

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta
Katedra filosofie a dějin přírodních věd

Teoretická a evoluční biologie



Sémantická funkce savčích ocasů v rámci designu análního pólu.

Semantic function of the mammalian tail in the design of anal pole of the body.

Diplomová práce

Marek Baxa

Vedoucí diplomové práce: prof. RNDr. Stanislav Komárek Dr.

Praha 2011

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 28. srpna 2011.

Marek Baxa

Poděkování

Na úvod své práce bych velice rád poděkoval svému školiteli prof. RNDr. Stanislavu Komárkovi Dr. za odborné vedení mé práce a za další podněty, nad kterými jsem se po našich setkáních mohl zamýšlet.

Dále bych chtěl poděkovat Mgr. Karlu Kleisnerovi, Ph.D. za pomoc v obdobích, kdy má práce sklouzávala do slepých uliček, a já jsem potřeboval ukázat nový směr.

Velikou zásluhu na statistickém zpracování mých dat má Mgr. Aleš Kuběna, kterému patří můj vděk i obdiv za jeho matematické znalosti.

Na závěr bych chtěl touto cestou ocenit i ostatní členy naší katedry za jejich podporu.

Za korektury, průběžné čtení a zvědavé dotazy bych chtěl poděkovat i Marii Novotné a Aničce Králíkové.

Abstrakt

Ocas u savců je důležitým orgánem, který na rozdíl od většiny obratlovců nemá pohybovou, poháněcí funkci. Využití ocasu u savců je mnohem pestřejší a ocas tak může mít mnoho různých funkcí. Práce obsahuje přehled těchto funkcí a dále se věnuje analyzování nasbíraného souboru dat o 553 druzích savců napříč všemi čeleděmi. Data obsahují informace o délce ocasu, délce těla, hmotnosti, prostředí a vnějších znacích na análním pólu těchto druhů. Závěry z výsledků jsou následující: délka ocasu je závislá na délce těla a také na prostředí, které daný druh obývá. Vnější znaky ocasu jsou závislé také na délce těla, ocasu i na prostředí. Výrazný konec ocasu a výrazná báze mají pravděpodobně komunikační funkci. Ocas samotný má spíše komunikační než kryptický význam.

Klíčová slova: savci, ocas, anální pól, mechanická funkce, sémantická funkce

The tail in mammals is an important organ, which in contrast to most vertebrae, doesn't add to the motor function of their bodies. The use of the mammals' tail is much more varied and it can fulfill many different functions. This work includes a survey of these functions and analyzes collected data concerning 553 species of mammals across all families. The data includes information about the length of tail, the length of body, body mass, living environment and outer signs on the anal pole of these species. The resulting analysis concludes that the tail length is dependent both on the length of the mammal's body and its living environment. Outward signs of the tail depend on its length as well as the length of the body and the living environment. Distinctive tail ending and tail base probably fulfill a communicative function. The tail is more likely to have communication than cryptic significance.

Keywords: mammal, tail, anal pole of the body, mechanic function, semantic function

Obsah

Abstrakt	4
1. Úvod	7
2. Vývoj ocasu od strunatců po savce	8
2.1. Strunatci	8
2.2. Obratlovci	8
2.3. Savci	10
3. Funkce ocasu	13
3.1. Mechanická funkce	14
3.1.1. Pohyb	14
3.1.2. Uchopování:	16
3.1.3. Obrana	17
3.2. Komunikační funkce	20
3.2.1. Vlastní komunikace	20
3.2.2. Upozornění	21
3.2.3. Společnost	23
3.3. Fyziologická funkce	24
3.3.1. Termoregulace	24
3.3.2. Zásobárna	24
4. Ztráty ocasu	25
5. Zbarvení savců	28
5.1. Barevnost	28
5.2. Utajení	28
5.3. Komunikace	29
5.4. Fyziologické procesy	29
6. Metodika a materiál	30
6.1. Zdroje	30
6.1.1. Živí jedinci	30
6.1.2. Vycpané exponáty	30
6.1.3. Fotografie	30
6.1.4. Písemné popisy	31
6.2. Druhy	32
6.2.1. Čeledi	32
6.2.2. Druhy	32
6.3. Znaky	34
6.3.1. Podílové škály	35
6.3.1.1. Délka těla	35

6.3.1.2. Délka ocasu	35
6.3.1.3. Poměr délky těla ku délce ocasu	36
6.3.1.4. Hmotnost	36
6.3.1.5. Poměr délky těla ku hmotnosti.....	36
6.3.2. Nominální škály	36
6.3.2.1. Viditelnost ocasu	37
6.3.2.2. Odlišná barva ocasu	37
6.3.2.3. Výrazný tip.....	37
6.3.2.4. Srst rozšiřující objem ocasu	38
6.3.2.5. Výrazná báze ocasu	38
6.3.2.6. Odlišně zbarvená spodní část těla	38
6.3.2.7. Odlišně zbarvená spodní část ocasu	39
6.3.2.8. Pruh na hřbetu přecházející na ocas	39
6.3.2.9. Pruhování těla.....	39
6.3.2.10. Pruhování ocasu	40
6.3.2.11. Vlastnost.....	41
6.3.2.12. Prostředí	42
6.4. Vyhodnocování výsledků.....	43
7. Výsledky.....	45
7.1. Vztah mezi délkou těla a délkou ocasu	45
7.2. Vztah mezi nikou a délkou ocasu.....	46
7.3. Alometrie.....	51
7.4. Vztah mezi hmotností a délkou ocasu.....	54
7.5. Vztah mezi vzorem na ocasu a prostředím.....	55
7.5.1. Pruhování ocasu	55
7.5.2. Srst.....	56
7.5.3. Odlišně zbarvený ocas.....	56
7.5.4. Pruh na hřbetu	56
7.5.5. Odlišně zbarvená spodní část ocasu	57
7.5.6. Odlišně zbarvená báze těla	57
7.5.7. Tip na konci ocasu.....	58
8. Diskuze.....	60
8.1. Délka ocasu	60
8.2. Zdobení.....	63
9. Závěr.....	68
10. Seznam literatury.....	69

1. Úvod

Tělo živočichů je složeno z několika funkčně oddělených částí. Kombinací těchto dílů vzniká pestrá mozaika tvarů a vzhledů všech živočišných druhů a každá tato část nese nějaký význam pro svého nositele. Tyto součásti dohromady tvoří smysluplný a funkční celek – tělo živočicha, který nejlépe vyhovuje podmínkám prostředí, ve kterém se nachází.

V práci se budu zabývat významem ocasu u jednotlivých savčích druhů. Důležitost této části těla je, dle mého názoru, dosud často opomíjena. Přestože se nachází u většiny strunatců, tak se ocasu a jeho funkci věnuje jen velmi malé množství vědeckých publikací.

Má práce by měla přispět jedním z pohledů na výzkum funkce ocasu. Cílem práce je porovnání vnějších znaků na análním pólu savců a stanovení pravděpodobných významových vztahů mezi nimi. Dále jsem provedl rešerši výzkumů týkajících se funkce ocasu u savců a stručně se zabýval i smyslem zbarvení u savců.

2. Vývoj ocasu od strunatců po savce

2.1. Strunatci

Kmen Chordata je popsán několika apomorfními znaky, kterými se liší od všech jiných živočišných kmenů. Mezi tyto apomorfní znaky patří přítomnost:

- Vnitřní kostry, jejímž základem je struna hřbetní (chorda dorsalis), která vzniká z endodermu hřbetní strany prvostřeva.
- Nervové soustavy se základem v trubici s centrálním kanálem probíhajícím tělem na hřbetní straně nad chordou. (Gaisler et Zima 2007)

„Chorda se zachovává během celé evoluce strunatců, i když je postupně funkčně i prostorově nahrazována skeletogenním vazivem.“ (Roček 2002)

I přes velmi různé tělní plány, které mají jednotliví zástupci podkmene Urochordata (pláštěnci) i Cephalochordata (bezlebeční), se u všech alespoň v embryonální podobě vyskytuje orgán, který se nahází na zadní části těla, ale nezasahuje do něj žádné vnitřní orgány – ocas. (Romer 1986; Sigmund et al. 1994). Tento postanální orgán je jedním z charakteristických znaků strunatců reprezentovaný prodloužením těla za anální otvor, který obsahuje strunu hřbetní a segmentovanou svalovinu (Kardong 2009).

Tento ocas má u většiny druhů pohybovou funkci, případně je přímo opatřen ploutevním lemem, a tak přizpůsoben pobytu ve vodním prostředí.

2.2. Obratlovci

Mezi hlavní apomorfní znaky, které se objevily u podkmene Vertebrata a mají vztah k ocasní části těla, patří:

- Rozčlenění těla na hlavu, hrud' a ocas.
- Vytvoření nových typů opěrných tkání – chrupavky a kosti.
- Došlo k nárůstu počtu genů a znásobení počtu kopií shluku genů *Hox*. (Gaisler et Zima 2007)

Chorda se postupně s vývojem obratlů zachovává pouze v meziobratlových prostorech v podobě disků, které se nazývají nukleus pulposus, a které mohou postupně osifikovat do podoby meziobratlových plotének (Roček 2002). Obratle samotné se postupně vyvíjejí do podoby, kterou můžeme vidět u dnešních druhů obratlovců. Důležitou změnou během

přechodu obratlovců na souš se staly přidatné mezi obratlové kloubení – prezygapofýzy a postzygapofýzy, které umožňují velkou pohyblivost zejména krčních a ocasních obratlů.

Končetiny se u obratlovců zakládají v podobě končetinového pupenu, ze kterého se vyvíjejí párové orgány. Vše vzniká z trupového mezodermu, působením komplexu několika různých genů. Vývojem ploutví a končetin v průběhu evoluce i ontogeneze se zabývá obsáhle například Hall (2007).

Svaly párových končetin vznikají z myotomu somitů a odpovídajících částech mesodermální laterální destičky a vznikají současně s končetinovým skeletem (Roček 2002).

Velký rozvoj pánevního pletence u tetrapodů způsobil přerušení axiálních svalů mezi trupem a ocasem. Epaxiální svalovina (svalovina ocasu nad rovinou obratlů; horizontálního septa) byla porušena méně, hypaxiální svalovina je v pánevní oblasti zcela přerušena. V samotném ocasu (jeho koncových částech) jsou vyvinuta normální svalová vlákna podobná vláknům v epaxiální části ocasu (ale zcela nepodobné tenké povrchové svalovině břišní stěny na trupu) (Roček 2002). V přední části ocasu, poblíž pánevní oblasti, se svaly upínají na sedací (ischium) nebo kyčelní kost (ilium) (Romer 1986). Proximální svaly ventrální strany ocasu oproti tomu vybíhají až na femur a patří tak do skupiny končetinových svalů axiálního původu (Roček 2002). Poblíž pánevní oblasti se nachází také speciální svěrače kloaky, případně análního otvoru.

Na rozdíl od bezobratlých živočichů, kde trávicí trakt končí téměř na konci těla, mají obratlovci trávicí trubici i veškeré další vnitřnosti ukončené před koncem celého těla. Následuje pak často dobře vyvinutý ocas nebo kaudální oblast se svaly a kostrou, ale bez vnitřností (Romer 1986).

Ocas je hlavní hnací orgán pohybu u primitivních plavoucích obratlovců. U suchozemských obratlovců se význam snižuje. Ze začátku napomáhá silný ocas končetinám zvednout z povrchu mohutné tělo (Hickman 1979), později slouží spíše jako balanční orgán. U savců se ocas stává pouhým tenkým přívěskem a u některých druhů se zcela ztratí.

2.3. Savci

U savců se také nachází několik typických apomorfíí, které přímo ovlivňují anatomický a morfologický vzhled ocasu. Nejdůležitější jsou mezi nimi:

- Tělo, které je kryto srstí složenou z epidermálních chlupů, jež jsou pigmentovány pouze melaniny.
- Regionalizovaná páteř je rozlišena na úseky složené z obratlů se specifickou morfologií (platycélní obratle), končetiny jsou podsunuty pod trup. (Gaisler et Zima 2007)

Základní formou těla savců je pak suchozemský obratlovec se dvěma páry končetin, které jsou systémem kloubů připojeny k hlavní ose těla. Tělo je zřetelně odděleno na hlavu (s kostěnou lebku a pokročile vyvinutým mozkiem), tělo (obsahující veškeré vnitřní orgány kromě zmiňovaného mozku) a ocas. Paleontologové stále zkoumají postupné změny na tělech primitivních savců, přehled o změnách ve velikostech těla v průběhu evoluce savců přináší například Damuth et Macfadden (1990).

Ocas savců přímo navazuje na zadní část těla. Ocasní obratle jsou u většiny savců přítomny v počtu 5 - 50, ale jsou i v rámci rodu variabilní co do počtu (Wilson et Mittermeier 2009). U mnoha zvířat, která ztratila ocas, se nachází kostrč – neboli srůst zbylých ocasních obratlů, připojených ke kosti křížové (což je srůst křížových obratlů). Zajímavý pohled na vzhled ocasu nabízí už Darwin (2006), který vysvětluje zužování koncové části ocasu zakrněním koncových svalů, arterií a nervů v důsledku jejich nepoužívání.

U druhů, které ocas naopak často využívají, poskytují ocasní obratle důležitou oporu svaloviny pro pohyby ocasu. Svalovina je vyvinuta odpovídajícím způsobem k délce a funkci ocasu (Romer 1986). Svalová hmota zároveň slouží jako obrana pro cévní soustavu, která zásobuje oblast ocasu. V distální části ocasu svalovina postupně přechází v dlouhé šlachy upevněné na jednotlivé obratle (Young 1975).

Vnější pokožková vrstva ocasu může být lysá až šupinatá (někteří hlodavci), ztvrdlá a zrohovatělá (některé druhy primátů), normálně porostlá srstí (například některé šelmy) nebo hustě porostlá dlouhými výraznými chlupy (někteří hlodavci) (Hickman 1979).

V okolí ocasu se nachází často různé pachové žlázy (například genitální, zadohřbetní, nadocasní a podocasní.) „Pachové žlázy jsou různého původu, mohou vznikat z potních nebo mazových žláz nebo kombinací obou základních typů.“ (Gaisler et Zima 2007)

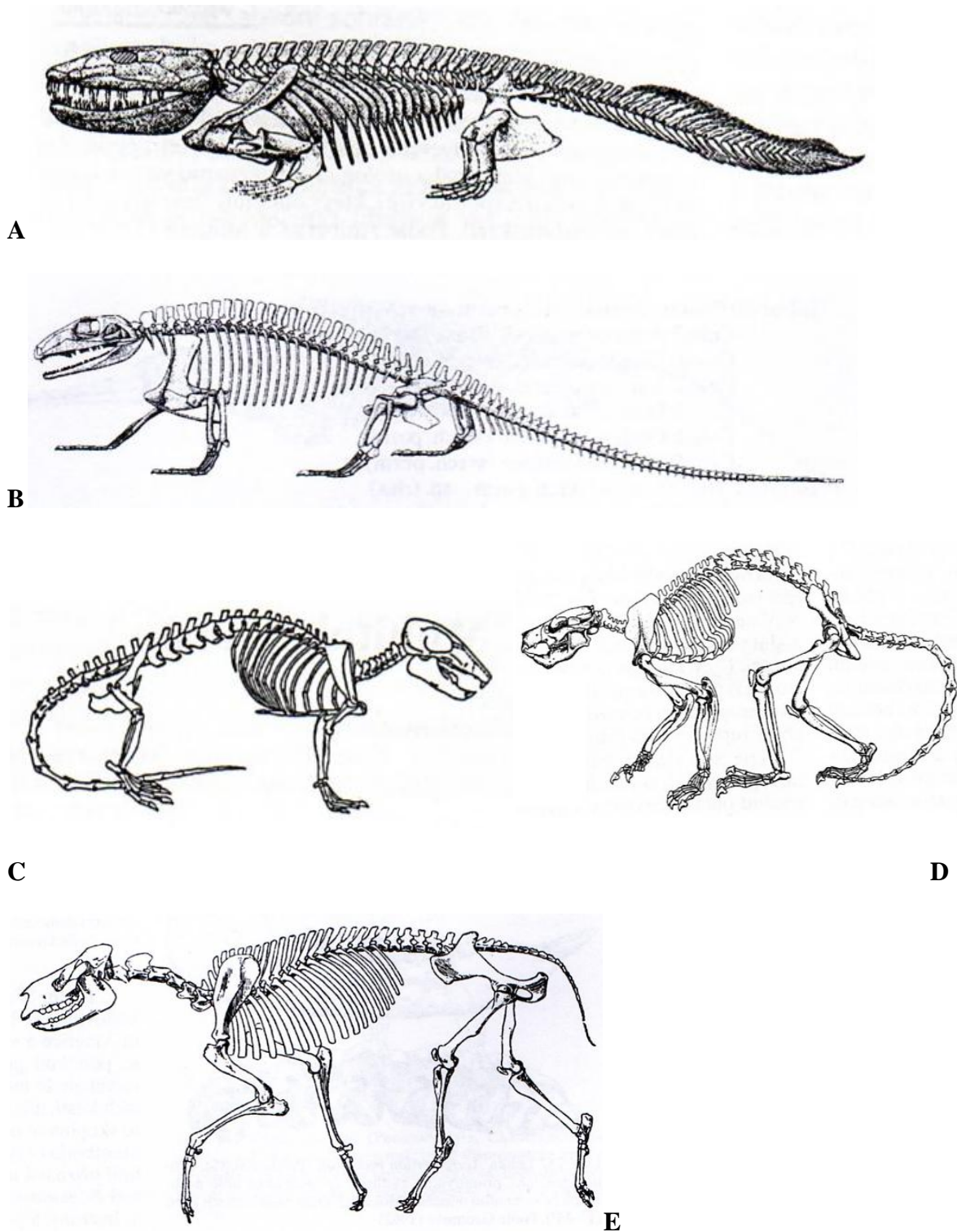
Jedním z příkladů důležitosti ocasu pro různé druhy savců je prováděná studie na chápanech rodu *Ateles*, u kterých se zjistilo, že část mozku odpovědná za ovládání ocasu je větší než část mozku odpovědná za ovládání zadních nohou (Fulton et al. 1933 cit. z Hickman 1979)

Vývoj anatomie ocasu je možné vidět na obrázku 1. Při pohledu na postupnou vývojovou řadu, kdy jsou savci bráni jako nejodvozenější živočichové, je vidět, že se v evoluci postupně zmenšuje jak celková mohutnost ocasu, tak i význam ocasu pro pohyb živočicha. Pough et al. (2005) tento pohled formuluje jako: „Jedním ze znaků pokročilosti savců je přechod od velkého silného ocasu, který naznačuje axiální pohyb, k ocasu tenkému, který naznačuje odvozený pohyb pomocí končetin umístěných pod tělem.“

Postupné vymanění ocasu z lokomoční funkce umožnilo evoluci, aby s ocasní částí těla pracovala zcela jiným způsobem než doposud. Padly některé evoluční constraints, které určovaly tvar a délku ocasu. Ten se tak mohl lépe a rychleji přizpůsobovat novému prostředí, popřípadě se mohl adaptovat k nové funkci.

Anatomicko-morfologický pohled na ocas jako poměrně nepodstatný a evolučně stálý orgán odráží i fakt, že ve většině publikací je ocas zmiňován jako přívěsek těla a ne jako končetina (z angličtiny tedy appendage místo limb) (Například DeBlase et Martin 1974; Wilson et Mittermeier 2009 nebo Romer 1986).

Alternativní pohled na vývoj ocasní části těla nabízí například Minelli (2000; 2003), ten tvrdí, že tělní přívěsky jako jsou končetiny korýšů a obratlovců, ocas strunatců a zevní genitál jsou evoluční duplikáty (paramorfy) hlavní osy těla a že se na jejich stavbě podílí podobné koopce genů. Handrigan (2003) se přehledně tímto tématem zabývá a nabízí vysvětlení, že se na vývoji ocasu u savců podílí jak gastrulace (tedy procesy, které tvarují trup a hlavu), tak i sekundární indukce (jako je tomu u končetin). Znamenalo by to, že dva zcela oddělené procesy společně vytvářejí složitou strukturu.



Obrázek 1: A – *Ichtyostega stensioi* (zástupce primitivních obojživelníků; devon), B – *Varanops brevirostris* (zástupce primitivních synapsidních plazů (Pelykosauria); perm), C – *Nemegtbaatar* (zástupce primitivních savců (Multituberculata); křída), D – *Plesiadapis* (primitivní primát; svrchní paleocén), E – *Hyracodon nebraskensis* (zástupce primitivních lichokopytníků (Hyracodontidae); střední eocén až spodní oligocén). Ilustrace převzaty z Roček (2002). Původní zdroje: A – Jarvik 1996, B – Romer et Price 1940 a Langston et Reisz 1981, C – Kielan-Jaworovská et al. 1986 a Kielan-Jaworovská et Gambaryan 1994, D – Simons 1964 a Piveteau et al. 1976, E – Scott 1888 a Gromová 1962

3. Funkce ocasu

V této kapitole bych rád představil dostupné práce, které se zabývají funkcí ocasu u savců. Vycházím hlavně z velmi dobře zpracovaného přehledu od Grahama Hickmana z roku 1979. Z období před tímto rokem jsem našel velice málo použitelných zdrojů, které Hickman ve svém článku necituje. Po roce 1979 se ocasy savců zabývá již poměrně méně článků a většina se zabývá jen několika málo okruhy témat – autotomií ocasu (například Cooper et Frederick 2009), funkcí ocasu jako „odháněče nepříjemného hmyzu“ (například Mooring et al. 2007) a ocasem jakožto balančním orgánem (například Walker et al. 1997). Hickman často cituje starší práce německých autorů, zejména Boppa (1954), ze kterých velmi často čerpá příklady pro svá tvrzení.

Hickman (1979) tvrdí v úvodu svého přehledu, že existuje velké množství publikací, které se zabývají evolučním přizpůsobením k pohybu v různých prostředích. Většina těchto článků řeší nicméně pouze přizpůsobení viditelná na končetinách a přizpůsobení ocasu jsou reflektována velmi málo. Přesto je možné ze vzhledu ocasu zjistit mnoho informací o životě daného druhu, ať už ze samotné stavby obratlů a rozvoje svalové hmoty, nebo povrchových orgánů.

Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole o vývoji ocasu u obratlovců, je ocas u savců vyvážen z úlohy primárního pohybového orgánu. Funkce pohybu se přesunula na párové končetiny a ty se podle toho přizpůsobily prostředí a způsobu pohybu daného druhu. Velikost ocasu, zbarvení, tvar i jeho pohyblivost je u savců velice variabilní a nabízí zajímavý pohled na rychlost evolučních přizpůsobení se nové funkci, či novému prostředí. Pokud ocas není orgánem přímo nutným k přežití (případně rozmnožení se) daného druhu, pokud tedy nemá jeho změna velkou negativní selekční hodnotu, tak je pravděpodobné, že se tento orgán bude měnit rychleji a případně bude získávat více nových významů.

