

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Oddělení ekologie a etologie

Magisterská diplomová práce

Morfologické a behaviorálne znaky komenzálnej populácie

***Acomys cahirinus* z Egypta**

(Rodentia: Muridae)

Kristína Benkovičová

Vedúci diplomovej práce: RNDr. Daniel Frynta, Dr.

2006

Prehlasujem, že danú diplomovú prácu som vypracovala sama, len s použitím citovanej literatúry.

Kristína Benkovičová.

Pod'akovanie

Rada by som pod'akovala všetkým, ktorý mi pomáhali so vznikom diplomovej práce. Predovšetkým svojmu školiteľovi Dr. D. Fryntovi, PhD. za všestrannú pomoc, cenné pripomienky a značnú trpezlivosť pri vedení tejto práce. Ďakujem RNDr. V. Vohralíkovi za poskytnutú literatúru a Mgr. P. Mikulové za veľkú časť kosterného materiálu, rady a poskytnutú literatúru. Ďalej veľká vďaka patrí Mgr. M. Novákovej, ktorá sa starala o chovy, aby som sa mohla naplno venovať písaniu práce. Svojej rodine ďakujem za neutíchajúcu podporu počas celého štúdia, trpezlivosť a pochopenie. V neposlednom rade ďakujem Ing. O. Holubovi za psychickú podporu, ochotnú pomoc a povzbudenie.

Obsah

Úvod	1
Komenzalizmus ako úspešná životná stratégia	2
<i>Acomys cahirinus</i> ako modelové zviera na skúmanie efektov komenzalizmu	6
Do akej miery súvisí morfológia postkraniaľu s habitatom?	13
Materiál a metodika I.	31
Výpočty I.	38
Diskusia I.	59
Explorácia.	62
Materiál a metodika II.	72
Výpočty II.	76
Diskusia II	95
Záver	98
Citácie.....	99
Prílohy	116

Úvod

Vo svojej diplomovej práci som sa zamerala na skúmanie morfológických a behaviorálnych rozdielov medzi komenzálnou a nekomenzálnou populáciou *Acomys cahirinus*. Najprv som sa pokúšala nájsť odlišnosti v postkraniále, ktoré by boli natoľko jednoznačné, že by podľa nich bolo možné zaradiť jedincov do jednotlivých populácií resp. druhov. Predpokladala som, že adaptácie na zmenený habitat sa odrazia v prispôbeniach na kostre. Najmä, že dôjde k odlíšeniu komenzálov od nekomenzálov, keďže všetky voľne žijúce druhy *Acomys* zo skupiny *cahirinus-dimidiatus* majú veľmi podobnú ekológiu.

V druhej časti diplomovej práce som skúmala správanie jednotlivých druhov. K tomu som použila jednoduchý test voľnej explorácie. Hlavnou myšlienkou bolo zistiť v čom sa medzi sebou líšia populácie myší využívajúce ľudské príbytky od tej voľne žijúcej.

Teoreticky by mohli nastať tri situácie. Zistíme, že nedošlo ani k zmene morfológie ani k zmene správania. Buď čas potrebný na adaptáciu k novému prostrediu nebol dostatočný, alebo selekčný tlak pôsobiaci na správanie a na morfológiu nie je tak silný ako sme predpokladali. Od prechodu ku komenzalizmu uplynula pomerne krátka doba, ale keďže nové prostredie kladie na zvieru nové nároky, je tento výsledok najmenej pravdepodobný.

Ďalšia situácia, ktorá pripadá v úvahu je, že správanie bude na rozdiel od morfológie odlišné. Správanie je považované za pomerne rýchlo sa meniaci znak. Nebolo by neočakávané, keby zmena správania predchádzala zmene omnoho konzervatívnejšieho znaku – morfológie.

Najideálnejšie by bolo, keby sa preukázala zmena oboch sledovaných znakov. Za najviac desaťtisíc rokov, ktoré ubehli od prechodu ku komenzálnemu životu sa vystriedalo mnoho generácií myší a čas nezbytný k adaptácii na nové prostredie by mal byť postačujúci. Keby k adaptácii nedošlo, druh by do dnešnej doby nemusel prežiť.

Zmeny na kostre i tie v správaní môžu odrážať aj fylogenetické vzťahy medzi jednotlivými druhmi, alebo môžu byť vysvetliteľné iba ich odlišnou ekológiou. Ak by sa rozdiely dali vysvetliť ekologicky, znamenalo by to, že prechodom ku komenzalizmu sa vytvorili adaptácie zvyhodňujúce daný druh v novom prostredí.

Komenzalizmus ako úspešná životná stratégia

K najstarším druhom zvierat, ktoré prešli ku komenzálnemu spôsobu života patrí *Mus musculus*, ktorá sa objavila na východnom pobreží Stredozemného mora už 12 000 rokov pred naším letopočtom. Jej postupný prechod ku komenzalizmu súvisí so vznikom poľnohospodárstva a rozvojom miest. Pasívnym transportom loďami *M. musculus* kolonizovala všetky kontinenty a mnohé ostrovy. Do západnej Európy a západnej časti Stredozemného mora *M. musculus* prenikla pravdepodobne z dnešného Turecka (Gündüz *et al.*, 2005) až behom doby železnej (1000- 300 p.n.l.) (Cucchi *et al.* 2005). Do Severnej, Južnej Ameriky a na pacifické ostrovy sa dostala až v 15. storočí (Boursot, *et al.*, 1993), keď tam Európania založili prvé osady. Najneskôr dorazila do Austrálie (v 18. storočí). Dnešné rozšírenie myši domácej je kosmopolitné.

Hlodavce majú určitú predispozíciu ku synantropnému životu. Sú nenáročné na prostredie, môžu mať niekoľko vrhov za rok s pomerne veľkým počtom mláďat (1-16), mláďatá dospievajú rýchlo a pomerne skoro sa začínajú rozmnožovať. K ich úspešnému rozšíreniu v nemalej miere prispela aj ich malá veľkosť, ktorá im umožňuje schovať sa v prevážanom zrne, sene či slame, schopnosť vydržať nejakú dobu bez vody a schopnosť rozmnožovať sa i behom prepravy (Pocock *et al.*, 2005). Samozrejme, že hlodavce ako myš, krysa či potkan nie sú jediné komenzálne druhy, ale jednoznačne patria k tým najúspešnejším a na väčšine areálu svojho rozšírenia žijú komenzálne.

Komenzálny život predstavuje veľkú zmenu v prostredí a tým selekčných tlakov, preto je možné predpokladať podstatnú zmenu celej rady znakov. Výhodou komenzalizmu je hlavne znížená miera predácie a vnútrodruhovej kompetície o potravu, dostupnosť potravín počas celého roka a ochrana pred klimatickými zmenami a zmenami počasia. S tým súvisia i morfológické a behaviorálne rozdiely medzi populáciami druhov žijúcimi voľne a tými žijúcimi v blízkosti človeka.

Komenzálna populácia zvyknú mávať vyššiu hustotu (až 70 myší na m²) oproti nekomenzálnym (150 myší na hektár) (Pocock *et al.*, 2005), ktoré sú tým pádom menej teritoriálne. Vzhľadom na dostatok potravy nie sú synantropné populácie nútené podniknúť dlhé výpravy za potravou a ich disperzia je len na malé vzdialenosti, ktoré málokedy presiahnu 25 m. Vo väčšine prípadov je podmienená vysokou hustotou jedincov na danom teritóriu. V malých populáciách môže chýbať, ale so zväčšovaním veľkosti populácie sa stáva častejšou. Na druhú stranu, nekomenzálny jedinci si potravu musia

aktívne vyhľadávať a tak u nich nie sú výnimočné ani potulky do vzdialeností presahujúcich 100m. Ich disperzia je sezónne závislá (Pocock *et al.*, 2005).

Dostupnosť potravy a vysoké hustoty, ktoré dosahujú komenzálne populácie myší môžu ovplyvniť i mieru agresivity jak medzi samcami, tak i medzi samicami. Pokusy robené na nekomenzálnych populáciách *Mus musculus* z rôznych geografických lokalít (Blízky Východ a Lýbia) ukázali, v porovnaní s komenzálnymi populáciami, vysokú mieru agresivity nielen pri strete samcov, ale i medzi samicami. Toto antagonistické správanie môže byť spojené s vytváraním zásob a obranou úkrytov. Tvorba zásob u komenzálov nie je nezbytná, lebo zdrojov potravy je nadbytok a teritorialita u samíc je nepravdepodobná (Frynta *et al.*, 2005).

Medzi drobnými saccami je neobvyklé, aby sa reprodukcia neriadila fotoperiódou, ale teplotou a množstvom dostupnej potravy ako to je u *Mus musculus*. Tak sa komenzálni jedinci môžu rozmnožovať počas celého roka (Pocock *et al.*, 2004). Majú prístup k nadbytku potravy a pred nepriaznivým počasím sú chránení. Stihnú i 5-10 vrhov za rok. Aj to prispieva k úspešnosti komenzálov. V miernom pásme sa nekomenzálne myši počas zimy nerozmnožujú a v rozmnožovaní vykazujú značnú sezonalitu (Singleton *et al.*, 2001).

Život s ľuďmi spôsobil, že komenzálne populácie prišli do styku s predátormi, ktorí tiež využívajú výhod súžitia s ľuďmi. Predátormi voľne žijúcich populácií sú prevažne sympatricky žijúci hadi (Carere *et al.*, 1999), sovy ako napríklad púštik obecný (Hendrie *et al.*, 1998; Eilam *et al.*, 1999) a dravci. Synantropné druhy sa potýkajú s úplne odlišnými predátormi, a tak môžeme predpokladať, že sa to odrazí aj v ich odlišných únikových stratégiách. Ich hlavnými predátormi sú kočky domáce (Bock *et al.*, 2002), potkany a dokonca i kuratá (Pocock *et al.*, 2004). Ľudské sídla sú do značnej miery vertikálne štruktúrované, preto môžeme očakávať, že synantropní jedinci toho využijú, aby sa dostali z dosahu kočky, ktorá dokáže vyskočiť niekoľko metrov do výšky. Komenzálne žijúce hlodavce by mohli vykazovať väčšiu obratnosť pri šplhaní, či väčšiu mrštnosť. Tento selekčný tlak na zmenu správania sa môže odraziť v nejakých modifikáciách na kostre.

Následkom ľahkej dostupnosti potravy v blízkosti ľudských obydľí sa zväčšili telesné rozmery komenzálnych jedincov. Za posledných 50 rokov sa zväčšila veľkosť tela komenzálnych šeliem v Izraeli. Hyena (*Hyaena hyaena*), jezevec (*Meles meles*), šakal (*Canis aureus*) a vlk (*Canis lupus*) sa priživujú na odpadkoch, prejdených zvieratách na cestách, poľnohospodárskych plodinách a ich škodcoch (hraboš) a mršinách dobytká a

hydiny, ktorých sa farmári ilegálne zbavujú. Aj napriek globálnemu otepľovaniu sa veľkosť tela nezmenšila ako by sa dalo očakávať podľa Bergmannovho pravidla. Výhodou veľkého tela je aj možnosť obhájiť väčšie územie, ktoré môže poskytnúť viac potravy (Yom-Tov, 2003).

Pomocou ľudského transportu loďami sa jak myši, tak krysy dostali na oceánske ostrovy. Na tých neobývaných ostrovoch sa vrátili späť ku nekomenzálnemu spôsobu života. Ale úspešnú kolonizáciu im umožnila ich prispôsobivosť a ich dočasný komezalizmus. Na mnohých ostrovoch sa im začalo dariť, hlavne vďaka absencii prirodzených predátorov. To malo za následok zväčšenie ich veľkosti tela oproti populáciám z Európy (Jones *et al.*, 2003).

Bohužiaľ to malo i negatívny vplyv na prítomnú faunu, hlavne to ohrozilo endemické druhy. Druhy rodu *Rattus* (*R. norvegicus*, *R. rattus* a *R. exulans*) obývajú až 90% súostroví, kde ohrozujú ostrovnú flóru, bezobratlí, plazi, ptáky i savce. Preto je faetaon červenozobí (*Phaethon aetherus*), kormorán ušatý (*Phalacrocorax auritus*), racek (*Larus heermanni*), terej (*Sula leucogaster*) a netopier (*Myotis vivesi*) z ostrova San Jorge v Kalifornskom zálive (Donlan *et al.*, 2003), kagu chchocholatý (*Rhynchoceros jubaus*) z Novej Kaledónie, hatéria (*Sphenodon punctatus*) z Nového Zélandu a mnoho ďalších druhov ohrozených zavlečenými hlodavcami, resp. patria k ohrozeným druhom. Nielen potkani a krysy, ale aj myši prispeli k ohrozeniu ostrovnej fauny a flóry. Nízke hustoty niektorých druhov bezobratlích na ostrove Marion sú zapríčinené prítomnosťou myši *Mus musculus* (Crawford & Scholtz, 1987). Myši majú neblahý vplyv i na zdejšiu ptačiu faunu, napríklad na populáciu štitonosu černozebeho (*Chionis minor*) (Chown & Smith, 1993; Huyser *et al.*, 2000). Odstránenie zavlečených hlodavcov pomocou prípravkov na ich hubenie je proces zdĺhavý a nákladný, i keď bol na 90 ostrovoch úspešný (Townes & Ballantine 1993; Saunders *et al.*, 2001).

Komenzálni jedinci nám môžu poodhaliť príchod a kolonizáciu pacifických ostrovov prvými ľuďmi. Skonstruovaním molekulárneho stromu *R. exulans*, ktorá nie je na ostrovoch pôvodná, je možné vypátrať cesty, ktorými sa uberali predkovia dnešných Polynézanov a Novozélandčanov. Tak sa prišlo na to, že na Nový Zéland priplávali ľudia dvakrát. Prvý kontakt naviazali ľudia z Novej Kaledónie 1 800 rokov pred našim letopočtom a až o 1000 rokov neskôr prišli dnešní predkovia Maurov z Polynézie (Matisoo-Smith, 2002).

Hlodavce žijúce v bezprostrednej blízkosti človeka znamenajú ohrozenie zdravia ľudí prenosnými chorobami (salmonela) a parazitami (toxoplazma a hlístice) (Henzler &

Opitz, 1992; Reperant & Deplazes, 2005). Na to, aby hlodavce znamenali hrozbu pre zdravie ľudí, nemusia žiť nevyhnutne priamo v ľudských príbytkoch. Darí sa im dobre i v mestských parkoch, zoologických zahradách a všade tam, kde sa vyskytuje súvislá krovinná vegetácia (Castillo *et al.*, 2003). Deratizačné programy na ich vyhubenie sú dosť nákladné a aj napriek systematickému boji proti škodcom, komenzálnym populáciám sa darí a naďalej prežívajú.

Rozvoj kultúrnej krajiny, kácanie lesov a rozširovanie poľnohospodárskej činnosti negatívne zasiahol do životného prostredia mnohých druhov. Tým hrozí vyhubenie buď následkom úbytku ich habitatov, alebo priamym konfliktom s farmármi, ktorí ich strieľajú ako napríklad makakov (*Macaca radiata radiata*) v Indii (Singh & Rao, 2003). Smutná je i história vakovlka (*Thylacinus cynocephalus*), ktorého posledný jedinec zahynul roku 1936 v tasmánskej ZOO. Jeho vyhubenie prebehlo tak rýchlo, že sa o jeho spôsobe života podarilo zaznamenať len málo. Stret s človekom má na väčšinu druhov negatívny dopad.

Relatívne málo druhov sa dokáže prispôbiť komenzálnemu životu a využívať jeho výhody. Týka sa to hlavne hlodavcov, ktorý osídlili celý svet prevažne pasívnym transportom. Ale sú aj taký, ktorý sami aktívne zväčšili svoj areál s postupným rozvojom ľudských sídel. Takých príkladov je veľa a tak uvádzam aspoň jeden. Medzi rokom 1880 a 2000 pôvodne na trópy viazaný vlhovec (*Quiscalus mexicanus*) expandoval z Mexika a južného Texasu smerom na sever USA až do 1 700 km vzdialenej Minnesoty. Na väčšine územia je vlhovec dokonca stálym, neľahkým vtákom, ktorý zimuje v 17 z 20 amerických štátov, v ktorých sa bežne rozmnožuje (Wehtje, 2003).

Takouto flexibilitou a prispôbením sa novému prostrediu sa vyznačuje pomerne málo druhov. Preto je zaujímavé zistiť, ktoré morfológické a behaviorálne znaky ich predurčujú k takému úspechu. Napriek neustálemu prenasledovaniu a deratizáciám patria komenzálové k najrozšírenejším druhom. Vo svojej diplomovej práci sa zameriam na niektoré fenotypové znaky, ktorými by sa mohli líšiť komenzálne a nekomenzálne populácie. Do akej miery sa mi to podarilo ponechávam na čitateľovi.

***Acomys cahirinus* ako modelové zviera na skúmanie efektov komenzalizmu**

Väčšina prác týkajúcich sa komenzalizmu bola napísaná o myšiach domácich, potkanoch a krysách. V mojej diplomovej práci by som sa však rada zamerala na rozdiely v komenzálnych a nekomenzálnych populáciách myší rodu *Acomys*. *Acomys cahirinus* je jedným z mála druhov hlodavcov, ktoré prešli lokálne k synantropnému spôsobu života. Naviac k tomuto prechodu došlo v oblasti starej civilizácie (Káhira) (Osborn & Helmy, 1980) a teda celý proces mohol prebiehať po zrovnateľne dlhú dobu, ako v prípade myši domácej. Fylogenetické vzťahy druhov v rámci rodu *Acomys* sú známe a preto je možné určiť, ktorý stav znaku je pôvodný a ktorý odvodený.

Ekológia a reprodukcia

Bolo popísaných 52 druhov rodu *Acomys* obývajúcich Afriku, Blízky východ, Arabský polostrov, Turecko, Irán, Pakistan, Krétu a Kypr (Bates, 1994). Dnes z pôvodných 52 druhov rozoznávame 17 (Wilson & Reeder, 2005). Za svoje druhové meno vďaka bodlinám, ktoré im vyrastajú na chrbte zo srsti. Sú to sociálne druhy žijúce v skupinách 5-8 samíc a 2-5 samcov (Neal, 1983). Vyskytujú sa v stepných a polopúštnych biotopoch, kde obývajú skalnaté pukliny s predvídateľnými a miernejšími mikroklimatickými podmienkami v porovnaní s okolitým podnebiem (Nevo, 1985). Živia sa plžmi, hmyzom, semenami a rastlinným materiálom (Nowak, 1999).

Vzhľadom na to, že sa myši bodlinaté vyskytujú v nehostinnom aridnom prostredí, nájdeme u nich behaviorálne a fyziologické adaptácie umožňujúce im prežitie počas nepriaznivého obdobia. Majú primárne nočnú aktivitu, pričom začínajú aktivovať okamžite po zotmení a svetlo má na aktivitu silný inhibičný efekt (Weber & Hohn, 2005). Posunom aktivity do nočných hodín sa vyhnú vysokým teplotám a horúčavu prečkávajú vo vhodných mikrohabitatoch ako sú skalné pukliny. Tým obmedzujú stratu vody, ktorá je v suchých oblastiach limitujúcim faktorom (Haim & Rozenfeld, 1993).

Ďalším prispôbením k suchému podnebiu je schopnosť myší bodlinatých získavať vodu z potravy (Degen & Kam, 1992), hlavne z hmyzu, sukulentov a plžov (Broza & Nevo, 1994) a minimalizovať stratu vody močením. Preto je moč veľmi

koncentrovaná a obsah močoviny v moči patrí medzi savcami k najvyšším (Shkolnik & Borut, 1969).

Dokonca aj keď je potrava dostupná tak *Acomys* šetria so zdrojmi energie. Ich metabolizmus je v porovnaní s druhmi zrovnateľnej veľkosti len polovičný. Pri nedostatku potravy svoj metabolizmus dokážu ešte o polovicu znížiť. Tento pokles metabolizmu navyše nemá žiadny vplyv ani na ich teplotu tela, ani na ich aktivitu. Oboje zostávajú nezmenené (Merkt & Taylor, 1994).

Druhom najlepšie adaptovaným na polopúšte je *A. russatus*, ktorá sa vyskytuje i v oblastiach, kde ostatné druhy *Acomys* nie sú prítomné. Strata vody vyparovaním je u nich najnižšia a sú schopný konzumovať omnoho suchšiu potravu. Tým pádom je u nich tolerancia k extrémnym teplotám vyššia (Kam & Degen, 1993). *A. russatus* má ako jediný z pomedzi *Acomys* druhov diurnálnu aktivitu, a to na území, kde sa vyskytuje sympatricky s inými druhmi *Acomys* (Shkolnik, 1971). Ale na druhú stranu preto trávi viac času na slnku a jeho adaptácie k suchšiemu prostrediu sú z tohto dôvodu lepšie vyvinuté.

Druhy rodu *Acomys* sa vyznačujú reprodukčným cyklom striktne závislým na fotoperióde (dlhšie dni stimulujú rozmnožovanie). Rozmnožovanie je načasované do obdobia najväčšej hojnosti potravy. Začína v máji pred príchodom dažďov a končí v októbri na konci dažďového obdobia (Sicard & Fuminier, 1996).

Majú u hlodavcov nezvyklo dlhú brezosť (36-39 dní), po ktorej sa rodia značne vyspelé 2-3 mláďatá. Mláďatá sa rodia väčšinou s otvorenými očami, osrstené a okamžite schopné pohybu (Neal, 1983). Výnimkou je *A. subspinosus*, ktorého mláďatá sú síce semi-prekociálne, ale majú veľmi rýchly postnatálny vývoj (Dempster *et al.*, 1992). Napriek tomu, že by sa *Acomys cahirinus* kvôli vysokej investícii do mláďat vyplatilo manipulovať s pomerom pohlaví, sekundárny pomer pohlaví sa od pomeru 1:1 neodchyľuje (Young, 1976; Nováková, 2005).

Fylogenetické vzťahy

Na základe morfológie lebky a chrupu bol rod *Acomys*, ktorého sesterský druh je *Uranomys* (Denys *et al.*, 1992), radený do čeľadi Muridae (Denys *et al.*, 1990). Ale jeho zatriedenie bolo spochybnené na základe imunologického výskumu (Fraguedakis-Tsolis *et al.*, 1993) a DNA-hybridizácie (Chevret *et al.*, 1993; Chevret & Hänni, 1994), kde sa

ukázalo, že by myši bodlinaté mohli mať bližšie k pískomilom než k myšovitým. Agulnik a Silver došli k rovnakému záveru porovnávaním 583-nukleotidovej sekvencie *A. cahirinus* s piatimi druhmi hlodavcov. Podľa nich má *A. cahirinus* tak blízko k pískomilovi mongolskému (*Meriones unguiculatus*), ako má krysa k potkanovi (Agulnik & Silver, 1996). Chevret predpokladá, že podobnosť morfológie lebky a chrupu u *Acomys* a ostatných myšovitých je zapríčinená konvergenciou znakov. Avšak, žiadny synapomorfny znak v morfológii lebky a chrupu nespája *Acomys* s pískomilami.

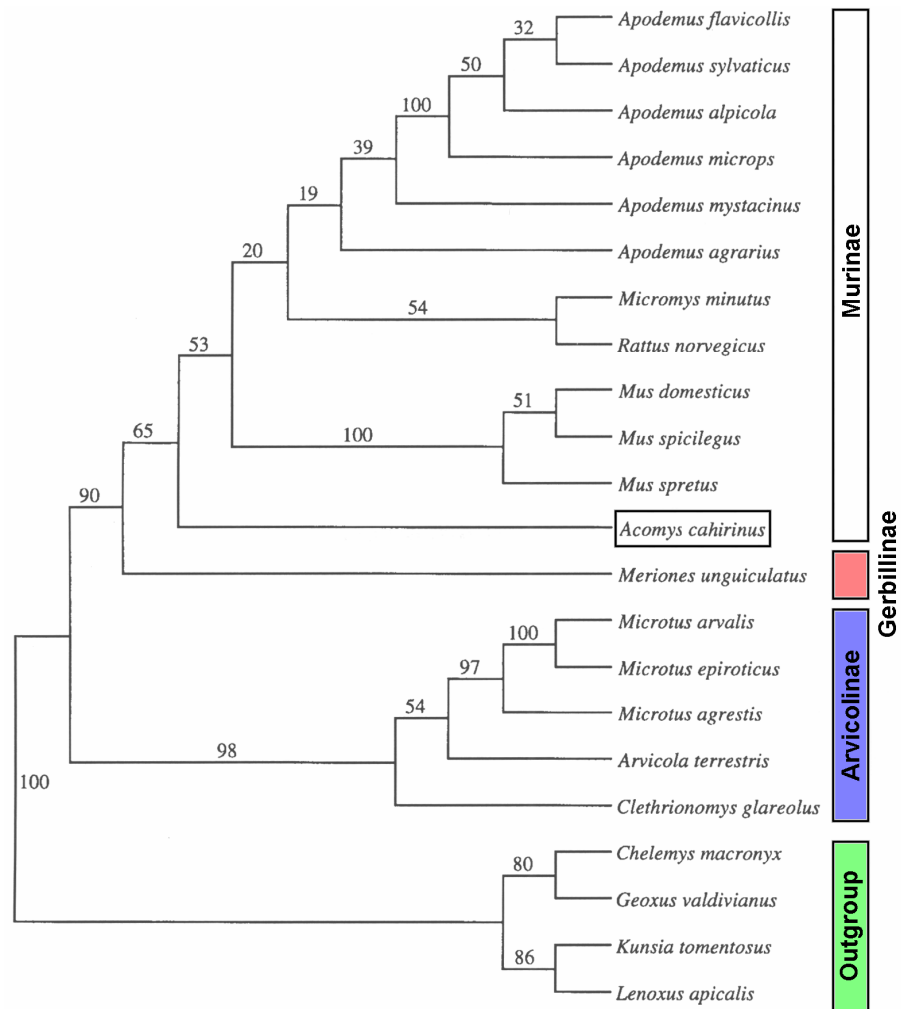
Pôvodne bol len jeden proteín, a to inzulín, sekvenovaný u *Acomys*. Rod *Acomys* má len jeden gén pre preproinzulín na rozdiel od *Rattus* a *Mus*, ktorý majú tento gén duplikovaný. Ďalší rozdiel je na tretej pozícii v inzulínovom reťazci A, kde u *Acomys* tam je prítomná aminokyselina asparagín a u *Mus* a *Rattus* lyzín. Prítomnosť jediného génu pre preproinzulín a prítomnosť asparagínu na 3. pozícii v proteínovom reťazci je bežná aj u iných sŕvcov a preto by sa nemal na ňu klásť pri vytváraní fylogenetického stromu taký dôraz (Graur, 1994).

Sekvenovaním mitochondriálnej gémovej sekvencie 12S rRNA sa ukázalo, že gerbillinae a acomynae nemajú k sebe tak blízko, ako sa pôvodne myslelo (Hänni *et al.*, 1995). Blížšiu príbuznosť medzi pískomilami a myšiami bodlinatými nepreukázala ani sekvenácia génu pre pankreatickú ribonukleázu A (Dubois *et al.*, 1999). Martin *et al.* sekvenovaním cytochromu *b* a použitím metód maximálnej parsimonie (obr. 1), neighbor-joining metódy a maximálneho likelihoodu potvrdil zatriedenie rodu *Acomys* do Muridae. *Acomys* je sesterským taxónom ostatným rodom z čeľadi Muridae (Martin *et al.*, 2000). Dnes rod *Acomys* radíme medzi zástupcov čeľadi myšovitých.

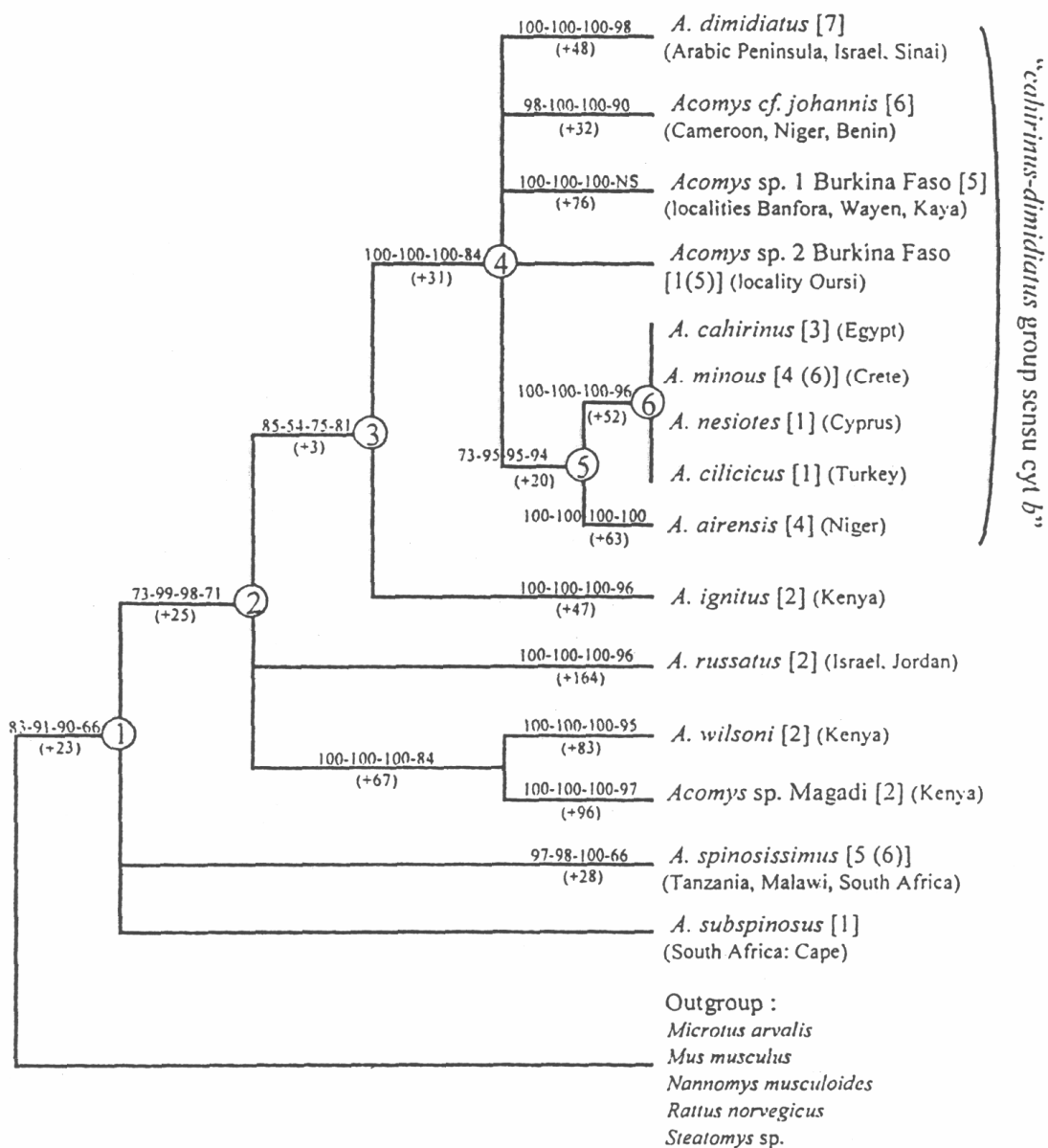
Jednotlivé druhy myší bodlinatých sú si navzájom morfologicky tak podobné, že donedávna boli niektoré druhy považované za jediný druh. Nie je to tak dávno, čo boli *A. dimidiatus* a *A. airensis* pokladané za synonyma *A. cahirinus*. Druhy v rámci tzv. „*cahirinus-dimidiatus*“ komplexu, kam patrí aj *A. cilicicus*, *A. minous*, a *A. nesiotetes*, sú si navzájom veľmi podobné. Morfologicky sú *A. minous*, *nesiotetes* a *cilicicus* od seba takmer nerozoznateľné. Opodstatnenosť druhov *A. airensis*, *A. cahirinus* a *A. dimidiatus* bola potvrdená na základe kraniálnych parametrov (Denys *et al.*, 1994).

O rozlíšenie jednotlivých druhov v rámci „*cahirinus-dimidiatus*“ komplexu sa pokúšal i Barome. Cytochrom *b* sekvencia *A. minous*, *A. nesiotetes*, *A. cilicicus* a *A. cahirinus* je veľmi podobná. Maximálny rozdiel v tejto nukleotidovej sekvencii medzi týmito druhmi je 1,6%, čo odpovedá vnútrodruhovému rozdielu zaznamenanému u iných *Acomys* taxónov pre cyt *b*. To nepochybne naznačuje monofyletický pôvod *A. cahirinus*-

minous-nesiotes-cilicicus skupiny. Fylogeneze cyt *b* potvrdila rozdiely medzi sympatricky sa vyskytujúcimi druhmi *A. russatus* a *A. dimidiatus* (Barome *et al.*, 2001a). Vzájomné vzťahy jednotlivých druhov sú znázornené na obrázku 2.



Obr. 1. Fylogenetický strom zostavený metódou maximálnej parsimonie kompletnej cytochrom *b* sekvencie. Znázorňuje vzťahy medzi druhmi čeľade Murinae, Arvicolinae a Gerbillinae. Čísla sú bootstrap hodnoty z 500 replikácií (prevzaté Martin *et al.*, 2000).



Obr. 2. Vzájomné fylogenetické vzťahy medzi jednotlivými druhmi rodu *Acomys*. Bootstrap hodnoty sú v poradí- parsimony s PAUP, parsimony s RNA, neighbour joining, likelihood. V hranatých zátvorkách je počet rôznych cyt *b* sekvencií. V okrúhlych zátvorkách, ktoré sú u jednotlivých druhov, je celkový počet vzorkov. Číslovania uzlov poukazujú na jednotlivé migračné vlny (prevzaté Barome *et al.*, 2000).

Pôvod druhov rodu *Acomys*

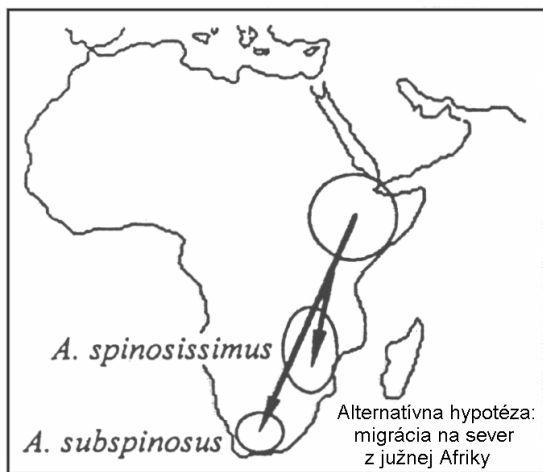
Použitím molekulárných hodín (cyt *b* sekvencie) sa Barome pokúsil odhadnúť približnú dobu diversifikácie jednotlivých taxónov. Pravdepodobným centrom vzniku rodu *Acomys* je východná Afrika (do úvahy by ešte mohla prichádzať južná Afrika). Prvá migrácia z pôvodnej domoviny sa uskutočnila smerom na juh Afriky v strednom miocéne (pred 9,7-13,7 miliónov rokov), kde dala vzniknúť dvom najplesiomorfnejším, sesterským druhom *Acomys* - *A. subspinosus* a *A. spinosissimus* (obr. 3, fáza 1)(Barome *et al.*, 2001b).

V hornom miocéne (pred 5,9-8,3 miliónom rokov) sa oddelili rody *A. russatus*, ktorý emigroval na Blízky východ, a vikariantní *A. wilsoni* z východnej Afriky (obr. 3, fáza 2). Speciácia rodu *A. ignitus* nastala v rovnakej oblasti asi pred 4,7-6,6 miliónmi rokov (obr. 3, fáza 3). Neotvorené Červené more umožnilo pred 2,8-2 miliónom rokov prechod *A. dimidiatus* z Afriky na juh Arabského polostrova, ktorý potom celý osídlili (obr. 3, fáza 4) (Barome *et al.*, 2000).

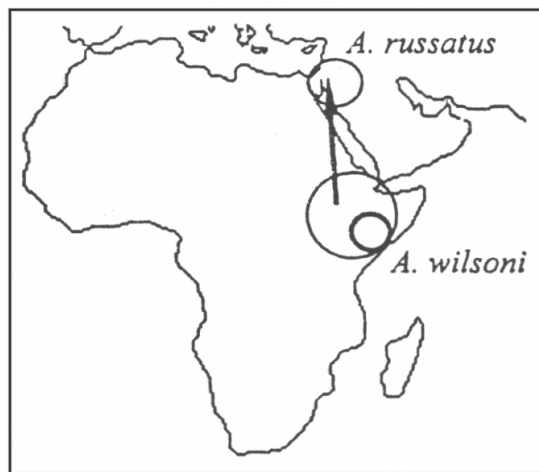
Pred 1-0,7 miliónom rokov sa odštíepili ďalšie dve vetve (obr. 3, fáza 5). *A. airensis* sa presunula na západ a *A. cahirinus* na sever (Barome *et al.*, 2000). Oba druhy majú k sebe pomerne blízko. *A. airensis* má bližšie k *A. cahirinus* než k iným druhom rodu *Acomys* zo západnej Afriky (Barome *et al.*, 1998). Otvorenie Červeného mora je dôvodom prečo nenájdeme *A. cahirinus* na Arabskom polostrove (Barome *et al.*, 2000).

Medzi 2,8-0,7 miliónom rokov rieka Niger oddelila jednotlivé populácie myší a stala sa účinnou bariérou pre disperziu *Acomys* (Barome *et al.*, 2000). *A. airensis* nájdeme na severnej strane rieky, *Acomys* sp. 1 & 2 Burkina Faso na južnej strane rieky a *A. cf. johannis* na oboch stranách, čo naznačuje jej skorší príchod (Barome *et al.*, 1998). Nevznikli vikariantne, ale sú výsledkom samostatných postupných kolonizačných udalostí (Barome *et al.*, 1998).

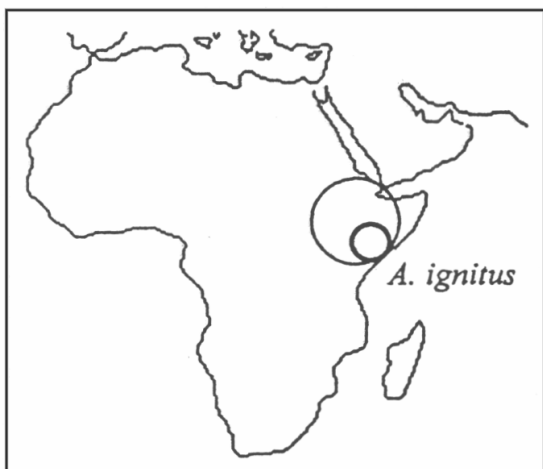
Posledná migrácia sa stala relatívne nedávno (starovek) (obr. 3, fáza 6), kde došlo k rozšíreniu *Acomys* z Egypta cez Stredozemné more na Krétu (Kunze *et al.*, 1999), Kypr a južné pobrežie Turecka, kde postupne založili populácie *A. minous*, *A. nesiotis* a *A. cilicicus* (Barome *et al.*, 2000).



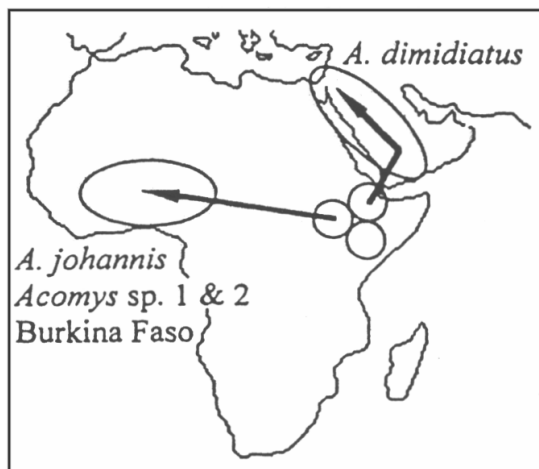
Fáza 1 : 13,7 až 9,7 mil. rok.



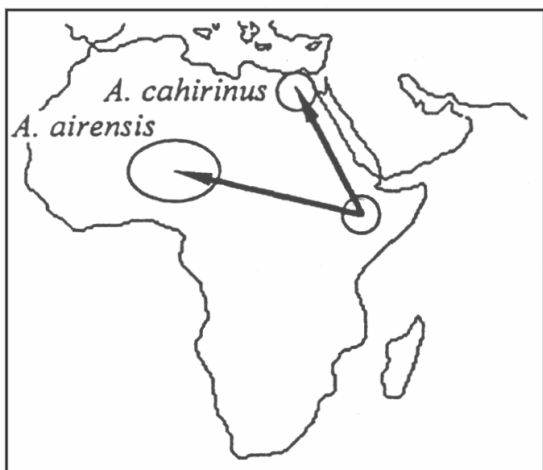
Fáza 2 : 8,3 až 5,9 mil. rok.



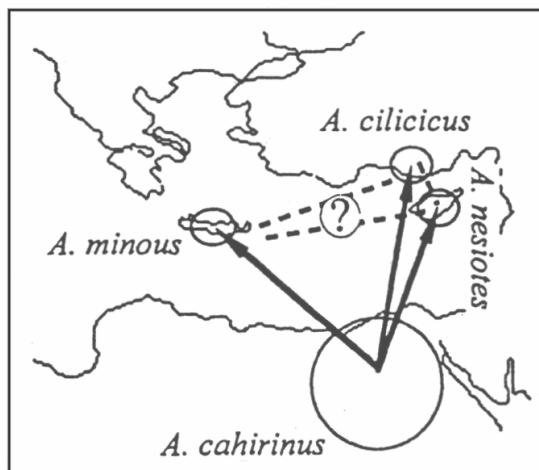
Fáza 3 : 6,6 až 4,7 mil. rok.



Fáza 4 : 2,8 až 2 mil. rok.



Fáza 5 : 1 až 0,7 mil. rok.



Fáza 6 : Antika

Obr. 3. Scenár disperzie jednotlivých druhov rodu *Acomys* (prevzaté Barome *et al.*, 2000).

Do akej miery súvisí morfológia postkraniaľu s habitatom?

Živočíchy si vyberajú také prostredie k životu, na ktoré sú adaptovaní svojou morfológiou, fyziológiou a správaním. Tak jedinec, ktorý je dobre adaptovaný k využívaniu jedného mikrohabitatu, bude v inom prostredí znevýhodnený. Medzi morfológiou a ekológiou je jasný vzťah. Morfológia ma vplyv na výkon a výkon je ovplyvnení prostredím.

Morfometria sa zaoberá popisom, analýzou a interpretáciou tvarov a jeho obmien v biológii. Merania morfologickej diverzity sú stredom záujmu v ekologických a genetických výskumoch. Tradičnými parametrami používanými v morfometrických analýzach sú vzdialenosti medzi landmarkami meranými priamo na exemplári. Merania viacerých parametrov sa analyzujú pomocou multivariálnych analýz. Dôležité je odstránenie účinku veľkosti na výsledky, aby sa dali zrovnávať vzorky z populácii odlišných veľkostí, prípadne odlišného veku (Rohlf, 1990).

I. Plazy

Beh vs. šplh

Adaptácie k rozdielnemu biotopu sa môžu prejaviť v modifikáciách na kostre. Porovnávaním postkraniaľov druhov z rôznych biotopov by sme mali byť schopný určiť, ktoré zmeny na kostre funkčne odpovedajú danému biotopu. Tak sa jednotlivé druhy od seba líšia podľa toho či preferujú pohyb po zemi alebo šplh vo vertikálne štruktúrovanom prostredí. Druhy s dlhšími končatinami rýchlejšie behajú, ale na druhej strane dlhé končatiny pri šplhaní predstavujú handicap, lebo spôsobujú stratu rovnováhy posunutím ťažiska ďalej od povrchu. Dlhé nohy umožňujú robiť dlhšie kroky, čo je výhodné pri šprinte. Jedinci s krátkymi končatinami behajú relatívne pomalšie na vodorovnom povrchu, ale pri šplhaní sú obratnejší (ťažisko je pri pohybe blízko povrchu) (Zaaf *et al.*, 1999).

Relatívna dĺžka končatín, ich jednotlivých častí a ich muskulatura tiež podlieha zmenám podľa špecializácie na určitý habitat. Jaštery preferujúci pohyb po zemi majú relatívne nízky pomer dĺžky predných končatín k zadným končatinám (zadné končatiny

sú dlhšie) (Herrel *et al.*, 2002), pretože pohyb vpred vychádza zo zadných končatín a dlhšie predné končatiny by mohli pri pohybe prekážať zadným končatinám. Pre šplhajúcích jašterov je zase výhodné mať predné i zadné končatiny približne rovnakej dĺžky. Zjednodušuje im to šplhanie a uchopovanie vetvičiek a schopnosť urobiť krok rovnakej dĺžky prednými i zadnými končatinami môže byť tiež výhodou (Vanhooydonck & Dame, 2001).

Jedno šplhanie nie je ako druhé. Šplhanie po širokom povrchu ako je napríklad kmeň stromu vyžaduje iné schopnosti a teda i adaptácie než šplh po úzkych vetvičkách v korune stromu. Pri pohybe po úzkych vetvičkách je zložitejšie udržať rovnováhu a preto je pre nich výhodnejšie mať kratšie nohy. Zmenšuje to vzdialenosť medzi ťažiskom a povrchom, po ktorom jedinec lezie. Tým sa minimalizuje bočný točivý moment a nebezpečenstvo straty rovnováhy je menšie. Pohyb po kmeni stromu má na živočícha iné požiadavky. Dlhé zadné končatiny pri pohybe po kmeni nie sú prekážkou (Losos & Sinervo, 1989). Schopnosť šprintu výrazne klesá (o 23-44%) so znižujúcim sa priemerom vetvičky. Pri šprinte dochádza k neustálemu presúvaniu ťažiska rovnováhy, k uchopovaniu a púšťaniu substrátu. Tieto aktivity môžu byť ovplyvnené priemerom vetvičky. Preto jedinci pohybujúci sa po úzkych vetvách v ohrození preferovali pri úteku skákanie a nie rýchly šprint (Losos & Irschick, 1996).

Taktiež je rozdiel medzi šplhaním po hladkom povrchu (skaly) alebo po povrchu s nejakými výstupkami (kmene stromu). Evolúcia adhezívnych lamel na chodidlách dodala jašterom výnimočnú schopnosť priľnavosti, čo im umožnilo adaptovať sa na rozmanité habitaty (Warheit *et al.*, 1999). Lamely uľahčujú pohyb po hladkom povrchu (listy, skaly), lebo zvyšujú priľnavosť. Tým je pri šplhu zmiernený efekt gravitácie. Pri pohybe po drsnom povrchu nepredstavujú takú výhodu. Tam sú zvýhodnený jaštery s krátkymi prstami a hrubými drápmi, ktorí sa omnoho lepšie udržia na drsnom povrchu (Zani, 2000).

Herrel porovnával populácie *Urosaurus ornatus* zo štyroch rôznych habitatov (stromy, hladké vertikálne steny, skalnatý a kamenitý habitat). Populácia žijúca na hladkom vertikálnom povrchu mala ploché široké telo a plochú hlavu. Ťažisko tela bolo tým pádom blízko povrchu a tým sa zaistila väčšia stabilita. Jednotlivé časti zadnej končatiny (humerus, femur a najdlhší prst) boli relatívne krátke v porovnaní s jedincami z ostatných populácií. Pri lezení sú kratšie končatiny osožné, lebo telo je tiež držané blízko pri povrchu a nebezpečenstvo pádu je menšie (Herrel *et al.*, 2001). Podobne jašterice z Korziky (*Lacerta bedriagae*) žijúce na skalách majú kratšie zadné končatiny a pomerne

dlhé predné končatiny napomáhajúce pri stúpaní tým, že ťahajú zvieru nahoru, zatiaľ čo zadnými končatinami sa odstrkujú (Vanhooydonck *et al.*, 2000).

Pre arborikolnú populáciu bolo charakteristické štíhle telo, dlhé chvosty a dlhý humerus a femur. Zatiaľ čo štíhle telo a dlhý chvost zlepšujú manévrovateľnosť, rovnováhu a istotu pohybu, dlhšie končatiny nie sú v súlade s hypotézou (viď 1.odstavec). Vysvetlením by mohla byť skutočnosť, že arborikolní jedinci sa v rámci svojho habitatu čiastočne pohybujú i v horizontálnej rovine (po vetvách). V tomto prípade by boli dlhšie končatiny výhodou (Herrel *et al.*, 2001).

Plazy z kamenitých oblastí často skáču a pohybujú sa medzi vegetáciou na povrchu balvanov. Vyznačujú sa krátkymi prednými končatinami a krátkym humerom a femurom. Krátke proximálne segmenty končatiny (humerus, femur) môžu zvýšiť zrýchlenie. Krátke predné a dlhé zadné končatiny a dlhý chvost sú zase užitočné pri behu (Herrel *et al.*, 2001).

V skalnatom prostredí nájdeme populácie s prostrednými charakteristikami vrátane plochého a širokého tela na ľahšie udržanie ťažiska blízko substrátu, krátkeho chvosta, ale na druhej strane s dlhým humerom a femurom. Diverzita habitatu (viac vegetácie a úkrytov, menej topologicky štruktúrované prostredie) vyvíja protichodné tlaky na morfológiu zvierat (Herrel *et al.*, 2001).

Vplyv otvorenejšieho habitatu na morfológiu a výkon

Vzťahom medzi morfológiou končatín a využitím habitatu sa zaoberali i Melville a Swain. Skúmanými druhmi boli v tomto prípade scinkové rodu *Niveoscincus*. Petrikolní scinkové (*N. greeni*, *N. ocellatus*, *N. microlepidolus*, *N. orocryptus*- populácia z Mt. Hartz) a arborikolné druhy (*N. pretiosus* *N. orocryptus*- populácia z Mt. Eliza) majú relatívne dlhé končatiny s malým rozdielom v dĺžke medzi prednými a zadnými končatinami. Scinkové preferujúci pri pohybu zemský povrch (*N. metallicus*, *N. covenryi*), majú krátke nohy s veľkým rozdielom v dĺžke predných a zadných končatín. (Melville & Swain, 2000).

Rýchlosť behu pozitívne koreluje s dĺžkou končatín. Podobne ako u *Anolisov* a u plazov z čeľade Phrynostomatidae, kde pozitívne koreluje s dĺžkou metatarsu, tibie, femuru a 5. prstu (Miles, 1994). Zadné končatiny sú často predĺžené u behajúcich

jašterov. K predĺženiu zadných končatín dochádza i u druhov obývajúcich otvorenejší mikrohabitat (Vitt *et al.*, 1997).

Na rozdiel od *Anolisov*, majú na zemi žijúci scinkové krátke nohy a arborikolne druhy nohy dlhé. To môže súvisieť s otvorenosťou mikrohabitatu, v ktorom jednotlivé druhy žijú. Dlhé končatiny môžu prekážať a brzdiť pohyb v husto zarastenej vegetácii, preto u scinkov žijúcich prevažne na zemi nachádzame krátke končatiny. Arborikolné druhy majú síce dlhšie končatiny, ale sú menší s krátkym telom, čo môže pri šplhaní znížiť nestabilitu spojenú s laterálnym pohybom trupu. Ich širšie predné chodidlá zvyšujú ich dosah, stabilitu a zlepšujú uchopovanie. Podobne i dlhé zadné končatiny môžu prispieť k väčšej stabilite, uchopovaniu a pohonu vpred (Mellvile & Swain, 2000).

