

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Aneta Cestrová

Historie rejsků skupiny *Sorex araneus* západního palearktu
(Mammalia, Soricidae)

History of *Sorex araneus* group in the western Palearctics (Mammalia, Soricidae)

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.

Praha, 2019

Poděkování

Ráda bych poděkovala zejména svému školiteli prof. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc. za jeho nekonečnou trpělivost a vstřícnost a dále všem, kdo mě při psaní této práce podporovali.

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 získávání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10.05.2019

Aneta Cestrová

Abstrakt

Na základě literárních dat, práce podává stručný přehled evoluční problematiky druhové skupiny *Sorex araneus*, představující jednu z nejvýznamnějších složek společenstev drobných zemních savců holoarktické oblasti. Shrnuje její biologická specifika (včetně aktivitních charakteristik, potravní ekologie a reprodukce), odvíjející se od mimořádně vypjaté energetické bilance, a klíčové faktory její ojedinělé mikroevoluční dynamiky. Těmi je, vedle trisomie pohlavních chromozomů (XX/XY_1Y_2), extrémní chromozomální polymorfismus s mnohačetným spektrem Robertsonovských translokací produkujících velké množství chromozomálních ras s odlišnými kombinacemi metacentrických chromozomů a evolučními a funkčními charakteristikami samostatných druhů. Interpretace historie skupiny, založené na molekulárně fylogenetických analýzách, jsou konfrontovány s výpovědí fosilního záznamu. Přes nemalý objem fosilních dokladů (více než 300 nalezišť) není jejich interpretace dosud zcela jasná a představuje úkol návazného výzkumu.

Klíčová slova: *Sorex araneus*, fosilní záznam, fylogeografie, pleistocén, palearktická oblast

Abstract

The bachelor thesis reviews the literary data on the species group *Sorex araneus*, one of the most important component of the Holarctic communities of small ground mammals. It provides a brief account of the life history patterns of the group (activity pattern, foraging strategy, reproduction) responding to demands of extremely high energetic metabolism. The evolutionary setting of the group is characterized by a specific complex of sex chromosomes XX/XY_1Y_2 , and enormous extent of chromosomal polymorphism due to multiple Robertsonian translocations producing a large number of chromosomal races with distinct combination of metacentric chromosomes. The interpretations on history of the group provided by molecular phylogenetics are compared with phylogenetic signals of the abundant fossil record of the group. Despite its richness (more than 300 fossil assemblages) the interpretation of fossil record is still confused and calls for a detailed re-examination.

Key words: *Sorex araneus*, fossil record, phylogeography, Pleistocene, Palearctic

Obsah

Úvod	1
1. Čeleď Soricidae, podčeleď Soricinae, rod <i>Sorex</i>	2
1.1 Skupina <i>Sorex araneus</i> : Druhové složení	3
1.2 Skupina <i>Sorex araneus</i> : Energetická bilance	5
1.3 Skupina <i>Sorex araneus</i> : Prostředí a habitat	6
1.4 Skupina <i>Sorex araneus</i> : Potravní nika	7
1.5 Skupina <i>Sorex araneus</i> : Rozmnožování	8
2. Evoluční specifika skupiny <i>Sorex araneus</i>	11
2.1 Komplex pohlavních chromozomů skupiny <i>Sorex araneus</i>	11
2.2 Skupina <i>Sorex araneus</i> : Chromozomální/karyotypové rasy	12
2.3 Skupina <i>Sorex araneus</i> : Robertsonovský polymorfismus	14
2.4 Skupina <i>Sorex araneus</i> : V kontextu čtvrtohorní historie	15
2.5 Skupina <i>Sorex araneus</i> : Hypotetický vývojový scénář	19
3. Fossilní záznam skupiny <i>Sorex araneus</i>	22
Závěr	26
Literatura	27

Úvod

Minulost jednotlivých druhů a společenstev patří k centrálním otázkám organismální biologie. Zvláště významné jsou poznatky o těchto tématech v případě vůdčích prvků společenstev, jejichž vlastnosti předznamenávají celkový ráz a adaptivní rozvrh současné fauny. Mezi drobnými zemními savci představují takovéto skupiny na jedné straně hraboši a myšovití hlodavci, na druhé straně rejskové. Dominantní skupinou rejskovitých severní polokoule je pak rod *Sorex* a zejména jeho centrální skupina - druhový komplex *Sorex araneus*.

Specifika této skupiny jsou předmětem předložené bakalářské práce. Na základě dostupné literatury jsem se pokusila sestavit ucelený přehled fylogenetického a taxonomického kontextu této skupiny, zvláštnosti ekologických a behaviorálních vlastností vymezujících prostor pro její adaptivní přestavby a vývojovou dynamiku. Pozoruhodnou vlastností skupiny *Sorex araneus* je extrémní chromozomální polymorfismus a rozpad druhu na velký počet chromozomálních ras, s funkčními a evolučními vlastnostmi samostatných druhů. V konfrontaci s literaturou diskutuji faktory vzniku a udržování tohoto stavu a historii celého druhového okruhu. Závěrem shrnuji názory založené na hodnocení fosilního záznamu a diskutuji současný stav znalostí tohoto předmětu.

1. Čeleď Soricidae, podčeď Soricinae, rod *Sorex*

Soricidae jsou čtvrtou největší čeledí savců, společně s Erinaceidae, Talpidae a Solenodontidae tvoří řád Eulipotyphla. Rejskovití (Soricidae) jsou typicky drobní, suchozemští, hmyzožraví savci, mezi něž patří i nejmenší z recentních placentálních savců (*Suncus etruscus* či *Microsorex hoyi* s tělesnou hmotností menší než 2 g), největší rejskové (např. *Suncus murinus*) dosahují velikosti krysy (Burgin & He 2018).

Hlavu rejsků charakterizuje prodloužený zašpičatělý čenich, oči jsou malé a boltce nenápadné. Jejich krátké končetiny nesou pět prstů s malými drápkami a při běhu se dotýkají celým chodidlem končetiny země, autopodium je plantigrádní. Ocas je obvykle srovnatelný s délkou těla a je pokrytý chlupy. Stejně jako čenich je i lebka protáhlá, mozek je malý a jařmové oblouky chybí. Tyto znaky bezprostředně souvisí s radikální přestavbou čelistí a dentice, od nichž se odvíjí evoluční úspěch skupiny. Klíčovou apomorfií je dvojitý čelistní kloub s oddělenou spodní a horní artikulační facetou. Složitý pohyb čelistního kloubu zajišťují čtyři skupiny *musculus pterygoideus*, addukci čelisti členitý *musculus temporalis*. Všechny tyto svaly se upínají na vysoký svalový výběžek čelisti (*processus coronoideus*) s hlubokou temporální jámou na vnitřní straně. První řezáky (I1/i1) jsou přestavěny do anteriorně prominujících klešťovitých útvarů, následuje řada drobných jednohrotých zubů a prostorná molariformní dentice (P4-M3/p4-m3). Tyto úpravy umožňují, jak imobilizaci velké kořisti, tak efektivní sběr velmi drobných členovců (Dannelid 1998).

Čeleď Soricidae zahrnuje dvě recentní podčeďi: Crocidurinae - bělozubky, rozšířené v Africe a Eurasii včetně jihovýchodní Asie a Australasijské oblasti (do této skupiny bylo tradičně začleňováno i několik afrických druhů nyní oddělovaných do samostatné podčeďi Myosoricinae) a Soricinae - rejsci, s rozšířením v holoarktické oblasti. Těžištěm první skupiny jsou subtropické a tropické oblasti, rejsci jsou omezeni na mírné pásmo Eurasie a Severní Ameriky s okrajovými průniky do tropické zóny střední Ameriky (Burgin & He 2018, Rzebik-Kowalska 2007). Typickým rozlišovacím znakem obou podčeďí je zbarvení zubů - u většiny Soricinae jsou špičky zubů zbarveny hnědo-červeně díky specifické inkrustaci skloviny železem (Dannelid 1998).

Podčeď Soricinae zahrnuje několik vývojově dosti odlišných linií klasifikovaných jako triby - dvě z nich zahrnují výlučně fosilní formy (Beremendini, Blarinellini), další zahrnují

několik recentních druhů a větší počet fosilních taxonů (Anourosoricini, Blarinini, Neomyini, Notiosoricini, Soricini) - Reumer (1998). Celkem podčeleď Soricinae tvoří dle aktuálních názorů 181 recentních druhů, z nich 86 patří do rodu *Sorex* (Soricini), který charakterizuje generalizovaný stav většiny znaků s absencí specializovaných přestaveb (Burgin & He 2018).