Základní dělení na mechanickou, komunikační a fyziologickou funkci savčího ocasu přebírám od Hickmana (1979) s úpravami, které reflektují stav poznání po zveřejnění jeho článku.

3.1. Mechanická funkce

Využívání ocasu pro nejrůznější mechanické funkce je rozšířeno mezi mnoho druhů savců. Pro větší přehlednost je rozdělení upraveno na tyto kategorie:

- Pohyb
- Uchopování
- Obranu

3.1.1. Pohyb

Ocas k pohybu využívají téměř všichni strunatci (včetně dnes již vymřelých druhů). Výjimek z tohoto pravidla není mnoho, ale u savců jsou způsoby využití ocasu k pohybu mnohem pestřejší, než je obvyklé u jiných živočichů.

U vodních strunatců je ocas využíván jako hnací orgán, ke kterému může být, pro větší efektivitu, připojena ocasní ploutev. U savců se tento způsob pohybu vyvinul druhotně u některých vodních druhů (Hickman 1979, Ji et al. 2006). Největší přestavby se samozřejmě dočkala ocasní část u zcela vodních druhů, které patří mezi kytovce a sirény. Původně laterální zploštění ocasu (případně průběh ocasní ploutve) vyvinuté například u ryb je u nich přestavěno na dorzoventrální zploštění. Tyto adaptace zkoumal například Thewissen et al. (1994) u rodu *Ambulocetus*, který se ještě mohl pravděpodobně pohybovat i po souši, ale má již nejrůznější adaptace vodních kytovců. Pohyb předků kytovců byl pravděpodobně podobný pohybu vydry mořské (*Enhydra*), tedy pohyb dozadu nataženými končetinami nahoru a dolů, tím se prohýbá páteř ve vertikální rovině, podobně jako u dnešních velryb (Roček 2002).

Ke zploštění ocasu dochází i u jiných druhů než jen zmiňovaných kytovců. K laterárnímu zploštění dochází u několika druhů hlodavců, například u rodu *Ondatra*. Někdy může být podpořeno i nápadným kýlem tvořeným chlupy na ocase jako například u rodu *Neomys* (Anděra et Horáček 2005). Dorzoventrální zploštění ocasu se nalézá oproti tomu například u rodu *Castor*. U tohoto druhu byl ve studiích Reynoldse (1993) prokázán vliv velikosti ocasu na hydrodynamický index. K dalším evolučním přizpůsobením druhů k pohybu ve vodním prostředí patří i zhuštění srsti, případně speciální sekrety ze žláz, které srst „impregnují“ (Santori et al. 2008)

Dalším případem přizpůsobení vodnímu prostředí je ocas u rodu *Ornithorhynchus*, jehož zploštělý ocas neslouží jako pohánějící orgán, ale pouze jako kormidlo.

Zajímavým protipólem kytovců a sirén jsou ploutvonožci. Například u rodu *Odobenus* není ocas vůbec viditelný a na pohybu se nijak nepodílí. I u ostatních ploutvonožců je situace podobná a pohyb je obstaráván hlavně zadními končetinami. Je zde vidět, že ve vodním prostředí není ocas (případně pohyb pomocí ocasu) nutností.

Ocas hraje svou úlohu i při běžném suchozemském pohybu. Jednou z jeho nejčastějších funkcí je jakýsi balanční orgán, zvláště při rychlejším pohybu, či při skoku. V tomto případě může sloužit jako protiváha celému tělu, případně jako kormidlo, jako je tomu u koček (Walker et al. 1997). I u primátů rodu *Ateles* je ocas využíván jako rovnovážný orgán k rychlému pohybu ve větvích stromů. (Hickman 1979) Ještě více se tato funkce objevuje u savců, kteří využívají k pohybu skoky do větších vzdáleností, případně přímo plachtění (Jackson 2000). U primátů se fenoménem balanční funkce ocasu zabývá Larson et Stern (2006) a tvrdí, že pro studované druhy primátů je role ocasu při pohybu ve větvích nenahraditelná. Závěrečná úvaha v jejich článku se proto týká „záhadné evoluční ztráty“ ocasu u některých druhů primátů.

Neobvyklým případem balanční funkce ocasu je i postoj skunka rodu *Spilogale*, který se ve varovném postoji postaví na přední končetiny a může udělat několik kroků. Výstražný postoj zdůrazňuje zvednutým výrazným ocasem, kterým zároveň vyrovnává svou pozici.

Další funkcí je využití ocasu jako třetího opěrného bodu při bipedním postoji. Příkladem může být postoj klokanů při odpočinku, kdy se opírají o svůj mohutný ocas, nebo rodu *Myrmecophaga*, který se během rozrývání mravenišť opírá o svůj ocas, aby mohl hrabat předními končetinami s dlouhými drápy. Pohyb mravenečnicka je těmito drápy komplikován, a aby nedocházelo k jejich obrušování, tak došlapuje atypicky na klouby, případně boční stranu končetiny (Hickman 1979).

K ovíjivé funkci ocasu se dostaneme v další části, ale některé druhy jsou schopné se pomocí ocasu pohybovat v korunách stromů a eventuálně ho používají jako další končetinu.

Speciálním případem pohybu po souši je bipední pohyb. Několik druhů primátů jsou jedinými zástupci, kteří mohou (byť krátkodobě) využívat bipední pohyb a nemají ocas. U primátů je evoluce pravého bipedního pohybu spojena s postupnou redukcí ocasu (Hickman 1979; Darwin 2006). Naprostá většina bipedních druhů má ocas dobře vyvinutý a dlouhý, jež je používán k vyvažování těla při pohybu. U některých hlodavců tomu navíc může napomáhat i výrazný chomáč chlupů na konci ocasu (Dagg 1973).

Dalším druhem pohybu, ke kterému je ocas využíván, je let. Letouni mají dobře vyvinutou schopnost letu pomocí létacích blan. Blány se upínají na předloktí, čtyři prsty přední končetiny, zadní nohy, ocas a vlastní tělo. Letouni využívají ocas jako opěru pro ocasní létací blánu.

Žádný jiný druh savců nedokáže aktivně létat, ale mnoho různých druhů využívá k pohybu skoky z vyvýšených míst a případného plachtění i mezi poměrně vzdálenými stromy. Při takovémto druhu pohybu je ocas využíván buď jako kormidlo, jako další orgán pro plachtění, nebo naopak jako brzdící ústrojí. Ocas jako kormidlo využívají například rody *Anomalurus* nebo *Glaucomys*. Osrstěný ocas je během letu natažený a zvíře jím dokáže až překvapivě dobře korigovat směr a rychlost svého „letu“. U rodu *Cynocephalus* je ocas využíván podobně jako u letounů k natažení a vypnutí zadní blány (natažené mezi zadními nohami). Brzdných účinků ocasu využívají například různé druhy veverek jako ochrany během pádů při pohybu ve výškách. Toto rozdělení není samozřejmě nijak pevné a u většiny „polétavých“ druhů má ocas těchto funkcí více najednou. Jackson (2000) nabízí obsáhlé review savců využívajících plachtění a porovnává tu různé hodnoty jako je délka a váha těla, šířka lebky mezi očními, morfologie ocasu a končetin, či šířka kožní blány se schopností překonávat vzdálenosti pomocí plachtění.

3.1.2. Uchopování:

Ovíjivost ocasu je vlastnost, která se nachází i několika druhů v různých řádech savců – od hlodavců rodu *Micromys*, přes vačice rodu *Philander* až po primáty rodu *Alouatta* nebo šelmy jako je rod *Potos* (viz příloha). Ovíjivý ocas je delší, tenčí, s mohutně vyvinutou svalovinou a často i s různými dalšími adaptacemi pro lepší uchopování předmětů (časté jsou zejména různé lysiny na spodní straně ocasu). Stromové druhy často využívají ovíjivý ocas k pohybu v korunách stromů. Ocas potom slouží jako další uchopovací orgán a může být v některých případech i „obratnější“ než vlastní končetiny. Studium u druhu *Cebus capucinus* prokázalo, že ovíjivý ocas této malpy má spíše smysl uchopovací a neslouží tolik k pohybu zvířete (Garber et Reh 1999). U rodu *Ateles* se má naopak za to, že jejich ovíjivý ocas má primárně význam při pohybu zvířete (Schmitt et al. 2005).

Obecně se dá říci, že ovíjivé ocasy se vyskytují spíše u opic Nového světa (Platyrrhini). U opic Starého světa (Catarrhini) se oproti tomu vyvinul jiný způsob uchopování předmětů a to palec v opozici proti ostatním prstům končetiny. Nicméně i některé opice ze Starého

světa jsou schopné využívat svůj ocas jako pomůcku pro získání předmětů nebo jídla – například rod *Macaca* (Karrer 1970).

Ovíjivého ocasu využívají i vačice rodu *Didelphis* k transportu listů a suché trávy do hnízda (Hamilton 1958). Stejně tak i myšky rodu *Micromys* využívají svého ocasu při stavbě hnízda.

S ovíjivostí úzce souvisí i délka ocasu, neboť stromové druhy mají relativně delší ocasy než druhy pozemní (Horner 1954 u rodu *Peromyscus* a Martin 1968 u čeledi Tupaiidae) a pravděpodobně mají tedy výhodu při životě v lesních porostech. Pokusy na zjištění schopnosti přežít při zkrácení (či odstranění) ocasu se u volně žijících druhů již nepublikují, ale podle Bucka et al. (1925) je schopnost lezení výrazně zhoršena u myší, kterým byl ocas odstraněn, případně byly chovány v prostředí, kde se nemohli naučit využívat ocasu k udržení rovnováhy.

U některých druhů poletuch se nachází ocas podobný ovíjivému, který jim umožňuje udržet se na kmenech stromů a při skoku se jím od stromu odrazit. Stejně tak bylo pozorováno, že ovíjivý ocas používají primáti při pádech jako zachytné lano, kterým se snaží pád zbrzdit.

Dalším příkladem uchopování je ocas rodu *Ornithorhynchus*, který krom blokovací (a tedy ochranné) funkce u vstupu do nor, má i funkci transportní. Pomocí jeho složení na břišní část těla je možné přenášet hnízdní materiál do nory (Burton, 1970).

3.1.3. Obrana

Přímou obrannou funkci má ocas u savců jen ve velmi málo případech. Kromě několika mohutných a v současnosti již vymřelých čeledí Chudozubých (například Glyptodontidae), kteří měli na svém ocasu kostěné útvary, jejichž význam se hledá v obranných úderech, podobných úderům palcátu (Blanco et al. 2009), by se k přímě obranné funkci dalo přidat ještě odhánění hmyzu pomocí mávání ocasu u mnoha druhů kopytníků. Jejich ocas nedosahuje až k obličejové části, a proto se často staví ve stádech hlavou k zadním částem těla svých sousedů (Bopp 1954 cit. z Hickman 1979). V novějších pracích se tomuto fenoménu věnuje například Mooring et al. (2007), který tvrdí, že délka ocasu u turovitých je přímo úměrná velikosti těla. Tento fenomén je podle něj způsoben tím, že bodavý hmyz je lákán větším tělem kopytníka a tomu se následně vyvine delší ocas, kterým může hmyz lépe odhánět.

Posledním příkladem aktivní obrany pomocí ocasu je rod *Hystrix*, který má ostny porostlou i část ocasu a který se v případě napadení snaží „zacouvat“ do nepřítele a ohrozit ho tak ostny.

S obrannou funkcí úzce souvisí také využití ocasu jakožto orgánu útoku. Jediný dohledatelný živočich, který by něco podobného mohl využívat, jsou pravděpodobně kosatky (*Orcinus orca*) – v literatuře je popsáno několik útoků na žraloky, či lachtany pomocí silného ocasu, případně útok kosatek na sledě a jejich omráčení prudkým úderem (Domenici et al. 2000).

Zajímavá je také poloha ocasu během útoku (či obrany) zvířete, u některých druhů je ocas výhrudně zvednutý, u některých napřímený do dálky a například u hyen je ocas při obranném útoku stažený pod břicho. Poloha ocasu celkově je jedním z nejčastějších a nejobecnějších komunikačních znaků pro ostatní organismy a je možné její pomocí vyjádřit různé informace (viz dále).

Ocas může sloužit i jako ochranná bariéra, kromě již zmiňovaného rodu *Ornithorhynchus* využívají k tomuto účelu ocas i luskouni rodu *Manis*. Síla sevření jejich těla je obrovská a je účinnou obranou proti naprosté většině predátorů. Dále je to prakticky celý řád pásovci (Cingulata), kde ocas přispívá k obraně těla menší měrou než u luskounů, ale chrání břišní část těla (zvláště pak druh *Tolypeutes matacus*). Kromě takto jasné a očekávatelné ochrany těla se i neobrněný ocas podílí na ochraně spodní části těla a genitálií například u šelem. Během boje jedinců rodu *Canis* se ocas sklápí, a tvoří tak ochrannou bariéru pro útoky na citlivé části těla (Mech 1970).

Jinou možností obrany je odlákání pozornosti od útoku z životně důležitých orgánů na ocas. Jedním z vysvětlovacích mechanismů výrazného typu na konci ocasu u rodu *Dipodomys* může být právě upozornění na nedůležitou součást těla (Howell 1923). Ukázka typu na konci ocasu u druhu *Allactaga elater* je na obrázku 2. Kmitání ocasu u rodu *Rattus* by také mohlo odvádět pozornost útočícího predátora na jinou část hlavy (Michener 1976).

Zajímavý příklad využití přináší Rundus et al. (2007), podle jehož výzkumů sysel druhu *Spermophilus beecheyi* vysílá svým lysým ocasem infračervené záření, kterým zastrašuje chřestýše.

Nápadné zbarvení análního pólu těla kopytníků, či zajíců se vysvětluje také pomocí obranné funkce. Smysl výrazného zbarvení podocasní části těla (či celého obřitku) je jeho prudké odhalení před predátorem. Překrytí původně kryptického zbarvení vede ke zmatení a chybnému odhadu útoku. Zároveň nutí predátora sledovat menší, složitěji se pohybující oblast, než je tělo samotného kopytníka (Edmunds 1974; dále se touto problematikou zabýval například Alvarez et al. 1976; Stone et al. 2003; Caro 2005a nebo Stankowich 2008).

Studiem tohoto fenoménu u ptáků se zabíral například Brooke (1998) a výhodnost prudkého odhalení výrazné části těla (z angličtiny rump patch) u nich prokázal.

Obranným chováním u savců (i ptáků) obecně se dlouhodobě zabývá například Caro (2005b).

Zvláštním případem obranné funkce ocasu je autotomie, což je schopnost zvířat odvrhnout některou z okrajových částí těla v případě nebezpečí. U savců jde o vždy pouze o kaudální autotomii, tedy ztrátu ocasu. U plazů (převážně u ještěřů) jde nejčastěji o odlomení ocasu pomocí silného stahu svalů okolo jednoho z ocasních obratlů, který se rozlomí (podél zlomu mezi sousedními sklerotomy) a následně odpadne. Evoluční smysl autotomie je obvykle hledán v obranném mechanismu po útoku predátora, kdy je ocas po zachycení predátorem odlomen a nedojde tak k chycení vlastního jedince. Prováděné studie na gekonech tento vliv potvrzují (Roček 2002).

U savců je kaudální autotomie vyvinuta přibližně u 35 druhů v 8 čeledích (Shargal et al. 1999) a má dva rozdílné mechanismy. První je podobný jako u plazů a dojde k oddělení části ocasu (například u druhu *Octodon degus*). U rodu *Proechimys* je místo odtržení ocasu vždy stejné – pátý kaudální obratel, kde se se zbytkem ocasu odstraní i distální epifýza (Dubost et Gasc 1987). Druhý mechanismus je jiný, dochází při něm ke svléknutí kůže z části ocasu, ale obratle zůstávají připojeny k tělu a k jejich oddělení dochází až po následném uschnutí a odlomení, či odkousnutí zbývajících pahýlu (například u druhu *Peromyscus floridanus*, jak popsal Layne 1972). K přizpůsobením u kaudální autotomie patří ztenčená pokožka a speciálně pozměněné utváření svalových a pojivových vláken. Po odlomení ocasu je zbývajíc část překryta pokožkou, u savců nedochází k regeneraci ocasu, jak tomu je u některých ještěřů.

U plcha rodu *Graphiurus* bylo pozorováno, že se na jeho ocase v pravidelných intervalech nacházejí místa přizpůsobená k autotomii (Hanney 1975 cit. z Hickman 1979 uvádí intervaly přibližně v délce 8 mm). U druhu *Rattus rattus* napomáhají autotomii prudké krouživé pohyby těla, při chycení ocasu (Michener 1976).

Vliv na přežívání jedinců po autotomii, rozložení jedinců po autotomii v rámci různých mikrohabitátů a rozložení autotomie u řádu hlodavci zkoumal například Shargal et al. (1999).



Obrázek 2: Druh *Allactaga elater*, ukázka výrazného tipu na konci ocasu. Převzato z webové stránky SZMN (2011).

3.2. Komunikační funkce

V předchozí části jsme již narazili na několik znaků, které se určitým způsobem vztahují ke komunikační funkci ocasu. Je tím myšlena úloha ocasu jakožto ústrojí, které sděluje informaci od jednoho živočicha k druhému. Savci používají velké spektrum smyslů, podle kterých se orientují, ale naprostá většina savců je schopná využít zraku a vidět tak znaky či chování, které zobrazují ostatní jedinci. Hledání funkce ocasu v roli komunikace úzce souvisí s komunikační funkcí jednotlivých zbarvení, ke které se dostaneme v další kapitole věnované zbarvení savců.

Rozdělení komunikační funkce je pro větší přehlednost následující:

- Vlastní komunikace
- Upozornění
- Společnost

3.2.1. Vlastní komunikace

Pomocí polohy a pohybu těla jsou schopná zvířata vyjadřovat svůj vnitřní stav a projevat ho tak navenek. Existují jasné popisy vzhledu množství zvířat (převážně šelem a primátů), které pomocí mimických svalů, polohy těla, uší a ocasu, či zježením srsti dovedou sdělit vnitřní stav jedince – strach, radost, podřízenost, hrozbu a další (například Veselovský 2008). Ocas má v tomto případě velkou roli zvláště u těch šelem, které mají ocas dlouhý a mohou

jím projevit mnoho signálů s velkou intenzitou (u rodu *Canis* se tímto zabýval například Mech 1970; Mech et Boitani 2003; útěkové polohy ocasu reflektuje Bopp 1954). Obecně se dá říci, že ocas ve vztyčené poloze je spíše známkou dominance. Naopak ocas ohnutý mezi zadní nohy je, společně s prohnutým hřbetem, typickou známkou podřízeného postavení. Kiley-Worthington (1976) ve svém článku vychází z teorie, že znaky vyjadřující submisivitu u domácích zvířat souvisí se svalovým napětím. Dále obsáhle popisuje význam pohybů ocasu (mávání shora dolů, pohazování ze strany na stranu, ...) u domácích zvířat a tvrdí, že pohyby ocasu jsou využívány spíše při chůzi, či běhu a jen v některých situacích je využíván při sociálních interakcích. Během hry, zvláště mláďata, vrtí ocasem ze strany na stranu a má se za to, že vrtění ocasu u domácích psů pochází právě z tohoto vzorce chování.

S tím také částečně souvisí využití ocasu (ať už svého, nebo ocasu dospělých jedinců) u různých druhů během hry. Zvláště u mláďat šelem je toto chování často pozorovatelné.

Další možnou úlohou ocasu je jeho velká citlivost, kvůli které může ocas fungovat jako citlivý nosič mechanoreceptorů. Zvláště důležitá je tato funkce pro fossoriální živočichy, například u rodu *Ctenomys* to popisuje Wier (1971), případně pro rod *Geomys*, jak popisuje Nowak (1999a). Pro fossoriální živočichy je citlivý ocas důležitý při rychlém návratu do nory či přímo při orientaci v noře.

3.2.2. Upozornění

Informování ostatních jedinců v okolí na svoji přítomnost má v zásadě dvě možné varianty vysvětlení. Buď jde o snahu získat jedince vhodného k páření, nebo varování ostatních jedinců, že se nalézají v obsazeném teritoriu. Obě tyto snahy mohou být směřovány buď opticky, vokálně nebo olfaktoricky.

Šíření pachů má výhodu v delší době, kdy pachy mohou působit na jednom místě. Ocas je k šíření pachů u některých druhů uzpůsoben přítomností pachových žláz – například rod *Desmana* má u kořene rozšířený ocas, kde se nacházejí pachové žlázy (Hickman 1979). U rodu *Hippopotamus* se pachy nešíří z pachových žláz, ale hroch pohybem ocasu rozmetává do okolí svůj trus a značkuje tak široké teritorium (Ewer 1968).

Šíření zvuků do okolí je velmi častým způsobem, jak se označuje teritorium, nicméně jen velmi málo zvuků vzniká pomocí ocasu. Několik druhů žijící ve vodním prostředí vydává zvuky úderem ocasu o vodní hladinu, krom známých delfinů to dělá i bobr (*Castor*) pravděpodobně jako varování ostatním jedincům před nebezpečím (Hickman 1979). Další možností jsou údery ocasem o zem jako u rodu *Meriones* (Eibl-Eibesfeldt 1951 cit.

z Hickman 1979) nebo chřestění ocasních bodlin o sebe jako se tomu děje u rodu *Hystrix* (Ewer 1968).

Smyslem vzhledového upozornění je často zastrašení protivníka. Zvětšování objemu pomocí chlupů, případně zjevení chlupů na ocase v případě nebezpečí je poměrně energeticky nenáročná činnost. Zvláště v případě výstražného postoje skunka rodu *Spilogale* je tento efekt velice silný (Cantú-Salazar et al. 2004).

Nápadné zbarvení análního pólu již bylo diskutováno v předchozí části, ale podle výkladu některých autorů (například Smythe 1970) patří toto zbarvení mezi upozornění výstražné, používané ke zmatení predátora. Zvláště pak u zajíců, kteří jsou jinak krypticky zbarveni, a odhalení výstražného zbarvení je pro predátora velmi překvapivé. Druhou možností je výrazné upozorňování příslušníků vlastní skupiny na přítomnost predátora – zvláště nápadné je to u rodu *Gazella*, kde je odhalování barevně odlišeného análního pólu doplněné o vyskakování do výšky (v angličtině stotting; Fitzgibbon et Fanshawe 1988). Další možností jak zastrašit protivníka je chování veverky rodu *Paraxerus*, která při vyrušení prudce mává ocasem ze strany na stranu, bouchá s ním o zem a vydává při tom výstražné zvuky. Tímto chováním se, krom zastrašení predátora, snaží navíc upozornit na nebezpečí i ostatní jedince ve skupině (Nowak 1999a). Totožné chování bylo zkoumáno u rodu *Otospermophilus* (Hersek et Owings 1993).