Melville a Swain preukázali i vzťah medzi dĺžkou zadných končatín, schopnosťou rýchlo behať a otvorenosťou mikrohabitatu, v ktorom daný druh žije. Druhy žijúce v otvorenom prostredí majú relatívne dlhšie končatiny a rýchlejšie behajú než druhy obývajúce uzatvorenejšie mikrohabitaty. Schopnosť rýchleho behu v otvorenom mikrohabitate zväčšuje fitness tým, že umožňuje bezpečný únik pred predátormi a zlepšuje foraging. Dlhé nohy a schopnosť rýchleho behu u druhov žijúcich v hustej vegetácii môže byť skôr na obtiaž. V takomto prostredí s väčším vegetačným pokryvom, nižším zastúpením predátorov alebo pomaly sa pohybujúcou korisťou je selekčný tlak pre rýchly beh slabý (Mellvile & Swain, 2000).

K podobnému záveru dospeli i Vanhooydonck a Van Damme pri skúmaní jašteríc. Hoci tie, ktoré žijú v otvorenom prostredí (*Acanthodactylus scutellatus*, *A. pardalis*, *Latastia longicaudata*) rýchlejšie behajú, ich výdrž je obmedzená a pri behu nevyužívajú maximálnu rýchlosť, ktorú dokážu vyvinúť. Pri strete s predátorom, sa spoliehajú na svoje krycie sfarbenie a do bezpečia utekajú až pri jeho bezprostrednom priblížení. Tým pádom je vysoká rýchlosť pre nich kľúčová a nedostatok vytrvalosti nie je problémom (Vanhooydonck & Van Damme, 2003). Jedinci z uzatvorenejšieho habitatu sú kvôli kratším nohám pomalejší, ale pri úniku pred predátorom vyvinú rýchlosť zrovnateľnú s maximálnou rýchlosťou, ktorej sú schopný (Irschick & Losos, 1998).

V rozpore so zisteniami je práca Schneidera. *Carlia rubrigularis* sa vyskytuje v Austrálii súvislo od dažďového lesa po otvorený les. Jedinci z oboch biotopov sa navzájom líšia. Tí z otvoreného lesa sú menší, majú kratšie nohy, väčšie hlavy vzhľadom k svojej veľkosti a sexuálne dospelí sú pri menšej veľkosti tela (Schneider *et al.*, 1999). Schneider nemeral performancie jedincov z jednotlivých populácií, a je možné, že jedinci z otvorenejšieho habitatu napriek krátkym nohám behali rýchlejšie. Dlhšie končatiny síce

umožňujú robiť dlhšie kroky, ale rýchlosť behu môže byť modifikovaná i frekvenciou krokov (Van Damme, *et al.*, 1998). Tak môže i krátkonohý jedinec vyvinúť rýchlosť zrovnateľnú s jedincom s dlhými nohami. Preto kratšie končatiny u jedincov z otvoreného lesa nemusia nevyhnutne znevýhodňovať svojho majiteľa. Vzhľadom na to, že jednotlivé výkony neboli u *C. rubrigularis* zmerané, môžeme o tom uvažovať len v teoretickej rovine.

Až tak jednoduché to nebude...

Prepojenie morfológie a habitatu sa nie vždy preukáže. U gekonov sa odpovedajúci vzťah medzi relatívnymi rozmermi končatín a spôsobom života (šplhavý verzus behavý) nezistil. Zdá sa, že miera morfologickej diferenciácie závisí na skúmanom taxóne, akokoľvek sa môže ich ekologická špecializácia zdať podobná. Čo je možné aplikovať u jedného druhu, nemusí platiť u iného (Zaaf & Van Damme, 2001).

Skutočnosť, že jednotlivé druhy sa prispôbujú rovnakému prostrediu rôzne, dokumentuje i výskum robený na chameleónoch. V rozpore s predpokladmi sa ukázalo, že arborikolné druhy mali končatiny dlhšie než druhy využívajúce k pohybu zem (nie, že by nikdy neliezli na stromy, ale v tom zmysle, že zo stromov zliezavali i na zem). Pravdepodobne je to dané úplne odlišným štýlom pohybu. Chameleóny zriedkavo behajú a k selekcii pre maximálnu rýchlosť behu nemuselo dôjsť. Okrem toho chápaté končatiny a chvost, laterálne sploštené telo a pohyblivosť pletencov môžu byť dostatočné adaptácie k šplhaniu, takže dlhšie končatiny ich pri pohybe neznevýhodňujú (Bickel & Losos, 2002).

Samice, samce a mláďatá: kto z koho?

Mnoho prác, ktoré boli napísané o korelácii medzi morfológiou a performanciou sa týkali porovnávaní medzi rôznymi druhmi. Ale i v rámci jedného druhu sa jedinci môžu morfologicky a tým pádom i v použití habitatu líšiť. Veľkosť a pohlavie môžu ovplyvniť výkon a výber habitatu (Irschick *et al.*, 2005).

Rozdiely vo výkone sú korelované i s morfológiou. Tak ako sa od seba môžu líšiť obe pohlavia, rozdiely by sa mohli nájsť i v odlišných vekových skupinách. Mláďatá plazov sú od vyliahnutia značne samostatné a majú plne vyvinuté motorické funkcie

potrebné pri skákaní, behaní či kúsaní. Pretože u plazov nie je starostlivosť o potomkov bežná, mláďaťa sú pod silným selekčným tlakom od predátorov, vrátane väčších jedincov ich vlastného druhu. Preto je možné predpokladať, že prírodný výber uprednostní jedincov vykazujúcich väčší výkon (relatívny výkon vzhľadom k ich veľkosti) (Irschick *et al.*, 2005).

Samce, samice a mláďaťa (*Anolis carolinensis*) sa významne líšili morfológiou, habitatom, výkonnosťou v skákaní a schopnosťou prilnúť k podkladu. Samce a samice využívali habitaty, v ktorých boli úchyty potrebné k lezeniu vzdialenejšie v porovnaní s mláďatami. Preto ich mikrohabitat bol o niečo otvorenejší. Samce mali dlhšie metatarsálne kosti na zadnej končatine v porovnaní so samicami a mláďatami. Výkon samíc bol vo všetkých meraných veličinách (maximálna doskoková vzdialenosť, rýchlosť a zrýchlenie pri skoku a prilnavosť k podkladu) najlepší, potom nasledovali samce a nakoniec mláďatá. Korelácia medzi dĺžkou zadnej končatiny a maximálneho zrýchlenia pri skákaní bola pozitívna. Medzi morfológiou a habitatom, a habitatom a výkonnosťou skoku sa žiadna korelácia nepreukázala (Irschick *et al.*, 2005).

Mláďaťa sa od dospelcov oboch pohlaví líšili prevažne vzdialenosťou k najbližšiemu úchytu pri lezení. Tiež mali sklon využívať užšie vetvičky k lezeniu než samce či samice. Preto pri lezení využívali prevažne husté, periferné časti vetví stromov a kríkov na rozdiel od dospelcov, ktorý preferovali vnútorné vetve a kmene. Využívaním odlišného mikrohabitatu mláďaťa unikli z dosahu konkurencie väčších a silnejších samcov. Hmyz je pre mláďaťa, ktoré kvôli rýchlemu rastu potrebujú konzumovať jeho veľké množstvá, v periférnych častiach vetví dostupnejší (Irschick *et al.*, 2005).

Rozdiely v habitate dospelcov a mláďat (*A. lineatopus*, *A. gundlachi*) ovplyvňujú spôsob pohybu, ktorým daná skupina dáva prednosť. Z dosahu ohrozenia mláďaťa unikali prevažne krátkymi skokmi, čo im umožnila relatívne krátka vzdialenosť úchyto. V porovnaní s dospelcami behali pomalšie a na kratšie vzdialenosti. V nebezpečenstve hľadali útočisko v pozemnej vegetácii. Dospelci unikali rýchlym behom do vetiev stromov, prípadne na ich kmene (Irschick *et al.*, 2000).

Predpoklad, že u mláďat bude horší celkový výkon kompenzovaný dobrým relatívnym výkonom vzťahnutým k ich veľkosti tela (Irschick, 2000), sa nepreukázal. Dôvod prečo samice vykazovali najväčšie výkony zostáva nejasný. Ich dobrú schopnosť prilnavosti k podkladu by mohla čiastočne vysvetliť skutočnosť, že samice nosia sebou vajíčka a lepšia schopnosť prilnavosti sa vyvinula, aby im pri lezení poskytla lepšiu stabilitu (Irschick *et al.*, 2005).

Ukázalo sa, že dominantné správanie súvisí s výkonom. Samce väčšiny druhov jašterov sú teritoriálne, preto môžeme predpokladať silnejší vzťah medzi morfológiou a habitatom u samcov. Dominantnejšie samce *Urosaurus ornatus* rýchlejšie behajú a majú vyššiu výdrž než submisívny jedinci. Výsledok interakcií pri obhajobe teritória závisí na schopnosti samcov zvládnuť často dlhé súboje, čo je zasa závislé na vytrvalosti. Dôležitou súčasťou fitness je schopnosť získať sexuálneho partnera a reprodukčný úspech, ktoré sa odvíjajú od spoločenského a teritoriálneho postavenia. Prirodzený a pohlavný výber u samcov spolupôsobia pri maximalizovaní výkonu a selekčný tlak na morfológiu je u nich pravdepodobne väčší (Robson & Miles, 2000).

II. Savce

Savci sa líšia od plazov jednak vkĺbením končatín a jednak spôsobom pohybu. Plazy sa pohybujú prevažne laterálnymi pohybmi trupu, pri ktorých sa trup ohýba zo strany na stranu. Humerus a femur sú horizontálne a laterálne umiestnené. Pohyb femuru a humeru počas chôdze je preto takmer v horizontálnej rovine. U savcov sú končatiny držané vzpriamene a všetky časti končatiny sa pohybujú vo vertikálnej a predozadnej rovine. Trup sa na pohybe podieľa v menšej miere a len pri veľmi rýchlom pohybe (cval, trysk) sa trup pohybuje vo vertikálnej rovine. Vertikálny pohyb trupu môže prispieť k celkovej rýchlosti až 50% dĺžky skoku (gepard) (Eilam, 1995).

Čím sa líši šplh savcov od plazov?

Pri skúmaní arboreálnych savcov sa zistili rozdiely medzi adaptáciách k šplhaniu u savcov a plazov. Ukázalo sa, že arboreálne druhy majú dlhšie končatiny než terestrický jedinci. Pritom končatiny by kvôli udržaniu rovnováhy mali byť kratšie, aby ťažisko bolo čo najbližšie k substrátu. Aby sa predišlo tejto komplikácii pri šplhaní, kosti končatín sú pri pohybe po vetvách viac ohnuté. Dlhý femur a humerus hlodavcov, dlhý humerus šeliem a predĺžený femur primátov v porovnaní s druhmi pohybujúcimi sa prevažne po zemi, môže byť adaptáciou na pohyb zo stromu na strom. Dlhšie končatiny zjednodušia premostenie a dosiahnutie na vzdialenejšie vetve v nesúvislom lesnom poraste (Polk *et al.*, 2000).

Chvost je pri šplhaní dôležitým orgánom rovnováhy. Preto je pochopiteľné, že predĺžené chvosty nájdeme u arboreálnych druhov. K predĺženiu chvosta došlo i u jedincov žijúcich vo vodnom prostredí. V tomto prípade je jeho funkcia odlišná. Spolu s končatinami poháňajú jedinca vpred. Najkratší chvost je charakteristický pre druhy s hrabavou aktivitou (Heráň, 1992).

Chodidlá končatín sa pri šplhaní účastnia uchopovania substrátu a vyťahovania trupu smerom nahor. Môžeme preto predpokladať určité prispôsobenia chodidla k tomuto pohybu. Stredné a proximálne články 4. a 5. prstu sú dlhšie než ich proťajšky u 3. prstu. Toto schéma nájdeme u mnoho nepríbuzných arboreálnych a šplhavých druhov savcov. Naproti tomu terestrické druhy a druhy prispôbené k behu majú články 2. a 3. prstu dlhšie než články 4. a 5. prstu. Drápy sú laterálne sploštené. Tento znak je typický u šplhavých savcov ako napríklad *Tupaia* a *Glis glis* (Ji *et al.*, 2002).

Adaptácie k hrabaniu a k behaniu

Stavbou končatín sa odlišujú i hrabavé druhy od druhov uspôsobených k behu. Kone majú predné končatiny schopné vyvinúť energeticky nenáročnú rýchlosť chodidla oproti telu a navyše absorbujú šok z nárazu. Umožňujú im to dlhé, úzke lopatky, ktoré sú upevnené v ostrom uhle horizontálnym a proximálnym úchytom svalu *teres major* na humerus. To výsledne zväčšuje uhol rotácie humeru pri stiahnutí *teres major*. Ulna a radius sú pomerne dlhé a olecranon krátky (Price, 1993). Dochádza k redukcii distálnych častí nohy a k zmene spôsobu našľapovania z ploskochodcov k prstochodcom až kopytníkom. Minimalizujú sa tým energetické náklady na zrýchlenie končatiny pri pohybe vpred a vzad počas behu (Hildebrand, 1985).

U hrabavých druhov ako je napríklad pásovec predné končatiny vyvinú značnú silu, ale na úkor dĺžky kroku a rýchlosti pohybu. Lopatky sú krátke, upevnené pod tupým uhlom, a uhol otáčania humeru, ktorý je skráteneý, je obmedzený. Olecranon je dlhý poskytujúci oporu pre *triceps*, ktorý naťahuje ulnu. Distálne časti predných končatín sú krátke a masívne často nesúce silné, zahnuté drápy a flexory prstov (Price, 1993).

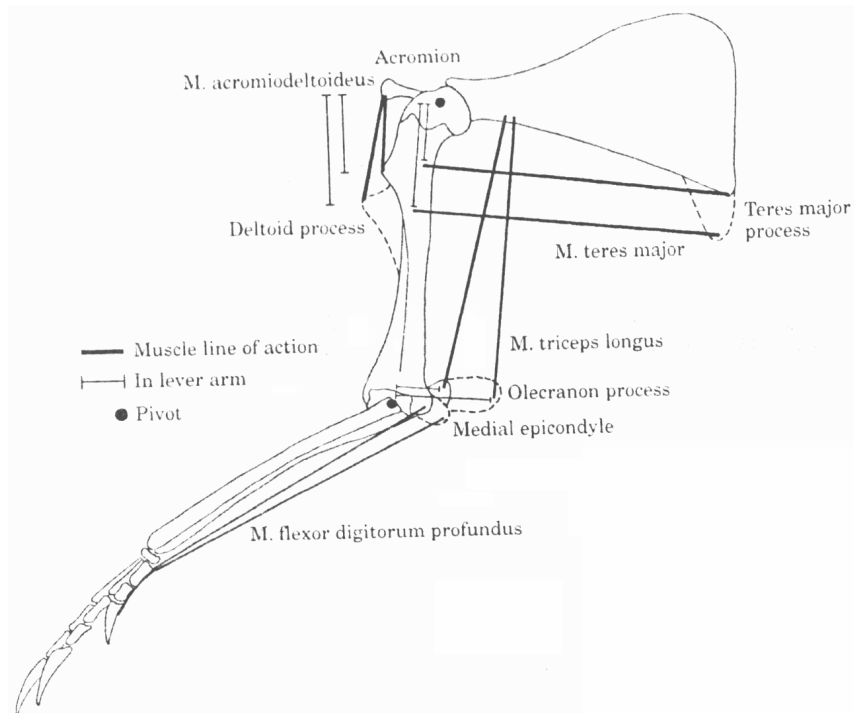
Adaptáciami k hrabaniu sa zaoberali i Fernádezová *et al.* Na základe morfológie lebky a prednej končatiny sa snažili zrekonštruovať prostredie, v ktorom žil dnes už vyhynutý živočích *Actenomys* z čeľade *Ctenomyinae*. Na humeru boli zmerané tieto rozmery: celková dĺžka humeru, šírka epicondylov, vzdialenosť *processus deltoideus* od

hlavy humeru a na ulne: celková dĺžka ulny a šírka olecranonu. Zaujímali ma prevažne adaptácie na humeru a ulne, a preto nespomínam lebku. Na základe toho, či sa dané parametre viac zhodovali s tými nameranými u podzemných druhov alebo s tými nameranými u semi-fosoriálnych druhov, usudzovali v akom prostredí daný živočích žil (Fernández *et al.*, 2000).

Humerus u podzemných druhov je širší na epikondyloch, kde sa upínajú svaly ohýbačov prstov a zápästia. Tie sú pri hrabaní namáhané a sú zväčšené, preto i plocha úponu musí byť odpovedajúco zväčšená. Na deltoidní výbežok sa upína m. deltoideus, ktorý ohýba predlaktie. Aby bol pohyb čo najefektívnejší, je výbežok posunutý viac k lakt'ovému kĺbu. Rameno sa pohybuje ako páka, a aby vynaložená energia pri hrabaní bola čo najmenšia, je výhodné, aby sa svaly z acromionu lopatky upínali čo najďalej od ramenného kĺbu (obr. 4) (Fernández *et al.*, 2000).

Olecranon na ulne je miestom úponu pre m. triceps longus a m. dorsoepitrochlearis, naťahovačov predlaktia. Tieto svaly tiež potrebujú zväčšenú plochu úponu a preto je olecranon predĺžený (obr. 4) (Fernández *et al.*, 2000). V niektorých prípadoch môže dĺžka olecranonu dosiahnuť až 1/6 dĺžky celej ulny (Schich, 1970).

Ďalšie adaptácie k hrabaniu nájdeme na lopatke. Výbežok teres major nájdeme len u hrabavých druhov (obr. 4). U nehrabavých foriem chýba. Jedná sa o také predĺženie chrbtového okraju lopatky, ktoré zväčšuje oblasť, na ktorej m. teres major (ohýbač ramena) začína (Fernández *et al.*, 2000).



Obr. 4. Prerušovanou čiarou sú označené adaptácie k hrabaniu na kostre prednej končatiny u hrabavých druhov. Plnou čiarou je znázornené pôsobenie svalov, čiernou bodkou bod otáčania ramenného a laktového kĺbu (prevzaté Fernández, 2000).

Actenomys chýbajú na kostre znaky, ktoré sú u podzemných druhov prítomné. Ale na druhej strane sa svojou morfológiou odlišuje i od semi-fosoriálnych druhov, ktorý si síce hrabú nory, ale trávia čas i na povrchu zeme vrátane zháňania potravy. Spôsob života *Actenomys* odráža regionálne podmienky prostredia. Môžeme predpokladať, že v ekologických a behaviorálnych znakoch *Actenomys* zaznamenala posun od semi-fosoriálneho alebo fosoriálneho spôsobu života k tomu podzemnému (Fernández *et al.*, 2000).

Obdobné adaptácie k hrabaniu nájdeme na predných končatinách hryzca vodného (*Arvicola terrestris*). Tuberculum majus a tuberculum minus spolu s deltoídnym výbežkom sú na humeru dobre vyvinuté kvôli úponu svalov pohybujúcich končatinou. Distálna epikondyla humeru je rozšírená na lepšie upnutie flexorov a extenzorov autopodia. Na ulne je patrný zväčšený olecranon, kde sa úpinajú extenzory predlaktia (Heráň, 1961). Dané adaptácie sú v súlade s modifikáciami na kostre iných hrabavých živočíchov, ako napríklad u *Actenomys*.

V rámci rejskovitých je stavba predných končatín užitočná pri rozpoznávaní jednotlivých rodov a druhov. Predné končatiny sa uplatňujú jak pri kvadrupednom pohybe, tak i pri stavaní nor. V rámci čeľadi je ich morfológia modifikovaná vzhľadom

na to do akej miery sú jednotlivé druhy adaptované k hrabaniu nor. Druhy v rámci skupiny *Cryrotis mexicana* majú zväčšené výbežky a výčnelky na kostiach, rozšírené chodidlá s robustnejšími metacarpálnymi kosťami a článkami prstov a dlhšími distálnymi článkami s predĺženými a zároveň rozšírenými drápmi. Týmito adaptáciami k lepšiemu hrabaniu sa títo zástupcovia rejskovitých líšia od zástupcov rodu *Sorex*, ktorý majú dlhší a tenší humerus, metacarpus aj proximálne články prstov a krátke distálne články prstov (Woodman & Morgan, 2005).

Kosti a muskulatura predných končatín hrá u zástupcov čeľadi Sciuridae významnú úlohu pri kĺzavom lete, šplhu, hrabaní a kvadrupednej lokomócií. Môžeme predpokladať, že spôsob pohybu sa zas odrazí v modifikáciách na kostre. Ukázalo sa, že veveryky žijúce na stromoch vlastnia dobre vyvinutý a zväčšený *teres major fossa*, na ktorý sa upína *m. teres major* slúžiaci k spätnému ohnutiu ramena, zmenšujúc tak uhol medzi humerom a skapulou (Thorington *et al.*, 2004).

Veverička malá (*Myosciurus pumilio*) z Afriky sa z väčšej časti pohybuje po kmeňoch stromov, kde zháňa potravu. Pre lepší pohyb po širokom kmeni má končatiny umiestnené omnoho laterálnejšie než ostatné arborikolné veveryky. Predĺženie končatín, najmä predlaktia, a redukcia až absencia palca tiež prispieva k lepšej lokomócií (Thorington *et al.*, 2004).

Pozemné veveryky sú vo svojej morfológii menej uniformné a vykazujú odvodené znaky vrátane *m. clavobrachialis*, neprítomného u iných druhov. Tento sval má odlišnú funkciu ako zbytok *m. deltoideus*- keďže sa upína sa na ulnu, ohýba lakeť. Sval je prítomný len u niektorých pozemných zástupcov veverykovitých- *Marmota*, *Spermophilus* a *Cynomys*- u tých, ktorý menej šplhajú a viac hrabú nory (Thorington *et al.*, 2004).

V podčeľadi *Petauristinae* nájdeme zástupcov využívajúcich k pohybu kĺzavý let. K lepšiemu pohybu napomáhajú dlhé svalové vlákna, ktorých počet je zvýšený. Hlavy flexorov predlaktia majú obmedzené miesto pre úchyt. Kvôli kĺzavému letu došlo k predĺženiu radia a ulny. Pohyblivosť medzi distálnym koncom radia a ulny je obmedzená najskôr kvôli bezpečnejšiemu pristátiu (Thorington *et al.*, 2004).

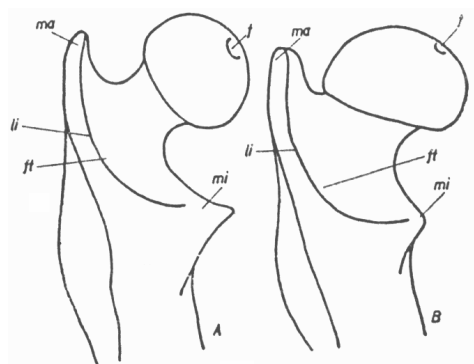
Dobroruka skúmal pohybové možnosti sysľa a veveryky, ktoré sa prejavili v odlišných možnostiach rozkvyvu predných a zadných končatín kaudálne-kraniálnym a mediálne-laterálnym smerom. Syseľ pri hrabaní nor siaha prednou končatinou ďaleko dopredu a hlinu pritom hrnie pod brucho. K tomu potrebuje silné svalstvo, ktoré priťahuje lopatku k telu, aby silne namáhaná končatina mala dobrú oporu. Preto je zmenšený rozkvyv humeru, ktorý je 125° oproti rozkvyvu u veveryky, ktorý činní 150°. Výkvyv humeru

u sysla je 40° kraniálnym smerom, čo postačuje k hrabaniu, lebo si dosiahne až k ústnemu otvoru. Pri zhrnutí hliny pod brucho je nutné, aby predná končatina dosiahla ďaleko, a to až do dosahu zadných končatín. Preto výkyv humeru činní 85° kaudálnym smerom (Dobroruka, 1960).

Veverka sa pohybuje šplhaním a skákaním. Predná končatina u nej nie je vystavená takej námahe ako u sysla pri hrabaní, preto nie je nevyhnutné fixovať lopatku k telu tak, aby mal predozadný pohyb čo najväčšiu oporu, a tak svaly fixujúce lopatku k telu dovoľujú veľkú voľnosť na všetky strany (100° kaudálnym smerom, 50° kraniálnym smerom). Táto voľnosť lopatky je nutná pri stromovom spôsobe života. Výkyv femuru kaudálne-kraniálnym smerom je u oboch druhov zhodný (60° kaudálnym a 70° kraniálnym smerom) (Dobroruka, 1960).

Mediálne-laterálny rozkyv humeru je u sysla opäť obmedzený svalstvom, a preto je uhol pomerne malý - 85°. Pre veverku je pri šplhaní výhodnejšie ak je abdukce prednej končatiny čo najväčšia. Laterálny výkyv humeru je preto 90°, čo je i najväčší uhol abdukce (Dobroruka, 1960).

Zadná končatina je v mediálne-laterálnom výkyve obmedzená tvarom hlavy femuru. U sysla *collum femoris* odsadzuje *caput femoris* na proximálnom konci veľmi málo, takže takmer prechádza v *trochanter major*. Tým pádom pri abdukci femuru o 60° naráža na okraj *acetabula*. Addukce môže byť prevedená do takej miery, kedy *trochanter minus* naráží na *ramus descendens ossis pubis*. *Trochanter minus* je nízky, preto sa femur môže mediálne vychýliť od kolmej roviny o 25° (Dobroruka, 1960).



Obr. 5. Schématický obraz proximálnej časti femuru sysla (A) a veverky (B), ma- trochanter major, mi- trochanter minor, li- linea intertubercularis, ft- fossa tubercularis, f- fovea capitis (prevzaté Dobroruka, 1960).

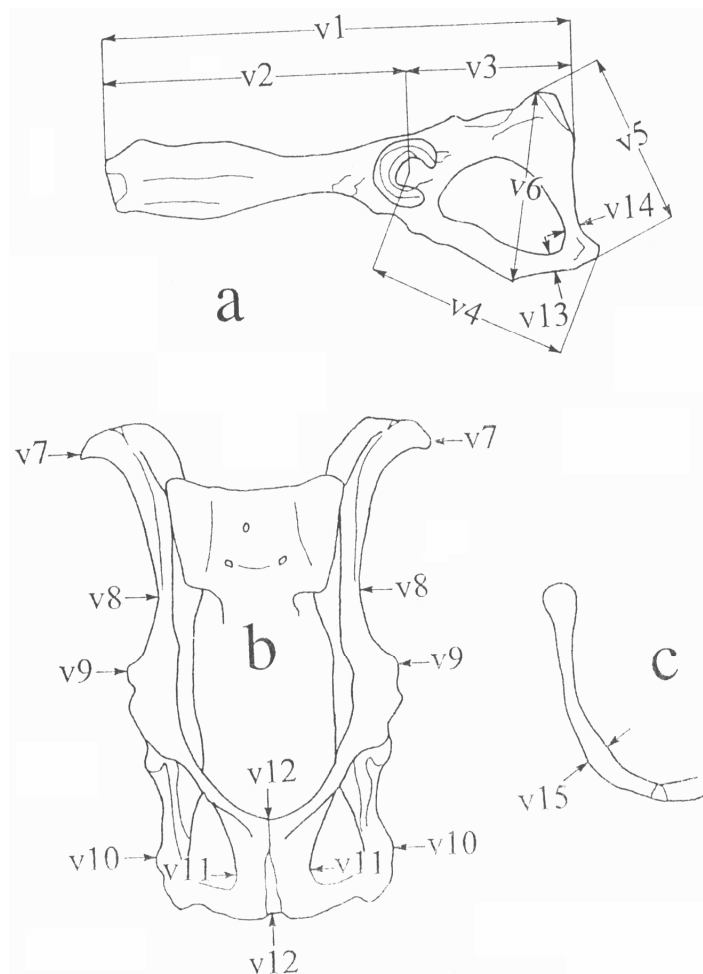
Caput femoris je u vevery odsadená dlhým krčkom jak na proximálnej, tak na distálnej strane (obr. 5). To umožňuje väčšiu pohyblivosť končatiny v kyčelnom kĺbe. Pri abdukci nestojí trochanter minor v ceste acetabulu, takže femur dosiahne až do najvhodnejšej polohy, keď je laterálny výkyv 90°. Veľká možnosť abdukce vyžaduje zosilnenie svalov podieľajúcich sa na pritiahnutí femuru späť. Tieto svaly sa upínajú na *trochanter minor*, ktorý je omnoho väčší než u sýľov. Addukce femuru je omedzená a mediálny rozkyv je nulový. Neznamená to žiadne obmedzenie, lebo pri maximálnej námahe – skoku – sa femur pohybuje len predozadným smerom (Dobroruka, 1960).

Morfológia panve

Spôsob pohybu zvierat'a môžeme dedukovať jak z tvaru a dĺžky kostí končatín, tak aj z morfológie panve. Panva má dve hlavné funkcie, ktoré obe veľkou mierou určujú jej tvar. Za prvé poskytuje oporu zadným končatinám. Následkom toho jej tvar závisí na postoji a držaní tela, rovnako ako na spôsobe pohybu. Za druhé chráni vnútorné orgány vrátane reprodukčného traktu. Keďže savci rodia živé mláďatá cez panvový otvor, tvar panve závisí i na pohlaví.

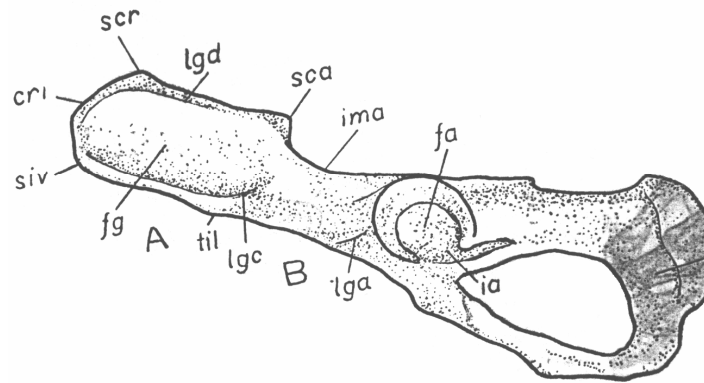
Široký panvový pletenec s relatívne úzkymi kosťami končatín nájdeme u rýchlo behajúcich psov. Savci špecializovaný na beh majú väčšie panvové svaly a relatívne útle končatiny. Predné končatiny sú slabšie než zadné, ktoré sú pi behu potrebné (Pasi & Carrier, 2003). Na druhú stranu malá panva a relatívne široké kosti končatín sú spájané s pohybom, v ktorom väčšia váha tela je nesená prednými končatinami. Panva tým pádom nemusí byť masívna a diameter kostí končatín nie je obmedzený energetikou rýchleho behu. Tvar panve zohráva pri pohybe určitú úlohu. Dĺžka illia a ischia obmedzujú veľkosť svalov, ktoré naťahujú zadné končatiny (m. gluteus). Tak sa tvar a veľkosť panve mení v závislosti od toho aký štýl pohybu jednotlivé druhy, v tomto prípade rasy psov, preferujú (Carrier *et al.*, 2006).

Z 15 parametrov meraných na panve sýľa (*Spermophilus citellus*), 13 vykazovalo významné rozdiely medzi pohlaviami. Najväčšie rozdiely sa prejavili v parametroch popisujúcich oblasť malej panve (obr. 6.- v11, v12, v13, v15). Pohlavný dimorfizmus panve je najviac patrný v šírke naprieč symfýzou stydkých kostí (v11) a v samotnej šírke stydkých kostí v oblasti symfýzy (v13) (Kryštůfek, 1998).



Obr. 6. Parametre merané na panve sysľa *S. citellus* (prevzaté Kryštůfek, 1996)

U jezevce a iných hrabavých druhov nájdeme veľké a masívne krídla kosti kyčelní (ala ossis ilium) (obr. 7). Dôvodom je úpon svalov na vonkajšiu stranu týchto krídel. Sú to svaly ohýbajúce kyčelní kĺb a pohybujúce končatinou vzad a smerom von (m. ilicus, m. glutaemus medius, m. glutaemus maximus). Pohyb končatiny vpred a jej pritiahnutie späť k telu sprostredkúvajú svaly (m. tensor fasciae latae, m. sartorius) odstupujúce z hrebeňa kosti kyčelní vytvoreného na kraniálnom okraji krídel (crista iliaca). Obe skupiny svalov sú najviac namáhané pri hrabaní, keď zadné nohy podopierajú telo a vyhrňajú vyhrabaný materiál za telo. Preto tieto modifikácie panvy nájdeme hlavne u zvierat hrabajúcich si nory (Heráň, 1962).



Obr. 7. Panva norka ako príklad panve lasicovitých šeliem. A- *ala ossis ilium*, B- *corpus ossis ilium*, cri- *crista iliaca*, fa- *fossa acetabuli*, fg- *facies glutaea*, ia- *incisura acetabuli*, ima- *incisura ischiadica maior*, lga- *linea glutaea acetabularis*, lgc- *linea glutaea cranialis*, lgd- *linea glutaea dorsalis*, sca- *spina iliaca dorsalis caudalis*, scr- *spina iliaca dorsalis cranialis*, siv- *spina iliaca ventralis*, til- *tuberculum ilicum* (prevzaté Heráň, 1962).

V kyčelnej jamke (acetabulum) sa stretávajú všetky tri kosti tvoriace panvu-
sedacia (os ischii), stydká (os pubis) a kyčelná (os ilium). Umiestnenie kyčelnej jamky
závisí na forme pohybu zadných končatín. Predný okraj jamky kyčelní je bodom,
v ktorom je prenášaná hnacia sila končatín na trup. Kraniálne posunutie acetabula je
charakteristické pre vodných savcov typu vydry, norka a hryzca (Heráň, 1961). Veľkosť
kaudálneho posunu jamky závisí na rýchlosti pohybu na zemi. Výrazné posunutie jamky
kaudálnym smerom nájdeme z kunovitých šeliem u lasíc, najmä u kolčavy (Heráň, 1962).

Skákanie

Skákanie vyžaduje zase trochu inú stavbu tela. Pri skákaní sú dlhšie zadné
končatiny v porovnaní s tými prednými prospešné, lebo sa podieľajú na odraze. Dlhší
chvost slúži na udržanie rovnováhy počas skákania (Moermond, 1979). Medzi
obojživelníkmi sú žaby najlepšie prispôsobené k skákanu. Ale i v rámci rádu Anura
nájdeme rozdiely v schopnosti skákať. Niektoré druhy môžeme pokladať za skôr hrabavé
formy. Dobrý skokani majú efektívnejší pohybovo-oporný systém. Zadné končatiny sú
dlhšie, stehenné svaly masívnejšie, trup užší a rýchlosť svalovej kontrakcie je vyššia.
Tieto znaky dohromady ovplyvňujú rýchlosť pri odraze a tým i vzdialenosť skoku (Choi
& Park, 1996).

U savcov je situácia obdobná. Rýchlosť pri odraze určuje vzdialenosť a výšku skoku. Táto rýchlosť je daná prácou vychádzajúcou zo svalov zadných končatín. Rýchlosť sa s väčšou hmotnosťou tela znižuje. S dlhšími zadnými končatinami rýchlosť pri odraze narastá. Pozitívny efekt dlhších končatín na rýchlosť pri odraze bude obmedzený u zvierat s vysokým obsahom telesného tuku. Pri vyššom obsahu telesného tuku je rýchlosť pri odraze menšia. U vypasených zvierat je práca svalov potrebná na zvýšenie potenciálnej energie väčšia, čo negatívne ovplyvňuje rýchlosť. Rýchlosť nezávisí na objeme svalov podieľajúcich sa na odraze (Harris & Steudel, 2002).

Pri skákaní u koňa sa ukázalo, že 85% práce vykonáva muskulatura kolena spíše než kĺby boku a členku. Táto pozitívna práca kolena sa vyskytuje počas prvej časti kontaktu zadnej končatiny so zemou (prvých 40% kontaktu). Počas zbývajúcich 60% kontaktu so zemou, kyčel, členok a kĺby spájajúce metatarsus s článkami prstov vykonávajú väčšinu práce. Na druhú stranu pri chôdzi väčšinu práce vykonáva kyčelný kĺb. Táto práca je väčšia než celková práca zadnej končatiny počas chôdze (Dutto *et al.*, 2004). Ako je vidieť namáhanie jednotlivých častí končatiny a ich príspevanie k celkovému pohybu vpred závisí od formy pohybu. Pri chôdzi sú namáhané iné časti končatiny než pri skoku. Svaly končatín nie sú jediné, ktoré sa na skoku podieľajú. Pri skúmaní lokomócie klokanov sa ukázalo, že i muskulatura chrbta, trupu a dokonca i chvosta podstatnou mierou prispieva k celkovej práci potrebnej pri skákaní (McGowan *et al.*, 2005).

Bipedalizmus vs. kvadrupedalizmus

Bipedalizmus u obratlovcov vznikol niekoľkokrát nezávisle na sebe. Stavba predných končatín u živočíchov pohybujúcich sa na dvoch alebo štyroch nohách je odlišná. Druhy pohybujúce sa po dvoch nohách majú, na rozdiel od tých pohybujúcich sa na štyroch nohách, menšiu ventrálnu časť lopatky, kratší acromion na lopatke a kratší humerus, deltoidný výbežok umiestnený viac proximálne, dlhšiu ulnu a humerus na epikondyloch širší. Tieto rozdiely potvrdzujú predpoklad, že predné končatiny štvornožcov okrem iného slúžia ako opora pri pohybe a poháňajú jedinca vpred. Väčšia ventrálna časť lopatky naznačuje, že svaly potrebné na stabilizáciu a rotáciu ramenného pletenca sú masívnejšie u štvornožcov v porovnaní s dvojnožcami. Dlhší humerus im zas umožňuje robiť dlhšie kroky a užšie epikondyly pravdepodobne naznačujú zníženú

schopnosť rotácie v distálnej časti končatiny a tým pádom väčšiu stabilitu pri záťaži (Price, 1993).

Mláďatá hraboša, píscomila, plcha a tarbíka sú altriciálne, rodia sa s podobnou morfológiou. Majú rovnakú dĺžku predných a zadných končatín a protáhly trup držaný horizontálne. Pretože majú rovnakú morfológiu, zdieľajú i rovnaký spôsob pohybu. Rýchlym postnatálnym vývojom docieľia morfológiu dospelcov spolu s chôdzou charakteristickou pre daný druh. Prvý pohyb, ktorý mláďatá daných druhov vykazujú je chôdza a klus. Zatiaľ čo u hraboša k ďalším zmenám nedochádza, ostatné druhy podstupujú ďalší vývoj. Pískomilové do pohybu zahrnú skoky, plši rýchly beh a tarbíci sa začnú pohybovať výhradne po dvoch končatinách. To naznačuje, že chôdza a klus sú ancestrálnym typom kvadrupedného pohybu (Eilam, 1997).

Pohyb môže byť v niektorých prípadoch nezávislý na morfológii. Novonarodené mláďatá tarbíka zdieľajú rovnakú morfológiu ako ostatné mláďatá hlodavcov, ale nepredvádzajú rovnakú formu pohybu. Pohybujú sa lezením po predných končatinách, ktoré sú dobre vyvinuté, a ktorých dĺžka u 10 denných mláďat takmer dosahuje dĺžky u dospelcov. Zadné končatiny sú pasívne vláčené za telom (Eilam & Shefer, 1997). Toto štádium trvá 3-4 týždne pokiaľ zadné nohy nedosiahnu trojnásobnej dĺžky predných končatín. Potom sa mláďatá začnú pohybovať chôdzou a behom po všetkých štyroch končatinách. Mláďatá sa začnú pohybovať bipedálne až 46 dní po narodení (Eilam, 1997).

Keď sa pohyb skladá zo základných prvkov (chôdza, klus) a morfológia neprechádza zmenou, vývoj pohybu je krátky (3 týždne) a začína neskoro (hraboš). Ak pohyb obsahuje skoky a rýchly beh a morfológia sa mení, vývoj lokomócie trvá dlhšie, hoci dĺžka postnatálneho vývoja je rovnaká. To je docielené skorým začiatkom tohto vývoja. U tarbíkov, kde je pohyb značne špecializovaný a morfológia prechádza veľkými zmenami, vývoj pohybu trvá dlhšie a to má vplyv i na postnatálny vývoj, ktorý je v tomto prípade dlhší (6-7 týždňov). Mláďatá jednotlivých druhov majú rovnaký čas na tréning svojho pohybu (10 dní od dosiahnutia pohybu dospelých po prvé opustenie hniezda) nezávisle na typu chôdze alebo dĺžke postnatálneho vývoja (Eilam, 1997).

Primáti používajúci pri pohybe všetky štyri končatiny majú väčší uhol pohybu končatín než iné druhy. Tento uhol je väčší u predných končatín. To je spôsobené asymetriou v dĺžke predných (kratších) a zadných končatín. Väčší uhol predných končatín umožňuje robiť kroky rovnakej dĺžky oboma párami nôh. Vo všeobecnosti väčší uhol pohybu umožňuje zvýšiť rýchlosť pohybu bez toho, aby sa zvýšila frekvencia krokov.

Tým je zaručená väčšia stabilita a istota pri pohybe po úzkych vetvách. Možnosť veľkého pohybu v kĺbe zadných končatín znižuje záťaž a námahu predných končatín a umožňuje znovu nabiť mechanickú energiu počas chôdze (Larson *et al.*, 2001).

Pohyb po dvoch nohách nie je vlastný len savcom. I medzi plazmi nájdeme dost' zástupcov využívajúcich tento spôsob pohybu. Bipedálny pohyb sa pokladá za rýchlejší než pohyb po 4 končatinách, zväčšuje i dĺžku kroku. Jeho výhodou je i to, že predné končatiny nezavadzajú zadným končatinám pri rýchlom pohybe. Dlhé chvosty sú často spájané s behom na zadných nohách. Druhy s dlhým chvostom mávajú dlhý m. caudofemoralis, ktorý pomáha poháňať živočícha vpred zatahnutím zadnej končatiny pri odraze. Zdvihnutím chvosta sa zvýši sila generovaná týmto svalom. Chvost taktiež slúži ako účinná protiváha (Irschinck & Jayne, 1999).

Materiál a metodika I.

Materiál

K dispozícii som mala postkranialy týchto druhov: *Acomys cahirinus* (É. Geoffroy, 1803; komezál, Káhira), *Acomys cahirinus* (É. Geoffroy, 1803; nekomezál, Abu Simbel), *Acomys cilicicus* (Spitzenberger, 1978; Turecko), *Acomys dimidiatus* (Cretzschmar, 1826; Izrael) a zatiaľ nepopísaný druh z Iránu (tab. 1).

Tab. 1. Počet samcov, samíc a celkový počet postkranialov jednotlivých druhov

Druh	Počet samcov	Počet samíc	Celkový počet
Kahira	15	6	21
Abu Simbel	59	23	82
<i>A. cilicicus</i>	53	3	56
<i>A. dimidiatus</i>	16	4	20
Iran	48	3	51

Medzi počtom samcov a samíc je značný nepomer. Samíc je pomerne málo. Vzhľadom na to, že som sa nezaoberala rozdielmi medzi pohlaviami, nebola to prekážka. Na správne rozlíšenie a zatriedenie kostier do druhov táto asymetria nepredstavuje problém. Presný vek jedincov nebol známy, ale kostry pochádzali z dospelých jedincov (minimálne 3 mesiace starých).

Metodika

Každý jedinec bol stiahnutý z kože, hlava bola oddelená od zbytku kostry a niektoré mäkké tkanivá boli odstránené pomocou pinzety. Postkranial a lebky boli vypreparované múčnymi červami. Na vybielenie kostier bol následne použitý 30% roztok peroxidu vodíka.

Na každej kostre bolo buď pomocou digitálnej šuplery s presnosťou na 0,01 mm alebo lupy zmeraných týchto postkranialnych 29 parametrov (obr.8 - obr. 14):

- LT1- celková dĺžka tibie
- LT2* - dĺžka distálneho konca tibie od miesta spojenia fibuly a tibie po distálny kĺb
- WT1*** - vzdialenosť crista cranialis od crista interossea
- WT2*** - najužšia šírka distálnej časti tibie pod jej spojením s fibulou
- LF- celková dĺžka femuru
- WF1*** - šírka trochanter tertius
- WF2*** - šírka najužšieho miesta pod trochanter tertius
- Fkrček*** - šírka collum femoris
- Fmedzera*** - vzdialenosť trochanteru major od caput femoris
- LP1- dĺžka panve
- LP2** - vzdialenosť incisura acetabuli od os ischii
- WP1- šírka pars ischiopubica os coxae
- WP2*** - šírka pars iliaca of os coxae
- LSF** - dĺžka foramen obturatum
- WSF** - šírka foramen obturatum
- SW1- vzdialenosť medzi ossae coxae
- SW2** - šírka os sacrum
- WBV** - šírka šiesteho lumbálneho obratle
- WBL** - dĺžka tela šiesteho lumbálneho obratle
- LU- celková dĺžka ulny
- WU*** - šírka ulny a radia pod incisura semilunaris
- Ukloub** - dĺžka olecranonu
- LH- celková dĺžka humeru

- WH1^{***} - šírka deltoidného výbežku
- WH2^{***} - šírka najužšieho miesta pod deltoidným výbežkom
- Hdelta^{*} - vzdialenosť deltoidného výbežku od proximálneho kĺbu
- Hklob^{**} - šírka od epicondylu lateralis k epicondylu medialis na humeru
- LS^{*} - celková dĺžka scapuly
- WS1^{*} - šírka scapuly

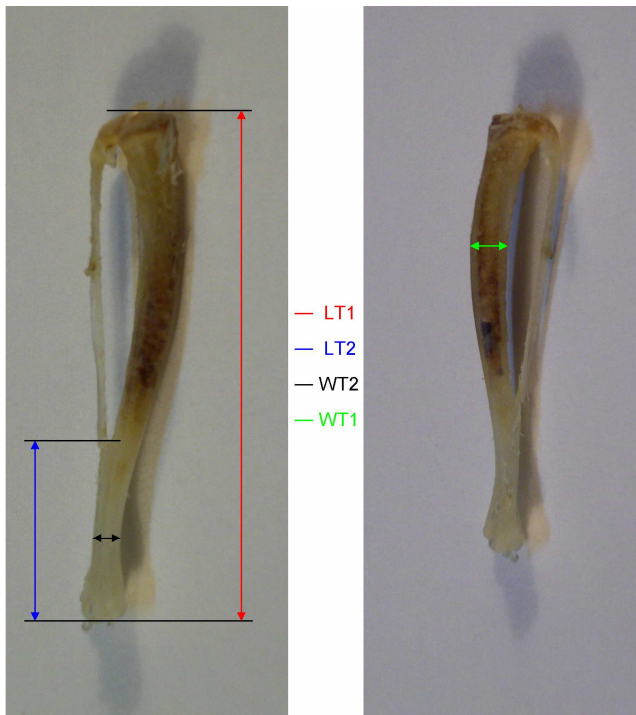
Parametre označené symbolom ^{*} boli merané pod lupov pri osemnásobnom zväčšení (1 dielik = 0,1 mm), parametre označené ^{**} boli merané pri šestnásťnásobnom zväčšení (1 dielik = 0,05 mm) a tie označené ^{***} boli merané pri tridsaťdvanásobnom zväčšení (1 dielik = 0,025 mm).

Všetci jedinci boli pred pitvou zvaženy. Okrem kosterných parametrov boli digitálnou šuplerou s presnosťou na 0,1mm zmerané i 4 telesné parametre:

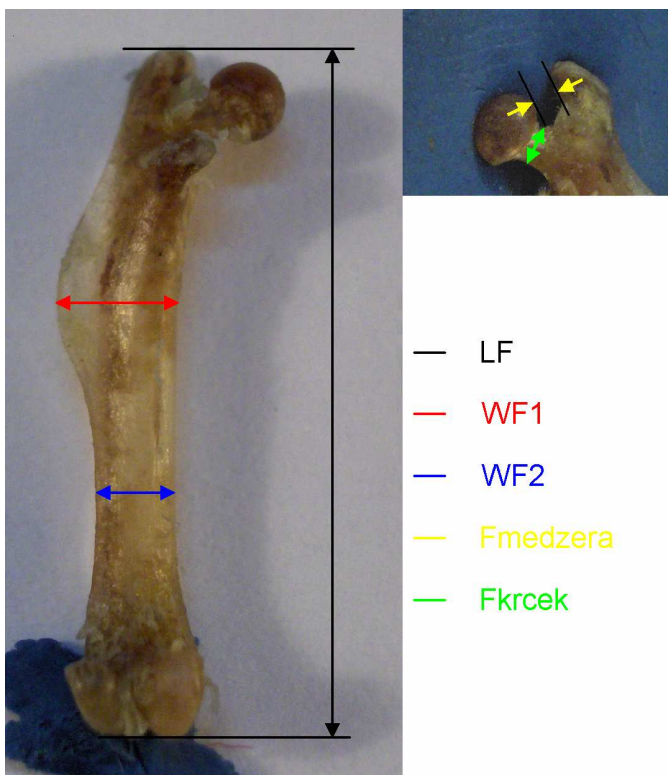
- BL- dĺžka tela
- TL- dĺžka chvosta
- HFL- dĺžka chodidla zadnej končatiny
- EL- dĺžka ucha

Namerané hodnoty boli zlogaritmované, chýbajúce hodnoty dopočítané z regresnej rovnice pomocou lineárnej regresie (pod procedurou Multiple regression) a následne bola z hodnôt odstránená veľkosť pomocou Mosimannovej transformácie. Mnohým myšiam chýbalo ucho a najmä chvost, ktorý je u myší bodlinatých autotomický. Aby výsledky neboli navzájom korelované, chýbajúce hodnoty dĺžky chvostu a ucha som nedopočítavala a tieto parametre spolu s hmotnosťou som nezahrnula do analýzy hlavných komponent. Tieto parametre som vyhodnocovala v analýze kovariancie.

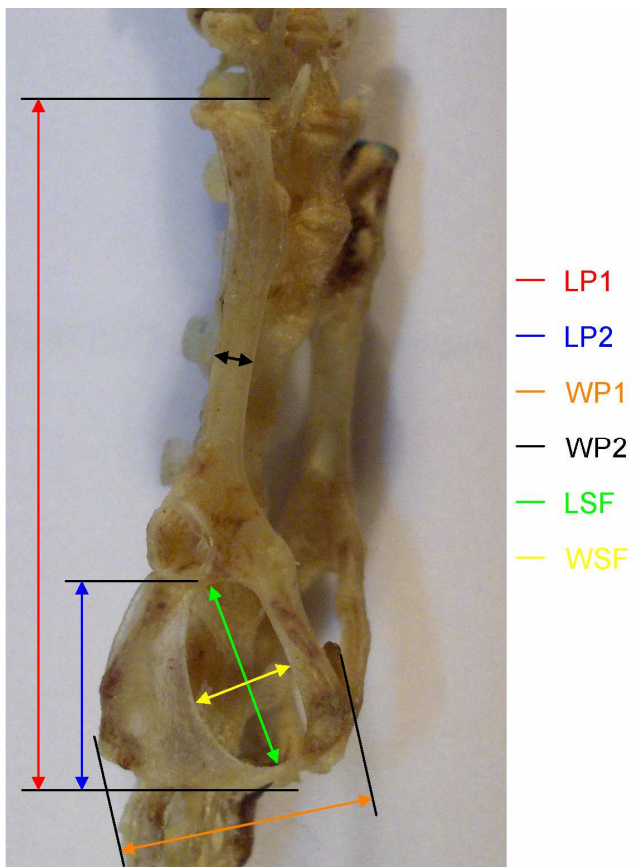
Výsledky boli analyzované v programe STATISTICA 6.0 použitím analýzy hlavných komponentov (PCA), diskriminačnej analýzy (DFA) a analýzy kovariancie (ANCOVA).