Centrální skupinou rodu (přinejmenším z hlediska charakteru rozšíření a uplatnění v současných společenstvech) je druhový okruh *Sorex araneus* (Fumagalli et al. 1996, Polly et al. 2013). Z evolučního hlediska jde bezpochyby o neúspěšnější linii celé podčeledi, a to přesto, že fakticky čítá pouhých 10 recentních druhů (Mackiewicz et al. 2017). Jde o skupinu souvisle osídlující celou holoarktickou oblast od západní Evropy až po severovýchodní pobřeží Severní Ameriky, vnitřně diverzifikovanou velkým množstvím specifických chromozomálních ras, s funkčními a evolučními charakteristikami samostatných druhů (Shchipanov & Pavlova 2016).

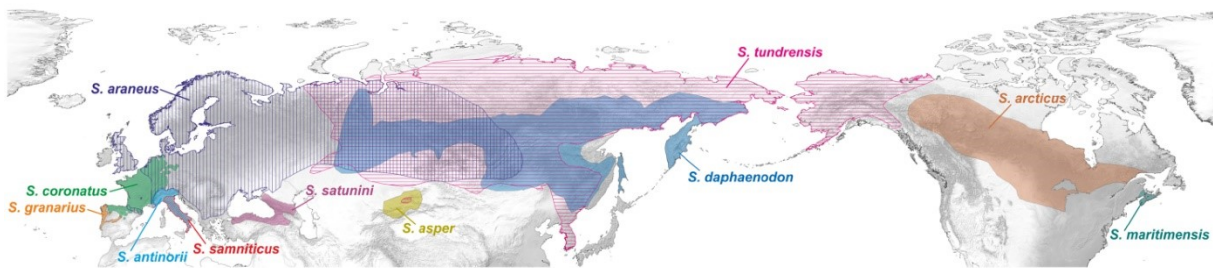
1.1 Skupina *Sorex araneus*: Druhové složení

Nominotypický druh skupiny je *S. araneus* sensu stricto, rejsek obecný, jeden z nejhojnějších savců palearktické oblasti rozšířený od Velké Británie přes Evropu a západní Sibiř až po jezero Bajkal a pobřeží Arktidy (Mackiewicz et al. 2017, Polly 2019). Jde o středně velký druh rejska, jehož délka těla obvykle přesahuje 60 mm a délka zadní končetiny je větší než 11 mm. Oči jsou umístěny mezi koutkem úst a ušními otvory. Ušní boltce jsou malé (<7 mm na délku) a skryty v srsti. Lysá místa se vyskytují na ušních lalůčkách a také na nohách starších rejsků. Kožešina je krátká a hustá s měkkým, sametovým leskem. Srst je hnědá, světlejší na bocích než na zádech a na břiše je šedavě bílá. Starší jedinci jsou tříbarevní: tmavě hnědý hřbet, ale s bledším hnědým pruhem podél boků a se světlým břichem. Neexistuje žádný rozdíl ve velikosti mezi samci a samicemi a stanovení pohlaví z vnějších znaků může být obtížné, zejména u nedospělých jedinců (Shchipanov & Pavlova 2016).

Sesterským druhem *Sorex araneus* sensu stricto (Obr. 1) je *S. satunini*, v minulosti považovaný za jeho poddruh (Grigoryeva & Sycheva 2011), s areálem v severním Turecku a na Kavkaze (Mackiewicz et al. 2017, Shchipanov et al. 2019). Další bezprostředně příbuzné druhy jsou druhy *S. daphaenodon*, jehož areál se rozkládá od pohoří Ural k pobřeží Tichého oceánu, přes Ruskou federaci, Mongolsko, severovýchodní Čínu a Severní Koreu, *S. coronatus*, obývající území od severního Španělska a Francie po Nizozemí, severní Švýcarsko, Německo, Rakousko až po ostrov Jersey ve Velké Británii (Mackiewicz et al. 2017), *S. antinorii*, v Itálii,

jihovýchodní Francii a v jižním Španělsku (Mackiewicz et al. 2017, Polly 2019), a *S. granarius*, obývající Portugalsko a Španělsko (Taberlet et al. 1994, Mackiewicz et al. 2017).

Skupina *S. araneus* obsahuje i další evoluční linie - reprezentují je *S. arcticus*, přítomný v Kanadě a na severu Spojených států, *S. maritimensis*, omezený na Nové Skotsko a Nový Brunšvik v Kanadě, *S. asper*, vyskytující se v pohoří Ťan-Šan na hranici Číny, Kazachstánu a Kyrgyzstánu (Mackiewicz et al. 2017, Polly 2019), a *S. tundrensis*, rejsek osídlující Aljašku a celou Sibiř, od arktické tundry až po stepi, s preferencí otevřenějších a sušších stanovišť než jiné druhy rodu *Sorex* (Burgin & He 2018, Rofes et al. 2016). V průběhu posledního glaciálu zasahoval areál tohoto druhu (?) až do střední Evropy (Prost et al. 2013).



Obr. 1: Současná distribuce druhů patřících do skupiny *Sorex araneus* a její sesterské linie. (převzato z Mackiewicz et al. 2017)

Areály *S. tundrensis*, *S. daphaenodon* a *S. araneus* se široce překrývají ve východní části evropského Ruska a na jihu západní Sibiře, rozšíření *S. coronatus* a *S. araneus* sensu stricto se překrývá v Holandsku, Německu a Švýcarsku. Areály zbývajících druhů jsou parapatrické a kontaktní zóny jsou úzké (Shchipanov & Pavlova 2016).

Alfa taxonomie většiny taxonů skupiny *S. araneus* doznala nemalých změn: např. *S. tundrensis* byl původně považován za poddruh *S. arcticus* (Junge et al. 1983), podobně jako *S. maritimensis* (Stewart et al. 2002). Nové analýzy také jasně oddělují druhy *S. granarius* a *S. coronatus*, kteří žijí v sympatrii na severu Španělska (López-Fuster et al. 1999). Nejbližší sesterskou linií ke komplexu *S. araneus* je apeninský rejsek *S. samniticus*, který je endemický pro italský poloostrov (Fumagalli et al. 1996) a bývá zmiňován i v souvislosti se staropleistocenní formou *S. runtonensis* (Kotsakis et al. 2003).

1.2 Skupina *Sorex araneus*: Energetická bilance

Pro rod *Sorex* je příznačná malá velikost (tělesná hmotnost většiny druhů se pohybuje od 2 g do 16 g) (Burgin & He 2018, Shchipanov & Pavlova 2016), jíž odpovídají extrémně vysoké hodnoty bazálního metabolismu - BMR (Ochocińska & Taylor 2005). Energetický metabolismus a související behaviorální úpravy jsou proto v případě rejsků klíčovými faktory adaptivní dynamiky a přežívání v podmínkách výrazné sezonality. Celkový výdej energie a jeho změny v průběhu roku ovlivňují charakter aktivity, stavbu úkrytů, sezónní změny tělesné hmotnosti a účinnost tepelné aklimatizace (Taylor 1998). Vysoký metabolismus s polyfázickou aktivitou, charakteristickou pro rejsky, se může stát kritickým problémem v podmínkách vysoké teploty prostředí, představuje však optimální predispozici k osídlení chladného prostředí vyžadujícího průběžnou aktivní tepelnou produkci (Shchipanov et al. 2019).

Maximální metabolické rychlosti, indukované studenou expozicí a intenzivní aktivitou pro vyhodnocení aerobní rezervy u *S. araneus*, byly použity jako indikátor potenciálu metabolických omezení. Naměřené hodnoty udávají 216-258 % předpokládaných u „standardního“ savce se stejnou tělesnou hmotností. Měření provedené Ochocińskou & Taylorem (2005) udává průměrnou BMR, měřenou u šesti druhů rodu *Sorex*, mezi 261 % a 366 % hodnot očekávaných u „typického“ savce stejné tělesné hmotnosti, toto měření bylo ale provedeno laboratorně, u rejsků s nižší aktivitou, a nelze tedy jeho výsledky udávat za metabolické rychlosti divokých rejsků, tyto hodnoty se zatím nepodařilo odhalit. Maximální rychlost metabolismu nebyla vysoká v poměru k BMR, což vedlo k relativně úzké aerobní rezervě u *S. araneus*, aerobní rezerva může být použita v obdobích neočekávaně vysokých energetických nároků v proměnlivém prostředí, pokud je aerobní rezerva malá, zvíře má malou kapacitu pro případné zvýšení metabolické aktivity, což může následně snížit jeho kondici. Studie též poukazuje na to, že *S. araneus* má vysoké energetické náklady na život a pracuje v blízkosti svých limitů, vysoká rychlost metabolismu a aktivní způsob života může být rozhodující z hlediska omezení vývoje malé tělesné velikosti (Ochocińska & Taylor 2005). Extrémně vysoký metabolický obrat souvisí s pozoruhodnou rychlostí a pohyblivostí rejsků a s jejich aktivitou, jsou schopni přizpůsobit se vodním, alpským nebo arktickým podmínkám (Shchipanov et al. 2019).

