

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Je ucho podzemních hlodavců skupiny Hystricomorpha specializované na podzemní prostředí?

Bakalářská práce

Anna Koucká

Školitel: Lucie Svačinová, Mgr. PhD.
Konzultant: Radim Šumbera, prof. Mgr. PhD.

České Budějovice

2021

Koucká, A., 2021: Je ucho podzemních hlodavců skupiny Hystricomorpha specializované na podzemní prostředí? [Is the ear of subterranean rodents of Hystricomorpha specialized to the underground environment? Bc. Thesis, in Czech.] - 38 p. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

The aim of this work is to develop a review on the morphology of the auditory system in rodents with different levels of underground activity, to compare the morphology within the group Hystricomorpha and to evaluate whether the auditory system in some rodents of this group is specialized in the underground environment.

Prohlášení

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

V Českých Budějovicích 7. 12. 2021

.....

Anna Koucká

Poděkování

Děkuji své školitelce Mgr. Lucii Svačinové PhD. za příkladné vedení bakalářské práce, odborné rady a cenné připomínky poskytnuté při práci na této bakalářské práci. Konzultantovi prof. Mgr. Radimu Šumberovi PhD. děkuji za možnost zpracovávat tuto práci pod jeho vedením. Také bych chtěla poděkovat RNDr. Matějovi Lövy PhD. za poskytnutou pomoc při vyhodnocování dat.

Obsah

Adaptace a vznik nových druhů.....	1
Život v podzemí	1
Rozdělení savců podle podzemní aktivity	2
Akustika v podzemních systémech.....	2
Sluch podzemních a fosoriálních savců	3
Morfologie ucha	4
Obecná morfologie.....	4
Zevní ucho	4
Střední ucho	5
Vnitřní ucho	7
Specializovaná morfologie podzemních savců.....	8
Freely-mobile vs. Microtype.....	8
Hystricomorpha	10
Fylogeneze skupiny	10
Cíle práce	21
Metodika	22
Výsledky.....	23
Diskuze	29
Závěr	33
Seznam použité literatury	34

Adaptace a vznik nových druhů

Prostředí, ve kterém žijeme, se neustále mění, a k přežití je tedy důležitá schopnost přizpůsobení se – adaptace. S adaptacemi se setkáváme u všech živých organismů, od těch nejmenších – viry, mikrobi, po ty nejsložitější – člověk (Charvát, 1970). Úspěch organismů závisí na tom, jak se dokáží přizpůsobit měnícím se podmínkám (Bijlsma & Loeschcke, 2005). Zároveň platí, že čím více je organismus specializovaný na určité podmínky, tím hůře snáší jiné možné zátěže a náhlé změny. Adaptace úzce souvisí s přirozeným výběrem. Lépe adaptovaný organismus má větší šanci přežít a rozmnožit se, což je jeden ze základních mechanismů evoluce (Charvát, 1970).

Biologická evoluce je dlouhý proces, během kterého vznikají živé systémy, které se dále vyvíjejí a diferencují. Má dvě základní složky – kladogenezi a anagenezi. Kladogeneze je postupné oddělování evolučních linií od linie hlavní – rodičovské, anageneze je postupný vývoj druhu, kdy se původní druh vyvine v druh odlišný (Emerson & Patiño, 2018). Jedinci či druhy se mezi sebou odlišují v mnoha vlastnostech – znacích. Evolučně původní znak se nazývá pleisomorfni, zatímco odvozená forma znaku, evoluční novinka, se nazývá apomorfni. Apomorfie sdílená skupinou druhů se označuje jako synapomorfie (Flegr, 2007). Pokud se u druhů vyskytuje větší počet synapomorfii, znamená to, že v minulosti měly nejspíše stejného předka, a tvoří tedy samostatnou fylogenetickou linii. Tímto způsobem se sestavují fylogenetické stromy, které ukazují vývoj fylogeneze. Při vytváření taxonů se dbá na to, aby členové skupiny sdíleli nějakou důležitou evoluční vlastnost, která mohla vzniknout například adaptací na prostředí (Flegr, 2007).

Život v podzemí

Podzemní prostředí je poměrně stálé, strukturálně jednoduché a předvídatelné (Nevo, 1979). Vyznačuje se především relativní stálostí a periodicitou fyzikálních faktorů, vyšší vlhkostí vzduchu, a absencí světla – tedy zhoršenými optickými podmínkami. (Nevo, 1979, Lacey et al., 2000). V některých situacích mohou nastat hypoxické (nízká koncentrace kyslíku) či hypercapnické (vysoká koncentrace CO₂) podmínky (shrnuto v Šumbera, 2019). Podzemní prostředí poskytuje svým obyvatelům řadu výhod na rozdíl od nadzemního prostředí, například úkryt před predátory či ochranu před výkyvy počasí (Nevo, 1979, Nevo, 1999). Potřeba pohybu v úzkých podzemních uličkách, a zejména jejich hrabání, vedla k nutným adaptačním změnám podzemních savců. Tyto změny lze rozdělit na morfologické a fyziologické. Mezi morfologické patří válcovitý tvar těla, zmenšení a redukce tělních výběžků (ocas, končetiny,

ušní boltce) a hustá srst bez pesíků, což jsou vlastnosti vhodné pro pohyb dopředu i pozpátku (Bennett & Faulkes, 2000; Lacey et al., 2000). Další morfologické adaptace, jako rty zavírající se až za řezáky, nebo robustní přední končetiny s velkými drápy a širokými „dlaněmi“, jsou nezbytné pro efektivnější hrabání (Bennet & Faulkes, 2000; Nevo, 1979). K fyziologickým změnám patří například snížený metabolismus a nižší tělesná teplota (Lacey et al., 2000).

Rozdělení savců podle podzemní aktivity

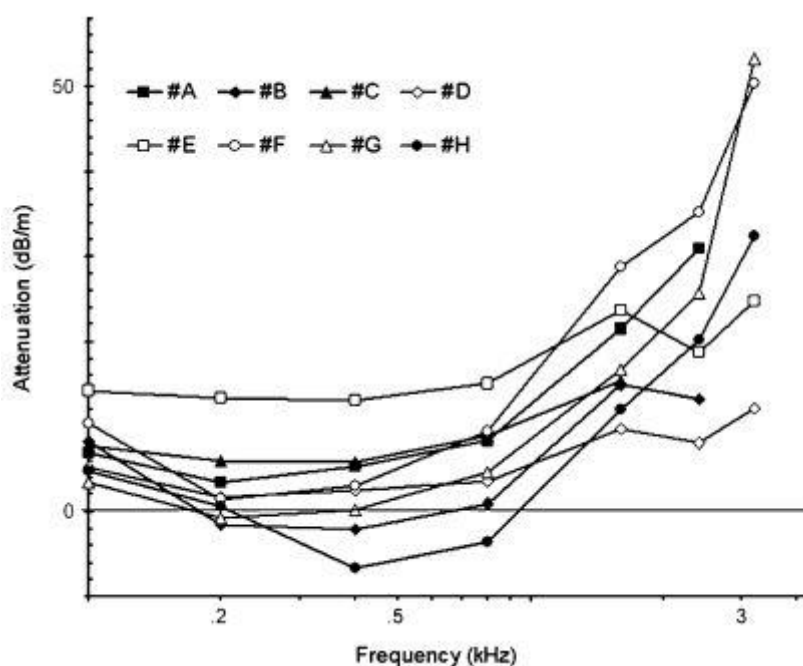
Savce lze podle míry podzemní aktivity rozdělit na tři skupiny – nadzemní, fosoriální a podzemní. Při dělení záleží na množství času stráveném pod zemí, a aktivitách vykonávaných pod a nad zemí (Begall et al., 2007a, Nevo, 1999). Nadzemní savci využívají podzemní nory pouze jako úkryt, nehrabou je, a pokud ano, tak nepříliš hluboké. Nad zemí žijí celý svůj život a hledají zde potravu i partnery. Fosoriální druhy žijí pod zemí, nory a chodby si sami hrabou, a nad zem chodí pouze za potravou či pářením. Podzemní savci žijí celý svůj život pod zemí, hrabou si tunely, ve kterých se rozmnožují a hledají potravu (Begall et al., 2007a, Nevo, 1979).

Označení druhů jako fosoriální bývá v literatuře používáno pro různé míry nadzemní aktivity. Nevo (1979) a Mason (2001) nazývají fosoriální živočichy, kteří žijí pod zemí a na povrch se dostanou pouze omylem, což je stejně jako u Heffner & Heffner (1990) synonymum pro druhy podzemní. Naopak Lange (2004) uznává fosoriální druhy jako podzemní živočichy s částečnou nadzemní aktivitou, a tuto definici následují ve své práci.

Akustika v podzemních systémech

Savci žijící pod zemí jsou velmi specializovaní a musí se spoléhat na sluch více než na jiné smysly. V neustálé tmě sluch vyvažuje opticky ztížené podmínky, proto je vokalizace podzemních živočichů hlavním způsobem komunikace (Begall et al., 2007b). Zvukové vlny se šíří vzduchem v rámci tunelu (akustické), nebo procházejí půdou mezi tunely (seismické). Mnozí podzemní savci proto kromě akustické komunikace používají i seismickou, zejména na delší vzdálenosti (Mason & Narins, 2001).

Akustické podmínky jsou velmi podobné, ne-li stejné v podzemních systémech různých živočichů, a nejlépe se v nich šíří zvuky o nízkých frekvencích (200–800 Hz) (Heth et al., 1986; Lange et al., 2007). Akustické signály se podzemními tunely přenášejí pouze několik málo metrů (5 m), poté se třítí a jsou nerozlišitelné od okolního šumu (Heth et al., 1986). Nízkofrekvenční zvuky jsou nejen nejméně tlumeny, ale dokonce i zesilovány díky tzv. stetoskopovému efektu, který v některých tunelech rypošů na vzdálenost 1 m zvýšil amplitudu zvuku o 440 Hz až čtyřikrát (Lange et al., 2007) (Obr. 1).



Obr. 1. Útlum (či zesílení) tónů v podzemních chodbách zástupců rodu *Fukomys*. A – D *F. mechowii*, E – H *F. kafuensis*. Útlum měřen v decibelech na metr, frekvence v kilohertzích. (Lange, 2007).

Sluch podzemních a fosoriálních savců

Protože jsou pod zemí nejlépe přenášeny nízkofrekvenční zvuky, podzemní savci přizpůsobili oblast nejlepšího sluchu frekvencím mezi 0,6–1 kHz (Begall & Burda, 2006, Müller et al., 1992). Vzhledem k tomu, že se podobné znaky objevily u savců z různých částí světa i z různých taxonů, lze říci, že se jedná o konvergentní evoluci, tedy adaptaci na podzemní život. O přizpůsobení se nižším frekvencím a omezení schopnosti slyšet vyšší frekvence se vedly dohady, zda se jedná o regresivní degeneraci či progresivní specializaci (Begall et al., 2007b). Degenerace by znamenala snížení citlivosti sluchu a ztrátu schopnosti slyšet vyšší frekvence kvůli nedostatku podnětů. Takto lze uvažovat například o zraku podzemních savců (Heffner & Heffner, 1990, 1992). Sluchový rozsah podzemních savců se ovšem nezmenšil, stále pokryje

až 8 oktáv. Oproti nadzemním druhům tedy není jejich sluch omezený, pouze posunutý do nižších frekvencí. Snížená citlivost sluchu pak může bránit nadměrné stimulaci způsobené stetoskopickým efektem a vysokou hladinou šumu (Begall et al., 2007).

Krátké vlny jsou užitečné pro lokalizaci jejich zdroje, a tím pro najítí potravy či predátora. V podzemních chodbách se však ve většině případů směr zvuku omezil jen na dva směry – zepředu a zezadu, proto není lokalizace zvuku důležitá (Burda, 2006).

Fosoriální savci musí být přizpůsobeni podzemnímu i nadzemnímu způsobu života, nelze tedy říci, že by jejich ucho bylo specializované čistě na podzemní život. Jejich sluch je lehce omezený vůči vyšším frekvencím, ale kvůli nutnosti života i nad zemí to není v takové míře jako u čistě podzemních živočichů (Heffner & Heffner, 1990, 1992).

