (*Tachyoryctes macrocephalus*). Přinesl mnoho nových poznatků o tomto endemickém druhu Etiopské vysočiny, o kterém se příliš nevědělo, a zároveň poskytl možnost zasadit tyto poznatky do kontextu dalších studií.

Aktivita fosoriálních hlodavců

Jedním ze základních aspektů biologie každého druhu je denní pohybová aktivita, její množství, typ a rozvržení během 24hodinového cyklu. Správné načasování aktivity a odpočinku je pro savce z hlediska přežití zcela zásadní a vliv na něj má mnoho vnějších abiotických i biotických faktorů, které utvářejí u většiny druhů konkrétní vzorec aktivity. U podzemních savců se dříve předpokládala nepravidelná aktivita, protože jsou životem pod zemí izolováni od cyklických změn prostředí a vnějších podnětů (hlavně střídání a délky světla a tmy), které běžně aktivitu řídí. Bylo ale prokázáno, že i oni vykazují určitý vzorec. Podle čeho se tedy v tmavých podzemních tunelech orientují? Jednou z možností je, že se řídí podle teploty, jež i pod zemí v průběhu dne mírně kolísá (např. Šklíba a kol. 2014). U některých fosoriálních hlodavců, kteří většinu času tráví v podzemních tunelových systémech, ale krmí se převážně na povrchu, se ale dá předpokládat, že jejich aktivitu bude ovlivňovat kombinace faktorů z podzemního i nadzemního prostředí. Abychom našli rozhodující faktory, je užitečné studovat chování druhů žijících na nehostinných místech, jako jsou např. vysokohorské nebo chladné biotopy s extrémními podmínkami. Třeba cokor čínský (*Eospalax fontanieri*) z Tibetské plošiny na chlad a nedostatek potravy reaguje tak, že šetří energii a zůstává po většinu dne ve svém hnízdě (Zhang 2007). Dalším příkladem behaviorální adaptace může být změna načasování aktivity známá u svišťů a sýslů z horských oblastí a stepí Eurasie a Severní Ameriky. Ti během horkých dnů



1 Nad zemí se hlodoun velký (*Tachyoryctes macrocephalus*) vyskytuje, i když se právě nevěnuje sběru potravy nebo vyhrabávání zeminy. Podle naší hypotézy může jít o slunění (basking).

2 Hlodoun velký při sběru potravy ve většině případů vylézá z nory jen napůl a vytrhává vegetaci v těsné blízkosti. Někdy se ale vydá za potravou i na vzdálenost několika decimetrů a pozpátku se rychle vrací zpět do podzemí.

3 Studijní lokalita Web Valley se nachází v nadmořské výšce 3 500 m. Okraje periodického mokřadu, který ji protíná, obývají hlodouni ve vysokých populačních hustotách (až 70 jedinců/ha).

omezují pohyb kolem poledne, kdy jsou teploty nejvyšší. Vzniká tak bimodální charakter aktivity (kulminující během dvou částí dne), který bývá jinak unimodální (Melcher a kol. 1990). Snažili jsme se zjistit, jak je tomu u hlodounů.

Aktivita hlodouna velkého

Tito hlodavci patří do čeledi slepcovití (Spalacidae) a podčeledi hlodounů (Rhizomyinae). Od víceméně striktně podzemních slepců se liší částečně nadzemním způsobem života. Podčeleď Rhizomyinae

je v současné době obvykle rozdělována do 6 druhů – čtyři zástupci náležející do rodů *Rhizomys* a *Cannomys* jsou asijské, zatímco zástupci rodu *Tachyoryctes* africké. Africký rod má rozšíření v Etiopii, Keni, Tanzanii, Rwandě, Ugandě, Burundi a Demokratické republice Kongo v nadmořských výškách od 1 200 do více než 4 000 m. O počtu druhů rodu *Tachyoryctes* se vedou spory. Někteří vědci rozlišují pouze dva druhy, jiní až 14. S jednoznačnou platností se zatím uznává pouze hlodoun velký (*T. macrocephalus*), jehož odlišnost vidíme na první pohled. Dorůstá především výrazně větších rozměrů než ostatní druhy (až 31 cm bez ocasu, proti 17–26 cm i s ocasem u menších druhů). Uvádí se, že hmotnost dospělců se pohybuje od 300 g až do 1 kg. Rozdílné bývá také zbarvení srsti, které není u hlodouna velkého tak proměnlivé – je hnědé s šedými nebo rezavými odstíny. Asi nejvýraznějším znakem typickým pro hlodouna velkého je umístění očí – podobně jako např. u hrochů posunutě nápadně navrch hlavy (dorzálně). Na rozdíl od striktně podzemních hlodavců se pravidelně vydává za potravou nad zem a dorzální umístění očí mu nejspíše slouží ke zvýšení šance na včasné zaznamenání blížícího se nebezpečí při pohledu z nory. Jde o soliterně žijící druh.