Neschopnost skladování velkého množství tělesného tuku (Churchfield et al. 2012), spolu s trvalou potřebou vysoké rychlosti metabolismu, vyžaduje též konstantní příjem

vysokoenergetické potraviny, s výrazným podílem oportunistické predace využívající široké spektrum místně dostupných potravních zdrojů (Churchfield et al. 2012, Ochocińska & Taylor 2005). Průměrný interval příjmu potravy se v zajetí pohybuje mezi 3 až maximálně 5 hodinami (Schipanov et al. 2019). Na rozdíl od bělozubek, rejskové rodu *Sorex* nemají možnost kompenzace nedostatku potravy snížením metabolismu (Taylor 1998, Ochocińska & Taylor 2005), nejsou schopni ani delší hibernace, hypotermie nebo denní strnulosti. Musí zůstat aktivní a průběžně hledat potravu, bez jídla nedokáží přežít ani krátká období (Shchipanov et al. 2019). Mimořádné energetické nároky a vypjaté energetické bilance jsou zdrojem vysoké vnitrodruhové i mezidruhové konkurence (Shchipanov & Pavlova 2016) s extrémními náklady na vymezování a obhajobu teritorií. Agresivní interakce s ostatními rejsky jsou nejčastější ve fázi nejvyšší populační hustoty, tj. koncem léta a podzimu (Ochocińska & Taylor 2005).

Vypjatou energetickou bilanci lze za těchto okolností kompenzovat pouze zvýšením efektivity potravní aktivity a oportunistickým využíváním různých potravních zdrojů. Efekt mezidruhové kompetice lze omezit specializací na odlišné potravní zdroje, v typickém případě korelované s odlišnou tělesnou velikostí (Horáček 1985, Shchipanov & Pavlova 2016).

Druhé kritické období spotřeby energie je během reprodukce. Náklady na energii během březosti jsou podstatně zvýšeny u rejsků obecných i jiných *Soricinae*. Příjem energie, odhadovaný z hlediska spotřeby potravy, je u březích samic přibližně 120 % tělesné hmotnosti ve srovnání s 80-90 % u nereprodukčních samic. Rejssek obecný, jako jiní *Soricinae*, má také velkou velikost vrhu, což rovněž energetické nároky reprodukce výrazně zvyšuje (Shchipanov et al. 2019).

1.3 Skupina *Sorex araneus*: Prostředí a habitat

Rejssek obecný, *Sorex araneus* sensu stricto, obývá širokou škálu stanovišť v mírném pásu, od lesů, travních porostů a břehů až po živé ploty a zahrady. Značné narušení prostředí, mu příliš nevádí, protože se přizpůsobil mnohým místům, která člověk vytvořil nebo upravil. Rejssek obecný má polyfázickou aktivitu s 3-5 hod. aktivními fázemi během dne i v noci, v zimě, i v létě, ovlivňovanou ovšem také momentálními povětrnostními podmínkami (Shchipanov et al. 2019). *S. araneus* upřednostňuje stanoviště, která jsou vlhká, s bohatším vegetačním krytem a dostatečně vyvinutou vrstvou opadu. V zimním období aktivuje pod sněhovou pokrývkou. Polly (2019) vymezuje, na základě rozboru klimatických charakteristik

osídlených oblastí, mezní podmínky areálu teplotou nejchladnějšího měsíce od -30 °C do 10 °C, resp. od 4 °C do 24 °C v nejteplejším měsíci, s nejčastějším výskytem v rozmezí 14-18 °C. Množství srážek optimální pro výskyt rejsků je 500-700 mm za rok, jejich adaptibilita však spadá do rozmezí 200-1100 mm za rok (Polly 2019).

V zimě je rejsek obecný aktivní na povrchu země, kde ve vegetaci hledá kořist, ale také využívá tunelů pod zemí, které jsou konstruovány jinými drobnými savci, jako jsou například hraboši, myši a krtci, kteří jsou při hrabání více zdatní. Rejskové jsou dostatečně fyzicky flexibilní, aby se mohli pohybovat malými prasklinami a trhlinami v zemi. Přijímají útočiště a hnízda v doupatech v podzemí, nebo pod kládami a v travách na povrchu země (Shchipanov et al. 2019). Značnou část dne rejskové tráví hledáním potravy, což je může vystavit nepříznivým teplotám a značným nákladům na termoregulaci. Při nízké teplotě může pohyb z části nahradit termoregulační výrobu tepla, touto substitucí lze do značné míry eliminovat termoregulační náklady u aktivního zvířete. Nízká dostupnost vody v kombinaci s vysokými teplotami může být považována za faktor určující jižní hranici geografického rozsahu u rejsků rodu *Sorex* (Ochocińska & Taylor 2005).

Rejsek obecný je samotářské zvíře, které netvoří stabilní sociální skupiny, ale to neznamená, že není v interakci s ostatními příslušníky svého druhu. Komunikace mezi rejsky je založena hlavně na čichových signálech a na produktech pachových žláz, jež jsou používány k označení teritoria (laterální žlázy na bocích těla mezi předními a zadní končetinami). Jedná se o malé, vysoce vaskularizované oblasti, oválného tvaru a ohraničené krátkými, tuhými chlupy. Obě pohlaví mají tyto žlázy, ale nejvíce jsou význačné u dospělých samců, kteří produkují mastný, aromatický sekret, který je roztírán na vegetaci při průchodu kolem. Štiplavý zápach se liší podle pohlaví a druhu. Pach je tvořen také výkaly, které jsou ukládány na strategických místech při hledání a zkoumání okolí. Teritoria dospělých samců se navzájem překrývají s dospělými samicemi a mladými jedinci, kteří se široce potulují při hledání partnerů (Shchipanov et al. 2019).

1.4 Skupina *Sorex araneus*: Potravní nika

Rejskové rodu *Sorex* jsou aktivními predátory bezobratlých (Ochocińska & Taylor 2005), syntopické druhy se typicky odlišují velikostí těla škálujíc rovněž preferovanou velikost kořisti. Struktura společenstev půdních bezobratlých je zásadním faktorem biotopové

distribuce rejsků (Shvarts & Demin 1994). Různá distribuce kořisti v půdním sloupci a její optimální velikost korelovaná s tělesnou velikostí jednotlivých druhů rejsků představují hlavní faktory umožňující syntopický výskyt více druhů ve stejném prostředí (Shchipanov & Pavlova 2016). Malé druhy jsou epigeální, žijí se hlavně členovci a mají relativně úzkou šířku niky. Větší druhy, jako *S. araneus*, jsou obvykle hypogeální a rozšiřují potravu o žížaly a jiné půdní bezobratlé (Shchipanov et al. 2019).

Rejsek obecný loví kořist aktivně na povrchu země a také tu ukrytou v půdě (Shchipanov et al. 2019). Potravní nika rejsků rodu *Sorex* je obecně velmi široká a zahrnuje několik desítek druhů bezobratlých patřících k různým řádům a třídám. Specifickým rysem nutriční adaptace ale nemůže být přizpůsobení se konkrétním skupinám potravinových objektů, protože množství převládající skupiny bezobratlých se mění v průběhu roku. Předpokládá se, že rozdíly ve velikosti těla rejsků jsou ve značné míře spojené s velikostí jejich hlavní kořisti, ale nemusí být vždy genetické povahy. Kořist musí být doplňována v krátkých časových intervalech, tím je ovlivněna denní aktivita zvířat (Shchipanov & Pavlova 2016).

Většina druhů rejsků sdílí podobný způsob života, jímž je slídění po bezobratlých v horních vrstvách půdy a lesním opadu (Shvarts & Demin 1994). Specifické úpravy dentice a mastikačního aparátu rejsků představují pak ideální predispozici k širokospektré predaci a optimálnímu využití měnící se struktury lokálně dostupných potravních zdrojů. Generalizovaný stav těchto znaků u rodu *Sorex* představuje v tomto ohledu vrchol adaptivní evoluce a neudivuje, že jejich dentální fenotyp představuje vysoce konzervativní znak celého rodu (Shchipanov & Pavlova 2016).

