

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Morfologie lebky u dvou populací podzemního
hlodavce slepce galilejského (*Nannospalax galili*)**

Bakalářská práce

Valerie Musilová

Školitel: Mgr. Matěj Lövy, Ph.D.

Rudolfovo 2023

Musilová V. (2023). Morfologie lebky u dvou populací podzemního hlodavce slepce galilejského (*Nannospalax galili*). [Skull morphology in two populations of the subterranean rodent Upper Galilee blind mole rat (*Nannospalax galili*). Bc. Thesis, in Czech] – 47 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The main aim of this thesis is to evaluate skull and mandible morphology, primarily focusing on subterranean rodents. Specific traits will be selected for 3D morphometric analysis in two populations of the Upper Galilee blind mole rat (*Nannospalax galili*). While functional skull morphology has been extensively studied in various mammalian groups, subterranean rodents are valuable for such investigation due to their numerous adaptations for underground living.

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

V Rudolfově dne 4.12.2023.

.....Musilová.....

Poděkování

Především bych chtěla poděkovat svému školiteli Mgr. Matěji Lövy, Ph.D. za odborné vedení práce, trpělivost a obětavý přístup, především při opravování textu, a za čas, který mi věnoval. Dále děkuji své rodině a přátelům za podporu během mého dosavadního studia.

Obsah

1. Úvod	1
2. Charakteristika podzemního prostředí.....	3
2.1 Adaptace savců na podzemní prostředí	4
3. Funkční morfologie lebky	6
3.1 Funkční morfologie lebky u savců.....	6
3.2 Funkční morfologie lebky u podzemních savců	12
4. Shrnutí funkční morfologie lebky u savců	25
5. Slepci (Spalacinae).....	27
4.1 Možná ekologická speciace u slepce galilejského (<i>Nannospalax galili</i>).....	29
6. Navržení znaků pro plánovanou analýzu pomocí geometrické 3D morfometrie.....	33
7. Závěr	35
Literatura.....	37

1. Úvod

V průběhu evoluce se u savců vyvinulo velké množství různých funkčních tvarů lebky, které se často považují za specifické adaptace na odlišné způsoby života. Morfologie lebky je důležitá, jelikož její tvar odráží charakteristiky prostředí, ve kterém daný druh či skupina druhů žije (Hildenbrand 1985). Výrazné evoluční změny v morfologii lebky, ale také zubů a spodní čelisti, vykazují podzemní hlodavci, jelikož úzce souvisí s jejich adaptacemi na život v podzemí, především pak schopností hloubit tunely (Kang et al. 2020, Fournier et al. 2021). Ačkoli je funkční morfologie lebky studována napříč mnoha skupinami savců, podzemní hlodavci představují jedny z nejvhodnějších kandidátů k takovému výzkumu, jelikož v podzemním prostředí jsou zvířata vystavena různým nepříznivým podmínkám, které ovlivňují náročnost hrabání, a tedy i aparát hrabání a s ním související adaptace na lebce (např. Begall et al. 2007, Fournier et al. 2021).

V rámci podzemních savců hrají morfologické adaptace na lebce důležitou roli především u skupin, které jsou životu v podzemí nejlépe uzpůsobeny, tedy u čeledí slepcovitých (Spalacidae) a rypošovitých (Bathyergidae). Zástupci těchto dvou čeledí tráví naprostou většinu svého života pod zemí, včetně shánění potravy či potencionálních partnerů, a mají řadu konvergentních adaptací (Nevo 1999, Begall et al. 2007). Jeden z ideálních kandidátů na studium funkční morfologie lebky je slepec galilejský (*Nannospalax galili*) z čeledi Spalacidae žijící na území Izraele v odlišných typech půd, které se liší svými ekologickými charakteristikami. Díky zjištění, že populace slepce galilejského žijící v odlišných typech půd jsou geneticky odlišné (Hadid et al. 2013, Li et al. 2015, 2016), se spekuluje o tom, že by u tohoto druhu mohlo docházet k ekologické speciaci (Hadid et al. 2013, Lövy et al. 2015, 2017), procesu, kdy vlivem disruptivní selekce dochází k populačnímu rozrůznění na základě přizpůsobení se odlišným ekologickým podmínkám prostředí. Právě funkční morfologie lebky by mohla v tomto procesu hrát důležitou roli, a tudíž by se tyto dvě populace mohly lišit také v morfologii lebky.

Cílem mé bakalářské práce je pomocí literární rešerše zhodnotit funkční morfologii lebky u savců, zjistit jakými aspekty je morfologie lebky ovlivněna u různých skupin savců, a primárně pak u podzemních hlodavců a nastudované informace aplikovat na modelový organismus, slepce galilejského (*Nannospalax galili*). Dalším cílem je na základě nastudovaných informací navrhnout znaky pro plánovanou analýzu v magisterském studiu, ve které bude cílem pomocí geometrické 3D morfometrie porovnat morfologii lebky u tří

populací slepce galilejského žijícího ve třech různých půdních typech (bazalt, rendzina, terra-rossa) s odlišnými ekologickými charakteristikami a porovnat míru adaptace pro život v těchto půdách.

2. Charakteristika podzemního prostředí

Podzemní prostředí je ekotop, ve kterém jsou organismy vystaveny silnému environmentálnímu stresu, tedy úplné tmě, nízké produktivitě prostředí, vysoké vlhkosti, omezené výměně dýchacích plynů, která může vést až k hypoxii a hyperkapnii, a také vysokým energetickým nárokům na hrabání (Šumbera et al. 2006, Begall et al. 2007, Nevo 2013). Díky nízké primární produkci je potravní nabídka v podzemí nízká a potravní zdroje, hlavně podzemní zásobní orgány rostlin, jsou nerovnoměrně a shlukovitě distribuovány, z čehož pramení jejich obtížná lokalizace. V neposlední řadě je podzemní ekotop zbaven většiny smyslových podnětů, které jsou dostupné organismům žijícím nad zemí. Na druhou stranu ale poskytuje život v podzemí také řadu výhod, a to hlavně ochranu před predátory a klimatickými extrémy (Begall et al. 2007). Důvodem, proč podzemní zvířata žijí v tomto energeticky náročném prostředí, jsou právě výše zmíněné výhody, které jsou nicméně vykoupeny extrémně vysokými energetickými nároky na hrabání (Vleck 1979).

Savci žijící v podzemí se tomuto prostředí přizpůsobili v různé míře. Jsou druhy méně přizpůsobené, tedy fosoriální, které si hloubí nebo využívají již existující nory, a používají je především jako úkryt, ale potravu si hledají nad zemí. Nejlépe jsou podzemnímu způsobu života adaptovaní savci subteránní, kteří tráví prakticky celý život v podzemí a také zde hledají potravu a potencionální partnery (Begall et al. 2007). Jedním z důležitých aspektů, se kterým se musí podzemní savci vypořádat, je extrémní energetická náročnost hloubení nor, které může být v závislosti na typu půdy 360-3400krát náročnější než pohyb na povrchu (Vleck 1979). To platí především pro podzemní hlodavce, kteří se živí výhradně podzemními zásobními orgány rostlin, díky čemuž zvířata musí neustále měnit své systémy tunelů, aby potravu lokalizovala (Nevo 1999, Begall et al. 2007). Energetickou náročnost hrabání ovlivňuje především typ půdy, její hustota a soudržnost, ale také charakteristiky tunelového systému, které jsou definovány délkou segmentů, úhlem stoupání tunelů, hloubkou tunelů sloužících k hledání potravy a jejich průměrem (Vleck 1979 a 1981). S energetickou náročností hloubení tunelů souvisí také velikost těla zvířete, kdy se s velikostí těla zvyšuje průměr tunelu a tím pádem i energetická náročnost hrabání. Maximální přípustná velikost těla je ovlivněna produktivitou habitatu a energetickou náročností hrabání v lokální půdě (Vleck 1981). Energii potřebnou k hrabání můžeme rozdělit na část potřebnou k samotnému vyhrabávání tunelu a pak energii nutnou k vyhrabávání uvolněné půdy ven z tunelu (Vleck 1979).

Jak jsem již zmínila dříve, v podzemních systémech savců panuje specifické mikroklima, konkrétně teplota a vlhkost, a složení dýchacích plynů, které jsou ovlivněny faktory, jako je vegetační pokryv, kvalita půdy, hloubka, délka, průměr a tvar tunelů, ale také jejich ventilací (Begall et al. 2007). V hnízdech je obvykle vyšší teplota než v ostatních částech systému, což může být způsobeno nejen přítomností zvířat, ale možná také rozkladem vegetace z půdy smíchané s výkaly, což by mohlo zlepšovat tepelné podmínky rozkládajícím se organickým materiálem (Jarvis a Sale 1971). Relativní vlhkost v systémech je poměrně vysoká a stálá, a to i v půdách suchých či zmrzlých (Moore a Roper 2003, Begall et al. 2007). Vysoká vlhkost přispívá k udržování vodní bilance, jelikož se ve vodou nasyceném prostředí minimalizuje ochlazování plic odpařováním a podzemní zvířata tak šetří vodu. Při vysoké půdní vlhkosti může také docházet k efektivnímu ochlazování těla díky vyšší termální kapacitě vlhké půdy, což umožňuje hrabat efektivněji a déle (Okrouhlík et al. 2015, Šumbera 2019). Tunely, a to i ty uzavřené, jsou pravděpodobně ventilovány vzdušnými proudy, které se vytváří pomocí vnějšího větru na povrchu (Begall et al. 2007).

2.1 Adaptace savců na podzemní prostředí

Zvířata žijící v podzemí obývají různé typy habitatů a půd, které představují životní prostor s odlišnými ekologickými nároky, což vedlo v průběhu evoluce ke vzniku unikátních morfologických, fyziologických a behaviorálních adaptací (Nevo 1979, 1999, Begall et al. 2007). Fyziologické adaptace spolu s morfologickými jsou příkladem konvergentní evoluce na život v podzemí (Begall et al. 2007). Několik skupin hlodavců se konvergentně přizpůsobilo podzemnímu způsobu života, s různou mírou adaptace (Nevo 1979, Stein 2000, Rodrigues et al. 2023). Nejvíce studovanými jsou slepci rodu *Spalax/Nannospalax* a africká čeleď rypošů *Bathyergidae*, kteří jsou adaptováni na striktně podzemní způsob života a mají řadu konvergentních adaptací (Nevo 1999, Fournier et al. 2021). Například u rypoše lysého *Heterocephalus glaber* a slepců rodu *Spalax a Nannospalax* byly prokázány adaptace pro toleranci hypoxie, dlouhověkost a rezistence na rakovinu (Kim et al. 2011, Manov et al. 2013, Kirby et al. 2018, Rodrigues et al. 2023). Pro život v podzemí je také důležitá výměna tepla skrze jeho vedení a konvekci (Daly a Buffenstein 1998), a v souvislosti s hypoxií krevní transport se zvýšenou kapacitou pro přenos kyslíku, zvýšenou koncentrací hemoglobinu a vysokou afinitu pro kyslík (Shams et al. 2005). Dalšími konvergentními fyziologickými adaptacemi, sdílenými podzemními hlodavci, jsou nízká tělesná teplota a vysoká teplotní kondukce, které jsou důsledkem vlivu prostředí (Nevo 1999, Buffenstein 2000).

Morfologické adaptace jsou spojené především s hrabáním, respektive hloubením tunelů, ale také například se zpracováváním potravy (Ellerman 1956, Nevo 1979). Podmínky podzemního prostředí vedly k evoluci tělního plánu, který je charakterizován válcovitým tvarem těla, relativní redukcí délky končetin a tělních výrůstků, a specializovanými smysly pro detekci potravy a potencionálních partnerů. Válcovitý tvar těla a redukované končetiny slouží především jako adaptace k manévrování v úzkých prostorech tunelů. Další obecnou charakteristikou podzemních savců jsou relativně široká chodidla, což je modifikace pro zvětšení plochy potřebné pro snazší posouvání uvolněné půdy hrabáním. Chodidla mají na okraji navíc tuhé, hrubé chlupy, které dále zvětšují povrch a pomáhají zachytit půdu a posouvat ji ven z tunelu (Stein 2000). Kostí končetin jsou více robustní se zvětšenými výběžky pro přichycení svalů, a na zadních končetinách mají srostlou holenní kost s lýtkovou (Hildenbrand 1985, Stein 2000, de Freitas et al. 2021, VanBuren et al. 2017). Tyto adaptace na končetinách slouží především k minimalizaci energetické náročnosti hrabání v půdě (Luna a Antinuchi 2007, Zelová et al. 2010), redukcí rizika zlomenin zvýšenou robustností kostí (Casinos et al. 1993, Montoya-Sanhueza a Chinsamy 2017, Montoya-Sanhueza et al. 2019). Potřeba efektivního hrabání v různých typech půd vedla k evoluci dvou způsobů hrabání nor, tzv. „scratch digging“ a „chisel-tooth digging“ (viz. dále) (McIntosh a Cox 2016, Morgan et al. 2017, Fournier et al. 2021). Nejzásadnější změnou v průběhu evoluce tedy prošel hrabací aparát podzemních savců, konkrétně adaptivní změny na lebce a končetinách. Morfologickými změnami na lebce a spodní čelisti se budu blíže zabývat ve své práci, respektive funkční morfologií lebky a jaké postupné změny, související s životem v podzemí, se na lebce vyvinuly.

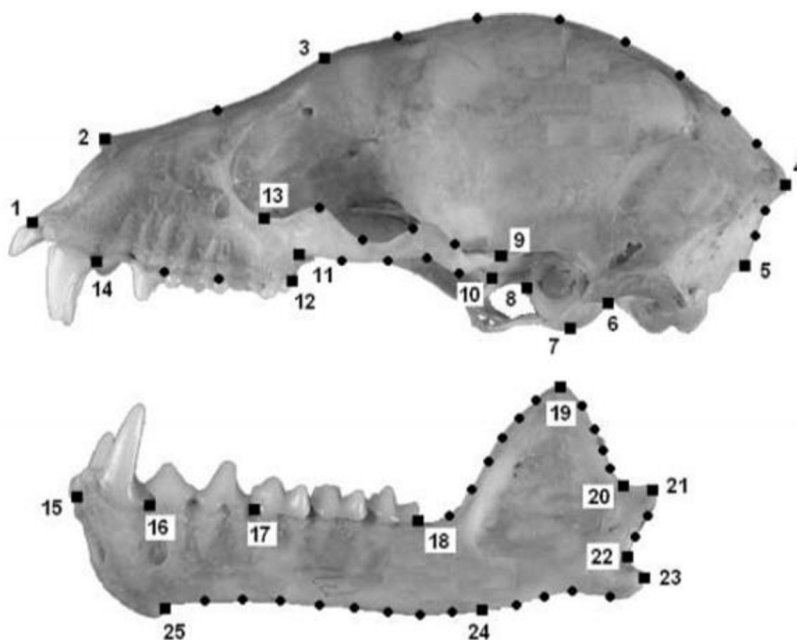
3. Funkční morfologie lebky

Morfologická variabilita mezi danými taxony je primárně ovlivněna dvěma faktory, a to ekologií a evoluční historií (Borges et al. 2017). Díky této variabilitě mají savci různé tělesné formy, tedy i včetně lebky, které jsou často považovány za specifické adaptace na jejich konkrétní způsob života a prostředí, ve kterém žijí (Hildenbrand 1985, Biewener a Patek 2018). Lebka se skládá z mnoha funkčních částí, které jsou navzájem integrované (propojené), protože prošly společným vývojem. Toto propojení je dané společnými prekurzory, ze kterých se vyvíjí části lebky, a protože všechny tyto části sdílí společnou evoluční historii (Moore 1981, Klienberga 2003, 2013). Toto propojení není jednotné (nejen v rámci lebky, ale celého organismu), ale je strukturované do modulů, tedy určitých částí, které jsou pevně spojené, ale zároveň relativně vzájemně nezávislé (Klienberga 2013). Změny ve struktuře a rozsahu propojení mají vliv na schopnost druhu odpovědět na selekci. Obecně se dá říci, že taxony s vyšší celkovou morfologickou integrací na lebce, tedy s více propojenými částmi lebky, mají nižší schopnost reagovat na selekci než druhy s menší integrací, které selekci podléhají snadněji (mají vyšší evoluční flexibilitu) (Marroig et al. 2009). Morfologická integrace odkazuje na modulární uspořádání vztahů mezi vlastnostmi v organismu, které vedou buď k omezení nebo usnadnění evoluce (Porto et al. 2009). Změny v rozsahu propojení mohou být výsledkem genetického driftu, přírodní selekce či obou (Marroig et al. 2009). Například ve studii (Sansalone et al. 2022) zjistili vysoký stupeň integrace u podzemních druhů krtků (Talpidae), zatímco u nepodzemních druhů byla korelace nižší, což může u nepodzemních druhů zahrnovat více nezávislou evoluci. Toto zjištění potvrdilo predikci, že integrace hrála klíčovou roli v udržování funkčního spojení anatomických struktur u podzemních druhů (Sansalone et al. 2022).

