

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Zoologie



Mgr. Markéta Knitlová

**Paleobiogeografie a taxonomie rodu *Apodemus* (Mammalia:
Rodentia) v kvartéru střední Evropy**

**Genus *Apodemus* (Mammalia: Rodentia) in the Quaternary fossil
record of Central Europe**

Disertační práce

Školitel: prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.

Praha, 2017

Předkládaná disertační práce byla vypracována na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy pod vedením prof. RNDr. Ivana Horáčka, CSc.

Prohlášení:

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

V Praze, 1. 7. 2017

Podpis

Poděkování

Je mi milou povinností na tomto místě poděkovat všem, kteří mi byli jakkoli nápomocni při realizaci této disertační práce.

V první řadě bych velmi ráda poděkovala svému učiteli Prof. RNDr. Ivanovi Horáčkovi, CSc. za spoustu cenných rad a užitečných připomínek, za ochotné pomáhání a především za jeho drahocenný čas, který mi věnoval. Rovněž mu děkuji za poskytnutí zajímavého fosilního materiálu i literatury.

Mé poděkování patří také RNDr. Vladimírovi Vohralíkovi, CSc. za všestrannou podporu, kterou mi během mých studií poskytoval a za laskavé zapůjčení veškerého recentního materiálu zpracovávaného v této práci.

Ráda bych zde také poděkovala všem spoluautorům publikací, na kterých je tato disertační práce založena, uvádím abecedně bez titulů: L. Juříčkové, L. Kordosovi, V. Ložkovi, A. Nadachowskému a J. Wagnerovi.

Můj velký dík rovněž patří všem dobrovolníkům, kteří každoročně vypomáhali při terénních výzkumných pracích.

Závěrem, má největší vděčnost a poděkování, patří rodičům a partnerovi, jen díky nim jsem mohla ujít tuto dlouhou cestu.

Výzkum byl finančně podpořen Grantovou agenturou Univerzity Karlovy - projekt GAUK 355511; Grantovou agenturou České republiky - projekt GA 205/09/0184; projekty SVV a Nadací „Nadání Josefa, Marie a Zdeňky Hlávkových“.

Obsah

Abstrakt	10
Abstract (in English)	11
Úvod	12
Cíle práce a její struktura	17
Výsledky práce v kontextu současného poznání	18
1. část: Morfometrická analýza dentálního fenotypu rodu <i>Apodemus</i> , diskriminační kritéria a určovací strategie	18
2. část: Paleobiogeografie rodu <i>Apodemus</i> v holocénu střední Evropy	23
3. část: Rod <i>Apodemus</i> ve fosilním záznamu pleistocénu a pliocénu střední Evropy: počátky dnešních druhů	26
4. část: Historie rodů <i>Micromys</i> a <i>Parapodemus</i>	29
5. část: Společenstva drobných savců na přelomu pleistocénu a holocénu, v podrobném fosilním záznamu	32
Závěry	44
Literatura	45
Přílohy A-D: Publikace zahrnuté do disertační práce	
Přílohy E: Konferenční abstrakta s průběžnými výsledky	

Příloha A-D:

Publikace zahrnuté do disertační práce

Příloha A

Knitlová, M., Horáček, I. (2017): Late Pleistocene-Holocene paleobiogeography of the genus *Apodemus* in Central Europe. *PLoS ONE* 12 (3): e0173668.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173668>

Příloha B

Knitlová, M., Horáček, I. (2017): Genus *Apodemus* in Pleistocene of Central Europe: when the extant taxa appeared? (manuskript)

Příloha C

Horáček, I., **Knitlová, M.**, Wagner, J., Kordos, L., Nadachowski, A. (2013): Late Cenozoic History of the Genus *Micromys* (Mammalia, Rodentia) in Central Europe. *PLoS ONE* 8(5): e62498.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062498>

Příloha D

Horáček, I., Ložek, V., **Knitlová, M.**, Juříčková, L. (2015): Darkness under candlestick: glacial refugia on mountain glaciers. In: Sázellová, S., Novák, M., Mizerová, A. (eds): *Forgotten times and spaces: New perspectives in paleoanthropological, paleoetnological and archeological studies*. Brno: Institute of Archeology of the Czech Academy of Sciences, Masaryk University, pp. 363–377.

Příloha E

Konferenční abstrakta s průběžnými výsledky disertační práce

Příloha E1

Knitlová, M., Horáček, I. (2008): Historie rodu *Apodemus* (Mammalia, Rodentia) v nejmladším kvartéru střední Evropy. In: Ivanov, M., Roszková, A., Vlačičky, M. (eds): 14. Kvartér 2008, Sborník abstrakt, 27. listopad 2008, Brno, p. 9.

Příloha E2

Knitlová, M., Horáček, I. (2009): Historie rodu *Apodemus* (Mammalia, Rodentia) v nejmladším kvartéru střední Evropy. In: Bryja, J., Řehák, Z., Zukal, J. (eds): Zoologické dny Brno 2009, Sborník abstraktů z konference, 12.-13. únor 2009, Brno, pp. 99-100.

Příloha E3

Knitlová, M., Krejčová, D., Horáček, I. (2009): Late Pleistocene-Holocene biogeography of interglacial index taxa, *Apodemus (Sylvaemus)* spp. and *Myodes glareolus*, in Central Europe. In: Nowakowski, D. (ed): Paleontological Conference Fossil Vertebrates: Morphology, Systematic, Evolution, Book of Abstracts, 3.-5. December 2009, Wroclav, Poland, p. 27.

Příloha E4

Knitlová, M., Krejčová, D., Horáček, I. (2010): Late Pleistocene-Holocene biogeography of interglacial index taxa, *Apodemus (Sylvaemus)* spp. and *Myodes glareolus*, in Central Europe. In: Bryja J., Zasadil P. (eds): Zoologické dny Praha 2010, Sborník abstraktů z konference, 11.-12. únor 2010, Praha, pp. 114-115.

Příloha E5

Knitlová, M., Krejčová, D., Horáček, I. (2010): Late Pleistocene-Holocene biogeography *Apodemus (Sylvaemus)* spp. and *Myodes glareolus* (Mammalia, Rodentia) in Central Europe. In: Vigne, J. D., Patou-Mathis, M., Lefèvre, C. (eds): 11th International Conference of Archaeozoology, Book of Abstracts, 23.-28. August 2010, Paris, France, pp. 162-163.

Příloha E6

Horáček, I., **Knitlová, M.** (2010): Biogeography of the Late Pleistocene-Holocene faunal transition in Central Europe. In: Vigne, J. D., Patou-Mathis, M., Lefèvre, C. (eds): 11th International Conference of Archaeozoology, Book of Abstracts, 23.-28. August 2010, Paris, France, pp. 152-153.

Příloha E7

Knitlová, M., Krejčová, D., Horáček, I. (2011): Late Pleistocene-Holocene biogeography *Apodemus (Sylvaemus)* spp. and *Myodes glareolus* in Central Europe. In: Bryja, J., Řehák, Z., Zupal, J. (eds): Zoologické dny Brno 2011, Sborník abstraktů z konference, 17.-18. únor 2011, Brno, p. 104.

Příloha E8

Knitlová, M., Krejčová, D., Horáček, I. (2011): Late Pleistocene-Holocene biogeography *Apodemus (Sylvaemus)* spp. and *Myodes glareolus* in Central Europe. In: Horáček, I., Wagner, J., Čermák, S. (eds): Late Cenozoic Mammals: fossil record, biostratigraphy, paleoecology. International Colloquium in honor of prof. Dr. Oldřich Fejfar DrSc. on occasion of his 80th birthdays, 16.-19. May 2011, Prague, p. 21.

Příloha E9

Knitlová, M., Sůvová, Z., Krejčová, D., Horáček, I. (2011): Detailed morphometrics reveals fine history of Holocene colonization of Central Europe by four rodent taxa. In: Denys, C. (ed): ECM 2011 – Vith European Congress of Mammalogy, Book of Abstracts, 19.-23. July, Paris, France, p. 86.

Příloha E10

Knitlová, M., Horáček, I. (2012): Podíl rodu *Apodemus* v savčích společenstvech v průběhu holocénu. In: Bryja, J., Albrechtová, J., Tkadlec, E. (eds): Zoologické dny Olomouc 2012, Sborník abstraktů z konference, 9.-10. únor 2012, Olomouc, p. 95.

Příloha E11

Horáček, I., **Knitlová, M.**, Wagner, J. (2013): History of the genus *Micromys* in Europe: molecular data vs. fossil record. In: Bryja, J., Řehák, Z., Zupal, J. (eds): Zoologické dny Brno 2013, Sborník abstraktů z konference, 7.-8. únor 2013, Brno, p. 84.

Příloha E12

Knitlová, M., Wagner, W., Horáček, I. (2013): Late Cenozoic history of the genus *Micromys* (Mammalia, Rodentia). In: Montgomery, I. (eds): 11th International Mammalogical Congress, Book of Abstracts, 11.-16. August 2016, Belfast, Northern Ireland, p. 115.

Příloha E13

Knitlová, M., Horáček, I. (2013): Holocene biogeography of the genus *Apodemus* (Mammalia, Rodentia) in Central Europe. In: *Mammalian biology, Special issue to volume 78*: 87th Annual Meeting of the German Society of Mammalogy, Prague, p. 15.

Příloha E14

Knitlová, M., Wagner, W., Horáček, I. (2014): Late Cenozoic history of the genus *Micromys* (Mammalia, Rodentia) in Central Europe. In: Bryja, J., Drozd, P. (eds): Zoologické dny Ostrava 2014, Sborník abstraktů z konference, 6.-7. únor 2014, Ostrava, pp. 95-96.

Příloha E15

Knitlová, M., Horáček, I. (2014): Holocene biogeography of the genus *Apodemus* (Mammalia, Rodentia) in Central Europe. In: Bryja, J., Drozd, P. (eds): Zoologické dny Ostrava 2014, Sborník abstraktů z konference, 6.-7. únor 2014, Ostrava, pp. 96-97.

Příloha E16

Horáček, I., **Knitlová, M.**, Kipson, M. (2014): *Hypsugo savii* and other Mediterranean bats had already colonized central Europe in the earliest Holocene. In: Lina, P. H. C., Hutson, A. M (eds): XIIIth European Bat Research Symposium, Book of Abstracts, 1.-5. September 2014, Šibenik, Croatia, p. 82.

Příloha E17

Horáček, I., **Knitlová, M.**, Ložek, V., Čermák, S., Wagner, J., Hošek, J. (2014): Býčí skála - opěrná lokalita nejstaršího holocénu střední Evropy. In: Uhlířová, H., Březina, J., Káňa, V. (eds): 20. kvartér, Sborník abstrakt, 28. listopad 2014, Brno, p. 19.

Příloha E18

Horáček, I., **Knitlová, M.**, Ložek, V., Čermák, S., Wagner, J., Hošek, J. (2015): Klíčovým zdrojem specifik současné fauny střední Evropy byly areálové expanse v závěru glaciálu. In: Bryja, J., Řehák, Z., Zukal, J. (eds): Zoologické dny Brno 2015, Sborník abstraktů z konference, 12.-13. únor 2015, Brno, p. 88.

Příloha E19

Knitlová, M., Horáček, I. (2015): The Holocene history of *Apodemus flavicollis* in Central Europe. In: Angerbjörn, A., Dalen, L., Elmhagen, B., Werdelin, L. (eds): 7th European Congress of Mammalogy, Book of Abstracts, 17.-21. August 2015, Stockholm, Sweden, p. 103.

Příloha E20

Horáček, I., **Knitlová, M.** (2015): Pleistocene/Holocene transition in Central Europe: small mammals in a high-resolution fossil record. In: Angerbjörn, A., Dalen, L., Elmhagen, B., Werdelin, L. (eds): 7th European Congress of Mammalogy, Book of Abstracts, 17.-21. August 2015, Stockholm, Sweden, p. 101.

Příloha E21

Knitlová, M., Horáček, I. (2016): Holocenní historie myšice *Apodemus flavicollis* ve střední Evropě. In: Žáčková, P., Pokorný, P. (eds): 12. konference environmentální archeologie (KEA): Před neolitem, Book of Abstracts, 8.-9. únor 2016, Praha, p. 31.

Příloha E22

Horáček, I., **Knitlová, M.** (2016): Drobní savci předneolitického úseku: paleoenvironmentální a paleobiogeografické souvislosti. In: Žáčková P., Pokorný, P. (eds): 12. konference environmentální archeologie (KEA): Před neolitem, Book of Abstracts, 8.-9. únor 2016, Praha, pp. 20-21.

Příloha E23

Knitlová, M., Horáček, I. (2016): The Late Pleistocene/Holocene biogeography of *Apodemus flavicollis* in Central Europe. In: Bryja, J., Sedláček, F., Fuchs, R. (eds): Zoologické dny České Budějovice 2016, Sborník abstraktů z konference, 11.-12. únor 2016, Brno, pp. 109-110.

Příloha E24

Horáček, I., **Knitlová, M.**, Juříčková, L., Ložek, V. (2016): Faunal rearrangements along the Pleistocene/Holocene boundary in Central Europe in the light of a high resolution vertebrate and mollusk fossil record. In: Sabol, M., Žaár, O. (eds): 5. Geologicko-Paleontologicko-Archeologická Diskusia 2016, Abstract Book and Excursion-guide, 28.-29. April 2016, Gánovce-Poprad, Slovensko, p. 9.

Příloha E25

Horáček I., **Knitlová M.**, Putalová T. (2016): Rodents in Central Europe along the Pleistocene/Holocene transition. In: Tkadlec E. (eds): The 15th Rodens et Spatium-International Conference on Rodent Biology, Book of Abstracts, 25.-29. July 2016, Olomouc, p. 49.

Abstrakt

Myšice rodu *Apodemus* představují dominantní složku současných savčích společenstev střední Evropy. Minulost jednotlivých druhů a historie jejich areálů je již z tohoto důvodu tématem velmi závažným s výraznými přesahy do sféry obecných interpretačních modelů historických kořenů současné bioty tohoto regionu. Přes výstupy současných fylogeografických analýz a početné zastoupení skupiny ve fosilním záznamu, zůstává však řada spojených otázek nezodpovězena. Základní příčinou jsou značné komplikace s fenotypovým rozlišením jednotlivých druhů, značná proměnlivost a rozsáhlé mezidruhové přesahy ve všech morfologických znacích.

Cílem předloženého projektu bylo vypracování postupů umožňujících spolehlivou druhovou identifikaci fragmentárního fosilního materiálu a zevrubné zhodnocení výpovědních možností fosilního záznamu skupiny pro rekonstrukci její areálové a fylogenetické dynamiky v nejmladší geologické minulosti. Vstupním krokem se stala podrobná morfometrická analýza dentálního fenotypu zohledňující shodnými postupy variační poměry recentních taxonů i fosilních populací a koncepce alternativní parataxonické klasifikace fenotypového spektra rodu. Těmito postupy byl zpracován obsáhlý soubor dokladů ze souvislých vrstevných sledů z různých oblastí České republiky a Slovenska. Výsledky přinesly radikální přehodnocení dosavadních představ o postglaciální historii jednotlivých druhů. Byla doložena časná expanze *A. flavicollis* v průběhu pozdního glaciálu (patrná zejména ve východní části středoevropského prostoru), dominantní role tohoto druhu ve společenstvech předneolitického holocénu a pravidelná přítomnost *A. uralensis* v tomto úseku na většině území. *A. sylvaticus*, objevující se v západní části střední Evropy na počátku holocénu, zůstává až do poneolitického úseku pouze recentní složkou společenstev, podobně jako *A. agrarius*, jehož areál se rozšiřuje zejména v úseku boreálu.

Aplikace analogických postupů na doklady z hlubších úseků kvartérní minulosti ukázala shodné rysy holocenního vývoje a poměrů ve středním pleistocénu, zatímco fenotypové charakteristiky staropleistocenních a pliocenních populací rodu vykazují od dnešních forem zřetelné odlišnosti, provizorně jsou identifikovány s pliocenním taxonem *A. atavus* Heller, 1936. Zvláštní pozornost byla věnována nejmladší historii vymřelého rodu *Parapodemus*. Bylo ukázáno, že součástí této linie jsou evropské pliocenní a pleistocenní formy řazené dříve do rodu *Micromys*, s recentním druhem *Micromys minutus* fakticky nepřibuzné. Tyto poznatky současně robustně podporují představu transkontinentální migrace tohoto druhu v průběhu posledního glaciálu předpokládanou výsledky molekulární fylogeografie. Ve velmi dobrém souladu se závěry příslušných molekulárně fylogeografických studií jsou ostatně i shora zmíněné poznatky o nejmladší areálové historii rodu *Apodemus*.

