

Biologická fakulta Jihočeské univerzity
Katedra zoologie



České Budějovice 2007

Savčí srst - zdroj fylogeneticky cenných znaků?

Bakalářská diplomová práce



Marie Voldřichová

Vedoucí práce: Mgr. Jan Robovský

Voldřichová, M., 2007: Savčí srst, zdroj fylogeneticky cenných znaků? [The mammalian coat - a source of phylogenetically valuable characters?] – 70 str., Department of Zoology, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

I have tried to describe various components of a mammalian coat and it's relation to the function and phylogeny of this structure. Finally I have described some coat structures which could be used as a diagnostic features. I have also tried to chose some coat markings and structures in cervids, which I would like to use in my next work about relation of fur features to the phylogeny of the family Cervidae. This work is based on a literal rewiew. My conclusions from these published sources are also discussed .

Mé poděkování patří zejména mému školiteli Honzovi Robovskému za veškerou pomoc a mnoho dobrých rad při tvorbě této práce a všem mým přátelům, především mé spolubydlící Míše Eliášové, že se mnou dokázala celé toto období přežít. Nakonec, ale rozhodně ne v poslední řadě, bych chtěla poděkovat své matce za všechnu její trpělivost a porozumění a Dušičkovi, který velmi přispěl k mému zájmu o živou přírodu.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím uvedené literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 8.5. 2007

.....
Marie Voldřichová

Obsah:

Úvod	1
1. Srst	
1.1 Obecný úvod.....	2
1.2 Morfologie chlupů.....	2
1.3 Typy chlupů.....	3
1.4 Uspořádání chlupů.....	4
1.5 Barva.....	6
1.6 Vzor.....	9
1.7 Textura.....	9
1.8 Kožní pigmentace, lysá místa.....	10
1.9 Struktury asociované se srstí, kožní deriváty.....	11
1.9.1 Rohy – funkce a variabilita.....	11
1.9.2 Žlázy.....	13
1.10 Změny srsti.....	14
1.10.1 Změny srsti sezonní.....	14
1.10.2 Změny srsti spojené s věkem.....	15
1.11 Pohlavní dimorfismus.....	16
1.12 Odchylky ve zbarvení	
1.12.1 Úplné odchylky ve zbarvení.....	17
1.12.2 Částečné odchylky ve zbarvení.....	18
1.13 Formování vzorů.....	18
1.14 Evoluce zbarvení.....	20
2. Funkce srsti	
2.1 Komunikace.....	22
2.2 Ochrana	
2.2.1 Ochrana před abiotickými faktory.....	24
2.2.2 Ochrana před ostatními organismy.....	25
3. Uplatnění v taxonomii	29
4. Přehled zajímavých forem osrstění a zbarvení v rámci systému savců	
4.1 Ptakořitní.....	33
4.2 Vačnatci.....	33
4.3 Placentální savci.....	36
5. Možnosti uplatnění variability zbarvení na fylogenezi jelenovitých	49

6. Diskuse	52
7. Perspektivy	56
8. Literatura	58

Úvod

Přestože je srst jedinečným, jedním z nejnápadnějších a velmi komplexním znakem savců, prací, které se věnují výlučně tomuto tématu, není mnoho. Moderní publikace se soustředí především na otázku vzniku vzorců a funkce některých z nich. Prací, které se zabývají možnou taxonomickou a fylogenetickou hodnotou znaků se srstí spojených je málo a rovněž téměř neexistují práce, které by se šířeji zabývaly morfologií a porovnáním těchto znaků u více druhů či větších taxonomických jednotek savců. Publikované práce věnující se srsti z vývojového a morfologického hlediska jsou navíc často staršího data a zabývají se podrobně pouze jedním či několika málo druhy savců. Jejich uplatnění má tedy jen omezený význam. Proto jsem se v této práci pokusila na příkladu různých savců v krátkosti podat co možná nejširší výčet znaků spojených se srstí a uvést část z nich ve vztahu k jejich funkčnosti. Nakonec jsem předložila možnosti uplatnění některých z těchto prvků osrstění v rámci skupiny jelenovitých. Vztahy vybraných znaků srsti k fylogenezi této skupiny bych se ráda zabývala v navazující magisterské práci.

1. Srst

1.1 Obecný úvod

Kůže a její deriváty (např. srst) je jedinou tělesnou soustavou, která se v plném rozsahu podílí na vnějším vzhledu organismu a má rovněž pro jeho konečný vzhled největší význam (Heráň 1982). Tělesný pokryv je charakteristický pro každou třídu obratlovců - rybovití obratlovci byli či jsou pokryti pancíři a šupinami (byť může často dojít k jejich redukci), plazi jsou pokryti rohovitými štítky a pancíři, ptáci jsou opeření, a savci jsou opatřeni srstí (Heráň 1982). Nicméně u některých ptakoještěřů byly rovněž nalezeny kožní deriváty připomínající savčí srst (Lü 2002). Savci byli původně pravděpodobně šupinatí, důkazem čehož mohou být dodnes přítomné šupiny na ocase některých z nich či jejich možné pozůstatky v podobě kožních políček většinou kosočtverečného tvaru (Mazák 1960a). Každé jednotlivé políčko, nazývané šupinové, by pak odpovídalo jedné původní šupině. (Šulc 1930).

1.2 Morfologie chlupů

Savčí kůže se skládá ze tří vrstev – pokožky (epidermis), pod ní ležící škáry (dermis) (tyto dvě složky dohromady tvoří cutis) a podkožního vaziva (subcutis). Pokožka je ektodermálního původu, škára vzniká z embryonálního mezenchymu, který je z velké části derivátem mesodermu. Na hlavě v části přiléhající k viscerokraniálním elementům se škára nicméně vytváří z ektodermu neurální lišty (Roček 2002).

Chlup vyrůstá z chlupového folikulu (z části zvané vlasová cibulka) ukotveného v podkožním vazivu a je asociován s mazovou žlázou a napřimovačem chlupu, svalem, který umožňuje pohyb chlupu (Pflumm 1989). Jeden folikul může během svého životního cyklu vytvořit více odlišných typů chlupů (Montagna 1962). Ačkoli chlupové folikuly v hřbetní melanotické skvrně kastrovaných samic křečků produkují jemné černé chlupy, po dodání androgenů folikuly začnou produkovat velké a hrubé chlupy (Montagna 1962).

Každý chlup sestává z následujících vrstev buněk:

1) Epidermikula kryjící povrch chlupu. Je tvořena zcela průhlednými a bezbarvými, silně oploštělými keratinizovanými buňkami (Meyer et al. 2002). Tyto buňky se částečně překrývají obdobně jako tašky na střeše (Mazák 1960a) a jejich volné okraje směřují ke špičce chlupu (Montagna 1962). Z tohoto důvodu se vnější obrys chlupu jeví pod mikroskopem zoubkovaný, přičemž velikost tohoto zoubkování závisí na druhu chlupu a části těla, ze které pochází (Mazák 1960). Volné okraje epidermikulárních šupin pesíků nejsou příliš vztyčené, takže tyto chlupy se do sebe vzájemně nezaklesnou a povrch chlupu je lesklý, neboť

dopadající sluneční paprsky nejsou lámány. Naopak šupiny vlníků mají volné okraje výrazně vztyčené. Podsadové chlupy jsou jimi do sebe zaklíněné a mají matný povrch (Montagna 1962). U některých druhů letounů pomáhá specifická stavba kutikuly například při sběru pylu (Howel & Hodgkin 1976) či balancování letu zvířete a plachtění (Meyer et al. 1995). Na rozdílech ve tvaru šupin se podílí rovněž taxonomická příslušnost zvířete (Mazák 1960a). Změna velikosti šupin od proximálního k distálnímu konci chlupu se zdá být způsobena rozdílnou činností chlupového folikulu během růstu chlupu a tudíž vrozená, nezávislá na opotřebením chlupu (Manby et al. 1938). Epidermikulou je pokrytá tenkou vrstvou lipidů a karbohydrátů, která pravděpodobně chrání chlup před chemickými a fyzikálními vlivy okolního prostředí (Montagna 1962).

2) Korová vrstva ležící pod epidermikulou. Tvoří ji kortikální buňky, navzájem velmi pevně spjaté. Tloušťka kůry je opět rozdílná podle typu chlupu a části těla, z níž pochází (Mazák 1960a, Šulc 1930). V této vrstvě jsou v jednotlivých buňkách podélně uspořádaná melaninová zrnka (Montagna 1962).

3) Dřeňová vrstva v centrální části chlupu, skládající se z dobře viditelných buněk uspořádaných ve více řadách. Jednotlivé buňky k sobě těsně přiléhají a jsou spojeny velmi krátkými plasmodesmami (Šulc 1930). Jejich ukotvení zajišťují lišty vybíhající z kůry chlupu do prostoru dřene. Je zajímavé, že v nejjemnějších chlupech tato vrstva nemusí být ani vyvinuta (Montagna 1962).

Na každém chlupu se dají jasně odlišit tři hlavní oddíly - kořínek, kmen a apikální oddíl. Kmen může nést kmenové zúženiny či rozšířená místa (Mazák 1960a).

Tvar chlupů je obvykle na průřezu kulatý či oválný, může být ale i velmi silně zploštělý (Montagna 1962).

1.3 Typy chlupů

Srst je tvořena několika rozdílnými typy chlupů, které tvoří podsadu a krycí vrstvu tvořenou pesíky (Heráň 1982). Chlupy můžeme tudíž rozdělit na vlníky, pesíky a osiníky, ale existují i přechodné typy (Mazák 1960a), stojící morfologií na pomezí podsadových chlupů a pesíků (Chanová 2004). Vlníky s jednořadými osiníky tvoří podsadu, která má největší význam pro udržení tělesné teploty. Pesíky mají u většiny savců válcovitý tvar (Manby et al. 1938) a spolu s víceřadými osiníky, přečnávajícími podsadu, tvoří opěrné pilíře srsti a současně vpřed vysunuté akceptory dotykových podráždění (Mazák 1960a). Spolu s vibrisovými chlupy vyrůstají jako první (Chanová 2004). Osiníky mají ve své horní části osinu (část za zalomením chlupu), kmen je tenčí, částečně zakřivený až zvlňžený. Chrání

tělesný povrch a menší chlupy před vnějšími vlivy především tím, že svou širokou plochou pokrývají jemnější podsadu (Chanová 2004). Typy chlupů různých druhů se mohou lišit detaily ve stavbě.

Vzájemný poměr jednotlivých typů chlupů může být mezidruhově odlišný, jak prokázal například Mazák (1960b) na hraboši polním (*Microtus arvalis*) a norníku rudém (*Clethrionomys glareolus*), kdy má norník v souvislosti s větší odolností proti chladu v srsti oproti hraboši polnímu méně pesíků, ale více vlníků s termoizolační funkcí. Zastoupení jednotlivých kategorií chlupů se mění i v rámci nočních období. Podsadové chlupy tvoří spolu s chlupy přechodovými 94 – 98 % srsti a převládají hlavně v zimním období (Chanová 2004). Krom výše jmenovaných chlupů existují specializované chlupy sinusové, nazvané podle přítomnosti krevních sinů v chlupovém váčku (Šulc 1930), sloužící hmatové orientaci. Vyrůstají kolem tlamy, nad očima, na tvářích i bocích (chlupy připomínající stavbou sinusové byly pozorovány dokonce i na ventrální straně ocasu norníka rudého a hraboše polního (Mazák 1960a), čímž vytváří kolem zvířete hmatové pole (Heráň 1982). Postavení a umístění vibrisů je ve fylogenezi jednotlivých skupin savců poměrně stabilní a zachovává se i tam, kde ostatní osrstění zcela zmizelo, jako například u kytovců (Mazák 1960a). Tvar a rozsah hmatového pole vytvářeného vibrisy může být specifický i pro jednotlivé druhy, například větší rozsah pole u norníka rudého oproti hrabošovi polnímu, či rozdíly mezi hrabošem sněžným (*Chionomys nivalis*) a hrabošem hospodárným (*Microtus oeconomus*). Tyto odlišnosti mohou být podle Mazáka (1960) dané způsobem života druhu, což obecně pro rody *Microtus* (hraboš) a *Pitymys* (dnes podrod *Terricola*) (hrabošík) předpokládá i Kratochvíl (1956). Mazák (1960a) dále předpokládá, že rozdíly v délce hmatových chlupů mohou odpovídat metabolickým odlišnostem, jejich přesnou povahu ale ve své práci blíže nespecifikuje. Obdobné rozdíly ve velikosti vibrisového pole popisuje i Klíma (1964) a Kratochvíl (1969) u hrabošíka tatranského (*Microtus tatricus*) a hrabošíka podzemního (*M. subterraneus*), kdy má větší plochu vibrisových chlupů hrabošík tatranský, žijící v sutích. Klíma (1964) navíc poukazuje i na další rozdíly ve struktuře osrstění – hrabošík tatranský má delší krycí chlupy v poměru k podsadovým, které mají navíc uniformnější charakter. Vzhledem k tomu, že pesíky mohou mít rovněž smyslovou funkci jako vibrisy, mohla by jejich větší délka být v korelaci s celkově rozsáhlejším vibrisovým polem.

Srst je pohyblivá struktura, chlupy mohou být odtazeny či přitaženy k tělu pomocí svalů asociovaných s jednotlivými chlupy, což je asi nejlépe pozorovatelné u dikobraza či ježka. O přítomnosti povrchových svalů se můžeme dobře přesvědčit třeba u koní, kteří škubnutím těchto svalů odhání obtížný hmyz.

1.4 Uspořádání chlupů

Savčí chlupy pravděpodobně původně zaujímaly na těle přesné uspořádání ve svazku tří za šupinami (Weber 1892, De Meijere 1894) či šupinovými políčky (Šulc 1930). Z trojice chlupů rozlišujeme chlup středový a dva boční chlupy (Šulc 1930). Toto uspořádání vysvětluje Colin (1943) tím, že první vyvíjející se folikul pronikne do škáry, kde dá vznik dalším folikulům jako satelitům po obou stranách původního folikulu. Během fylogenetického vývoje se v některých případech každý chlup rozmnožil ve svazeček chlupů, čímž vzniká uskupení tří (dalším zmnožením i více) svazků (Šulc 1930), které opět zachovává své původní postavení vůči šupinám. Svazky se dělí na pravé a nepravé. Pravé jsou typické pro šelmy, mnohé zástupce hlodavců, velbloudy (Douglass 1987) a lamy, vačnatce a ptakořitné (Šulc 1930). Chlupy z jednoho svazku vyrůstají jednotlivě z folikulů, které jsou ale samostatné pouze v krátkém, dolním úseku a jejich vyšší partie zcela splývají do jednoho váčku, takže na povrchu svazek chlupů vyrůstá z jednoho póru. Nepravé svazky, kde společná část folikulu je jen velmi krátká a jinak se v podstatě jedná o uskupení samostatných folikulů, se vyskytují např. u *Cervus elaphus*, *Ovis musimon*, *Moschus*.

Vývojově se dá vznik těchto typů svazků vysvětlit větším či menším rozštěpením základu jednoho chlupu. Ve svazku je přítomen jeden chlup kmenový, jež může vynikat silou a délkou oproti ostatním chlupům pobočným, které jsou jemné a tvoří podsadu (Šulc 1930). Kmenový chlup je u ptakopyska asociován s potní žlázou a jeho pozice vůči svazkům podsadových chlupů nese znaky bilaterální souměrnosti srovnatelné s celkovou tělesnou bilateralitou (Leydig 1859 ex Manby et al. 1938). Uspořádání chlupů se může měnit i s věkem zvířete, což bylo prokázáno u vydry (Šulc 1930).

Obecná charakteristika savčí srsti je daná její délkou, směrem růstu a hustotou chlupů. Tyto znaky jsou pro jednotlivé druhy celkem konstantní, ale vykazují velké odlišnosti v rámci celé třídy savců (Parnell 1951). Charakter osrstění přitom není různý pouze mezi řády (třeba chobotnatci oproti šelmám), ale i uvnitř řádů savců (rypoš lysý oproti bobrovi mezi hlodavci nebo delfin oproti bizonovi v rámci řádu Cetartiodactyla). Největší rozdíly jsou v morfologii a kvantitě (Mazák 1960a).

Tyto odlišnosti souvisí do značné míry se způsobem života zvířete, což lze ilustrovat na vlnících. Ty jsou u tropických a subtropických šelem zřetelně rovňější a řidké, jelikož tato zvířata nepotřebují tak účinnou tepelnou izolaci, vlníky vyder jsou naopak dlouhé, velmi vlnité a vzájemně propletené, čímž chrání tělo zvířete před průnikem vody ke kůži (Mazák 1960a). Z obdobného důvodu jsou chlupy mnohých vodních zvířat na apikálních koncích zploštělé, jako např. u ptakopyska (Manby et al. 1938). Za zvíře s poměrně „primitivním“

typem srsti považuje Mazák (1960a) třeba rejska. „Rejsčí“ typ chlupů s původní stavbou (dochází k odlamování distálních konců) se nicméně objevuje i u jiných zvířat, například na vnitřních stranách boltců normika rudého (Mazák 1960a). Parnell (1951) naopak považuje za nejpůvodnější osrstění hlodavců, kde je celková délka chlupů poměrně konstantní, s hřbetní srstí mírně delší než břišní a nejkratšími chlupy na končetinách, hlavě a ušních boltcích a v konečném výčtu také s jejich celkově hojným osrstěním celého povrchu těla. Chlupy rostou směrem od hlavy k ocasu a od proximálního k distálnímu konci končetiny. Osrstění vykazuje pouze několik oblastí převráceného směru růstu chlupů a žádné víry (Parnell 1951). Srst roste podle Heráň (1982) na těle zvířete tak, aby po ní mohla stékat od hlavy k ocasu, od hřbetu k břichu, od ramene k volnému konci končetiny, což je podle mého názoru svým způsobem poměrně zvláštní zdůvodnění. Oslander (1816) (ex Landauer 1925) došel pozorováním lanuga na těle lidských embryí k závěru, že směr růstu těchto chlupů odpovídá průběhu cév.

Podle Voighta (1857) ex Parnell 1951 a Landauera (1925) je sklon chlupů vytvořen během embryonálního vývoje, kdy distální konec chlupu je více fixován hustou pojivovou tkání než jeho proximální konec a napínáním kůže v důsledku růstu těla plodu je odchýlen z původně kolmého směru růstu do šikmé pozice, takže čím tenčí je kůže, tím menší je úhel mezi chlupem a pokožkou. Toto tvrzení podporuje práce Landauera a Uphama (1935), kteří prokázali pozitivní korelaci mezi tloušťkou kůže a velikostí úhlu sklonu chlupu na skalpech ze 101 lidských individuí. Z jejich tedy výzkumu vyplývá, že hlavní vliv na úhel sklonu chlupu mají mechanické, fyzikální vlivy (Parnell 1951), což odpovídá i výsledkům pokusů s přenesením kožních štěpů na rozdílná místa těla, popřípadě otočení různých oblastí kůže, následně doprovázeného změnou sklonu chlupů na ní rostoucích (Trotter & Dawson 1932, Butcher 1936 - u *Rattus norvegicus*, a David 1934 - u *Mus musculus*). U ovce spodní tenčí chlupy leží na pokožce téměř vodorovně, zatímco silné pesíky stojí téměř rovně (Lehmann 1920).

Podle Colina (1943) ale faktory jako síla pokožky, napětí a tlak nemůžou vysvětlit sklon chlupů u raného embrya. Zešikmení chlupu je podle něho důsledkem odlišné rychlosti růstu částí vyvíjejícího se chlupového folikulu.

1.5 Barva

Za zbarvení jsou považovány všechny stránky vnějšího vzhledu zvířete, které se dají charakterizovat hodnotami vlnové délky odraženého světla, tedy vše související s barevností povrchu zvířecího těla (Heráň 1982). Na konečném zbarvení zvířete se podílí dvě rovnocenné složky - barva a kresba (Heráň 1982). Zbarvení je sice dáno především geneticky (např. o

genetice zbarvení koní detailně pojednává Sponenberg 1996), ale podílet se na něm mohou i vnější vlivy.

Barva je především dána:

- a) přítomností určitého barviva v kůži a srsti (Heráň 1982)
- b) fyzikální strukturou chlupu, kdy vzniká tzv. strukturální barva vytvářející se interferencí světelných paprsků na určitých strukturách chlupu a tím srsti jako celku (Heráň 1982).

V prvním případě tedy stojí za zbarvením barviva uložená v chromatoforech - velkých, nepohyblivých buňkách nepravidelného hvězdicovitého tvaru. Podle toho, zda je barvivo v buňce rovnoměrně rozptýleno, či nahroučeno v jejím středu, vzniká buď světlejší či tmavší odstín barvy (Heráň 1982). Podle typu barviva, které chromatofory obsahují, se tyto buňky dále dělí např. na melanofory (melanin), xanthofory (žluté lipochromy), či erytrofory (červené lipochromy) (Heráň 1982). Vyskytují se ve škáře či na rozhraní škáry a pokožky a v produktech kůže, jakým je srst (Heráň 1982), což je hlavní nositel zbarvení zvířat (Heráň 1982). Pouze vzácně se nalézají i v jiných tkáních, kupříkladu v šedé kůře mozkové, která má svou barvu díky přítomnosti melaninů (Heráň 1982). Zde tato barva nicméně nemá signalizační roli, je zde deponována mimoděk v důsledku metabolické aktivity. Z barviv se nejčastěji vyskytují melaniny, vznikající v těle působením enzymů. Nejběžnější melaniny jsou červené a hnědé, vzácněji se vyskytují žlutavé či načervenalé (Heráň 1982). Dalším typem barviva jsou tekuté, v alkoholu rozpustné, žluté či červené lipochromy. Velmi vzácné jsou zelené a modré pigmenty (Heráň 1982). V tapetum lucidum se vyskytuje guanin (Heráň 1982).

V případě strukturální barvy vzniká pozorovatelné zbarvení rozptylem paprsků v kalném prostředí, které představuje buňka naplněná vzduchem či vzduchové komůrky v chlupech. Vzniká bílé či šedé zbarvení, jak je tomu, pokud jsou přítomny vzduchem vyplněné prostory v dřeni (vnitro či mezibuněčné) (Montagna 1962), či pokud je chlup dutý jako u ledního medvěda. Komůrka podložená vrstvou melanoforů, dává vznik modrému zbarvení, je-li před melanofory ještě žluté nebo červené barvivo, vzniká zelené, respektive fialové zbarvení (Heráň 1982). Rozptylem světla na lamelách srsti vzniká také měnlivý kovový lesk, jako v srsti vydříka (*Potamogale*) (purpurový lesk), zlatokrta (zlatý až zlato - zelený lesk) (Heráň 1982), či hrabošů r. *Eothenomys* (Nowak 1999).

Zbarvení ale může být vázáno i na jiné elementy, než jakým je barva kůže a srsti způsobená chromatofory či strukturálním zbarvením. Prosvítající krevní vlasečnice způsobují růžové až červené zbarvení lysin madrila (Heráň 1982), červené zbarvení obličejů uakariů, růžovou barvu očí albinů či zrudnutí uší jako doprovodného jevu agresivního vyladění d'áblů

medvědovitých. Srst či kůži mohou rovněž obarvit výměšky žláz (Heráň 1982), jak je tomu například u amerických krteků (Eadie 1954) či hrochů, jejichž kožní žlázy produkují bezbarvý sekret, který následně polymerizuje na červenavý výměšek, jako ochranu jejich citlivé pokožky před působením slunečních paprsků a patogenů (obsahuje rovněž antibiotika) (Saikawa et al. 2004). Samci klokanů rudých si aktivně roztírají červenavý výměšek žláz po předních končetinách a hrudi. Přirozené zbarvení těla mohou ovlivnit rovněž vnější vlivy (bahno, prach u slonů, krev kořisti u šelem, zelené řasy u lenochoda (Heráň 1982). Heráň (1982) považuje tento jev pouze za tradované, pravděpodobně nepravdivé tvrzení, ale Veselovský (1988) uvádí konkrétní druhy organismů, které toto zbarvení způsobují, a to rody *Trichophilus* a *Cyanoderma*. Tyto řasy žijí na povrchu chlupů dnešních lenochodů, a jimi způsobený zelený nádech v srsti může sloužit jako kamufláž v listoví stromů. Některá barviva jsou intravitální a mizí krátce po smrti nositele - jde například o stříbrný odstín srsti vačice opossum (*Didelphis marsupialis*) (Heráň 1982).