3.1 Funkční morfologie lebky u savců

Jednou z mnoha skupin savců, u kterých se detailně studovala funkční morfologie lebky jsou netopýři. Ve studii Nogueira et al. (2009) se autoři zabývali silou skusu a morfologií lebky a spodní čelisti u listonosovitých netopýřů (Phyllostomidae), kteří jsou známí vysokou diverzitou potravních strategií, kdy se živí různorodými druhy potravy s odlišnými fyzikálními vlastnostmi, tj. od tekuté potravy (krev, nektar), až po velmi odolnou a tvrdou potravu (vč. exoskeletu hmyzu či kostí obratlovců). S různorodými potravními strategiemi souvisí i diverzita v morfologii a funkčních adaptací na lebce (Nogueira et al. 2009, Santana et al. 2012). Nogueira et al. (2009) použili techniku 2D geometrické morfometrie pro kvantifikování

tvary lebky a spodní čelisti (obr. 1) a ke zkoumání hypotézy, zda lze residuální variabilitu síly skusu (po odfiltrování vlivu velikosti těla) vysvětlit změnami tvaru v těch oblastech lebky a mandibuly, kde se upínají žvýkací svaly, a to v důsledku konzumace rozdílné potravy. Jako u naprosté většiny studií zabývajících se silou skusu se ukázalo, že primárním faktorem ovlivňujícím sílu skusu byla variabilita ve velikosti těla. Výsledky studie nicméně potvrdily, že významnou část residuální variability v síle skusu by mohly vysvětlovat rozdíly v potravních ekologiích zkoumaných druhů, které se projevily funkčními změnami ve tvaru lebky a spodní čelisti. Podobně jako v předchozích studiích (Freeman 1979, 1981a, b) mají druhy listonosovitých netopýrů se silnějším skusem kratší rostrum, relativně vyšší lebku, díky lépe vyvinutému šíjovému hřebeni, a také více robustní zygomatické oblouky. Zvířata s menší silou skusu mají naopak prodloužené rostrum a užší zygomatické oblouky. To platí také u nektarivorních netopýrů (Freeman 1995), kde je prodloužené rostrum pravděpodobně důsledkem vývoje prodlouženého a specializovaného jazyka nutného ke konzumaci nektaru (Nogueira et al. 2009). Mezi prodloužením lebky a silou skusu tedy existuje trade-off, který omezuje možnou konzumaci tvrdší potravy u specializovaných nektarivorních netopýrů. Ve zpracování potravy hrají kromě síly skusu důležitou roli také řezáky, ovšem s menším významem u druhů s tekutou potravou, jako jsou nektarivorní netopýři (Freeman 1995).



Obr. 1: Pozice landmarků (čtverce) a semilandmarků (kruhy) na laterální straně lebky u listonosovitých netopýrů (Phyllostomidae) (Nogueira et al. 2009).

Vztahem mezi dietou, potravním chováním, a morfologickou a funkční diverzitou lebky u stejné skupiny netopýrů se zabývali také Santana et al. (2012), kteří zjistili, že druhy konzumující tvrdou a tuhou potravu mají kratší lebky a více se spoléhají na spánkový sval (*musculus temporalis*), což přispívá k mechanické výhodě při otevírání tlamy („gape angle“) (Santana et al. 2012). Ukázalo se, že evoluční změny tvaru lebky a role svalů generujících sílu skusu, *musculus temporalis* a *musculus masseter*, jsou korelovány s tím, jak velká torze a ohyb působí na danou část lebky při skusu. Druhy, u kterých při skusu dochází k relativně velké torzní síle v místě skusu mají tendenci ke kratší a robustnější lebce a většímu podílu momentu produkovaného *musculus temporalis* (oproti *musculus masseter*) (Santana et al. 2012). *Musculus temporalis* se zdá být důležitý především u durofágních druhů specializovaných na tvrdé ovoce nebo hmyz a obratlovce, u kterých je také důležitá relativně velká síla skusu (Santana et al. 2012, Dumont 2003, Aguirre et al. 2003). Naopak u druhů živících se měkkí potravou má na sílu skusu větší vliv *musculus masseter* (Santana et al. 2011). Tyto trendy v morfologii a biomechanice lebky poskytují vhled do behaviorálních a ekologických faktorů tvarujících lebku u troficky rozdílných skupin savců. Celkově výsledky této studie potvrzují, že většina sledované variability v morfologii a biomechanice lebky u listonosovitých netopýrů je ovlivněna změnami v tvrdosti konzumované potravy (Santana et al. 2012) a potvrzuje tedy výsledky předešlé studie u této skupiny letounů.

Dieta jako ekologický faktor a její vliv na morfologii lebky se studovala i na mnoha dalších skupinách savců. Jednou z těchto studií je Grossnickle (2020), kde se zaměřili na vliv diety na morfologii čelisti u 21 řádů živorodých savců (placentálové, vačnatci). Živorodí savci (Theria) představují jednu z nejvíce funkčně diverzních skupin, okupují řadu různých ekologických nik a mají odlišné tělní formy (Eisenberg 1981, Braun a Maurer 1989, Alroy 1999, Luo et al. 2011). Dieta má zásadní vliv na evoluci funkční morfologie spodní čelisti, a jsou dva znaky na čelisti, které mají tento vztah s dietou obzvláště silný. Prvním znakem je velikost úhlového výběžku, který se zvětšuje s herbivorií, a druhým znakem je délka zadní části čelisti, která se s herbivorií naopak zmenšuje (Grossnickle 2020). Prodloužený úhlový výběžek je běžným znakem u řady herbivorních skupin. Tento výběžek poskytuje větší plochu pro uchycení žvýkacího a křídlového svalu (*musculus masseter* a *pterygoideus*), které zlepšují kontrolu nad drcením potravy u velkých herbivorů (Radinsky 1985, Grossnickle 2020). Posunutí těchto svalů níže (více ventrálně) od čelistního kloubu vede k jejich roztáhnutí během otevírání čelisti (Herring a Herring 1974), což limituje maximální rozevření čelisti a snižuje sílu skusu při širokém rozevření, což přináší nevýhodu faunivorům konzumujících velkou

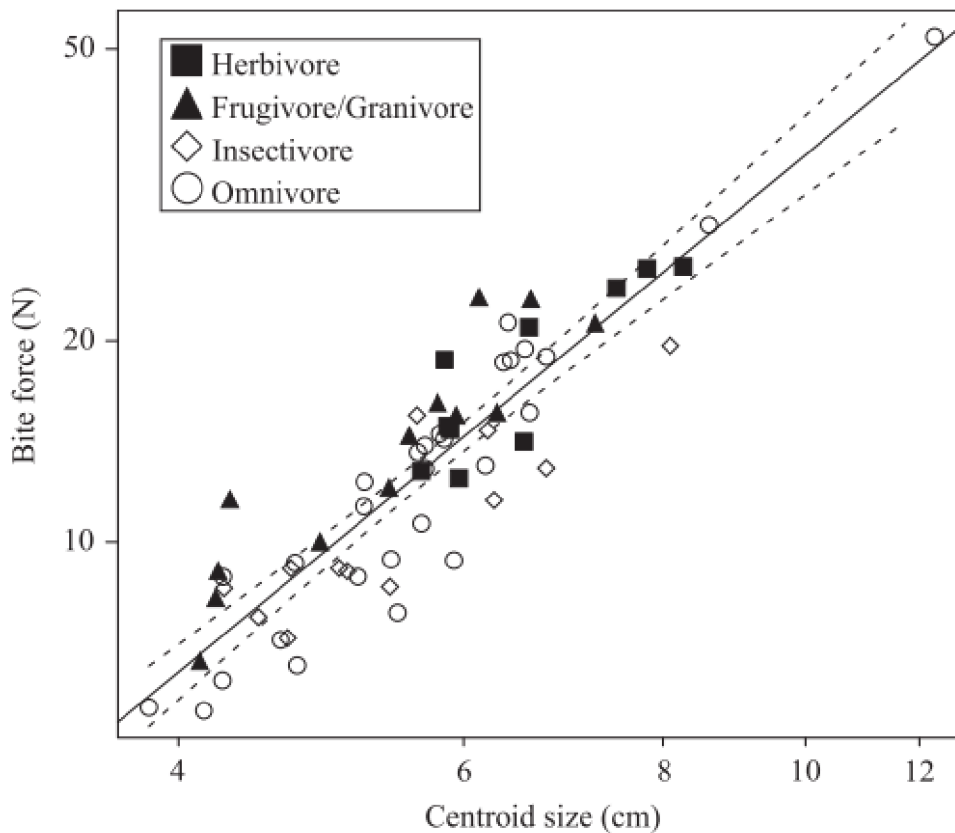
kořist, u kterých může selekce upřednostňovat větší rozevření čelistí. U herbivorů prodloužení úhlového výběžku a připojení svaloviny může zmenšit rozevření čelisti, ale zároveň zlepšit schopnost drcení, která je důležitá pro žvýkání rostlinné potravy. Výsledky také naznačují, že druh diety má větší vliv na zadní než přední část čelisti, a že existuje korelace mezi délkou zadní části čelisti a dietou. Dalším významným znakem je délka řady molárů a maximální hloubka moláru, které se zmenšují s herbivorií u nehlodavců, zatímco u hlodavců se délka i hloubka molárů s herbivorií naopak zvětšují (Grossnickle 2020). Hlodavci a nehlodavci se také liší hloubkou těla čelisti, která je významně korelována s dietou u hlodavců, ale ne u nehlodavců (Arregoitia et al. 2017). Výsledky této studie (Grossnickle 2020) naznačují, že funkční trade-off mezi faunivorií a herbivorií řídí konvergentní, adaptivní změny v taxonech s podobnou dietou, a že je zde silná funkční vazba mezi morfologií čelisti a potravní ekologií (Grossnickle 2020).

Na morfologii lebky ovšem nemá vliv pouze potravní strategie a dieta, ale také prostředí, ve kterém savci žijí. Jednou takovou studií, kde se zabývali podmínkami prostředí a jeho vlivem na tvar lebky je de Moura Bubadué et al. (2016), kde se zaměřili na vliv klimatu a kompetice na morfologickou variabilitu u několika druhů jihoamerických psovitých šelem (Canidae). Obecně se dá říci, že šelmy (Carnivora) mají širokou škálu ekologické a fenotypové variability (Palomares a Caro 1999, Donadio a Buskirk 2006). Výsledky de Moura Bubadué et al. (2016) ukazují variabilitu ve tvaru lebky u psovitých, se specifickými znaky, které se objevují především u psa pralesního (*Speothos venaticus*), tj. velké zygomatické oblouky, velké horní trháky, špičáky a řezáky, a krátké a silné rostrum, což jsou všechno znaky spojené s jejich vysoce masožravou dietou (Valkenburgh 1991, Kleiman 1972, de Moura Bubadué et al. 2016). Unikátní tvar lebky vykazuje také pes šedý (*Lycalopex vetulus*), a to především svou velkou sluchovou bulou a krátkým silným čenichem. Těmito znaky se pes šedý tvarem lebky více podobá rodům *Cerdocyon* a *Atelocynus* než zástupcům vlastního rodu. Tyto rozdíly mohou být vysvětleny tím, že pes šedý je endemit centrální Brazílie a součástí jeho potravy jsou termiti (Dalponte 2009), zatímco ostatní zástupci rodu *Lycalopex* jsou omnivorní oportunisti obývající chladnější prostředí (Johnson a Franklin 2011, de Moura Bubadué et al. 2016). Variabilní napříč druhy je také velikost lebky, s největší lebku u druhu psa hřivnatého (*Chrysocyon brachyurus*). Tento velikostní rozdíl může být interpretován jako mechanismus při obsazování rozdílných nik, umožňující různým taxonům přizpůsobit se rozdílným ekologickým nárokům daného prostředí. Celkově výsledky studie naznačují, že jak klima, tak

i kompetice mají na morfologickou variabilitu lebky u psových šelem vliv s tím, že vliv klimatu je pravděpodobně větší (de Moura Bubadué et al. 2016).

Ideální skupinou pro výzkum ekomorfologie lebky jsou hlodavci. Hlodavci představují téměř polovinu současné druhové rozmanitosti savců. To bylo možné díky jejich pozoruhodné přizpůsobivosti různým nížinám, která jim umožňuje obývat prakticky všechny typy terestrických stanovišť. Zároveň hlodavci sdílejí jedinečný soubor autapomorfních morfologických znaků, které je odlišují od ostatních skupin savců, jako jsou například neustále rostoucí dlátovité řezáky se sklovinou omezenou na jejich přední část, komplexní žvýkací svalovina, dlouhá diastema mezi řezáky a třenovými zuby a stoličkami a mnoho dalších znaků definovaných především na lebce (např. Cox a Hautier 2015). Ohromný evoluční úspěch hlodavců lze tedy přičíst získání těchto klíčových evolučních novinek (např. Hautier et al. 2012, Hedrick et al. 2020). Jak dieta ovlivňuje morfologii lebky a sílu skusu u hlodavců z podčeledi Sigmodontinae se ve své studii zabývali Maestri et al. (2016). Obecně má síla skusu u obratlovců důležitou roli na funkční morfologii lebky, jelikož odráží aspekty potravní ekologie daného druhu/taxonu (Maestri et al. 2016). Různé skupiny hlodavců se živí různými typy potravy, což se v průběhu evoluce projevilo na funkční morfologii jejich lebky. Druhy živící se výhradně semeny se specializovaly na tzv. „gnawing“, což je způsob krmení, při kterém je vyšší síla skusu na řezácích, zatímco herbivorní druhy konzumující primárně zelenou vegetaci využívají tzv. „chewing“, při kterém je vyšší síla skusu na premolárech a molárech. Jsou ovšem také druhy, které efektivně koušou řezáky i premoláry a moláry, nemají tedy vyhraněnou specializaci ani na jeden typ výše zmíněné potravy (Cox et al. 2012). Maestri et al. (2016) ukázali, že typ potravy má velký selekční potenciál na sílu skusu a morfologii lebky. Hlavním zjištěním této studie je, že herbivorní, granivorní a frugivorní zástupci podčeledi Sigmodontinae mají silnější skus než insektivorní druhy (obr. 2). Největší rozdíl v síle skusu i tvaru lebky a spodní čelisti byl mezi insektivory a všemi ostatními skupinami. S relativní silou skusu jsou spojené změny tvaru lebky, které ukazují, že herbivoři a granivoři mají kratší a širší rostrum, širší řezáky, větší horní čelist (*maxilla*) a širší zygomatické oblouky než insektivoroři, kteří mají delší rostrum a štíhlejší a prodlouženou lebku a spodní čelist a nižší sílu skusu. Spodní čelist u herbivorů a granivorů je kratší, s kratšími výběžky (svalový, kloubní a úhlový výběžek). Důležitým zjištěním této studie je fakt, že silnější skus u herbivorů a granivorů je spojen se stejnými funkčními změnami ve tvaru lebky a spodní čelisti. Studie také ukázala, že největší diverzitu v síle skusu mají omnivoři, jelikož se živí různými typy potravy. Obecně se dá říci, že druhy se silnějším skusem mají více

kompaktní a robustní lebku a spodní čelist, zatímco druhy s menší silou skusu mají lebku a spodní čelist štíhlejší a prodlouženou (Maestri et al. 2016).



Obr. 2: Srovnání síly skusu různých potravních strategií hlodavců z podčeledi Sigmodontinae. Výsledky fylogenetické regrese; osa x zobrazuje velikost lebky, osy y sílu skusu na logaritmické škále; čárkované čáry představují 95% konfidenční interval (Maestri et al. 2016).

