

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Charakteristiky srsti podzemních hlodavců ve vztahu
k jejich termální biologii**

Bakalářská práce

František Vejmělka

Školitel: doc. Mgr. Radim Šumbera Ph.D.

České Budějovice 2016

Vejmělka, F., 2016: Charakteristiky srsti podzemních hlodavců ve vztahu k jejich termální biologii. [Fur characteristics of burrowing rodents in relation to their thermal biology. Bc. Thesis, in Czech]. – 50 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The relation of fur to the thermal biology of mammals was studied. Qualitative and quantitative (length, density and insulation volume) fur parameters of six rodents with subterranean activity were determined. The explored species vary in many characteristics, such as ecology or kinship.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval/a 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 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 Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích

Dne 21. 4. 2016

Podpis:

Poděkování

Rád bych poděkoval svému školiteli doc. Radimu Šumberovi za jeho důvěru a konzultace nad vznikajícím textem této práce.

Veliký dík patří mé rodině, která mě po celou dobu plně podporovala, jakožto i dalším blízkým.

Děkuji Dr. Janu Okrouhlíkovi za výpomoc při analýze dat a členům LabMeetingů za jejich podnětné připomínky.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Deriváty integumentu obratlovců a jejich funkce.....	1
1.2	Vznik srsti	1
1.3	Uspořádání srsti	2
1.4	Chlup.....	2
1.4.1	Typy chlupů	2
1.4.1.1	Sinusové chlupy	3
1.4.2	Struktura chlupů	3
1.5	Srst jako termální izolace.....	4
1.5.1	Izolační vrstva.....	4
1.5.2	Význam srsti při tepelné izolaci	5
1.6	Termální okna – místa intenzivní výměny tepla.....	5
1.7	Faktory ovlivňující charakteristiky srsti	7
1.7.1	Velikost.....	7
1.7.2	Vliv klimatu.....	7
1.7.3	Sezonalita a línání.....	8
1.7.4	Fylogeneze.....	10
1.7.5	Sociální organizace.....	10
1.7.6	Životní prostředí	11
1.8	Savci v podzemním prostředí.....	12
1.9	Termoregulace v podzemním prostředí	13
1.10	Srst savců s podzemní aktivitou.....	14
1.11	Cíle práce	17
2	Materiál a metodika.....	18
2.1	Studované druhy	18
2.2	Měření charakteristik srsti	19
2.3	Zpracování dat	22
3	Výsledky.....	23
4	Diskuse.....	31

5	Závěr.....	35
6	Literatura.....	36
7	Příloha	45

1 Úvod

1.1 Deriváty integumentu obratlovců a jejich funkce

Srst je unikátním znakem savců. Napříč různými liniemi živočichů je možné najít různé kožní deriváty, ale žádný nemá shodnou strukturu či ontogenetický vývoj se savčími chlupy. Kožní deriváty většiny obratlovců vyrůstají ze škóry (dermis), pocházejí tedy převážně z mesodermu (Mauger 1972). Šupiny ploutvovců slouží kromě lepšího proudění vody dosaženého změnou morfologie šupin, také k ochraně těla. Primární funkce plazích šupin (v naprosté většině epidermálního původu) je poskytnout ochranu nositeli pohybujícímu se na souši před ztrátami vody (typická adaptace blanatých - *Amniota*). Rovněž význam peří jako tepelného izolantu potřebného k udržení homoiotermie ptáků je nepochybný (např. Lombardo et al. 1995; Prum 1999; Stephenson et al. 2009; Dawson et al. 2011).

1.2 Vznik srsti

Prvotní role objevivších se chlupů (pravděpodobně před 200 miliony let) byla nejspíš hmatová. Podle Madersona (2003) mohly posloužit tyto primárně senzorké receptory (protochlupy) sekundárně jako ochrana proti ztrátě vody kůží (zmnožením mechanosenzorkých protochlupů vznikla vrstva nazývaná protosrst, což je vlastně alternativa k sauropsidím šupinám) a následně, po zdokonalení savčí endotermie, i jako tepelný izolant. Myšlenku vzniku srsti *ex post* objevení teplokrevnosti nastínil už Ling (1970). Prvotní chlupy vyrůstaly mezi šupinami prvních „savců“ (situace možná i dnes pozorovat u luskounů a na ocasech některých vačnatců, hlodavců a hmyzožravců) díky postupnému zvyšování pružnosti šupinaté „slupky prasavců“ rozvolněním šupin (shrnuto v Šulc 1930; Ling 1970). U recentních savců postrádajících šupiny stojí chlupy vždy za šupinovým políčkem (Šulc 1930). V souladu s biogenetickými zákony (von Baer 1828; Haeckel 1905) by prvenství hmatových chlupů naznačovala i ontogeneze většiny savců kdy jako první vyrostou vibrisy (Chapman 1986).

Zajímavé informace odhaluje recentní nález druhohorního zástupce Eutricodonta *Spinolestes xenarthrosus*, který kromě srsti (složené z různých typů chlupů) ukazuje i přítomnost protobodlin, které vznikly fúzí chlupoidních tubulů (hair-like tubules).

Bodliny se vyskytují i u recentních savců, takže je pravděpodobné, že se tento znak nejspíš vyvinul nezávisle u více linií savců (Martin et al. 2015).

1.3 Uspořádání srsti

Všechny chlupy mimo sinusových vyrůstají ve svazcích. Původně z jednoho místa mezi šupinnými políčky vyrůstají vždy tři chlupy (tzv. Dreihaarstellung; či the basic trio group), fylogenetickým vývojem pak došlo k jejich zmnožení v chlupové svazky, zachovávající si původní rozdělení na střední a postranní svazky (shrnuto v Šulc 1930; Ling 1970). Podle autorů je někdy chlupů i svazků více než tři, neboť může dojít k jejich sekundárnímu zmnožení.

Podle délky společného míšku či vývodu pod společným pórem jsou svazky rozdělovány na pravé (s delší společnou částí míšku) a nepravé (s krátkou společnou částí míšku)(Šulc 1930).

Podle autorů Klauer et al. (1997) je uspořádání chlupů do svazků adaptivní znak podzemních a akvatických savců. Z práce Sokolova (1982) je ovšem vidět, že přítomnost chlupových svazků není nic neobvyklého a nezávisí na ekologii daného druhu, neboť je možné ji pozorovat u mnoha druhů savců, jako jsou například ptakopysk podivný (*Ornitorhynchus anatinus*), kunovec tečkovaný (*Dasyurus viverrinus*), vydřík hbitý (*Potamogale velox*), pískomil jižní (*Meriones meridianus*), lemurovití (Lemuridae), kosmanovití (Callithricidae), pavián anubi (*Papio anubis*), štetinatec kubánský (*Solenodon cubanus*), lachtan medvědí (*Callorhinus ursinus*), kočka divoká (*Felis silvestris*).

1.4 Chlup

1.4.1 Typy chlupů

Jedno z nejstarších běžně používaných rozdělení typů chlupů pochází od Toldta (1910). Podle zkoumaného zvířete, lišky obecné (*Vulpes vulpes*), na němž jsou typy dobře rozeznatelné, jej nazval Fuchshaarformen-Konstellation. Rozdělil srst do dvou (až tří) typů (pro odlišné užívání různými autory udávám i s anglickými variantami) na podsadu (underhairs/undercoat) a krycí srst (overhairs). Též je možné najít pojmenování sekundární a primární chlupy (např. Meyer 2002). Často se ale vyskytují i formy přechodné. První typ chlupů dle Toldtova rozdělení se skládá z vlníků (wool/fur hairs), většinou krátkých jemných chlupů s izolační funkcí. U zvířat jako lamy nebo ovce tvoří vlnu právě vlníky.

Druhý typ srsti vytváří pesíky (guard hairs), delší tužší pigmentované chlupy poskytující nejen tepelnou izolaci, ale především ochranu proti vlhkosti a mechanickému a radiačnímu poškození. Dalším typem chlupů jsou osíníky (awn/pile hairs). Podle počtu řad buněk dřeně se rozlišují na podsadové a krycí (Toldt 1910).

1.4.1.1 Sinusové chlupy

Speciálním typem chlupů jsou chlupy sinusové neboli vibrisy (dříve též hmatníky). Ty se od ostatních chlupů liší strukturou i funkcí. Jejich folikul je zanořen do bohatě inervované kolagenní kapsule s jedním či více cévními sinými (Chapman 1986) a vibrisy fungují jako mechanosenzory.

1.4.2 Struktura chlupů

Co se struktury chlupů týče, rozlišují se tři struktury (Hausman 1920; Teering 1991). Na povrchu leží jedno- nebo vícevrstevná kutikula sestávající z překrývajících se šupinek keratinu. Ornamentaci kutikuly a jejího významu při taxonomii se věnuje celá řada prací (např. Meyer et al. 2002; Chernova a Tselikova 2004). Rovněž byla zjištěna funkční role uspořádání šupinek kutikuly chlupů některých netopýrů pro let či sběr pylu (podrobnosti viz kapitola Životní prostředí) a jejich prodloužení u šelem závislých na tepelné izolaci pomocí srsti ve vodě (Liwanag et al. 2012). Hlavní masu chlupu (podle Meyera et al. 2002 jednu polovinu až dvě třetiny průměru) tvoří *cortex* neboli kůra z hutných, vysoce keratinizovaných buněk a pigmentových zrn. Uprostřed chlupu bývá přítomna *medulla* (dřeň). Ta se skládá z keratinizovaných buněčných zbytků a rozdílností v její struktuře lze někdy využít v systematice (Meyer et al. 2002; Chernova 2006; Abreu et al. 2011). Dřeň se vlivem různých nároků na pevnost (viz níže) rovněž liší i v rámci jednoho chlupu (Sokolov 1982).

Na příčném řezu jsou chlupy většiny savců oválné (Toldt 1935). Tvar chlupu se však ukazuje jako znak velice plastický, odrážející adaptivní změny. Šulc (1930) píše třeba o čtyřbokých chlupcích nacházejících se na tlapkách zajíců, se silnou kůrou, téměř nemedulovanými, s rozšířenou apikální částí, žlábkovitými hranami a s odstávajícími šupinkami kutikuly na hranách. Dále třeba o zvláštním čistícím orgánu na vnitřní straně *carpu* aguti zlatého (*Dasyprocta leporina*), což jsou zkrácené chlupy se silnou kůrou či podobně funkčně adaptovaných chlupcích kolem úst a vylučovacích otvorů myšovitých hlodavců. Zmiňované adaptace by měly nositeli například poskytovat oporu při pohybu na kluzké ploše či usnadňovat čištění (Šulc 1930). Liwanag et al. (2012) ukazují, že šelmy

s významnou akvatickou aktivitou, jako například medvěd lední (*Ursus maritimus*), vydra mořská (*Enhydra lutris*), tuleni a lachtani, mají zploštělé pesíky chránící podsadu před provlhnutím a zlepšují pohyb vodou (Kuhn a Meyer 2009). Určité taxony jsou podle tvaru chlupu na příčném řezu snadno rozeznatelné, např. tříprstí lenochodi, rejskovití, pišťuchovití a zajícovití (Chernova a Tselikova 2004).

1.5 Srst jako termální izolace

Existují dvě možnosti, jak savci mohou své endotermní tělo chránit před nežádoucími ztrátami tepla. Terestričtí savci mají kůži a tukovou vrstvu (je-li přítomna, pak s především zásobní funkcí) poměrně tenkou, což umožňuje lepší schopnost pohybu (Sokolov 1982). Hlavní ochranu proti tepelným ztrátám tedy zajišťuje vrstva vzduchu v srsti.

1.5.1 Izolační vrstva

Srst je dobrým tepelným izolantem především díky schopnosti zadržovat vzduch a ochraňovat kůži před tepelným prouděním (Sokolov 1982). Čím jsou chlupy delší, tím více vzduchu mezi sebou dokáží zadržet. Práce Wanga et al. (2015) na kolonokovi (*Mustela sibirica*) ukazuje, že délka chlupu opravdu hraje důležitou roli v izolačních vlastnostech srsti. Rymera et al. (2007) překvapil fakt, že myš Sloggettova (*Otomys sloggetti robertsi*), adaptovaná na chladné alpské podmínky, nevykazovala delší osrstění než jiní příslušníci téhož rodu, obývající teplejší stanoviště. Delší srst by totiž zabraňovala průchodu slunečního záření až na kůži a tedy získávání tepla. Na lumíku norském (*Dicrostonyx groenlandicus*) Reynolds (1993) demonstroval, že také hustší srst vede díky většímu zadržování vzduchu ke snížení tepelného záření a proudění (viz níže) a tedy ke snížení tepelných ztrát v zimním období. Hustota srsti se ale může zvyšovat jen do určité míry, jelikož pak už srst zadržuje vzduchu méně (Steudel et al. 1993). K zadržování vzduchu v srsti může přispívat i struktura kutikulárních šupinek. Liwanang et al. (2012) se domnívají, že prodloužení šupinek pomáhá k zapadání chlupů do sebe a tím napomáhá zadržování termoizolační vrstvy vzduchu. Tento jev je možné pozorovat u šelem s velkou akvatickou aktivitou. Zvětšení izolační vrstvy je ještě napomáháno vzpřímením chlupu zprostředkovaným *musculus arrector pili* při pocitu chladu (Ling 1970; Meyer et al. 2002).

Další možností tepelné izolace je zadržování vzduchu v dřeni chlupu. Tento vzduch je nehybný a kvalita tepelné izolace je přímo úměrná množství zadrženého vzduchu (Sokolov 1982). Ling (1970) ve své práci zaměřené především na semiakvatické savce

konstatoval, že některé z těchto druhů (Tab. 2) mají vzduchem vyplněnou celou basální část chlupu (Spence 1963). Prvenství v rozvinutosti medulárního objemu přitom zřejmě drží sob polární euroasijský (*Rangifer tarandus tarandus*), u něhož podle Sokolova 1982 neklesá objem dřene osiníků pod 90% a kterému podle Linga (1970), citujícího práci Flerova (1952), tento slouží nejen k termální izolaci, ale poskytuje i potřebný vztlak při překonávání vodních překážek. Tento názor ovšem nepodporuje fakt, že medulární objem jiných kopytníků, překonávající také často vodu, není nijak výrazný. Jako příklad uvádím pakoně žíhaného (*Connochaetes taurinus*) se střední až malou dřeni či pakoně běloocasého (*Connochaetes gnou*), jehož chlupy postrádají medulu zcela (Taru and Backwell 2014)(Tab. 2). Může zde ale roli hrát i vliv klimatu.

Izolační funkci však nemusí zastávat pouze tuk či vzduch v srsti. Svrchní část pokožky - nazývaná *stratum corneum* (zrohovatělá vrstva), u řady savců kyprá, může podle Sokolova (1982) v zimě obsahovat vzduchové dutinky. Herter (1952) zjistil, že při změně teploty okolí termofilní (bílé) a kryofilní (šedé, s mnohem hustší srstí) varianty myši se nezmění parametry jejich srsti (hustota a délka), ale právě tloušťka zrohovatělé vrstvy s adekvátním objemem vzduchu (Herter 1952 citováno v Sokolov 1982).

1.5.2 Význam srsti při tepelné izolaci

Jak již bylo zmíněno, jedna z nejdůležitějších funkcí srsti savců je tepelná izolace. Její zásadní vliv byl mnohokrát ověřen. Odstranění srsti vede k nápadnému zvýšení denního výdaje energie, k nárůstu ve spotřebě kyslíku a zvýšení příjmu potravy u různých druhů malých savců, jako hraboš pensylvánský (*Microtus pennsylvanicus*), křeček *Reithrodontomys megalotis*, sysel zlatavý (*Spermophilus lateralis*) či laboratorní myši (Kenagy a Pearson 2000; Zhao a Cao 2009; Pearson 1960; Kauffman et al. 2004; Król et al. 2007).