Areál výskytu hlodouna velkého je spojován s jediným místem na světě, a to s unikátním afro-alpínským pásem pohorí Bale v jižní Etiopii (jedna z částí Etiopické vysočiny), kde tito hlodavci žijí na travnatých planinách a vřesovištích v nadmořských výškách 3 000 až 4 150 m. Pro ekosystém mají zásadní význam. Jako dominantní herbivoři přímo zasahují do složení rostlinného společenstva konzumací velkého množství biomasy (především kontryhele *Alchemilla abyssinica*). Vyhrabávaním tunelů v průměrné hloubce 30 cm a neustálým rozrýváním a převrácením půdy zase mění minerální složení půdy, čímž nepřímo ovlivňují druhové složení rostlinného společenstva. Důležití jsou i pro další druhy hlodavců, kteří využívají jejich opuštěné podzemní chodby jako úkryt. A v neposlední řadě slouží jako kořist. V jídelníčku dalšího endemitu Etiopické vysočiny, vlčka etiopského (*Canis simensis*, obr. 4), mají téměř 50% zastoupení. Podobně jako vlček i hlodoun je řazen mezi ohrožené druhy kvůli značně omezenému areálu ovlivňovanému pastevectvím. Přestože je hlodoun velký pro své okolí tak důležitý, o jeho ekologii a aktivitě se dodnes vědělo jen málo. Cílem našeho výzkumu proto bylo tyto znalosti rozšířit, a hlavně doplnit informace o aktivitě hlodounů v přirozeném prostředí.

Vydali jsme se tedy do národního parku Bale v Etiopii, kde jsme téměř čtyři měsíce shromažďovali telemetrická a ekologická data. Naše první výprava se uskutečnila v říjnu a listopadu 2013, těsně po skončení místního období dešťů. Druhá proběhla v únoru a březnu 2014, kdy vrcholilo období sucha. Zásadní rozdíl mezi oběma periodami spočíval v odlišných klimatických a ekologických podmínkách. Průměrná denní teplota (9,6 °C) i její maximální hodnota (rozmezí průměrné minimální a maximální teploty 15,1 °C) byly během první periody prokazatelně nižší než během druhé (11 °C, resp. 26,9 °C). Zároveň s teplotou a srážkami (v dubnu až říjnu v průměru celkově 897 mm, v listopadu až březnu 260 mm) se měnilo množství dostupné potravy, které je ve vrcholném období sucha na lokalitě výrazně nižší. Kromě těchto sezonních změn se hlodouni každodenně potýkají s teplotními výkyvy mezi dnem a nocí (v období sucha rozdíl dosahuje až 40 °C), omezenou potravní



nabídkou a s nebezpečím nadzemní predace. Všechny tyto okolnosti mohou mít na jejich život a běžné chování zásadní vliv. Nejprve bylo nutné zjistit, kolik času hlodouni tráví mimo hnízdo, kolik nad zemí a jak je jejich celková aktivita rozložena během dne. Stejně jako v ostatních studiích jsme pro tyto účely zvolili metodu telemetrie (také Živa 2013, 5: 234–237 nebo 2016, 6: 314–315). Monitorování probíhalo poblíž tábora Sodota, kde se nám podařilo odchytit a označit obojkem s vysílačkou 27 jedinců. V průběhu telemetrie se ale kvůli predaci, přemístění nebo úhynu snížil počet sledovaných zvířat. Do statistických analýz jsme tak nakonec použili data zahrnující 17 jedinců. Během obou monitorovacích period jsme po dobu 8 dní sledovali případný pohyb každou hodinu, vždy od 6:00 do 21:00 hod.

Ukázalo se, že hlodouni tráví většinu času ve svých podzemních hnízdech. Průměrně 78 % dne. Stejně tak jsme zaznamenali velmi nízkou nadzemní aktivitu – průměrně 5,3 %. Nad zemí tráví nejkratší možnou dobu a většinou zde potravu jen sbírají, stahují pod zem a tam ji teprve zpracovávají. Nízké hodnoty napovídají, že naše předpoklady o vlivu nadzemních teplot na aktivitu jsou správné a snížení pohybu může být považováno za jednu ze strategií, jak se vypořádat s extrémními podmínkami v Bale. Také se domníváme, že sezonní změna nadzemní aktivity, kterou jsme rovněž zaznamenali, může do značné míry souviset s behaviorální termoregulací (obr. 5). Během času stráveného venku se hlodouni věnovali buď potravě, jejímu vyhledávání a konzumaci, nebo jiné činnosti (např. pozorování okolí nebo odstraňování přebytečné zeminy z tunelů). Při sledování jejich nadzemní aktivity jsme zjistili, že ačkoli se její celková intenzita mezi sezonami změnila, procento času, které věnovali sběru potravy, zůstalo v podstatě stejné. Proč tedy trávili více času nad zemí v chladnějším období? Jedno z možných vysvětlení je, že se během dne snažili vyhřívat. Slunění (basking) bylo jako behaviorální termoregulační strategie pozorováno také u dalších druhů hlodavců žijících v klimaticky nepříznivém prostředí (např. Hinde a Pillay 2006).