V další studii se Hennekam (2021) zabýval morfologickou variabilitou lebky v souvislosti s habitatem a dietou u plchovitých (Gliridae). Plchoví obývají Afriku a Eurasii a vyskytují se v řadě ekologicky odlišných habitatů. Již dříve se zjistilo, že se druhy plchů nápadně liší v morfologii lebky a spodní čelisti, a že tato morfologická variabilita mimo jiné odráží adaptace na specifické habitaty a dietu (Wahlert et al. 1993, Hennekam et al. 2020). Cílem této studie bylo pomocí 3D geometrické morfometrie charakterizovat morfologickou variabilitu lebky a spodní čelisti u plchovitých a posoudit vztah mezi morfologií a ekologií. Je evidentní, že mezirodová variabilita napříč plchovitými je větší v porovnání s tvarovou variabilitou uvnitř rodů, nicméně i vnitřní variabilita v morfologii je přítomna a může přesahovat variabilitu mezirodovou. I když některé změny ve tvaru jsou spojené s velikostí, ostatní změny v morfologii jsou korelovány se specifickými ekologickými parametry jako je habitat, dieta a typ lokomoce. S větší velikostí se prodlužuje rostrum, zplošťuje klenba lebky a dochází

k relativní redukci sluchové buly a velkého týlního otvoru (*foramen magnum*). Zvětšení spodní čelisti je spojeno s relativním zkrácením kloubního výběžku a diastemy. Ovšem speciace u plchovitých se zdá být blízce spojená s geografickou separací populací a variabilitou ve využívaných nikách (Hennekam 2021). Specifické morfologie lebky a spodní čelisti jsou spojené také s potravou. I když jsou všichni plši do jisté míry omnivorní, některé druhy jsou více faunivorní nebo herbivorní než ostatní (Potapova a Rossolimo 2008, Holden-Musse et al. 2016, Hennekam 2021). S potravní preferencí dobře koreluje variabilita v dentici (Wahlert et al. 1993). Více insektivorní druhy mají malé konkávní a jednodušší moláry, zatímco více herbivorní druhy mají moláry velké a robustní. Morfologie lebky ovšem ovlivněna také lokomocí, kdy agilnější stromoví plši jsou relativně menší a mají vyboulenou lebeční klenbu, zkrácené rostrum, a relativně velký a ventrálně orientovaný týlní otvor. Oproti tomu menší a terestrický plch *G. rupicola* má zploštělou lebku a kaudálně orientovaný týlní otvor. Morfologie lebky velkých afrických plchů naznačuje, že typ lokomoce souvisí s pozicí a velikostí týlního otvoru, které nejsou výhradně výsledkem rozdílu ve velikosti (Hennekam 2021). Zploštění lebky u větších druhů může být výsledkem prodloužení žvýkací svaloviny (Penrose et al. 2016). Prodloužení lebeční klenby naznačuje relativně větší kapacitu pro mozek, což je adaptace obecně u stromových druhů (Eisenberg 1981, Rensch 1959). Ventrální pozice velkého týlního otvoru u malých druhů může být adaptací na semi-arboreální niku, kdy je výhodná pozice hlavy s větším rozsahem zorného pole (Satoh a Iwaku 2008). Obecně tato studie spojuje velkou rozmanitost habitatů a lokomoci u plchovitých s morfologickými znaky a vyzdvihuje silný vztah mezi formou a funkcí u hlodavčí lebky (Hennekam 2021).

3.2 Funkční morfologie lebky u podzemních savců

Vhodným modelem ke studiu morfologie lebky jsou podzemní hlodavci, jelikož vykazují celou řadu morfologických, fyziologických a behaviorálních specializací souvisejících s jejich životem v podzemí a zároveň představují několik nezávislých radiací (Borges et al. 2017, Kang et al. 2020, Fournier et al. 2021). Když pomíneme řadu fyziologických adaptací, k nejvýraznějším evolučním změnám došlo u podzemních hlodavců v morfologii lebky, zubů a předních končetin. Tyto změny velmi úzce souvisí s podzemním způsobem života, především pak schopností hloubit tunely (Kang et al. 2020, Fournier et al. 2021). Zdá se, že právě nutnost hloubit tunely hrála v evoluci lebky zásadnější roli než rozdílné potravní strategie, jak tomu bylo u ostatních skupin savců ve výše zmíněných studiích (např. Nogueira et al. 2009, Santana et al. 2012). Ekomorfologický koncept předpokládá, že morfologie úzce

koreluje s ekologií organismu, tj. že vliv ekologických podmínek se promítá ve změnách v morfologii organismu (Huey et al. 2003). Vliv ekologických podmínek na funkční morfologii lebky a spodní čelisti podzemních hlodavců studovali například Barčiová et al. (2009), Marcy et al. (2013, 2016), kteří zjistili, že rozdílné ekologické podmínky, jako jsou odlišné charakteristiky půd, ovlivňují morfologii hrabacího aparátu (viz. níže). Jelikož se podzemní hlodavci živí velmi podobnou potravou (především podzemními orgány rostlin), můžeme předpokládat, že na morfologii lebky bude mít zásadní vliv právě hrabání a odlišné charakteristiky půd (Corti et al. 1996, Barčiová et al. 2009, McIntosh a Cox 2016, Fournier et al. 2021, Rodrigues a Damette 2022, Rodrigues et al. 2023).

U podzemních hlodavců se v průběhu evoluce, pravděpodobně v souvislosti s obýváním odlišných typů půd, vyvinuly dva způsoby hrabání nor - tzv. „scratch digging“ a „chisel-tooth digging“ (Lessa a Thealer 1989, McIntosh a Cox 2016, Morgan et al. 2017, Fournier et al. 2021). Druhy využívající výhradně „chisel-tooth digging“ hloubí tunely především pomocí řezáků, zatímco „scratch diggers“ používají k hrabání přední končetiny často s prodlouženými drápy. „Chisel-tooth digging“ je specializovaný způsob hrabání, který se vyvinul nezávisle u řady druhů subteránních i fosoriálních hlodavců (McIntosh a Cox 2016), a to pravděpodobně v souvislosti s životem v tvrdých půdách (Lessa a Thealer 1989). Řezáky mají proodontní postavení (anglicky proodont nebo procumbent) a jsou pokryty tvrdou sklovinou, oproti drápům, které tvoří měkčí keratin a jsou pružnější (Lessa a Thaeler 1989, Stein 2000, McIntosh a Cox 2016). Horní řezáky u „chisel-tooth diggers“ slouží především k „ukotvení“ k substrátu, zatímco spodními řezáky uvolňují půdu při hloubení tunelů (Jarvis a Sale 1971, Laville et al. 1989, Van Wassenberg et al. 2017). I když „chisel-tooth diggers“ používají k hrabání především spodní řezáky, tak právě horní řezáky vykazují větší variabilitu, a to především v úhlu ukotvení v čelisti. Úhel ukotvení horních řezáků bývá obvykle větší než 90° (například u rodů *Ellobius*, *Tsaganomys*, *Heliophobius*, *Fukomys*) a definuje proodontní postavení řezáků (Landry Jr. 1957, Marcy et al. 2016, Rodrigues et al. 2023), v menší míře se nachází také u spodních řezáků (Van der Merwe a Botha 1998). Kořeny horních řezáků jsou u sciurognátních (veverkočelistní) „chisel-tooth digging“ rodů z čeledi Spalacidae, Cricetidae, Muridea a Geomyidae ukotveny směrem dozadu a vystupují ze strany spodní čelisti blízko kloubního hrbole, zatímco u „chisel-tooth digging“ rodů z čeledi Bathyergidae jsou horní řezáky ukotveny za moláry (Rodrigues et al. 2023).

Obecně se dá říci, že „chisel-tooth diggers“ mají kromě proodontního postavení řezáků také krátkou a širokou lebku a spodní čelist, krátké a silné rostrum, zvětšené zygomatické

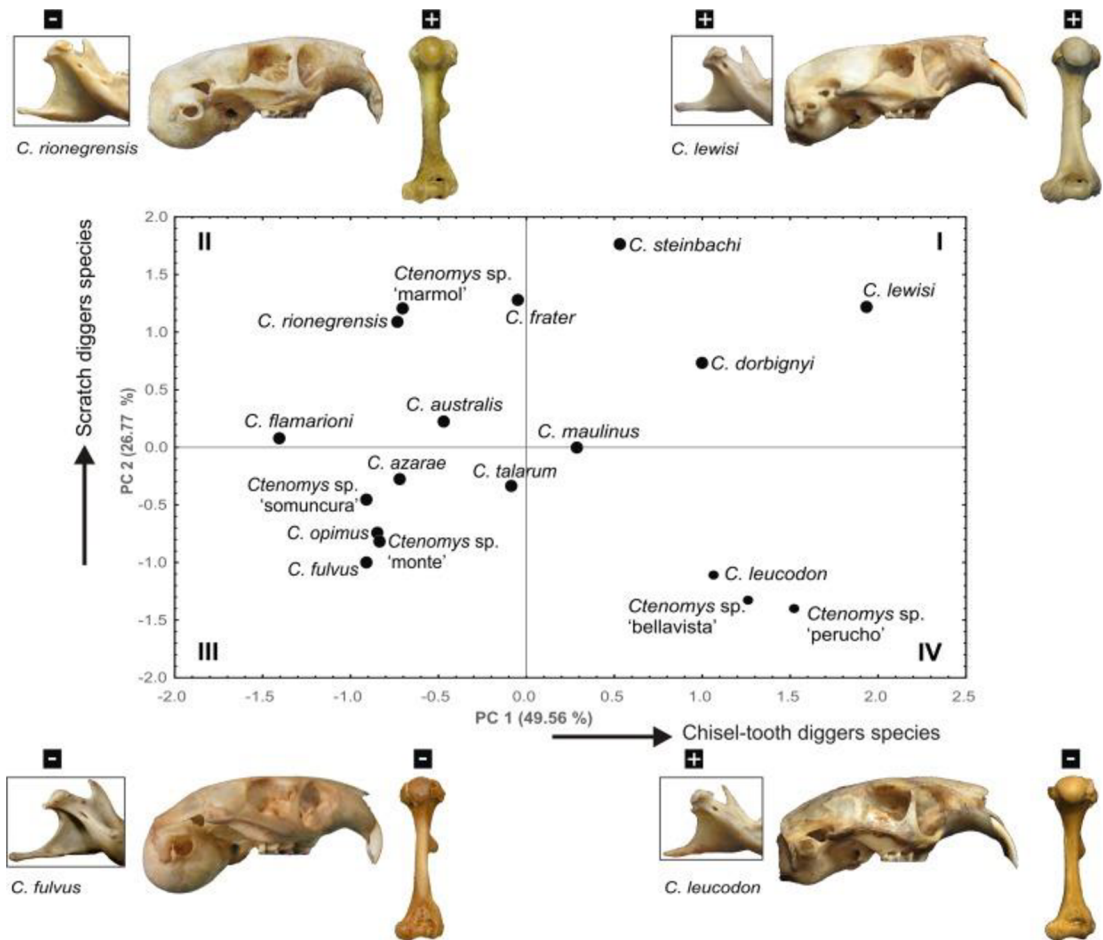
oblouky a oblast spánků, a s tím související vývoj masivní žvýkací svaloviny, která slouží k zvýšení síly skusu (Morgan et al. 2017, Rodrigues a Damette 2022, Rodrigues et al. 2023). „Scratch digging“ způsob je charakterizovaný zvětšenými drápy spolu s ohebným a prodlouženým předloktím, robustními kostmi předních končetin se zvětšenými výběžky pro uchycení svaloviny, srostlou holenní kost s lýtkovou na zadních končetinách, a dále prodlouženou a užší lebku a spodní čelisti, a menšími zygomatickými oblouky (Stein 2000, Borges et al. 2017, Morgan et al. 2017, Fournier et al. 2021, Montoya-Sanhueza et al. 2022a, Rodrigues a Damette 2022). Zajímavé je, že přední končetiny jsou u „chisel-tooth diggers“ stejně nebo více specializované než u „scratch diggers“, což naznačuje, že by končetiny mohly mít i jinou roli než jen uvolňování půdy při hrabání jako je například posouvání uvolněné půdy ven z tunelu (viz. výše.) (Montoya-Sanhueza et al. 2022a). Variabilita v morfologii lebky (konkrétně v šířce, ve velikosti zygomatických oblouků a jámy spánkové, postavení řezáků, šířce rostra a délce spodní čelisti) souvisí s charakteristikami půd, které mají zásadní vliv na evoluci lebky u podzemních hlodavců (Corti et al. 1996, Barčiová et al. 2009, McIntosh a Cox 2016, Fournier et al. 2021, Rodrigues a Damette 2022, Rodrigues et al. 2023). U podzemních hlodavců obývajících tvrdší, hutnější a vlhčí půdy se vyvinul „chisel-tooth digging“ způsob, kdy řada adaptací v morfologii lebky zlepšuje schopnost prokousat/prohrabat se tvrdými půdami, zatímco v měkčích půdách, ve kterých není potřeba vyvinout tak velkou sílu k hrabání, se vyvinul „scratch digging“ způsob s adaptacemi především na končetinách (Borges et al. 2017, McIntosh a Cox 2016, Kraus et al. 2022). Je tedy zřejmé, že tyto dva způsoby hrabání („scratch digging“ a „chisel-tooth digging“) úzce souvisí s morfologickými adaptacemi, které jsou ovlivněné charakterem půdy a způsobem hrabání a odstraňování půdy.

Fosoriální druhy savců, které jsou méně specializované na hrabání než subteránní, využívají především „scratch digging“ strategii k hloubení nor jako ochranu před vnějšími vlivy (predátory, klimatem) (Nevo 1979, Hildebrand 1985, Rodrigues a Damette 2022). Specializace fosoriálních druhů zkoumali Rodrigues a Damette (2022) u zemních veverek čeledi Sciuridae porovnáním se stromovými druhy. Sciuridae, zejména svišti, psouni a sysli, nejsou striktně podzemní a nory si hloubí především jako ochranu proti predátorům a nepříznivým klimatickým podmínkám, pod zemí tedy netráví většinu života, jak je tomu u některých jiných skupin hlodavců (viz. dále). Už dříve bylo u veverek prokázáno, že fosoriální druhy mají na předních i zadních končetinách svalové a anatomické adaptace pro „scratch digging“ strategii (Thorington et al. 1997, Lagaria a Youlatos 2006). I přes to, že jde o primárně fosoriální druhy, jsou u některých druhů náznaky adaptací na používání řezáků

k hrabání, jelikož i fosoriální druhy mohou hrabat pomocí řezáků, ale ne tak efektivně jako striktně podzemní druhy. Takovým znakem jsou například posteriorně orientované rozšířené zygomatické oblouky umožňující napojení masivních žvýkacích svalů spojené s proodontním postavením řezáků (Rodrigues a Damette 2022), ale ne v takové míře jako je tomu u typických zástupců „chisel-tooth diggers“ (např. Fournier et al. 2021, Gomez Rodrigues et al. 2016). Široká a anteriorně nakloněná kost týlní umožňuje napojení masivní krční svaloviny nutné pro vyhrabávání půdy ven z nory. Kranialní a mandibulární uspořádání, spolu s více proodontním postavením řezáků u některých druhů, může souviset právě s používáním řezáků při hrabání (spolu s používáním předních končetin), což je spojeno především s životem v tvrdší půdě, kterou se zvířata zvládnou pomocí zubů prokousat (Rodrigues a Damette 2022).

Morgan et al. (2017) se zajímali o zastoupení dvou výše zmíněných způsobů hrabání u 18 druhů fosoriálních jihoamerických hlodavců rodu *Ctenomys*. Autoři použili analýzu hlavních komponent (Principal component analýzu, PCA) k porovnání kraniodentálních a postkranialních indexů (obr. 3). Analýzy prokázaly, že všichni tukotukové (*Ctenomys*) projevují nějaký stupeň morfologické specializace k hrabání v kraniodentálních znacích a na předloktí. Do této čeledi patří typičtí zástupci „scratch diggers“, kteří mají robustní kosti předních končetin s velkými hřebeny a výrůstky a dobře stabilizované kloubní plošky, což poskytuje větší plochu pro uchycení svalů a vyšší odolnost proti silám vytvářených během hrabání. Tyto znaky se vyskytují u celé řady druhů, které využívají k hrabání právě přední končetiny (obr. 3, kvadrant II: *C. rionegrensis*, *C. sp. "marmol"*). Jiné druhy naopak mají řadu kraniodentálních specializací, jako je například relativně velká lebka, silné rostrum, robustní a celkově široké zygomatické oblouky, dobře vyvinutý šíjový hřeben, na který se napojují svaly krku, relativně krátká a hluboká spodní čelist (*mandibula*), a také silné řezáky s relativně proodontním postavením, což jsou znaky typické pro „chisel-tooth diggers“ zástupce (obr. 3, kvadrant IV: *C. leucodon*, *C. sp. "bellavista"*, *C. sp. "perucho"*). U tukotukovitých dochází ke zvýšené specializaci buď na kraniodentální (na lebce a zubech) úrovni nebo na předních končetinách, u některých druhů *Ctenomys* nicméně nacházíme silné specializace v obou úrovních (obr. 3, kvadrant I: *C. dorbignyi*, *C. lewisi*, *C. steinbachi*). Ačkoli autoři v této studii nezahrnuli vliv fylogeneze, je zřejmé, že druhové klastry ve zkoumaném morfoprostoru vykazují jistou stopu fylogenetického signálu. Např. druhy patřící do „*mendocinus*“ skupiny, tj. *C. flamarioni*, *C. australis*, *C. azarae*, mají v menší míře kraniodentální specializace (obr. 3, kvadrant II a III). Podobně druhy patřící do „*frater*“ skupiny, tj. *C. lewisi*, *C. frater*, vykazují specializace kraniodentální i na předloktí (obr. 3, kvadrant I) (Morgan et al. 2017). Fakt, že

druhy zahrnuté do této studie okupují všechny sektory zkoumaného morfoprostoru (obr. 3) naznačuje, že se u této skupiny druhů vyvinuly různé strategie pro hrabání (Verzi et al. 2010, Morgan et al. 2017). To, že nemají zjevné omezení pro kraniodentální specializace ani pro specializace na předloktí mohlo hrát roli při kolonizaci různorodých typů půd, včetně těch charakterizovaných vyšší tvrdostí, plasticitou, či zvýšeným objemovým množstvím kamínků, které obecně zvyšují náročnost hrabání (Morgan et al. 2017).