Smyslem optického upozornění na jedince může být, krom zmiňovaného zastrašení protivníka, i opak – předvedení vlastních kvalit v rámci rituálu námluv. Dvoření pomocí ocasu není u savců také úplně časté, zdokumentovanými jsou rituály například u druhu *Myoprocta pratti* (Kleiman 1971) nebo rodu *Octodon* (Kleiman 1974 cit. z Hickman 1979). Během dvořících obřadů jsou časté různé trhavé pohyby ocasem, mávání ze strany na stranu, jeho vztyčování, či odhalování výrazně zbarvené genitální oblasti.

Sexuální dimorfismus u ocasu savců není moc viditelný, většina znaků je spíše závislá na velikosti těla, případně na typu a množství přijímané potravy. Odlišnosti jsou tak spíše mezidruhové než u jedinců uvnitř jednoho druhu (Hickman 1979). Glucksmann (1974 cit. z Hickman 1979) uvádí svou teorii, že většina mužských vlastností se nachází v oblasti hlavy a krku (rohy, parohy, hřívy), zatímco většina ženských vlastností se nachází v oblasti hrudníku a břicha (prsni žlázy a širší pánev). Glucksmann považuje za překvapivé, že se anální pól těla, a s ním související ocas, více pohlavně neodlišuje, neboť samec se často k samici před pářením blíží zezadu a vysvětlení pomocí pohlavního výběru by tak bylo nasnadě.

3.2.3. Společnost

Další význam ocasu se dá najít v udržování sociálních interakcí mezi členy skupiny, či rodinných vztahů. Často vyobrazovaným příkladem jsou takzvané „karavany“ u druhu *Crociduru leucodon*, kdy se mláďata bělozubky přichycují na ocas své matky a přesouvají se v této skupině mezi jednotlivými oblastmi (Hickman 1979). Toto bylo pozorováno u dalších druhů hlodavců například druhu *Suncus murinus* (Tsuji et al. 1986). Podobné chování je pozorovatelné u mláďat slonů, které se drží ocasu dospělého jedince během delších pochodů.

U primátů rodu *Callicebus* bylo často pozorováno proplétání ocasů („tail twining“) u dvou jedinců, pravděpodobně jde o sociální interakci, pomocí níž si dávají jedinci najevo svou přítomnost, eventuálně využívají tohoto chování přímo při páření (Hoffman et al. 1995). Podobné chování se dá nalézt i u domácích koček.

Cockrum (1962 cit. z Hickman 1979) uvádí příklad dalšího využití ocasu u rodu *Ornithorhynchus* a to jako falešné marsupium, kde se mohou vyvíjet mláďata.

Výrazné znaky neocase, jako je například zvýrazněný tip na konci ocasu lvů (*Panthera leo*) nebo pruhování ocasu jako je tomu u rodu *Acinonyx*, či u medvídkovitých a některých lemurů, by mohly sloužit k rozlišování jedinců, případně k určování polohy ostatních v nepřehledném terénu. Ewer (1973) hledá úlohu pruhovaného ocasu u rodu *Acinonyx* ve výrazném objektu, který mohou následovat mláďata při přesunech mezi skrýšemi.

Hirth et McCullough (1977) hledají vysvětlení světlého obřítku u kopytníků a domnívají se, že je velký rozdíl mezi lesními druhy, které mají světlou skvrnu překrytou kryptickým zbarvením (a pravděpodobně tak slouží jako zmiňovaná výstražná skvrna proti predátorům), a druhy, které žijí v otevřené krajině a které mohou světlý obřítek využívat ke komunikaci uvnitř skupiny.

Ve své práci informuje Lorenz (1963 cit. z Hickman 1979) o rituálech mezi vlky před lovem, kde může být vrtění a otírání ocasem podmínkou pro pozdější kooperaci během lovu. Veškeré tyto vzorce chování jsou závislé na hierarchických vztazích uvnitř smečky (Mech et Boitani 2003).

Posledním a poměrně bizarním případem socializační funkce ocasu jsou nálezy „krysích králů“ (Rat Kings, nebo Rattenkönig), o kterých se zmiňuje několik zdrojů, ale dosud není uspokojivě vysvětlen mechanismus vzniku tohoto fenoménu. Jde o spojení několika, až několika desítek jedinců, pomocí smotaných ocasů. Tito jedinci nemohou takto vzniklou

skupinu nijak opustit a pravděpodobně brzy hynou. Hickman (1979) odkazuje na několik prací, které se tímto fenoménem zabývají (například Becker et Kemper 1964). Z novějších prací uvádím navíc práci Miljutina (2007), který vidí vznik tohoto fenoménu ve slepení či přimrznutí ocasů dohromady a následným spletením při pokusech jednotlivých jedinců o únik.

3.3. Fyziologická funkce

Mezi fyziologické funkce ocasu patří termoregulace a úložiště zásobních látek.

3.3.1. Termoregulace

K termoregulační úloze ocasu se úzce váže Allenovo pravidlo, které určuje velikost tělních přívěšků (uší, končetin a ocasu) u endotermních živočichů v závislosti na teplotě okolí. Stejně tak i doplňkové Renschovo pravidlo o snižování hustoty srsti spolu s přibývajícím teplotou. (Begon et al. 1997) I přes určité množství výjimek byla obě tato ekologická pravidla statisticky potvrzena a mají vliv na velikost a vzhled ocasů u savců.

V chladných oblastech využívají zvířata svého ocasu jako izolátoru teploty a překrývají se jím. Během hibernace leží většina savců stočená „do klubíčka“ s ocasem okolo těla nebo přes tělo. V teplých oblastech je naopak ocas využíván k ochlazení těla.

K termoregulační úloze ocasu u drobných druhů savců vzniklo několik článků (například Rand et al. 1965 nebo Thorington 1966), Wright (1977 cit. z Hickman 1979) se věnuje termoregulační úloze ocasu u primátů rodu *Cercopithecus* a Johansen (1962) se zabývá termoregulačním významu lysého ocasu u rodu *Ondatra*. Další články se věnují například vlivu „mávání“ ocasem na snižování teploty kůže (například Berge et al. 1987).

Jednou ze zajímavostí je i využití ocasu u veverka druhu *Xenopus inauris*, které svůj huňatý ocas využívá na ochranu před slunečním svitem jako slunečník (Pough et al. 2005).

3.3.2. Zásobárna

Zásobní funkce ocasu je u některých zvířat velice nápadná. Ztlustělé ocasy jsou vhodnou zásobárnou tuků hlavně pro menší savce jako například rody *Pachyuromys*, *Pseudantechinus*, *Microdipodops* nebo *Dasyercus* (Nowak 1999a), ale i pro lemury rodu *Cheirogaleus* nebo bobry rodu *Castor* (Aleksiuk 1970).

4. Ztráty ocasu

Věda má v dnešní době za to, že předci savců, synapsidní obratlovci, byli velikostně i tvarem těla podobní pravděpodobně dnešním varanům, či leguánům (Roček 2002) a měli vyvinutý ocas. Jeho tvar je předmětem bádání, někteří vědci tvrdí, že jeho tvar byl podobný tvaru ocasu u bobrů (Ji et al. 2006), jiné teorie spíše tvrdí, že byl tvarem podobný ocasu plazů (Roček 2002). Tento nepárový orgán vznikl již u předků všech strunatců a jeho úloha se během evoluce měnila jen poměrně pomalu (viz úvodní kapitola o vývoji ocasu u obratlovců).

U většiny savců se ocas nepodílí přímo na pohybu, k němu využívají spíše končetiny. A je tak uvolněn pro jiné funkce, které nejsou u ostatních druhů tolik obvyklé. Anebo také k tomu, že může být často znatelně redukován, či zcela vymizet.

Tento stav není v přírodě úplně běžný. Stalo se tomu tak jen u několika málo skupin a ne vždy u všech zástupců (názvy přebrány z Roček 2002) – Ecaudata (bezocasí), Testudinata (želvy), Pterosauria (ptakoještěři), Aves (ptáci), Theria (živorodí). Teorií o důvodech pro ztrátu ocasu u těchto taxonů je poměrně dost, ale žádná zatím není bez výhrad přijata. Zajímavé je, že u všech skupin jde o poměrně odvozené druhy a ztráta ocasu je vždy kompenzována jiným druhem pohybu.

Už v Darwinově knize O původu člověka (2006) se autor pozastavuje nad pozdějšími stádii redukce nevyužívaného orgánu, kdy „nevyužívání již učinilo vše, co mu lze přičíst a kdy by úspora dosažená ekonomii růstu byla zcela nepatrná.“ Dále tvrdí, že: „Konečný a úplný zánik daného orgánu, který je již natolik nepotřebný a zredukovaný, že tu nemůže působit ani kompenzace, ani ekonomie růstu, bychom snad mohli vysvětlit pomocí hypotézy pangeneze.“ Samotná redukce nevyužívaného orgánu je jev poměrně častý. Jednoduchou úvahou můžeme dojít k tomu, že orgán, jehož vytvoření a udržování je nákladné, se, pokud ztratí svou evoluční výhodnost, začne redukovat velice rychle. Rychlost redukce tohoto orgánu bude úměrná síle negativního působení dané hypertelické struktury.

Pomocí přírodního výběru se však, jak již byl citován Darwin, dá jen velmi těžko vysvětlit úplná redukce orgánu. U struktury, na níž byl vyvinut tlak na zmenšení, se zároveň s redukcí struktury redukuje i tlak na ní působící. V určité chvíli se i struktura s původně velmi silným negativním selekčním koeficientem zmenší natolik, že na ní bude působit jen velmi slabá selekce.

Úplný zánik složité struktury, jakou je například ocas, je proto poměrně neobvyklý, zvláště uvnitř jednotlivých čeledí nebo dokonce rodů, jako je tomu například u čeledi Pinnipedia

nebo i v rámci rodu *Macaca*. K zajímavým výsledkům v tomto ohledu došel Schulte-Merker et al. (1994), který tvrdí, že gen zodpovědný za ztrátu ocasu u rodu *Mus* je stejný jako u rodu *Danio* a že jde pouze o mutaci v tomto jednom jediném genu. Další, kdo se tímto problémem zaobíral, byl například Handrigan (2003), který popisuje různé možnosti původu ocasu u savců a zároveň i možnosti jeho redukce.

Na studium dopadů na přežívání hlodavců rodu *Acomys* po ztrátě ocasu se soustředil například Shargal et al. (1999) a nenašel žádné signifikantní rozdíly mezi délkou života, váhou těla nebo schopností reprodukce jedinců s odděleným ocasem oproti normálním jedincům.

Práci na toto téma již bylo napsáno poměrně dost, ale zatím jsem v žádné publikaci nenarazil na teorii, která by tento problém s redukcí orgánů vysvětlovala.

Darwin (2006) ve své knize ještě komentuje názor sdílející s Brocem (Broca 1872 cit. z Darwin 2006) a Andersonem (Anderson 1872 cit. z Darwin 2006). Jde mu o vysvětlení ztráty ocasu u lidoopů a argumenty podporující zisk typicky lidských znaků pomocí přírodního výběru. U primátů je redukce ocasu vysvětlována z důvodu odírání zadní části těla při sezení na zemi, či větvích a problémech primátů s delšími ocasy s přisednutím tohoto orgánu. Smysl redukované kostrče pak vidí v ochraně vnitřních orgánů a dává ho do souvislosti se vzpřímeným, či polovzpřímeným postojem člověka a lidoopů.

Podle mých pozorování došlo ke ztrátám ocasu u savců několikrát nezávisle (i s ohledem na paleontologické nálezy, je velice nepravděpodobné, že by předci savců ocas neměli). Data o jednotlivých druzích nejsou kompletní, ale ke ztrátám ocasu (alespoň částečným) došlo minimálně u 11 řádů (Carnivora, Hyracoidea, Monotremata – Tachyglossidae, Xenarthra – Folivora, Marsupialia – Vombatidae, Insectivora – Erinaceidae, Rodentia – Muroidea, Hystricomorpha, Lagomorpha – Ochotonidae, Artiodactyla, Primates).

Vysvětlení důvodů pro ztráty ocasu není cílem této práce a jakkoliv by bylo studium tohoto fenoménu zajímavé, tak o nich lze pouze spekulovat.

Zajímavá je i situace u specifických druhů, na které působily neobvyklé evoluční tlaky. Mám na mysli domácí zvířata a ostrovní druhy. Anatomické změny ocasu u domestikovaných savců jsou diskutovány například Zeunerem (1963), který uvádí několik případů změn v počtu obratlů (odlišné počty kaudálních obratlů u různých ras psů), délce a zatočení ocasu, srůstu obratlů a podobně. Dále se zmiňuje i o ztrátách ocasu, které jsou podle jeho mínění vyvolané cíleným šlechtěním jednotlivých druhů.

Změnami u ostrovních druhů se zabývá například Geer (2010). Uvádí příklad u japonského druhu *Stegodon aurorae* nebo u dalších zástupců řádu Proboscidea, u kterých došlo ke změnám délky těla a končetin. Ocas se u ostrovních druhů mění také, ale ve většině případů poměrně ke změnám velikosti těla (déle například Lomolino 2005) a autorka neuvádí žádný druh, u něhož by ocas po příchodu na ostrov zcela zmizel.

5. Zbarvení savců

V průběhu kapitoly o funkci ocasů jsme se dostali k různým pohledům na zbarvení savců. Proto v tomto oddílu chci stručně představit, jaké nejrůznější tlaky působí na vzhled savců a jak se vykládají různé typy zbarvení u savců. V této kapitole vycházím nejvíce ze své bakalářské práce (Baxa 2008) a z práce o adaptivním zbarvení savců (Caro 2005a). Velmi výstižný výrok ohledně zbarvení zvířat napsal Cott (1940): „Nejzajímavějším postřehem o evoluci zbarvení zvířat je skutečnost, že každý druh a zároveň i každá část těla mohou být podřízené různým výběrovým tlakům naráz.“ Tento postřeh nám dobře ilustruje i situaci u samotných savců, neboť jejich výsledné zbarvení (a tím i zbarvení ocasu) je často určeno kombinací několika různých tlaků.

5.1. Barevnost

Zbarvení je u savců navázáno u většiny druhů na zbarvení srsti a na barvu odkrytých částí pokožky. Barvu srsti ovlivňují převážně melaniny uložené v kůře chlupů nazývaných pesíky (Gaisler et Zima 2007). U některých druhů je povrch kryt jinými rohovinovými deriváty (bodliny, destičky, šupiny), či je dokonce zcela lysý. Tyto rohovinové deriváty jsou nejčastěji zbarveny také pomocí obsaženého melaninu. Odkryté části pokožky mohou být zbarveny jinými mechanismy než jen melaniny. Časté je například červené zbarvení pomocí krve (kapilár v blízkosti pokožky), nebo modré pomocí kombinace melanocytu a kolagenu spolu s vhodnými optickými vlastnostmi pokožky (Findlay 1970).

5.2. Utajení

Hlavní vliv na zbarvení velkého množství druhů mají různí predátoři, či naopak úsilí predátorů skrýt se před kořistí. Savci se potom snaží pomocí různého zbarvení, či barevných vzorů svou přítomnost utajit.

- Kryptické zbarvení: zbarvení podobné podkladu, na kterém se daný druh vyskytuje.
- Disruptivní zbarvení (obliterative shading): zbarvení zabraňující rozpoznání správného tvaru a velikosti těla.
- „Míchání vzoru“ (pattern blending): barevné vzory (nejčastěji fleky, či pruhy), které mají za následek rozbití okrajů těla a jeho skrytí v lesním prostředí.
- Protistín: tmavší zbarvení hřbetu oproti spodní části těla spojené s následným osvětlením shora, které vytváří dojem, že je zvíře jednoduše zbarveno a nevystupuje proti prostředí.

Zajímavé postřehy o krycím zbarvení predátorů má například Stankowich (2008), který vystupuje s teorií, že zbarvení většiny kočkovitých šelem již neplní původně krycí funkci, ale pouze jiné, odvozené.

5.3. Komunikace

Informování o své přítomnosti má také silný tlak na zbarvení druhů. Tento trend může být často spojen s předváděním svých kvalit, nebo s hrozbou predátorovi.

- Pohlavní výběr: u savců není tolik častý, ale jde například o barevné zduřeniny análního pólu těla (Waitt 2003), nebo naopak o tmavé zbarvení hřívky u lvů *Panthera leo* (West 2002).
- Vnitrodruhová komunikace: výrazné, kontrastní skvrny na těle, obličejí, či ocase savců.
- Mezidruhová komunikace: nejčastěji formou výstražného zbarvení upozorňující na obranné schopnosti kořisti (případně podobnosti s někým, kdo takové schopnosti má).

Komunikační význam zbarvení obsáhle komentuje Caro (2005a), význam aposematismu a mimetismu Komárek (2004).

5.4. Fyziologické procesy

Zbarvení vycházející z fyziologických procesů má spíše doplňující charakter.

- Termoregulace: nejčastěji jde o světlejší nebo naopak tmavší zbarvení tělních částí, například zesvětlení obličejové části u savanových druhů kopytníků.
- Smysly: tmavé skvrny okolo očí, které zajišťují lepší zrak při slunci nízko nad obzorem. (Ortolani 1999)

U mnoha druhů savců je význam zbarvení, či barevných vzorů snadno určitelný. U jiných se můžeme o významu zbarvení pouze dohadovat, u některých je jejich zbarvení opředeno mnoha teoriemi a žádná není zatím zcela přijata (*Ailuropoda melanoleuca*, *Panthera tigris* nebo podrod *Hippotigris*). Potenciálních vlivů a funkcí je tolik, že je až zvláštní, jak výrazně některé druhy vypadají a jak je jejich zbarvení na první pohled „nevýhodné“.

6. Metodika a materiál

6.1. Zdroje

V této práci vycházím z několika odlišných zdrojů, ze kterých jsem se snažil získat, co nejkompletnější data o jednotlivých druzích. Zjednodušeně jde o čtyři různé zdroje dat: živé jedince, vycpané exponáty, fotografie a písemné popisy vzhledu jednotlivých druhů. Každý z těchto zdrojů dat má mírně odlišnou metodiku a jiná úskalí zpracování.

6.1.1. Živí jedinci

Data o živých zvířatech jsem, pro svou práci, získával přímým pozorováním. Nejlepším místem pro pozorování byly v mém případě obory, zoologické zahrady a také volná příroda. V této práci jde o vnější vzhled zvířete a znaky jsou voleny i s ohledem na to, aby byla jejich přítomnost poměrně snadno pozorovatelná.

6.1.2. Vycpané exponáty

V mnoha muzeích a školách se nacházejí různě rozsáhlé sbírky vycpaných savců, včetně již vymřelých jedinců. Některé znaky (například pruhování, zbarvení spodní části těla, ...) jsou i u těchto exemplářů dobře viditelné. Jiné znaky jsou velmi rizikové. Zvláště u ocasu dochází při neopatrné manipulaci k častému poškození a přítomnost, či nepřítomnost určitých znaků není nezpochybnitelná. Nejednoznačnost může být i u zbarvení těla, kdy některé způsoby ošetření muzejních exponátů mění původní barvu těla. Problémy jsou tudíž u znaků jako barevný tip na konci ocasu, srst rozšiřující objem ocasu nebo odlišné zbarvení ocasu od zbytku těla.

6.1.3. Fotografie

Mezi základní zdroje fotografií patřily různé atlasy zvířat (například Nowak 1999a; 1999b), obrazové publikace (například Burt 1998) a samozřejmě internetové stránky (viz přehled internetových zdrojů). Kvalitní atlasy a jiné tištěné publikace mají výhodu v možné dohledatelnosti původního zdroje fotografií a v jistotě, že se jedná o fotografie popisovaného druhu zvířete (maximálně jde o fotografii nějakého poddruhu či variety, která může mít i mírně jiné zbarvení, ale základní vzor zůstává v naprosté většině případů stejný). Výhodou internetu je naopak velké množství stránek, které se zabývá popisem různých druhů savců (buť amatérským způsobem) a kde jsou sdílené nejrůznější fotografie těchto savců (z různých úhlů, v různých postojích, ...). Zde často není možné dohledat původní zdroj fotografií (většinou není uveden ani autor) a také se v tomto případě nedá vždy spolehnout na jistotu

správného určení daného druhu, proto není možné tento zdroj přijímat bez kritického zhodnocení.

6.1.4. Písemné popisy

Písemné popisy se nacházejí v již zmiňovaných atlasech zvířat, obrazových publikacích i na internetových stránkách, které se snaží o kvalitní popisy vzhledu savců (viz přehled internetových zdrojů). Výhodou jsou zde často uvedené primární zdroje popisu, případně jde přímo o primární zdroje samotné. Popis vzhledu ale často není tak úplný, aby se dal využít jako jediný pramen. Někdy například není uvedeno, jakým směrem probíhá pruhození těla, případně není jasné, jak je v daném zdroji pracováno s ovíjivým ocasem (v některých publikacích se vyčleňuje i „polo-ovíjivý“ (semiprehensile) na rozdíl od „zcela ovíjivého“ (fully prehensile)), není ustálené pojmenování prostředí a podobně.

Řešením většiny popisovaných problémů je zkombinování více různých pramenů při popisu jednotlivých zkoumaných dat. Častým jevem je potom naopak odlišný výklad jednoho znaku z několika různých zdrojů. Rozhodnutí, zda se daný znak u druhu vyskytuje a případně v jaké podobě, bylo potom závislé na následujících kategoriích:

- pozorování živého zvířete, či muzejního exponátu
- kvalité a vhodnosti získaných fotografií
- prozkoumání primárních zdrojů (u písemných pramenů)

Veškerá získaná data jsou potom kompilátem z více zdrojů a jsou dostatečně ověřena, aby s nimi mohla být provedena analýza.

6.2. Druhy

V současné době žije na Zemi mezi 5300 a 5500 druhů savců (velmi záleží na autorech daného souboru, například internetové stránky IUCN (2011) uvádějí 5488 druhů savců a internetové stránky MSW3 (2011) uvádějí 5416 druhů.). Obsahem této práce nebylo určení vnějších znaků u všech těchto druhů, ale u vybraného výseku, který by odpovídal rozložení druhů v rámci jednotlivých taxonů.