Podle Heráně (1976) není většina savců pravděpodobně schopna vnímat barvy, a proto v jejich zbarvení chybí jasné tóny (Heráň 1976). Vyskytují se pouze různé odstíny hnědé a tříslové odvozené od melaninů (Caro 2005) a šedé spolu s černou a bílou barvou. Výjimkou je pouze několik primátů, nesoucích ve zbarvení i červenou, žlutou či modrou barvu (Newman et al. 2005). Jiní ale soudí, že barvoslepost je znakem pouze menšiny savců (Heráň 1976). Je tedy otázkou, zda např. ochranné zbarvení působí na zvířata shodně s tím, jak jej vnímáme my. Určité pokusy dokazují, že je tomu skutečně tak (Heráň 1976).

Zbarvení může být silně individuální a charakteristické pro jednotlivé jedince (Heráň 1976). Tak je tomu například u psů hyenových, kytovců a medvěda brýlového, který disponuje silnou variabilitou ve faciální kresbě, zformované už u mláďat (Heráň 1976). Individuálně rozdílné je i pruhování zeber, které je odlišné i na obou stranách jednoho zvířete.

V areálu určitého druhu může existovat hned několik barevných fází najednou, přičemž některý typ zbarvení může gradovat v určité oblasti výskytu - příkladem může být rezavá a černá morfa veverky obecné (*Sciurus vulgaris*). Zatímco v Anglii se vyskytuje pouze rezavá forma, na kontinentální Evropě jsou přítomny obě (Heráň 1976). Uvádí se, že tmavé zbarvení je přizpůsobením k životu v chladných oblastech (horské jehličnaté a smíšené lesy), zatímco červené k životu v listnatých porostech a hájích nižších poloh (Anděra & Horáček 2005). V některých případech nicméně žádný biogeografický vzorec odlišných barevných fází neexistuje, jak je tomu u puchola skvrnitého (*Chrotogale owstoni*) či tamarinů (viz. výše) (Veron et al. 2004). Nejčastější je existence dvou barevných fází, například u kočkovitých šelem, jako je puma. Jeden druh může ale obsahovat i více barevných typů - př. jaguarundi

(*Herpailurus yaguarondi*) - šedá, šedomodrá a rezavohnědá fáze, medvěd baribal - černá, hnědá, skořicová, téměř bílá a ledovcová morfa (Heráň 1976) či puchol skvrnitý (*Chrotogale owstoni*) -variabilita v základním zbarvení i vzorci.

Změna barvy u savců se děje prostřednictvím přelínání (Heráň 1976) či naježením srsti, která položená v klidu zakrývá jinak zbarvené baze chlupů (Heráň 1976).

Na typ zbarvení mají rovněž vliv klimatické podmínky. Vlhkost podporuje tmavší pigmentaci, což potvrzuje výskyt černých levhartů v deštných lesích jihovýchodní Asie a Afriky, tmavých mangabejů a šimpanzů v tomtéž prostředí. Rovněž hryzec, žijící ve velmi vlhkém prostředí bývá běžně melanistický. U křečků, žijících v suchých oblastech Ukrajiny je melanismus velmi vzácný, zato u populací obývajících vlhčí prostředí je běžný. (Heráň 1976). Vlhký habitat pravděpodobně obecně podporuje i vznik jiných barevných odchylek (Heráň 1976). Suché podnebí podporuje naopak vznik světlého žlutohnědého zbarvení, přičemž tento typ barvy se objevuje nejen u denních živočichů, u nichž může mít ochrannou funkci, ale i u nočních forem, kde ji nemá (Heráň 1976). Možný je rovněž vliv stravy - tmavší zbarvení evropského zubra by mohlo být způsobeno vysokým obsahem žaludů ve potravě (Heráň 1976). Obecně zbarvení savců odpovídá Glogerovu pravidlu s tmavšími barvami v pobřežních oblastech a světlejším zbarvením v otevřených oblastech, které tak kombinují kryptickou a termoregulační funkci srsti (Cott 1940, Hamilton 1973).

1.6 Vzor

Kresba je vzájemný poměr a rozložení jednotlivých barev na zvířecím těle. Vzor může sestávat z opakující se kresby jednotlivých složek tělního pokryvu a nebo se zbarvení jednotlivých chlupů přizpůsobuje v určitých oblastech těla celkové kresbě (pruhovaná a skvrnitá zvířata) (Heráň 1982).

Už pouze jeden chlup může ovšem nést více odlišných barevných zón – jako třeba na bodlinách ježka či dikobraza (Heráň 1976). Jednoduchým způsobem může být vzorec vytvořen i pomocí rozdílné hustoty chlupů v různých partiích těla, jak je tomu například u promyky mungo (*Mungos mungo*), kde hustší a řidší ochlupení v různém rozsahu odhaluje tmavé báze chlupů - tmavé příčné pruhy na těle šelmy jsou tudíž tvořeny okrsky řídkého ochlupení (Heráň 1976). Nápadné prvky zbarvení vystupují většinou na přední části těla - hlavě, či, v menším rozsahu, v zadních partiích zvířete, zejména pak v okolí řitního otvoru. (Heráň 1976). Základní typy zbarvení jsou tři - skvrnitost, pruhování a monochromatické zbarvení (Heráň 1976). Existují dva hlavní typy pruhování, a to podélné a příčné. Zvíře může nést pouze jeden typ, ale mohou se vyskytnout i obě varianty najednou - na určitých částech

těla pak dochází k interferenci těchto dvou druhů, například na kyčlích zebry (Heráň 1976). V místě interference dvou systémů pruhování se pruhy často rozpadají do soustavy skvrn, což umožňuje plynulý přechod například horizontálního tělního pruhování do vertikálního pruhování končetin (Heráň 1976).

1.7 Textura

Srst podléhá mnohým funkčním modifikacím, které se mohou odrážet na vzhledu a struktuře jednotlivých chlupů. Příkladem jsou chlupy na chodidlech zajíce. Jsou čtyřboké, se silnou kůrou, v apikální části rozšířené a pokryté na okrajích odstávající, silně načechranou epidermikulou. Spleť takových chlupů vytváří drsnou plochu vhodnou k čištění srsti a zároveň poskytující dostatečnou oporu na kluzkém povrchu (třeba ledu) při běhu a prudkém kličkování zvířete.

V osrstění jsou často patrné obrazce, jako jsou proudy, víry a předěly. Proudly, jsou např. na těle hyeny žíhané, v jejíž srsti je mohutný protiproud chlupů táhnoucí se od kyčlí až k zátylku, který při naježení vytváří mohutnou hřivu (Heráň 1982).

Rozvoj vírů a hřebenů představuje extrémní případ variability ve směru růstu (sklonu) chlupu, střapce, hřivy a chocholky pak v jeho délce. Střapce se vyskytují na bradě (např. koza), krku (např. tahr, nilgau) či mezi předními končetinami zvířete (opět např. tahr) (Parnell 1951), koncové štětky chlupů jsou přítomny třeba na uších karakalů, rysů či nosorožců. Občas bývá vyvinut rovněž ocasní střapce, ať ve formě skutečného střapce (nosorožec, slon, lev) či delších koňských žíní.

Víry se nenachází u všech savců, rozdíly v jejich přítomnosti mohou být i u příbuzných druhů, jako je např. jelen lyrorohý (*Rucervus eldii*) bez vírů a jelen milu *Elaphurus davidianus* s víry (Dobroruka 1970). Landauer (1925) považuje víry a rýhy v srsti zvířat za centra působení napěťových sil, které narušují přirozený směr růstu srsti. Castle (1905) a Wright (1916) zjistili, že víry morčat jsou dědičným znakem a představují výsledek interakce dvou párů genů. Dědičnost vírů potvrdily rovněž práce Wrighta (1935), Nordbyho (1932) a Bolka (1924). Rovněž Dobroruka (1975a) ve své studii vírů u žiraf vyjadřuje přesvědčení, že víry jsou dědičným fenoménem úzce spjatým s fylogenezí druhu a můžou například u koní sloužit i jako signál individuálního rozpoznávání (ex Schouppé 1910).

Colin (1943) navrhuje, že během embryonálního vývoje rostou různé části chlupového folikulu různou rychlostí, přičemž rychleji rostoucí oblasti mohou vylučovat růst podporující faktor a vytvářet tak fyziologický gradient. Centra vírů v srsti by pak mohla reprezentovat oblasti se sníženou metabolickou aktivitou.

1.8 Kůže, pigmentace, lysá místa

Kůže se skládá ze dvou vrstev - tenké pokožky a škály, do níž se ukládá tuk (Heráň 1982). Jeho nerovnoměrná distribuce vytváří například mohutný krk sameců lachtanů či velbloudí hrb stejně jako hrby turových, pižmoňů, nilgau, medvěda hnědého či delfína indočínského. (Heráň 1982).

Kůže pod ochlupením bývá světlá či jen nepravidelně pigmentovaná, pouze pokožka lysých míst bývá zbarvena. Výjimkou jsou lysá zvířata jako sloni či kytovci (Heráň 1982), primáti a lední medvěd, u nichž je i pod osrstěním kůže trvale pigmentována. Jinak se celkové zbarvení zpravidla vyskytuje pouze v určitém období - línání (Heráň 1976)

1.9 Struktury související se srstí

Od kůže je krom srsti odvozeno mnoho dalších derivátů, jakými jsou například rohovité šupiny (luskoun), štítky, desky, ostny, rohové nevětvené toulce a rohovinový pokryv koncových prstních článků, jakými jsou př. drápy, nehty, kopyta (Heráň 1982). Některé z těchto útvarů mohou být fylogeneticky vázané, například specifický tvar drápů některých hrabošů (Nowak 1999).

Některé jsou přímo odvozené od srsti - např. ostny ježků se vytváří později než chlupy a to fúzí několika folikulů, což je běžný stav u zvířat, jejichž ostny vytváří svazky (Chernova 2006). Naproti tomu ostny ježury a bodlínů vznikly pravděpodobně z jednoho velkého chlupového folikulu (Chernova 2006 ex Spencer & Sweet 1899, Chernova & Tselikova 2004).

1.9.1 Rohy - funkce a variabilita

Rohy lze zařadit mezi deriváty kůže, jelikož jsou tvořeny rohovinovým toulcem na kostěném násadci, tvořeném živou, silně prokrvenou tkání (na rozdíl od mrtvé kostní hmoty parohů) (Lochman a kol. 1979). Přítomny jsou u turových (praví tuři, antilopy), ovcí, koz a vidloroha. Rohy jsou oproti parohům nevětveným útvarem (jedinou výjimkou s vidlicovitě větveným rohem je vidloroh, jehož struktura a vývoj včetně pravidelného shazování je ale v mnoha ohledech podobná paroží), který dorůstá od báze, takže jeho nejstarší část se nalézá na špici (u parohu je naopak špice nejmladší částí). Roh dorůstá po celou dobu života zvířete, i když v pozdějším věku jsou už tyto přírůstky minimální (Lochman a kol. 1979). Není tedy periodicky shazován jako paroží. Podle vrubů na rozích lze v některých případech zhruba určit stáří zvířete. Hmota rohu je pigmentovaná (obvykle tmavě hnědá někdy se světlou

špičkou (kudu) či u turů často se světlou bází a tmavší špičkou) na rozdíl od parohu, který je po vytlučení bílou kostí a barví se působením látek z okolí (rostlinné šťávy, zemina) a zbytky oxidované krve z cév líčí. Rohy na rozdíl od paroží jsou obvykle přítomny u obou pohlaví (pouze samice antilop bývají někdy bezrohé), zatímco paroží mají až na výjimky (sob, u kterého má samice menší paroží pravděpodobně kvůli vyhrabávání potravy ze sněhu) jen samci. Samice nicméně nosí jejich slabší, kratší a často i tvarově odlišnou obdobu (rozdíl ostrých, kratších rohů samic gazely Grantovy a delších, lyrovitě zakřivených silných rohů samců, rohy samic kamzíků nevytváří na svém konci ostře zahnutý háček samců apod.). Někdy ovšem mohou mít samice rohy i delší než samci, jak je tomu například u přimorožců oryxů, jejich rohy jsou ale i zde slabší než samčí. Hlavní úloha rohů tkví pravděpodobně v ritualizovaných soubojích samců, jejichž způsob se často odráží v jejich tvaru. Pro tyto účely nesou rohy různé adaptace - celkové zakřivení rohu pro lepší zaklesnutí se do protivníkových rohů a úprava jeho povrchu např. silnými vruby či „šroubovitým“ tvarem proti sklouznutí u zvířat bojujících přetlačováním (antilopy) a nebo zesílené báze rohů i čelních kostí. Ty spolu s mohutnou „čupřinou“ a hřívou delších chlupů třeba u bizonů, působí jako tlumič nárazu a rozvádí působící sílu nárazu na větší plochu u zvířat bojujících „trkáním“. Velikost rohů se též podílí na hierarchickém zařazení jedince a je druhově typickým rysem. Sekundárně může sloužit k obraně zvířete, což ale platí spíše pro jednodušší rohy samic než složitější útvary samců. Pro ty mohou být mohutné rohy spíše přítěží – někteří predátoři (včetně lidských lovců Sanů) se přednostně zaměřují právě na samce s nejmohutnější trofej, jelikož se snadněji unaví.

Rohy jsou velmi variabilní ve tvaru i velikosti od nenápadných, jednoduchých a krátkých kónických růžků menších druhů antilop, jako jsou chocholátky, dikdikové a skálolezi přes poměrně krátké, ale velmi silné rohy antilop losích, Derbyho a lyrovitě nazad zahnutých rohů buvolců či tenkých, velmi dlouhých rohů přimorožců po mohutné, zahnuté rohy antilop koňských a šroubovitě a zároveň lyrovitě prohnuté rohy kudu velkého a „tuří“ rohy pakoňů. U turů mají rohy podobu hladkého, jednoduchého hákovitého útvaru a směřují buďto nejprve mírně dolů a pak do stran a nahoru (buvol kaferský, bizon, zubr) či přímo nahoru a mírně do stran (domestikovaný Watusi, jak divoký) nebo obloukem dozadu (vodní buvol) často se zesílenou bází. U některých turů bývají rohy hrubě vroubkované (vodní buvoli), u jiných se vyskytuje třeba i třepení na špičce rohů (kuprej). Rohy koz a ovcí jsou obecně šavlovitého tvaru směřující nahoru a/či do stran (koza bezoárová, kozorožec walia, k. horský) nebo šroubovitě (ovce šrouborohá), u ovcí se pak často spirálně stáčí (ovce tlustorohá, argali). Odlišné jsou „tury“ připomínající rohy pižmoňů a takinů (Grzimek 1991).

Na tvorbě parohu, útvaru unikátního pro jelenovité, se kůže podílí pouze v období jeho růstu, kdy jej pokrývá v podobě „líčí“. Kůže je silně prokrvená (krví se do rostoucího paroží transportují minerály nezbytné pro jeho růst odebírané z potravy a kostí) a inervovaná (úder do líčí je pro zvíře značně bolestivý). Líčí je pokryto hustými a jemnými chlupy. Krevní řečiště v líčí silně ovlivňují architekturu parohu (větev paroží roste nerovnoměrně, vyklenuje na stranu) i jeho vnější strukturu (perlení a rýhování, což jsou stopy po krevních drahách). Po ukončení růstu líčí zasychá a zvíře se jej zbavuje otíráním o předměty ze svého okolí (dřeviny). Během života roste zpravidla mohutnost paroží a počet výsad (Lochman 1985) (pokud se nejedná o druh s úzce vymezeným počtem výsad, kdy se výsady pouze prodlužují a sílí) a mohutnost paroží tak opět slouží pohlavnímu výběru a ovlivňuje hierarchické postavení zvířete. Jejich sílu proto zvíře často opticky zvětšuje navěšováním vegetace apod.

Trvale pokryty kůží jsou kupříkladu rohy žiraf, na nichž vyrůstají chomáče dlouhé srsti, kostěné rohy ale měli v rostrální části lebky i vyhynulé bobrušky (Mylagaulidae) patřící mezi hlodavce (Hopkins 2005).

Čelní rohy nosorožců jsou tvořeny stmelеныmi keratinovými vlákny a sedí na zdrsnatělé ploše kosti. Vyskytují se buď dva (nosorožec bílý, černý, sumatérský) nebo jeden (nosorožec indický a jávský). Během života zvířete neustále dorůstají. Slouží při vzájemném přetlačování při bojích samců a k obranným účelům (Estes 1991).

Přestože jsou rohy jedním z nejnápadnějších struktur souvisejících s kůží, v této bakalářské práci se budeme nadále věnovat pouze srsti jako takové.

1.9.2 Žlázy

S kůží jsou rovněž asociovány žlázy, a to zejména mléčné (1-12 párů, někteří vačnatci ale i 25 bradavek, vysoký počet mají rovněž bodlíni) a pachové (př. kapsovitě předoční žlázy jelenovitých a antilop) (Heráň 1982). Mléčné žlázy jsou vlastní všem současným savcům, ať již ve formě bradavek, cisteren (vemeno dobytka), tak mléčných políček (ptakopysk či ježura) (Pfumm 1989).

Mazové žlázy jsou charakteristické právě pro savce. Jsou hojné po celém těle, jejich nejvyšší koncentrace se nalézá v okolí řitě a ve vnějším zvukovodu. Výjimku tvoří pouze kytovci, u nichž nebyla jejich přítomnost zaznamenána. Většinou doprovází chlupový folikul, přičemž největší mazové žlázy jsou asociovány s nejmenšími folikuly. U savců se ale vyskytují i obrovské shluky mazových žláz bez přítomnosti folikulů, jak je tomu například u krysy, myši a králíka, kteří mají preputiální nebo inguinální žlázy, kosmani a rejsci mají

velké pole abdominálních mazových žláz a téměř všichni savci mají velké shluky mazových žláz v okolí konečníku a přilehlých partiích (Montagna 1962).

Ekrinní (vylučovací) potní žlázy jsou nejlépe rozvinuty u vyšších primátů a člověka. Ostatní savci mají pouze malý počet těchto žláz omezený na dlaňovou oblast tlap a prstů. Jsou charakteristické především pro oblast papilárních linií a proto se vyskytují i na spodní straně chápavého ocasu některých jihoamerických opic. Po celém povrchu těla se nalézají pouze u lidoopů a lidí (Montagna 1962).

Apokrynní žlázy se objevují u většiny zvířat. Vyšší primáti mají apokrynní i ekrynní žlázy, což může odpovídat evoluční nahrazení apokrynních žláz ekrinními, které nakonec jednoznačně převažují u člověka (Schiefferdecker 1922).

Modifikace potních žláz může sloužit k regulaci odparu vody pocením tak, jak je to př, navrhováno u dromedára. Sekreční část jeho potních žláz je lemována buňkami s četnými výběžky, které mohou být schopny minimalizovat ztráty vody odparem (Dougbag 1986). Žlázám, jejich funkci, zvláště pro komunikaci, je věnována poměrně velká pozornost, v této práci ji ale zmiňuji jen okrajově. Výskyt konkrétních žláz může mít falogenetické pozadí Schaller (1998) uvádí výčet některých žláz, které se vyskytují u kopytníků a to jmenovitě: preorbitální žlázy (goral, kamzík, serau, pižmoň, chocholotka Maxwelllova, antilopa jelení, *Gazella subgutturosa*, voduška kob, antilopa vraná, bahnivec, pakuň, buvolec, argali, oribi, saiga, nilgau), pedální žlázy (na předních končetinách - kamzík, pakuň, buvolec, na všech končetinách - goral, serau, argali, chocholotka Maxwelllova, oribi, saiga, antilopa jelení, *Gazella subgutturosa*, antilopa vraná, bahnivec, nilgau, vidloroh), inguinální žlázy (argali, oribi, saiga, antilopa jelení, *Gazella subgutturosa*, *Procapra gutturosa*, impala, nyala, voduška kob), ocasní (vidloroh, tahr, kozorožec) karpální (oribi, antilopa jelení, goa, *Gazella subgutturosa*) metatarsální (impala) a žlázy ležící za rohy (kamzík).

1.10 Změny v osrstění

Sezonní změny osrstění jsou přes svoji vnější podobnost určenou sezonními změnami rozdílné svými příčinami, které nejsou všeobecné (Heráň 1976) - patří mezi ně sexuální dimorfismus, změny závislé na měnících se ekologických podmínkách v průběhu roku i změny způsobené opotřebením osrstění (Heráň 1976). K periodické výměně srsti dochází během života všech savců (Pečmanová, 1998), ne vždy je ale stejně patrná (nejnápadnější jsou druhy jako lasice hranostaj, zajíc běláček či lumíci r. *Dicrostonyx*, kteří mění dramaticky barvu, nápadná výměna srsti probíhá též u kamzíků).

1.10.1 Sezonní změny v srsti

Změny způsobené obnovením srsti jsou u savců velmi výrazné.(Heráň, 1976). Dochází k nim v důsledku působení silných sezónních klimatických rozdílů (Heráň 1976) a jsou rovněž závislé na sezónní změně vzhledu okolí, jelikož jsou často spojeny s ochrannou funkcí. Mnohé druhy proto na zimu zesvětlaají a zbarvení pak slouží jako kryptické na bílé sněhové pokrývce (Heráň 1976), což je příklad zajíce běláka, polární lišky, lasice hranostaje anebo lumíků r. *Dicrostonyx* , kteří na zimu zbělají. Polární liška je nicméně zcela bílá pouze v severských oblastech, na Islandu přelínává jen zčásti, obdobně jako hranostaj. Příbuzní jeleni jelen sika a Dybowského jsou v létě oba skvrnití, na zimu si ale jelen Dybowského skvrnitost ponechává, zatímco sika žijící v opadavých listnatých lesích má na zimu monochromatické, tmavohnědé zbarvení (Heráň 1976). Přesto sezonní změny zbarvení nemusí být u různých druhů žijících ve stejném prostředí shodné. Některé druhy, jako třeba kamzík, přestože žijí v zasněženém prostředí, před zimou naopak tmavnou, jiné barvu nemění (Heráň 1976).

K výměně srsti dochází dvěma základními způsoby – synchronně či asynchronně. U nesynchronizované výměny líná víceméně celý povrch těla současně, přičemž se doby setrvání jednotlivých chlupů překrývají. Tento typ se vyskytuje především u tropických druhů (Bosse, 1966). Při synchronizovaném línání vstupují sousedící skupiny vlasových folikulů současně do růstové fáze - anagenu. Tím dochází ke vzniku okrsků nově rostoucí srsti (Militzer 1987).

U hrabošů je nástup prvního línání nezávisí na klimatických změnách ani změnách prostředí, ale je úzce korelován s věkem zvířete (Stein 1960, Stubbe & Wiegand 1994, Viitala 1981), přesto zvířata vystavená nižší teplotě línají o něco rychleji než jejich jedinci z teplého prostředí (Viitala 1981).U různých druhů k němu dochází v rozdílném věku od narození (Stein 1960, Stubbe & Wiegand 1994). Línání se u *Microtus brandti* se objevuje pravidelně i v konstantních podmínkách, alespoň u tohoto druhu je tedy pravděpodobně endogenně fixováno (Stubbe & Wiegand 1994a). V rámci jednoho druhu se může vyskytovat více typů línání. Typ línání se může měnit i během života jednoho individua Nejspíše proto, že se pravděpodobně jedná o polygenně řízený systém (Falconer 1993) a později se objevuje třeba tzv. stařecké pelichání, projevující se nepravidelným průběhem línání a tvorbou skvrn staré a nové srsti (Stubbe & Wiegand 1994b). Způsob výměny srsti přitom nezávisí na způsobu života zvířete (Kryltzov 1963).