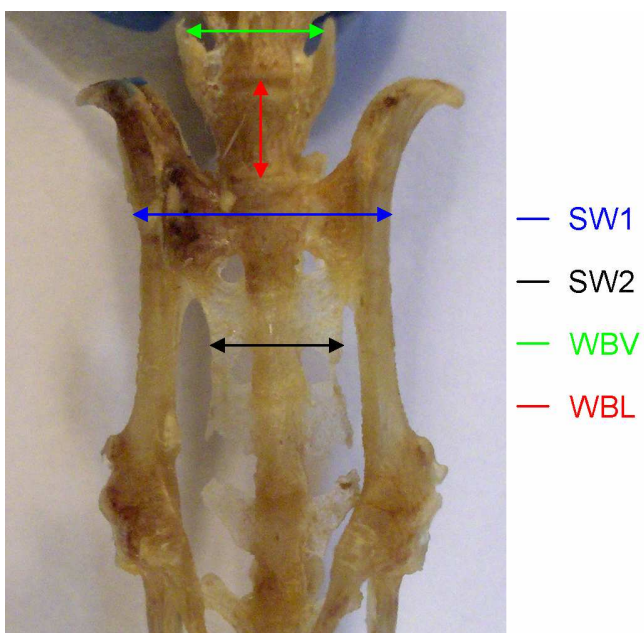
Obr. 8. Parametre merané na tibii.



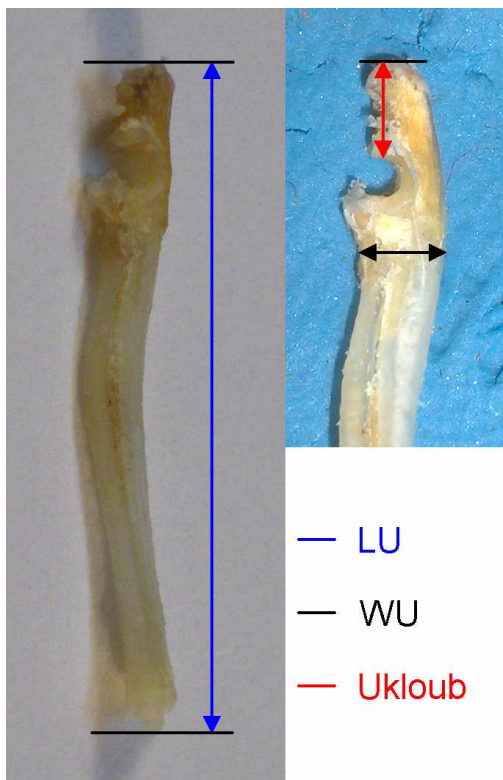
Obr. 9. Parametre merané na femuru.



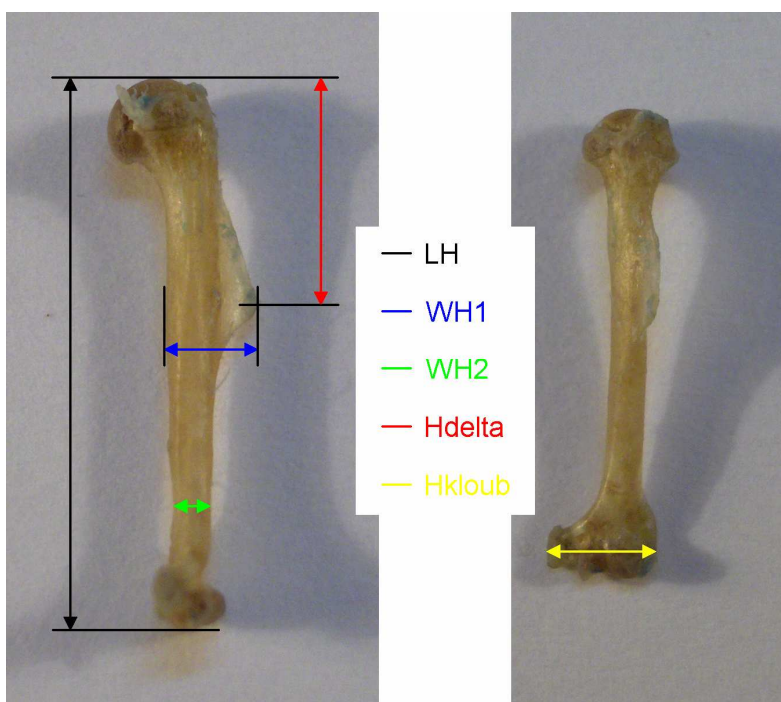
Obr. 10. Parametre merané na panvy.



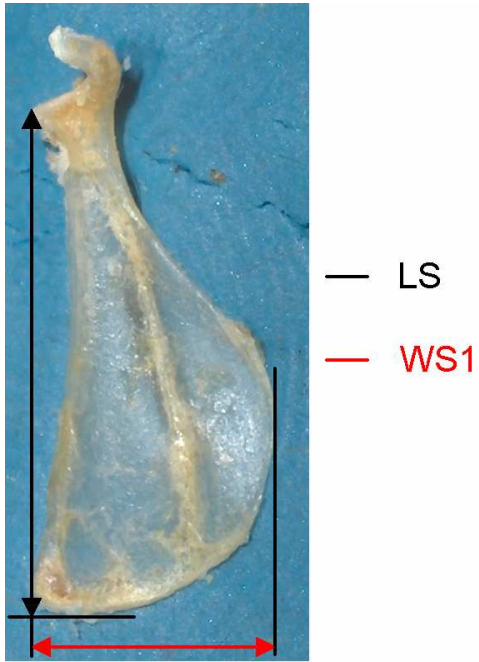
Obr. 11. Parametre merané na lumbálnom obratly a os sacrum.



Obr. 12. Parametre merané na ulne.



Obr. 13. Parametre merané na humeru.



Obr. 14. Parametre merané na scapule.

Výsledky I.

Analýza hlavných komponent (PCA)

Do analýzy hlavných komponent bolo zahrnutých 30 parametrov- 28 parametrov meraných na kostre (Fmedzera nebola zahrnutá do analýzy kvôli nepresnosti merania tohto parametru) a 2 telesné parametre (dĺžka tela a chodidla zadnej končatiny), ktoré boli zmerané u všetkých 230 jedincov oboch pohlaví. Dĺžka tela odráža dĺžku axiálneho skeletu a dĺžka chodidla zase dĺžku tarsu, metatarsu a tretieho prstu. Všetky parametre boli zlogaritmované (prirodzeným logaritmom), aby sa ich rozloženie priblížilo normálnemu.

Len prvých päť hlavných komponent v PCA analýze ma zmysel interpretovať. Posledná šiesta hlavná komponenta má eigenvalue < 1 a jej prínos k vysvetleniu celkovej variability je minimálny. Preto šiestu komponentu už nezahrňujem do celkovej analýzy (tab. 2, obr. 15).

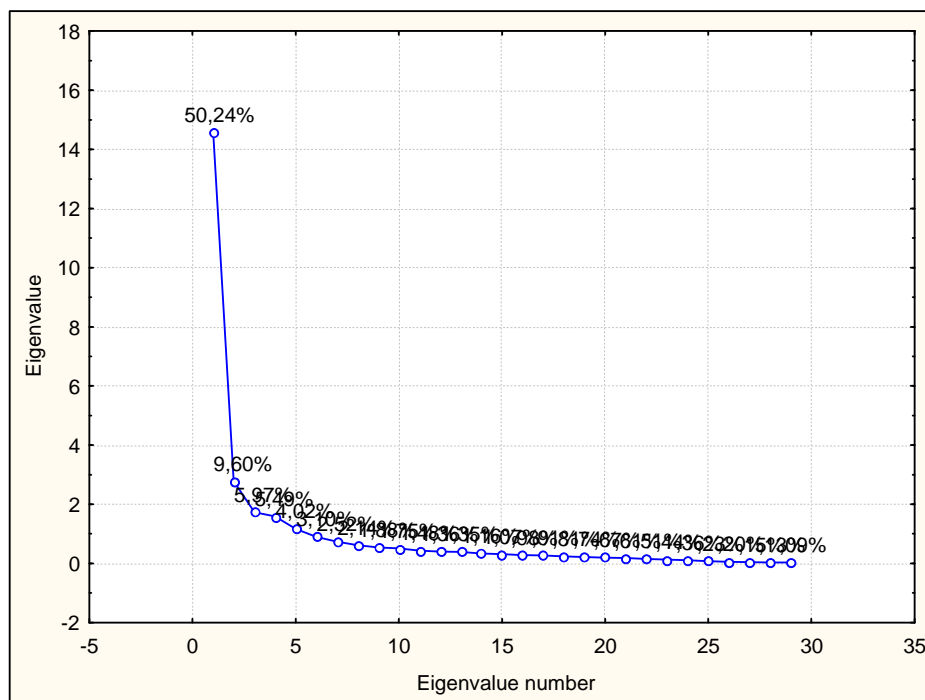
Tab. 2. Hodnoty Eigenvalue ukazujúce koľko variability vysvetľuje prvých šesť hlavných komponentov.

	Eigenvalue	% Total	Cumulative	Cumulative
1	14,57	50,2	14,57	50,2
2	2,78	9,6	17,35	59,8
3	1,73	6,0	19,09	65,8
4	1,59	5,5	20,68	71,3
5	1,17	4,0	21,84	75,3
6	0,90	3,1	22,74	78,4

Korelácie jednotlivých parametrov s hlavnými komponentami uvádzam v Prílohe (príloha 1). Všetky parametre silne a negatívne korelujú s prvou hlavnou komponentou, preto ju môžeme interpretovať ako veľkosť. Táto korelácia je patrná i z grafu, kde sú vynesené jednotlivé premenné na osi prvých dvoch hlavných komponent (obr. 16). Jedine pohlavie ako doplnkový parameter zahrnutý do PCA analýzy koreluje s PC1 pozitívne a pomerne slabo.

Z grafu, kde sú vynesené loadings (záťaž) parametrov na osách tretej a štvrtej hlavnej komponenty, sa podľa osi tretej komponenty parametre rozdelili na tie šírkové a tie dĺžkové (až na jeden parameter (lnLT2)). Dole nájdeme skôr tie robustnejšie zvieratá a hore tie štíhlejšie (obr. 17).

Štvrtá a piata hlavná komponenta vysvetlí dohromady necelých 10% variability. Piata hlavná komponenta oddelí od seba prevažne panvové parametre od tých ostatných (obr. 19).



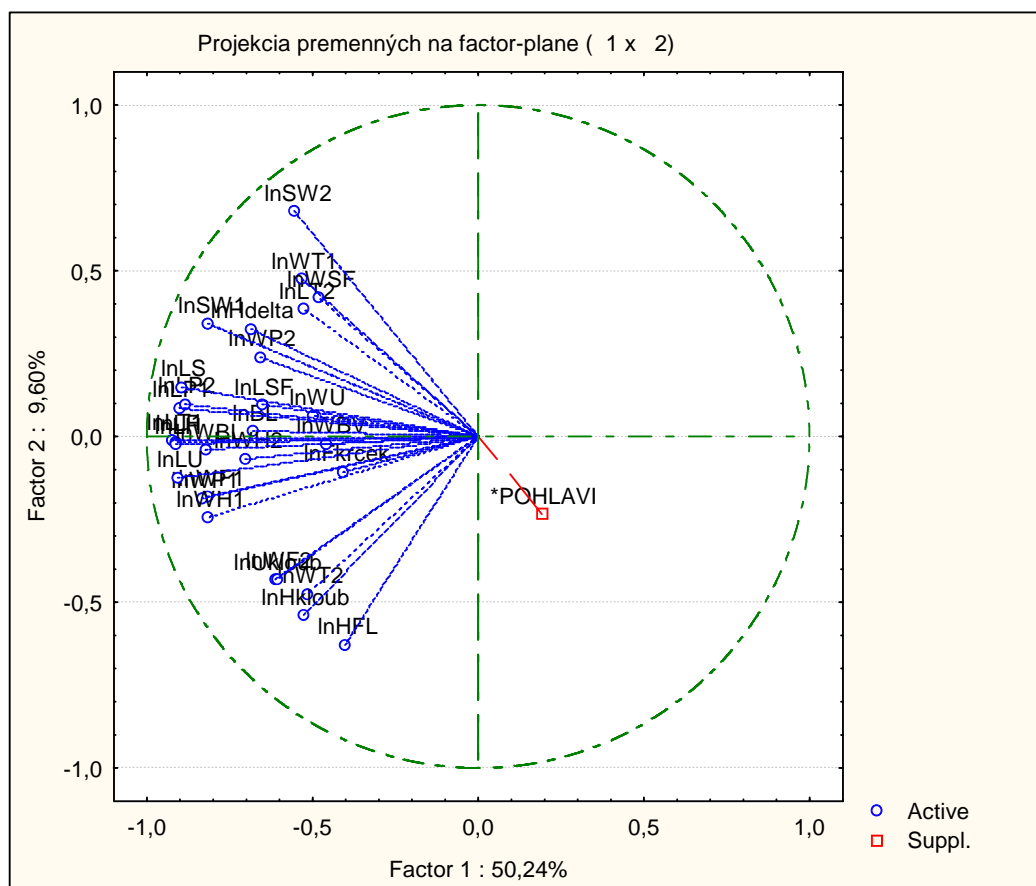
Obr. 15. Grafické znázornenie eigenvalues a percento variability, ktorú vysvetľujú

Pri projekcii jednotlivých jedincov na osi hlavných komponent PC2 a PC3, jedinci *Acomys sp.* z Iránu vytvoria samostatný zhluk (obr. 18). To znamená, že títo jedinci majú natoľko odlišnú morfológiu, že ich PCA analýza vyčlení spomedzi ostatných jedincov bez toho, aby apriorne vedela do ktorého druhu patria.

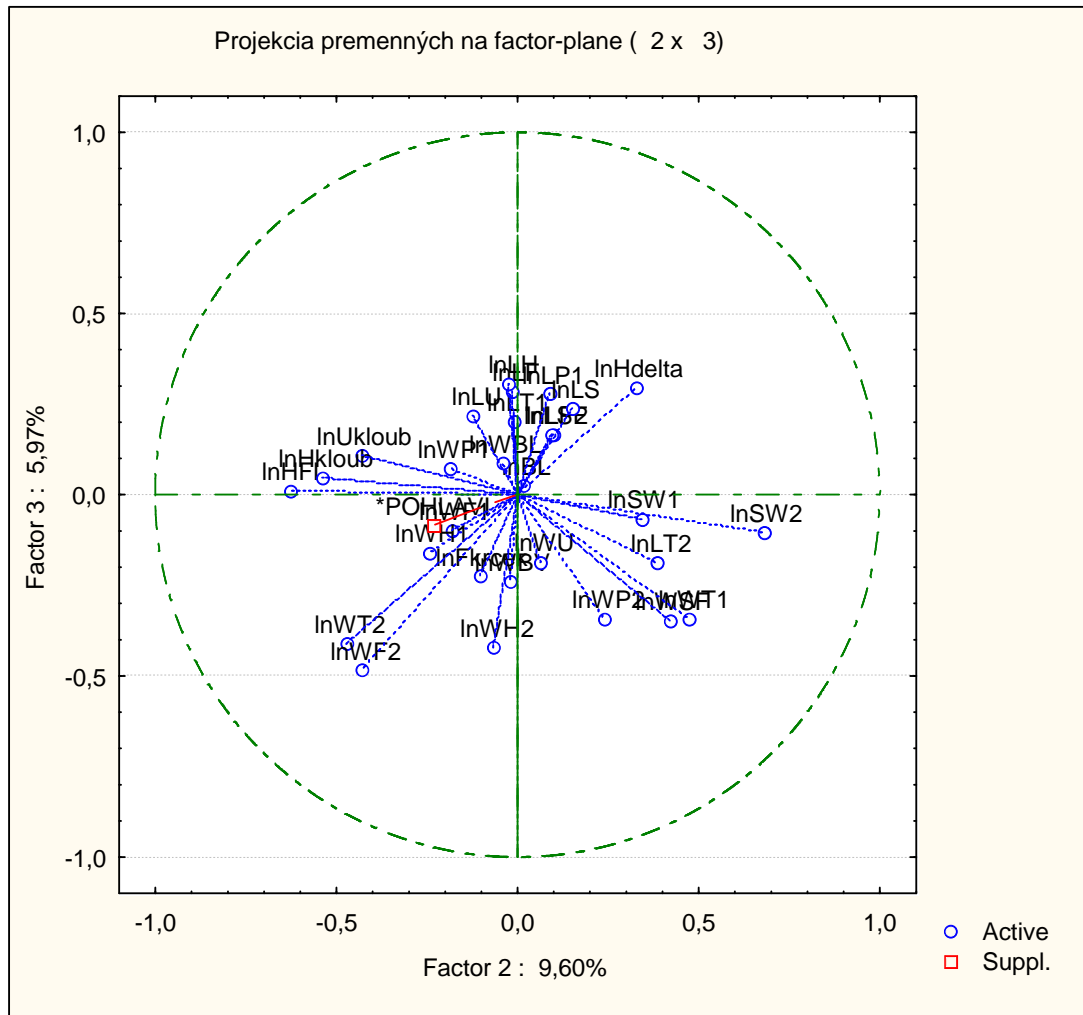
Z grafu štvrtej a piatej hlavnej komponenty je zrejmé oddelenie *A. cilicicus* od ostatných druhov (obr. 20). Na tomto oddelení sa podieľa najmä PC4. Ostatné druhy tvoria jeden veľký zhluk, preto je ťažké určiť ktoré hlavné komponenty sa podieľajú na oddelení ktorých druhov. Názornejšie je to vidieť na Box plotoch jednotlivých hlavných komponent, ktoré uvádzam v Prílohe (príloha 2.-6). Tam môžeme vidieť, že PC5 čiastočne oddelí *A. cahirinus* z Káhiry a *A. dimidiatus* z Izraela. Ale toto vyčlenenie nie je

také jednoznačné ako v prvých dvoch prípadoch. Preto to z grafu (obr. 20) nie je patrné na prvý pohľad.

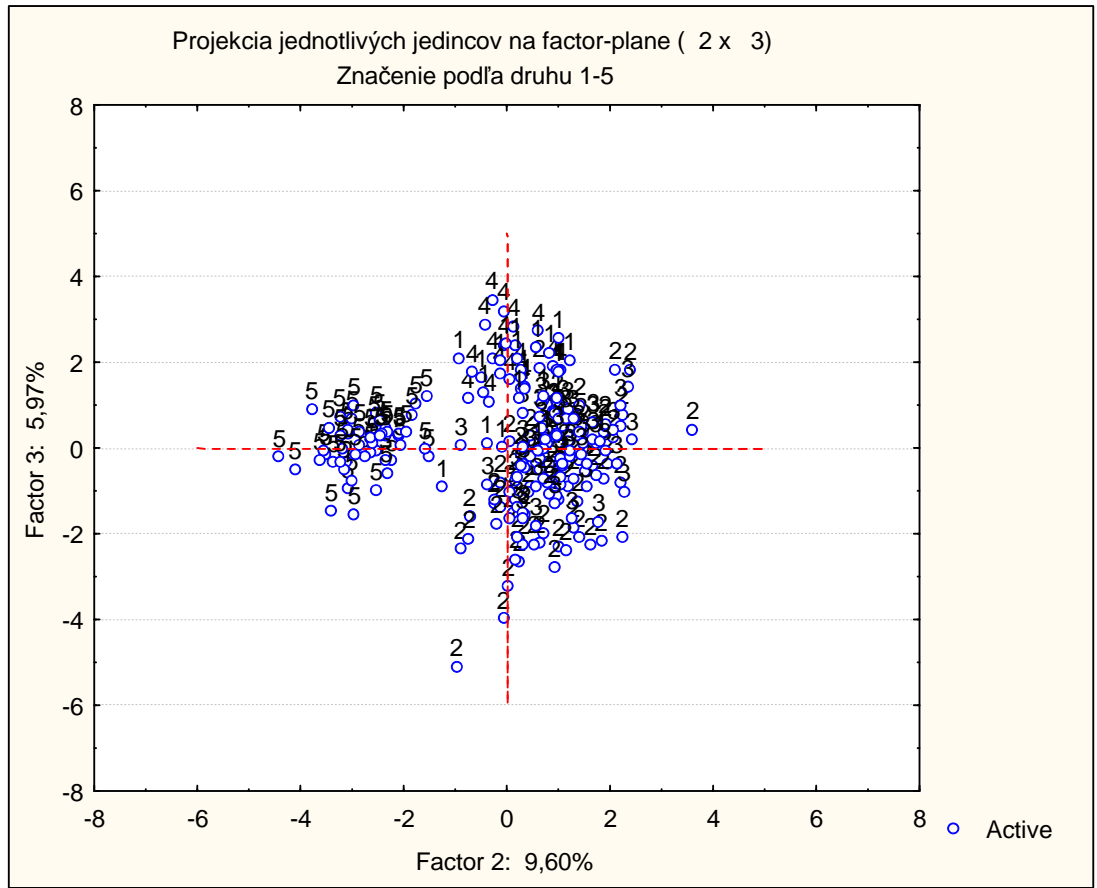
Už z analýze hlavných komponent je zrejmé, že jednotlivé druhy, resp. populácie sa od seba v morfológii postkraniaľu líšia.



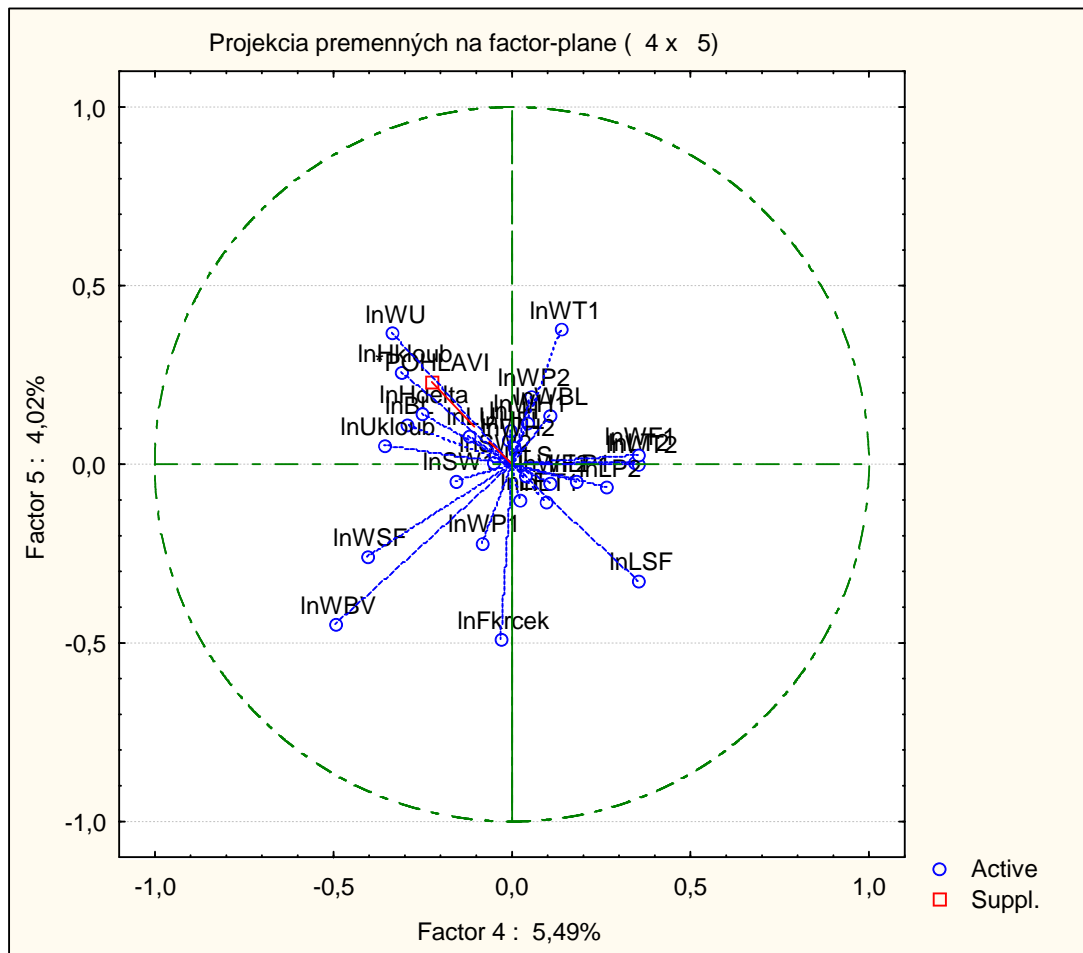
Obr. 16. Projekcia premenných na prvých dvoch osách hlavných komponent. Všetky parametre ťahajú doľava v smere osi prvej komponenty, ktorá vysvetľuje až 50,24% variability. Je možné ju interpretovať ako veľkosť. Pohlavie ťahá v opačnom smere.



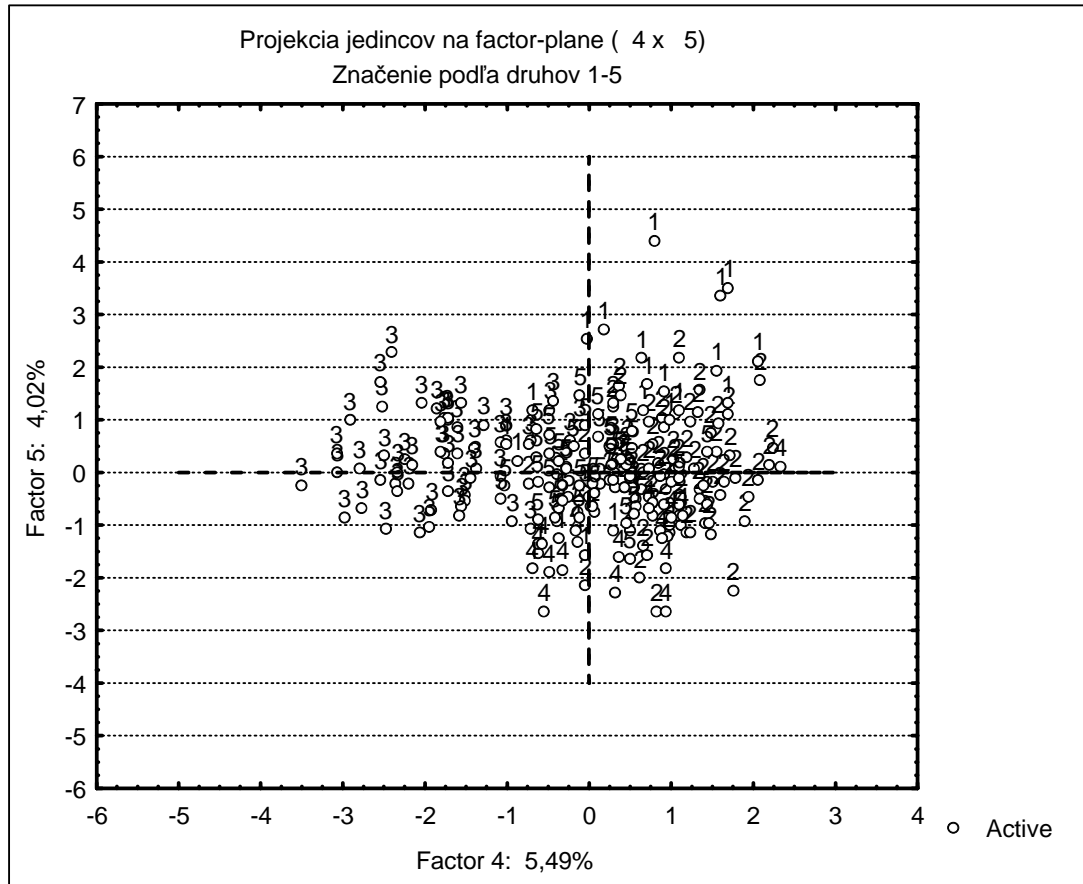
Obr. 17. Na grafe je proti sebe vynesená druhá a tretia hlavná komponenta. Pohlavie je znázornené červenou farbou. Až na jeden parameter (InLT2) sa parametre podľa osi tretej komponenty rozdelili na tie šírkové a tie dĺžkové. Dole nájdeme skôr tie robustnejšie zvieratá a hore tie štíhlejšie.



Obr. 18. Druhá hlavná komponenta oddelí *Acomys* z Iránu od ostatných druhov. Jedinci sú zatriedení podľa druhov: 1-Kahira, 2-Abu Simbel, 3- *A. cilicicus*, 4- *A. dimidiatus* a 5-Iran.



Obr. 19. Červeno je opäť označené pohlavie. Štvrtá a piata komponenta sú posledné komponenty, ktoré má zmysel interpretovať. Dohromady vysvetľujú len necelých 10% variability. Piata komponenta oddelí prevažne panvové parametre od zvyšku parametrov.



Obr. 20. Štvrtá hlavná komponenta oddelí *A. cilicicus* od ostatných druhov. Jedinci sú opäť označený podľa príslušnosti k jednotlivým druhom: 1-Kahira, 2-Abu Simbel, 3- *A. cilicicus*, 4- *A. dimidiatus* a 5-Iran.

Analýza kovariance (ANCOVA)

Hmotnosť, dĺžka chvosta a dĺžka ucha boli vyhodnocované v analýze kovariance. Ucho a najmä chvost u mnohých jedincov chýbal. Tieto hodnoty neboli na rozdiel od ostatných chýbajúcich parametrov dopočítavané. Vplyv veľkosti tela bol odfiltrovaný. Výsledky analýzy pre všetky parametre vyšli signifikatne (tab. 3, tab.6, tab. 9). Druhy (populácie) sa medzi sebou líšia jak v hmotnosti tela, tak i v dĺžke chvosta a ucha.

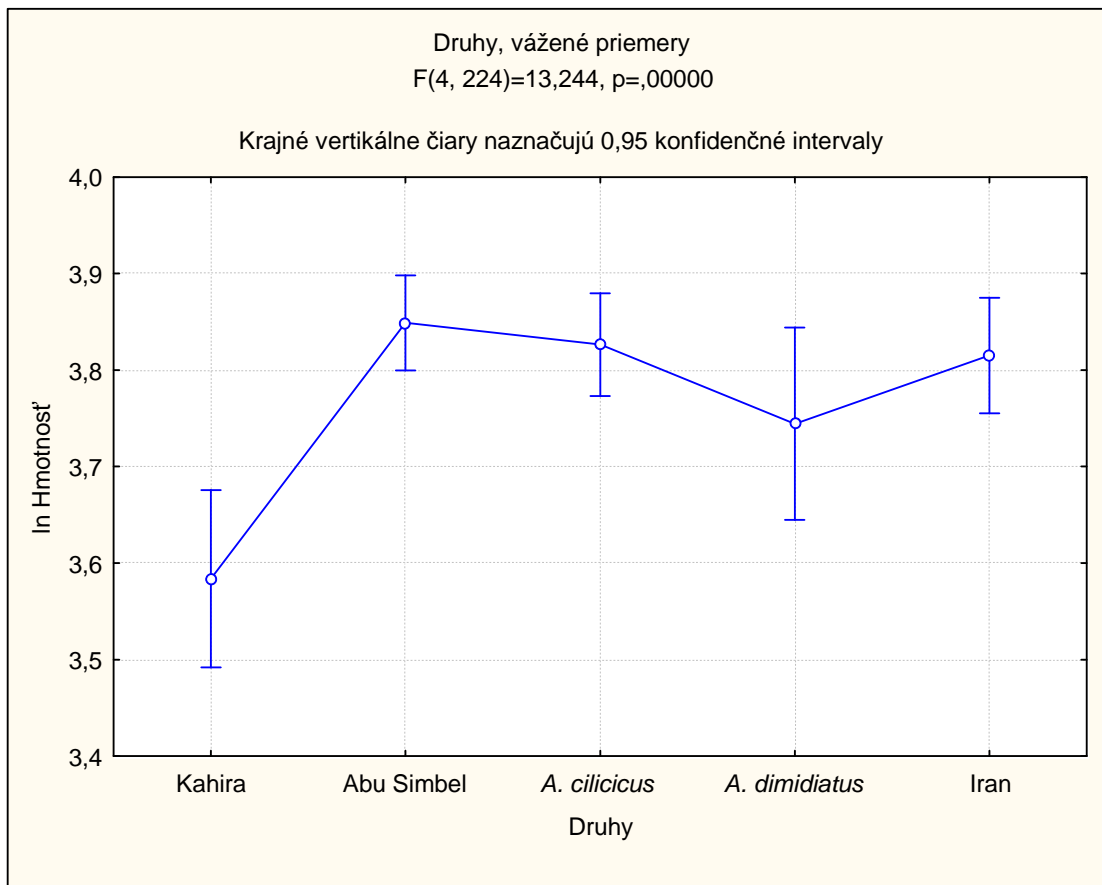
Tab. 3. Výsledok analýzy kovariance pre hmotnosť.

	SS	Stupne voľnosti	MS	F	p
Ln Dĺžka tela	5,409692	1	5,409692	252,8	0,0001
Druh	1,133801	4	0,283450	13,2	0,0001
Chyba	4,794068	224	0,021402		

Rozdiel v hmotnosti je medzi jedincami poznať i z grafu (obr. 21). V hmotnosti sa líši najviac *A. cahirinus* z Káhiry („Kahira“). Má najmenšiu hmotnosť v porovnaní s ostatnými. Potvrdil to i Unequal N HSD test, ktorý rozlíšil Kahiru od ostatných druhov (tab. 4). Preto rozoznávame dve skupiny homogenity (tab. 5).

V dĺžke chvosta sa odlišuje najviac *A. dimidiatus*, ktorý má najkratší chvost (obr. 22). Kahira, nekomenzálna populácia *A. cahirinus* („Abu Simbel“) a *A. cilicicus* majú veľmi podobnú dĺžku chvosta. Jednoznačne najdlhší chvost má *Acomys sp.* z Iránu („Iran“). Ale čiastočne sa Iran a Kahira v dĺžke chvosta prekrývajú. Podľa výsledkov Unequal N HSD testu vidíme, že *A. dimidiatus* sa líši od všetkých ostatných druhov (populácii) a Iran sa líši od všetkých okrem Káhiry (tab. 7). Rozoznávame tri homogénne skupiny (tab. 8).

Najdlhšie ucho má Iran a *A. dimidiatus*, ale navzájom sa dĺžkou ucha od seba nelíšia (obr. 23). Fylogeneticky najpríbuznejšie druhy majú podobnú dĺžku ucha (Kahira, Abu Simbel a Iran) a tiež sa navzájom v tomto znaku nelíšia (tab. 10). V tomto prípade rozoznávame dve homogénne skupiny (tab. 11).



Obr. 21. Hmotnosť jedincov bola vyhodnocovaná v analýze kovariancie (ANCOVA). Hmotnosť bola vzťahovaná k dĺžke tela. Kategoriálnou premennou bol druh. Homogenita variance nebola narušená (Levenov test). Z grafu je zrejmé, že Kahira sa líši od ostatných omnoho menšou hmotnosťou.

Tab. 4. Unequal N HSD - obdoba Tukeyho testu. Hľadá rozdiely medzi druhmi v hmotnosti. Signifikantné hodnoty sú označené červenou. Kahira sa významne líši v hmotnosti od ostatných druhov.

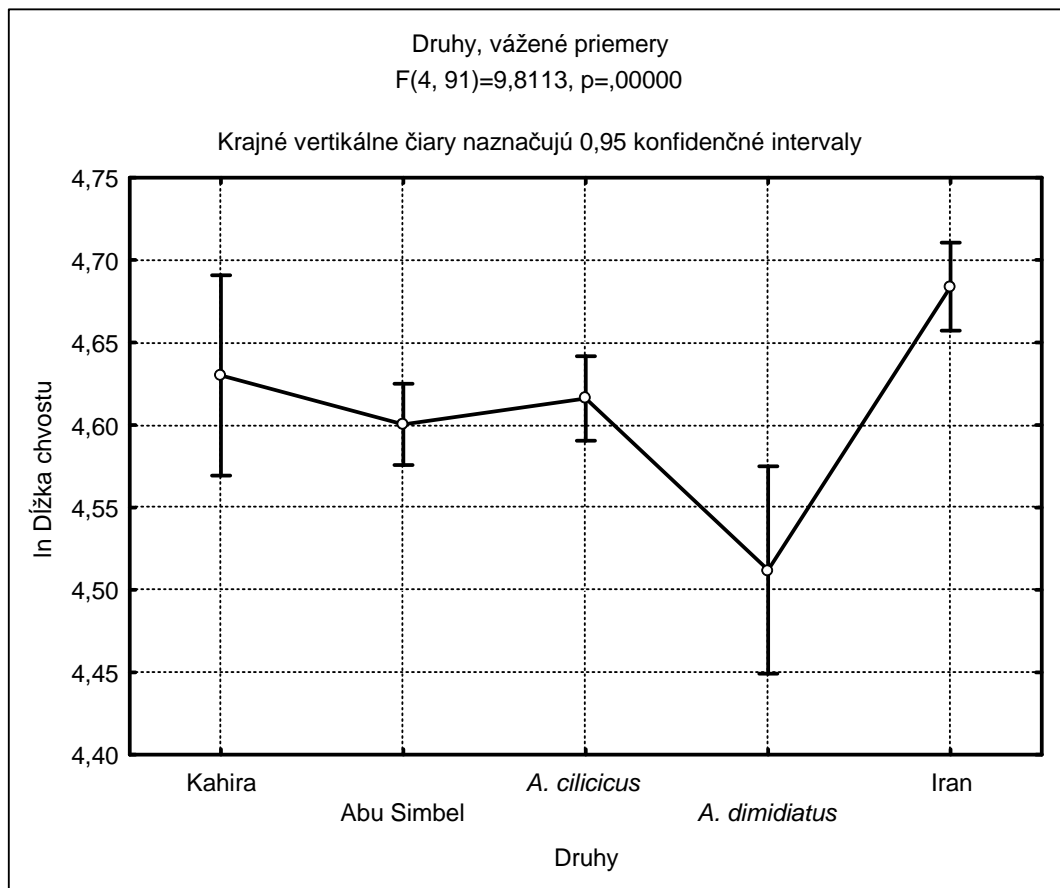
Druh	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira		0,000017	0,000018	0,004782	0,000020
Abu Simbel	0,000017		0,926769	0,157968	0,771225
<i>A. cilicicus</i>	0,000018	0,926769		0,388563	0,995141
<i>A. dimidiatus</i>	0,004782	0,157968	0,388563		0,542488
Iran	0,000020	0,771225	0,995141	0,542488	

Tab. 5. Unequal N HSD rozoznáva len dve skupiny.

Druh	ln Hmotnosť	1	2
Kahira	3,583897	****	
<i>A. dimidiatus</i>	3,744336		****
Iran	3,815143		****
<i>A. cilicicus</i>	3,826427		****
Abu Simbel	3,848902		****

Tab. 6. Výsledok analýzy kovariance pre dĺžku chvosta.

	SS	Stupne voľnosti	MS	F	p
Ln Dĺžka tela	0,073315	1	0,073315	17,4	0,0001
Druhy	0,165335	4	0,041334	9,8	0,0001
Chyba	0,383371	91	0,004213		



Obr. 22. Graf zobrazuje vážené priemery dĺžky chvosta vzťahenej k celkovej dĺžke tela. Bola použitá analýza kovariance (ANCOVA). Kategoriálnou premenou bol druh. Homogenita variance nebola narušená (Levenov test). *Acomys* z Iránu majú najdlhšie a *A. dimidiatus* najkratšie chvosty.

Tab. 7. Unequal N HSD pre dĺžku chvosta. Signifikantné hodnoty sú značené červeno.

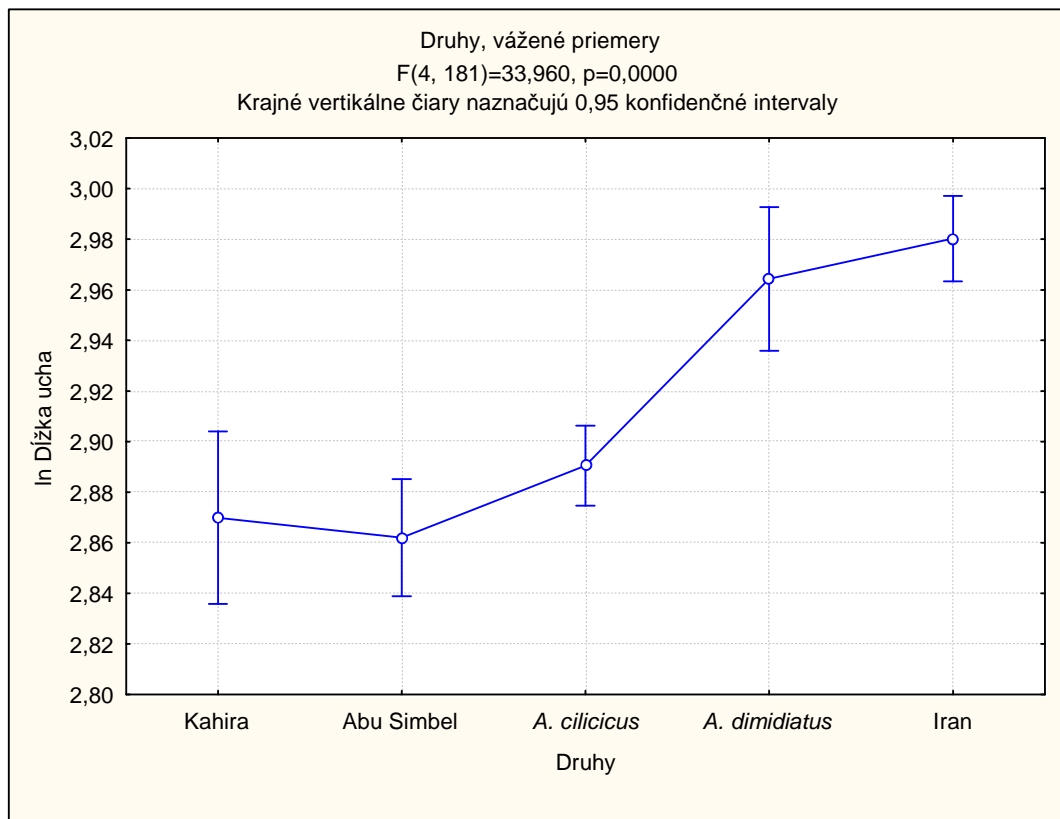
Druhy	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira		0,890281	0,992855	0,004199	0,464485
Abu Simbel	0,890281		0,963303	0,025071	0,000262
<i>A. cilicicus</i>	0,992855	0,963303		0,004940	0,041068
<i>A. dimidiatus</i>	0,004199	0,025071	0,004940		0,000118
Iran	0,464485	0,000262	0,041068	0,000118	

Tab. 8. Unequal N HSD rozoznáva tri skupina líšiace sa navzájom dĺžkou chvosta. Dĺžka chvosta sa u Kahira a Iran navzájom čiastočne prekrýva.

Druhy	In Dĺžka chvosta	1	2	3
<i>A. dimidiatus</i>	4,512037	****		
Abu Simbel	4,600317		****	
<i>A. cilicicus</i>	4,616088		****	
Kahira	4,630030		****	****
Iran	4,683865			****

Tab. 9. Výsledok analýzy kovariance pre dĺžku ucha.

	SS	Stupne voľnosti	MS	F	p
In Dĺžka tela	0,179669	1	0,179669	52,6	0,0001
Druhy	0,464232	4	0,116058	34,0	0,0001
Chyba	0,618564	181	0,003417		



Obr. 23. Veľkosť ucha by mala byť väčšia u jedincov žijúcich vo veľmi teplých oblastiach. Z grafu vidieť, že myši z Iránu majú najväčšie ucho vzhľadom k celkovej veľkosti tela. Analýza bola urobená v ANCOVE. Kategóriálnou premennou bol opäť druh. Homogenita variance nebola narušená (Levenov test).

Tab. 10. Unequal N HSD - pre dĺžku ucha. Červeno sú zvýraznené signifikantné rozdiely medzi druhmi.

Druh	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira		0,996585	0,884818	0,000200	0,000023
Abu Simbel	0,996585		0,095086	0,000019	0,000017
<i>A. cilicicus</i>	0,884818	0,095086		0,001430	0,000017
<i>A. dimidiatus</i>	0,000200	0,000019	0,001430		0,925806
Iran	0,000023	0,000017	0,000017	0,925806	

Tab. 11. Post hoc test (unequal N HSD) rozlišuje dve homogénne skupiny. Abu Simbel, Kahira a *A. cilicicus* majú veľmi podobnú dĺžku ucha a spadajú do jednej skupiny. Opäť to vyšlo podľa fylogeneze.

Druhy	In Dĺžka ucha	1	2
Abu Simbel	2,862060	****	
Kahira	2,869918	****	
<i>A. cilicicus</i>	2,890496	****	
<i>A. dimidiatus</i>	2,964335		****
Iran	2,980237		****

Diskriminačná analýza (DFA)

V DFA analýze bol použitý rovnaký počet premenných ako v PCA analýze – 30. Z dat bol Mosimannovou transformáciou odstránený efekt veľkosti. Úspešnosť zatriedenia jednotlivých postkraniálov do správneho druhu je vysoká. To znamená, že chyba pri meraní nebola veľká. Až na jedno chybné zatriedenie *A. cilicicus* do druhu *A. cahirinus* z oblasti Abu Simbel bola diskriminačná analýza stopercentná (tab. 12). Variabilita medzi druhmi (populáciami) je teda väčšia než v rámci druhu (populácie). V klasifikačnej analýze sa porovnávajú Mahalanobisovy vzdialenosti medzi vektormi strednými hodnôt daných druhov. Maticu týchto vzdialeností uvádzam v Prílohe (príloha 7).

Tab. 12. Klasifikačná matica. Wilksova lambda: 0,0010250,F(120,781)=30,28705, p < 0,0000.

Klasifikačná matica	Percentá	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira	100,00	21	0	0	0	0
Abu Simbel	100,00	0	82	0	0	0
<i>A. cilicicus</i>	98,21	0	1	55	0	0
<i>A. dimidiatus</i>	100,00	0	0	0	20	0
Iran	100,00	0	0	0	0	51
Spolu	99,57	21	83	55	20	51

Parametre najviac prispievajúce k správne rozlíšeniu druhov sú v tabuľke v prílohe (príloha 9). Keď sa data zanalyzujú len na základe týchto parametrov, vyjde veľmi podobný výsledok klasifikačnej matice ako v tabuľke 12, i grafické znázornenie je podobné (príloha 12-13). Výsledky s logaritmovanými parametrami, teda bez odstránenia efektu veľkosti, sú rovnaké ako po aplikovaní Mosimannovej transformácie.

Kanonická analýza (CVA)

Podľa eigenvalues vidieť, že štatisticky významné sú všetky rooty kanonickej analýzy a má ich zmysel interpretovať (tab. 13). Prvý root oddelí Iran (obr. 24) a tretí a štvrtý root zas Kahiru a *A. dimidiatus* (obr. 25).

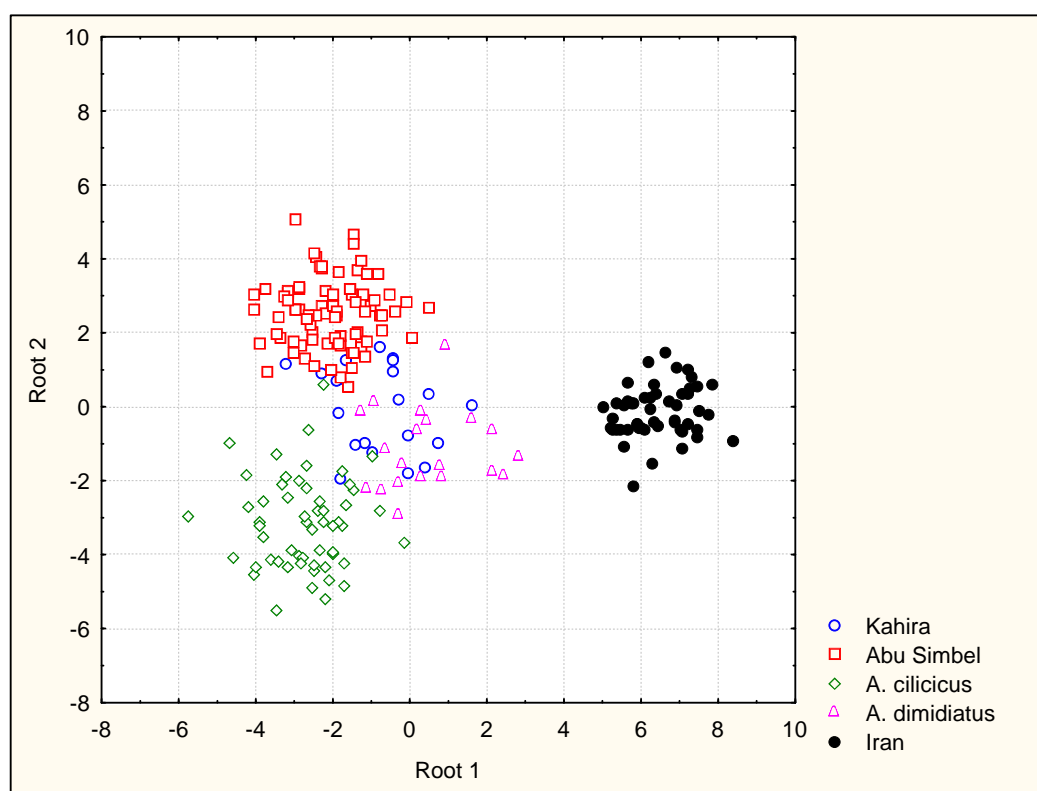
Scatterplot uvádzajú loadings jednotlivých parametrov (obr. 26 - obr. 27). Root 1 najviac pozitívne koreluje s parametrom WT2 a negatívne s parametrami tibie (WT1), panve (WSF, SW2) a lopatky (WS1). S Rootom 2 pozitívne korelujú najmä parametre tibie (LT2, WT2), femuru (WF1), panve (LP2, LSF) a lopatky (WS1) a negatívne dĺžka ulny a parameter vzdialenosti deltoideho výbežku od proximálneho konca humeru (delt). Parametre WT1, WF2, WSF a WH1 korelujú pozitívne a parametre WS1, LH, LF, LP1 korelujú negatívne s Rootom 3. Parametre LH, LU, LF, WT1 korelujú pozitívne s Rootom 4. Negatívne s týmto Rootom koreluje dĺžka femuru (LF) a šírka foramen obturatum (WSF). Tabuľka loadings pre jednotlivé parametre je uvedená v Prílohách (príloha 14).

Na základe vzájomných korelácií parametrov bol zostavený strom pomocou zhlukovej analýzy metódou UPGMA (obr. 28). Navzájom korelujú hlavne dĺžkové parametre dlhých kostí, potom dĺžka panvy a lopatky a šírky dlhých kostí.