Morfologie ucha

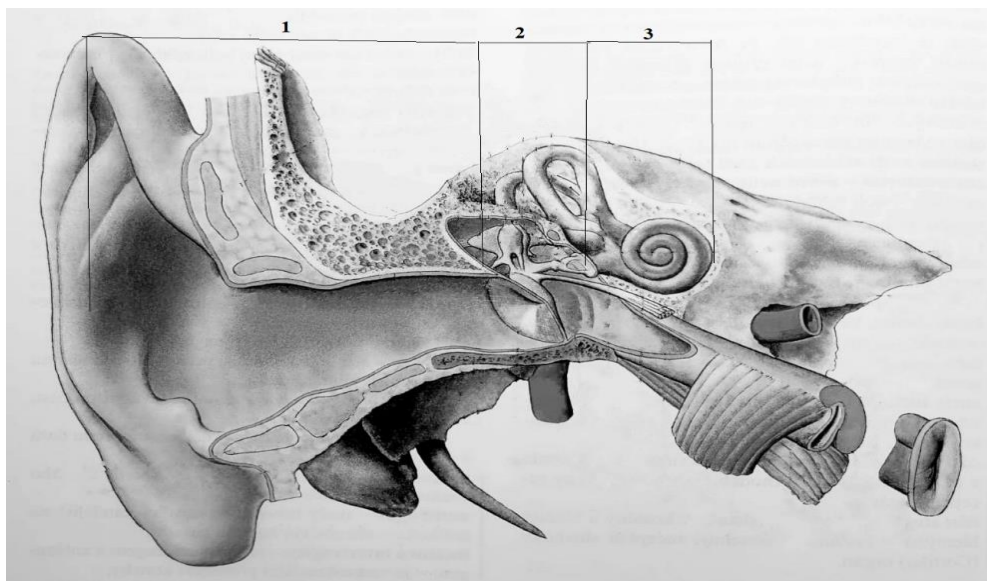
Obecná morfologie

Ucho savců obsahuje rovnovážné a sluchové ústrojí. Rovnovážné ústrojí se nachází ve vnitřním uchu a přijímá gravitační a pohybové podněty, zatímco sluchové ústrojí slouží k vnímání zvukových vln. Sluchový aparát se skládá ze tří částí – zevní ucho, střední ucho a vnitřní ucho (obr. 2). Běžné lidské sluchové ústrojí je schopno zachytit zvuky o frekvenci 16 až 20 000 Hz (Merkunová & Orel, 2008, Čihák, 2004).

Zevní ucho

Zevní ucho se skládá z ušního boltce, zevního zvukovodu, a je ukončeno tympanickou membránou (bubínkem), která odděluje zevní a střední ucho. Ušní boltec je chrupavčitý útvar vyčnívající z boku hlavy, pokrytý kůží. Jeho úlohou je sběr a lokalizace zvuků a jejich přenos do zvukovodu (Alberti, 2001). Zevní zvukovod je tvořen dvěma částmi – chrupavčitou, která je pokračováním boltce, a kostěnou, která je tvořena tunelem ve spánkové kosti (Alvord & Farmer, 1997). Úlohou zevního ucha je nejen sběr zvuků, jejich lokalizace a přenos na tympanickou membránu, ale zároveň i ochrana bubínku a hlubších struktur ucha. To je zajištěno

mnohými záhyby zevního zvukovodu, chloupky pokrývajícími povrch zvukovodu a ušním mazem (Webster, 1966).



Obr. 2. Sluchové ústrojí 1 – zevní ucho (*auris externa*), 2 – střední ucho (*auris media*), 3 – vnitřní ucho (*auris interna*). Převzato a upraveno (Čihák, 2004).

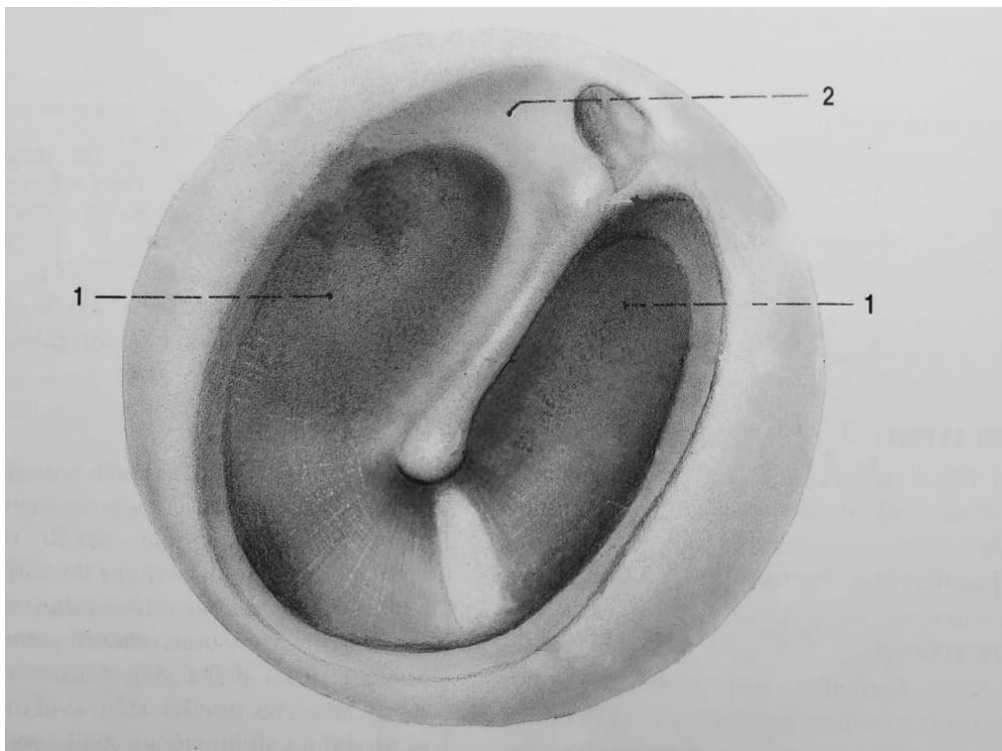
Střední ucho

Střední ucho je uloženo ve vejčité kostěné bule ve spánkové kosti. Jde o dutinu vyplněnou vzduchem a vystlanou sliznicí. Je tvořeno tympanickou membránou, Eustachovou trubicí, sklípkovým systémem a bubínkovou (středoušní) dutinou ve které se nacházejí tři sluchové kůstky – kladívko, kovádlínka a třmínek (Čihák, 2004). Zároveň v dutině najdeme svalová a vazivová připojení kůstek ke kostnaté bule. Hlavní jsou dva svaly – napínač bubínku (*musculus tensor tympani*), který je upnutý na rukojeť kladívka, a třmínkový sval (*musculus stapedius*), který je upnutý k ploténce třmínku. Tyto svaly zajišťují regulaci intenzivních zvuků. Eustachova trubice spojuje střední ucho s nosohltanem a zajišťuje tak vyrovnávání tlaku. Celková úloha středního ucha je přenos vibrací ze vzduchu do tekutiny ve vnitřním uchu, což je možné díky rozdílu ploch bubínku a oválného okénka a poměru pák kovádlínky a kladívka (Mason, 2001, Hrazdíra & Mornstein, 1998).

Bubínek

Bubínek, neboli tympanická membrána, je blanka oddělující zevní a střední ucho. Skládá se ze tří vrstev – vnější kožní vrstva, střední vláknitá a vnitřní vrstva sliznice. Bubínek se skládá z napjaté (*pars tensa*) a ochablé (*pars flaccida*) části (obr. 3). Zvukové vlny přicházející ze

zevního zvukovodu rozkmitají bubínek trychtýřovitého tvaru, na který nasedá rukojeť kladívka, a tím se vibrace dostanou na sluchové kůstky. (Lim, 1995, Čihák, 2004).



Obr. 3 Bubínek (*membrána tympani*) při pohledu ze zvukovodu. 1 – napjatá část (*pars tensa*), 2 – ochablá část (*pars flaccida*). Převzato a upraveno (Čihák, 2004)

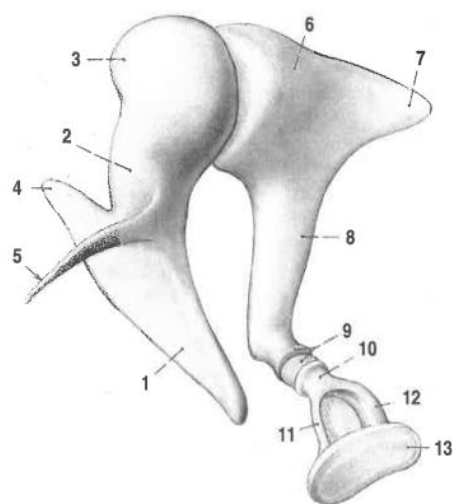
Sluchové kůstky

Přenos zvuku ve středním uchu zajišťují tři sluchové kůstky – kladívko (*malleus*), kovádlínka (*incus*) a třmínek (*stapes*). Na ušní bubínek přímo nasedá rukojeť kladívka, která je spojena s kovádlínkou, a ta se třmínkem. Kladívko a kovádlínka jsou oproti třmínku robustnější a mají výběžky, na které se se přichycují vazy a sval, které je drží na místě v bubínkové dutině (Solntseva, 2007). Třmínek je menší, jeho hlava je spojena s kovádlínkou a ploténka nasedá na oválné okénko vnitřního ucha. Řetěz sluchových kůstek tvoří převodní systém, který vede a zesiluje vibrace z bubínku až do oválného okénka, kde se přenášejí na perilymfu vnitřního ucha (Trojan, 2003).

U kladívka rozlišujeme několik částí – hlavu (*caput mallei*), která je největší částí kůstky, nachází se na úrovni bubínku a je napojena na kovádlínku, krček (*collumn*), rukojeť (*manubrium*) – delší část kůstky, která přiléhá na bubínek, přední výběžek (*processus anterior*) a boční výběžek (*processus lateralis*).

Tělo (*corpus incudis*) kovadlinky je spojeno s hlavou kladívka, dále z ní vystupuje krátké rameno (*crus breve*) a dlouhé rameno (*crus longum*), na jehož konci se nachází lentikulární výběžek (*processus lenticularis*), který kloubně spojuje kovadlinku se třmínkem (obr. 4).

Třmínek je nejmenší sluchová kůstka. Jeho hlava (*caput stapedis*) je spojena s kovadlinkou, ploténka (*basis stapedis*) zapadá do oválného okénka vnitřního ucha. Hlava a ploténka jsou spojeny dvěma raménky – předním (*crus anterius*) a zadním (*crus posterius*) (Čihák, 2004).



Obr. 4 Přední pohled na středoušní kůstky. 1 – 5 kladívko, 1 – hlava, 2 – krček, 3 – rukojeť, 4 – přední výběžek, 5 – boční výběžek. 6 – 9 kovadlinka, 6 – tělo, 7 – krátké rameno, 8 – dlouhé rameno, 9 – lentikulární výběžek. 10 – 13 třmínek, 10 – hlava, 11 – přední raménko, 12 – zadní raménko, 13 – ploténka (Čihák, 2004).

Vnitřní ucho

Ve vnitřním uchu se nachází receptory sluchového a vestibulárního orgánu. Sluchová část je tvořena kostěným hlemýžďem (*cochlea*), ve kterém je uložen hlemýžď blanitý. Od středního ucha je hlemýžď oddělen dvěma otvory – oválným okénkem, na které nasedá třmínek, a kulatým okénkem s membránou. Hlemýžď je tvořen třemi spirálně stočenými kanálky (Ganong, 2005). Od oválného okénka vede horní část (*scala vestibuli*), která se ve vrcholu hlemýžďe spojí se spodní částí (*scala tympani*). Oba tyto kanálky jsou vyplněny perilymfou. Třetí, prostřední část (*scala media*, nebo též *ductus cochlearis*) je vyplněna endolymfou (Trojan., 2003). Od *scala vestibuli* je oddělena Reissnerovou membránou a od *scala tympani* membránou bazilární. Šířka bazilární membrány se mění, stejně jako její tloušťka a tuhost. Bazilární membrána zároveň nese Cortiho orgán, receptorové centrum sluchu převádějící zvukové vlny na nervové impulsy (Yates, 1995). Epitel Cortiho orgánu je tvořen dvěma typy

buněk – buňkami podpůrnými a buňkami vláskovými se stereociliemi. Vlásokových buněk jsou opět dva typy – vnější a vnitřní. Vnější tvoří tři řady a jsou zanořeny do tektoriální membrány, zatímco vnitřních je řada pouze jedna (Alberti, 2001).

Zvuková vlna jdoucí z oválného okénka rozvlní perilymfu, která rozvlní Reissnerovu a poté i bazilární membránu. Vyklenutím bazilární membrány dojde k posunu membrány tektoriální a tím k podráždění stereocilií vláskových buněk. Vnější vláskové buňky fungují nejen jako receptory, ale pohyb bazilární membrány dokonce aktivně zesilují. Oba typy vláskových buněk pak signál přetváří na receptorový potenciál, který je sluchovým nervem veden až do mozkového centra sluchu ve spánkovém laloku (Hybášek & Vokurka, 2006).

Specializovaná morfologie podzemních savců

Sluchové ústrojí podzemních savců je přizpůsobeno akustickým podmínkám v podzemním prostředí. Ušní boltec je redukován či úplně chybí, čímž se snižuje tření a zefektivňuje pohyb úzkými chodbami (Nevo, 1979, Lacey, 2000). Adaptace na podzemní život je patrná na celém sluchovém ústrojí, nejvíce se však projevuje ve středním uchu. Střední ucho podzemních savců je charakteristické objemnější bulou, téměř kruhovým bubínkem bez *pars flacida*, a redukovánými či úplně neexistujícími středoušními svaly. Pokud dojde k absenci středoušního svalu, jde vždy pouze o jeden, nikdy nedojde ke ztrátě obou zároveň (Mason, 1999, Burda et al., 1992). Středoušní kůstky jsou těžší, větší, a jsou volně zavěšené. Plocha ploténky třmínku je výrazně větší, což velmi ovlivňuje poměr ploch třmínku a bubínku. Právě poměry ploch ploténky třmínku vůči bubínku a poměry pák kovádlíky a kladívka jsou asi nejjasnějším ukazatelem efektivnosti středního ucha a tím i specializace na podzemní způsob života. Podzemní a fosoriální savci mají oproti nadzemním poměry pák a ploch menší, což způsobuje nižší účinnost přenosu zvuku (Argyle & Mason, 2008, Mason, 2001, Burda, 2006).

