

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká Fakulta**

TAXONOMICKÁ VARIABILITA TARZÁLNÍCH ŽLÁZ U SAVCŮ

Bakalářská práce 2013

Martin Hůlka

Školitel: RNDr. Jan Robovský, Ph.D.

České Budějovice 2013

Hůlka M., 2013: Taxonomická variabilita tarsálních žláz u savců [Taxonomic variability tarsal glands of mammals. Bc. Thesis, in Czech] - 37p, Faculty of Sciences, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic

Annotation:

Tarsal glands or Meibomian glands are sebaceous glands situated in the eyelids of mammals. These glands are important for visual abilities the eyes. The number of Meibomian glands and their morphology and location are often species-specific. Unfortunately, all our knowledges are derived from only several domestic animals and rodents, especially of arvicoline rodents. This thesis deals with the variability of other mammalian groups based on literature review and own results.

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

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

V Českých Budějovicích

.....
Martin Hůlka

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěl poděkovat školiteli Janu Robovskému za ochotnou pomoc při vzniku této práce, za obětování času a trpělivost. Také děkuji Ing. Benjamínovi Hlivkovi (preparátor), Ing. Lence Václavové (Zoo Plzeň) a prof. Hynkovi Burdovi (Universität Duisburg-Essen) za poskytnutí materiálu pro tuto práci a Bc. Tereze Holicové za pomoc a obětování času při fotografování materiálů.

V neposlední řadě děkuji rodičům, dalším příbuzným a přátelům za velkou podporu v průběhu celého studia.

Obsah

1. Úvod	1
2. Charakteristika Meibomianových žláz	1
2.1 Stavba	1
2.2 Funkce	3
3. Taxonomická variabilita Meibomianových žláz	4
3.1 Cíl práce	4
3.2 Metodika popisování Meibomianových žláz	4
3.3 Metodika přípravy očních víček v laboratoři	5
3.4 Metodika zhodnocení fylogeneze žláz	6
3.4 Metodika statistického zhodnocení variability žláz	6
3.6 Metodika měření plochy žláz v očním víčku	6
4. Výsledky	7
4.1 Literární rešerše	7
4.2 Vlastní sledování	16
Sudokopytníci	16
Lichokopytníci	18
Šelmy	18
Primáti	21
Hlodavci	22
Zajícovci	25
Tany	25
Hmyzožravci	25
Letouni	25
Vačice	26
Málozubí	26
5. Diskuse	27
6. Závěr a perspektivy	35
7. Literatura	36

1. Úvod

Tarzální žlázy (*glandulae tarsales*) jsou zvláštním typem mazových žláz. Přesnější název těchto žláz je Meibomianovy žlázy. Jsou pojmenovány po Heinrichovi Meibomianovi, který je jako první v roce 1666 popsal (Ibrahim et al. 1992; Driver & Lemp 1996), byť se o nich zmiňuje už Galén (2 stol. n. l.) (Driver & Lemp 1996). Heinrich Meibomian žil v letech 1638 až 1700 a proslavil se jako univerzitní profesor na Helmstedtské univerzitě¹

Název tarzální žlázy je odvozen od zpevněné centrální oblasti očního víčka, která je označována jako *tarsus* (popř. tarzální ploška). Tento jejich název může v některých případech způsobit záměnu za tarzální žlázy u jelenovitých, které mají zcela odlišný účel a lokaci než Meibomianovy žlázy. U jelenovitých slouží tyto žlázy k šíření pachových signálů pro sociální komunikaci v populaci a jsou umístěny na zánártí (Gassett et al. 2000). Navzdory této nejednoznačnosti s názvem této bakalářské práce budou tarzální žlázy dále označovány podle jejich přesnějšího názvu jako Meibomianovi žlázy.

Meibomianovi žlázy se v rámci obratlovců vyskytují pouze u savců, ale u některých z nich došlo k vymizení. Konkrétně je známo pro kytovce a ploutvonožce, tedy velké savce z velké části vázané na vodní prostředí (Driver & Lemp 1996). Pro detailnější pohled na taxonomickou variabilitu savců viz níže.

2. Charakteristika Meibomianových žláz

2.1 Stavba

Tyto žlázy jsou velmi podobné jak svým vývojem, tak i svou stavbou mazovým žlázám u chlupů savců, ale na rozdíl od nich nejsou spojeny s vlasovým folikulem (Nien et al. 2010). Embryonální vývoj žláz je detailně popsán Kleelem u laboratorních myší (1921) a Addisonem a Howem (1921) u laboratorních krys. Podle jejich výzkumu jsou první náznaky Meib. žláz viditelné u myšího embrya už v 15. dni vývoje a u krysího zárodku v 21. dni vývoje. Další zástupcem savců s popsáním embryonálním vývojem je hraboš polní (*Microtus arvalis*), u něhož se základy žláz objevují ve 14. dni vývoje (Buchtová 1999). Vývoj žláz je zakončen již před porodem, jedinec se tedy narodí s plně vyvinutými a funkčními žlázami (Quay 1954).

¹ <http://www.whonamedit.com/doctor.cfm/582.html>

Žláza má dvě základní stavební jednotky. Vylučovací kanálky (centrální a sekreční) a jádérka (Driver & Lemp 1996). Hlavní osa každé žlázy je tvořena centrálním vylučovacím kanálkem, na který jsou napojeny jednotlivá jádérka neboli alveoly skrze sekreční kanálky (Baba et al. 1990).

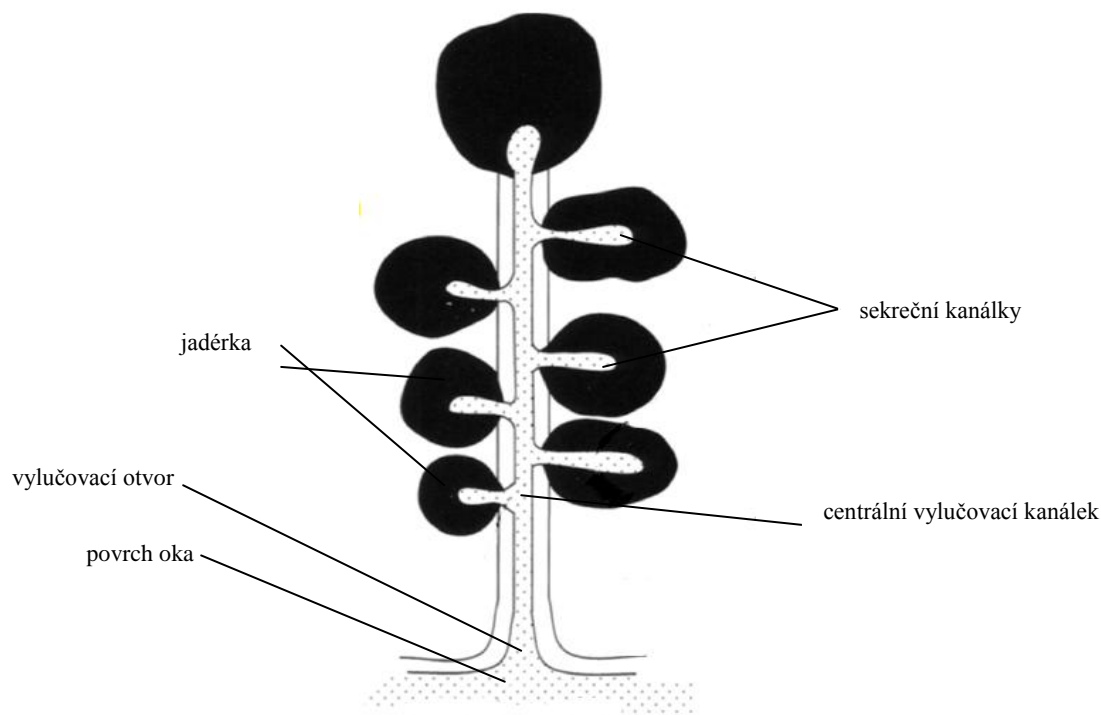
Vylučovací kanálky (centrální a sekreční) nevytváří žádné sekrety, pouze slouží k odvádění sekretů do vylučovacího otvoru (Driver & Lemp 1996). Centrální kanálek je obklopen čtyřmi vrstvami buněk, vylučovací otvor až šesti vrstvami, které jsou připojeny na bazální membránu. Buňky obklopující centrální kanálek jsou částečně keratinizovány, zvláště při „opening“ (Gassner et al. 2011). Dále se ví, že buňky sekrečního kanálku obsahují destičkovitá tělíska, tonofilamenta a keratinohyalinová granula (Driver et al. 1996).

Sekreční produkty, tzv. Meibum se vytváří v jádérkách neboli alveolech. V každém alveolu se nachází pevná buněčná masa tvořící sekrety (Baba et al. 1990). Buněčná masa je obklopena bazální membránou se sítí vláken. Alveoly mohou být umístěny jednotlivě nebo sloučeny do jednoho útvaru. Jejich počet se logicky promítá na délce žlázy. Na nejdelších žlázách může být nerovnoměrně umístěno 30 až 40 alveolů (Driver & Lemp 1996). Buněčná hmota v alveolu se skládá ze dvou druhů buněk, vnějších a vnitřních. První typ, vnější buňky, dále vytváří dva typy buněk lišící se tvarem. Jedním typem jsou kostkovité buňky s oválným jádrem a druhým mnohostěnné buňky s kulovitým jádrem (Baba et al. 1990). Čím jsou buňky umístěné blíže ke středu alveolu, tím se více zvětšují, ztrácejí buněčná jádra a vytvářejí akumulací prostor pro lipidy (Driver & Lemp 1996). Na Obr. 1, lze vidět jednoduché schéma, jak tarsální žlázy přibližně vypadají a jak jsou jejich jednotlivé součásti propojeny.

Celý obvod Meib. žlázy je oddělen pomocí bazální membrány jáderek. Ta odděluje prostor žlázy od podpůrné vazivové tkáně tarsální plochy očního víčka a mizních mezer. Dále je Meib. žláza obklopena sítí nemyelizovaných nervových axonů, kolagenem, fibroblasty a hlavně krevními cévami (Driver & Lemp 1996).

Vylučovací otvor Meib. žláz na vnitřní straně očního víčka je obklopen matným políčkem. Na něj navazuje tmavý, někdy i průsvitný prstenec. Vnější část vylučovacího otvoru obaluje matná, často pigmentem zbarvená pokožka očního víčka (Driver & Lemp 1996).

Tento popis stavby je získán z výzkumů, které byly zaměřeny na Meib. žlázy člověka a myši. U jiných zástupců není stavba žláz tak podrobně popsána.



Obr. 1: Schéma stavby Meibomianovy žlázy (podle Paul et. al. 1996)

2.2 Funkce

Funkce Meib. žláz se relativně tuší (zvláště u člověka), byť se jistě mnoho nového zjistí (Driver & Lemp 1996; Gasser et al. 2011). Za hlavní funkci těchto žláz je považováno vylučování směsi lipidů a proteinů souhrnně nazývaných jako „Meibum“ (tento termín se používá od roku 1981) (Knop et al. 2009). Meibum má tři důležité úkoly: zpomaluje rychlost odpařování slz ze slzného filmu na očním povrchu, napomáhá svou strukturou k lepšímu lomu světla (Driver & Lemp 1996) a plní také funkci základní opory při interakcích mezi vzduchem a kapalinou na očním povrchu (Maskin et al. 1991). K dalším funkcím patří zabránění odtoku slz, vytváření nepropustného utěsnění na konci víček, ochrana proti rozmočení kůže na okraji víčka a ochrana proti znečištění slzného filmu sekrety mazových žláz (Driver & Lemp 1996). K dalším úkolům sekretu tarzálních žláz patří ochrana pomocí vylučování β -defensinu, který slouží jako ochrana proti proniknutí a působení bakterií (Yasui 2006).

Zmíněné funkce ale tyto žlázy nevykonávají individuálně. K dosažení ideálních podmínek pro fungování Meib. žláz je potřeba přítomnosti a správné funkce dalších přídavných žláz nebo zvláštních útvarů (buněk) ve zrakovém aparátu savců. Druhem přídavných žláz jsou například Zeisovi žlázy, které mají podobné složení sekretů (Maskin et al. 1991). Dále jsou nápomocné slzné žlázy a také spojivkové pohárkovité buňky (Gasser et al. 2011).

Tyto žlázy jsou poslední dobou zkoumány z hlediska jejich dysfunkcí a jejich příčin, logicky nejvíce v rámci humánní medicíny (Driver & Lemp 1996). Pro jejich výzkum byl dokonce geneticky vyvinut speciální druh myši známých jako „Rhino Mouse“ (Jester et al. 1988). Hlavní dysfunkcí Meib. žláz je tzv. „suché oko“ (v angličtině označované jako „dry eye“). Jde o poruchu v sekreční funkci tarzálních žláz (zatímco slzní žlázy fungují normálně), při kterém dochází k rychlému výparu a i k odtoku slz z očního povrchu (Driver & Lemp 1996).

3. Taxonomická variabilita Meibomianových žláz

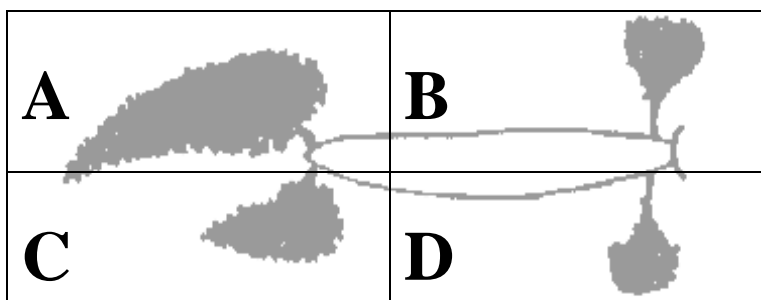
3.1 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je vytvořit souhrnný obraz variability počtu a rozložení Meib. žláz v očním víčku savců na základě publikovaných studií a vlastního sledování nashromážděného materiálu z různých zdrojů (zoologické zahrady, terén).

3.2 Metodika popisování Meibomianových žláz

Před představením literární rešerše a vlastních výsledků je potřeba nejprve vysvětlit několik základních informací k popisování žláz. Pro popis byla použita terminologie, kterou najdeme ve většině dosud vydaných prací (Buchtová 1999; Hrabě 1979; Quay 1954). Tuto terminologii jsem převzal, protože je jednoduchá, přehledná a vhodná pro dobrou interpretaci výsledků zjištěných mnou nebo uvedených v jiných pracích.

Metodicky jsou oční víčka na jednom oku rozdělena do čtyř sektorů. Horní víčko se člení do sektoru A a B. Sektor A se přesněji nazývá zadní nebo také laterální koutek a sektor B přední nebo mediální koutek horního víčka. Dolní víčko je rozděleno stejně s tím rozdílem, že zadní koutek leží v sektoru C a přední koutek se nachází v sektoru D. Pro lepší představu uvádím Obr. 2, kde je schéma znázorněno podle Hraběte (1979).