1.5 Skupina *Sorex araneus*: Rozmnožování

Soricinae mají dvoudílnou nebo dvourohou dělohu, placenta je pokročile diskovitá s endoteliochoriálním nebo hemochoriálním spojením mateřských tkání s embryem (Shchipanov et al. 2019). Vaječník mladých samic, a pohlavně nezralých samic, je velmi malý a má tvar hladkého oválu, u pohlavně zralých samic je mnohem větší a jeho tvar připomíná moruše. Spodní část vagíny je zploštělá dorzoventrálně a močová trubice probíhá v tkáních její ventrální stěny. Klitoris je malý a nenápadný (Brambell 1935). Varlata nesestupují úplně dolů, ale zůstávají uvnitř hlavní tělní dutiny a jsou viditelná jako velké otoky po obou stranách řiti, masivně nabobtnají při sexuální zralosti. Penis je rovný a dlouhý, zužující se v distálních částech

a viditelný pouze při extrudování. Samci i samice se obvykle stávají sexuálně zralými až po přezimování - ve druhém kalendářním roce života (Shchipanov et al. 2019).

Samice rejsků obecných patří k nejvíce promiskuitním samicím savců. Sklon k vícenásobnému páření u samic ukazuje, že konkurence spermií je důležitým selektivním tlakem formující samčí kopulaci. Průměrná velikost vrhu se rovná počtu bradavek (Shchipanov et al. 2019), což je kolem šesti mláďat, mléčné žlázy jsou v břišní pozici (Brambell 1935). Energetické nároky reprodukce jsou velmi značné a velikost vrhu zpravidla značně převyšuje počet potomků při odstavu. Důvod, proč samice investují do zjevné nadprodukce potomků, může být spojen s výraznou disperzí odstavených potomků (Shchipanov et al. 2019). Samice rejsků produkují několik po sobě následujících vrhů v sezóně. Doba rozmnožování, jak ukazuje výskyt březích zvířat, trvá od května do října včetně. Březost a laktace není kratší než 13 dní a pravděpodobně nepřekračuje dobu 19 dnů (Brambell 1935).

Novorozenci rejsků jsou altriciální, nemají srst a oči nejsou při narození otevřené. Postnatální vývoj je rychlý a probíhá uvnitř hnízda před odstavem. Po devíti dnech je srst viditelná jako měkká, zespodu šedá. A v 11.-13. dni se objevují charakteristické červené špičky zubů. Prsty se oddělují v 11.-12. dni a ve 14. dni se zvyšuje tělesná hmotnost na 5-7 g (blízko hodnoty odstavu). Novorozenci jsou schopni se jen plazit a postaví se na nohy až 11. den. Ve věku 18 dnů se pohybují bez podpory (Shchipanov et al. 2019) a po 20-25 dnech opouštějí hnízdo (Shchipanov et al. 2019, Brambell 1935). Průměrný počet embryí ukazuje, že v červnu je o něco vyšší než v květnu, a že v pozdějších měsících sezóny výrazně klesá. Velikost vrhu po červnu také klesá (Brambell 1935).

Tělesná hmotnost mladých rejsků může během prvního roku života dosáhnout až 8 g, ale na podzim a v zimě klesá přibližně na 5,5-7,5 g, tyto mladé rejskové přezimovávají jako pohlavně nezralí (Shchipanov et al. 2019, Brambell 1935). Hmotnost sexuálně zralých samic se liší od 6 do 15 g, ale většina z nich váží 10 až 13 g (Brambell 1935). Na konci své druhé letní sezóny rejskové vykazují zřetelné známky stárnutí: šupinatý vzhled hlavy a krku, postupně lysý ocas a nohy mohou být červené a velmi oteklé (Shchipanov et al. 2019). Je pravděpodobné, že dospělí jedinci umírají koncem léta a podzimu, jen výjimečně žijí po listopadu. Neexistují žádné důkazy, že by nakonec přežili a znovu se rozmnožili (Brambell 1935).

Dehnelův fenomén - redukce velikosti v zimním období, je bezpochyby, do značné míry, ovlivněna specifikami reprodukčního cyklu (Shchipanov et al. 2019). Vypadá to, že

existuje jasná hranice velikosti, kterou mladý exemplář nemůže překročit bez ohledu na svůj kalendářní věk. Tato podmínka se mění pouze po dosažení sexuální aktivity - po vstupu do raného zimního období. V březnu je vidět určitý nárůst tělesné délky rejsků, v dubnu je zaznamenán prudký nárůst, jenž je bezpochyby spojen s jejich sexuální aktivitou. Pokud by se jednalo pouze o samce, dalo by se předpokládat, že jde o výsledek zvětšení varlat a "tlačení" na tělo. Samice však také rostou a ve stejném rozsahu, jen s mírným zpožděním. Dubnové vzorky o velikosti menší než 70 mm jsou nepochybně sexuálně nezralé, sexuální zralost je dosažena po 7 měsících věku. Takže i v podmínkách velmi brzkého jara a pozdního teplého podzimu by rejskové nebyli schopni produkovat potomky v roce narození. Mladí v létě dosahují své maximální výšky a ta na podzim postupně začíná klesat, jak stárnou. Snížení tělesné hmotnosti je zřetelné již od listopadu, v lednu je průměrná hmotnost až 5,7 gramu. Úbytek hmotnosti u mladých jedinců, od září do ledna, je tedy 24 % tělesné hmotnosti. Sexuálně aktivní samice jsou, více či méně, těžké jako pohlavně aktivní samci. Pokles hmotnosti samců na podzim vyplývá z jejich sexuálního zklidnění, kdy významná část samic kojí. V hmotnosti mezi březími a kojícími samicemi nebyly nalezeny rozdíly. Pokud jde o mláďata, například v zimních měsících, samci jsou zřetelně lehčí než samice (Dehnel 1949). Změny způsobené Dehnelovým fenoménem jsou reverzibilně se vyskytující i v kostech a dalších tkáních jedince. Morfologické změny, které byly dokumentovány, jsou součástí mimořádného adaptivního procesu, který umožňuje jedincům morfovat, z většího letního fenotypu na zimní fenotyp, snížením velikosti těla. Zvířata mohou částečně kompenzovat vyšší energetický rozpočet v důsledku chladnějších teplot. To by mohlo také snížit absolutní požadavky na potravu (Lázaro et al. 2017). Někteří autoři (např. Churchfield et al. 2012) Dehnelův fenomén nepřijímají v souvislosti s poklesem tělesné hmotnosti z důvodu sexuální nečinnosti, ale udávají pokles tělesné hmotnosti právě z důvodu snížení biomasy potravy v zimních měsících.

2. Evoluční specifika skupiny *Sorex araneus*

Skupina *Sorex araneus* představuje ojedinělý modelový taxon mezioborového studia mikroevoluční dynamiky. Zásadní specifikou je mimořádný rozsah chromozomových přestaveb produkujících lokálně specifické chromozomální rasy, z nichž některé mají charakter reprodukčně izolovaných druhů se všemi funkčními, populačně genetickými a evolučními důsledky speciálních procesů (Searle et al. 2019). K soustavnému výzkumu této problematiky bylo založeno mezinárodní konsorcium ISACC, zohledňující specifické aspekty cytogenetické dynamiky skupiny *Sorex araneus* s ohledem na evolučně biologické, ekologické a další souvislosti (Zima & Searle 2019). Vyústěním těchto výzkumů je pak obsáhlá současná monografie Searle et al. (2019). Práce podporovaná a rozvíjená ISACC přispěla k tomu, že se rejsek obecný stal jedním z předních modelů savců pro studium variability a vývoje chromozomů (Zima & Searle 2019).