1.6 Termální okna – místa intenzivní výměny tepla

Výměna tepla mezi organismem a okolím je zprostředkována pomocí tepelného proudění (konvekce) a odpařování (evaporace), sálání (radiace) a vedení (kondukce). Intenzivnější výměnu tepla savce s okolím umožňují tzv. termální okna, což jsou dobře vaskularizované, řídké ochlupené a tedy málo izolované oblasti těla. Přenos tepla v těchto tkáních je regulován vasokonstrikcí či vasodilací (Buffenstein 2000).

Termální okna se často nachází na tělních extremitách jako jsou ušní boltce slonů a zajíců (shrnuto v McCafferty et al. 2011), chodidla (vydra říční – *Lutra lutra*) a zadní končetiny (lachtan medvědí), ocasy (pískomil mongolský - *Meriones unguiculatus*, ondatra pižmová - *Ondatra zibethicus*, bobří, vydra obrovská - *Pteronura brasiliensis*), čenichy (svišť lesní - *Marmota monax*) a boky či ventrální strana těla např. tukotuko talarský (*Ctenomys talarum*), rypoš obří (*Fukomys mechowii*), tadarida guánová (*Tadarida brasiliensis*) (Vlasák 1986; Phillips a Heath 1995; Cutrera a Antinuchi 2004; Šumbera et al. 2007; Kuhn a Meyer 2009; Reichard et al. 2010; 2012). U velbloudů se termální okna našly i v axillární a slabinové oblasti (Abdoun et al. 2012; Gerken 2010), u delfína skákavého (*Tursiops truncatus*) na hřbetní ploutvi (Williams et al. 1999; Pabst 2002). Na rozdíl od výše zmíněných prací využívajících především infračervené termokamery, analýzou srsti bylo nalezeno možné termální okno i u lišky polární (*Vulpes lagopus*), tedy arktického druhu (Underwood a Reynolds 1980).

Ve vysokém chladu se jedinec - pokud to jde - snaží termální okna zakrýt, aby zamezil nežádoucím tepelným ztrátám. Příkladem je u terestrických živočichů schoulení se do klubička, kdy nejenže zakryje své termální okno na břišní straně, ale i redukuje poměr povrchu těla k jeho objemu, čímž sníží nadměrné ochlazování. Naopak při slunění se (tj. jeden ze způsobů získávání tepla různých živočichů) se zvířata natáčí tak, aby co nejlépe využila dopadající sluneční paprsky. Tomu pomáhá rovněž vztyčování chlupů, tedy zvětšení úhlu mezi chlupy a pokožkou a tím lepšího pronikání slunečního záření až na kůži. Gerken (2010) zmiňuje výpočet de Lama et al. (1998), že lamy guanako (*Lama guanicoe*) díky vhodné orientaci těla a změně plochy („otvírání a zavírání“) termálních oken slabin a axillární oblasti mohou dosáhnout až 67% úspory energie. To, že srst poskytuje významnou tepelnou izolaci, ukazuje i fakt, že lamy zbavené srsti vyzařovaly teplo celým povrchem těla (Gerken 2010).

Na druhou stranu při nadprodukcii tepla např. při vysoké fyzické aktivitě je ovšem žádoucí se tepla zbavit, bohatě prokrvená termální okna jsou tedy záměrně vystavována chladnějšímu okolí, aby teplo unikalo (Atlee et al. 1997; Šumbera et al. 2007; Gerken 2010).

1.7 Faktory ovlivňující charakteristiky srsti

Jak vyplývá z výše uvedených informací, srst je poměrně snadno modifikovatelným znakem savců, k jeho adaptivním změnám tak může docházet vlivem různých faktorů, kterým je druh vystaven.

1.7.1 Velikost

Čím jsou živočichové větší, tím jednodušeji čelí výzvám termoregulace. Mají totiž menší poměr k povrchu těla a tím relativně menší tepelné ztráty. Velcí savci proto nemusí tolik investovat do tepelné izolace těla pomocí srsti (například hustota; viz Tab. 1 v kapitole Sezonalita a línání).

Malí savci mají však omezenou možnost zahuštění a prodloužení srsti, neboť čím menší živočich, tím vyšší má relativní energetické nároky a syntéza delší nebo hustší srsti vyžaduje vyšší energetické a nutriční náklady (viz Boyles a Bakken 2007). Příliš dlouhá či hustá srst navíc může zhoršovat pohyblivost (např. Wasserman a Nash 1979). Boyles a Bakken (2007) navrhují hranici tělesné hmotnosti, pod kterou může být tento problém zásadní, na přibližně 50 gramů. Podle autorů to může také vysvětlit, proč malí savci vykazují malou nebo vůbec žádnou sezónní změnu v kvalitě osrstění. U studovaného druhu, křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus*; hmotnost < 50g), pozorovali autoři navíc i menší rozdíly ve vodivosti zimního a letního kožichu (viz kapitola Sezonalita). Během přelínání mohlo dojít ke změně velikosti chlupové dřeně. Navržená hranice by se podle autorů v chladnějších mikroklimátech měla snižovat.

Tabulka 1 ukazuje mnohem delší osrstění velkého savce (jelen lesní) oproti malému (lumík). Průměr zimních chlupů jelena je však mnohem menší než u chlupů lumíka (který tloušťku chlupu naopak zvětšil). Tento fakt podporuje výše zmíněné informace o constraintu vztahu tělesné velikosti a délky chlupů. Tlustší chlupy lumíka mohou toto omezení zase vynahradit vyšším obsahem vzduchu meduly. Příliš tlusté chlupy jelena by při zvýšené hustotě zimní srsti mohly přispívat k větší tepelné kondukcii. Hustota srsti se může zvyšovat jen do určité míry, jelikož pak už srst zadržuje méně vzduchu (Steudel et al. 1993) a přílišná hustota usnadňuje tepelné vedení. V tomto ohledu je také důležitý objem vzduchu v chlupu.

1.7.2 Vliv klimatu

Jelikož srst funguje jako tepelný izolant, hlavním faktorem zodpovědným za rozdíly v izolačních schopnostech srsti savců je teplota. Rozdíly v teplotě různých oblastí Země

jsou způsobeny zejména odlišnou zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou. Přítomnost lépe izolující srsti u druhů obývajících oblasti vzdálenější od rovníku je široce známým faktem (ukazuje na to i užívání těchto zvířat v kožešnictví). Toldt (1935) shrnuje tak, že srst savců žijících v chladnějších krajinách (severských i horských) je obecně delší a hustší než těch v teplejších oblastech. Jako příklad uvádí i lišku polární, která po vystavení mírnému klimatu začala ztrácet na hustotě podsady. Práce Scholandera et al. (1950) ukazují pozitivní závislost mezi izolační hodnotou kožichů savců žijících v různých zeměpisných šířkách a délkou jejich srsti. V čím větší zeměpisných šířkách druh žije, tím vyšší má obě hodnoty.

Jak již bylo zmíněno, endotermní živočichové v chladnějších oblastech jsou většinou větší, čímž mají relativně menší tepelné ztráty. Nicméně jak shrnují Wasserman a Nash (1979) a Ashton et al. (2000), řada autorů je zajedno, že spíše než změny velikosti těla hraje důležitější roli tepelná izolace. Zároveň ale uvádějí, že malí savci si nemohou dovolit přílišnou izolaci (tedy délku srsti), kvůli omezení pohybu. To demonstruje práce Wassermana a Nashe (1979) na křečku dlouhoocasém (*Peromyscus maniculatus*), severoamerickém hlodavci adaptovaném na vysoké nadmořské výšky. Délka jeho chlupů se prodlužovala v závislosti na nadmořské výšce, od určité výšky však zůstala konstantní. Limitovaná data na hustotu srsti naznačují pozitivní závislost na nadmořské výšce.

Druhy žijící ve vyšších nadmořských výškách se oproti ostatním příbuzným druhům (nebo naopak podobně s druhy žijícími ve vysokých zeměpisných šířkách) vyznačují hustší srstí (myš Sloggettova; liška horská – *Vulpes ferrilata*) či lépe vyvinutými osiníky a dřením chlupů (Ťan-Šanské ovce)(Rymer et al. 2007; Wang et al. 2014; Sokolov 1982).

Zajímavým příkladem jsou adaptace lišky polární z nízkých nadmořských výšek a lišky horské, žijící v chladných podmínkách Tibetské náhorní plošiny. Dlouhá hustá srst obou druhů se 70% jemné podsady ukazuje na společného předka pocházejícího právě z Tibetské plošiny (Wang et al. 2014).

1.7.3 Sezonalita a línání

V oblastech, které jsou vystaveny sezónně velmi odlišným klimatickým podmínkám, se mohou charakteristiky tělního pokryvu savců periodicky výrazně měnit. Chlupy jsou obměňovány línáním, které slouží nejen k výměně opotřebovaných chlupů, ale hraje důležitou roli i v termální biologii savců, neboť změna charakteristik izolační vrstvy přináší odlišné možnosti, jak udržovat popř. ztrácet tělesné teplo. Obměněná srst se může

lišit v průměru chlupů, délce či hustotě (Tab. 1). Vzhledem ke stabilnějším teplotám pod zemí a ve vodě jsou sezónní změny srsti savců žijících v těchto prostředích výrazně menší (Sokolov 1982). U vydry říční nebyly například rozdíly v hustotě mezi letní a zimní srstí vůbec nalezeny (Kuhn et al. 2010).

Přestože línání je spouštěno vnitřními faktory, ovlivňují jej i další činitele. Důležitou roli hrají vnější podmínky, jako třeba světelná perioda, nepřímo pak do jisté míry teplota a chování (Ling 1970; Chapman 1986; Mo et al. 2000; Paul et al. 2007). Podle Vitala (1981), savci drzeni v chladnějších podmínkách línají ve srovnání s těmi drženými v teple rychleji (citováno v Stubbe a Wiegand 1994).

Je popsáno více typů línání, lišících se druh od druhu (Chase a Eaton 1959; Ling 1970, zahrnující práci Kryltzova 1964). Terminologie byla navržena podle směru obnovy - například dorsad/sublateral, cephalad/cephalo-sacral či rozptýlené.

Výměnou srsti během sezóny se mění i tepelná vodivost. Boyles a Bakken (2007) udávají, že hustota či tloušťka srsti některých malých savců (<50g) zůstává v zimě stejná jako u srsti letní. Srovnání tepelné vodivosti srsti dvou druhů malých hlodavců (rozdílných v tělesné hmotnosti o 30%) s různou ekologií ze stejné oblasti však ukázalo vyšší vodivost letní srsti dorsa ve srovnání se srstí zimní. Zimní srst semiarboreálního druhu (křeček bělonohý) vykazovala vyšší vodivost než srst druhu pozemního (hraboš pensylvánský)(Boyles a Bakken 2007). Podobně u různých druhů lam je tepelná kondukce zimní srsti ve srovnání se srstí letní nižší (Gerken 2010).

Toldt (1935) popisuje línání tropických a arktických druhů, stejně jako savců adaptovaných na akvatický způsob života, jako postupné (allmählich). Underwood a Reynolds (1980) zase popisují osrstění lišky polární jako sezónně dimorfické, se zimní srstí téměř dvojnásobně delší než letní. Toldt (1935) zmiňuje, že noční druhy (i v tropech) jsou ve srovnání s diurnálními příbuznými hustěji osrstěné. Línání tropických druhů blíže studováno téměř nebylo.

Tabulka 1: Sezónní změny charakteristik srsti dvou druhů zvířat. Upraveno podle Steudel et al. (1993).

Druh	Lumík (pravděpodobně <i>Dicrostonyx groenlandicus</i>)		Jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>)	
	Letní	Zimní	Letní	Zimní
Průměr chlupu [μm]	37.5	42.5	146	15
Délka chlupu [mm]	12.7	19.35	22	53
Hustota srsti [n/cm^2]	12 803	25 800	833	4 742

1.7.4 Fylogeneze

Srst, jakožto útvar čelící veliké škále různých podmínek vnějšího prostředí, je velmi náchylná k adaptivním změnám (viz například kapitoly Teplota; Životní prostředí; Srst savců s podzemní aktivitou). Jako příklad lze uvést tygry, kdy osrstění tygra bengálského (*Panthera tigris tigris*) je krátké a téměř postrádá vlníky, zatímco srst tygra ussurijského (*Panthera tigris altaica*) je (minimálně v zimě) delší a bohatší na vlníky (Toldt 1935).

Na druhou stranu, konvergence savců sdílejících stejné životní prostředí se na tělní pokryv vztahovat nemusí. Toldt (1935) udává, že ačkoli se srst krčka (*Eulipotyphla*), zlatokrta (*Afrosoricida*) a vakokrta (*Notoryctemorphia*) může zdát stejná, mikroskopickou stavbou se značně liší.

Ptakořitní (*Monotremata*) nemají sinusové chlupy. Na důležitost vybavení chlupy s mechanosenzorickou funkcí ukazuje fakt, že jako jejich náhradu je v této linii možné nalézt specializované smyslové chlupy tzv. *tylotrichy* (Straile 1960). Chernova (2006) vysvětluje absenci vibris u ptakořitných jako druhotnou záležitost, kdy vývojová větev *Prototheria* je ztratila, zatímco u větve *Theria* zůstaly zachovány po předcích. Podobně u rypoše lysého (*Heterocephalus glaber*) lze najít řídce rozmístěné nemedulované chlupy bez cévního sinu se smyslovou funkcí (Sokolov 1982).

1.7.5 Sociální organizace

Podle míry sociality se savci rozdělují na solitérní, neboli samotářské, a sociální druhy. Při studiu rozmístění termálních oken u dvou druhů podzemních afrických hlodavců rypošů (*Bathyergidae*) lišících se sociálním uspořádáním, Šumbera et al. (2007) provedli analýzu tělního pokryvu. Přítomnost ventrálních termálních oken potvrdila jak analýza kvality srsti, tak infračervená termografie. Ačkoli oba druhy vykazovaly na ventrální straně těla stejné

průměrné teploty, lišily se způsobem rozložení povrchové teploty v těchto oblastech. U rypoše obřího byla povrchová teplota ventrální části rozložena rovnoměrně, zatímco u rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*) byla nejvyšší povrchová teplota naměřena na hrudi. Výsledky kvality srsti se pro každý z druhů lišily (Tab. 2 na konci úvodu), což by mohlo být vysvětleno rozdílným sociálním systémem studovaných živočichů (detaily v kapitole Srst savců s podzemní aktivitou).

1.7.6 Životní prostředí

Srst přichází do kontaktu s vnějším prostředím nejvíce, má tedy řadu adaptací, které umožňující snadnější pobyt v konkrétním prostředí. Oproti pozemním savcům se srst výrazně liší u vodních, létajících a podzemních druhů.

U osrstěných semiakvatických druhů jsou rozdíly mezi jednotlivými typy chlupů (pesík/osíník/vlník) mnohem nápadnější než u jejich suchozemských příbuzných, příkladem mohou být vychucholové (*Desmaninae*) nebo rejsec vodní (*Neomys fodiens*)(Sokolov 1982).

Podle autorů Liwanag et al. (2012) mají akvatické šelmy ve srovnání s terestrickými šelmami plošší krycí chlupy, delší kutikulární šupinky a kratší hustší srst (Tab. 2). Tyto adaptace jsou významné pro zmenšení hydrodynamické odporové síly a udržení vzduchové izolace kožichu během potopení (například zapadnutím podsadových chlupů do sebe). Zajímavostí je to, že ploutvonožci a mořské vydry postrádají *musculus arrector pili* a chlupy se napřimují či splývají podle pohybu v prostředí. Kuhn a Meyer (2009) pomocí infračervené termokamery zjistili, že vydra říční si v srsti udržuje teplotu o více než deset stupňů Celsia vyšší než okolní prostředí (vzduch či voda).