A zadní roh horního víčka B přední roh horního víčka
 C zadní roh dolního víčka D přední roh dolního víčka

Obr. 2: Schéma rozdělení víček pravého oka do čtyř sektorů

I jednotlivé žlázy nacházející se na očním víčku mohou mít přesné pojmenování určené jejich polohou. To se týká především označení pro nejkrajnější žlázy v očním víčku. Žláza umístěná na okraji zadního koutku horního víčka (sektor A) *glandula tarsalis posterior superior prima* je často nazývána jako extrapalpebrální žláza (Loewenthal 1931). Následující žlázu nazýváme stejně, jenom číslovka na konci latinského názvu se změní z *prima* na *secunda* apod. Žláza nacházející se v předním koutku horního víčka (sektor B) se jmenuje *glandula tarsalis anterior superior prima*, dále následuje stejný princip pojmenovávání jako v případě první žlázy. V dolním víčku je první žláza umístěná v zadním koutku (sektor C) pojmenována jako *glandula tarsalis posterior inferior prima* a v předním rohu jako *glandula tarsalis anterior inferior prima* (Šulc 1929).

Z hlediska terminologie, konkrétně vědeckých jmen savčích druhů, je použito taxonomické review Wilson a Reeder (2005) s výjimkou domácích druhů, kde používám jména navržená Gentrym a kol. (2004).

3.3 Metodika přípravy očních víček v laboratoři

Postup přípravy očních víček pro lepší zviditelnění tarzálních žláz byl, stejně jako metodika popisu, převzat z jiných pracích zabývajících se touto problematikou.

Při manipulaci s očními víčky jsem se držel nejvíce postupu, který použil ve své práci Hrabě (1974a). Celé oční víčko bylo nejprve obarveno roztokem etanolu a barviva Sudan Black (Sudan Black B Staining System), který celé Meib. žlázy obarvuje černě. Roztok barviva byl připraven v poměru 1 gram barviva na 1 litr 60% ethanolu.

Víčko v barvicím roztoku zůstalo přibližně jeden týden při pokojové teplotě. Poté bylo převedeno do odbarvovacího roztoku, jako který posloužil

2,5 % hydroxid draselný (KOH). V průběhu odbarvování byl odbarvovací roztok vyměňován vždy po třech dnech.

Rychlost odbarvování závisela na velikosti očního víčka, ale přibližně po 10 dnech byly Meib. žlázy viditelné. Po úplném odbarvení očního víčka byly Meib. žlázy dobře viditelné a většina okolní tkáně zesvětlala, až zprůhledněla. Poté bylo oční víčko ponořeno do 100 % glycerolu, který blokuje účinek KOH. Asi po jednom týdnu, kdy bylo víčko takto připraveno, byl glycerol vyměněn, aby byl vzorek uchován v dlouhodobě stabilním a dostatečně koncentrovaném médiu.

3.4 Metodika zhodnocení fylogeneze žláz

V rámci diskuse morfologie M. žláz u hrabošovitých jsem namapoval několik znaků na kladogram z práce Robovský et al. (2008, obrázek č. 5), konkrétně pro druhy se známou morfologií M. žláz (při konstrainované topologii). Znaky jsem nadefinoval na základě odlišné morfologie žláz, pokud se vyskytovala více než u jednoho druhu a současně ne u všech druhů. Evoluce těchto znaků byla zrekonstruována maximální parsimonií v programu NONA, resp. WINCLADA (počet replikací 10 000 x počet stromů v paměti za replikaci 100) s přiznáním všech nejednoznačností („unambig optimizations“).

3.4 Metodika statistického zhodnocení variability žláz

V programu Statistika (verze 10) byla za pomoci lineární regrese zhodnocena závislost průměrného počtu žláz a plochy žláz na délce moláru prvotního spodního pro hrabošovitě na základě literatury. Ten byl zvolen jako parametr velikosti druhu – oproti hmotnosti či velikosti těla má menší rozptyl a není spojen jako např. váha na březosti apod. Podobně byla zhodnocena závislost průměrného počtu žláz s jejich plochou (rozlohou).

Výsledky z vlastního sledování nebyly prozatím analyzovány pro omezené taxonomické pokrytí a malý počet studovaných jedinců v rámci některých druhů.

3.6 Metodika měření plochy žláz v očním víčku

Pro změření ploch/rozlohy Meib. žláz v očních víčkách hrabošovitých byl použit program Merovo, který vznikl v rámci diplomové práce v roce 2010 na Ústavu radioelektroniky, Fakultě elektrotechniky a komunikačních technologií VUT v Brně. Autorem programu je Bc. Ondřej Mittner, spoluautor prof. Ing. Václav Říčný, CSc a vlastníkem programu je UREL (VUT Brno). Program je možno volně užívat.

Plocha žláz byla měřena na schématech prací zaměřených na variabilitu Meib. žláz s měřítkem.

4. Výsledky

4.1 Literární rešerše

Jak již bylo zmíněno, výzkum Meib. žláz člověka a několika modelových savčích druhů (myš, potkan apod.) od začátku 20. století narůstá, což se o výzkumu Meib. žláz dalších savců nedá říci. Existuje k dispozici jen několik studií, které různě kvalitně pokrývají variabilitu pár savčích skupin. Těmi několika kvalitními studiemi byly ale položeny základní kameny pro jejich další výzkum a dodnes objevené zákonitosti nikdo nevyvrátil.

V této kapitole předkládám soupis studií a jejich hlavních závěrů, ty budou v kapitole 5 (Diskuse) diskutovány při zohlednění dalších studií a jejich zobecnění.

Jako jeden z nejdůležitějších základních kamenů pro výzkum Meib. žláz můžeme považovat práci W. B. Quaye, která byla vydána roku 1954, a která navazuje na první detailní srovnávací studii Šulce (1929) popisující stav u hryzce vodního, ondatry, normíka rudého a hraboše polního. Je to doposud absolutně i relativně nejrozsáhlejší výzkum, co se týče počtu zkoumaných druhů savců. I když tarzální žlázy najdeme téměř u všech savců, jejich zkoumání se ve většině případů zaměřilo jen na hlodavce. Souvisí to možná se snazším sběrem materiálu a asi homogenitou některých skupin – např. hrabošů, u kterých v předmolekulární období systematické zoologie mohly tarzální žlázy vstoupit i do diskuse o jejich fylogenetických vztazích.

Quayova práce (1954) zahrnuje 47 druhů hrabošů z 14 rodů (viz Tab. 1), převážně ze severoamerické fauny. Tato taxonomickým vzorkem u savců nepřekonaná.

Práce ukázala na několik skutečností. Předně variabilita Meib. žláz není závislá na pohlaví, věku a rozmnožovací sezóně zkoumaného jedince. Naopak Meib. žlázy jsou odlišné u různých taxonů, což už naznačovaly závěry z dřívějších studií (např. Šulc 1929). V jeho práci také ukázal, že v průběhu evoluce hlodavců se může počet žláz redukovat. Zjistil, že u evolučně původnějších linií hrabošů (např. *Dicrostonyx*, *Lemmus*, *Phenacomys*, *Eothenomys*, *Clethrionomys/Myodes*) nedochází pravděpodobně k žádné redukci počtu žláz. Naopak k největší redukci počtu žláz dochází u těchto skupin *Arvicola*, *Microtus*, *Phaiomys*, *Lagurus* a *Ondatra*. Redukce spočívá hlavně v absenci žláz v centrální oblasti očního víčka a bývá rovnoměrná (pro horní i dolní víčko). Tato snížení počtu žláz jsou vyvážena větší

velikostí zbývajících žláz ve víčku, většinou rozložených v koutcích víčka, mimo víčko (prostorově se vejde). Autor se také zamýšlí nad možností, že redukci žláz může mít za následek i způsob života určitého druhu hlodavce. Protože u druhů, které hrabou v podzemí, jako například *Microtus oregoni* a *Microtus pinetorum*, je celková délka očních víček a samotných očí sice menší, ale Meib. žlázy jsou mohutnější než u ostatních druhů, patrně kvůli zvlhčování oka. Další významná redukce a morfologická změna asociuje s druhy vázaných na vodu (*Neofiber*, *Ondatra*). U nich jsou žlázy zvětšené, sloučené a umístěné v zadním rohu očního víčka. Počet zjištěných Meib. žláz v očních víčkách zkoumaných hlodavců je pro lepší přehlednost uveden v Tab. 1 spolu se seznamem zkoumaných zástupců hrabošů.

Tab. 1: Souhrn všech studovaných druhů v práci Quaye (1954), jména byla upravena podle taxonomického review Wilson a Reeder (2005), v případě změn na druhové úrovni zmiňují i původní jména (ta jsou vložena do uvozovek).

		Počet zkoumaných vzorků	Horní víčko	Dolní víčko	Obě víčka
<i>Dicrostonyx</i>	<i>groenlandicus</i>	5	7 – 15	7 – 15	14 – 29
	<i>hudsonius</i>	2	13 – 14	9 – 11	22 – 25
<i>Synaptomys</i>	<i>cooperi</i>	10	9 – 13	9 – 12	18 – 25
<i>Lemmus</i>	<i>lemmus</i>	3	11 – 13	10 – 13	22 – 24
	<i>trimucronatus</i>	8	8 – 16	9 – 13	18 – 27
<i>Clethrionomys/Myodes</i>	<i>glareolus</i>	16	6 – 12	7 – 13	14 – 25
	<i>rufocanus</i>	3	9 – 12	10	19 – 20
	<i>rutilus</i> (“mikado“)	1	9	8	17
	<i>gapperi</i>	73	3 – 13	3 – 12	6 – 24
	<i>gapperi</i> (“brevicaudus“)	3	11 – 13	10 – 11	21 – 23
	<i>californicus</i>	1	11	9	20
<i>Phenacomys</i>	<i>intermedius</i>	4	12 – 13	9 – 13	22 – 25
<i>Arborimus</i>	<i>longicaudus</i>	4	8 – 9	7 – 10	15 – 19
<i>Eothenomys</i>	<i>melanogaster</i>	1	7	8	15
	<i>miletus</i> (“fidelis“)	2	9 – 12	9	18 – 21
	<i>proditor</i>	2	8 – 9	8	16 – 17
	<i>olitor</i>	1	6	4	10
	<i>custos</i>	1	9	8	17
<i>Arvicola</i>	<i>amphibius</i> (“terrestris“)	5	2 – 3	1 – 2	3 – 5
	<i>amphibius</i>	2	3 – 7	2 – 4	5 – 11
<i>Microtus</i>	<i>oregoni</i>	4	2 – 5	0 – 3	2 – 8
	<i>richardsoni</i>	9	2 – 7	0 – 5	3 – 12
	<i>pennsylvanicus</i>	51	1 – 9	0 – 2	1 – 11
	<i>montanus</i>	3	2 – 4	0 – 1	3 – 4
	<i>longicaudus</i>	48	2 – 9	0 – 5	2 – 14
	<i>townsendii</i>	1	5	0	5
	<i>californicus</i>	10	3 – 6	1 – 3	4 – 9
	<i>mexicanus</i>	6	2 – 7	0 – 3	4 – 9
	<i>mexicanus</i> (“mogollonensis“)	4	2 – 4	2 – 3	4 – 7
	<i>xanthognathus</i>	1	2	1	3
	<i>arvalis</i>	16	2 – 5	1 – 3	3 – 7
	<i>agrestis</i>	5	2 – 4	1	3 – 5
<i>oeconomus</i>	4	1 – 8	1 – 6	3 – 14	

	<i>Oeconomus</i> ("operarius")	11	2–3	1–4	3–6
	<i>oeconomus</i> ("innuitus")	1	2	3	5
	<i>ochrogaster</i> <i>miurus</i>	4	3–7	2–3	4–10
	<i>subterraneus</i>	4	5–9	2	7–11
	<i>savii</i>	1	2	3	5
<i>Microtus</i> "Pitymys"	<i>lusitanicus</i> ("pelandonius")	1	3	2	5
	<i>pinetorum</i>	1	3	1	4
	<i>pinetorum</i> ("nemoralis")	6	2–5	0–3	2–8
<i>Phaiomys</i>	<i>leucurus</i>	1	3	1	4
<i>Chionomys</i>	<i>nivalis</i>	1	2	2	4
<i>Neofiber</i>	<i>alleni</i>	2	2	2	4
<i>Ondatra</i>	<i>zibethicus</i>	5	6–13	5–12	11–25
		3	2–5	2–3	4–8

Komplexnost této studie (Quay 1954) inspirovala další studie, často také na hrabošovitéch. Ty se zabývaly jak počtem žláz, tak i jejich rozložením v tarzálním disku očního víčka. V níže uvedených pracích se jejich autoři snažili o potvrzení nebo vyvrácení Quayových zjištění nebo zobecnění výskytu Meib. žláz.

Jedna z takovýchto prací je zaměřena na hraboše rodu *Lagurus* – Dearden (1959) Zaměřuje se na *L. lagurus* a šest poddruhů *Lemmiscus curtatus* (v práci pojmenován jako *Lagurus curtatus*). Všechny podruhy *L. curtatus* spolu s *L. lagurus* jsou uvedeny v Tab. 2 společně se zjištěným počtem Meib. žláz ve víčkách.

U rodu *Lagurus* jsou žlázy v očním víčku dlanitě rozloženy, a z hlediska velikosti jsou jednotné v horním i dolním víčku a jejich svislé uspořádání je v obou víčkách uniformní. Další znakem je, že žláza v horním víčku má vylučovací kanálek otevírající se do kanálku exorbitální slzné žlázy. V dolním víčku žlázy mají naopak jednoduché vylučovací kanálky, otevírající se do zadního koutku dolního víčka.

Žlázy u poddruhů *Lemmiscus curtatus* se dají lehce rozeznat od *L. lagurus*. Vyprazdňují se přímo do zadního koutku nebo do kanálku exorbitální slzné žlázy na vzdálenějším konci víčka. Jsou méně dlanitě rozložené a žláznatá tkáň je více rozsáhlá směrem k vnitřnímu okraji očního víčka než u *L. lagurus*.

U poddruhů *Lemmiscus curtatus* byla objevena velká variabilita žláz. U zástupce *L. c. pallidus* byly viděny žlázy, které mají vysokou a vláknitou formu v obou víčkách. U tohoto poddruhu jsou žlázy početnější a menší než u ostatních zástupců. U dalšího poddruhu *L. c. levidensis* tarzální žlázy postrádají vláknité formy. Poddruh *L. c. curtatus* má žlázy podobné těm, které jsou u *L. lagurus*, ale jsou těsněji rozložené. U *L. c. intermedius* nebyly nalezeny v očním víčku dlanitě rozložené žlázy. U dalších poddruhů jsou žlázy široké a

kompaktně uspořádané s nejrozsáhlejšími žlázami v centrální části víčka. Takovýmto zástupcem je *L. c. pauperrimus*. U posledního zkoumaného poddruhu *L. c. orbitus* jsou žlázy široké v obou víčkách.