Práci doplňují čtyři obsáhlé publikace a abstrakta návazných konferenčních příspěvků, součástí jsou i nepublikované výsledky zohledňující na fosilním záznamu s vysokým rozlišením detailní průběh postglaciální expanze *A. flavicollis* včetně mikroevoluční dynamiky provázející fenotypové přestavby příslušných populací.

Abstract

Wood mice of the genus *Apodemus* rank among the most common extant mammals throughout Europe. A history of its species and their distributional ranges is to be looked upon as a serious topic relevant also for general concepts on current setting of European biotic diversity. Nevertheless, despite several phylogeographic studies on that subject and a rich fossil record of the genus, many details of that issue remains only very poorly comprehended. This state is essentially caused by enormous complications with phenotype discrimination of individual species, their extensive variation and broad between-species overlaps in all phenotype traits.

The present project was intended to establish the techniques enabling reliable species identification applicable to fragmentary fossil materials and to use them for retrieving information on range dynamics and phylogenetic history of individual species during the Quaternary past. It begun with detailed morphometric analyses of extant populations, using the characters available in fossils, and with establishing a concept of alternative parataxonomic classification covering the complete phenotype span of the genus. The respective techniques were applied onto an extensive set of well-dated records from the Late Pleistocene-Holocene sedimentary series from diverse regions of the Czech Republic and Slovakia. The results radically changed the previous opinions on the Holocene history of particular species. We demonstrated an early expansion of *A. flavicollis* during the Late Vistulian (first in the SE part of the mid-European region), a dominant role of that species in all communities of the pre-Neolithic age, and a regular appearance of *A. uralensis* over whole territory at that stage. *A. sylvaticus*, first appearing at western part of Central Europe at the beginning of Holocene, remained a recedent element until the post-Neolithic landscape rearrangements, similarly as *A. agrarius* which range expansion occurred during the Boreal stage.

Application of the above mentioned techniques upon fossil record of the genus from earlier stages of the Quaternary past (MN17-Q3) revealed (i) considerable similarities between the pattern of phenotype and abundance characteristics of the Holocen-Recent populations and those of the Middle Pleistocene (Q3) age, but (ii) significant differences in populations of the Early Pleistocene and Late Pliocene samples, provisionally identified with the Pliocene taxon *A. atavus* Heller, 1936. Particular attention was devoted to the latest records of the extinct genus *Parapodemus*. We demonstrated that it contained the European Late Cenozoic forms formerly classified in the genus *Micromys*, actually not related to the extant species *Micromys minutus*. This conclusion provides a robust support to the concept of transcontinental migration of the extant genus during the Vistulian glacial suggested by molecular phylogeographic studies. Worth mentioning that also the above mentioned results concerning the recent history of *Apodemus* shows a perfect agreement with the scenarios proposed by molecular phylogeography as well.

The thesis is supplemented with four voluminous published paper and conference abstracts, and with unpublished results demonstrating at a fossil record of high resolution fine details on postglacial expansion of *A. flavicollis* including its microevolutionary dynamics accompanying the observed phenotype rearrangements.

Úvod

Myšice rodu *Apodemus* z čeledi Muridae se řadí mezi běžně se vyskytující hlodavce po celé Palearktické oblasti. Jsou široce rozšířené v temperátních oblastech Asie až po Japonsko, po celé Evropě s výjimkou Skandinávie, na ostrovech v mediteránu i v severozápadní části Afriky (Mitchell-Jones et al. 1999). Na většině území Evropy myšice tvoří dominantní složku společenstev drobných zemních savců, uplatňují se zde téměř ve všech typech biotopů, zejména však v oblastech s převahou členitých lesních a polootevřených stanovišť (Niethammer 1978). Významně se podílejí na konzumaci listové hmoty a hrají ústřední roli v energetické dynamice přírody mírného pásma (např. Miller 1954, 1958; Ashby 1967; Obrtel 1974; Montgomery 1980, 1991).

Vzhledem k tomu, že se jedná o vůbec nejhojnějších evropské savce, rod *Apodemus* se stal modelovým objektem celé řady tradičních zoologických studií, jejichž předmětem byla jejich morfologie, biologie, ekologie, habitatové preference apod. (např. Holišová 1960, 1967; Holišová et al. 1962; Pelikán 1964, 1965, 1966; Zejda 1967; Miric 1966; Obrtel 1973; Storch 1977; Niethammer 1978).

Z důvodu nápadné fenotypové podobnosti jednotlivých druhů, není divu, že od počátku aplikace alternativních taxonomických metod, byla rodu *Apodemus* rovněž věnována ústřední pozornost mnoha genetických analýz – karyologických, biochemických, molekulárně genetických apod. (např. Filippucci et al. 1989, 1996, 2002; Hirning et al. 1989; Mezhzherin & Zagorodnyuk 1989; Mezhzherin 1990; Bulatova et al. 1991; Mezhzherin & Zikov 1991; Filippucci 1992; Vorontsov et al. 1992; Zima & Macholán 1995; Michaux et al. 1996, 2002; Chelomina 1998 a, b; Michaux et al. 1998 a, b; Bellinvia et al. 1999; Martin et al. 2000; Serizawa et al. 2000; Macholán et al. 2001; Hille et al. 2002; Reutter et al. 2003; Suzuki et al. 2003, 2004; Bellinvia 2004; Liu et al. 2004; Hooper et al. 2007; Balakirev et al. 2007; Bugarski-Stanojević et al. 2008; Suzuki 2008; Chelomina & Atopkin 2010; Darvish et al. 2015). Především na základě aplikací těchto alternativních taxonomických kritérií, došlo v posledních dvaceti letech ve vnitřní systematické struktuře rodu *Apodemus* ke značným taxonomickým posunům (např. střeoevropské populace *A. microps* byly synonymizovány s asijským druhem *A. uralensis*) i popisům zcela

nových druhů (např. *A. alpicola*, *A. hyrcanicus*), nicméně validita některých taxonů stále zůstává nedořešena.

V současné době je do rodu *Apodemus* zahrnováno 20 druhů myšic (Musser & Carleton 2005), které jsou dále rozdělovány do 3-4 podrodů: západopalearktický *Sylvaemus*, východoasijský *Apodemus*, *Argenteus a (Gurkha)* (Serizawa et al. 2000; Suzuki et al. 2003; Liu et al. 2004). V Evropě je rod *Apodemus* reprezentován následujícími druhy: *A. agrarius*, *A. alpicola*, *A. flavicollis*, *A. epimales*, *A. mystacinus*, *A. sylvaticus* a *A. uralensis*. Všechny uvedené evropské druhy jsou řazeny do podrodu *Sylvaemus*, kromě *A. agrarius*, který náleží do podrodu *Apodemus*.

Značnou pozornost rodu *Apodemus* věnovaly i molekulárně fylogeografické studie. Původ rodu je situován do východní části Palearktu, přičemž počáteční speciace s největší pravděpodobností nastala v oblasti střední nebo východní Asie na konci miocénu (Serizawa et al. 2000; Suzuki et al. 2003). Asijské taxony (*Apodemus*, *Argenteus*, *Gurkha*) se tak vyznačují delší evoluční historií, zatímco západopalearktický podrod *Sylvaemus* se od zbývajících fylogenetických linií oddělil až později. Podstatná část evropských druhů vznikla patrně na základě rychlých adaptivních radiačních procesů (Serizawa et al. 2000; Michaux et al. 2002; Filippucci et al. 2002; Bellinvia 2004), které se odehrály pravděpodobně v důsledku klimatických změn během pliocénu a na začátku pleistocénu a pod vlivem střídání ledových a meziledových dob (Zachos et al. 2001). Molekulární data dokládají, že všechny druhy z podrodu *Sylvaemus* si jsou velice blízce příbuzné (hodnota genetické divergence dle mtDNA je menší než 10%) a jejich fylogenetické vztahy se dosti obtížně identifikují (Serizawa et al. 2000; Michaux et al. 2002; Filippucci et al. 2002; Bellinvia 2004).

Fylogeografické studie skýtají nicméně robustní paleobiogeografický signál umožňující formulaci scénářů osvětlujících nejmladší areálovou historii jednotlivých druhů s přesvědčivou názorností. V plné míře to platí pro středoevropské taxony, zejména dva nejhojnější evropské druhy *A. sylvaticus* a *A. flavicollis* (Libois et al. 2001; Michaux et al. 2003, 2004, 2005). Ukázalo se, že jejich současné rozšíření je výsledkem postglaciální reexpanze ze středomořských refugií. V tomto směru jde o jedny z mála taxonů, jejichž areálová historie skutečně odpovídá paradigmatickému předpokladu (tj. není doloženo přežívání ve střední Evropě). Oba druhy však zcela jednoznačně vykazují odlišný scénář postglaciální

rekolonizace. Hlavní glaciální refugium pro evropské populace *A. flavicollis* byla oblast Balkánského poloostrova, odkud na konci poslední doby ledové expandoval do celé Evropy. Zatímco, *A. sylvaticus* přežil kvartérní zalednění na území Pyrenejského poloostrova a jižní Francie a celý současný areál tohoto druhu (včetně jihovýchodní Evropy) vznikl postglaciální reexpanzí z výše uvedeného refugia. Navržené „severské“ refugium pro *A. sylvaticus* v oblasti Karpat nebylo dosud robustně podpořeno (Herman et al. 2017).

Zbývajícím druhům z podrodu *Sylvaemus* se fylogeografické analýzy již tak podrobně nevěnovaly. O areálové historii *A. uralensis* stále panují nejasnosti, poslední glaciální zalednění s největší pravděpodobností přežila na území jihovýchodní Evropy (Hooper et al. 2007; Chelomina & Atopkin 2010). A *A. alpicola*, v současnosti endemit vysokohorských oblastí centrálních a jihozápadních Alp, dosud není na základě molekulárně fylogeografických studií vůbec zpracována.

Jediný evropský zástupce podrodu *Apodemus*, *A. agrarius*, v současnosti se vyznačující rozsáhlým euroasijským rozšířením, se z Asie do Evropy dostal během poměrně nedávné invaze, na přelomu pleistocénu a holocénu (Suzuki et al. 2003; Atopkin et al. 2007; Koh et al. 2014).

V řadě ohledů se výsledky fylogeografických studií shodují s poznatky plynoucími z analýzy fosilního záznamu. Během pleistocénu myšice rodu *Apodemus* představují typickou součást lesních a interglaciálních společenstev, v početných dokladech drobných savců z úseku středního a mladšího pleistocénu střední Evropy invariantně chybí (Storch 1973, 1974, 1978 a, b, 1987 a, 1992; Jánossy 1986; Horáček & Ložek 1988; Kowalski 2001). Na základě této skutečnosti je rod *Apodemus* označován také jako indexová fosilie lesních a interglaciálních společenstev, včetně holocénu (Horáček & Ložek 1988). Rovněž fosilní záznam tak shodně dokumentuje, že jejich současné areály jsou výsledkem postglaciální reexpanze ze středomořských refugií. Pro poznání přímých informací týkajících se historie výskytu jednotlivých druhů a průběhu utváření jejich současného obrazu rozšíření ve středoevropském prostoru je rozhodující fosilní záznam z tohoto úseku. Vstupním předpokladem pro využití fosilního materiálu je ovšem spolehlivé druhové určení, které v případě této skupiny je na fragmentárních fosilních dokladech dosti netriviálním úkolem (Heinrich & Maul 1983 a, b).

V těchto souvislostech je třeba zdůraznit, že v případě podrodu *Sylvaemus*, je tradiční překážkou praktického výzkumu, značný rozsah morfometrické proměnlivosti a mezidruhovému překryvu ve stavu takřka všech znaků. Z toho důvodu je identifikace jednotlivých druhů na základě morfologických kritérií velmi obtížná. Přestože byla variabilitě jednotlivých druhů a možnosti jejich jednoznačného odlišení věnována velká pozornost (např. Haitlinger & Ruprecht 1967; Delany & Healy 1967; Niethammer 1978; Frynta et al. 2001, 2006; Kryštufek 2002; Vohralík 2002; Vohralík et al. 2002; Renaud & Michaux 2003, 2007; Janžekovic & Kryštufek 2004; Kryštufek & Mozetic Francky 2004, Barčiová & Macholán 2006; Kryštufek & Vohralík 2007; Velickovic et al. 2014), existuje poměrně značné množství jedinců, jejichž spolehlivé určení je na základě morfologických znaků takřka nemožné.

Nutno však podotknout, že výsledky většiny provedených morfometrických studií byly v naprosté většině případů založeny na analýzách vnějších tělesných znaků či základních lebečních rozměrů, zatímco údaje o proměnlivosti dentálních znaků a kritéria pro rozlišení jednotlivých druhů podle dentální morfologie, představující vstupní předpoklad pro analýzu fosilního materiálu, bohužel takřka zcela chybí.

Určité odlišnosti v dentálních znacích mezi jednotlivými druhy v rámci podrodu *Sylvaemus* zaznamenali např. Michaux & Pasquier 1974; Niethammer 1978; Ruprecht 1978; Tvrdkovič 1976, 1979; Musser et al. 1996; Filippucci et al. 1996; Pecnová 1996; Kryštufek 2002; Javidkar et al. 2007, ale i přesto se ukázalo, že podstatnou část jedinců lze spolehlivě určit jen s aplikací genetických metod, popř. na základě odlišných akustických projevů (Ancillotto et al. 2016).

Tyto skutečnosti předznamenávají i zásadní komplikace provázející zhodnocení fosilního záznamu této skupiny. V tomto kontextu je třeba připomenout následující skutečnosti: (a) modelové scénáře fylogeografických studií neumožňují zohlednit faktický průběh areálových změn, jejich časové vymezení ani význam jednotlivých taxonů v reálných společenstvech příslušných časových úseků – tyto fakta lze zohlednit výlučně na základě analýzy fosilního záznamu; (b) s ohledem na vysokou abundanci forem rodu *Apodemus* a jejich značný podíl v potravě sov a dravců je rovněž jejich zastoupení ve fosilním záznamu střední Evropy výrazně vysoké. Týká se to jak jednotlivých úseků

současné meziledové doby – holocénu, tak hlubších úseků čtvrtohorní a třetihorní minulosti. Např. Kowalski (2001) ve své přehledové práci zaznamenává fosilní výskyt rodu *Apodemus* celkem ze 460 evropských lokalit (vesměs ze středního a mladšího pleistocénu střední Evropy). Naprostá většina dokladů je určována jako *A. sylvaticus* (227 lokalit), zatímco ostatní recentní střeoevropské druhy jsou chápány jako vysloveně vzácné: *A. flavicollis* (31 lokalit), *A. agrarius* (7 lokalit), *A. uralensis* a *A. alpicola* zde nefigurují vůbec. Kromě toho, Kowalski (2001) ze starších a středních úseků pleistocénu uvádí i několik fosilních forem (např. *A. atavus*, *A. dominans*, *A. maastrichtiensis*), jejich přesná klasifikace a vztah k recentním taxonům však není v mnoha případech zcela jasný. Podrobný přehled fosilního záznamu rodu včetně naskýtajících se fylogenetických hypotéz již byl předložen (viz Knitlová 2008) a v této části práce nebude dále opakován.

Detailní zhodnocení identifikačních možností znaků používaných k rozlišení jednotlivých druhů při zpracování fragmentárního fosilního materiálu (zpravidla jednotlivé izolované zuby) nebylo dosud odpovídajícím způsobem provedeno. Ve většině případů se tak na druhovou identifikaci v příslušných paleontologických pracích nelze spolehnout. Značná část dokladů je učována pouze provizorně, typicky “*A. cf. sylvaticus*” nebo zcela vůbec – *Apodemus sp.* popř. *Sylvaemus sp.* (srv. Kowalski 2001 – ze 460 lokalit celkem 119 bez jednoznačné druhové příslušnosti).