U převážně až čistě vodních savců je nad izolací pomocí srsti preferována silná tuková vrstva sloužící zároveň k uskladnění energie. Ke ztrátě srsti došlo až druhotně (Ling 1970; Berta et al. 2006; Liwanag et al. 2012). Mezi ploutvonožci spoléhajícími se na speciální vrstvu podkožního tuku (tzv. blubber) jsou výjimkou bohatě osrstění lachtani (rody *Arctocephalus* a *Callorhinus*), kteří mají hustou srst (Liwanag et al. 2012). V rámci savců vykazujících velkou míru vodní aktivity existují i výjimky, jako například vydra mořská, medvěd lední (Liwanag et al. 2012), vačice vydří (*Chironectes minimus*) nebo ptakopysk podivný (Fish 1993; 2000), které ukazují, že při pohybu na souši by bohatá vrstva tuku byla značně omezující a výhodnější je kvalitní kožich.

Toldt (1935) zmiňuje delší či hustší srst u druhů obývajících prostředí s velkou vzdušnou vlhkostí, třeba ostrovní klokan dama (*Macropus eugenii*) ve srovnání

s kontinentálním, nebo opice a poloopice chladných vlhkých tropických nocí. Uvádí, že vlhké klima by mělo podporovat silný nárůst osiníků, jimiž obohacená srst usnadňuje sklepávání srážek.

Mezi savci existuje jediná skupina skutečných letců, letouni (Chiroptera). Létající membrána křídel je řídko osrstěná, přičemž hustší srst se nachází na vnitřní straně, vnější strana je zase více pigmentovaná a funguje jako termální okno (Sokolov 1982 zároveň dodává, že přísun krve je přísně kontrolován). Na trupu by hustší srst měla být podle Sokolova (1982) přítomna na návětrné straně, tj. na ventru. U tadaridy byla nalezena termální okna v okolí slabin a boků (Reichard et al. 2010; 2012). Autoři to uvádějí jako znak unikátní pro tadarovité (Molossidae), linii žijící v teplých oblastech s druhy migrujícími na dlouhé vzdálenosti a tedy potřebujícími vhodné adaptace pro dlouhý let (včetně kosterních a svalových).

Podle Sokolova (1982) jsou kaloni oproti netopýrům vybaveni vyvinutou chlupovou dření a svaalem *musculus arrector pili*, jenž jim umožňuje manipulovat s tloušťkou vzduchové izolační vrstvy. Naopak netopýrům obývajícím chladnější oblasti by kvalitnější srst a medulované chlupy vadily při zimní letargii, kdy potřebují svoji tělesnou teplotu snížit. Unikátnost letounů - odstávající šupinky chlupové kutikuly apikální části chlupu - je patrně zodpovědná za snižování turbulentního zpětného proudu (Meyer et al. 1995 citováno v Chernova 2002). Různé skupiny letounů s pollivorní ekologií sdílejí zajímavý rys chlupové kutikuly – šupinky odstávající pod větším úhlem ve srovnání se zbytkem letounů. Pyl, který při krmení živočich setřese, tak ulpí v srsti lépe a následně je olízán jazykem s rovněž unikátní adaptací (Howell a Hodgkin 1976 citováno v Meyer 2002).

1.8 Savci v podzemním prostředí

Do podzemního prostředí proniklo několik linií savců. Z vačnatců jsou to vakokrtovití (Notoryctemorphia: Notoryctidae), z placentálních savců zlatokrtovití (Afrosoricida: Chrysochloridae), pak pásovcovití (Cingulata: Dasypodidae), krtkovití (Eulipotyphla: Talpidae) a hlodavci (Rodentia). Zástupci hlodavců s velkou podzemní aktivitou se dělí do osmi skupin: jihoameričtí osmákovití (Octodontidae) a tukotukovití (Ctenomyidae), severoameričtí pytlonošovití (Geomyidae), evropští hraboši (Muridae: *Arvicolinae*), eurasijští slepcovití (Spalacidae), asijské kokoři (Myospalacidae), afroasijské hlodouni (Rhizomyidae) a afričtí rypošovité (Bathyergidae). Patří sem ca 50 rodů (Nevo 1999).

Mezi savci s převládající podzemní aktivitou je řada forem mezi subteránními a fosoriálními. Druhy patřící do druhé skupiny, jsou typické tím, že hledají potravu většinou nad zemí (např. hraboš polní – *Microtus arvalis*), zatímco zástupci první skupiny vyhledávají potravu pod zemí (třeba krtek obecný - *Talpa europaea*). Subteránní (neboli chtoničtí) savci prostředí podzemních tunelů neopouštějí, není-li to opravdu nutné, pravděpodobně například kvůli disperzi (Nevo 1999).

Na podzemním ekotopu je zajímavá skutečnost, jak poměrně nehostinné a na druhou stranu chránící prostředí obyvatelům poskytuje. Podzemní chodby se od povrchu v mnoha ohledech zásadně liší, nicméně díky k podobným podmínkám, které zde panují, se zvířata adaptovala konvergentním způsobem na nejrůznějších úrovních (Buffenstein 2000; Nevo 1999).

Buffenstein (2000) charakterizuje pozemní tunely jako temné a vlhké prostředí s nízkou primární produkcí a omezenou ventilací. Nejnápadnějším rozdílem je absence světla, ale také omezená cirkulace a velmi vysoká vlhkost vzduchu. Vysoká humidita společně se stabilní a relativně vysokou teplotou chodeb představují pro termoregulaci norujících savců skutečnou výzvu. Obývání podzemní niky navíc přináší problém dostupnosti potravy, ke které je zapotřebí se prohrabat, což je energeticky velmi náročné (McNab 1966, 1979; Luna a Antinuchi 2007).

1.9 Termoregulace v podzemním prostředí

Jednou z charakteristik prostředí podzemních chodeb je špatné odvádění tepla vlivem velké vzdušné vlhkosti a absenci proudění vzduchu v tunelech (McNab 1966, Buffenstein 2000, Nevo 1999). Při hloubení chodeb jedinec produkuje velké množství tepla, což v tunelech s výše zmíněným mikroklimatem může být na obtíž, neboť hrozí přehřátí (Luna a Antinuchi 2007; Zelová et al. 2010).

Co se výměny tepla týče, největší roli v termoregulaci podzemních savců pravděpodobně hraje vedení tepla konduktancí při kontaktu se stěnami tunelu (McNab 1966; Buffenstein 2000). Právě k tomuto účelu zřejmě slouží termální okna. U podzemních hlodavců se tato okna nacházejí především na břišní straně těla (Šumbera et al. 2007, Cutrera a Antinuchi 2004). Studie na fosoriálním hlodavci tukotuku talarském, ukazují, že na ventrální straně je srst kratší a řidší než na zbytku těla (Cutrera a Antinuchi 2004). Šumbera et al. (2007) odhalili rozdílné rozmístění termálních oken dvou druhů rypošů (podrobnosti v podkapitole Sociální organizace). Výjimkou je rypoš lysý (*Heterocephalus*

glaber), jehož celé tělo pravděpodobně funguje jako termální okno. Kromě metabolického tepla získaného při náročných aktivitách (například hloubení nových tunelů) a třesové a netřesové termoregulace získává teplo rovněž thigmotermií, absorbcí tepla z okolního prostředí, tedy teplých tunelů pod povrchem (Buffenstein 2000). V hloubce více než půl metru pod povrchem tepelné fluktuace chodeb mizí (Burda et al. 2007; Bennett et al. 1988).

1.10 Srst savců s podzemní aktivitou

Druhy savců se liší množstvím dřene v chlupu, a čím jí má chlup více, tím je křehčí. Množstvím meduly je ovlivněno vnějšími podmínkami, které na savce působí. U druhů vyskytujících se v prostředí, kde je opotřebenění srsti vyšší, by měl převládat způsob izolace zadržováním vrstvy vzduchu mezi chlupy nad zadržováním uvnitř (Sokolov 1982). Vysokému opotřebenění srsti jsou vystavena tunely hloubící zvířata.

Podle Sokolova (1982) je srst většiny druhů savců s podzemní aktivitou (fosoriálních druhů) drsná a krátká a apikální části jejich chlupů mohou postrádat medulu.

Srst subteránních savců je většinou krátká a jemná, uniformní v délce a hustotě po celém povrchu těla (Sokolov 1982). Podle Toldta (1935) je dobře diferencovaná v ohledu typu chlupů. Rozdíly v délce mezi podsadou a krycí srstí jsou, na rozdíl od savců s pouze pozemní aktivitou, nepatrné – detaily v Tabulce 2 (Sokolov 1982). Ve srovnání s krycími chlupy by podle Sokolova (1982) chlupy podsady měly obsahovat dřene více, ale například u slepce obecného (*Spalax microphthalmus*) medulární objem podsadových chlupů nepřesahuje 33.3% (Tab. 2 pro porovnání). Podobně dřen na příčném řezu chlupů rypošovitých nepřesahuje 35% a neprochází celou délkou chlupu, v apikální a distální části mizí (Desmet 2007). Zajímavou výjimkou jsou pytlonošovití s 89-94% medulárního objemu chlupu, čímž se vymykají jak mezi podzemními savci, tak i mezi většinou hlodavců (viz výše). Maz ze silně vyvinutých mazových žláz pomáhá podzemním savcům proti tření (Sokolov 1982).

Šumbera et al. (2007) testovali distribuci povrchové teploty a možnosti výměny tepla u rypoše obřího a rypoše stříbřitého na škále teplot prostředí širší, než ve kterých se druh běžně vyskytuje. Analýza kvality ochlupení odhalila, že srst rypoše stříbřitého je na trupu hustší a na břišní straně řidší, ale zase celkově mnohem delší než u rypoše obřího (Tab. 2). Druhy se lišily i distribucí termálních oken (viz kapitola Termoregulace v podzemním prostředí). Oba druhy žijí v podobných podmínkách a mají srovnatelnou

velikost, liší se ovšem sociálním systémem, rypoš obří žije sociálně, zatímco rypoš stříbřitý soliterně.

Okrouhlík et al. (2015) zjistili, že v kontaktu s chladným substrátem se tyto dva druhy rypošů ochlazují a že k ochlazení dochází přes povrchové části osrstění, které přicházejí do kontaktu s vyhrabaným substrátem. Dá se předpokládat, že většina tepla odchází kontaktem s termálními okny a to především tím na ventrální části těla. Oproti rypoši obřímu byl větší pokles povrchové teploty po skončení hloubení tunelů – práce, při které vzniká metabolické teplo (McNab 1966; 1979; Luna a Antinuchi 2007), naměřen u rypoše stříbřitého, tedy druhu s kvalitnější srstí.

Tím se nabízí otázka, zda se socialita savců promítá i do parametrů jejich tělního pokryvu, tedy kvality srsti (délka a hustota) a rozmístění a velikosti termálních oken. Byla navržena hypotéza, že méně kvalitní ochlupení sociálních druhů může poskytovat výhodu v rychlejším ochlazování, zatímco společenský styl života přináší možnost vzájemného zahřívání při schoulení s dalšími členy rodiny. Soliterní druhy jsou díky kvalitnějšímu ochlupení odolnější vůči nízkým teplotám. Termální okno je malé a lépe kontrolovatelné, rypoš stříbřitý odpočívá schoulen do klubíčka. Je však náchylnější k přehřátí, tj. hůře se zbavuje tepla ve vyšších teplotách prostředí (Šumbera et al. 2007).

K otestování navržené hypotézy je zapotřebí zahrnout savce s různými sociálními a ekologickými podmínkami – druhy fosoriální i subteránní, žijící ve skupinách i soliterně.

Tabulka 2: Ekologické a morfologické charakteristiky vybraných savců. Délka a hustota srsti rypošů udány jako průměr ± s.d.. Upraveno z Toltd 1935; Ling 1970; Sokolov 1982; **Grabovská 1998; Šumbera et al. 2007; * Kuhn et al. 2010.

	Způsob života	Medullární objem	Délka srsti [mm]		Hustota [počet chlupů na cm ²]
			Podsada	Krycí	
<i>Castor canadensis</i>	semiakvatický	celá basální část			
<i>Ondatra zibethica</i>	semiakvatický	celá basální část			
<i>Rangifer tarandus</i>	terestrický	extrémně			
<i>tarandus</i>		vyvinutá			
<i>Connochaetes taurinus</i>	terestrický	střední až malý			
<i>Connochaetes gnou</i>	terestrický	žádný			
<i>Urosilus soricipes</i>	terestrický	až 71%			
Geomidae	fosoriální	89 - 94%			
Rodentia		47-80%			
Talpidae	subteránní	36-51%			
<i>Spalax microphthalmus</i>	subteránní	max. 33.3%	11.1	9.8	
<i>Ellobius talpinus</i>	subteránní		10.6	7.7	
<i>Myospalax psilurus</i>	subteránní		18.8	14.6	
<i>Prometheomys</i>	subteránní		13.9	11.5	
<i>schaposchnikowi</i>					
<i>Talpa caeca</i>	subteránní		7.1	6.4	
<i>Talpa altaica</i>	subteránní		7.2	6.3	
<i>Talpa micrura robusta</i>	subteránní		6.8	6.2	
<i>Talpa europea</i>	subteránní		dorsum		20 000
<i>Enhydra lutris</i>	semiakvatický		dorsum		130 000
<i>Enhydra lutris</i>	semiakvatický		ventrum		134 667
<i>Lutra lutra</i>	semiakvatický	celá basální část	dorsum *		52 549
<i>Lutra lutra</i>	semiakvatický	celotělový průměr **			70 000
<i>Mustela nivalis</i> + <i>M. erminea</i>	terestrický	dorsum + ventrum			prům. 16 283
<i>Heterophobius</i>	subteránní		17.1 ± 2.1		16 460 ± 2 767
<i>argenteocinereus</i>		trup			
<i>Fukomys mechowii</i>	subteránní		7.1 ± 0.8		11 154 ± 538
<i>Heterophobius</i>	subteránní		11.0 ± 1.5		1 778 ± 263
<i>argenteocinereus</i>		ventrum			
<i>Fukomys mechowii</i>	subteránní		7.5 ± 0.8		2 753 ± 110

1.11 Cíle práce

1. Zpracovat literární rešerši o významu srsti v termální biologii savců
2. Vyzkoušet metodiku analýzy srsti
3. Změřit délku a hustotu srsti u několika druhů savců s podzemní aktivitou pro pozdější testování faktorů ovlivňujících izolační vlastnosti srsti jako je klima, sociální systém a míra podzemního života.

2 Materiál a metodika

2.1 Studované druhy

Ke studiu srsti bylo použito 26 dospělých jedinců šesti druhů hlodavců s podzemní aktivitou, kteří patří do dvou čeledí (Tab. 3 v příloze). Všichni jedinci byli odchyceni v přírodě v průběhu let 2007 až 2015 a po odchytu nafixováni. Zvířata byla usmrcena cervikální dislokací nebo nadbytkem thiopentalu a konzervována v 70% etanolu.

Z africké čeledi rypošovitých (Bathyergidae; Hystricognatha) byly studovány tři druhy: rypoš stříbřitý (4♀:1♂), rypoš Ansellův (4♀:1♂) a rypoš obří (3♀:2♂). Všechny tři druhy se vyznačující striktně subteránním způsobem života. Z čeledi slepcovití (Spalacidae; Sciurognatha) byli rovněž studovány tři druhy: slepec galilejský (3♀:2♂), hlodoun východoafrický (4♀) a hlodoun velký (2♀). Všichni zástupci této čeledi žijí samotářsky, hlodouni vykazují různou míru nadzemní aktivity a slepec žije subteránně.

Rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*, Peters 1846) je jediným tropickým solitérním druhem rypoše. Obývá mesické biotopy, savany, lesnaté krajiny (typu miombo) až po afroalpínská pásma. Žije v různých typech půd, od písčitých sypkých až po sezónně extrémně tvrdé. Tento druh je možno nalézt v relativně širokém rozmezí nadmořských výšek (ca 100 až 2500 m.n.v.)(Jarvis 2013). Do oblastí výskytu patří severní Mozambik, Malawi, východní Zambie, Tanzánie, východní část DR Kongo a jižní Keňa.

Sociální rypoš Ansellův (*Fukomys anelli*, Burda et al. 1999) žije na malém areálu v mesických lesnatých oblastech (miombo) u hlavního města Zambie Lusaky.