Freely-mobile vs. Microtype

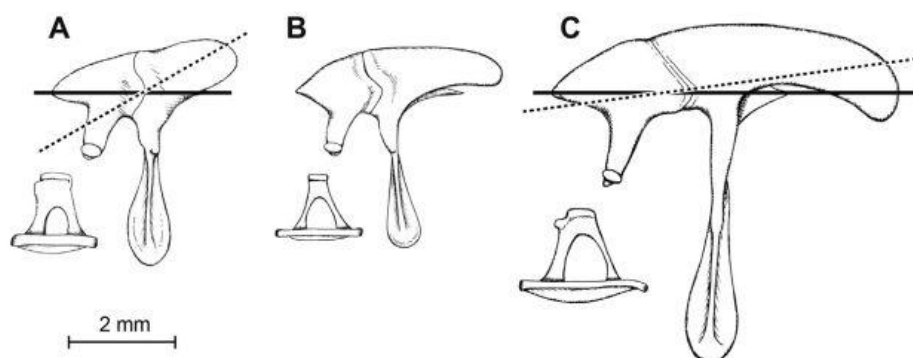
Fleischer (1978) popsal 6 druhů středního ucha. Rozděloval je podle tvaru, pevnosti uchycení kostí k bule a vzájemné pozice kovádlíky a kladívka. U hlodavců se vyskytují dva typy – “microtype“ a “freely-mobile.“

Microtype se vyznačuje pevným spojením předního výběžku kladívka s kostěnou bulou. Výrazným znakem je také to, že kladívko má výběžek *orbicular apophysis*, kostěnou vybouleninu, která zvyšuje hmotnost těla kůstky a posouvá těžiště blíže k rukojeti. U tohoto typu uší je poměrně velký poměr délky pák rukojetí kladívka a kovádlíky. Považuje se to za

adaptaci na vyšší frekvence. Tento typ ucha najdeme například u krysy, myši či ježků (Mason, 2001, Mason, 2013, Fleischer, 1978).

Pro druhý typ hlodavčího ucha, *freely-mobile type*, je typické volné, pouze vazovité uchycení kladívka ke stěně buly. U tohoto typu kladívko neobsahuje *orbicular apophysis*, což posouvá těžiště blíže k anatomické ose rotace. Zároveň je rukojeť kladívka k této ose kolmá. Kůstky jsou robustnější a těžší, poměr pák kladívka a kovádlinky je menší. Je to považováno za adaptaci na nižší frekvence. Tento typ ucha mají všechny skupiny Hystricomorpha (Fleischer, 1978, Mason, 2013).

Mason (2013) našel jedinečné podobnosti v rámci skupiny Hystricomorpha, které popsal zejména na morčeti a činčile, a navrhuje samostatný druh středního ucha – typ *Ctenohystrica*. Funkčně jde o poddruh typu *freely-mobile*. Tento typ ucha, rozšířený i u ostatních druhů této skupiny, je typický morfologií kladívka s výrazně vyklenutou hlavičkou, pevným spojením kladívka a kovádlinky, redukováným či úplně chybějícím předním výběžkem kladívka a redukovánými středoušními svaly (obr. 5). Tyto znaky považuje za projev perfektního přizpůsobení nízkofrekvenčním zvukům.

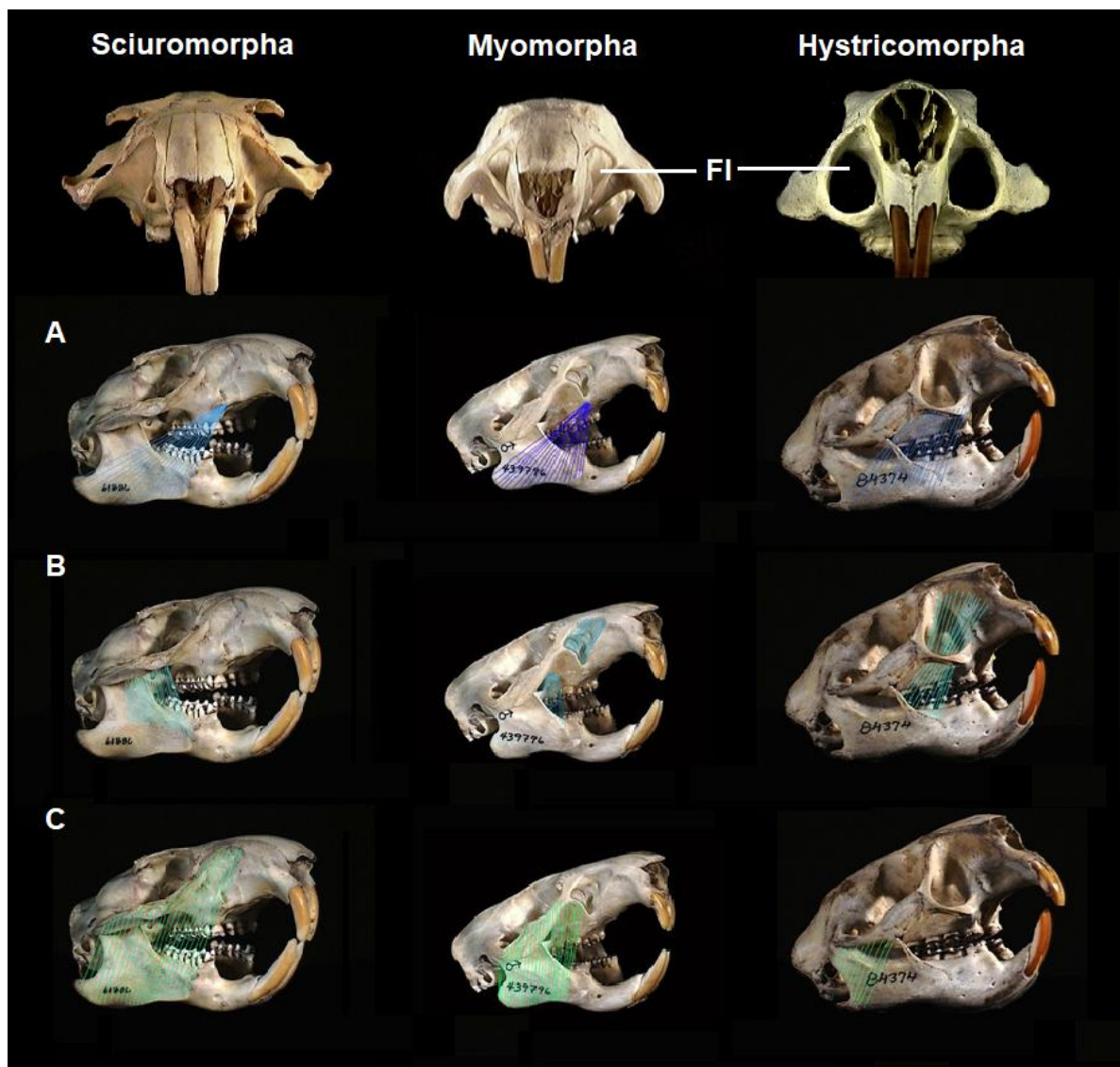


Obr. 5 Středoušní kůstky typu *Ctenohystrica*. A – morče domácí (*Cavia porcellus*, Caviidae) B – osmák (*Octodon degus*, Octodontidae), C – činčila (*Chinchilla langiera*, Chinchillidae). Tlustá černá čára zobrazuje anatomickou osu, čára tečkovaná zobrazuje osu rotace (Mason, 2013).

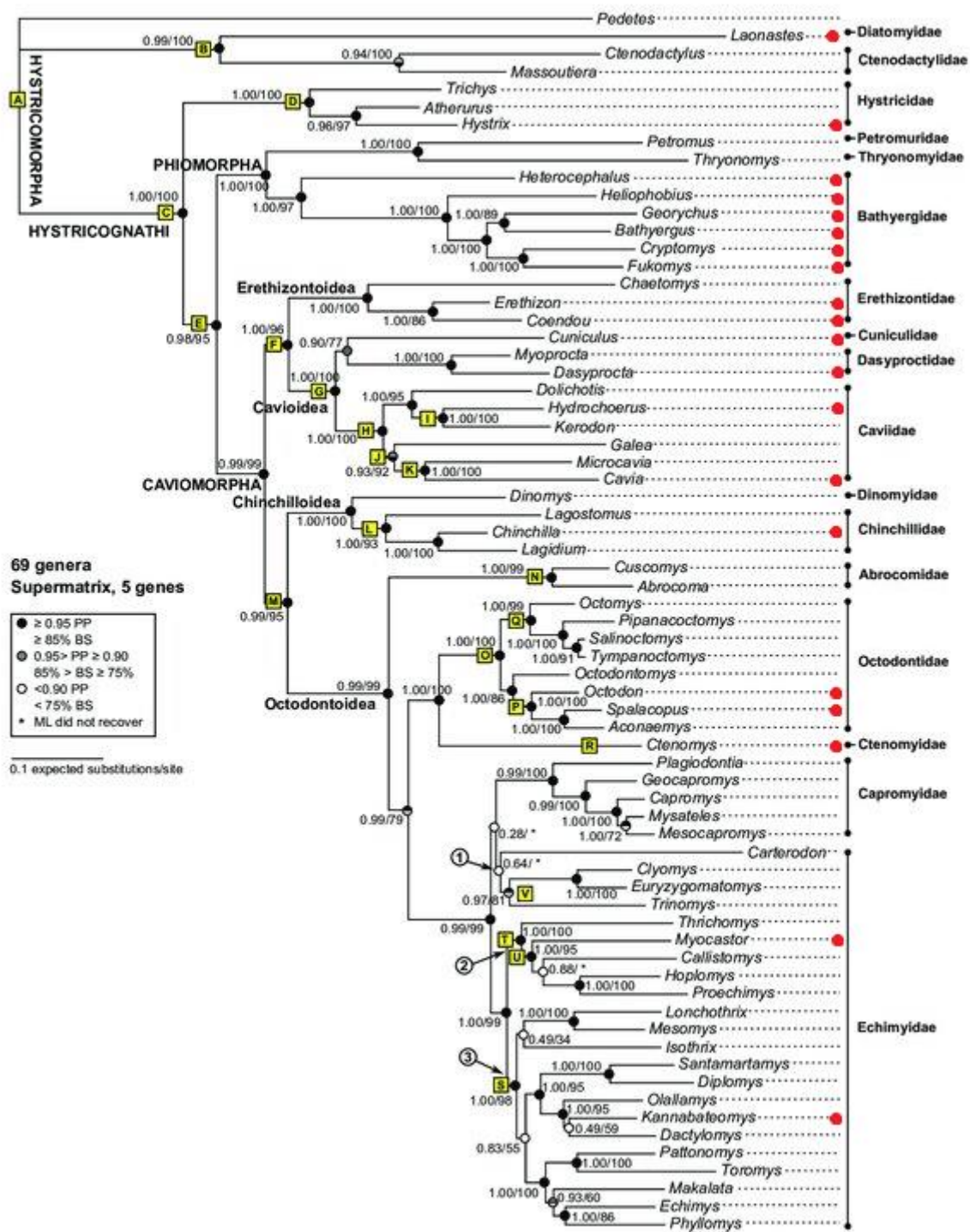
Hystricomorpha

Fylogeneze skupiny

Řád Rodentia, hlodavci, se dělí na tři velké podřády – Myomorpha, Sciuromorpha a Hystricomorpha, a dva menší – Annumauromorpha a Castorimorpha (Fabre et al., 2012). Toto dělení je na základě společných znaků, hlavně tvaru lebky a žvýkacích svalů (obr. 6). Právě velikost a uchycení žvýkacích svalů a s tím spojená velikost *foramen infraorbitale* je hlavním poznávacím znakem živočichů řazených do skupiny Hystricomorpha (Bennett & Faulkes, 2000). Podřád Hystricomorpha tvoří tři skupiny, sesterské čeledě Ctenodactylidae a Diatomyidae a infrařád Hystricognathi. Do Hystricognathi řadíme 14 čeledí, od bazálních až po nejvíce odvozené – Hystricidae (dikobrazovití) Thryonomyidae (řekomyšovité), Petromuridae (skalní krysy), Bathyergidae (rypošovité), Erethizontidae (urzonovití), Cuniculidae (paky), Caviidae (morčatovití), Dasyproctidae (agoutovití), Chinchillidae (činčilovití), Dinomyidae (pakaranovití), Abrocomyidae (činčilákovité), Ctenomyidae (tukotuko), Octodontidae (osmákovité) a Echimyidae (korovití) (obr. 7).



Obr. 6 Lebky a pozice žvýkacích svalů *Musculus masseter* u tří velkých podřádů hlodavců. A (tmavě modrá) – povrchová část, B (světle modrá) – hluboká část, C (zelená) – laterální část, FI – foramen infraorbitale. Převzato z https://animaldiversity.org/collections/mammal_anatomy/.



Obr. 7 Fylogenetický strom podřádu Hystricomorpha (Upham, 2014). Červenými tečkami jsou označené rody, u jejichž zástupců se mi podařilo získat data o morfologii středního ucha.

Ctenodactylidae

Gundiové jsou známi již od Oligocénu z Asie, nejnověji jsou členěni na čtyři rody obsahující 5 druhů. Obecně se jedná o živočichy velké 16–30 cm, nyní obývající severní a západní Afriku. Jsou to denní živočichové žijící převážně na poušti či polopoušti. Jako úkryt používají štěrby mezi kameny, ale vlastní nory nehrabou, ani v nich nežijí. Jedná se o býložravce, kteří se živí různými částmi rostlin, ze kterých získávají i veškerou potřebnou vodu.