Cíle práce a její struktura

Rozvrh situace rámcově nastíněný v úvodní části práce vymezil záměr předkládaného disertačního projektu. Jeho strategickým cílem bylo zohlednit fosilní záznam uvedené skupiny včetně sesterských taxonů ve střední Evropě a konfrontovat paleobiologické výpovědi fosilního záznamu s predikcemi molekulárně fylogeografických analýz. Nezbytným vstupním předpokladem se ovšem stala detailní morfometrická analýza proměnlivosti středoevropských recentních taxonů a přehodnocení reálné použitelnosti naskýtajících se určovacích kritérií.

Získané výstupy, (1) aplikovaný determinační postup, (2) historie rodu *Apodemus* v současném glaciálním cyklu a (3) ve starších úsecích pleistocénu včetně (4) historie rodů *Micromys* a *Parapodemus*, dříve chápaných jako sesterské skupiny studovaného rodu, jsou v kontextu současného poznání komentovány v prvních čtyřech kapitolách této práce (1.-4. část). Jejich publikační zhodnocení je uvedeno v Příloze A-C.

Neméně závažným, o to častěji však v neontologických kontextech opomíjeným úkolem předznamenávajícím použitelnost fosilního záznamu k podrobným hodnocením časového rozvrhu jednotlivých areálových událostí a změn v uplatnění zkoumaných taxonů v reálných společenstvech je podstatné rozšíření fosilního záznamu. V daném případě zejména přelomového úseku historie současných společenstev – přechodu posledního glaciálu a holocénu. Právě tomuto tématu je věnována poslední kapitola předkládané práce (5. část). Výsledky z této části práce jsou shrnuty v poslední publikaci (Příloha D).

Součástí práce jsou i konferenční abstrakta s průběžnými výsledky disertačního projektu (Příloha E: E1-E25), která mnohdy obsahují dosud nepublikovaná data, na které je v příslušných kapitolách, resp. částech práce odkazováno.

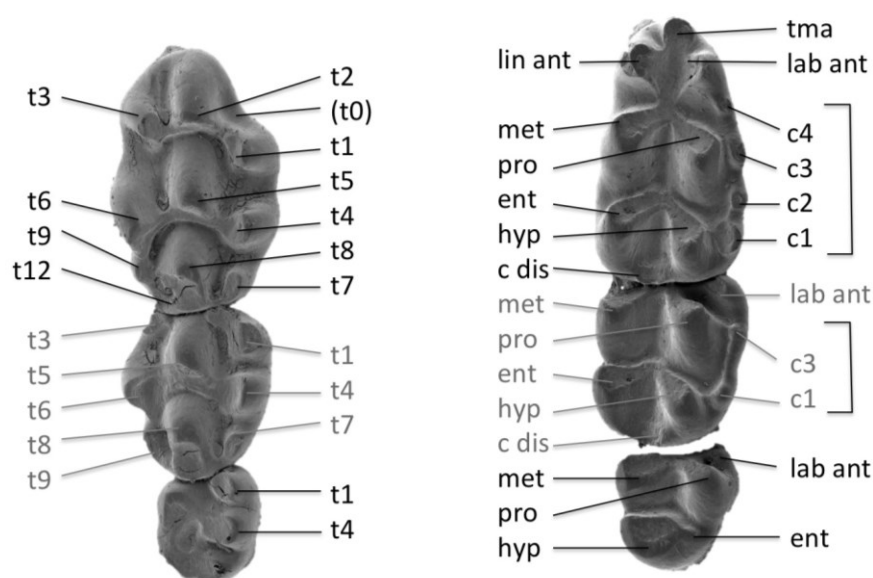
Výsledky práce v kontextu současného poznání

1. část:

Morfometrická analýza dentálního fenotypu rodu *Apodemus*, diskriminační kritéria a určovací strategie

Jak již bylo zmíněno, v úvodu této práce, z důvodu absence spolehlivých určovacích dentálních kritérií, se nezbytným předpokladem celého projektu stalo vypracování determinačního postupu, který by umožňoval spolehlivé rozlišení jednotlivých forem rodu *Apodemus* na fragmentárním fosilním záznamu – tj. na základě jednotlivých izolovaných zubů.

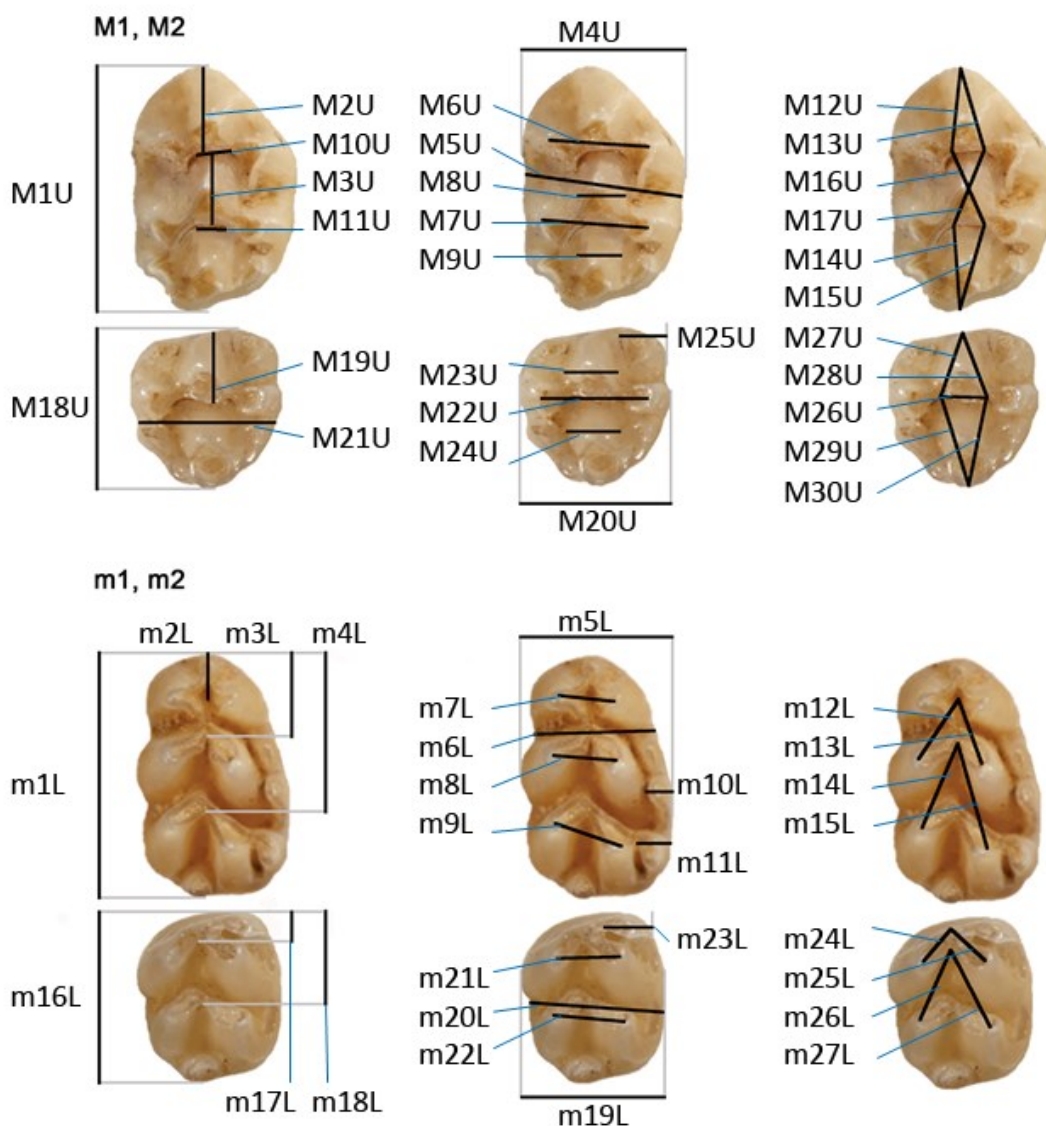
Nomenklatura morfologických struktur molárů používaná v předkládané práci i v příslušných publikacích (Příloha A-C) vychází z dříve stanovených terminologií (van de Weerd 1976; Storch 1987; Lazzari et al. 2010) a je uvedena na Obr. 1.



Obr. 1: Terminologie morfologických struktur molárů - v levé části jsou znázorněny maxilární moláry M1-M3, napravo mandibulární m1-m3.

Vstupní morfometrická analýza dentálního fenotypu recentních středoevropských druhů celkem zahrnovala 225 jedinců (23 *A. agrarius*, 75 *A. flavicollis*, 63 *A. sylvaticus* a 87 *A. uralensis*), u kterých bylo sledováno široké spektrum proměnných - 57 metrických a 24 nemetrických znaků včetně 4 proporčních indexů. Detailní informace o studovaném materiálu a přehled zkoumaných nemetrických znaků je uvedený v Příloze A, metrické znaky jsou znázorněny na Obr. 2.

Obr. 2: Definice metrických znaků.



Zhodnocení srovnávacího vzorku recentních středoevropských populací naznačilo následující skutečnosti: (a) analýza mezidruhových překryvů provedená u druhů řazených do podrodu *Sylvaemus* potvrdila značné mezidruhové přesahy u všech 86 studovaných proměnných, pouze 9 metrických znaků vykazovalo hodnotu překryvu menší než 30 %; (b) výsledky diskriminační analýzy ukázaly – velmi jednoznačné odlišení *A. agrarius* od podrodu *Sylvaemus*, na základě nemetrických znaků, odlišnosti v metrických proměnných byly méně zřetelné, v multivariačních srovnáních však dostatečně patrné; (c) poměrně spolehlivé a jednoznačné rozlišení forem podrodu *Sylvaemus* tak poskytl soubor jejich metrických znaků, přičemž nejzřetelnější komponentou rozlišovacího potenciálu výsledného vektoru byly proměnné, které vykazovaly i nejmenší hodnoty mezidruhových překryvů – tj. základní délkové a šířkové rozměry jednotlivých molárů; (d) naopak, nemetrické znaky ukázaly značné překryvy a odlišení druhů z podrodu *Sylvaemus* bylo velmi nejednoznačné; (e) žádná z diskriminačních funkcí ale nebyla schopná rozlišit více než 90 % jedinců.

Nejvýraznější diskriminační kapacita a potenciální využití v praktické determinaci byla prokázána v případě základních metrických proměnných (délky a šířky jednotlivých molárů). Na základě frekvenční analýzy, byly následně u zkoumaných druhů v rámci podrodu *Sylvaemus*, stanoveny hodnoty rozsahů pro základní délkový rozměr jednotlivých zubů a pro jejich plochu. Výsledné hodnoty určují jednak přesně definované druhy, ale také stanovují míru rozsahu překryvu mezi jednotlivými zástupci z podrodu *Sylvaemus*.

Dle výsledků shora zmíněných byl zaveden alternativní přístup druhové identifikace: jedinci spadající do překryvových zón a ti vykazující stav znaků omezený na jednotlivé recentní druhy byli označeni jako odlišné parataxony. Jako diagnostická kritéria jednotlivých parataxonů byly použity stanovené hodnoty rozsahů pro délku a plochu u dílčích studovaných molárů (zohlednění překryvových úseků a vymezení jednotlivých parataxonů je k dispozici v Příloze Tab 1).

Tab. 1: Zohlednění překryvových úseků (pravděpodobně odpovídající reálným překryvům metrické proměnlivosti příslušných druhů) a vymezení parataxonů pro determinační postupy dle délky a plochy jednotlivých zubů (n=225 lebek, 889 zubů).

	<i>A.uralensis</i> parataxon 1	<i>A.ural./A.sylv</i> parataxon 2	<i>A.sylvaticus</i> parataxon 3	<i>A.sylv./A.flav.</i> parataxon 4	<i>A.flavicollis</i> parataxon 5
M1U (M1 délka)	1,42-1,68	1,69-1,77	1,78-1,89	1,90-1,95	1,96-2,22
M18U (M2 délka)	0,92-1,04	1,05-1,17	1,18-1,19	1,20-1,32	1,33-1,50
m1L (m1 délka)	1,39-1,51	1,52-1,64	1,65-1,74	1,75-1,81	1,82-2,05
m16L (m2 délka)	0,96-1,01	1,02-1,16	1,17-1,18	1,19-1,28	1,29-1,43
M1U x M4U (M1 plocha)	1,43-1,93	1,94-2,11	2,12-2,33	2,34-2,52	2,53-3,31
M18U x M20U (M2 plocha)	0,93-1,16	1,17-1,35	1,36-1,38	1,39-1,65	1,66-2,03
m1L x m5L (m1 plocha)	1,31-1,46	1,47-1,74	1,75-1,95	1,96-2,08	2,09-2,63
m16L x m19L (m2 plocha)	0,90-0,93	0,94-1,21	1,22-1,25	1,26-1,39	1,40-1,79

Navržená technika paralelní druhové identifikace, která byla aplikována jak na mladopleistocenní a holocenní (Příloha A), tak na staropliocenní a pleistocenní (Příloha B) fosilní záznam rodu *Apodemus* se skládala z následujících kroků:

- (1) Na základě zřetelných morfologických odlišností byl nejprve od podrodu *Sylvaemus* vyčleněn druh *A. agrarius*, který byl zařazen do parataxonu 8.
- (2) Následně byly všechny moláry příslušející do podrodu *Sylvaemus* zařazeny do parataxonů 1-5 (1 - *A. uralensis*, 2 - *A. uralensis/A. sylvaticus*, 3 - *A. sylvaticus*, 4 - *A. sylvaticus/A.flavicollis*, 5 - *A. flavicollis*) na základě stanovených morfometrických kritérií, tj. podle délky jednotlivých zubů a dle jejich plochy.
- (3) Na každý jednotlivý dílčí molár byly nezávisle použity 3 odlišné postupy determinace: SPA - předběžná determinace od oka, akceptující celkový fenotypový design zubu; SPB - identifikace podle základního délkové rozměru moláru a SPC - identifikace podle plochy zubu.

Navržená technika paralelní alternativní determinace s rozčleněním variačního spektra do parataxonů zahrnujících jak bezpečně určené kusy mimo rozsah překryvových zón (parataxon 1, 3, 5), tak skupiny nacházející se stavem

diskriminačních znaků v překryvových zónách (parataxony 2, 4), umožňuje kritické rozlišení bezpečně prokázaných dokladů od položek, jejichž interpretace nemůže být jednoznačná. Rozlišovací použitelnost zvolených kritérií je vyhovující, rozpětí překryvové zóny nepřevyšuje ve většině případů rozpětí úseků spolehlivého určení. Tento kategoriální přístup, nezbytný pro získání spolehlivé nálezové informace, nebyl při identifikaci fosilního materiálu rodu *Apodemus* dosud aplikován. V rámci disertačního projektu otevřel cestu ke kritickému přehodnocení faktické výpovědní hodnoty fosilního záznamu a rozlišení spolehlivé nálezové informace od nepřesných rámcových dat omezujících možnost mezidruhového srovnání a využití fosilního záznamu v paleobiogeografických analýzách.

2. část:

Paleobiogeografie rodu *Apodemus* v holocénu střední Evropy

Základním krokem výzkumu byla fyzická revize dokladů rodu *Apodemus* ze souvislých vrstevných sledů současného cyklu (resp. z úseku poslední glaciálu a holocénu) získaných z území České republiky a Slovenska (viz Příloha A, E1, E2, E13, E15) v předchozích fázích výzkumu (srv. např. Horáček a Ložek 1988) i z nově zpracovávaných v průběhu disertačního projektu (viz 5. část). Dentální a čelistní materiál rodu *Apodemus* byl zpracován technikou detailní morfometrické analýzy (57 metrických, 24 nemetrických znaků, 4 proporční indexy) a determinálně zhodnocen postupy paralelní alternativní determinace (viz předchozí část práce). Do souborné srovnávací analýzy byly začleněny vrstevné série poskytující dostatečně reprezentativní průběžný záznam rodu. Podrobná biometrická analýza tak zahrnovala 2528 molárů (747 MNI, 116 fosilních společenstev) pocházejících ze 22 souvislých vrstevných sledů pokrývajících úsek od posledního glaciálního maxima (LGM) po recent.