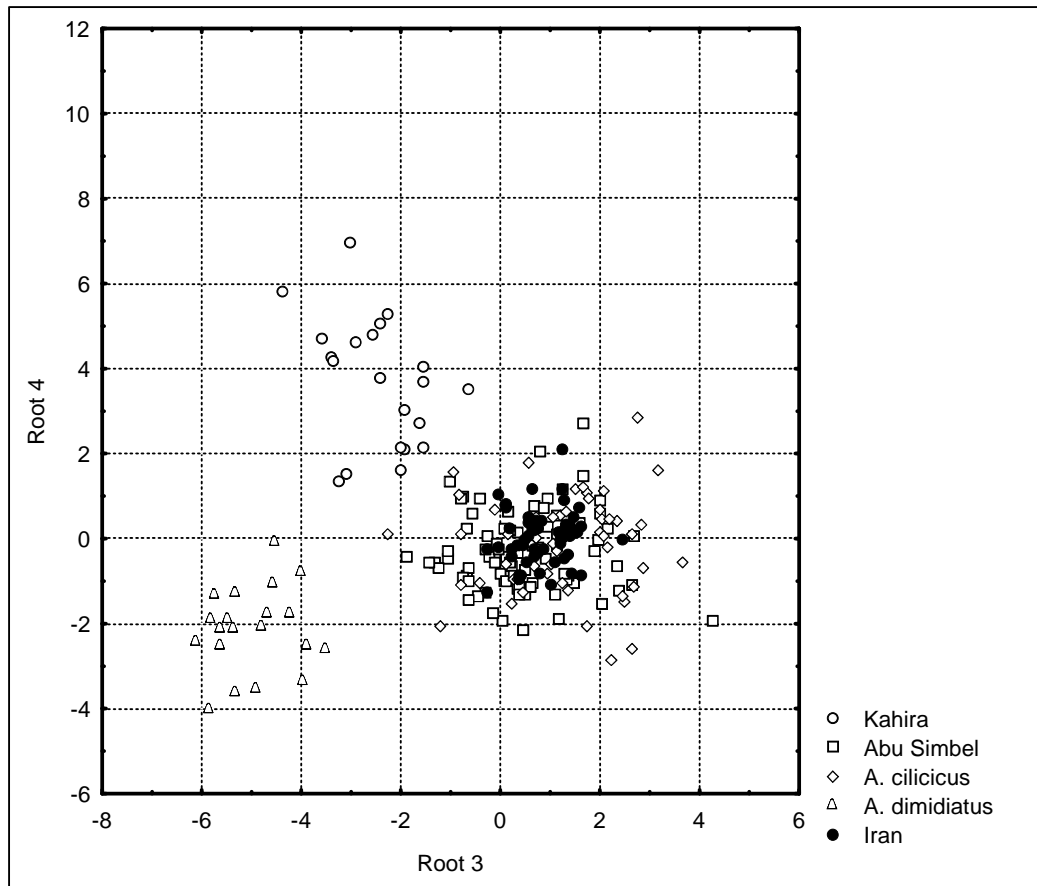
Na základe Mahalanobisových vzdialeností bol zostavený fenetický strom (obr. 29). Kahira, Abu Simbel a *A. cilicicus* sa zhlukujú dohromady. To odpovedá ich vzájomnej fylogenetickému príbuznosti. Populácia *Acomys* z Iránu vyzerá byť jasne morfológicky odlišná od ostatných študovaných druhov (populácií) a je teda možno osobitným druhom. Druhy sa nerozhodili na komenzálne a nekomenzálne ako sme predpokladali.

Tab. 13. Eigenvalues pre jednotlivé kanonické osi a pri ich postupnom odstránení z analýzy. Čím je Wilksova lambda nižšia, tým sú druhy od seba lepšie diferencovateľné.

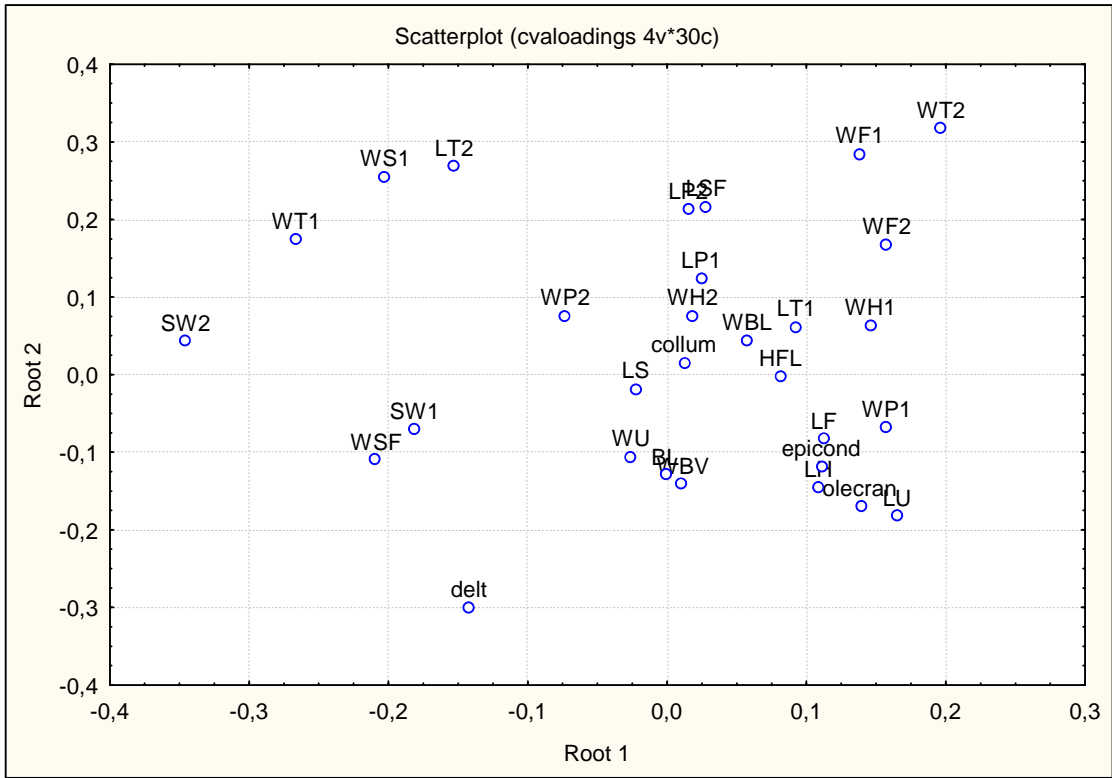
Počet odstránených rootov	Eigen-value	Canonical R	Wilksova lambda	Chi-Sqr.	Stupne voľnosti	p-level
0	12,85	0,96	0,00	1455,77	120	0,001
1	4,96	0,91	0,01	899,89	87	0,001
2	3,35	0,88	0,08	522,21	56	0,001
3	1,71	0,79	0,37	211,15	27	0,001



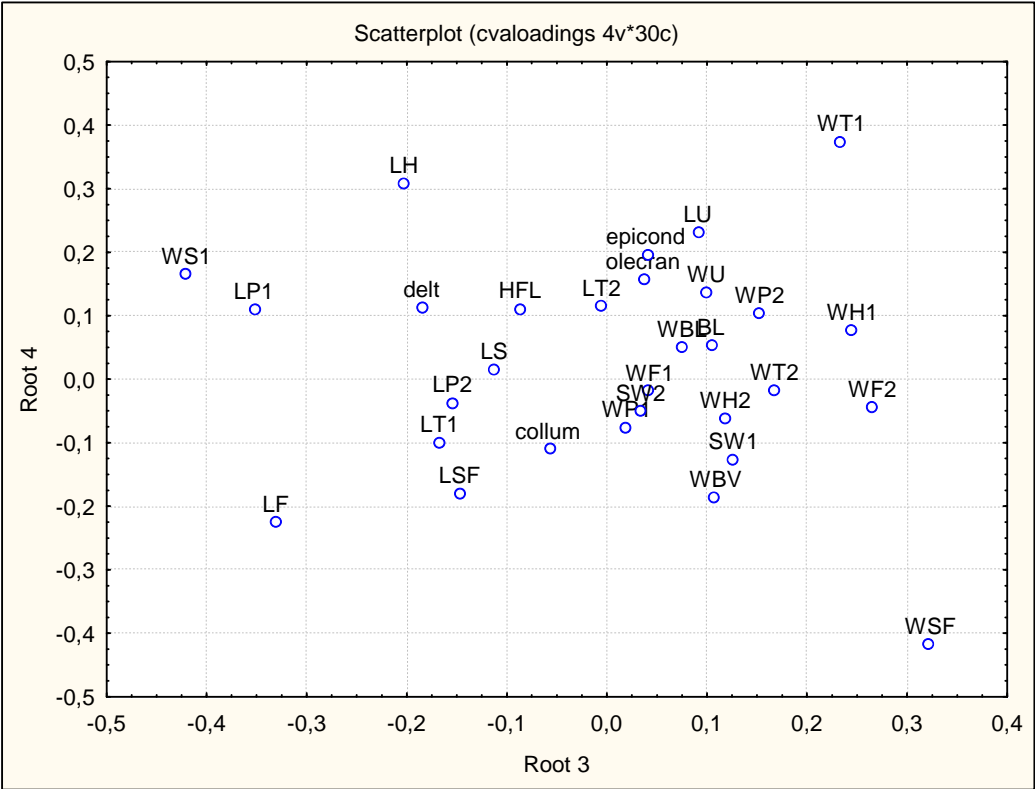
Obr. 24. Kanonická analýza. Root 1 oddelí Iran od ostatných.



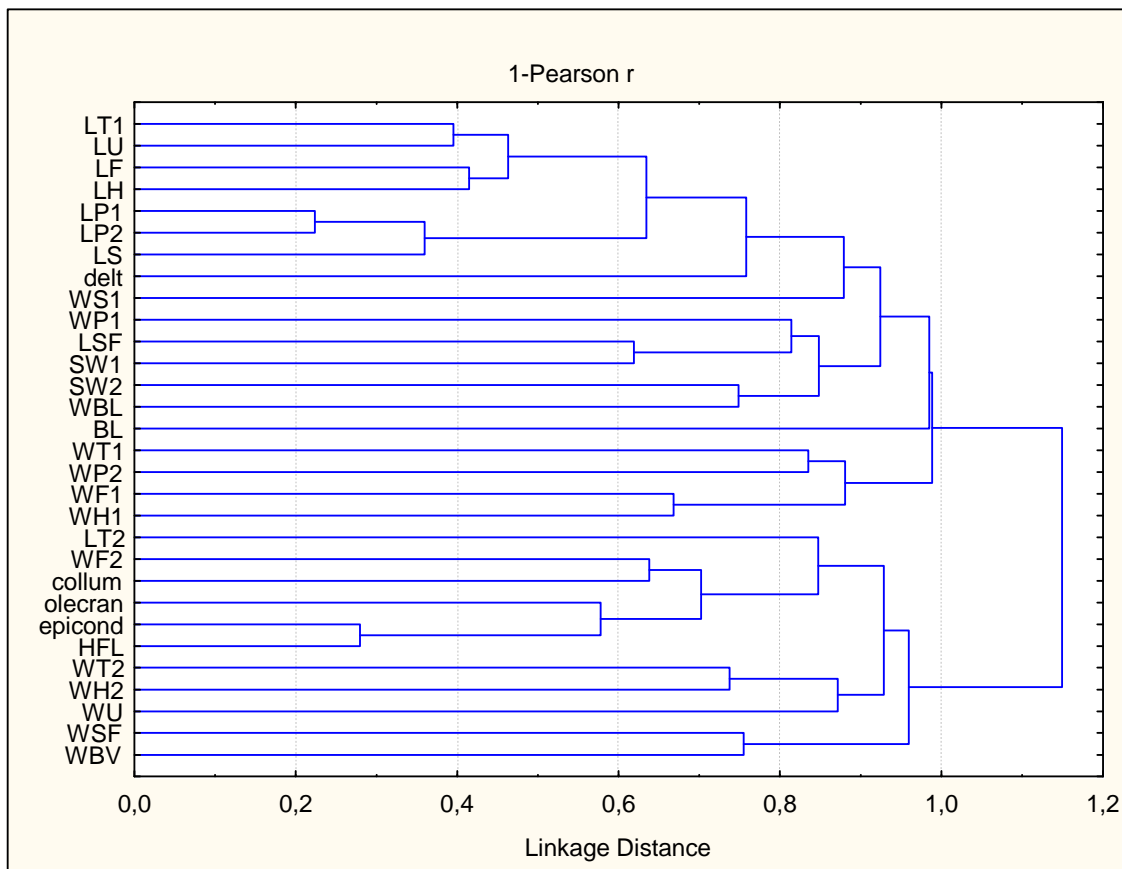
Obr. 25. Kanonická analýza, v ktorej sa oddelí *A. dimidiatus* a Kahira od ostatných druhov.



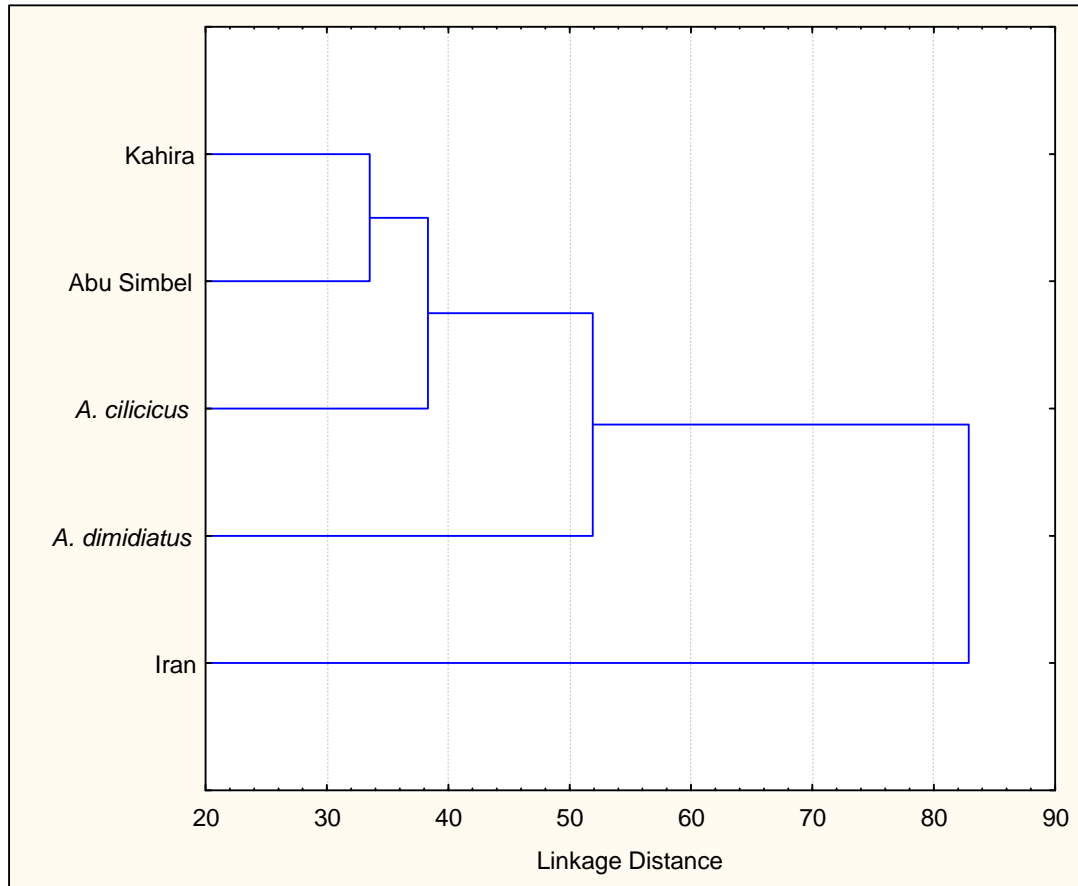
Obr. 26. Scatterplot kanonických loadings Root 1 a Root 2.



Obr. 27. Scatterplot kanonických loadings Root 3 a Root 4.



Obr. 28. Vzájomné korelácie meraných premenných (collum-F krček, olecranon-Ukloub, epicond-Hklob, delt-Hdelta). Korelácie premenných within group (v rámci druhu).



Obr. 29. Fenetický UPGMA strom zostavený na základe Mahalanobisových vzdialeností.

Diskusia I.

Každý druh má unikátne znaky na kostre, neprekrývajúce sa so znakmi ostatných druhov. Pomocou týchto znakov je ich možné zatriediť do príslušného druhu. Predpokladala som, že komezálny *A. cahirinus* sa bude signifikantne líšiť od ostatných nekomezálnych druhov. Komezálne a nekomezálne populácie *A. cahirinus* sa čiastočne líšia, ale tento rozdiel je pomerne malý. Strom zostavený na základe Mahalanobisových vzdialeností (obr. 29) nápadne pripomína fylogenetické vzťahy medzi druhmi (obr. 2). Zdá sa, že evolúcia (fylogeneza) má na morfológické znaky väčší vplyv než rozdielna ekológia druhov. Pre nerovnomerné zastúpenie samíc a samcov vo vzorku, medzipohlavné rozdiely nemohli byť testované.

Dvanásť parametrov prispieva k rozlíšeniu vzorkov do jednotlivých druhov (príloha 9, Prílohy). Sú to parametre tibie (LT2, WT1, WT2), femuru (LF), panvy (LP2, WSF, LSF), SW2, dĺžka kostí predlaktia prednej končatiny (LU), parametre humeru (WH1, Hdelta) a šírka scapuly (WS1). Jak kosti predných, tak i zadných končatín sa podieľajú na pohybe. Môžeme predpokladať, že modifikácie na nich odpovedajú rôznym druhom pohybu. V závislosti na tom, aký pohyb daný druh preferuje (šplh, rýchly beh, skákanie, atď.), sa budú druhy medzi sebou líšiť (Zaaf *et al.*, 1999; Thorington *et al.*, 2004; Harris & Steudel, 2002).

WSF a LSF sú parametre dĺžky a šírky foramen obturatum na panvy. Čím je otvor menší, tým sú kosti panvy mohutnejšie. Široká panva je bežná u behajúcich jedincov, u ktorých je potrebná dostatočná opora pre mohutné svaly končatín (Pasi & Carrier, 2003). Vzdialenosť incisura acetabuli od os icshii (LP2) je mierou veľkosti posunu bedrovej jamky. Posun kaudálnym smerom závisí na rýchlosti pohybu na zemi (Heráň, 1962). U *A. cahirinus* z Káhiry je možné očakávať, že morfológia panve bude prispôbená ich zvýšenej aktivite. Scapula rastie s panvou a tak nie je prekvapujúce, že WS1 patrí spolu WSF, LSF a LP2 medzi rozhodujúce parametre.

Do analýzy som zahrnula i rozmery, ktoré by mali na kostre odhaliť prispôsobenia k hrabaniu (Fernández *et al.*, 2000) a behaniu (Dobroruka, 1960). Jednalo sa o dĺžku olecranonu ulny, vzdialenosť deltoidného výbežku od proximálneho kĺbu humeru a šírku epicondylu humeru. Okrem vzdialenosti deltoidného výbežku od ramenného kĺbu sa ani jeden z týchto parametrov neukázal významný. Pravdepodobne preto, lebo myši bodlinaté žijú v prevažne skalnatom biotope a nory si nehrabú.

Medzi adaptácie k behaniu patrí dlhší krček femuru a väčšie odsadenie hlavy kyčelného kĺbu od *trochanter major*. Ani tieto parametre sa neukázali signifikantné. Fmedzera nebola do analýzy zahrnutá, lebo bolo nutné znížiť počet premenných a vzhľadom na nízke hodnoty korelácie tohto rozmeru s ostatnými rozmermi (a podozrenie na malú presnosť merania), bol tento rozmer vynechaný.

Analýza PCA aj DFA vyšli rovnako i s neošetrenou veľkosťou – teda i vtedy, keď sme do analýzy zahrnuli zlogaritmované parametre. Veľkosť neovplyvní výsledky, preto je možné porovnávať jedincov rôzneho veku.

Medzi znaky, ktorými sa komenzálové jednoznačne líšia, patrí ich telesná hmotnosť. Majú najmenšiu hmotnosť, hoci veľkosťou tela nie sú spomedzi tieto druhy najmenší. Komenzálne *A. cahirinus* pomerne dobre skáču a šplhajú a celková úroveň ich aktivity je väčšia (vlastné pozorovanie). Subtílnejšia telesná konštitúcia je pri týchto aktivitách výhodou. Iným vysvetlením tohto fenoménu by mohol byť odlišný metabolizmus u komenzálnych myší. Myši rodu *Acomys* sú náchylné k obezite. V chovoch sú myši kŕmené zrnom bohatým na cukor, po ktorom ľahko priberajú na váhe. Vzhľadom na to, že komenzálna populácia sa i v ľudských príbytkoch živí pravdepodobne zrnom, táto jednotvárná a na cukry bohatá strava im nerobí problémy, lebo sú na ňu svojim metabolizmom adaptovaný.

Slábová a Frynta zistili, že komenzálne žijúce myši (*Mus musculus domesticus*) z Blízkeho východu sa líšia dlhšími chvostami (Slábová & Frynta, v tisku). Najdlhší chvost v mojom vzorku mali *Acomys sp.* z Iránu. Komenzálové mali druhý najdlhší chvost (obr. 22) a dĺžky chvostov oboch druhov sa čiastočne prekrývali. Dlhý chvost slúži ako opora pri šplhaní a pomáha pri udržiavaní rovnováhy. Preto je opodstatnené predpokladať jeho predĺženie u komenzálov žijúcich vo vertikálne štruktúrovanom prostredí ľudských príbytkov. U myších bodlinatých je chvost autotomický a u väčšiny jedincov vo vzorku chýbal. U *A. cahirinus* z Káhiry bol chvost zmeraný približne u tretiny zvierat (N = 8), čo je nedostatočne veľký vzorek. Na robenie definitívnych záverov by bolo potrebné zmerať chvosty u viacerých zástupcov danej populácie.

Dĺžka ucha by mala byť podľa Allenovho pravidla väčšia u druhov žijúcich v teplejšom prostredí. To by ukazovalo na *A. dimidatus* z Izraela a *Acomys sp.* z Iránu, ktoré sa v tomto znaku signifikantne líšia od ostatných. Oba druhy *A. cahirinus* a *A. cilicicus* majú veľmi podobnú dĺžku ucha - tento znak ich od seba neodlíšil. To by opäť bolo vysvetliteľné ich spoločným fylogenetickým pôvodom. Krátku dĺžku ucha môžeme

u *A. cilicicus* (na rozdiel od *A. cahirinus*) predpokladať, pretože z daných druhov žije najsevernejšie.

Acomys sp. z Iránu ešte neboli popísané a podľa mojich výsledkov to vyzerá, že sú veľmi dobre morfológicky odlišní. Do dnešného Iránu prišli pravdepodobne z Afriky cez Arabský polostrov. Sekvenácia D-loop ich mtDNA ukázala príbuznosť s *A. dimidiatus* (Bellinvia, Průšová, Kutalová, Frynta in verb). Možno sa oba druhy oddelili už v Afrike a zatiaľ čo *A. dimidiatus* prešla do Izraela, tento druh sa usadil v Iráne.

Explorácia

Každý živočích sa z času na čas vyskytne v situácii, v ktorej je nútený preskúmať nové prostredie. Či už pri disperzii, zväčšovaní domovského okrsku, hľadani potravy alebo sexuálneho partnera. Na skúmanie týchto aktivít v laboratóriu vzniklo bezpočet exploračných testov. Vo väčšine z nich sa skúma miera aktivity s akou sa daný živočích preskúma v cudzom prostredí, priestorové rozloženie tejto aktivity, schopnosť orientácie a faktory ovplyvňujúce exploráciu..

Klasifikácia exploračného správania

Pri exploračných pokusoch rozlišujeme niekoľko kategórii exploračných aktivít. Jedná sa o 1) orientačnú aktivitu (zahrňuje zmeny orientácie), 2) pohybovú aktivitu (týka sa zmeny polohy) a 3) skúmanie reakcií vyvolaných zmenami podnetov. Častokrát sú všetky tri kategórie aktivít prítomné počas exploračie a to i v určitej sekvencii (1-3) (Hughes, 1997).

Exploráciu môžeme klasifikovať na niekoľko odlišných typov. Na základe toho či sa skúmaný objekt venuje určitému zdroju podnetu alebo svoju pozornosť namieri na niekoľko odlišných podnetov rozlišujeme exploráciu špecifickú a nesústredenú, rozptýlenú exploráciu. Druhý typ exploračie nikdy nepredchádza tomu prvému, lebo jedinec sa najprv venuje určitému objektu (ide sa na neho pozrieť zblízka), či podnetu a až potom čo dôjde k určitému záveru (čo to je) je schopný venovať sa ďalším podnetom (Hughes, 1997).

Dôležitý rozdiel je medzi tzv. vonkajšou (extrinsic) a vnútornou alebo pravou (intrinsic) exploračiou. Vonkajšia exploračia (závislá na prostredí) sa zaoberá aktívnym hľadaním konkrétneho cieľa ako napríklad potravy alebo únikovej cesty z nebezpečného prostredia. Vnútorná exploračia (nezávislá na prostredí) je také správanie, ktoré umožňuje skúmanie určitého podnetu len zo zvedavosti či záujmu (Hughes, 1997).

Pod vnútornú exploráciu zahŕňame hľadanie nového podnetu či vzrušenia, zvedavosť. Porovnávanie podnetov z rôznych zdrojov stimuluje exploračné správanie. Hoci sa oba typy exploračie líšia v motivácii, v praxi nie je ľahké medzi nimi rozlíšiť. Jednak sa často vyskytujú spolu, a jednak prvky správania, ktoré zahŕňajú môžu byť identické (Hughes, 1997).

V rámci vnútornej explorácie rozlišujeme dva typy explorácie. Nútenou exploráciou sa myslí situácia, kde zvierá nemá na výber a musí ostať v úplne novom prostredí, do ktorého je umiestnené. Zvieratá nemajú možnosť odísť do svojho domčeka alebo do iného dôverne známeho prostredia. Nútená explorácia predstavuje v prírode nepravdepodobnú situáciu. Zvieratá sa len výnimočne ocitnú v úplne novom prostredí bez možnosti sa uchýliť do známeho útočiska. Vo voľnej explorácii si zvierá môže slobodne vybrať, ktorému prostrediu dáva prednosť. Má na výber medzi viacerými možnými prostrediami, ktoré sa líšia v množstve nových podnetov. Zvieratá sú umiestnené do známeho prostredia predtým než majú možnosť pohybu do nového, dovtedy nedostupného prostredia (Hughes, 1997). Zníži sa tým stres, ktorý by zvierá mohlo pociťovať počas manipulácie.

Faktory ovplyvňujúce exploráciu

Strach môže byť súčasťou exploračného správania. Strach exploračné správanie do určitej miery inhibuje. Vyhybanie sa zdroju podnetu sa môže vyskytnúť ak miera novoty daného podnetu je príliš veľká. Treba mať ale na pamäti rozdiel medzi strachom a úzkosťou. Jednoduchou obranou voči strachu je útek alebo vyhybanie sa tomu, čoho sa bojíme. Úzkosť zvierá pociťuje ak nemôže utiecť ani sa vyhnúť zdroju hrozby. Pravdepodobnosť rizika v tomto prípade je ťažké predvídať alebo odhadnúť. Úzkosť býva často spojená so strachom (Ennaceur *et al.*, 2006).

Strach a úzkosť sa prejavuje vyhybaním sa stredu arény, zostávaním pri jej stenách, prípadne v kúte a váhaním pred vstupom do jej stredu. Miera úzkosti sa meria pomocou latencie pri vstupe do centra arény, času stráveného v strede arény, počtu vstupov do stredu arény a vzdialenosti prejdenej v strede arény (Lipkind *et al.*, 2004). Niektorí autori nepovažujú tieto parametre za vhodné na kvantifikáciu úzkosti. V aréne zvierá má možnosť svoju úzkosť z otvoreného priestoru zmierniť zotrúvaním v blízkosti stien a vyhybaním sa jej stredu. Má možnosť voľby – môže sa vyhnúť danej hrozbe a nie je nútený explorať (Ennaceur *et al.*, 2006).

V priebehu života jedinca sa exploračná aktivita mení v závislosti od jeho veku. Zmeny, ktoré sú relatívne mierne a atraktívne pre dospelcov alebo domestikovaných jedincov, môžu vyvolávať strach u mladých, prípadne voľne žijúcich jedincov toho istého druhu. Tým pádom sa týmto podnetom a zmenám vyhýbajú (Hughes, 1997).

V iných prípadoch sa práve u adolescentných myší, a nie u mláďat a dospelcov, zistila vyššia ochota explorať nové a nechránené prostredie (Marci *et al.*, 2002). Vyššia tendencia explorať nové prostredie a nové podnety u adolescentov uľahčuje ich disperziu (Lavoila *et al.*, 1999). V tomto veku je riziko inbreedingu a kompetície zo strany príbuzných vysoké a jedinec odchodom do nového prostredia zvyšuje svoju fitness. To by mohlo vysvetliť častý výskyt tohto fenoménu u adolescentov.

Riskovanie spojené s exploračiou nového prostredia môže byť u samcov vyššie. Samce sú pohlavím, ktoré opúšťa rodinnú skupinu, bojuje o teritória a samičky a ich rodičovská investícia je malá. Z exploračie by preto mali mať väčší úžitok samce, ale výhody exploračie sa u samíc môžu meniť počas rôznych fáz estrálneho cyklu a zvýšiť sa počas kojenia (Augustsson *et al.*, 2005).

Kojíci samice prenášajú mláďaťa z nebezpečného prostredia do prostredia, ktoré považujú za bezpečnejšie (Meyerson *et al.*, 2006). V iných prípadoch sa zistilo, že matky neopúšťajú mláďatá, aby skúmali neznáme prostredie a prejavujú väčšiu mieru úzkosti a strachu než nekojacie samice (Parmigiani *et al.*, 1999). Výsledok takýchto exploračii pravdepodobne závisí na forme prevedenia a navzájom by sa mali porovnávať len výsledky zo zhodného testu.

Sociálne faktory majú odlišný vplyv na samce a samice. Samice, ktoré žili v akváriu úplne samy, vychádzali z domčka pri exploračii neznámeho prostredia neskôr, menej explorovali, boli menej aktívne a menej panáčkovali než samice žijúce v akváriu s príbuznými samicami. U samcov je tomu úplne naopak. Samce žijúci v akváriu jednotlivito viac explorovali než samce ubytované spoločne s ostatnými príbuznými (Palanza *et al.*, 2001).

Súvisí to so spoločenským postavením samíc a samcov v skupine. Myši žijú v sociálnych skupinách s jedným dominantným samcom. Preto sú samce žijúce dohromady agresívny voči ostatným samcom. Samice naopak agresivitu voči sebe mimo reprodukčného obdobia neprejavujú. Spoločenské postavenie nie je pre nich dôležité. Zatiaľ čo pre samice je stresujúce žiť jednotlivito, samce sú ovplyvnené životom v skupine (Palanza *et al.*, 2001).

U písomilov sa pohlavné rozdiely výrazne prejavili len medzi výsledkami vzájomných interakcií samec-samec a samica-samica. Samice sa neangažovali v vzájomných potýčkach, vyhýbali sa vzájomnému kontaktu a venovali sa exploračii prostredia. Samce prostrediu nevenovali pozornosť a zapájali sa do konfliktov. To poukazuje na väčšiu miery strachu a úzkosti u samíc (Bridges & Starkey, 2004).

Exploračné správanie je okrem veku a pohlavia ovplyvnené i požitím drog, ktoré zvyšujú (prípadne znižujú) aktivitu a buď odbúravajú strach a úzkosť alebo zvyšujú. Jedná sa o rôzne psychostimulanty, antidepresíva, drogy pôsobiace na neuropeptidové receptory, antipsychotiká a mnoho ďalších (Bourin & Hacoët, 2003).

Ekologické preferencie môžu mať vplyv na výsledok exploračného testu. *Apodemus agrarius* hrabe nory a žije vo vlhkom prostredí s hustou a bohatou vegetáciou. *A. mystacinus* obýva okolie Stredozemného mora s extrémne suchým a skalnatým habitatom. Oba tieto druhy myšíc sa líšili v úrovni aktivity, ktorá sa prejavila v počte prejdých štvorcov. *A. agrarius* prešla menej štvorcov, menej panáčkovala a celkovo bola menej aktívna než *A. mystacinus* (Frynta, 1994).

I medzi komenzálnymi a nekomenzálnymi druhmi myší sú výrazné rozdiely v aktivite počas explorácie. Voľne žijúce myši mali tendenciu menej skákať, panáčkovať a viac času trávili vnútri domčeka. Nekomenzálne myši sú emotívne a vykazujú menšiu mieru exploračnej aktivity. Ekologické preferencie a stratégie pravdepodobne ovplyvňujú správanie počas testu (Frynta, 1992).

Exploračné správanie je kódované geneticky. Niektoré genotypy majú väčšiu tendenciu k disperzii z populácie než iné. U *Peromyscus polionotus* sa javilo, že zvýšená exploračia súvisela s počtom heterozygotných loci (Garten, 1977). I genetický faktor ovplyvňuje exploračné správanie, ktoré je tým pádom dedičné (Dingemanse *et al.*, 2002).

Reakcia zvierat na nové prostredie je efektom domestikácie ovplyvnená. Laboratórne zvieratá majú zníženú vnímavosť a schopnosť reakcie na enviromentálne zmeny. Laboratórne myši (kmeň BALB/c, C57BL/6) na nové prostredie reagujú v zníženej miere a prejavujú i menšiu schopnosť odhadu rizík spojených s exploraáciou (Augustsson & Meyerson, 2004).

Voľne žijúce myši (*M. musculus musculus*) vykazovali menšiu pohybovú aktivitu, častejšie vyhľadávali útočisko v rohu a vyhýbali sa nekrytým priestorom. Pred vstupom do nového priestoru boli opatrnejší, ale na druhú stranu daný priestor preskúmali dôkladne (Augustsson & Meyerson, 2004).

Dobry odhad potenciálneho nebezpečenstva je u voľne žijúcich jedincov kritický pre prežitie a preto selekčný tlak pre tento znak je vysoký. V zajatí je selekčný tlak zmiernený vzhľadom k absencii prirodzených predátorov (Augustsson & Meyerson, 2004). Pri priblížení predátora (potkan), voľne žijúce myši v porovnaní s laboratórnymi myšami, vykazovali výrazne vyšší počet pokusov o útek a jasné únikové správanie (Blanchard, 1998).

Pri explorácii v magnetickom poli o nízkej frekvencii myši znížili celkovú aktivitu, viac sa venovali čisteniu a zvýšil sa i počet otočiek v ich pohybe. Je možné, že magnetické pole má špecifický účinok vedúci k zníženiu lokomócie a zvýšeniu nepohybových aktivít ako je čistenie srsti. Magnetické pole môže mať priamy vplyv na čistenie tým, že u jedinca navodí pocit svrbenia alebo zvýši hmatovú citlivosť (Choleris *et al.*, 2001). Zdá sa, že i faktory na prvý pohľad nesúvisiace s exploračným správaním a aktivitou môžu mať určitý dopad na výsledok testu.

Množstvo faktorov ovplyvňuje exploráciu a aktivitu priamo, či priamo. Sú to rôzne fyziologické, sociálne, ekologické, genetické faktory a ďalšie, ktoré som ani nespomínala (kondícia, skúsenosť, motivácia, atď.) O mnohých z nich pravdepodobne ani nevieme.

Explorácia objektov

Pri explorácii každý jedinec zvažuje možný úžitok a náklady, ktoré so sebou explorácia nového prostredia či objektu prináša. Náklady zahŕňajú čas a energiu vynaloženú na exploráciu, možné rizika spojené s exploračiou ako hrozba predátora a stresovú reakciu vyvolanú napríklad zmenou prostredia. Hlavný úžitok explorácie je získanie potravy a nájdenie neobsadenej niky (Mettke-Hofmann *et al.*, 2006).

Pěnice (*Sylvia borin*) pri skúmaní nového objektu dlhšie váhali s priblížením ak bol objekt väčší a komplexnejší. To naznačuje, že vtáky venovali väčšiu pozornosť nákladom než možnému úžitku z nového objektu. Ďalším faktorom majúci vplyv na výsledok explorácie je skúsenosť zvierat s daným objektom. Skúsené vtáky sa dotkli komplexného i jednoduchého objektu neskôr než neskúsené vtáky. Skúmaný objekt nebol jedlý, takže úžitok z neho bol minimálny. Pravdepodobne preto vtáky, ktoré s ním už prišli do styku javili o neho menší záujem (Mettke-Hofmann *et al.*, 2006).

U papouškov (*Psephotus haematonotus*) jedinca reagujú a explorujú rozdielne v období, kedy inkubujú vajíčka a starajú sa o mláďatá než v období dvorenia. U samíc starajúcich sa o vajce a mláďatá sa latencia k prvému kontaktu s objektom zvýšila a doba explorácie znížila. Pri inkubácii vajec samice pravdepodobne trávia čo najmenej času mimo hniezdo a vylietava len na kvôli napojeniu. Navyše sú kŕmené samcami (Mettke-Hofmann, 2000).

Samiciam sa počas obdobia dvorenia vyplatí viac explorať, aby získali potrebné informácie o vhodných miestach k znoseniu vajec, našli vhodné potravné zdroje a zistili ich rozmiestnenie. U samcov zostáva exploračné správanie konštantné počas celého obdobia rozmnožovania (Mettke-Hofmann, 2000).

Pre papouškov žijúcich trvalo na jednom mieste sa exploračia nového objektu vyplatí. Títo papoušci sa musia vysporiadať s akoukoľvek zmenou vo svojom habitate. Zmeny môžu signalizovať nové zdroje potravy a ich skoré nájdenie je výhodné. Detailná znalosť prostredia dovoľuje adaptáciu správania k lokálnym podmienkam, ktoré môžu byť rozhodujúce pre budúci reprodukčný úspech či prežitie zimy. Preto je, že tieto vtáky majú kratšiu latenciu pri pristupovaní k objektu, ktorý potom skúmali veľmi dôkladne (Metke- Hofman *et al.*, 2004).

Podobne sa správajú i vtáky s väčším zastúpením ovocia v potrave. Ovocie predstavuje variabilný a nestály zdroj potravy. Dozrieva postupne a je často nepravidelne rozmiestnené. Explorácia zmien v prostredí je preto pre prežitie týchto druhov nevyhnutná (Metke- Hofman *et al.*, 2004).

Nomadické druhy papouškov využívajú určitý habitat a jeho zdroje len dočasne. Oblasť opúšťajú, keď sa podmienky zhoršia. Pre nich nie je intenzívna exploračia predpokladom k prežitiu. Ich exploračia predmetov bola váhavejšia a čas pred priblížením dlhší (Metke- Hofman *et al.*, 2004).

Pri exploračii prostredia sa zvieratá stretnú i s neznámymi objektami, ktoré taktiež môžu skrývať určité nebezpečenstvá. Aj pri exploračii predmetov zvieratá zvažuje výhody a riziká a prekonáva strach a úzkosť podobne ako tomu je pri exploračii prostredia. Je množstvo faktorov ovplyvňujúce dobu priblíženia a intenzitu exploračie. Okrem iného medzi ne patrí skúsenosť, potravné preferencie, možné výhody a riziká (podobne ako u exploračie prostredia).

Explorácia v osvetlenom a neosvetlenom prostredí

Osvetlenie a komplexita prostredia môže mať vplyv na exploračnú aktivitu. Hlodavce sa väčšinou vyhýbajú osvetleným a otvoreným oblastiam dávajúc prednosť tmavému a krytému prostrediu. Zdá sa, že si uvedomujú nebezpečenstvo, ktoré im hrozí od predátorov v málo krytých a veľmi osvetlených miestach a tak presúvajú svoju aktivitu do chránenejších mikrohabitatov.

V osvetlenej aréne vzdialenosť, ktorú *A. cahirinus* prejde závisí na hustote kameňov dodávajúcich im pocit bezpečia a uľahčujúcich im navigáciu. Vznikne tým komplexnejšie prostredie, ktoré sa viac podobá ich prirodzenému prostrediu. Počet kameňov ani veľkosť arény nemá vplyv na zvýšenie aktivity. V neosvetlenej aréne je aktivita vysoká a stála bez ohľadu na počet alebo hustotu jednotlivých kameňov.

Počet zastavení osvetlenej aj neosvetlenej arény závisí na počte kameňov - počet jednotlivých zastavení myši sa zvýšil s počtom kameňov. S nárastom počtu kameňov sa myš bodlinatá častejšie vydáva na potulky zo svojej domovskej základne a tieto potulky sú kratšie. Najdlhšie boli potulky v prázdnej aréne, nezávisle na jej osvetlení (Eilam, 2004a).

V osvetlenej aréne bez kameňov myš trávila 80% času v kútoch, 17% pri stenách a len 3% v strede. Pridaním kameňov sa čas trávený v strede zvýšil na 13-26%. V tmavej aréne sa myš cíti menej ohrozená a trávi až 30-60% času v strede arény. Pridaním kameňov sa tento čas ešte o niečo zvýšil (Eilam, 2004a).

I tvar prejdenej trajektórie sa mení v závislosti na prostredí. Spletité trajektórie s častými zmenami smeru sú charakteristické pri pohybe v centre arény. Po zvýšení počtu kameňov v aréne, počet zmien smeru dráhy sa znížil. Kľukatá trajektória dáva výhodu pri ohrození rýchlym a blízkym predátorom, zatiaľ čo rovná trajektória pri strete so vzdialenejším a pomalším predátorom. *A. cahirinus* sa pohybuje po kľukatej dráhe, aby sa uchránila pred dravcom (rýchly predátor) alebo hadom (blízky predátor). Ďalším možným vysvetlením je, že kamene slúžia ako orientačné body, bez ktorých majú myši problémy s navigáciou a preto sa pohybujú cikcakovito (Eilam, 2004a).

Robenie zastávok môže mať antipredačnú úlohu, lebo sovy sa pri love orientujú najmä sluchom a obranou stratégiou v takomto prípade je zamrznúť a ostať nehybný. Na druhú stranu hadi dávajú prednosť tmavým a komplexným habitatom a preto takéto prostredie nedáva myšiam pocit bezpečia. Ich aktivita v tmavom prostredí sa tým pádom s komplexitou prostredia nezvyšuje (Eilam, 2004a).

Pokusy robené na potkanoch dospeli k podobnému záveru. V neosvetlenom prostredí potkany oboch pohlaví zvýšili svoju aktivitu - viac chodili a panáčkovali. Aktivita zostala zvýšená celých 20 minút, naproti tomu v osvetlenom prostredí sa aktivita výrazne znížila už po 4 minúte. Súčasne so zvýšením aktivity došlo k poklesu strachu z neznámeho. Toto zníženie emocionálnej reaktivity voči novému a potenciálne nebezpečnému prostrediu môže byť vysvetliteľné nočnou aktivitou potkanov (Nasello *et al.*, 1998).

V osvetlenej aréne si zvieratá založia v jednom rohu domovskú základňu, kde trávajú najviac času a najčastejšie sa tu i zastavujú (Drai *et al.*, 2001). V tmavej aréne zakladanie domovského kúta nie je zrejme (Zadicario *et al.*, 2005). Smerom od základne je pohyb zvieratá pomalý a váhavý. Zviera má pred neznámym prostredím rešpekt. Návrat späť je omnoho rýchlejší. Zviera sa pohybuje už po známej trase (Tchernichovski *et al.*, 1998).

Pískomily sú nočné zvieratá s pomerne veľkými očami, ktoré sa pri orientácii v prostredí spoliehajú na zrak viac než myši. V tme sa nemôžu riadiť optickými orientačnými bodmi a svoju polohu odhadujú na základe svojho pohybu vzhľadom na východzie miesto (path integration) (Zadicario *et al.*, 2005).

Pohyb v tme pozostáva zo série smyčiek (okružných ciest), ktoré končia v stále sa meniacom uzle (miesto, ktoré uzatvára slučku). Slučky boli tvorené prevažne v centre arény, pričom sa miesta uzlov nepretržite menili. Explorácia priestoru pomocou slučiek privedie zviera do blízkosti nedávno navštíveného miesta (Eilam, 2004b). Path integration je efektívna len na krátke vzdialenosti, preto sa zviera vracia do blízkosti uzla predošlej slučky, aby jednoduchšie určilo svoju polohu a mohlo postupovať do neprebádaného priestoru. Pohyb v tme teda ide charakterizovať meniacimi sa smermi slučiek, krátkymi vzdialenosťami medzi uzlami a postupným nárastom dĺžky jednotlivých slučiek až po pokrytie celého priestoru arény (Zadicario *et al.*, 2005).

Pri osvetlení sa slučky zbiehajú k domovskej základni, alebo k inému vizuálne identifikovateľnému miestu ako napríklad steny arény. Keďže za svetla sa pískomily orientujú jak pomocou path integration, tak pomocou orientačných bodov, nedochádza k neustálemu premiestňovaniu uzlov slučiek (Zadicario *et al.*, 2005).

V osvetlenej aréne pískomily trávili 79% času v kútoch a menej než 7% času v strede arény. Čas strávený v strede arény sa v tme významne zvýšil. Tieto výsledky sú zhodné s predchádzajúcimi zisteniami na myšiach (Zadicario *et al.*, 2005).

Ak mali pískomily dostatok času na exploráciu v tmavom prostredí (50 minút), tak postupne nahradili exploráciu slučkami za exploráciu s opakovanými návštevami rovnakého miesta – domovskej základne. Tento prechod sa odrazil i v zmenšení prejdenej vzdialenosti, zvýšení času stráveného počas zastávky a času stráveného v kútoch arény. Úroveň aktivity a jej priestorové rozloženie sa podobalo tomu v osvetlenej aréne (Avni *et al.*, 2006).

Počiatočnou fázou v získavaní priestorových informácií potrebných na zriadenie domovskej základne je chodenie v smyčkách. Táto fáza bez vizuálnych orientačných

bodov môže v tme trvať až 50 minút, hoci v osvetlenej aréne dojde k vytvoreniu domovskej základne spravidla po prvej minúte (Avni *et al.*, 2006).

Zmenou správania z exploračie slučkami k exploračii vychádzajúcej z domovského okrsku dojde k prechodu z navigácie path integration na navigáciu využívajúcu orientačné body. V osvetlenej aréne, kde sú orientačné body viditeľné, zvieratá preskočia prvú fázu a takmer okamžite založia základňu (Avni *et al.*, 2006).

Vplyv veľkosti arény na exploračiu

Veľkosť arény nemá vplyv na mieru aktivity. So zväčšujúcou arénou sa síce zväčšoval počet ciest z domovskej základne, ale tieto cesty boli kratšie. Menej dlhších potuliek v malej aréne sa vyrovná častejším, ale kratším potulkám vo väčšej aréne a tak celková úroveň aktivity zostáva rovnaká (Eilam, 2003).

Rozdiely sa prejavili hlavne v priestorovom rozložení pohybu. Vo veľkej aréne sa myši pohybovali prevažne po jej obvode (takmer 100% času). V malej aréne sa pohybovali nielen po jej obvode, ale i v jej strede, hoci čas strávený pozdĺž stien arény málokedy klesol pod 85%. Hraboše, na ktorých bol robený tento pokus, žijú v norách a preto môžeme predpokladať, že steny arény im dávali väčší pocit bezpečia (Eilam, 2003).

Počet zastavení na jednu okružnú cestu je konštantný v malej i veľkej aréne. Mení sa len prejdená vzdialenosť medzi jednotlivými zastávkami. Nemenný počet zastavení pravdepodobne súvisí s path integration. Väčší počet zastavení by mohol zvýšiť pravdepodobnosť chyby pri odhadovaní ich polohy, keďže so zväčšujúcim počtom zastavení sa cesta stane viac skomplikovanou a spleťitou. Preto hraboše i vo väčšej aréne zachovávajú stály počet zastavení (Eilam *et al.*, 2003).

Vidíme, že veľkosť arény nemá rozhodujúci vplyv na aktivitu. Zvieratá len prispôsobujú priestorové usporiadanie svojho pohybu veľkosti skúmaného priestoru.

Výhody exploračie

Ochota skúmať nové prostredie môže mať dopad na množstvo nájdenej potravy. Scinkovia (*Eulamprus heatwolei*), ktorý neobhajujú svoj domovský okrskok, ale putujú po

okolí, majú v novom prostredí menšiu tendenciu zotrvať v úkrytoch, sú menej obozretný a pohybujú sa na dlhšie vzdialenosti. Keďže urazia dlhšiu vzdialenosť, majú šancu cestou nájsť viac potravy a za rovnakú dobu ako teritoriálny scinkovia sa lepšie najesť (Stapley & Keogh, 2004).

Explorácia je často spojená s disperziou. Pri vysokých populačných hustotách je pre jedincov výhodnejšie opustiť svoju noru a nájsť si novú neobsadenú niku. Napriek tomu, že u hlodavcov sú samce pohlavím, ktoré opúšťa rodinnú skupinu, pri veľmi vysokých populačných hustotách sa dokonca i samiciam *Microtus arvalis* období oplatí usadiť inde. Pri hľadaní nového miesta, kde by sa usadili, samice využívajú pachové stopy. Rozoznávajú pachy príbuzných samíc a usadia sa neďaleko svojej pôvodnej nory (Heise & Rozenfeld, 2002). V tomto prípade explorácia umožní zvieraťu uniknúť kompetícií a zvýšiť svoju šancu na rozmnoženie.

Je dôležité rýchlo sa zorientovať v novom prostredí, čo najrýchlejšie sa s ním zoznámiť a dôkladne ho poznať. Uľahčuje to rozpoznávanie vhodných únikových ciest a zvyšuje šancu jedinca na prežitie dokonca i v prítomnosti predátora. V tomto majú výhodu voľne žijúce myši oproti tým laboratórnym, ktorým dlhšie trvá zorientovanie v danom prostredí. Laboratórne myši majú pravdepodobne zhoršený zrak, ktorý im neumožňuje rýchle zhodnotenie neznámeho prostredia (Holmes *et al.*, 2000).

Spomenuté výhody samozrejme nie sú jediné. K výhodám explorácie okrem iného patrí i možnosť nájdenia vhodného miesta na zahniezdenie, čo najlepšieho sexuálneho partnera a objavenie akýchkoľvek vzácnych zdrojov nevyhnutných k úspešnému vyvedeniu mláďat. Pri explorácii hrá dôležitú úlohu i čas. Tí rýchlejší si obsadia najlepšie miesta k hniezdeniu, skôr objavia potravné zdroje a za sezónu vyvedú viac mláďat.

S každou exploráciou sú spojené nielen výhody, ale i riziká. Jediniec musí zvažovať nakoľko sa mu oplatí skúmať neznáme prostredie, ktoré môže byť plné nástrah. Čím je motivácia jedinca vyššia (hlad, rozmnožovací pud, únik z nebezpečného prostredia, atď.), tým ochotnejšie sa do explorácie púšťa.

Materiál a metodika II.

Materiál

V pokuse som použila samce a samice z chovu. Jednalo sa o tieto druhy: *Acomys cahirinus* (komezál, Káhira), *Acomys cahirinus* (nekomenzál, Abu Simbel), *Acomys cilicicus* (Turecko), *Acomys dimidiatus* (Izrael) a zatiaľ nepopísaný druh z Iránu.

Tab. 14. Počet samcov, samíc a celkový počet natočených pokusov

Druh	Počet samcov	Počet samíc	Celkový počet
Kahira	20	20	40
Abu Simbel	20	20	40
<i>A. cilicicus</i>	15	15	30
<i>A. dimidiatus</i>	15	15	30
Iran	15	15	30

Druhy boli chované za štandardných podmienok v akváriu s nadbytkom vody a potravy. Každé akvárium bolo založené dvoma príbuznými samicami a jedným nepríbuzným samcom.

Vyberaný boli prevažne dospelý jedinci. Pri ich chytaní a manipulácii som sa snažila obmedziť stres na minimum. Ak sa mi nepodarilo chytiť myš v krátkej dobe, upustila som od chytania a radšej som prešla k inému akváriu.

Metodika

Pokusy prebiehali v akváriu o veľkosti 100 cm x 40 cm x 40 cm, ktorého dno bolo rozdelené na 10 zhodných štvorcov so stranou 20 cm. Pred každým pokusom sa celé akvárium vytrelo 96% etanolom, aby sa zamedzilo skresleniu výsledkov zanechanými pachovými stopami. Počas pokusu bolo akvárium osvetlené 25W žiarovkou vyžarujúcou červené svetlo, ktoré myšiam nevaďí. Meraná intenzita svetla bola 5 luxov.