Sluchové ústrojí se liší mezidruhově. Velikost vnějšího ucha se výrazně liší například mezi rodem *Ctenodactylus*, kde najdeme malé, nepohyblivé ucho, zatímco rod *Felovia* má ucho výrazně větší. Ctenodactylidae mají velkou bulu, což jim umožňuje dobře slyšet nízkofrekvenční zvuky, které používají pro komunikaci, která byla popsána na frekvencích 1–6 kHz (Wilson et al., 2017, Zherebtsova & Potapova, 2019).

Diatomyidae

Vznik skupiny Diatomyidae je datován od Oligocénu do Miocénu. Jediným žijícím zástupcem skupiny Diatomyidae je laoš *Laonastes aenigmamus* obývající zalesněné, vápencové oblasti Laosu a Vietnamu. Pro úkryt využívá skalní štěrby ve vápenci. Jedná se o nočního tvora, který je býložravý a pouze výjimečně se živí i hmyzem. Dosahuje velikosti 35–45 cm a má hustou srst, která ho chrání před nízkými nočními teplotami. Ušní boltce tohoto živočicha jsou poměrně velké a kulaté (Wilson et al., 2017, Zherebtsova & Potapova, 2019).

Hystriidae

Dikobrazovití jsou skupinou pocházející ze Starého světa. Jejich výskyt se datuje již do Miocénu. V současnosti se člení na tři rody – *Hystrix*, *Atherurus*, *Trichys*. V rámci těchto tří rodů je známo jedenáct druhů žijících v lesích, savanách a pouštích Afriky, Asie a Evropy. Dikobrazovití jsou větší hlodavci, kteří se vyznačují bodlinami vyrůstajícími v trsech, pokrývajících jejich tělo.

Jedná se o noční, nadzemní tvory, kteří k úkrytu hrabou své vlastní mělké nory, využívají nor již existujících, skrývají se v kořenech stromů, sklaních výklencích, dutinách stromů či vymletých březích řek. *Trichys fasciculata* je dokonce schopný vylézt za potravou na

stromy. Dikobrazovití jsou býložravci, kteří však svůj jídelníček doplňují kostmi kvůli příjmu vápníku (Kryštufek & Vohralík, 2009).

Tvar a velikost těla se liší mezi rody, dosahuje 50–110 cm. Nejmenší je rod *Trichys*, který má dlouhý ocas, štíhlé tělo a pohybuje se velmi rychle. Největším a nejrobustnějším rodem je *Hystrix*, který se pohybuje velmi pomalu a má krátký ocas. Dikobrazovití mají velkou, zploštělou hlavu, na které najdeme malé oči a menší, kulaté uši. I přes malou velikost vnějšího ucha však dikobrazovití spoléhají především na sluch, zrak mají méně vyvinutý (Kryštufek & Vohralík, 2009).

Thryonomyidae

Řekomyšovití vznikli v Miocénu v Africe, odkud se rozšířili do dnešního Pákistánu a na Arabský poloostrov. Během Pliocénu se však skupina zmenšila na pouhé 2 druhy – řekomyš africkou (*Thryonomys swinderianus*) a řekomyš menší (*Thryonomys gregorianus*), které nyní obývají jen Afriku.

Druhy se liší především ekologií – řekomyš menší je nadzemní živočich, který žije v travnatých porostech, které poskytují úkryt i potravu, zatímco řekomyš africká je semiakvatická, velká 50–95 cm. Oba druhy jsou noční herbivoři, kteří si nehloubí své vlastní nory. Ukřívají se ve vysoké trávě, nebo obývají opuštěné nory jiných živočichů. V případě ohrožení se dokáží ukrývat i ve skalnatých výběžcích (Wilson et al., 2017).

Řekomyši se dorozumívají pomocí bubnování o frekvencích 40–9000 Hz. Mají dobře vyvinutou tympanickou bulu, díky které vnímají zvuky o nízkých i vysokých frekvencích, což jim umožňuje komunikaci na kratší i delší vzdálenosti (Cox et al., 1988).

Petromuridae

Krysa skalní (*Petromus typicus*) je jediným žijícím zástupcem skupiny. Nyní obývá jihovýchodní Afriku, dříve byla rozšířena i do Keni. Vyhynulí zástupci jsou datováni od Miocénu do Pleistocénu.

Krysa skalní je denní býložravec, dosahuje velikosti 25–40 cm, má dlouhý ochlupený ocas a jemnou, lesklou srst. Díky zploštělé lebce a flexibilním žebrům se dokáže vmáchnout do malých a úzkých prostor, které poskytují ochranu a potravu. Své vlastní nory si nehloubí, žije

ve vyprahlých skalnatých částech Namibie, kde mezi kameny vyhledává úkryt před predátory či sluncem.

Používá vokální i seismickou komunikaci, podrobnější informace však nejsou známy (Wilson et al., 2017).

Bathyergidae

Rypošoviti jsou skupinou afrických hlodavců, která obsahuje šest rodů, přičemž v novější literatuře bývá rodu *Heterocephalus* přidělena samostatná čeleď Heterocephalidae (Patterson & Upham, 2014). Skupina vznikla v Miocénu, kam též datováno oddělení Heterocephalidae na úroveň čeledě (Honeycutt et al., 2017).

Rypoši jsou 10–30 cm velcí, a kromě rypoše lysého je jejich tělo pokryto hustou srstí. Celá čeleď je býložravá a adaptovaná na podzemní život. Typický je pro ně válcovitý tvar těla, krátké končetiny, redukované vnější ucho a oči, a dlouhé zuby vyčnívající ven z úst.

Rypoši si hloubí rozsáhlé podzemní nory propojené chodbami, ve kterých tráví celý život. Orientují se hlavně pomocí sluchu, zrak mají velmi redukovaný, dokážou rozlišit světlo, tmu a barvy.

Sluchové ústrojí je adaptováno na podzemní život redukovaným vnějším uchem, volně uloženými sluchovými kůstkami a orientací na nízkofrekvenční zvuky. Vokalizace byla změřena na 0.16–16 kHz, což odpovídá i rozsahu jejich sluchu (Heffner & Heffner, 1993; Mason et al., 2016, Credner et al., 1997)

Erethizontidae

Urzonoviti se oddělili od *Phiomorpha* během pozdního Eocénu. Tato americká čeleď obsahuje tři rody, a nazývá se také „Dikobrazi Nového světa,“ přestože s dikobrazy (*Hystriidae*) nejsou blízce příbuzní.

Dosahují 55–150 cm a jejich tělo je pokryto bodlinami. Mají dlouhý ocas a drápy, což jim pomáhá při šplhání na keře a stromy. Jedná se o býložravce s převážně noční aktivitou. Žijí v blízkosti zalesněných ploch od tundry přes lesy mírného pásu a prairie, až po pouštní oblasti. Zástupci této čeledě mají malou, kulatou hlavu, malé oči a nenápadné uši, které jsou schované mezi bodlinami.

Z komunikace bylo u urzonovitých zaznamenáno pouze skřípání zubů, které je však pro člověka téměř neslyšitelné, a obranný postoj či zježení bodlin (Wilson et al., 2017).

Cuniculidae

Tato čeleď jihoamerických hlodavců obsahuje pouze jeden rod a dva druhy – paka nížinná (*Cuniculus paca*) a paka horská (*Cuniculus taczanowskii*). Vyčlenění skupiny je datováno do Miocénu, i když byly nalezeny i fosílie rodu *Cuniculus* z doby Pleistocénu.

Vzhledově se tyto živočichové vyznačují hřbetními liniemi bílých teček na krátké hnědočervené srsti. Velikostně dorůstají 50–80 cm, mají krátký, neochlupený ocas a silné končetiny. Paky obývají tropické pralesy, zdržují se především v blízkosti vodních ploch. Jsou to velmi dobří plavci, a *C. taczanowskii* je dokonce adaptována na šplhání. Úkryt vyhledávají ve vlastních norách, norách po jiných živočiších či dutinách spadlých stromů. Oba druhy jsou noční a býložravé.

Slyšitelné dorozumívání pak se skládá s vokálních a mechanických zvuků. Vokálně komunikují pomocí pískání, štěkání či vrčení (Wilson et al., 2017).

Caviidae

Čeleď morčatovití je rozmanitá, co se velikosti zástupců (20–130 cm), životního prostředí, morfologie či sociálního života týče. Obsahuje šest rodů a na 20 druhů včetně největšího žijícího hlodavce – kapybary vodní (*Hydrochoerus hydrochaeris*). První zmínka o morčatovitých je z Miocénu z jižní Ameriky.

Společným znakem pro tak členitou skupinu je absence ocasu, krátké tělo a velké oči. Jejich hlava je v poměru k tělu velká, uši jsou redukované. Srst pokrývající celé tělo se mezidruhově liší délkou, hustotou i drsností.

Většina zástupců této čeledi preferuje otevřené prostory, travnaté pláně, stepi a horské oblasti. Nalezneme je napříč celou Jižní Amerikou, přičemž nejrozšířenější a nejběžnější je rod je morče (*Cavia*). To vytváří rozsáhlé systémy chodeb ve vegetaci, které slouží k úkrytu a úniku. Naopak například kapybary jsou semi-akvatické, zdržují se tedy poblíž vodních ploch. Morčatovití jsou denní býložravci (Wilson et al., 2017).

Vokální komunikace je velmi běžným způsobem dorozumívání morčatovitých, používají až 12 různých vokalizací. Většinou se jedná o varovná volání. Nejvýraznější volání

má moko skalní (*Kerodon rupestris*), kde bylo zjištěno používání zvyšujících se frekvencí v závislosti na stoupajícím nebezpečí (Verzola-Olivio & Monticelli, 2017)

Dasyproctidae

Agoutovití jsou skupinou větších jihoamerických hlodavců. Do této čeledě se řadí dva rody – agouti (*Dasyproctida*) a acouchi (*Myoprocta*). Spolu s Caviidae a Cuniculidae tvoří nadčeleď Cavioidea. Nejstarší fosílie jsou z doby raného Oligocénu, jde však o druhy již vyhynulé. Samotné oddělení skupiny se datuje na pozdní Eocén.

Společnými znaky zástupců je poměrně útlé tělo s prodlouženými, hubenými končetinami, velká hlava s velkýma očima a nápadnými, řídce ochlupenými ušima. Rody se mezi sebou liší především ocasem, který agouti mají velmi krátký, téměř neviditelný, zatímco acouchi ho mají dobře postřehnutelný a bílý. Dalším jasně viditelným rozdílem je celková velikost těla, kdy agouti váží až 6 kg, zatímco acouchi jen do 1,5 kg.

Zástupci čeledě obývají hlavně nížinné tropické lesy, savany, suché lesy či lidmi zasažené a kultivované oblasti.

Agoutovití se nehloubí své vlastní nory, k odpočinku a úkrytu využívají nory již existující, duté klády, skuliny mezi kořeny či hustou vegetaci. Jsou to denní živočichové, kteří se živí hlavně plody a semeny. Jako jediné tropické hlodavce si zakopávají a schovávají část nasbíraných semen pro případ nouze, čímž hojně přispívají k šíření nové vegetace.

Ke komunikaci Dasyproctidae využívají hlavně fyzický kontakt či sekreční žlázy. Vokální komunikace byla zaznamenána pouze v případě blížícího se nebezpečí, kdy se jednalo různě hlasité a vysoké pískání a kvíkání (Wilson et al., 2017).

Chinchillidae

Činčilovití jsou čeleď obsahující tři rody jihoamerických, středně velkých hlodavců (35–110 cm). Řadíme sem viskačky (*Lagostomus maximus*) a činčily (*Chinchilla*, *Lagidium*). Fosílie viskačky jsou z Pleistocénu, oddělení skupiny se však datuje do Oligocénu.

Společným znakem všech tří rodů je hustá, hebká srst, huňatý, výrazný ocas, velké oči a víceméně kulaté, velké uši se zvětšenou bulou. Typický je pohlavní dimorfismus, kdy samec viskači je výrazně větší než samice, u činčily je to opačně.

Činčilovití obývají planiny a kamenité vrchoviny východní Jižní Ameriky, kde využívají k úkrytu skalní pukliny. Celá čeleď jsou býložravci, aktivní v noci a za soumraku (Wilson et al., 2017).

Vydávají mnoho typů zvuků jako je pískání, kvíkání či dupání. Činčilí volání je možno slyšet na několik stovek metrů. Jejich sluch má rozsah 125 Hz – 16 kHz. (Dent et al., 2018, Hunyady, 2008).

Dinomyidae

Pakaranovití jsou čeleď obsahující pouze jeden žijící druh – pakarana (*Dinomys branickii*), který obývá Kolumbii, Brazílii a Peru. První zmínka o pakaranovitých je z Oligocénu z Bolívie, největší rozmach skupina zažívala během Miocénu a Pliocénu.

Pakarana dosahuje 50–100 cm, má černé tělo pokryté tvrdými chlupy. Bílé tečky po hřbetu pravděpodobně slouží jako maskování. Končetiny má krátké, ocas dlouhý a ochlupený. Na velké hlavě nalezneme poměrně malé oči a malé, kulaté uši.