Obr. 3: Ordinační diagram analýzy hlavních komponent (PCA) zobrazující vztahy mezi morfologickými znaky na lebce, čelisti, zubech a postkranialní (na končetinách) variability u druhů rodu *Ctenomys*. Extrémní variabilita je ilustrována na vybraných druzích: vnitřní posteriorní část spodní čelisti, boční pohled na lebku a pohled na zadní část humeru. I-IV: kvadranty (Morgan et al. 2017).

Jedni z podzemních hlodavců studovaných v souvislosti vlivu prostředí na morfologii lebky jsou pytlonošovití (Geomyidae), kterými se zabývali Marcy et al. (2013 a 2016). Pytlonošovití obývají širokou škálu půd s odlišnými charakteristikami napříč různorodým prostředím Severní Ameriky (Thealer 1968) a tyto podzemní niky jsou pro hrabání různě

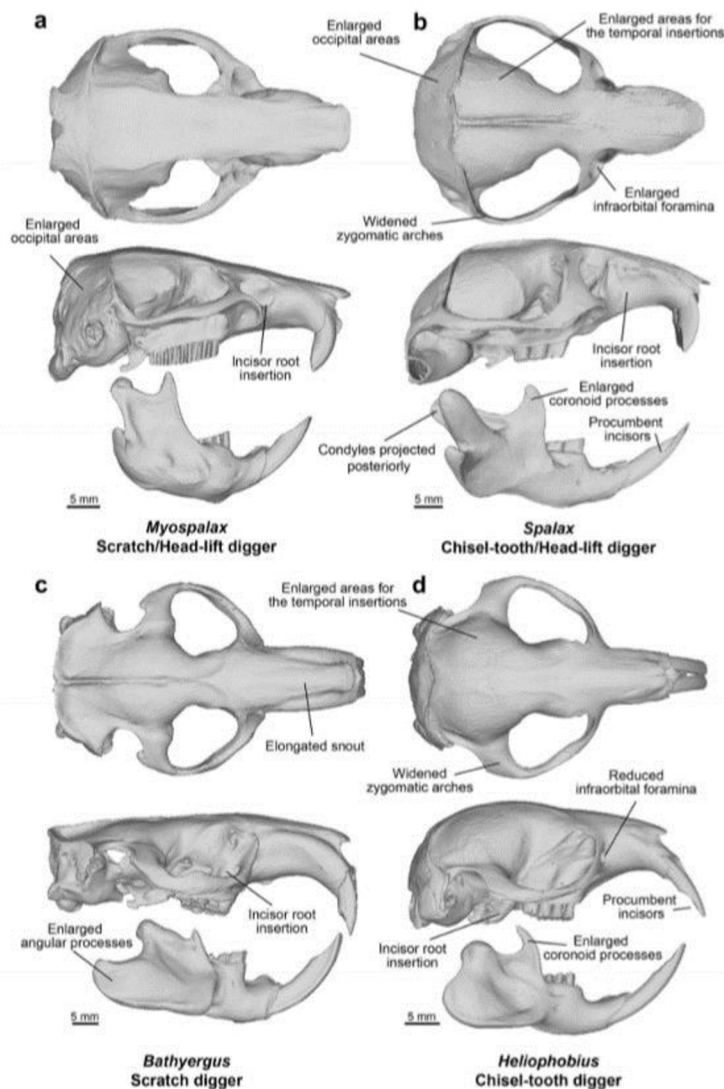
energeticky náročné (Vleck 1979). Marcy et al. (2013) předpokládali, že distribuce pytlonošovitých je ovlivněna primárně vlastnostmi půdy, a to hloubkou podloží, množstvím jílu v půdě, lineární roztažností půdy a množstvím vlhkosti v půdě. Jako první poskytují ve velkém měřítku kvantitativní analýzu o tom, jak vlastnosti půd predikují biogeografii rodu pytlonošovitých. Jejich výsledky ukazují, že všichni zástupci rodu *Thomomys* mají tendenci okupovat energeticky méně náročné půdy, jelikož nejsou tak náročné pro hrabání (Marcy et al. 2013). V následné studii byly zjištěny velké rozdíly ve tvaru lebky a kosti pažní (*humerus*) na úrovni druhů/poddruhů, což implikuje odlišné adaptace k lokálním půdním podmínkám. Rod *Thomomys* má dva podrody: *T. Megascapheus*, s více proodontním postavením řezáků, a podrod *T. Thomomys* s méně proodontním postavením řezáků. Největší zástupcem rodu *Thomomys* je *T. M. townsendii*, u kterého proodontní postavení řezáků souvisí se zvětšením celkové velikosti těla s žádnými nebo minimálními změnami na lebce, zatímco u *T. M. bottae* je proodontní postavení řezáků spojeno jak s větší velikostí těla, tak se změnami na lebce, konkrétně umístěním kořene řezáku více dozadu. Je možné, že více proodontní postavení řezáků u *T. M. bottae*, i když má menší velikost těla než *T. M. townsendii*, umožňuje *T. M. bottae* obývat v rámci rodu nejtvrďší půdy. Kombinace velikosti těla se změnami na lebce vede k největšímu stupni proodontního postavení řezáku v rámci celého rodu *Thomomys*, ale i v rámci celé čeledi Geomyidae. Analýzy tvaru kosti pažní a lebky naznačují, že existuje menší trade-off mezi velikostí těla a schopností hrabat u druhů „scratch diggers“ (*T. T. mazama*, *T. T. monticola*, *T. M. b. canus*, *T. M. bottae laticeps*) než u druhů, kteří hrabou primárně pomocí řezáků („chisel-tooth diggers“, *T. T. talpoides fisheri*, *T. T. t. quadratus*, *T. M. townsendii*, *T. M. bottae navus*, *T. M. bottae leucodon*, *T. M. bottaesaxatilis*). Některé změny ve tvaru kosti pažní korespondují s typem půdy, což naznačuje, že kost pažní je také pod selekcí spojenou s životem v odlišných půdách, stejně jako je tomu u tvaru lebky (Marcy et al. 2016). Z prací na pytlonošovitých lze tedy vyvodit, že v rámci této skupiny došlo k funkčním změnám v morfologii lebky a kosti pažní, což je primárně důsledkem adaptací na život v půdách s odlišnými charakteristikami (Marcy et al. 2013, 2016).

Barčiová et al. (2009) studovali variabilitu v morfologii hrabacího aparátu u čtyř populací podzemního hlodavce rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*) z čeledi Bathyergidae. Tento druh se vyskytuje od východní Afriky jižně od rovníku až po řeku Zambezi, což pokrývá 18 latitudinálních stupňů, a obývá zde řadu habitatů (Burda 2001). Autoři sledovali vliv ekologických (typ habitatu) a geografických (latitudinální gradient) faktorů na velikost a tvar lebky za použití metody 2D geometrické morfometrie. Ekologické

podmínky v případě této studie zahrnují habitaty zemědělské půdy, travnaté pláně a tropický savanový les (tzv. Miombo), ve kterých byla zvířata odchycena. Největšími rozdíly mezi populacemi bylo prodloužení *os parietale* na úkor *os temporale*, a také prodloužení *os nasale* a s tím související zkrácení *os frontale*. Tyto změny na lebce se týkají horní (dorsální) strany lebky, která se, oproti spodní (ventrální) straně, zdá být „plastičtější“, a může proto u ní docházet k častějším modifikacím v závislosti na lokálních environmentálních podmínkách. Obecně se dá říci, že variabilita ve tvaru lebky byla ovlivněna především typem habitatu a latitudinálním gradientem (Barčiová et al. 2009). K podobným výsledkům dospěli Beolchini a Corti (2004) u tří populací *Tachyoryctes splenders* z čeledi Spalacidae, kteří zjistili, že změny tvaru lebky spojené s ekogeografickými parametry jsou patrnější na dorsální straně lebky (Beolchini a Corti 2004). Spodní strana lebky je pravděpodobně méně plastická díky silnějším funkčním omezením, které neumožňují takové modifikace jako je tomu na dorsální straně lebky. Hlavní variabilita ve ventrální straně lebky zahrnuje šířku lebky, zkrácení rostra a prodloužení posteriorní části mozkovny. Barčiová et al. (2009) dále zjistili, že krátké a robustní rostrum je typické u populací rypošů žijících v tvrdších půdách tropického savanového lesa, zatímco relativně nejdelší rostrum má populace rypošů z měkčí a lehčí zemědělské půdy. Lebka rypošů žijících v tvrdých půdách travnatých plání, které jsou tvrdostí a kompaktností srovnatelné s půdami tropického savanového lesa, neměla náznak žádné adaptace na rostru souvisejících s hrabáním v tvrdší půdě. U rypošů stříbřitého výsledky tedy ukazují, že by funkční změny v délce rostra mohly mít adaptivní význam, jelikož pravděpodobně dochází k zefektivnění hrabacího aparátu u populací z různých ekologických podmínek (Barčiová et al. 2009).

Fournier et al. (2021) se zaměřili na výzkum funkční morfologie lebky u čeledi Spalacidae a Bathyergidae (Rodentia). Zástupci obou těchto čeledí jsou striktně podzemnímu způsobu života velmi dobře uzpůsobení, což dokazuje řada speciálních anatomických, fyziologických a behaviorálních adaptací souvisejících s životem v podzemí. Jelikož jsou tyto dvě čeledi fylogeneticky relativně vzdálené jsou dobrým příkladem konvergentní evoluce u podzemních hlodavců (Fournier et al. 2021). Rody *Spalax*, *Nannospalax*, *Heliophobius* hloubí tunely vykusováním půdy, zatímco rody *Myospalax* a *Bathyergus* používají především přední končetiny, což se projevuje i na morfologii lebky, která je štíhlejší s prodlouženou spodní čelistí u rodu *Bathyergus*, kratší a robustnější u rodu *Myospalax*. Oba tyto rody (*Myospalax* a *Bathyergus*) mají užší zygomatické oblouky a vzpřímené řezáky (obr. 4) (Gomes Rodrigues et al. 2016, Fournier et al. 2021). Způsob hrabání tunelů má silný vliv na vývoj morfologie

kraniálních a postkraniálních kostí, a také tvaru a struktury řezáků a drápů. Fournier et al. (2021) použili metodu 3D geometrické morfometrie a také biomechanickou analýzu přitahovacích svalů. Zjistili, že jednotlivé podčeledi Spalacidae vykazují relativně větší různorodost v morfologii lebky, než je tomu u čeledi Bathyergidae, u které se adaptace na život v podzemí objevily v evoluční historii celé čeledi dříve, než tomu bylo u čeledi Spalacidae. Výsledky analýz ukázaly, že druhy rodů *Spalax* a *Nannospalax* z čeledi Spalacidae jsou nejvíce specializovaní na život v podzemí a mají řadu morfologických konvergencí s Bathyergidae, a to především v adaptacích na lebce a biomechanické charakteristiky *musculus temporalis*, který je hlavním svalem zavírající čelist (Hiimae 1971, Fournier et al. 2021).

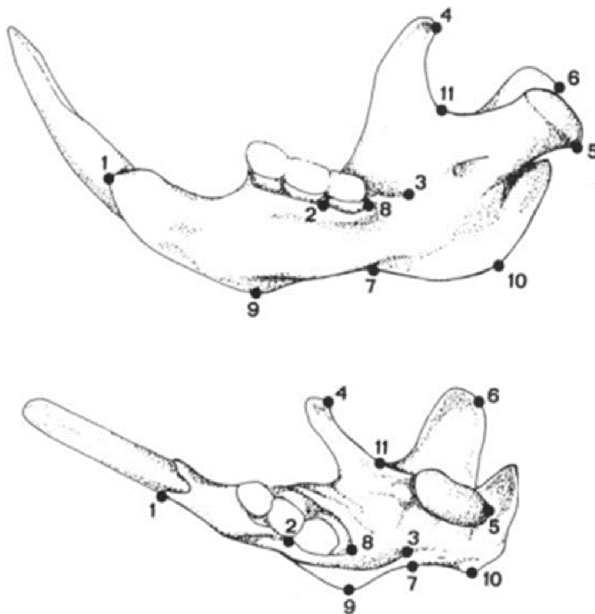


Obr. 4: Dorsální a laterální pohled na lebku a spodní čelist u rodů **a**, *Myospalax*; **b**, *Spalax/Nannospalax*; **c**, *Bathyergus*; **d**, *Heliophobius*. Vyobrazeno pomocí X-ray konvenčního microtomografického 3D vykreslení (Fournier et al. 2021).

„Chisel-tooth diggers“ zástupci z obou výše zmíněných čeledí mají oproti „scratch diggers“ mohutnější zygomatické oblouky, kratší rostrum, proodontní postavení řezáků, které umožňují efektivněji vykusovat půdu, a také mohutnější svaly, podílející se na síle skusu (Fournier et al. 2021, Rodrigues et al. 2023). Rod *Bathyergus*, jediný typický zástupce „scratch diggers“ u rypošovitých, má štíhlejší lebku a delší spodní čelist, což souvisí s tím, že žije primárně v měkkých písčitéch půdách a k hloubení tunelů používají převážně přední končetiny. Spalacidae mají některé morfologické konvergence s Bathyergidae, ale obecně se dá říci, že funkční morfologie lebky a spodní čelisti vykazuje u této čeledi méně pokročilé adaptace na život v podzemí než u afrických rypošů. Platí ovšem, že jednotlivé podčeledi Spalacidae se relativně výrazně liší v míře specializace funkční morfologie lebky. Podčeleď Rhizomyinae (rody *Tachyoryctes*, *Rhizomys* a *Cannomys*) se morfologicky liší od rodů *Myospalax* (podčeleď Myospalacinae) a *Spalax* a *Nannospalax* (podčeleď Spalacinae). Rody *Spalax* a *Nannospalax* jsou oproti Rhizomyinae a Myospalacinae nejlépe přizpůsobeny na hrabání pomocí řezáků (Fournier et al. 2021). Tato morfologická odlišnost Rhizomyinae je v souladu s fylogenetickými studiemi, které podporují monofyletickou pozici této podčeledi (Steppan a Schenck 2017). Rhizomyinae jsou méně podzemní než *Myospalax* a *Spalax*, což nejlépe ilustruje fakt, že si hledají potravu nad zemí (Norris 2017, Fournier et al. 2021). I přes to ale *Rhizomys* a *Cannomys* mají široké zygomatické oblouky a krátké rostrum, což se dává do spojitosti s jejich "chisel-tooth digging" aktivitou, zatímco *Tachyoryctes* má redukované zygomatické oblouky a větší oči, což pravděpodobně souvisí s tím, že je relativně méně specializovaný na život v podzemí v porovnání s ostatními rody z této studie (Jarvis a Sale 1971, Fournier et al. 2021). *Myospalax* a *Spalax* oproti Rhizomyinae nemají proodontní postavení u horních řezáků, mají slabě zvýšené rostrum a vysoce zvýšenou přední část lebky. Mezi sebou se ovšem liší v tom, že *Myospalax* je "scratch digger" s méně rozšířenými zygomatickými oblouky a méně proodontním postavením dolních řezáků (McIntosh a Cox 2016, Fournier et al. 2021). V rámci Spalacidae jsou tedy podzemnímu způsobu života nejlépe uzpůsobeny rody *Spalax* a *Nannospalax*, které mají širší zygomatické oblouky, kratší rostrum, širší lebku a proodontní postavení spodních řezáků, a také mají nejvíce morfologických konvergencí s „chisel-tooth digging“ rody z čeledi Bathyergidae (Fournier et al. 2021).