Tato studie částečně nesouhlasí Quay-vu představu o evolučně „původních“ a „odvozených“ hrabošů (pestrušky Quay považoval za odvozenější). Dearden sice s představou evolučně „původnější“ a „odvozenějších“ souhlasí, ale poukazuje na to, že jeho zjištění u rodu *Lagurus* poukazují spíše na evolučně „původnější“ hraboše (rozložení žláz po celé délce okraje očního víčka nebo vysoký počet žláz). Jeho výsledky, ale také ukázali na již zmíněnou velkou vnitrodruhovou variabilitu a tedy potřebu analyzovat větší vzorky.

Tab. 2: Počet žláz v očních víčkách *Lagurus lagurus* a poddruhů *Lemmiscus curtatus* (Dearden 1959).

druh	počet vzorků	horní víčko	dolní víčko	obě víčka
<i>L. lagurus</i>	6	10 - 13	10 - 13	21 - 23
<i>L. c. pallidus</i>	12	10 - 14	8 - 12	18 - 25
<i>L. c. pauperrimus</i>	6	10 - 15	9 - 11	20 - 25
<i>L. c. curtatus</i>	6	10 - 13	10 - 12	21 - 25
<i>L. c. intermedius</i>	6	11 - 12	10 - 11	21 - 23
<i>L. c. levidensis</i>	7	8 - 11	6 - 11	14 - 21
<i>L. c. orbitus</i>	2	10 - 11	9 - 10	20

Více pozornosti bylo věnováno také hrabošíkům (dříve rody „*Pitymys*“ a „*Terricola*“, dnes podrody rodu *Microtus*), kde se uplatnily především při mezidruhovém srovnání (Hrabě 1974a; Hrabě 1979a). Ti jsou morfologicky opět poměrně homogenní skupinou, navíc od 60. let 20. století v určitém rozsahu používanou na poznání fenoménu tzv. kryptických druhů. Ze skupiny hrabošíků jsou Meib. žlázy popsány u *M. subterraneus*, *M. liechtensteini* a *M. tatricus*. Počet nalezených žláz u těchto zástupců je zapsán v Tab. 3.

Ze zkoumání rozložení žláz v očních víčkách bylo zjištěno, že u *M. subterraneus* rozložení žláz bylo poněkud jednoduché. V zadních koutcích horního i dolního víčka byla vždy jedna žláza, přičemž žláza v horním víčku byla vždy větší než žláza v dolním víčku (*gl. extrapalpebrali*). V předních koutcích víček se situace změnila. V horním předním rohu byly přítomny vždy dvě žlázy, ale v dolním předním rohu byl objeven rozsah žláz od žádné do tří. Druhý zástupce této skupiny je *M. liechtensteini*. Rozložení žláz u tohoto zástupce bylo jednotné. V zadním rohu horního víčka byly dvě žlázy a v předním koutku horního víčka se počet pohyboval mezi 1 až 4 žlázami. V dolním víčku v oblasti zadního rohu se našlo od jedné do dvou žláz a v předním rohu bylo objeveno od žádné do dvou žláz. Práce

na hrabošících byla prováděna na malém počtu vzorků, a proto autor upozorňuje na fakt, že jeho výsledky nemají statistickou váhu. U posledního zkoumaného zástupce *M. tatricus* bylo rozložení žláz ve většině případů rovnoměrné, v každém rohu jedna žláza, kromě předního koutku dolního víčka. Znovu byla největší žláza v zadním rohu horního víčka.

Tab. 3: Souhrn zástupců hrabošίκů rodu *Microtus* zkoumaných Hrabětem (1974a, 1979a).

druh	počet vzorků	horní víčko	dolní víčko	obě víčka
<i>M. subterraneus</i> *	29	2 - 6	1 - 5	3 - 10
<i>M. subterraneus</i> **	25	1 - 4	1 - 5	3 - 8
<i>M. liechtensteini</i>	5	3 - 5	1 - 3	4 - 7
<i>M. tatricus</i>	41	2 - 3	0 - 3	2 - 5

* práce z roku 1974

** práce z roku 1979

Následujícím zástupcem hlodavců, který byl zkoumán je *Chionomys nivalis mirhanreini*. U tohoto hlodavce byl počet žláz v očních víčkách od 2 do 6, kdy v horním víčku bylo zjištěno od 1 do 3 a v dolním víčku se tento počet vyskytoval pouze u vzorků z populace ve Vysokých Tatrách. U populace ze Západních Tater bylo zjištěno v dolním víčku od žádné do tří žláz, ale celkový počet zůstal stejný. Výzkum tohoto zástupce hlodavců probíhal na dvou populacích, přičemž u obou byla zaznamenaná variabilita v počtu žláz s nejčastější variantou jedné žlázy v každém koutku dolního a horního očního víčka. I když takového rozložení bylo přítomno u nejvíce vzorků, autor dále poukazuje na vyšší variabilitu v rozložení tarzálních žláz v očním víčku u populace ve Vysokých Tatrách, kde výše zmíněné rozložení žláz bylo přítomno u 57% vzorků oproti 73% vzorkům z populace v Západních Tatrách. Autor původně zvažoval, že geografická vzdálenost zkoumaných populací by mohl být důkaz pro rozdílnost v počtu Meib. žláz. Tento fakt byl zamítnut po statistickém zkoumání.(Hrabě 1979b).

Dále v této práci autor poukázal, že k vzorkům z populací ve Vysokých a Západních Tater byly přidány 3 vzorky z oblasti Bělanských Tater, U těchto tří vzorků byl vždy zjištěn jiný počet žláz a i jejich rozložení se měnilo. Hrabě zde předkládá hypotézu, že na variabilitu Meib. žláz můžou mít vliv biotické i abiotické vlastnosti prostředí. Populace v Bělanských Tatrách obývá prostředí s vápencovým substrátem na rozdíl od populací ve Vysokých a Západních Tatrách. Toto ale nemůže být bráno jako důkaz pro zvýšenou variabilitu Meib. žláz v populaci *M. n. mirhanreini*, protože nejsou silné statistické podklady (Hrabě 1979b).

Studie na hraboši mokřadním (*Microtus agrestis*), která byla prováděna na dvou populacích v Rakousku (Jižní Korutany a Severní Tyrolské Alpy), ukázala také na zajímavé mezipopulační rozdíly. Zvířata v první populaci v Korutanech měla 2 až 6 žláz (v horném víčku 1 až 5 a v dolním víčku od 1 do 2). Zato u populace v Tyrolech byl rozsah žláz od 3 do 9 (v horním víčku 2 až 7 a v dolním víčku 1 až 3). Nejčastější rozložení tarzální žlázy očním víčkem *M. agrestis* bylo dvě žlázy v horním víčku a jedna žláza v dolním víčku. Žlázy byly znovu rozmístěny v koutcích víčka a chyběly v centrální části očních víček. Opět se objevila největší žláza v bočním rohu horního víčka. Mezi populační rozdíly v průměrném počtu žláz byly významné. Zástupci z populace v Severních Tyrolech měli více žláz než zástupci z druhé zkoumané populace. Důvod rozdílů v populacích je neznámý, protože vzorky z obou populací pocházejí z hornatých oblastí. Naopak rozložení žláz v očních víčka, které bylo zmíněno výše, se v obou populacích vyskytovalo nejčastěji (Hrabě 1977). Autor tyto rozdíly asociuje s rozdílnými poddruhy/formami.

Jak naznačoval Quay (1954), předchozí druhy by podle rozložení Meib. žláz měly patřit do evolučně pokročilejších hrabošů. Z evolučně původnějších zástupců byl z hlediska variability zkoumán *Clethrionomys/Myodes glareolus*. Tento hlodavec byl zkoumán v rámci 4 různých populací se vyskytujících na území Moravy a Tater. Všechny oblasti výskytu zkoumaných populací a jejich zjištěný počet tarzálních žláz jsou uvedeny v Tab. 4.

V rámci rozložení žláz ve víčku se znovu objevila jako největší žláza ve víčku extrapalpebrální žláza. Mezi ní a první nejbližší žlázou byla zjištěna větší mezera než u ostatních žláz. Zbylé žlázy byly umístěny hustě u okraje víčka a v pravidelných intervalech mezi sebou. Autor také poukázal na schodu s prací Šulce (1929), který zjistil, že některé žlázy umístěné ve středu víčka jsou výrazně menší než ostatní žlázy (Hrabě 1974).

Tab. 4: Soubor 4 lokalit, na který se vyskytovala studovaná populace *Myodes glareolus*. A zjištěný průměrný počet Meib. žláz (Hrabě 1974)

Lokalita	počet vzorů	horní víčko	dolní víčko	obě víčka
nížinný les, Jižní Morava, 180 m. n. m.	62	4 - 14	4 - 14	10 - 27
pobřežní rákosiny rybníku, Jižní Morava, 175 m. n. m.	33	5 - 13	6 - 13	12 - 26
listnatý a jehličnatý les, Moravský Kras, 300 - 450 m. n. m.	91	4 - 14	4 - 14	9 - 25
pásmo mezi lesem a klečí, Západní a Vysoké Tatry, 1300 - 1600 m. n. m.	69	5 - 12	5 - 12	11 - 23

Průměrný počet přítomných Meib. žláz se shoduje se nálezy Quaye (1954). Zároveň největší signifikantní rozdíl v průměrném počtu žláz je v populaci vyskytující na Jižní Moravě od zkoumaných populací v Tatrách a Moravském Krasu.

S tímto zjištěním byla znovu vyslovena teorie, že prostředí ovlivňuje přítomnost tarzálních žláz. V této práci tato hypotéza nemohla být silně podložena díky malému počtu vzorků.

Jedna z nejstarších prací zabývajících se variabilitou Meib. žláz dává dohromady výsledky u čtyř hlodavčích zástupců. Jsou to *Arvicola amphibius* (uváděn jako *scherman*), *Microtus arvalis*, *Ondatra zibethicus* a *Clethrionomys/Myodes glareolus*. Zjištěný počet žláz u každého zkoumaného druhu je zaznamenán v Tab. 5. U *Arvicola amphibius* všechny žlázy byly rozmístěny v koutcích očních víček, a to dvě žlázy v zadním koutku horního víčka, čtyři v předním koutku horního víčka a tři v zadním koutku dolního víčka. Největší žlázy se jako u většiny předchozích případů znovu nacházely v zadním koutku horního víčka. U *Microtus arvalis* byly žlázy rozmístěny vždy jedna žláza v každém koutku očního víčka a u *Ondatra zibethica* byly objeveny pouze dvě žlázy, které byly umístěné v zadním koutku horního a dolního víčka. Autor zde upozorňuje na to, že norník (*Clethrionomy/Myodes*) patří mezi primitivnější zástupce hlodavců, což dokazují i jejich Meib. žlázy. Znovu byly největší žlázy v zadním koutku horního víčka. Rozložení žláz ve víčku bylo po celé délce v pravidelných intervalech, ale směrem ke středu žlázy na délce zmenšovaly, jak v horním, tak i dolním víčku (Šulc 1929).

Tab. 5: Počet zjištěných žláz u hlodavců zkoumaných Šulcem (1929)

druh	obě víčka	horní víčko	dolní víčko
<i>Arvicola amphibius</i>	9	6	3
<i>Microtus arvalis</i>	4	2	2
<i>Ondatra zibethica</i>	2	1	1
<i>Clethrionomys/Myodes glareolus</i>	20	10	10

Tři ze čtyř druhů v Tab. 5. byly také zkoumány Quayem (1954). Jsou to *Arvicola amphibius*, *Microtus arvalis* a *Ondatra zibethica*. Všechny tyto zástupci se shodují se zjištěním Quaye. Počet jejich žláz je v souladu s počtem žláz zjištěných u jedinců v Quayově práci. Jediný výrazný rozdíl je u vzorků *Ondatra ziberthica*, Šulc popsal výskyt pouze dvou žláz, ale Quay uvádí interval nalezených žláz v obou víčkách od 4 až 8.

Dalšími hlodavci, u kterých víme počet Meib. žláz, a jejich rozložení jsou *Cricetus cricetus*, *Muscardinus avellanarius*, a zástupci rodů *Mus*, *Rattus* a *Apodemus* (Vrtiš 1929). Počty zjištěných žláz u těchto zástupců jsou uvedeny v Tab. 6 pro lepší přehlednost.

Tab. 6: Počty zjištěných žláz v očních víčkách zkoumaných zástupců hlodavců. (Vrtiš 1929).

	počet zjištěných žláz v obou víčkách
<i>Cricetus cricetus</i>	10 – 12
<i>Muscardinus avellanarius</i>	11 – 12
<i>Mus musculus</i>	
<i>Rattus rattus</i>	10 – 12
<i>Rattus norvegicus</i>	
<i>Apodemus sylvaticus</i>	10 – 16

U všech zkoumaných druhů byl počet žláz velmi podobný, jakož i jejich rozložení. Žlázy byly rozvětvené a často se vzájemně prolínaly. Dále pak vykazovaly postupné zvětšování ve středu víčka až k zadnímu koutku víčka (Vrtiš 1929).

Meib. žlázy jiných savců, než jsou hlodavci, byly studovány vzácně. Jedna z těchto prací se zaměřuje na domestikovaná zvířata, tedy na zkoumání počtu a rozložení Meib. žláz u kočky, kozy, ovce, skotu a králíka, osla, buvola, koně a psa bez dalšího detailního popisu morfologie žláz (Ibrahim et al. 1992).

Počet Meib. žláz v očních víčkách zkoumaných zvířat je uveden v Tab. 7.

U kočky v obou očních víčkách byl stejný počet žláz. Hlavní rozdíl mezi víčky byl, že žlázy v horním víčku vypadaly širší než v dolním víčku. Jinak v obou víčkách žlázy měly zakřivené vrcholy.

Koza měla Meib. žlázy, které vykazovaly rozdílnost v horním a dolním víčku. V horním víčku byly širší i rozlehlejší než v dolním víčku. Takovéto rozdíly byly také zjištěny i u skotu. A také se u skotu ukázalo, že v horním víčku mají žlázy rozvětvené konce.

U ovce byly znovu žlázy v horním víčku širší než v dolním víčku a vrcholky žláz byly rozdvojené.

U králíka byly žlázy nacházející se u zadního koutku horního víčka širší než žlázy u předního koutku. V dolním víčku žlázy vypadaly stejně. Celkové žlázy byly těsněji umístěné (Ibrahim et al. 1992).