Sociální rypoš obří (*Fukomys mechowii*, Peters 1881) žije v savanách a lesnatých oblastech (miombo) a vyskytuje se i v sezónně zaplavaných místech tzv. dambos. Rovněž substrát, na kterém se vyskytuje, je rozmanitý, od písčitých či jílovitých půd až po kamenitý substrát. Nachází se v mesických oblastech Zambie, Angoly a DR Konga.

Slepec galilejský (*Spalax galili*, Nevo et al. 2001) je striktně subteránní druh, který obývá meso-xerické oblasti Horní Galileje v Izraeli.

Hlodoun východoafrický (*Tachyoryctes splendens*, Rüppell, 1842) je druhem mesických biotopů Burundi a Rwandy, severní Tanzánie, Keni, Ugandy, Etiopie a Somálska. Obývá otevřený les a savany, afromontánní až afroalpínský pás (1200 až 4000 m.n.v.)(Jarvis 2013). Podle některých údajů tento druh vykazuje určitou míru nadzemní aktivity, například při pastvě na povrchu v okolí vstupu do tunelu (Jarvis a Sale 1971).

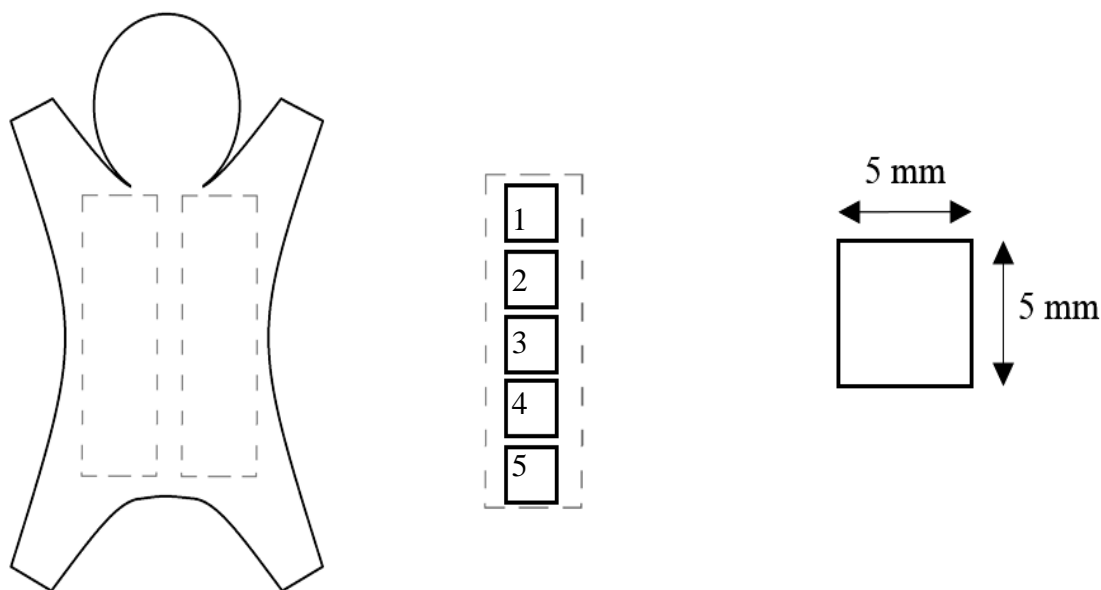
Hlodoun velký (*Tachyoryctes macrocephalus* Rüppell, 1842) je endemickým druhem vlhkých vřesovišť a stepí afroalpínského pásma pohoří Bale v Etiopii (3000 - 4150 m.n.v.). Tento druh má výraznou nadzemní aktivitu, tráví přibližně jednu hodinu denně nadzemní pastvou (Vlasatá et al. in prep.).

2.2 Měření charakteristik srsti

Jako charakteristiky vypovídající o kvalitě srsti byly měřeny délka chlupů a hustota chlupů (n/cm^2). Pro zhodnocení izolační kvality srsti byl spočítán parametr izolační objem, který spojuje hustotu chlupů s délkou a vyjadřuje množství izolačního média (vzduch + keratin) zadrženého v srsti na jednotku objemu. Tento údaj byl spočítán pro dorsální i ventrální část těla u každého jedince.

Nafixování jedinci byli vybíráni podle kvality zachování kůže a osrstění. Po vyschnutí srsti byly studovány zvláště dorsální a zvláště ventrální část těla (viz Šumbera et al. 2007). Z každé části byla nejdříve vystřižnuta a zpracována kůže z pravé a levé strany. Pomocí špendlíků byla kůže napnuta na polystyren a pomyslně rozdělena na pět po sobě jdoucích oblastí (Obr. 1). Bylo studováno pět oblastí (0.25 mm^2) každé strany (pravá/levá) na dorsální i ventrální části těla.

Náhodně vytržený chlup z 1., 3. a 5. oblasti pravé strany a 2. a 4. oblasti levé strany byl studován pod binokulárním mikroskopem SMZ 1500 (Nikon) s nastavitelnými zdroji studeného světla KL 1500 LCD (Schott, Mainz). U fosoriálních druhů byl z každé oblasti



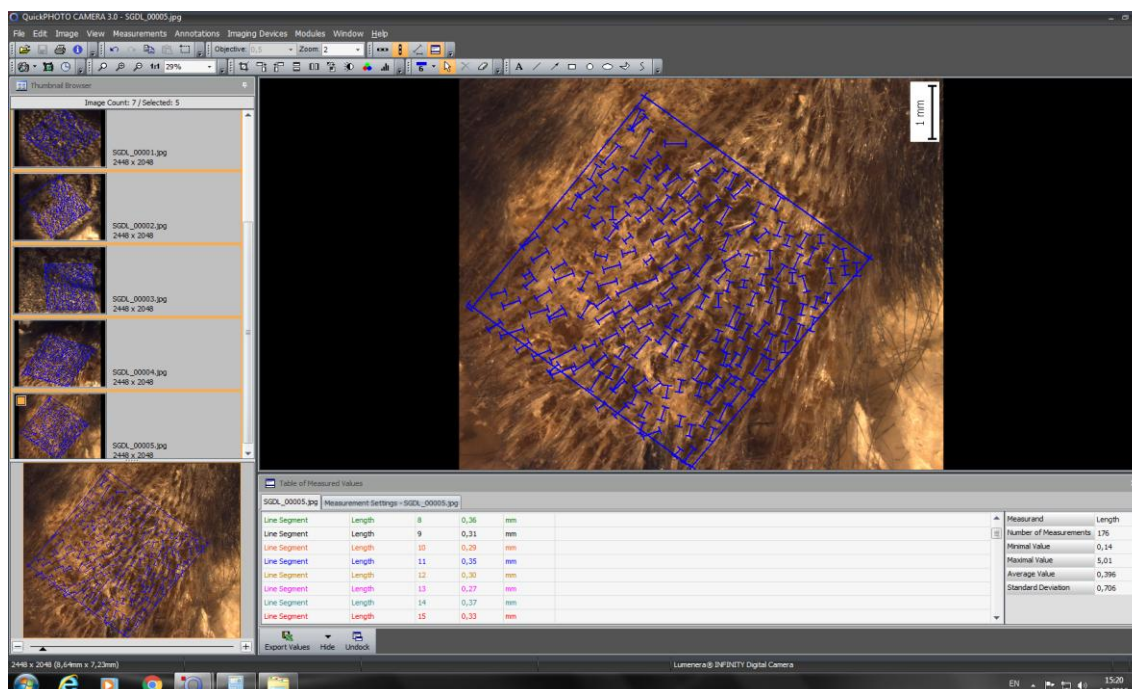
Obrázek 1: Studované oblasti těla hlodavců s podzemní aktivitou.

vytržen chlup podsady i chlup krycí. Každý chlup byl pod mikroskopem vyfotografován pomocí CCD Camera Infinity 2 (Lumenera, Ottawa) a jeho délka změřena pomocí programu QuickPHOTO CAMERA 3.0 (PROMICRA, Praha).

Následně byla srst zkrácena rovnými očními nůžkami (velmi jemné, 11,5cm; ZSZ s.r.o., Praha). Poté byly chlupy pod binokulárním mikroskopem sestřihnuty pomocí pružinových nůžek Vannas-Tübingen (rovná čepel 5mm; FST Inc., Heidelberg) na co nejkratší délku, aby se při přilnutí chlupy jednotlivých svazků nepřekrývaly a svazky byly dobře rozlišitelné (Obr. 2)(Použití holicího strojku bylo zamítnuto, protože při něm dochází ke ztrátě chlupů). Každá oblast byla vyfotografována pomocí CCD Camera. Studovaná oblast měla rozměry 5×5 mm. Nejprve byla vymezena pomocí foliové šablony, časem pak pouze vyznačením na fotografii, což se ukázalo jako plně dostačující. Chlupové svazky byly označeny a spočítány v programu QuickPHOTO CAMERA 3.0 (Obr. 3). Z jednotlivých oblastí byly náhodně vyňaty tři svazky a v každém svazku byl spočítán počet chlupů. Nejprve byla na každou oblast nanесena pěna na holení, což způsobí přilepení chlupů každého svazku k sobě. Samostatný svazek byl pod mikroskopem ustříhnut a přenesen na Petriho misku, kde byl pomocí špendlíků rozdělen na jednotlivé chlupy a ty spočítány. Následně byla spočítána hustota chlupů na plochu oblasti a přepočítána na cm^2 .



Obrázek 2: Vhodné sestříhnutí chlupových svazků. Rypoš stříbrný - oblast dorsální části těla.



Obrázek 3: Vymezení studované oblasti v programu QuickPHOTO CAMERA 3.0. Slepec galilejský – oblast dorsální části těla.

2.3 Zpracování dat

Data byla analyzována v programu Statistica 12 (StatSoft 2013). Veškerá data měla normální rozdělení (testováno Levenovým testem homogenity variancí), pouze pro délku (a s ní spojený izolační objem) srsti byla použita logaritmická transformace. Pro každého jedince vstupoval do analýz průměr zvláště části dorsální a zvláště ventrální (spočítaný z deseti oblastí pro každého jedince). Délka chlupů (použity pouze rozměry vlníků), hustota srsti a izolační objem byly testovány metodou vícecestné analýzy variance a to jak na úrovni mezidruhové a na úrovni částí těla (dorsum/ventrum) v rámci druhu, tak i interakce těchto dvou faktorů. V případě nalezení signifikantních rozdílů byl aplikován Unequal N HSD Post Hoc test. Pro zjištění vlivu hmotnosti (jako ukazatele velikosti jedince) ve vztahu druhu a délky srsti byla použita analýza kovariance s hmotností užitou jako kovariát.

Pro stanovení nerovnoměrnosti osrstění na dorsální a ventrální části těla byl vypočten variační koeficient z deseti oblastí pro každou část. Pro každou z částí každého jedince byly směrodatné odchylky daného parametru vyděleny průměrem daného parametru a vyjádřeny v procentech. Čím je variační koeficient nižší, tím je analyzovaná část těla homogennější. Tyto výsledky nebyly statisticky testovány z důvodu malého počtu jedinců. K vizualizaci nebyla použita data hlodouna velkého, které kvůli malému počtu jedinců vychylovaly homogenitu ostatních druhů.

3 Výsledky

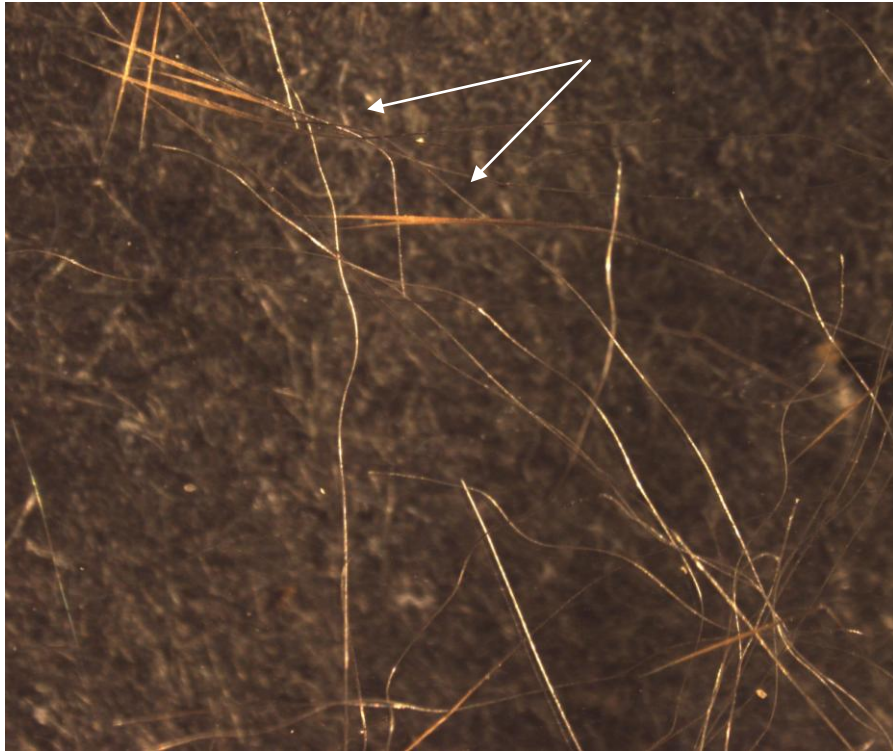
Analýza srsti ukázala na kvalitativní rozdíly v typech chlupů. Například u obou druhů hlodounů byly nalezeny velmi výrazné pesíky (Tab. 4; Obr. 4). U jednoho jedince slepce galilejského byly také nalezeny pesíky na dorsální části těla, u dalšího osiníky (Obr. 5) a u dvou jedinců dlouhé ploché široké pigmentované chlupy. Čtyři slepci měli na dorsální straně chlupy ve dvoj- až trojsvazcích (Obr. 6).

Tabulka 4: Délka srsti (průměr \pm s. d.) hlodounů na dorsální a ventrální části těla.