2.1 Komplex pohlavních chromozomů skupiny *Sorex araneus*

Klíčovým faktorem mimořádné chromozomální dynamiky skupiny *Sorex araneus* je specifická konfigurace pohlavních chromozomů. Tento objev se odvíjí od studií R. Boveyho, který zkoumal vzorky shromážděné ze Švýcarska a poprvé popsal trisomii pohlavních chromozomů v samčí meióze rejska obecného (Zima & Searle 2019). Skupina *Sorex araneus* má charakteristický pohlavní chromozomový komplex XX/XY_1Y_2 s "X" chromozomem, který je translokací (tandemovou fúzí) mezi "originálním" chromozomem X a autozomem, u samců je tento autozom reprezentován chromozomem Y_2 (Pack et al. 1993, Sharman 1956). Předpokládáme-li stálost koncových segmentů chromozomů (telomer), vyžadoval vznik této konfigurace přeskupení „dvou zlomů“. Jeden zlom proběhl v homologu Y_2 a téměř vedl ke ztrátě terminální centromery, zatímco druhý zlom byl blízko konce jednoho ramene zděděného X chromozomu (Sharman 1956). Chromozom X zahrnuje krátké rameno (označené e) a dlouhé rameno (označené d), dlouhé rameno chromozomu Y_2 je homologní s ramenem d , zatímco jeho velmi malé, krátké rameno (v) vypadá jako centromerická oblast ramena e chromozomu X. Oblast X, která je homologní s Y_2 a také telomerní oblast krátkého ramena X, je časně replikující se v somatických buňkách u samic rejsků, větší část krátkého ramena X se

replikuje později během S-fáze a může být inaktivována. Inaktivace se nikdy nevztahuje na část X homologní s ramenem Y_2 (Pack et al. 1993).

V časných stádiích pachytene je rozsáhlé nehomologické párování mezi X a Y_1 . Dále chromozomy Y_1 a Y_2 párují s celým chromozomem X. Krátké rameno X se chová jako typický chromozom placentálních savců (je inaktivováno v somatických samičích buňkách a je párováno s původním chromozomem Y_1 během samčí meiózy), zatímco dlouhé rameno a malá centromerická oblast se chová jako autozom - uniká inaktivaci a páruje s Y_2 . Homologie X- Y_1 je omezena na malé telomerické oblasti (krátkého ramena X a dlouhého ramena Y_1), které udržují synapsi při pozdním pachytene u samců a unikají inaktivaci u samičích somatických buněk. Inaktivace se nešíří od skutečného X segmentu k translokovanému autozomálnímu materiálu (Pack et al. 1993).

Většina palearktických druhů, s výjimkou *S. samniticus* (Zima & Searle 2019), má počet diploidních chromozomů v karyotypu v rozmezí od $2n = 20$ do $2n = 33$ s konstantním základním počtem ramen $FN = 40$ (Wójcik et al. 2002, Wójcik et al. 2003, Shchipanov & Pavlova 2016). Fylogenetická poloha *S. samniticus* byla vždy kontroverzní. Ačkoli tento druh postrádá XX/ XY_1Y_2 sexuální komplex a představuje odlišný karyotyp od každého jiného eurasijského rejska, *S. samniticus* je morfologicky velmi podobný západoevropským rejskům skupiny *Sorex araneus* (Fumagalli et al. 1996).

Translokace X-autozomu nalezená u rejska obecného je zachována u několika příbuzných druhů a ras, které jsou všechny klasifikovány jako skupina *S. araneus* (Pack et al. 1993). Též chromozomální přeskupení vedoucí ke vzorci XX/ XY_1Y_2 je ojedinělé a toto tvrzení ukazuje na společný původ této skupiny (Fumagalli et al. 1996). Pravděpodobnost výskytu identických chromozomálních přesunů je nízká, proto je lze použít jako markery v pořadí diverzifikačních událostí (Shchipanov & Pavlova 2016).

2.2 Skupina *Sorex araneus*: Chromozomální/karyotypové rasy

Rejsek obecný, *Sorex araneus*, hmyzožravec palearktické oblasti (Searle 1984a), má jeden z nejvíce variabilních karyotypů známých savců (Wójcik & Searle 1988, Searle et al. 2010). Jednotlivé chromozomální kombinace vytváří parapatrnické specializace s různým karyotypem, označované jako chromozomální rasy (Shchipanov & Pavlova 2016). Searle (1984) ukázal, že vznik chromozomálních ras nemusí být provázen morfologickou diferenciací.

Jednotlivé chromozomální rasy lze rozlišit podle souboru metacentrických chromozomů, které jsou odlišné u jednotlivých geograficky izolovaných populací (Zima et al. 1996). Analýza enzymových, molekulárních a morfologických variací ukázala, že rasy lze rozdělit na jednotlivé populace s významnými rozdíly mezi skupinami na každé hierarchické úrovni (Shchipanov & Pavlova 2016). Pro lepší přehlednost jsou jednotlivá ramena chromozomu popsána písmeny abecedy „a“ pro největší a „v“ pro nejmenší (Zima et al. 1996, Searle et al. 2010).

V chromozomálních rasách mohou být chromozomová ramena *g* až *r* (jedná se o 12 ramen, které se podílejí na centrickém polymorfismu - Zima et al. 1996) přítomna jako akrocentrické chromozomy (např. *k*, *o*, *r*) nebo mohou být přítomny v charakteristických chromozomech metacentrických (např. *ko* nebo *kr*), zatímco autozomální metacentrické chromozomy *af*, *bc* a *tu*, a pohlavní chromozomy jsou společné pro všechny populace (Searle 1984, Brünner et al. 2002). V místě, kde přicházejí chromozomální rasy do styku, dochází k hybridizaci. Jestliže se hybridizace účastní rasy nesoucí metacentrická ramena, vznikají komplexní heterozygoti (hybridi, kteří vykazují řetězové nebo kruhové multivalenty s monobrachiálními homology - např. *o-ok-kr-r*) během metafáze I při meióze (Searle 1984, Brünner et al. 2002), kteří mohou mít, kvůli karyotypovým přesmykům a reprodukční izolaci, sníženou fertilitu (Searle 1984a, Polly et al. 2013). Ale hybridy, označováni za jednoduché Robertsonovské heterozygoty, nejsou nijak znevýhodněni, oproti ostatním jedincům a jejich plodnost je s nimi srovnatelná (Searle 1984a).

V roce 1984 popsal Searle (1984a) nové 3 chromozomální rasy z oblasti Velké Británie a tím počet známých chromozomálních ras zvýšil na 12, nové rasy byly charakterizovány následujícími rameny: Rasa Aberdeen (Ab) XX/XY_1Y_2 , *af*, *bc*, *gm*, *hi*, *jl*, *ko*, *np*, *q/r*, *tu* vyskytující se v severozápadním Skotsku. Rasa Oxford (Ox) XX/XY_1Y_2 , *af*, *bc*, *gm*, *hi*, *jl*, *kq*, *no*, *q/r*, *tu* vyskytující se v jižním Skotsku a v centrální a severní Anglii. Rasa Hermitage (He) XX/XY_1Y_2 , *af*, *bc*, *gm*, *hi*, *j/l*, *k/o*, *n*, *p*, *q*, *r*, *tu* popsána z jižní Anglie. V roce 1996 provedli Zima et al. (1996) revizi všech známých chromozomálních ras a jejich počet byl zvýšen na 50. Následně v roce 2000 bylo zveřejněno dalších devět chromozomálních ras z evropského Ruska (Bulatova et al. 2000), v roce 2002 publikovali Brünner et al. (2002) další objevenou chromozomální rasu z Německa a po něm Wójcik et al. (2003) udávají počet chromozomálních ras rovnající se 68. Shchipanov & Pavlova (2016), v jejich článku z roku 2016, zvyšují číslo chromozomálních ras na 75.

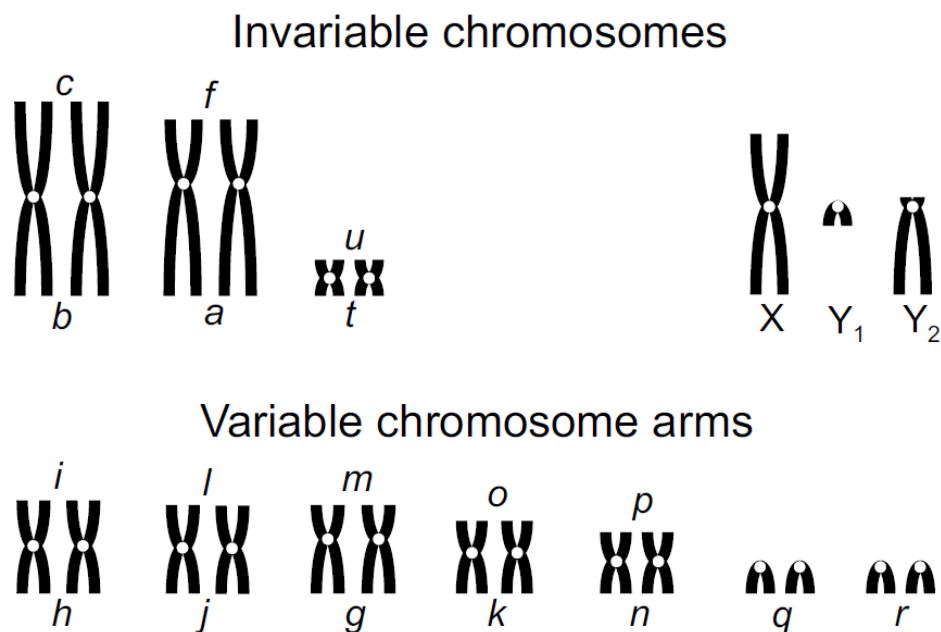
Celkový počet chromozomální ras byl prozatím tedy stanoven na 75 (Shchipanov & Pavlova 2016). Každá z těchto ras se liší přítomností nebo nepřítomností produktů Robertsonovských fúzních mutací (Searle 1984a). Karyotypová evoluce u *S. araneus* je též opakováním Robertsonovských fúzí (Wójcik & Searle 1988), které jsou v této skupině neobvykle časté (Polly 2019).