1.10.2 Změny zbarvení spojené s věkem

Kvalita osrstění mláďat a dospělých se může velmi lišit - zatímco mláďata hlodavců, hmyzožravců a šelem jsou téměř lysá, u jiných skupin - př. slonů jsou mladí jedinci osrstění hustěji než dospělci (Heráň 1982).

Zbarvení juvenilních jedinců je u různých skupin savců velice různorodé. Uplatňuje se vliv evolučních a funkčních faktorů spolu s fyzickým rozvojem jedince (Heráň, 1976). V nejjednodušším případě se srst mláďat od srsti dospělců neliší (Heráň, 1976), zbarvení se s věkem nemění (Heráň 1976). Mláděcí šat má pouze o něco světlejší či tmavší tón. Někdy se rovněž vyskytuje poněkud pozměněný vzorec srsti, ten se však nijak nevymyká z variability zbarvení dospělců. (Heráň 1976). Pokud se zbarvení dospělců a mladých liší, mláďata svým šatem často připomínají dospělé příbuzných, avšak evolučně původnějších druhů - např. kolouchové jelena evropského jsou zbarvení shodně jako dospělci jelena Dybowského či axise. Jejich zbarvení může být reminiscencí na původnější zbarvení druhu, jak je tomu např. u mláďat lvů či pum, což by potvrzovalo odvozenost monochromatického zbarvení (Heráň 1976). Zároveň se ale může jednat o příklad kamufláže. Caro (2005) uvádí, že u mláďat kopytníků byla prokázána silná vazba mezi strakatým šatem mláďat a způsobem jejich ochrany. Skvrnitá mláďata (včetně kolouchů) patřila k typu, který matky v prvním období života odkládají a ta leží nehybně a splývají tak s okolím. Zajímavý je příklad žirafy - populace žijící v severní Africe mají pravidelné síťované zbarvení, zatímco zvířata z jižní Afriky jsou více „strakatá“. Mláďata obou typů mají ale všechna shodné síťované zbarvení. Je tedy otázkou, zda je síťovaný vzor pro celý druh nejpůvodnější, a nebo je původnější pouze pro strkaté žirafy (Heráň 1976). Mláďata jsou často zbarvením blíže jednomu z rodičů, obvykle samici a to pravděpodobně proto, že samičí zbarvení je původnější, samčí se objevuje až při pohlavním dozrání jedince (Heráň 1976). Výjimkou je antilopa sitatunga, kde juvenilní samci a samice mají stejné zbarvení. Liší se pouze barvou hřbetního pruhu, který je u samečků od počátku bílý, kdežto u samiček tmavý. Samičí telata bantengů jsou zbarvena shodně s dospělými samicemi, zatímco samečci mají samičí zbarvení pouze v zadní části těla, v přední mají zbarvení samčí (Heráň 1982). Občas se zbarvení juvenilů nepodobá rodičům ani jinému příbuznému druhu (Heráň 1976). Tak je tomu například u gibbonů kápoých, kde je šat dospělé samice i samce od mláděcího zbarvení podstatně odlišný, i když samičí zbarvení je i zde od mláděcího o něco méně odvozené než samčí (Dobroruka 1979). Je možné, že specifika mláděcího šatu mají signalizační funkci, jak by tomu mohlo být u bíle lemovaných uší mláďat hranostajů, která se jinak zbarvením od rodičů neliší (Heráň 1982). U gepardů

může mít velice nápadný juvenilní šat ochrannou funkci na podkladu Batesovských mimikrů. Je možné, že jejich zbarvení napodobuje vzor srsti obdobně velikého medojeda kapského, známého svou agresivitou a bojovností. Díky tomu není obvyklým terčem ani velkých šelem, jako jsou hyeny či lvi, kteří ale představují hlavní predátory gepardích mláďat. Jejich „medojedí zbarvení“ snad proto slouží k odvrácení útoku těchto dravců (Randall 1976). U opic mohou být mláďata oproti dospělým jedincům zbarvena jednobarevně krémově či černě, často je jejich srst nápadná (Caro 2005).

Během dospívání se někdy dramaticky mění barva srsti přes jednotlivá věková období až do dospělosti, pak už je zbarvení poměrně stabilní (Heráň 1976). Tři rozdílné typy bodlinatého šatu (dva z nich juvenilní) vystřídají postupně během života i ježci (Kratochvíl 1974). S postupujícím věkem zvířete barvy tmavnou a ztrácí lesk, vzorec ztrácí ostrost a odlišitelnost. Vyskytuje se depigmentace (i v důsledku stresu, Caro 2005), šedivění (nejčastěji na hlavě v okolí tlamy, očí a na čele - Heráň 1982) a v některých případech rozšíření a zdůraznění lysých míst (Heráň 1976).

1.11 Pohlavní dimorfismus

Savci obecně inklinují k podobnému zbarvení u obou pohlaví bez dramatictějších rozdílů, nejvíce se pohlaví zbarvením liší u opic, vačnatců a sudokopytníků (Heráň 1976). Tato podobnost obou pohlaví ve srovnání s mnohem nápadnějšími rozdíly pozorovatelnými například u ptáků by mohla naznačovat mnohem menší vliv tzv. samičí volby u savců (Caro 2005). Samci sudokopytníků jsou často tmaví - tmavě šedí, černí, samice zhruba rezavohnědé - př. antilopa jelení, nilgau, banteng (Heráň 1976). Naopak u jiných skupin savců nebyl až na výjimečné případy sexuální dimorfismus pozorován. Příkladem jsou šelmy, kde jsou s výjimkou ploutvonožců (Ortolani et al. 1996) a druhu *Chrotogale owsoni* nebyly popsány žádné odlišnosti ve zbarvení samců a samic (Veron et al. 2004).

Stimulace pohlavně rozdílného zbarvení se děje prostřednictvím hormonů (Heráň 1976). Kastrovaní samci savců po kastraci přebarví do samičího šatu - například černý samec antilopy nilgau se zbarví rezavohnědě jako samice, která po kastraci svou barvu nezmění (Heráň 1976). Prepubertální kastrace lvích samců zabrání vytvoření hřívy (Pocock 1931).

1.12 Odchylyky ve zbarvení

1.12.1 Úplné odchylyky ve zbarvení

Albinismus: Jedná se o extrémní příklad hypochroismu, což je nedostatečné množství pigmentu. Albinotická zvířata zcela postrádají pigment, jsou tedy bílá s červenýma očima (Heráň 1976).

Parciální albinismus: Zasažena je pouze část těla zvířete, např. bílé špičky ohonů (Heráň 1976). Albinismus je recesivní znak, považovaný za patologický jev. Jeho výskyt bývá často zvýšen příbuzenským křížením v zajetí či koloniích (Heráň 1976). Albíni bývají často slabší a méně životaschopní než ostatní příslušníci téhož druhu. (Heráň 1976).

Melanismus: Je extrémním příkladem hyperchroismu, zvýšeného množství pigmentu, vedoucího k celkově tmavšímu až černému zbarvení (Heráň 1976). Jedná se o nejběžnější odchylku ve zbarvení. Je řízena dominantním genem a četnost výskytu je závislá i na prostředí, ve kterém zvíře žije. Melanističtí jedinci jsou podle Heráně (1976) často životaschopnější a silnější než průměrní jedinci daného druhu.

1.12.2 Částečné odchylyky ve zbarvení

Schizochroismus: Jedná se o chybění pouze určitého druhu pigmentu, ostatní jsou přítomny. Pod schizochroismus spadá například: Flavismus (nejčastější případ schizochroismu, při kterém vzniká světle žlutohnědé zbarvení jinak tmavých zvířat (Heráň 1976) či rufismus (s červenohnědým zbarvením namísto tmavého) (Heráň 1976). Dále se vyskytuje například chlorismus, phaeomelanismus či cyanismus, což je modravé zbarvení např. vlků, skunků, norků a nebo tzv. ledovcových medvědů (varieta medvěda baribala) (Heráň 1976).

Četnost barevných odchylek je u různých druhů různá. Kupříkladu albinismus je častý u vlků žijících severně od 40 rovnoběžky s.z.š., naopak u bobrů jsou barevné odchylky ať černé či bílé velmi vzácné, u bisonů se vyskytuje v průměru jeden albinotický jedinec ku pěti milionům (Heráň 1976). Počet odchýlných jedinců kolísá u jednoho druhu i v časovém rozmezí, není konstantní (Heráň 1976). Odchylyky ve zbarvení často vznikají de novo a nemusí být dědičné. (Heráň 1976). Jiné, jako například zbarvení „královského geparda“ (barevná varianta normálně zbarveného geparda *Acionyx jubatus*, u kterého skvrny splývají do pruhů a vírů), dědičné jsou. V případě gepardů se jedná o autozomálně recesivně přenosný znak, který je obdobný mutaci způsobující „tabby“ zbarvení domestikovaných koček (Aarde

& Dyk 1986). Vliv na jejich četnost má potrava, poloha území (ta má nejmenší vliv - Heráň 1976), ekologické a fyziologické podmínky (Heráň 1976).

1.13 Formování vzorce

Kresba zvířete je stanovena již před narozením, vzor je později pouze pozměňován růstem. Někdy ale kresba může díky změně mapy barev po narození i vymizet (lvi) (Walter et al. 2001) či se zcela změnit.

Pozice pruhů nijak nesouvisí s dispozicí vnitřních orgánů zvířete.(Heráň 1976). Průběh pruhů na končetinách patrně závisí na jejich pozici vůči embryu a stavu pruhování v době, kdy jsou odtaženy od těla. (Heráň 1976).

Melanocyty produkují melanin v závislosti na přítomnosti chemických aktivátorů či inhibitorů, díky čemuž vzor na srsti odráží ve spod ležící chemický vzorec. Ten, pokud existuje, leží v nebo těsně pod epidermis. Základem Murrayova reakčně-difusního modelu (Turingův model - 1988) je interakce mezi aktivátorem a inhibitorem. Aktivátor spouštějící tvorbu melaninu zvyšuje v určitém místě svou koncentraci a spolu s ním je produkován i inhibitor, který tvorbu melaninu potlačuje. Pokud inhibitor difunduje rychleji než aktivátor, vytvoří se izolovaný ostrov aktivátoru obklopený inhibitorem. Parametrem pro tento model je úroveň, na níž reakce probíhá, míra s níž chemické látky difundují a nejdůležitější parametr je geometrie a rozměr tkáně. Pokud budeme zvětšovat rozměr tkáně, dosáhneme bodu, kdy se naruší uniformní stabilní stav morfogenů a povstane prostorový vzorec. Na větším prostoru vzniká soubor skvrn, pokud je rádius menší, vznikají pruhy jako na ocase skvrnitých šelem (model vibrující membrány). Podle tohoto mechanismu je možná existence skvrnitého zvířete s pruhovaným ocasem, ale ne naopak. Na příliš malém okrsku se vzorec nemůže vytvořit, na příliš velkém už také ne. Velikost embrya v okamžiku aktivace tohoto systému je proto rozhodující pro vzhled konečné kresby zvířete. Pokud je tvorba kresby aktivována velmi brzo u malého embrya (jak je tomu u drobných savců s krátkou periodou březosti), vzniklý jedinec bude pravděpodobně monochromatický. Pokud je plod větší, bude zvíře dvoubarevné, jak je tomu př. u tapíra čabrakového. Škála následně pokračuje přes pruhy zeber, skvrnité šelmy a žirafy až k největším, opět uniformním zvířatům (sloni). Čas spuštění vzorce – formujícího mechanismus je přitom dědičný rys, který ale není zcela striktně přesný (individuální variabilita zvířat). Výsledný vzhled závisí rovněž na vlhkosti, stravě, hormonech (tedy zprostředkovaně i přes hierarchickou pozici jedinci) a metabolismu. Při změně dalších parametrů závisí efekt na kresbu na tom, jak blízko je hodnota parametru prahové hodnotě bifurkace, což je hodnota při níž je vytvořena kvalitativní změna v generovaném vzorci. Čím

blíže změněná hodnota parametru leží bifurkaci tím větší posun v kresbě, i když se jedná pouze o malou změnu hodnoty. To odpovídá teorii přerušovaných rovnováh. Systém jednoho RD modelu generuje pouze omezený počet vzorců, proto byl zaveden systém kaskády několika RD modelů, vysvětlující př.nestejně velké skvrny gepardů (Turk 1991), nebo dvoufázový model, objasňující možný vznik rozet dospělých jaguárů a levhartů, kteří se rodí s plnými skvrnami (Liu et al. 2006). Další zvýšení množství generovaných vzorců znamenalo vnesení anizotropie do modelu (Walter et al. 2001 ex Witkin & Kass 1991). Turingovy modely jsou sice využívány pro jejich schopnost generovat vzorce srsti odpovídající jejich přírodním předlohám, ale jejich fungování ve skutečné formaci vzorců a kreseb zvířat zatím nikdo zcela prokazatelně nepotvrdil (Liu et al. 2006).

V další hypotéze Murray & Oster (1984) navrhuje jiný mechanismus formace kresby, založený na interakci migrujících mesenchymálních embryonálních buněk a mezibuněčné hmoty v ranných stádiích vývoje zvířete. Buňky pohybující se mezibuněčnou hmotou ji deformují a tyto deformace zpětně ovlivňují jejich pohyb. Z rovnic popisující tento stav mohou být odvozeny jevy jako rozdílná hustota melanocytů formující kresbu zvířat či rozmístění pupenů peří.

Dle Waltera, Fourniera a Reimerse jsou typické pruhované a žluto–černě skvrnitě vzory vytvářeny jako odraz rozmístění epiteliálních buněk, odvozených vždy z jedné ancestrální buňky. Odtud název hypotézy Clonal Mosaic model. Tuto teorii potvrzují biologická experimentální data (Walter et al. 2001).

Bard (1977) vysvětluje vznik pruhovaného vzoru zeber přítomností vzájemně rovnoběžných a k páteřní ose zárodku kolmých pruhů, vzdálených od sebe 0,4 mm, vytvářených patrně na chemickém a buněčném podkladu. Tato předloha, podle níž probíhá vytváření pruhů je vytvořena dlouho předtím, než jsou na embryu kolem 8. měsíce věku skutečné pruhy viditelné. K formaci této předlohy pruhování dochází u každého druhu zebry v mírně odlišném časovém úseku (3. týden embryonálního vývoje u *E. burchelli*, 4. týden u *E. zebra* a 5. týden u *E.grevyi*) a rozdílný proporcionální růst různých oblastí embrya a jeho celková velikost v tomto období pak určuje počet a směrovou orientaci tělesného pruhování. Tento model rovněž vysvětluje vznik stínových světlejších pruhů vmezeřených mezi běžné, tmavé pruhy v některých oblastech těla, nedokáže ale objasnit, proč nejsou na zádovou osu kolmé i pruhy na končetinách zvířete.

1.14 Evoluce zbarvení

Podle práce Chernovy (2006) nemusí mít chlupy jednotný původ, osrstění těla vzniklo v celé skupině savců z keratinové epidermis v souvislosti s rozvojem teplokrevnosti, ale nezávisle na vibrissových chlupech, které mají původ v původních mechanoreceptorech skupiny Cotylosauria a vznikly pouze u živorodých savců (tj. vačnatců a placentálů), zatímco u ptakořitných ne. Jsou nadto pravděpodobně staršími útvary než srst samotná.

Předpokládaným základem evoluce barevných vzorců srsti je maskování, komunikace a regulace fyziologických procesů (Cott 1940, Ortolani & Caro 1996, Ortolani 1999).

Existují tři základní typy zbarvení zvířat - skvrnitost, pruhování a monochromatické zbarvení (Heráň 1976). Za nejodvozenější zbarvení bývá považován monochromatismus, toto tvrzení ale nebylo doposud ověřeno fylogenetickou analýzou. Pro podporu této teorie hovoří zejména tři argumenty: A) v evoluci některých druhů se objevuje tendence k monochromatismu - viz. zebra kvaga B) zbarvení samců, které se obecně považuje za odvozenější než samičí, je často monochromatické - jako třeba u antilop - samci jsou jednobarevní, zatímco samice s předpokládaným původnějším zbarvením bývají skvrnité C) u mnoha druhů jsou dospělci monochromatictí, zatímco mláďata nesou strakatý či pruhovaný vzor. Tento mláděcí šat je přitom považován za evolučně původnější (Werdelin & Olsson 1997) U zebry Burchellovy jsou mláďata hustě pruhovaná až ke kopýtkům, zatímco dospělí samci mají končetiny téměř bílé (Heráň 1976).

Pruhování je dokonce obecně považováno za ještě starobylejší typ zbarvení než skvrnitost, která měla vzniknout právě rozrušením stávajících pruhů - důkazem toho by mohlo být časté uspořádání skvrn do podélných pásů, u paky a mladých tapírů, u kterých dochází k následnému rozpadu počátečních pruhů do skvrn (Heráň 1976). Vzorec srsti servala by mohl ukazovat, jak přechod pruhů ke skvrnám mohl vypadat. V oblasti krku jsou podélné pruhy, na těle pak skvrny (Heráň 1976). Pruhy rovněž vystupují u některých druhů jako atavistický znak - oslí pruh u oslů, atavismus koní spolu se zebrováním na nohách, kde je skutečně v korelaci s původními plemeny v kontrastu k odvozeným. U zajíce je pruh patrný pouze na embryu. Dorzální pruh se nicméně rovněž vyskytuje u celé řady zvířat, která se za evolučně původní nepovažují, jako jsou jelenovití (daňci), hlodavci (hraboši, pestrušky, lumíci) či kozy. Jiná teorie považuje tento hřbetní pruh za pozůstatek původní dorzální hřívy, která se dodnes vyskytuje např. u nyaly. (Heráň 1976). Odlišné je i umístění pruhování na těle - zatímco původnější formy savců mají pruhování pouze v zadní části těla, přičemž hlava je jednobarevná bez přítomnosti vzorce, vyšší savci obvykle mají nejkomplexnější vzorec na

hlavě, i když zbytek těla může být bez jakéhokoliv vzorování. Tak je tomu například u sambara či pralesního buvola. Podobné schéma platí i uvnitř řádů, kde primitivní přežvýkavci, kupříkladu kabaři, mají pruhování či skvrny, které nezvýrazňují hlavu, zatímco pokročilí přežvýkavci jako jsou antilopy mají výrazné vzorování hlavy. (Heráň 1976). Na vznik určitého vzorce však nemá vliv pouze evoluční odvozenost, ale také prostředí. (Heráň 1976).

Caro (2005) naproti tomu uvádí jako nejprimitivnější typ barvy šedé nebo hnědé aguti zbarvení, vytvářené střídáním tmavých eumelaninových a rezavých phaeomelaninových pásů na jednotlivých chlupech. Potlačením rezavých proužků se zbarvení stává monochromaticky černohnědé a dalším zesvětlením pak šedé stříbrné, krémové a bezbarvé. Pokud jsou ztraceny tmavé proužky, vzniká červenohnědé zbarvení a zesvětlením pak rezavé, zlaté, krémové až bezbarvé (Herskovitz 1977).

2. Funkce

2.1 Komunikace

Pokud je komunikace mezi zvířaty považována za automatický reflex složený z různých signálů, jež jsou výsledkem momentálního celkového stavu zvířete, můžeme do ní bez váhání zahrnout i komunikaci pomocí zbarvení, patřící k optické signalizaci (Heráň 1976).

Do komunikačních okruhů, ve kterých zbarvení hraje roli, patří identifikace zvířete (např. antilopy pozvednutím hlavy odhalují druhově typické skvrny na spodině krku), ohlášení nebezpečí a signály predátorovi. Vztyčené ocasy s bílou spodinou zajícovců a gazel Thomsonových informují lovcí šelmu o tom, že byla spatřena a další pronásledování by tudíž nebylo efektivní („reklama percepcí“, Caro 2005). Signalizaci zdviženým ocasem používá rovněž antilopa skákavá, jelenec běloocasý či vidloroh. Caro (2005) rovněž uvádí, možnou funkci záďových zrcátek jako zdroj informace o kondici a útekové schopnosti zvířete („reklama kvality“). Teorii podporuje výskyt výrazné černých či bílých ocasů u kopytníků lovených číhajícími šelmami, kde kořist uplatňuje reklamu percepcí, zatímco bílá záď či tmavá hlava signalizující kondici se objevuje u kopytníků primárně lovených pronásledujícími predátory (Stoner 2003). U menších šelem, žijících na stejném území jako velká dravá zvířata, kteří pro ně představují potencionální hrozbu, se vyskytují výrazné faciální masky pravděpodobně slouží jako varování o nebezpečnosti jejich nositelů a schopnosti aktivně se bránit. Toto zbarvení může být odvozeno od možného původního kontrastního zbarvení předků, kde sloužilo stejnému účelu. Této teorii odpovídá fakt, že tyto specifické masky se nevyskytují např. u vyder či minků, neboť ti mají možnost se vyhnout predátorům únikem do vodního prostředí (Newman et al. 2005).

Dalším komunikačním signálem předávaným pomocí zbarvení srsti je odvrácení útoku a uklidnění protivníka (Guthrie 1971), což může být v některých případech důvod odlišného zbarvení mláďat od dospělců a „mláděcího“ zbarvení samic. Barvy se dále uplatňují při předsvatebním chování a podávání informace o sociálním statutu (Heráň 1982), a celkové kondici a zdraví nositele. Příkladem mohou být lví samci s výskytem dvou typů zbarvení hřívky, kdy mladí jedinci nesou světlou, pískově zbarvenou hřívku, zatímco plně dospělá zvířata tmavou - platí přitom, že čím je zvíře starší, má vyšší hladinu testosteronu, lepší výživu a obývá chladnější prostředí, tím je jeho hřívka tmavší (Caro 2005). Samice preferují páření s tmavohřívými samci, kteří ale za tuto výhodu platí vyšším rizikem přehřátí, vzhledem k tomu, že tmavé povrchy absorbují větší množství sluneční energie než světlé. Tím, že jsou schopni tuto nevýhodu překonávat, signalizují družkám dobrou kondici (Caro 2005). Zbarvení

rovněž zvýrazňuje některé tělesné znaky, jako jsou pachové žlázy či např. napodobuje rohy (Guthrie & Petocz 1970, Kitchen & Bromley 1974). Zbarvení sloužící k vnitrodruhové komunikaci se vyskytuje zejména na hlavě, uších, končetinách, ocasu, zádi a kýtách, jelikož se jedná o nejviditelnější části těla zvířat s denní aktivitou, žijících ve skupinách v otevřené krajině (Caro 2005). Kleiman (1967) uvádí možnou roli obličejových masek u psa ušatého (*Otocyon megalotis*) a psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonides*) rovněž jako vodítka k vzájemné péči o srst či ukazatele polohy jednotlivce, což napomáhá soudržnosti skupiny zvířat (Newman et al. 2005 ex Rowland 1979). Specifické zbarvení různých částí těla může rovněž směřovat útoky a kousnutí soupeřníků při ritualizovaných bojích či hře do určitých méně zranitelných oblastí těla, např. pokrytých silnou kůží (Newman et al. 2005 ex Vemmer & Scow 1977), masky mohou být signálem připravenosti k boji (Heráň 1976). Z tohoto důvodu pravděpodobně některá zvířata v podřízenosti odklání hlavu.