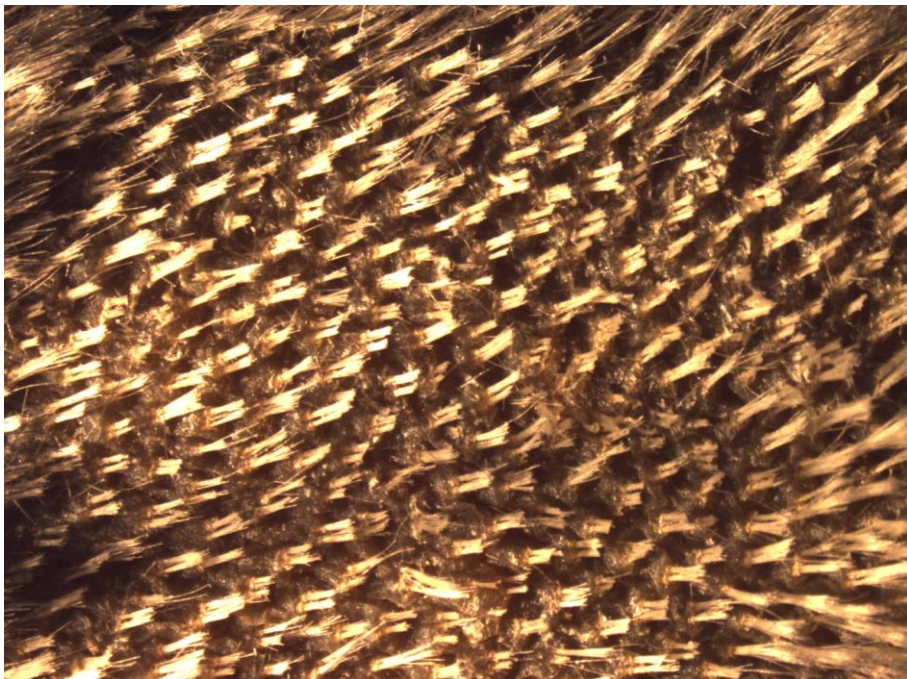
Druh	Část těla	Délka pesíků [mm]	Délka vlníků [mm]
Hlodoun velký	Dorsum	21,6 \pm 3,3	12,5 \pm 1,6
Hlodoun východoafrický	Dorsum	20,5 \pm 3,2	13 \pm 0,7
Hlodoun velký	Ventrum	16,5 \pm 2,1	11,6 \pm 1,3
Hlodoun východoafrický	Ventrum	13,1 \pm 2,3	9,3 \pm 0,8



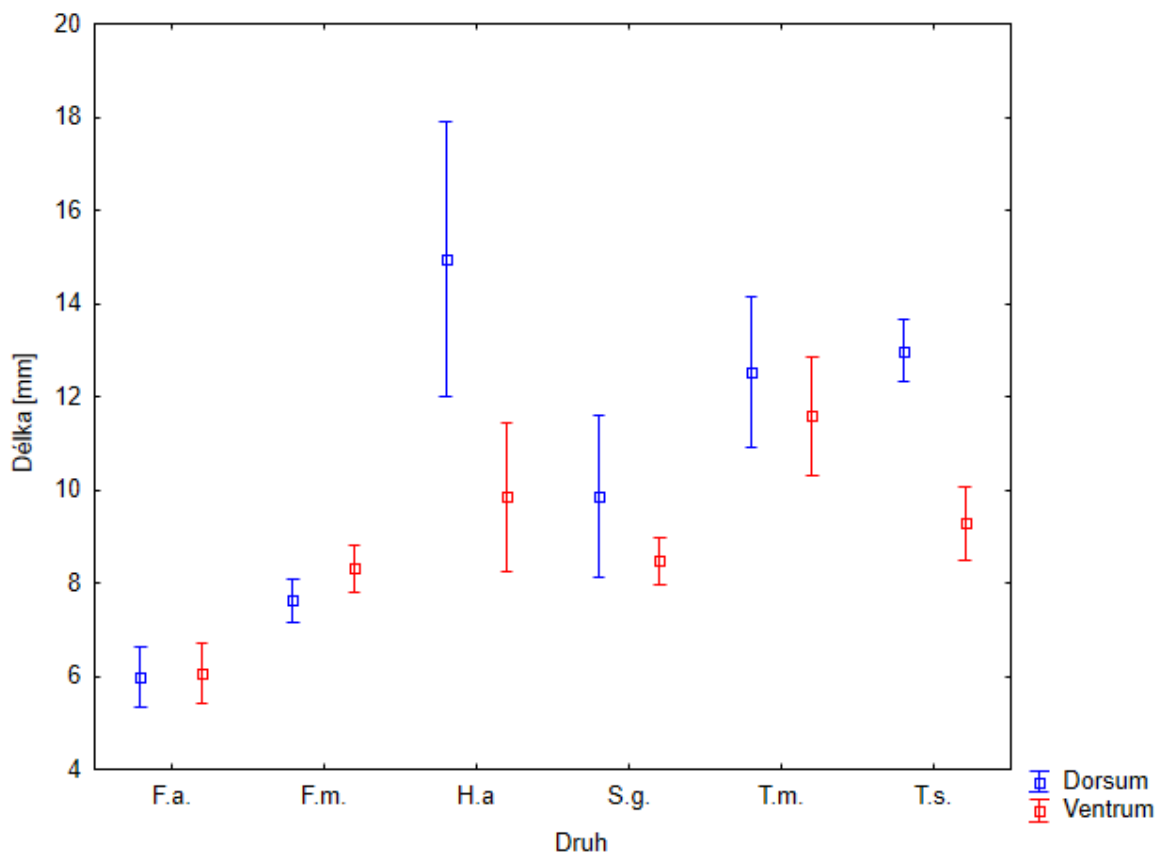
Obrázek 4: Chlupové svazky na ostříhané kůžce hlodouna východoafrického s několika pesíky vyznačenými.



Obrázek 5: Osíníky slepce galilejského mezi vlníky.



Obrázek 6: Dvojsvazky na ostříhané kůžce dorsální části slepce galilejského.

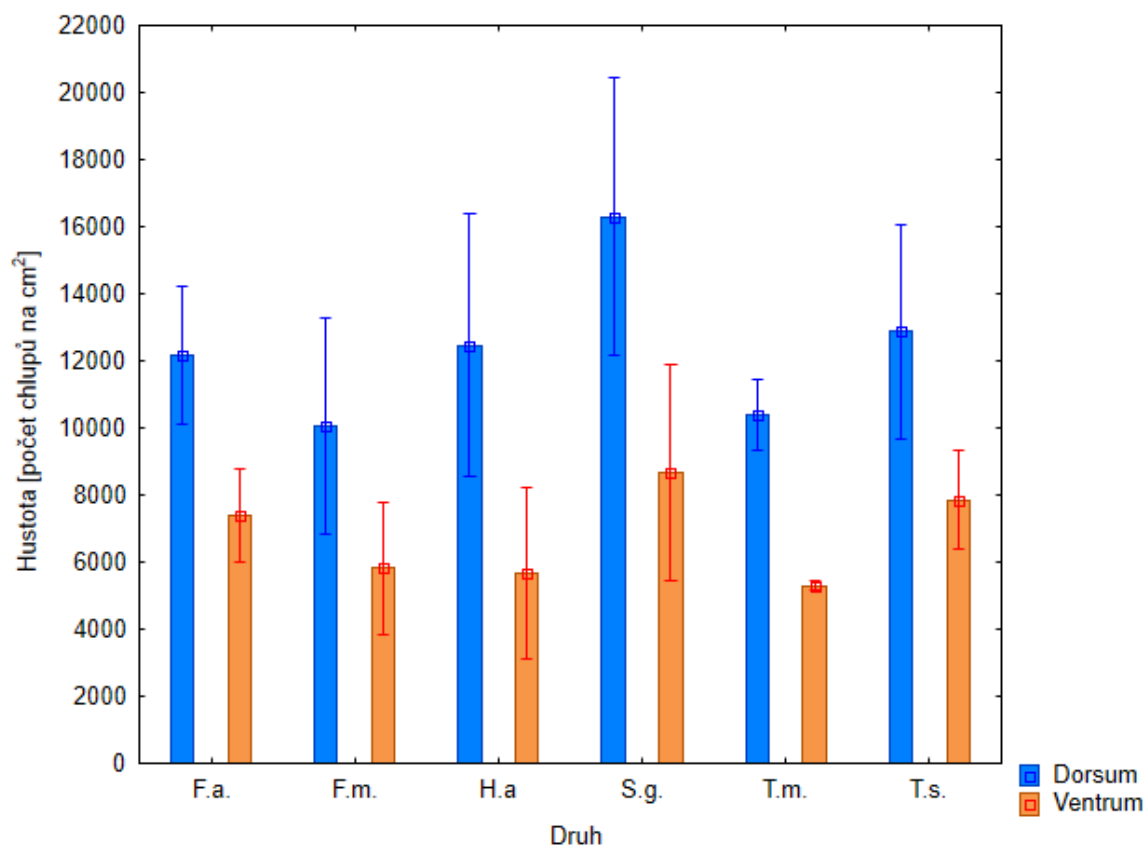


Obrázek 7: Délka srsti šesti druhů hlodavců s podzemní aktivitou (průměr ± s. d.). F.a.= rypoš Ansellův; F.m.= rypoš obří; H.a.= rypoš stříbřitý; S.g.= slepec galilejský; T.m.= hlodoun velký; T.s.= hlodoun východoafrický.

V délce srsti byly nalezeny rozdíly mezi druhy (ANOVA; $F_{5;38} = 45.47$; $p < 0.001$), mezi stranami těla (ANOVA; $F_{1;38} = 16.46$; $p < 0.001$) a byla prokázána i interakce obou faktorů (ANOVA; $F_{5;38} = 6.13$; $p < 0.001$; Obr. 7). V příloze jsou v tabulce 5 uvedeny průměrné délky srsti na dorsální a ventrální straně u všech studovaných druhů a v tabulce 6 hladiny významnosti interakce všech faktorů mezi sebou (Unequal N HSD Post Hoc).

Rypoš Ansellův a rypoš obří se celkově vyznačují kratší srstí než ostatní studované druhy (Obr. 7; Tab. 5 v příloze). V délce dorsální srsti se tyto druhy od sebe neliší (Unequal N HSD Post Hoc; $p = 0.08$; Obr. 7). Rypoš Ansellův se významně odlišuje od solitérních druhů (Unequal N HSD Post Hoc; $p < 0.001$ pro všechna mezidruhová porovnávání). Podobně i rypoš obří se odlišuje od většiny solitérních druhů (Unequal N HSD Post Hoc; $p < 0.001$; $p = 0.009$; $p < 0.001$; Obr. 7), výjimkou je slepec galilejský.

Srst ventrální části rypoše Ansellova je nejkratší a významně odlišná od ostatních druhů (Unequal N HSD Post Hoc; $p < 0.006$ pro všechna mezidruhová porovnávání).

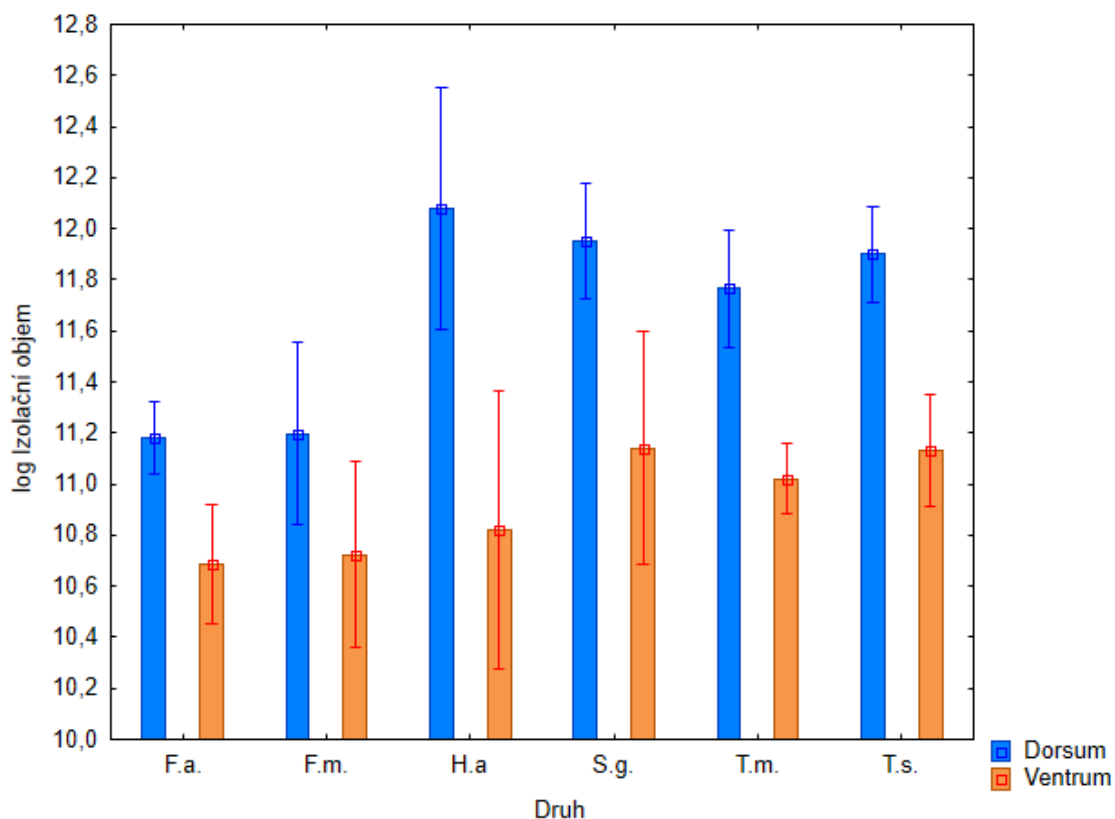


Obrázek 8: Hustoty srsti šesti druhů hlodavců s podzemní aktivitou (průměr ± s.d.). F.a.= rypoš Ansellův; F.m.= rypoš obří; H.a.= rypoš stříbřitý; S.g.= slepec galilejský; T.m.= hlodoun velký; T.s.= hlodoun východoafrický.

Na dorsální ani ventrální části těla nebyl nalezen vliv hmotnosti na délku chlupů. Signifikantní vliv měl pouze druh (ANCOVA; $F_{5;18} = 27.13$; $p < 0.001$ a $F_{5;18} = 10.29$; $p < 0.001$; Tab. 7 v příloze).

U většiny studovaných druhů nebyl nalezen významný rozdíl délky srsti na dorsální a ventrální straně těla, pouze rypoš stříbřitý má na hřbetě delší srst než na ventrální straně těla (Unequal N HSD Post Hoc; $p < 0.001$, Tab. 6 v příloze, Obr. 7). Tento rozdíl je u hlodouna východoafrického na hranici průkaznosti (Unequal N HSD Post Hoc; $p = 0.0502$).

V hustotě srsti byly nalezeny rozdíly mezi stranami těla (ANOVA; $F_{1;40} = 45.82$; $p < 0.001$; Obr. 8), kdy hřbetní srst je hustší u rypoše stříbřitého a slepce galilejského (Unequal N HSD Post Hoc; $p = 0.02$ a $p = 0.006$; Tab. 8 v příloze). V příloze jsou v tabulce 5 uvedeny průměrné hustoty srsti všech studovaných druhů a v tabulce 8 hladiny významnosti interakce všech faktorů mezi sebou (Unequal N HSD Post Hoc). Hustota srsti je u všech druhů podobná, signifikantní rozdíl byl nalezen na dorsální straně těla pouze



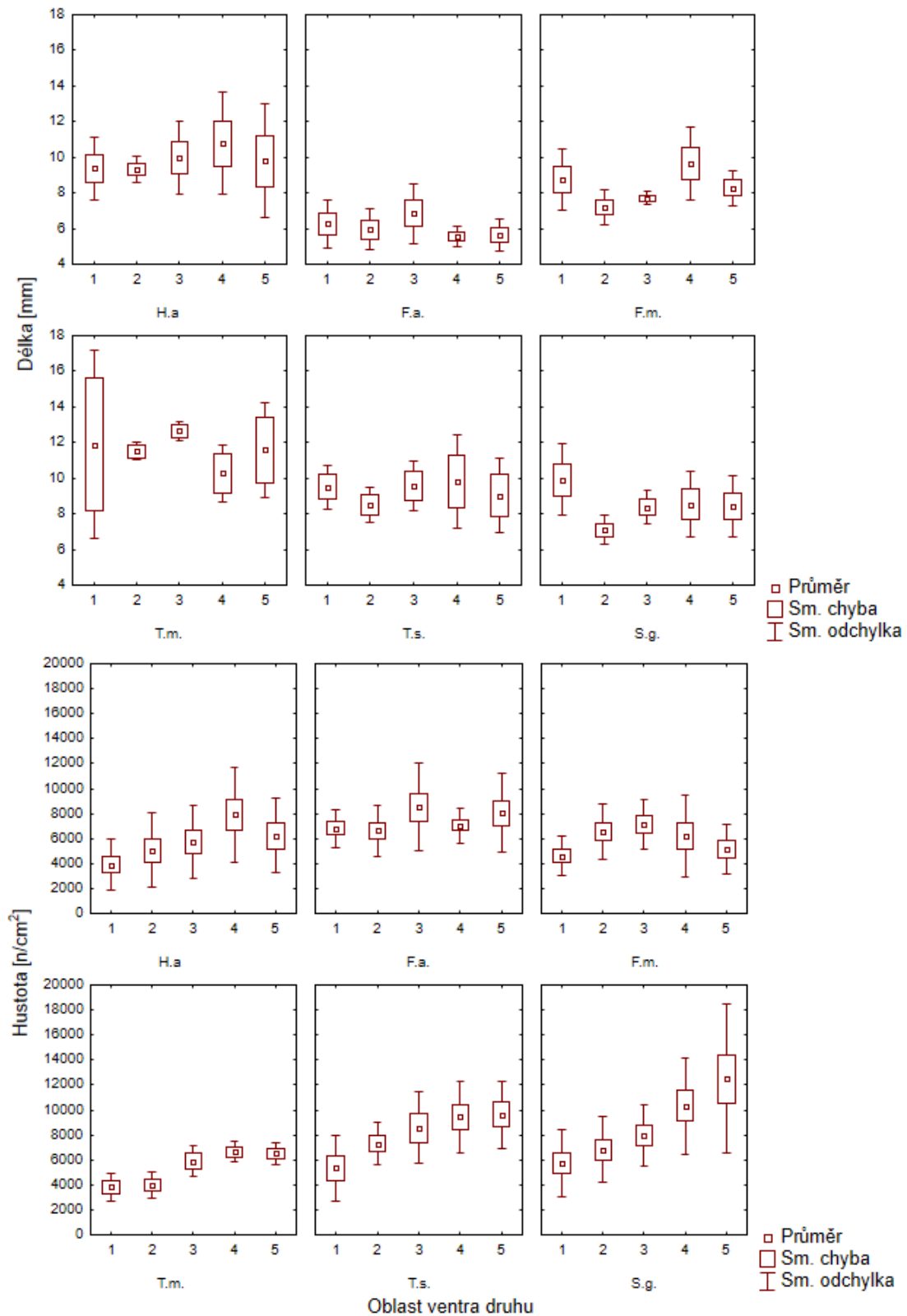
Obrázek 9: log Izolační objem srsti šesti druhů hlodavců s podzemní aktivitou (průměr ± s. d.).
 F.a.= rypoš Ansellův; F.m.= rypoš obří; H.a.= rypoš stříbřitý; S.g.= slepec galilejský;
 T.m.= hlodoun velký; T.s.= hlodoun východoafrický.