2.3 Skupina *Sorex araneus*: Robertsonovský polymorfismus

Karyotypový polymorfismus Robertsonovského typu, který poprvé popsal Sharman (1956), se vyznačuje různým počtem chromozomů u jednotlivců v populaci, počet ramen chromozomu v karyotypu zůstává neměnný. V oblastech polymorfismu se může určité chromozomové rameno vyskytovat nepřipojené (jedná se o akrocentrické rameno) nebo fúzované k jinému ramenu (metacentrické rameno) - Shchipanov et al. (2014). Zbývajících šest autozomálních ramen (*a, b, c, f, t, u*) je vždy kombinováno v metacentrických ramenech *af, bc* a *tu* (Wójcik & Searle 1988, Searle 1986, Horn et al. 2012). Pro každou kombinaci polymorfního ramene mohou být rozpoznány tři karyotypy: homozygotní metacentrické, heterozygotní a homozygotní dvojitě akrocentrické (Searle 1986). Každá rasa je charakterizována jedinečným souborem metacenter tvořených společnými chromozomálními rameny (Obr. 2), a proto Robertsonovský polymorfismus zahrnuje různé kombinace stejných ramen v různých rasách (Searle 1986). Všechny chromozomální rasy skupiny *S. araneus* jsou charakterizovány metacentrickým ramenem *jl* (Wójcik et al. 2002).

Každé rameno *g* všech ras je rozděleno na dvě sady – nekondenzované a následně fúzované. Sada ras specifických fúzovaných chromozomů v každé skupině ramene je poté uspořádána podle velikosti. První kombinace jsou tedy *g, gi, gk, gm, go, gq* a *gr*. V rámci těchto skupin byly rasy uvedeny stejným způsobem podle fúze dalšího ramene *h* (Zima et al. 1996). *S. araneus* má tedy karyotyp XX/XY_1Y_2 , *af, bc, gm, h/i, jl, k, n, o, p, q, r, tu* (Taberlet et al. 1994). Buněčné mechanismy pro vypořádání se s Robertsonovskými fúzemi a s polymorfismem byly získány u rodových populací skupiny *Sorex araneus*, pravděpodobně s příchodem komplexního pohlavního chromozomového systému, který také zahrnuje Robertsonovské fúze a heterozygotitu u samčího pohlaví (Brünner et al. 2002).

Stupeň vlivu karyotypních rozdílů na omezení průtoku genů a vytváření podmínek pro vznik populací, s potenciálně nezávislým evolučním osudem, je nejdůležitější v hybridních zónách (Shchipanov & Pavlova 2016), ve kterých je nízká úroveň polymorfismu (Searle 1986). Tam, kde parapatrické karyotypické rasy navazují kontakt, způsobují Robertsonovské nekompatibility hybridní zóny. Hybridní zóny působí jako částečné, ale neúplné překážky pro tok genů a brání tomu, aby se diferencované rasy staly fenotypicky homogenní, hybridní nezpůsobilost může v zásadě vést ke speciaci (Polly et al. 2013).

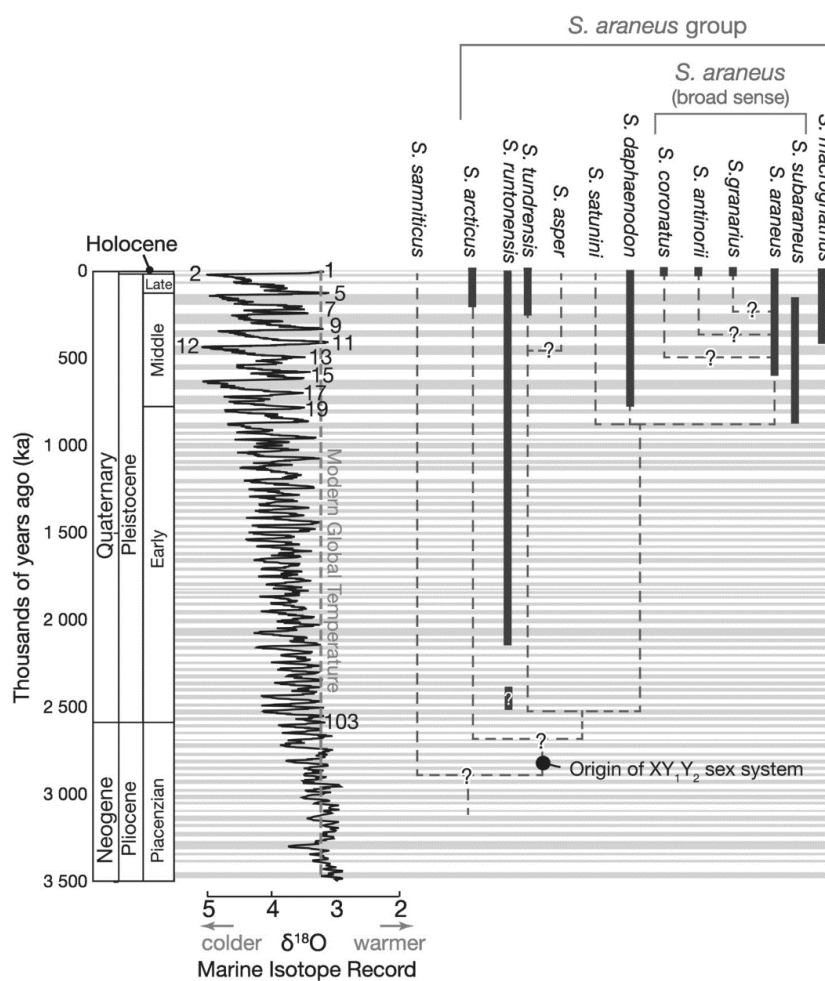


Obr. 2: Diagram ukazující různé chromozomy v karyotypu *Sorex araneus*. Tři páry dvouramenných autozomů *af*, *bc* a *tu* jsou neměnné, zatímco ostatní chromozomální ramena *g-r* se mohou vyskytovat jako akrocentrické a/nebo spojené dohromady jako různé metacentrické chromozomy tvořící odlišné karyotypové rasy. (převzato z Wójcik et al. 2002)

2.4 Skupina *Sorex araneus*: V kontextu čtvrtohorní historie

Holoarktický areál skupiny *Sorex araneus* je oblastí, která byla v plném rozsahu vystavena vlivu klimatických oscilací čtvrtohorní minulosti - střídání ledových a meziledových dob, glaciálů a interglaciálů, včetně přímého vlivu kontinentálního zalednění a rozšiřování periglaciální zóny v glaciálních úsecích. Všechny tyto skutečnosti byly velmi pravděpodobně klíčovými faktory, které specifika této skupiny ovlivnily (Polly et al. 2013, Mackiewicz et al. 2017, Polly 2019).

Předpokládá se, že v glaciálních úsecích opakovaně docházelo k rozpadu větších populací a jejich roztržení do menších izolovaných ostrůvků, kde byly vystaveny ostrému selekčnímu tlaku a genetickému driftu. Následkem toho došlo k vývoji odlišných linií s různou genotypovou konstitucí, z nichž některé mohly v teplejších obdobích (interglaciály) dále expandovat. Opakovaná rozšíření a regrese mohla zvýšit genetickou diferenciaci a speciaci (Mackiewicz et al. 2017). Předek této skupiny tedy nejspíše v interglaciálním období expandoval a glaciální období přežíval v glaciálních refugiích, ve kterých mohlo docházet ke genetickým přestavbám, ústících do vzniku obligatorního Robertsonovského polymorfismu, speciaci, jako prostředku zrychlené genotypové adaptace, a vzniku chromozomálních ras. Glaciální refugia mohla způsobit selekci metacentrických kombinací, které následně vedly ke speciaci *S. coronatus*, *S. granarius* a *S. antinorii* (Obr. 3), touto hypotézou by se dal vysvětlit i původ chromozomálních ras u *S. araneus* sensu stricto (Polly 2019).