Pakarany obývají vlhké lesy vysokých nadmořských výšek And až do 3400 m n. m. Své vlastní nory si nehrabou, hnízdí v padlých stromech, pařezech či puklinách v kamenech. Jde o nočního býložravého živočicha, který je důležitý pro šíření semen stromů pomocí výkalů (Wilson et al., 2017).

K dorozumívání jim slouží 2 mechanické zvuky – skřípání zubů a dupání, a 5 vokalizací jako syčení, vrčení či mručení. Hlavním obdobím pro komunikaci je doba páření, kdy samci vydávají dlouhé, na dálku slyšitelné tóny, kterými lákají samičku (Collins & Eisenberg, 1972).

Abrocomidae

Činčilákovití jsou čeleď obývající Andy, do které patří dva rody *Abrocoma* a *Cuscomys*. Byly nalezeny fosílie z Miocénu, oddělení skupiny je však odhadováno na Oligocén.

Mají velikost 20–30 cm, od ostatních čeledí se odlišují zuby, které se jim téměř vůbec nesbíhají. Jejich srst je hebká, hustá a připomíná srst činčilovitých. Na rozdíl od činčilovitých však mají kratší, tlustý a nepříliš ochlupený ocas.

Žijí ve větších nadmořských výškách (nad 1800 m n. m.), kde vyhledávají vyprahlé pláně či křovinné porosty. Jsou býložraví a úkryt vyhledávají v puklinách kamenů, kmenech

stromů či norách, které dokonce sdílí s osmáky. Pravděpodobně si vlastní nory nehloubí, pouze využívají již existující.

Mají zvětšenou a prodlouženou bulu, a poměrně velké, kulaté uši. Vokální komunikaci využívají hlavně v případě ohrožení jako výstražné znamení (Wilson et al., 2017).

Ctenomyidae

Čeď tukotuko má pouze jeden rod *Ctenomys*, který ovšem obsahuje asi 70 druhů. Oddělení skupiny je odhadováno do Pliocénu.

Tukotuko jsou velmi rozšířenou skupinou, která obývá oblasti od And v Peru až po úroveň moře v Chile. Hloubí si vlastní rozsáhlé komplexy chodeb, ve kterých tráví téměř celý svůj život. Tvar těla a velikost končetin, očí a uší mají přizpůsobený fosoriálnímu způsobu života a kopání nor. Hlavní složkou potravy jsou trávy, které tukotuko shromažďují z blízkosti otvorů chodeb.

Své jméno „tukotuko“ dostala skupina kvůli zvuku, který vydává. Tato vokalizace je slyšet až na 15–20 m (Mason, 2004).

Octodontidae

Osmákovití jsou čeledí jižní Ameriky, do které patří 8 rodů. Původně sem byli zařazováni i tukotuko, ale později se ukázalo, že jde o sesterskou skupinu. Původ této skupiny je v pozdním Miocénu, největší dělení však proběhlo až v Pleistocénu.

Dorůstají velikosti 15–40 cm, mají hustou, dlouhou srst, která je u většiny druhů hnědá. Šplhavé a semifosoriální druhy mají dlouhý ocas s výraznějším ochlupením na konci, podzemní druhy ho mají krátký a neochlupený.

Jídelníček osmákovitých se skládá především z listů rostlin, ovoce a kaktusů. Některé rody mají dokonce adaptace pro rostliny rostoucí ve slané vodě. Tyto rody mají speciální chlupy, které jim pomáhají zachycovat přebytečnou sůl před požitím (Wilson et al., 2017).

Nejlépe vyvinuté vokální dorozumívání má osmák degu a koruro. Bylo u nich zaznamenáno až 15 různých zvukových signálů. Jedná se o varovné signály, pářící zvuky, komunikace mezi jedinci či skřípání zubů. Všechny tyto komunikace byly v oblasti nejlepšího sluchu (okolo 1,6 kHz a 800 Hz) (Begall & Burda, 2006).

Echimyidae

Čeleď Echimyidae je se svými 27 rody a 99 druhy největší čeledí Hystriognathi. Zařazení některých skupin bylo sporné, například Myocastoridae byla do nedávna samostatná čeleď, která nyní podle Wilsona (2017) spadá pod Echimyidae. Také dřívější Capromyidae jsou nyní zařazováni sem. Vznik skupiny se datuje do Oligocénu, přičemž největší členění nastává v Miocénu.

Zástupci této čeledě si vyvinuli různé adaptace v reakci na prostředí. Najdeme zde zástupce nadzemní (*Trichomys*), fosoriální (*Clyomys*), šplhavé (*Echimyini*) i akvatické (*Myocastor*).

Hlodavci z této obsáhlé čeledi obývají povodí Amazonky, pobřežní i vnitrozemní oblasti Brazílie, podhůří And a celou střední Ameriku. Nutrie jsou globálně rozšířené, v mnoha zemích způsobují ochrannářský problém (Wilson et al., 2017).

Cíle práce

1. Shromáždit již existující data o morfologii středního ucha u zástupců Hystricomorpha.
2. Zjistit, zda mají různé podzemní druhy podobnou morfologii ucha, která se liší od nadzemních druhů, a lze ji považovat za adaptaci na podzemní způsob života.

Metodika

Z dostupné literatury jsem posbírala data o morfologii středního ucha, fylogenezi, velikosti a způsobu života zástupců podřádu Hystricomorpha. Zaměřila jsem se na poměr ploch bubínku a třmínku a poměr pák kladívka a kovádlinky. Poměr ploch byl ve většině případů počítán jako poměr celé plochy bubínku k ploše třmínkové ploténky (Lange, 2005, Mason, 1999, 2001), ale někteří autoři ve svých pracích snižovali poměr bubínku o třetinu, protože počítali s jeho nenapjatou částí *pars flaccida* (Hunt & Korth, 1980). Protože u ucha typu ctenohystrica a obecně freely-mobile je plocha *pars flaccida* výrazně menší (Vrettakos et al., 1988; Mason, 2013), přepočítala jsem plochu bubínku a třmínku jako obsah elipsy, tedy vynásobením kratšího poloměru, delšího poloměru a π . Mason, (1999, 2001) pro výpočet těchto ploch používal přesnější metodu, kdy si plochy překreslil na milimetrový papír a poté sečetl obsahy čtverečků. Tento výpočet je přesnější než plocha elipsy, proto nebylo třeba jeho výsledky přepočítávat. Délka pák je měřena od osy rotace po konec rukojeti kladívka a dlouhého ramene kovádlinky, a poměr pák byl počítán jako podíl délky páky kladívka k délce páky kovádlinky (Mason, 2001).

Alespoň částečná data o morfologii ucha se mi podařilo najít u třiceti druhů, poměr pák a ploch se podařilo zjistit u 26 druhů. Pro porovnání mezi skupinami však bylo použito pouze 16 druhů, protože u rodů *Cryptomys* a *Fukomys* byly nalezeny údaje pro více druhů než v ostatních rodech. Použití všech dostupných dat o rypoších by mohlo zkreslit porovnání mezi nadzemními a podzemními druhy na porovnání mezi rypoši a zbytkem podřádu. Proto jsem všechny zástupce daného rodu rypošů zprůměrovala a pro statistické vyhodnocení použila daný průměr.

Studované druhy jsem řadila do kategorií podle způsobu života, a to buď terestriální, fosoriální, podzemní nebo semiakvatické, ale pro výsledné porovnání jsem z důvodu malého počtu fosoriálních a semiakvatických druhů použila členění pouze na druhy podzemní (spolu s fosoriálními) a nadzemní (spolu se semiakvatickými).

Pro srovnání poměru pák kladívka a kovádlinky a ploch bubínku a třmínku obou skupin jsem použila Mann-Whitney U-test v programu Statistica.

Pro vizualizaci dat jsem použila analýzu hlavních komponent (PCA) pro všechny druhy, u kterých jsem zjistila plochu bubínku a třmínku a délku pák kladívka a kovádlinky. Data byla pro obě PCA logaritmována, pro první analýzu byla použita CBL jako kovariáta. U druhé PCA analýzy pracuji pouze s poměry pák a ploch. Dále byl použit Spearmanův korelační koeficient, aby se zjistilo, jestli jsou dané poměry korelované.

Výsledky

Posbírala jsem již existující data o morfologii středního ucha u 29 druhů hlodavců z podřádu Hystricomorpha. Podařilo se mi najít údaje o velikosti sluchové buly, ploše bubínku a třmínkové ploténky, hmotnosti kladívka a kovadlinky, a délce jejich pák. Hmotnost druhů uvedená v tabulce není skutečná váha měřených jedinců, ale rozpětí váhy daného druhu podle Wilsona (2017). Pokud to autoři uváděli, byl zapsán počet jedinců (n), který autoři zprůměrovali a tím vytvořili mnou sebraná data. Pro další porovnávání byly použity jen ty údaje, které se mi podařilo najít u dostatečného množství druhů, zbylé však mohou pomoci pro představu o velikosti jedince. Sebrané údaje (Tab. 1) jsem přetřídila, v případě nutnosti přepočítala, a pro porovnání velikosti pák a ploch mezi nadzemními a podzemními druhy jsem vybrala jen vhodné zástupce (Tab. 2). Pro rody *Fukomys* a *Cryptomys* byla použita zprůměrovaná hodnota poměrů pák a ploch jedinců. Pro tyto rody tedy není v tabulce uveden zástupce, ale průměrná hodnota pro rod.

Druh	Čeleď	hmotnost (g)	CBL (mm)	ekologie	bubinek (mm ²)	třímelek (mm ²)	poměr ploch	kovadlinka (mm)	kladívko (mm)	poměr pák	objem bulvy (mm ³)	kladívko a kovadlinka (g)	n	ZDROJ
<i>Laonastes aenigmamus</i>	Diatomidae	309-414	59,5	N	20,03	0,64	31,297	1,23	2,76	2,244	402,497		1	Pěstilová, nepublikováno
<i>Hysrix cristata</i>	Hysiridae	8000-27000	134	N/F	34,2	1,34	25,522			1,820			n/a	Hunt & Korth, 1980, Angelici et al., 2003
<i>Heterocephalus glaber</i>	Bathyergidae	30-35	26	P	3,4	0,21	16,190	0,8	1,5	1,875	109	0,4	5	Lange, 2005
<i>Heliophobus argenteocinereus</i>	Bathyergidae	51-271	42,6	P	9,4	0,48	19,583	1,2	2	1,667	514	1,1	7	Lange, 2005
<i>Georchus capensis</i>	Bathyergidae	88-272	44,8	P	10,7	0,56	19,107	1,1	2,1	1,909	465	1,2	11	Lange, 2005
<i>Bathyergus suillus</i>	Bathyergidae	570-1300	75,9	P	21,6	1,08	20,000	1,5	3	2,000	1458	3,8	6	Lange, 2005
<i>Cryptomys hottentotus</i>	Bathyergidae	98-153	34,1	P	6,2	0,32	19,375	0,9	1,7	1,889	235	0,7	11	Lange, 2005
<i>Cryptomys natalensis</i>	Bathyergidae	37,6	37,6	P	8,2	0,44	18,636	1	1,8	1,800	235	1	5	Lange, 2005
<i>Cryptomys hottentotus pretoriae</i>	Bathyergidae	38,2	38,2	P	9,9	0,58	17,069	1,1	2,2	2,000	319	1,2	12	Lange, 2005
<i>Fukomys amatus</i>	Bathyergidae	52-71	32,5	P	8,9	0,46	19,348	1	1,9	1,900	208		1	Lange, 2005
<i>Fukomys anselli</i>	Bathyergidae	65-126	33,1	P	8,1	0,52	15,577	1	2,1	2,100	364	1,5	11	Lange, 2005
<i>Fukomys damarensis</i>	Bathyergidae	114-210	35,7	P	11,6	0,625	18,560	1,25	2,25	1,8	412,5	1,7	17	Lange, 2005
<i>Fukomys darlingi</i>	Bathyergidae	54-92	36,45	P	9,1	0,515	17,670	1,1	2,05	1,864	338,5	1,4	10	Lange, 2005
<i>Fukomys kafuensis</i>	Bathyergidae	61-139	31,7	P	8,3	0,53	15,660	1,1	2,2	2,000	363	1,3	11	Lange, 2005
<i>Fukomys mehowii</i>	Bathyergidae	218-440	45,9	P	14,2	0,67	21,194	1,2	2,5	2,083	950	2,3	11	Lange, 2005
<i>Fukomys whytei</i>	Bathyergidae	111-156	36,9	P	11,6	0,5	23,200	1	2,4	2,400	469	1,2	5	Lange, 2005
<i>Erethizon dorsatum</i>	Erethizontidae	5000-12000		N	36								n/a	Hyrtil, 1845 in Mason, 2001
<i>Coendou insidiosus</i>	Erethizontidae			N	33								n/a	Hyrtil, 1845 in Mason, 2001
<i>Cuniculus paca</i>	Cuniculidae	5000-14000		N	36								n/a	Hyrtil, 1845 in Mason, 2001
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	Caviidae	35000-65000	237	A/N	39,6	1,4	28,286			1,940			n/a	Hunt & Korth, 1980, Kerber & Ribeiro, 2011
<i>Cavia porcellus</i>	Caviidae	52,8	52,8	N	30,7	0,9	34,111	1,21	3,04	2,512		5,41	1	Mason, 1999, 2001
<i>Dasyprocta punctata</i>	Dasyproctidae	88,4	88,4	N	28,36	0,95	29,853	1,42	3,42	2,408		8,794	1	Mason, 1999, 2001
<i>Chinchilla lanigera</i>	Chinchillidae	369-800	55,7	N	61,48	1,9	32,358	1,4	5,13	3,664		11,32	2	Mason, 1999, 2001
<i>Myocastor coypus</i>	Echimyidae			A/N/F	16								n/a	Hyrtil, 1845 in Mason, 2001
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	Echimyidae	56	56	N	21,43	0,59	36,322	1,21	2,8	2,314	72,68		1	Pěstilová, nepublikováno
<i>Ctenomys sociabilis</i>	Ctenomyidae	180-234	52,2	F/P	18,8	0,71	26,479	1,1	2,6	2,364		3,1	4	Mason, 2004
<i>Ctenomys talarum</i>	Ctenomyidae	37,4	37,4	F/P	17,3	0,82	21,098	1,4	3,4	2,429	579		22	Schleich & Busch, 2004
<i>Spalacopus cyanus</i>	Octodontidae	80-120	40,7	F	14,2	0,53	26,792	1,2	2,5	2,083	395			Begall & Burda, 2006
<i>Octodon degu</i>	Octodontidae	41	41	N/F	23,12	0,75	30,8	1,03	2,77	2,689				Argyle & Mason, 2008, Cadenillas & D'Elia 2021