Pred pokusom bolo zviera umiestnené do malej krabičky z červeného plexiskla o rozmeroch 14 cm x 9 cm x 9 cm. Do krabičky sa pridali piliny z akvária, v ktorom zviera žilo, aby novému prostrediu rýchlejšie privyklo. Krabička bola umiestnená v rohu akvária. Posuvné dvierka prikrývali okrúhly otvor s priemerom 4-6 cm, ktorý bol pred pokusom uzatvorený. Každé zviera malo 10 minút na aklimatizáciu v domčeku (krabičke).

Natáčalo sa po zotmení, keď je aktivita myši najvyššia. Aby bol záznam kontrastný používalo sa infračervené svetlo, ktoré myši nevnímajú. Na akvárium bolo umiestnené značenie daného pokusu – dátum, druh a pohlavie. Po spustení nahrávania som otvorila posuvné dvierka na domčeku a okamžite začala merať dobu do vylezenia z krabičky (latenciu). Ak latencia presiahla jednu hodinu, ukončila som pokus. Latencia je jediný parameter, ktorý mohol byť zmeraný u všetkých zvierat (teda i tých, ktorý nevyšli z domčeka). Exploračné správanie bolo nahrávané 10 minút po tom, čo myš opustila domček. Po experimente bol zaznamenaný počet defekácií a akvárium sa pripravilo na ďalší pokus.

Explorácia bola vyhodnocovaná v programe ACTIVITY. U prvkov správania sa zaznamenával ich počet i doba trvania. Boli to tieto prvky správania:

- c - prejdený štvorec
- d - vylezenie na domček
- e - explorácia
- g - čistenie
- h - hryzenie
- i - počet zalezení naspäť do domčeka
- j - skákanie
- o - panáčik pri stene
- n - diagonála (najvzdialenejší štvorec)

- p - panáčik uprostred arény
- s - sedenie
- u - vylezenie na domček

U diagonály sa merala latencia prvého vstúpenia na najvzdialenejší štvorec. Potom tento prvok nebol zaznamenávaný a pri opätovnom vstúpení na najvzdialenejší štvorec sa stisla klávesa c a nie n. Diagonála bola pripočítaná k celkovému počtu prejdených štvorcov (c+ n).

Z týchto parametrov sa počítali ďalšie parametre:

- $\ln \text{VERTIC}^*$ - zlogaritmovaný počet panáčkov a skokov
- arcVERT^* - doba trvania vertikálnej aktivity, ktorá zahŕňala dobu trvania panáčkov, skokov a vyliezania a zliezania z domčeka ($\text{arc} = \arcsin$)
- arcHORIZ^* - doba trvania exploračného správania a prechádzania štvorcov
- arcOUT^* - doba strávená mimo domčeka (od 600 sekúnd odpočítaná doba strávená v domčeku)
- arcACT^* - doba strávená aktivitou (od 600 sekúnd odpočítaný čas strávený neaktivitou tzn. doba strávená v domčeku + doba strávená sedením + doba strávená čistením)
- SPEED^* - priemerná rýchlosť (v prejdených štvorcoch za sekundu)
- reartoallrear^* - pomer času stráveného panáčkovaním uprostred arény k celkovému času stráveného panáčkovaním
- $\ln \text{IN}^*$ - zlogaritmovaný počet zalezení do domčeka
- $\ln \text{UP}^*$ - zlogaritmovaný počet vylezení na domček
- $\ln \text{SQUARES}^*$ - zlogaritmovaný počet prejdených štvorcov
- $\ln \text{LAT}^*$ - zlogaritmovaná doba latencie vylezenia z domčeka
- $\ln \text{GROOM}^*$ - zlogaritmovaný počet čistení
- $\ln \text{SIT}^*$ - zlogaritmovaný počet sedení
- arcGNAW^* - čas strávený hryzením
- arcIN^* - čas strávený v domčeku počas experimentu
- arcGROOM^* - čas strávený hryzením
- arcSIT^* - čas strávený sedením

Hviezdičkou označené * parametre patria k 14 parametrom zahrnutým do analýzy hlavných komponent a diskriminačnej analýzy. Latencia vylezenia z domčeku a vstúpenia na najvzdialenejší štvorec boli analyzované v analýze variancie (ANOVA).

Výpočty II.

Analýza hlavných komponent (PCA)

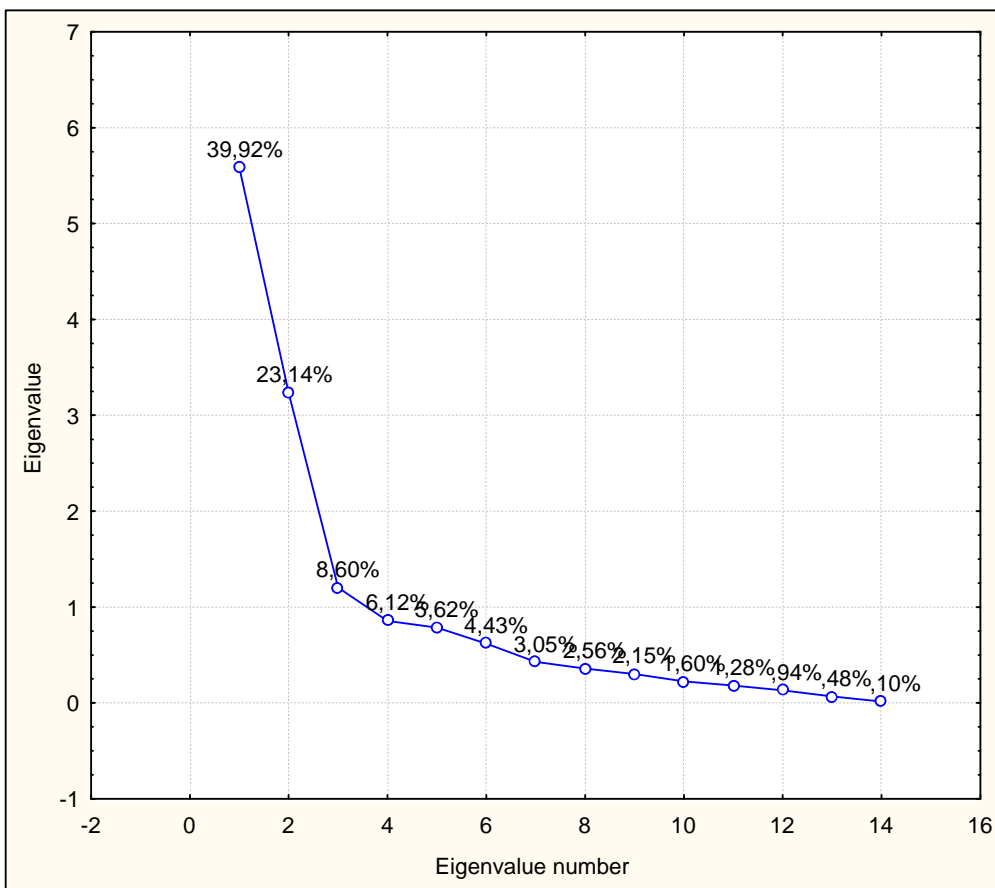
Do analýzy som zahrnula 14 parametrov, o ktorých som predpokladala, že najlepšie charakterizujú správanie jednotlivých druhov, a v ktorých by sa mohli druhy navzájom odlišovať. Ich histogramy uvádzam v Prílohách. (príloha 20-34). Parametre boli znormalizované pomocou funkcie arcsin alebo prirodzeného logaritmu. Pohlavie bolo zvolené ako doplnkový parameter. Len prvé tri osi hlavných komponentov má zmysel interpretovať. Dohromady vysvetľujú 71,7% variability (tab. 15, obr. 30).

Tab. 15. Eigenvalues pre prvé štyri hlavné komponenty. Len prvé tri osi má zmysel interpretovať.

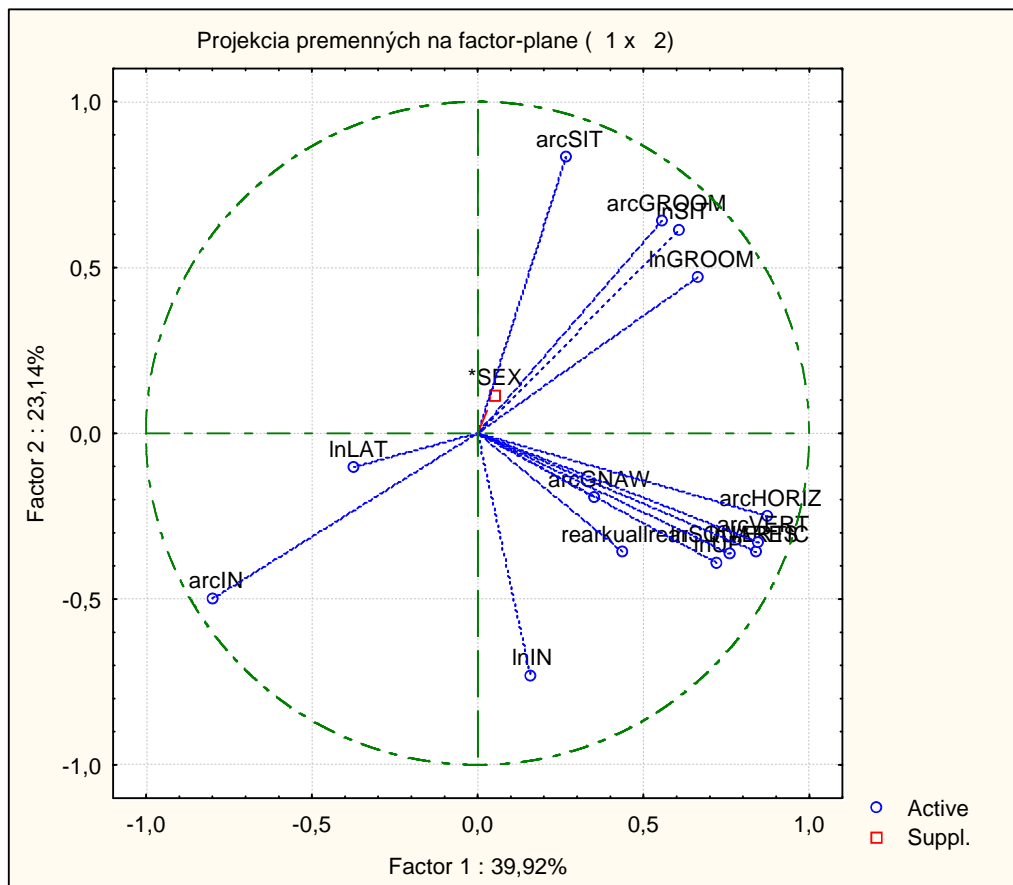
	Eigenvalue	% Total	Cumulative	Cumulative
PC1	5,59	39,9	5,59	39,9
PC2	3,24	23,1	8,83	63,1
PC3	1,20	8,6	10,03	71,7
PC4	0,86	6,1	10,89	77,8

Z grafu znázorňujúcom projekciu prvých dvoch hlavných komponent vidieť, ktoré parametre najviac korelujú s danou hlavnou komponentou (obr. 31). S PC1 a PC2 korelujú pomerne silne všetky parametre okrem pohlavia. Slabšia je i korelácia počtu zalezení do domčeka (lnIN) s PC1 a latencie (lnLAT) s PC2. Latencia spolu s časom stráveným čistením najsilnejšie koreluje s tretou hlavnou komponentou (obr. 33). Loadings jednotlivých parametrov je v tabuľke v Prílohách (príloha 35).

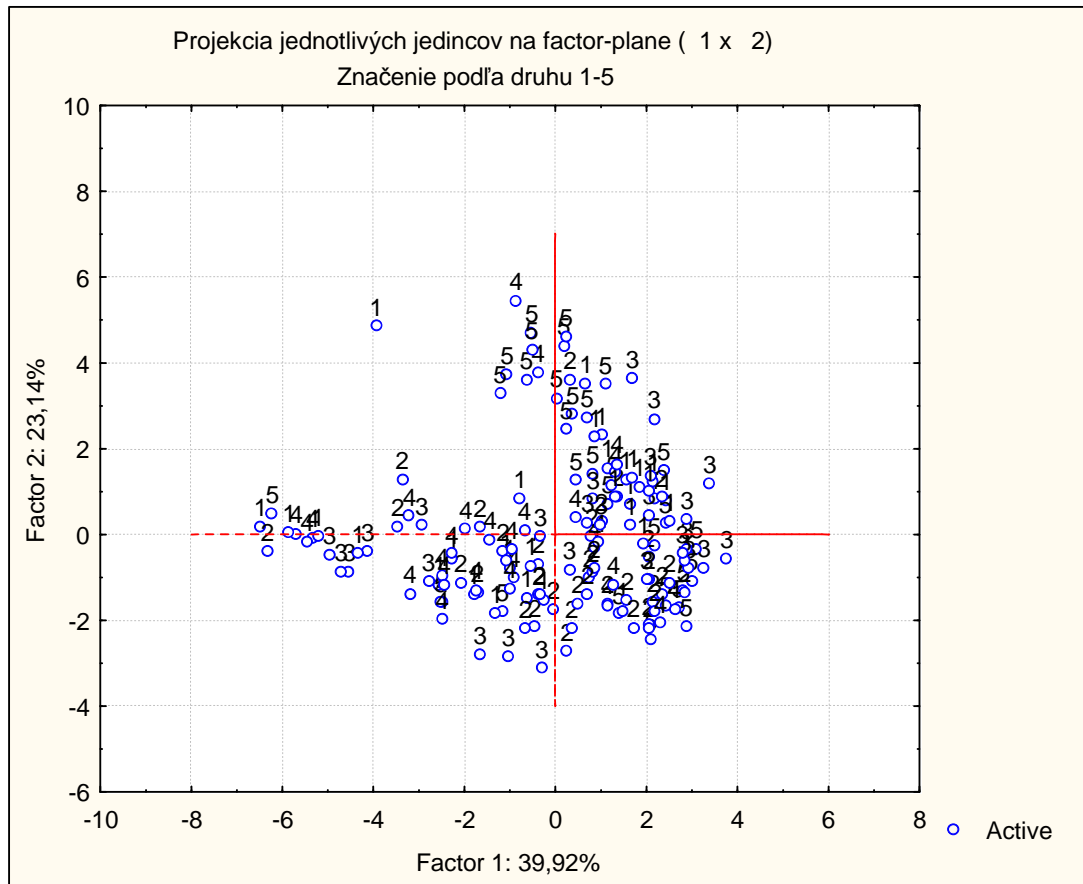
Z grafu projekcie jednotlivých druhov na osi PC1 a PC2 došlo k čiastočnému oddeleniu Iranu druhou hlavnou komponentou. PC1 od seba jednotlivé druhy (populácie) jednoznačne neodlíši (obr. 32). Tretiu hlavnú komponentu môžeme interpretovať ako latenciu, ktorej korelácia s PC3 je veľmi silná. PC3 oddelí Kahiru, ktorá má najdlhšiu latenciu medzi skúmanými druhmi (populáciami) (obr. 34). Z Box plotov názornejšie vidieť, ktoré hlavné komponenty oddeľujú jednotlivé druhy (populácie) (obr. 35 - obr.37).



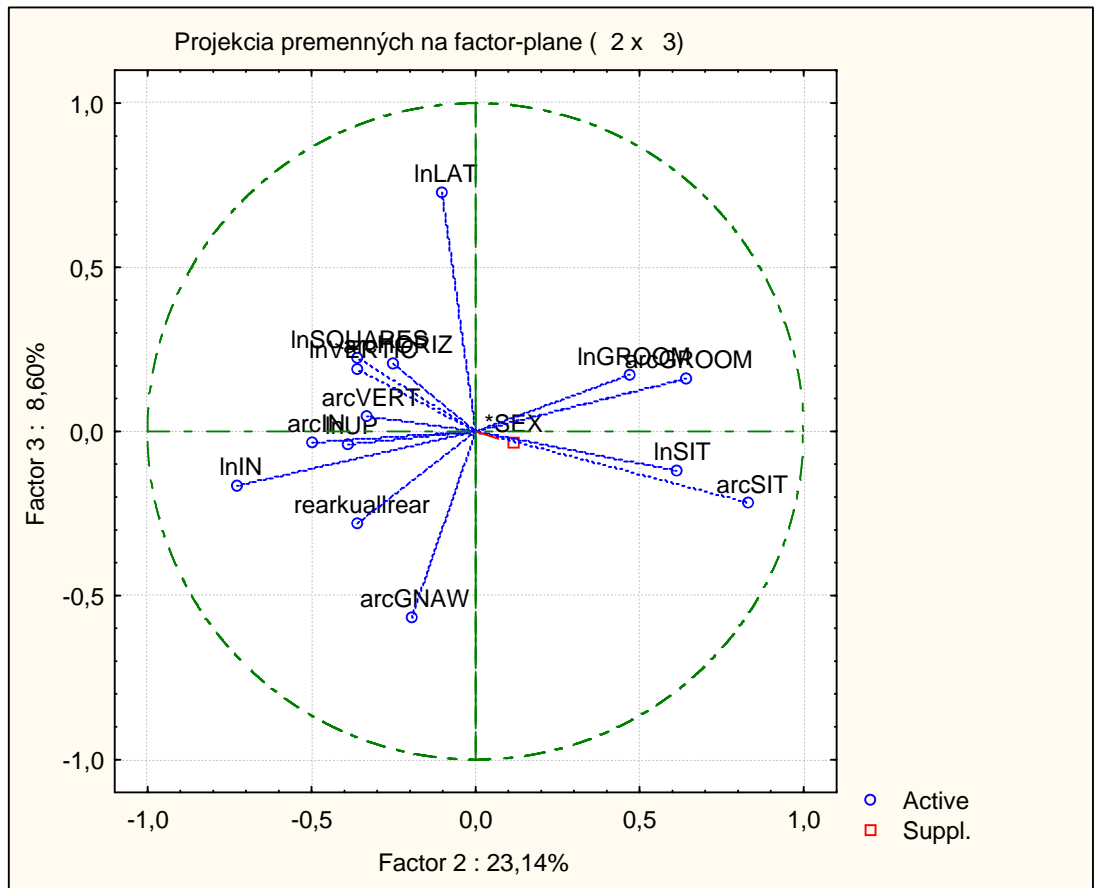
Obr. 30. Grafické znázornenie hodnôt eigenvalues s percentom variability, ktorú vysvetľujú.



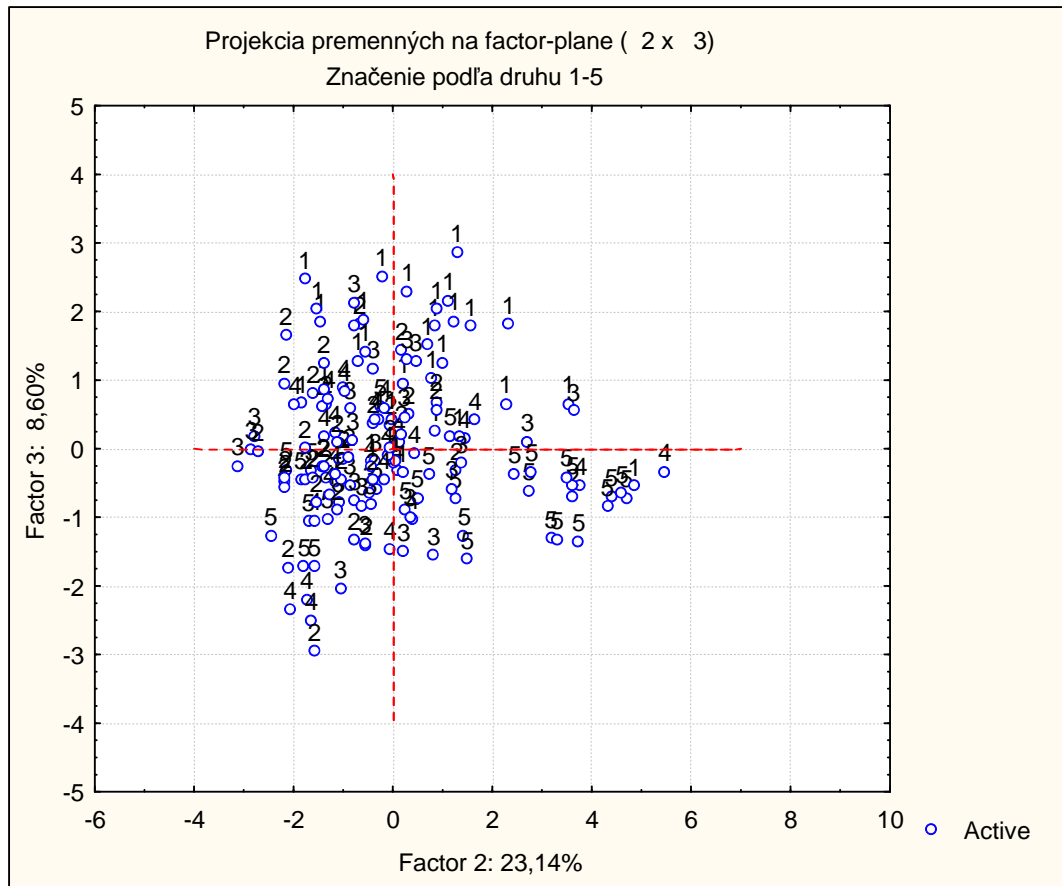
Obr. 31. Projekcia premenných na osách prvých dvoch hlavných komponent. Pohlavie je znázornené červeno. Vertikálna aktivita (arcVERT) zahrňuje čas strávený skákaním, panáčkovaním uprostred a panáčkovaním u steny, vyliezaním a zliezaním z domčeka. InVERTIC zahrňuje počty skokov a panáčkov. Horizontálna aktivita (arcHORIZ) zahrňuje čas strávený exploraáciou a prechádzaním štvorcov. Reartualrear označuje pomer času stráveného panáčkami uprostred arény k celkovému času stráveného panáčkovaním.



Obr. 32. Projekcia jednotlivých jedincov podľa prvej a druhej komponenty. Označenie: 1-Kahira, 2- Abu Simbel, 3- *A. cilicicus*, 4- *A. dimidiatus*, 5- Iran.

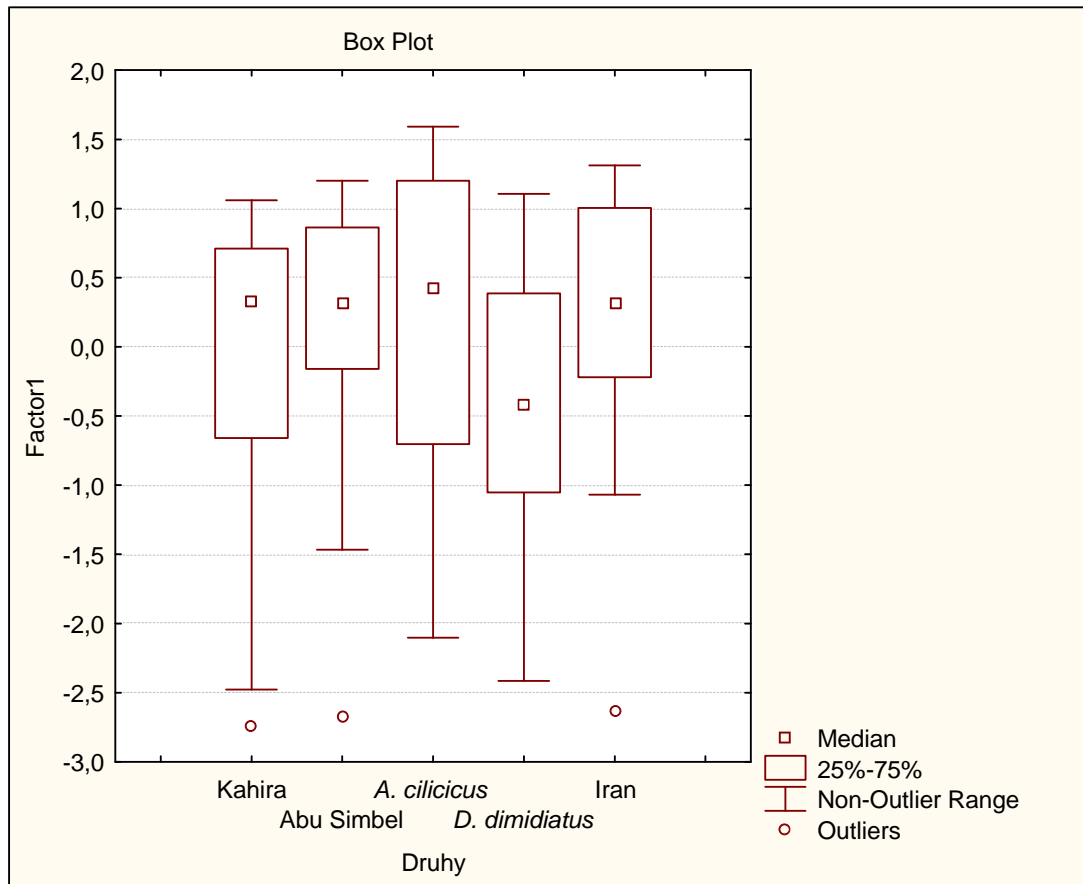


Obr. 33. Projekcia premenných na osách druhej a tretej hlavnej komponenty. Červene je označené pohlavie.

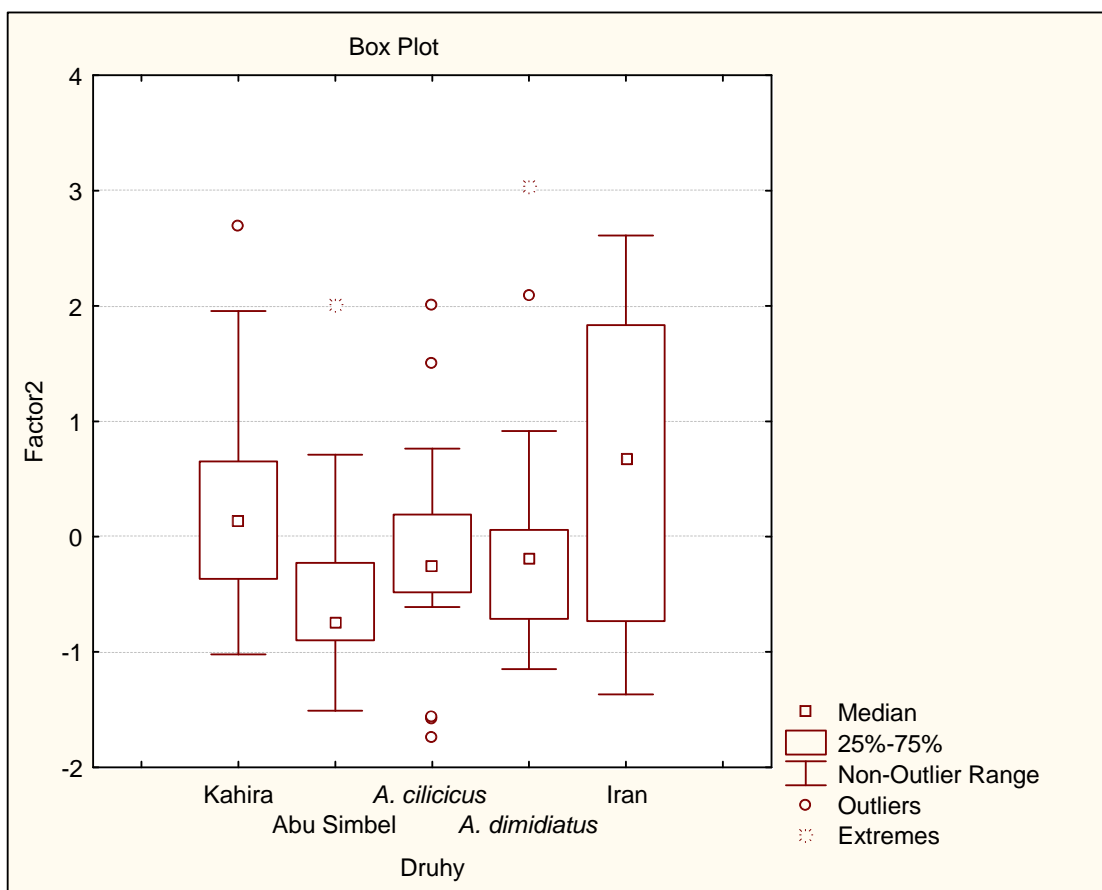


Obr. 34. Podľa tretej hlavnej komponenty došlo k čiastočnému oddeleniu Kahiry. Značenie druhov: 1- Kahira, 2- Abu Simbel, 3- *A. cilicicus*, 4- *A. dimidiatus*, 5- Iran.

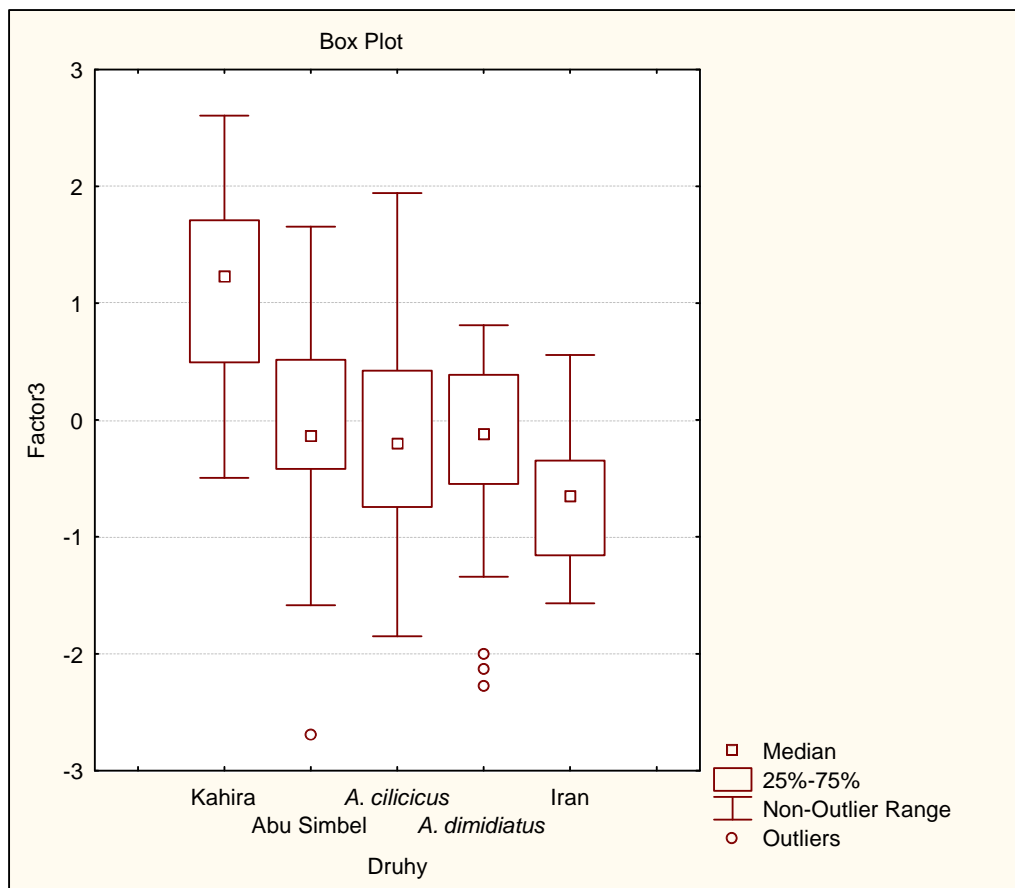
Box ploty



Obr. 35. Hodnoty PC1 u jednotlivých druhov (populácií). Prvá hlavná komponenta jednotlivé druhy jednoznačne neodlíši.



Obr. 36. Hodnoty PC2 u jednotlivých druhov (populácií). Druhá hlavná komponenta čiastočne oddelí *Acomys* z Iránu.



Obr. 37. Hodnoty PC3 u jednotlivých druhov (populácií). Tretia hlavná komponenta oddelí komezály z Káhiry od ostatných druhov.

Analýza variance (ANOVA)

Pre každého jedinca boli vypočítané „factor scores“ PC1, PC2 a PC3, ktoré boli použité pre výpočet rozdielov medzi druhmi a samcami a samicami. Na tento výpočet bola použitá analýza variance ANOVA, do ktorej boli ako faktory (vysvetľujúce premenné) zaradené druh a pohlavie. Rozdiel medzi pohlaviami nebol preukázaný ani v jednej analýze. Druhy sa medzi sebou líšia vo všetkých troch analýzach závislosti hlavných komponent na druhu a pohlaví (tab.16- tab.18), i keď rozlíšenie podľa PC1 je najmenej jednoznačné..

Tab. 16. Závislosť PC1 na druhu a pohlaví. Rozdiel medzi pohlaviami nebol preukázaný. Druhy sa od seba navzájom líšia i keď to rozlíšenie nie je tak jednoznačné ako podľa PC2 a PC3.

	SS	Stupne voľnosti	MS	F	p
Intercept	0,0119	1	0,011950	0,012502	0,911123
Druh	11,1682	4	2,792062	2,921174	0,023178
Pohlavie	0,2793	1	0,279258	0,292172	0,589645
Chyba	141,4586	148	0,955801		

Tab. 17. Závislosť PC2 na druhu a pohlaví. Podobne ako v prvom prípade, medzidruhový rozdiel bol preukázaný a rozdiely medzi pohlaviami sa nezistili.

	SS	Stupne voľnosti	MS	F	p
Intercept	0,0380	1	0,038032	0,044399	0,833403
Druh	24,2625	4	6,065627	7,081091	0,000030
Pohlavie	1,9647	1	1,964749	2,293674	0,132035
Chyba	126,7761	148	0,856595		

Tab. 18. Závislosť PC3 na druhu a pohlaví. Ani tretia hlavná komponenta nerozliší pohlavia medzi sebou. Rozdiel medzi druhmi je preukazný.

	SS	Stupne voľnosti	MS	F	p
Intercept	0,04954	1	0,04954	0,07555	0,783806
Druh	55,76556	4	13,94139	21,25928	0,000000
Pohlavie	0,39013	1	0,39013	0,59491	0,441755
Chyba	97,05529	148	0,65578		

Vypočítala som priemery, konfidenčné intervaly, minima, maxima, kvartily a smerodajnú odchýlku latencií pre jednotlivé druhy (tab. 20 - tab. 21). Hodnoty latencií boli zlogaritmované. Latencia je jediný parameter, ktorý je možné vypočítať pre všetkých 170 jedincov. 16 jedincov vôbec nevyšlo z domčeka (tab. 19). *Acomys* z Iránu je jediný druh, ktorého jedinci vyšli z domčeka všetci. Box plot jednotlivých druhov pre latencie je v Prílohách (príloha. 45).

Z tabuliek 20-21 je zrejmá, že Kahira má najdlhšiu a Iran najkratšiu latenciu. I podľa Tukeyho testu sa v latencii Kahira líši od ostatných (tab. 22).

Tab. 19. Jedinci, ktorý zotrvali v domčeku 60 minút. Potom bol pokus prerušený. Značenie pohlavia : samice-0, samce-1. Samce nad samicami prevažujú.

Druh	Samce	Samice
Kahira	5	3
Abu Simbel	2	1
<i>A. cilicicus</i>	2	1
<i>A. dimidiatus</i>	2	0

Tab. 20. Tabuľka priemerov, konfidenčných intervalov, minima a maxima zlogaritmovaných latencií (lnLat) pre jednotlivé druhy. Kahira má najdlhšiu latenciu. *Acomys* z Iránu vychádzali z domčeka najrýchlejšie.

Druh	Počet jedincov	Priemer	Konf. int -0,95	Konf. int. +0,95	Minimum	Maximum
Kahira	40	6,67	6,19	7,15	3,45	8,19
Abu Simbel	40	4,44	3,79	5,08	1,91	8,19
<i>A. cilicicus</i>	30	4,19	3,30	5,08	1,02	8,19
<i>A. dimidiatus</i>	30	3,95	3,16	4,75	1,26	8,19
Iran	30	3,06	2,51	3,62	0,76	6,00
Spolu	170	4,59	4,25	4,94	0,76	8,19

Tab. 21. Tabuľka dolného a horného kvartilu, mediánu a smerodajnej odchýlky zlogaritmovaných latencií (lnLat) pre jednotlivé druhy.

Druh	Počet jedincov	25% Kvartil	Median	75% Kvartil	St. Dev.
Kahira	40	5,60	6,96	8,09	1,50
Abu Simbel	40	2,75	3,93	5,70	2,02
<i>A. cilicicus</i>	30	2,14	3,81	6,52	2,38
<i>A. dimidiatus</i>	30	2,35	3,33	5,49	2,13
Iran	30	1,89	2,51	4,34	1,49
All	170	2,60	4,16	6,52	2,27

Tab. 22. Tukeyho test ukázal, že Káhira sa v latenciách líši od všetkých ostatných druhov.

Druh	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira		0,000019	0,000018	0,000017	0,000017
Abu Simbel	0,000019		0,983635	0,835094	0,024954
<i>A. cilicicus</i>	0,000018	0,983635		0,989630	0,152840
<i>A. dimidiatus</i>	0,000017	0,835094	0,989630		0,373112
Iran	0,000017	0,024954	0,152840	0,373112	

Ďalším parametrom, v ktorom by sa druhy mohli líšiť je čas, ktorý im trvá vstúpenie na najvzdialenejší štvorec (Ldiag). To je štvorec uhlopriečne oproti domčeku. Tento parameter by mal ukazovať na mieru strachu u jedincov. Tím bojácnejším trvá dlhšie kým sa odhodlajú vkročiť na vzdialené a neznáme územie. Box plot jednotlivých druhov pre tento znak je v Prílohách (príloha 43-44).

Z tabuliek 23-24 je zrejmé, že Iran je najmenej bojácny druhom, lebo má najkratšiu latenciu vstúpenia na najvzdialenejší štvorec. V tomto znaku sa signifikantne odlišuje od oboch populácií *A. cahirinus* (tab. 25).

Tab. 23. Tabuľka priemerov, konfidenčných intervalov, minima a maxima zlogaritmovaných latencií vstúpenia na najvzdialenejší štvorec (ln Ldiag) pre jednotlivé druhy.

Druh	Počet	Priemer	Konf. int. -0.95	Konf. int. +0.95	Minimum	Maximum
Kahira	32	4,22	3,67	4,76	1,06	6,40
Abu Simbel	37	3,94	3,51	4,36	2,03	6,40
<i>A. cilicicus</i>	27	3,61	2,89	4,34	1,48	6,40
<i>A. dimidiatus</i>	28	3,34	2,69	3,98	1,10	6,40
Iran	30	2,52	1,97	3,07	1,25	6,40
Spolu	154	3,55	3,29	3,81	1,06	6,40

Tab. 24. Tabuľka dolného a horného kvartilu, mediánu a smerodajnej odchýlky zlogaritmovaných latencií vstúpenia na najvzdialenejší štvorec (ln Ldiag) pre jednotlivé druhy.

Druh	Počet	25% Kvartil	Median	75% Kvartil	St.dev
Kahira	32	3,21	3,95	5,55	1,51
Abu Simbel	37	3,01	3,75	4,69	1,27
<i>A. cilicicus</i>	27	2,08	2,73	5,74	1,82
<i>A. dimidiatus</i>	28	1,97	2,80	4,63	1,67
Iran	30	1,65	1,89	2,91	1,47
Spolu	154	2,21	3,27	4,69	1,63

Tab. 25. Tukeyo test rozlíšil *Acomys* z Iránu od *A. cahirinus* z oboch lokalít.

Druhy	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira		0,942788	0,562408	0,174680	0,000150
Abu Simbel	0,942788		0,922399	0,525149	0,001675
<i>A. cilicicus</i>	0,562408	0,922399		0,962836	0,056515
<i>A. dimidiatus</i>	0,174680	0,525149	0,962836		0,255995
Iran	0,000150	0,001675	0,056515	0,255995	

Diskriminačná analýza (DFA)

Do klasifikačnej analýzy bolo zahrnutých rovnakých 14 parametrov ako v analýze hlavných komponent. Výsledok nie je tak jednoznačný ako v prípade postkraníálov. Najlepšie ide rozoznať *Acomys sp.* z Iránu a *Acomys* z Káhiry. *A. cilicicus* ide zatriediť pomerne ťažko (tab. 26).

Tab. 26. Klasifikačná matica. Wilksova lambda: 0,1670532, $F(56,531) = 5,540741$, $p < 0,0000$. Čím je menšia Wilksova lambda, tým lepšie sa jednotlivé druhy klasifikujú.

	Percentá	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira	75,00	24	3	1	3	1
Abu Simbel	72,97	3	27	5	1	1
<i>A. cilicicus</i>	37,04	5	5	10	5	2
<i>A. dimidiatus</i>	71,43	1	3	1	20	3
Iran	76,67	1	2	2	2	23
Spolu	67,53	34	40	19	31	30

Klasifikačná matica je zostavená na základe Mahalanobisových vzdialeností, ktoré uvádzam v Prílohách (príloha 37). Parametre, ktoré prispievajú najviac k rozlíšeniu jednotlivých druhov je latencia a reartoallrear, čiže pomer času stráveného panáčkovaním uprostred arény k celkovému času stráveného panáčkovaním (príloha. 39, Prílohy).

Kanonická analýza (CVA)

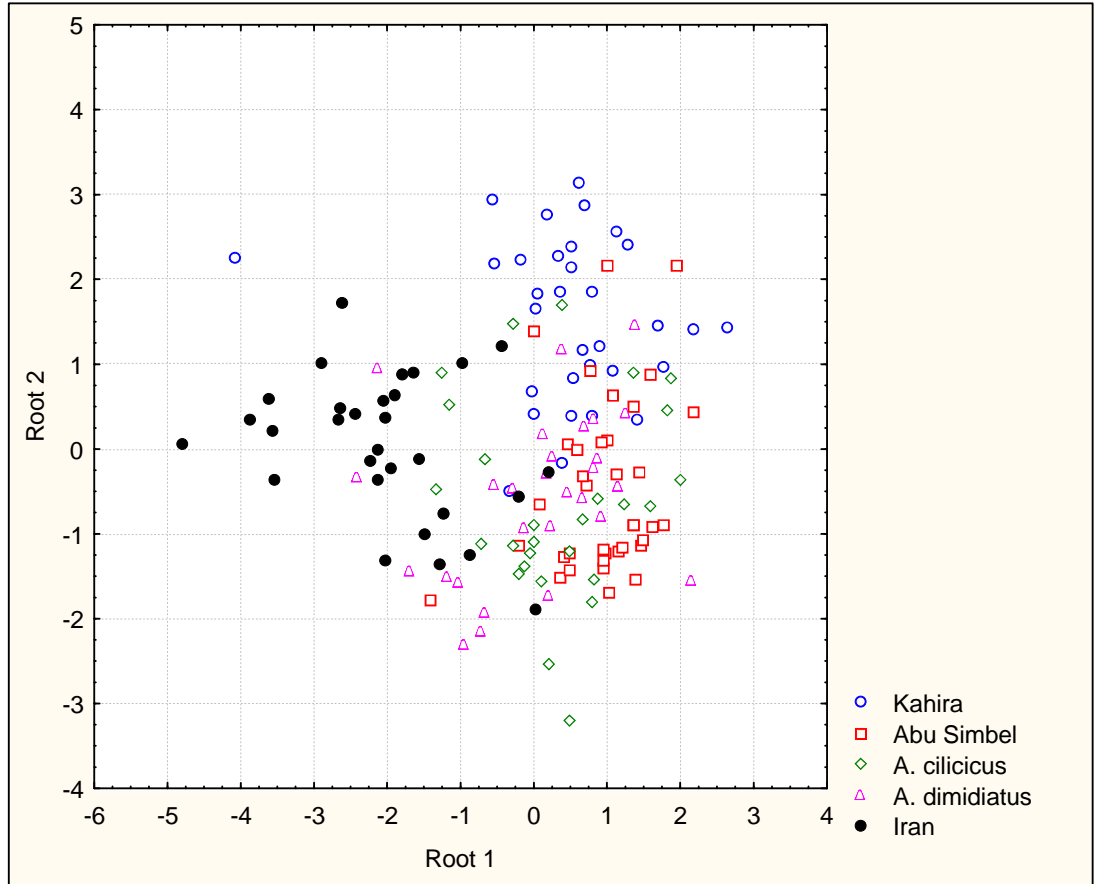
Všetky rooty kanonickej analýzy sú štatisticky významné (tab. 27) a má ich zmysel interpretovať. Root 1 čiastočne oddelí Iran, Root 2 Kahiru (obr. 38) a Root 3 *A. dimidiatus* (obr. 39). Ani tieto výsledky nie sú tak jednoznačné ako v prípade postkraníálov. Variabilita i v rámci jedného druhu (populácie) je značná. Loadings pre jednotlivé parametre uvádzam v Prílohe (príloha 40).

Tab. 27. Eigenvalues pre jednotlivé kanonické osi a pri ich postupnom odstránení z analýzy. Čím je Wilksova lambda nižšia, tým sú druhy od seba lepšie diferencovateľné.

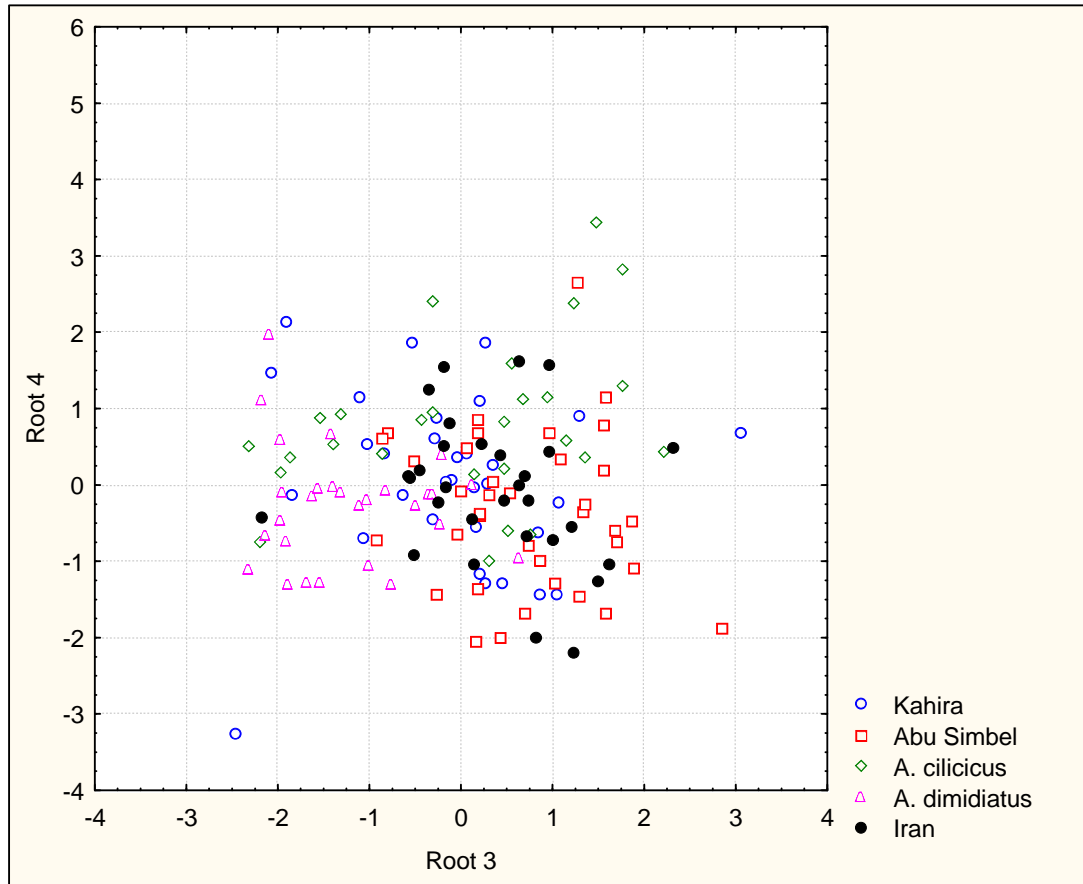
Počet odstránených rootov	Eigen values	Canonical R	Wilksova lambda'	Chi-Sqr.	Stupne voľnosti	p-level
0	1,11	0,72	0,17	256,79	56	0,001
1	0,70	0,64	0,35	149,96	39	0,001
2	0,44	0,55	0,60	73,90	24	0,001
3	0,16	0,37	0,86	21,55	11	0,028

Zo stromu vzájomných korelácií jednotlivých parametrov (obr. 40), je zrejmé, že premenné definujúce aktivitu (lnVERTIC, arcHORIZ, arcVERT, lnSQUARES a lnUP) korelujú spolu tak ako premenné vyjadrujúce neaktivitu (ln GROOM, lnSIT, arcGROOM, arcSIT). Korelácia latencie a počtu zalezení späť do domčeku sa dá predpokladať vzhľadom na to, že vyjadrujú strach a úzkosť.

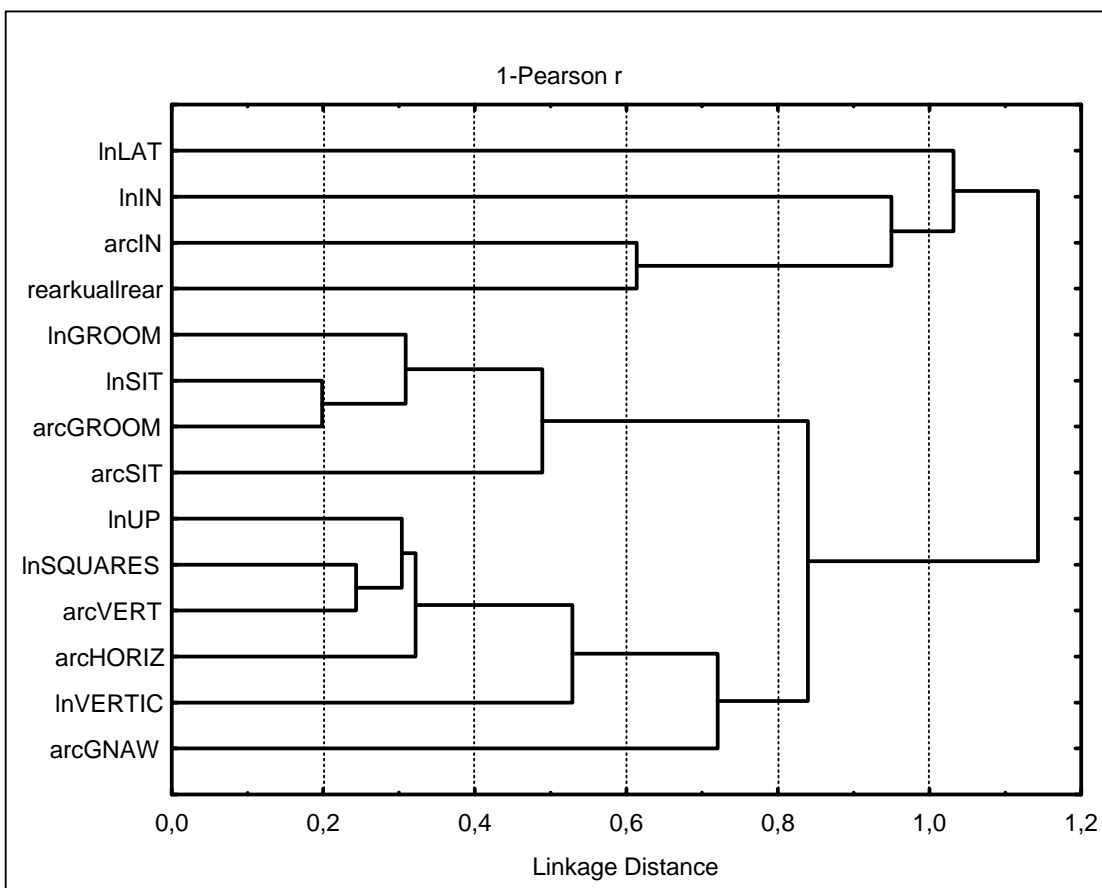
Fenetický strom zostavený na základe Mahalanobisových vzdialeností opäť jednoznačne vyčlenil Iran, ktorý je najmenej príbuzný (je najvzdialenejší) ostatným druhom (populáciám). *A. cahirinus*, *A. cilicicus* sa zklukujú spolu a k nim má najbližšie *A. dimidiatus*. Kahira sa ukázala byť rozdielna jak svojmu najpríbuznejšiemu taxónu (*A. cilicicus*) tak nekomenzálnej populácii vlastného druhu (obr. 41).