Revize glaciálních společenstev z území České republiky a Slovenska potvrdila absenci rodu *Apodemus* v úseku vrcholného glaciálu na území střední Evropy. V tomto směru se tento taxon skutečně odlišuje od jiných interglaciálních lesních prvků jako je např. *Clethrionomys glareolus* (viz Příloha E3-E5, E7-E9).

První zástupci rodu se však objevují již v nejmladším úseku glaciálu a preboreálu. Významnou složkou společenstev se nicméně rod *Apodemus* stává teprve v druhé polovině boreálu.

Klíčová pozornost ale byla věnována otázce druhového složení fosilních populací. Pomocí alternativního determinálního přístupu bylo možné identifikovat naprostou většinu zkoumaného fosilního záznamu. Pouze malé procento materiálu (8.3%), připadlo do mezidruhových překryvů (parataxony 2, 4) a tyto položky, tak nebylo možné jednoznačně určit. Ve zkoumaném fosilním záznamu byly přítomné všechny 4 druhy, které se na studovaném území vyskytují i v současnosti, naprostá většina dokladů, dle stanovených morfometrických kritérií, však příslušela druhu *A. flavicollis*.

Postglaciální historii myšic rodu *Apodemus* ve středoevropském prostoru na základě provedené revize lze shrnout následovně:

- (1) Jednoznačně převládajícím druhem nejstarších úseků holocénu byl *A. flavicollis*, který se objevuje již v závěru glaciálu v Panonské oblasti.
- (2) Stálou složkou společenstev ve starším holocénu je také *A. uralensis*, která je rozšířená i daleko za hranicemi současného výskytu.
- (3) *A. sylvaticus* je ojediněle doložen od boreálu, nejprve na území Čech, na východ však proniká až později a ve větší míře se začíná uplatňovat ve společenstvech až v atlantiku.
- (4) Pravděpodobně v důsledku expanze *A. sylvaticus* došlo k vytlačení *A. uralensis* přinejmenším na území Čech – izolovaná populace *A. uralensis cimrmani* Vohralík, 2002 je patrně reliktem staroholocenního výskytu.
- (5) *A. agrarius* se objevuje řídce v boreálu, maximální frekvenci výskytu však dosahuje až v úseku poneolitickém.

Uvedené výsledky představují jeden z prvních spolehlivých dokladů o holocenní historii rodu *Apodemus* ve střední Evropě. Veškerá zjištění týkající se postupu kolonizace středoevropského prostoru a postglaciální areálové historie jednotlivých druhů jsou ve velmi dobrém souladu s predikcemi molekulárně fylogeografických analýz (Libois et al. 2001; Michaux et al. 2003, 2004, 2005). Závěry vyplývající z analýzy fosilního záznamu, navíc rozšiřují tyto navržené scénáře o první spolehlivá data o časovém rozložení předpokládaných areálových expanzí a jejich dynamice.

Proti stávajícím představám (např. Jánossy 1986; Kowalski 2001; Pazonyi 2004), bylo konstatováno, že naprostá většina fosilního materiálu (83,64 %), včetně nejstarších dokladů, spadá do variačního spektra *A. flavicollis*. Paleontologická literatura však jako dominantní druh mladšího pleistocénu a v průběhu holocénu uvádí *A. sylvaticus*, zatímco *A. flavicollis* je chápán jako vysloveně vzácný druh (na seznamech v naprosté většině případů figuruje pouze jediný druh – *A. sylvaticus*).

Uvedený rozpor potvrdil vstupní obavu, že druhová determinace fosilního materiálu rodu *Apodemus*, aplikovaná v rutinní paleontologické praxi není ve většině případů příliš spolehlivá, ale spíše jen hrubě orientační. Absence jednoznačných determinačních kritérií aplikovatelných na fragmentární fosilní materiál je bezpochyby jednou z hlavních příčin tohoto stavu.

Aplikace determinačních postupů vypracovaných v rámci projektu poskytla tak k diskusi areálové historie jednotlivých druhů ve střední Evropě spolehlivá podkladová data. Ukázala, že určujícím momentem byla velmi časná expanze *A. flavicollis*, v závěru glaciálu a v preboreálu doplněná plošným výskytem *A. uralensis*, druhu, který během časného boreálu z většiny území mizí. Ve stejné době dochází ovšem k výraznému nárůstu početnosti *A. flavicollis*, který se takřka ve všech oblastech stává dominantní složkou společenstev drobných zemních savců. *A. sylvaticus* je sice v tomto úseku rovněž doložen, s výjimkou poneolitického období představuje však na většině studovaného území spíše recedentní či subrecedentní složku a jeho výskyt ve středoevropském prostoru nemusel být plošný – přinejmenším do úseku atlantiku. *A. agrarius* vystupuje v oblastech mimo dnešní areál jednak v pozdním boreálu, jednak v poneolitickém úseku. Podobně jako v případě *A. uralensis* jsou z východní resp. jihovýchodní Evropy k dispozici doklady naznačující přítomnost tohoto druhu ve společenstvech mamutové stepi, podporující představu o expanzi areálu těchto druhů v úseku středního glaciálu (MIS 3) a reliktním charakteru jejich současného středoevropského výskytu.

3. část:

***Apodemus* ve fosilním záznamu pleistocénu a pliocénu střední Evropy: počátky dnešních druhů**

Postup alternativní druhové identifikace dentálního materiálu, shrnutý v předchozích odstavcích, otevřel možnost relevantního zhodnocení fragmentárního fosilního záznamu - v případě dokladů posledního glaciálního cyklu to bylo předsvědčivě demonstrováno (Knitlová & Horáček 2017). Otázkou je nakolik bude možné s pomocí podobných postupů zpřesnit znalosti o hlubších úsecích minulosti uvedené skupiny a rozšířit možnosti hodnocení fosilního záznamu vzdálenějších časových úseků. Tento úkol je zvláště závažný, neboť spolehlivé poznatky o vývojových kořenech dnešních taxonů i o faktické skladbě pleistocenních a pliocenních dokladech rodu do značné míry chybí. V evropském kontextu je ze středo- a staropleistocenního fosilního záznamu opakovaně zdůrazňována přítomnost *A. sylvaticus*, několik dokladů je připisováno *A. flavicollis*, doklady *A. uralensis* chybí. Doklady z nejstaršího pleistocénu a většina dokladů pliocenních je přiřčována k samostatným fosilním druhům – z evropského pliocénu je jich tak uváděno nejméně devět. Stran jejich validity, relevance diagnostických znaků, charakteru proměnlivosti i jejich vztahu k recentním taxonům panují však značné nejasnosti. Velmi kontroverzní interpretace se objevují i v případě nejčastěji zmiňovaných druhů *A. atavus* Heller, 1936 a *A. dominans* Kretzoi, 1959. Názory, že uvedené formy představují předkovské linie dnešních druhů *sylvaticus* resp. *flavicollis*, oddělené již v závěru miocénu jsou v posledních letech spíše vytlačovány představou, že může jít spíše o extrémní fenotypy v rámci jediného vysoce plastického druhu. Vývojové kořeny současných taxonů resp. fenotypů současné taxony vymezujících, zůstávají tak zcela nejasné.

S ohledem na výše uvedené skutečnosti cíle předložené studie byly následující: (i) ozřejmit poměry fenotypové proměnlivosti střeoevropských dokladů rodu *Apodemus* z různých úseků pleistocenní a svrchnopliocenní minulosti, (ii) zhodnotit míru fenotypové korespondence mezi jednotlivými recentními taxony a fosilními doklady, (iii) srovnat fenotypové poměry a charakter variability v jednotlivých úsecích pleistocénu, a (iv) vymezit úsek vzniku a

stabilizace fenotypových charakteristik současných druhů. Cílem studie nebyla jednoznačně determinace jednotlivých dokladů ani taxonomická analýza fosilních taxonů, ale souborné posouzení fenotypové dynamiky podrodu *Sylvaemus* v průběhu pleistocenní minulosti s ohledem k fenotypovému vymezení recentních druhů.

K analýze byl použit dokladový materiál rodu *Apodemus* z 53 nálezových celků 16 nalezišť svrchnopliocenního a pleistocenního stáří (MN16-Q3) z území Čech a Slovenska, vesměs ze sbírek mateřského pracoviště. Celkem šlo o 361 zubů a čelistních fragmentů, jako srovnávací materiál byl využit soubor recentních a holocenních dokladů zohledněný v předchozí studii (Knitlová a Horáček 2017). Z ní byly převzaty rovněž základní postupy morfometrické analýzy (57 metrických, 24 nemetrických znaků atd.). Datový aparát byl zhodnocen různými postupy univariační a multivariační analýzy včetně kvantifikace míry celkových odlišností jednotlivých metrických a nemetrických znaků vůči středovým hodnotám jednotlivých recentních taxonů - statistické rozložení těchto proměnných je pak využito jako kvalitativní charakteristika celkové fenotypové proměnlivosti. Základním přístupem bylo srovnání poměrů jednotlivých recentních taxonů s poměry fosilního materiálu jednotlivých stratigrafických horizontů.

Výsledky všech dílčích analýz ukázaly rámcově shodný obraz: (1) Doklady z lokalit středopleistocenního stáří (Q3) vykazují stav v zásadě identický s variačními poměry recentních taxonů - týká se to vymezení variačního prostoru jednotlivých metrických a nemetrických znaků, pozice centroidů, multivariačních charakteristik, charakteru pokrytí fenotypového spektra a v neposlední řadě i zastoupení jednotlivých taxonů (dominantní podíl *A. flavicollis*). (2) Doklady z hlubších úseků pleistocenní minulosti (MN17-Q2) vykazují naproti tomu zřetelné odlišnosti. Charakterizuje je unimodální distribuce metrických znaků rámcově odpovídající rozsahu proměnlivosti *A. sylvaticus*. (3) Zvláště početné doklady z biozon Q1 a MN17 se však od recentní *A. sylvaticus* liší patrným posunem variability, odlišnou pozicí centroidů a zřetelnými rozdíly v proměnlivosti nemetrických znaků. Dobře patrný je například výrazně zvětšeny cusp t12 na M1 a M2, v těchto souvislostech zdůrazňovaný ve většině literárních pramenů. (4) Z uvedených důvodů pokládáme za opodstatněné hodnotit staropleistocenní populace, metrickými charakteristika připomínající recentní *A. sylvaticus*, jako

samostatnou entitu, kterou provizorně označujeme prioritním jménem *A. atavus* Heller, 1936. (5) Stran otázky fenotypové stabilizace recentních druhů naznačují tedy získané poznatky možnost, že příslušné fenotypové přestavby i poměry výskytové dynamiky, charakterizující nejmladší historii rodu ve střední Evropě (srv. Knitlová a Horáček 2017), se ustavují v souvislosti s dramatickými přestavbami klimatického režimu a stanovišních poměrů v průběhu středopleistocenní revoluce (Head a Gibbard 2005). Lze pak rovněž usuzovat, že specifické poměry středopleistocenního vývoje s prodlouženou periodicitou klimatického cyklu (100 tisíc let), výraznými odlišnostmi poměrů glaciálních a interglaciálních úseků včetně struktury příslušných společenstev, ustavená specifika jednotlivých druhů dále stabilizuje. Druhy *A. sylvaticus* a *A. flavicollis* se stávají konstitutivními prvky interglaciálních společenstev, přičemž v přechodových úsecích interglaciálů se více uplatňuje *A. flavicollis*, jehož populační biologie jej výrazně lépe disponuje k rychlým areálovým změnám (diskuse viz Knitlová a Horáček 2017).

4. část:

Historie rodů *Micromys* a *Parapodemus*

V rámci předkládaného disertačního projektu byl na základě detailní morfometrické analýzy rovněž zpracován fosilní záznam rodu *Micromys*, který byl v minulosti na základě velmi podobného dentálního i kraniálního fenotypu řazen do příbuznosti rodu *Apodemus*. Souborná revize (viz Příloha C, E11, E12, E14) shrnuje historii rodu *Micromys* ve střední Evropě a rovněž řeší otázku vývojových kořenů nejstarších forem rodu *Apodemus*, zejména ve vztahu k rodům *Parapodemus* a *Micromys*.

V současné době je rod *Micromys* reprezentován jediným recentním druhem, *Micromys minutus*, který představuje vůbec jednu z nejmenších forem mezi myšovitými hlodavci. Vyznačuje se rozsáhlým souvislým euroasijským makroareálem - od Anglie a Francie přes Dálný Východ, jihovýchodní Čínu až po Japonsko (Mitchell-Jones et al. 1999). Morfologicky se velmi podobá rodům *Apodemus* nebo *Mus*, molekulárně fylogenetické studie však ukazují, že se jedná o sesterskou skupinu rodu *Rattus* s.l. a řadí rod *Micromys* do bazální linie v rámci čeledi Muridae (Michaux et al. 2007; Lecompte et al. 2008; Rowe et al. 2008).

Podle molekulární fylogeografie (Yasuda et al. 2005), forma *M. minutus* představuje homogenní entitu bez hlubší struktury. Tato poněkud nečekaná skutečnost nasvědčuje poměrně nedávné kolonizaci západního Palearktu z východopalearktického jádra areálu s největší pravděpodobností v úseku ne starším než 80 tisíc let. Tradiční interpretace fosilního záznamu však současně přesvědčivě dokládá, že rod *Micromys* je kontinuálně zastoupený ve fosilním záznamu Evropy i Číny již od konce miocénu. Rozpor uvedených paleobiogeografických scénářů se stal hlavním stimulem provedené revize evropského fosilního záznamu.

První zástupci rodu se objevují v Číně ve svrchním miocénu (MN13) – *Micromys chalceus*, typová lokalita Ertemte 2 (Storch 1987 b). Dále se v čínském fosilním záznamu vyskytuje ještě forma *M. tedfordi* a recentní zástupce *M. minutus*. V Evropě jsou první zástupci rodu zaznamenáni téměř ve stejnou dobu, tj. na

hranici miocénu a pliocénu - *M. paricioi* (Španělsko: Celadas 4; Mein et al. 1983) a *M. cingulatus* (Řecko: Maramena; Storch & Dahlmann 1995).

V Evropě je rod *Micromys* uváděn z celé řady lokalit pliocenního stáří a je často považován za indexovou fosilii tohoto období (Jaeger & Hartenberger 1989; de Bruijn et al. 1996). Ve většině případů jsou evropské doklady tohoto úseku identifikovány se svrchnoruscinskou formou *M. praeminutus*, která byla diagnostikována jako forma velmi se podobající recentnímu druhu, ale vykazující výrazně větší velikost (Kretzoi 1959). Relevance odlišností od současného druhu byla ovšem vícekrát zpochybňována, zejména v případě svrchnopliocenních a pleistocenních dokladů, často přímo identifikovaných s recentním druhem, za jehož přechodovou formu byla považována (Michaux 1969; Storch et al. 1973; Kowalski 2001; Reumer 2003; Krokmal & Rekovets 2010). Analogicky je na evropském pleistocenním fosilním záznamu připomínána postupná fenotypová přestavba propojující poněkud větší pliocenní formu s formou recentní (Storch et al. 1973, Mein et al. 1978, Reumer 2003, Kowalski 2001, López Antoñanzas et al. 2002).

V těchto souvislostech ovšem nutné poznamenat, že co do abundance v rámci jednotlivých nalezišť, je fosilní materiál rodu *Micromys* fakticky velmi omezený. Přestože rod *Micromys* je uváděn z celé řady evropských lokalit, ve většině případů se jedná pouze o několik málo izolovaných zubů, častokrát i o jeden jediný. Jen několik málo lokalit poskytuje větší série, které jsou nezbytným předpokladem pro posouzení variability daných taxonů. Kromě toho, většina z těchto sérií nebyla dosud detailně studována.

Předmětem revize se tak stal zřejmý rozpor mezi molekulárně fylogeografickými daty a fosilním záznamem. Hlavním cílem bylo vysvětlit tyto neshody a přezkoumat hypotézu postupné přeměny mezi *M. praeminutus* a *M. minutus*, následně z výsledků vyvodit vztahy mezi touto fosilní formou a recentním druhem.

Nastíněné otázky byly zhodnoceny na základě detailní morfometrické analýzy (56 metrických a 18 nemetrických znaků) podstatné části středoevropského pliocenního a pleistocenního fosilního záznamu rodu *Micromys* (n=103, 14 lokalit, MN15-Q3), včetně typové série *M. praeminutus* (Csarnóta 2,

MN15), typové série *M. chalceus* z Číny (Ertemte 2, MN13) a početného populačního vzorku přechodového úseku *M.praeminutus* (MN17) z vlastní lokality Včeláře 6.