6.2.1. Čeledi

V rámci této práce jsem se zabýval všemi čeledmi savců, u kterých většina zástupců obývá „pozemní“ prostředí. Na tento výsek savců jsem se zaměřil, abych omezil přílišnou diverzitu v tvarech a zbarveních ocasů jednotlivých druhů. Vycházel jsem z čeledí uvedených na kladogramu MSW (2011).

Z databáze proto byly vyřazeny řády sirény (Sirenia) a kytovci (Cetacea) kvůli jejich vodnímu způsobu života. Velkou část života ve vodní prostředí tráví i jiné druhy savců. Například ploutvonožci (Pinnipedia) nebo hrochovití (Hippopotamidae) a několik dalších druhů z ostatních čeledí, ale vždy jde jen o část druhů v daném řádu a tyto druhy netráví svůj život pouze ve vodním prostředí a jsou schopné ho opustit (byť by pro ně bylo vodní prostředí obvyklejší).

Dalším vyřazeným řádem jsou letouni (Chiroptera). Jako jediní savci jsou schopní aktivního letu a odpovídá tomu i jejich vnější vzhled. Ač tráví část svého života v klidu různých jeskyních, puklinách, či stromových dutinách a podobných prostorech vychází jejich podoba z evolučního přizpůsobení se využívání vzdušného prostředí a jejich morfologie je, oproti ostatním druhům savců, velmi změněna.

Posledním kritériem pro výběr určité čeledi byla možnost kvalitně popsat jejich vzhled, proto byly do práce zařazeny pouze v současnosti žijící, nevymřelé řády. V práci se nachází jediný druh savce, který je v současné době již určitě vyhynulý a to vakovlk tasmánský (*Thylacinus cynocephalus*). I přes to, že tento druh již vymřel, se dá nalézt dost kvalitních fotografií a popisů jeho vzhledu. Jeden vycpaný exemplář se navíc nachází ve sbírkách Národního muzea a většina sledovaných znaků lze na jeho těle dobře dohledat.

6.2.2. Druhy

Jednotlivé druhy z vybraných čeledí byly vybírány podle několika kritérií:

- Z každé vybrané čeledi se musí v práci objevit alespoň jeden druh.
 - U větších čeledí (cca nad 15 druhů) se v práci objevuje více druhů jako poměrné zastoupení (minimálně 1 druh popsany v práci na každých 15 druhů v čeledi).
 - U naprosté většiny rodů se však v práci objevuje alespoň jeden zpracovaný druh. Výjimkou jsou pouze některé druhy hlodavců (Rodentia) a primátů (Primates).
- Ke každému druhu, který se objeví v práci, musí být dohledatelný, co nejkvalitnější obrazový materiál týkající se jeho vzhledu.
 - Přednost proto měly druhy zvířat, které se v České republice nacházejí ve volné přírodě (savci, kteří žijí u nás, jsou do této práce zahrnuti všichni).
 - Dále měly přednost ty druhy, které se nacházejí v některé z českých mnou navštívených zoologických zahrad. Na živém exempláři je možné nelépe odpozorovat všechny sledované znaky (kromě velikosti a hmotnosti, které jsou ale poměrně snadno dohlednatelné).
 - Dalšími vhodnými druhy byly ty, jejichž jedinci se nacházejí v některém z muzejních depozitářů, kam jsem měl umožněn přístup.
 - Pokud se žádný druh z dané čeledi nenacházel, pro mě dostupně, jako živý jedinec či jako vycpaný exponát, tak jsem se snažil dohledat maximum fotografií na internetu, v obrazových atlasech a dalších tištěných publikacích, aby byla zaručena maximální věrohodnost těchto zdrojů. (viz kapitola věnující se metodice získávání zdrojů)
- Dalším rozhodujícím měřítkem pro výběr určitého druhu ke zpracování byla možnost vypátrat ostatní, doplňující údaje o tomto druhu z dalších zdrojů, především:
 - velikost těla a délka ocasu,
 - hmotnost,
 - prostředí

Tato kritéria byla dodržována v uvedeném pořadí s přihlédnutím k tomu, aby bylo možné získat, co nejkompletnější data a bylo s nimi možné pracovat v největším možném rozsahu.

Celkově bylo zpracováno 553 savčích druhů. Rozdělení podle prostředí, ve kterém se daný druh nalézá je následující: 58,7% terestrické, 24,7% arboreální, 5,4% fossoriální, 4,7% akvatické a 6,5% nezařazené druhy.

6.3. Znaky

Popisované škály znaků jsou rozdělené na nominální a podílové. Toto rozdělení reflektuje jak statistickou odlišnost těchto znaků, tak i způsob, jakým byla tato data získána.

Pokud není uvedeno jinak, tak jsou veškeré znaky brány jako znaky typických adultních jedinců samčího pohlaví daného druhu. Výjimky jsou pouze dvě:

- Do velikosti těla, velikosti ocasu a hmotnosti jsou zahrnuty i data od samičích jedinců.
- U tří druhů (*Potamochoerus porcus*, *Tapirus terrestris* a *Sus strofa*) jsou do dat zahrnuti i juvenilní jedinci.

V prvním případě jsou důvody ryze praktické. U některých vzácnějších zvířat je velice těžké oddělit data, která se týkají pouze samců a do kterých jsou přibrána i data za samice. Navíc dochází velice často k překryvu jednotlivých hodnot a v této práci se hodnotí pouze průměrná hodnota těchto znaků a drobné rozdíly zjištěné v těchto hodnotách (v řádu procent) mají na výsledky minimální vliv.

Druhá výjimka má důvod jiný. U těchto druhů je výrazná odlišnost mezi zbarvením juvenilních a adultních jedinců. Nápadnost tohoto rozdílu ve vzhledu je natolik velká, že tito jedinci vypadají jako zcela odlišné druhy. Význam jednotlivých částí nacházejících se na análním pólu jedinců je natolik markantní, že jsem se rozhodl zařadit tyto druhy do své práce jako zvláštní případy.

Definice jednotlivých znaků jsem sestavil na základě popisů v literatuře a za přispění svého školitele.

Podílové škály:

- Délka těla
- Délka ocasu
- Poměr délky těla ku délce ocasu (relativní velikost ocasu)
- Hmotnost
- Poměr délky těla ku hmotnosti („štíhlost“) (mm/g)

Nominální škály:

- Prostředí
- Viditelnost ocasu
- Odlišná barva ocasu
- Barevný tip (odlišně zbarvená špička ocasu)

- Srst rozšiřující objem ocasu
- Výrazná báze ocasu
- Odlišně zbarvená spodní část těla
- Odlišně zbarvená spodní část ocasu
- Pruh na hřbetu přecházející na ocas
- Pruhování těla
- Pruhování ocasu
- Vlastnost

6.3.1. Podílové škály

Veškeré podílové škály byly získány z literárních zdrojů (převážně sekundárních). Hlavním zdrojem dat byly následující tištěné publikace (Burt 1998; Nowak 1999a; Feldhamer et al. 2003; Feldhamer et al. 2007). Data v těchto publikacích si poměrně často vzájemně neodpovídala (většinou v řádu několika procent, ale výjimečně i okolo 30%). V tomto případě jsem rozšířil škálu na nejmenší a naopak největší dostupný údaj, který byl v publikacích uváděn (s výjimkou extrémních hodnot naměřených u jedinců chovaných v zajetí, které byly v publikacích uváděny spíše jako rarita).

6.3.1.1. Délka těla

Určení délky těla závisí na typu zvířete (Anděra et Horáček 2005). U drobnějších savců se zvíře položí na pevnou podložku břišní stranou vzhůru do přibližně přirozené polohy. Délka těla je určena jako vzdálenost od špičky čenichu po anální otvor. U větších druhů (šelmy, kopytníci, ...) se délka měří na hřbetní straně těla, znovu od špičky čenichu po anální otvor případně po střed mezi distálními okraji hýžd'ového svalstva (Conservation 2011).

Používaná zkratka pro délku těla je LC a jako základní jednotka jsou zvoleny milimetry (mm).

6.3.1.2. Délka ocasu

Stanovení hodnoty u délky ocasu je podobné jako hodnota u délky těla. Délka ocasu je brána jako vzdálenost od análního otvoru po špičku ocasu, nicméně u větších druhů savců je měřena na hřbetní části těla a jde spíše o vzdálenost od ventrální nebo laterální báze ocasu po jeho špičku (Ansell 1965 citováno z Conservation 2011).

Špičkou je v tomto případě myšlena část ocasu, do které ještě zasahují ocasní obratle, ale nepočítají se do ní již koncové přívěsky, chlupy a podobné prodlužující orgány.

Používaná zkratka pro délku ocasu je LC a jako základní jednotka jsou zvoleny milimetry (mm).

6.3.1.3. Poměr délky těla ku délce ocasu (relativní velikost ocasu)

Tato hodnota je často uváděna v nejrůznějších popisech vzhledu savců. Jde o relativní velikost ocasu ku délce těla. Často je uváděna v procentech.

V této práci jde o hodnotu zaokrouhlenou na celá čísla vypočítanou podle vzorce:

$$LCd \text{ rel} = LCd / LC * 100$$

6.3.1.4. Hmotnost

Váha těla je brána jako váha odchyceného zdravého jedince. U velkých savců je často velikost samců větší než velikost samic, u malých savců je tento poměr obrácený. Nejvyšší a nejnižší hodnoty jsou proto uváděny bez ohledu na pohlaví jedinců.

Používanou zkratkou pro hmotnost je m (případně mass) a jako základní jednotka jsou zvoleny gramy (g).

6.3.1.5. Poměr délky těla ku hmotnosti („štíhlost“) (mm/g)

Pro potřeby této práce je zavedena doplňující hodnota udávající „štíhlost“ daného druhu. Její význam spočívá v přibližném určení tvaru těla. Jde o poměr délky těla ku hmotnosti jedince. Jde o hodnotu vypočítanou podle vzorce:

$$\text{Štíhlost} = m / LC$$

Je udávána v jednotkách mm/g.

6.3.2. Nominální škály

Nominální škály jsem získával v zásadě ze tří zdrojů. Prvním z nich jsou popisy savců v následujících publikacích: Ankel-Simons (1999); Eisenberg (1989); Eisenberg et Redford (2000); Gardner (2008); Kingdon (1988); Nowak (1999a); Nowak (1999b); Nowak (2005); Redford et Eisenberg (1992); Skinner et Chimimba (2005); kde jsem zároveň získal i obecné znaky, které se nějakým způsobem vážou ke vzhledu ocasu u savců.

Druhým zdrojem byly webové stránky (viz přehled internetových zdrojů), které se (buť laickým způsobem) věnují popisu různých savčích druhů a kde je možné získat fotografie druhů, které u nás nežijí ve volné přírodě.

Třetím, a pro následující znaky zdaleka nejvhodnějším, zdrojem byly osobní návštěvy zoologických zahrad, obor a jiných míst, kde lze pozorovat živé jedince a kde je možné znaky přímo odpozorovat.

6.3.2.1. Viditelnost ocasu

Tento znak odkazuje na přítomnost, či nepřítomnost ocasu. U malého množství savců je ocas sice přítomen, ale ve více méně rudimentální formě a postrádá jakoukoliv zjevnou funkci a často se u nich i ztrácí v srsti. Proto zavádím znak „viditelnost ocasu“, který podle mého názoru přesněji vypovídá o vlivu ocasu na vzhled jedince.

Ocas byl hodnocen jako ne-viditelný ve chvíli, kdy při žádném z běžných situací, ve které se daný druh může nacházet (běh, odpočinek, hra, ...), nebyl ocas viditelný a zároveň neměl případný zbytek ocasu žádnou zjevnou funkci.

6.3.2.2. Odlišná barva ocasu

Tento znak má tři různé stavy:

- Prvním je barva ocasu stejná jako barva těla. Barva ocasu je brána jako zbarvení střední části ocasu (ani báze, ani konec ocasu) ze svrchní strany. Barva těla je brána jako zbarvení na bocích zvířete.
- Druhým je odlišná barva ocasu. Zbarvení je bráno stejně jako u předcházejícího příkladu, ale zbarvení ocasu je naopak odlišné od zbarvení těla.
- Třetím stavem je lysý ocas. Tento stav velmi souvisí s předchozím stavem, ale má drobné odlišnosti – u různých druhů (například hlodavci, klokani a vačice) je ocas zbaven srsti a proto je jeho zbarvení odlišné od zbarvení těla. Za odlišnost ve zbarvení tudíž neodpovídá barva srsti.

6.3.2.3. Výrazný tip (odlišně zbarvená špička ocasu)

Častým znakem, kterému se v literatuře (například Ortolani 1999) připisuje nejčastěji komunikační funkce, je výrazný tip neboli špička ocasu. V této práci je tento znak definovaný jako odlišně zbarvená distální část ocasu oproti střední části ocasu. Může tedy nabývat dvou hodnot – buď je, nebo není přítomen.

Ve chvíli, kdy je ocas příčně pruhovaný po celé své délce, tak je jeho tip považován za barevný, i přestože se barva tipu objevuje i na střední části ocasu.

6.3.2.4. Srst rozšiřující objem ocasu

Dalším znakem, který ovlivňuje vzhled ocasu, jsou chlupy, které rozšiřují objem ocasu. Mohou být různě husté a mohou mít i jiné funkce než jen optické zvětšení objemu (například jako „brzdny padák“ u poletuch Jackson 2000).

Přítomnost tohoto znaku je podmíněna rozšířením objemu ocasu chlupy alespoň na polovině jeho délky (nejde tedy pouhé zdůraznění tipu na konci ocasu).

6.3.2.5. Výrazná báze ocasu

Výrazná báze ocasu úzce souvisí s následujícími dvěma znaky – odlišné zbarvení spodní části těla a odlišné zbarvení spodní části ocasu. Bázi ocasu je v tomto případě myšlen anální pól těla navazující na proximální část ocasu. U tohoto znaku jsou rozlišeny tři hodnoty:

- Žádné zbarvení báze, které odpovídá plynulému přechodu těla na ocas, bez jakýchkoliv barevných přechodů.
- Spodní zbarvení báze, kdy skvrna zasahuje od spodní části těla po proximální část ocasu.
- Obřítek, který je nejvýraznějším znakem. Obřítek je definován jako světlá skvrna táhnoucí se po análním pólu zvířete, která zasahuje i nad úroveň ocasu a často vytváří výraznou světlou plochu (myšlivci je obřítek nazýván „zrcátkem“).

Smysl obřítku hledá většina autorů (například Caro 2005a) v komunikační funkci, kdy je tato nápadná plocha například velice dobře vidět i na velkou vzdálenost během varovných výskoků při objevení predátora.

Poměrně častým jevem je i zdůraznění odlišného zbarvení báze pomocí skvrn, či zvýrazněné kelky, kdy je okrajová část obřítku podtržena tmavší skvrnou a dochází tak k většímu zdůraznění celého análního pólu (časté je to zvláště u obřítku čeledi Cervidae (jelenovití) – viz obrázek 3).

6.3.2.6. Odlišně zbarvená spodní část těla

U tohoto znaku je odlišně zbarvena spodní část těla. Může nabývat tří různých hodnot: tmavší, světlejší a stejně zbarvené jako svrchní část.

Častým doplňujícím znakem odlišně zbarvené spodní části těla je i odlišné zbarvení vnitřních částí končetin a krku.



Obrázek 3: Mladý jedinec daňka evropského (Dama dama), převzato z webových stránek Yourdictionary (2011)

6.3.2.7. Odlišně zbarvená spodní část ocasu

Ve velkém procentu případů souvisí odlišné zbarvení spodní části ocasu s odlišně zbarveným tělem. Jde o výrazně se lišící barvu spodní poloviny ocasu alespoň na polovině jeho délky. Může nabývat také tří hodnot: tmavší, světlejší a stejně zbarvené jako svrchní část.

6.3.2.8. Pruh na hřbetu přecházející na ocas

Tento znak napomáhá optickému zvýraznění ocasu. Jde o pruh odlišně zbarvené srsti, která probíhá po hřbetu jedince. Nejčastěji začíná za polovinou délky trupu a postupuje až na proximální část ocasu. V některých případech bývá kratší a podílí se jen na zvýraznění análního pólu (může například přímo navazovat na obřítek nebo ho naopak zvýrazňovat). Pruh na hřbetu může být zvýrazněný větším množstvím chlupů (jakousi hřívou), nicméně to není podmínkou a přítomnost pruhu na hřbetě je hodnocena i jen jako barevně odlišená skvrna postupně přecházející na ocas.

6.3.2.9. Pruhování těla

Zbarvení těla často není celistvé, ale vyskytuje se v několika variacích. Pro účely této práce byly stanoveny čtyři základní kategorie: celistvé zbarvení, příčné pruhy, podélné pruhy a skvrny. K těmto čtyřem kategoriím je jsou ještě přiřazeny bodliny a šupiny, které sice opticky mohou vytvářet jakési pruhy, ale nejde o zbarvení srsti.

V přírodě tyto varianty zbarvení těla mezi sebou často přechází (stejně jako u zbarvení ocasu) a dá se tak nalézt velké množství mezistavů. Nicméně definice jednotlivých stavů jsou určeny takto:

- Celistvé zbarvení je jednolitě zbarvení celého těla, případně zbarvení, kdy je na těle jen několik velkých skvrn, které nevytváří žádný vzor (například odlišně zbarvená spodní část těla, skvrny na obličejové části hlavy, zbarvená krční hřívka a podobně).
- Příčné pruhování je soustava alespoň 3 pruhů, které probíhají příčně přes tělo (tedy podél tělních segmentů). Pokud jsou náhodou pruhy částečně přerušeny, tak mají ale stále jasný průběh příčně přes tělo.
- Podélné pruhování je naopak založené na pruzích probíhajících napříč tělními segmenty podél páteře. Zde jde alespoň o 2 pruhy, které se nacházejí na těle, které pokud jsou nějak přerušeny, tak mají stále podélný průběh přes tělo.
- Skvrny jsou nepravidelně roztroušený, barevně odlišený vzor složený ze skvrn, obláček nebo teček, který nemá jasný příčný nebo podélný průběh.
- Bodliny a šupiny jsou vyčleněny z tohoto systému, neboť opticky vytvářejí pruhy (většinou příčné), ale nejde o zbarvení srsti a jejich tvar vychází z anatomických omezení.

6.3.2.10. Pruhování ocasu

Kombinace barev, které se nacházejí na análním pólu a velice často i na samotném ocasu jsou často kontrastní. Kromě zmiňovaného obřítku, či tmavého pruhu na hřbetu je dalším velice výrazným znakem pruhování ocasu. To se může, stejně jako pruhování těla, nalézat ve čtyřech odlišených kategoriích: příčné pruhování, podélné pruhování, tečky a jednolitě zbarvení. Doplněno je to ještě o kategorii druhů, u kterých se na ocase nacházejí bodliny, či šupiny, které také výrazně určují vzhled ocasu.

- Celistvé zbarvení ocasu mají druhy, jejichž ocas nenesou žádné pruhování. Pokud se na jejich ocase nachází více barev, tak jde o barvu přecházející z těla (přecházející ze zbarvené báze ocasu), odlišné zbarvení konce ocasu, anebo odlišné zbarvení celého ocasu oproti barvě těla.
- Příčné pruhování je oproti tomu definováno jako zbarvení ocasu s alespoň 3 střídajícími se barevnými pruhy. Tyto pruhy probíhají příčně přes ocas a vytvářejí tak kroužky okolo ocasu.

- Podélné pruhování je bráno jako znak, kdy se na ocase nacházejí podélné barevně odlišné pruhy srsti. Tyto podélné pruhy musejí být alespoň dva, aby významově nesplývaly s odlišně zbarvenou spodní částí ocasu nebo naopak s pruhem přecházejícím na ocas ze hřbetu.
- Skvrny na ocase jsou vymezeny jako roztroušený, barevně odlišený vzor složený ze skvrn, obláček nebo teček, který nemá jasný příčný nebo podélný průběh.
- Bodliny a šupiny jsou vyčleněny z tohoto systému, neboť opticky mohou na ocase vytvářet pruhy (většinou příčné), ale nejde o zbarvení srsti a jejich tvar vychází z anatomických omezení.

6.3.2.11. Vlastnost

V kapitole věnující se funkci ocasu je pojednáváno o několika evolučních přizpůsobeních, které charakteristickým způsobem určují podobu ocasu savců. Pod pojmem vlastnost se skrývají čtyři znaky, které výrazně určují anatomii i vzhled: ovíjivý ocas, ocas uzpůsobený k plavání, ocas využívaný při bipedním pohybu a ocas využívaný při skocích. Tyto znaky byly vybrány pro svou snadnou ověřitelnost a poměrně jasnou funkci (na které se shoduje většina autorů).

- Ovíjivý ocas je přizpůsobení vyskytující se u nejrůznějších druhů, které využívají ocas jako další končetinu a které jsou schopné svým ocasem zachytit a udržet jiný objekt (například větev nebo stébla trav).
- Ocas uzpůsobený k plavání je, jak už vyplývá z názvu, evoluční adaptace ocasu pro pohyb pomocí ocasu ve vodním prostředí. Tento ocas je často ze stran nebo svrchu zploštělý, případně má ze srsti vyvinutý kýl, pomocí něhož může lépe ovlivňovat směr pohybu.
- Bipední pohyb se v evoluci pravděpodobně vyvinul u několika různých skupin. Jde o pohyb, při kterém jsou využívány pouze zadní končetiny a přední končetiny jsou zmenšené. Ocas je pak často využíván jako vyvažovací orgán při skákavém pohybu. Bipední pohyb využívají i jiní savci (primáti, psy, skunk), ale u těchto druhů nejde o hlavní druh pohybu a často nejde o přizpůsobení, které by mělo vliv na ocas. Situace u lidoopů (úplná redukce ocasu) se také velice vymyká, a proto nejsou do této hodnoty započítáni.

- Dalším přizpůsobením, které ovlivňuje vzhled, je rozšířený ocas, který využívají různé druhy jako padáku pro zbrzdění pádu nebo přímo jako pomocného orgánu při plachtivém letu.

6.3.2.12. Prostředí

Pro účely této práce jsou typy prostředí rozděleny na čtyři kategorie: arboreální, terestrická, fossoriální a akvatická.

Informace o prostředích, které zaujímají jednotlivé druhy, jsem získával převážně z Nowak (1999a) a dalších uvedených publikací. Pokud někde panovala pochybnost (ať už pro nedostatek zdrojů, nebo kvůli odlišným údajům v různých publikacích) byla tato kategorie vynechána.