Dále, také Ibrahim (1992) upozornil, že u velblouda nebyly nalezeny žádné Meib. žlázy.

Tab. 7: Seznam zkoumaných savců a počet jejich Meib. žláz v práci Ibrahim et al. (1992).

zvíře	obě víčka	horní víčko	dolní víčko
kočka	62	31	31
koza	52	30	22
skot	64	36	28
ovce	59	34	25
králík	79	41	38
osel	71	47	24
buvol	25	20	45
kůň	75 - 85	45 - 50	30 - 35
pes	40	40	40

Počet Meib. žláz u koně je uváděn ještě v několika pracích (Ellenberger 1921; Šulc 1929) zaměřená na počet tarzálních žláz. Jejich výsledky se shodují s počtem žláz, který je uveden v Tab. 7.

V několika pracích jsou dále uváděny jen pouhé počty Meib. žláz. Jako například u morčete domácího, u něhož bylo nalezeno 22 až 34 žláz v dolním víčku a 20 až 30 žláz v horním víčku (Šulc 1929; Gasser et al, 2011). Nebo u veverky (*Sciurus vulgaris*) a sysla (*Spermophilus citellus*) je zaznamenán maximální počet žláz v obou víčkách 40 (Vrtiš 1929).

V neposlední řadě je také znám počet Meib. žláz u člověka. U něj bylo zjištěno 30 až 40 v horním víčku a 25 až 35 žláz v dolním víčku (Vrtiš 1929), popř. se uvádí 20-30 v dolním víčku (Borovanský 1967).

Celkově je tedy zřejmé, že Meib. žlázy jsou dobře zmapovány jen u hrabošovitých hlodavců. Navzdory tomu, že se zde – u morfologicky relativně homogenní skupiny – ukázaly poměrně velké mezidruhové rozdíly s možným fylogenetickým signálem, nestaly se tyto studie inspirací pro podobně koncipovaný výzkum dalších savců. Z tohoto hlediska jsou Meib. žlázy savců spíše opomíjenou až zapomenutou strukturou, která ale může být perspektivní.

Z celkového obrazu dodnes prozkoumaných zástupců savců lze vidět, že počet, ale i tvar Meib. žláz může u některých taxonů kolísat na vnitrodruhové úrovni. Tento fakt bude dále detailněji diskutován v kapitole 5 Diskuze.

Z historického hlediska ke studiu Meib. žláz savců výraznou mírou přispěli naši vědci počínaje Šulcem (1929), který byl inspirací pro doposud nejpropracovanější studii Quaye (1954), který inspiroval všechny další komplexnější studie. Dále se studiem Meib. žláz zabývaly studie Hraběte (1974a; 1974b; 1977; 1979a; 1979b) a Buchtové (1999).

4.2 Vlastní sledování

Jak vyplývá z předchozí kapitoly, nejvíce probádanou skupinou savců, která má zpracované jak rozdíly v počtu Meib. žláz, tak i rozdíly v rozložení a tvaru žláz v očních víčkách, jsou hlodavci, obzvláště pak hrabošovití.

Proto jsem se rozhodl přispět svým vlastním zkoumáním Meib. žláz u skupin, které jsou vzácně anebo vůbec probádané. Pro lepší přehlednost všechny vzorky rozděleny do taxonomických skupin a počty žláz jsou udávány v tabulkách. U většiny následující zástupců savců byla zkoumána oční víčka bohužel jen pro několik jedinců, popř. jen jediný exemplář, téhož druhu, a proto následující výsledky jsou spíše ilustrativní z hlediska mezidruhové srovnání. Dále bych chtěl upozornit, že ve většině případů byla zkoumána oční víčka levého oka.

Sudokopytníci

Při pohledu na Meib. žlázy u zkoumaných zástupců sudokopytníků vidíme ve většině případů stejný obraz. Žlázy jsou tenké, dlouhé a často se zakroucenými zadními konci (konec v tarzálním disku). Jediná výrazná výjimka je u bizona amerického, u kterého byly žlázy široké a výrazně krátké. Počet zjištěných žláz u každého zkoumaného druhu jsou uvedeny v Tab. 8.

Délka žláz se u žádného zkoumaného zástupce výrazně neměnila jen u jelena lesního, vodušky červené a antilopy nilgau se žlázy postupně zmenšovali směrem k zadnímu koutku víček.

Meib. žlázy u zkoumaných sudokopytníků vždy byli rozloženy po celé délce okraje očního víčka. Oproti většinovému vzhledu jsem zaznamenal určité výjimky u přímorožce arabského a srnce obecného, kde žlázy byly ve víčkách velmi těsně uspořádané.

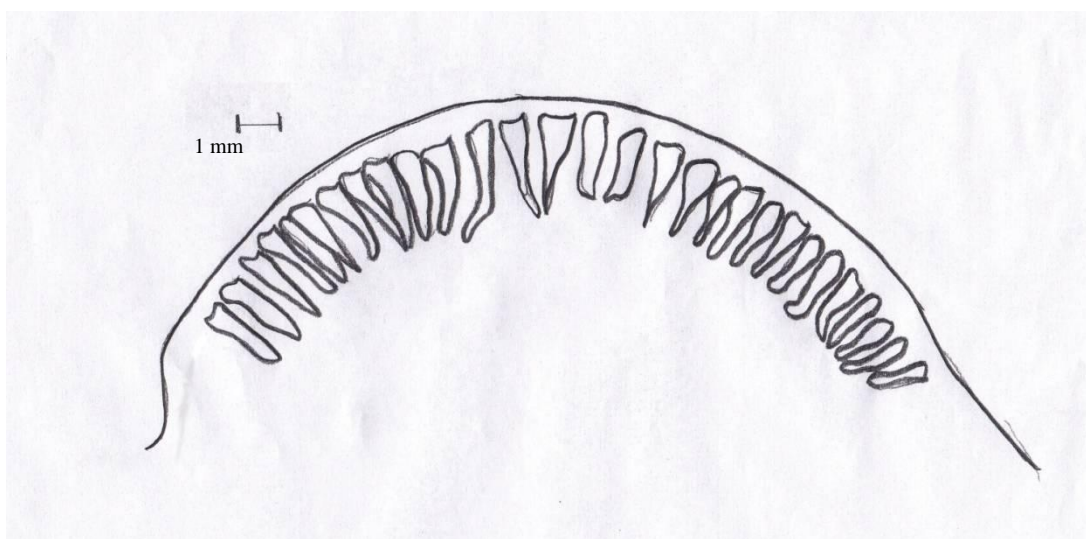
Tab. 8: Zástupci zkoumaných sudokopytníků. V případě několika vzorků téhož taxonu je počet žláz specifikován pro každý vzorek.

	vědecké jméno	čeleď	celé oko	počet žláz	
				horní víčko	dolní víčko
antilopa adax	<i>Addax nasomaculatus</i>	turoviti	48	27	21
antilopa jelení					
vzorek 1 ♂			65	37	28
vzorek 2 ♀	<i>Antilope cervicapra</i>	turoviti	67	38	29
vzorek 3 ♂			78	39	39
vzorek 4 ♂			74	35	39
bizon americký	<i>Bison bison</i>	turoviti	46	23	23
voduška červená	<i>Kobus leche</i>	turoviti	63	26	37
koza kamerunská	<i>Capra hircus</i>	turoviti	52	28	24
koza domácí	<i>Capra hircus</i>	turoviti			
vzorek 1			44	27	17
vzorek 2			60	25	35

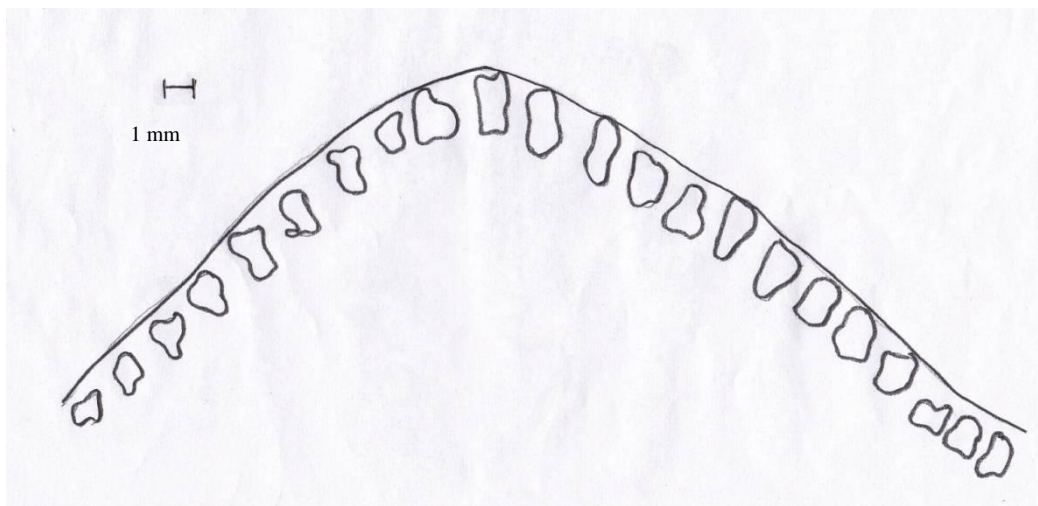
kozorožec alpský	<i>Capra ibex</i>	turovítí	56	25	31
mouflon	<i>Ovis musimon</i>	turovítí	85	49	36
přímorožec arabský	<i>Oryx leucoryx</i>	turovítí	63	36	27
ovce cápová	<i>Ovis aries</i>	turovítí	65	35	30
ovce domácí	<i>Ovis aries</i>	turovítí			
vzorek 1			75	43	32
vzorek 2 ♂			60	34	26
sajga tatarská					
vzorek 1 ♂			67	34	33
vzorek 2 ♀	<i>Saiga tatarica</i>	turovítí	90	51	39
vzorek 3			85	46	39
zubr evropský	<i>Bison bonasus</i>	turovítí	38	25	13
antilopa nilgau	<i>Boselaphus tragocamelus</i>	turovítí	73	40	33
tur domácí	<i>Bos taurus</i>	turovítí	58	32	26
srnec obecný	<i>Capreolus capreolus</i>	jelenovítí	78	37	41
jelen lesní	<i>Cervus elaphus</i>	jelenovítí			
vzorek 1			80	43	37
vzorek 2 ♂			73	42	31
vzorek 3 ♀			58	28	30
pudu jižní	<i>Pudu puda</i>	jelenovítí	54	30	24

U druhů, kde jsem zkoumal více vzorků, byly sice rozdílné počty Meib. žláz, ale rozložení a charakter žláz se neměnil.

Dále byl mezi zkoumanými druhy velbloud, ten nebyl blíže specifikovaný (může jít tedy o domestikovaného dromedára či drabaře). Stejně jako v práci Ibrahima (1992) nebyly nalezeny žádné Meib. žlázy.



Obr. 3: Schéma Meib. žláz u antilopy jelení. Pro sudokopytníky byla tato podoba víceméně stejná, tj. tenké a dlouhé žlázy se zakroucenými konci v prostoru tarzálního disku.



Obr. 4: Schéma Meib. žláz u bizona amerického. U toho zástupce sudokopytníků byly žlázy široké navíc i krátké.

Lichokopytníci

Z této taxonomické skupiny byl prozkoumán pouze jediný zástupce a to kůň Převalského. Počet zjištěných žláz u tohoto koně je zaznamenám v tab. 9.

Žlázy u toho lichokopytníka byly stejně jako u sudokopytníků dlouhé a široké se zakroucenými konci, přičemž zkroucení konců bylo výraznější než u sudokopytníků. Žlázy nebyly vůbec větvené.

Délka žláz se výrazně neměnila, ale šířka žláz se u oblasti koutků ztenčovala.

Meib. žlázy se u koně Převalského, stejně jako u sudokopytníků, vyskytovaly po celé délce okraje očního víčka, ale byly těsněji rozloženy než u většiny sudokopytníků.

Tab. 9: Zjištěný počet tarzálních žláz u koně Převalského.

	vědecké jméno	čeled'	celé oko	počet žláz	
				horní víčko	dolní víčko
kůň Převalského	<i>Equus przewalskii</i>	koňovití	95	55	40

Šelmy

Oproti kopytníkům je variabilita šelmích Meib. žláz znatelně větší. Počty zjištěných žláz v očních víčkách u všech zkoumaných zástupců tohoto taxonu jsou uvedeny v Tab. 10.

Co se charakteristiky žláz týče, nejvíce variabilní byly žlázy u kočkovitých šelem. U kočky domácí a rybářské se ve víčku objevila nejméně jedna žláza, která měla na zadním konci žlázy zřetelné zdvojení do vidlice. Zdvojení dále bylo také u levharta cejlonského, kde nebylo zdvojení pouze na konci žlázy, ale bylo po celé délce žlázy. Pouze v oblasti předního konce (konec nejbližší k okraji víčka) byly dvě ramena žlázy spojené a dále byla už jen nitkovitá ramena. Vidlicovité zdvojení nebylo ale vidět u všech zkoumaných kočkovitých šelem. U servala a ocelota se nevyskytovaly žádné žlázy se zdvojením. U ocelota byly žlázy

velmi podobné těm, co byly vidět u sudokopytníků, ale v případě servala, byly žlázy tenké a v oblasti předního konce na okraji víčka byla zřetelná viditelná zúžení. A opačný konec byl také ztenčený oproti většině žlázy, ale ztenčení vytvářelo dlouhý ocásek, který byl zakroucený a jen vzácně se prolínal s jinou žlázou.

Na rozdíl od kočkovitých šelem žlázy u ostatních zkoumaných skupin šelem nevykazovaly žádné výrazné zvláštnosti. Žlázy byly většinou úzké a dlouhé s oválným zakončením na předním konci. Náznak zúžení na tomto konci žlázy byl vidět u lasice kolčavy. Větvení se vyskytovalo pouze u norka evropského a to hlavně v oblasti předního konce všech víček.

U lachtana hřivnatého se v řadě tarzálních žláz vyskytovaly náhodně výrazně zmenšené žlázy, které byly na těsno vmetené mezi dvě žlázy normální velikost s těchto očních víčkách. Ostatní žlázy vypadaly velmi podobně, ale v oblasti středu víčka vypadaly širší než v koutcích očního víčka. Samotné nalezení žláz u tohoto savce bylo poměrně zajímavým zjištěním protože, jak bylo v úvodu zmíněno, Driver et al. (1996) udává nepřítomnost těchto žláz u kytovců a ploutvonožců.