K signalizaci slouží buď určité typy zbarvení (třeba celkové černobílé zbarvení gueréz a skunků) (Heráň 1982), či expozice jednotlivých nápadně zbarvených míst (obličejové masky, skvrny na zádi antilop) (Heráň 1976). Zbarvení přitom slouží jako specifický signál buď samostatně a nebo ve spojení určitým typem chování, které ho činí v určité oblasti těla velmi nápadným (Heráň 1976). Signály mohou být stálé, či dočasné. (Heráň 1976). Stálé signály upozorňují na zvíře a umožňují jeho přesné rozpoznání i na větší vzdálenost. Tyto signály sestávají z jednoduchého vzorce tvořeného jasnými barvami, které pokrývají největší či nejnápadnější část těla zvířete. Toto zbarvení se objevuje na obou koncích těla zvířat - hlavě (masky sloužící jako identifikace apod.) a zádi (zrcátka fungující jako sexuální a varující signál - např. bílá skvrna na zádi srnců a dalších sudokopytníků (Heráň 1976)). Dočasné signály se objevují při emocích, jakými jsou sexuální vzrušení nebo strach. V klidu nejsou nijak nápadné, bývají překryty kůží nebo okolní srstí. Příkladem je ukazování určité kresby, či např. zježení bílých chlupů v obřítce vidloroha nebo otevírání očníků jelenovitých. Toto zježení se objevuje pouze při vzrušení zvířete, v klidu jsou chlupy obřítce překryty okolním hnědým osrstěním. Podobně je tomu u antilopy skákavé, kde obřitek bílých chlupů pokračuje stejně zbarveným zádočným pruhem, v klidu skrytém v kožní kapse (Heráň 1982). Zbarvení tohoto signalizačního typu se vyskytuje na menší ploše, je více barevné a má složitější vzorec (viz. zbarvení vnitřních stran stehen kočkodana Dianina) a je používáno při přímém kontaktu (Heráň 1976).

Pro savce, kteří pravděpodobně většinou nerozlišují barvy a vnímají pouze odstíny šedi, jsou důležité kontrasty. Nejdůležitější signální funkci má pravděpodobně barva černá, objevuje se ale i bílá, a to hlavně u nočních druhů, např. lasicovitých (Heráň 1976). Stejně

snad mohou fungovat i bílé skvrny na šatu mláďat (Heráň 1976). Jako signál může působit i výrazně černobílá, druhově specifická kresba na zadní straně uší kočkovitých šelem a lichokopytníků, jelikož jejich pohyb je velmi nápadný (Heráň 1976). Tato kresba může sloužit jako prostředek vnitrodruhové komunikace, například při setkání s rivalem, kdy je zadní strana uší otočena proti němu. Ortolani & Caro (1996) ex Newman et al. (2005) ale žádný významný vztah mezi přítomností ušních kreseb, výrazných ocasních špiček a krčních skvrn a socialitou u kočkovitých šelem nenalezli.

Ušní skvrny šelem mohou rovněž být signálem pro mláďata při následování matky (podobně jako černá či bílá špička ocasu). K tomuto účelu může sloužit rovněž jasně bílá špička ocasu samic hrabáče (Knöthig 2005). Druhově specifické skvrny na zadních stranách uší a lemování boltců se vyskytují u mnoha skupin zvířat, z lichokopytníků například u tapírů, koně Převalského, divokých oslů a zeber. V tomto znaku můžeme někdy nalézt i poměrně vysokou vnitrodruhovou variabilitu (její míra může být rozdílná i v jednotlivých okrscích ucha - zejména u zebry Grévyho a horské je kresba apikálního konce ucha poměrně stabilní a druhově specifická, zatímco vzor na bázi je poměrně různorodý). Tyto vzorce se výrazně odlišují od celkového zbarvení těla a např. u zeber se jeho celkové zbarvení mění s věkem, (u mláďat je ušní vzorec zřetelně hnědavější než u dospělců). Světlý lem boltců tapírovitých má přitom pravděpodobně skutečně komunikační funkci, jelikož jasně bílá barva lemu dobře viditelná v šeru pralesa nejspíše pomáhá špatně vidícím tapírům ke sledování pohybu uší partnera při sociálních interakcích. Obdobná úloha vzorce se předpokládá i u koňovitých, u nichž je pohyb uší výraznou složkou komunikace. Vzorec přitom může zvyšovat kontrast mezi přední a zadní stranou ucha a sloužit i individuální identifikaci zvířete (Heráň 1989), u zeber může sloužit individuální identifikaci rovněž celkový pruhovaný vzor, který je pro každé zvíře jedinečný .

2.2 Ochrana

2.2.1 Ochrana před abiotickými faktory

Srst už svou přítomností poskytuje tělu účinnou pasivní ochranu, která může být v některých případech ještě posílena chováním zvířete. Příkladem jsou divočáci -jejich štětiny spolu s krustou ztvrdlého bahna, které na sebe zvířata nanasou při válení se v blátě, vytváří na bocích jejich těl velmi pevný štít (Heráň 1982).

Srst rovněž funguje jako termoizolační orgán (podporuje a nebo naopak snižuje výpar vody, pohlcuje či odráží sluneční paprsky). Tomu odpovídá i počet chlupů, který je v letních měsících až o polovinu nižší než v zimních (Leščinskaja 1952). Sholander et al. (1950a, b)

uvádí, že u zvířat menších než polární liška je patrný vztah mezi tepelnou izolací a tělesnou velikostí (čím menší zvíře, tím menší schopnost termoizolace), ale u velkých savců tomu tak není. Termoregulační vlastnosti srsti závisí i na její barvě (Caro 2005). Některá zvířata dokáží ale sezónně upravit termoregulační schopnosti svého osrstění nezávisle na barvě okolí či jejich vlastní srsti pouze úpravou struktury srsti a optických vlastností chlupů bez změny celkového vzhledu (zbarvení) (Walsberg & Schmidt 1989). Zbarvení srsti kopytníků, šelem a snad zajícovců odpovídá i po fylogenetické kontrole Glogerovu pravidlu - zvířata v tropech mají zřetelně tmavší osrstění. Příčina tohoto jevu je neznámá, předpokládá se spojitost s vlhkostí - tmavá srst se více zahřívá a tak podporuje vypařování vody. Díky tomu zvíře rychleji uschne. Bílé skvrny na hlavách a v zadní části těla kopytníků mohou sloužit termoregulaci, jelikož odráží teplo (Caro 2005). Podle Heráň (1976) tmavá barva těla, zejména na částech nejvíce exponovaných slunci jako je hlava (okolí očí a čenich u polárních zvířat), může zvíře chránit před UV zářením. Tmavá srst okolo očí může ale rovněž redukovat možnost oslnění (Caro 2005).

2.2.2 Ochrana před jinými organismy

Ochranné zbarvení (kamoufláž) je typ zbarvení, který poskytuje zvířeti určitou ochranu a pomáhá neustále či ve specifických situacích života učinit zvíře nenápadným (Heráň 1976). Aby bylo účinné, mělo by zvíře chránit v klidu i v pohybu, Tyto charakteristiky jsou důležité nejen pro kořist, ale i predátora (Heráň 1976). Efektivnost ochranného zbarvení dále závisí i na vzdálenosti, na kterou je zvíře pozorováno (jedinec nápadný na krátkou vzdálenost může na delší vzdálenost zcela splývat s okolím – viz zebry) a směru dopadu slunečních paprsků (zvíře může být jednu část dne nápadné a druhou nikoliv (Burt 1981, Endler 1990), např. tapír čabakový je nezřetelný při vyšším slunečním osvětlení porostu).

Principů kamufláže je několik: A) V nejjednodušším případě jsou zvířata, která mají být ukryta, zbarvena co nejpodobněji svému okolí (Heráň 1976). Příkladem takové kamufláže je pískově žluté zbarvení zvířat žijících v aridních oblastech (Heráň 1976), bílé zbarvená zvířata v arktických oblastech, rezavé a šedé druhy ve skalnatých habitatech a tmavá zvířata v hustých tropických lesích a uzavřeném prostředí (Caro 2005).“Pískové“ zbarvení se ale vyskytuje i u nočních forem, u nichž ochrannou funkci mít nemůže, je tedy možné, že se jedná spíše o vliv prostředí než kamufláž (Heráň 1976). Rozdílné zbarvení má rovněž i rozdílné termoregulační vlastnosti a je proto možné, že výskyt odlišných obecných typů zbarvení je dán spíše potřebami termoregulace než ochrannou funkcí (viz výše tmavé zbarvení zvířat v tropech, bledé zbarvení pouštních zvířat zase odráží sluneční paprsky

(Gloger 1833 ex Caro 2005). Na stromech žijící živočichové mívají často nazelenalý odstín (Heráň 1976). Vlivem převládajících tónů barev v okolí se může velmi lišit i zbarvení zvířat, žijících na relativně malém, ale členitém prostoru (Heráň 1976).

B) Naopak živočichové vybavení účinnými obrannými mechanismy (silné drápy, odporné výměšky) mívají velmi kontrastní varovné zbarvení z barev, které jsou v jejich okolí nejméně časté (Heráň 1976). Příkladem je silně kontrastní černo-bílé zbarvení některých lasicovitých šelem, např. skunků, vyzbrojených silně páchnoucími substancemi řitních žláz (Heráň, 1976), (nebo faciální masky menších šelem, viz výše). Kontrastní barvy jsou umístěny v podélných pásech souběžných s tělem (skunk) či v nepravidelných/ pravidelných řadách různě velkých skvrn (skunk skvrnitý). Oproti ochrannému je tento typ zbarvení poměrně uniformní a chybí zde princip protistínu (viz dále níže), v některých případech jsou barvy zcela převrácené (medojed - tmavé břicho, světlý hřbet), panda červená (Heráň 1982). Obrácení principu protistínu dělá toto zbarvení ještě nápadnější (Randall 1976). Výrazné varovné zbarvení může být pouze dočasné, ukazuje se jen v okamžiku ohrožení zvířete. V takovém případě je výrazné, varující zbarvení v klidu překryto běžně zbarvenou srstí či kožním záhybem (Heráň 1976). Např. *Lophiomys ibeanus* je za normálních okolností jednoduše světlešedá, v rozčilení ale vztyčí chlupy na hřbetě a naopak přitáhne srst na bocích k tělu, čímž se na jejím těle náhle objeví řada pruhů běžících od hlavy směrem k ocasu. Efekt je způsoben dvoubarevností jednotlivých chlupů s tmavou basí a bílou špičkou. Rovněž kůže je tmavá a odhalí se když se střetnou vztyčené a položené chlupy (Heráň 1976). Zvíře s výstražným zbarvením se nesnaží skrýt, své barvy často ještě zvýrazňuje nápadným chováním (Heráň 1982). Dikobraz například při hrozbě chřestí speciálně upravenými bodlinami (Cott 1940).

C) Kresba na těle odvádí pozornost od důležitých orgánů zvířete či nebezpečných zbraní predátorů, může sloužit i jako lákadlo pro kořist (Heráň 1976). Bílá špička ocasu šelem může sloužit k upoutání pozornosti kořisti (Ortolani 1999), zatímco černá špička ocasu některých menších šelem (lasicoviti) snad slouží jako obrana proti ptačím dravcům, protože směřuje jejich útoky na méně zranitelnou část těla (Powell 1982).

D) Rozrušení obrysů zvířete pomocí vzorce, který opticky rozděluje siluetu zvířete tak, že pozornost pozorovatele je přitahována vzorem a celkový vzhled zvířete mu uniká. (Heráň 1976). Výhodou tohoto typu zbarvení je účinnost vzorování, která se neomezuje pouze na dobu přítomnosti zvířete v prostředí podobně zbarveném jako je jeho tělo, jak je tomu u monochromatických jedinců, ale funguje i jinde. Principem jsou pruhy vedené kolmo k tělu, směrem k břichu se zužující, či skvrny, které jsou obvykle největší na hřbetní straně a směrem

k břichu se zmenšují a řídnu (Heráň 1982). Je přitom výhodné, ale nikoli nezbytné, aby část kresby byla podobně zbarvena jako typické prostředí v němž zvíře žije. Mnohem důležitější je rozrušující vzorec, který by s dominantní barvou prostředí měl co nejvíce kontrastovat. Jeho účinek je nejsilnější, pokud nejsilněji kontrastující elementy jsou umístěny vedle sebe a vytváří tak náhlý přechod (Heráň 1976), kdy kontrast se směrem k rozhraní dvou barev ještě dále zvětšuje (tzn. světlá je na rozhraní ještě světlejší, tmavší naopak tmavší (Heráň 1982)). Rozčleňovací vzorec můžeme pozorovat př. u viskači a mravenečníka (Heráň 1976). Na principu rozrušujícího vzorce je postaven i princip umělého stínu, kdy světlé skvrny na těle jsou podloženy tmavší barvou, vytvářející „stín“ dané skvrny, což opět vede k setření přesných kontur zvířete (Heráň 1982). I zdánlivě nápadné zbarvení, jakým je pruhování zeber je v jejich přirozeném prostředí velmi nenápadné i na velmi krátkou vzdálenost, protože interferuje s okolními stíny a olistěním (Heráň 1976). Způsob vzorování srsti zeber nadto vyvolává dojem, že zvíře je větší než ve skutečnosti, což může vést ke špatnému odhadu délky skoku u útočící šelmy (Cott 1940). Je ale možné, že toto zbarvení má ještě i jinou funkci, neboť u dalších zvířat - např. kočkovitých šelem - nebyla pozorována žádná souvislost mezi pruhováním zbarvením a typem habitatu, v němž žijí třeba zebry, tedy křovinatým, travnatým bušem (Caro & Ortolani 1996). Mnoho příkladů disruptivního zbarvení navíc padlo při kontrole na fylogenezi (Stoner et al. 2003), přestože se skutečně vyskytuje přednostně v otevřeném prostředí.

Vzorec na hlavě často ukrývá oko, které je velmi nápadným útvarem, nebo ho činí nenápadným - např. u jezevce či oryxe je oko je skryto v tmavé skvrně (Heráň 1976). U některých druhů mohou tmavé skvrny okolo očí působit rovněž jako prevence proti oslnění, jak bylo prokázáno racků (Densey 1979). U savců (konkrétně šelem) ale žádná souvislost mezi výskytem očních skvrn, habitatem a denní či noční aktivitou prokázána nebyla (Ortolani 1999).

Princip protistínu se rovněž uplatňuje při kamufláži zvířete. Pokud na zvíře padá světlo shora, je jeho hřbetní strana přesvícena, tudíž světlá, kdežto dolní partie těla je ve stínu tmavší a tak vymezuje zvíře vůči pozadí jako trojrozměrný objekt. Pokud je ale hřbet tmavý a dolní partie světlé, světelný efekt se vyrovná, výrazná trojrozměrnost zvířete oproti pozadí zanikne a zvíře s ním splyne. (Heráň 1976). Protistín může být tvořen i vzorcem (např. pruhováním), který je v hořejších partiích větší a hustější a postupně se ztrácí směrem k břišní straně (Heráň 1976). Tuto hypotézu potvrzuje i příklad ryby *Synodontis batensoda*. Ta je sice zbarvena zcela naopak - tmavé má břicho a světlá záda - ale také přesně naopak, břichem vzhůru, plave (Heráň 1976). Největší kontrast mezi barvou břišní a hřbetní strany nacházíme u zvířat

žijících v otevřené krajině proti tmavému pozadí, jako jsou hlodavci či antilopy. Naopak zvířata z otevřeného, ale světlého pozadí (písečného), mají kontrast nevýrazný, protože břišní strana je osvětlena světlem odraženým od světlého substrátu (Heráň 1976). Protistín ale může mít i jinou funkci - tmavá záda mohou chránit zvíře před UV zářením a nebo světlé břicho může být pouze vyrovnávacím mechanismem abraze boků a hřbetu zvířete (Kiltie 1998). Pokud je navíc produkce pigmentů, jako je melanin, pro zvíře náročná, je pro něj výhodnější splynout s pozadím v oblasti zad a hřbetu a pigmentaci méně viditelných míst (břicho) omezit (Caro 2005).

Samotné ochranné zbarvení nicméně nemusí být dostačující ochranou bez spojení s odpovídajícím chováním a obrannými schopnostmi nositele (Heráň 1976). Zatímco krypticky zbarvená zvířata se chovají nenápadně, zvířata s výstražnými barvami, mezi které patří třeba skunk, se často prezentují velmi výrazně (Heráň 1976).

Účinnost jakéhokoliv ochranného zbarvení závisí na zrakovém vnímání zvířat (Heráň, 1976). Kamufláž založená na splynutí s okolím není příliš efektivní obrana proti šelmám či sovám, protože tyto predátoři loví primárně pomocí čichu a sluchu (Heráň, 1976), nicméně se jedná o odpovídající ochranu proti predátorům lovcím pomocí zraku (Heráň 1976). Přesto se i v polárních oblastech krom bílých, „maskovaných“ zvířat vyskytují i tmavé druhy, jako jsou rosomáci či pižmoni.

Ochranné zbarvení může přetrvávat po celý život, a nebo je se vyskytuje pouze u mláďat, která nemají dostatečně rozvinuty potřebné obranné mechanismy proti predátorům (Heráň 1976), jakými jsou třeba dostatečná rychlost a zkušenost apod.

„Neadaptivní zbarvení“

Kočkodani vykazují velkou variabilitu ve faciálních maskách i zbarvení těla a to dokonce i vnitrodruhově. Tamaríni sedlový vytváří podél řeky Rio Jurua barevné morfy od černohnědé po bílou, které se na obou březích řeky liší, přestože prostředí zde je homogenní. V těchto případech se jedná buď o působení neznámého selekčního tlaku na tropické opice (Herskovitz 1968) a nebo, u tamarínů, spíše o náhodný genetický drift, kde řečiště představuje genovou bariéru, jak bylo zjištěno analýzou mitochondriálního cytochromu *b* (Peres et al. 1996).

3. Uplatnění srsti v taxonomii

Některé typy zbarvení a kombinace barev se zdají být poměrně univerzálními a jejich výskyt tak není v bližší souvislosti s taxonomickou příslušností a vzájemnou příbuzností jejich nositelů - např. způsob kombinace černé a bílé barvy srsti skunka, tchoře a vačnatce kuskuse (Heráň 1976) či pruhování, které existuje napříč živočišnými kmeny i řády (Heráň 1976), jiné však mohou být typické pouze pro daný úzký taxon (typ skvrnitosti r. *Giraffa*).

Morfologie chlupu může být někdy dostatečně unikátní k přesné taxonomické identifikaci zvířete, jak je tomu například u pekariů (Hess & Flinders 1985) či letounů, v jejichž chlupcích není přítomná dřev (Day 1966). Jinde se unikátní stavba chlupu vztahuje na skupinu zvířat, jak je tomu u hmyzožravců s jedinečnou stavbou podsadových chlupů (Day 1966). Kromě celkové jedinečné stavby chlupu jsou pro určení taxonomické příslušnosti zvířete důležité zejména dřev (medula) a kutikulární vzorec.

1) Medula může být kontinuální, diskontinuální či fragmentovaná (Montagna 1962). U šelem, hlodavců a evolučně původnějších primátů je chlup tvořen především mohutně rozvinutou dřeví. Hess & Flinders (1985) byli schopni na podkladě rozdílů ve stavbě meduly rozlišit prase divoké od prasete domácího, odlišnosti byly ale patrné pouze na podélném řezu chlupem, nikoliv na příčném. Naopak pro zajícovce je typická zcela jedinečná stavba chlupové dřevě, která může sloužit k dobrému vymezení této skupiny podle srsti (Day 1966). Tvar buněk dřevě se může lišit i mezi druhy, jak zjistil Mazák (1960a) u dvou druhů hrabošů, kdy jejich počet bývá variabilní podle typu chlupu.

2) Kutikula je klasifikována jako koronální, pokud každá kutikulární buňka kompletně obklopuje chlup a jako šupinovitá, pokud tomu tak není (Montagna 1962). Volné okraje kutikulárních buněk mohou být jednoduché, zoubkované či pilovité, podle velikosti a celkového tvaru jsou rozdělovány na prodloužené, oválné, špičaté a zploštělé (Montagna 1962). Kutikulární šupiny mohou být užity jako pomocné kritérium v taxonomii. Kutikulární vzorec chlupů pandy velké je například podobný kutikule medvědovitých šelem, zatímco pandy červené šelmám medvídkovitým, což odpovídá jejich skutečným fylogenetickým vztahům (Dziurdzik & Nowogrodzka-Zagórska 1991). Celkový kutikulární vzorec může reprezentovat rozdíly mezi mnoha savčími skupinami a někdy dokonce druhy (Meyer et al. 2002). Velikost, tvar, uspořádání a počet na mm^2 se liší podle pozice na chlupu (Meyer et al. 2002). Juvenilní zvířata vykazují stejné charakteristické znaky na pesících jako dospělci, pouze v některých případech v menším stupni vyjádření (Meyer 2002). Khmelevskaya (1965) uvádí, že u hlodavců sezónní, geografická a věková variabilita kutikulárního vzorce je

u daného druhu pouze minimální nebo zcela chybí. Obdobné životní prostředí navíc nevede k vytvoření podobného kutikulárního vzorce u rozdílných rodů (Meyer 2002, Khmelevskaya 1965). Jednotlivé druhy hlodavců od sebe nejsou podle kutikulárního vzorce často rozlišitelné, rody už ano, ale odlišnosti jsou rozdílného stupně, vzhledem k čeledi, do níž rod náleží. U fylogeneticky mladších a méně rozlišených čeledí (Muridae, Gliridae) jsou přitom mnohem méně patrné, rovněž u čeledi Dipodidae je vzorec kutikuly velmi podobný. V čeledi Cricetidae nejsou rozlišovací znaky charakteristické pro jednotlivé rody, nýbrž pro skupiny rodů (Khmelevskaya 1965 Rovněž Amman et al. (2002) našel rozdíly v kutikulárním vzorci a struktuře srsti netopýrů z Colorada pouze na úrovni čeledí. A k obdobnému závěru došla i Dziurdzik (1973), která ve své studii chlupů středoevropských savců uvádí, že většinu vzorků (klasifikace podle stavby dřeně, příčných řezů chlupem a kutikulárního vzorce) lze zařadit nejvýše do úrovně rodu, ale často pouze k určité čeledi (Lagomorpha) i když často je možná i identifikace konkrétního druhu. Malí savci vykazují větší rozlišení vzhledem ke struktuře chlupu než velcí savci (Dziurdzik 1973). Taxonomické využití má spíše soubor několika znaků na chlupu, ne jednotlivé rysy (Dziurdzik 1973). Typ a vzorec kutikulárních šupin se zdá být hlavním znakem pro rozlišení chlupů pocházejících z různých oblastí těla (Balakrishnan 1988).). Kutikulární vzorec může být ovlivněn domestikacním procesem (Meyer et al. 2000).

Unikátní překřížení kutikulárních šupin místo zúžení podsadových chlupů je typický znak pro malé hlodavce a může sloužit k odlišení jejich srsti ve výkalech lasicovitých šelem od chlupů drobných hmyzožravců (Day 1966). Rozlišení je možné i na velmi nízké taxonomické úrovni, například mezi rejsem a krtkem na základě unikátního vzhledu příčného průřezu chlupem, který se jinak kutikulárním vzorcem či dřením u obou druhů neliší (Day 1966). Lasicoví se podle obvyklých postupů měření morfologie chlupu (délka, rozměr, podíl maximálního průměru dřeně vzhledem k chlupu a kutikulární vzorec) nejsou odlišitelní ani při využití velkého množství vzorků, jsou ale odlišitelní na základě různých charakteristik srsti jako skupina a pokud byly vzájemně porovnávány známé druhy lasicovitých, bylo je možno rozlišit, *Mustela erminea* a *M. nivalis* se pak strukturou srsti i jednotlivých chlupů od zbytku skupiny liší a vytváří tak izolovanou skupinu (Tóth 2002).

Pouze několik savců má kutikulární šupinový vzorec, který může být použit k identifikaci tohoto určitého druhu s vysokou mírou pravděpodobnosti. Kutikulární vzorec se zdá být více závislý na morfologii chlupu než na dané taxonomické skupině, jelikož určité typy vzorování kutikuly se běžně vyskytují napříč spektrem savců bez bližšího vztahu k jejich taxonomické pozici. Naproti tomu délka, šířka, vzhled na průřezu a pigmentový vzorec se

zdají být užitečnými charakteristikami pro určení příslušnosti chlupu mnoha savců a kutikulární povrch může pak sloužit jako dodatečný pomocný znak (Short 1978).