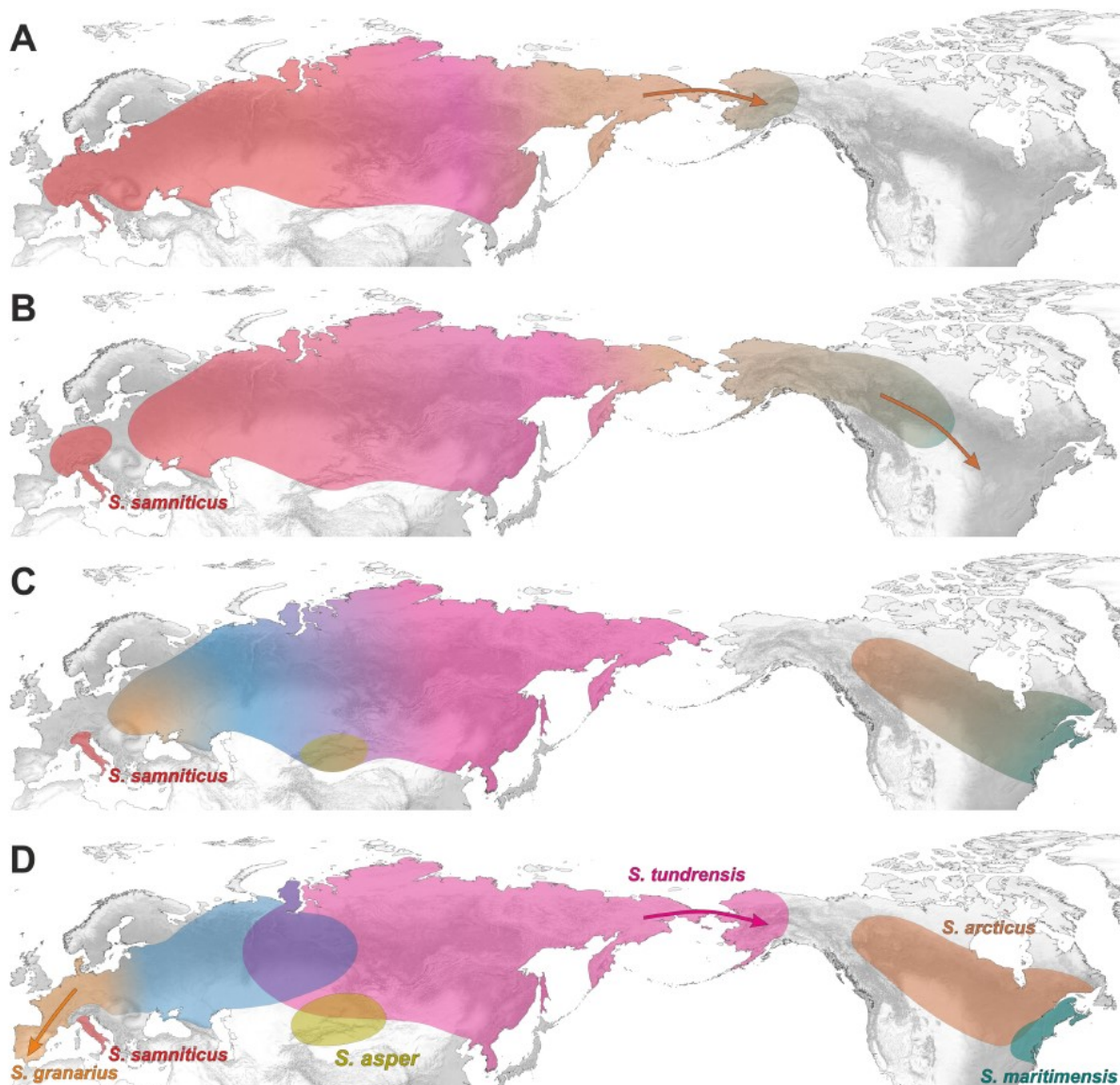


Obr. 3: Fylogenetické vztahy recentních a fosilních druhů skupiny *Sorex araneus*. Přerušované linie ukazují shodné fylogenetické vztahy recentních taxonů a silné černé linie ukazují známý časový rozsah

druhů založený na fosilních výskytech. Křivka vlevo ukazuje glaciální a interglaciální cykly naměřené v záznamu izotopu mořského kyslíku ($\delta^{18}\text{O}$). Glaciální fáze jsou označeny vodorovnými šedými pruhy na pozadí. Malá čísla na křivce ukazují posledních devět interglaciálních mořských izotopových stupňů (MIS). (převzato z Polly 2019)

Klima kvartérních interglaciálů bylo mírnější a vhodné stanoviště mohlo propojit všechna dřívější refugia a mohlo zahrnovat celou Eurasii. S každým postupně intenzivním ledovcovým cyklem by se nespojitosti v rozsahu zvýšily. Postupná roztříštěnost stanoviště v návazných cyklech mohla vytvořit stále izolovanější „ostrov“, které tvořily jádra pro speciaci. Tato hypotéza je však pouze jenom spekulativní, protože v současné době není podložena fosilním důkazem. S ohledem na fosilní záznam lze předpokládat, že *Sorex araneus* sensu stricto zvládl přečkat nejméně 10 ledovcových cyklů, přičemž poslední ledovcový cyklus trval téměř 60 000 let, nebo ještě déle v závislosti na tom, kdy je definován jeho začátek (Polly 2019). Dlouhé období alopatické separace v glaciálních refugiích bylo doprovázeno fenotypovou diferenciací v důsledku driftu nebo snad selekce. Nicméně, množství diferenciace je menší než množství, které by se nahromadilo driftem (nebo diverzifikačním výběrem) během doby před sekundárním kontaktem, což naznačuje, že se následně alespoň nějaká diferenciace ztratila (Polly et al. 2013).

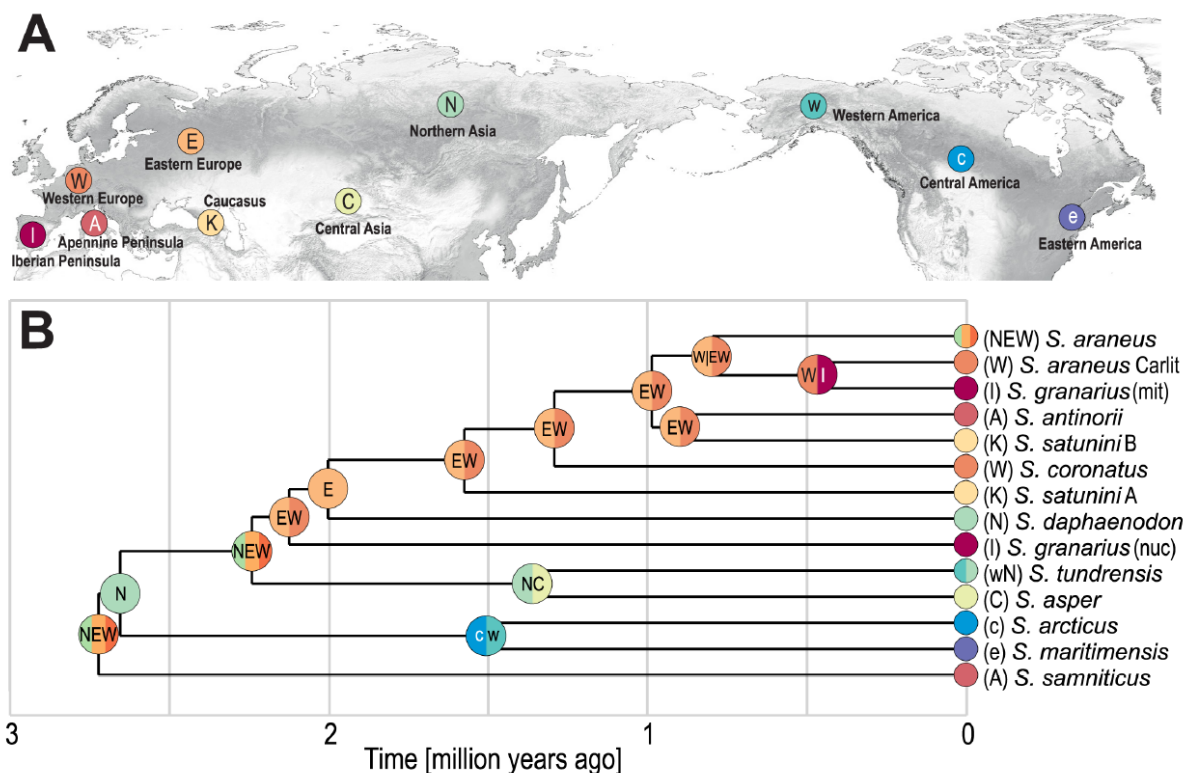
Evoluční historie též nabízí hypotézu silně spjatou s postupnými cykly spojující Eurasii se Severní Amerikou přes Beringův pozemní most. Tato hypotéza udává, že před 3 miliony let začala globální hladina moře klesat pod současnou hladinu v důsledku pleistocenních zalednění (Mackiewicz et al. 2017). Skupina *Sorex araneus* vznikla ve východní části palearktické oblasti a dvě formy postupně kolonizovaly Severní Ameriku právě přes Beringův průliv (Obr. 4). Tato kolonizace proběhla dvakrát, první šíření vedlo k druhu *Sorex arcticus*, při druhé kolonizaci Severní Ameriky překročil Beringův průliv rejsek druhu *Sorex tundrensis* (Fumagalli et al. 1996). Po oddělení *S. tundrensis* a *S. asper*, předkové jiných recentních linií *Sorex* osídlili oblast Evropy. Současné linie *S. arcticus* a *S. maritimensis* vznikly v rámci struktur raného pleistocenního *S. runtonensis* nebo *S. subaraneus* pravděpodobně v severovýchodní Asii (Mackiewicz et al. 2017). Obě linie jsou vysoce polymorfní a jejich rozlišení je obtížné (Rofes et al. 2016).