- Arboreální (případně arborikolní) savci jsou savci žijící větší část svého života na různých hustých porostech. Často jsou tyto druhy označovány jako stromové druhy a mají nejruznější evoluční přizpůsobení k životu na stromech – drápy, odlišnou stavbu těla, či ovíjivý ocas.
- Jako terestrické jsou označovány druhy žijící většinu svého života na povrchu země. Toto prostředí se může nacházet v několika různých biomech (poušť, tundra i deštný prales), ve kterých terestrické (neboli pozemní) druhy žijí.
- Mezi fossoriální druhy patří všichni savci žijící převážně pod zemí, kteří jsou přizpůsobeni k hrabavému způsobu života a v běžném terestrickém prostředí se, až na výjimečné situace, nevyskytují. Jejich ocas je často zkrácen, až redukován (například Weir 1971).
- Akvatické a semiakvatické jsou druhy savců vázané na vodní prostředí. Rozdíl je v míře závislosti na vodě. Semiakvatické druhy mohou vodní prostředí opustit a mimo vodní prostředí tráví větší část života než akvatické druhy. Nicméně toto rozdělení není zcela jasné, a i v této práci jsou zvířata z těchto dvou kategorií od sebe málo odlišována. Několik zcela akvatických řádů bylo z této práce navíc předem zcela vyřazeno (viz kapitola o metodice výběru druhů), neboť jsou jejich přizpůsobení velmi odlišná od ostatních savců.

6.4. Vyhodnocování výsledků

Kompletní databáze všech znaků pro jednotlivé druhy je uvedena v příloze. Jde o dvě tabulky rozdělené podle způsobu zpracování na:

- podílové škály s přidruženými informacemi o prostředí, ve kterém druh žije a vlastnosti (funkci ocasu),
- nominální škály, které jsou reprezentovány různými typy zdobení ocasu a zbytku těla.

Popisy jednotlivých znaků jsou uvedeny v předchozí kapitole o popisu znaků.

Pokud daný znak chybí, tak se jej nepodařilo v žádných pramenech dohledat, případně není vůbec známý. K tomuto problému docházelo poměrně v málo případech a to u hmotnosti ($101/553 = 18,26\%$ chybějících znaků) a u biotopu ($36/553 = 6,51\%$ chybějících znaků). Ostatní znaky se podařilo u všech druhů dohledat a rozčlenit do hodnot.

Ke zpracování výsledků jsem využíval několik různých, běžně užívaných statistických testů. Smysl použití těchto testů jsem čerpal ze statistických učebnic Zvára (2006) a Pekár et Brabec (2009)

Wilcoxonův párový test je analogií dvouvýběrového t testu, když místo původních pozorování použijeme jejich pořadí určená na základě $n_x + n_y$ hodnot vzniklých spojením obou výběrů. Nulovou hypotézu test zamítne v případě, že průměry takto zjištěných pořadí spočítané pro každý původní výběr se od sebe příliš liší. (Zvára 2006). Neparametrický Wilcoxonův párový test využijeme v případě jiného, než normálního rozdělení. Ke zjištění vztahu mezi přítomností výrazného tipu a hodnot délky těla a ocasu byl použit právě tento typ testu.

Mannův-Whitneyův neparametrický test je obdobou testu rovnosti středních hodnot dvou nezávislých náhodných výběrů z normálních rozdělení se stejným rozptylem, testuje však silnější hypotézu, že dva základní soubory X, Y se spojitými distribučními funkcemi F, G mají stejné rozdělení pravděpodobnosti, tj. hypotézu $H_0 : F = G$.“ (Statistika 2011). Tento typ testu byl využit při testování vztahu mezi délkou ocasu a typem pruhování.

Kendallovo Tau je neparametrický test používaný k určení míry asociace ordinárních veličin (Zvára 2006). V práci byl využit k testování přímé korelace mezi hmotností a délkou ocasu (včetně parciální korelace za předpokladu pevné délky těla).

Kruskalův-Wallisův test je zobecněný Wilcoxonův párový test a je speciálním případem regrese. Slouží k ověřování rozdílu mezi průměry z více výběrů. Výpočet testového kritéria

je založen na pořadí, která jsou přiřazena hodnotám v souboru, vzniklým spojením všech výběrů. Pokud platí nulová hypotéza, tak jsou data dokonale promíchána a průměrná pořadí v jednotlivých souborech jsou podobná (Zvára 2006). Pomocí tohoto testu byla analyzována variance u délkových hodnot v závislosti na jednotlivých typech prostředí.

Waldův test je parametrický test a je založen na podílu odhadu příslušného parametru a jeho směrodatné chyby. Pokud se počítá tímto způsobem, má Waldovo kritérium normované normální rozdělení (kritickou hodnotou pro absolutní hodnotu testového kritéria, jejíž překročení signalizuje zamítnutí nulové hypotézy, je klasická hodnota 1,96). (Soukup 2006) Tento test byl využit k analýze vztahů mezi přítomností výrazného tipu, typu pruhování a odlišně zbarvené spodní části ocasu a typu zvýraznění báze na straně jedné a délkou těla, délkou ocasu, vlastností a prostředím na straně druhé.

Kontingenční tabulky bylo využito pro analýzu síly vztahu mezi prostředím (případně vlastností) a typem zdobení ocasu. Kontingenční koeficient vyjadřuje sílu vztahu mezi těmito dvěma proměnnými.

Při využívání modelů je v mé práci často pracováno s GLM (Generalised Linear Models, Zobecněné lineární modely). Lineárním prediktorem se modeluje nikoli přímo střední hodnota pozorování, ale její vhodná transformace. (Pekár 2009) GLM bylo využito při sledování odlišnosti délky ocasu arboreálních druhů od ostatních savců při pevné délce těla a při porovnání změn rychlosti růstu pro jednotlivá prostředí v porovnání průměrnou s rychlostí růstu všech sledovaných druhů (oboje sledováno na log-log škále). Dále při modelování vztahu mezi přítomností výrazného tipu a délkou těla, délkou ocasu, vlastností a prostředím a vztahu mezi typem pruhování a délkou těla, délkou ocasu a prostředím.

V zobrazovaných grafech je pro větší přehlednost často použito logaritmické měřítko na osách, případně jsou zlogaritmované samotné hodnoty znaků. V některých grafech jsou odlehlým hodnotám přiřazeny latinské názvy savců, pro lepší představu o rozložení znaků.

Ke zpracování výsledků své práce jsem využil program Microsoft Office Excel 2007 a PASW Statistics 18. Z programu PASW Statistics 18 pocházejí i všechny zobrazené grafy.

7. Výsledky

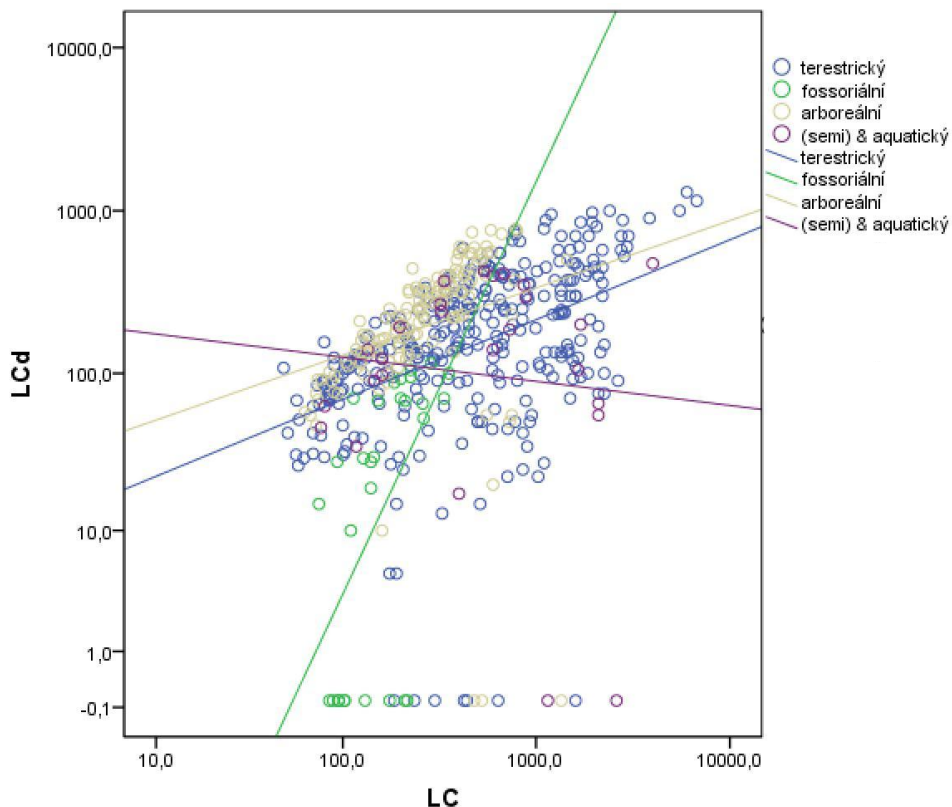
Ve svém bádání jsem se rozhodl soustředit na několik konkrétních hypotéz, které jsem se pokusil otestovat. Základní kategorie, které jsem mezi sebou porovnával, jsou:

- Délka těla (případně hmotnost)
- Délka ocasu
- Prostředí
- Zdobení (vnější znaky, které souvisejí se vzhledem ocasu)
- Funkce ocasu (v tomto případě prezentované jako vlastnost)

7.1. Vztah mezi délkou těla a délkou ocasu

Na grafu 1 je zobrazen vztah mezi délkou těla a délkou ocasu u jednotlivých druhů. Sklon přímek (neboli míra závislosti) však není roven přímé úměrnosti. Z grafu je také vidět, že sklon přímek je závislý na prostředí, ve kterém se daný druh nachází.

Délka ocasu vykazuje na délce těla signifikantní závislost (Kendalls Tau: $p < 0.001$, $\tau = 0.376$).

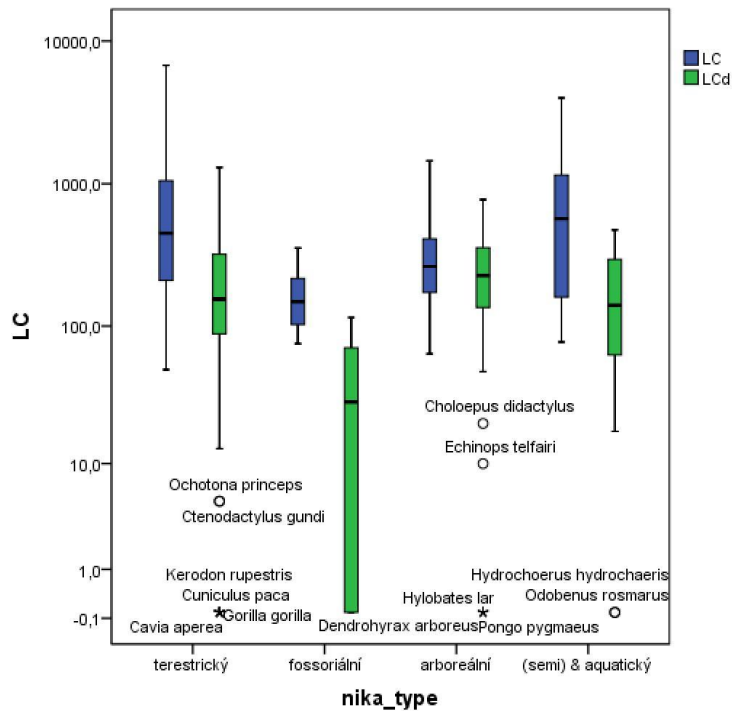


Graf 1: Závislost délky ocasu (LCd) na délce těla (LC). Barevně jsou odlišeny druhy savců podle prostředí, ve kterém žijí. Přímky značí průběh lineární regrese pro tyto druhy.

7.2. Vztah mezi nikou a délkou ocasu

Další testovanou hypotézou je proto hypotéza o závislosti délky ocasu na prostředí, ve kterém daný druh žije.

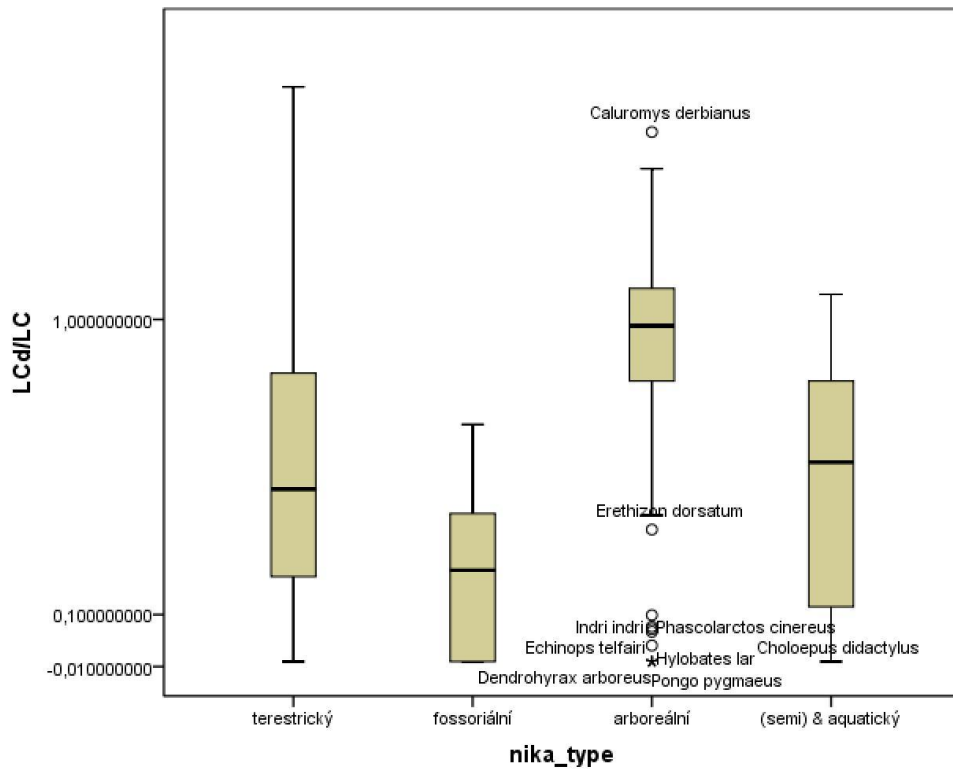
Na následujících dvou grafech je zobrazeno rozložení hodnot pro délku těla, délku ocasu a relativní délku ocasu pro jednotlivá prostředí.



Graf 2: Rozložení délky těla (modré boxy) a délky ocasu (zelené boxy) pro jednotlivá prostředí. Graf je pro větší přehlednost v logaritmickém měřítku.

Signifikantní závislost mezi prostředím a jednotlivými délkami byla prokázána pomocí Kruskal-Wallisova testu.

- Délka těla ($p < 0.001$, $X^2 = 57,512$, $df = 3$)
- Délka ocasu ($p < 0.001$, $X^2 = 42,932$, $df = 3$)
- Relativní délka ocasu ($p < 0.001$, $X^2 = 57,512$, $df = 3$)



Graf 3: Rozložení relativní délky ocasu pro jednotlivá prostředí. Graf je pro větší přehlednost v logaritmickém měřítku.

Průměrné hodnoty (myšleno aritmeticky průměrné hodnoty) jsou uvedeny v tabulce 1.

Tabulka 1

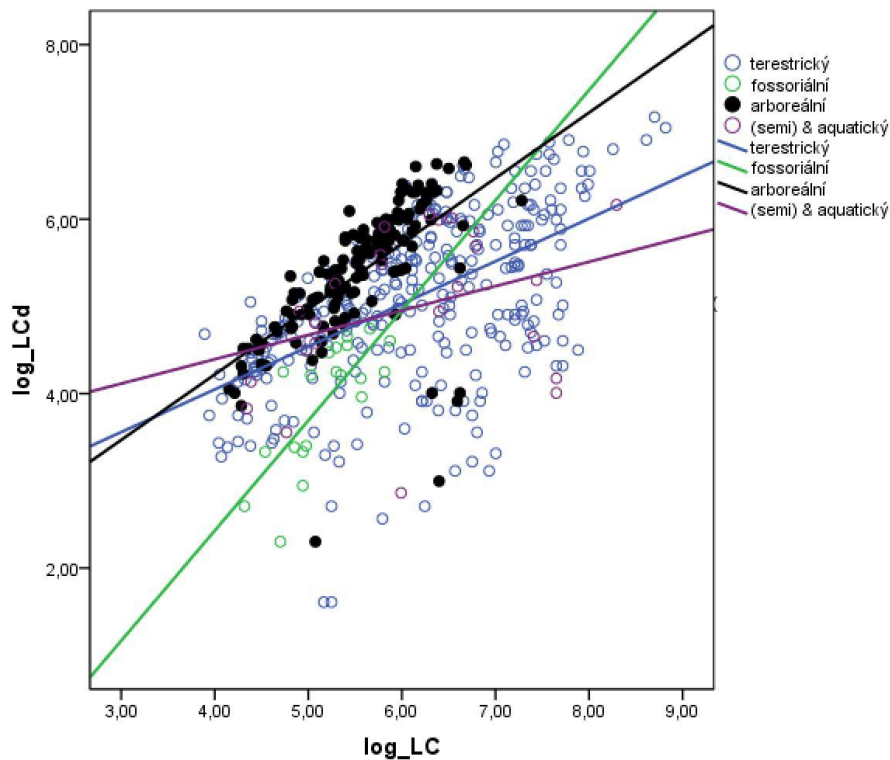
Znak	Prostředí	Průměrná hodnota
Délka těla	terestrické	289,91
	fossoriální	119,03
	arboreální	208,57
	akvatické	297,87
Délka ocasu	terestrické	242,76
	fossoriální	72,0
	arboreální	290,55
	akvatické	228,33
Relativní délka ocasu	terestrické	208,9
	fossoriální	143,22
	arboreální	364,58
	akvatické	207,31

Po vynesení poměru délky těla a délky ocasu do grafu (viz grafy 4 a 5) dojde k protnutí všech regresních přímek téměř přesně v jednom bodě. Tento bod odpovídá zároveň i geometrickému průměru délky těla všech savců, u kterých nedošlo k úplné ztrátě ocasu, nezávisle na prostředí

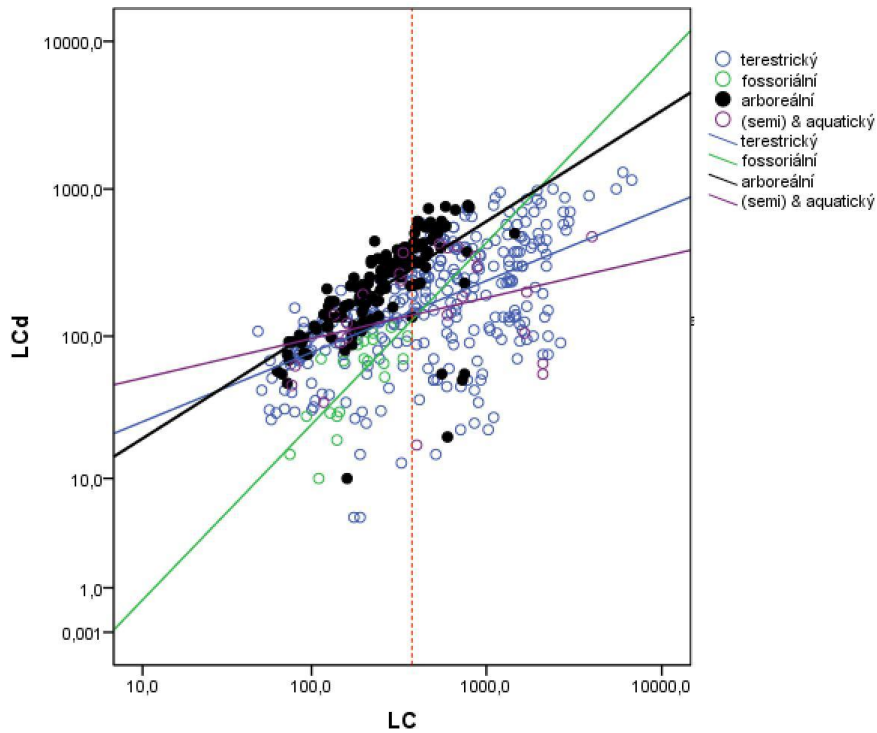
(375,87 mm, červená přerušovaná přímka) a označuje délku, která se nachází u „běžného“ savce.

Pozoruhodnou skutečností plynoucí z tohoto fenoménu je, že délka ocasu při této střední velikosti těla není závislá na nise, kterou daný druh obývá. Výjimkou jsou pak arboreální druhy, které jsou v následujících grafech zobrazeny černě. Tato výjimka bude více diskutována v následující části o alometrii.

Pro lepší názornost bylo při vykreslování těchto dvou grafů (4 a 5) odstraněno 57 druhů, u kterých byl ocas zcela redukován (tj. 10,5% všech zkoumaných druhů) a na grafu 4 jsou zobrazeny hodnoty po zlogaritmování. Nicméně při pohledu na graf 1 je tato skutečnost patrná i bez těchto korekcí.

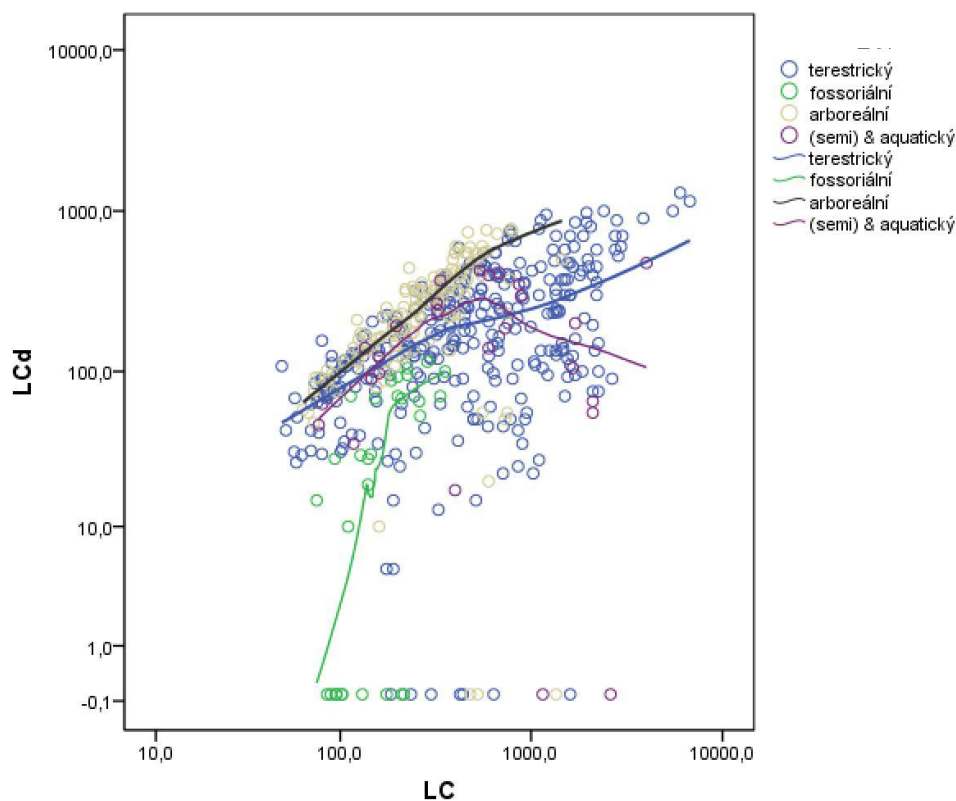


Graf 4: Vztah délky těla a délky ocasu (po zlogaritmování hodnot). Barevně jsou odlišeny druhy savců, podle prostředí, ve kterém žijí. Přímkami značí průběh lineární regrese pro tyto druhy. V grafu nejsou zobrazeny druhy se zcela redukováním ocasem.