Meyer et al. (2002) zjistil, že pro srovnávací analýzu kutikulárních vzorců byly méně přínosné množství šupin na plochu chlupu a množství šupin v závislosti na jejich velikosti, naopak důležité byly přímo na šupinách závislé parametry (plocha šupin, obvod šupiny a zejména poměr šířky a délky šupiny). Druhově typický tvar a velikost kutikulárních šupin může mít určitou cenu pro biologické analýzy struktury a funkce srsti, zejména pro skupinu Carnivora (a v ní Canidae a Felidae). Poměr šířky šupiny k výšce, jež je v úzké souvislosti s průměrem chlupu může odrážet funkci šupin jako podpůrného systému jemných chlupů s úzkou dření, když jsou v chladném prostředí drženy ve vztyčené pozici aby zlepšily tepelnou izolaci. To se týká zejména drobných savců - hmyzožravců a hlodavců s nepočtenými a jemnými pesíky a ještě méně nápadnými vlníky, zatímco u větších savců s obvykle silnou korovou částí chlupu je tento systém méně důležitý. Tuto teorii podporuje extrémně keratinizované jádro kutikulárních buněk a jejich odolnost vůči mechanické deformaci (Meyer 2002). Úzký vztah mezi na šupinách závislými parametry a hustotou kožichu u hmyzožravců, letounů a malých hlodavců může nepřímo dokazovat evoluci lehkého a homogenního kožichu s vysokou izolační schopností. Tato idea je částečně podpořena zjištěním, že uniformita kožichu je pro termoregulaci zásadnější než maximální tloušťka kožichu v dané oblasti těla (Meyer 2002). Tepelná izolace je přitom pro malá zvířata s velkým povrchem těla zásadně důležitá. Hustota srsti může být rovněž použita v některých případech jako pomocný taxonomický znak, kupříkladu při porovnávání míry příbuznosti mezi africkým bílým nosorožcem (nepřítomnost ochlupení, výskyt chlupů pouze u mládat a to v silně redukované formě) a nosorožcem černým či při charakteristice dvou forem nosorožce bílého (severní forma zcela bez přítomnosti chlupů, jen s folikuly, jižní forma vykazovala na dotek přítomnost chlupů na bocích dokonce i u dospělců) (Groves 1975).

Línání hlodavců (Cricetidae, Muridae a Gliridae) je shodné dokonce i v drobných detailech, nicméně zřídka mohou některé příbuzné druhy línat zcela opačným způsobem, jak je tomu například u zajícovců rodů *Ochotona* a *Lepus* (Kryltzov 1963) či koňovitých, konkrétně onagera a koně Převalského (Mazák 1962). Za evolučně původní považuje Kryltzov (1963) juvenilní sublaterální línání hlodavců a zajícovců. Dále předpokládá existenci přesného postupu línání už od počátků existence savců, jako velice důležitý prvek termoregulace. Po rozvoji termoregulačních mechanismů se ale jeho důležitost zmenšila a podstoupila redukcii. Tuto teorii podporují ontogenetické (difusní línání starších zvířat) i fylogenetické důkazy (snižování počtů typů línání v evoluci hrabošů, kdy původnější normik

rudý vykazuje tři typy línání, zatímco fylogeneticky odvozenější zástupci hrabošů mají jen dva typy).

Nevýhodou určování taxonomické příslušnosti zvířete podle morfologie jeho chlupů je časová náročnost (Day 1966) a značně proměnná a neúplná spolehlivost. Meyer (1997) se nicméně pokusil zjednodušit proces redukcí sledovaných parametrů na šupinový index, který by měl být prostředkem k rychlé první zoosystematické orientaci. Zvířata se liší rovněž ontogenezí růstu srsti. V ontogenezi se můžou jako první objevovat krycí chlupy následované podsadovými a nebo se oba typy chlupů mohou objevovat současně.

Kondo et al. (1985) uvádí, že typ dřeně pesíkových chlupů odpovídá klasifikaci zvířat na úrovni čeledí, tento vztah ale neplatí pro podsadové chlupy, z nichž nebylo možné určit příslušnost zvířete k určité skupině. To samé, ale pro kutikulární vzorec, zjistil rovněž Meyer et al. (2002). Kutikulární vzorec podsadových chlupů je obdobný u všech druhů savců. Dziurdzik (1973) rovněž shledala kutikulární vzor na podsadových chlupcích značně zjednodušený. Day (1966) dále uvádí, že pouze chlupy z hlavní části těla vykazují kutikulární vzorec, medulární typ a tvar příčného průřezu konstantní pro daný druh a tudíž dostatečný pro jeho identifikaci, zatímco srst z končetin a ocasu nese zredukované či zjednodušené znaky. Meyer (2002) použil ve své studii navíc pouze střední část pesíků, jelikož špičky chlupů byly morfologicky velmi variabilní a baze naopak příliš uniformní.

4. Přehled zajímavých forem osrstění a zbarvení v rámci systému savců

V této kapitole nabízím zkrácené, často heslovité charakterizování srsti a její barvy, popř. kresby u savců. V přehledu se snažím generalizovat a chtěla bych upozornit, že výčet není zdaleka vyčerpávající. Tento výčet může nasměrovat moji pozornost na dílčí další studium srsti u vybraných savčích skupin. Čerpala jsem především z těchto pramenů: Anděra 1997, 1999, 2000, Grzimek 1990, Menkhorst & Knight 2001. Pořadí skupin odpovídá review Wilson. & Reeder 2005.

4.1 Ptakořitní

Srst ježury je do různé míry přeměněna v ploché ostny, u tasmánské formy se nalézají především v přední části těla a dále přechází do osrstění. Paježury mají oproti ježurám více rozvinuté osrstění. Celkové zbarvení paježur je tmavě hnědé, ježur hnědé se žlutavými ostny. Ptakopysk je monochromaticky tmavě šedohnědý, krom bílých kruhů kolem očí. Samci mají vyvinuty jedové žlázy na zadních nohách. Chlupy jsou ploché (Manby et al. 1938). Ze zvláštních derivátů kůže lze zmínit kožovitý zobák, plovací blány a jedovou, rohovitou ostruhu samců (obdobnou ostruhu mají rovněž ježury, ale nedutou, takže neobsahuje jed ze stehenní žlázy).

4.2 Vačnatci

Obvykle mají monochromaticky zbarvené tělo se světlejší, více méně dobře odlišitelnou spodinou, která např. u koal může vystupovat až vysoko na krk a tvořit tak náznak obojku. Výrazné barevné znaky často vystupují na ocasu, hlavě a končetinách, které bývají tmavší než ostatní tělo. Výjimkou je skupina possumů (rod *Pseudocheirus*, *Pseudochirops*, *Pseudochirulus*) či třeba bandikut *Perameles gunnii* se světlou špičkou ocasu. Kombinaci bílých a tmavých ocasních skvrn nese např. *Macrotis lagotis* a *Petrogale godmani*.

Faciální masky sestávají z velkých, výrazných tmavých skvrn zasahujících velkou část obličeje (rod *Dendrolagus*) či velmi často z kruhů (rod *Smithopsis*, *Cercarterus*, *Pseudocheirops*, *Acrobates pygmaeus*, *Burramys parvus* *Trichosurus vulpecula*) a proužků (*Macrotis leucura*, *Chaeropus ecaudatus*) kolem očí v odstínech tmavě šedé až černé, světlé kruhy se vyskytují méně často (*Petropseudes dahli*, *Trichosurus caninus*, *Dasyuroides byrnei*, *Dasyercus cristicauda*, *Pseudochirops archeri*) někdy v kombinaci s tmavým obličejem (*Antechinus flavipes*). Zajímavou masku má *Myrmecobius fasciatus* se světlým okružím okolo oka protnutým tmavým páskem a *Petrogale purpureicolis* s červenavými lícemi. *Thylacinus*

cynocephalus měl masku tvořenou bílými skvrnami na bázi uší, okolo čenichu a očí. U celé řady klokanů se vyskytuje rovněž kontrast tmavých skvrn a pruhů a bílé barvy.

Nehojně se napříč skupinou objevuje příčně pruhované zbarvení v oblasti zad a kříže, zasahující někdy až na kyčle (*Thylacinus cynocephalus*, *Macropus grey*, *Macropus irma* - tmavé pruhy, *Lagostrophus fasciatus* a *Myrmecobius fasciatus* - světlé pruhy) či na bocích až ke spodině těla (*Perameles gunnii* - světlé pruhy směřují od břicha na boky, *Perameles bougainville* - tmavé pruhování). Šedočerně je žíhaný i *Chironectes minimus* (Grzimek 1988). Velmi řídký je naproti tomu výskyt podélného pruhování (*Pseudochirops archeri*, *Tarsipes rostratus* - hnědé pruhy, *Dactylopsila trivirgata* - bílé pruhy), naopak často je přítomen více méně zřetelný tmavý až černý zádový pruh (někteří klokani, dále např. rod *Petaurus*, *Gymnobelideus leadbeateri*, *Phalanger intercastellanus*, *Wyulda squamicaudata*). Ten se nalézá i u zmíněných podélně pruhovaných zvířat, kde je svou tmavou barvou odlišitelný od ostatních pruhů. U *Caluromys* není pruh přítomen na hřbetě, ale je patrný na hlavě mezi ušima (Grzimek 1990). Jeden podélný bělavý pruh, často začínající nad předními končetinami a táhnoucí se podél boku zvířete až na horní partie zadních nohou je typický pro klokany wallaby. Uniformě černý *Sarcophilus harrisi* má dva bílé pruhy tvaru půlměsíce - jeden na prsou, druhý nad kořenem ocasu. Mohou být různě široké a nabývat až tvaru nepravidelných skvrn, někdy ale i zcela chybí. Skvrnitost u vačnatců je uniformního typu, tvořená bílými, dobře rozlišitelnými, různě velkými skvrnami nesplývajícími v pruhy. Toto zbarvení je typickým pro rod *Dasyurus* a u jiných skupin se téměř nevyskytuje s výjimkou nevýrazně skvrnitého *Planigale maculata*. Unikátně pestře je zbarvený *Spilocuscus maculatus*, jehož samci nesou hnědošedé okrsky srsti obklopené bělavým osrstěním, což vytváří dojem opačné skvrnitosti. Lysé ocasy se vyskytují u některých menších pozemních vačnatců (ztlustlý, řídko ochlupený ocas má *Pseudantechinus macdonellensis*) a stromových zvířat, u nichž mají chápavou a ovíjivou funkci (*Wyulda squamicaudata*, *Spilocuscus maculatus*, *Phalanger intercastellanus*). Lysiny se objevují rovněž na obličeji, zvláště v okolí očí a čenichu (*Sarcophilus harrisi*).

Celkově jsou obdobně jako u placentálů malé, hmyzožravé formy vačnatců zbarveny monochromaticky (s výjimkou např. tmavých kruhů kolem očí) a naopak celkově pestře zbarvenou skupinou jsou velcí býložravci (klokani) a některá stromová zvířata. Klokani připomínají zbarvení antilop rozvinutými druhově specifickými maskami a přítomností ušních lemů a skvrn, které se ale nezdají být natolik druhově typické jak je tomu u kopytníků. Podobně jako placentálové se i některé druhy vačnatců vyskytují ve více barevných fázích a typech (*Trichosurus vulpecula*, *Trichosurus caninus*, *Spilocuscus maculatus*, *Phascolarctos*

cinereus, *Lasiorhinus latifrons*). Jasně bílá spodina ocasu některých wallabyů (*Onychogalea fraenata*) jasně patrná při skokovém pohybu zvířete by snad mohla být obdobou výstražných zrcátek některých býložravých placentálů. Celkové zbarvení vačnatců je poměrně pestré a obsahuje mnoho vzorů obvyklých i u placentárních savců. Hlavním zdrojem různorodosti jsou ale především barevné skvrny a jejich kombinace na končetinách, hlavě a ocasu, není zde přítomen složitější a komplexnější celotělový vzorec, jakým je například rozetový vzor levhartů či pruhování zeber, rovněž skvrnitost je poměrně jednoduchého typu bez vytváření složitějších obrazců. Výrazný pohlavní dimorfismus ve zbarvení není obecně rozvinut, vyskytuje se pouze ve specifických případech (*Spilocuscus maculatus*, *Macropus rufus* - oproti rezavým samcům jsou samice šedé, v centrální Austrálii jsou ale obě pohlaví stejně rezavá). Chybí rovněž výraznější variabilita v délce srsti - nevyskytuje se hříva, či střapce na uších, delší srst je přítomna pouze v některých případech v podobě ocasních štětek (rod *Phascogale*, *Dendrolagus* (nevýrazná) *Antechiomys laniger*, lysý ocas se střapcem na konci má *Smithopsis longicaudata*, delší srst na ocase má rovněž *Dasyuroides byrnei* a *Myrmecobius fasciatus*. U *Pseudochirops archeri* se vyskytuje ve zbarvení zelená barva, která je fyzikálního původu (Grzimek 1988).

Typ pruhování je obdobného typu téměř u všech vačnatců - jedná se o nevětvené, širší pruhy kolmé na podélnou osu těla, vybíhající od hřbetu, které své největší šíře, délky a výraznosti dosahují spíše v zadních partiích těla (kříž, *Thylacinus cynocephalus*), případně jsou zformovány pouze na tomto místě (*Lagostrophus fasciatus*, *Macropus greyi*, *Macropus irma*), ale ani tam obvykle nezasahují příliš hluboko na boky (s výjimkou *Myrmecobius* a rodu *Perameles* s dlouhými pruhy). Tento typ vzorce je pro placentály zcela neobvyklý (Menkhorst & Knight 2001).

4.3 Placentální savci

Řád: Afrosoricida

Zástupci mají srst do různé míry přeměněnou v bodliny - od bodlinami porostlého, ježkovi podobnému *Setifer setosus* a *Tenrec ecaudatus*, přes *Limnogale mergulus* s ostny pouze na zadní části těla, až po *Oryzorictes tetradactylus*, *Microgale longicauda* či *Geogale aurita*, kteří jsou zcela bez bodlin (Anděra 1990). Zbarvení je monochromatické se světlejší spodinou. Nápadnou odchylku představuje výrazně zbarvený *Echinops telfairi* s jasně žlutou spodinou těla a vějířem bodlin za ušima a podélnými žlutavými pruhy na hřbetě. Zbytek těla je černý. Srst *Potamogale velox* má kovový lesk, stejně jako u zástupců skupiny

Chrysochloridae, z nichž *Chrysochloris asiatica* má výraznou bílou skvrnu směřující od čenichu k tvářím. (Anděra 1997).

Řád: Macroscelidea

Většinou monochromaticky hnědě zbarvená zvířata se světlejší spodinou těla a výraznými bílými kruhy okolo očí. Pestře je zbarvený *Rhynchocyon chrysopygus* s širokým bílým pruhem na ocasu, tmavými skvrnami v pružích na zádech, světle rezavohnědým hrdlem a zádí a jinak temně červenohnědou základní barvou těla s černými nohama. *Rhynchocyon petersi* je obdobně zbarvený se světlými nohama a černým hřbetem a zádí. Bílé skvrny na podélných tmavých pružích má *Rhynchocyon cirnei* (Anděra 2000).

Řád: Tubulidentata

Hrabáč je porostlý řídkými šedými srstí, kterou prosvítá růžová kůže, tvořící nezanedbatelnou součást výsledného šedorůžového zbarvení zejména v oblasti obličeje a uší. Končetiny jsou černavé, tmavší než tělo. Samice mají jasně bílou špičku ocasu (Grzimek 1990).

Řád: Hyracoidea

Damani jsou uniformně zbarvená, šedohnědá až béžová zvířata se světlejší spodinou těla. Na zádech s pachovou žlázou lemovanou výrazně zbarvenými vztyčitelnými chlupy různé barvy (*Dendrohyrax dorsalis* - bílé chlupy, *D. validus* a *Procavia capensis* rezavé, *Dendrohyrax arboreus* a *Heterohyrax brucei* žlutavé), které při vzrušení ježí. Více či méně zřetelné bílé skvrny tvaru půlměsíce nad očima má např. *Heterohyrax brucei*, *Procavia capensis* a *Heterohyrax dorsalis* (Grzimek 1990, Anděra 2000).

Řád: Proboscidea

Sloni jsou jednobarevně šedí, dospělci mají téměř lysou kůži. Mláďata jsou ale řídky porostlá delšími, silnými chlupy. Výrazně vyvinutý je tento chlupový porost zejména u slona indického, u něhož mohou být výrazné zbytky ochlupení př. v oblasti hřbetu zachovány poměrně dlouho. Krom toho mají sloni indiští i afričtí chlupy na špičce ocasu. U slona afrického jsou zformovány do podoby poměrně výrazného střapce, zatímco u slona indického může tento střapce někdy chybět. Slon pralesní, poddruh slona afrického, má srstnatější chobot než slon africký. U starších jedinců slonů indických dochází k depigmentaci kůže v oblasti čela, baze chobotu a okrajů uší. V těchto místech má pak pokožka růžovou až bělavou barvu. Sloni se rovněž při bahenních a prašných koupelích pokrývají vrstvou bahna či prachu a jejich pokožka pak může nést barvu (často světlou nebo narezlou) tohoto materiálu (Grzimek 1990).

Řád: Sirenia

Monochromaticky šedá zvířata, zbarvená pouze v hřbetní oblasti do zelena a to nárosty řas. Tmavě šedý *Trichechus inunguis* má na břicho výraznou, nepravidelnou bílou skvrnu.

Řád: Cingulata

Základní zbarvení pásovců je šedé s růžovými skvrnami na pancíři a růžovou spodinou těla. Tato barva je dána zbarvením pokožky a jejího rohovinového derivátu (krunýře složeného z destiček a pásů, jejichž počet je typický pro jednotlivé druhy). Osrstění samotné je řídké, chlupy vyrůstají ojedinele mezi pásy krunýře a poněkud hustěji na bocích a břicho (Grzimek 1990). Pásovcem s relativně hustými s dlouhými, nezvlněnými chlupy vyrůstajícími mezi pásy pancíře je *Euphractus sexcinctus*. Pozoruhodný je rod *Chlamyphorus* s redukovaným, žlutavým krunýřem a velmi hustě bíle osrstěnými boky, břichem a končetinami až k drápům (Anděra 1997). Srst vyrůstající u zadního okraje krunýře např. u *Chlamyphorus truncatus* navíc tvoří jakýsi vztyčený vějíř (Anděra 1997).

Řád: Pilosa

Lenochodi jsou monochromatická zvířata porostlá dlouhou hrubou srstí, která může být zbarvena do zeleného odstínu vlivem symbiotických řas. U některých z nich se na obličej objevuje faciální maska jako např. v podobě světlého pruhu nad očima a černých do boku protažených skvrn kolem očí u *Bradypus infuscatus* či hlavy světlejší než zbytek těla s tmavou skvrnou v oblasti čumáku a okolo očí u r. *Choloepus*. Tato skvrna má u různých druhů odlišnou velikost a tvar. Samci r. *Bradypus* mají na zádech jasně oranžovou skvrnu rozdělenou černým pruhem a nepravidelné bílé skvrny v zadní části těla a končetinách (Grzimek 1990). Srst lenochodů roste v opačném směru, než je tomu u většiny savců, a to od břicha směrem k zádům. Tento jev má pravděpodobně souvislost s jejich způsobem života, kdy tráví většinu času zavěšení břichem vzhůru na větvích. Mravenečníci jsou velmi kontrastně zbarvení. Mravenečník velký má ve svém zbarvení černý pruh táhnoucí se přes prsa jehož kontrast se základním šedým zbarvením je ještě více zesílen bílým pruhem, který ho ohraničuje. Pokud takto zbarvená samice nese na zádech mládě, jeho srst zcela splývá se srstí matky. Ocas je porostlý delšími chlupy a mravenečník spící na zemi se jím přikrývá. Kontrastně černo - světle okrově je zbarven rovněž mravenečník mexický s výrazným bílým pruhem na černých zádech, zatímco mravenečník jižní obsahuje dvě barevné fáze - světleokrovou s tmavým pruhem od očí vůči tmavému rostru a celočernou. Tito stromoví mravenečníci mají ovíjivý, na konci lysý ocas porostlý krátkými chlupy. *Cyclopes didactylus* je zbarven monochromaticky, ale poměrně nápadně, světle okrově. Na břicho má podélný tmavý pruh, který se směrem ke krku klínovitě rozšiřuje (Grzimek 1990).

Řád: Scandentia

Monochromaticky zbarvená zvířata často s prodlouženými chlupy na ocase (*Tupaia tana*, *Tupaia glis*) (Anděra 1997). *Tupaia splendidula*, *T. tana*, a *T. javanica* mají na lopatkách horizontální pruh světlé srsti. *Ptilocercus lowii* má ocas lysý až na koncovou štetku bílé srsti (Anděra 1997).

Řád: Dermoptera

Hnědošedě či rezavě zbarvená zvířata s vtroušenými skvrnami světlejší barvy a s kůží na bocích a končetinách přeměněnou na létací blánu. U *Cynocephalus variegatus* je kolem očí výrazný bílý kruh (Anděra 1997).

Řád: Primates

Noční poloopice jsou monochromaticky jednoduše zbarvená zvířata, pravděpodobně kvůli noční aktivitě, nižší socialitě a omezenějšímu barevnému vidění. Naopak denní formy lemurů jsou často zbarveni velmi výrazně (lemur kata s pruhy na ocase, lemur vari v několika barevných variantách, černobílý idri a sifakové (např. kontrastně černobílý sifaka Coquerelův). Nejpestřejší skupina jsou opice, výskyt výrazných barev souvisí pravděpodobně s vysokou socialitou a rozvinutým barevným viděním v spolu s denní aktivitou těchto zvířat. Barevné vzorce se skládají z více odlišných barevných skvrn, pruhy se vyskytují velmi zřídka (madril, gueréza pláštiková, bílé proužky na stehnech některých kočkodanů jako je kočkodan Dianin). Výrazné skvrny se soustředí zejména na oblast obličeje (druhově výrazně odlišné masky mají například kočkodani, kontrastně zbarvena mohou být i např. oční víčka třeba u mangabejů) a genitálií. U paviána dželady se sedavým způsobem života došlo k přesunu druhotných sexuálních znaků na prsa (konkrétně jde o plochy lysé rudé kůže na prsou). Na zbarvení se krom srsti podílí rovněž kůže (rudé otoky zadních partií samic v období estru, barevné modro červené pruhy v obličeji mandrila), která se rovněž podílí na vzniku mohutného nosu u kahau nosatého. Srst může vytvářet různé struktury (štetka na konci ocasu a dlouhé bílé chlupy na bocích guerézy pláštikové, hříva u samců paviána dželady, prodloužené chlupy okolo obličeje langurů či kočkodanů, vous na bradě kočkodana Dianina). Pohlavní dimorfismus je velice nápadný. Opice nejsou zbarveny nijak krypticky, často jsou velmi nápadné a to i přesto, že jedním z jejich hlavních nepřátel bývají draví ptáci orientující se zejména zrakem. Důvodem může být, že opice jsou velmi aktivní a pohyblivá skupinová zvířata, která sází na kolektivní ochranu (stráže) více než na snahu splynout s okolím. Velcí lidoopi jsou naopak monochromatictí pouze u goril se na hřbetě dospělých samců vytváří stříbrné sedlo a jednotlivé druhy šimpanzů se liší zbarvením kůže v obličeji (světlá či tmavá). Výjimku tvoří gibboni, kteří mohou být výrazně černobíle zbarveni (Grzimek 1990).