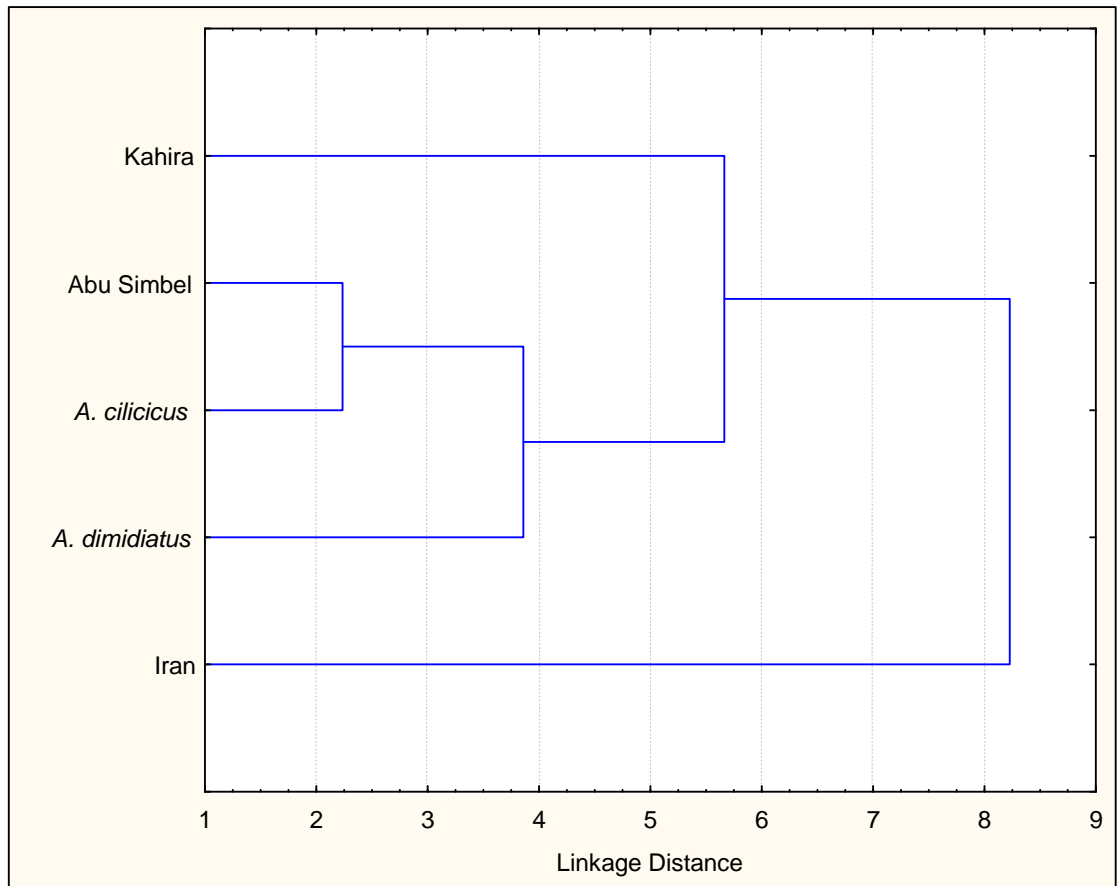
Obr. 38. Graf kanonických premenných Root1 a Root2. Vynesenie hodnôt kanonických premenných pre jednotlivé jedince. Root 1 čiastočne oddelí Iran a Root2 Kahiru.



Obr. 39. Graf kanonických premenných Root2 a Root3 pre jednotlivé jedince. Root 3 čiastočne oddelí *A. dimidiatus*.



Obr. 40. Strom zostavený na základe korelácií medzi premennými. Do úvahy sú brané i korelácie v rámci druhu (within group).



Obr. 41. UPGMA strom zostavený na základe Malahanobisových vzdialeností. *A. cahirinus* z Káhiry sa líši od troch najpríbuznejších druhov *A. cahirinus* z oblasti Abu Simbel, *A. cilicicus* a dokonca i od *A. dimidiatus*.

Diskusia II.

Výsledok exploračného správania nie je tak jednoznačný ako výsledok merania postkraniálov. Správanie je na rozdiel od morfológie ľahko ovplyvniteľné. To ako bude jedinec reagovať v určitej situácii závisí na mnohých faktoroch (Hughes, 1997; Palanza *et al.*, 2001; Bourin & Hacoët, 2003; Ennaceur *et al.*, 2006). Motivácia skúmať neznáme prostredie sa môže zo dna na deň meniť. Aj v rámci rovnakého druhu sa nájdu jedinci s naprosto odlišným správaním a výsledky majú veľký rozptyl.

Pri správaní sa prejavuje aj individualita jedincov (Groothuis & Carere, 2005). Pravdepodobne ich personalita je zodpovedná za veľké rozdiely v rámci druhu. I napriek značným odchýlkam v správaní medzi jedincami rovnakého druhu, diskriminačná analýza dokázala čiastočne rozpoznať *A. cahirinus* so 75% úspešnosťou a *Acomys* z Iránu so 77% úspešnosťou. Najhoršie rozoznávala *A. cilicicus*, ktorý si mýlila najmä so svojimi sesterskými taxónami (tab.26).

Strach („fear“) a úzkosť („anxiety“) sa pri explorácii prejavuje dlhou latenciou pri vychádzaní z domčeka, latenciou pri vstupe na najvzdialenejší štvorec, počtom panáčkov uprostred arény a defekáciou. A práve to sú parametre, ktoré druhy navzájom diferencujú.

Komenzálové z Káhiry boli z pomedzi druhov najbojácnejší. Mali najdlhšiu latenciu (príloha 45) a až 1/5 myší (tab. 19) nevyšla ani po hodine z domčeka. Bol to najvyšší počet medzi skúmanými druhmi. I komenzálne myši domáce majú dlhú latenciu a zotrávajú dlho v domčeku (Frynta, 1992). Žijú skryto v ľudských príbytkoch a pravdepodobne preto nemajú radi otvorené priestranstvá. Komenzálové môžu byť pod silným predačným tlakom zo strany mačiek (Hall *et al.*, 2000) a v takom prípade sa im vyplatí byť ostražitý, opatrný a na nekrytý priestor vyliezať po dostatočnom uistení, že im nehrozí nebezpečenstvo. Najmenší strach z neznámeho priestoru sa zistil u *Acomys* z Iránu. Úplne všetci jedinci tohto druhu vyšli z domčeka a ich latencia bola najkratšia.

Podobne to dopadlo s latenciou vstúpenia na najvzdialenejší štvorec. To je štvorec uhlopriečne oproti domčeku. Aby k nemu myš dospela, musí prejsť celou dĺžkou akvária cez nepreskúmané prostredie. Opäť *A. cahirinus* z Káhiry a *Acomys sp.* z Iránu skončili na protipóloch (príloha 44, Prílohy). Kahira mala najdlhšiu a Iran najkratšiu latenciu. Všeobecne všetky myši uprednostňovali oblasť bezprostredne v okolí domčeka a trávili tam najviac času. Túto oblasť preskúmali ako prvú a cítili sa tu bezpečne.

Panáčky u steny sú pomerne časté. V novom území sa hlodavce bežne pohybujú po obvode arény (Lipkind *et al.*, 2004). Tak sú aspoň z jednej strany chránené pred možným napadnutím. Pohyb v strede arény a podobne i panáčky uprostred sú omnoho menej časté (Zadicario *et al.*, 2005). Jedinec sa k nim odhodlá väčšinou až po nejakom čase stráveného exploráciou. Zase sa ako najopatrnejší ukázal komenzálny druh z Káhiry. Najviac času panáčkovaním uprostred arény strávil myši z nekomenzálnej populácie druhu *A. cahirinus*. *Acomys* z Iránu moc nepanáčkovali a väčšinou sedeli na domčeku.

V literatúre sa počet defekácii uvádza ako vhodné kritérium na odhadnutie strachu u jedinca (Archer, 1973). Podľa mojich zistení to je značne nespoľahlivý spôsob odhadu strachu. Navyše myši mohli kálat' i u seba v domčeku a tento trus nebol spočítaný a tým pádom ani zahrnutý do analýzy. Väčšina myší mala nulovú defekáciu (96 myší zo 154).

Hoci komenzálom trvalo dlho kým sa odhodlali vstúpiť do arény, tak potom trávili spolu s *Acomys sp.* z Iránu mimo domčeka väčšinu času z 10 minút čo pokus trval (príloha 52, arcOUT). Ich návraty do domčeka tiež neboli časté v porovnaní s ostatnými (príloha 47-InIN). Najmenšiu motiváciu explorať mali *A. dimidiatus*.

Vzhľadom na to, že komenzály žijú vo vertikálne štruktúrovanom prostredí a dobre šplhajú (vlastné pozorovanie) som predkladala, že sa to ukáže vo vertikálnej aktivite. Na základe zistení Dewsburyho som očakávala, že druhové rozdiely v miere šplhania budú korelovať s druhovými rozdielmi v správaní počas explorácie. Počet prejdených štvorcov a čas strávený skákaním pozitívne koreloval s časom, ktorý jedinci trávia šplhaním vo svojom prirodzenom habitate a celkovým časom stráveným pohybom mimo zem (Dewsbury *et al.*, 1980).

Komenzálové z Káhiry mali síce najväčší počet skokov (príloha 46-jump), ale o ne sa pričínili len ôsmy jedinci. Ale na druhú stranu sa ukázalo, že *A. cilicicus* a *A. dimidiatus* vôbec neskáču. Počet panáčkov u Káhiry nebol najvyšší spomedzi druhov, odrazilo sa to i v celkovej vertikálnej aktivite (príloha 50-InVERTIC). Z vlastnej skúsenosti viem, že komenzálny *A. cahirinus* pomerne často skáču, behajú a prejavujú sa zvýšenou celkovou aktivitou. Tento pokus to nepreukázal pravdepodobne preto, že nie je vhodne designovaný na meranie tejto aktivity. V budúcnosti sa plánujú pokusy, ktoré by merali performanciu zvierat. Je pravdepodobné, že v nich sa komenzálové prejavujú ako najviac šplhajúci jedinci.

Medzipohlavné rozdiely v správaní sa nezistili. Jak samce tak samice sa prejavovali správaním charakteristickým ich druhu a navzájom sa v explorácii nelíšili. V literatúre sa spomínajú prípady, kde sa rozdiel medzi pohlaviami prejavil (Ramos *et al.*, 2002, Nasello *et al.*, 1998) i také, kde mezipohlavné rozdiely neboli zistené (Augustsson *et al.*, 2005). Vo

svojom pokuse som vyberala samice, ktoré nekojili ani neboli v estru. V opačnom prípade by medzipohlavné rozdiely mohli byť objavené.

Strom zostavený na základe Mahalanobisových vzdialeností rozlíšil Kahiru od jej sesterských taxónov *A. cahirinus* z oblasti Abu Simbel a *A. cilicicus* (obr. 41). *A. dimidiatus*, ktorý je geneticky pomerne vzdialený *A. cahirinus* aj *A. cilicicus*, sa správaním podobal obom menovaným druhom viac než komenzálny *A. cahirinus*. *Acomys sp.* z Iránu je najodlišnejší od ostatných druhov (populácii).

Záver

V diplomovej práci som chcela vyvrátiť nulovú hypotézu, že komenzálne myši sa od nekomenzálnych nelíšia. V morfológii sa jednotlivé druhy líšili pomerne málo a tieto rozdiely odpovedali fylogenetickým vzťahom. Najpodobnejšie sú si navzájom komenzálne a nekomenzálne formy *A. cahirinus*. Je to vysvetliteľné relatívnou konzervatívnou morfológickými znakov, ktoré sa menia pomaly.

Na druhú stranu v explorácii sa komenzálny *A. cahirinus* líšil i od svojich najpríbuznejších taxónov vrátane nekomenzálneho *A. cahirinus*. Nulová hypotéza bola vyvrátená - rozdiely sa potvrdili. Rozdiely medzi komenzálnymi a nekomenzálnymi populáciami prevyšujú rozdiely medzi druhmi z *cahirinus-dimidiatus* skupiny.

Výsledky teda podporujú predstavu, ktorá bola viac ráz hypotetizovaná a len zriedka experimentálne overovaná, že behaviorálne znaky sa menia rýchlejšie a ich zmena predchádza zmene morfológie.

Diplomová práca tiež potvrdila značnú odlišnosť iránskej populácie od *cahirinus-dimidiatus* skupiny, jak v morfológických, tak v behaviorálnych znakoch..

Citácie

Agulnik, S. I. & Silver, L. M. (1996). The Cairo spiny mouse *Acomys cahirinus* shows a strong affinity to the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Molecular Biology and Evolution*. **13**(1): 3-6.

Archer, J. (1973). Tests for emotionality in rats and mice: a review. *Animal Behaviour*. **21**: 205-235.

Augustsson, H., Dahlborn K. & Meyerson, B. J. (2005). Exploration and risk assessment in female wild house mice (*Mus musculus musculus*) and two laboratory strains. *Physiology and Behavior*. **84**: 265-277.

Augustsson, H. & Meyerson, B. J. (2004). Exploration and risk assessment: a comparative study of male house mice (*Mus musculus musculus*) and two laboratory strains. *Physiology and Behavior*. **81**: 685-698.

Avni, R., Zadicario, P. & Eilam, D. (2006). Exploration in the dark open field: a shift from directional to positional progression and a proposed model of acquiring spatial information. *Behavioural Brain Research*. **171**: 313-323.

Barome, P.-O., Lymberakis, P., Monnerot, M. & Gautun, J.-C. (2001a). Cytochrome *b* sequences reveal *Acomys minous* (Rodentia, Muridae) paraphyly and answer the question about the ancestral karyotype of *Acomys dimidiatus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **18**(1): 37-46.

Barome, P.-O., Volobouev, V. , Monnerot, M., Mfunu, J. K., Chitaukali, W. & Gautun, J.-C. (2001b). Phylogeny of *Acomys spinosissimus* (Rodentia, Muridae) from north Malawi and Tanzania: evidence from morphological and molecular analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*. **73**: 321-340.

- Barome, P.-O., Monnerot, M. & Gautun, J.-C. (1998). Intrageneric phylogeny of *Acomys* (Rodentia, Muridae) using mitochondrial gene cytochrome *b*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **9**(3): 560-566.
- Barome, P.-O., Monnerot, M. & Gautun, J.-C. (2000). Phylogeny of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) based on the cytochrome *b* mitochondrial gene: implications on taxonomy and phylogeography. *Mammalia*. **64**(4): 423-438.
- Bates, P. J. J. (1994). The distribution of *Acomys* (Rodentia: Muridae) in Africa and Asia. *Israel Journal of Zoology*. **40**: 199-214.
- Berry R. J. & Scivern, P.N. (2005). The house mouse: a model and motor for evolutionary understanding. *Biological Journal of the Linnean Society*. **84**: 335-347.
- Bickel, R. & Losos, J. B. (2002). Patterns of morphological variation and correlates of habitat use in Chameleons. *Biological Journal of the Linnean Society of London*. **76**: 91-103.
- Blanchard, R. J., Hebert, B. A., Ferrari, Palanza, P., Figueira, R., Blanchard, D. C. & Parmigiani, S. (1998). Defensive behaviors in wild and laboratory (Swiss) mice: the mouse deffense test battery. *Physiology and Behavior*. **65**(2): 201-209.
- Bock, C. E., Vierling, K. T., Haire, S. L. & Boone, J. D. (2002). Patterns of rodent abundance on open-space grasslands in relation to suburban edges. *Conservation Biology*. **16**(6): 1653-1658.
- Bourine, M. & Hascoët, M. (2003). The mouse light/dark box test. *European Journal of Pharmacology*. **463**: 55-65.
- Boursot, P., Auffray, J. C., Britton-Davidian, J. & Bonhomme, F. (1993). The evolution of the House mouse. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **24**: 119-152.

Bridges, N. J. & Starkey, N. J. (2004). Sex differences in Mongolian gerbils in four tests of anxiety. *Physiology and Behavior*. **83**: 119-127.

Broza, M. & Nevo, E. (1994). Selective land snail predation by the spiny mouse *Acomys cahirinus*, in Nahal Oren, Mt. Camel Israel. *Israel Journal of Zoology*. **40**: 173-176. Sekundárna citácia.

Carere C., Casetti, R., Acetis, L., Perretta, G., Cirulli, F. & Alleva, E. (1999). Behavioural and nociceptive response in male and female spiny mice (*Acomys cahirinus*) upon exposure to snake odour. *Behavioral Processes*. **47**: 1-10.

Carrier, D. R., Chase, K. & Lark, K. G. (2006). Genetics of canid skeletal variation: Size and shape of the pelvis. *Genome Research*. **15**: 1825-1830.

Castillo, E., Priotto, J., Ambrosio, A. M., Provencal, M. C., Pini, N., Morales, M. A., Steinmann, A. & Polop, J. J. (2003). Commensal and wild rodents in an urban area of Argentina. *International Biodeterioration & Biodegradation*. **52**: 135-141.

Crawford, J. E. & Scholtz, C. H. (1987). Quantitative differences between the insect faunas of sub-Antarctic Marion and Prince Edward Islands: a result of human intervention? *Biological Conservation*. **40**: 255-262. Sekundárna citácia.

Cucchi, T., Vigne, J. & Auffray, J. (2005). First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences. *Biological Journal of the Linnean Society*. **84**: 429-445.

Degen, A. A. & Kam, M. (1992). Water intake in two coexisting desert rodents, *Acomys cahirinus* and *Gerbillus dasyurus*. *Journal of Mammalogy*. **73**(1): 201-205. Sekundárna citácia.

Dempster, E. R., Perrin, M. R. & Nuttall, R. J. (1992). Postnatal development of three sympatric small mammal species of southern Africa. *Zeitschrift für Säugetierkunde*. **57**: 103-111.

Denys, C. (1990). The oldest *Acomys* (Rodentia, Muridae) from lower Pliocene of South Africa and the problem of its murid affinities. *Palaeontographica Abt. A.* **210**: 79-91. Sekundárna citace.

Denys, C., Gauton, J-C, Tranier, M. & Volobouev, V. (1994). Evolution of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) from dental and chromosomal patterns. *Israel Journal of Zoology.* **40**: 215-246.

Denys, C., Michaux, J., Petter, F., Aguilar, J. P. & Jaeger, J. J. (1992). Molar morphology as a clue to the phylogenetic relationship of *Acomys* to the Murinae. *Israel Journal of Zoology.* **38**: 253-262.

Dewsbury, D. A., Lanier, D. L. & Miglietta, A. (1980). A laboratory study of climbing behavior in 11 species of Muroid Rodents. *American Midland Naturalist.* **103**: 66-72.

Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. T., Van Oers, K. & Noordwijk, A. J. (2002). Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour.* **64**: 929-938.

Dobroruka, L. J. (1960). Někteř anatomické rozdíly na končetinách veverky (*Sciurus vulgaris* L.) a sysla (*Citellus citellus* L.), způsobené vlivem rozdílných životných podmínek. *Věstník Čsl. Zool. Spol.* **24**: 97-104.

Donlan, C. J., Howald, G. R., Tershy, B. R. & Croll, D. A. (2003). Evaluating alternative rodenticides for island conservation: roof rat eradication from the San Jorge Island, Mexico. *Biological Conservation.* **114**: 29-34.

Drai, D., Kafkafi, N., Benjamini, Y., Elmer, G. & Golani, I. (2001). Rats and mice share common ethologically relevant parameters of exploratory behaviour. *Behavioural Brain Research.* **125**: 133-140.

Dubois, J.-Y. F., Catzeflis, F. M. & Beintema, J. J. (1999). The phylogenetic position of "Acomyinae" (Rodentia, Mammalia) as sister group of a Murinae + Gerbillinae clade:

evidence from the nuclear ribonuclease gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**(1): 181-192.

Dutto, D. J., Hoyt, D. F., Clayton, H. M., Cogger, E. A. & Wickler, S. J. (2004). Moments and powers generated by the horse (*Equus caballus*) hind limb during jumping. *The Journal of Experimental Biology*. **207**: 667-674.

Eilam, D. (1995). Comparative morphology of locomotion in Vertebrates. *Journal of Motor Behavior*. **27**: 100-111.

Eilam, D. (1997). Postnatal development of body architecture and gait in several rodent species. *The Journal of Experimental Biology*. **200**: 1339-1350.

Eilam, D. (2003). Open-field behavior withstands drastic changes in arena size. *Behavioural Brain Research*. **142**: 53-62.

Eilam, D. (2004). Locomotor activity in common spiny mouse (*Acomys cahirinus*): the effect of light and environmental complexity. *BMC Ecology*. **4**: 16.

Eilam, D., Dayan, T., Ben-Eliyahu, S., Schulman, I., Shefer, G. & Hendries, C. A. (1999). Differential behavioural and hormonal responses of voles and spiny mice to owl calls. *Animal Behaviour*. **58**: 1085-1093.

Eilam, D., Dank, M. & Maurer, R. (2003). Voles scale locomotion to the size of the open-field by adjusting the distance between stops: a possible link to path integration. *Behavioural Brain Research*. **141**: 73-81.

Eilam, D. & Shefer, G. (1997). The developmental order of bipedal locomotion in the jerboa (*Jaculus orientalis*): Pivoting, creeping, quadrupedalism, and bipedalism. *Developmental Psychobiology*. **31** (2): 137-142.

Ennaceur, A., Michalikova, S. & Chazot, P. L. (2006). Models of anxiety: Responses of rats to novelty in an open space and an enclosed space. *Behavioural Brain Research*. **171**: 26-49.

Fernández, M. E., Vassallo, A. I. & Zárata, M. (2000). Functional morphology and palaeobiology of the pliocene rodent *Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean node of life. *Biological Journal of the Linnean Society of London*. **71**: 71-90.

Fraguedakis-Tsolis, S. E., Chondropoulos, B. P. & Nikolettopoulos, N. P. (1993). On the phylogeny of the genus *Acomys* (Mammalia:Rodentia). *Zeitschrift Säugetierkunde*. **58**: 240-243.

Frynta, D. (1992). „Open field“ behaviour in seven mice species (Muridae: Apodemus, Mus), str. 31-38. In: I. Horáček V. & Vohralík (eds.): Prague Studies in Mammalogy. Prague: Karolinum- Charles University Press, str. 245. Sekundárna citácia.

Frynta, D. (1994). Exploratory behaviour in 12 Palaearctic mice species (Rodentia: Muridae): A comparative study using „free exploration“ tests. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. **57**: 173-182.

Frynta, D, Slábová, M., Váchová, H., Volfová, R. & Muclinger, P. (2005). Aggression and commensalism in house mouse: a comparative study across Europe and the Near East. *Aggressive Behaviour*. **31**: 283-293.

Garten, C. T. (1997). Relationships between exploratory behaviour and genic heterozygosity in the oldfield mouse. *Animal Behaviour*. **25**: 328-332.

Graur, D. (1994). Molecular evidence concerning the phylogenetic integrity of the Murinae. *Israel Journal of Zoology*. **40**: 255-264.

Groothuis, T. G. G. & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterisation and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral reviews*. **29**: 137-150.

Gündüz, I., Rambau, R. V., Tez, C. & Searle, J. B. (2005). Mitochondrial DNA variation in the western house mouse (*Mus musculus domesticus*) close to its site of origin: studies in Turkey. *Biological Journal of the Linnean Society*. **84**: 473-485.

- Haim, A. & Rozenfeld, F. M. (1993). Temporal segregation in coexisting *Acomys* species: the role of odour. *Physiology & Behavior*. **54**: 1159-1161.
- Hall, L. S., Kasparian, M. A., Van Vuren, D. V. & Kelt, D. A. (2000). Spatial organization and habitat use of feral cats (*Felis catus* L.) in Mediterranean California. *Mammalia*. **64**: 19-28.
- Hänni, C., Laudet, V., Barriel, V. & Catzeflis, F. M. (1995). Evolutionary relationships of *Acomys* and other murids (Rodentia, Mammalia) based on complete 12S rRNA mitochondrial gene sequences. *Israel Journal of Zoology*. **41**: 131-146.
- Harris, M. A. & Steudel, K. (2002). The relationship between maximum jumping performance and hind limb morphology/physiology in domestic cats (*Felis silvestris catus*). *The Journal of Experimental Biology*. **205**: 3877-3889.
- Hendrie, C. A., Weiss, S. M. & Eilam, D. (1998). Behavioral response of wild rodents to the call of an owl: a comparative study. *Journal of Zoology*. **245**: 439-446.
- Henzler, D. J. & Opitz, H. M. (1992). The role of mice in the Epizootiology of *Salmonella enteritidis* infection on Chicken layer farms. *Avian Diseases*. **36**: 625-631.
- Heráň, I. (1959). Příspěvek k funkční anatomii hryzce vodního. (*Arvicola terrestris* L.). *Věstník Čsl. Zool. Spol.* **24**: 28-38.
- Heráň, I. (1962). Příspěvek k poznání morfologie pánve lasicovitých šelem. *Zool. Listy*. **11**: 35-52.
- Heráň, I. (1992). Some comparison of skeletal proportions in Mustelidae (Mammalia). str.79-85. In: Horáček, I. & Vohralík, V. eds.: Prague studies in Mammalogy. Praha. Charles Univerdity Press.

Herrel, A., Meyers, J. J. & Vanhooydonck, B. (2001). Correlations between habitat use and body shape in a phrynosomatid lizards (*Urosaurus ornatus*): a population-level analysis. *Biological Journal of the Linnean Society of London*. **74**: 305-314.

Herrel, A., Meyers, J. J. & Vanhooydonck, B. (2002). Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*. **77**: 149-163.

Hildebrand, M. (1985). Walking and running. In: Hildebrand, M. Bramble, D. M., Liem, K.F., Wake, D. B. eds. *Functional Vertebrate Morphology*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press, str. 38-57. Sekundárna citácia.

Holmes, A., Parmigiani, S., Ferrari, P. F., Palanza, P. & Rodgers, R. J. (2000). Behavioral profile of wild mice in the elevated plus-maze test for anxiety.

Hughes, R. N. (1997). Intrinsic exploration in animals: motives and measurement. *Behavioral Processes*. **41**: 213-226.

Huysen, O., Ryan, P. G. & Cooper, J. (2000). Changes in population size, habitat use and breeding biology of lesser sheathbills (*Chionomis minor*) at Marion Island: impact of cats, mice and climate change? *Biological Conservation*. **92**: 299-310.

Chevret, P., Denys, C., Jaeger, J.-J., Michaux, J. & Catzefelis, F. M. (1993). Molecular evidence that the spiny mouse (*Acomys*) is more closely related to gerbils (Gerbilinae) than to true mice (Murinae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **90**: 3433-3436.

Chevret, P. & Hänni, C. (1994). Systematics of the spiny mouse (*Acomys*: Muroidea): Molecular and biochemical evidence. *Israel Journal of Zoology* **40**: 247-254.

Choi, I. & Park, K. (1996). Variation in take-off velocity of Anuran amphibians: Relation to morphology, muscle contractile function and enzyme activity. *Comparative Biochemistry and Physiology A- Physiology*. **113**(4): 393-400.

Choleris, E., Thomas, A. W., Kavaliers, M. & Prato, F. S. (2001). A detailed ethological analysis of the mouse open field test: effect of diazepam, chlordiazepoxide and an extremely low frequency pulsed magnetic field. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. **25**: 235-260.

Chown, S. L. & Smith, V. R. (1993). Climate change and the short-term impact of feral house mice at the sub-Antarctic Prince Islands. *Oecologia*. **96**: 508-516.

Irschick, D. J. (2000). Effects of behaviour and ontogeny on the locomotor performance of a West Indian lizard, *Anolis lineatopus*. *Functional Ecology*. **14**: 438-444.

Irschick, D. J. & Jayne, B.C. (1999). Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *The Journal of Experimental Biology*. **202**: 1047-1065.

Irschick, D. J. & Losos, J. B. (1998). A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*. **52**(1): 219-226.

Irschick, D. J., Macrini, T. E., Koruba S. & Forman, J. (2000). Ontogenetic differences in morphology, habitat use, behavior, and sprinting capacity in two West Indian *Anolis* lizards. *Journal of Herpetology*. **34**: 444-451.

Irschick, D. J., Vanhooydonck, B., Herrel, A. & Meyers, J. (2005). Intraspecific correlations among morphology, performance and habitat use within a green anole lizard (*Anolis carolinensis*) population. *Biological Journal of the Linnean Society*. **85**: 211-221.

Ji, Q., Luo, Z, Yuan, C., Wible, J. R., Zhang, J. & Georgi, J. A. (2002). The earliest eutherian mammal. *Nature*. **416**: 816-822.

Jones, A. G., Chown, S. L. & Gaston, K. J. (2003). Introduced house mice as a conservation concern on Gough Island. *Biodiversity and Conservation*. **12**: 2107-2119.

- Kam, M. & Degen, A. A. (1993). Effect of dietary preformed water on energy and water budgets of two sympatric desert rodents, *Acomys russatus* and *Acomys cahirinus*. *Journal of Zoology* **231**: 51-59.
- Kryštůfek, B. (1998). Intersexual and interpopulation variability in the pelvis (*os coxae*) of the European sousilk, *Spermophilus citellus*. *Folia Zoologica*. **47**(2): 81-91.
- Kunze, B., Dieterlen, F., Traut, W. & Winking, H. (1999). Karyotype relationship among four species of Spiny mice (*Acomys*, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde* **64**: 220-229.
- Larson, S. G., Schmitt, D., Lemelin, P. & Hamrick, M. (2001). Limb excursion during quadrupedal walking: how do primates compare to other mammals? *Journal of Zoology*. **255**: 353-365.
- Laviola G, Adriani, W., Terranova, M. L. & Gerra, G. (1999). Psychobiological risk factors for vulnerability to psychostimulants in human adolescents and animal models. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. **23**: 993-1010.
- Lipkind, D., Sakov, A., Kafkafi, N., Elmer, G. I., Benjamini, Y. & Golani, I. (2004). New replicable anxiety-related measures of wall vs. center behavior of mice in the open field. *Journal of Applied Physiology*. **97**: 347-359.
- Losos, J. B. & Irschick, D. J. (1996). The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: laboratory predictions and field tests. *Animal Behaviour*. **51**: 593-602.
- Losos, J. B. & Sinervo, B. (1989). The effect of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *The Journal of Experimental Biology*. **145**: 23-30.
- Marci, S., Adriani, W., Chiarotti, F. & Laviola, G. (2002). Risk taking during exploration of a plus-maze is greater in adolescent than juvenile or adult mice. *Animal Behaviour*. **64**: 541-546.

- Martin Y., Gerlach G., Schlötterer Ch. & Meyer A. (2000). Molecular phylogeny of European muroid rodents based on complete cytochrome *b* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **16**(1): 37-47.
- Matisoo-Smith, E. (2002). Something old, something new: Do genetic studies of contemporary populations reliably represent prehistoric populations of Pacific *Rattus exulans*? *Human Biology*. **74**(3): 489-496.
- Merkt, J. R. & Taylor, C. R. (1994). „Metabolic switch“ for desert survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **91**: 12313-12316.
- Melville, J. & Swain, R. (2000). Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). *Biological Journal of the Linnean Society*. **70**: 667-683.
- Mettke-Hofmann, C (2000). Changes in exploration from courtship to the breeding state in red-rumped parrots (*Psephotus haematonotus*). *Behavioral Processes*. **49**: 139-148.
- Mettke-Hofmann, C., Rowe, K. C., Hayden, T. J. & Canoine, V. (2006). Effect of experience and object complexity on exploration in garden warblers (*Sylvia borin*). *Journal of Zoology*. **268**: 405-413.
- Mettke-Hofmann, C., Wink, M., Winkler, H. & Leisler, B. (2005). Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behavioral ecology*. **16**(1): 247-254.
- Meyerson, B. J., Augustsson, H., Berg, M. & Roman, E. (2006). The concentric square field: a multivariate test arena for analysis of explorative strategies. *Behavioural Brain Research*. **168**: 100-113.
- McGowan, C. P., Baudinette, R. V., Usherwood & J. R., Biewener, A. A. (2005). Mechanics of jumping *versus* steady hopping in yellow-footed rock wallabies. *The Journal of Experimental Biology*. **208**: 2741-2751.

- Miles, D. B. (1994). Covariation between morphology and locomotory performance in sceloporine lizards. In: Vitt, L. J., Pianka, E. R. eds. *Lizard ecology. Historical and experimental perspectives*. Princeton University Press, 207-235.
- Moermond, T. C. (1979). Habitat constraints on the behavior, morphology, and community structure of *Anolis* lizards. *Ecology*. **60**(1): 152-164.
- Nasello, A. G., Machado, C., Bastos, J. F. & Felicio, L. F. (1998). Sudden darkness induces a high activity-low anxiety state in male and female rats. *Physiology and Behavior*. **63**(3): 451-454.
- Neal, B. R. (1983). The breeding pattern of two species of spiny mice, *Acomys percivali* and *A. wilsoni* (Muridae: Rodentia), in central Kenya. *Mammalia*. **47**(3): 311-321.
- Nevo, E. (1985). Genetic differentiation and speciation in spiny mice, *Acomys*. *Acta Zoologica Fennica*. **170**: 131-136.
- Nováková M. (2005). Sekundární poměr pohlaví u myši bodlinaté (*Acomys cahirinus*) v laboratorních podmínkách. Diplomová práce, PšF UK Praha, str. 69.
- Nowak R. M. (ed.) (1999). *Walker's mammals of the world vol. 2*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, str. 1590-1592. Sekundárna citácia.
- Osborne, D. J. & Helmy, I. (1980). Fieldiana zoology. The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). *Field Museum of Natural History*.
- Palanza, P., Gioiosa, L. & Parmigiani, S. (2001). Social stress in mice: gender differences and effects of estrous cycle and social dominance. *Physiology and Behavior*. **73**: 411-420.
- Parmigiani, S., Palanza, P., Rodgers, J. & Ferrari, P. F. (1999). Selection, evolution of behavior and animal models in behavioral neuroscience. *Neuroscience and Behavioral Reviews*. **23**: 957-970.

- Pasi, B.M. & Carrier, D.R. (2003). Functional trade-offs in the limb muscles of dogs selected for running vs. fighting. *Journal of Evolutionary Biology*. **16**: 324-332.
- Posadas-Andrews, A. & Roper, T. J. (1983). Social transmission of food-preferences in adult rats. *Animal Behaviour*. **31**: 265-271.
- Price, M. V. (1993). A functional morphometric analysis of forelimbs in bipedal and quadrupedal heteromid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*. **50**: 339-360.
- Pocock, M. J. O., Hauffe, H. C. & Searle, J. B. (2005). Dispersal in house mice. *Biological Journal of the Linnean Society*. **84**: 565-583.
- Pocock, M. J. O., Searle, J. B. & White, P. C. L. (2004). Adaptations of animals to commensal habitats: population dynamics of house mice *Mus musculus domesticus* on farms. *Journal of Animal Ecology*. **73**: 878-888.
- Polk, J. D., Jungers, B. D., Jungers, W. L., Biknevicius, A. R., Heinrich, R. E. & Runestad, J. A. (2000). A comparison of primate, carnivoran and rodent limb bone cross-sectional properties: are primates really unique? *Journal of Human Evolution*. **39**: 297-325.
- Ramos, A., Kangurski, A. L. Basso, P. F., Da Silva Santos, J. E., Assreuy, J., Vendruscolo, L. F. & Takahashi, R. N. (2002). Evaluation of Lewis and SHR rat strains as a genetic model for the study of anxiety and pain. *Behavioural Brain Research*. **129**: 113-123.
- Reperant, L. & Deplazes, P. (2005). Cluster of *Capillaria hepatica* infections in non-commensal rodents from the canton of Geneva, Switzerland. *Parasitology Research*. **96**: 340-342.
- Robson, M. A. & Miles, D. B. (2000). Locomotor performance and dominance in male Tree Lizards, *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology*. **14**: 338-344.
- Rohlf, F. J. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **21**: 299-316.

Rozenfeld, F. M. & Heise, S. R. (2002). Effect of odour cues on the exploratory behaviour of female common voles living in matriarchal groups. *Behaviour*. **139**: 897-911.

Saunders, A. & Norton, D. A. (2001). Ecological restoration at Mainland Island in New Zealand. *Biological Conservation*. **99**: 109-119.

Shkolnik, A. & Borut, A. (1969). Temperature and water relations in two species of spiny mice (*Acomys*). *Journal of Mammalogy*. **50**: 245-255.

Shkolnik, A. (1971). Diurnal activity in a small desert rodent. *International Journal of Biometeorology*. **15**: 115-120. Sekundárna citácia.

Schich, V. J. (1970). Funktionelle Deutung anatomischer Baumerkmale am Achsen- und Gliedmassenskelett der Schermaus *Arvicola terrestris scherman* (Shaw, 1808). *Säugetierkd. Mitt.* **19**: 305-338.

Schneider, C. J., Smith, T. B., Larison, B. & Moritz, C. (1999). A test of alternative models of diversification in tropical rainforests: Ecological gradients vs. rainforest refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **96**: 13869-13873.

Sicard, B. & Fuminier, F. (1996). Environmental cues and seasonal breeding patterns in Sahelian rodents. *Mammalia*. **60**(4): 667-675.

Singh, M. & Rao, N. R. (2004). Population dynamics and conservation of commensal Bonnet Macaques. *International Journal of Primatology*. **25**(4): 847-859.

Singleton, G. R., Krebs, C., Davis, S., Chambers, L. & Brown, P. (2001). Reproductive changes in fluctuating house mouse populations in Southeastern Australia. *Proceedings of Royal Society of London B*. **268**: 1741-1748. Sekundárna citácia.

Slábová, M. & Frynta, D. Morphometrics of non-commensal populations of *Mus musculus domesticus* in the Near East. *Zoologische Anzeiger*. (v tisku).

Stapley, J. & Keogh, J. S. (2004). Exploratory and antipredator behaviours differ between territorial and nonterritorial male lizards. *Animal behaviour*. **68**: 841-846.

Tchernichovski, O. Benjamini, Y. & Golani, I. (1998). The dynamics of long-term exploration in the rat. Part I. A phase-plane analysis of the relationship between location and velocity. *Biological Cybernetics*. **78**: 423-432.

Thorington, R. W., Darrow, K. & Betts, A. D. K. (1997). Comparative myology of the forelimbsquirrels (Sciuridae). *Journal of Morphology*. **234**: 155-182.

Towns, D. R. & Ballantine, W. J. (1993). Conservation and restoration of New Zealand Island ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*. **8**(12): 452-457.

Van Damme, R., Aerts, P. & Vanhooydonck, B. (1998). Variation in the morphology, gait characteristics and speed of locomotion in two populations of lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*. **63**: 409-427.

Vanhooydonck, B. & Van Damme, R. (2001). Evolutionary trade-offs in locomotor capabilities in lacertid lizards: are splendid sprinters clumsy climbers? *Journal of Evolutionary Biology*. **14**: 46-54.

Vanhooydonck, B. & Van Damme, R. (2003). Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*. **17**: 160-169.

Vanhooydonck, B., Van Damme, R. & Aerts, P. (2000). Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology*. **14**: 358-368.

Vitt, L. J., Caldwell, J. P., Zani, P. A. & Titus, T. A. (1997). The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **94**: 3828-3832.

- Warheit, K. I., Forman, J. D., Losos, J. B. & Miles, D. B. (1999). Morphological diversification and adaptive radiation: a comparison of two diverse lizard clades. *Evolution*. **53**(4): 1226-1234.
- Weber, E. T. & Hohn, V. M. (2005). Circadian activity rhythms in the spiny mouse, *Acomys cahirinus*. *Physiology and behavior*. **86**: 427-433.
- Wehtje, W. (2003). The range expansion of the great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus* Gmelin) in North America since 1880. *Journal of Biogeography*. **30**: 1593-1607.
- Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (2005). Mammal species of the world. Taxonomic and geographic reference. Vol. 2. Baltimore. The Johns Hopkins University Press.
- Woodman, N. & Morgan, J. J. P. (2005). Skeletal morphology of the forefoot in shrews (Mammalia: Soricidae) of the Genus *Cryptotis*, as revealed by digital X-rays. *Journal of Morphology*. **266**: 60-73.
- Yom-Tov, Y. (2003). Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years. *Functional Ecology*. **17**: 323-327.
- Young, D. A. B. (1976). Breeding and fertility of the egyptian spiny mouse, *Acomys cahirinus*: Effect of different environments. *Laboratory Animals*. **10**: 15-24.
- Zaaf, A., Herrel, A., Aerts, P. & De Vree, F. (1999). Morphology and morphometrics of the appendicular musculature in geckoes with different locomotor habits (Lepidosauria). *Zoomorphology*. **119**: 9-22. Sekundárna citace.
- Zaaf, A. & Van Damme, R. (2001). Limb proportions in climbing and ground-dwelling geckos (Lepidosauria, Gekkonidae): a phylogenetically informed analysis. *Zoomorphology*. **121**: 45-53.
- Zadicario, P., Avni, R., Zadicario, E. & Eilam, D. (2005). „Looping“-an exploration mechanism in a dark open field. *Behavioural Brain Research*. **159**: 27-36.

Zani, P. A. (2000). The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *Journal of Evolutionary Biology*. **13**: 316-325.

I. Časť

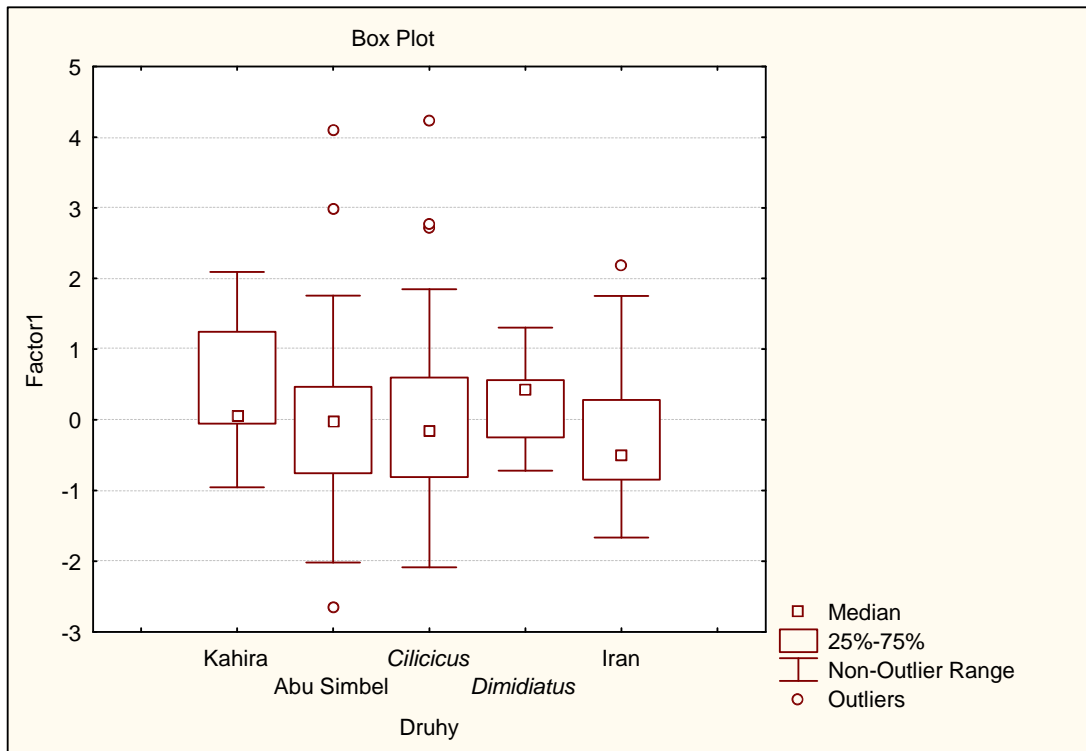
Postkraniaľ

PCA

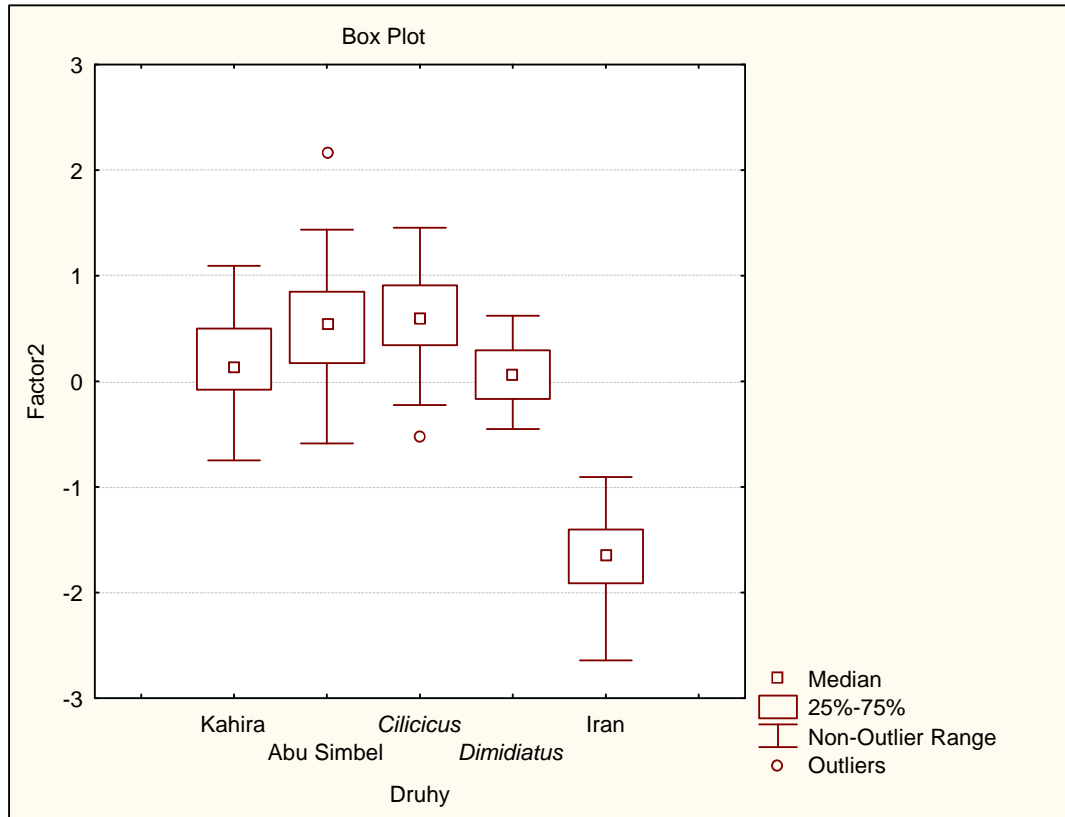
Príloha 1. Korelácie premenných s hlavnými komponentami. Všetky merané parametre silne a negatívne korelujú s prvou hlavnou komponentou, preto ju môžeme interpretovať ako veľkosť.

loadings	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
InBL	-0,678802	0,033465	-0,133502	0,269209	0,104493
InHFL	-0,390647	0,619475	0,081699	-0,046405	0,061915
InLT1	-0,924054	0,016208	0,208204	0,036105	-0,098549
InLT2	-0,535809	-0,397870	-0,038821	-0,347357	0,019316
InWT1	-0,542384	-0,449313	-0,289019	-0,238256	0,384260
InWT2	-0,511155	0,454592	-0,124147	-0,550014	0,004740
InLF	-0,915844	0,015411	0,251444	0,130496	-0,098736
InWF1	-0,817855	0,154955	0,110124	-0,360288	0,032382
InWF2	-0,599672	0,452754	-0,319811	-0,371114	-0,053784
InFkrcek	-0,403055	0,119617	-0,186493	-0,109413	-0,496223
InLP1	-0,909268	-0,111623	0,318301	-0,000599	-0,042630
InLP2	-0,891890	-0,126646	0,264273	-0,128259	-0,055040
InWP1	-0,826145	0,216321	0,025643	0,106157	-0,219699
InWP2	-0,663488	-0,211062	-0,300813	-0,192050	0,191912
InLSF	-0,659899	-0,127159	0,298986	-0,194662	-0,312498
InWSF	-0,483674	-0,332777	-0,553823	0,203134	-0,265928
InSW1	-0,816809	-0,285231	-0,192410	0,142882	-0,042381
InSW2	-0,567020	-0,645758	-0,199609	0,055337	0,009068
InWBV	-0,450891	0,093735	-0,443372	0,281792	-0,461423
InWBL	-0,819920	0,063070	0,101997	-0,019127	0,144452
InLU	-0,900875	0,158538	0,116349	0,224884	0,080042
InWU	-0,492620	-0,005029	-0,336309	0,195080	0,355319
InUkloub	-0,596507	0,476742	-0,040969	0,322283	0,040081
InLH	-0,910609	0,034776	0,246992	0,174279	0,099346
InWH1	-0,810717	0,268997	-0,101313	-0,127865	0,116030
InWH2	-0,698245	0,097818	-0,351657	-0,227323	0,046789
InHkloub	-0,510722	0,584879	-0,065347	0,248354	0,244196
InHdelta	-0,691925	-0,287642	0,079806	0,404682	0,139176
InLS	-0,900658	-0,145342	0,196953	0,112840	-0,025470
InWS1	-0,564569	-0,534008	0,271417	-0,230289	-0,034402
*POHLAVI	0,200104	0,254760	-0,152035	0,119962	0,219139

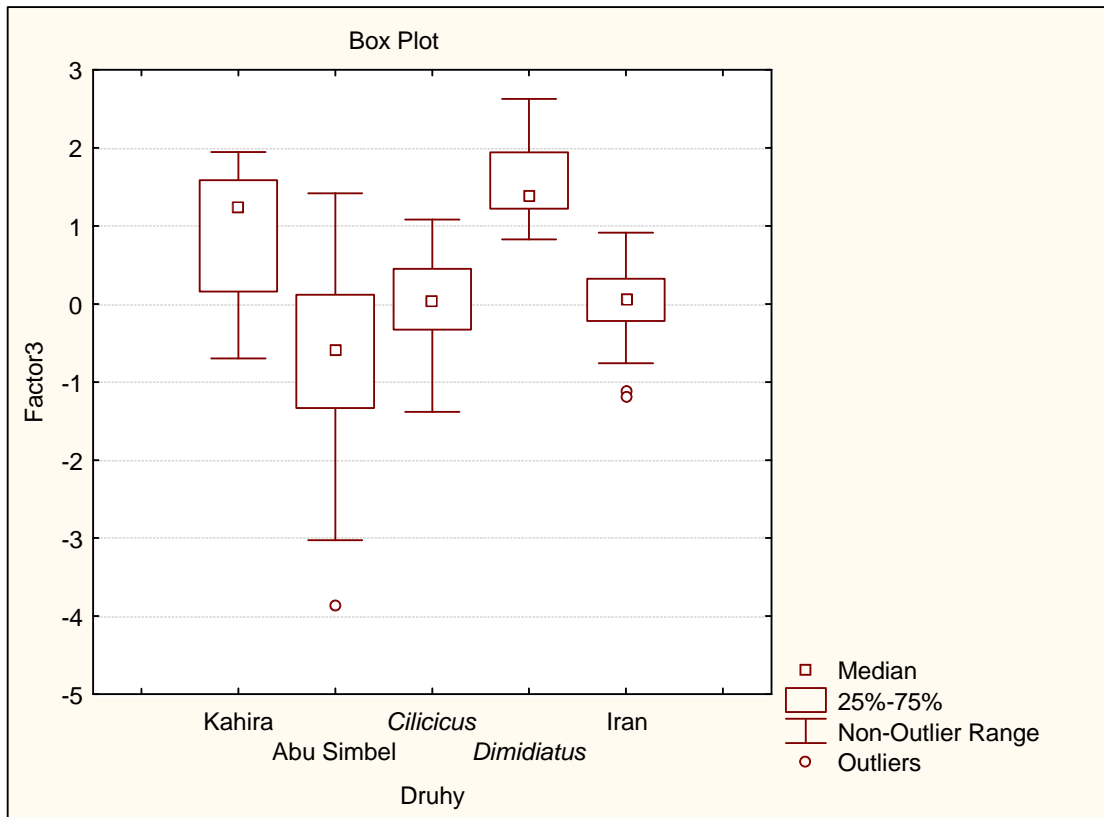
Box ploty



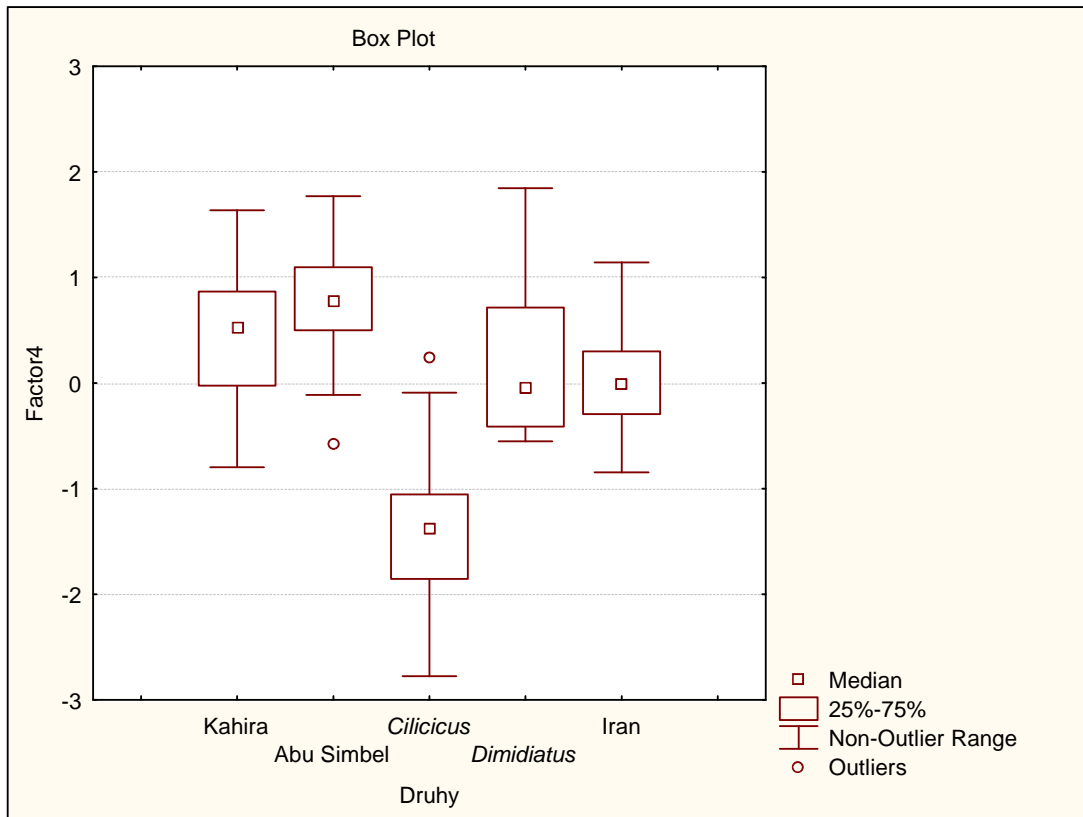
Príloha 2. Podľa prvej hlavnej komponenty, ktorou je pravdepodobne veľkosť, sa druhy medzi sebou výrazne nelíšia.