Graf 5: Vztah délky těla a délky ocasu (normální hodnoty, pouze na logaritmickém měřítku). Barevně jsou odlišeny druhy savců podle prostředí, ve kterém žijí. Přímky značí průběh lineární regrese pro tyto druhy. V grafu nejsou zobrazeny druhy se zcela redukovaným ocasem. Červená přerušovaná přímka značí geometrický průměr délky těla počítaný ze všech savců, kteří nemají zcela redukovaný ocas (na hodnotě 375,87 mm).

Poslední graf (6) týkající se vztahu mezi nikou, délkou těla a délkou ocasu je modifikován a zobrazuje LO(W)ESS křivku (Locally Weighted Scatterplot Smoothing, lokální regrese či lokální normalizace). Zobrazení tohoto typu křivky umožňuje odhalit přesnější průběh vztahu mezi délkou těla a délkou ocasu.



Graf 6: Vztah délky těla a délky ocasu. Barevně jsou odlišeny druhy savců podle prostředí, ve kterém žijí. Barevné křivky jsou LOESS křivky.

Shrnutí vztahů mezi prostředím a délkou ocasu:

- Fossoriální druhy mají relativně nejkratší těla i ocasy oproti ostatním druhům a jejich regresní křivka má nejprudší sestupnou tendenci – u jejich ocasu velmi snadno dochází k redukci. Teoretický předpoklad rychlého růstu nad hodnotu geometrického průměru neodpovídá pozorování v přírodě a je způsoben pouze protažením křivky i mimo hodnoty reálných druhů (viz rozdíl mezi grafem 1 a grafem 6).
- Akvatické druhy jsou, co se týče ocasu, relativně nejstálější ve srovnání s ostatními druhy. Relativní délka ocasu oproti tělu zůstává i při změně velikosti těla podobná (viz sklon regresní přímky v grafu 4). Sklon regresní přímky v grafu 1 a pokles LOESS křivky u vyšších hodnot (na grafu 6) je způsoben ploutvonožci (Pinnipedia) – viz diskuze.
- Terestrické druhy udržují poměrně stabilní sklon křivky v průběhu všech hodnot délky těla.

- Arboreální druhy mají ocasy relativně nejdelší ve srovnání s ostatními druhy a to stále při jakékoliv hodnotě délky těla. Jejich ocasy mají zároveň i nejvyšší hodnotu relativní délky ocasu vzhledem k délce těla. K odlišnosti délky ocasu arboreálních druhů okolo hodnoty geometrického průměru se více vyjadřuje následující část.

7.3. Alometrie

Zobrazení geometrického průměru na grafu 5 nám zvýraznilo odlišnost arboreálních druhů. Při hodnotách délky těla v blízkosti geometrického průměru se délky ocasu všech druhů signifikantně liší od délky ocasu arboreálních druhů ($p < 0.001$ při využití GLM (Generalised Linear Models, Zobecněných lineárních modelů) na log-log škále, viz tučné hodnoty v tabulce 2).

Zároveň se signifikantně ($p < 0.001$ při využití GLM na log-log škále, viz červené hodnoty v tabulce 2) liší rychlost růstu (zmenšování) ocasů u savců žijících v arboreálním, terestrickém i fossoriálním prostředí od průměrné rychlosti růstu ocasu savců bez ohledu na prostředí. Pro akvatické druhy je tento trend nesignifikantní na hladině $p = 0.053$.

Tabulka 2:

Bootstrap for Parameter Estimates						
Dependent Variable: log_LC _d						
Parameter	B	Bootstrap _a			Interval	
		Bias	Std. Error	Sig. (2-tailed)	Lower	Upper
Intercept	5.667	.002	.080	.000	5.506	5.818
[nika_A=terestrický * shiftlog_LC	.490	.000	.037	.000	.416	.561
[nika_A=fossoriální * shiftlog_LC	1.263	.015	.278	.000	.758	1.879
[nika_A=(semi) & aquatický *	.279	-.003	.156	.053	-.038	.574
[nika_A=arboreální * shiftlog_LC	.751	.002	.103	.000	.543	.948
shiftlog_LC	0	0	0		0	0
[nika_A=terestrický	-.674	-.001	.091	.000	-.845	-.490
[nika_A=fossoriální	-.801	.016	.211	.000	-1.156	-.308
[nika_A=(semi) & aquatický	-.734	.011	.191	.000	-1.100	-.361
[nika_A=arboreální	0	0	0		0	0

V tabulce 3 jsou vidět odhady velikostí ocasů pro savce dané geometricky „průměrné“ délky těla (která se rovná 375,87 mm, tj. geometrickému průměru všech druhů bez redukovaného ocasu). Je zde zřetelné, že „průměrný“ arboreální druh má ocas téměř dvakrát tak dlouhý (289,12 mm ku 147,39 mm u terestrických druhů).

Tabulka 3:

prostředí	LCd	CI (95)	
terestrický	147,39	105,72	206,12
fossoriální	129,74	77,5	247,36
akvatický	138,74	81,99	234,49
arboreální	289,12	246,22	336,44

Procentuální poměry mezi délkou ocasu u „průměrného“ arboreálního savce a „průměrného“ savce zbylých prostředí se nacházejí v tabulce 4. Jedná se o hodnotu kolikrát menší ocas má zvíře průměrné velikosti než arboreální zvíře stejné velikosti (uvedeno v procentech).

Tabulka 4:

prostředí	poměr	CI (95)	
terestrický	50,98 %	42,94 %	61,27 %
fossoriální	44,87 %	31,48 %	73,53 %
akvatický	47,99 %	33,29 %	69,7 %

Takto výrazné rozdíly mezi délkou jednoho orgánu v porovnání s délkou celého těla nejsou u savců úplně vzácné. Snažil jsem se proto nalézt alometrické koeficienty pro růst ocasu v různých prostředích.

Odhadované délky ocasu jsem zkoumal na alometrickém modelu podle vzorce:

$$LCd \sim c * LC^\alpha$$

Na grafu 7 jsou vyneseny jednotlivé odhadované alometrické mocninné křivky pro každé prostředí zvlášť. V tabulce 5 jsou uvedeny údaje o alometrickém růstu (c je růstová alometrická konstanta pro určitou strukturu, α je alometrický koeficient).

Tabulka 5:

prostředí	C	CI C		α	CI α	
terestrický	8,08	0,93	73,4	0,49	0,414	0,559
fossoriální	0,07	0,0009	4,48	1,263	0,727	1,862
akvatický	26,49	1,37	762,85	0,279	0,046	0,57
arboreální	3,38	1,17	9,63	0,751	0,55	0,95

Předpokládané alometrické křivky délky ocasu jsou pak pro jednotlivá prostředí:

- Terestrický

$$LCd \sim 8,08 * LC^{0,49}$$

- Fossoriální

$$LCd \sim 0,07 * LC^{1,263}$$

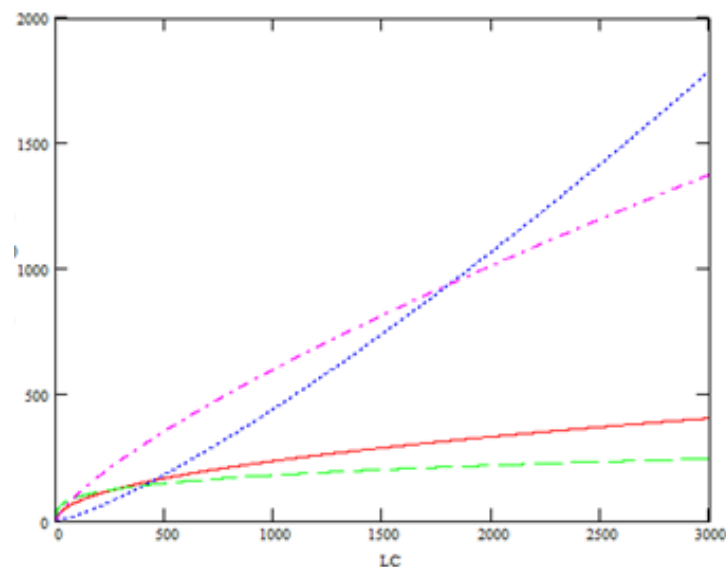
- Akvatický

$$LCd \sim 26,49 * LC^{0,279}$$

- Arboreální

$$LCd \sim 3,38 * LC^{0,751}$$

Alometrické koeficienty i konstanty pro růst ocasu jsou ovlivněny prostředím, ve kterém se daný druh nalézá. Nejrychlejší růst (v tomto případě jde spíše nejrychlejší pokles z průměrných hodnot délky ocasu) se nachází u fossoriálních druhů, jejich růst je pozitivně alometrický. Růst délky ocasu u dalších druhů je již negativně alometrický, rychlejší růst délky ocasu při zvětšující se délce těla mají pak arboreální druhy.



Graf 7: Korelace mezi délkou těla (osa x) a délkou ocasu (osa y) s vyznačenými alometrickými křivkami růstu. Červená patří terestrickým druhům, zelená akvatickým, modrá fossoriálním a růžová druhům arboreálním.

7.4. Vztah mezi hmotností a délkou ocasu

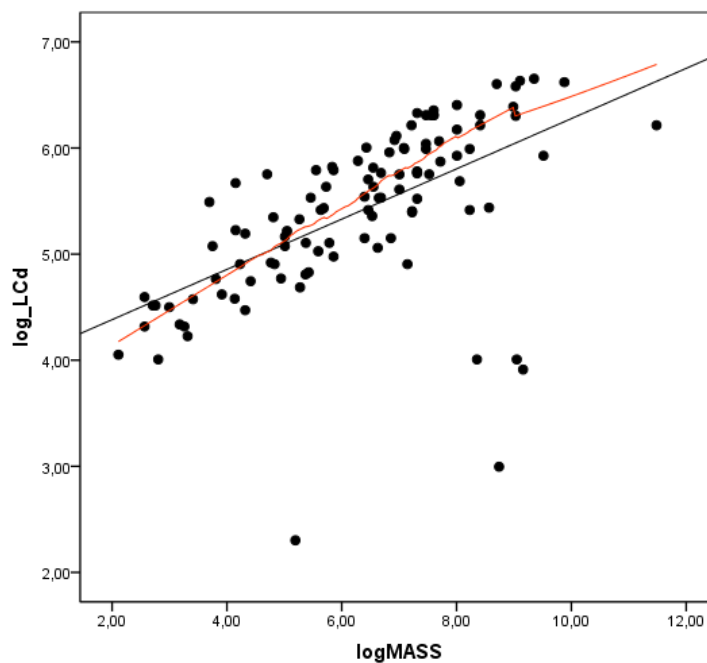
V tomto případě by měla být očekávána pozitivní korelace mezi hmotností a délkou ocasu. Neboli skutečnost, že čím mohutnější zvíře, tím má větší veškeré orgány, včetně ocasu.

Tato poměrně triviální skutečnost byla signifikantně prokázána pomocí přímé neparametrické korelace Kendallovo Tau ($p < 0.001$, $\tau = 0.319$, medium effect size)

Parciální korelaci Kendallovo Tau (korelace mezi délkou ocasu a hmotností za předpokladu pevné délky těla) se nepodařilo signifikantně prokázat na hladině $p = 0.497$ ($\tau_{\text{partial}} = -0.02137$).

Závěr je tedy neprokázaná korelace mezi délkou ocasu a hmotností daného savce, spíše se prokazuje prostý poměr velikostí – čím je zvíře větší, tím má větší hmotnost, délku těla i délku ocasu.

Existuje však signifikantní parciální korelace Kendallovo Tau mezi hmotností a délkou ocasu u arboreálních druhů ($\tau_{\text{partial}} = 0.279$, $p < 0.001$). Při využití spojeného modelu závislosti délky ocasu na délce těla a hmotnosti je signifikantní délka těla ($p < 0.001$, $\tau = 0.532$) a hmotnost nesignifikantní ($p = 0,16$, $\tau = 0.415$). Na graf 8 je vynesena závislost délky ocasu na hmotnosti u arboreálních druhů.



Graf 8: Závislost délky ocasu na hmotnosti u arboreálních druhů. Hodnoty jsou pro větší přehlednost zlogaritmovány. Černá přímka je lineární regrese, červená křivka je LOESS křivka pro stejná data.

7.5. Vztah mezi vzorem na ocasu a prostředím, případně délkou ocasu

Předpokladem pro testování vztahů mezi zbarvením ocasu a prostředím, ve kterém druh žije, byla hypotéza, že zbarvení arboreálních druhů je určováno spíše tlakem na kryptické barvy (případně kryptické vzory) a naopak zbarvení terestrických druhů je určeno komunikační funkcí.

7.5.1. Pruhování ocasu

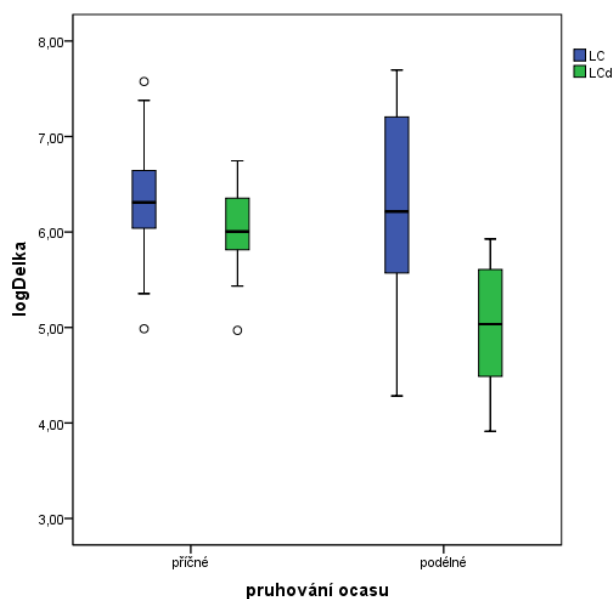
Existuje signifikantní vztah mezi pruhováním ocasu a prostředím, ve kterém daný druh žije ($p=0,017$, $CC = 0,213$).

Příčné pruhování je na prostředí signifikantně závislé ($p=0,022$, $CC=0,135$, znak se nalézá u 4,5% sledovaných druhů).

Naopak nebyla prokázána signifikantní závislost mezi prostředím a přítomností skvrnitého ocasu ($p=0,748$, $CC=0,063$, 1,3% sledovaných savců), ani závislost mezi prostředím a podélným pruhováním ($p=0,145$, $CC=0,102$, 4% druhů).

Vztah mezi typem pruhování a délkou ocasu byl měřen Mann-Whitneyho neparametrickým testem. Korelace mezi délkou těla a pruhováním ocasu není signifikantní ($p=0,757$, $Z= -0,309$), naopak korelace mezi délkou ocasu a pruhováním je prokázána jako signifikantní ($p<0.001$, $Z= -4,809$). Vztah mezi relativní délkou ocasu je signifikantní také ($p<0.001$, $Z= -3,625$).

Vynesení délkových hodnot na graf 9 je znázorněna korelace mezi délkou těla, délkou ocasu a typem pruhování. U větší hodnoty délky ocasu existuje větší pravděpodobnost výskytu příčného pruhování než pruhování podélného. Délka těla na typ pruhování ocasu prakticky nemá vliv.



Graf 9: Závislost typu pruhování ocasu na délce těla (modrý box) a délce ocasu (zelený box).

Byla prokázána i signifikantní závislost prostředí na typu pruhování ($p=0.008$, $CC = 0.371$). Význam této proměnné ale ve společném modelu (Waldův parametrický test) zaniká ($p=0,313$, $df=1$, $Wald X^2=1,019$) a přetrvává pouze signifikantní vliv délky ocasu ($p=0,003$, $df=1$, $Wald X^2=9,037$) a nesignifikantní vliv délky těla ($p=0,179$, $df=1$, $Wald X^2=1,804$). Za předpokladu existence pruhování zvýší 10 cm ocasu šanci na příčné pruhování 1.204* ($CI=1.0667,1.360$).

7.5.2. Srst

Srst rozšiřující objem ocasu je signifikantně závislá na prostředí ($p<0.001$, $CC=0,324$). Tento znak se nalézá u 45,8% sledovaných druhů.

7.5.3. Odlišně zbarvený ocas

U odlišného zbarvení ocasu se neprokázal žádný signifikantní vliv prostředí ($p=0,781$, $df=2$, $Wald X^2=0,494$), délky těla ($p=0,944$, $df=1$, $Wald X^2=0,005$) ani délky ocasu ($p=0,414$, $df=1$, $Wald X^2=0,666$). Odlišně zbarvený ocas má ze sledovaného vzorku 16,4% druhů.

7.5.4. Pruh na hřbetu

Pruh na hřbetu přecházející na ocas je signifikantně závislý na prostředí ($p=0.004$, $CC=0,159$), závislost na délce ocasu ani těla není signifikantní ($p=0,248$ pro ocas a $p=0,346$ pro délku těla). Pruh na hřbetu se nachází přibližně u 17,5% druhů.

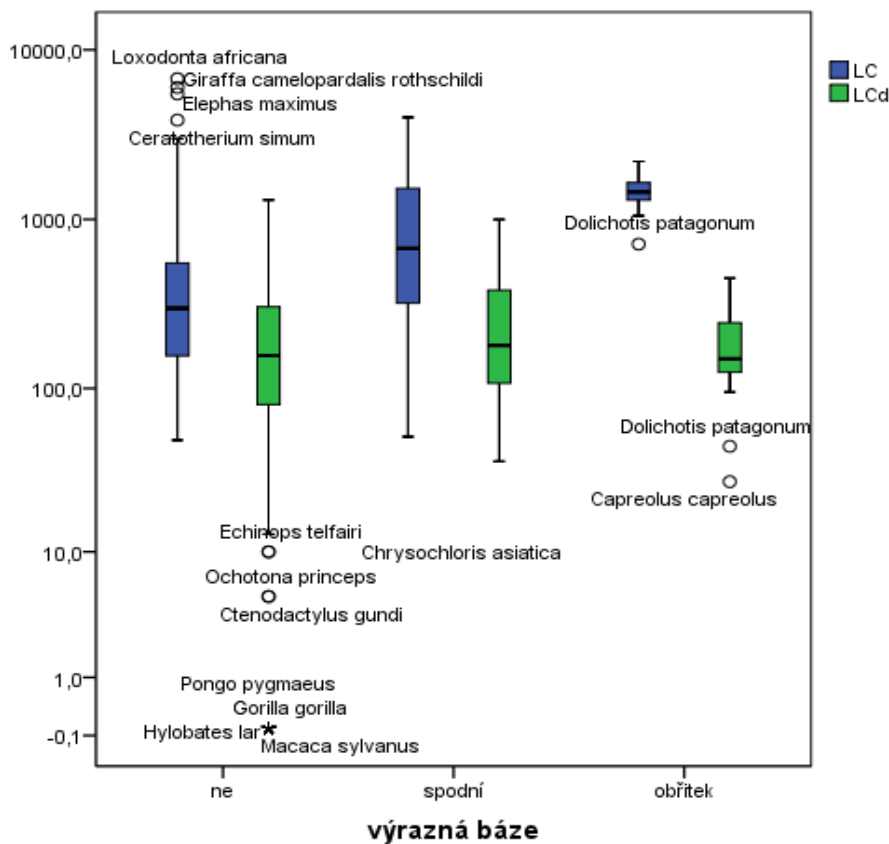
7.5.5. Odlišně zbarvená spodní část ocasu

Zbarvení spodní části ocasu je signifikantně závislé na délce ocasu ($p=0,017$, $df=1$, Wald $X^2=5,7$), ale na délce těla ($p=0,203$, $df=1$, Wald $X^2=1,62$) ani na prostředí ($p=0,354$, $df=3$, Wald $X^2=3,255$) není závislý signifikantně. Tento znak se nachází celkem u 31,4% druhů. Odlišně zbarvená spodní část ocasu je signifikantně závislá na zbarvení spodní části těla ($p<0.001$, $CC=0,489$).

7.5.6. Odlišně zbarvená báze těla

Vzhled báze ocasu je signifikantně závislý na prostředí ($p<0.001$, $CC=0,227$), délce těla ($p<0.001$, $df=1$, Wald $X^2=26,972$), délce ocasu ($p=0,002$, $df=1$, Wald $X^2=9,318$) i relativní délce ocasu ($p<0.001$, $df=1$, Wald $X^2=22,255$).

Graf 10 znázorňuje vztah mezi délkou těla a ocasu a vzhledu báze ocasu. Obřitek se nachází spíše u velkých savců s relativně menšími ocasy. U spodního zbarvení báze je tento fenomén také znatelný. Obřitek se nachází u 3,1% sledovaných druhů a spodní zbarvení báze u 12,8% savců.



Graf 10: Závislost vzhledu báze ocasu na délce těla (modré boxy) a délce ocasu (zelené boxy). Délkové míry jsou uvedeny v logaritmickém měřítku.

7.5.7. Tip na konci ocasu

Výrazný tip na konci ocasu je signifikantně závislý na prostředí ($p < 0.001$, $CC = 0,185$), vlastnosti ($p = 0.031$, $CC = 0,31$), délce těla ($p < 0.001$, $Z = -4,222$), délce ocasu ($p < 0.001$, $Z = -7,815$) i relativní délce ocasu ($p = 0.03$, $Z = -2,177$). Tip se nachází u 27,4% sledovaných druhů.

Při využití Waldova parametrického testu se však signifikantní vliv prostředí a vlastnosti ztrácí (pro prostředí $p = 0,903$, $df = 2$, Wald $X^2 = 0,204$; pro vlastnost $p = 0,165$, $df = 2$, Wald $X^2 = 3,606$) a signifikantní zůstává pouze vliv délky těla ($p = 0,029$, $df = 1$, Wald $X^2 = 4,754$) a délky ocasu ($p = 0,018$, $df = 1$, Wald $X^2 = 5,629$).