Provedená revize ukázala následující skutečnosti:

- (1) Typový materiál evropské pliocenní formy *M. praeminutus* se signifikantně odlišuje organizací dentálního fenotypu od recentního druhu *M. minutus*.
- (2) Do variačního rámce *M. praeminutus* spadá většina materiálu z pliocenních nalezišť Evropy, včetně staropleistocenních evropských dokladů rodu *Micromys*.
- (3) Evropské pliocenní a pleistocenní formy představují homogenní linii, paralelní k radiaci rodu *Micromys* s.str. v Číně.
- (4) Jejich kořenovým taxonem je fosilní rod *Parapodemus* Schaub, 1930 (=validní jméno příslušného monophyla), se kterým sdílí několik dentálních apomorfíí.
- (5) Validním jménem pro *Micromys praeminutus* Kretzoi, 1956 je *Parapodemus coronensis* Schaub, 1930 (pokrývá všechny evropské pliocenní a pleistocenní formy).
- (6) Výsledky podporují paleobiogeografický scénář navržený molekulární fylogeografií a naznačují, že evropská pliocenní a pleistocenní linie představuje zvláštní paralelní linii k *Micromys* s.str., jejíž radiace se udála ve východní Asii (*chalceus-tedfordi-minutus*).

Analýza nejstarších evropských dokladů rodů *Apodemus*, *Parapodemus* a *Micromys*, resp. jejich svrchnomiocenního a pliocenního fosilního záznamu ukázala, že evropské pliocenní a pleistocenní formy řazené dosud do rodu *Micromys* se průkazně liší od recentního druhu *M. minutus* a náleží spíše do fosilního rodu *Parapodemus*, reprezentujícího sesterskou skupinu linie *Apodemus* (*Sylvaemus*) stabilizovanou jako autochtonní západopalearktický taxon již v závěru miocénu.

Extrémní fenotypová plasticita předznamenávající nejstarší úroveň vývojové divergence čeledi Muridae (srv. rod *Progonomys*) představuje však faktor, který možnost spolehlivé identifikace kořenů jednotlivých vývojových linií morfometrickými postupy velmi znesnadňuje.

5. část:

Společenstva drobných savců na přelomu pleistocénu a holocénu, v podrobném fosilním záznamu

Střídání dob ledových a meziledových, glaciálů a interglaciálů, mělo zásadní vliv na strukturu současných středoevropských společenstev. Klíčovým faktorem utvářejícím historii stávajících areálů jednotlivých taxonů byl průběh současného glaciálního cyklu – Viselského glaciálu a holocénu, zejména pak přechod glaciálního a holocenního režimu. Přestože se v posledních dvaceti letech dominantním přístupem v historické biogeografii stala molekulární fylogeografie (Hewitt 1999; Avise 2000), výpovědní hodnota fosilního záznamu, jak již bylo ukázáno v předchozích částech práce, v celé řadě ohledů stále přesahuje potenciál molekulárních srovnání.

Fosilní záznam, s nímž je možné operovat v kritickém zhodnocení faktického stavu znalostí, je třeba zúžit na doklady z dobře dokumentovaných a spolehlivě doložených souvislých sedimentárních sledů s podrobným rozlišením jednotlivých časových horizontů dokládajících posloupnost sledovaných faunogenetických událostí přímou superpozicí. Výzkum faunového vývoje z přelomového úseku historie současných společenstev se stal v posledních padesáti letech ve střední Evropě předmětem intenzivního výzkumu (Ložek 1964, 1982; Horáček & Ložek 1988, Horáčková et al. 2015 atd.). V současné době je na území České republiky a Slovenska k dispozici téměř 200 takovýchto sérií (Horáček 1996).

Nedílnou součástí celého disertačního projektu se stalo jak zpracovávání fosilního materiálu, jež byl získán v předchozích fázích výzkumu, tak soustavně probíhající terénní práce zaměřené na odkryvy a podrobné zpracování nových vrstevných sledů. Výzkum těchto sérií je ovšem po všech stránkách záležitostí časově i technicky velmi náročnou. V rámci disertačního projektu byly takto zpracovány vrstevné sledy s vysokým rozlišením v Českém krasu (vchodová série jeskyně Bišilu u Tetína, vchodový komplex jeskyně Skalice u Měňan) a zejména pak profil výplně postranního vchodu jeskyně Býčí skála v Moravském krasu.

Právě tyto poznatky jsou shrnuty v poslední části předkládané práce. První kapitola je věnována kryptickým refugiím ve střední Evropě a druhá je zaměřena

na nově dokumentovaný profil u postranního vchodu jeskyně Býčí skála v Moravském krasu. V obou těchto případech, fosilní záznam podrobného rozlišení rozšiřuje i poznání zkoumané skupiny.

Vysoké Tatry: kryptické glaciální refugium ve střední Evropě

Již více než sto let je centrálním vysvětlovacím principem historické biogeografie hypotéza, která předpokládá, že v průběhu glaciálních úseků se střeoevropská společenstva přesunula do vzájemně izolovaných mediteránních refugií a jejich současné areály jsou výsledkem postglaciální rekolonizace z těchto oblastí. Žádný z biotických fenoménů nicméně neplatí univerzálně, je tomu tak i ve výše uvedeném případě.

Dominantní přístup současné historické biogeografie, molekulární fylogeografie, nejprve Centrální paradigma silně podporovala (Taberlet et al. 1998; Hewitt 1999, 2000). Na konci 20. století se však objevila problematika kryptických glaciálních refugií nacházejících se i mimo oblast jižní Evropy (Bilton et al. 1998). Následně byl potvrzen výskyt celé řady evropských taxonů ve střední a severní Evropě i v průběhu posledního vrcholného glaciálního zalednění (LGM) (např. Brunhoff et al. 2003; Jaarolla & Searle 2003; Kotlik et al. 2006; Teacher et al. 2009). Právě toto téma se stalo ústředním námětem současných studií evropské historické biogeografie a je stále hojně diskutováno i popularizováno (Stewart & Lister 2001; Sommer & Nadachowski 2006; Birks & Willis 2008; Bhagwat & Willis 2008; Holderegger & Thiel-Egenter 2008; Svenning et al. 2008; Stewart et al. 2010).

V těchto souvislostech nutno připomenout, že paleontologické studie na tuto skutečnost opakovaně poukazovaly již od konce 50. let 20. století (Kretzoi 1957; Ložek 1964, 1982; Frenzel 1983; Jánossy 1986; Storch 1995; Horáček & Sánchez 1984; Horáček & Ložek 1988; Horáček 2000; Stewart & Lister 2001; Sümegei & Krolopp 2002; Ložek 2006). Na rozdíl od hypotéz generovaných na základě molekulární fylogeografie, přímý fosilní záznam, jak již bylo ukázáno, poskytuje nejen lokalizaci refugia, ale i další kontextuální informace (tj. strukturu

společenstva, litogenetická a archeologická data apod.), které umožňují rekonstrukci podmínek, kde dané společenstvo existovalo.

Mezi významné nálezy dokládající přežívání teplomilných prvků v průběhu posledního glaciálního úseku ve střední Evropě patří např. bohatý kontinuální fosilní záznam společenstva drobných savců v jeskyni Dzeravá v Malých Karpatech (Horáček 2006), dále také nálezy výlučně lesních druhů měkkýšů na území Západních Karpat i Českého krasu nebo palynologický záznam lesních společenstev ve vnitřních Karpatech (Jankovská et al. 2002; Jankovská & Pokorný 2008). Další z takových případů byl publikačně zhodnocen v rámci disertačního projektu (viz Příloha D, E6).

Významným rozšířením představ o charakteru glaciálních refugií ve střední Evropě se staly výsledky studia fosilních sledů z oblasti vrcholových partií Vysokých Tater, resp. jejich vápencových hřebenů – Belianských Tater. Ve dvou jeskyních Muráňská a Horní jesk. na Novém, které se nacházejí vysoko nad hranicí lesa, byly zaznamenány v kontextu typické pleniglaciální fauny také náročné lesní prvky (např. *Clethrionomys glareolus*, *Microtus cf. subterraneus*, *Sorex araneus*, *Sicista cf. subtilis*).

Na základě celé řady nepřímých důkazů, bylo doloženo, že minimálně v oblasti Vysokých Tater přežívalo rozmanité společenstvo drobných savců přímo na povrchu glaciálního vysokohorského ledovce. A to jak v úseku středního glaciálu (MIS 3, 56-24 ky BP), tak i v období posledního glaciálního maxima (MIS 2, 24-18 ky BP).

Překvapivé objevení společenstva tohoto typu na povrchu vysokohorského ledovce vyžaduje opětovné zvážení tradičního pohledu na životní podmínky v tomto prostředí. V neposlední řadě, opakované paleoklimatické a paleoenvirometální důkazy naznačily, že povrch ledovce během doby ledové poskytoval podobné podmínky, které jsou předpokládány pro glaciální refugia. Obdobné podmínky lze očekávat i v dalších vysokohorských oblastech. Vzhledem k tomu, že evropská pohoří byla rozsáhle pokryta glaciálními ledovci, nemůže být vyloučeno, že nejdůležitější kryptická refugia pro mnoho středoevropských taxonů představovaly právě vysokohorské ledovce samy o sobě.

Společenstva přežívající v těchto „severských“ oblastech pak pravděpodobně fungovala jako lokální refugia pro expanzi. Tyto skutečnost potvrzují i současné molekulárně fylogeografické studie založené na multilokusovém přístupu, které ukazují, že takových lokálních zdrojů v rámci Evropy byla celá řada (Filipi et al. 2015).

Pro téma doktorského projektu jsou získané výsledky významné i z dalšího důvodu: podobně jako v jiných společenstvech vrchnolného glaciálu (srv. Horáček a Sánchez-Marco 1984) a souvislých seriích pokrývajících mladší úsek posledního glaciálu (MIS 3-2), např. v jeskyni Dzeravá skala (Horáček 2006), i zde, v oblasti předpokládaného refugia, rod *Apodemus* ve společenstvech vrchnolného glaciálu invariantně chybí. Doklad *A. flavicollis* z pozdně glaciální polohy 3 je v souladu s představou rychlé postglaciální expanze tohoto druhu doloženého rovněž v jiných nalezištích (viz výše).

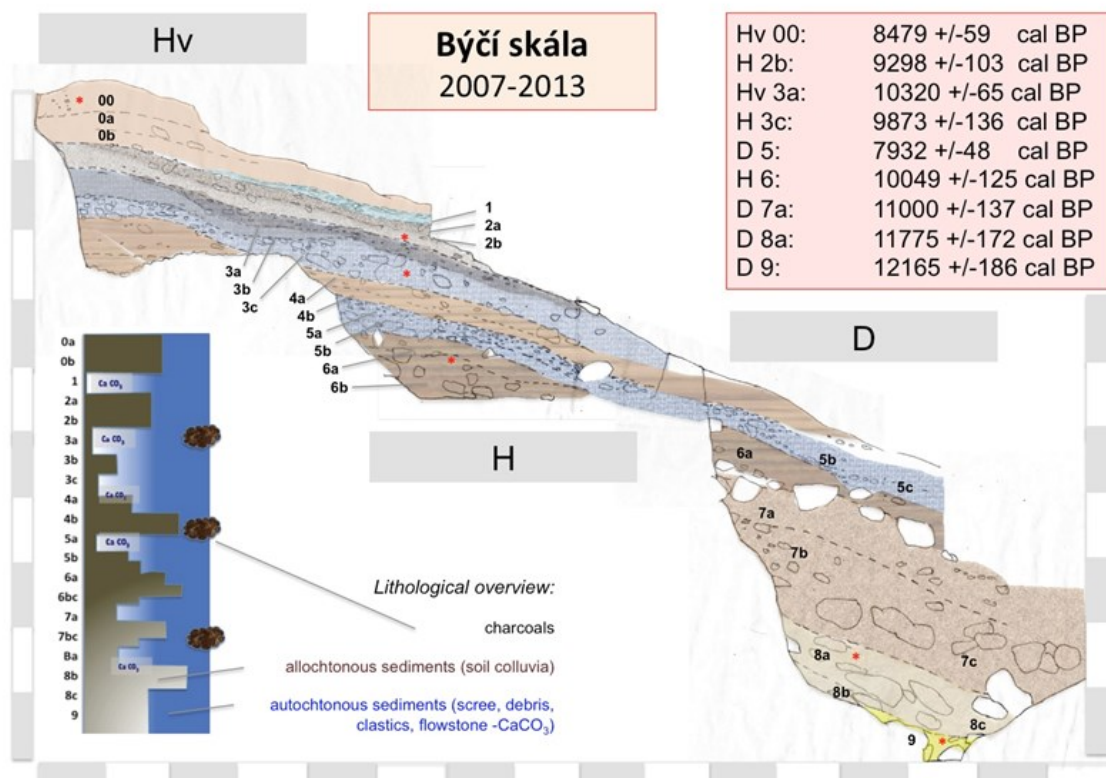
Býčí skála: opěrná lokalita nejstaršího holocénu střední Evropy

Jak již bylo v minulosti opakovaně potvrzeno, k rozhodujícím přestavbám ve struktuře společenstev dochází na samém počátku holocénu, v preboreálu a boreálu (Nadachowski 1982; Horáček & Sánchez-Marco 1984; Ložek & Horáček 1988; Horáček 2000; Jánossy et al. 1983; Pazonyi 2004). Bohužel na většině středoevropských lokalit je tento úsek dokumentován jen s velmi hrubým rozlišením. Předpokladem pro detailní analýzu biotické historie tohoto klíčového úseku je nezbytný podrobně členěný stratigraficky naprosto spolehlivý a faunově bohatý vrstevný sled, který až donedávna nebyl k dispozici.

Intenzivní výzkum, jež proběhl v letech 2007-2013 poskytl profil, který uvedené požadavky splňuje v plném rozsahu. Touto lokalitou je suťový kužel vyplňující boční polootevřený prostor vchodového komplexu jeskyně Býčí skála v Moravském krasu. Důležitou součástí disertačního projektu se tak staly rozsáhlé odkryvné práce v této lokalitě i návazné laboratorní a analytické práce. Z důvodu značné technické i časové náročnosti související jak se samotným odkryvem profilu, tak především s následnou extrakcí fosilií z výplavového rezidua, nebyly získané výsledky ještě publikačně zhodnoceny. Průběžné výsledky však již byly prezentovány na řadě domácích i zahraničních konferencích (viz Příloha E10, E16, E17, E18, E20, E22, E24, E25). Vzhledem k tomu, že se jedná o naprosto výjimečnou lokalitu s mimořádným vědeckým potenciálem, byly i tyto poznatky zařazeny do disertační práce.

Dokumentovaný profil dosáhl celkové mocnosti 10 m, výsledná sonda byla rozdělena na horní úsek (H) s čelní mocností 3,5 m, dolní úsek (D) s čelní mocností 4,5 m a nadložní sérii (Hv) s mocností 2,5 m. Profil obsahoval celkem 21 od sebe dobře odlišitelných poloh sutí, půdních splachů a podstěnových sedimentů s autochtonním přínosem karbonátu, tmelícího texturně rozvolněné uloženiny. Schéma profilu ukazuje Obr. 3.

Obr. 3: Profil suťovým souvrstvím odkrytým v letech 2007-2013 v postranním vchodu jeskyně Býčí skála, schéma litogenetické dynamiky souvrství a přehled radiokarbonových dat jednotlivých horizontů.