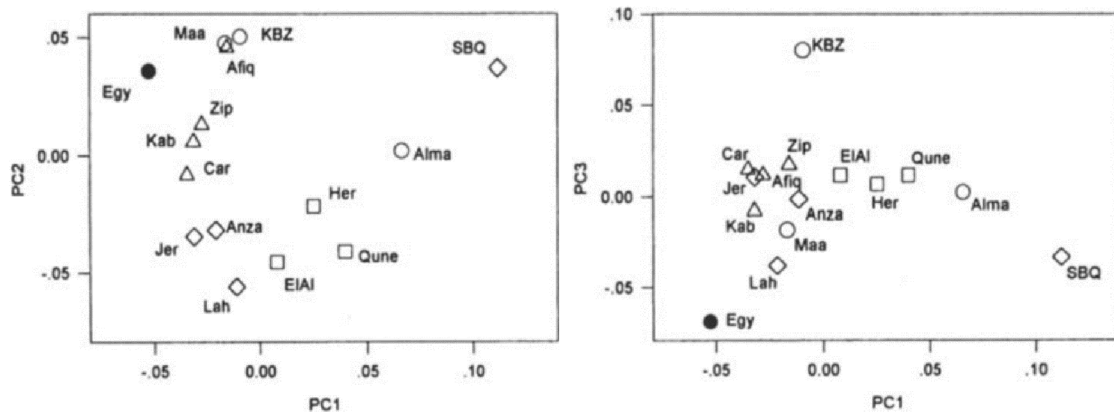
Detailní studií zabývající se funkční morfologií spodní čelisti u druhového komplexu *Nannospalax eherenbergi* provedli Corti et al. (1996). Použitím 3D geometrické morfometrie zkoumali variabilitu ve velikosti a tvaru spodní čelisti u čtyř chromozomálních druhů druhového komplexu z Izraele a Egypta: *Nannospalax galili* (2n=52), *N. golani* (2n=54), *N.*

carmeli (2n=58), *N. judaei* (2n=60) (Nevo 1999, Corti et al. 1996). V této studii se zaměřili na spodní čelist, jelikož představuje potencionálně bohatý zdroj informací o adaptivních procesech. Na obrázku 5 jsou ukázány pozice sledovaných landmarků a na obrázku 6 výsledky PCA analýzy, které ukazují, jak jsou jednotlivé druhy a jejich populace navzájem podobné ve tvaru spodní čelisti. První komponenta PC1 je reprezentována ekogeografickým vektorem, který odráží proměnné zeměpisné šířky (latituda) a teploty. Typ půdy spolu s ostatními ekogeografickými proměnnými, typem vegetace a množstvím srážek ovlivňují texturu půdy (Corti et al. 1996).



Obr. 5: Obrázek levé spodní čelisti s vyznačenými landmarky, pohled z linguální strany a shora (Corti et al. 1996).

Populace stejného druhu sdílí podobné PC skóre (obr. 6), jsou si tedy v morfologii lebky podobnější. Největší rozdíly v pozicích studovaných bodů (tzv. „landmarků“) na lebce vykazovaly ty, které jsou odpovědné za délku diastemy, pozice některých molárů na spodní čelisti, tj. přední část zubního lůžka druhého moláru, zakřivení spodní čelisti mezi třetím molárem a otvorem spodní čelisti (*foramen mandibulae dorsalis*), přední část zubního lůžka třetího moláru, délka svalového a kloubního výběžku, ale také celková délka spodní čelisti (Corti et al. 1996).



Obr. 6: Analýza hlavních komponent (PCA) 15 populací 4 chromozomálních druhů *Nannospalax ehrenbergi* z Izraele a Egypta. Vlevo: bodový diagram s komponentami PC1 a PC2; vpravo: bodový diagram s komponentami PC1 a PC3. Chromozomové druhy jsou reprezentovány kruhy, 2n=52; čtverci, 2n=54; trojúhelníky, 2n=58; kosočtverci, 2n=60; plný kruh, Egyptská populace 2n=60 (Corti et al. 1996).

Největší změny tvaru na spodní čelisti jsou prodloužení vrcholu svalového výběžku a výběžku, kde se upínají žvýkácké svaly (*processus massetericum*), které se od sebe vzájemně odchyľují při otevírání a zavírání tlamy. Spodní čelist má tendenci se prodloužit nejvíce u izolované populace ze Sede Boquer (2n=60) a nejméně u Egyptské populace (2n=60), což může být u populace ze Sede Boquer vysvětleno tím, že žije v měkkých písčitéch půdách a v izolaci od ostatních populací. U Egyptské populace ovšem tyto změny nelze jednoduše vysvětlit. U těchto dvou populací jsou také nejvíce viditelné rozdíly ve výše zmíněných výběžcích na spodní čelisti. Relativní prodloužení a oddálení těchto výběžků může být hlavní změnou ve schopnosti hrabat. Je velmi pravděpodobné, že fylogenetické vztahy v rámci druhového komplexu *Nannospalax ehrenbergi* hrály v evoluci morfologie zásadní roli – morfologicky nejvíce odlišné jsou populace *N. judaei* (2n=60, izolované populace z Egypta a Sede Boquer v jižním Izraeli), které žijí izolovaně a jsou tedy ostatním populacím fylogeneticky vzdálené. Z ostatních izraelských populací se od sebe nejvíce ve sledovaných znacích na spodní čelisti liší populace z Alma a Kerem Ben Zimra, což jsou populace stejného druhu, *N. galili* (2n=52), žijící v těsné blízkosti bez reprodukční bariéry. Rozdíly ve tvaru spodní čelisti mohou být adaptacemi na rozdílné typy půd, ve kterých žijí, tj. měkká rendzina a tvrdší basalt. Jestli typ půdy ovlivňuje tvar spodní čelisti je ovšem třeba ověřit na větším vzorku. Typ půdy ovšem sám o sobě nevysvětluje trend ve změně tvaru spodní čelisti, ale změna tvaru je spíše ovlivněna kombinací všech ekogeografických proměnných (Corti et al. 1996). Velikost spodní čelisti, stejně jako celková velikost těla (Nevo et al. 1986), se mezi

druhy liší, a to tak, že se spodní čelist zmenšuje u populací/druhů žijících směrem na jih a východ. Takovýto trend velmi dobře koreluje s ekologickým gradientem aridity, kdy aridita a zastoupení méně produktivních habitatů narůstá směrem na jih a východ (Corti et al. 1996).

Důležitým faktorem, který úzce souvisí s funkční anatomií lebky, spodní čelisti a žvýkáci svaloviny je síla skusu. Podzemní hlodavci potřebují mít větší sílu skusu, aby se dokázali prokousat i tou nejtvrděší půdou, proto mají "chisel-tooth diggers" obecně větší sílu skusu než "scratch diggers" (Borges et al. 2017, Kraus et al. 2022). Tento rozdíl v síle skusu, ale také způsobu hrabání, je spojen především s obýváním odlišných (mikro)habitatů s různými typy půd (Borges et al. 2017). Sílou skusu se u afrických rypošů (Bathyergidae) zabývala Kraus et al. (2022), kde měřili *in vivo* sílu skusu. Kromě rodu *Bathyergus*, který je „scratch digger“, jsou v této čeledi zástupci "chisel-tooth diggers", kteří okupují habitaty lišící se v půdních charakteristikách, klimatických faktorech a potravních parametrech zdrojů potravy (např. Lövy et al. 2012). Kraus et al. (2022) testovali jaký vliv má klimatická variabilita (roční srážky, sezonalita, roční průměrná teplota) a půdní charakteristiky (hustota, obsah jílu, písku a hrubých fragmentů, a obsah organického uhlíku) na variabilitu v síle skusu. Zjistili, že velikost těla je hlavním prediktorem síly skusu u rypošovitých a slouží tedy jako nejvíce univerzální determinant síly skusu, tak jak to platí u všech doposud zkoumaných obratlovců (např. Aguirre et al. 2002, Freeman a Lemen 2008, Van Daele et al. 2009). Zajímavé zjištění je, že zatímco větším druhům rypošů jejich velikost těla sama o sobě zajišťuje dostatečně silný skus pro hrabání, druhy s menší velikostí těla mají sílu skusu relativně větší, než by odpovídalo jejich velikosti, což naznačuje, že existuje selekční tlak na zvýšení síly skusu, který pravděpodobně souvisí s náročností hrabání. Residuální variabilita v síle skusu (po odečtení vlivu velikosti těla) je u této skupiny ovlivněna některými půdními a klimatickými parametry, jako jsou tvrdost, hustota a vlhkost půdy, obsah písku, jílu a hrubých fragmentů, a roční srážky a sezonalita. Jak bylo očekáváno, "chisel-tooth diggers" mají větší sílu skusu než "scratch digger" *Bathyergus suillus*, který má všeobecně nejnižší sílu skusu po odfiltrování vlivu velikosti těla (jde o největší druh v rámci rypošovitých). Zajímavé je, že *Fukomys damarensis* žijící v písčitéch půdách stejně jako *B. suillus*, je typickým „chisel-tooth digger“ a jedním z druhů s největší silou skusu napříč Bathyergidae. I když analýzy prokázaly rozdíly v půdních charakteristikách habitatů obývaných *F. damarensis* a *B. suillus*, je ale nepravděpodobné, že by tyto rozdíly měly vliv na tak rozdílnou sílu skusu. Výsledky Kraus et al. (2022) dále naznačují, že síla skusu odráží efekt kvality půdy spolu s charakteristikami dešťových srážek. Druhy s vyšší silou skusu mají tendenci obývat prostředí charakterizované nižšími ročními

dešťovými srážkami, delším obdobím sucha, a přítomností hrubších půd s menším množstvím jílu a obsahem organického uhlíku (Kraus et al. 2022). V čeledi Bathyergidae se druhy liší také sociální organizací (sociální vs. solitérní), jejíž efekt však nebyl statisticky signifikantní a na sílu skusu tedy neměl vliv. Na příkladu afrických rypošů se podařilo ukázat, že u podzemních hlodavců je síla skusu kromě velikosti těla také ovlivněna ekologickými podmínkami, respektive charakteristikami půdy, které ovlivňují náročnost hrabání, a tedy i hrabací aparát. Rozdílná síla skusu vede k důležitým změnám ve funkční morfologii lebky (Kraus et al. 2022), což by mohlo být námětem pro další výzkum.

Jak tvrdost půdy ovlivňuje sílu skusu, morfologii lebky a spodní čelisti u druhově bohatého rodu *Ctenomys* (Hystricognathi: Ctenomyidae) zkoumali (Borges et al. 2017). Tukotukovití (*Ctenomys*) obývají řadu habitatů, především otevřené prostory zahrnující travní porosty, stepi, pouště a písečné duny (Redford a Eisenberg 1992), ale několik druhů obývá také lesní habitaty (Gardner et al. 2014). Tyto otevřené prostory se liší v tvrdosti a kompaktnosti půdy a v množství zdrojů potravy, což jsou charakteristiky, které ovlivňují hrabací aparát podzemních hlodavců (např. Vleck 1981, Heth 1989). Borges et al. (2017) zjistili, že druhy s větší silou skusu mají širší lebku a robustnější spodní čelist, zatímco druhy s menší silou skusu mají lebku i spodní čelist prodlouženou a užší, což souhlasí i s dalšími studii na jiných savcích (např. Nogueira et al. 2009, Maestri et al. 2016). Výsledky dále ukazují, že v tvrdších půdách žijí jak druhy s vyšší, tak i s nižší silou skusu, což je pravděpodobně dáno vyšší potravní nabídkou ve tvrdších půdách, zatímco v měkkých půdách byly přítomny jen druhy s menší silou skusu. Druhy navíc mohou měnit své strategie pro hrabání (Stein 2000, Becerra et al. 2011) a/nebo tvar a velikost podzemních systémů (Heth 1989), za účelem přístupu k většímu množství potravy. Borges et al. (2017) spolu s dalšími studii ukazují, že variabilita ve tvaru lebky souvisí se silou skusu, a že tyto změny na lebce jsou ovlivněny charakteristikami půdy (např. Verzi et al. 2010, Becerra et al. 2011), a rozšiřují znalosti o interakci mezi morfologií a prostředím, ve kterém zvířata žijí.

4. Shrnutí funkční morfologie lebky u savců

Funkční morfologie lebky u savců je ovlivněna potravní ekologií, a především u podzemních hlodavců rozdílnými ekologickými podmínkami prostředí (klimatické podmínky, charakteristiky půdy). Druhy živící se tvrdou potravou (herbivoři, granivoři) a striktně podzemní druhy („chisel-tooth diggers“) žijící v tvrdších půdách, mají některé společné znaky, jako je větší síla skusu, se kterou je spojená také podobná morfologie lebky: robustní zygomatické oblouky, kratší a širší lebka a spodní čelist, kratší a širší rostrum a dobře vyvinutý šijový hřeben, na který se napojuje krční svalovina. Podzemní druhy, které k hrabání používají „chisel-tooth digging“ strategii, mají navíc proodontní postavení řezáků k uvolňování půdy. Druhy s menší silou skusu živící se měkčí potravou (insektivori) a podzemní druhy „sratch diggers“ mají naopak menší zygomatické oblouky, delší a užší lebku a spodní čelist, a delší a užší rostrum. „Scratch diggers“ mají adaptace spíše na končetinách, jako jsou zvětšené drápy a robustní kosti předních končetin, a postavení řezáků je méně proodontní. Výsledky studií věnujících se funkční morfologii lebky v souvislosti s ekologickými faktory jsou shrnuty v tabulce 1.

Tabulka 1: Shrnutí studií o funkční morfologii lebky u savců.

Studie	Metody	Výsledky studie
Nogueira et al. 2009 Santana et al. 2012	2D geometrická morfometrie a Analýza hlavních komponent (PCA)	Kratší rostrum, robustnější zygomatické oblouky, lépe vyvinutý šijový hřeben, kratší lebka u druhů s vyšší silou skusu, zatímco druhy s menší silou skusu mají delší rostrum, menší zygomatické oblouky, méně vyvinutý šijový hřeben, a delší lebku
Grossnickle 2020	PGLS regrese a pANOVA	Delší úhlový výběžek u herbivorů a kratší zadní část čelisti u herbivorů, delší řada molárů a větší hloubka molárů u hlodavců, a kratší řada molárů a menší hloubka molárů u nehlodavců
de Mourné Budadé et al. 2016	2D geometrická morfometrie a Analýza hlavních komponent (PCA)	Klima má větší vliv na morfologickou variabilitu než kompetice
Maestri et al. 2016	2D geometrická morfometrie	Herbivoři, granivoři mají vyšší sílu skusu, kratší a širší rostrum, širší zygomatické oblouky, kratší spodní čelist oproti insektivorům, kteří mají menší sílu skusu, menší zygomatické oblouky, delší a užší rostrum, a delší spodní čelist
Hennekam 2021	3D geometrická morfometrie	Vyboulená lebeční klenba, zkrácené rostrum u stromových druhů oproti velkým terestrickým druhům se zploštělou lebku a delším rostrem

Rodrigues a Damette 2022	3D geometrická morfometrie	Rozšířené zygomatické oblouky, masivní žvýkací a krční svalovina, více proodontní postavení řezáků u zástupců „chisel-tooth diggers“, většina jsou ale „scratch diggers“ s menšími zygomatickými oblouky, méně vyvinutou svalovinou, bez proodontního postavení řezáků
Morgan et al. 2017	Analýza hlavních komponent (PCA)	Robustní a široké zygomatické oblouky, dobře vyvinutý šíjový hřeben, krátká spodní čelist, silné řezáky s proodontním postavením u zástupců „chisel-tooth diggers“, zatímco „scratch diggers“ mají menší a užší zygomatické oblouky, méně vyvinutý šíjový hřeben, delší spodní čelist
Marcy et al. 2013, 2016	Analýza hlavních komponent (PCA)	Více proodontní postavení řezáků u větších druhů a u druhů obývajících tvrdší půdy oproti druhům obývajících měkčí půdy s méně proodontním postavením řezáků
Barčiová et al. 2009	2D geometrická morfometrie	Kratší rostrum u populací rypoše stříbřitého žijících v tvrdších půdách a delší rostrum u populací z měkčích půd
Fournier et al. 2021	3D geometrická morfometrie	Mohutné zygomatické oblouky, kratší rostrum, proodontní postavení řezáků, mohutnější svalovina u „chisel-tooth digging“ rodů a menší zygomatické oblouky, delší rostrum, méně vyvinutá svalovina u „scratch digging“ rodů
Corti et al. 1996	3D geometrická morfometrie	Kratší spodní čelist, diastema a oblast molárů, krátký svalový výběžek u druhů/populací žijících v tvrdších půdách, oproti druhům/populacím z měkčích půd s delší spodní čelistí, diastemou a oblastí molárů, delší svalový výběžek
Kraus et al. 2022	Analýza hlavních komponent (PCA)	"Chisel-tooth diggers" mají větší sílu skusu než „scratch diggers“, síla skusu je ovlivněna ekologickými podmínkami a velikostí těla
Borges et al. 2017	2D geometrická morfometrie	Širší lebka, širší rostrum, robustnější zygomatické oblouky u druhů s větší silou skusu žijících v tvrdších půdách, oproti druhům z měkčích půd s užší lebkou a rostrem, menšími zygomatickými oblouky a menší silou skusu

5. Slepci (Spalacinae)

Druhy z podčeledi Spalacinae jsou striktně podzemní hlodavci žijící v oblastech s různými typy půd a odlišnými klimatickými podmínkami, a to od přímořských oblastí až po ty vysoko v horách (Savic a Nevo 1990, Nevo 1999). Tito solitérní hlodavci obývají Eurasii, především pak oblast východního Středomoří (Nevo 1999). Slepci mají řadu adaptací pro život v podzemí, díky čemuž se stali evolučním modelem speciace a adaptací na podzemní život (Nevo et al. 2001, Nevo 2013, He et al. 2019, Fournier et al. 2021). Jsou to zástupci „chisel-tooth diggers“, a spolu s řezáky by mohli používat také pohyby hlavy k posouvání půdy, s čímž by mohl souviset dobře vyvinutý šijový hřeben a mohutná krční svalovina, která se na něj upíná (Hildenbrand 1985, Laville et al. 1989, Stein 2000). Důležitým aspektem, který hrál v evoluci slepců důležitou roli, je environmentální stres, jako je úplná tma, energetická náročnost hloubení tunelů, nízká produktivita podzemního prostředí, hypoxie a hyperkapnie (viz. úvod). Nejlépe to dokládá fakt, že u slepců došlo vlivem života v podzemí k degeneraci očí. Ty jsou překryté kůží, ale kupodivu si zachovaly strukturálně funkční retinu k vnímání světla, což jim umožňuje vnímání světelných impulzů, a obecně světelné podmínky během dne, které pravděpodobně slouží k synchronizaci cirkadiálních rytmů (Haim et al. 1983, Savic a Nevo 1990, Necker et al. 1992, Nevo 2013). Pozdější evoluce po ztrátě zraku zahrnuje rozvoj somatosenzoriky a dalších adaptivních znaků kompenzujících ztrátu zraku jako jsou seismické, magnetické, sluchové adaptace, a systémy chemické komunikace (Nevo 2013). Slepci také mají adaptace na hypoxii a hyperkapnii v transportním systému kyslíku, dosažené zvýšením proudění vzduchu v podzemním systému (ventilaci) a redukcí gradientu tlaku kyslíku na difusní bariéry (plíce-krev, krev-tkáň), které společně zajišťují dostatečný transport kyslíku (Arieli 1990, Nevo 2013). Mezi konvergentní adaptace se řadí také potravní generalismus, K-strategie, intra-specifická kompetice a s ní spojené agresivní teritoriální chování (Nevo 2013).