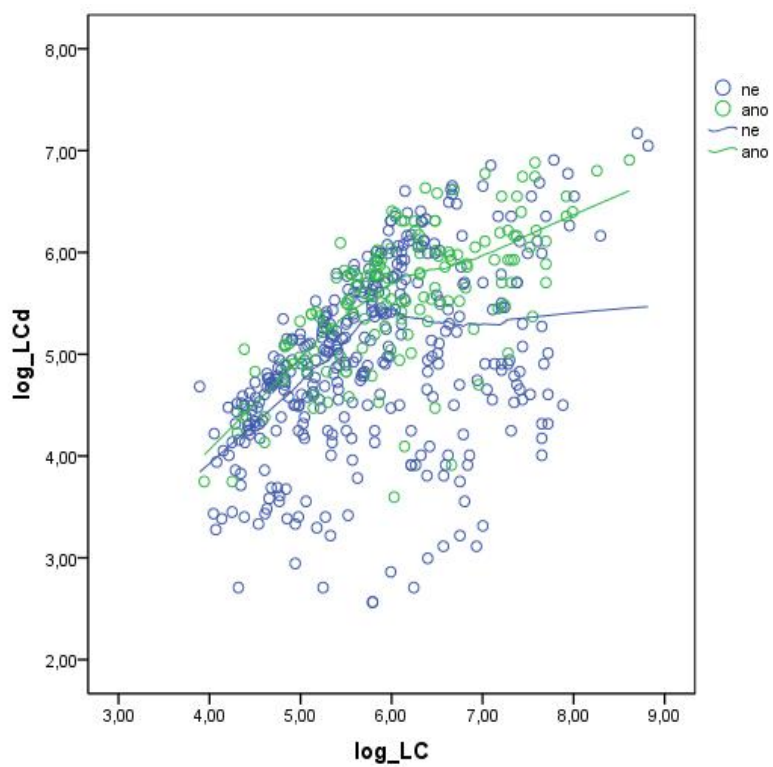
Ve společném GLM modelu ale působí délka ocasu a délka těla antagonisticky, neboli 10 mm ocasu zvýší šanci na výskyt výrazného tipu 1.083* ($CI = 1.014, 1.158$) a naopak 10 mm těla (v tom samém modelu) sníží tuto šanci 0.938* ($CI = 0.886, 0.994$).

V tabulce 6 jsou uvedeny (aritmeticky) průměrné hodnoty délek pro druhy, u kterých se výrazný tip nachází ve srovnání s druhy bez výrazného tipu.

Tabulka 6:

Barevný tip	Délka těla	Délka ocasu	Relativní délka ocasu
Ne	259,84	232,53	256,32
Ano	324,19	347,48	288,33

Graf 11 zobrazuje závislost mezi délkou ocasu a délkou těla s vyznačením druhů, u kterých se nachází výrazný tip na konci ocasu a druhů bez výrazného tipu. Čím delší ocas při stejné délce těla, tím spíše se na něm bude nacházet tip. Při pohledu na LOESS křivku je vidět, že tento trend je výrazný hlavně u delších ocasů, kdy se tento trend prohlubuje.



Graf 11: Závislost délky ocasu na délce těla s vyznačením druhů s výrazným tipem (zelená barva) a bez výrazného tipu (modrá barva).

8. Diskuze

V průběhu psaní této práce se objevilo velké množství různých podnětů, které by bylo přínosné blíže zkoumat. V předchozí kapitole byly některé tyto podněty statisticky otestovány a v této kapitole tyto výsledky budou diskutovány a vysvětleny v kontextu zkoumání vzhledu savců. Vlastní soubor znaků, které se nacházejí u jednotlivých druhů, je uveden v příloze.

8.1. Délka ocasu

Korelace délky ocasu a délky těla je poměrně očekávaným výsledkem. Větší druhy budou mít s větší pravděpodobností větší veškeré orgány, včetně ocasu (na tento jev narazil například Darmuth et Macfadden 1990).

U savců je ocas jedním z přívěšků těla a byl by u něj očekáván negativně alometrický růst se zvětšující se délkou těla. Tato skutečnost se potvrdila, ale jen u arboreálních, terestrických a akvatických druhů (hodnoty alometrického koeficientu a alometrické konstanty pro ocas jsou uvedeny v tabulce 5), u fossoriálních druhů byl naopak nalezen pozitivní alometrický růst (alometrický koeficient - $\alpha=1,263$).

Tato neočekávaná skutečnost má však poměrně snadné vysvětlení. U fossoriálních druhů dochází velmi snadno k různým redukčním, či úplným ztrátám vnějších orgánů. Tento fenomén popisuje například Nowak (1999a), nicméně uvádí zároveň, že pro některé fossoriální druhy je citlivý ocas důležitý pro rychlý návrat do nory, případně pro orientaci pod zemí. Podle tabulky 1 je vidět, že fossoriální druhy mají v porovnání s ostatními druhy nejmenší hodnotu délky těla, délky ocasu, a také relativní délky ocasu vzhledem k tělu. Pro pohyb pod zemí je dlouhý ocas pravděpodobně nevhodný a pro případnou hmatovou funkci stačí i ocas redukovaný.

Vysvětlení pozitivně alometrického růstu ocasu podzemních druhů pak podle mého názoru spočívá v tom, že jde ve skutečnosti o pozitivně alometrický pokles délky tohoto orgánu. Velké množství fossoriálních druhů je drobných a ocas mají velmi redukovaný (viz například Weir 1971). Odhadované geometricky průměrné hodnoty délky těla (375,87 mm) je skutečně dosaženo jen u druhu *Rhizomys pruinosus*. Ostatní druhy jsou pod touto hranicí a trend redukce ocasu je u nich se snižující se délkou velmi silný.

Interpretací tohoto trendu by mohl být i větší sklon menších fossoriálních druhů trávit život výhradně v podzemí, neboli pozitivní závislost zmenšující se délky těla na míře fossoriality a s tím související redukce méně potřebných, okrajových částí těla.

Relativně nejdelší ocasy mají arboreální druhy, rozdíl u uvažovaného průměrného jedince je oproti ostatním druhům takřka dvojnásobný. Zároveň je u arboreálních druhů signifikantně největší relativní délka ocasu oproti tělu. Obě tyto skutečnosti podporují teorie o nezbytnosti ocasu pro pohyb ve větvích, nejčastěji kvůli udržování rovnováhy, případně kvůli ovíjivosti ocasu (viz například Walker et al. 1997 nebo Larson et Stern 2006). O to více je překvapivé, že některé arboreální druhy ocas ztratily. Jde například o lenochody *Choloepus didactylus*, stromového damana *Dendrohyrax arboret* nebo například gibona druhu *Hylobates lar*.

Délka ocasu u terestrických druhů kolísá od zcela redukovaných (například *Cavia aperea*) až po ocasy absolutně nejdelší (*Elephas maximus*) a relativně nejdelší (*Salpingotus crassicauda*; více než dvakrát delší ocas než tělo). Průměrná délka ocasu však nedosahuje hodnot, které se nacházejí u arboreálních druhů.

Akvatické druhy mají několik zvláštností, které ovlivňují průměrnou délku ocasu. Předem jsem ze své studii vynechal dva řády vodních savců (Sirenia a Cetacea), u kterých nelze jednoduše určit počátek a konec ocasu. Tyto druhy využívají k pohybu ve vodě primárně svůj ocas. Dalšími druhy, jež dosahují větších tělesných rozměrů, jsou ploutvonožci (Pinnipedia), kteří místo ocasu využívají zadní končetiny. Zadní končetiny jsou podsunuté pod tělo a tyto druhy s nimi pohybují podobně jakou kytovci. Jejich ocas je ale zcela redukován. V důsledku poměrně malého počtu akvatických druhů (24 druhů, 4,34% ze všech sledovaných) pak jejich vliv změni konečný průběh délkových hodnot a tím i sklon regresní křivky. Na grafu 1 je sklon regresní křivky dokonce záporný. Do tohoto grafu jsou započítány všechny druhy, včetně těch se zcela redukovaným ocasem. Pokud tyto druhy z modelu odstraníme, tak uvidíme průběh o něco více odpovídající realitě (viz graf 4). Nejvhodnější zobrazení korelace mezi délkou těla a délkou ocasu u akvatických druhů je LOESS křivka na grafu 6, kde je vidět, že největší množství akvatických druhů má v porovnání s ostatními druhy poměrně velké ocasy.

Zajímavou studií by bylo porovnání délky ocasu u akvatických druhů a jeho důležitosti pro pohyb ve vodním prostředí (například podobné studii Santori et al. 2008). Podle mého názoru je vliv ocasu na pohyb velmi různý a záleží na míře adaptace na vodní prostředí. U druhů, jejichž ocas je vodnímu prostředí více přizpůsoben (například zploštěním, nebo existencí kýlu), je relativní délka ocasu větší než u druhů, které tyto adaptace nemají.

Závislost délky ocasu na nico zkoumal například Hayssen (2008). Jeho studie na vliv míry arboreality na délku ocasu u čeledi Sciuridae velmi dobře koresponduje se mnou zjištěnými

údaji pro druhy savců napříč taxony (viz například tabulka 1, kde jsou patrné rozdíly v délce ocasu v závislosti na prostředí).

Vliv funkce ocasu na jeho délku popisuje například Gaisler et Zima (2007). Ve své práci jsem se tímto vlivem přímo nezabýval. Důvody jsou dva – vlastnost ocasu se nacházela u poměrně málo druhů (u všech kategorií méně než 6,5% zkoumaných druhů) a již při získávání údajů o funkci ocasu bylo velice těžké tyto kategorie zjišťovat. O velkém množství druhů máme zatím jen málo informací, a i když by vzhled ocasu nějaké vlastnosti napovídala (například přítomnost srsti rozšiřující ocas), tak o tom bez bližší znalosti chování zvířete nelze rozhodnout.

Nicméně při pohledu na relativní délky ocasu u všech druhů, u kterých byla nějaká vlastnost definována, je zřejmé, že vliv funkce na délku ocasu je značný. U bipedních druhů se průměr délky ocasu ku délce těla pohybuje okolo hodnoty 96%, u druhů využívajících ocas při skocích mezi stromy je průměr roven hodnotě 93% a u ovíjivého ocasu je průměr dokonce na 102%. Druhy využívající ocas k plavání mají relativní délku ocasu oproti délce těla na 70%. Průměr napříč všemi druhy bez zřejmé funkce ocasu (bez kategorie vlastnost) je pak na hodnotě 53%, to znamená, že je u nich ocas téměř poloviční k délce těla.

U vybraných funkcí ocasu je smysl jeho délky poměrně zřejmý. U bipedních druhů ocas vyvažuje hmotnost těla při pohybu (viz Hickman 1979) a čím je delší, tím snáze může tuto funkci plnit. Ovíjivý ocas je výhodný pro mnoho, zvláště arboreálních, druhů (v ostatních prostředích se ovíjivý ocas moc nenalézá, výjimkou je například druh *Bettongia penicillata*). Délku ovíjivého ocasu pravděpodobně limituje množství svalů (tedy váha), které se na ocase může nacházet, při udržení šikvosti tohoto orgánu (Hamilton 1958). Stromové druhy využívají ocasu i ke skokům, případně k plachtění. Ocas je zde využíván jako brzda, případně naopak jako padák, či kormidlo (Jackson 2000). Smysl ocasu u akvatických druhů byl již diskutován v předchozí části.

Vliv hmotnosti na délku ocasu byl signifikantní, ale podle mé interpretace to bylo způsobeno spíše efektem velikosti – čím větší savec, tím delší tělo, větší hmotnost a větší orgány. Při využití parciální korelace (za pevné délky těla) nebyla signifikantní korelace mezi délkou ocasu a hmotností nalezena.

Důležitou výjimkou jsou v tomto případě arboreální druhy, u kterých tato závislost signifikantní zůstala. Tento jev, podle mého názoru, úzce souvisí s poměrně velkým alometrickým koeficientem ($\alpha=0,751$). U větších a těžších druhů je nutná přítomnost

mohutnějšího a delšího ocasu, aby se zajistila jeho funkce. Druhy, které se nacházejí výrazně mimo regresní křivku na grafu 8, jsou arboreální druhy zcela bez ocasu (*Dendrohyrax arboret*, *Hylobates lar* a *Pongo pygmeus*) nebo s ocasem redukováným (*Indri indri*, *Bradypus tridactylus*, *Echinops telfairi*, *Phascolarctos cinereus* a *Choloepus didactylus*). U arboreálních druhů podle mého názoru roste evoluční tlak na délku ocasu nejen se zvyšující se délkou těla, ale navíc i se zvyšující se hmotností.

Ke ztrátě ocasu došlo u různých druhů bez ohledu na prostředí, ve kterém se tyto druhy nacházejí. Silně redukováný ocas (relativní délka ocasu oproti tělu menší než 10%) se nachází u 72 druhů, tj. 13,01% všech sledovaných druhů. Význam těchto redukcí není stále zcela uspokojivě vysvětlen a moje práce na něj také nenašla žádnou uspokojivou odpověď.

8.2. Zdobení

Ve své práci jsem se kromě zkoumání vztahů mezi různými proměnnými a délkou ocasu zajímal i o zbarvení savců. Veškeré sledované kategorie se vztahovaly ke zbarvení, případně vzorování ocasu. Pro pokračování v tomto tématu by bylo zajímavé porovnávat mezi sebou i zbarvení a vzory na těle savců, případně na hlavovém pólu.

Obecně se dá říci, že korelace mezi zbarvením a prostředím existuje. Výpovědní hodnotu tohoto jevu však snižuje poměrně hrubé rozdělení savců jen na několik málo prostředí, ve kterých se mohou nacházet, a proto nelze brát tuto korelaci (byť často velmi silně signifikantní) jako univerzální vysvětlující princip pro zbarvení. V některých případech má signifikantní závislost podobu výskytu daného typu zdobení pouze u terestrických a arboreálních druhů (a vyřadí tedy pouze fossoriální druhy a druhy akvatické).

Korelace mezi zbarvením a délkou ocasu (případně těla) tímto problémem netrpí v takové míře a u některých znaků je poměrně výrazná.

Pruhy na ocase nejsou u savců nijak zvlášť četné (jen 9,7% sledovaných druhů má nějaký vzor). Neprokázála se žádná korelace mezi délkou těla a pruhováním ocasu. Stejně tak korelace pruhování a niky byla poměrně málo významná. Výraznější vliv na druh pruhování ocasu měla pouze délka ocasu a to existencí spíše příčného pruhování u delších ocasů, než pruhování podélného. K interpretaci tohoto jevu nemohu na základě získaných výsledků zaujmout jednoznačné stanovisko, ale zdá se mi pravděpodobné, že Murrayho matematické vysvětlení (Murray 1988) vzorů na tělech kočkovitých šelem by mu mohlo tomuto jevu odpovídat. Jde o přílišnou složitost šíření vzorů na tělech zvířat na velmi tenkých plochách. Například pravidelné skvrny u geparda podle autorova výkladu z tohoto důvodu

přecházejí v příčné pruhování. Podélné pruhování na povrchu tenkého dlouhého orgánu, jakým ocas bezesporu je, se potom stává příliš složitým.

Srst rozšiřující objem ocasu je velmi častým znakem (45,8% sledovaných druhů) signifikantně závislým na prostředí. Zdá se, že tento znak opticky zvětšující objem ocasu je poměrně málo nákladným způsobem, jak ocas zvýraznit. Je také často zkombinovaný s dalšími typy zdobení (například výrazným tipem, nebo pruhováním). Mojí interpretací tohoto znaku je využití rozšířeného ocasu jako lepšího (ve smyslu viditelnějšího) displeje. Navíc se tento znak v naprosté většině případů nachází u druhů, které se pohybují pomocí plachtění, nebo skáčou mezi větvemi a ocas využívají jako brzdu (celkem 87% druhů, které využívají tento způsob pohybu). Tento závěr je v souladu například se studií Jacksona (2000).

Odlíšné zbarvení ocasu oproti tělu není signifikantně závislé na prostředí ani na délce těla, či ocasu. Nachází se přibližně u 16,4% zkoumaných savců. Tato skutečnost je poměrně překvapivá, neboť odlíšné zbarvení takového orgánu by se dalo snadno odůvodnit pomocí komunikační funkce. Vysvětlení by mohlo být buď to, že je to zcela univerzální způsob, jak zvýraznit ocas a nelze tak objevit žádné korelace, nebo je to naopak zcela běžný znak bez většího významu pro dané druhy.

Podobný stav jako u odlíšného zbarvení celého ocasu je u odlíšně zbarvené spodní části ocasu. Tento znak je slabě závislý na délce ocasu, nachází se spíše u delších ocasů, ale vysvětlení bude nejspíše podobné jako u odlíšné barvy celého ocasu. Znak je signifikantně závislý na přítomnosti odlíšného zbarvení na spodní části těla. Jen u necelých 3% případů existuje tento znak bez odlíšného zbarvení spodní části těla jedince. Jev bychom mohli vysvětlovat i pomocí protistínu nebo jiného typu krycího zbarvení, které přechází z těla na ocas. Tímto znakem se více zabýval i Caro (2005a) a nedošel k jasné interpretaci.

Pruh na hřbetu přecházející na ocas je také znak opticky zvýrazňující ocas, nachází se u 17,5% zkoumaných druhů, ale není signifikantně závislý na délce těla, ani ocasu. Závislost na prostředí je u tohoto znaku zřejmá, ale nachází se s podobnou četností u arboreálních (18,4%) i u terestrických druhů (20%). Interpretace jeho funkce je proto složitá a význam bych hledal nejspíše ve zvýraznění ocasu.

Posledním dvěma kategoriím znaků je v literatuře nejčastěji přisuzována komunikační funkce. Jde o zbarvení báze ocasu a výrazný tip na konci ocasu. Funkce výrazné báze je u různých autorů hledána buď v komunikaci uvnitř stáda (Nowak 1999a) nebo naopak jako překvapivý záblesk („rump patch“) směřovaný k predátorovi (Stankowich 2008). Pomocí podobných

funkcí je interpretován i výrazný tip. Jde pravděpodobně o komunikační nástroj uvnitř skupiny (Ortolani 1999) nebo o objekt zvýrazňující relativně nedůležitou část těla, který odlákává pozornost predátora mimo důležitější orgány (Howell 1923).

Podle mých výsledků typ báze závisí na prostředí, ve kterém se druh nachází. Z celkového počtu 16,1% druhů, které mají nějak výrazně zbarvenou bázi je 15,9% druhů terestrických. Obřitek se pak nachází výlučně u terestrických druhů. Závislost na délce ocasu je také signifikantní, stejně jako závislost na relativní délce ocasu a délce těla. Obřitek se nachází u velkých savců s relativně menšími ocasy. Spodní zbarvení báze se také objevuje spíše u větších druhů s kratším ocasem, ale vliv již není tak silný. Podle mého názoru se potvrdila komunikační funkce, neboť dlouhý ocas by mohl bránit ve výraznosti análního pólu. Souhlasím se závěry Stonera (Stoner et al. 2003), který vidí význam světle zbarveného obřítka, případně světle zbarvené spodní báze ocasu ve vnitrodruhové komunikaci.

Výrazný tip je také závislý na prostředí, délce těla i délce ocasu. Vliv prostředí je podle mých závěrů slabý. Tip se nachází u přibližně u 30% arboreálních i terestrických druhů a u fossoriálních a akvatických druhů téměř ne (jen 1 zástupce u obou prostředí). Vliv funkce ocasu (vlastnosti) je také málo významný. S větší pravděpodobností se nalézá pouze u druhů, které se pohybují bipedním pohybem (47,2% druhů). Délka ocasu pozitivně koreluje s výskytem výrazného tipu, délka těla má oproti tomu vliv negativní. Graf 11 znázorňuje závislost délky ocasu na délce těla s vyznačenými druhy, u nichž se objevuje výrazný tip. Je na něm patrné, že tip se nachází spíše u druhů s delšími ocasy (a to jak absolutně, tak relativně).

Z těchto výsledků podle mého názoru vyplývá, že tip má komunikační funkci a že delší ocas zajišťuje jeho větší nápadnost (viditelnost). Tento závěr je v souladu s výzkumy, které provedl Caro (2005a), nebo Ortolani (1999).

Druhy u nichž se nachází zároveň výrazný tip a zároveň mají odlišně zbarvenou bázi ocasu, jsou extrémně zdobené na obou pólech těla – hlavovém i análním. Jde například o druhy kopytníků *Damaliscus dorcas* nebo *Antidorcas marsupialis* (viz obrázek 4)



Obrázek 4: Fotografie antilopy skákavé (*Antidorcas marsupialis*), převzata z webových stránek AAE (2011).

Mezi druhy, které nemají žádné výrazné zdobení ocasu, neexistuje žádná signifikantní závislost. Jde o 28,6% druhů, které žijí napříč všemi typy prostředí a jejich velikost se pohybuje od nejmenších druhů až po druhy s největší hodnotou délky těla. Nejvíce je v této kategorii fossoriálních druhů (40% z celkového počtu sledovaných fossoriálních savců) a jde o druhy vyskytující se „nejvíce podzemí“. Vliv délky ocasu je také nesignifikantní, ale trend ukazuje spíše na menší ocasy v porovnání s ostatními druhy.

Interpretací tohoto jevu je podle mého názoru silný tlak na krypsi u některých druhů (například *Alopex lagopus*) nebo naopak tlak na kryptické zbarvení extrémně slabý (například *Odobenus rosmarus*, či zmiňované fossoriální druhy). Další vlivem na poměrně vysoké počet druhů „bez zdobení ocasu“ je, že některé druhy z tohoto počtu mají ocas zcela, nebo silně redukovaný (8,3% z těchto druhů má ocas menší než 10% délky těla).

Na závěr diskuze bych se chtěl zmínit ještě o tom, zda vykládat zbarvení savců z hlediska komunikační, či naopak kryptické funkce. Souhlasím se závěry autorů (například Caro 2005a), kteří tvrdí, že jednotlivé složky zbarvení u jednoho jedince mohou mít zcela odlišné funkce. Komunikační a kryptická složka se tak může nacházet na jednom jedinci naráz. Mé výsledky nepotvrdily domněnku, že zbarvení ocasu arboreálních druhů bude spíše

kryptické a zbarvení terestrických spíše orientované na komunikaci. Je možné, že sledované znaky na ocase nemají takový vliv na možnost ukrytí druhu a kryptickou funkci plní vlastní tělo. Obecně bych proto funkci ocasu hledal spíše v komunikaci, a to jak vnitrodruhové, tak mezi odlišnými druhy.