mezi slepcem galilejským, což je druh s nejhustší srstí a rypošem obřím, který má srst nejřidší (Unequal N HSD Post Hoc; $p=0.046$; Tab. 5 a 8 v příloze)

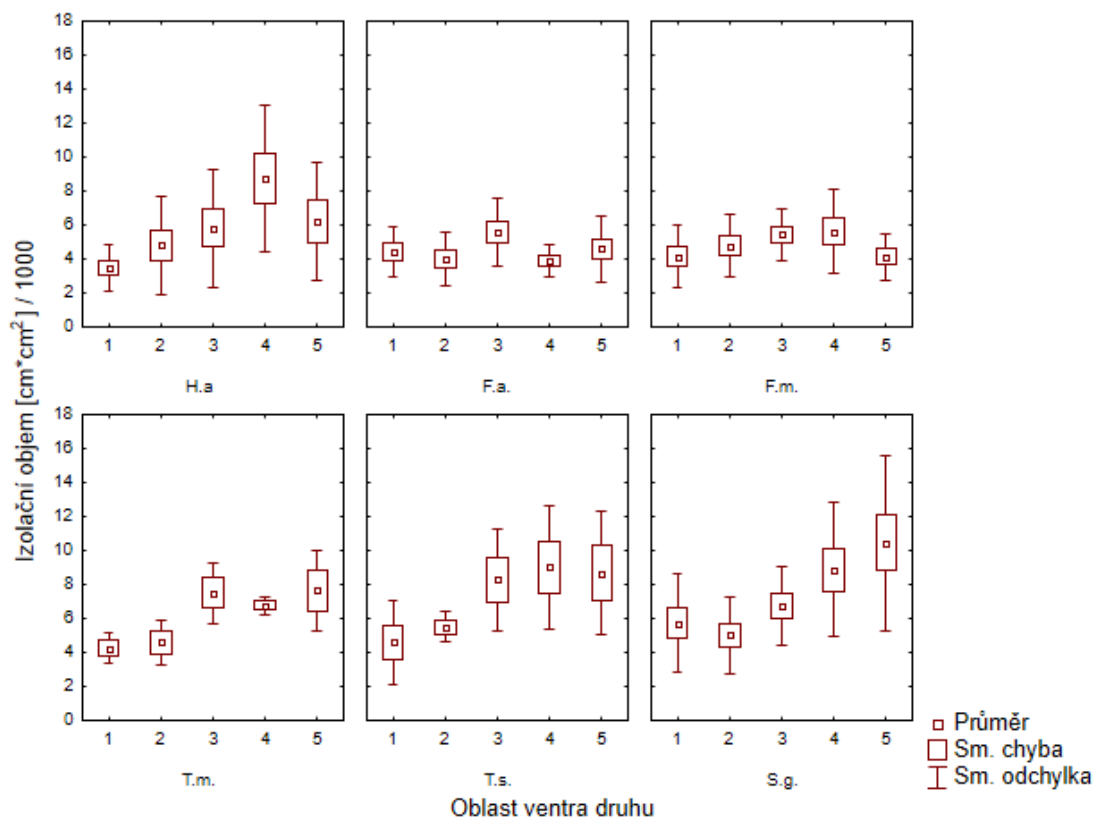
V izolačním objemu byly nalezeny rozdíly mezi druhy (ANOVA; $F_{5;38} = 5.82$; $p<0.001$) i mezi stranami těla (ANOVA; $F_{1;38} = 51.38$; $p<0.001$) (Obr. 9). V příloze jsou v tabulce 9 uvedeny hladiny významnosti interakce všech faktorů mezi sebou.

Co se izolačního objemu hřbetu týče, od rypoše Ansellova a rypoše obřího se signifikantně liší rypoš stříbřitý (Unequal N HSD Post Hoc; $p=0.012$ a $p=0.015$) a marginálně také slepec galilejský (Unequal N HSD Post Hoc; $p=0.05$ a $p=0.06$). Při mezistranovém srovnání vykazují významně větší izolační objem dorsální strany těla rypoš stříbřitý a slepec galilejský (Unequal N HSD Post Hoc; $p<0,001$ a $p=0.032$; Tab. 9 v příloze; Obr. 9).

Analýza distribuce srsti mezi jednotlivými oblastmi ukázala poměrně výrazné rozdíly (Obr. 10). Zatímco v délce žádné nápadné rozdíly mezi druhy nejsou, co se hustoty srsti ventrální části týče, je vidět, že u solitérních druhů se hustota i izolační objem od anteriorních (od 1; viz Obr. 1) k posteriorním (5) oblastem zvyšují. Tabulka 10 obsahuje variační koeficient parametrů srsti na každé straně těla studovaných druhů.



Obrázek 10a: Parametry srsti oblastí ventra testovaných druhů. H.a.= rypoš stříbřitý; F.a.= rypoš Ansellův; F.m.= rypoš obří; T.m.= hlodoun velký; T.s.= hlodoun východoafrický; S.g.= slepec galilejský.



Obrázek 10b: Izolační objem srsti oblastí ventra testovaných druhů. H.a.= rypoš stříbřitý; F.a.= rypoš Ansellův; F.m.= rypoš obří; T.m.= hlodoun velký; T.s.= hlodoun východoafrický; S.g.= slepec galilejský.

Tabulka 10: Variační koeficient (\pm s. d.) parametrů srsti dorsální a ventrální strany těla studovaných druhů.

Parametr	Druh	Strana	Variační koeficient [%]	Směrodatná odchylka
Délka	<i>Fukomys anselli</i>	Dorsum	23	12
	<i>Fukomys mechowii</i>	Dorsum	10	5
	<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	Dorsum	14	10
	<i>Spalax galili</i>	Dorsum	12	5
	<i>Tachyoryctes macrocephalus</i>	Dorsum	31	13
	<i>Tachyoryctes splendens</i>	Dorsum	18	9
	<i>Fukomys anselli</i>	Ventrum	16	12
	<i>Fukomys mechowii</i>	Ventrum	18	6
	<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	Ventrum	16	5
	<i>Spalax galili</i>	Ventrum	20	8
	<i>Tachyoryctes macrocephalus</i>	Ventrum	18	2
	<i>Tachyoryctes splendens</i>	Ventrum	16	4
Hustota	<i>Fukomys anselli</i>	Dorsum	25	11
	<i>Fukomys mechowii</i>	Dorsum	23	8
	<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	Dorsum	35	5
	<i>Spalax galili</i>	Dorsum	32	9
	<i>Tachyoryctes macrocephalus</i>	Dorsum	32	5
	<i>Tachyoryctes splendens</i>	Dorsum	33	8
	<i>Fukomys anselli</i>	Ventrum	27	7
	<i>Fukomys mechowii</i>	Ventrum	29	5
	<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	Ventrum	38	11
	<i>Spalax galili</i>	Ventrum	38	10
	<i>Tachyoryctes macrocephalus</i>	Ventrum	28	12
	<i>Tachyoryctes splendens</i>	Ventrum	35	9
Izolační objem	<i>Fukomys anselli</i>	Dorsum	28	9
	<i>Fukomys mechowii</i>	Dorsum	23	8
	<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	Dorsum	41	9
	<i>Spalax galili</i>	Dorsum	33	12
	<i>Tachyoryctes macrocephalus</i>	Dorsum	33	4
	<i>Tachyoryctes splendens</i>	Dorsum	34	8
	<i>Fukomys anselli</i>	Ventrum	31	4
	<i>Fukomys mechowii</i>	Ventrum	30	9
	<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	Ventrum	46	14
	<i>Spalax galili</i>	Ventrum	40	9
	<i>Tachyoryctes macrocephalus</i>	Ventrum	30	8
	<i>Tachyoryctes splendens</i>	Ventrum	44	14

4 Diskuse

Ve své práci jsem zkoumal parametry srsti šesti druhů hlodavců, kteří se liší systematickým zařazením, sociálním systémem, mírou nadzemní aktivity a klimatem ve kterém se vyskytují. Většina druhů měla srst na hřbetní straně delší než na břišní, nicméně hustota srsti na obou stranách těla byla mezi druhy velmi podobná. Nalezeny byly i kvalitativní rozdíly v typu chlupů mezi savci se striktně podzemní aktivitou a těmi s pravidelnější nadzemní aktivitou.

Fakt, že hustota srsti všech druhů je srovnatelná, je celkem překvapující, neboť některé druhy obývají dosti odlišné ekologické podmínky, např. tropy versus subtropy nebo nížiny versus alpská pásma Afrotropů. Nej hustější srst na dorsální straně těla má slepec galilejský, který se ovšem signifikantně lišil pouze od jediného druhu a to afrotropického rypoše obřího. Slepec se ze všech studovaných druhů vyskytuje nejseverněji, v subtropech Izraele, kde teplota v jeho chodbách může klesnout až k 6 °C (Šklíba et al. 2014; 2016 in press).

U slepce galilejského a rypoše stříbřitého bylo zjištěno, že hustota srsti na ventrální části těla je výrazně řidší než na straně dorsální. Oba druhy sdílí soliterní způsob života bez výrazné nadzemní aktivity (na rozdíl od hlodounů, kteří díky své nadzemní aktivitě pohybují ve větším teplotním rozmezí). Tyto rozdíly ukazují pravděpodobnou přítomnost termálního okna na břišní straně těla, což bylo pro rypoše stříbřitého potvrzeno i měřením povrchových teplot (Šumbera et al. 2007).

Na rozdíl od hustoty, délka srsti podzemních savců je poměrně odlišná. Většina druhů má na zádech delší srst než na břicho (Obr. 7), což bylo ovšem průkazné pouze u hlodouna východoafrického a rypoše stříbřitého. Trend delší srsti na zádech je zjevný i u dalších soliterních druhů, což by naznačovalo tendence samotářsky žijících druhů k prodloužení hřbetní srsti, resp. zkrácení srsti břišní. Kratší srst ventrální oblasti může také ukazovat na přítomnost termálního okna, které je možno snadno zakrýt schoulením a zabránit tak únikům tepla. Dva druhy sociálních rypošů mají sobě navzájem podobně dlouhou dorsální srst, kratší než všechny soliterních druhy. Zajímavostí je, že srst rypoše obřího je delší na břicho než na hřbetě, což naznačovala už i studie Šumbery et al. (2007), i když tento rozdíl není průkazný. Absence rozdílu v délce dorsální a ventrální srsti ukazuje na to, že společenští rypoši využívající možnosti sociální termoregulace,

tj. choulení se s ostatními členy kolonie při chladu, nepotřebují dlouhou srst pro zadržování tělesného tepla. Při sociální termoregulaci totiž jedinci minimalizují svůj tělesný povrch a zabraňují tak ztrátám tepla. Pro rigoróznější otestování tohoto fenoménu, je nezbytné rozšířit tuto práci o další nepříbuzné sociální druhy s podzemní aktivitou, jako jsou např. slepušky rodu *Ellobius* nebo kururo *Spalacopus cyanus*.

Jeden z faktorů, který může ovlivňovat charakteristiky srsti je i velikost druhu popř. jedince (Wasserman a Nash 1979, Vlasák 1986, Boyles a Bakken 2007). Dá se předpokládat, že u zvířat s různou velikostí se bude kvalita měnit, přičemž u savců větších než liška není pozorován vztah mezi velikostí těla a kvalitou srsti (Vlasák 1986). Vliv hmotnosti na délku srsti nebyl prokázán (Tab. 7 v příloze). Například rypoš stříbřitý má nejdelší srst ze všech studovaných druhů, ačkoli je šestkrát menší (lehčí) než hlodoun velký, coby druh největší (Tab. 3 v příloze; Obr. 7). Dalším faktorem, který by teoreticky mohl ovlivňovat charakteristiky srsti je rozdíl mezi samci i samicemi. Tento rozdíl nebyl testován, kvůli omezenému počtu zástupců obou pohlaví popř. absenci jednoho z nich. Nicméně při analýze jsem si žádného nápadného rozdílu nevšiml a ani v literatuře neexistují žádná přesvědčivá data o sexuálních rozdílech (viz Sokolov 1982). Vliv pohlaví byl zjištěn pouze na tloušťku chlupů, nikoli na délku (Davis et al. 2010) či hustotu srsti (např. Kuhn et al. 2010).

Izolační objem spojuje hustotu chlupů s jejich délkou a vyjadřuje množství izolačního média zadrženého v srsti na jednotku objemu. Slouží jako hodnota vyjadřující množství izolace, pokud by se chlupy nacházely víceméně kolmo ke kůži. Hodí se pro nafiřovaná zvířata, u nichž není možné zjistit tloušťku srsti – což je parametr, který se často využívá pro kvantifikaci izolační kvality srsti. Velikostí izolačního objemu se od sociálně žijících druhů s malým izolačním objemem liší rypoš stříbřitý a marginálně slepec galilejský (Tab. 9 v příloze). Oba tyto druhy solitérních hlodavců jsou odlišní od ostatních dalšími parametry (které jsou ovšem s izolačním objemem silně korelované, resp. jej určují). Zatímco rypoš stříbřitý se vyznačuje nejdelšími chlupy, slepec galilejský má srst ze všech nejhustší (Obr. 7 a 8). Izolačního objemu tak oba nepříbuzné druhy dosáhly jinou cestou. Hlodouni tak extrémních hodnot nedosahují. Je možné že fosoriální způsob života neumožňuje takovou specializaci jako u striktně podzemních protějšků. Tyto výsledky platí pouze pro hřbetní část těla, neboť izolační objem srsti ventrální části je mnohem konzervativnější a indikuje přítomnost důležitého znaku - termálního okna.

V případě nutnosti 100% stanovení objemu vzduchu zadrženého v srsti by bylo nutné počítat s přesným množstvím vzduchu v dřeni chlupů. Pro rypošovité byla dosud

provedena pouze jedna studie zabývající se chlupovou strukturou (Desmet 2007). Autor studoval ultrastrukturu krycí srsti u devíti druhů rypošovitých, nicméně žádný rozdíl mezi druhy nepozoroval, což může indikovat v podstatě stejné izolační schopnosti jednotlivých chlupů. Slepce v tomto pohledu uspokojivě zkoumání nebyli (viz. Klauer et al. 1997). Pro ostatní skupiny savců s podzemní aktivitou, viz například Chernova a Tselikova 2004.