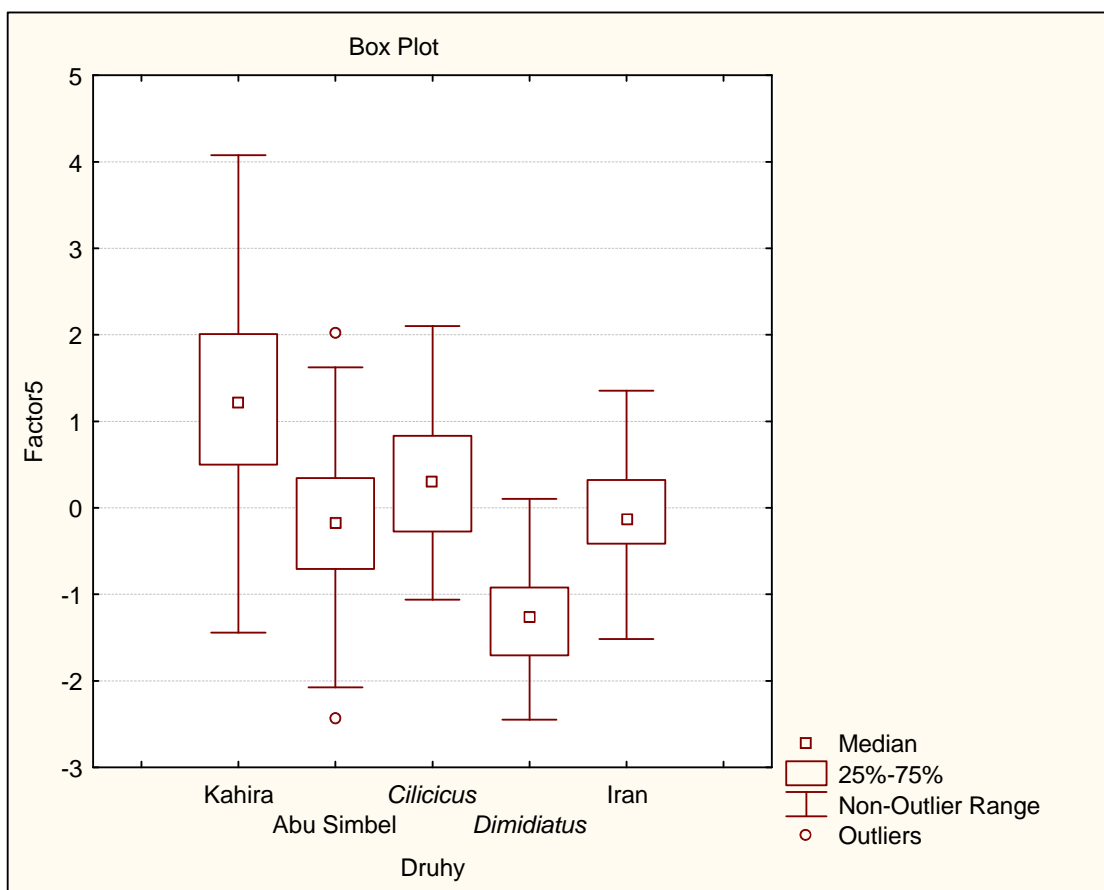
Príloha 3. Druhá hlavná komponenta odliší *Acomys* z Iránu od ostatných.



Príloha 4. Tretia hlavná komponenta nerozhodí dané druhy od seba.



Príloha 5. Štvrtá hlavná komponenta oddelí *A. cilicicus*.



Príloha 6. Piata hlavná komponenta čiastočne odliší Kahiru a *A. dimidiatus*.

DFA a CVA

Príloha 7. Štvorcová Malahanobisova vzdialenosť medzi vektormi stredných hodnôt jednotlivých druhov. Variabilita medzi skupinami je väčšia než v rámci každej skupiny (každého druhu).

	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira	0	33,53286	42,35858	44,01742	78,59810
Abu Simbel	33,53286	0	34,29424	54,10271	81,05473
<i>A. cilicicus</i>	42,35858	34,29424	0	57,55605	95,43138
<i>A. dimidiatus</i>	44,01742	54,10271	57,55605	0	76,38800
Iran	78,59810	81,05473	95,43138	76,38800	0

Príloha 8. Príspevok jednotlivých parametrov k správnej klasifikácii druhov v DFA.

Variables in the model	Wilksovo lambda	Partial	F-remove	p-level	Toler.	1-Toler.
LT1	0,001069	0,958987	2,09557	0,082851	0,371983	0,628017
LT2	0,001367	0,749622	16,36626	0,000000	0,594957	0,405043
WT1	0,001385	0,739874	17,22746	0,000000	0,732828	0,267172
WT2	0,001368	0,749055	16,41578	0,000000	0,544262	0,455738
LF	0,001281	0,800411	12,21859	0,000000	0,356610	0,643390
WF1	0,001084	0,945328	2,83388	0,025727	0,511022	0,488978
WF2	0,001110	0,923145	4,07942	0,003369	0,528321	0,471679
Fkrček	0,001056	0,970409	1,49415	0,205419	0,554771	0,445229
LP1	0,001116	0,918665	4,33830	0,002199	0,240155	0,759845
LP2	0,001104	0,928687	3,76265	0,005671	0,232898	0,767102
WP1	0,001153	0,888890	6,12492	0,000115	0,703137	0,296863
WP2	0,001057	0,969656	1,53337	0,193972	0,689756	0,310244
LSF	0,001166	0,878767	6,75992	0,000041	0,403889	0,596111
WSF	0,001496	0,685050	22,52759	0,000000	0,606282	0,393718
SW1	0,001134	0,903693	5,22194	0,000511	0,637840	0,362160
SW2	0,001369	0,748701	16,44667	0,000000	0,725283	0,274717
WBV	0,001082	0,947063	2,73888	0,029970	0,578999	0,421001
WBL	0,001066	0,961341	1,97045	0,100510	0,559976	0,440024
LU	0,001208	0,848731	8,73327	0,000002	0,431747	0,568253
WU	0,001061	0,966511	1,69780	0,152027	0,700094	0,299906
Ukloub	0,001067	0,960608	2,00938	0,094665	0,630499	0,369501
LH	0,001205	0,850974	8,58106	0,000002	0,343645	0,656355
WH1	0,001201	0,853361	8,42004	0,000003	0,748539	0,251461
WH2	0,001056	0,970801	1,47377	0,211605	0,675695	0,324305
Hkloub	0,001050	0,976279	1,19057	0,316226	0,368109	0,631891
Hdelta	0,001190	0,861126	7,90226	0,000006	0,631578	0,368422
LS	0,001043	0,983072	0,84376	0,498965	0,333464	0,666536
WS1	0,001414	0,724798	18,60505	0,000000	0,793052	0,206948
BL	0,001062	0,965135	1,77011	0,136373	0,773505	0,226495
HFL	0,001077	0,951594	2,49255	0,044409	0,296108	0,703892

Príloha 9. Parametre, ktoré najviac prispeli k rozpoznaníu jednotlivých druhov a ich správne mu zatriedeníu.

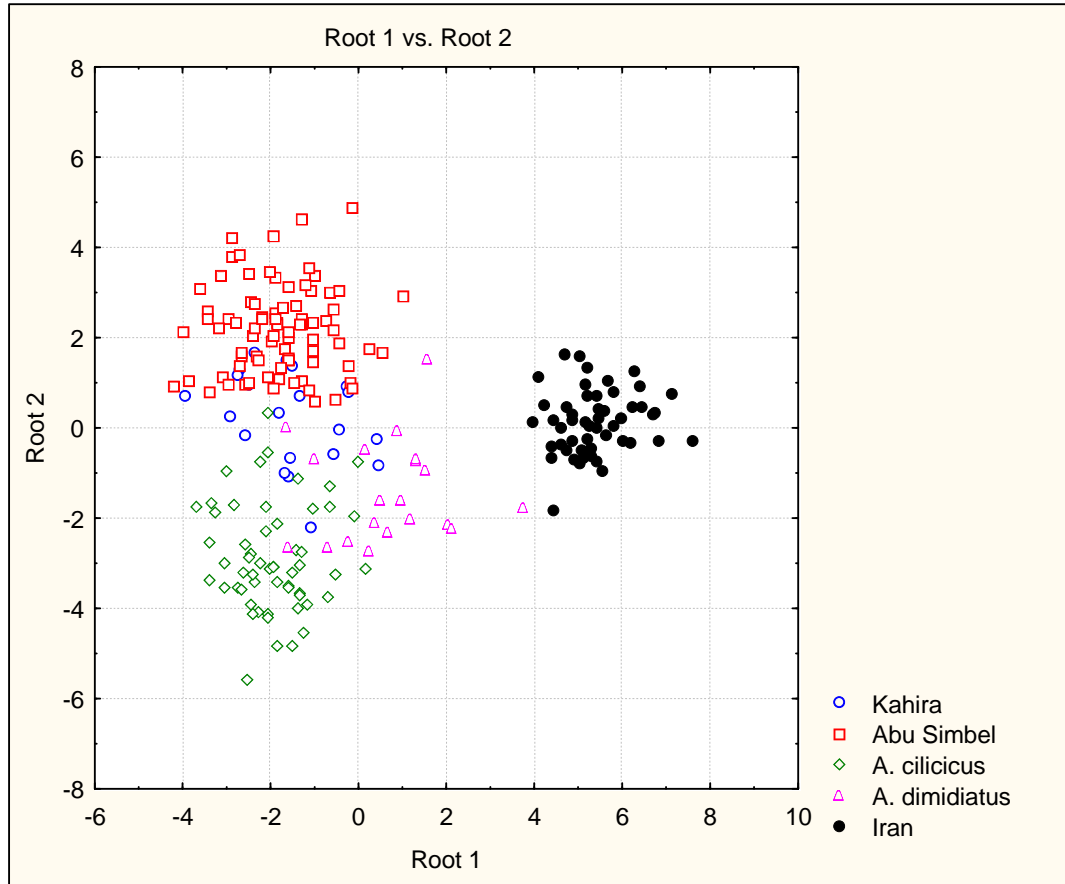
Variables in the model	Wilksova lambda	Partial	F-remove	p-level	Toler.	1-Toler.
LT2	0,004585	0,652948	28,43608	0,000000	0,798045	0,201955
WT1	0,004551	0,657825	27,82865	0,000000	0,870021	0,129979
WT2	0,005073	0,590104	37,16203	0,000000	0,672542	0,327458
LF	0,004127	0,725272	20,26541	0,000000	0,537595	0,462405
LP2	0,004092	0,731572	19,63018	0,000000	0,553966	0,446034
LSF	0,003558	0,841423	10,08276	0,000000	0,758491	0,241509
WSF	0,005489	0,545393	44,59450	0,000000	0,865608	0,134392
SW2	0,004717	0,634659	30,79730	0,000000	0,841285	0,158716
LU	0,004378	0,683726	24,74768	0,000000	0,706876	0,293124
WH1	0,003820	0,783635	14,77160	0,000000	0,864942	0,135058
Hdelta	0,003929	0,761811	16,72736	0,000000	0,825582	0,174418
WS1	0,004752	0,629912	31,43244	0,000000	0,894019	0,105981

Príloha 10. Takto dopadla klasifikačná analýza s 12 parametrami, ktoré najviac prispievajú k rozpoznavaniu druhov.

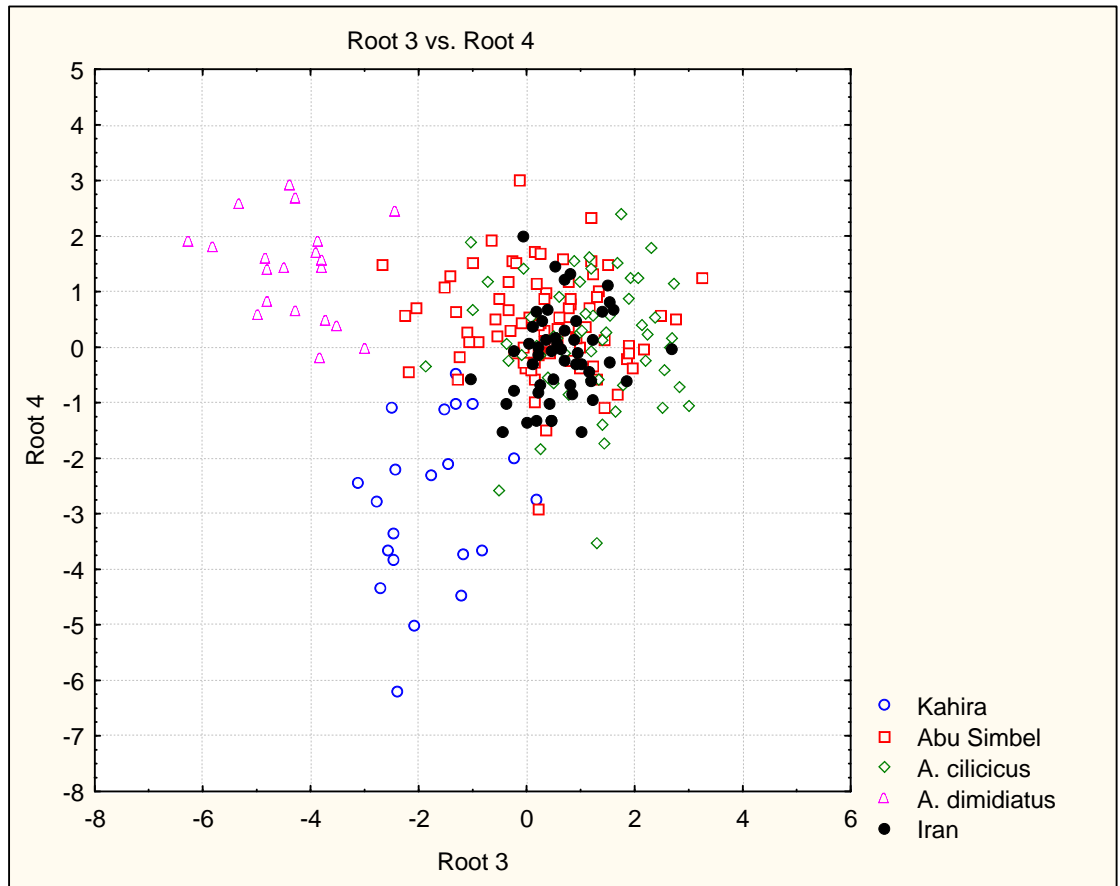
Druh	Percentá	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira	85,7143	18	3	0	0	0
Abu Simbel	100,0000	0	82	0	0	0
<i>A. cilicicus</i>	98,2143	0	1	55	0	0
<i>A. dimidiatus</i>	100,0000	0	0	0	20	0
Iran	100,0000	0	0	0	0	51
Spolu	98,2609	18	86	55	20	51

Príloha 11. Priemery kanonických veličín pre jednotlivé druhy. Do analýzy bolo zahrnutých len 12 kľúčových veličín.

Druh	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
Kahira	-1,54673	0,23378	-1,76362	-2,83756
Abu Simbel	-1,79522	2,18100	0,34509	0,40391
<i>A. cilicicus</i>	-1,94118	-2,88301	1,11814	0,10962
<i>A. dimidiatus</i>	0,67328	-1,43593	-4,29784	1,38195
Iran	5,39078	0,12581	0,62902	-0,14332



Príloha 12. I na základe 12 parametrov dojde podľa prvej kanonickej osi k oddeleniu Iranu.



Príloha 13. Tretia a štvrtá kanonická osa oddelí Kahiru a *A. dimidiatus* od zhluku ostatných veličín. Použitých bolo opäť len 12 parametrov.

Príloha 14. Sýtenie kanonických osí

Loadings	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
LT1	0,092922	0,061757	-0,166822	-0,099760
LT2	-0,152538	0,268123	-0,004956	0,114264
WT1	-0,266952	0,173964	0,233496	0,373512
WT2	0,195874	0,317517	0,166607	-0,018496
LF	0,112563	-0,083189	-0,331303	-0,225403
WF1	0,137508	0,284541	0,042059	-0,019147
WF2	0,157022	0,167758	0,264388	-0,044711
Fkrček	0,013286	0,015781	-0,057048	-0,109924
LP1	0,024849	0,123747	-0,352259	0,110404
LP2	0,015648	0,212725	-0,153971	-0,037116
WP1	0,157060	-0,068509	0,019265	-0,076807
WP2	-0,073435	0,075959	0,152000	0,103928
LSF	0,028197	0,216939	-0,147588	-0,180572
WSF	-0,209760	-0,110015	0,321980	-0,418565
SW1	-0,181599	-0,070654	0,125974	-0,126573
SW2	-0,345915	0,043469	0,033033	-0,050755
WBV	0,010140	-0,140780	0,106826	-0,186051
WBL	0,057066	0,044615	0,074355	0,049721
LU	0,165407	-0,182832	0,091069	0,231023
WU	-0,026415	-0,105532	0,098729	0,136697
Ukloub	0,139161	-0,169800	0,037387	0,157314
LH	0,109142	-0,145537	-0,202134	0,308030
WH1	0,145617	0,063729	0,244997	0,076257
WH2	0,018183	0,075858	0,117834	-0,061682
Hkloub	0,111898	-0,117737	0,040501	0,196369
delt	-0,141822	-0,300194	-0,184867	0,112106
LS	-0,022338	-0,018107	-0,112513	0,015367
WS1	-0,202839	0,255065	-0,420776	0,164752
BL	-0,001229	-0,129502	0,104151	0,053936
HFL	0,081505	-0,002096	-0,086687	0,110557

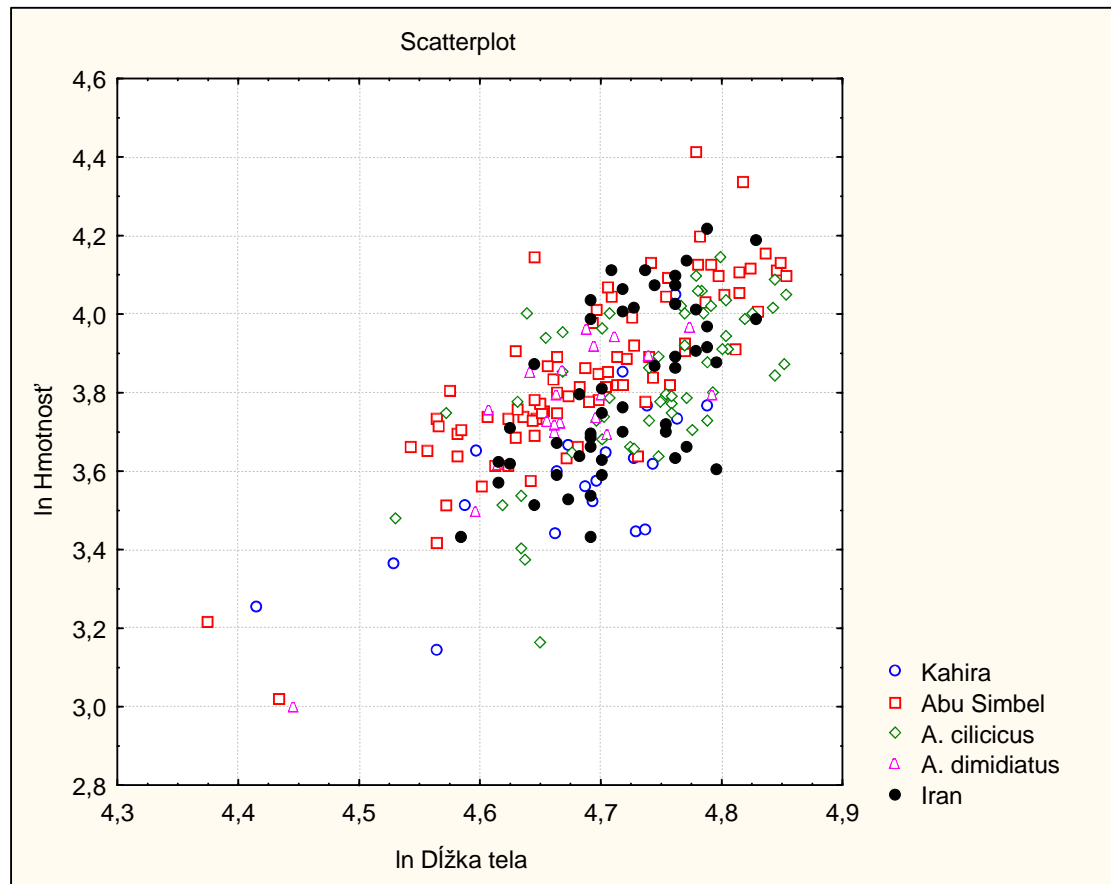
Príloha 15. Priemery kanonických veličín pre jednotlivé druhy.

Druhy	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
Kahira	-0,82707	-0,00149	-2,44338	3,67993
Abu Simbel	-2,03816	2,53732	0,50479	-0,34498
<i>A. cilicicus</i>	-2,73512	-3,16705	1,19599	-0,13206
<i>A. dimidiatus</i>	0,47054	-1,14294	-4,96459	-2,12673
Iran	6,43634	-0,15323	0,82813	0,01842

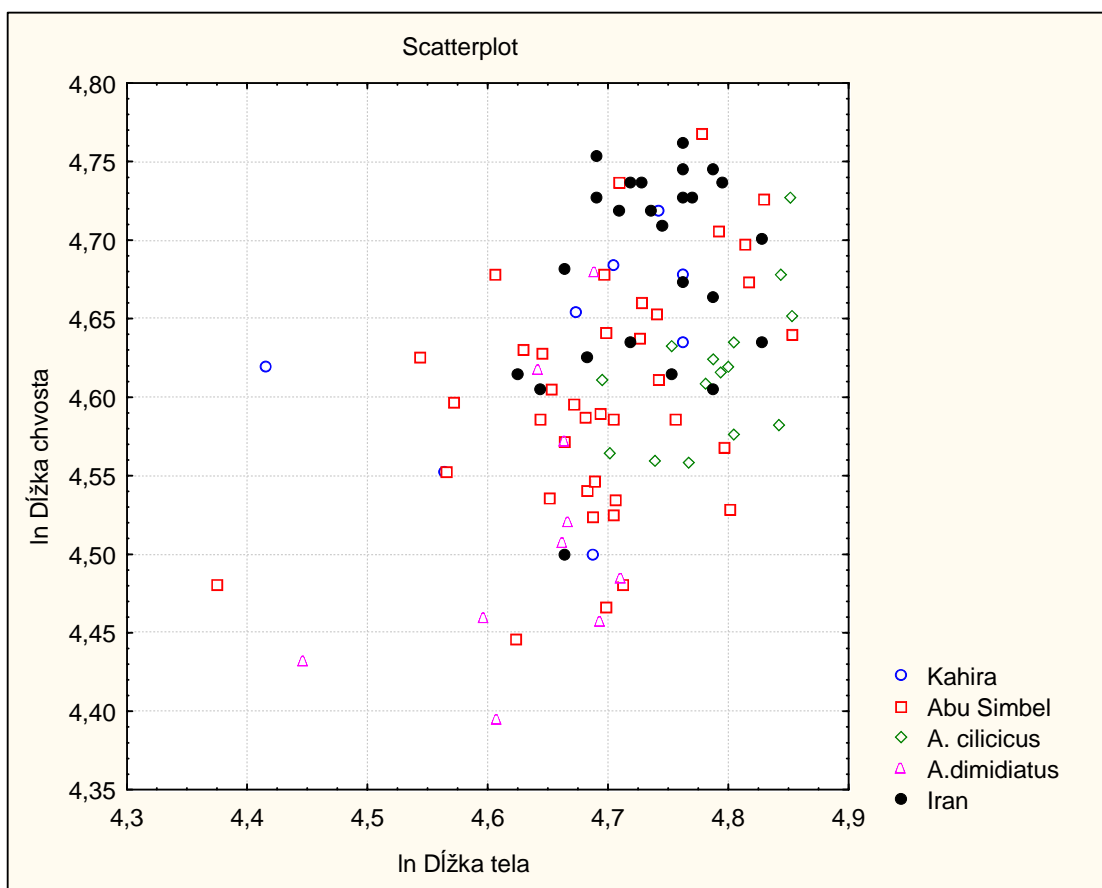
Príloha 16. Korelačná matica hlavných komponent a kanonických veličín.

	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
PC1	-0,11	-0,06	-0,18	0,16
PC2	-0,92	0,01	-0,06	-0,03
PC3	0,16	-0,35	-0,64	0,14
PC4	0,10	0,87	-0,27	0,08
PC5	-0,09	-0,09	0,21	0,66

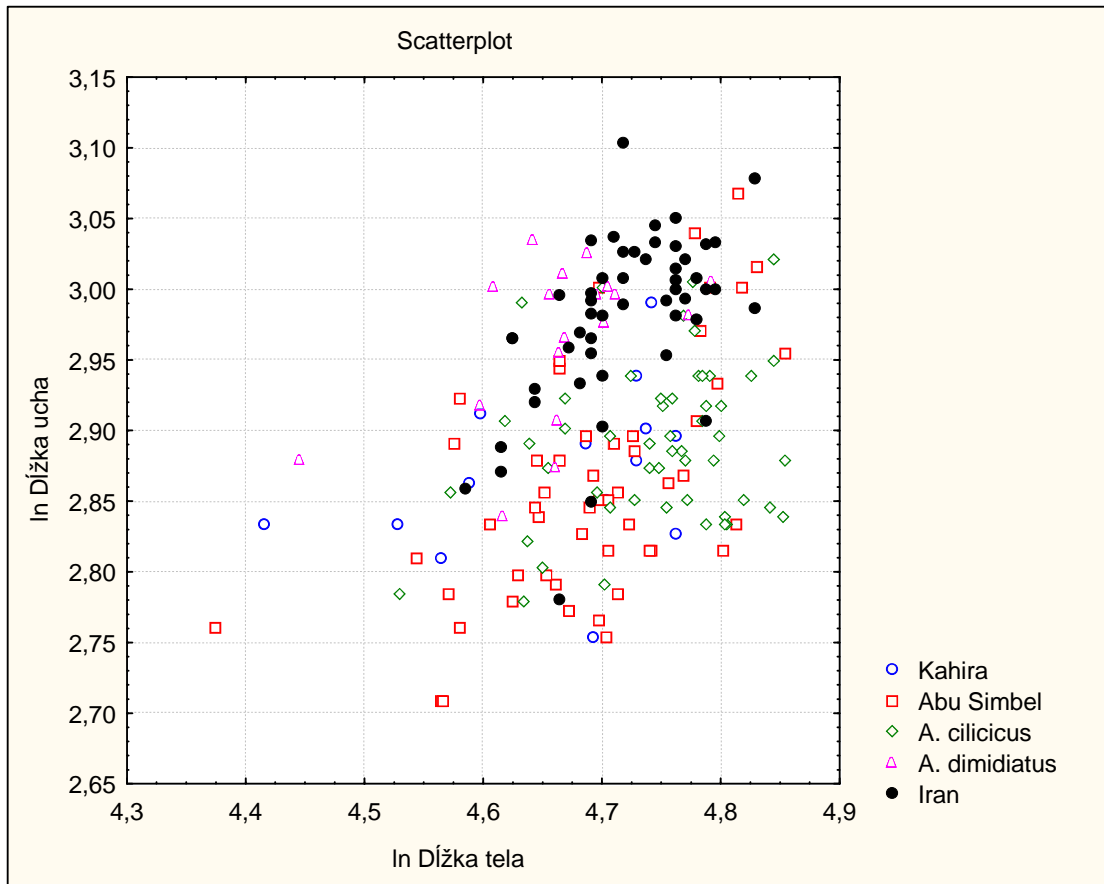
Závislost' telesných veličín na dĺžke tela



Príloha 17. Závislosť hmotnosti na dĺžke tela. Pri rovnakej dĺžke tela máva Kahira menšiu hmotnosť.



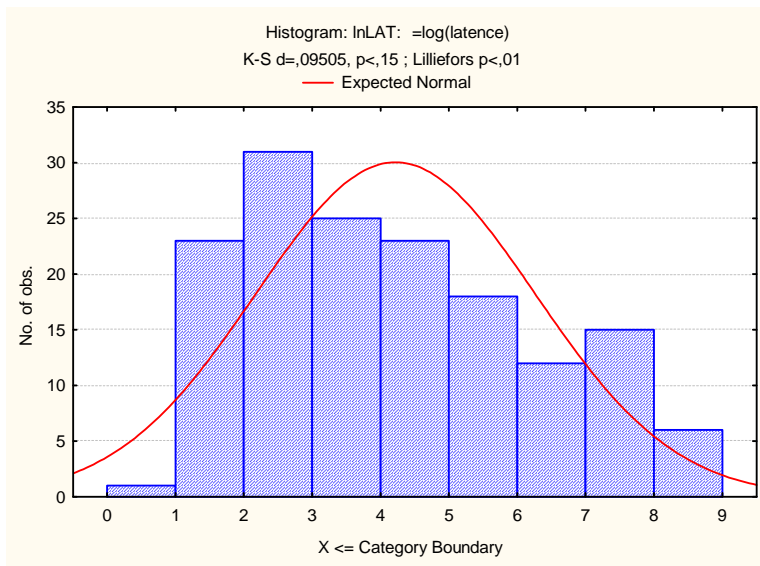
Príloha 18. Závislosť dĺžky chvosta na dĺžke tela. Graf vyzerá dosť chaoticky a rozlíšenie druhov nepresvedčivo. Ale i napriek tomu Tukeyho test rozlíšil tri skupiny homogenity.



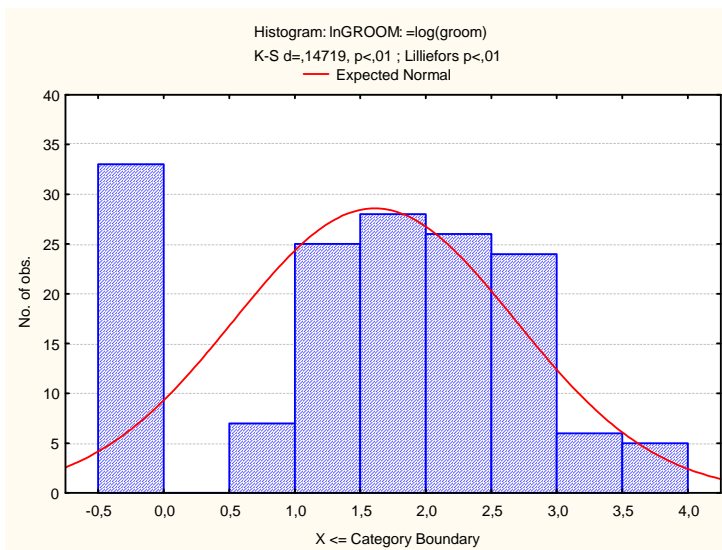
Príloha 19. Závislosť dĺžky ucha na celkovej dĺžke tela. Druhy sa spolu nezhlukujú, i keď sa zdá, že *A. cahirinus* z oblasti Abu Simbel má najkratšie ucho a *Acomys* z Iránu spolu s *A. dimidiatus* ucho najdlhšie.

II. Časť Explorace

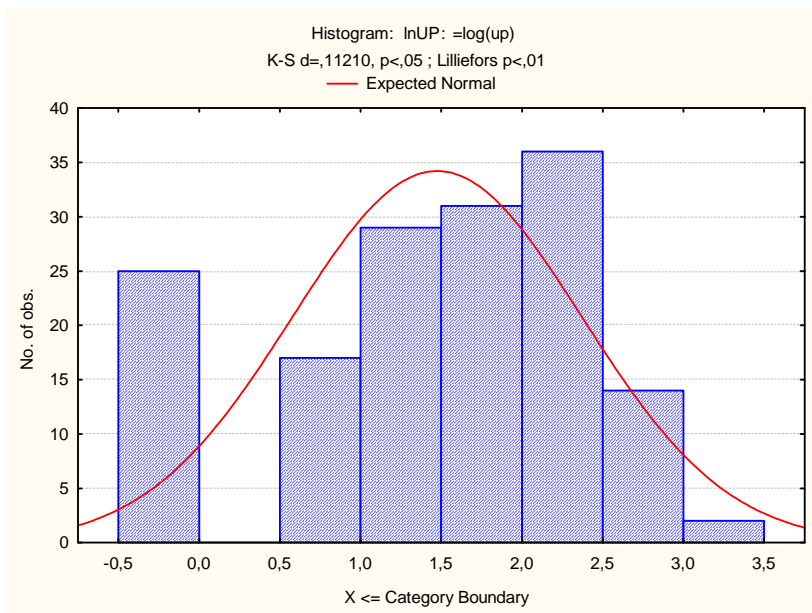
Histogramy



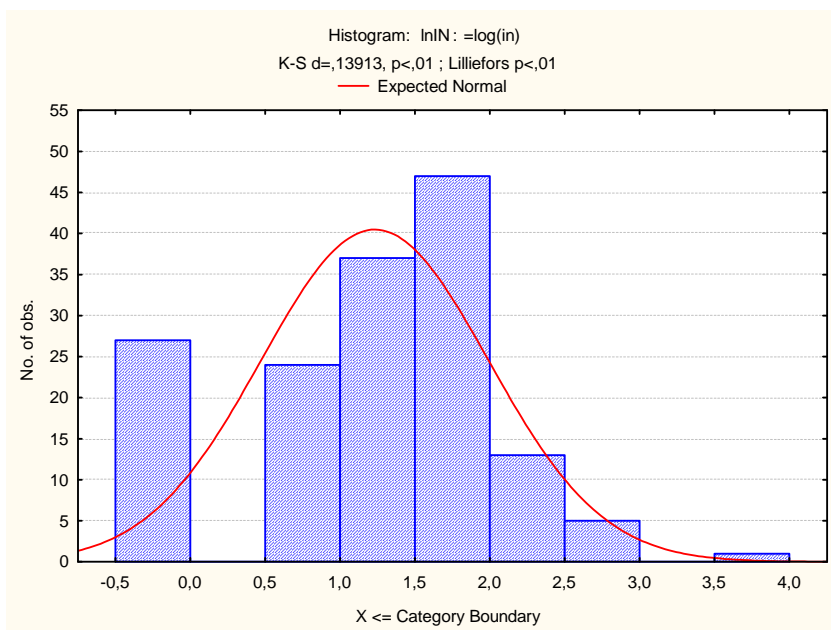
Príloha 20. Histogram zlogaritmovanej latencie.



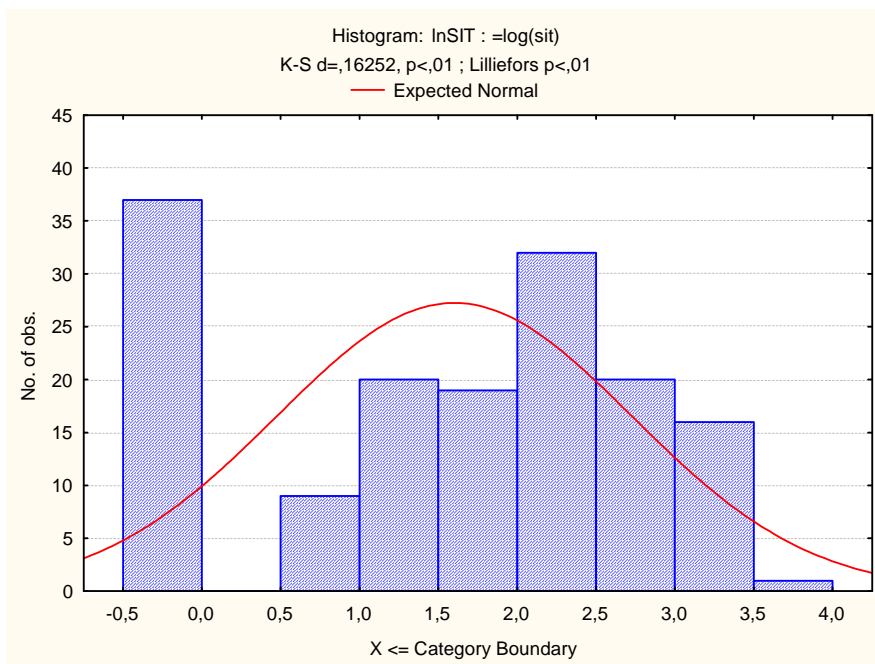
Príloha 21. Histogram zlogaritmovaného počtu čistenia.



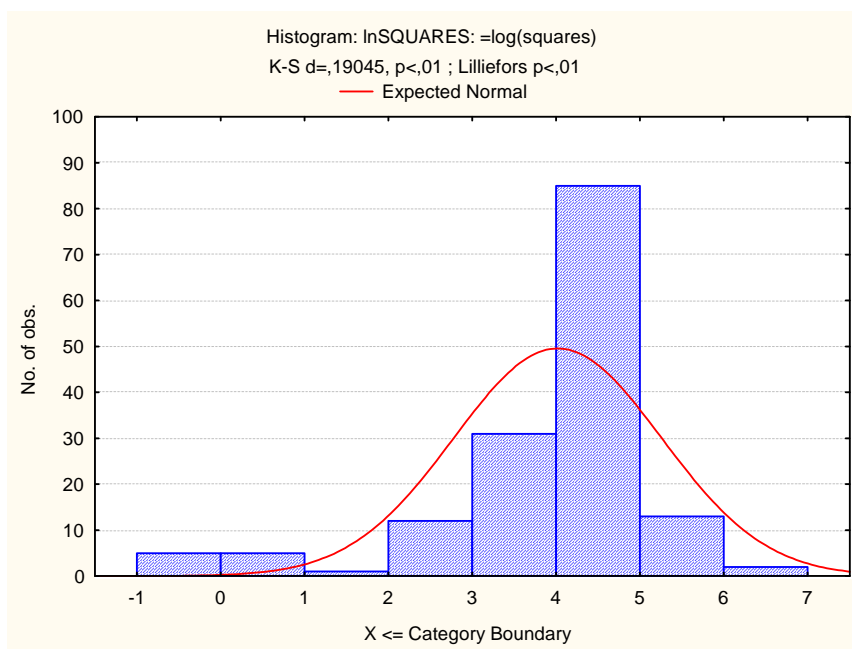
Príloha 22. Histogram zlogaritmovaného počtu vylezení na domček.



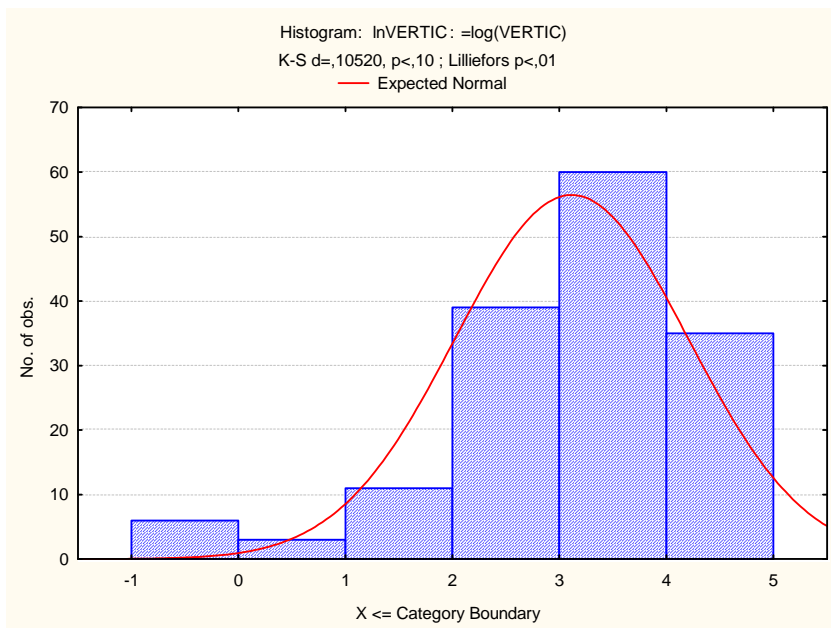
Príloha 23. Histogram zlogaritmovaného počtu zalezení do domčeku.



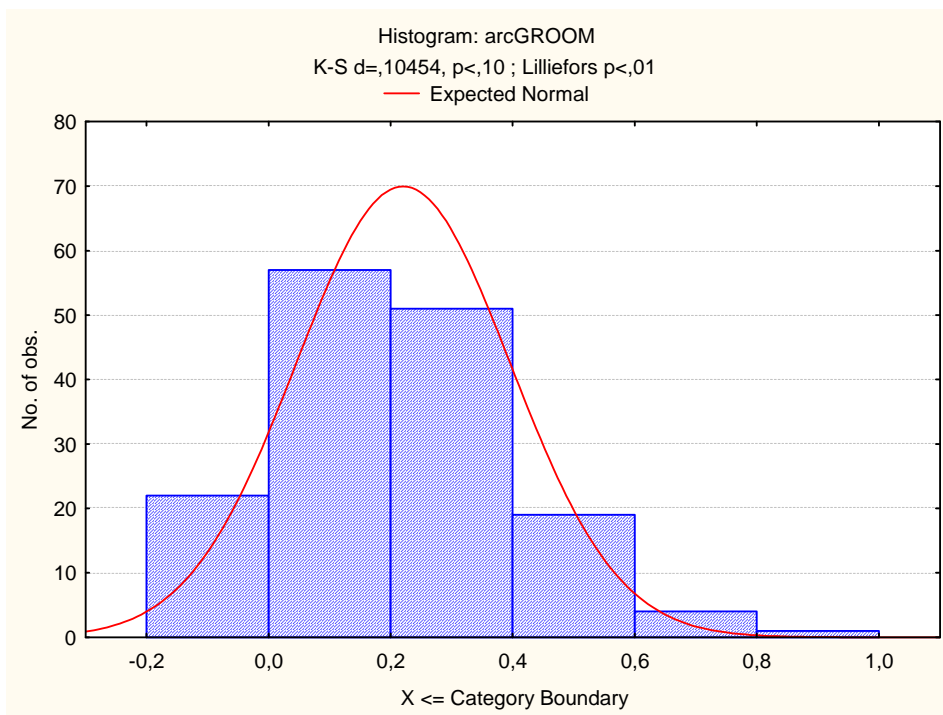
Príloha 24. Histogram zlogaritmovaného počtu sedení.



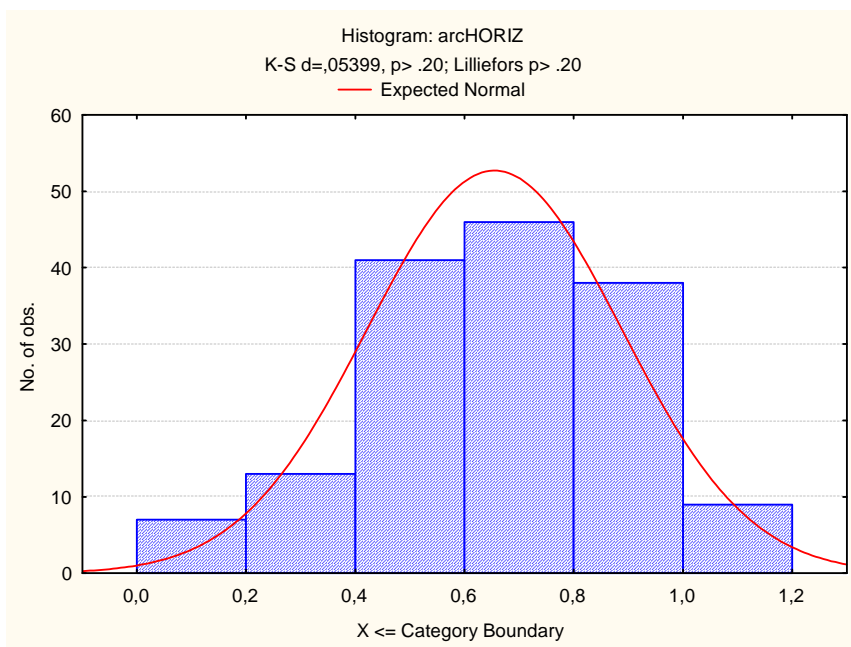
Príloha 25. Histogram zlogaritmovaného počtu prejdenných štvorcov.



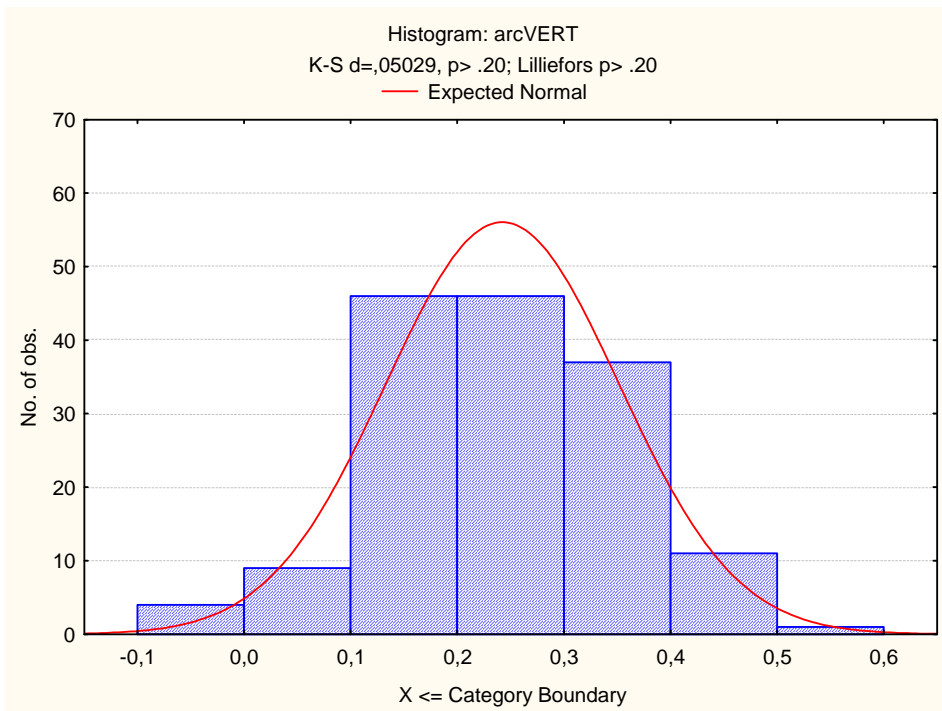
Príloha 26. Histogram zlogaritmovaného počtu výskokov, panáčkov uprostred i u steny.



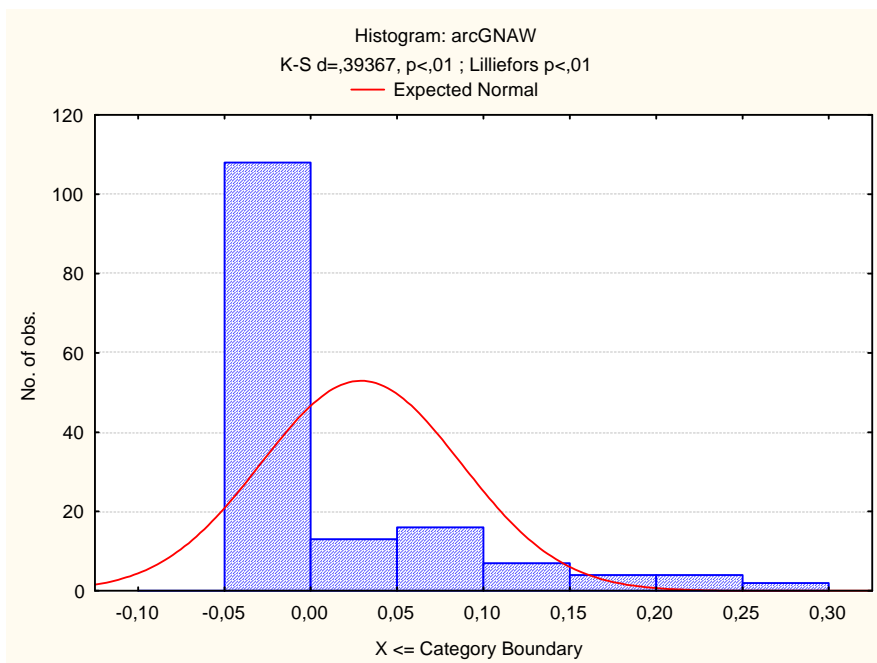
Príloha 27. Histogram času stráveného čistením.