Celý profil představuje kompaktní souvrství sutí s hlinitou výplní vykazující přinejmenším ve vnitřních sektorech obou úseků intaktní stavbu s dobře patrnou vrstevnatostí bez známek výraznějších postsedimentárních změn. Opomeneme-li nejvyšší polohy (0-2) a povrchové redepozice, tvoří dokumentovanou sérii následující litogenetické jednotky:

poloha 3: souvrství drobnozrnných sutí bez hlinité výplně (s výjimkou 3b) s četnými kosterními pozůstatky, zejm. netopýrů (*Pipistrellus pipistrellus*, *Nyctalus noctula* atd.)

poloha 4: kompaktní okrově šedohnědá hlína s četnou drobnozrnnou sutí (prům. 2 cm) a uhlíky

poloha 5: nápadný horizont hrubozrnné takřka volné sutí (prům. 5 cm) s většími bloky, se sintrovými povlaky a pisolity

poloha 6: souvrství s výraznějším podílem drobnější suti a tmavší sytě hnědou lepkavou jemnozemi, směrem k bázi podíl jemnozeme plynule klesá (vrstvy 6b, 6c)

poloha 7: bazální komplex šedohnědých hlín drobtovité odlučnosti bez štěrčičku, kompaktně vyplňující prostory balvanité suti (spodní úsek 7b se šedším odstínem a vyšším podílem hrubší drti (do 10 cm)

poloha 8: šedookrová jílovitá zemina se zřetelným podílem sprašového koluvia, na bázi světlejší s jasnými sprašovými charakteristikami

Ze všech poloh byly postupně s ohledem na příslušný stratigrafický či litologický kontext odebrány velkoobjemové vzorky sedimentu o celkové hmotnosti přes 1000 kg. Odebraný sediment byl následně přeplavován, z výplavového rezidua byly extrahovány fosilie, které byly podrobeny paleontologické analýze.

Zpracování mimořádně početných dokladů obratlovčí fauny, překvapivě ukázalo, že celé souvrství poskytuje faunu staroholocenního typu bez výraznějších posunů ve struktuře společenstev. Proti očekávaní, nebyl zastižen standardní průběh holocenní faunogeneze (alternace glaciálních elementů lesními a teplomilnými formami ve starším holocénu, reexpanze prvků otevřené krajiny s neolitickým odlesněním atd.) – všechny polohy poskytly vzorky společenstev s velice podobnými strukturními charakteristikami: (1) velmi vysoká diverzita, (2) převažující podíl prvků otevřené krajiny včetně vůdčí formy glaciálních společenstev – *Microtus gregalis*, který je však zastoupen menším podílem než *M. arvalis* či *M. agrestis*, a náročných prvků glaciálních společenstev (*Chionomys nivalis*, *Ochotona*), (3) nezanedbatelný podíl lesních prvků (srv. *Clethrionomys glareolus*) včetně (4) apochorních holocenních elementů (*Apodemus flavicollis*, *Muscardinus avellanarius*, *Crocidura* spp.) dosud však přítomných pouze ve velmi nízkém zastoupení, (5) přítomnost regionálně vymřelých forem vysoce charakteristických pro přechodový úsek glaciál/holocén: *Microtus oeconomicus*, *Sicista cf. betulina*, *Apodemus uralensis*, *Crocidura leucodon* či *Microtus agrestis*, který ve většině společenstev vystupuje jako dominantní prvek. (6) Jeho dominance naznačuje výrazný podíl otevřených stanovišť s výraznou povrchovou vlhkostí a bohatým bylinným podrostem – podobnou představu naznačuje i

relativně vysoký podíl *Arvicola terrestris* a *Talpa europaea* a zejména pak rejsků, včetně *Neomys anomalus*. (7) Přes rámcovou homogenitu jednotlivých společenstvech v těchto charakteristikách je ve vrstevném sledu dobře doložen plynulý posun v podílu lesních prvků a postupné mizení elementů glaciálních, resp. typicky staroholocenních, přičemž faunistické indicie sekundárních kontaminací, masivní redepozice apod. zde chybí, série se zdá být intaktní, i když zastižený vývoj fauny je v porovnání s poměry ve většině podobných sérií (včetně blízkých lokalit v Moravském krasu: Zazděná, Srncí, Malý Lesík, Holštejnská, Verunčina, Ventarola, Němcova, Barová) velmi neobvyklý. Tato specifika však do značné míry vysvětlují výsledky radiokarbonového AMS datování, které dokládá, že téměř celé mohutné sedimentární těleso, vyplňující obrovský prostor zkoumaného převisu, vzniklo v průběhu necelých čtyř tisíc let na počátku holocénu. Tento obraz plně podpořily výsledky analýz měkkých společenstev i série ASM radiokarbonového datování: zkoumaná sedimentární série pokrývá úsek od 12 do 8,4 ky cal BP.

Uvedené závěry naznačují následující: Přísun materiálu ze zdrojového svahu nad lokalitou byl zastaven v období vytvoření zapojeného lesa – s ohledem na expozici a specifika dotyčné lokality zde nikdy nedošlo k úplnému odlesnění a s výjimkou nejmladších úseků ani k masivnějším erozně-depozičním událostem. Díky tomu se zde v intaktním vývoji s mimořádným rozlišením (3,8 tis. let na 10 m profilu) zachoval doklad vývoje kritického úseku počátku holocénu. Ve facii krasových uloženin jde bezpochyby o nejpodrobnější záznam přechodového úseku pleistocén/holocén, jaký je v evropském měřítku k dispozici. Lokalita tak otevírá možnost velmi podrobné analýze přestaveb společenstev, fenotypových posunů či vývoje litogenetické a zvětrávací dynamiky karbonatických sutí (s rozlišením na stovky let). Jeho klíčový význam se odvíjí především od mimořádně bohatého paleozoologického inventáře. V případě drobných savců jde o cca 100 000 položek reprezentujících nejméně 4525 jedinců (MNI) 52 druhů. Z výsledků dosavadních rozborů lze zdůraznit zejména bezpečně prokázané zjištění, že podstatná část apochorních prvků současného interglaciálu (tj. druhy, které v předchozím fosilním záznamu chybí) se na našem území objevuje již na samém počátku holocénu (viz Příloha E18, E20, E22, E24), tj. dlouho před neolitickými změnami krajiny, s nimiž je jejich přítomnost tradičně spojována. Mezi časně holocenními imigranty se zde objevují i středomořské prvky, jejichž dnešní areály již na naše

území nedosahují (např. *Miniopterus schreibersii*, *Rhinolophus euryale*) (viz Příloha E16). V tomto smyslu poskytuje zkoumaná lokalita mimořádně robustní podporu představy o specifikách faunogeneze současného glaciálního cyklu, značně odlišných od poměrů předchozích cyklů kvartérní minulosti. Dokládá, že vliv člověka nebyl rozhodně primárním faktorem unikátních rysů holocenní faunogeneze – zásadní roli tu hrála spíše specifika klimatické a environmentální historie současného cyklu.

Synoptický přehled složení společenstev drobných zemních savců z jednotlivých poloh vrstevného sledu Býčí skála poskytuje Tab. 1 (str. 42), základní cenologické charakteristiky ukazuje Obr. 4 (str. 43). Ve vývoji společenstev jsou dobře patrné tři základní stadia: (a) úsek mladšího dryasu (vrstvy 9-7b) se společenstvy glaciálního typu s dominantními hraboši *Microtus gregalis*, *agrestis a arvalis*, (b) úsek preboreálu s bohatě diverzifikovanými společenstvy s rovnoměrným zastoupením prvků lesních a otevřených formací a výraznými změnami v zastoupení recedentních a subrecedentních složek (vrstvy 7a-3a), a (c) úsek staršího boreálu (vrstvy 2b-0) s dominantním podílem lesních prvků včetně *Apodemus flavicollis*, jehož specifikám byla věnována zvláštní pozornost (viz E10, E19, E21, E23, E25).

Celkový materiál tohoto druhu ve vrstevném sledu Býčí skály tvoří 1953 zubů. Materiál byl analyzován standardními postupy morfometrické analýzy popsány v předchozích částech práce, podrobné zhodnocení je předmětem připravované publikace. Na tomto místě bude uveden pouze stručný komentář k základním trendům variační dynamiky jednotlivých populací, charakterizovaných poměry základních momentů statistického rozložení metrických znaků (úroveň variability, šikmost - skeweness a špičatost - kurtosis rozložení). *A. flavicollis* je recedentní element zastoupený ve všech společenstvech pozdívho dryasu (MIS 1), úroveň variability je zde však velmi nízká. S nástupem preboreálu dochází k postupnému nárůstu početnosti s vrcholem ve středním úseku preboreálu (vrstva 5b), patrný je zde postupný nárůst variability a výrazné zvýšení šikmosti rozložení a kurtose naznačující zvýšený podíl směřující resp. stabilisující selekce, specificky se týkající jen některých znaků (v Obr. 4 ukázané na příkladě znaku m8d - šířky centrálních cuspů m1, str. 43). Tyto charakteristiky spojené s poklesem celkové

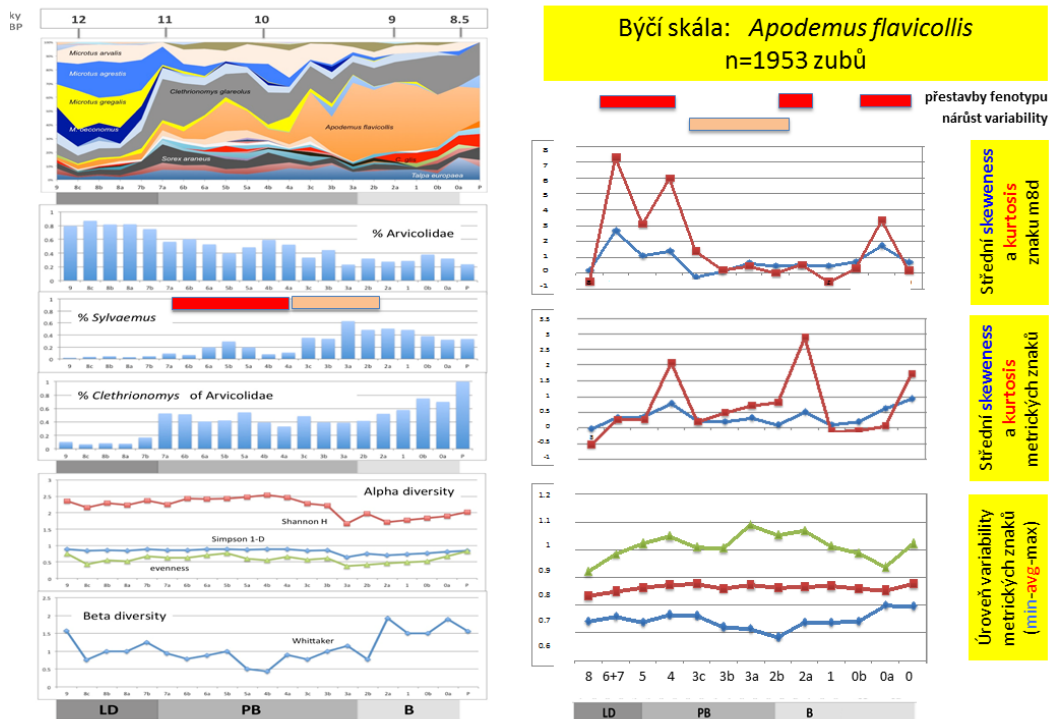
variability dokládají tendence kvalitativní přestavby fenotypu, v návaznosti na dramatické změny stanovištních podmínek. V závěru preboreálu je nicméně tento trend, souběžně s poklesem početnosti populace, vystřídán výrazným snížením kurtose, tj. zřetelným poklesem stabilizující selekce a následným rozšířením variability. S dosažením maximální početnosti na počátku boreálu nastupuje pak další stabilizace fenotypové dynamiky, která charakterizuje poměry setrvalého abundančního vývoje v tomto úseku.

Uvedené výsledky naznačují, perspektivní potenciál podrobné biometrické analýzy fosilního záznamu s vysokým rozlišením jako možnost sledování mikroevolučních procesů provázejících areálovou a početnostní dynamiku postglaciálního vývoje. Mimo jiné také přesvědčivě dokládají, že právě myšice rodu *Apodemus*, představující dominantní složku středoevropských savčích společenstev, se mohou pro studium těchto procesů stát ideálním modelovým objektem.

Tab. 2: Minimální počty jedinců (MNI) jednotlivých druhů drobných zemních savců ve vrstevném sledu Býčí skála – zástupci rodu *Apodemus* zvýrazněny žlutým rámečkem.

	9	8c	8b	8a	7b	7a	6b	6a	5b	5a	4b	4a	3c	3b	3a	2b	2a	1	0b	0a	P	
Pisces	2	3	1	2	8	5	2	7	2	3	5	1	4	1	2	1	1	2			2	54
cf. <i>Salmo salar</i>																						1
Anura, indet-				1	2											5	1					9
Anura, cf. <i>Bufo</i>			2	2	1	5	4	1	2	2	1	1		1							1	23
Rana cf. <i>temporaria</i>	1	2		2					2	1	5	2	1	3	1	2	4	4	4	2	1	5
cf. <i>Hyla</i>																1				1		2
Amphibia, cf. <i>Salamandra</i>				1					1		1											3
Lacertilia		1	1	1	4		1				1	3	1	1	1	1	1	1	1		1	20
Lacerta cf. <i>vivipara</i>		1				3									1		1			1		7
Lacerta cf. <i>agilis</i>																1						1
Lacerta cf. <i>viridis</i>									1					1	1							3
Anguis sp.						1		2		3	1											7
Ophidia sp.	1		1	2	3	3	1	2	1	1	2	2	4	2	2	3	3	4	1			38
Ophidia, cf. <i>Coronela austriaca</i>									2	1												3
Aves, Passeriformes	6	9	6	2	8	6	3	12	7	5	18	9	14	9	23	30	12	11	3	4		197
Erinaceus sp.			1				1															2
Talpa europaea	2	5	4	2	6	7	4	7	3	3	14	10	8	8	13	15	6	5	2	5	2	131
Sorex minutus	2	2	1	1	5	5	2	4	2	3	12	5	3	1		3					1	53
Sorex araneus	2	8	5	4	9	13	6	8	5	4	21	4	3	3	5	9	3	1	2	1	2	118
Sorex sp. (cf. <i>caecutiens</i>)									1	1												2
Neomys anomalus		1	1	2		3	1	2	2	3	6	5	5		4	3	1					39
Neomys fodiens																2						2
Crocidura leucodon			1	1							2	2	3	1	4	6	1					21
Crocidura suaveolens										1	1		1	1						1	1	6
Sciurus vulgaris		1																2	1	1		5
Glis glis	1		1	1				1	3	1			3			1	5	5	2	2	2	28
Muscardinus avellanarius		1				1	2	2		2	5	1	2		3	6	1		1	1	1	29
Eliomys quercinus																					1	1
Sicista		1		1	2	2	1	2	2	1	5	1	3		1				1			23
Meriones											1											1
cf. <i>Mus</i>											1	1										2
Apodemus cf. agrarius										1	1											2
Apodemus cf. uralensis		2	1	1	0	4	1	4	5	4	5	3	4	1								41
Apodemus cf. flavicollis	1	8	5	2	7	5	3	16	14	10	14	10	35	19	132	111	42	31	16	10	5	391
Apodemus cf. sylvaticus														5	13	5		1			2	26
Apodemus sp.																						99
cf. <i>micromys</i>	1										2	1				1						3
Cricetus cricetus		3	2	1	5	2	2	2	2	1	6	13	3	2	1			1				46
Clethrionomys glareolus	4	16	9	6	19	29	18	22	11	19	55	21	18	13	21	32	12	11	12	7	5	361
Arvicola terrestris	4	17	7	3	12	8	3	6	5	3	12	5	4	4	11	11	5	3	1			124
Chionomys nivalis		1	4		1		1															7
Microtus oeconomus	9	34	13	11	14	1			1		5			3								91
Microtus gregalis	8	77	24	22	17	1	1	1		1						2						154
Microtus agrestis	8	53	35	23	33	13	3	7		2	31	8	1	1	5	5				1		229
Microtus arvalis	4	37	16	12	16	3	6	13	5	10	29	24	13	11	9	10	5	4	2	2		231
Microtus subterraneus							2	5	4	1	6	5	1	1	8	17	1	1	1			53
Dicrostonyx	2	1		1			1															5
Lemmus sp.		2										1										3
Ochotona sp.												1	1									2
Lepus cf. europaeus						1						1										2
Mustela nivalis		3	2		1													1				7
Mustela cf. erminea	1			1	1																	3
Ground mammals Spp.	14	20	18	18	17	15	18	16	15	20	23	18	17	15	14	17	12	12	12	10	9	37
Ground mammals N	49	273	132	95	149	97	58	102	65	72	236	120	110	74	230	239	83	66	42	31	21	2345
non-mammalian vertebrates spp.	4	6	5	8	6	6	5	6	8	7	8	6	5	8	6	8	7	5	5	3	4	15
non-mammalian vertebrates N	10	18	11	12	30	22	8	27	17	19	33	15	26	17	31	46	23	22	8	6	9	410

Obr. 4: Synoptický přehled vývoje společenstva drobných zeních savců ve vrstevném sledu lokality Býčí skála (vývoj dominantní struktury, podíl Arvicolidae a myšic podrodu *Sylvaemus*, podíl *Clethrionomys glareolus* – indikátor lesa – v synusii hrabošů, diverzitní charakteristiky) a výsledky detailní morfometrické analýzy jednotlivých populací *Apodemus flavicollis* – rozsah variability souboru metrických znaků (SD) a střední hodnoty šikmosti a špičatosti statistického rozložení metrických znaků indikující fáze přestaveb fenotypu (červené pruhy) a rozšíření variability (okrové pruhy). LD – mladší Dryas, PB – preboreál, B – boreál.