Řád: Rodentia

Hlodavci jsou jako celek poměrně uniformě, jednobarevně zbarvená zvířata se světlejším břichem. Barevně výrazných zástupců je poměrně málo. Ze vzorců se vyskytují pruhy a různobarevné skvrny. Pestří s různobarevnými skvrnami jsou například lumík horský (černé skvrny na rezavém zbarvení) či křeček polní s bílými skvrnami na tvářích a bocích a černou spodinou těla. Výrazně zbarvené jsou rovněž ratify - (*Ratufa bicolor* a *indica* s výraznou bílou náprsenkou, *R. indica* navíc se světlým ocasem oproti červenohnědému velmi tmavému tělu. *Ratufa indica* má na tmavomodrém těle po obou stranách jednu červenou skvrnu, zatímco hrdlo a spodina těla je žlutobílé (Grzimek 1990). U druhů s ochlupenými ocasy se poměrně běžně vyskytuje tmavá koncová ocasní skvrna (např. u *Cynomys ludovicianus*, *Spermophilus tridecemlineatus* a *Pedetes capensis*) (Anděra 1999). Bílé skvrny seřazené do podélných pruhů má *Spermophilus suslicus* a paky, jejichž skvrny místy v pruhy splývají, světlé žlutavé skvrny v pruzích pásy na šedém pozadí má i myšice skvrnitopásá. Světlé skvrny na tmavých podélných pruzích nese *Spermophilus tridecemlineatus*. Pruhy mohou vystupovat na hlavě (andská viskača s dvěma velice nápadnými černými pruhy, bílý pruh od nozder směrem k tváři u *Nannospalax leucodon*), na těle (podélné černobílé pruhy na zádech mají např. burunduci, vodorovný bílý pruh od ocasu k zadním nohám je přítomný u r. *Dipodomys*, rezavý pruh na boku ohraničený bílými a černými pásky odhaluje při naježení srsti *Lophiomys imhausi*) či ocasu (tmavé prstence *Heliosciurus gambianus* a *Protoxerus stangeri*, tmavé lemování u sysla antilopího). Jeden tmavý pás na hřbetě má například myšice temnopásá, myšivka horská, *Lagurus lagurus*, *Dicrostonyx torquatus* a někteří hraboši (*Stenocranius gregalis*) Veverky mají světlé kruhy okolo očí, které jsou zvláště nápadné u *Tamiasciurus hudsonicus*. Ta má nejen bílé oční skvrny ale i bílé skvrny nad nozdrami. Naopak tmavé kruhy a skvrny okolo očí mají plši (plch velký, zahradní, lesní). U hlodavců se vyskytují prodloužené štětky chlupů na uších (veverky) či ocasech (tarbíci). Dlouhou srst na ocase mají veverky a např. činčily, vztyčitelnými dlouhými chlupy je porostlá *Lophiomys imhausi*. U urzonů, dikobrazů, osináka afrického, kuandů (a částečně např. i u myši bodlinaté) je srst přeměněna na ostny. Dikobrazi mají dokonce dva typy- kratší bodliny, jimiž výstražně chřestí, a delší bodliny, které slouží jako zbraň. Zcela bezsrstý (až na sinusové chlupy) je rypoš lysý. Častý je rovněž výskyt téměř lysých ocasů u vodních a menších pozemních forem hlodavců. Rozdílný tvar drápů v zimním a letním období mají někteří lumíci. Faciální masky se u hlodavců nevyskytují příliš často a pokud ano, sestávají především z kruhů kolem očí (plši, veverky) či pruhů (*Tamias striatus*) a nejsou příliš složité a komplexní. Výjimečně pestře zbarvená je celá skupina veverek,

u nichž se často vyskytují ve zbarvení různobarevné pruhy. Přestože je jejich ocas velmi nápadným útvarem, většinou je hlavním nositelem zbarvení těla (Anděra 1999).

Řád: Lagomorpha

Zajícovci jsou monochromatická zvířata, spodina těla je světlejší, u *Lepus granatensis* je jasně bílá a velmi výrazně oddělena. Pro zajíce jsou typické tmavě zbarvené špice uší, které jsou zachovány dokonce i u zvířat, která na zimu přebarvují do bílého zimního šatu (*Lepus americanus*, *Lepus timidus*). Tyto skvrny se rozsahem a pozicí liší u jednotlivých druhů a jejich přítomnost je často ještě zvýrazněna světlou zadní částí uší. Výrazně tmavě může být zbarvena i horní strana ocasu, a to i u králíků (*Lepus alleni*, *Lepus europeus*, *Oryctolagus cuniculus*). Králíci tyto ušní skvrny mají rovněž, ale v mnohem méně výrazné formě a nejsou v kontrastu se světlou barvou. Jednotně zbarvené jsou rovněž pišťuchy. U obou čeledí jsou rovněž často přítomny světlejší kruhy okolo očí. Králíci i zajíci při útěku odhalují nápadně kontrastně bíle zbarvenou spodinu ocasu. Výrazněji zbarvený je *Lepus nigricollis* s výraznou černou skvrnou na zadní straně krku a *Nesolagus netscheri* s tmavými podélnými pruhy na hnědožlutém pozadí (Anděra 2000). U některých druhů se sezonní zbarvení dramaticky liší, přelínávají na zimu do bílého šatu (Grzimek 1990).

Řád: Erinaceomorpha

Ježci mají tmavě a světle žíhané bodliny, zbytek těla je monochromaticky zbarven a to buď stříbřitě bíle (*Atelerix albiventris*, *Hemiechinus auritus*) černě (*Atelerix frontalis* s černou až bílou spodinou těla, *Paraechinus hypomelas*) či v odstínech šedohnědé (ježek západní). Ježci se mohou rovněž vyskytovat ve více barevných fázích (*Paraechinus aethiopicus* – světlá a tmavá fáze s černým tělem a bílým pruhem pod bodlinami na čele a v přední části těla). Tlapky jsou tmavší než tělo (velmi výrazná je kombinace černých tlapek a nohou a bílého těla u světlé fáze *Paraechinus aethiopicus*). Srstíni bodliny nemají. Z kresebných prvků se výjimečně vyskytují jednotlivé skvrny (kontrastní bílá skvrna na hrudi ježka východního, bílý pruh nad očima táhnoucí se až za přední nohy je typický pro černého ježka *Atelerix frontalis*, *Echinosorex gymnurus* - největší hmyzožravec - s bílým předkem a tmavou spodinou a zadní částí těla). Velmi časté jsou naopak faciální masky v podobě tmavých skvrn na obličejí různého rozsahu (skvrna tvaru V zahrnující čumák a okolí očí ježka západního, dva tmavé proužky běžící přes čelo u *Echinosorex gymnurus*, tmavý obličej *Paraechinus aethiopicus*). Zádový pruh se vyskytuje např. u srstína *Neotetracus sinensis*, pro čeled' ale není typický (Anděra 1997).

Řád: Soricomorpha

Jedná se o uniformně zbarvená zvířata s tmavou svrchní stranou těla (šedá až šedočerná, či v odstínech hnědé) a světlou, více méně ohraničenou bílou (rejsci, bělozubky, vychuchol) či rezavou (*Solenodon paradoxus*) spodinou. Mohou být ale i celkově tmaví (černí či šedí podzemní krtci) (Anděra 1997). Z kresebných prvků se objevují pouze jednotlivé nepravidelné skvrny (*Solenodon cubanus* s rezavou hlavou a plecemi a výrazně tmavším zbytkem těla, bělozubka pouštní (*Diplomesodon pulchellum*) s bílým, jasně ohraničeným břichem a bílou vejčitou skvrnou na obou šedých bocích, černý *Parascalopus breweri* s protáhlou bílou skvrnou od čenichu až na čelo (Anděra 1990). Bílé kruhy okolo očí má *Desmana moschata*. Tmavý pruh na zádech se vyskytuje u *Neotetracus sinensis*, celkově se ale tento tmavý pás uvnitř skupiny téměř nevyskytuje. Někteří rejsci (*Nectogale elegans*, *Neomys foldiens*) mají na ocase kýl ze srsti, bělozubky zase jednotlivé delší chlupy (Anděra 1997). Krtek hvězdonosý má čumák rozvětvený do řady dílčích ramének.

Řád: Chiroptera

Svrchní strana těla je většinou monochromaticky zbarvená v odstínech šedé, hnědé či rezavé obvykle se světlejší spodinou (zajímavý je bílý *Ectophylla alba* (Anděra 1997)). Létací blána může odpovídat barvě těla, být v jiném odstínu této barvy či jinak zbarvená, je ale rovněž monochromatická. Méně často se objevují velké skvrny či pruhy na spodině krku a těla či v týlu hlavy a horní straně krku. Výjimečné, žlutavě skvrnitě blány má *Nyctimene cephalotes*, bílé skvrny na kožní bláně se vyskytují u *Centurio senex* spolu s bílou skvrnou na jeho rameni (Anděra 1997). Světle růžovou skvrnu v týle a na horní straně krku spolu se světlými kruhy okolo očí nese jinak uniformně tmavý *Pteropus conspicillatus*, rezavý obojek na hrdle má tmavě šedý *Pteropus poliocephalus*, bílý pruh na bocích těla nese *Hipposideros diadema* a *Taphozous kapalgensis*, tmavou spodinu těla se světlými pruhy na bocích má *Tadarida australis*. Rezavý s bílými skvrnami a bělavou zadní částí těla je *Saccolaimus saccolaimus*. (Menkhorst & Knight 2001). Několik velkých vejčitých světlých skvrn má na těle *Hipposideros diadema*, černobíle skvrnitý je *Euderma maculatum* (Anděra 1997). tmavou hlavu oproti rezavému tělu má *Pteropus giganteus* (Anděra 1997). Zajímavě zbarvení jsou rovněž zástupci r. Kerivoula, např. rod *Kerivoula picta* s rezavým tělem a černými létacími blánami s bílými skvrnami podél článků prstů, které ji napínají

Řád: Pholidota

Tělo je pokryto uniformně rezavohnědě zbarvenými keratinovými šupinami, srst je pouze na břiše. Černé boky, končetiny a hlavu a celkově tmavší zbarvení má luskoun

obrovský, který obývá deštné lesy. Stromový luskoun dlouhoocasý má šupiny černé na bázi a rezavé na špici (Grzimek 1990).

Řád: Carnivora

Šelmy jsou barevně velice pestrá skupina, zahrnující zvířata s monochromatickým zbarvením (lvi, pumy, vlci, binturong, medvěd lední a hnědý, fosa) i nejrůznějšími vzorci. Vyskytují se jednotlivé velké barevné odznaky (náprsenky kuny skalní a lesní, vydry obrovské, medvěda malajského a ušatého, černá skvrna na špici ocasu u *Vulpes velox* či fenka, černé ocasní skvrny lasic) a jejich kombinace (liška obecná a vlček hřivnatý s tmavými končetinami a bílým hrdlem a špičkou ocasu, *Otocyon megalotis* s černýma nohama a černým pruhem a špičkou ocasu, *Cuon alpinus* s bílými skvrnami na hrdle a černým koncem ocasu a obdobným způsobem zbarvený *Canis simensis* navíc s bílou dolní čelistí a odznaky na plecích, šedá čabraka ohraničená černým podélným pruhem a tmavý ocas u *Canis mesomelas*, černo – bílé zbarvení pandy velké, černá hlava, končetiny a zadní část těla v kombinaci s rezavožlutým zbarvením těla u *Martes flavigula*) i komplexní složité celotělové skvrnité vzorce. Skvrny přitom mohou být nepravidelné (rezavo-černo-bílé skvrny psa hyenového, velké tmavé skvrny u *Phoca groenlandica*, drobnější skvrny u *Phoca vitulina*). Černé skvrny naopak vytváří pravidelné jednoduché vzorování (gepard, rys), či mohou tvořit rozety (jaguár, levhart, irbis). Mohou rovněž nabývat podoby barevných, černě ohraničených, více méně pravidelných skvrn (levhart obláčkový, *Pardofelis marmorata*, *Oncifelis colocolo*, *Leopardus wiedii*, opačný typ skvrn - tedy světle ohraničený tmavý střed - má *Phoca hispida*). Tyto vzorce vzájemně interferují. Skvrny přechází do pruhování (jednoduché skvrny v řadách u *Genetta pardina* na krku splývající do pruhů, velké, nepravidelné černé skvrny na bocích a krku rovněž splývající do pruhů u *Prionodon linsang*, výrazné černé a bílé pruhy na krku v kombinaci se skvrnitostí těla u *Viverra zangalunga*, na ocasu skvrnitost přechází do prstencovitých kruhů u všech skvrnitých šelem), rozety s jednoduchými skvrnami (nohy levhartů a jaguárů), velké barevné skvrny s menšími rozetami a jednoduchými skvrnami (*Leopardus pardalis*). Pruhy na ocase v kontrastu s monochromatickým tělem jsou typické pro celou skupinu medvídkovitých, vyskytují se ale rovněž u *Galidia elegans* či *Felis silvestris*. Příčné pruhy na nohou a ocase s jednobarevným tělem má *Felis chaus*. Podivné černé zbarvení s třemi bílými kruhy okolo krku, zadních nohou a předních končetin má *Phoca fasciata*. Pruhy kolmé k hřbetu jsou typické pro tygry, podélné pruhy v nejrůznější podobě zase pro lasicovité šelmy (černobílé pruhy u r. zorila, skunků, bílý zádový pruh u *Mydaus javanensis* a žlutavý u *Mustela strigidorsa*), černě pruhovaná s monochromaticky světlým ocasem je *Galidictis fasciata*, jeden podélný bílý pruh na bocích má např. *Canis adustus*.

Vertikálně a na končetinách horizontálně pruhovaná je i *Proteles cristatus* a *Hyaena hyaena*, krátké k hřbetu kolmé pruhy má i *Mungos mungo*.

Faciální masky mohou být tvořeny skvrnami (panda velká - černé skvrny na bílém pozadí, *Nyctereutes procyonides* - černý obličej, *Paradoxurus hermaphroditus* - černo-bílé skvrny, medvěd malajský - kontrastně světlý čumák) či pruhy (medvěd brýlatý - bílá maska, *Otocyon megalotis* - tmavá maska, *Paguma larvata*, *Procyon lotor*, *Meles meles* - černé a bílé pruhy, gepard - černé pruhy, tmavé pruhy tvoří navíc kresbu obličeje malých koček a kombinaci skvrn a pruhů nese *Vormela peregusna*).

Obecně je spodina těla šelem až na výjimky (např. rosomák a další výstražné zbarvení zástupci kunovitých, jako je skunk a medojed kapský, kteří nesou velmi nápadné kombinace černých a bílých, popř. i šedých (medojed) pruhů) světlejší než horní partie těla. Zvláště ostře je kontrastně bílá břišní část těla oddělena u lasic). U téměř lysých mrožů ovlivňuje jejich zbarvení míra roztaženosti podkožních kapilár. Po návratu z vody mají bledou kůži, když se zahřejí na slunci naopak značně zrudnou.

Srst může tvořit střípce ušní (rys) či ocasní (lev), rovněž na ocasu je v některých případech prodloužená (mírně u irbise, některých promyk, psovitých šelem, výrazně u skunků). U některých šelem se vyskytují rovněž hřívky (samci lvů s krční a břišní hřívou, samci tygra usurijského s menší hřívou na krku, medvěd pyskatý s prodlouženou hřívou kolem hlavy a na uších, vlk hřívnatý, samci r. *Arctocephalus* mají náznak krátké hřívky na podkožním tukem zesíleném krku, zádové hřívky hyen (mláďata hyeny žíhané mají tmavou hřívku, dospělci světlou, hyena hřívnatá). Prodloužená může být srst na celém těle (*Hyaena brunnea*). Psovití při vzrušení ježí delší srst na zádech a krku.

Celkově až na výjimky (lví samci s tmavou hřívou, někteří plooutvonožci - samci čepcolů jsou stříbitě zbarvení s tmavými, nepravidelnými skvrnami, zatímco samice jsou šedé, samice *Halichoerus grypus* mají tmavé skvrny na světlém pozadí, zatímco u samců je tomu zcela naopak) není pohlavní dimorfismus šelem ve zbarvení výrazný a obě pohlaví bývají zbarvena v podstatě shodně.

Častý je výskyt bílých skvrn na hrdlech medvědů - vždy se vyskytuje u dospělců medvěda malajského a ušatého, stejně tak i u některých mláďat a dospělců baribalů, kteří mají rovněž světlý čenich. Světlejší skvrnu na plecích zasahujících až na krk mají rovněž mláďata medvěda hnědého, zatímco dospělci jsou jednobarevní. Je tedy možné, že krční skvrny medvědů by mohli být jejich původním znakem. Nepravidelná skvrnitost je zase velmi častým jevem u ploutvonožců. Skvrny splývající v pruhy a jejich kombinace jsou typické zejména pro ženetky, které rovněž často mívají skvrny postavené v řadách, což je podle některých

autorů (Heráň 1976) považováno za původní typ skvrnitosti, u r. *Viverra* je rovněž přítomen tmavý zádový pruh.

Variabilita ve zbarvení je v rámci jednotlivých čeledí velmi rozdílná. Zatímco u kočkovitých šelem se vyskytuje mnoho typů kresebných prvků, psovítí jsou poměrně uniformní. Krom monochromatických druhů u nich z kresebných prvků nacházíme pouze nepravidelné různobarevné skvrny na končetinách, ocasu, uších (*Otocyon megalotis* s černě lemovanými boltci), hrdle a hlavě v podobě faciálních masek. Tyto masky jsou poměrně málo složité, většinou sestávají z výrazných, velkých skvrn či pruhů, většinou v kombinaci černé či bílé a tělní barvy. Pouze u netypicky pestrého psa hyenového jsou skvrny složené do výrazné, individuálně specifické kresby, jiné komplexní celotělové vzorce zcela chybí. Uniformita psovitých je snad dána jejich způsobem života – větší druhy loví kolektivně a jsou to honiči, kteří se na rozdíl od koček ke kořisti skrytě neplíží. Menší druhy zase loví drobnější kořist, ke které se pomalu plížit nepotřebují. Na rozdíl od tropických lesních koček menší druhy psovitých obývají převážně suché, otevřené oblasti tropů a horské oblasti i lesy mírného pásu, kde zvířata obecně nejsou tolik barevná. Absence výrazných ušních skvrn na rozdíl od koček ukazuje snad menší význam těchto struktur pro komunikaci, naopak časté výrazné skvrny na ocasech a jejich časté zvýraznění delší srstí ukazují na jejich důležitou sociální funkci. Výrazná barevnost psa hyenového je snad dána tím, že tato zvířata žijí ve velkých smečkách se složitou sociální strukturou a jejich životním prostředím jsou otevřené travnaté plochy, které snad umožňují rozpoznat jednotlivé jedince a jejich pozici podle zbarvení i na delší vzdálenost (v tom se snad uplatňuje i velice kontrastně zbarvená špička ocasu). To může být velice důležité například při kolektivním organizovaném lovu.

Řád: Perissodactyla

Lichokopytníci jsou převážně monochromaticky zbarvená zvířata. Z tohoto obecného schématu vybočují pouze zebry, s komplexním pruhovaným vzorcem a nápadně černobíle zbarvený tapír čabrákový. Equidae jsou jednobarevní se světlejší spodinou těla, mulcem a kruhy okolo očí. Končetiny jsou u oslů a polooslů světlejší než tělo, u divokého koně naopak tmavší. Pro divoké koně a osly je typická přítomnost tmavého hřbetního pruhu a zebrování na nohách. U oslů je často také přítomen tzv. oslí kříž, tvořený zádovým pruhem a na něj kolmým tmavým pruhem vybíhající ze hřbetu nad lopatkami (velmi výrazné černé zebrování je vyvinuto na světlých končetinách somálského divokého osla a to už u mláďat na rozdíl od divokého koně, oslí kříž je dobře vytvořen u *Equus asinus africanus*). Oslí kříž ani zebrování se nevyskytuje u polooslů - kulana, kianga a onagera, kteří mají světlé, bělavé končetiny, záď, hrdlo a bělavé slabiny. Rovněž bílá spodina břicha je u nich zřetelně odlišena od boků a to

více méně patrným tmavším podélným pruhem (nejzřetelnější, v extrému až černavý, je u kianga, málo zřetelný u onagera a kulana). Typickou strukturou srsti koňovitých je krátká, vzpřímená hříva, která končí mezi ušima a nevytváří kštici (na rozdíl od domestikovaných zvířat) a prodloužené chlupy na ocase. Ty tvoří štětku na konci ocasu oslů a polooslů a ohon z dlouhých žíní u koně Převalského. Nosorožci jsou téměř lysí opět až na štětku na ocase a prodloužené chlupy na uších. Výjimkou je hustě rezavohnědě ochlupený nosorožec sumaterský. Kožní pláty jsou výraznější u asijských nosorožců (indický, jávský), u druhého jmenovaného zvířete kůže plátu nad lopatkami a zadníma nohama navíc vytváří výrazné bradavicovité výrůstky (Grzimek 1990). Tapíři krom tapíra čabrakového jsou uniformě hnědáví, ačkoliv jejich mláďata jsou pruhovaná, popř. také skvrnitá.

Řád: Artiodactyla

Sudokopytníci jsou velice různorodou skupinou nejen po stránce morfologické, ale i co se zbarvení týče. Jejím charakteristickým znakem je přítomnost rohů. Nalezneme zde většinu vzorů, které se u savců vyskytují. Pouze pro tuto skupinu unikátní typ komplexních vzorců nesou skvrnitě žirafy a tmavě hnědé okapi s černými horizontálními pruhy na zádi a horních partiích těla oproti světlému pozadí. Zcela unikátní zbarvení mají rovněž některé chocholátky, např. tmavý *Cephalophus sylvicultor* se zářivě žlutým klínovitým pruhem vztyčitelné srsti na zádech, *C. zebra* s pruhy kolmými na hřbet nejdelšími a nejsilnějšími v zadní polovině zad (čímž poněkud připomíná typický způsob pruhování některých vačnatců), *C. jentinki* s černou hlavou, krkem a plecemi a šedým tělem. Černá přední polovina těla je přitom oddělena od šedého zbytku výrazným bílým pruhem (Grzimek 1990). Charakteristickým znakem většiny zástupců sudokopytníků (kozy, ovce, jeleni, tuři, antilopy, vidloroh) je rovněž víceméně patrné světlé zrcátko na zádi. To může mít nejrůznější tvar a ohraničení (černé ohraničení u impal a např. daňka mezopotamského, bílý kruh u vodušky znamenáné) (Anděra 2000). Monochromaticky je zbarvena celá skupina Hippopotamidae a Camelidae (lamy s výrazně oddělenou bílou spodinou těla a hrdla). Tyto skupiny mají rovněž monochromatická mláďata, stejně jako tuři. Také mláďata antilop jsou až na několik výjimek (pruhovaná mláďata antilopy bongo, kudu) většinou jednobarevná. Z velké části uniformní jsou rovněž dospělci skupiny Suidae, zatímco jejich mláďata jsou podélně pruhovaná. Pouze pekariové mají pruh světlé srsti od hrdla směrem k zadům a *Tayassu pekari* má bílou spodní čelist. Výjimečně výrazně zbarveným zástupcem Suidae je rezavý štětkoun africký s bílým zádočným pruhem, ušima a tmavými skvrnami v obličeji (Anděra 2000, Grzimek 1990). Většina antilop a turů je rovněž monochromaticky zbarvená (velmi nápadní jsou černí samci antilopy vrané s jasně bílým břichem). Výrazné znaky vystupují u turů pouze na nohách (gaur, banteng), zádi

(zrcátko bantenga), okolí mulce (pratur, banteng) a uších (pralesní buvol) a jedná se vždy o uniformní bílé skvrny bez vzorce. Pouze anoa (*Bubalus depressicornis*) a tamarau (*Bubalus mindorensis*) má dva tenké horizontální pruhy a to opět z bílé srsti, které vystupují na hrdle a plecích (Grzimek 1990). Nápadné znaky antilop vystupují také především v podobě skvrn, na rozdíl od turů se ale mnohem hojněji objevují i pruhy. Tyto kresebné prvky mohou mít na rozdíl od turů různé barvy (hnědé faciální skvrny *Oryx dammah*, *O. leucoryx*, *Adax nasomaculatus*, šedé kyčle a záda dikdika červenobřichého), nejčastější barvou je ale černá a bílá. Vyskytují se na hlavě, kde se téměř vždy jedná o černé či bílé skvrny a nebo jejich kombinaci. Komplexní černobílé masky má přímorožec arabský a beisa, antilopa vraná a koňská, jednoduché čelní skvrny mají buvolci (bílou buvolec běločelý, černou rozdělenou rezavým pruhem buvolec káma a Swayneův), časté jsou rovněž kombinace bílého mulce a očních skvrn (orongo, džežran, antilopa jelení). Výrazné prvky zbarvení se dále objevují na hrdle (téměř vždy se jedná o bílé skvrny - gazela dama, voduška velká jelenovitá, nyala horská, sitatunga západoafrická, kudu malý, výjimečně černé - černý pruh na ventrální straně krku přímorožce šavlorohého a *Oryx gazella beisa*) a nohách (přímorožec beisa - tmavé nohy s bílými pruhy, buvolci - např. buvolec topi s tmavými, modravými skvrnami na kyčlích zadních končetin a tmavým pruhem v horní části předních končetin, dále buvolec česebe s tmavými horními partiemi končetin, či na vnější straně celočerné nohy buvolce kámy) a zádi (zrcátka a výrazně tmavé ocasy, třeba u antilopy skákavé, buvolci s kontrastně tmavou koncovou štetkou ocasu, *Oryx gazella gazella* s celočerným ocasem). Pruhy kolmé k hřbetu se objevují u pralesní antilopy bongo, která má také několik širokých horizontálních pruhů na předních končetinách, dále u v savanách žijícího r. *Tragelaphus* a antilopy Derbyho či u lesonež západního obývajícího hustý zarostlý buš (Anděra 2000). Podélný, více méně patrný tmavý pruh na bocích oddělující světlou spodinu od tmavší vrchní části těla mají gazely (g. Grantova, Thomsonova, dorkas), *Oryx beisa* (Grzimek 1990), ale i *Capra aegagrus*, která má rovněž černý pás kolem krku a nahur modrý. Bílý pás na kyčlích přecházející do bílé zbarvených boků má *Cephalophus adersi*. Tmavý hřbetní pruh mají někteří jelenovití (např. daněk mezopotamský), kozy (*Capra nubiana*) a antilopy (*O. gazella beisa*). Drobná skvrnitost je typická pro některé zástupce jelenů a čeledi Moschidae (skvrny v pružích). Výjimečně se vyskytuje u antilop (lesoň jižní). Krom antilop se výrazné bílé pruhy a skvrny na hrdle se objevují u r. *Tragulus*, *Antilocapra* a nilgau. Rovněž kozy a ovce mají podobné schéma zbarvení jako antilopy (barva těla uniformní a výrazné znaky vystupují opět zejména na hlavě (kamzík horský), nohou (kozorožec walia a zádi (zrcátko)). Na rozdíl od nich mají ale rovněž pestře zbarvené hřívky či bradky (*Ovis vignei arkal* s bílou hřívou na ventrální straně krku, tahr

se slámově žlutou, *Ovis gmelinii gmelinii* s černou). *Ovis gmelini gmelini* má rovněž výrazné zádové světlé sedlo, které se u antilop nevyskytuje (Grzimek 1990).