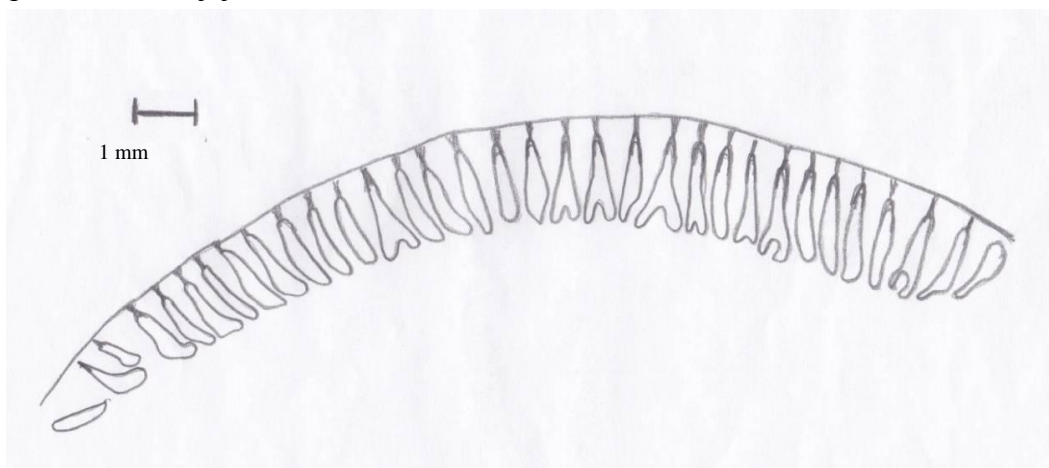
Délka Meib. žláz se většinou postupně zkracovala směrem ke koutkům víček. Toto ale nebylo viděno u mývala jižního, lasice kolčavy, levharta cejlonského a lišky kapské, kde žlázy měli stejnou velikost po celé délce očního víčka.

Stejně jako u předchozích skupin kopytníků byly žlázy rozloženy po celé délce okraje očního víčka bez velkých změn v intervalech mezi žlázami. U každého zkoumaného zástupce byly žlázy zřetelně odděleny a nedocházelo ke splývání žláz.

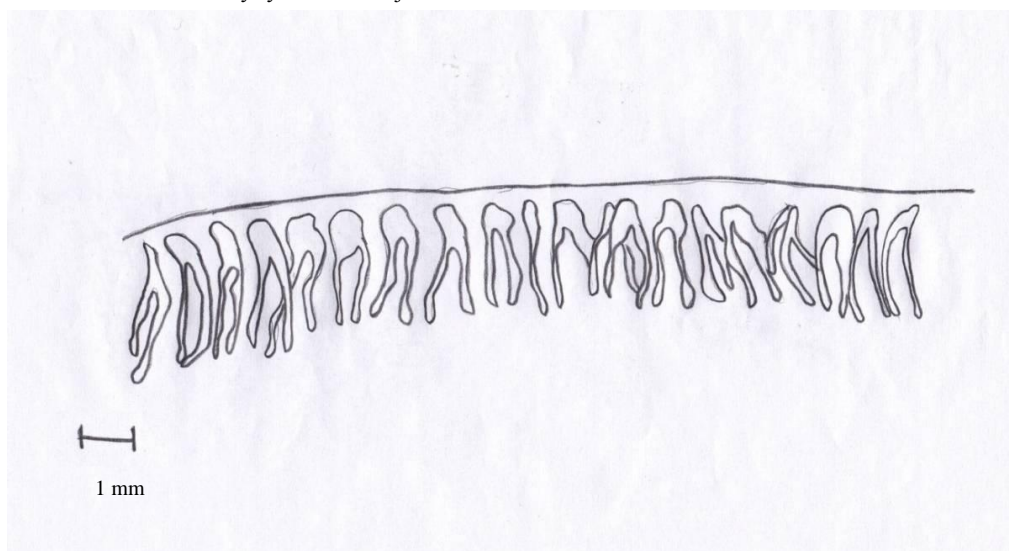
Tab. 10: Seznam zkoumaných zástupců šelem a počet zjištěných tarzálních žláz v jejich očních víčkách.

	vědecké jméno	čeleď	počet žláz		
			celé oko	horní víčko	dolní víčko
fenek berberský	<i>Vulpes zerda</i>	psovití	66	35	31
liška kapská	<i>Vulpes chama</i>	psovití	49	25	24
vlk euroasijský	<i>Canis lupus lupus</i>	psovití	60	35	25
kočka domácí	<i>Felis catus</i>	kočkovití	63	36	27
kočka rybářská	<i>Prionailurus viverrinus</i>	kočkovití	69	33	36
levhart cejlonský	<i>Pantera pardus kotiya</i>	kočkovití	42	20	22
ocelot velký	<i>Leopardus pardalis</i>	kočkovití	45	21	24
serval stepní	<i>Leptailurus serval</i>	kočkovití	76	41	35
jezevec lesní					
vzorek 1	<i>Meles meles</i>	lasicovití	23	16	7
vzorek 2			28	14	14
kuna skalní					
vzorek 1	<i>Martes foina</i>	lasicovití	47	21	26
vzorek 2			60	31	29
lasice kolčava	<i>Mustela nivalis</i>	lasicovití	34	17	16
tchoř tmavý	<i>Mustela putonius</i>	lasicovití	26	14	12
norek evropský	<i>Mustela lutreola</i>	lasicovití	27	13	14
norek americký	<i>Neovison vison</i>	lasicovití	36	17	14
mýval jižní	<i>Procyon cancrivorus</i>	medvídkovití	36	17	14
mýval severní	<i>Procyon lotor</i>	medvídkovití	36	20	16
lachtan hřivnatý	<i>Otaria flavescens</i>	lachtanovití	94	53	41

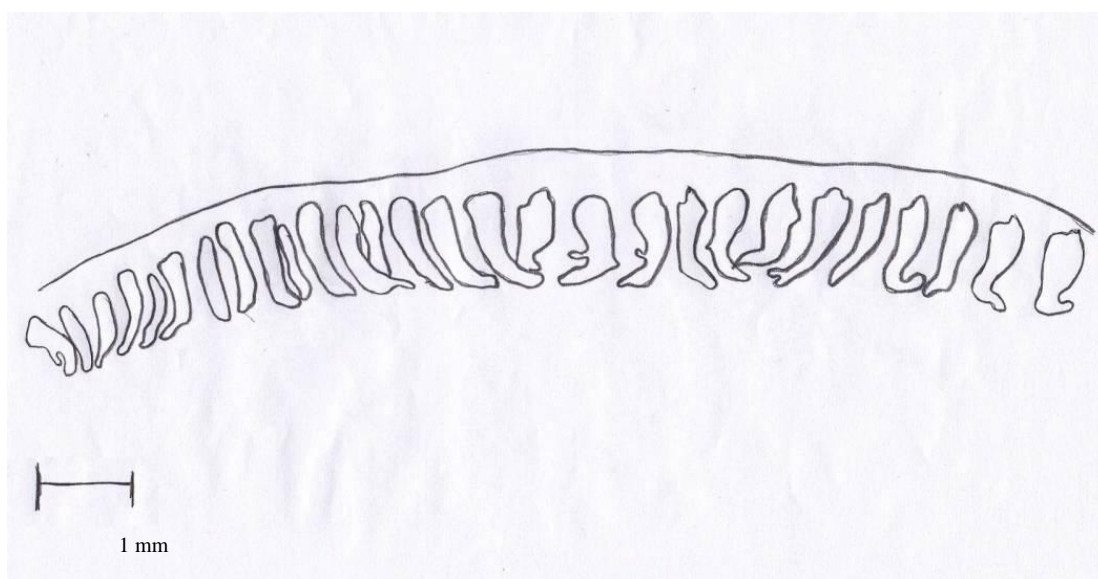
U dvou šelem byl stejně jako v případě několika sudokopytníků zjištěn ve více vzorcích jiný počet žláz, ale jejich rozložení ve víčkách se neměnilo.



Obr. 5: Schéma Meib. žláz u kočky rybářské. Zde jsou k vidění vidlicovité zakončení žláz



Obr. 6: Schéma Meib. žláz v horním levém víčku levharta cejlonského.



Obr. 7: Schéma Meib. žláz v horním levém očním víčku lišky kapské.

Primáti

Z této skupiny bylo zkoumáno pouze 5 druhů. Zjištěný počet žláz u těchto druhů je zaznamenán v Tab. 11.

Společným znakem Meib. žláz u zkoumaných primátů byl pouze nitkovitý tvar žláz, který se vyskytoval u všech zástupců.

U komby ušaté byly žlázy dlouhé a bez zakroucení na konci žlázy. Délka žláz se výrazně měnila. Nejdelší žlázy byly v oblasti předního koutku víčka a žlázy směrem k zadnímu koutku se zkracovaly. Nejkrajnější žláza v zadním koutku je skoro 5x menší než nejkrajnější žláza v předním koutku.

U loriho ryšavého a outloně váhavého lze vidět další společný znak, žlázy se zřetelně zužovaly na zadním konci žlázy a často různě stáčely, ale bez překrývání se sousedními žlázami. U outloně se u některých žláz (spíše krajních) vyskytovalo rozšíření ztenčených konců do oválného tvaru. Délka žláz se ve víčkách výrazně neměnila.

U hulmana stříbrného byly žlázy zvláštní. Oproti jiným zástupců zkoumaných primátů, kteří měli žláznatou tkáň kompaktní, u hulmana bylo možno zřetelně odlišit centrální vylučovací kanálek, postranní kanálky a jádérka nebo shluky jáderek. Žlázy měly podobnou délku bez velkých změn.

U makaka magota byly žlázy znovu nitkovité bez výrazných rozdílů oproti ostatním primátům, ale v jejich délce byly výrazné rozdíly. Každá z jeho žláz měla jinou délku a nevyskytoval se zde žádný patrný vzor („pattern“).

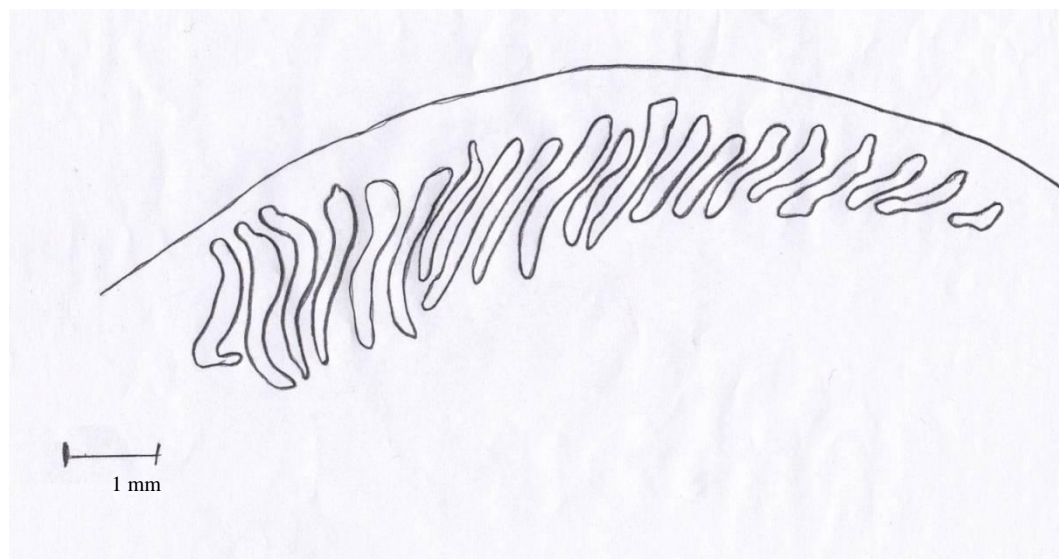
Žlázy byly rozloženy po celé délce očního víčka jako u výše specifikovaných skupin, ovšem intervaly mezi žlázami nebyly tak pravidelné jako u předchozích zkoumaných taxonů. U komby ušaté byly mezery mezi žlázami nejpravidelnější až se na první pohled zdály být pravidelné. U loriho ryšavého, outloně váhavého a hulmana stříbrného byla nepravidelné intervaly, ale nebyly zde výrazně velké mezery, které by narušovaly zdánlivou pravidelnost.

U makaka magota pravidelnost v intervalech mezi žlázami zcela chyběla. Stejně jako délka žláz i intervaly zde byly chaotické.

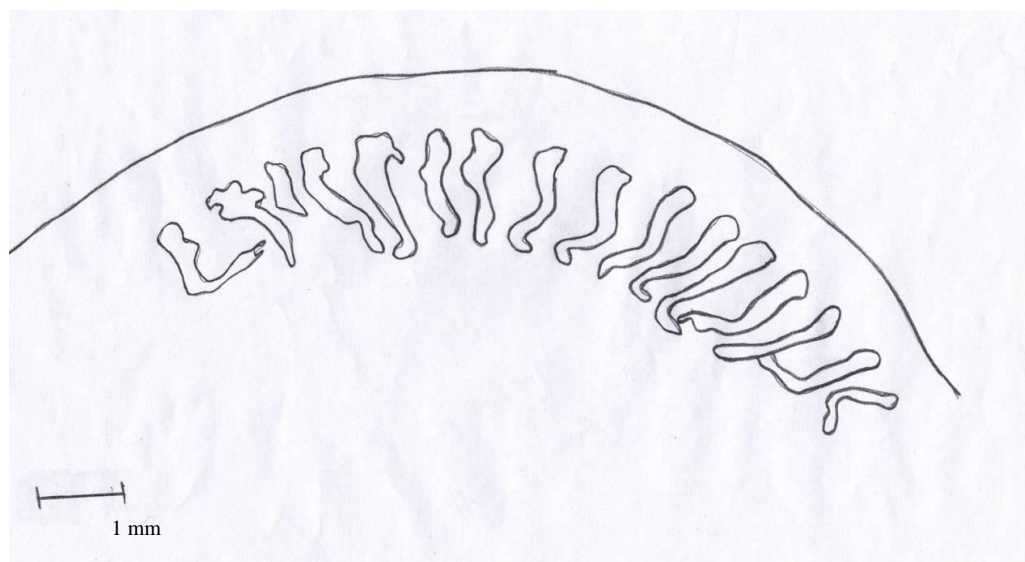
I u zkoumaných primátů se vyskytla situace u jednoho zkoumaného druhu (outloně váhavého), že bylo více vzorků než jeden a ani zde nebyl počet žláz u obou vzorků shodný.

Tab. 11: Zjištěný počet žláz v očních víčkách zkoumaných primátů.

	vědecké jméno	čeléd'	celé oko	počet žláz	
				horní víčko	dolní víčko
komba ušatá	<i>Galago senegalensis</i>	kombovítí	39	20	19
lori ryšavý	<i>Loris tardigradus</i>	outloňovití	35	16	19
outloň váhavý					
vzorek 1	<i>Nycticebus coucang</i>	outloňovití	36	21	15
vzorek 2			35	17	18
makak magot	<i>Macaca sylvanus</i>	kočkodanovití	40	nelze určit, které je horní a dolní	
hulman stříbrný	<i>Trachypithecus cristatus</i>	kočkodanovití	52	30	22



Obr. 8: Schéma Meib. žláz v levém horním očním víčku komby ušaté.