Variační koeficient hustoty a s ní spojeného izolačního objemu srsti ventrální strany těla odhalují nehomogenitu distribuce osrstění samotářsky žijících druhů ve srovnání s druhy sociálními (Tab. 10). Na obrázku 10 je zjevné řidnutí ventrální srsti solitérních druhů od oblasti mezi předními končetinami až k těm zadním. To ukazuje na přítomnost termálního okna na hrudi, stejně jako bylo popsáno u rypoše stříbřitého (Šumbera et al. 2007). Na rozdíl od sociálních druhů (zatím jen rypošů), kteří mají méně kvalitní srst umožňující snadný odvod tepla většinou povrchu těla, je hlavní termální okno samotářsky žijících druhů lokalizované na menší ploše a situováno spíše na hrudi. Přítomnost termálního okna na hrudi může být důležitá i proto, že se snadno dostane do kontaktu se studeným substrátem a může tak snadněji odvést teplo (Cutrera et al. 2004). Na hřbetě tyto tendence pozorovány nebyly, sociální rypoši jen vykazují homogennější osrstění (Tab. 10). Přítomnost ventrálních termálních oken zjevně ze zkoumaných hlodavců tvoří výjimku v Sokolově (1982) výroku, že srst podzemních savců je většinou uniformní v délce a hustotě po celém povrchu těla.

Srovnání mé studie s výsledky Šumbery et al. (2007) (Tab. 2 a tab. 5 v příloze), ukazuje na jeden zajímavý fenomén. Autoři této práce použili pro analýzu srsti jedince dlouhodobě chované v zajetí při stále a relativně vysoké teplotě (ca 24-25°C). Jedinci studovaní v mé bakalářské práci, kteří byli odchyceni a nafixováni přímo v přírodě, mají na břišní části těla srst 2-3x hustší. To ukazuje, že laboratorním rypošům se může měnit kvalita srsti v závislosti na teplotě, v které jsou chováni (v tomto případě řidší srst u zvířat chovaných v teplejších podmínkách). Tím se mnou zvolený postup, tedy užití pouze zvířat odchycených v přírodě, ukazuje jako správný.

Nalezení výrazných pesíků u obou druhů hlodounů ukazuje na jejich fosoriální styl života (Tab. 4). Chlupy striktně subteránních savců totiž podle Sokolova (1982) vykazují v délce jen nepatrné rozdíly. Na srsti slepce galilejského je zajímavá její různorodost, obzvláště přítomnost početných osiníků, které u subteránních rypošů nalezeny nebyly. Délka všech typů chlupů slepce galilejského je však mezi typy podobná. Stejně je tomu u fosoriálního hlodavce tukotuka talarského (vlastní pozorování), jehož vlníky dosahují stejné délky, jako ostatní typy chlupů. U rypošovitých výrazné rozdíly mezi typy chlupů

nalezeny nebyly (Desmet 2007 se ve své práci podsadou vůbec nezabývá). Je tedy otázkou, nakolik je různost mezi typy chlupů dána prostředím a nakolik fylogenezí. Další studium této problematiky by proto mělo směřovat na sesterské skupiny slepcovitých, jako jsou cokorové či asijské hlodouni, případně vzdálenější skupiny podzemních hlodavců, např. hrabošovití, a příbuzných nadzemních druhů – myšovití. Na problematice srsti posledních dvou skupin již byla provedena řada prací i u nás, jako třeba Šulc (1930), Mazák (1960). Podobně by důraz měl být kladen i na skupiny příbuzné rypošovitém – druhy linie *Hystricomorpha* obývající různá prostředí. Jak druhy s podzemní aktivitou, např. skupiny osmákovití, tak i druhy výlučně pozemní. Analýza srsti jiných rodů rypošů, jmenovitě třeba *Cryptomys* či *Bathyergus* může přinést bližší porozumění této problematice.

5 Závěr

Má studie srsti hlodavců s podzemní aktivitou přináší řadu zajímavých výsledků, které by bylo vhodné dále studovat. Mezi ně patří například zjištění, že druhy s nadzemní aktivitou mají kvalitativně odlišnou srst s dobře rozlišitelnými typy chlupů. Dalším zajímavým fenoménem, který by bylo vhodné studovat – s nezbytným rozšířením zastoupených druhů – je vztah srsti a sociální organizace, kdy se ukazuje, že izolační schopnosti srsti soliterně žijících druhů předčí izolační schopnosti druhů společenských, neboť solitérní nemohou využívat sociální termoregulace. Pro bližší pochopení vztahu srst-socialita-termální biologie by bylo vhodné studium povrchových teplot pomocí metody infračervené termografie.

6 Literatura

Abdoun A., Samara E., Okab A. and Al-Haidary A., 2012. Regional and circadian variations of sweating rate and body surface temperature in camels (*Camelus dromedarius*). *Animal Science Journal* 83: 556-561.

Abreu L., Sayao M., Christoff A. U. and Vieira E. M., 2011. Identification of marsupials from southern Brazil using microstructure of guard-hairs. *Biota Neotropica* 11 (3): 391-400.

Ashton K. G., Tracy M. C. and Queiroz de A., 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist* 156: 390-415.

Baer von K. E., 1828. Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Bei den Gebrüdern Bornträger, Königsberg. In: www.archive.org [online]. From: <http://archive.org/details/berentwicklung01baer>.

Begall S., Berendes M., Schielke Ch. K. M., Henning Y., Laghanke M., Scharff A., Daele van P. and Burda H., 2015. Temperature Preferences of African Mole-Rats (family Bathyergidae). *Journal of Thermal Biology* 53: 15-22.

Bennett N. C., Aguilar G. H., Jarvis J. U. M. and Faulkes C.G., 1994. Thermoregulation in Three Species of Afrotropical Subterranean Mole-Rats (Rodentia: Bathyergidae) from Zambia and Angola and Scaling within the Genus *Cryptomys*. *Oecologia* 97: 222-227.

Bennett N. C. and Faulkes C. G., 2000. African mole-rats: ecology and eusociality. Cambridge University Press, Cambridge.

Bennett, N.C., Jarvis J. U. M. and Davies K. C., 1988. Daily and Seasonal Temperatures in the Burrows of African Rodent Moles. *South African Journal of Zoology* 23: 189-195.

Boyles J. G. and Bakken G. S., 2007. Seasonal changes and wind dependence of thermal conductance in dorsal fur from two small mammal species (*Peromyscus leucopus* and *Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Thermal Biology*, 32: 383 – 387.

Buffenstein R., 2000. Ecophysiological Responses of Subterranean Rodents to Underground Habitats. In: *Life Underground: The Biology of Subterranean Rodents*, ed. Lacey E. A., Patton J. L. and Cameron G. N., 62-110. University of Chicago Press.

Burda H., Šumbera R. and Begall S., 2007. Microclimate in Burrows of Subterranean Rodents — Revisited. In: *Subterranean Rodents*, ed. Begall S., Burda H. and Schleich C. E., 21–33. Springer Berlin Heidelberg.

Burda H., Zima J., Scharff A., Macholan M. and Kawalika M., 1999. The karyotypes of *Cryptomys anelli* sp. nova and *Cryptomys kafuensis* sp. nova: new species of the common mole-rat from Zambia (Rodentia, Bathyergidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64(1): 36-50.

Chapman R. E., 1986. The Skin of Mammals: Hair, Wool, Quill, Nail, Claw, Hoof, and Horn. In: *Biology of the Integument. Vol. 2, Vertebrates*, ed. Bereiter-Hahn J., 194-238. Springer Verlag, New York.

Chase H. B. and Eaton G. J., 1959. The growth of hair follicles in waves. *Annual NY Acad. Sci.* 83: 365-368.

Chernova O., 2002. Architectonic and Diagnostic Significance of Hair Cuticle. *Biol. Bull.* 29: 238-247.

Chernova O., 2006. Evolutionary aspects of hair polymorphism. *Biol. Bull.* 33: 43-52.

Chernova O. F. and Tselikova T. N., 2004. Atlas volos mlekopitayushchikh (Tonkaya struktura ostevykh volos i igl v skaniruyushchem elektronnom mikroskope. Tovarishchestvo nauchn. izd. KMK, Moscow.

- Cutrera A. P., Antinuchi C. D., 2004. Fur changes in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: possible thermal compensatory mechanism. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 235-242.
- Davis A. K., Brummer S. P., Shivik J., 2010. Sexual differences in hair morphology of coyote and white-tailed deer: males have thicker hair. *Ann. Zool. Fenn.* 47: 411-416.
- Dawson R. D., O'Brien E. L. and Mlynowski T. J., 2011. The Price of Insulation: Costs and Benefits of Feather Delivery to Nests for Male Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 42 (2): 93–102.
- Desmet N., 2007. De macro- en ultrastructuur van pelsharen bij Afrikaanse molratten (*Cryptomys & Fukomys*). Unpublished bachelor thesis, Ghent University.
- Fish F. E., 1993. Comparison of Swimming Kinematics Between Terrestrial and Semiaquatic Opossums. *Journal of Mammalogy* 74 (2): 275–284.
- Fish F. E., 2000. Biomechanics and Energetics in Aquatic and Semiaquatic Mammals: Platypus to Whale. *Physiological and Biochemical Zoology* 73(6): 683-698.
- Gerken M., 2010. Relationships between integumental characteristics and thermoregulation in South American camelids. *Animal* 4:1451–1459.
- Grabovská M. 1998. Struktura srsti vydry říční (*Lutra lutra* (Linnaeus 1776)) a její péče o srst. Diplomová práce, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- Haeckel E. H. P. A., 1905. The Riddle of the Universe at the Close of the Nineteenth Century. Harper & Brothers, New York, London. In: www.archive.org [online]. From: <http://archive.org/details/riddleofuniverse00haecrich>.
- Hausman L. A., 1920. Structural Characteristics of the Hair of Mammals. *Am. Nat.* 54 (635): 496–523.

Jarvis J. U. M., 2013. Family Bathyergidae – Mole-rats. In: Mammals of Africa. Vol. 3, Rodents, Hares and Rabbits, ed. Happold D. C. D., 641-670. Bloomsbury Publishing, London.

Jarvis J. U. M. and Sale J. B., 1971. Burrowing and Burrow Patterns of East African Mole-Rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. J. Zool. Lond. 163: 451-479.

Kauffman A. S., Paul M. J. and Zucker I., 2004. Increased heat loss affects hibernation in golden-mantled ground squirrels. Am. J. Physiol. 287 (1): R167-R173.

Kenagy G. J., Pearson O. P., 2000. Life with fur and without: experimental field energetics and survival of naked meadow voles. Oecologia 122: 220-224.

Klauer G., Burda H. and Nevo E., 1997. Adaptive Differentiations of the Skin of the Head in a Subterranean Rodent, *Spalax ehrenbergi*. Journal of Morphology 233 (1): 53–66.

Król E., Murphy M. and Speakman J. R., 2007. Limits to sustained energy intake. X. Effects of fur removal on reproductive performance in laboratory mice. J. Exp. Biol. 210: 4233-4243.

Kuhn R. A., Ansorge H., Godynicki S. and Meyer W., 2010. Hair Density in the Eurasian Otter *Lutra lutra* and the Sea Otter *Enhydra lutris*. Acta Theriologica 55 (3): 211–22.

Kuhn R. and Meyer W., 2009. Infrared thermography of the body surface in the Eurasian otter *Lutra lutra* and the giant otter *Pteronura brasiliensis*. Aquatic Biology 6: 143-152.

Ling J. K., 1970. Pelage and moulting in wild mammals with special reference to aquatic forms. The Quarterly Review of Biology 45: 16-54.

Liwanag H. E. M., Berta A., Costa D. P., Abney M. and Williams T. M., 2012. Morphological and Thermal Properties of Mammalian Insulation: The Evolution of Fur for Aquatic Living. Biological Journal of the Linnean Society 106 (4): 926–939.

Lombardo M. P., Bosman R. M., Faro C. A., Houtteman S. G. and Kluisza T. S., 1995. Effect of Feathers as Nest Insulation on Incubation Behavior and Reproductive Performance of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 112 (4): 973–881.

Lövy M., Šklíba J., Burda H., Chitaukali W. N. and Šumbera R., 2012. Ecological Characteristics in Habitats of Two African Mole-Rat Species with Different Social Systems in an Area of Sympatry: Implications for the Mole-Rat Social Evolution. *Journal of Zoology* 286 (2):145–153.

Lövy M., Šklíba J. and Šumbera R., 2013. Spatial and Temporal Activity Patterns of the Free-Living Giant Mole-Rat (*Fukomys Mechowii*), the Largest Social Bathyergid. *PLoS ONE* 8 (1): e55357. doi:10.1371/journal.pone.0055357.

Luna F. and Antinuchi D., 2007. Energetics and thermoregulation during digging in the rodent tuco-tuco (*Ctenomys talarum*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 146: 559-564.

Maderson P. F. A., 2003. Mammalian skin evolution: a re-evaluation. *Exp Dermatol* 12: 233–236.

Martin T., Marugán-Lobón J., Vullo R., Martín-Abad H., Luo Z. and Buscalioni A. D., 2015. A Cretaceous eutriconodont and integument evolution of early mammals. *Nature* 526: 380–384.

Mauger A., 1972. The role of somitic mesoderm in the development of dorsal plumage in chick embryos. I. Origin, regulative capacity and determination of the plumage-forming mesoderm. *J Embryo Exp Morphol.* 28: 313-341.

Mazák V., 1960. Morfologie srsti norníka rudého, *Clethrionomys glaerolus* (Schreber). *Věstník Československé zoologické společnosti XXIV* (1): 79-100.

McCafferty D. J., Gilbert C., Paterson W., Pomeroy P. P., Thompson D., Currie J. I. and Ancel A., 2011. Estimating Metabolic Heat Loss in Birds and Mammals by Combining

Infrared Thermography with Biophysical Modelling. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 158 (3): 337-345.

McNab B. K., 1966. The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence. *Ecology* 47: 712-733.

Meyer W., Hülmann G., Seger H., 2002. Atlas on the Hair Cuticle Structure of Central European Mammals. Verlag M. & H. Schaper Alfeld, Hannover.

Mo G., Gili C. and Ferrando P., 2000. Do Photoperiod and Temperature Influence the Molt Cycle of *Phoca Vitulina* in Captivity?. *Marine Mammal Science* 16 (3): 570–77.

Nevo E., 1999. Mosaic evolution of subterranean mammals: Regression, progression and global convergence. Oxford University Press, New York.

Nevo E., Ivanitskaya E. and Beiles A., 2001. Adaptive Radiation of Blind Subterranean Mole Rats. Backhuys Publishers, Leiden.

Okrouhlík J., Burda H., Kunc P., Knížková I. and Šumbera R., 2015. Surprisingly low risk of overheating during digging in two subterranean rodents. *Physiol Behav* 138: 236–241.

Pabst D. A., McLellan W. A., Meagher E.M., Westgate A. J., 2002. Measuring temperatures and heat flux from dolphins in the eastern tropical pacific: is thermal stress associated with chase and capture in the ETP-tuna purse seine fishery? National Marine Fisheries Service NOAA, La Jolla.

Paul M. J., George N. T., Zucker I. and Butler M. P., 2007. Photoperiodic and Hormonal Influences on Fur Density and Regrowth in Two Hamster Species. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 293 (6): R2363-2369.

Pearson, O. P., 1960. The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice. *Physiol Zool*. 33: 152-160.