U větších a velkých druhů antilop se často vyskytují různé formy krční hřívky („jelení typ“ hřívky u vodušky znamenáné, pruh vztyčených, prodloužených chlupů na krku má také antilopa vraná, koňská či méně zřetelně kudu, dorzální hřívku mají samci nyaly, ventrální a dorzální krční hřívku spolu s bradkou mají pakoně, mohutnou hřívku až k předním končetinám a rovněž prodlouženou srst na přední straně zadních nohou a bříše má *Capra falconeri*). Chocholky často nápadně zbarvené mají např. chocholátky a muntžáci (např. žlutá chocholka jinak tmavého *Muntiacus crinifrons*). Prodlouženou srst na přední polovině těla mají rovněž někteří tuři (bizon, zubr) nebo tahr. Dlouhé chlupy na celém těle krom končetin mají jaci, pižmoni a kamzík bělák. Bradky se vyskytují u koz a např. zebra a bizona. Střapek na krku má nilgau. Velmi časté jsou ocasní štětky (velmi výrazné jsou např. u pakoní a nebo přímorožce bejsa, tuřů a žiraf). Vztyčitelné pruhy srsti mají vidlorozi a někteří jeleni v obřítku, chocholátky a antilopy skákavé na hřbetě. Kožní laloky se objevují u dzerena a např. antilopy losí (Anděra 2000).

Celkově se ve zbarvení kopytníků uplatňují především různé typy pruhů a izolovaných jednotlivých skvrn. Často se vyskytují výrazné faciální masky. Komplexní skvrnitý vzorec se vyskytuje velmi zřídka.

Řád: Cetacea

Kytovci jsou většinou monochromatičtí v odstínech šedé se světlejší spodinou těla, často výrazně oddělenou (*Tursiops truncatus*, *Mesoplodon mirus* s tmavými skvrnami na ní, *Lagenorhynchus obliquidens*) či celočerní (*Pseudorca crassides*). Pokud se u nich vyskytují vzorce, jedná se o drobné skvrny proměnlivého obrysu (r. *Eschrichtius*, *Stenella frontalis*, *narval*) či pravidelně umístěné velké skvrny ve velmi kontrastním černobílém (kosatka dravá, *Phocoenoides dalli*, *Cephalorhynchus commersonii*, velryba černá s menší nepravidelnou bílou skvrnou na bříše, keporkak s bílými ploutvemi, modrošedé zbarvení se světlou skvrnou na bocích u *Delphinus delphis*) popřípadě tmavě- světlešedém vzorci (*Stenella frontalis*, *Mesoplodon peruvianus*). Někteří ozubení mají rovněž výrazně tmavší rostrum (*Lagenorhynchus acutus*) či tmavé pruhy - uzdičky - od očí směrem k rostru (*Stenella frontalis*). Světlé rostrum a předek hlavy oproti tmavě šedému zbytku těla má rovněž *Hyperoodon ampullatus*. Výjimkou ze zbarvení je nápadně bílá běluha, netypicky monochromaticky světlerezavě je zbarvený i sladkovodní *Lipotes vexilifer*. *Mesoplodon layardii* má velké bílé skvrny v zadní části břicha a hrdle, kde světlá barva přechází na rostrum. Báze rostra a obličej ale nese velmi tmavou škrabošku, tmavší než je základní barva

těla a stejně tmavá skvrna se táhne podél boků. Samci mají výrazné dva ven vyčnívající zuby. Celkově jsou mnohem nápadněji a komplexněji zbarvení ozubení kytovci oproti kosticovcům, u nichž se vyskatují pouze izolované, nepravidelné skvrny bílé barvy (spodní čelist a půlměsíčitá skvrna na bazi ocasu u *Balaena mysticetus*). Nejnápadnějšími ozubenými kytovci jsou menší, sociální druhy. Výskyt jednoduchých, velkých kontrastních ploch by mohl souviset se snadnější identifikací zvířete ve vodě, u r. *Eubalaena* se rovněž vyskytují individuálně mírně odlišné tvary výrazných bělavých nárostů parazitických organismů nad okem, spodní čelisti a e horní čelisti, které mohou sloužit stejnému účelu. Delfínovci žijící v zakalených vodách a se silně omezenými zrakovými schopnostmi jsou monochromatictí bez zvláštních znaků (Grzimek 1990, Anděra 2000).

Závěr:

Celkově se pro savce zdá typická přítomnost světlých kruhů kolem očí a světlejší spodiny těla. Mezi kresebně nejvýraznější skupiny patří sudokopytníci, šelmy a primáti. Velká variabilita zbarvení těchto řádů pravděpodobně souvisí s vysokou mírou sociality a životem ve větších skupinách (sudokopytníci, primáti a zčásti šelmy), rozvinutým barevným viděním spolu s denní aktivitou (primáti) a potřebou splynout s okolím a nepozorovaně se přiblížit ke kořisti (šelmy, zejména kočkovité).

5. Možnosti uplatnění variability zbarvení na fylogenezi jelenovitých

Čeď Cervidae je dobře odlišitelná monofyletická skupina, charakterizovaná přítomností do různé míry rozvinutého paroží u samců a výjimečně i u samic (sob). Přestože se jedná o poměrně atraktivní skupinu např. z hlediska studia sexuální selekce a speciace, její fylogeneze zůstávala dlouho nejasná (Groves & Grubb 1987; Pitra et al. 2004). Zatímco Groves & Grubb (1987) uvádí 37 nepochybných druhů žijících jelenů a 51 poddruhů, přičemž se blíže nezabývá taxonomií sobů, Geist (1998) uvádí při 41 druzích 72 poddruhů, Rue (2003) 46 druhů, a Whitehead (1972) 40 druhů a 195(!) poddruhů. Problémy při klasifikaci poddruhů způsobuje často dlouhodobý vliv člověka na některé populace jelenovitých. Ten zahrnuje jejich přemístění na nové, pro daný druh netypické lokality, umělým odchovem vzniklé a zafixované nové znaky či křížení. Takto „vyrobené“ poddruhy pak často unikají zpět do volné přírody. Jelikož mnohé z těchto zásahů jsou starší historické povahy, je mnohdy těžké rozlišit, které poddruhy vznikly přirozenou speciací a které vlivem chovu. Mnoho druhů a poddruhů jelenů rovněž žije v nepřístupných oblastech, takže množství studijního materiálu je často velmi omezené. V některých případech mohou jelenovití pravděpodobně podléhat velmi rychlé evoluci, velká část variability druhů s širším rozšířením je navíc pravděpodobně klinální povahy a tyto populace by neměly být považovány za plnohodnotné poddruhy (Groves & Grubb 1987).

Fylogeneze jelenovitých byla po dlouhou dobu založena zejména na morfologických charakteristikách (osteologické znaky na končetinách - přítomnost či nepřítomnost distálních konců záprstních kostí a z ní vycházející rozdělení jelenovitých na tele a plesiometakarpální podskupiny, přítomnost metatarsálního můstku (pravděpodobně synapomorfie jelenovitých (Groves & Grubb 1987 ex Heinz 1963, Leinders 1979)), sloučení některých tarsálních kostí, znaky na zubech - paleomeryxová rýha, protokonální rýha, molarizace premolárů, tvar dentice dolní čelisti ve vztahu k řezákům, přítomnost či absence špičáků přítomnost jednoho či dvou otvorů slzného kanálku v očnici, tvar spodiny lebeční, přítomnost vomerálního septa, tvar sluchového pouzdra, přítomnost či absence různých typů pachových žláz (meziprstní, předoční, metatarsální, tarsální spojené s nanášením moči na hlezna, preputiální, inguinální, frontální a bradové, paroží - tvar a počet výsad a některé charakteristiky osrstění - frekvence línání, výskyt skvrnitosti) (Groves & Grubb 1987). Některé z těchto znaků se ukázaly jako synapomorfie jelenovitých - např. přítomnost metatarsálního můstku, zdvojení otvorů slzných kanálků, jiné, jako například zvětšená sluchová pouzdra jsou pravděpodobně symplesiomorfie. Rovněž vomerální přepážka je odvozeným znakem charakteristickým pouze

pro soby. Jiné znaky se ale pravděpodobně vyvinuly nezávisle ve více liniích najednou (molarizace, tvar dentice spodní čelisti vzhledem k řezákům, přítomnost malých špičáků, telemetakarpální kondice), a mají proto jen omezenou taxonomickou hodnotu stejně jako v případě paroží, kde pravděpodobně není možné jednoduše homologizovat jednotlivé výsady a odvozovat tak jednotlivé možné vývojové řady (Groves & Grubb 1987). V poslední době bylo k fylogenetickým pracím užita i taxonomicky reprezentativní chromozomální data (Groves & Grubb 1987) a molekulární data prezetnované především cytochromem *b* (např. Pitra et al. 2004, Hughes et al. 2006).

Dosavadní práce se tedy věnovaly problematice taxonomie a fylogeneze jelenovitých zejména z hlediska osteologických a molekulárních znaků, přičemž problematika osrstění a zbarvení a jeho možného vztahu k fylogenezi skupiny byla uváděna jen velmi zřídka (Groves & Grubb 1987), a to i přesto, že jelenovití disponují překvapivě poměrně vysokým výčtem charakteristik, které mohou být na jejich srsti sledovány a tyto znaky (týkající se především zbarvení) jsou běžně užívány jako jeden z hlavních či hlavní rys při definici jednotlivých poddruhů a druhů (Groves & Grubb 1987). Právě na tyto znaky vázané na osrstění bych se proto ráda zaměřila ve své magisterské práci.

Do sledovaných znaků srsti jelenovitých, týkajících se zbarvení, které jsou do různé míry charakteristické téměř pro všechny zástupce této skupiny, bych zahrнула především zrcátko (obřítek) v zadních partiích těla jelenovitých, které vykazuje variabilitu nejen ve velikosti a tvaru, ale i ve způsobu ohraničení (tmavý pruh, bez tmavé hranice, pozvolný přechod do okolního osrstění), barvě a různé výraznosti v letní či zimní srsti a s ním související zbarvení a délka ocasu. Poměrně variabilní jsou i faciální masky (tmavé či světlé skvrny nebo pruhy kolem nozder a na horním a dolním rtu, světlé kruhy kolem očí, tmavé skvrny a pruhy různého tvaru v čelní a frontální oblasti hlavy a různé kombinace výše uvedených znaků), zbarvení vnitřní a vnější strany uší (lemy, ušní skvrny, různá barva vnitřní a vnější části ucha) či monochromatické versus skvrnitě zbarvení těla (různé typy skvrnitosti - typ *Capreolus*, *Cervus*, *Alces* - absence skvrnitosti ve všech věkových stádiích). Některé typy zbarvení jsou navíc asociovány pouze s určitým pohlavím či stadiem vývoje (např. skvrnitost omezená na určitou věkovou kategorii či přetrvávající do dospělosti).

Z dalších morfologických charakteristik chlupů a srsti obecně by mohl být sledován počet a umístění hmatových chlupů, typ a počet línání, které u jelenů zaznamenává ve své práci již Dobroruka (1975b), přítomnost hřívky a způsob osrstění ocasu a obřítku a snad způsob uspořádání chlupů ve svazku. K těmto znakům mohou být dodány struktury se srstí

související, jako jsou pachové žlázy, které vykazují určitou taxonomickou i fylogenetickou hodnotu (Groves & Grubbs 1987).

6. Diskuse

Řada charakteristik savčí srsti a úvah o evoluci zbarvení je zejména u starších prací poznamenána dobovým způsobem myšlení a pohledem na evoluci savců bez její potřebné fylogenetické kalibrace, kterou máme dnes. Některá dodnes tradovaná tvrzení např. o původnosti pruhovaného zbarvení tak nejsou fylogeneticky vůbec podpořena. Jako podpůrný důkaz teorie o vzniku skvrnitého vzorce z pruhovaného jsou udávány případy zvířat, zahrnujících ve svém zbarvení jak pruhování, tak skvrnitost, či zvířat (tapíří mláďata) u nichž dochází k rozpadu pruhů na skvrny. Tyto případy se ale objevují poměrně velmi zřídka a pro toto tvrzení tak neexistují žádné širší podklady. Rovněž odvozenost monochromatického zbarvení oproti skvrnitému, kde se jako důkaz uvádí skvrnitost mláďat oproti uniformně zbarveným dospělcům (lvi či tapíři) není úplně jistá. Je totiž otázkou, zda skvrnitost mláďat je přetrvávajícím atavismem umožňujícím například snazší splynutí s vegetací (kryptické zbarvení). Guthrie (2000, 2005) na základě studia paleolitických vyobrazení zvířat toto uvažuje u svrchněpleistocénních evropských kopytníků, tj. konkrétně částečný návrat pruhovaného vzoru u některých populací odvozených monochromaticky zbarvených koní, kteří se nevyskytovali v stepních ekosystémech pro ně typických, ale v lesostepních a keřovitých oblastech. Pruhované zbarvení jim v tomto prostředí poskytovalo větší ochranu a bylo proto ve spojitosti spíše s ekologií, než odvozeností koní. Hřibata dnešních příbuzných Převalských koní jsou přitom zcela monochromatická a tedy „odvozenější“ než dospělci se zebrováním na nohách. Rovněž u jelenů byla prokázána spíše souvislost skvrnění mláďat s jejich odkládáním matkou do porostu, než s evoluční původností, jelikož skvrnitá mláďata se vyskytují i u vysoce odvozených jelenů (např. rod *Elaphus*) zatímco u odvozených, ale stepních zvířat, která mladé neodkládají (sob) jsou mláďata monochromatická, stejně jako u andského huemula. Dalším důkazem teorie o původnosti pruhů a skvrnitosti oproti monochromatickému zbarvení má být výskyt tohoto typu zbarvení u vačnatců, kteří jsou třeba Heráněm považováni za „primitivní“ skupinu savců, u nichž se tento typ zbarvení nalézá velmi často. Vačnatci ale nepředstavují primitivní stupeň savců, jsou samostatnou linií s řadou odvozených znaků a některými silně specializovanými liniemi. Pruhované či skvrnitě zbarvení, i když se zde vyskytuje, pro ně navíc není zcela typické. Rovněž teorie o původnosti určitého zbarvení u savců (pruhy, aguti zbarvení) nejsou doposud fylogeneticky otestovány. V případě pruhovaného vzoru zeber, které jsou zmiňovány jako příklad tendence savců přecházet od pruhovaných vzorů k pokročilému monochromatickému zbarvení (zebra Grévyho versus kvaga) se jedná spíše o vliv prostředí (kvaga žila v otevřenějším terénu než

většina zeber) bez souvislosti s „evolučními tendencemi“ ve zbarvení skupiny. Jelikož v současnosti je možné určit skutečně původní skupiny savců z fylogenetického hlediska, je nutno zaměřit se z hlediska původního zbarvení právě na ně. Werdelin & Olsson (1997) například ve své práci založené na srovnání fylogeneze a zbarvení kočkovitých šelem oponují všeobecně tradovanému názoru, že původním zbarvením šelem byly velké, nepravidelné skvrny a naopak udávají jako výchozí typ zbarvení menší, plné skvrny.

Mnoho dřívějších prací se zabývá podrobným zpracováním charakteristik srsti, bohužel se často zabývají popisem pouze jediného druhu a chybí tak potřebné širší srovnání.

U kočkovitých šelem sice Ortolani & Caro (1996) nenalezli vazbu mezi výskytem sociality a kresbou uší, naprostá většina kočkovitých šelem má ale uniformní nesociální způsob života, sociálních zvířat je v této skupině velmi málo. Vazba skvrn a sociality pak skutečně nemůže být nalezena, neznamená to ale, že nemohou sloužit vnitrodruhové komunikaci, například jako signalizace rivalům, opačnému pohlaví apod. Komunikace zvířat pomocí srsti je poměrně složitá a jeden a tentýž jev se srstí spojený může mít zcela opačný význam. Např. šedivění je obecně průvodním jevem a signálem stáří a tím i snížené kondice nositele (např. zejména u některých jelenovitých (Heráň 1982), u goril šedý hřbet samců ale naopak signalizuje vyspělost jedince. Absence zářivých tónů v srsti většiny savců se často přičítá skutečnosti, že savci povětšinou nedokáží rozlišovat barvy. Ve skutečnosti ale může hrát velkou roli to, že samice věnují pozornost i jiným samčím charakteristikám (např. velikost, kondice, typ chování). Neadaptivní zbarvení u některých zvířat coby výsledek určité „seberealizace“ navrhoval například zoolog Adolf Portmann (Portmann 1956 ex Komárek 2004). Neadaptivní zbarvení se nicméně těžko odlišuje od prosté neznalosti funkce tohoto zbarvení pro danou skupinu, např. uvedené tamaríny.

Day (1966) se zabýval poměrně rozsáhlým, ale přesto pouze omezeným spektrem menších savců, kteří žijí na území Velké Británie a mohou sloužit jako potrava lasicovitým šelmám. Je tedy otázkou, zda se jeho závěry např. ohledně letounů, podle něj charakterizovanými nepřítomností meduly dají zobecňovat, zvláště když bylo do výzkumu zahrnuto jen minimální množství zástupců této skupiny zvířat a Mazák (1960a) uvádí u netopýrů přítomnost jednořadé dřene. Dle Klímy (1964) má hrabošík tatranský větší vibrisové pole v souvislosti s členitostí terénu (sutě) ve kterém žije oproti hrabošíku podzemnímu s menším vibrisovým polem. Hrabošík nicméně obývá širší spektrum biotopů, od zarostlých sutí až po vlhké louky a zapojené lesy, kterými sestupuje do nižších poloh. Obecně preferuje vlhčí stanoviště s vysokou vrstvou humusu, takže zjednodušení jeho životního prostředí na sutě nemusí být zcela správné. V sutích se navíc vyskytuje, i když jen okrajově, i hrabošík

podzemní. Hrabošík podzemní je ale pravděpodobně více vázán na podzemní způsob života a jeho biotop je tak v podstatě více homogenní.

U ochranného pískového zbarvení pouštních zvířat se jeho výskyt u nočních forem, u kterých nemůže sloužit ochrannému účelu, pokládá za důkaz nesprávnosti teorie kamufláže. Může jít ale pouze o pozůstatek po denních předcích nočních zvířat, která jen nejsou nucena vytvořit si jiné, speciální zbarvení. Dle Heráně nese většina zvířat zelenavé zbarvení, pro savčí obyvatele ale tato skutečnost neplatí s výjimkou lenochoda, jehož nazelenalou barvu srsti způsobují řasy. Možná se jedná o evoluční omezení pigmenty přítomnými u savců, jež patří převážně mezi nezelené melatoniny. Primáti jsou naopak jako stromová zvířata často velmi pestře zbarvení. Princip protistínu uváděný jako příklad ochranného zbarvení by mohl mít i jiný účel. Rozdílná absorpce slunečních paprsků tmavou barvou zad a světlou spodinou by mohla fungovat jako mechanismus termoregulace (chladnější spodní strana by mohla odvádět přebytečné teplo), čemuž by mohlo odpovídat to, že největší kontrast mezi spodní a svrchní barvou se nalézá u zvířat žijících v otevřených biotopech. Nicméně chybění protistínu či jeho převrácení u výstražně zbarvených zvířat, která mají působit co nejnápadněji, by naopak mohlo jeho ochrannou funkci potvrzovat. Další zajímavou skutečností je, že ne všechna zvířata žijící v severních, v zimě zasněžených biotopech přebarvují do bílé zimní srsti. Některá zůstávají naopak tmavá, což se týká především velkých zvířat (rosomák, pižmoň). Tato skutečnost může být v souvislosti se způsobem života těchto zvířat - pižmoň jako velký savec nemá široké spektrum nepřátel a k aktivní obraně používá stádovou formaci, nikoliv pasivní ochranu. Tmavá barva může být naopak výhodná při zahřívání zvířete. Ke stejnému závěru došel i Cott (1940), který uvádí další zvířata žijící na severu, která zůstávají v zimě tmavá v souvislosti se způsobem jejich života. Příkladem je krkavec. Jako převážný mrchožrout nepotřebuje kamufláž aby se dostal ke kořisti a má jen malé nepřátel. Další zvíře, které zůstává tmavé, je kuna a to pravděpodobně proto, že je částečně plodožravá a jinak loví na stromech (jedlích), s jejichž kůrou jeho srst splývá. Rosomák je zase noční a částečný mrchožrout. Velcí býložravci, jako jsou sobi, používají jinou strategii úniku před predátory, než je nenápadnost. Tmavá někdy zůstávají rovněž zvířata, která mají možnost rychle uniknout do nor, např. králíci a stromoví dravci, jako je kuna. To, že některá zvířata zcela přelínávají v některých částech svého areálu do bílého zimního šatu a v jiných nikoliv by snad mohlo souviset s množstvím sněhových srážek a tedy celkovou bělostí prostředí a teplotou.

U formování vzorce autoři udávají, že krom buněčných mechanismů má na formování vzorce vliv i vlhkost prostředí a strava spolu s hormonálním stavem jedince, což by mohlo znamenat, že zde zprostředkovaně působí i hierarchické postavení zvířete. Difuzně -reakční

modely předpokládají, že malá zvířata jsou monochromaticky zbarvena protože jejich těla jsou příliš malá na vytvoření dostatečně velkých chemických gradientů nutných pro vznik vzorce, výskyt složitějších vzorců u malých letounů (skvrnitý netopýr *Saccolaimus saccolaimus*) ale této hypotéze neodpovídá. Rovněž u kočkovitých šelem jejich velikost neodpovídá typu vzorce, který nesou (Werdelin & Olsson 1997) a skvrny rozdílných barev se vyskytují i u velkých kytovců (keporkak, kosatka), které by vzhledem ke své velikosti měli být monochromatictí .