Obr. 9: Schéma Meib. žláz v horním levém očním víčku u loriho ryšavého.

Hlodavci

Tuto skupinu lze podle charakteristik žláz rozdělit do tří skupin. První skupina zkoumaných druhů hlodavců měla nitkovité a dlouhé Meib. žlázy. Takové žlázy byly vidět u sýsla obecného, morčete divokého, moka skalního a hraboše altajského.

U morčete divokého a hraboše altajské byly nitkovité žlázy větvené. U morčete po celé délce a u hraboše pouze na zadním konci žlázy. U moka skalní byly Meib. žlázy rozvětvené do vidlice.

U sysla obecného dokonce nastala situace, kdy u vzorku 1 byly žlázy rovné, ale u vzorku 2 byly zakroucené na zadním konci.

Druhá skupina hlodavců se společným typem žláz zahrnuje veverku obecnou, psouna prériového a morče lasicovité. U těchto hlodavců byly žlázy tenké a dlouhé. U morčete lasicovitého byly žlázy větvené a u psouna prériového byly zadní konce žláz mírně zakroucené. U veverky obecné nastal stejný případ jako u sysla obecného. U vzorku 2 byly žlázy zadní konce zakroucené.

Další zástupci hlodavců vykazovali jiné typy žláz než výše zmíněné hlodavci. U kapybary jednotlivé žlázy nebylo možné rozeznat, protože vytvářely souvislý pás podél celého okraje očního víčka.

Žlázy urzona kanadského byly výrazně široké a krátké, nevětvené a nezakroucené.

Veverka kapská měla žlázy se zúžením na předním a zadním konci.

U křečka bavlníkového, křečka polního a myši zebrované byly žlázy široké a větvené, s postupným rozšířením v koutcích.

Žlázy plcha pustinného byly asi nejvíce zajímavé. V jeho očních víčkách se vyskytovaly pouze dvě žlázy. Jedna v zadním koutku horního víčka a druhá v zadním koutku dolního víčka.

Žlázy u podzemních druhů, jako rypošů a kurura, projevíli zajímavý charakter. U rypošů byl zjištěn vcelku vysoký počet žláz. Žlázy byl větvené a rozkládaly se po celé šíři očního víčka. U kurura byly zkoumány dva vzorky a u jednoho z nich byly zjištěny dvě žlázy v zadním koutku oka. U druhého vzorku byla jediná žláza v horním zadním koutku. Oba vzorky měly stejně vypadající žlázy. Žlázy byly větvené, a rozsáhlé.

Počty žláz v očních víčkách u zkoumaných druhů jsou zaznamenány v Tab. 12.

Co se týče délky žláz, tak se u většiny zkoumaných hlodavců v rámci víček neměnila. Výjimka byla zaznamenána jen u morčete divokého, kde žlázy ve středu víčka byly miniaturní oproti žlázám v koutcích.

Rozložení žláz, až na plcha pustinného bylo u všech zkoumaných zástupců hlodavců po celé délce okraje očního víčka. Výrazné nepravidelné intervaly se vyskytly jen u urzona kanadského.

Tab. 12: Počty zjištěných žláz u zástupců zkoumaných hlodavců

	vědecké jméno	čeleď	počet žláz		
			celé oko	horní víčko	dolní víčko
kapybara	<i>Hydrochoeris hydrochaeris</i>	morčatovití	nelze určit přesný počet žláz, protože žlázy jsou shloučeny velmi blízko sebe		
urzon kanadský	<i>Erethizon dorsata</i>	urzonovití	32	18	14
sysel obecný					
vzorek 1 ♀	<i>Spermophilus citellus</i>	veverkovití	70	37	33
vzorek 2 ♀			66	36	30
veverka obecná					
vzorek 1 ♂	<i>Sciurus vulgaris</i>	veverkovití	55	28	27
vzorek 2			88	44	44
vzorek 3 ♀			70	39	31
psoun prériový	<i>Cynomys ludovicianus</i>	veverkovití	64	34	30
morče divoké	<i>Cavia aperea</i>	veverkovití	47	23	24
veverka kapská	<i>Xerus inauris</i>	veverkovití	65	36	29
morče lasicovité					
vzorek 1	<i>Galea musteloides</i>	morčatovití	38	22	16
vzorek 2			27	16	11
plch pustinný	<i>Eliomys melanurus</i>	plchovití	2	1	1
moko skalní	<i>Kerodon rupestris</i>	morčatovití	40	19	21
hraboš altajský	<i>Alticola barakshin</i>	myšovití	26	13	13
křeček bavlníkový	<i>Sigmodon hispidus</i>	myšovití	47	23	24
myš zebrovaná					
vzorek 1	<i>Lemniscomys barbarus</i>	myšovití	38	20	18
vzorek 2			31	17	14
křeček polní	<i>Cricetus cricetus</i>	myšovití	17	9	8
rypoš obří	<i>Cryptomys mechowi</i>	rypošoví	16		
	<i>Fukomys anelli</i>	rypošoví	10		
kururo					
vzorek 1	<i>Spalacopus cyanus</i>	osmákoví	2	1	1
vzorek 2			1	1	0

Zajícovci

Z této skupiny byl zkoumán pouze jediný zástupce - zajíc polní. Počet zjištěných žláz je uveden v Tab. 13.

Meib. žlázy u tohoto druhu byly široké, dlouhé a na konci větvené. Délka žláz se mění, v koutcích víček jsou žlázy kratší než ve středu víčka. Rozložení je opět po celé délce očního víčka. Intervaly jsou ve středu víčka menší než v koutcích.

Tab. 13: Počet žláz v očních víčkách u zajíce polního.

	vědecké jméno	čeleď	celé oko	počet žláz	
				horní víčko	dolní víčko
zajíc polní	<i>Lepus europaeus</i>	zajícovití	69	33	36

Tany

Zde byl zkoumán jen jeden druh - tana obecná. Počet žláz u tohoto druhu je v Tab. 14. Žlázy u této tany byly široké, krátké a rozvětvené. Délka žláz se nemění a rozložení je opět po celé délce okraje očního víčka v pravidelných intervalech.

Tab. 14: Počet žláz v očních víčkách tany obecné.

	vědecké jméno	čeleď	celé oko	počet žláz	
				horní víčko	dolní víčko
tana obecná	<i>Tupaia glis</i>	tanovití	27	13	14

Hmyzožravci

Z této skupiny byl zkoumán pouze krtek obecný (*Talpa europaea*).

U tohoto hmyzožravce byla nalezena pouze jediná velká a rozsáhlá žláza. Nebylo možno určit, do kterého koutku oka žláza ústí. Je pravděpodobné, že tato žláza ústí do jednoho ze zadních koutků.

Letouni

I když z této skupiny byly zkoumány pouze dva druhy, žlázy zjištěné u těchto vzorků si byly velmi podobné. Žlázy byly velmi větvené, rozsáhlé a velmi těsně rozložené vedle sebe. Počet zjištěných žláz u zástupců letounů je uveden v Tab. 16.

Žlázy u obou vzorků byly vždy rozložené po celé délce okraje očního víčka.

Tab. 16: Počet zjištěných žláz u zástupců letounů.

	vědecké jméno	čeleď	celé oko	počet žláz	
				horní víčko	dolní víčko
kaloň egyptský	<i>Rousettus aegyptiacus</i>	kaloňovití	17	9	8
kaloň výložkový	<i>Epomophorus gambianus</i>	kaloňovití	24	12	12

Vačice

Z této skupiny byl znovu zkoumán pouze jediný vzorek, vačice krysí. U tohoto savce byly žlázy nitkovité a dlouhé. Jejich velikost se měnila, v koutcích víčka byly žlázy kratší a ve středu víček byla zjištěna mezera.

Tab. 15: Počet Meib. žláz u vačice krysí.

	vědecké jméno	čeleď	celé oko	počet žláz	
				horní víčko	dolní víčko
vačice krysí	<i>Monodelphis domestica</i>	vačicovití	20	10	10

Málozubí

Z toho taxonu byl zkoumán jen jeden druh - vakoveverka létavá. Zjištěný počet žláz je uveden v Tab. 16.

Žlázy jsou tenké a velmi dlouhé, zasahují hluboko do Meib. disku. Jejich délka je neměnná a rozložení je znovu po celé délce víček. V dolním víčku byly tři krajní žlázy v každém koutku odděleny větší mezerou od středových žláz.

Tab. 16: Počet Meib. žláz u vakoveverky létavé

	vědecké jméno	čeleď	celé oko	počet žláz	
				horní víčko	dolní víčko
vakoveverka létavá	<i>Petaurus breviceps</i>	vakoveverkovití	57	28	29

5. Diskuse

Jak již bylo výše zmíněno, Meib. žlázy mají řadu funkcí, které napomáhají zrakovým funkcím oka a jejich dysfunkce mohou vážně zkomplikovat život jedince. Ačkoliv se tyto žlázy vyskytují u naprosté většiny savců, jejich výzkum je v praktické rovině významný jen v humánní medicíně, a proto dnes nejvíce informací o nich vyvozujeme z jejich charakteristik u člověka nebo laboratorních hlodavců. Zde se studie relativně rozvíjejí, nikoliv však u zbylých savců, kde se studovali jen v omezené míře (především od 50. let do poloviny 70. 20. století).

Dodnes nejlépe prozkoumanou skupinou savců z hlediska variability Meib. žláz jsou hlodavci, konkrétně hrabošoviti. Právě tyto výzkumy odhalily určité zákonitosti a možnosti, ke kterým se můžeme vyjádřit, jak s použitím všech publikovaných studií tak na základě dalších okolností (např. známe fylogenezi hrabošů) nebo dalšího materiálu (má práce).

Z hlediska diskuse se zaměřím na dílčí parametry a vlastnosti Meib. žláz od morfologie, přes jejich variabilitu v závislosti na pohlaví, věku a rozmnožovací sezóně, až po jejich funkci.

Z některých dílčích studií (např. Ibrahim et al., 1992; Quay 1954) a především vlastního srovnávání vyplývá, že většinu zkoumaných vzorků spojuje rozložení žláz po celé délce okraje očního víčka. A také ve většině případů v pravidelných intervalech. Kromě podobného rozložení žláz u většiny zkoumaných skupin savců byly vidět určité rysy, které byly pro určité skupiny typické až ojedinělé.

Například všichni zkoumaní kopytníci měli stejně vypadající žlázy bez změn na jejich délce. U většiny šelem byl jako společný znak změna délky žláz, v koutcích byly žlázy kratší než ve středu víčka. V případě šelem, byly nejzajímavější žlázy u kočkovitých šelem u některých byla pozorovatelná vidlicovitá rozdělení zadních konců žláz, ale tato podoba nebyla pozorována u servala a ocelota velkého

U primátů byla nejvíce přítomna nitkovitá forma Meib. žláz. Naopak u letounů se vyskytly rozvětvené a dlanitě rozložené žlázy.

V rámci vlastního srovnání byla nejvíce variabilní skupina hlodavců. U této skupiny se u většiny zástupců vyskytla nějaká zvláštnost, která dále v této skupině nebyla pozorována.

U všech hrabošovitých se vždy vyskytuje nejrozsáhlejší Meib. žláza v zadním koutku horního očního víčka, často je nazývána jako horní extrapalpebrální žláza. Takto charakteristická žláza byla popsána pouze u hrabošovitých, ve studiích zaměřujících se na další hlodavce nebo jiné skupiny savců, zmínka o takové žláze chybí. V rámci vlastního srovnání byla tato žláza pozorována pouze u dvou hlodavců - kurura a plcha pustinného.

Déle platí, jak v rámci vlastního pozorování, tak i v použitých publikacích (např. Hrabě, 1979a; Hrabě 1979b), že variabilita počtu tarzálních žláz je mnohem vyšší než variabilita rozložení a morfologie žláz. V některých studiích (Hrabě 1974a; Hrabě 1979a) jsou tedy zmíněny určité varianty rozložení zjištěných žláz a některé z nich byly častější.

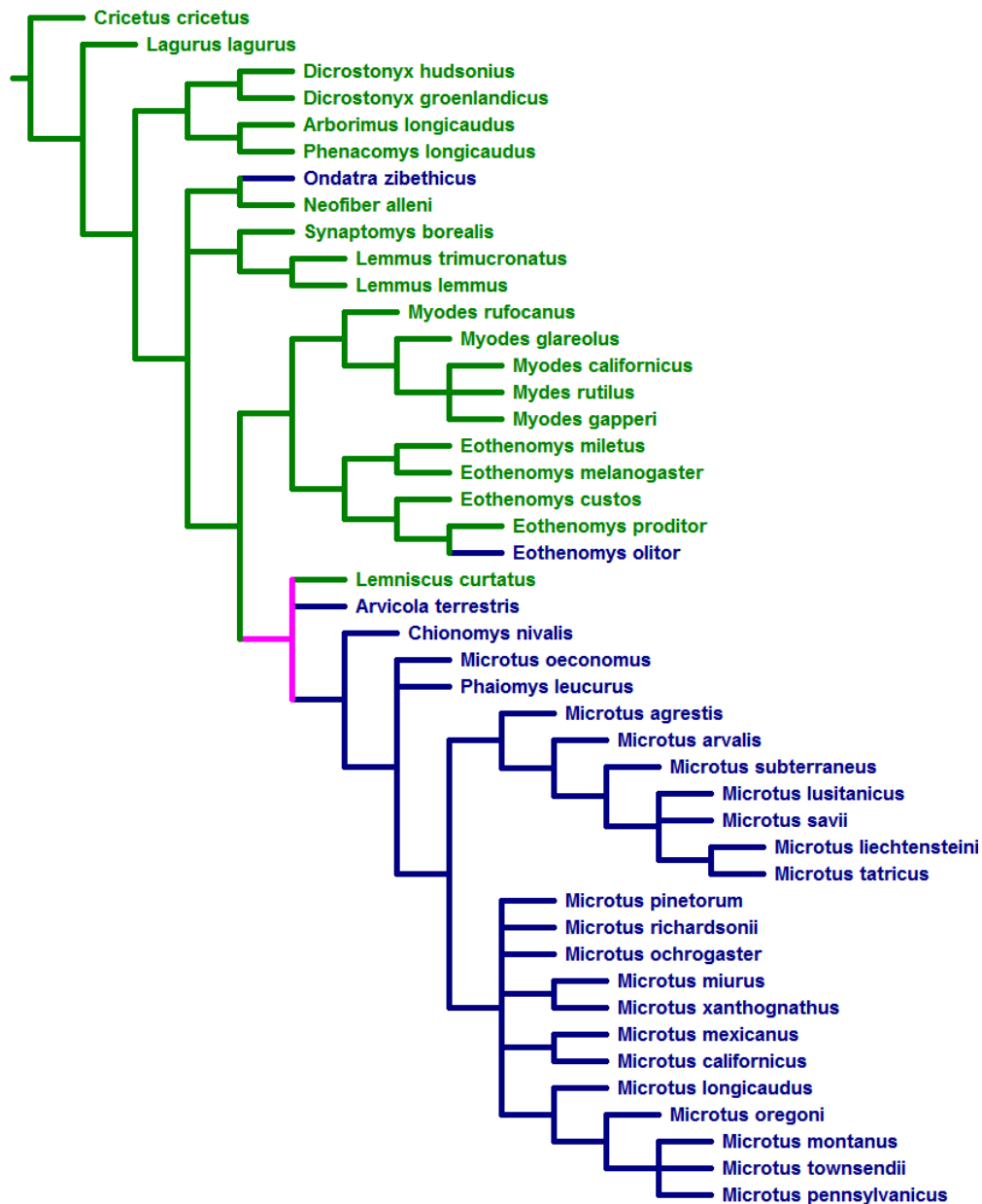
V rámci svého materiálu u druhů s více vzorky platilo, že jsem nikdy nenašel stejný počet žláz, ale rozložení a tvar byly ve většině stejné. Až na výjimku u vzorků sysla obecného a veverky obecné, kde byl rozdíl v zakroucení zadních konců žláz.