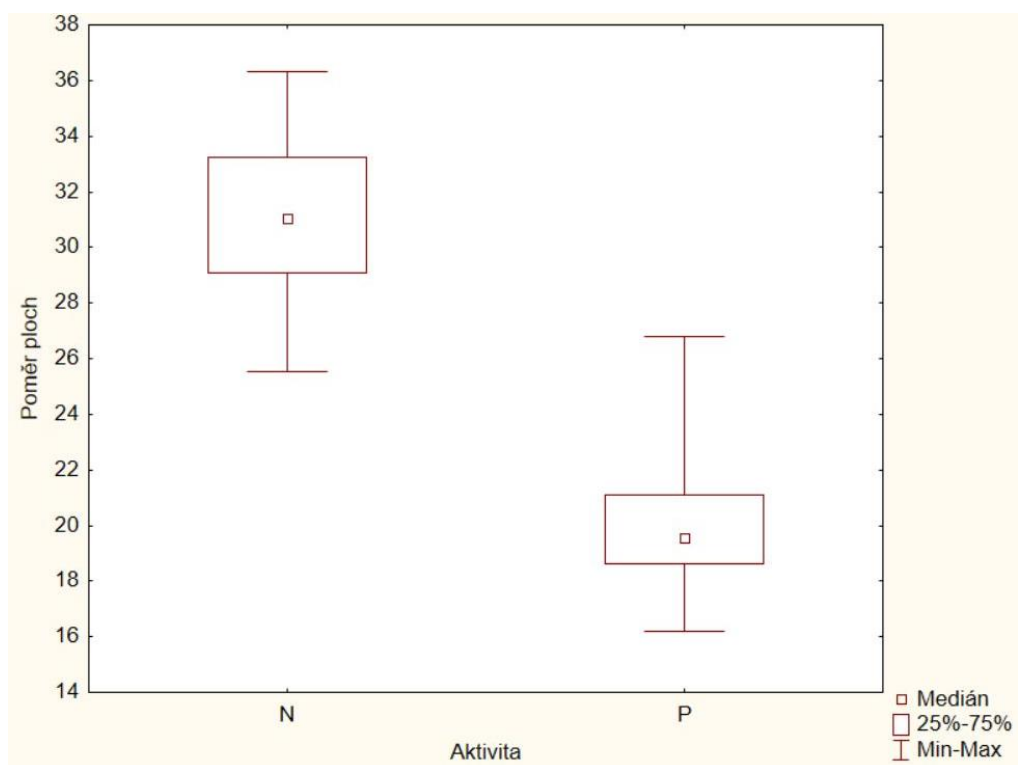
Tabulka 1. Morfologie ucha, velikost a ekologie zástupců podřádu Hystricomorpha. Hmotnost uváděna podle Wilson et al., 2017.

CBL – kondylobasální délka, P – podzemní, N – nadzemní, F – fosoriální, A – akvatické druhy.

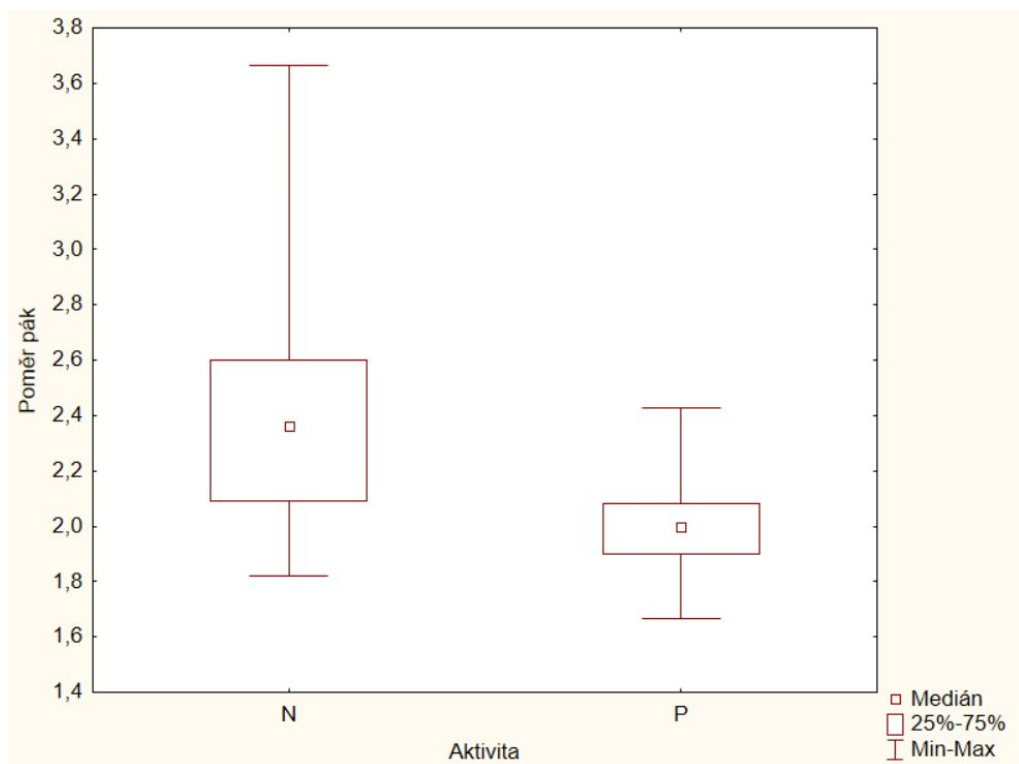
Druh	Aktivita	Poměr ploch	Poměr pák
<i>Laonastes aenigmamus</i>	N	31,30	2,24
<i>Hystrix cristata</i>	N	25,52	1,82
<i>Heterocephalus glaber</i>	P	16,19	1,88
<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	P	19,58	1,67
<i>Georychus capensis</i>	P	19,11	1,91
<i>Bathyergus suillus</i>	P	20,00	2,00
<i>Cryptomys</i> průměr	P	18,36	1,90
<i>Fukomys</i> průměr	P	18,74	2,02
<i>Hydrochaerus hydrochaeris</i>	N	28,29	1,94
<i>Cavia porcellus</i>	N	34,11	2,51
<i>Dasyprocta punctata</i>	N	29,85	2,41
<i>Chinchilla langier</i>	N	32,36	3,66
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	N	36,32	2,31
<i>Ctenomys sociabilis</i>	P	26,48	2,36
<i>Ctenomys talarum</i>	P	21,10	2,43
<i>Spalacopus cyanus</i>	P	26,79	2,08
<i>Octodon degu</i>	N	30,80	2,69

Tabulka 2. Zkompleťovaná a zprůměrovaná data použitá pro další vyhodnocení. N – nadzemní, P – podzemní.

Poměr plochy bubínku a třmínkové ploténky, se mezi nadzemními a podzemními zástupci podřádu průkazně liší ($p = 0,001$; $Z = 3,224$), zatímco poměr délky páky kladívka a kovadlinky se neliší ($p = 0,092$; $Z = 1,684$) (Obr. 8, Obr. 9).

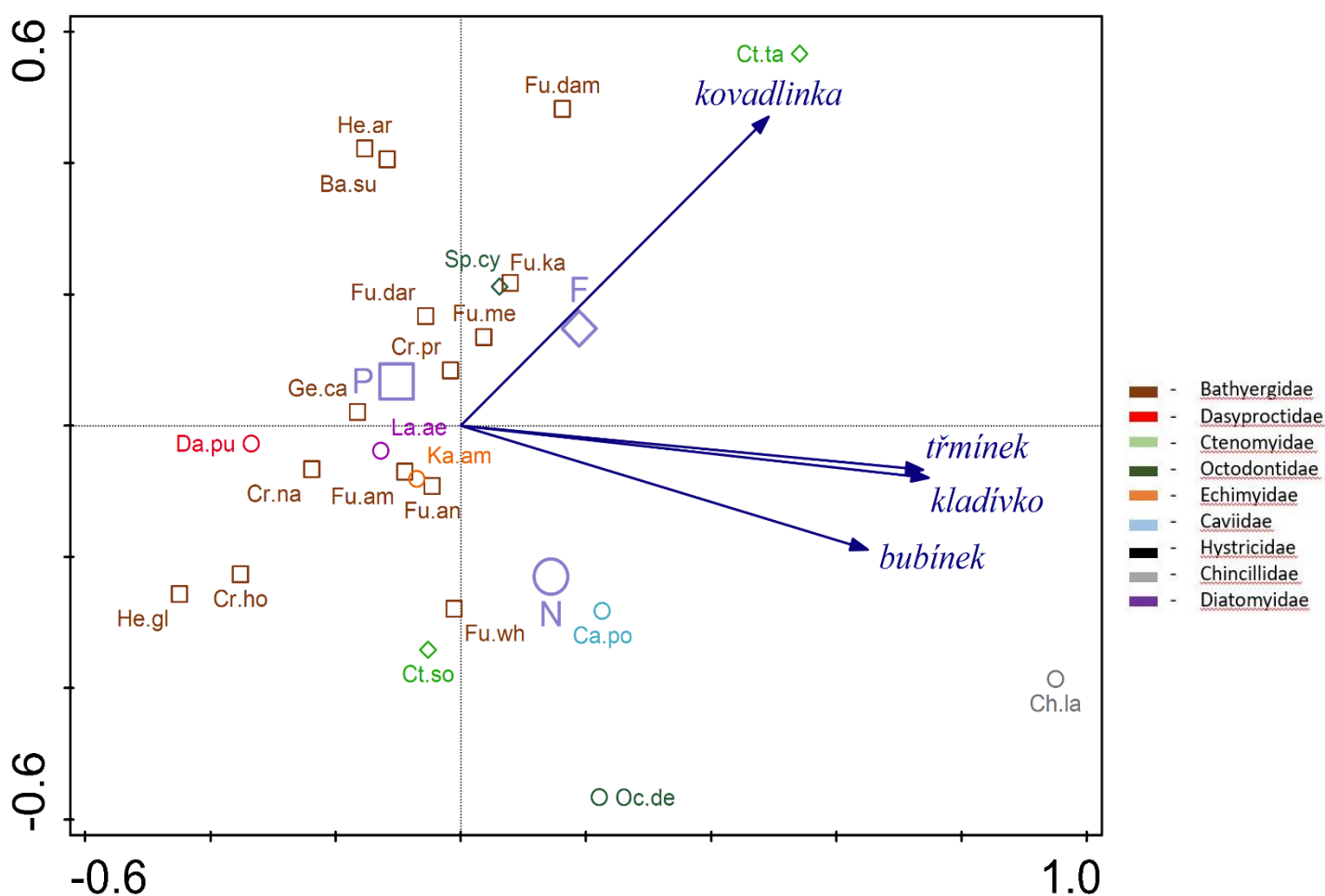


Obr. 8 Poměr ploch v závislosti na aktivitě (N – nadzemní, P – podzemní)