Srst, její barva a kresba je velice užívána v taxonomii už od počátků (kdy zvířata byla klasifikována především na základě lebky a srsti) do dnešních dnů, kdy jsou druhy nezářka rozlišovány na základě molekulárních dat. Mnohdy se dnes hledají morfologické znaky, které obě molekulárně vymezené formy odlišují a odlišnosti se často najdou právě na srsti. Taxonomické určování příslušnosti zvířat podle morfologie chlupů je nicméně spolehlivé pouze do určité míry, detailní morfologie chlupů má význam především v poznání skupiny (čeledi) a může proto sloužit spíše jen jako dodatečný pomocný taxonomický znak. To samé platí o zbarvení zvířete, které je v mnoha případech značně ovlivněno spíše než fylogenetickou příslušností zvířete jeho životním prostředím. Odvozenost a původnost různých prvků zbarvení navíc neplatí obecně. Některé prvky zbarvení, které jsou u sudokopytníků považované za odvozené, jako je výrazná obličejová maska, se u jelenů vyskytuje v nejrozvinutější podobě u nejpůvodnějších jelenů (muntžaci) a u odvozených je naopak zjednodušená. Rovněž některé struktury srsti, jako jsou víry, mohou být odlišné i u blízké příbuzných druhů, z uvedené dvojice jelena milu a lyrorohého je ale jelen milu pravděpodobně křížencem křížencem wapiti a jelena lyrorohého. Některé typy línání mohou nést určitou fylogenetickou vazbu, jindy ale blízké příbuzné druhy mají zcela opačný průběh línání a u starých zvířat se často vyskytují poruchy línání (tzv. stařecké línání) pravděpodobně díky tomu, že staří jedinci již nemají dostatečné množství energie na řádný průběh výměny srsti. Rozlišovat taxonomické jednotky pouze na základě odlišnosti ve zbarvení či např. hustoty srsti lze proto jen v souvislosti s dalšími znaky, například kosterními, etologickými, molekulárními apod.

7. Závěr a perspektivy

Srst a její deriváty nabízí řadu informací o savcích, od anatomických (anatomie chlupu, celkovou barvu a kresbu zvířete) až po etologické a ekologické. Ačkoli je srst jako velmi nápadný a specifický znak dnešních savců již dlouho intenzivně studována, spojování srsti (barva a kresby) s fylogenezí se děje poměrně málo a v těchto pracích je často sledována pouze malá část na srsti pozorovatelných znaků (např. pouze ušní skvrny na zadní straně uší apod.). Otázka, zda srst (její morfologie a zbarvení) je pouhým produktem vlivu prostředí, v němž zvíře žije a jeho způsobu života, či v sobě rovněž nese určitou fylogenetickou informaci proto zůstává nevyřešena. Jelikož v dnešní době máme již dostatečné množství informací na molekulární bázi o fylogenetických vazbách takřka všech savců, fylogenetické mapování charakteristik srsti může být v budoucnu aplikováno téměř na jakoukoliv vybranou skupinu savců. Pouze takový výzkum může problém hodnoty srsti jako možného nosiče fylogenetické informace vyřešit.

8. Literatura

- Aarde R. J. & van Dyk A., 1986. Inheritance of the king coat colour pattern in cheetahs *Acionyx jubatus*. J. Zool., Lond. (A) 209: 573–578.
- Amman B. R., Owen R. D. & Bradley R. D., 2002. Utility of hair structure for taxonomic discrimination in bats, with an example from the bats of Colorado. Occasional Papers of the Museum of Texas Tech Univerzity 216: 1–14.
- Anděra M., 1997. Svět zvířat I. Savci (1). Albatros, Praha, 153 str.
- Anděra M., 1999. Svět zvířat II. Savci (2). Albatros, Praha, 147 str.
- Anděra M., Červený J., Dvorský P. & Postníková V., 2000. Svět zvířat III. Savci (3). Albatros, Praha, 153 str.
- Balakrishan M., 1988. Structure of *Lepus nigricollis* hair from various body regions with scanning electron microscopy. Z. Säugetierkunde 53: 69–75.
- Bard J., B., L. 1977. A unity underlying the different zebra striping patterns. J. Zool., Lond. 183: 527–539.
- Bolk L., 1924. On the hair slope in the frontal region of man. J. Anat. 58: 206–221.
- Bosse K., 1966. On the biology of hair growth. Arch. Klin. Exp.Dermatol. 227(1): 508 – 13.
- Burt E. H. jr., 1981. The adaptiveness of animal colours BioScience 31: 723–729.
- Butcher E., 1936. Hair growth on skin transplants in the immature albino rat. Anat.Rec 64: 161–171.
- Caro T., 2005. The adaptive significance of coloration in mammals. BioScience 55(2): 125–136.
- Caro T. M., 1995. Pursuit deterrence revisited. Trends in Ecology and Evolution 10: 500–503.
- Colin E. C., 1943. Hair direction in mammals: embryogenesis of hair follicles in the guinea pig. J. of Morphology 72(2): 191–223.
- Cott H, B., 1940. Adaptive coloration in animals, Methuen, 508 str.
- Chanová A., 2004. Zvieracia srst' s textilného pohľadu. [Animal fur from the textile point of view]. Gazella 31: 55–70 (v české a anglické verzi).
- Chernova O. F., 2006. Evolutionary aspects of hair polymorphism. Biology Bulletin 33(1): 43–52.
- David L. T., 1934. Modification of hair direction and slope on mice and rats (*Mus musculus* and *Mus norvegicus albinus*). J.Exper. Zool. 68: 519–528.

- Day M. G., 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and feces of stoat and weasels. *J. Zool.* 148: 201–217.
- Densley M., 1979. Ross's gulls in Alaska. *Brit. Birds* 72: 23–28.
- Dobroruka L. J., 1970. To the supposed formerly occurrence of the David's deer, *Elaphurus davidianus*, Milne-Edwards, 1866, in Hainan. *Mammalia* 34(1): 162–164.
- Dobroruka L. J., 1975a. Hair whorls in the reticulated giraffe, *Giraffa camelopardalis reticulata*. *Věstník Československé společnosti zoologické* XL(4): 255–258.
- Dobroruka L. J., 1975b. Verlauf des Haarwechsels bei einigen Hirschen. II. (Artiodactyla: Cervidae). *Věstník Československé společnosti zoologické* 39: 94–103.
- Dobroruka L. J., 1979. Přebarvování gibona kápového, *Hylobates pileatus* Gray 1861. *Gazella* 2(2): 63–65.
- Dougbag A. El.-S., 1987. Scanning electron microscopy of the skin and skin appendages of the camel (*Camelus dromedarius*). *Z. mikrosk.-anat. Forsch. Leipzig* 101: 723–734.
- Dziurdzik B., 1973. Key to the identification of hairs of mammals from Poland. *Acta zool. Cracov.* XVII(4): 73–92.
- Dziurdzik B. & Nowogrodzka-Zagórska M., 1991. The histological structure of hairs of the giant panda, *Ailuropoda melanoleuca* (David 1869) and the lesser panda, *Ailurus fulgens* (F. Cuvier, 1825) and the systematic position of these species. *Acta zool. Cracov.* 34(2): 463–474.
- Eadie W. R., 1954. Skin gland activity and pelage descriptions in moles. *Journal of Mammalogy* 35(2). 186–196.
- Endler J. A., 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 315–352.
- Estes R. D., 1991. The behavior guide to African mammals, including hoofed mammals, carnivores, primates. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 612 str.
- Geist V., 1998. Deer of the world: their evolution, behavior and ecology. Stackpole Books, Mechanicsburg, 421 str.
- Gloger C. W. L., 1833. Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas. Breslau (Germany): A.Schulz (ex)
- Groves C. P., 1975. Taxonomic notes on the White Rhinoceros *Ceratotherium simum* (Burchell, 1817). *Säugetierk. Mitteil.* 23: 200–212.

- Groves C. P. & Grubb P., 1987. Relationships of living deer, str. 21–59. In: Wemmer C. M. (ed.), 1987: Biology and management of the Cervidae. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. and London, 577 str.
- Grzimek B., 1990. Grzimek's encyclopedia. Mammals Vol.1-5. McGraw-Hill Publishing Company, New York, 648 str. (Vol. 1), 646 str (Vol. 2), 643 str. (Vol. 3), 648 str. (Vol. 4), 648 str. (Vol. 5).
- Guthrie R. D. & Pelocz R. G., 1970. Weapon automimicry among mammals. Am. Nat. 104: 585–588.
- Guthrie R. D., 2000. Paleolithic art as a resource in artiodactyl paleobiology, str. 96–127. In: Vrba E. S. & Schaller G. B. (eds.), 2000. Antelopes, deer and relatives – Fossil record, Behavioral Ecology, Systematics and Conservation, Yale University Press, New Haven and London, 342 str.
- Guthrie R. D., 2005. The nature of Paleolithic art. The University of Chicago Press, Chicago and London, 508 str.
- Hamilton W. J. III, 1973. Life's color code. McGraw-Hill, New York.
- Heinz E., 1963. Les caractères distinctifs entre metatarses de Cervidae et Bovidae actuels et fossiles. Mammalia 27: 200–209.
- Heráň I., 1976. Animal Coloration. Hamlyn Publishing Group Limited, Artia, Praha, 137 str.
- Heráň I., 1982. Díváme se na zvířata. Panorama, Praha, 216 str.
- Heráň I., 1989. Zbarvení ušních boltců u lichokopytníků (Perissodactyla). Lynx 25: 29–40.
- Hershkovitz P., 1977. Metachronism or the principle of evolutionary change in mammalian tegumentary colors. Evolution 22: 556–575.
- Hess W. M. & Flinders J. T., 1985. Characterization of hair morphology in families Tayassuidae and Suidae with scanning electron microscopy. J. Mamm. 66(1): 75–84.
- Hopkins S. S., 2005. The evolution of fossoriality and the adaptive role of horns in the Mylagaulidae (Mammalia: Rodentia). Proc Biol Sci. 272(1573): 1705–1713.
- Howell D. J. & Hodgkin N., 1976. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar – feeding bats. J. Morphol. 148: 329–339.
- Hughes S., Hayden T. J., Douady Ch. J., Tougaard Ch., Germonpré M., Stuart A., Lbova L., Carden R. F., & Hänni Say L., 2006. Molecular phylogeny of the extinct giant deer, *Megaloceros giganteus*. Molecular phylogenetics and evolution 40: 285–292.

- Jonathan B. L. B., 1977. A unity underlying the different zebra striping patterns. *J. Zool. Lond.* 183: 527–539.
- Khmelevskaya N. V., 1965. Structure of the rodent hair cuticle, its variability and its significance for the taxonomy. *Zoologicheskii zhurnal* 40: 1064–74.
- Kiltie R. A., 1988. Countershading: Universally deceptive or deceptively universal? *Trends in Ecology and Evolution* 3: 21–23.
- Kitchen D. W. & Bromley P. T., 1974. Agonistic behavior of territorial pronghorn, str. 365–381. In: Geist V. & Walther F. (eds.), 1974. *The behavior of ungulates and its relation to management*. Int. Union for Conserv. of Nat. and Nat. Resour, Morges, Switzerland, 512 str..
- Kleiman, D. G., 1967. Some aspects of social behavior in the Canidae. *Am. Zool.* 7: 365–372.
- Klíma M., 1964. Srovnání vibrisového pole *Pitymys tatricus* Kratochvíl, 1952 a *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836). *Zoologické listy* 13(4): 365–367.
- Knöthig J., 2005. *Biology of the Aardvark (Orycteropus afer)*. Diplomarbeit, vorelegt der Fakultät für Biowissenschaften der Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg, 218 str.
- Komárek S., 2004. *Mimikry, aposemantismus a příbuzné jevy*. Dokořán, Praha, 192 str.
- Kondo K., Araki E. & Ohsugi T., 1985. An Observation of the morphology of the medulla in mammalia hairs using a scanning electron microscope. *J. Mamm. Soc. Japan* 10: 115–121.
- Kratochvíl J., 1956. Hraboš sněžný tatranský *Microtus (Chionomys) nivalis mirhanreini* Schäfter. *Práce Brněnské zákl. Čs. Akademie věd* 28: 1–39.
- Kratochvíl J., 1969. Haarkleid und Vibrissenfeld bei *Pitymys subterraneus* und *Pitymys tatricus* (Rodentia) aus der Hohen Tatra. *Zoologické listy* 18: 295–308.
- Kratochvíl J., 1974. Das Stachelkleid des Ostrigels (*Erinaceus concolor roumanicus*). *Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum Bohemoslovacae* 11(8): 1-52.
- Landauer W., 1925. On the hair direction in mammals. *J.Mamm.* 6: 217–233.
- Lehmann C., 1920. Bedeutung und Hauptgrundlinien der Wollkunde. In: Heymons, Lehmann, Volz, & Freyer (eds.), 1920. *Fragen der Schaftzucht, II*. Deutschen Landwirtschaft-Gesellschaft, Heft 306.
- Leinders J. J. M., 1979. On the osteology and function of the digits of some ruminants and their bearing on taxonomy. *Zeitschrift für Saugertierkunde* 44: 305–318.

- Leščinskaja E. M., 1952: Sezonnije izmėnėnija kožnovo pokrova mlekopitajuščich. Zoologicheskii zhurnal XXXI(3): 434–442.
- Liu R. T., Liaw S. S. & Maini P. K., 2006. Two-stage Turing model for generating pigment patterns on the leopard and the jaguar. Phys. Rev. E. 74(1): 011914–17.
- Lochman J., 1985. Jelení zvěř. SZN, Praha, 350 str.
- Lochman J., Kotrlý A. & Hromas J., 1979. Dutorohá zvěř, SZN, Praha, 378 str..
- Lü J.-C., 2002. Soft tissue in an early cretaceous pterosaur from Liaoning province, China. Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum 1: 19–28.
- Manby J., Wildman A. B. & Ritchie J., 1938. The hairs of Monotremata with special reference to their cuticular scale pattern. Trans. Royal Soc. Edinburgh 54(2): 333–356.
- Mazák V., 1960a. Morfologie srsti norníka rudého, *Clethrionomys glareolus* (Schreber). Věstník Československé zoologické společnosti XXIV(1): 79–100.
- Mazák V., 1960b. Kvantita a kvalita osrstění u *Clethrionomys glareolus* a *Microtus arvalis* (Muridae). Věstník Československé zoologické společnosti XXIV(2): 170–174.
- Mazák V., 1962. Haarwechsel und Haarwuchs bei Przewalski-Pferd und Onager im Prager Zoologischen Garten während der Jahre 1958-1960. Věstník Československé společnosti zoologické 3: 271–286.
- Menkhorst P. & Knight F., 2001. A field guide to the mammals of Australia. Second ed., Oxford university press, 273 str.
- Meyer W., Hülmann G. & Seger H., 2002. REM-Atlas zur Haarkutikulastruktur mitteleuropäischer Säugetiere. SEM-Atlas on the hair cuticle structure of central European mammals. Verlag M. & H. Schaper Alfeld (Leine), Hannover, 248 str.
- Meyer W., Schnapper A. & Hülmann G., 2002. The hair cuticle of mammals and its relationship to functions of the hair coat. J. Zool. Lond. 256: 489–494.
- Meyer W., Schnapper A., Hülmann G. & Seger H., 2000. Domestication related variations of the hair cuticula pattern in mammals. J. Anim. Breed. Genet. 117: 281–283.
- Meyer W., Seger H. & Hülmann G. 1995. Remarks on specific adaptive scale structure of the hair cuticula in some European bats. Eur. J. Morphology 33: 509–513.
- Meyer W., Seger H., Hülmann G. & Neurand K., 1997. A computer-assisted method for the determination of hair cuticula patterns in mammals. Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. 110: 81–85.

- Militzer K., 1987. The ontogenesis of the hair growth cycle in golden hamsters (*Mesocricetus auratus* W.) - macroscopic and histometric results in 2 strains. *Z Versuchstierkd.* 29(3-4): 181–92.
- Montagna W., 1962. The structure and function of the skin. Academic press, New York and London, 459 str.
- Murray J. D., 1988. How leopard gets its spots. *Scient. Am* 258(3): 80–87.
- Murray J. D., 1984. Cell traction models for generating pattern and form in morphogenesis. *J. Math. Biology* 19: 265–279.
- Newman C., Buesching C. D. & Wolff J. O., 2005. The function of facial masks in „midguild“ carnivores. *Oikos* 108: 623–633.
- Noback Ch. R., 1951 .Morphology and phylogeny of hair. *Annals New York Academy of Sciences* 53(3): 477–492.
- Nordby J. E., 1932. Inheritance of whorls in the hair of swine. *J. Hered.* 23: 397–404.
- Nowak R. M., 1999: Walker’s mammals of the World, Vol. II. 6th edition, the Johns Hopkins University Press, x + 837–1938 pp.
- Ortolani A., 1999. Spots, stripes, tail tips and dark eyes: predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. *Biol. J. Linn. Soc.* 67: 433 - 473.
- Ortolani A. & Caro T. M., 1996. The adaptive significance of color patterns in carnivores: Phylogenetic tests of Classic Hypotheses, str. 132-188. Gittleman J. L. (ed.), 1996. *Carnivore, Behaviour, Ecology and Evolution*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, NY and London, xi+644 str.
- Oslander 1816-18. De homine quomoto formetur continuatae observationes, spectantes imprimis epidermidem, cutem et pilos fetuum. *Comentationes societatis regiae scientiarum Goettingensis recentiores.* 4.
- Parnell J. P., 1951. Hair pattern and distribution in mammals. *Annals New York Academy of Sciences* 53(3): 493–497.
- Pečmanová M., 1998. Postnatální vývoj línání u vybraných zástupců rodů *Microtus* . Magisterská diplomová práce, Biologická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice, 46 str.
- Peres C. A., Patton J. L. & da Silva M. N., 1996. Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddleback tamarins. *Folia Primatologica* 67: 113–124.
- Pflumm W., 1989. *Biologie der Säugetiere*. Paul Parey, Berlin und Hamburg, 565 str.

- Pitra Ch., Fickel J., Meijard E. & Groves C. P., 2004. Evolution and phylogeny of Old World deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 880–895.
- Pocock R., L. 1931. The lions of Asia. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 34: 638–665.
- Portmann A. 1956. *Tarnung im Tierreich*. Springer, Heidelberg, 112 str.
- Powell R. A., 1982. Evolution of black-tipped tails in weasels: Predator confusion. *American naturalist* 119: 126–131.
- Randall L. E., 1976. Possible case of mimicry in larger mammals. *Evolution* 30(4): 853–856.
- Roček Z., 2002. *Historie obratlovců*. Academia, Praha, 512 str.
- Rowland W. J., 1979. The use of colour in intra-specific communication, str. 767-793. In: Burt B. H. Jr. (ed.), 1979. *The behavioural significance of color*. Garland STPM Press, New York, 456 str..
- Rue L. L., 2003. *Encyclopedia of deer*. Voyageur Press, 156 str. .
- Saikawa Y., Hashimoto K., Nakata M., Yoshihara M., Nagai K., Ida M. & Komiya T., 2004. Pigment chemistry: The red sweat of the hippopotamus. *Nature* 429: 363
- Short H. L., 1978. Analysis of cuticular scales on hairs using the scanning electron microscope. *J. Mamm.* 59(2): 261–268.
- Schaller G. B., 2000. *Wildlife of Tibetanian Steppe*. University of Chicago Press, 383 str.
- Schiefferdecker P., 1922. Die Hautdrüsen des Menschen und des Säugetieres, ihre Bedeutung, sowie die Muscularis sexualis. *Zoologica* 72: 1–154.
- Scholander P. F., Hock R. & Irving L., 1950. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bulletin* 99: 225–236.
- Scholander P. F., Hock R., Walters V., Johnson F. & Irving L., 1950. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bulletin* 99(2): 237–258
- Schouppé von K., 1910. Die Haarwirbel beim Pferde, ein Mittel zur Feststellung der Identität. *Z. Tiermedizin* 14:321–352.
- Spencer B. & Sweet G. F., 1899. The structure and development of the hairs of monotremes and marsupials. Part I. Monotremes. *Quart. J. Microsc. Sci.* 41: 549–588.
- Sponenberg D. P., 2003. *Equine color genetics*. Iowa State University Press, A Blackwell Publishing Company, 215 str.
- Stoner C. J., Caro T. & M. Graham C. M., 2003. Ecological and behavioral correlates of coloration in artiodactyls: Systematic analyses of conventional hypotheses. *Behavioral Ecology* 14: 823–840.

- Stubbe A. & Wiegand S., 1994a. Influence of photoperiod and temperature on moulting processes in *Microtus brandti* (Radde, 1861). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59(5): 309–316.
- Stubbe A. & Wiegand S. 1994b. Ontogenesis of pelage and the course of moulting in *Microtus brandti* (Radde,1861). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59(4): 199–208.
- Šulc K., 1930. Srst hraboše (Das Haarkleid von *Microtus arvalis* Pallas). *Biologické spisy Vysoké školy zvěrolékařské* 9(10-11): 1–94.
- Tóth M. A., 2002. Identification of hungarian Mustelidae and other small carnivores using guard hair analysis. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48(3): 237–250.
- Trotter M. & Dawson H. L., 1932. The direction of hair after rotation of skin in the new - born albino rat, a second experiment on hair slope. *Anat. Rec.* 53: 19–30.
- Vemmer C. & Scow K., 1977. Communication in the Felidae with emphasis on scent marking and contact patterns, str. 749-766. In: Sebeck T. A. (ed.), 1977. How animals communicate. Indiana Univ. Press, Bloomington, xxi+1128 str.
- Veron G., Laidlaw R., Rosenthal S. H., Streicher U., & Robertson S., 2004. Coat colour variation in the banded palm civet *Hemilagus derbyanus* and in Owson's civet *Chrotogale owstoni*. *Mammal Rev.* 4: 307–310.
- Veselovský Z., 1988. K pramenům Orinoka. *Panorama*, Praha, 370 str.
- Viitala J., 1981 Hair growth patterns in the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.). *Biological Research Reports of the University of Jyväskylä* 7: 3–17.
- Voight C. A., 1857. Abhandlung über die Richtung der Haare am menschlichen Körper. *Denkschriften der Wiener Akademie der Wissenschaften, Math.-Naturwiss. Klass.* 13.
- Walsberg G. E. & Schmidt C. A., 1989. Seasonal adjustment of solar heat gain in a desert mammal by altering coat properties independently of surface coloration. *J. Exp. Biol.* 142: 387–400.
- Walter M., Fournier A. & Menevaux D., 2001. Integrating shape and pattern in mammalian models. *Proceedings of the 28th annual conference on computer graphics and interactive techniques*: 317–326.
- Walter M., Fournier A. & Reimers M., 1998. Clonal mosaic model for the synthesis of mammalian coat patterns. *Proceedings of Graphic Interface*: 82–91.
- Werdelin L. & Olsson L., 1997. How the leopard got it's spots: A phylogenetic view of the evolution of felid coat patterns. *Biological journal of the Linnean society* 62: 383–400.

- West P. M. & Packer C., 2002. Sexual selection, temperature, and the lion's mane. *Science* 297: 1339–1343.
- Whitehead G. K., 1972. *Deer of the world*. The Wiking Press, New York, 421 str.
- Wilson D. E. & Reeder D. A. M., 2005. *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Third edition, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 str.
- Witkin A. & Kass M., 1991. Reaction – diffusion textures, str. 299-308. In: Sederberg T. W.(ed.), 1991. *Computer graphics (SIGGRAPH 91 Conference proceedings)* 25. Addison-Wesley, 400 str.
- Wright S., 1935. On the genetics of rosette pattern in guinea-pigs. *Genetica* 17: 547–560.