Jedním z taxonů je druhový komplex *Nannospalax ehrenbergi* zahrnující čtyři chromozomální druhy: *Nannospalax galili* (2n=52), *N. golani* (2n=54), *N. carmeli* (2n=58), *N. judaei* (2n=60). Tyto čtyři chromozomální druhy mají řadu genetických, ekologických, biochemických, morfologických, fyziologických a behaviorálních adaptací, které je charakterizují podle typu konkrétních klimatických podmínek, ve kterých žijí (Nevo et al. 2000, 2001). Hybnou silou ekologické a chromozomální speciace u rodu *Nannospalax* v Izraeli byl podle všeho trend zvyšujícího se sucha, které se objevilo v Pleistocénu, během

posledních 2-2,35 milionů let (Nevo 1999, Nevo et al. 2001). Vznikly tak výše zmíněné čtyři chromozomální druhy rodu *Nannospalax*, které jsou spojené s klimatickými režimy se zvyšujícím se aridním stresem jižně ($2n = (52, 54) \rightarrow 58 \rightarrow 60$) a východně ($2n = 52 \rightarrow 54$), které tak reprezentují ekologický adaptivní trend (Nevo et al. 2001, Nevo 2013). Tyto čtyři druhy tedy obývají rozdílné klimatické regiony, které jsou charakterizovány odlišnými kombinacemi vlhkosti a teploty, díky čemuž se předpokládá, že speciace u podčeledi Spalacinae spočívá v adaptacích na lokální ekologické podmínky a gradient aridity (Nevo 1991, Nevo et al. 1994).

Výše zmíněné čtyři chromozomální druhy druhového komplexu *N. ehrenbergi* se liší velikostí těla, kdy druhy žijící na severu v chladnějším a více produktivním prostředí mají větší velikost těla než jižní druhy žijící v teplém, suchém a méně produktivním prostředí (Nevo et al. 1986). Ke snížení velikosti lebky a těla mezi severními a jižními druhy dochází v pořadí: *N. galili* \rightarrow *N. golani* \rightarrow *N. carmeli* \rightarrow *N. judaei*, tedy ze severu na jih, což souhlasí s jejich evolucí podél gradientu aridity (Nevo 1999, Nevo et al. 2001). Dalším znakem, ve kterém se druhy liší je celková tloušťka skloviny na vnější straně řezáků, což je znak spojený s tvrdostí půdy. Nejvíce se liší *N. judaei* ($2n = 60$), který má nejtenčí vrstvu skloviny na řezácích a žije v nejměkčí půdě. Nejtlustší vrstvu skloviny na vnější straně řezáků má *N. golani* ($2n = 54$) žijící v nejtvrděší půdě. *Nannospalax galili* ($2n = 52$) spolu s *N. carmeli* ($2n = 58$) měli tloušťku skloviny podobnou, a žijí v podobných typech půd. Tlustá vrstva skloviny na vnější straně řezáků tedy může být funkčně výhodná při hrabání, především v tvrdších půdách, což platí také u ostatních podzemních hlodavců (např. Geomyidae, Bathyergidae) (Flynn et al. 1987). Potencionálně bohatým zdrojem informací na fylogenetické a adaptivní procesy by mohla být spodní čelist, jelikož rod *Nannospalax*, stejně jako ostatní podzemní hlodavci, používají k uvolňování půdy, respektive k hrabání podzemních tunelů, primárně spodní řezáky (Corti et al. 1996, Nevo et al. 2001). Ve výše zmíněné studii se Corti et al. (1996) detailně zabývali právě znaky na spodní čelisti a zjistili, že populace druhů z druhového komplexu *N. ehrenbergi* si byly v morfologii lebky relativně podobné, až na dvě výjimky: izolované populace *N. judaei* z Egypta a Sede Boquer, a dále dvě velmi blízké populace *N. galili* žijící ve dvou ekologicky odlišných půdách. Tyto změny v morfologii spodní čelisti jsou spojované s biogeografií a současnou ekologií, což naznačuje, že speciace v rámci druhového komplexu *N. ehrenbergi* byla pravděpodobně ovlivněna ekologickými faktory (Corti et al. 1996). Významná část morfologické variability lebky a velikosti těla u čtyř druhů izraelských slepců byla skutečně vysvětlena variabilitou v klimatických faktorech, a to hlavně kombinací proměnných teplot

a srážek (Nevo et al. 1988). Mezipopulační rozdíly v morfologii u izraelských slepců jsou spojené s typem půdy, kde dané populace žijí, a mohou dosahovat podobných rozdílů jako u mezidruhových srovnání. To je pravděpodobně dáno tím, že lokální populace vykazují vyšší stupeň morfologické diverzity, a v několika případech se významně liší i populace spolu sousedící, a to i na velmi malé vzdálenosti (Nevo et al. 2001).

4.1 Možná ekologická speciace u slepce galilejského (*Nannospalax galili*)

Slepec galilejský (obr. 7) je jedním ze čtyř druhů druhového komplexu *N. ehrenbergi* (Nevo et al. 2000, 2001). Tento dlouhověký, soliterní hlodavec obývá východní část pohoří Horní Galileje na severu Izraele, kde převládá hlavní typ půdy terra-rossa. Slepec galilejský obývá v rámci svého areálu mnoho typů půd, ale zde zmíním pouze dva typy půd, ve kterých populace slepců žijí v těsné blízkosti – jde o dvě lokality tvořené vyvřelými čedičovými „ostrovy“, pokryté čedičovou půdou (bazalt) a obklopené původnější vápenatou půdou (rendzina) (Hadid et al. 2013, Lövy et al. 2017). Dříve bylo zjištěno, že populace slepce galilejského z těchto dvou půd jsou geneticky odlišné (Hadid et al. 2013, Li et al. 2015, 2016), i když žijí v těsné blízkosti a bez fyzické bariéry. Avšak stále u nich dochází k omezenému toku genů, především z tvrdšího bazaltu do měkčí rendziny (Li et al. 2016). Rozdílné ekologické podmínky a konkrétně u slepců preference pro půdu, na kterou jsou lépe uzpůsobeni, mohou potencionálně vést ke vzniku reprodukční bariéry, kdy jedinci z jedné půdy preferují páření s jedinci, kteří žijí ve stejném typu půdy (Lövy et al. 2017). Díky tomu, že mezi populacemi žijícími v těchto dvou půdách není žádná fyzická bariéra bránící toku genů, je slepec galilejský možným druhem, u kterého by mohla probíhat ekologická speciace zapříčiněná právě rozdílnými ekologickými podmínkami těchto půd (Hadid et al. 2013, Lövy et al. 2015, 2017).



Obr. 7: *Nannospalax galili*.

Obě půdy, tedy bazalt (obr. 8) a rendzina (obr. 9), vznikly v typických podmínkách středomořského klimatu charakterizovaného každoročním střídáním dlouhého, suchého a horkého léta a krátké, studené a deštivé zimy (Lövy et al. 2015). I přes stejné makroklimatické podmínky se tyto půdy liší, a to v mnoha aspektech. Čedičové podloží bazaltu je vulkanického původu, zatímco křídové podloží rendziny je starší sedimentární hornina (Gradstein et al. 1994, Weinstein et al. 2006). Bazalt je v porovnání s vápenatou rendzinou tvrdší a hutnější, ale na druhou stranu má vyšší potravní nabídku, tedy vyšší druhovou diverzitu geofytů i vyšší hustotu podzemních zásobních orgánů rostlin, ale také nadzemní biomasu vegetace (bylin a trav). Rendzina je měkčí, sušší a má nižší potravní nabídku, navíc jsou zde podzemní orgány rostlin řídce roztroušeny (Lövy et al. 2015, 2017). Jedním z důležitých faktorů ovlivňující náročnost hrabání v těchto půdách je množství půdní vody, která ovlivňuje hutnost, soudržnost, a pevnost dané půdy (Nevo et al. 2001, Lövy et al. 2015). V průběhu dlouhého období sucha půdy rychle vysychají a stávají se velmi tvrdými, především půdy bohaté na jílu (Lövy et al. 2015). V případě bazaltu a rendziny se uvažuje o tom, že i když obě tyto půdy během období sucha výrazně vysychají, je bazalt relativně tvrdší díky vyššímu obsahu jílu (Smith et al. 1985, Grishkan et al. 2008, Lövy et al. 2015). Lepší podmínky pro hrabání nastávají při zvýšení půdní vlhkosti v zimním období dešťů. Ve studii Lövy et al. (2015) ale zjistili, že půdy se mohou lišit svou zpracovatelností i během období dešťů, kdy kombinace vysoké vlhkosti a jílu u bazaltu způsobuje, že půda se velmi lépe a je více plastická. Celkově tedy platí, že pro slepce žijící v bazaltu je hrabání pravděpodobně

náročnější než pro populace žijící v rendzině, a to v průběhu celého roku (Hillel 1998, Lövy et al. 2015).



Obr. 8: Čedičová půda, bazalt.



Obr. 9: Vápenatá půda, rendzina.

Důležité je zjištění, že slepci z obou typů půd preferovali hrabání v tom typu půdy, ve kterém byli odchyceni, ale pouze když byla vlhká - po vysušení preferovali hrabat v rendzině, což ale bylo statisticky významné pouze u jedinců žijících v rendzině (Lövy et al. 2017). Tyto výsledky naznačují, že pravděpodobným vodítkem pro hrabání ve vlhké půdě jsou pro slepce olfaktorické podněty (pachy), na základě kterých jsou schopni rozeznat půdní typy (Lövy et al. 2017, 2020). Olfaktorická orientace je pro slepce, a ostatní podzemní hlodavce, velmi důležitá, jelikož pod zemí, kde je tma, je orientace pomocí zraku nemožná (Müller-Schwarze 2006). Olfaktorická orientace je důležitá při lokalizování potravy, sociální reorganizaci a při výběru partnerů (Heth a Todrank 2007). Také můžeme předpokládat, že pomocí této orientace odlišují mezi půdami, jelikož bazalt a rendzina ve studované oblasti se liší vegetací (Hadid et al. 2013, Lövy et al. 2015, 2017), která pravděpodobně poskytuje olfaktorické podněty nezbytné k odlišení těchto půd. Schopnost detekovat olfaktorické podněty je ovlivněna vlhkostí substrátu, kdy ve vlhkých půdách je jejich detekce snazší, než v půdách vysušených (Vander Wall 1995, Taraborelli et al. 2009). Preference pro známou půdu, spíše než pro půdu s vyšší potravní nabídkou, naznačuje, že existuje buď preference genetická a/nebo naučená. Lövy et al. (2017) navrhují, že pravděpodobnější je preference pro známou půdu skrze imprinting pachů z dané půdy v raných stádiích vývoje slepců a díky silné preferenci pro konkrétní půdu by mohlo docházet ke vzniku prezygotické reprodukční bariéry, která vede k ekologické speciaci.

Již dříve se zjistilo, že populace nejen slepce galilejského, ale všech chromozomálních druhů z druhového komplexu *N. ehrenbergi*, se liší v morfologii lebky v závislosti na typu obývané půdy (viz. výše). K podobným závěrům došla i řada dalších studií na podzemních

hlodavcích, kde se potvrdil vliv podmínek prostředí na morfologii lebky (např. Barčiová et al. 2009, Marcy et al. 2013, 2016, Hennekam 2021). Na základě dostupných informací předpokládám, že ekologicky odlišné podmínky půd vytváří odlišné selekční tlaky na populace slepce galilejského, což by se mohlo projevit v odlišné funkční morfologii lebky. Při platnosti této hypotézy navrhuji, že populace slepce galilejského z tvrdšího a hutnějšího bazaltu bude mít morfologii lebky a spodní čelisti lépe uzpůsobenou na efektivnější hrabání než populace z měkčí rendziny, jelikož odlišné půdní charakteristiky dělají bazalt více náročný pro hrabání, a tato náročnost se pravděpodobně může odrážet v aparátu hrabání, a tedy i morfologii lebky a spodní čelisti (Lövy et al. 2015, 2017). Toto tvrzení je navíc podpořeno předešlou studií Corti et al. (1996, viz. výše), ve které se tyto dvě populace žijící v bazaltu a rendzině výrazně lišily v celkovém tvaru a velikosti spodní čelisti.

6. Navržení znaků pro plánovanou analýzu pomocí geometrické 3D morfometrie

Na základě nastudovaných informací o funkční morfologii lebky navrhuji použít znaky shrnuté v tabulce 2 pro dále plánovanou analýzu morfologie lebky u tří populací slepce galilejského pomocí geometrické 3D morfometrie. Cílem této analýzy bude porovnat míru adaptací pro život ve třech rozdílných půdách (bazalt, rendzina a terra-rossa), ve kterých populace slepce galilejského žijí, a zjistit, jestli funkční morfologie lebky odráží rozdíly ovlivňující hrabání v těchto třech půdách. Jelikož je terra-rossa dominujícím typem půdy v oblasti výskytu slepce galilejského, je potřeba ji pro porovnání do analýz také zahrnout spolu s bazaltem a rendzinou.

Tabulka 2: Vybrané znaky pro plánovanou analýzu u slepce galilejského pomocí geometrické 3D morfometrie.