Závěry

Na modelovém příkladě rodu *Apodemus* jsou demonstrovány základní aspekty využití fosilního záznamu k zodpovězení nejasných otázek vývojové minulosti současných taxonů a procesů stojících v pozadí areálové dynamiky dnešních populací. Klíčem k takovému využití fosilního záznamu je podrobná morfometrická analýza dentálního fenotypu zohledňující shodnými postupy variační poměry recentních taxonů i fosilních populací.

Zhodnocením dokladů ze souvislých vrstevných sledů z různých oblastí České republiky a Slovenska byly tak podrobně přehodnoceny dosavadní představy o postglaciální historii jednotlivých druhů, proti dřívějším názorům byla jednoznačně prokázána dominantní role *A. flavicollis*. Průběh postglaciální expanze tohoto druhu byl podrobně dokumentován včetně mikroevoluční dynamiky provázející fenotypové přestavby holocenních populací. Aplikace shodných postupů na doklady z hlubších úseků kvartérní minulosti ukázala shodné rysy holocenního vývoje a poměrů ve středním pleistocénu, zatímco fenotypové charakteristiky staropleistocenních a pliocenních populací rodu vykazují od dnešních forem zřetelné odlišnosti.

Bylo ukázáno, že evropské pliocenní a pleistocenní formy řazené do rodu *Micromys*, představují fakticky specifickou linii vymřelého rodu *Parapodemus*, nepříbuznou s recentním druhem *Micromys minutus*. V tomto smyslu jsou zjištěné poznatky v dobrém souladu s představou transkontinentální migrace tohoto druhu v průběhu posledního glaciálu předpokládanou výsledky molekulární fylogeografie. Rovněž poznatky o nejmladší areálové historii rodu *Apodemus* ve střední Evropě jsou s příslušnými závěry molekulární fylogeografie ve velmi dobrém souladu.

Literatura

- Ancillotto, L., Mori, E., Sozio, G., Solano, E., Bertolino, S., Russo, D. (2016): A novel approach to field identification of cryptic *Apodemus* wood mice: calls differ more than morphology. *Mammal Review* 47: 6-10.
- Ashby, K. R. (1967): Studies on the ecology of field mice and voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghall Wood, Durham. *Journal of Zoology* 152: 389–513.
- Atopkin, D. M., Bogdanov, A. S., Chelomina, G. N. (2007): Genetic variation and differentiation in *Apodemus agrarius* interred from RAPD-PCR analysis. *Russian Journal of Genetics* 43: 665-676.
- Avise, J. C. (2000): *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 447.
- Balakirev, A. E., Baskevich, M. I., Gmyl, A. P., Okulova, N. M., Andreeva, T. A., Sokolenko, O. V., Malygin, V. M., Khlyap, L. A., Oparin, M. L., Orlov, V. N. (2007): On the taxonomic rank of *ciscaucasicus* and its relationships with the pygmy wood mouse *Sylvaemus uralensis* inferred from the mtDNA cytochrome b gene sequence. *Russian Journal of Genetics* 43: 1386-1399.
- Barčiová, L., Macholán, M. (2006): Morphometric study of two species of wood mice *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia: Muridae): traditional and geometric morphometric approach. *Acta Theriologica* 51: 15-27.
- Bellinvia, E. (2004): A phylogenetic study of the genus *Apodemus* by sequencing the mitochondrial DNA control region. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42: 1-9.
- Bellinvia, E., Munclinger, P., Flegr, J. (1999): Application of the RAPD technique for a study of the phylogenetic relationships among eight species of the genus *Apodemus*. *Folia Zoologica* 48: 241-248.

- Bhagwat, S. A., Willis, K. J. (2008): Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: A matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography* 35: 464–482.
- Bilton, D. T., Mirol, P. M., Mascheretti, S., Freda, K., Zima, J., Searle J. B. (1998): Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization. *Proceedings of the Royal Society B* 265: 1219-1226.
- Birks, H. J. B., Willis, K. J. (2008): Alpines, trees and refugia in Europe. *Plant Ecology and Diversity* 1: 147–160.
- Brunhoff, C., Galbreath, K. E., Fedorov, V. B., Cook, J. A., Jaarola, M. (2003): Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology* 12: 957–968.
- Bulatova, N. Sh., Nadjafova, R. S., Kozlovsky, A. I. (1991): Cytotaxonomic analysis of species of genera *Mus*, *Apodemus* and *Rattus* in Azerbaijan. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 29: 139-153.
- Bugarski-Stanojevic, V., Blagojevic, J., Adnadevic, T., Jojic, V. (2008): Molecular phylogeny and distribution of three *Apodemus* species (Muridae, Rodentia) in Serbia. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46: 278-286.
- Darvish, J., Mohammadi, Z., Ghorbani, F., Mahmoudi, A., Dubey, S. (2015): Phylogenetic Relationships of *Apodemus* Kaup, 1829 (Rodentia: Muridae) Species in the Eastern Mediterranean Inferred from Mitochondrial DNA, with Emphasis on Iranian Species. *Journal of Mammalian Evolution* 22: 583–595.
- de Bruijn, H., van Dam, J. A., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Storch, G. (1996): The Genera of the Muridae, Endemic Insular Forms Excepted, of Europe and Anatolia During the Late Miocene and Early Pliocene. In: Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Mittman, H.W. (eds): *The evolution of western Eurasian Neogene mammal faunas*. New York: Columbia University Press, pp. 253–260.

- Delany, M. J., Healy, M. J. R. (1967): Variation in the Long-tailed field-mouse (*Apodemus sylvaticus*) in the South-west England. *Journal of Zoology* 152: 319-322.
- Filipi, K., Marková, S., Searle, J. B., Kotlík, P. (2015): Mitogenomic phylogenetics of the bank vole *Clethrionomys glareolus*, a model system for studying end-glacial colonization of Europe. *Molecular phylogenetics and evolution* 82: 245-257.
- Filippucci, M. G. (1992): Allozyme variation and divergence among European, Middle-Eastern, and North African species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae). *Israel Journal of Zoology* 38: 193-218.
- Filippucci, M. G., Macholán, M., Michaux, J. R. (2002): Genetic variation and evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia). *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 395-419.
- Filippucci, M. G., Simson, S., Nevo, E. (1989): Evolutionary biology of the genus *Apodemus* Kaup, 1829 in Izrael - allozymic and biometric analyse with description of new species - *Apodemus hermonensis* (Rodentia, Muridae). *Bollettino di Zoologia* 56: 361-375.
- Filippucci, M. G., Storch, G., Macholán, M. (1996): Taxonomy of the genus *Sylvaemus* in western Anatolia - morphological and electrophoretic evidence (Mammalia: Rodentia: Muridae). *Senckenbergiana biologica* 75: 1-14.
- Frenzel, B. (1983): Die Vegetationsgeschichte Suddeutschlands im Eiszeitalter. In: Muller-Beck, H. J. (ed): *Urgeschichte in Baden-Wurttemberg*. Stuttgart: Theiss, pp. 91-166, 477-494.
- Frynta, D., Mikulová, P. (2001): Discriminant analysis of morphometric characters in four species of *Apodemus* (Muridae: Rodentia) from Eastern Turkey and Iran. *Israel Journal of Zoology* 47: 243-258.
- Frynta, D., Mikulová, P., Vohralík, V. (2006): Skull shape in the genus *Apodemus*: phylogenetic conservatism and/or adaption to local conditions. *Acta Theriologica* 51: 139-153.

- Haitlinger, R., Ruprecht, A. (1967): The taxonomic value of teeth measurements in the subgenus *Sylvaemus* Objev & Vorobiev, 1923. *Acta Theriologica* 12: 180-187.
- Head, M.J., Gibbard, P. L. (2005): Early-Middle Pleistocene transitions: an overview and recommendation for the defining boundary. In: Head, M.J., Gibbard, P.L. (eds): Early-Middle Pleistocene transitions: the land–ocean evidence. *Geological Society of London*, Special Publication 247: 1–18.
- Heinrich, W. D., Maul, L. (1983 a): Skelettreste von Nagetieren (Rodentia, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Piesede bei Malchin. Teil 1. Taxonomische und biometrische Kennzeichnung des Fundgutes. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt Universität zu Berlin, Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe* 32: 729-743.
- Heinrich, W. D., Maul L. (1983 b): Skelettreste von Nagetieren (Rodentia, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Piesede bei Malchin. Teil 2. Paläoökologische und faunengeschichtliche Auswertung des Fundgutes. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt Universität zu Berlin, Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe* 32: 45-752.
- Hewitt, G. M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
- Hewitt, G. M. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.
- Herman, J.S., Jóhannesdóttir, F., Jones, E.P., McDevitt, A.D., Michaux, J.R., White, T.A., Wojcik, J., Searle, J. (2017): Post-glacial colonization of Europe by the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*: evidence of a northern refugium and dispersal with humans. *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 312-332.
- Hille, A., Tarkhnishvili, D., Meinig, H., Hutterer, R. (2002): Morphometric, biochemical and molecular traits in Caucasian wood mice (*Apodemus/Sylvaemus*), with remarks on species divergence. *Acta Theriologica* 47: 389–416.

- Hirning, U., Schulz, W. A., Just, W., Adolph, S., Vogel, W. (1989): A comparative study of the heterochromatin of the *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*. *Chromosoma* 98: 450-455.
- Holderegger, R., Thiel-Egenter, C. (2008): A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. *Journal of Biogeography* 36: 476-480.
- Holišová, V. (1960): Die Nahrung der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* L. im Böhmischmährischen Höhenzug. *Folia Zoologica* 9: 135-158.
- Holišová, V. (1967): The food of *Apodemus agrarius* (Pall.). *Folia Zoologica* 16: 1-14.
- Holišová, V., Pelikán, J., Zejda, J. (1962): Ecology and population dynamics in *Apodemus microps* Kratochvíl & Rosický 1952 (Mammalia: Muridae). *Acta Academiae Scientiarum Cechoslovenicae Basis Brunensis* 34: 493-540.
- Hoofer, S. R., Gascha, S., Dunina-Barkovskaya, Y., Maklu, J., Meeks, H. N., Wickliffe, J. K., Baker, R. J. (2007): New information for systematics, taxonomy, and phylogeography of the rodent genus *Apodemus* (*Sylvaemus*) in Ukraine. *Journal of Mammalogy* 88: 330-342.
- Horáček, I. (1996): Aspekty biogeografického výzkumu evropských savců. Habilitační práce, Přírodovědecká fakulta University Karlovy, Praha, pp. 70+1130.
- Horáček, I. (2000): Glacial Cycles and Mammalian Biodiversity of Central Europe: Large Scale Migrations or Vicariance Dynamics? *Geolines* 11, 103-107.
- Horáček, I. (2006): Small vertebrates in the Weichselian series in Dzerava skala cave: list of the samples and a brief summary. In: Kaminska, L., Kozłowski, J. K., Svoboda, J. A. (eds): *Pleistocene Environments and Archaeology of the Dzerava skala Cave, Lesser Carpathians, Slovakia*. Krakow: PAN, pp. 157-167.
- Horáček, I., Ložek, V. (1988): Paleozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. *Rozprawy ČSAV, ř. MPV* 98: 1-106.

- Horáček, I., Sánchez-Marco, A. (1984): Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Monatshefte* 9: 560–576.
- Horáčková, J., Ložek, V., Juříčková, L. (2015): List of malacologically treated Holocene sites with brief review of palaeomalacological research in the Czech and Slovak Republics. *Quaternary International* 357: 207-211.
- Chelomina, G. N. (1998 a): Molecular phylogeny of forest and field mice of the genus *Apodemus* (Muridae, Rodentia) based on the data on restriction analysis of total nuclear DNA. *Genetika* 34: 1286-1292 (in Russian, with summary English).
- Chelomina, G. N., Atopkin, D. M. (2010): Molecular Genetic Evidence of a Deep Phylogenetic Discontinuity between the Asian and European Races of Pygmy Wood Mouse Based on the Mitochondrial Cytochrome b Gene Variation. *Molecular Biology* 44: 699–708.
- Chelomina, G. N., Suzuki, H., Tsuchiya, K., Moriwaki, K., Lyapunova, E. A., Vorontsov N. N. (1998 b): Sequencing of the mt DNA cytochrome b gene and reconstruction of the maternal relationship of wood and field mice of the genus *Apodemus* (Muridae, Rodentia). *Genetika* 34: 529-539 (in Russian, with summary English).
- Jaarola, M., Searle, J. B. (2003): Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology* 11, 2613–2621.
- Jankovská, V., Chromý, P. and Nižnianská, M. (2002): Šafárka - first palaeobotanical data on vegetation nad landscape character of Upper Pleistocene in West Carpathians (North East Slovakia). *Acta Palaeobotanica* 42: 29–52.
- Jankovská, V., Pokorný, P. (2008): Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovak and Czech Republics). *Preslia* 80, 307–324.

- Jánossy, D. (1986): *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary*. Amsterdam: Elsevier, pp. 208.
- Jánossy, D., Kordos, L., Krolopp, E. (1983): A Függy-kői-barlang (Mátraszőlős) felső-pleisztocén és holocén faunája. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 9: 47-61.
- Janžekovic, F., Kryštufek, B. (2004): Geometric morphometry of the upper molars in European wood mice *Apodemus*. *Folia Zoologica* 53: 47-55.
- Javidkar, M., Darvish, J., Bakhtiari, A. R. (2007): Morphological and morphometric analyses of dental and cranial characters in *Apodemus hyrcanicus* and *A. witherbyi* (Rodentia: Muridae) from Iran. *Mammalia* 72: 56-62.
- Jaeger, J. J., Hartenberger, J. L. (1989): Diversification and extinction patterns among Neogene perimediterranean mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 325: 401-420.
- Knitlová, M. (2008): Historie rodu *Apodemus* v kvartéru střední Evropy. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha, pp. 57+80.
- Koh, H. S., Shaner, P. J., Csorba, G., Wang, Y., Jang, K. H., Lee, J. H. (2014): Comparative genetics of *Apodemus agrarius* (Rodentia: Mammalia) from insular and continental Eurasian populations: cytochrome b sequence analyses. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 60: 73-84.
- Kotlik, P., Deffontaine, V., Mascheretti, S., Zima, J., Michaux, J. R., Searle, J. B. (2006): A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 14 860–14 864.
- Kowalski, K. (2001): Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria* 72: 1-389.
- Kretzoi, M. (1957): Wirbeltierfaunistische Angaben zur Quartarchronologie der Jankovich-Höhle. *Folia Archaeologica* 9, 16-21.