V publikovaných studiích o variabilitě tarzálních žláz (u hrabošovitých) je často zdůrazňováno, že tato variabilita není závislá na pohlaví, věku a rozmnožovací sezóně zkoumaného jedince. Tento fakt je ale podložen jednou nebo dvěma studii (Quay 1954; Hrabě 1974a) a ostatní studie tyto informace dále převzali bez dalšího prověřování souvislostí.

Nezávislost variability žláz na pohlaví jedince je nejvíce zkoumaná. Na tento problém se zaměřily práce Quaye (1954) a Hraběte (1974a). V tomto ohledu byly zkoumány populace *Clethrionomys/Myodes gapperi*, *Microtus subterraneus* a *Microtus taticus*. V žádné ze zkoumaných populací se neobjevily statisticky významné rozdíly mezi pohlavím. Celkově bylo u všech tří druhů takto porovnáno 69 samců a 53 samic. Moje vlastní data nemohou být v tomto případě objektivně porovnána a to z důvodu pouze malého vzorku populace.

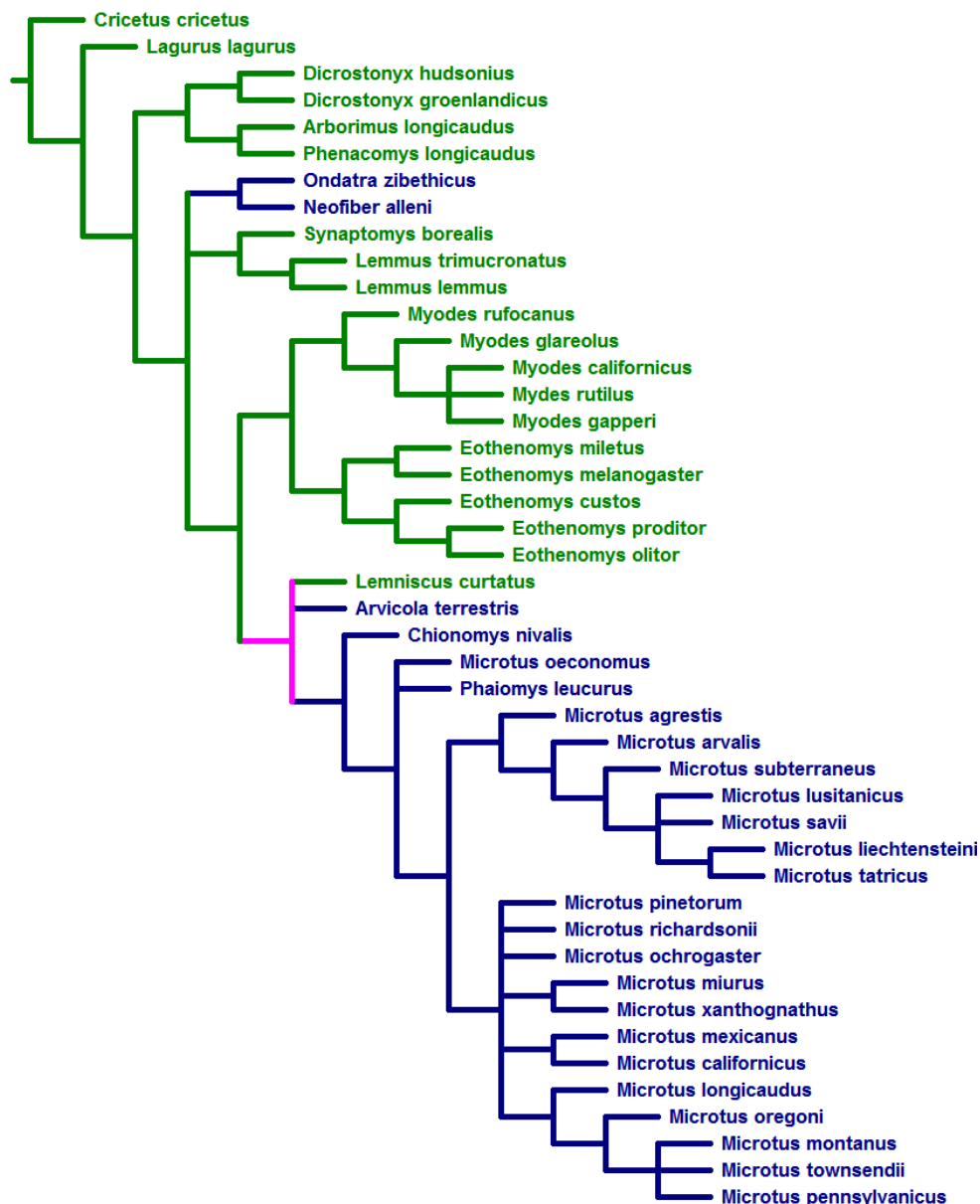
Vliv věku a rozmnožovací sezóny byl zkoumán pouze jedinou studií, a to prací už zmiňovaného Quaye (1954). Opět byl studován *Clethrionomy/Myodes gapperi* v celkovém počtu 52 jedinců. Přibližný věk zkoumaných jedinců byl určen pomocí kraniálních měření. Pro podložení nezávislosti na rozmnožovací sezóně byly vzorky sbírané v různých částech roku. Ani u jednoho znaku nebyla prokázána jeho závislost na variabilitě Meib. žláz. Bohužel pro ověření těchto závěrů nemáme dostatečný materiál.

Dalším zajímavým parametrem Meib. žláz je jejich možná určitá evoluční stabilita uplatnitelná snad i pro posouzení evoluční pozice studovaných druhů. Tomuto tématu se znovu věnoval Quay (1954) u hrabošovitých. Ten zkoumané zástupce hrabošovitých ve své práci rozdělil do dvou základních skupin. První skupinu nazval jako evolučně „původnější“ hrabošovití. Tato skupina se vyznačovala vysokým počtem Meib. žláz, které jsou rozloženy po celé délce okraje očního víčka bez velkých mezer. Druhou skupinu nazýval jako evolučně „odvozenější“ hrabošovití. Tato skupina měla jako hlavní znak malý počet žláz a chybějící žlázy v centrální oblasti očního víčka. V době kdy Quay vytvářel svou studii a rozdělil takto zkoumané hrabošovité nebyla k dispozici žádná fylogenetická schémata, a proto zůstal jeho pohled spekulativní. Dnes již máme k dispozici několik fylogenetických schémat (např. Robovský et al, 2008), a proto můžeme posoudit fylogenetickou „náplň“ Meib. žláz, alespoň hrabošovitých (vizualizace několika znaků Meib. žláz viz obr. 10, 11, 12)



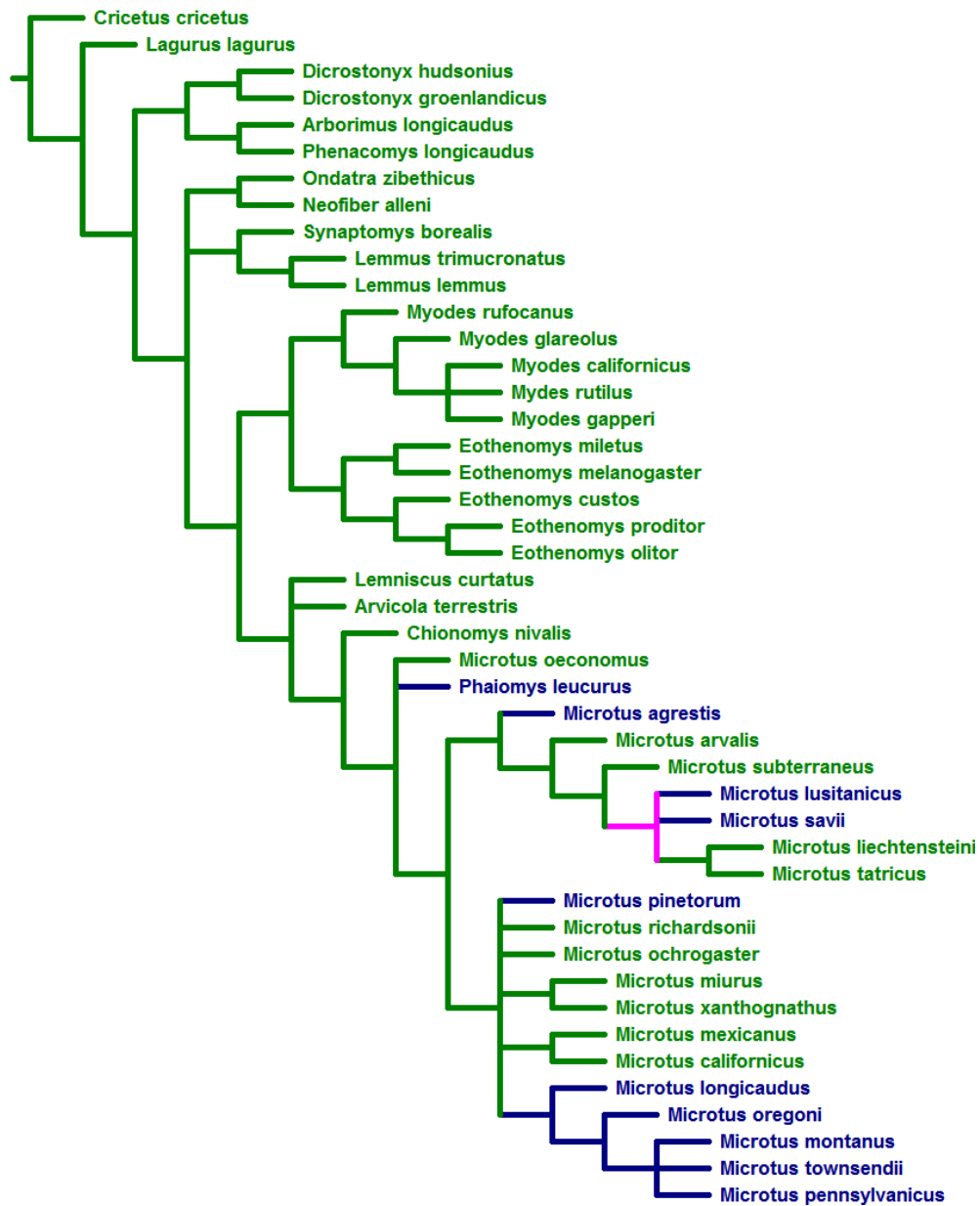
Obr. 10: Fylogenetický strom rekonstrující evoluci znázorňující vývoj průměrného počtu Meib. žláz ($L=4$, $RI=25$, $CI=84$), zeleně jsou vyznačeny druhy s větším počtem Meib. žláz (více než 10 žláz), modře s menším počtem (do deseti, včetně).

Na obr. 10 je vidět, že rod *Microtus* a jemu příbuzní zástupci se vyznačují malým počtem žláz naopak evolučně původnější hrabošovití se vyznačují vysokým počtem žláz. Výjimkou je *Ondatra zibethica* a *Eothenomys olitor*, tyto druhy jsou příbuzné druhů s vysokým počtem žláz, ale došlo u nich k redukci počtu žláz. Evoluci žláz rodů *Arvicola*, *Lemmiscus* a *Chionomys* + *Microtus* v širším smyslu vůči sobě nelze spolehlivě určit.



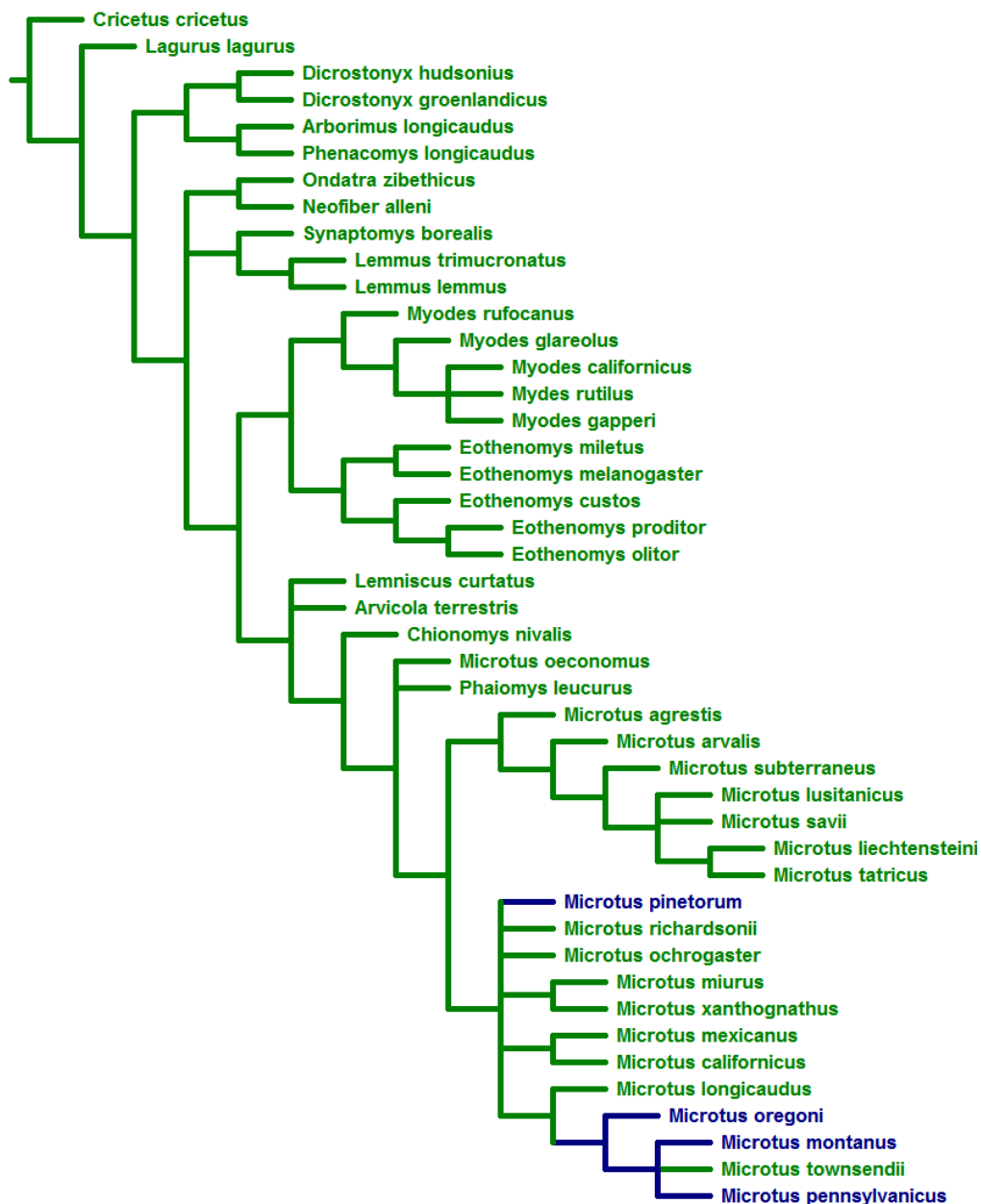
Obr. 11: Fylogenetický strom rekonstruující evoluci rozložení žláz v očních víčkách (L=3, CI=33, RI=89), zeleně jsou vyznačeny druhy se žlázami po celé délce víčka, modře s mezerou bez žláz.