Vybraný znak	Znak u populace z čedičové půdy	Znak u populace z vápenaté půdy	Funkce znaku	Reference
Délka a šířka lebky	Kratší a širší lebka	Delší a užší lebka	Vyšší síla skusu	Santana et al. 2012, Maestri et al. 2016, Borges et al. 2017, Morgan et al. 2017, Rodrigues et al. 2023
Délka a šířka spodní čelist	Kratší a širší spodní čelist	Delší a užší spodní čelist	Vyšší síla skusu	Corti et al. 1996, Maestri et al. 2016, Borges et al. 2017
Šířka zygomatických oblouků	Robustnější a širší zygomatické oblouky	Méně robustní a užší zygomatické oblouky	Větší plocha pro upevnění žvýkací svaloviny a vyšší síla skusu	Nogueira et al. 2009, Morgan et al. 2017, Rodrigues et al. 2023
Délka rostra	Kratší rostrum	Delší rostrum	Vyšší síla skusu	Barčiová et al. 2009, Nogueira et al. 2009, Maestri et al. 2016, Morgan et al. 2017
Postavení řezáků	Více proodontní postavení řezáků	Méně proodontní postavení řezáků	Efektivnější vykusování půdy	Stein 2000, McIntosh a Cox 2016, Fournier et al. 2021, Rodrigues et al. 2023
Šíjový hřeben	Lépe vyvinutý šíjový hřeben	Hůře vyvinutý šíjový hřeben	Napojení krční svaloviny, snazší vyhrabávání půdy z tunelu pomocí hlavy	Nogueira et al. 2009, Morgan et al. 2017
Mohutnost krční svaloviny	Více vyvinutá krční svalovina	Méně vyvinutá krční svalovina	Snazší vyhrabávání půdy z tunelu pomocí hlavy	Morgan et al. 2017

Mohutnost svaloviny (<i>m. masseter</i> , <i>m. temporalis</i>)	Více vyvinutá svalovina	Méně vyvinutá svalovina	Vyšší síla skusu	Santana et al. 2012, Fournier et al. 2021
---	-------------------------	-------------------------	------------------	---

7. Závěr

Variabilita v morfologii lebky u savců je ovlivněna především potravní ekologií a prostředím, ve kterém žijí. Potravní ekologie hraje roli především u savců s odlišnými potravními strategiemi (herbivorie, faunivorie a omnivorie), jelikož odlišné druhy potravy se odráží v morfologii lebky potřebné pro efektivní zpracování daného typu potravy (např. Nogueira et al. 2009, Grossnickle 2020, Hennekam 2021). U podzemních hlodavců žijících se víceméně stejnou potravou (zásobní orgány rostlin) mají na morfologii lebky zásadní vliv ekologické podmínky podzemního prostředí, které ovlivňují energetickou náročnost hloubení tunelů (Borges et al. 2017, Fournier et al. 2021, Kraus et al. 2022, Rodrigues et al. 2023). Těmito podmínkami jsou například tvrdost, vlhkost a plasticita půdy, objemové množství jílu a další. (např. Vleck 1979). V závislosti s odlišnými charakteristikami půdy se vyvinuly dva způsoby hrabání nor, tzv. "scratch digging" v měkčích půdách, a "chisel-tooth digging" v tvrdších půdách (Lessa a Thealer 1989, McIntosh a Cox 2016). Tyto dva způsoby se liší v morfologii lebky, kdy „chisel-tooth diggers“ mají kratší a širší lebku a spodní čelist, širší zygomatické oblouky, kratší rostrum a proodontní postavení řezáků oproti tzv. „scratch diggers“, kteří mají adaptace především na končetinách (prodloužené drápy, robustní kosti předních končetin) (např. Stein 2000, Borges et al. 2017, Morgan et al. 2017, Fournier et al. 2021, Rodrigues et al. 2023).

Jedním z ideálních kandidátů na studium adaptací na lebce je slepec galilejský (*Nannosaplix galili*), a to především díky mnohým adaptacím spojených s jeho striktně podzemním způsobem života. U slepce galilejského žijícího v severním Izraeli se dlouhodobě studují dvě populace obývající odlišné typy půd, měkčí a sušší vápenatou půdu (rendzinu), a tvrdší a hutnější čedičovou půdu (bazalt), které se liší svými ekologickými charakteristikami (Hadid et al. 2013, Lövy et al. 2015, 2017). Navíc se tyto dvě populace liší geneticky (Hadid et al. 2013, Li et al., 2015, 2016), i když jsou v přímém kontaktu bez fyzické bariéry. Tato genetická odlišnost může ukazovat na to, že každá populace je přizpůsobena na jeden typ půdy, ve kterém žije, což ji znevýhodňuje k životu v druhé půdě. Díky tomu se tedy nabízí možnost, že u slepce galilejského by mohla probíhat ekologická speciace (Hadid et al. 2013., Lövy et al. 2015, 2017).

Cílem mé bakalářské práce bylo na základě literární rešerše zhodnotit funkční morfologii lebky u savců, především podzemních hlodavců a na základě nastudovaných informací navrhnout výše zmíněné morfologické znaky, které se jeví jako vhodné pro pozdější

magisterskou práci. V plánované magisterské práci bude mým cílem pomocí geometrické 3D morfometrie porovnat morfologii lebky u tří populací slepce galilejského žijících v půdách lišících se svými ekologickými charakteristikami (bazalt, rendzina a terra-rossa), porovnat míru adaptace pro život v těchto půdách, a zjistit, zda funkční morfologie lebky a spodní čelisti odráží rozdíly, které ovlivňují efektivnost hrabání v těchto půdách.

Literatura

- Aguirre L. F., Herrel A., van Damme R., Matthysen E., (2002). Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Biological Sciences* 269. 1271-1278.
- Aguirre L. F., Herrel A., Van Damme R., Matthysen E., (2003). The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology* 17. 201-202.
- Alroy J. (1999). The fossil record of North American mammals: evidence for a Paleocene evolutionary radiation. *Systematic Biology* 48. 107-118.
- Arieli R., (1990). Adaptation of the mammalian gas transport system to subterranean life. In: Nevo E., Reig O. A., (eds) *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels*. Wiley-Liss, New York. 251-514.
- Arregoitia L. D. V., Fisher D. O., Schweizer M., (2017). Morphology captures diet and locomotor types in rodents. *Royal Society Open Science* 4.
- Barčiová L., Šumbera R., Burda H., (2009). Variation in the digging apparatus of the subterranean silvery mole-rat, *Heliophobius argenteocinereus* (Rodentia, Bathyergidae): the role of ecology and geography. *Biological Journal of the Linnean Society* 97. 822-831.
- Bazzani A., D'Ambrosio R., Freguglia P., Venturino E., Del Gallo M., Ercole C., Matteucci F., (2019). Dynamical model for sympatric speciation in an ecological niche. *Theoretical Biological Forum* 112. 13-22.
- Becerra F., Casinos A., Vassallo A. I., (2013). Biting performance and skull biomechanics of chisel tooth digging rodents (*Ctenomys tuconax*; Caviomorpha; Octodontoidea). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 319. 74-85.
- Becerra F., Echeverría A. I., Casinos A., Vassallo A. I., (2014). Another one bites the dust: Bite force and ecology in three caviomorph rodents (Rodentia, Hystricognathi). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 321. 220-232.
- Becerra F., Echeverría A., Vassallo A. I., Casinos A., (2011). Bite force and jaw biomechanics in the subterranean rodent Talas tuco-tuco (*Ctenomys talarum*) (Caviomorpha: Octodontoidea). *Canadian Journal of Zoology* 89. 334-342.
- Begall S., Burda H., Schleich C. E., (2007). *Subterranean Rodents: News from Underground*. Springer, Německo.
- Beltman J. B., Metz J. A. J., (2005). Speciation: more likely through a genetic or through a learned habitat preference? *Proceedings of The Royal Society* 272. 1455-1463.
- Bennett N. C., Jarvis J. U. M., (2004). *Cryptomys damarensis*. *Mammalian Species* 756. 1-5.
- Beolchini F., Corti M., (2004). The taxonomy of the genus *Tachyoryctes*: a gemetric morphometric approach. *Italian Journal of Morphology* 71. 35-43.

- Biewener A. A., Patek S. N., (2018). *Animal Locomotion*. (second edition). *Oxford University Press*, Oxford.
- Borges L. R., Maestri R., Kubiak B. B., Galiano D., Fornel R., Freitas T. R. O., (2017). The role of soil features in shaping the bite force and related skull and mandible morphology in the subterranean rodents of genus *Ctenomys* (Hystricognathi: Ctenomyidae). *Journal of Zoology* 301. 108-117.
- Brown J. H., Maurer B. A., (1989). Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243. 1145-1150.
- Buffenstein R., (2000). Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats: a Bathyergid perspective. *Mammalia* 60. 591-605.
- Burda H., (2001). Determinants of the distribution and radiation of African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia): ecology or geography? IN: Marcus L. F., Corti M., Loy A., Naylor G. J. P., Slice D. E. (eds) *Advances in morphometrics*. *Plenum Press*, New York, NY. 303-320.
- Carrizo L. V., Tulli M. J., Abdala V., (2014). An ecomorphological analysis of forelimb musculotendinous system in sigmodontine rodents (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 95. 843-854.
- Casinos A., Quintana C., Viladiu C., (1993). Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (Ctenomyinae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 107. 107-115.
- Corti M., Fadda C., Simons S., Nevo E., (1996). Size and Shape Variation in the Mandible of the Fossorial Rodent *Spalax ehrenbergi*. *Advances in Morphometrics* 284. 303-320.
- Cox P. G., Hautier L., (2015). *Evolution of Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Cox P. G., Rayfield E. J., Fagan M. J., Herrel A., Pataky T. C., Jeffery N., (2012). Functional Evolution of the Feeding System in Rodents. *PLoS One* 7.
- Dalponete J. C., (2009). *Lycalopex vetulus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species* 847. 1-7.
- Daly T. J. M., Buffenstein R., (1998). Skin morphology and its role in thermoregulation in mole-rats, *Heterocephalus glaber* and *Cryptomys hottentotus*. *Journal of Anatomy* 193. 495-502.
- de Freitas T. R. O., Goncalves G. L., Maestri R., (2021). *Tuco-Tucos: An Evolutionary Approach to the Diversity of a Neotropical Subterranean Rodent*. *Springer Nature*.
- de Moura Bubadué J., Cáceres N., dos Santos Carvalho R., Meloro C., (2016). Ecogeographical Variation in Skull Shape of South-American Canids: Abiotic or Biotic Processes? *Evolutionary Biology* 43. 145-159.
- Donadio E., Buskirk S. W., (2006). Diet, morphology, and interspecific killing in carnivora. *The American Naturalist* 167. 524-536.

- Dumont E. R., (1999). The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *Journal of Zoology* 248. 219-229.
- Dumont E. R., (2003). Bats and fruit: an ecomorphological approach. In: Kunz T. H., Fenton M. B. (eds) Bat ecology. *The University of Chicago Press*, Chicago. 398-429.
- Eisenberg J. F., (1981). The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behaviour. *Chicago University Press*, Chicago.
- Ellerman J. R., (1956). The subterranean mammals of the world. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 35. 11-20.
- Flynn J. L., Nevo E., Heth G., (1987). Incisor enamel microstructure in subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi* superspecies): Adaptive and phylogenetic significance. *Journal of Mammalogy* 68. 500-507.
- Fournier M., Hautier L., Gomes Rodrigues H. (2021). Evolution Towards Fossoriality and Morphological Convergence in the Skull of Spalacidae and Bathyergidae (Rodentia). *Journal of Mammalian Evolution* 28. 979–993.
- Freeman P. W., (1979). Specialized Insectivory: Beetle-Eating and Moth-Eating Molossid Bats. *Journal of Mammalogy* 60. 467-479.
- Freeman P. W., (1981a). Correspondence of Food Habits and Morphology in Insectivorous Bats. *Journal of Mammalogy* 62. 166-173.
- Freeman P. W., (1981b). A Multivariate Study of the Family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): Morphology, Ecology, Evolution. *Field Museum of Natural History*, Lincoln, Nebraska.
- Freeman P. W., (1995). Nectarivorous feeding mechanism in bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 56. 439-463.
- Freeman P. W., Lemen C. A., (2008). A simple morphological predictor of bite force in rodents. *Journal of Zoology* 275. 418-422.
- Gardner S. L., Salazar-Bravo J., Cook J. A., (2014). New species of *Ctenomys* Blainville 1826 (Rodentia: Ctenomyidae) from the lowlands and central valleys of Bolivia. *Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology* 722.
- Gomez Rodrigues H., Šumbera R., Hautier L., (2016). Life in Burrows Channelled the Morphological Evolution of the Skull in Rodents: the Case of African Mole-Rats (Bathyergidae, Rodentia). *Journal of Mammalian Evolution* 23. 175-189.
- Gradstein F. M., Agterberg F. P., Ogg J. G., Hardenbol J., van Veen P., Thierry J., Huang Z., (1994). A Mesozoic time scale. *Journal of Geophysical Research* 99. 24051-24074.
- Greenhall A. M., (1972). The biting and feeding habits of the Vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Journal of Zoology* 168. 451-461.
- Grishkan I., Tsatskin A., Nevo E., (2008). Diversity of cultured microfungus communities in surface horizons of soils on different lithologies in Upper Galilee, Israel. *European Journal of Soil Biology* 44. 180-190.

- Grossnickle D. M., (2020). Feeding ecology has a stronger evolutionary influence on functional morphology than on body mass in mammals. *Evolution* 74. 610-628.
- Hadid Y., Németh A., Snir S., Pavlíček T., Csorba G., Kázmér M., Major Á., Mezhzherin S., Rusin M., Coşkun Y., Nevo E., (2012). Is Evolution of Blind Mole Rats Determined by Climate Oscillations? *PLoS One* 7.
- Hadid Y., Tzur S., Pavlíček T., Šumbera R., Šklíba J., Lövy M., Fragman-Sapir O., Beiles A., Arieli R., Raz S., Nevo E., (2013). Possible incipient sympatric ecological speciation in blind mole rats (*Spalax*). *PNAS* 110. 2587-2592.
- Haim A., Heth G., Pratt H., Nevo E., (1983). Photoperiodic effects on thermoregulation in a 'blind' subterranean mammal. *Journal of Experimental Biology* 107. 59-64.
- Hautier L., Lebrun R., Cox P. G., (2012). Patterns of Covariation in the Masticatory Apparatus of Hystricognathous Rodents: Implications for Evolution and Diversification. *Journal of Morphology* 273. 1319-1337.
- He Y. (2019). Evolutionary history of Spalacidae inferred from fossil occurrences and molecular phylogeny. *Mammal Review* 50. 11-24.
- Hedrick B. P., Dickson B. V., Dumont E. R., Pierce S. E., (2020). The evolutionary diversity of locomotor innovation in rodents is not linked to proximal limb morphology. *Scientific Reports* 10.
- Hennekam J. J., (2021). Comparative morphology of the dormouse skull and the influence of size and ecology. *Journal of Anatomy* 240. 914-935.
- Hennekam J. J., Sadler J. W. F., Golenishchev F. N., Kryuchkova L. Y., Korost D., Nanova O., Cox P. G., (2020). Cranial Anatomy of the Desert Dormouse, *Selevinia betpakdalaensis* (Rodentia, Gliridae), revealed by Micro-Computed Tomography. *Journal of Mammalian Evolution* 28. 457-468.
- Herring S. W., Herring S. E., (1974). The superficial masseter and gape in mammals *The American Naturalist* 108. 561-576.
- Heth G., (1989). Burrow patterns of the mole rat *Spalax ehrenbergi* in two soil types (terra-rossa and rendzina) in Mount Carmel, Israel. *Journal of Zoology* 217. 39-56.
- Heth G., Todrank J., (2007). Using odors underground. In: Begall S., Burda H., Schleich C. E. (eds) *Subterranean rodents: news from underground*. Springer.
- Hiiemae K., (1971). The structure and function of the jaw muscles in the rat (*Rattus norvegicus* L.): III. The mechanics of the muscles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 50. 111-132.
- Hildebrand M., Bramble D. M., Liem K. F., Wake D. B., (1985). *Functional Vertebrate Morphology*. Harvard University Press, Cambridge, MA and London, England.
- Hillel D., (1998). *Introduction to Environmental Soil Physics*. Academic Press, San Diego.
- Holden-Musser M. E., Juškaitis R., Musser G. M., (2016). Family Gliridae. In: Wilson D. E., Lacher T. E., Mittermeier R. A. (eds) *Handbook of the mammals of the world. Volume 6: lagomorphs and rodents I*. Lynx Edicions, Barcelona. 838-889.

- Huey R. B., Hertz P. E., Sinervo B., (2003). Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *The American Naturalist* 161. 357-366.
- Ishikawa K., Takenaga K., Akimoto M., Koshikawa N., Yamaguchi A., Imanishi H., Nakada K., Honma Y., Hayashi J., (2008). ROS-Generating mitochondrial DNA mutations can regulate tumor cell metastasis. *Science* 320. 661-664.
- Jarvis J. U. M., Bennett N. C., Spinks A. C., (1998). Food availability and foraging by wild colonies of Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*): implications for sociality. *Oecologia* 113. 290-298.
- Jarvis J. U. M., Sale J. B., (1971). Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *Journal of Zoology* 163. 451-479.
- Johnosn W. E., Franklin W. L., (2011). Spatial resource partitioning by sympatric grey fox (*Dusicyon griseus* and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile. *Canadian Journal of Zoology* 72. 1788-1793.
- Kang Y., Su J., Yao B., Ji W., Hegab I., Hanafy A., Zhang D., (2020). Geometric morphometric analysis of the plateau zokor (*Eospalax baileyi*) revealed significant effects of environmental factors on skull variations. *Zoology* 140.
- Kim E. B., Fang X., Fushan A. A., Huang Z., Lobanov A. V., Han L., plus 30 spoluautorů, (2011). Genome sequencing reveals insights into physiology and longevity of the naked mole rat. *Nature* 479. 223-227.
- Kingma B., Frijns A., van Marken Lichtenbelt W., (2012). The thermoneutral zone: implication for metabolic studies. *Frontiers in Bioscience*. 1975-1985.
- Kirby A. M., Fairman G. D., Pamenter M. E., (2018). Atypical behavioural, metabolic and thermoregulatory responses to hypoxia in the naked mole rat (*Heterocephalus glaber*). *Journal of Zoology* 305. 106-115.
- Kleiman D., (1972). Social behaviour of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and bush dog (*Speothos venaticus*): A study in contrast. *Journal of Mammalogy* 53. 791-806.
- Klienbergl Ch. P., (2003). Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration. In: Polak M. (eds) *Developmental Stability: Causes and Consequences*. University Press, Oxford. 427-442.
- Klienbergl Ch. P., (2013). Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *Journal of Mammalogy* 24. 43-58.
- Kraus A., Lövy M., Mikula O., Okrouhlík J., Bennett N. C., Herrel A., Šumbera R., (2022). Bite force in the strictly subterranean rodent family of African mole-rats (Bathyergidae): The role of digging mode, social organization and ecology. *Functional Ecology* 36. 2344-2355.
- Kubiak B., Maestri R., de Almeida T. S., Borges L. R., Galiano D., Fornel R., de Freitas T. R. O., (2018). Evolution in action: Soil hardness influences morphology in a subterranean rodent (Rodentia: Ctenomyidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 125. 766-776.