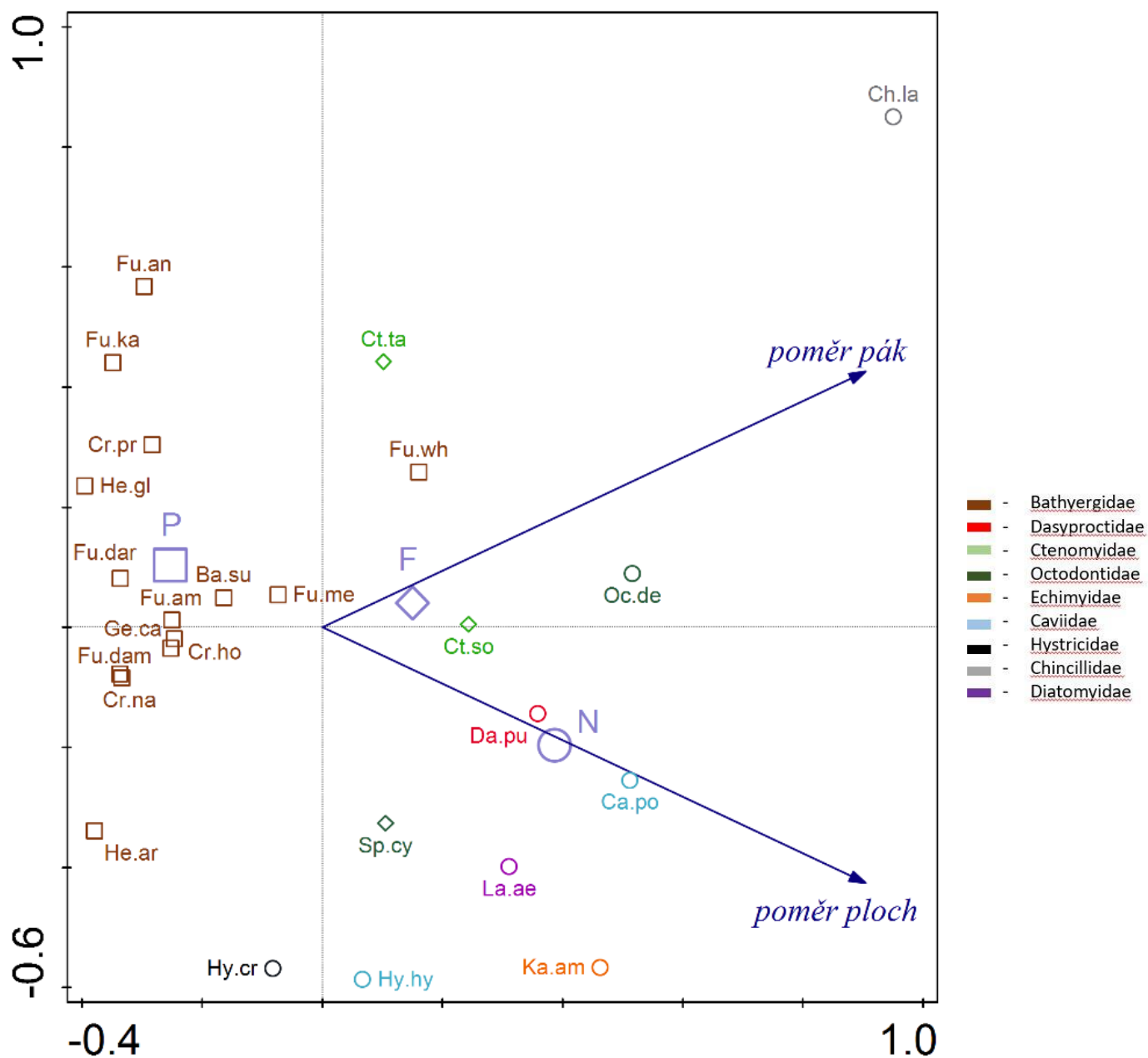
Obr. 9 Poměr pák v závislosti na aktivitě (N – nadzemní, P – podzemní)

Vysvětlované proměnné použité pro PCA analýzu jsou délka páky kovádlinky a kladívka, obsah plochy bubínku a třmínku. První osa vysvětluje 82 % a druhá 14 % variability v ploše bubínku a třmínku, a v délkách pák. Typ aktivity vysvětluje jen 26,7 % variability (Obr. 10).



Obr. 10 PCA vizualizace délek pák a velikosti ploch u zástupců podřádu Ctenohystrica. Velká písmena – druh aktivity, N – nadzemní, F – fosoriální, P – pozmení, malá písmena – zkratky druhů, tvar symbolu – typ aktivity, barva – příslušnost do čeledi.

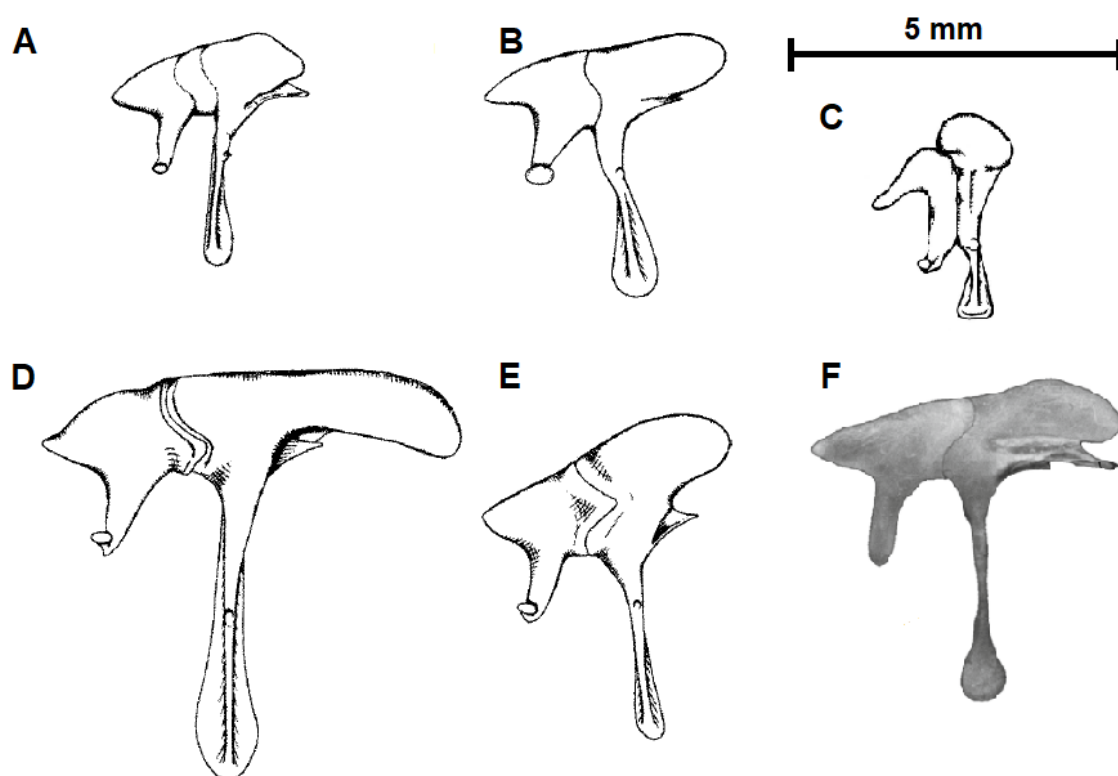
U druhé PCA analýzy jsou vysvětlované proměnné poměry pák a ploch, a do nich je pasivně promítnutý typ aktivity (nadzemní, fosoriální a podzemní) (Obr. 11). Typ aktivity popisuje 59,03% variability v poměrech pák a ploch. Oba poměry spolu korelují ze 76%.



Obr. 11 PCA vizualizace poměru pák a ploch u zástupců podřádu Ctenohystrica. Velká písmena – druh aktivity, N – nadzemní, F – fosoriální, P – pozmení, malá písmena – zkratky druhů, tvar symbolu – typ aktivity, barva – příslušnost do čeledi.

Diskuze

Podřád Hystricomorpha obsahuje velké množství zástupců žijících v různém prostředí. Najdeme zde jedince podzemní, fosoriální, nadzemní, akvatické i šplhavé. Jejich morfologie je tomuto rozmanitému způsobu života přizpůsobena (tvar těla, velikost, srst,...) (Lacey et al., 2000, Wilson et al., 2017), přesto lze však o tvaru sluchových kůstek všech těchto zástupců říci, že je celkem uniformní (Argyle & Mason, 2008, Mason, 2013). Patrné jsou pouze adaptace na podzemní prostředí, pravděpodobně související s nižší citlivostí a se specializací na nízké frekvence (Begall & Burda, 2006; Mason, 2001, Schleich & Busch, 2004). Návrh na samostatnou kategorii ucha typu Ctenohystrica od Masona (2013) by tedy dával smysl, protože všichni zástupci podřádu Ctenohystrica mají podobný tvar kůstek a až na výjimky (*Myocastor*, *Proechimys*) srostlé kladívko s kovadlinkou (obr. 12). Dále mají kromě rýpošů protáhlou hlavičku kladívka, ale v ostatních znacích se rýpoši nijak neodlišují. Neprotáhnutí hlavičky u rýpošů pravděpodobně není ancestrálním znakem, neboť bazální laoš *Leonastes aenigmamus* ji protáhlou má (Zhrebestova & Potapova, 2019).



Obr. 12 Kladívko a kovadlinka zástupců podřádu Ctenohystrica. A – *Ctenomys sociabilis*, B – *Cavia porcellus*, C – *Cryptomys hottentotus*, D – *Chinchilla lanigera*, E – *Dasyprocta punctata*, F – *Laonastes aenigmamus*. (A,B,D,E – Mason, 2004; C – Mason et al., 2016; F – Zhrebtsova & Potapova, 2019)

Hlavními znaky středního ucha savců pro adaptaci na podzemní prostředí je menší poměr pák kladívka a koválinky a ploch bubínku a třmínku (Mason, 2001). Podzemní druhy potřebují méně citlivé ucho kvůli šumu, který v podzemí vzniká, což jim zajišťuje právě nižší efektivita převodního systému pák a ploch ve středním uchu (Burda et al., 1992). Porovnála jsem informace o poměrech pák a ploch pro 17 zástupců podřádu Hystricomorpha napříč celým jejich fylogenetickým stromem. Předpokládala jsem, že u druhů adaptovaných na podzemní život bude poměr pák a ploch nižší než u druhů žijících nad zemí, či druhů fosoriálních. Zatímco poměr ploch mají podzemní druhy signifikantně nižší, poměr pák se mezi oběma skupinami neliší. Z toho lze usuzovat, že poměr ploch může mít na citlivost sluchu větší vliv než poměr pák. Poměr pák jsou relativně malá a vzájemně si dost podobná čísla, což může být důvod pro menší rozdíl než u poměru ploch.

PCA analýza (obr. 10) ukazuje, že rozdíl mezi druhy s různou aktivitou je daný hlavně velikostí ploch a také kladívka. Tukotuko *Ctenomys talarum* má nezvykle dlouhé páky kladívka a koválinky, což pravděpodobně vychýlilo celou skupinu fosoriálních druhů, které byly v analýze zahrnuté pouze tři. Bohužel nelze odhadnout, jak tento rozdíl ovlivňuje jeho sluchové schopnosti, protože sluch u druhů tukotuko dosud nebyl prostudovaný.

Fosoriální druhy musí být schopni kromě podzemního prostředí přežít i nad zemí, proto je jejich ucho méně adaptované na podzemní podmínky (Begall & Burda, 2006; Lange et al., 2004). Předpokládala jsem tedy, že jejich hodnoty poměrů pák a ploch by měly vycházet mezi druhy nadzemní a podzemní, což analýza PCA potvrdila (obr. 11). Fosoriální druhy jsou opravdu téměř přesně mezi nadzemními a podzemními druhy, což odpovídá tomu, že funkce jejich středního ucha je jakýsi kompromis mezi nadzemními a podzemními druhy.

Argyle & Mason (2008) tvrdí, že znaky považované za specializaci ucha na podzemní prostředí nejsou specializací, ale spíše pleisomorfií pro tuto skupinu. Argumentují podobností ucha nadzemního osmáka degu (*Octodon degus*) a podzemních rodů *Spalacopus* a *Ctenomys*. Pokud by se u nízkých poměrů pák a ploch jednalo o ancestrální znak, našla bych snížené poměry buď u všech skupin, nebo hlavně bazálních, zatímco odvozené nadzemní skupiny by ho neměly. To však v případě Hystricomorpha není pravda, protože nejbazálnější studovaný zástupce *L. aenigmamus* má poměr pák i ploch relativně vysoký (obr.11). Navíc je nutno říci, že *O. degus*, který je zařazen mezi nadzemní živočichy, hrabe nory (Ebensperger & Bozinovic,

2000), což by mohlo vést k lehké adaptaci ucha právě na podzemní podmínky. Jeho hodnoty vycházejí mezi nadzemními a fosoriálními druhy (obr. 11). Na druhou stranu zástupci *Spalacopus* mají dvě oblasti nejlepšího sluchu (300–400Hz a 10–20kHz) - první oblast je přizpůsobena životu v podzemí, zatímco druhá je pravděpodobně pleisomorfní (Begall & Burda, 2006).

Znaky nalezené u podzemních druhů podřádu Hystricomorpha jsou pravděpodobně konvergentní adaptací na podzemí, neboť byly nalezeny i u nepříbuzných čeledí (Spalacidae, Muridae). Kromě nízkého poměru pák a ploch se mezi konvergentní znaky podzemních savců řadí vyšší hmotnost kůstek, volné spojení s bulou (freely-mobile), větší plocha třmínku a objemnější bula (Mason, 2001).

Ve skupině Hystricomorpha nalezneme více než 230 druhů (Wilson et al., 2017) a mezi nimi i nějaké rekordmany. Například kapybara *Hydrochoerus hydrochaeris* je největším žijícím hlodavcem na světě. Její poměr ploch je druhý nejmenší z mnou nasbíraných dat o nadzemních živočiších. Průměrná hodnota poměru ploch pro nadzemní živočichy je 31,07 a kapybara má hodnotu nepatrně nižší 28,29. Průměrná hodnota poměru pák nadzemních živočichů je 2,45 a kapybara má 1,94. To je dokonce méně, než průměrný poměr pák pro podzemní živočichy (1,99). Tyto hodnoty by mohly souviset s velikostí kapybary, jelikož velké druhy obecně používají při komunikaci nízké frekvence (Morton, 1977) a proto mají ucho podobné podzemním druhům.