V souvislosti s množstvím aktivity jsme zaznamenali poměrně širokou individuální variabilitu. V rámci studijní lokality



4 Vlček etiopský (*Canis simensis*) – nejhroženější psovitá šelma na světě a hlavní predátor hlodouna velkého
5 Mimohnízdni aktivita telemetricky sledovaných hlodounů (A) a průměrná teplota na povrchu a v hloubce 30 cm pod zemí (B) během 24 hodin. Čárkovaně je ve sloupcích vyznačena nadzemní aktivita. Tmavá část (osa x) znázorňuje noční fázi dne v první (nahore) a v druhé periodě (dole).
6 Mrazivé ráno v táboře Sodota není během období sucha (listopad–březen) nic neobvyklého. V noci mohou teploty klesat až k $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Snímky a orig. T. Vlasatý

využívali sledovaní jedinci prostor, který se u každého mírně lišil potravní nabídkou. Rozdíl se ještě zvětšil, když se některá zvířata mezi sezonami přesunula do oblasti vysychajícího mokřadu, kde i ve vrcholícím období sucha bylo stále relativně velké množství vegetace. Vystala tím otázka, zda a jak tato sezonní změna potravní nabídky působí na chování sledovaných jedinců. Ukázalo se, že větší potravní nabídka má negativní vliv na aktivitu nadzemní a pozitivní na celkovou aktivitu mimo hnízdo. Zatímco první vztah odpovídá našemu předpokladu, že se s dostupností potravy sníží čas potřebný pro její vyhledávání, pro druhý je třeba najít jiné vysvětlení. Zvýšení aktivity

mimo hnízdo může být dáno tím, že přesun do potravně bohatší, nicméně nové a nezmapované oblasti vyžadoval hloubení čerstvých chodeb, a proto byli hlodouni aktivnější mimo hnízdo v podzemí.

Jak už bylo uvedeno, správné načasování aktivity je pro každé zvíře podstatné a existuje mnoho faktorů, které ho ovlivňují. Např. extrémní teplota způsobí, že zvíře změni běžný vzorec chování, aby uniklo nutnosti vynaložit energii na termoregulaci. Na lokalitě v Bale došlo mezi období deště a sucha k výraznému zvýšení denního rozmezí teplot i maximálních naměřených hodnot (během nejteplejších dnů až $37,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ve stínu). Za předpokladu, že aktivitu hlodouna ovlivňuje nadzemní teplota, by se dalo očekávat, že dojde k sezonní změně, např. v podobě jejího bimodálního průběhu v období sucha, kdy jsou teploty kolem poledne extrémně vysoké. Žádné takové chování jsme ale nezaznamenali. Hlodouni v obou částech roku vykazovali stejné schéma aktivity během dne, vrcholící vždy mezi 10. a 15. hodinou. Vzhledem k tomu, že se z větší části pohybují pod zemí, kde je velmi těžké zbavit se přebytečného tepla a hrozí přehřátí, dalo by se předpokládat, že teplotní optimum mají nastavené na vyšší teploty podobně jako jiní podzemní hlodavci. Riziko pro ně tak budou představovat spíše nízké nadzemní teploty. Údaje o jejich ekofyziologii ale bohužel stále neznáme.

Naše studie dala nahlédnout do života fascinujícího endemického druhu Etiopie, odpověděla na některé otázky ohledně jeho aktivity a vytvořila prostor pro mnoho dalších. Za hlavní behaviorální strategie sloužící hlodounům velkým k úspoře energie považujeme sníženou aktivitu, její synchronizaci s nadzemní teplotou a příležitostné slunění zvířat. Jaké další adaptace pomáhají hlodounům přežít v extrémních vysokohorských podmínkách, je téma pro další výzkum.

Práce byla podpořena projekty Grantové agentury ČR (P506/11/1512), Grantové agentury JU (156/2013/P a 04-151/2016/P) a ERC (669609).

Seznam použité a doporučené literatury najdete na webových stránkách Živy.