- Lagaria A., Youlatos D., (2006). Anatomical correlates to scratch digging in the forelimb of European ground squirrels (*Spermophilus citellus*). *Journal of Mammalogy* 87. 563-570.
- Landry Jr. S. O., (1957). Factors affecting the procumbency of rodent upper incisors. *Journal of Mammalogy* 38. 223-234.
- Laville E., Casinos A., Gasc J. P., Renous S., Bou J., (1989). The mechanism of digging in *Arvicola terrestris* and *Spalax ehrenbergi*: *Functional and evolutionary studies*. *Anatomischer Anzeiger* 169. 131–144.
- Lessa E. P., Thaeler Ch. S., (1989). A reassessment of morphological specialization for digging in Pocket Gophers. *Journal of Mammalogy* 70. 689-700.
- Li K., Hong W., Jiao H., Wang G., Rodriguez K. A., Buffenstein R., Zhao Y., Nevo E., Zhao H., (2015). Sympatric speciation revealed by genome-wide divergence in the blind mole rat *Spalax*. *PNAS* 112. 11905-11910.
- Li K., Wang L., Knisbacher B. A., Xu Q., Levanon E. Y., Wang H., plus 14 spoluautorů, (2016). Transcriptome, genetic editing, and microRNA divergence substantiate sympatric speciation of blind mole rat, *Spalax*. *PNAS* 113. 7584-7589.
- Liang S., Mele J., Wu Y., Buffenstein R., Hornsby P. J., (2010). Resistance to experimental tumorigenesis in cells of a long-lived mammal, the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *Aging Cell* 9. 626-635.
- Lövy M., Šklíba J., Burda H., Chitaukali W. N., Šumbera R., (2012). Ecological characteristics in habitats of two African mole-rat species with different social systems in an area of sympatry: implications for the mole-rat social evolution. *Journal of Zoology* 286. 145-153.
- Lövy M., Šklíba J., Hrouzková E., Dvořáková V., Nevo E., Šumbera R., (2015). Habitat and burrow system characteristics of the blind mole rat *Spalax galili* in an area of supposed sympatric speciation. *PLoS One* 10.
- Lövy M., Šklíba J., Šumbera R., Nevo E., (2017). Soil preference in blind mole rats in an area of supposed sympatric speciation: do they choose the fertile or the familiar? *Journal of Zoology* 33. 291-300.
- Lövy M., Šumbera R., Heth G., Nevo E., (2020). Presumed ecological speciation in blind mole rats: does soil type influence mate preferences? *Ethology Ecology & Evolution* 32. 46-59.
- Luna F., Antinuchi C. D., (2007). Energy and distribution in subterranean rodents: sympatry between two species of the genus *Ctenomys*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 147. 948-954.
- Luo Z. X., Yuan C. X., Meng Q. J., Ji Q., (2011). A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. *Nature* 476. 442-445.
- Maestri R., Patterson B. D., Fornel R., Monteiro L. R., de Freitas T. R. O., (2016). Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. *Journal of Evolutionary Biology* 29. 2191-2204.

- Manov I., Hirsh M., Clancu T., Malik A., Sotnichenko N., Band M., Avivi A., Shams I., (2013). Pronounced cancer resistance in a subterranean rodent, the blind mole-rat, *Spalax*: *in vivo* and *in vitro* evidence. *BMC Biology* 11.
- Marcy A. E., Fendorf S., Patton J. L., Hadly E. A., (2013). Morphological Adaptations for Digging and Climate-Impacted Soil Properties Define Pocket Gopher (*Thomomys* spp.) Distributions. *PLOS One* 8.
- Marcy A. E., Hadly E. A., Sherratt E., Garland K., Weisbecker V., (2016). Getting a head in hard soils: Convergent skull evolution and divergent allometric patterns explain shape variation in a highly diverse genus of pocket gophers (*Thomomys*). *BMC Evolutionary Biology* 16.
- Marroig G., Shirai L. T., Porto A., de Oliveira F. B., De Conto V., (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II: evolutionary consequences. *Evolutionary Biology* 36. 136-148.
- McIntosh A. F., Cox P. G., (2016). The impact of gape on the performance of the skull in chisel-tooth digging and scratch digging mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). *Royal Society Open Science* 3.
- McIntosh A. F., Cox P. G., (2006). The impact of digging on craniodental morphology and integration. *Journal of Environmental Biology* 29. 2383-2394.
- Montoya-Sanhueza G., Bennett N. C., Chinsamy A., Šumbera R., (2022b). Functional anatomy and disparity of the postcranial skeleton of African mole-rats (Bathyergidae). *Frontiers in Ecology and Evolution* 10.
- Montoya-Sanhueza G., Chinsamy A., (2017). Long bone histology of the subterranean rodent *Bathyergus suillus* (Bathyergidae): ontogenetic pattern of cortical bone thickening. *Journal of Anatomy* 230. 203-233.
- Montoya-Sanhueza G., Šaffa G., Šumbera R., Chinsamy A., Jarvis J. U. M., Bennett N. C., (2022a). Fossorial adaptations in African mole-rats (Bathyergidae) and the unique appendicular phenotype of naked mole-rats. *Communications Biology* 5.
- Montoya-Sanhueza, G., Wilson L. A. B., Chinsamy A., (2019). Postnatal development of the largest subterranean mammal (*Bathyergus suillus*): morphology, osteogenesis, and modularity of the appendicular skeleton. *Developmental Dynamics* 248. 1101-1128.
- Moore J. A. H., Roper T. J., (2003). Temperature and humidity in badger *Meles meles* setts. *Mammal Review* 33. 308-313.
- Moore W. J., (1981). The mammalian skull. *Cambridge University Press*. Cambridge.
- Morgan C. C., Verzi D. H., Olivares A. I., Vieytes E. C., (2017). Craniodental and forelimb specializations for digging in the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Hystricomorpha, Ctenomyidae). *Mammalian Biology* 87. 118-124.
- Müller-Schwarze D., (2006). Chemical ecology of Vertebrates. *Cambridge University Press*, Cambridge.

- Necker R., Rehkämper G., Nevo E., (1992). Electrophysiological mapping of body representation in the cortex of the blind mole rat. *NeuroReport* 3. 505-508.
- Nevo E., (1979). Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 10. 269-308.
- Nevo E., (1991). Evolutionary theory and processes of active speciation and adaptive radiation in subterranean mole rats, *Spalax ehrenbegri* superspecies, in Israel. *Evolutionary Biology* 25. 1-125.
- Nevo E., (1999). Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression and global convergence. *Oxford University Press, Oxford*.
- Nevo E., (2013). Stress, adaptation, and speciation in the evolution of the blind mole rat, *Spalax*, in Israel. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66. 515-525.
- Nevo E., Beiles A., Heth G., Simson S., (1986). Adaptive differentiation of body size in speciating mole rats. *Oecologia* 69. 327-333.
- Nevo E., Filippucci M. G., Redi C., Beiles A., (1994). Chromosomal speciation and adaptive radiation of mole rats in Asia Minor correlated with increased ecological stress. *PNAS* 91. 8160-8164.
- Nevo E., Ivanitskaya E., Beiles A., (2001). Adaptive radiation of blind subterranean mole rats: naming and revisiting the four sibling species of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel: *Spalax galili* (2n=52), *S. golani* (2n=54), *S. carmeli* (2n=58) and *S. judaei* (2n=60). *Backhuys Publisher. Integrative Biology and Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, California*.
- Nevo E., Ivanitskaya E., Filippucci M. G., Beiles A., (2000). Speciation and adaptive radiation of subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Jordan. *Biological Journal of the Linnean Society* 69. 263-281.
- Nevo E., Tchernov E., Beiles A., (1988). Morphometrics of speciating mole rats: Adaptive differentiation in ecological speciation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 26. 286-314.
- Nogueira M. R., Peracchi A. L., Monteiro L. R., (2009). Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. *Functional Ecology* 23. 715-723.
- Norris R. W., (2017). Family Spalacidae. In: Wilson D. E., Lacher T. E., Mittermeier M. E. (eds) *Handbook of the Mammals of the World, Vol 7, Rodents II. Lynx Edicions, Barcelona*. 8–142.
- Okrouhlík J., Burda H., Kunc P., Knížková I., Šumbera R., (2015). Surprisingly low risk of overheating during digging in two subterranean rodents. *Physiology & behavior* 138. 236-241.
- Palomares F., Caro T. M., (1999). Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist* 153. 492-508.

- Porto A., de Oliveira F. B., Shirai L. T., De Conto V., Marroig G., (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology* 36. 118-135.
- Potapova E. G., Rossolimo O. L., (2008). Morphological diversity of mandible in the dormice family (Gliridae, Rodentia). *Archives of Zoological Museum of Moscow State University* 49. 389-412.
- Radinsky L. B., (1985). Approaches in evolutionary morphology: a search for patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 16. 1-14.
- Redford K. H., Eisenberg J. F., (1992). Mammals of the Neotropics, Volume 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. *The University of Chicago Press*, Chicago.
- Rodrigues H. G., Damette M., (2022). Incipient morphological specializations associated with fossorial life in the skull of ground squirrels (Sciuridae, Rodentia). *Journal of Morphology* 284.
- Rodrigues H. G., Šumbera R., Hautier L., Herrel A., (2023). Digging up convergence in fossorial rodents: Insights into burrowing activity and morpho-functional specializations of the masticatory apparatus. *Convergent Evolution*. 37-63.
- Samuels J. X., (2009). Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156. 864-888.
- Samuels J. X., Van Valkenburgh B., (2008). Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology* 269. 1387-1411.
- Sansalone G., Paolo C., Riccardo C., Stephen W., Silvia C., Pasquale R., (2022). Trapped in the morphospace: The relationship between morphological integration and functional performance. *Evolution* 76. 2020-2031.
- Santana S. E., Dumont E. R., (2009). Connecting behaviour and performance: the evolution of biting behaviour and bite performance in bats. *Journal of Evolutionary Biology* 22. 2131-2145.
- Santana S. E., Grosse I. R., Dumont E. R., (2012). Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution* 66. 2587-2598.
- Santana S. E., Strait S., Dumont E. R., (2011). The better to eat you with: functional correlates of tooth structure in bats. *Functional Ecology* 25. 839-847.
- Savic I. R., Nevo E., (1990). The Spalacidae: evolutionary history, speciation, and population biology. *Progress in Clinical and Biological Research* 335. 129-153.
- Schulte J. A., Losos J. B., Cruz F. B., Núñez H. (2004). The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* 17. 408-420.
- Schulte J. A., Valladares J. P., Larson A., (2003). Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. *Herpetologica* 59. 399-419.

- Seluanov A., Hine Ch., Azpurua J., Feigenson M., Bozzella M., Mao Z., Catania K. C., Gorbunova V., (2009). Hypersensitivity to contact inhibition provides a clue to cancer resistance of naked mole-rat. *PNAS* 106. 19352-19357.
- Shams I., Avivi A., Nevo E., (2005). Oxygen and carbon dioxide fluctuations in burrows of subterranean blind mole rats indicate tolerance to hypoxic-hypercapnic stresses. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 142. 376-382.
- Shepherd J. D., Ditzgen R. S., (2012). Predation by *Rattus norvegicus* on a native small mammal in an *Araucaria araucana* forest of Neuquén, Argentina. *Revista Chilena de Historie Natural* 85. 155-159.
- Šklíba J., Lövy M., Koeppen S. C. W., Pleštilová L., Vitámvás M., Nevo E., Šumbera R., (2016). Activity of free-living subterranean blind mole rats *Spalax galili* (Rodentia: Spalacidae) in an area of supposed sympatric speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 118. 280-291.
- Smith C. W., Hadas A., Dan J., Koyumdjisky H., (1985). Shrinkage and Atterberg limits in relation to other properties of principal soil types in Israel. *Geoderma* 35. 47-65.
- Stein B. R., (2000). Morphology of Subterranean Rodents. In: Lacey E. A., Patton J. L., Cameron G. N. (eds) Life underground: the biology of subterranean rodents. *University of Chicago Press*, Chicago. 62–110.
- Steiner-Souza F., de Freitas T. R. O., Cordeiro-Estrela P., (2010). Inferring adaptation within shape diversity of the humerus of subterranean rodent *Ctenomys*. *Biological Journal of the Linnean Society* 100. 353-367.
- Steppan S. J., Schenk J. J., (2017). Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS One* 12.
- Storch G., (1978). Familie Gliridae Thomas, 1897–Schläfer. *Handbuch der Säugetiere Europas* 1. 201-280.
- Šumbera R., (2019). Thermal biology of a strictly subterranean mammalian family, the African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia) - a review. *Journal of Thermal Biology* 79. 166-189.
- Šumbera R., Chitaukali W. N., Elichová M., Kubová J., Burda H., (2006). Microclimatic stability in burrows of an Afrotropical solitary bathyergid rodent, the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *Journal of Zoology* 263. 409-416.
- Šumbera R., Lövy M., Marino J., Šimek M., Šklíba J., (2020). Gas composition and its daily changes within burrows and nest of an Afroalpine fossorial rodent, the giant root-rat *Tachyoryctes macrocephalus*. *Zoology* 142.
- Taraborelli P., Borruel N., Mangeaud A., (2009). Ability of murid rodents to find buried seeds in the Monte Desert. *Ethology* 115. 201-209.
- Thealer C. S., (1968). An analysis of the distribution of pocket gopher species in northeastern California (Genus *Thomomys*). *University of California Press*, California.

- Thorington R. W., Jr., Darrow K., Betts A. D. K., (1997). Comparative myology of the forelimb of squirrels (Scuridae). *Journal of Morphology* 234. 155-182.
- Tian X., Azpurua J., Hine Ch., Vaidya A., Myakishev-Rempel M., Ablaeva J., Mao Z., Nevo E., Gorbunova V., Seluanov A., (2013). High-molecular-mass hyaluronan mediates the cancer resistance of the naked mole-rat. *Nature* 499. 346-349.
- Tulli M. J., Carrizo L. V., Samuels J. X., (2015). Morphological variation of the forelimb and claw in Neotropical Sigmodontine rodents (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalian Evolution* 23. 81-91.
- Valkenburgh B. V., (1991). Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): Evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17. 340-362.
- Van Daele P. A. A. G., Herrel A., Adriaens D., (2009). Biting Performance in Teeth-digging African Mole-Rats (*Fukomys*, Bathyergidae, Rodentia). *Physiological and Biochemical Zoology* 82. 40-50.
- Van der Merwe M., Botha A. J., (1998). Incisors as digging tools in molerats (Bathyergidae). *South Africa Journal of Zoology* 33. 230-235.
- Van Wassenbergh S., Heindryckx S., Adriaens D., (2017). Kinematics of chisel-tooth digging by African mole-rats. *Journal of Experimental Biology* 220. 4479-4485.
- VanBuren C. S., Evans D. C., (2017). Evolution and function of anterior cervical vertebral fusion in tetrapods. *Biological Reviews* 92. 608-626.
- Vander Wall S. B., (1995). Influence of substrate water on the ability of rodents to find buried seeds. *Journal of Mammalogy* 76. 851-856.
- Verzi D. H., Olivares A., I., Morgan C. C., (2010). The oldest South American tuco-tuco (late Pliocene, northwestern Argentina) and the boundaries of the genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mammalian Biology* 75. 243-252.
- Vleck D., (1979). The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiological Zoology* 52. 122-136.
- Vleck D., (1981). Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae*. *Oecologia* 49. 391-396.
- Wahlert J. H., Sawitzke S. L., Holden M. E., (1993). Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae). *American Museum Novitates* 3061. 1-32.
- Weinstein Y., Navon O., Altherr R., Stein M., (2006). The Role of Lithospheric Mantle Heterogeneity in the Generation of Plio-Pleistocene Alkali Basaltic Suites from NW Harrat Ash Shaam (Israel). *Journal of Petrology* 47. 1017-1050.
- Zelová J., Šumbera R., Okrouhlík J., Burda H. (2010). Cost of digging is determined by intrinsic factors rather than by substrate quality in two subterranean rodent species. *Physiology & Behavior* 99. 54-58.