Dikobraz *Hystrix cristata*, který má z nadzemních živočichů vůbec nejmenší poměr ploch a pák (tab. 2). U dikobraza by to kromě velikosti mohlo být způsobeno jeho norováním, což je důvod, proč bývá zařazen na pomezí mezi fosoriální a nadzemní živočichy (Kryštufek & Vohralík, 2009). Opačným případem je *Fukomys whytei*, který má mezi podzemními živočichy jedny z nejvyšších hodnot poměrů (tab. 1). Detailní studie o aktivitě rypošů jsou jen pro pár druhů (Lövy et al., 2013, Šklíba et al., 2016, Šumbera et al., 2007). *F. whytei* je obecně nepřilíš prozkoumaným druhem, je tedy otázkou, jestli není aktivní nad zemí třeba při disperzi, což by bylo zajímavé téma pro další studie.

Činčila vlnatá (*Chinchilla lanigera*) má výrazně větší plochu bubínku a třmínku (61,48 a 1,9) než ostatní nadzemní duhy (průměrně 26,68 a 0,94) (tab. 1). Poměr ploch to vzhledem k velikosti obou údajů nijak nevychýlí od ostatních nadzemních zástupců Hystricomorpha. Dále má také velkou páku kladívka, což způsobuje vysoký poměr pák. Její sluch by tak buď mohl být citlivější, nebo posunutý do vyšších frekvencí než u jiných druhů. Sluch činčily je prozkoumaný v práci Dent et al. (2018), ze které se dozvídáme, že činčila má sluch citlivější než koruro (*Spalacopus cyanus*), ale zároveň méně citlivý než morče (*Cavia porcellus*). Také

se zjistilo, že je činčila schopna slyšet vyšší frekvence než *Spalacopus*, ale nižší než morče, z čehož vyplývá, že v rámci Hystricomorpha není nijak výjimečný. To by odpovídalo mému předpokladu, že poměr ploch, který má činčila nevychýlený, hraje větší roli při specializaci na nižší či vyšší frekvence než poměr pák.

Závěr

Podařilo se mi sesbírat údaje o morfologii středního ucha o zástupcích podřádu Hystricomorpha napříč fylogenetickým stromem – od nejbazálnějších a dosud málo studovaných druhů, jako je laoš až po zástupce několika rodů nejodvozenější nadčeleď Octodontoidea. Podzemní zástupce jsem našla v bazální čeledi rypošovitých (Bathyegidae) a ve dvou odvozených čeledích osmákovití (Octodontidae) a tukotukovití (Ctenomyidae). Porovnáním morfologie středního ucha u 17 nadzemních a podzemních zástupců celého podřádu Hystricomorpha jsem zjistila, že se od sebe nadzemní a podzemní druhy liší ve velikosti poměru ploch. Morfologie ucha podzemních zástupců podřádu Hystricomorpha se shoduje s morfologií popsanou u podzemních zástupců dalších hlodavčích skupin, z čehož usuzuji, že by se mohlo jednat o adaptaci na prostředí.

Seznam použité literatury

- Alberti, P. W. (2001). The anatomy and physiology of the ear and hearing. *Occupational exposure to noise: Evaluation, prevention, and control*, 53-62.
- Alvord, L. S., & Farmer, B. L. (1997). Anatomy and orientation of the human external ear. *Journal of the American Academy of Audiology*, 8(6).
- Angelici, F. M., Capizzi, D., Amori, G., & Luiselli, L. (2003). Morphometric variation in the skulls of the crested porcupine *Hystrix cristata* from mainland Italy, Sicily, and northern Africa. *Mamm Biol*, 68(3), 165-173.
- Argyle AC & Mason MJ (2008) Middle ear structures of *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in comparison those in subterranean caviomorphs. *J Mammal* 89: 1447-1455.
- Begall S & Burda H (2006) Acoustic communication and burrow acoustics are reflected in the ear morphology of the coruro (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae), a social fossorial rodent. *J Morph* 267: 382-390.
- Begall, S., Burda, H., & Schleich, C. E. (2007). Subterranean rodents: news from underground. In *Subterranean Rodents: News from Underground* (pp. 3-9). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Bennett, N. C., & Faulkes, C. G. (2000). *African mole-rats: ecology and eusociality*. Cambridge University Press.
- Bijlsma, R., & Loeschcke, V. (2005). Environmental stress, adaptation and evolution: an overview. *J Evol Biol*, 18(4), 744-749.
- Burda H (2006) Ear and eye in subterranean mole-rats, *Fukomys anselli* (Bathyergidae) and *Spalax ehrenbergi* (Spalacidae): progressive specialisation or regressive degeneration? *Anim Biol* 56: 475-86.
- Burda H, Bruns V & Hickman G (1992) The ear in subterranean Insectivora and Rodentia in comparison with ground-dwelling representatives. I. Sound conducting system of the middle ear. *J Morph* 214: 49-61.
- Cadenillas, R., & D'Elia, G. (2021). Taxonomic revision of the populations assigned to *Octodon degus* (Hystricomorpha: Octodontidae): With the designation of a neotype for *Sciurus degus* GI Molina, 1782 and the description of a new subspecies. *Zoologischer Anzeiger*, 292, 14-28.
- Collins, L. R., & Eisenberg, J. F. (1972). Notes on the behaviour and breeding of pacaranas (*Dinomys branickii*) in captivity. *International Zoo Yearbook*.
- Cox, J. M., Marinier, S. L., & Alexander, A. J. (1988). Auditory communication in the cane rat (*Thryonomys swinderianus*). *Journal of Zoology*, 216(1), 141-167.

Credner, S., Burda, H., & Ludescher, F. (1997). Acoustic communication underground: vocalization characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys* sp., Bathyergidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 180(3), 245-255.

Čihák, R. (2004). Anatomie 3. 2., upr. a dopl. vyd. Praha: Grada, 673 s.

Dent, M. L., Screven, L. A., & Kобрina, A. (2018). Hearing in rodents. In *Rodent bioacoustics* (pp. 71-105). Springer, Cham.

Ebensperger, L. A., & Bozinovic, F. (2000). Energetics and burrowing behaviour in the semifossorial degu *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Zoology*, 252(2), 179-186.

Fabre, P. H., Hautier, L., Dimitrov, D., & Douzery, E. J. (2012). A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 1-19.

Flegr, J. (2007). *Úvod do evoluční biologie*. Academia.

Fleischer G (1978) Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Adv Anat Embryol Cell Biol* 55: 1-70.

Ganong, W. F. (2005). *Přehled lékařské fyziologie*. Galén.

Heffner RS & Heffner HE (1990) Vestigial hearing in a fossorial mammal, the pocket gopher (*Geomys bursarius*). *Hearing Res* 46: 239–252.

Heffner RS & Heffner HE (1992) Hearing and sound localization in blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Hearing Res* 62: 206–216.

Heffner, R. S., & Heffner, H. E. (1993). Degenerate hearing and sound localization in naked mole rats (*Heterocephalus glaber*), with an overview of central auditory structures. *Journal of Comparative Neurology*, 331(3), 418-433.

Heth G, Frankenberg E & Nevo E (1986) Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*). *Experientia* 42: 1287-1289.

Honeycutt, R. L., Allard, M. W., Edwards, S. V., & Schlitter, D. A. (2017). 2. Systematics and Evolution of the Family Bathyergidae. In *The Biology of the Naked Mole-rat* (pp. 45-65). Princeton University Press.

Hrazdira, I., & Mornstein, V. (1998). *Úvod do obecné a lékařské biofyziky*. Masarykova univerzita.

https://animaldiversity.org/collections/mammal_anatomy/.

Hunt Jr, R. M., & Korth, W. W. (1980). The auditory region of Dermoptera: morphology and function relative to other living mammals. *Journal of Morphology*, 164(2), 167-211.

Hunyady, H. (2008). *Vocal sounds of the chinchilla* (Doctoral dissertation, Bowling Green State University).

- Hybášek, I., & Vokurka, J. (2006). *Otorinolaryngologie*. Karolinum.
- Hyrťl, J. (1845). *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere*. F. Ehrlich.
- Charvát, J. (1970). *Život, adaptace a stress* (2. vyd). Avicenum.
- Kerber, L., & Ribeiro, A. M. (2011). Capybaras (Rodentia: hystricognathi: Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 261(1), 1.
- Koper. 371 p
- Kryštufek B, Vohralík V (2009) Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia II: Cricetinae,
- Lacey, E. A. (2000). *Life underground: the biology of subterranean rodents*. University of Chicago Press.
- Lange, S. (2005). Sinnesökologie afrikanischer Sandgräber (Bathyergidae) am Beispiel von Hör- und Geruchssinn. PhD thesis, Universität Duisburg-Essen, pp. 177.
- Lange, S., Stalleicken, J. & Burda, H. (2004) Functional morphology of the ear in fossorial rodents, *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*. *J Morphol* 262: 770-779.
- Lange, S., Burda, H., Wegner, R. E., Dammann, P., Begall, S., & Kawalika, M. (2007). Living in a “stethoscope”: burrow-acoustics promote auditory specializations in subterranean rodents. *Naturwissenschaften*, 94(2), 134-138.
- Lim, D. J. (1995). Structure and function of the tympanic membrane: a review. *Acta oto-rhino-laryngologica belgica*, 49(2), 101-115.
- Lövy, M., Šklíba, J., & 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.
- Mason, M. J. (1999) The functional anatomy of the middle ear of mammals with an emphasis on fossorial forms. PhD thesis, University of Cambridge, 354p.
- Mason, M. J. (2001). Middle ear structures in fossorial mammals: a comparison with non-fossorial species. *Journal of Zoology*, 255(4), 467-486.
- Mason, M. J. (2004). The middle ear apparatus of the tuco-tuco *Ctenomys sociabilis* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy*, 85(4), 797-805.
- Mason, M. J. (2013). Of mice, moles and guinea pigs: functional morphology of the middle ear in living mammals. *Hearing research*, 301, 4-18.
- Mason, M. J., & Narins, P. M. (2001). Seismic signal use by fossorial mammals. *American Zoologist*, 41(5), 1171-1184.

- Mason, M. J., Cornwall, H. L., & Smith, E. S. J. (2016). Ear structures of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*, and its relatives (Rodentia: Bathyergidae). *PLoS One*, 11(12), e0167079.
- Merkunová, A., & Orel, M. (2008). *Anatomie a fyziologie člověka pro humanitní obory*. Grada.
- Morton, E. S. (1977). On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *The American Naturalist*, 111(981), 855-869.
- Müller M, Laube B, Burda H & Bruns V (1992) Structure and function of the cochlea in the African mole rat (*Cryptomys hottentotus*) evidence for a low frequency acoustic fovea. *J Comp Physiol* 171: 469-476
- Nevo E. (1999) *Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression and global convergence*. Oxford Univ Press, Oxford
- Nevo, E. (1979). Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual review of ecology and systematics*, 10(1), 269-308.
- Patterson, B. D., & Upham, N. S. (2014). A newly recognized family from the Horn of Africa, the Heterocephalidae (Rodentia: Ctenohystrica). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172(4), 942-963.
- Schleich, C. E., & Busch, C. (2004). Functional morphology of the middle ear of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 85(2), 290-295.
- Solntseva GN (2007) Structure of the middle ear in mammals. Morphology of the auditory and vestibular organs in mammals, with emphasis on marine species. Brill Ac. Pub. Leiden
- Šklíba, J., Lövy, M., Burda, H., & Šumbera, R. (2016). Variability of space-use patterns in a free living eusocial rodent, Ansell's mole-rat indicates age-based rather than caste polyethism. *Scientific Reports*, 6(1), 1-9.
- Šumbera, R. (2019). Thermal biology of a strictly subterranean mammalian family, the African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia) – a review. *Journal of thermal biology*, 79, 166-189
- Šumbera, R., Chitaukali, W. N., & Burda, H. (2007). Biology of the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). Why study a neglected subterranean rodent species?. In *Subterranean Rodents – News from Underground* (pp. 221-236). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Trojan, S. (2003). *Lékařská fyziologie* (Vyd. 4., přeprac. a dopl). Grada.
- Upham, N.S. (2014). Ecological diversification and biogeography in the Neogene: Evolution of a major lineage of American and Caribbean rodents (Caviomorpha, Octodontoidea). PhD thesis, The University of Chicago 272p.
- Verzola-Olivio, P., & Monticelli, P. F. (2017). The acoustic repertoire of *Cavia intermedia* as a contribution to the understanding of the Caviidae communication system. *Bioacoustics*, 26(3), 285-304.

Vrettakos, P. A., Dear, S. P., & Saunders, J. C. (1988). Middle ear structure in the chinchilla: a quantitative study. *American journal of otolaryngology*, 9(2), 58-67.

Webster, D. B. (1966). Ear structure and function in modern mammals. *American Zoologist*, 6(3), 451-466.

Wilson, D. E., Lacher, Jr, Mittermerier, R. A., & François, L. T. (2017). *Handbook of the Mammals of the World. Vol.7: Rodents II* (1st ed.). LYNX EDICIONS.

Yates, G. K. (1995). Cochlear structure and function. In *Handbook of Perception and Cognition, Hearing*, Academic Press, 41-74.

Zherebtsova, O. V., & Potapova, E. G. (2019). Pathways and Level of Morphological Adaptations in Modern Diatomyidae and Ctenodactylidae (Rodentia). *Biology Bulletin*, 46(7), 710-729.