- Kretzoi, M. (1959): Insectivoren, Nagetiere und Lagomorphen der jüngstpliozänen Fauna von Csarnóta im Villányer Gebirge (Südungarn). *Vertabrata Hungarica* 1: 237–246.
- Krokhmal, A. I., Rekovets, L. I. (2010): *Localities of small Pleistocene mammals of Ukraine and neighboring territories*. Kiev: LAT&K. pp. 330. (in Russian)
- Kryštufek, B. (2002): Identity of four *Apodemus* (*Sylvaemus*) types from the eastern Mediterranean and the Middle East. *Mammalia* 66: 43-51.
- Kryštufek, B., Mozetic Francky, B. (2005): Mt. Hermon field mouse *Apodemus ionicus* is a member of the European mammal fauna. *Folia zoologica* 54: 69-74.
- Kryštufek, B., Vohralík, V. (2007): Distribution of field mice (*Apodemus*) (Mammalia: Rodentia) in Anatolia. *Zoology in the Middle East* 42: 25-36.
- Lazzari, V., Aguilar, J. P., Michaux, J. (2010): Intraspecific variation and micromacroevolution connection: illustration with the late Miocene genus *Progonomys* (Rodentia, Muridae). *Paleobiology* 36: 641–657.
- Lecompte, E., Aplin, K., Denys, C., Catzeflis, F., Chades, M., Chevret, P. (2008): Phylogeny and biogeography of African Murinae based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with a new tribal classification of the subfamily. *BMC Evolutionary Biology* 8: 199, doi:10.1186/1471-2148-8-199.
- Libois, R., Michaux, J. R., Ramalhinho, M. G., Maurois, C., Sara, M. (2001): On the origin and systematics of the northern African wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations: a comparative study of mtDNA restriction patterns. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1503–1511.
- Liu, X., Wei, F., Li, M., Jiang, X., Feng, Z., Hu, J. (2004): Molecular phylogeny and taxonomy of wood mice (genus *Apodemus* Kaup, 1829) based on complete mtDNA cytochrome b sequences, with emphasis on Chinese species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*: 33: 1-15.
- López Antoñanzas, R., Cuenca Bescós, G. (2002): The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental

- data based on the distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 186: 311–334.
- Ložek, V. (1964). *Quartärmollusken der Tschechoslowakei*. Praha: Nakladatelství Československé akademie věd, Rozpravy ÚÚG, Vol. 31., pp. 376.
- Ložek, V. (1982): Contribution of malacology to the chronological subdivision of the Central European Holocene. *Striae* 16: 84-87.
- Ložek, V. (2006): Last glacial paleoenvironments of the West Carpathians in the light of fossil malacofauna. *Journal of Geological Sciences* 26: 73–84.
- Macholán, M., Filippucci, M. G., Benda, P., Frynta, D., Sádlová, J. (2001): Allozyme variation and systematics of the genus *Apodemus* (Rodentia: Muridae) in Asia Minor and Iran. *Journal of Mammalogy* 82: 799-813.
- Martin, Y., Gerlach, G., Schlotterer, C., Meyer, A. (2000): Molecular phylogeny of European muroid rodents based on complete cytochrom b sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*: 6: 37-47.
- Mein, P., Moissenet, E., Adrover, R. (1983): L'extension et l'âge des formations continentales pliocènes du fossé de Teruel (Espagne). *Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences de Paris* 296: 1603–1610.
- Mein, P., Moissenet, E., Truc, G. (1978): Les formations continentales du Néogène supérieur des vallées du Júcar et du Cabriel au NE d'Albacete (Espagne). Biostratigraphie et environnement. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 72: 99–147.
- Mezhzherin, S. V. (1990): Allozyme variation and genetic divergence of wood mice of the subgenus *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev). *Genetika* 26: 1046-1054. (in Russian, with a summary English)
- Mezhzherin, S. V., Zagorodnyuk, I. V. (1989): A new species of wood mouse of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae). *Vestnik Zoologii* 4: 55-59. (in Russian, with a summary English)

- Mezhzherin, S. V., Zыkov, A. E. (1991): Genetic divergence and allozyme variability in mice genus *Apodemus* s. lato (Muridae, Rodentia). *Cytologia i Genetika* 25: 51-59. (in Russian, with a summary English).
- Michaux, J. (1969): Muridae (Rodentia) du Pliocène supérieur d'Espagne et du Midi de la France. *Palaeovertebrata* 3: 1-25.
- Michaux, J., Chevret, P., Renaud, S. (2007): Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation. *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research* 45: 263-279.
- Michaux, J. R., Filippucci, M. G., Libois, R. M., Fons, R., Matagnes, R. F. (1996): Biogeography and taxonomy of *Apodemus sylvaticus* (the woodmouse) in the Tyrrhenian region: enzymatic variations and mitochondrial DNA restriction pattern analysis. *Heredity* 76: 267-277.
- Michaux, J. R., Chevret, P., Filippucci, M. G., Macholán, M. (2002): Phylogeny of the genus *Apodemus* with a special emphasis on the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and two mitochondrial markers: cytochrome b and 12S rRNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23: 123-136.
- Michaux, J. R., Libois, R., Filippucci, M. G. (2005): So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the Yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Heredity* 94: 52-63.
- Michaux, J. R., Libois, R., Paradis, E., Filippucci, M. G. (2004): Phylogeographic history of the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle East. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 788-789.
- Michaux, J. R., Libois, R., Ramalhinho, M. G., Maurois, C. (1998 b): On the mtDNA restriction patterns variation of the Iberian wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). Comparison with other west Mediterranean populations. *Heredity* 129: 187-194.

- Michaux, J. R., Magnanou, E., Paradis, E., Nieberding, C., Libois, R. (2003): Mitochondrial phylogeography of the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Molecular Ecology* 12: 685-697.
- Michaux, J. R., Pasquier, L. (1974): Dynamique des populations de mulots (Rodentia, *Apodemus*) en Europe durant le Quaternaire. Premières données. *Bulletin de la Société géologique de France* 7: 431-439.
- Michaux, J. R., Sara, M., Libois, R. M., Matagne, R. (1998 a): Is the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) of Sicily really a „separate“ species? *Belgian Journal of Zoology* 128:211-214.
- Miller, R. S. (1954): Food habits of the woodmouse, *Apodemus sylvaticus* and the bank-vole, *Clethrionomys glareolus* in Wytham Woods, Berkshire. *Säugetlerkundliche Mitteilungen* 2: 19-114.
- Miller, R. S. (1958): A study of a wood mouse population in Wytham Woods, Berkshire. *Journal of Mammalogy* 39: 477-493.
- Miric, D. (1966): Die Felsenmaus (*Apodemus mystacinus* Danford und Alston, 1877- Rodentia, Mammalia) als Glied der Nagetierfauna Jugoslawiens. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 31: 417-440.
- Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Kryštufek, B., Reijnders, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J. B. M., Vohralík, V., Zima, J. (1999): *The atlas of European mammals*. London: Academic Press, pp. 496.
- Montgomery, W. I. (1980): Population structure and dynamics of sympatric *Apodemus* species (Rodentia: Muridae). *Journal of Zoology* 192: 351-377.
- Montgomery, W. I., Wilson, W. L., Hamilton, R., McCartney, P. (1991): Dispersion in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*: Variable resources in time and space. *Journal of Animal Ecology* 60: 179-192.
- Musser, G. G., Brothers, E. M., Charleton, M. D., Hutterer, R. (1996): Taxonomy and distributional records of Oriental and European *Apodemus*, with a review of the *Apodemus-Sylvaemus* problem. *Bonner zoologische Beiträge* 46: 143-190.

- Musser, G. G, Carleton, M. D. (2005): Superfamily Muroidea. In: Wilson, D. E. Reeder, D. M. (eds): *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press; pp. 894-1531.
- Nadachowski, A. (1982): *Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles*. Krakow: Panstwowe wydawnictwo naukowe, pp. 108.
- Niethammer, J. (1978): Genus *Apodemus*. In: Niethammer, J., Krapp, F., (eds): *Handbuch der Säugetiere Europas*. Vol. I/1. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft, pp. 305-381.
- Obrtel, R. (1973): Animal food of *Apodemus flavicollis* in a Lowland Forest. *Folia Zoologica* 22: 15-29.
- Obrtel, R. (1974): Comparison of animal food eaten by *Apodemus flavicollis* and *Clethrionomys glareolus* in a lowland forest. *Folia Zoologica* 23: 35-46.
- Pazonyi, P. (2004): Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 212: 295-314.
- Pecnová, M. (1996): Morfometrická analýza rodu *Apodemus* z jižní Kyrgízie. Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha, pp. 65+76.
- Pelikán, J. (1964): Vergleich einiger populationsdynamischer Faktoren bei *Apodemus sylvaticus* (L.) und *A. microps* Kr. und Ros. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 29: 242-253.
- Pelikán, J. (1965): Reproduction, population structure and elimination of males in *Apodemus agrarius* (Pall.). *Folia Zoologica* 14: 317-322.
- Pelikán, J. (1966): Analyse von drei populationsdynamischen Faktoren bei *Apodemus flavicollis* (Mehl.). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 31: 31-37.

- Renaud, S., Michaux, J. R. (2003): Adaptive latitudinal trends in the mandibule shape of *Apodemus* wood mice. *Journal of Biogeography* 30: 1617-1628.
- Renaud, S., Michaux, J. R. (2007): Mandibles and molars of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* (L.): integrated latitudinal pattern and mosaic insular evolution. *Journal of Biogeography* 34: 339-355.
- Reumer, J.W.F. (2003): Muridae (Mammalia, Rodentia) from the Zuurland boreholes near Rotterdam (the Netherlands). In: López Martínez, N., Peláez Campomanes, P., Hernández Fernández, M. (eds): *En torno a Fósiles de Mamíferos: Datación, Evolución y Paleoambiente*. Madrid: Universidad Complutense de Madrid, pp. 269–278.
- Reutter, B. A., Petit, E., Brünner, H., Vogel, P. (2003): Cytochrome b haplotype divergences in West European *Apodemus*. *Mammalian Biology* 68: 153-164.
- Rowe, K. C., Reno, M. L., Richmond, D. M., Adkins, R. M., Stepan, S. J. (2008): Pliocene colonization and adaptive radiations in Australia and New Guinea (Sahul): multilocus systematics of the old endemic rodents (Muroidea: Murinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 84–101.
- Ruprecht, L. (1978): Taxonomic value of t3 mesio-labial cone in M2 of *Apodemus* Kaup, 1829. *Acta Theriologica* 23: 546-550.
- Serizawa, K., Suzuki, H., Tsuchiya, K. (2000): A phylogenetic view on species radiation in *Apodemus* inferred from variation of nuclear and mitochondrial genes. *Biochemical Genetics* 38: 27-40.
- Sommer, R. S., Nadachowski, A. (2006): Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36: 251–265.
- Stewart, J. R., Lister, A. M. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 608–613.
- Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I., Dalen, L. (2010): Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 661–671.

- Storch, G. (1974): Die Pleistozän-Holozän-Grenze in der Kleinsäugerfauna Deutschlands. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 39: 84-97.
- Storch, G. (1977): Die Ausbreitung der Felsenmaus (*Apodemus mystacinus*): Zur Problematik der Inselbesiedlung und Tiergeographie in der Ägäis. *Natur und Museum* 107: 174-182.
- Storch, G. (1978 a): Kleinsäugerfunde (Mammalia) aus der mesolithischen Kulturschicht unter dem Felsdach Inzigkofen im oberen Donautal. In: Taute, W. (ed): *Das Mesolithikum in Süddeutschland*. Teil 2: Naturwissenschaftliche Untersuchungen, Tübinger Monographien zur Urgeschichte 5: 131-132.
- Storch, G. (1978 b): Paläolithische und mesolithische Kleinsäugerfunde (Mammalia) von den Fohlenhaus-Höhlen im Lonetal (Schwäbische Alb). In: Taute, W. (ed): *Das Mesolithikum in Süddeutschland*. Teil 2: Naturwissenschaftliche Untersuchungen. Tübinger Monographien zur Urgeschichte 5: 133-138.
- Storch, G., (1987): The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 7. Muridae (Rodentia). *Senckenbergiana lathaea* 67: 401-431.
- Storch, G. (1987 a): Das spätglaziale und frühholozäne Kleinsäuger-Profil vom Felsdach Felsställe in Mühlen bei Ehingen, Alb-Donau-Kreis. In: Kind, C. J., (ed): *Das Felsställe. Eine jungpaläolithisch-frühmesolithische Abri-Station bei Ehingen-Mühlen, Alb-Donau-Kreis. Die Grabungen 1975-1980*. Forschungen und Berichte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg 23: 275-285.
- Storch, G. (1987 b): The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. - 7. Muridae (Rodentia). *Senckenbergiana lathaea* 67: 401-431.
- Storch, G. (1992): Local differentiation of faunal change at the Pleistocene-Holocene boundary. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153: 135-142.

- Storch, G. (1995): Local differences of faunal exchange at the Pleistocene-Holocene boundary. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153: 135–142.
- Storch, G., Dahlmann, T. (1995): The vertebrate locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian boundary (Neogene). 10. Murinae (Rodentia, Mammalia). *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen* 28: 121–132.
- Storch, G., Franzen, J. L., Malec, F. (1973): Die altpleistozäne Säugerfauna (Mammalia) von Hohensülzen bei Worms. *Senckenbergiana lethaea* 54: 311–343.
- Suzuki, H., Filippucci, M. G. (2008): A biogeographic view of *Apodemus* in Asia and Europe inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences. *Biochemical Genetics* 46: 329-346.
- Suzuki, H., Sato, J. J., Tsuchiya, K., Luo, J., Zhang, Y. -P., Wang, Y. -X., Jiang, X. -L. (2003): Molecular phylogeny of wood mice (*Apodemus*, Muridae) in East Asia. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 469-481.
- Suzuki, H., Yasuda, S. P., Sakaizumi, M., Wakana, S., Motokawa, M., Tsuchiya, K. (2004): Differential geographic patterns of mitochondrial DNA variation in two sympatric species of Japanese wood mice, *Apodemus speciosus* and *A. Argenteus*. *Genes & Genetic Systems* 79: 165-176.
- Sümeği, P., Krolopp, E. (2002): Quaternary malacological analyses for modeling of the Upper Weichselian palaeoenvironmental changes in the Carpathian Basin. *Quaternary International* 91: 53–63.
- Svenning, J-C., Normand, S. and Kageyama, M. (2008): Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 96: 1117–1127.
- Teacher, A. G. F., Garner, T. W. J. and Nichols, R. A. (2009): European phylogeography of the common frog (*Rana temporaria*): routes of postglacial colonization into the British Isles, and evidence for an Irish glacial refugium. *Heredity* 102: 490–496.

- Tvrčkovič, N. (1976): The variability of the postero-external supplemental tubercle (T12) on crowns of the first and second upper molars in the species *Apodemus sylvaticus* (Linne, 1758) and *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) from Western Yugoslavia. *Periodicum Biologorum* 78: 91-100.
- Tvrčkovič, N. (1979): Unterscheidung und Determination der „Zwillingsarten“ aus Subgenus *Sylvaemus* Ognev & Vorobiev, 1923 (Rodentia, Mammalia). *RAD Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti* 383: 155–186. (In Croatian with German summary)
- van de Weerd, A. (1976): Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra region, Spain. *Utrecht Micropaleontological Bulletin, Special Publication 2*: 1–217.
- Velickovic, M. (2014): Variability of skull morphometric characters in *Apodemus agrarius* (Mammalia, Rodentia): A sexual dimorphism analysis. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 20: 78-81.
- Vohralík, V. (2002): Distribution, skull morphometrics and systematic status of an isolated population of *Apodemus microps* (Mammalia: Rodentia) in NW Bohemia, Czech Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 66: 67-80.
- Vohralík, V., Frynta, D., Mikulová, P., Benda, P., Nová, P. (2002): Multivariate morphometrics of *Apodemus mystacinus* in the near east and its divergence from European *A. m. epimales* (Mammalia: Rodentia). *Israel Journal of Zoology* 48: 135-148.
- Vorontsov, N. N., Boyeskorov, G. G., Mezhzherin, S. V., Lyapunova, E. A, Kandaurov, A. S. (1992): Systematics of the Caucasian wood mice of the subgenus *Sylvaemus* (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*). *Zoologicheskyy Zhurnal* 71: 119-131. (in Russian, with a summary in English)
- Yasuda, S. P., Vogel, P., Tsuchiya, K., Han, S. H., Lin, L. K., Suzuki, H. (2005): Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1411–1420.

- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G., Cosson, J. F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. (2001): Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- Zejda, J. (1967): Habiata selection in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) (Mammalia: Muridae) on the border of the area of its distribution. *Folia Zoologica* 16: 15-30.
- Zima, J., Macholán, M. (1995): B chromosomes in the wood mice (genus *Apodemus*). *Acta Theriologica, Suppl.* 3: 75-86.