- Phillips P. K. and Heath J. E., 2001. An infrared thermographic study of surface temperature in the euthermic woodchuck (*Marmota monax*). *Comp. Biochem. Physiol. A* 129: 557-562.
- Prum, R. O., 1999. Development and Evolutionary Origin of Feathers. *Journal of Experimental Zoology* 285 (4): 291–306.
- Reichard J. D., Prajapati S. I., Austad S. N., Keller C. and Kunz T. H., 2010. Thermal Windows on Brazilian Free-Tailed Bats Facilitate Thermoregulation during Prolonged Flight. *Integrative and Comparative Biology* 50 (3): 358–370.
- Reichard J. D., Thomas H. K., Keller C. and Prajapati S. I., 2012. Vascular Contrast Enhanced Micro-CT Imaging of ‘Radiators’ in the Brazilian Free-Tailed Bat (*Tadarida brasiliensis*). *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 295 (4): 563–566.
- Reynolds P. S., 1993. Effects of Body Size and Fur on Heat Loss of Collared Lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*. *Journal of Mammalogy*, 74 (2): 291-303.
- Rymer T. L., Kinahan A. A. and Pillay N., 2007. Fur characteristics of the African ice rat *Otomys sloggetti robertsi*: Modification for an alpine existence. *Journal of Thermal Biology* 32: 428-432.
- Scholander P. F., Walters V., Hock R. and Irving L., 1950. Body Insulation of Some Arctic and Tropical Mammals and Birds. *Biological Bulletin* 99 (2): 225-236.
- Sokolov V. E., 1982. *Mammal Skin*. University of California Press.
- Stephenson S., Hannon S. and Proctor H., 2009. The Function of Feathers in Tree Swallow Nests: Insulation or Ectoparasite Barrier? *Condor* 111 (3): 479-487.
- Studel K., Porter W. P. and Sher D., 1993. The biophysical of Bergmann’s rule: a comparison of the effects of pelage and body size variation on metabolic rate. *Canadian Journal of Zoology* 72 (1): 70-77.

Straile W. E., 1960. Sensory Hair Follicles in Mammalian Skin: The Tylotrich Follicle. *Amer. J. Anat.* 106: 133–141.

Stubbe A. and Wiegand S., 1994. Ontogeny of pelage and the course of moulting in *Microtus brandti* (Radde, 1861). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59 (4): 199-208.

Šklíba J., Lövy M., Hrouzková E., Kott O., Okrouhlík J. and Šumbera R., 2014. Social and environmental influences on daily activity pattern in free-living subterranean rodents: the case of eusocial bathyergid. *J. Biol. Rhythms* 29: 203-214.

Šklíba J., Lövy M., Koeppen S., Pleštilová L., Vitámvás M., Nevo E. and Šumbera R., 2016. Activity of free-living subterranean blind *Spalax galili* (Rodentia: Spalacidae) in an supposed sympatric speciation. *Biol. J. Linn. Soc.* 1095-8312.

Šulc K., 1930. Srst hraboše (Das Haarkleid von *Microtus arvalis* Pallas). *Biologické spisy Vysoké školy zvěrolékařské* 9 (10-11): 1-94

Šumbera R., Chitaukali W. N., Elichová N., Kubová J. and Burda H., 2004. Microclimatic Stability in Burrows of an Afrotropical Solitary Bathyergid Rodent, the Silvery Mole-Rat (*Heliophobius Argenteocinereus*). *Journal Of Zoology* 263 (4): 409-416.

Šumbera R., Zelová J., Kunc P., Knížková I. and Burda H., 2007. Patterns of surface temperatures in two mole-rats (Bathyergidae) with different social systems as revealed by IR-thermography. *Physiology & Behavior* 92: 526-532.

Taru P. and Backwell L. R., 2014. Hair morphology of some artiodactyls from southern Africa. *Annals of the Ditsong National Museum of Natural History* 4: 26-32.

Teering B., 1991. *Hair of Western-European mammals: atlas and identification key.* Cambridge University Press, New York.

Toldt K., 1910. Über eine beachtenswerte Haarsorte und über das Haarformensystem der Säugetiere. *Ann. Naturalist. Hofmus., Wien.*

Toldt K., 1935. Aufbau und natürliche Färbung des Haarkleides der Wildsäugetiere. Dtsch. Ges. f. Kleintier- u. Pelztierzucht, Leipzig.

Underwood L. S., and Reynolds P., 1980. Photoperiod and fur lengths in the arctic fox (*Alopex lagopus*). International Journal of Biometeorology 24 (1): 39-48.

Vlasák P. 1986. Ekologie savců. Academia, Praha

Wang X., Tseng Z. J., Li Q., Takeuchi G. T. and Xie G., 2014. From ‘third Pole’ to North Pole: A Himalayan Origin for the Arctic Fox. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 281: 20140893.

Wang Y., Sun C. and Zhang W., 2015. Hair morphology as functional adaptation in winter mustela sibirica in tonghe forest area. Shengtai Xuebao/Acta Ecologica Sinica 35 (17): 5623–5631.

Wasserman D. and Nash D. J., 1979. Variation in body size, hair length, and hair density in the deer mouse *Peromyscus maniculatus* along an altitudinal gradient. Holarctic Ecology 2: 115-118.

Williams T. M., Noren D.P., Berry P., Estes J.A., Allison C. and J. Kirtland., 1999. The diving physiology of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). III Thermoregulation at depth. J. Exp. Biol. 202: 2763-2769.

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

Zhao Z. J. and Cao J., 2009. Effect of fur removal on the thermal conductance and energy budget in lactating Swiss mice. J. Exp. Biol. 212: 2541-2549.

7 Příloha

Tabulka 3: Ekologické charakteristiky studovaných druhů. Hmotnost udána jako průměr ± s. d. .

Druh	Čeď	Hmotnost [g]	Sociální systém	Míra nadzemní aktivity	Termo-neutrální zóna [°C]	Teplota tunelů [°C]*	Habitat	Průměrná nadmořská výška [m.n.m.]	Oblast odchyty
Rypoš Ansellův (<i>Fukomys anselii</i>)	Bathyergidae	50 ± 12	Sociální	Žádná	28-32 ^a	18-26 ^b	Mesický	1263	Zambie
Rypoš obří (<i>Fukomys mechowii</i>)	Bathyergidae	251 ± 102	Sociální	Žádná	29-30 ^c	18-20 ^d	Mesický	1264	Zambie
Rypoš stříbřitý (<i>Heliophobius argenteocinereus</i>)	Bathyergidae	127 ± 20	Soliterní	Žádná	25-33 ^e	16.7-21.7 ^f 18.9-25.5 ^g	Mesický	1007	Malawi; Tanzanie
Slepec galilejský (<i>Spalax galili</i>)	Spalacidae	176 ± 52	Soliterní	Žádná	26,4-? ^k	6-8 ^{b; h}	Meso-xerický	775	Izrael
Hlodoun velký (<i>Tachyoryctes macrocephalus</i>)	Spalacidae	788 ± 74	Soliterní	Malá	-	14,3 ⁱ	Mesický	3524	Etiopie
Hlodoun východoafrický (<i>Tachyoryctes splendens</i>)	Spalacidae	176 ± 16	Soliterní	Velmi malá	27-34	23.5-25.1 ^j	Mesický	1746	Tanzanie; Keňa

* Zaznamenávána buď přímo, nebo jako teplota substrátu v hloubce tunelů.

a = Marhold a Nagel 1995 (z Begall et al. 2015); b = Šklíba et al. 2014, zima; c = Bennett et al. 1994; d = Lövy et al. 2013; e = Zelová et al. 2007; f = Šklíba et al. 2007, období sucha; g = Šumbera et al. 2004 období sucha; h = Šklíba et al. 2016 (in press); i = Vlasatá, osobní komunikace; teplota hnízda; j = Bennett et al. 1988; k = Haim a Izhaki 1993 in Šklíba et al. 2014.

Tabulka 5: Délka a hustota srsti (průměr ± s. d.) hřbetní a břišní části šesti studovaných druhů podzemních savců.

Druh	System	Nadzemnost	Část těla	Délka [mm]	Hustota [n/cm ²]
Rypoš Ansellův	Sociální	Subteránní	Dorsum	6 ± 0.6	12 187 ± 2057
Rypoš obří	Sociální	Subteránní	Dorsum	7.6 ± 0.5	10 068 ± 3210
Rypoš stříbřitý	Solitérní	Subteránní	Dorsum	15 ± 3	12 464 ± 3923
Slepec galilejský	Solitérní	Subteránní	Dorsum	9.9 ± 1.7	16 303 ± 4154
Hlodoun velký	Solitérní	Fosoriální	Dorsum	12.5 ± 1.6	10 373 ± 1052
Hlodoun východoafrický	Solitérní	Fosoriální	Dorsum	13 ± 0.7	12 884 ± 3189
Rypoš Ansellův	Sociální	Subteránní	Ventrum	6 ± 0.6	7 386 ± 1407
Rypoš obří	Sociální	Subteránní	Ventrum	8.3 ± 0.5	5 811 ± 1949
Rypoš stříbřitý	Solitérní	Subteránní	Ventrum	9.8 ± 1.6	5 653 ± 2559
Slepec galilejský	Solitérní	Subteránní	Ventrum	8.5 ± 0.5	8 680 ± 3235
Hlodoun velký	Solitérní	Fosoriální	Ventrum	11.6 ± 1.3	5 292 ± 137
Hlodoun východoafrický	Solitérní	Fosoriální	Ventrum	9.3 ± 0.8	7 861 ± 1453

Tabulka 6: Hladiny významnosti při testování parametru délka (Unequal N HSD Post Hoc).

Tučně jsou vyznačeny relevantní hodnoty s hladinou významnosti $p < 0.05$.

			{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}
1	Rypoš Ansellův	Dorsum		0.079	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	0.004	<0.001	0.002	<0.001	0.003
2	Rypoš obří	Dorsum	0.079		<0.001	0.074	0.009	<0.001	0.112	0.990	0.077	0.954	0.046	0.681
3	Rypoš stříbřitý	Dorsum	<0.001	<0.001		<0.001	0.956	0.973	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.663	0.001
4	Slepec galilejský	Dorsum	<0.001	0.074	<0.001		0.653	0.172	<0.001	0.581	1	0.750	0.953	1
5	Hlodoun velký	Dorsum	<0.001	0.009	0.956	0.653		1	<0.001	0.056	0.647	0.084	1	0.366
6	Hlodoun východoafrický	Dorsum	<0.001	<0.001	0.973	0.172	1		<0.001	0.002	0.169	0.004	0.997	0.050
7	Rypoš Ansellův	Ventrum	1	0.112	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		0.006	<0.001	0.003	<0.001	0.004
8	Rypoš obří	Ventrum	0.004	0.990	<0.001	0.581	0.056	0.002	0.006		0.591	1	0.226	0.991
9	Rypoš stříbřitý	Ventrum	<0.001	0.077	<0.001	1	0.647	0.169	<0.001	0.591		0.758	0.951	1.000
10	Slepec galilejský	Ventrum	0.002	0.954	<0.001	0.750	0.084	0.004	0.003	1	0.758		0.305	0.998
11	Hlodoun velký	Ventrum	<0.001	0.046	0.663	0.953	1	0.997	<0.001	0.226	0.951	0.305		0.772
12	Hlodoun východoafrický	Ventrum	0.003	0.681	0.001	1.000	0.366	0.050	0.004	0.991	1	0.998	0.772	

Tabulka 7: Výsledky analýzy kovariance pro log délky srsti všech studovaných druhů pro celé tělo i dorsální a ventrální část zvlášť.

Jednorozměrné testy významnosti pro log délka Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy					
Efekt	SC	Stupně volnosti	PC	F	p
Abs. člen	10,17073	1	10,17073	363,2357	0,000000
Hmotnost	0,00262	1	0,00262	0,0936	0,761148
Druh	2,66078	5	0,53216	19,0053	0,000000
Chyba	1,20401	43	0,02800		

Jednorozměrné testy významnosti pro log délka - Dorsum Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy					
Efekt	SC	Stupně volnosti	PC	F	p
Abs. člen	5,700233	1	5,700233	303,4613	0,000000
Hmotnost	0,000549	1	0,000549	0,0292	0,866180
Druh	2,547750	5	0,509550	27,1267	0,000000
Chyba	0,338113	18	0,018784		

Jednorozměrné testy významnosti pro log délka - Ventrum Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy					
Efekt	SC	Stupně volnosti	PC	F	p
Abs. člen	4,505575	1	4,505575	430,9007	0,000000
Hmotnost	0,009182	1	0,009182	0,8781	0,361128
Druh	0,537769	5	0,107554	10,2861	0,000088
Chyba	0,188211	18	0,010456		

Tabulka 8: Hladiny významnosti při testování parametru hustota (Unequal N HSD Post Hoc).

Tučně jsou vyznačeny relevantní hodnoty s hladinou významnosti $p < 0.05$.

			{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}
1	Rypoš Ansellův	Dorsum		0.987	1	0.488	1	1	0.267	0.038	0.030	0.711	0.401	0.579
2	Rypoš obří	Dorsum	0.987		0.967	0.046	1	0.954	0.931	0.437	0.383	1	0.860	0.993
3	Rypoš stříbřitý	Dorsum	1	0.967		0.590	1	1	0.199	0.026	0.020	0.611	0.344	0.487
4	Slepec galilejský	Dorsum	0.488	0.046	0.590		0.623	0.851	0.001	<0.001	<0.001	0.006	0.016	0.006
5	Hlodoun velký	Dorsum	1	1	1	0.623		0.999	0.995	0.892	0.869	1	0.807	0.999
6	Hlodoun východoafrický	Dorsum	1	0.954	1	0.851	0.999		0.237	0.041	0.033	0.620	0.266	0.357
7	Rypoš Ansellův	Ventrum	0.267	0.931	0.199	0.001	0.995	0.237		0.999	0.998	1	1	1
8	Rypoš obří	Ventrum	0.038	0.437	0.026	<0.001	0.892	0.041	0.999		1	0.895	1	0.996
9	Rypoš stříbřitý	Ventrum	0.030	0.383	0.020	<0.001	0.869	0.033	0.998	1		0.859	1	0.993
10	Slepec galilejský	Ventrum	0.711	1	0.611	0.006	1	0.620	1	0.895	0.859		0.986	1
11	Hlodoun velký	Ventrum	0.401	0.860	0.344	0.016	0.807	0.266	1	1	1	0.986		0.999
12	Hlodoun východoafrický	Ventrum	0.579	0.993	0.487	0.006	0.999	0.357	1	0.996	0.993	1	0.999	

Tabulka 9: Hladiny významnosti při testování parametru izolační objem (Unequal N HSD Post Hoc).
Tučně jsou vyznačeny relevantní hodnoty s hladinou významnosti $p < 0.05$.

			{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}
1	Rypoš Ansellův	Dorsum		1	0.012	0.050	0.870	0.365	0.546	0.657	0.893	1	1	1
2	Rypoš obří	Dorsum	1		0.015	0.062	0.891	0.403	0.491	0.602	0.858	1	1	1
3	Rypoš stříbřitý	Dorsum	0.012	0.015		1	0.999	1	<0.001	<0.001	<0.001	0.007	0.146	0.077
4	Slepec galilejský	Dorsum	0.050	0.062	1		1	1	<0.001	<0.001	0.001	0.032	0.288	0.195
5	Hlodoun velký	Dorsum	0.870	0.891	0.999	1		1	0.126	0.158	0.268	0.816	0.609	0.801
6	Hlodoun východoafrický	Dorsum	0.365	0.403	1	1	1		0.007	0.010	0.025	0.290	0.369	0.274
7	Rypoš Ansellův	Ventrum	0.546	0.491	<0.001	<0.001	0.126	0.007		1	1	0.663	0.998	0.917
8	Rypoš obří	Ventrum	0.657	0.602	<0.001	<0.001	0.158	0.010	1		1	0.767	0.999	0.953
9	Rypoš stříbřitý	Ventrum	0.893	0.858	<0.001	0.001	0.268	0.025	1	1		0.948	1	0.994
10	Slepec galilejský	Ventrum	1	1	0.007	0.032	0.816	0.290	0.663	0.767	0.948		1	1
11	Hlodoun velký	Ventrum	1	1	0.146	0.288	0.609	0.369	0.998	0.999	1	1		1
12	Hlodoun východoafrický	Ventrum	1	1	0.077	0.195	0.801	0.274	0.917	0.953	0.994	1	1	