Na Obr. 11. je znázorněno, že u rodu *Microtus* a jemu příbuzných druhů, se vyskytla redukce žláz v centrální oblasti víčka. Stejná redukce se vyskytla nezávisle i u banálnější skupiny zahrnující druhy *Ondatra zibethica* a *Neofiber alleni*. Tato redukce mohla vzniknout na základě rozdílného prostředí, ve kterém se *O. zibethicus* a *N. alleni* vyskytují. Tyto druhy jsou více vázané na vodní prostředí, a proto nebylo potřeba mnoha Meib. žláz, ale došlo také k výraznému zvětšení zbývajících žláz. Evoluci žláz rodů *Arvicola*, *Lemmiscus* a *Chionomys* + *Microtus* v širším smyslu vůči sobě nelze spolehlivě určit.



Obr. 12: Fylogenetický strom rekonstruující evoluci žláz v dolních očních víčkách kromě extrapalpebrální žlázy (L=6, CI=16, RI=44), zeleně jsou vyznačeny druhy s více žlázami na dolním víčku, modře bez žláz na tomto víčku.

Na Obr. 12. je k vidění, že k vymizení Meib. žláz na dolním víčku došlo několikrát jen jednou je jasně sdílenou příbuznými druhy (skupina *M. longicaudus* – *M. pennsylvanicus*).



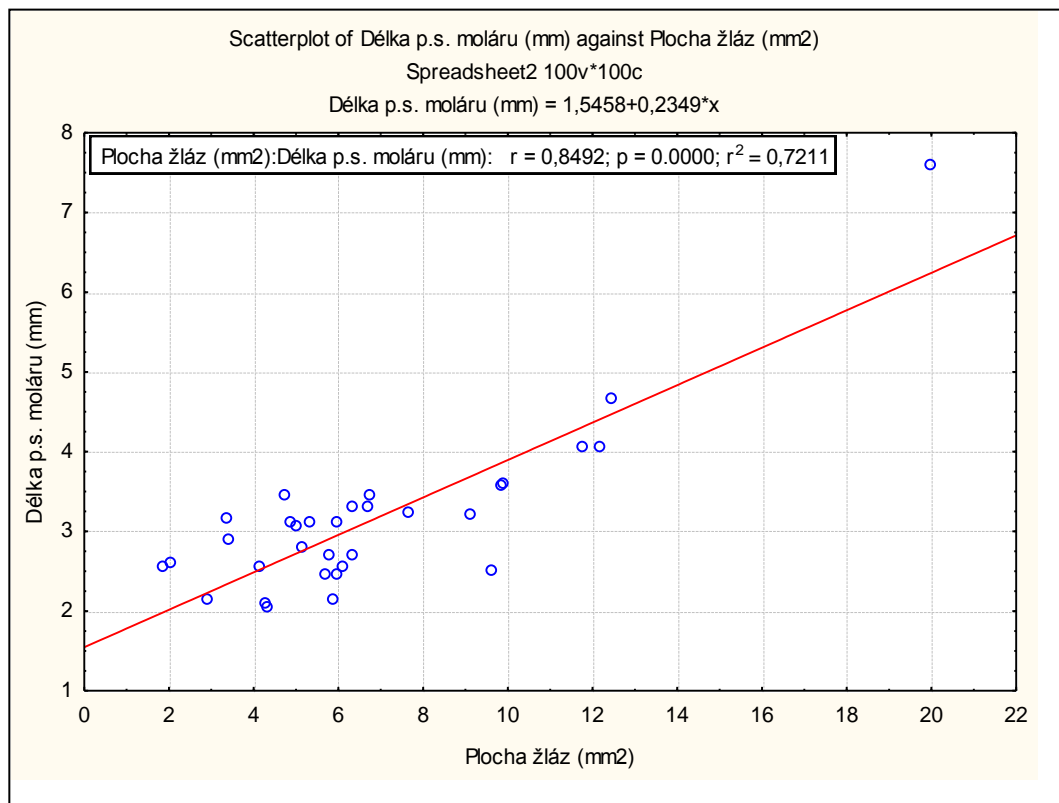
Obr. 13: Fylogenetický strom rekonstruuující evoluci extrapalpebrální žlázy (L=3, CI=33, RI=89), zeleně jsou vyznačeny druhy s jednou extrapalpebrální žlázou na dolním víčku, modře této žlázy.

Z fylogenetického stromu na obr. 13. lze vidět, že úplná redukce Meib. žláz v dolním víčku se vyskytla dvakrát, ale jen jednou došlo ke sdílení této redukce mezi příbuznými druhy (skupina *M. oregoni* – *M. pennsylvanicus*), v rámci této skupiny došlo patrně k reverzi u druhu *M. townsendii*.

V rámci zhodnocení variability Meib. žláz jsem se pokusil o statistické vyhodnocení závislosti průměrného počtu žláz a plochy na délce prvního spodního moláru a závislost plochy žláz na prům. počtu žláz.

Závislost počtu žláz na délce moláru a ploše vyšli neprokazatelně (konkrétně $p = 0,4764$, $p = 0,9464$). Ale závislost rozlohy Meib. žláz na délce moláru vyšla průkazně

($p = 0,000$). Čím je tedy zvíře (hraboš) větší, tím má větší plochu žláz, ačkoliv má často samotný počet žláz malý. Tento fakt dokládá ondatra s několika žlázami, které jsou ale obrovské.



Obr. 14: Graf znázorňující závislost plochy žláz na délce prvního spodního moláru (Regrese, $n = 32$, $p = 0,000$)

Co se týče parametrů žláz a jejich případných spojitostí s prostředím nabízí se snad jen větší plocha Meib. žláz u druhů vázaných na vodní prostředí (*Ondatra zibethica*, *Neofiber alleni*, *Arvicola amphibius*, *Microtus richardsoni*), průměrný počet žláz se ovšem lišil.

Zde je možné vysvětlení, že druhy vázané na vodní prostředí potřebují vyšší produkci sekretů Meib. žláz, kvůli vyššímu riziku znečištění oka i slzného filmu (jedna z vlastností sekretů je ochrana proti znečištění oka).

6. Závěr a perspektivy

Tato práce předkládá souhrn výsledků studií zaměřených na variabilitu Meib. žláz některých savců a zároveň popisuje jejich morfologii pro další skupiny savců, které doposud nebyly prozkoumány. Bohužel nevytváří celkový obraz této variability u savců navzdory naší dosavadní snaze. Informace o Meib. žlázách zcela chybí pro hlavní linie savců, jakými jsou afrotheria, ptakořitní a chudozubí (Xenarthra), a menší skupiny („řády“) letuchy a luskouni. Samostatně platí, že některé skupiny jsou zastoupeny jen několika zástupci (hmyzožravci, letouni). Tento stav by se snad mohl zlepšit cíleným a taxonomicky užším požadavkem směřovaným na zoologické zahrady a u využití terénních sběrů pracovníků katedry zoologie (hmyzožravci, letouni, hlodavci – málo studované skupiny, jakým jsou třeba myšovití nebo plchovití).

Dodnes jsou nejlépe prozkoumanou skupinou savců hlodavci, obzvláště pak hrabošovití. Na této skupině byly postaveny základy výzkumu této variability, jako například nezávislost na věku, pohlaví či rozmnožovací sezóně. Jak již bylo uvedeno v diskusi, některé závěry byly vytvořeny na základě menších vzorků nebo jednom druhu, a proto se nabízí početní navýšení a taxonomické rozšíření materiálu o naše běžné druhy (norník rudý nebo i u myšovitých – např. myšice) čímž by se mohly zpřesnit, popř. robustně potvrdit dosavadní závěry.

Ze stávajících znalostí lze konstatovat:

- 1) morfologie a počet Meib. žláz nezávisí na pohlaví, věku a sezóně.
- 2) mohou být specifické pro určité skupiny, často monofyletické, a proto nesou i určitou (spíše menší) mírou fylogenetické informace.
- 3) asociace parametrů žláz se způsobem života není jednoznačná.
- 4) zde analyzovaný materiál naznačuje, že vnitrodruhová variabilita řady savců je větší, než se uvažovalo.

7. Literatura

- Addison WHF, How HW (1921) The development of the eyelids of the albino rat, until the completion of disjunction. Amer. Journ. Anat; 29(1):1 – 31.
- Baba MA, Sinha RD; Prasad R; Prasad J (1990) Comparative histological and chemical studies on the Meibomian gland of goat and sheep; Indian Journal of Animal Sciences; 60(9): 1085 – 1087
- Borovanský L, Hromada J, Kos J, Zrzavý J, Žlábek K (1967) Soustavná anatomie člověk III.; SZdN
- Buchtová M (1999) Development of tarsal glands in *Microtus arvalis* (Arvicolidae, Rodentia); Folia Zool.; 48(2): 93 – 99
- Dearden LC (1959) Meibomian glands in *Lagurus*, Journal of Mammalogy, 40(1): 20 – 25
- Driver PJ, Lemp MA (1996) Meibomian gland dysfunction; Survey of Ophthalmology; 40(5): 343 – 363
- Ellenberger W (1906) Handbuch der vergl. mirk. Anatomie der Haustiere, Band 1., Berlin
- Gasser K, Fuchs-Baumgartinger A, Tichy A, Nell B (2011) Investigations on the conjunctival goblet cells and on the characteristics of glands associated with the eye in the guinea pig; Veterinary Ophtalmology; 14(1): 26 – 40
- Gassett JW, Dasher KA, Miller KV, Osborn DA; Russell SM (2000) White-tailed deer tarsal glands: sex and age-related variation in microbial flora; Mammalia; 64(3): 371 – 377
- Gentry A, Clutton-Brock J, Groves CP (2004) The naming of wild animal species and their domestic derivatives. J Archaeol Sci 31:645–651.
- Hrabě V (1974a) Tarsal glands in *Pitymys subterraneus* (de Sél.-Long.) and *Pitymys tatricus* Krat. (Microtidae, Mammalia), Zoologické listy, 23(2): 97 – 105
- Hrabě V (1974b) Tarsal Glands in *Clethrionomys glareolus* Schr. (Microtidae, Mammalia), Zoologické listy, 23(4): 335 – 342
- Hrabě V (1977) Tarsal glands in *Microtus agrestis* (Microtidae, Mammalia) from the territory of Austria, Folia Zoologica, 26(3): 229 – 235
- Hrabě V (1979a) Tarsal glands of vole of the genus *Pitymys* (Microtidae, Mammalia) from Southern Austria, Zoologické listy, 27(2): 123 - 128
- Hrabě V (1979b) Tarsal glands in *Microtus nivalis mirhanreini* from the Western, High and Belánské Tatra Mts., Folia Zoologica, 28(3): 231 – 235
- Ibrahim IA, Kelany AM, Taha M (1992) Comparative anatomical and histological studies on the Meibomian (tarsal) glands in rabbits, cat, goats, sheep and cattle; Assiut Vet. Met. J.; 28(55)
- Jester JV, Rajagopalan S, Rodriguest M (1998) Meibomian gland ganges in the rhino (hr^{rh}hr^{rh}) mouse; Investigative Ophthalmology and Visual Science; 29(7): 1190 – 1194
- Klee F (1921) Zur Entwicklung der Meibomschen Drüsen und der Lidränder; Arch. Mikr. Anat. Berlin; 95; 65 – 82
- Knop N, Knop E (2009) Meibom . drüsen Teil I: Anatomie, Embryologie und Histologie der Meibom – drüsen; Der Ophthalmologie; 10; 872 – 883
- Maskin SL, Tseng SCG (1991) Culture of rabbit Meibomian gland using collagen gel; Investigative Ophthalmology and Visual Science; 32(1): 214 – 223
- Nien ChJ, Massei S, Lin G, Liu H, Paugh JR, Liu Ch-Y, Whei-Yang Kao W, Brown DJ, Jester JV (2012) The development of Meibomian glands in mice; Molecular Vision 2010; 16; 1132 – 1140
- Quay WB (1954) The Meibomian glands of voles and lemmings (Microtinae); Museum of zool., Univ. Michigan; 82; 1 – 17
- Robovský J, Říčanková V, Zrzavý J (2008) Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): utility of morphological and molecular data set in a recently radiating clade; Zoologica Scripta 37(6); 551 - 590

Šulc K (1929) O zmenšeném počtu tarzálních žláz u hrabošů (Microtinae), Biolo. Spisy Brno, 8(4); 1 – 14

Vrtiš V (1929) Sur le nombre réduit des glandes de Meibomius dans la paupière de certains Rongeurs, Extrait des Comptes Rendus de l'Association der Anatomistes, 2(4)

Wilson, DE. & Reeder, D.-A.M. (2005) Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference, 3rd edn. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Yasui T, Tsukise A, Kuwahara Y, Meyer W (2006) Morphological, histochemical and immunohistochemical characterization of secretory production of the ciliary glands in the porcine eyelid; European Journal of Histochemistry; 50(2): 99 – 108