Ve své studii jsem nezohlednil několik zajímavých skutečností, kterými by se dal výzkum zbarvení savců ještě více obohatit. Zajímavé by bylo například zohlednění míry sociability (myslím rozdělení druhů na solitérní a skupinové), nebo podle míry optické orientace u jednotlivých druhů. Oba tyto jevy by mohly odkazovat na vnitrodruhovou optickou komunikaci, ale bohužel máme zatím o velkém množství druhů jen kusé informace. Další možností rozšíření práce by bylo sledování výskytu autotomie u jednotlivých druhů a testování korelace této schopnosti s nápadností ocasu. Do modelů by se samozřejmě krom znaků nacházejících se na ocase musely přiřadit i znaky nacházející se na těle, případně na hlavovém pólu těla. Možným rozšířením práce by bylo i mapování výskytu znaků pomocí fylogenetických stromů.

9. Závěr

Ocas savců je morfologicky velice proměnlivá struktura. Vliv na její vzhled má mnoho faktorů. Ve své práci jsem se zabýval hlavně vlivem délky těla, délky ocasu a prostředí na nejrůznější vnější znaky análním pólu savců.

Vyhodnocoval jsem data nasbíraná pomocí kompilace fotografií a popisů jednotlivých druhů. V práci je zahrnuto 553 druhů napříč všemi čeleděmi savců. U druhů bylo sledováno 10 vnějších znaků, funkce ocasu, prostředí, jeho délka, délka těla a hmotnost.

Srovnáním těchto znaků jsem došel k těmto závěrům:

- Ocas je pro mnoho savců velmi důležitým orgánem, ale je již osvobozen od primárně pohybové funkce.
- Ocas může mít pro savce velmi pestrou škálu funkcí od uchopování předmětů, přes komunikaci až po termoregulační funkci.
- Vzhled ocasu je závislý na obývaném prostředí.
 - Fossoriální druhy mají ocas krátký, často redukovaný, bez výrazných vnějších znaků.
 - Akvatické druhy mají ocas průměrný, často adaptovaný k pohybu ve vodním prostředí, také bez výrazných vnějších znaků.
 - Terestrické druhy mají ve znacích týkajících se ocasu největší rozptyl, průměrná délka ocasu je často doplněna o výrazné vnější znaky.
 - Arboreální druhy mají ocas v průměru výrazně delší než všechny ostatní druhy, časté jsou výrazné vnější znaky.
- Alometrické koeficienty růstu ocasu jsou silně závislé na prostředí, ve kterém se daný druh nachází. Nejvyšší hodnota alometrického koeficientu se nachází u arboreálních druhů, u kterých je tento jev vysvětlen významem ocasu pro pohyb.
- Výrazný tip na konci ocasu je pozitivně závislý na délce ocasu a negativně na délce těla. Odlišně zbarvená báze ocasu je oproti tomu pozitivně závislá na délce těla a negativně na délce ocasu. Přesto mají oba znaky pravděpodobně komunikační funkci.
- S ohledem na výsledky práce je možné tvrdit, že vzhled ocasu má význam převážně komunikační.

10. Seznam literatury

- ALEKSIUK, M. (1970): The function of the tails as a fat storage depot in the beaver (*Castor canadensis*). *Journal of Mammalogy*, 51, 145- 148
- ALVAREZ, F., BRAZA, F., NORZAGARAY, A. (1976): The use of the rump patch in the fallow deer (*D. dama*). *Behaviour*, 56, 298–308
- ANDERSON (1872): *Proc. Zoolog. Soc.*, str. 210 a 786
- ANDĚRA, M., HORÁČEK, I. (2005): *Poznáváme naše savce*. 2. vydání, Sobotáles, Praha
- ANKEL-SIMONS, F. (1999): *Primate Anatomy, Second Edition: An Introduction*. Academic Press
- ANSELL, W. F. H. (1965): Standardisation of field data on mammals. *Zoologica Africana* 1, 1, 97-113
- BAXA, M. (2008): *Vznik, vývoj a ekoetologické významy tělních kreseb u kočkovitých šelem (Carnivora, Felidae)*. Bakalářská práce. Katedra filosofie a dějin přírodních věd PŘF UK, Praha
- BECKER, K., KEMPER, H. (1964): *Der Rattenkönig. Eine monographische Studie*. *Zeitschrift für angewandte Zoologie*, 2, 1-99
- BEGON, M., HARPER, J. L., TOWNSEND, C. R. (1997): *Ekologie. Jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc
- BERGE, O., CABRERA, I. G., HOLE, K. (1987): Response latencies in the tail-flick test depend on tail skin temperature. *Neuroscience Letters*, 86, 3, 284-288
- BLANCO, R. E., JONES W. W, RINDERKNECHT, A. (2009): The sweet spot of a biological hammer: the centre of percussion of glyptodont (Mammalia: Xenarthra) tail clubs. *Proceedings of the Royal Society B*, 2009, 276, 3971-3978
- BOPP, P. (1954): Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren: Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere. *Revue Suisse de Zoologie*, 61, 83-151
- BROCA (1872): *La Constitution des Vertebres caudales*, *Revue d'Anthropologie*
- BROOKE, M. DE L. (1998): Ecological factors influencing the occurrence of 'flash marks' in wading birds. *Functional Ecology*, 12, 3, 339-346

- BUCK, C. W., TOLMAN, N., TOLMAN, W. (1925): The tail as a balancing organ in mice. *Journal of Mammology*, 6, 267-271
- BURT, W. H. (1998): *A Field Guide to Mammals: North America north of Mexico* (Peterson Field Guides), 3rd edition. Houghton Mifflin Harcourt
- BURTON, M. (1970): *Systematic Dictionary of Mammals of the World*. Sphere Books, London
- CANTÚ-SALAZAR, L., FERNANDEZ, E. C., HIDALGO-MIHART, M. G. (2004): Observation of threat behaviour by a pygmy skunk (*Spilogale pygmaea*) in Jalisco, Mexico. *Mammalia*, 68, 1, 57–59
- CARO, T. (2005a): The Adaptive Significance of Coloration in Mammals, *BioScience* 55, 2, 125-136
- CARO, T. (2005b): *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press, Chicago
- COOPER, W. E, FREDERICK, W. G. (2009): Predator lethality, optimal escape behavior, and autotomy. *Behavioral Ecology*, 21, 1, 91-96
- DAGG, A. I. (1973): Gaits in mammals. *Mammal Review*, 3, 135-154
- DAMUTH J., MACFADDEN B. J. (1990): *Body size in mammalian paleobiology. Estimation and biological implications*. Cambridge University Press
- DARWIN, Ch. (2006): *O původu člověka*. Academia, Praha
- DEBLASE, A. F., MARTIN, R. E. (1974): *A manual of mammalogy: with keys to families of the world*. W. C. Brown
- DOMENICI, P., BATTY, R. S., SIMILA, T. (2000): Killer whales (*Orcinus orca*) feeding on schooling herring (*Clupea harengus*) using underwater tail-slaps: Kinematic analyses of field observations. *Journal of Experimental Biology*, 203, 2, 283-294
- DUBOST, G., GASC, J.-P. (1987): The process of total tail autotomy in the South-American rodent, *Proechimys*. *Journal of Zoology*, 212, 563–572
- EDMUNDS, M. (1974): *Defence in Animals: A Survey of Anti-predator Defences*. Longman, Essex

- EIBL-EIBESFELDT, I. (1951): Gefangenschaftsbeobachtungen an der persischen Wüstenmaus (*Meriones persicus persicus* Blandford): ein Beitrag zur Vergleichenden Ethologie der Nager. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 8, 400-423
- EISENBERG, J. F. (1989): *Mammals of the Neotropics, Volume 1: The Northern Neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana*. 1 edition, University of Chicago Press
- EISENBERG, J. F., REDFORD, K. H. (2000): *Mammals of the Neotropics (Volume 3): The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. 1 edition, University of Chicago Press
- EWER, R. (1968): *Ethology of Mammals*. Logos Press, London
- EWER, R. (1973): *The Carnivores*. Weidenfeld & Nicholson, London
- FELDHAMER, G. A., THOMPSON, B. C., CHAPMAN J. A. (2003): *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. 2nd edition, The Johns Hopkins University Press
- FELDHAMER, G. A., DRICKAMER, L. C., VESSEY, S. H., MERRITT, J. F., KRAJEWSKI, C. (2007): *Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology*. 3rd edition, The Johns Hopkins University Press
- FITZGIBBON, C. D., FANSHAWE, J. H. (1988): Stotting in Thomson's gazelles: an honest signal of condition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 2, 69–74
- FULTON, J., DUSSER de BARENNE, J. (1933): The representation of the tail in the motor cortex of primates, with special reference to spider monkeys. *Journal of Cell and Comparative Physiology*, 2, 399-426
- GAISLER, J., ZIMA, J. (2007): *Zoologie obratlovců. 2. přepracované vydání*. Academia, Praha
- GARBER, P. A., REHG, J. A. (1999): The ecological role of the prehensile tail in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 110, 3, 325–339
- GARDNER, L. A. (2008): *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. University Of Chicago Press
- GEER, A. van der, LYRAS, G., VOS, J. de, DERMITZAKIS, M. (2010): *Evolution of Island Mammals: Adaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands*. John Wiley and Sons

- GLUCKSMANN, A. (1974): Sexual dimorphism in mammals. *Biological Reviews*, 49, 423-475
- GROMOVÁ, V. I. (1962): Mlekopitajuščije. *Osnovy paleontologii*. Moskva
- HALL, B. K. (2007): *Fins into Limbs. Evolution, Development, and Transformation*. The University of Chicago Press
- HAMILTON, W. Jr (1958): Life history and economic relations of the opossum (*Didelphis marsupialis virginiana*) in New York State. *Cornell University Agricultural Experimental Station Memoirs*, 354, 1-48
- HANDRIGAN, G. R. (2003): *Concordia discors*: duality in the origin of the vertebrate tail. *Journal of Anatomy*, 202, 255–267
- HANNEY, P. (1975): *Rodents: their Lives and Habits*. David & Charles, Newton Abbot
- HAYSEN, V. (2008): Patterns of Body and Tail Length and Body Mass in Sciuridae. *Journal of Mammalogy*, 89, 4, 852-873
- HERSEK, M. J., OWINGS, D. H. (1993): Tail flagging by adult California ground squirrels: a tonic signal that serves different functions for males and females. *Animal Behaviour*, 46, 129-138
- HICKMAN, G. C. (1979): The mammalian tail: a review of functions. *Mammal Review*, 9, 143–157
- HIRTH, D., MCCULLOUGH, D. (1977): Evolution of alarm signals in Ungulates with special reference to white-tailed deer. *American Naturalist*, 111, 31-42
- HOFFMAN, K. A., MENDOZA, S. P., HENNESSY, M. B., MASON, W. A. (1995): Responses of infant Titi monkeys, *Callicebus moloch*, to removal of one or both parents: Evidence for paternal attachment. *Developmental Psychobiology*, 28, 7, 399–407
- HORNER, B. (1954): Arboreal adaptations of *Peromyscus*, with special reference to use of the tail. *Contribution from the Laboratory of Vertebrate Biology of the University of Michigan*, 61, 1-77
- HOWELL, A. B. (1923): Abnormal hairy growths upon the tails of the Heteromyidae. *Journal of Mammalogy*, 4, 56-58
- JACKSON, S. M. (2000): Glide angle in the genus *Petaurus* and a review of gliding in mammals. *Mammal Review*, 30, 1, 9–30

- JARVIK, E. (1996): The Devonian tetrapod *Ichtyostega*. *Fossils and Strata*, 40, 1-213
- JI, Q., LUO, Z., YUAN, Ch., TABRUM, A. R. (2006): A Swimming Mammaliaform from the Middle Jurassic and Ecomorphological Diversification of Early Mammals. *Science*, 311, 5764, 1123-1127
- JOHANSEN, K. (1962): Heat Exchange Through the Muskrat Tail. Evidence for Vasodilator Nerves to the Skin. *Acta Physiologica Scandinavica*, 55, 2-3, 160–169
- KARDONG, K. (2009): *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*, 5th edition. McGraw-Hill Science/Engineering/Math
- KARRER, R. (1970): The use of the tail by an old world monkey. *Primates*, 11, 171-175
- KIELAN-JAWOROVSKÁ, Z., GAMBARYAN, P. P. (1994): Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals. *Fossils and Strata*, 36, 1-92
- KIELAN-JAWOROVSKÁ, Z., PRESLEY, R., POPLIN, C. (1986): The cranial vascular system in taeniolabidoid multituberculae mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 313, 525-602
- KILEY-WORTHINGTON, M. (1976): The Tail Movements of Ungulates, Canids and Felids with Particular Reference to Their Causation and Function as Displays. *Behaviour*, 56, 1/2, 69-115
- KINGDON, J. (1988): *East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa*. University of Chicago Press
- KLEIMAN, D. L. (1971): The Courtship and Copulatory Behaviour of the green Acouchi, *Myoprocta pratti*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 29, 3, 259–278
- KLEIMAN, D. L. (1974): Patterns of behaviour in hystricomorph rodents. In: *The Biology of Hystricomorph Rodents*. Academic Press, London
- KOMÁREK, S. (2004): *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Dokořán, Praha
- LANGSTON, W. Jr., REISZ, R. R. (1981): *Aerosaurus wellesi*, new species, a varanopseid mammal-like reptile (Synapsida: Pelycosauria) from the Lower Permian of New Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1, 73-96

- LARSON, S. G., STERN, J. T. (2006): Maintenance of above-branch balance during primate arboreal quadrupedalism: Coordinated use of forearm rotators and tail motion. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, 71–81
- LAYNE, J. N. (1972): Tail autonomy in the Florida mouse, *Peromyscus floridanus*. *Journal of Mammalogy*, 53, 62-71
- LOMOLINO, M. V. (2005): Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32, 1683–1699
- LORENZ, K. (1963): *On Aggression*. Methuen, London.
- MARTIN, R. (1968): Reproduction and ontogeny in tree-shrews (*Tupaia belangeri*) with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 25, 409-532
- MECH, L. (1970): *The Wolf: The ecology and behaviour of an endangered species*. Natural History Press, New York
- MECH, L., BOITANI, L. (2003): *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press
- MICHENER, G. R. (1976): Tail autonomy as an escape mechanism in *Rattus*. *Journal of Mammalogy*, 57, 600- 603
- MILJUTIN, A. (2007): Rat Kings in Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences: Biology/Ecology*, 56, 1, 77
- MINELLI, A. (2000): Limbs and tail as evolutionarily diverging duplicates of the main body axis. *Evolution & Development*, 2, 157-165
- MINELLI, A. (2003): The origin and evolution of appendages. *International Journal of Developmental Biology*, 47, 573-581
- MOORING, M. S., BLUMSTEIN, D. T., REISIG, D. D., OSBORNE, E. R., NIEMEYER, J. M. (2007): Insect-repelling behaviour in bovids: role of mass, tail length, and group size. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, 383–392
- MURRAY, J. D. (1988): How the leopard gets its spots. *Scientific American*, 256, 80-87
- NOWAK, R. M. (1999a): *Walker's Mammals of the World*, Johns Hopkins University Press, Baltimore

- NOWAK, R. M. (1999b): Walker's Primates of the World, Johns Hopkins University Press, Baltimore
- NOWAK, R. M. (2005): Walker's Marsupials of the World, Johns Hopkins University Press, Baltimore
- ORTOLANI, A. (1999): Spots, stripes, tail tips and dark eyes: Predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67, 4, 433–476
- PEKÁR, S., BRABEC, M. (2009): Moderní analýza biologických dat. Zobecněné lineární modely v prostředí R. Scientia, Praha
- PIVETEAU, J., LEHMAN, J.-P., DECHASEAUX, C. (1978): Précis de paleontologie des vertébrés. Mason, Paris
- POUGH, F. H., JANIS, Ch. M., HEISER, J. B. (2005): Vertebrate life. 7. přepracované vydání. Pearson/Prentice Hall
- RAND, R. P., BURTON, A. C., ING, T. (1965): The tail of the rat, in temperature regulation and acclimatization. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 43, 2, 257-267
- REDFORD, K. H., EISENBERG, J. F. (1992): Mammals of the Neotropics, Volume 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. 1 edition, University of Chicago Press
- REYNOLDS, P. S. (1993): Size, shape, and surface area of beaver, *Castor canadensis*, a semiaquatic mammal. *Canadian Journal of Zoology*, 71, 5, 876-882
- ROČEK, Z. (2002): Historie obratlovců. Evoluce, fylogeneze, systém. Academia, Praha
- ROMER, A. S., PRICE, L. W. (1940): Review of the Pelycosauria. Special Paper - Geological Society of America, 28, 1-538
- ROMER, A. S. (1986): The Vertebrate Body, 6th edition. Saunders College Pub, Philadelphia
- RUNDUS, A. S., OWINGS, D. H., JOSHI, S. S., CHINN, E., GIANNINI, N. (2007): Ground squirrels use an infrared signal to deter rattlesnake predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 36, 14372-14376
- SANTORI, R. T., VIEIRA, M. V., ROCHA-BARBOSA, O., MAGNAN-NETO, J. A., GOBBI, N. (2008): Water Absorption of the Fur and Swimming Behavior of Semiaquatic and Terrestrial Oryzomine Rodents. *Journal of Mammalogy*, 89, 5, 1152-1161

- SCOTT, W. B. (1888): On some new and little known creodonts. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 9, 155-185
- SCHMITT, D., ROSE, M. D., TURNQUIST, J. E., LEMELIN, P. (2005): Role of the prehensile tail during ateline locomotion: Experimental and osteological evidence. *American Journal of Physical Anthropology*, 126, 435–446
- SCHULTE-MERKER, S., EEDEN, F. J. M. Van, HALPERN, M. E., KIMMEL, C. B., NÜSSLEIN-VOLHARD, C. (1994): no tail (ntl) is the zebrafish homologue of the mouse T (Brachyury) gene. *Development*, 120, 1009-1015
- SHARGAL, E., RATH-WOLFSON, L., KRONFELD, N. AND DAYAN, T. (1999): Ecological and histological aspects of tail loss in spiny mice (Rodentia: Muridae, *Acomys*) with a review of its occurrence in rodents. *Journal of Zoology*, 249, 187–193
- SIGMUND, L., HOUBA, M., POLCAROVÁ, V., ROB, P., HANÁK, V., PRAVDA, O. (1994): *Zoologie strunatců*. Karolinum, Praha
- SIMONS, E. I. (1964): The early relatives of man. *Scientific American*, 211, 7, 50-62
- SKINNER, J. D., CHIMIMBA, Ch. T. (2005): *The Mammals of the Southern African Sub-region*. 3rd edition, Cambridge University Press
- SMYTHE, N. (1970): On the existence of 'pursuit invitation' signals in mammals. *American Naturalist*, 104, 491-494
- SOUKUP, P. (2006): Proč užívat hierarchické lineární modely. *Sociologický časopis*, 42, 5, 987-1012
- STANKOWICH, T. (2008): Tail-Flicking, Tail-Flagging, and Tail Position in Ungulates with Special Reference to Black-Tailed Deer. *Ethology*, 114, 875–885
- STONER, C. J., CARO T. M., GRAGAM, C. M. (2003): Ecological and behavioral correlates of coloration in artiodactyls: systematic analyses of conventional hypotheses. *Behavioral Ecology*, 14, 6, 823-840
- THEWISSEN, J. G. M., HUSSAIN, S. T., ARIF, M. (1994): Fossil evidence for the origin of aquatic locomotion in Archaeocete Whales. *Science*, 263, 210-212
- THORINGTON, R. W. Jr (1966): *The biology of rodent tails: a study of form and function*. Arctic Aeromedical Laboratory, Technical Report, 65, 8, 1-137

- TSUJI, K., MATSUO, T., ISHIKAWA, T. (1986): Developmental Changes in the Caravaning Behaviour of the House Musk Shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, 99, 117-138
- VESELOVSKÝ, Z. (2008): *Etologie. Biologie chování zvířat*. Academia, Praha
- WALKER, C., VIERCK, Ch. J., RITZ, L. A. (1997): Balance in the cat: role of the tail and effects of sacrocaudal transection. *Behavioural Brain Research*, 91, 41-47
- WEIR, B. (1971): A trapping technique for tuco-tucos, *Ctenomys talarium*. *Journal of Mammalogy*, 52, 836-839
- WILSON, D. E., MITTERMEIER, R., ed. (2009): *Handbook of the Mammals of the World, Volume 1: Carnivores*. Lynx Edicions
- WRIGHT, P. G. (1977): Observations on the anatomy of the tail in the vervet monkey, *Cercopithecus*, which bear on thermoregulatory function in the organ (Primata: Cercopithecidae). *Zoologica Africana*, 12, 475-483
- YOUNG, J. Z. (1975): *The Live of Mammals: Their Anatomy and Physiology*. Second Edition. Clarendon Press, Oxford
- ZEUNER, F. E. (1963): *A history of domesticated animals*. Harper & Row, New York
- ZVÁRA, K (2006): *Biostatistika*. Karolinum, Praha

Internetové zdroje:

AAE (2011): http://www.allaboutexotics.com/wp-content/uploads/2009/05/664px-Springbok_Namibia.jpg. Citováno dne 25. 8. 2011

Conservation (2011): Conservation database for lorises and pottos, chapter: health database, <http://www.loris-conservation.org/database/seen>. Citováno dne 3. 8. 2011

IUCN (2011): IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <http://www.iucnredlist.org>. Citováno dne 1. 8. 2011

MSW (2011): Mammal Species of the World, 3rd edition. <http://www.vertebrates.si.edu/msw/mswcfapp/msw/index.cfm>. Citováno dne 1. 8.

2011Statistika (2011): Neparametrické testy. <http://math.feld.cvut.cz/ftp/bartik/Mek/Nonparametric%20Tests.pdf> . Citováno dne 25. 8. 2011

SZMN (2011): http://szmn.sbras.ru/old/picts/Mammalia/Allactaga_elater.jpg. Citováno dne 25. 8. 2011

Yourdictionary (2011): <http://images.yourdictionary.com/images/definitions/lg/fallow-deer.jpg>. Citováno dne 25. 8. 2011

<http://www.google.cz/imghp?hl=cs&tab=ii>

<http://cs.wikipedia.org/>

<http://www.edgeofexistence.org/index.php>

<http://www.afrotheria.net/ASG.html>

<http://digimorph.org/index.phtml>

<http://archive.fieldmuseum.org/tanzania/index.html>

<http://www.arkive.org/>

<http://thewebsiteofeverything.com/>

<http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/index.html>

<http://www.novelguide.com/>

<http://www.bucknell.edu/msw3/>