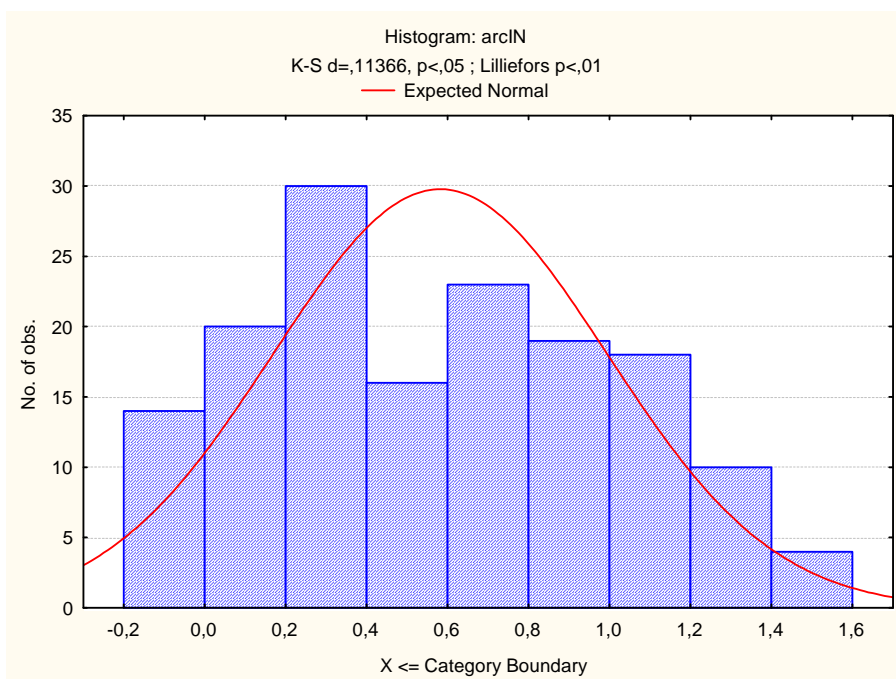
Príloha 28. Histogram času stráveného horizontálnou aktivitou- exploráciou a prechádzaním štvorcov.



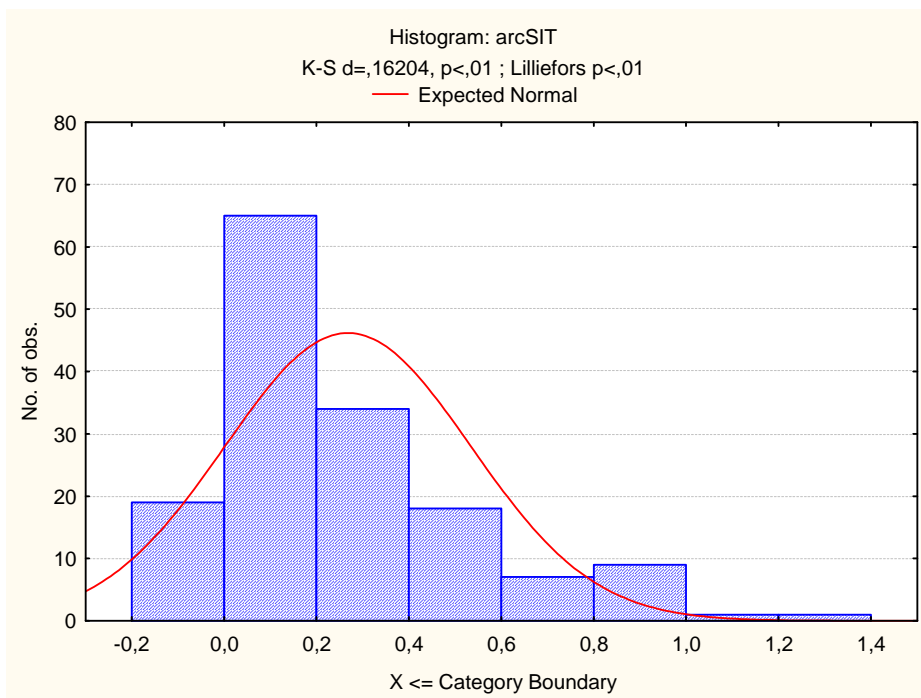
Príloha 29. Histogram času stráveného vertikálnou aktivitou – skákaním, panáčkami, vyliezaním a zliezaním z domčeka.



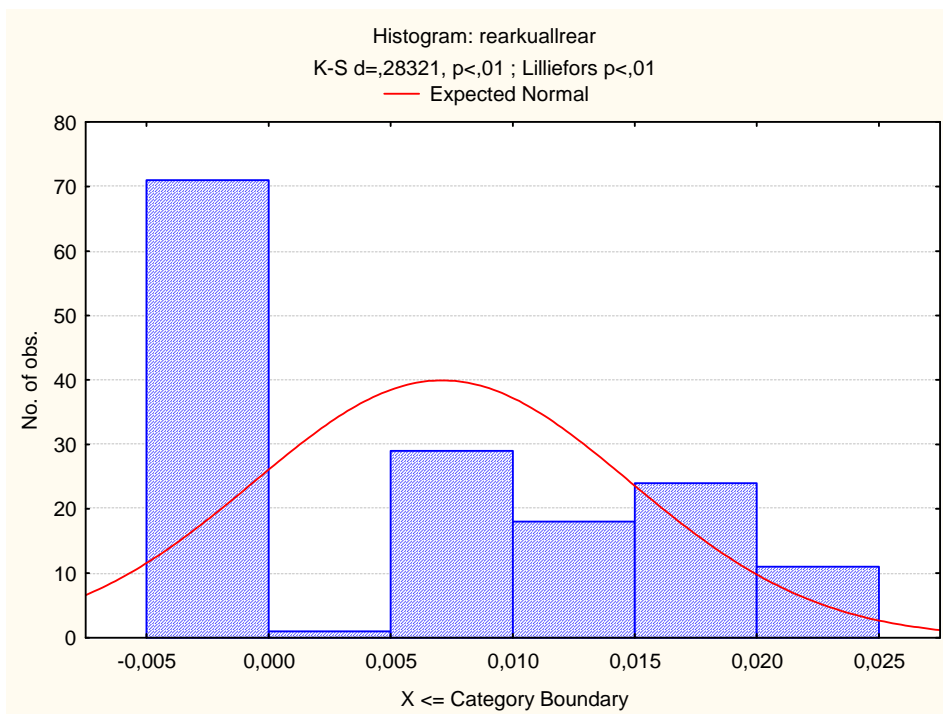
Príloha 30. Histogram času stráveného hryzaním.



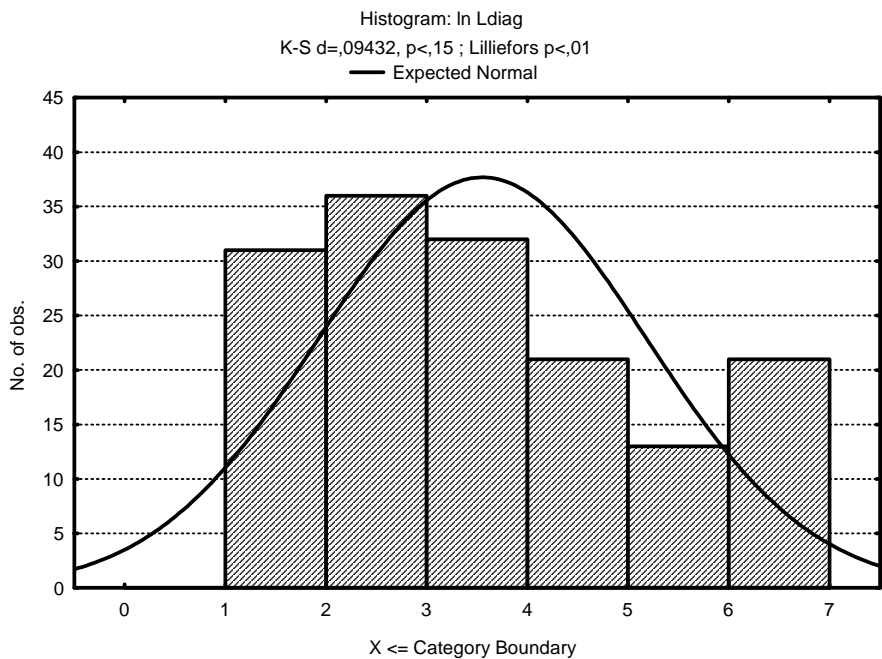
Príloha 31. Histogram času stráveného v domčeku počas 10 minútového experimentu.



Príloha 32. Histogram času stráveného sedením.



Príloha 33. Histogram času stráveného panáčkovaním uprostred arény vzhľadom k celkovému času stráveného panáčkovaním.

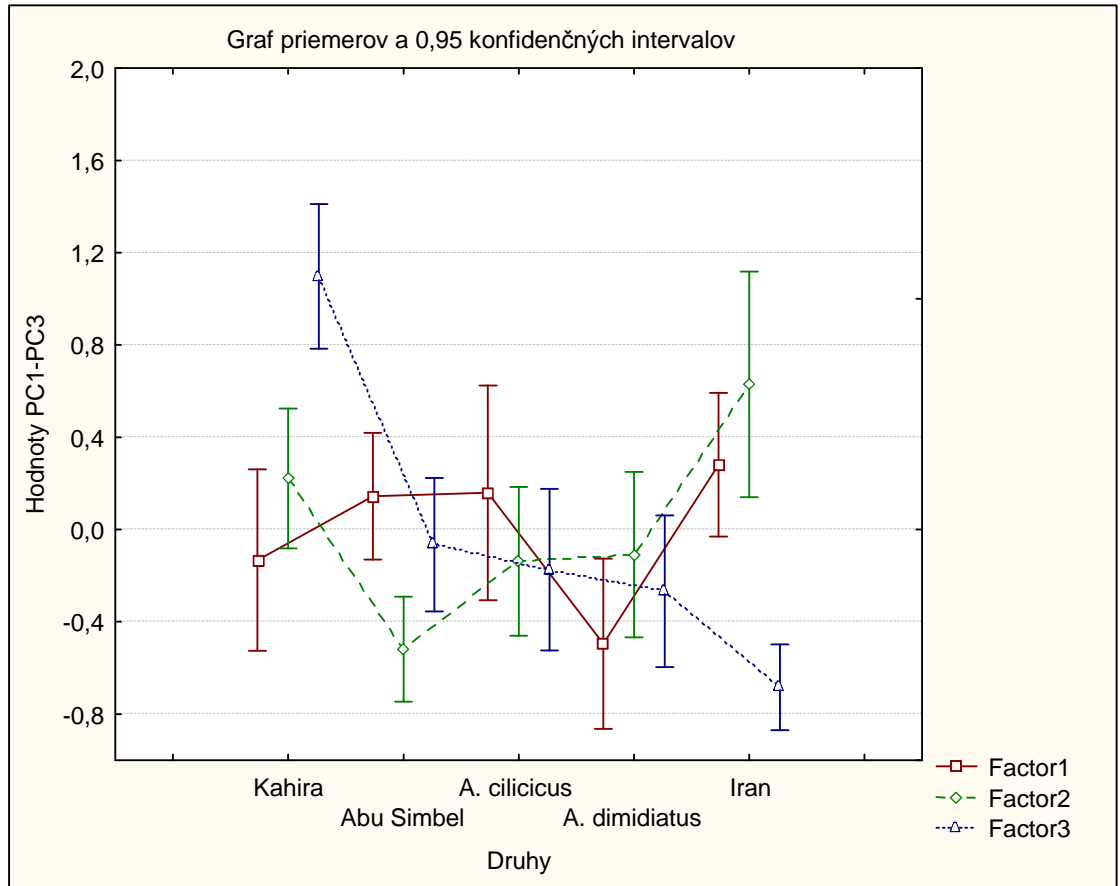


Príloha 34. Histogram latencie vstupu na najvzdialenejší štvorec.

PCA

Príloha 35. Korelácie premenných s hlavnými komponentami. S prvou komponentou koreluje najmä celková doba v domčeku (arcIN) a to negatívne a pozitívne najmä lnVERTIC, čas strávený horizontálnou aktivitou (arcHORIZ), čas strávený vertikálnou aktivitou (arcVERT).

Loadings	PC 1	PC 2	PC 3
lnLAT	-0,371718	-0,101721	0,726254
lnGROOM	0,663000	0,469869	0,169820
lnUP	0,719697	-0,390522	-0,039075
lnIN	0,157202	-0,730040	-0,164083
lnSIT	0,609941	0,614848	-0,120163
lnSQUARES	0,762917	-0,360912	0,222601
lnVERTIC	0,838837	-0,358491	0,191052
arcGROOM	0,553768	0,639902	0,160234
arcHORIZ	0,871339	-0,251987	0,205170
arcVERT	0,847813	-0,329262	0,045621
arcGNAW	0,351562	-0,192675	-0,567355
arcIN	-0,800256	-0,497095	-0,034717
arcSIT	0,264171	0,831405	-0,217828
rearkualrear	0,438606	-0,359803	-0,279225
*SEX	0,049387	0,113225	-0,034218



Príloha 36. Na grafu vidieť, ktoré hlavné komponenty odlišujú ktoré druhy.

DFA a CVA

Príloha 37. Štvorcová Malahanobisova vzdialenosť medzi vektormi stredných hodnôt jednotlivých druhov.

Druhy	Kahira	Abu Simbel	<i>A. cilicicus</i>	<i>A. dimidiatus</i>	Iran
Kahira	0	5,317140	5,504824	6,172120	9,137532
Abu Simbel	5,317140	0	2,236986	4,755397	9,461620
<i>A. cilicicus</i>	5,504824	2,236986	0	2,965467	6,969285
<i>A. dimidiatus</i>	6,172120	4,755397	2,965467	0	7,342980
Iran	9,137532	9,461620	6,969285	7,342980	0

Príloha 38. Príspevok jednotlivých parametrov k správnej klasifikácii druhov v DFA

Variables in the model	Wilksova lambda	Partial	F-remove	p-level	Toler.	1-Toler.
lnLAT	0,213016	0,784229	9,354696	0,000001	0,795505	0,204495
lnGROOM	0,183309	0,911319	3,308550	0,012722	0,301676	0,698324
lnUP	0,188991	0,883923	4,464904	0,002019	0,308304	0,691696
lnIN	0,171176	0,975917	0,839027	0,502681	0,528006	0,471994
lnSIT	0,175428	0,952260	1,704542	0,152540	0,200285	0,799715
lnSQUARES	0,187913	0,888992	4,245562	0,002864	0,224583	0,775417
lnVERTIC	0,181663	0,919580	2,973390	0,021622	0,109204	0,890796
arcGROOM	0,175914	0,949631	1,803365	0,131724	0,154316	0,845684
arcHORIZ	0,176797	0,944885	1,983222	0,100521	0,053633	0,946367
arcVERT	0,174065	0,959717	1,427110	0,228308	0,129644	0,870356
arcGNAW	0,180059	0,927770	2,647021	0,036111	0,808748	0,191252
arcIN	0,171780	0,972485	0,961987	0,430596	0,033318	0,966682
arcSIT	0,173575	0,962425	1,327428	0,262906	0,071135	0,928865
reakuallrear	0,205890	0,811370	7,904435	0,000009	0,709220	0,290780

Príloha 39. Parametre, ktoré najviac prispeli k rozpoznaní jednotlivých druhov a ich správne mu zatriedeniu. Klasifikačná matica na základe len týchto parametrov rozoznáva druhy pomerne nespoľahlivo.

Variables in the model	Wilksova lambda	Partial	F-remove	p-level	Toler.	1-Toler.
lnLAT	0,734491	0,697236	16,06670	0,000000	0,946244	0,053756
rearkuallrear	0,697864	0,733830	13,42039	0,000000	0,946244	0,053756

Príloha 40. Sýtenie kanonických osí. S prvou kanonickou osou koreluje hlavne arcGNAW a arcSIT, s druhou najmä lnLAT a reartoallrear.

Loadings	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
lnLAT	0,335334	0,663339	-0,039794	0,050842
lnGROOM	-0,093856	0,098863	0,308483	0,372838
lnUP	-0,142279	-0,017163	0,426140	0,088403
lnIN	0,173602	-0,368572	0,023324	-0,114797
lnSIT	-0,223896	-0,012264	0,092111	0,204985
lnSQUARES	0,057498	-0,052360	0,039456	0,098325
lnVERTIC	0,233270	-0,037434	0,324522	0,069663
arcGROOM	-0,140542	0,247032	0,033234	0,250343
arcHORIZ	0,040706	0,070037	0,367751	-0,071915
arcVERT	0,082279	-0,066960	0,394059	0,314129
arcGNAW	-0,267434	-0,209349	0,150659	-0,038649
arcIN	0,320024	-0,205594	-0,367704	-0,163637
arcSIT	-0,497097	0,107463	0,185668	0,106270
rearkuallrear	0,292864	-0,405923	0,585542	0,059739

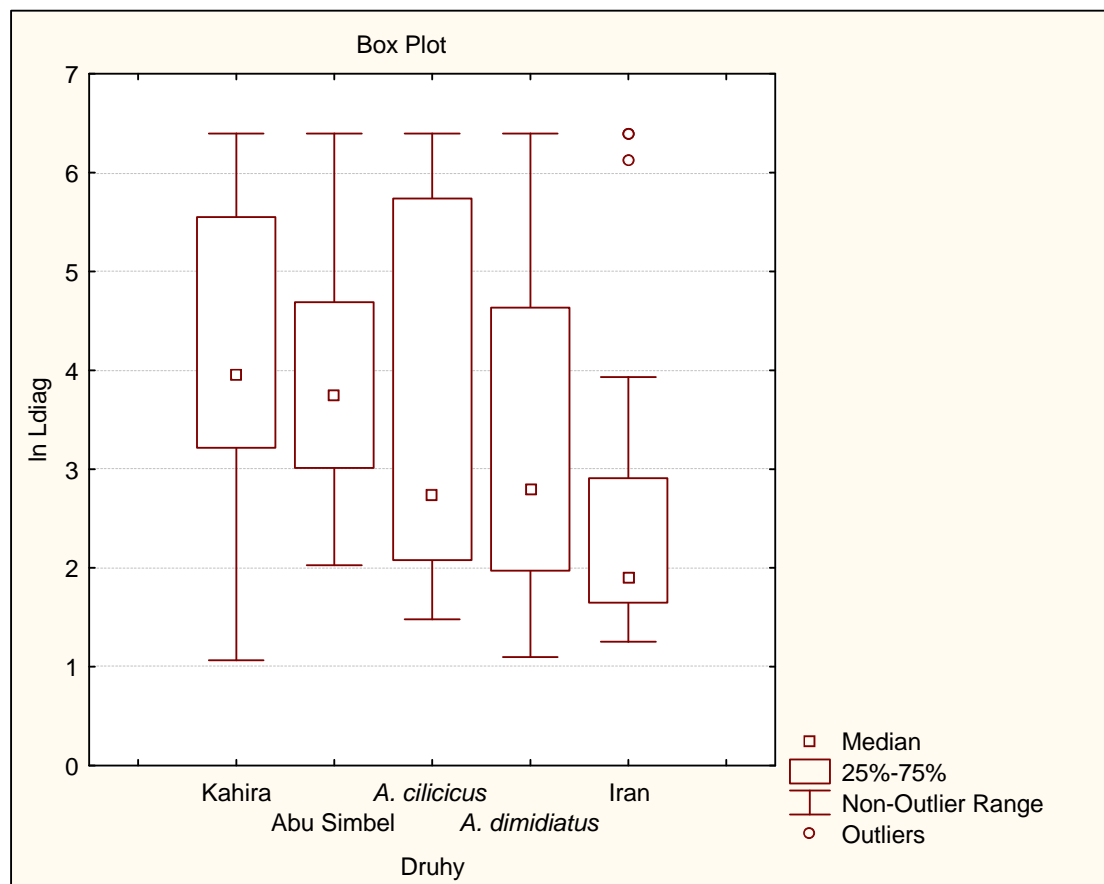
Príloha 41. Priemery kanonických veličín pre jednotlivé druhy.

Druh	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
Kahira	0,50316	1,541470	-0,12852	0,060309
Abu Simbel	0,93765	-0,477774	0,70999	-0,358340
<i>A. cilicicus</i>	0,32067	-0,631963	0,05090	0,792970
<i>A. dimidiatus</i>	0,03074	-0,561600	-1,23022	-0,274226
Iran	-2,01044	0,037947	0,36384	-0,080105

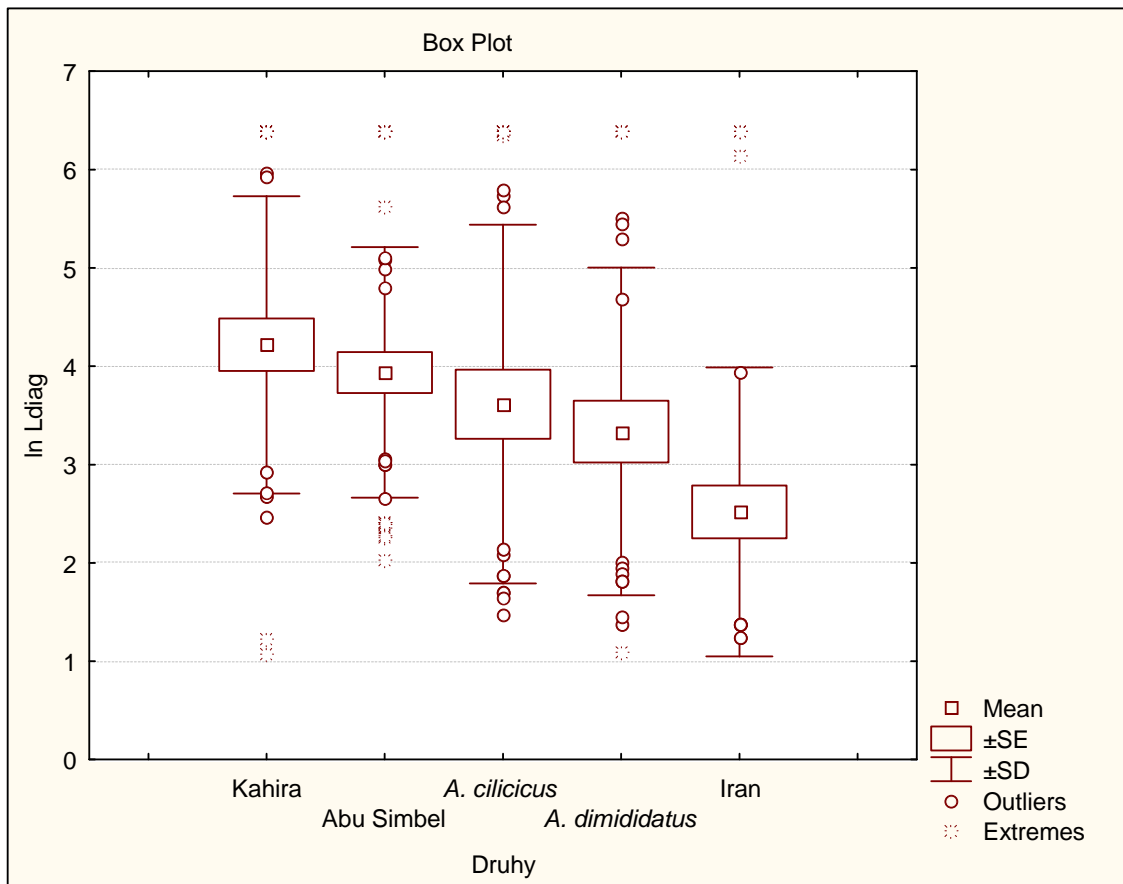
Príloha 42. Korelačná matica hlavných komponent a kanonických veličín.

	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
PC1	-0,11	-0,05	0,45	0,19
PC2	-0,47	0,31	-0,07	0,16
PC3	0,48	0,76	-0,09	0,13
PC4	-0,37	0,10	-0,41	-0,04

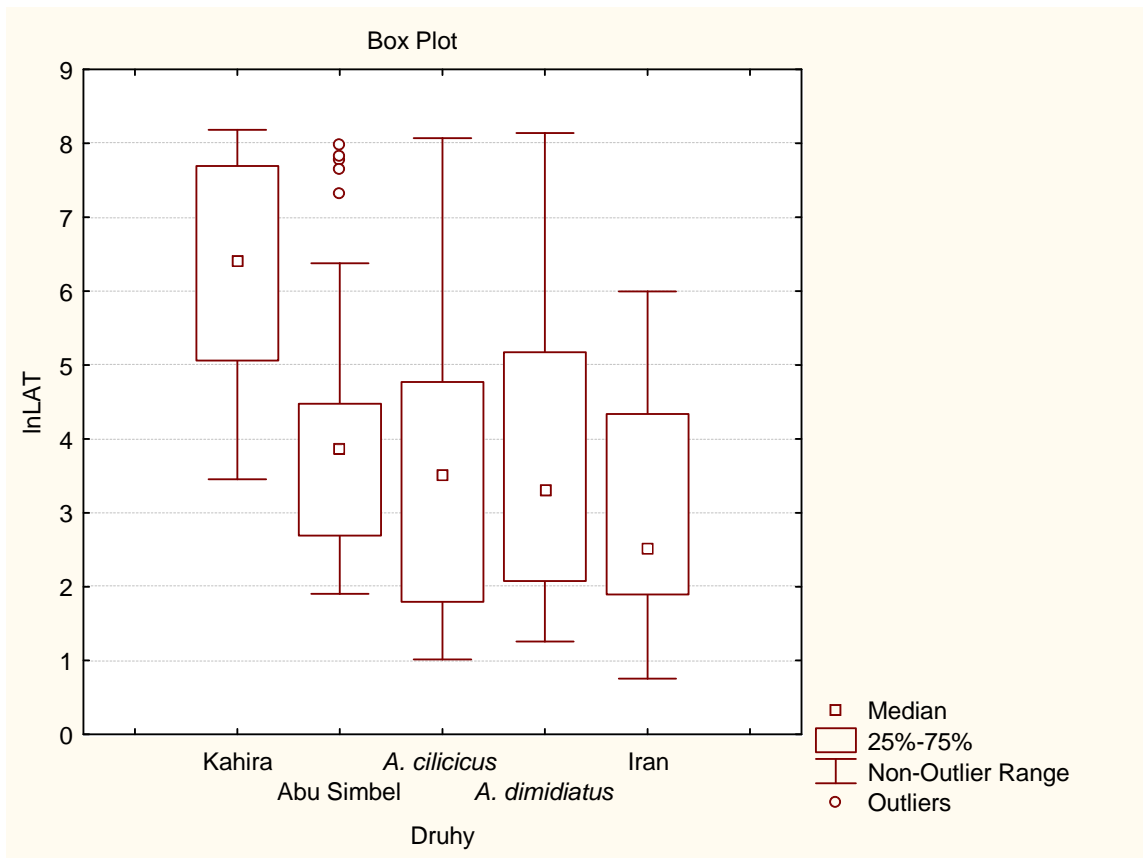
Box plot



Príloha 43. Z grafu je zřejmé, že *Acomys* z Iránu trvá najkratšie, kým sa odhodlá k vstúpiť na najvzdialenejší štorec.



Príloha 44. Rovnaký graf ako ten hore, ale namiesto mediánu je použitý priemer. Z tohto grafu je zrejmejšie, že Kahira sa najviac bojí.



Príloha 45. Graf vynesenej latencie pre jednotlivé druhy (populácie). Kahira sa jednoznačne líši.

Príloha 46. Priemer, konfidenčné intervaly, medián, suma, minimum, maximum a smerodajná odchýlka menovaných parametrov.

Druh	Priemer	Konf. Int. -0,95	Konf. Int. +0,95	Median	Suma	Minimum	Maximum	Std.Dev.
	defekace	defekace	defekace	defekace	defekace	defekace	defekace	defekace
Kahira	0,72	0,26	1,18	0	23	0	6	1,28
Abu Simbel	0,86	0,53	1,20	1	32	0	4	1,00
A. cilicicus	0,52	0,29	0,75	0	14	0	2	0,58
A. dimidiatus	0,29	0,03	0,54	0	8	0	3	0,66
Iran	0,37	0,06	0,67	0	11	0	4	0,81
Spolu	0,57	0,42	0,72	0	88	0	6	0,93
	jump	jump	jump	jump	jump	jump	jump	jump
Kahira	1,47	-1,01	3,94	0	47	0	39	6,87
Abu Simbel	0,89	0,22	1,56	0	33	0	8	2,01
A. cilicicus	0	0	0	0	0	0	0	0
A. dimidiatus	0	0	0	0	0	0	0	0
Iran	0,03	-0,03	0,10	0	1	0	1	0,18
Spolu	0,53	0,00	1,05	0	81	0	39	3,30
	rearw	rearw	rearw	rearw	rearw	rearw	rearw	rearw
Kahira	34,19	25,44	42,94	32	1094	0	91	24,27
Abu Simbel	36,54	30,83	42,25	39	1352	0	73	17,12
A. cilicicus	33,85	24,70	43,00	34	914	2	90	23,13
A. dimidiatus	21,32	15,12	27,52	20	597	0	67	15,99
Iran	21,67	14,87	28,46	12	650	0	62	18,19
Spolu	29,92	26,61	33,22	26	4607	0	91	20,76
	rear	rear	rear	rear	rear	rear	rear	rear
Kahira	0,84	0,37	1,32	0	27	0	5	1,32
Abu Simbel	6,86	4,58	9,15	5	254	0	24	6,86
A. cilicicus	6,48	3,22	9,75	1	175	0	26	8,26
A. dimidiatus	0,96	0,19	1,74	0	27	0	9	2,01
Iran	1,13	0,23	2,04	0	34	0	10	2,43
Spolu	3,36	2,44	4,27	1	517	0	26	5,73
	up	up	up	up	up	up	up	up
Kahira	5,06	3,61	6,51	4	162	0	15	4,02
Abu Simbel	6,11	4,96	7,25	5	226	0	12	3,43
A. cilicicus	6,07	4,43	7,72	5	164	0	15	4,16
A. dimidiatus	3,75	2,23	5,27	3	105	0	19	3,93
Iran	9,87	6,72	13,01	6	296	0	32	8,42
Spolu	6,19	5,33	7,05	5	953	0	32	5,40
	lnUP	lnUP	lnUP	lnUP	lnUP	lnUP	lnUP	lnUP
Kahira	1,35	1,04	1,65	1,39	43,11	0	2,71	0,85
Abu Simbel	1,60	1,35	1,85	1,61	59,23	0	2,48	0,74
A. cilicicus	1,52	1,19	1,86	1,61	41,15	0	2,71	0,85
A. dimidiatus	1,00	0,68	1,33	0,90	28,12	0	2,94	0,84
Iran	1,85	1,46	2,24	1,78	55,50	0	3,47	1,04
Spolu	1,47	1,33	1,62	1,61	227,12	0	3,47	0,90

Príloha 47. Priemer, konfidenčné intervaly, medián, suma, minimum, maximum a smerodajná odchýlka menovaných parametrov.

Druh	Priemer	Konf. Int. -0,95	Konf. Int. +0,95	Median	Suma	Minimum	Maximum	Std.Dev.
	lnGROOM	lnGROOM	lnGROOM	lnGROOM	lnGROOM	lnGROOM	lnGROOM	lnGROOM
Kahira	1,70	1,32	2,09	2,01	54,47	0	3,18	1,06
Abu Simbel	1,56	1,24	1,87	1,61	57,63	0	3,64	0,95
A. cilicicus	1,84	1,31	2,37	2, 20	49,65	0	3,81	1,34
A. dimidiatus	1,04	0,66	1,43	1,04	29,23	0	3,00	0,99
Iran	1, 90	1,57	2,23	2,05	56,93	0	3,40	0,89
Spolu	1,61	1,44	1,78	1,70	247,92	0	3,81	1,07
	in	in	in	in	in	in	in	in
Kahira	2,75	2,16	3,34	2	88	0	6	1,63
Abu Simbel	5,43	4,47	6,40	5	201	0	13	2,91
A. cilicicus	5,56	2,99	8,12	4	150	0	34	6,50
A. dimidiatus	4,89	3,62	6,17	4,5	137	0	13	3,29
Iran	3,43	2,26	4,61	2,5	103	0	13	3,13
Spolu	4,41	3,80	5,02	4	679	0	34	3,84
	lnIN	lnIN	lnIN	lnIN	lnIN	lnIN	lnIN	lnIN
Kahira	0,88	0,66	1,09	0,69	28,06	0	1,79	0,59
Abu Simbel	1,52	1,29	1,74	1,61	56,19	0	2,56	0,68
A. cilicicus	1,38	1,05	1,70	1,39	37,14	0	3,53	0,82
A. dimidiatus	1,39	1,12	1,66	1,50	38,85	0	2,56	0,70
Iran	0,99	0,67	1,29	0,90	29,46	0	2,56	0,83
Spolu	1,23	1,12	1,35	1,39	189,68	0	3,53	0,76
	sit	sit	sit	sit	sit	sit	sit	sit
Kahira	6,75	4,42	9,08	5,5	216	0	23	6,47
Abu Simbel	5,59	4,00	7,19	4	207	0	18	4,79
A. cilicicus	9,93	6,33	13,52	9	268	0	29	9,10
A. dimidiatus	6,54	3,96	9,12	5	183	0	25	6,67
Iran	13,53	9,77	17,30	13	406	0	35	10,08
Spolu	8,31	7,04	9,59	6	1280	0	35	7,98
	lnSIT	lnSIT	lnSIT	lnSIT	lnSIT	lnSIT	lnSIT	lnSIT
Kahira	1,46	1,07	1,84	1,70	46,60	0	3,14	1,07
Abu Simbel	1,37	1,06	1,67	1,39	50,56	0	2,89	0,92
A. cilicicus	1,72	1,21	2,22	2,20	46,32	0	3,37	1,28
A. dimidiatus	1,41	1,01	1,82	1,61	39,58	0	3,22	1,05
Iran	2,12	1,66	2,58	2,55	63,53	0	3,56	1,24
Spolu	1,60	1,42	1,78	1,79	246,59	0	3,56	1,13

Príloha 48. Priemer, konfidenčné intervaly, medián, suma, minimum, maximum a smerodajná odchýlka menovaných parametrov (d = duration, trvanie).

Druh	Priemer	Konf. Int. -0,95	Konf. Int. +0,95	Median	Suma	Minimum	Maximum	Std.Dev.
	dEXPL	dEXPL	dEXPL	dEXPL	dEXPL	dEXPL	dEXPL	dEXPL
Kahira	122,18	97,24	147,13	121,15	3909,90	5,80	250,70	69,18
Abu Simbel	146,17	127,68	164,66	155,40	5408,20	13,20	259,70	55,46
A. cilicicus	122,74	94,32	151,17	122,40	3314,10	10,80	229,10	71,86
A. dimidiatus	87,74	67,66	107,81	72,65	2456,60	4,00	227,70	51,78
Iran	148,31	123,16	173,46	123,20	4449,30	1,60	260,30	67,36
Spolu	126,87	116,34	137,40	122,25	19538,10	1,60	260,30	66,12
	dSQ	dSQ	dSQ	dSQ	dSQ	dSQ	dSQ	dSQ
Kahira	122,71	86,76	158,66	124,45	3926,70	0	417,10	99,71
Abu Simbel	120,39	101,86	138,91	136,10	4454,30	0	195,10	55,55
A. cilicicus	101,31	79,96	122,66	114,60	2735,40	7,00	215,70	53,98
A. dimidiatus	84,53	64,36	104,70	70,70	2366,80	5,30	206,70	52,03
Iran	88,42	60,76	116,09	58,15	2652,70	6,30	283,60	74,08
Spolu	104,78	93,51	116,05	99,05	16135,90	0	417,10	70,78
	dJUMP	dJUMP	dJUMP	dJUMP	dJUMP	dJUMP	dJUMP	dJUMP
Kahira	0,73	-0,34	1,81	0	23,40	0	16,80	2,99
Abu Simbel	0,48	0,14	0,82	0	17,80	0	3,50	1,02
A. cilicicus	0	0	0	0	0	0	0	0
A. dimidiatus	0	0	0	0	0	0	0	0
Iran	0,07	-0,07	0,20	0	2,00	0	2,00	0,37
Spolu	0,28	0,05	0,51	0	43,20	0	16,80	1,47
	dREARW	dREARW	dREARW	dREARW	dREARW	dREARW	dREARW	dREARW
Kahira	25,97	18,25	33,70	19,55	831,10	0	75,20	21,43
Abu Simbel	33,48	26,19	40,77	30,10	1238,80	0	97,50	21,86
A. cilicicus	38,51	26,29	50,73	32,00	1039,80	0,60	98,50	30,89
A. dimidiatus	19,03	13,11	24,94	17,20	532,70	0	65,30	15,25
Iran	13,50	9,13	17,87	9,80	405,00	0	41,20	11,70
Spolu	26,28	22,67	29,90	19,40	4047,40	0	98,50	22,70
	dREAR	dREAR	dREAR	dREAR	dREAR	dREAR	dREAR	dREAR
Kahira	0,38	0,15	0,60	0	12,00	0	2,00	0,62
Abu Simbel	3,82	2,34	5,29	2,00	141,20	0	16,60	4,43
A. cilicicus	5,42	2,19	8,64	1,20	146,30	0	33,20	8,15
A. dimidiatus	0,55	0,12	0,98	0	15,40	0	4,30	1,11
Iran	0,33	0,09	0,57	0	9,80	0	2,40	0,64
Spolu	2,11	1,39	2,83	0,20	324,70	0	33,20	4,54

Príloha 49. Priemer, konfidenčné intervaly, medián, suma, minimum, maximum a smerodajná odchýlka menovaných parametrov.

Druh	Priemer	Konf. Int. -0,95	Konf. Int. +0,95	Median	Suma	Minimum	Maximum	Std.Dev.
	dUP	dUP	dUP	dUP	dUP	dUP	dUP	dUP
Kahira	5,33	3,41	7,24	4,40	170,50	0	26,80	5,31
Abu Simbel	5,79	4,50	7,09	5,30	214,40	0	15,70	3,87
A. cilicicus	5,83	4,09	7,56	4,70	157,30	0	15,40	4,40
A. dimidiatus	3,43	2,15	4,70	2,15	95,90	0	14,40	3,28
Iran	15,47	10,47	20,47	9,50	464,00	0	51,40	13,39
Spolu	7,16	5,86	8,45	5,10	1102,10	0	51,40	8,12
	dDOWN	dDOWN	dDOWN	dDOWN	dDOWN	dDOWN	dDOWN	dDOWN
Kahira	4,18	2,65	5,72	2,45	133,90	0	15,60	4,25
Abu Simbel	4,36	3,10	5,62	3,50	161,30	0	18,60	3,78
A. cilicicus	3,56	2,37	4,75	2,40	96,10	0	13,20	3,02
A. dimidiatus	1,74	1,12	2,36	1,35	48,70	0	6,70	1,61
Iran	10,99	6,39	15,60	5,25	329,80	0	41,70	12,32
Spolu	5,00	3,90	6,09	2,50	769,80	0	41,70	6,89
	dGROOM	dGROOM	dGROOM	dGROOM	dGROOM	dGROOM	dGROOM	dGROOM
Kahira	67,78	38,60	96,96	27,60	2168,90	0	333,50	80,93
Abu Simbel	25,57	12,86	38,28	10,70	946,20	0	151,80	38,12
A. cilicicus	44,50	24,33	64,66	39,70	1201,40	0	209,70	50,97
A. dimidiatus	35,20	9,79	60,62	15,25	985,70	0	295,20	65,54
Iran	49,24	35,80	62,68	40,85	1477,20	0	132,90	35,99
Spolu	44,02	34,83	53,21	22,40	6779,40	0	333,50	57,74
	dGNAW	dGNAW	dGNAW	dGNAW	dGNAW	dGNAW	dGNAW	dGNAW
Kahira	0,06	-0,03	0,15	0,00	2,00	0	1,10	0,25
Abu Simbel	2,42	-0,02	4,87	0,00	89,70	0	40,40	7,34
A. cilicicus	1,82	0,31	3,34	0,00	49,20	0	14,00	3,83
A. dimidiatus	3,21	-0,50	6,93	0,00	89,90	0	39,50	9,58
Iran	5,06	1,62	8,49	1,55	151,70	0	33,30	9,21
Spolu	2,48	1,36	3,61	0,00	382,50	0	40,40	7,08
	dSIT	dSIT	dSIT	dSIT	dSIT	dSIT	dSIT	dSIT
Kahira	56,98	18,44	95,51	20,45	1823,30	0	572,60	106,88
Abu Simbel	23,59	13,58	33,60	13,20	872,80	0	155,70	30,02
A. cilicicus	49,54	29,17	69,91	35,20	1337,60	0	161,00	51,50
A. dimidiatus	38,03	7,59	68,46	9,75	1064,70	0	364,60	78,50
Iran	186,50	126,88	246,12	183,10	5595,00	0	451,60	159,65
Spolu	69,44	51,73	87,15	19,10	10693,40	0	572,60	111,24
	diIN	diIN	diIN	diIN	diIN	diIN	diIN	diIN
Kahira	191,89	115,08	268,69	45,60	6140,40	0	592,10	213,03
Abu Simbel	232,29	184,07	280,50	222,10	8594,60	0	586,80	144,60
A. cilicicus	225,79	142,31	309,26	173,80	6096,20	0	567,40	211,01
A. dimidiatus	325,49	257,06	393,92	366,40	9113,80	0	580,20	176,47
Iran	80,44	25,42	135,45	22,75	2413,10	0	592,10	147,33
Spolu	210,12	179,39	240,85	166,90	32358,10	0	592,10	193,02

Príloha 50. Priemer, konfidenčné intervaly, medián, suma, minimum, maximum a smerodajná odchýlka menovaných parametrov (SQ = štvorce).

Druh	PRIEMER	Konf. Int. -0,95	Konf. Int. +0,95	Median	Suma	Minimum	Maximum	Std.Dev.
	SQ	SQ	SQ	SQ	SQ	SQ	SQ	SQ
Kahira	118,09	67,36	168,83	89,5	3779	0	617	140,73
Abu Simbel	85,32	71,41	99,24	83,0	3157	0	151	41,75
A. cilicicus	84,19	65,64	102,73	95,0	2273	5	210	46,87
A. dimidiatus	72,64	54,07	91,21	67,0	2034	2	203	47,89
Iran	76,13	52,97	99,30	54,0	2284	2	203	62,03
Spolu	87,84	75,31	100,37	80,5	13527	0	617	78,70
	lnSQ	lnSQ	lnSQ	lnSQ	lnSQ	lnSQ	lnSQ	lnSQ
Kahira	3,95	3,32	4,59	4,49	126,56	0	6,42	1,75
Abu Simbel	4,11	3,69	4,52	4,42	152,01	0	5,02	1,24
A. cilicicus	4,18	3,84	4,53	4,55	112,95	1,61	5,35	0,87
A. dimidiatus	3,96	3,57	4,35	4,20	110,97	0,69	5,31	1,00
Iran	3,88	3,46	4,30	3,99	116,39	0,69	5,31	1,12
Spolu	4,02	3,82	4,22	4,39	618,88	0	6,42	1,24
	VERTIC	VERTIC	VERTIC	VERTIC	VERTIC	VERTIC	VERTIC	VERTIC
Kahira	36,50	26,98	46,02	34	1168	0	92	26,40
Abu Simbel	44,30	36,80	51,79	44	1639	0	91	22,48
A. cilicicus	40,33	28,99	51,68	38	1089	2	91	28,67
A. dimidiatus	22,29	15,47	29,10	20	624	0	72	17,58
Iran	22,83	15,44	30,22	13	685	0	72	19,79
Spolu	33,80	29,86	37,74	28	5205	0	92	24,74
	lnVERTIC	lnVERTIC	lnVERTIC	lnVERTIC	lnVERTIC	lnVERTIC	lnVERTIC	lnVERTIC
Kahira	3,14	2,69	3,58	3,51	100,40	0	4,52	1,23
Abu Simbel	3,58	3,29	3,86	3,78	132,36	0	4,51	0,85
A. cilicicus	3,29	2,86	3,72	3,64	88,90	0,69	4,51	1,09
A. dimidiatus	2,71	2,28	3,13	3,00	75,75	0	4,28	1,10
Iran	2,74	2,38	3,10	2,56	82,18	0	4,28	0,97
Spolu	3,11	2,94	3,29	3,33	479,59	0	4,52	1,09
	SPEED	SPEED	SPEED	SPEED	SPEED	SPEED	SPEED	SPEED
Kahira	0,27	0,17	0,37	0,21	8,70	0	1,27	0,27
Abu Simbel	0,23	0,20	0,27	0,24	8,63	0	0,53	0,10
A. cilicicus	0,26	0,21	0,30	0,23	6,92	0,08	0,64	0,12
A. dimidiatus	0,30	0,25	0,36	0,32	8,51	0,02	0,56	0,13
Iran	0,16	0,11	0,20	0,12	4,73	0,01	0,43	0,12
Spolu	0,24	0,22	0,27	0,23	37,49	0	1,27	0,17

Príloha 51. Priemer, konfidenčné intervaly, medián, suma, minimum, maximum a smerodajná odchýlka menovaných parametrov (GR=GROOM, GN=GNAW).

Druh	Priemer	Konf. Int. -0,95	Konf. Int. +0,95	Median	Suma	Minimum	Maximum	Std.Dev.
	arcGR	arcGR	arcGR	arcGR	arcGR	arcGR	arcGR	arcGR
Kahira	0,28	0,19	0,36	0,22	8,82	0	0,84	0,23
Abu Simbel	0,17	0,12	0,21	0,13	6,16	0	0,53	0,13
A. cilicicus	0,22	0,15	0,29	0,26	5,95	0	0,63	0,18
A. dimidiatus	0,18	0,10	0,25	0,16	4,96	0	0,78	0,19
Iran	0,27	0,23	0,31	0,26	8,08	0	0,49	0,12
Spolu	0,22	0,19	0,25	0,19	33,97	0	0,84	0,18
	arcHOR	arcHOR	arcHOR	arcHOR	arcHOR	arcHOR	arcHOR	arcHOR
Kahira	0,67	0,57	0,77	0,71	21,52	0,11	1,13	0,28
Abu Simbel	0,72	0,66	0,78	0,75	26,70	0,15	0,94	0,18
A. cilicicus	0,64	0,55	0,73	0,70	17,25	0,22	0,95	0,23
A. dimidiatus	0,55	0,47	0,62	0,55	15,32	0,18	0,94	0,19
Iran	0,67	0,58	0,76	0,58	20,06	0,11	1,18	0,25
Spolu	0,65	0,62	0,69	0,68	100,85	0,11	1,18	0,23
	arcVERT	arcVERT	arcVERT	arcVERT	arcVERT	arcVERT	arcVERT	arcVERT
Kahira	0,23	0,20	0,27	0,23	7,44	0	0,37	0,10
Abu Simbel	0,27	0,24	0,30	0,27	10,05	0	0,49	0,10
A. cilicicus	0,28	0,23	0,33	0,28	7,51	0,05	0,50	0,13
A. dimidiatus	0,19	0,15	0,22	0,19	5,21	0	0,40	0,09
Iran	0,24	0,19	0,28	0,20	7,11	0	0,45	0,12
Spolu	0,24	0,22	0,26	0,24	37,32	0	0,50	0,11
	arcGN	arcGN	arcGN	arcGN	arcGN	arcGN	arcGN	arcGN
Kahira	0,00	0,00	0,01	0	0,08	0	0,04	0,01
Abu Simbel	0,03	0,01	0,05	0	1,02	0	0,26	0,06
A. cilicicus	0,03	0,01	0,05	0	0,82	0	0,15	0,05
A. dimidiatus	0,03	0,00	0,05	0	0,71	0	0,26	0,07
Iran	0,06	0,04	0,09	0,05	1,85	0	0,24	0,07
Spolu	0,03	0,02	0,04	0	4,49	0	0,26	0,06
	arcIN	arcIN	arcIN	arcIN	arcIN	arcIN	arcIN	arcIN
Kahira	0,54	0,37	0,70	0,28	17,17	0	1,46	0,46
Abu Simbel	0,66	0,56	0,75	0,65	24,28	0	1,42	0,29
A. cilicicus	0,61	0,44	0,79	0,57	16,57	0	1,34	0,44
A. dimidiatus	0,82	0,68	0,96	0,90	22,92	0	1,39	0,37
Iran	0,29	0,16	0,42	0,20	8,63	0	1,46	0,34
Spolu	0,58	0,52	0,65	0,56	89,57	0	1,46	0,41

Príloha 52. Priemer, konfidenčné intervaly, medián, suma, minimum, maximum a smerodajná odchýlka menovaných parametrov.

Druh	Priemer	Konf. Int. -0,95	Konf. Int. +0,95	Median	Suma	Minimum	Maximum	Std.Dev.
	arcSIT	arcSIT	arcSIT	arcSIT	arcSIT	arcSIT	arcSIT	arcSIT
Kahira	0,24	0,15	0,34	0,19	7,80	0	1,36	0,26
Abu Simbel	0,17	0,13	0,21	0,15	6,21	0	0,53	0,11
A. cilicicus	0,24	0,16	0,31	0,24	6,38	0	0,54	0,18
A. dimidiatus	0,19	0,11	0,27	0,13	5,30	0	0,89	0,20
Iran	0,52	0,38	0,65	0,59	15,58	0	1,05	0,36
Spolu	0,27	0,23	0,31	0,18	41,26	0	1,36	0,27
	arcACT	arcACT	arcACT	arcACT	arcACT	arcACT	arcACT	arcACT
Kahira	0,74	0,63	0,86	0,79	23,83	0,11	1,30	0,31
Abu Simbel	0,81	0,74	0,89	0,85	30,09	0,15	1,15	0,22
A. cilicicus	0,74	0,63	0,85	0,78	19,99	0,23	1,18	0,28
A. dimidiatus	0,60	0,51	0,69	0,58	16,80	0,18	1,10	0,23
Iran	0,76	0,64	0,88	0,64	22,82	0,11	1,30	0,32
Spolu	0,74	0,69	0,78	0,74	113,53	0,11	1,30	0,28
	arcOUT	arcOUT	arcOUT	arcOUT	arcOUT	arcOUT	arcOUT	arcOUT
Kahira	1,03	0,87	1,20	1,29	33,10	0,11	1,57	0,46
Abu Simbel	0,91	0,82	1,01	0,92	33,84	0,15	1,57	0,29
A. cilicicus	0,96	0,78	1,13	1,00	25,84	0,24	1,57	0,44
A. dimidiatus	0,75	0,61	0,90	0,67	21,06	0,18	1,57	0,37
Iran	1,28	1,16	1,41	1,38	38,49	0,11	1,57	0,34
Spolu	0,99	0,92	1,05	1,02	152,33	0,11	1,57	0,41
	reakuall	reakuall	reakuall	reakuall	reakuall	reakuall	reakuall	reakuall
Kahira	0,003431	0	0,01	0	0,11	0	0,01	0
Abu Simbel	0,012870	0,01	0,02	0,02	0,48	0	0,02	0,01
A. cilicicus	0,009962	0,01	0,01	0,01	0,27	0	0,02	0,01
A. dimidiatus	0,003767	0	0,01	0	0,11	0	0,02	0,01
Iran	0,004460	0	0,01	0	0,13	0	0,02	0,01
Spolu	0,007106	0,01	0,01	0,01	1,09	0	0,02	0,01