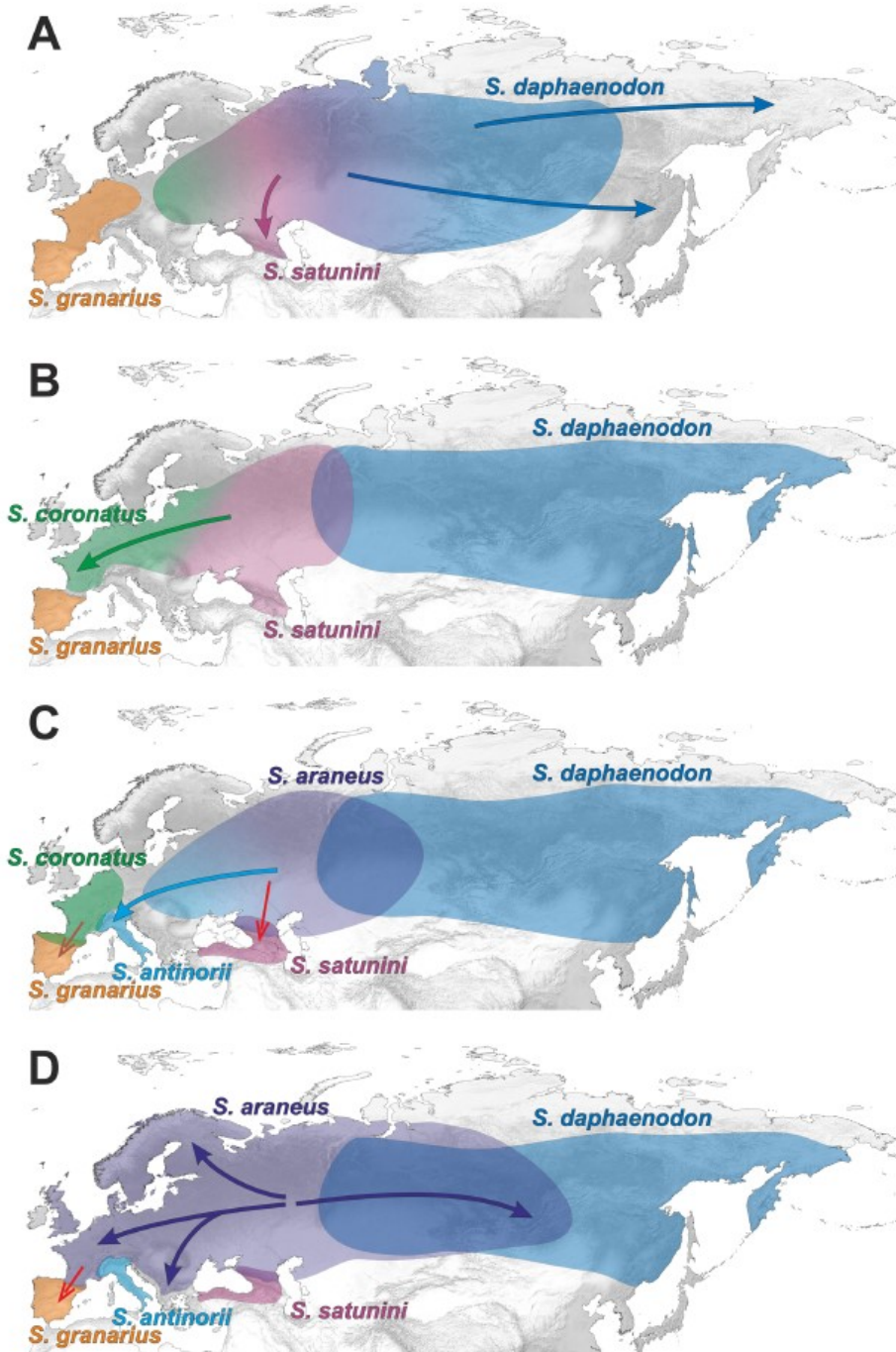
Obr. 4: Hypotetický scénář pro geografickou disperzi skupiny *Sorex araneus*. **A.** (před 3,5-2,7 miliony let) Populace předků je rozšířena v celé Eurasii a migruje na Aljašku přes pozemní most, který existoval v místě současného Beringijského průlivu. **B.** (před 2,7-2,4 miliony let) Linie *S. samniticus* se objevuje v západní Evropě. (Tento druh přežil dodnes na Apeninském poloostrově.) Aljašská populace expanduje do Severní Ameriky. **C.** (před 2,4-2,2 miliony let) Přistěhovatelská populace zaujímá centrální a východní regiony Severní Ameriky. Předci současných linií *Sorex* se objevují v populacích Eurasie a Severní Ameriky. **D.** (před 2,2-1,4 miliony let) Euroasijská populace se dělí na západní a východní linie. Západní populace se šíří do Evropy a dává původ *S. granarius*, který je v současné době omezen na Pyrenejský poloostrov. Východní populace se diferencuje na *S. tundrensis* a *S. asper*, zatímco severoamerická populace na *S. arcticus* a *S. maritimensis*. *S. tundrensis* migruje na Aljašku přes Beringův průliv. (převzato z Mackiewicz et al. 2017)

2.5 Skupina *Sorex araneus*: Hypotetický vývojevý scénář

Analýza historie biogeografie předků současných linií skupiny *Sorex araneus* naznačuje výskyt této skupiny v celé Eurasii, od západu Evropy až po sever Asie. Tyto oblasti též naznačují pravděpodobný rozsah areálu bazálních linií (Obr. 5). Na základě fylogeografických analýz a molekulárního datování štěpných událostí navrhli Mackiewicz et al. (2017) hypotetický scénář evoluce a areálové historie skupiny *Sorex araneus*. Kořenová diverzifikace jednotlivých linií je předpokládána na hranici Pliocén-Pleistocén před 2,7 miliony let, kdy se oddělila linie *S. samniticus*. Severoameričtí rejskové se rozdělili na *S. maritimensis* a *S. arcticus* před 1,5 miliony let a asijské rejskové *S. asper* a *S. tundrensis* se rozešli od původní skupiny před 1,4 miliony let. Postupná diverzifikace *S. araneus* sensu stricto a blízkce příbuzných taxonů začala přibližně před 2 miliony let oddělením od linie *S. daphaenodon*. Radiace *S. araneus* sensu stricto začala před 800 tisíci lety (Mackiewicz et al. 2017).



Obr. 5: Hypotetická geografická distribuce linií *Sorex araneus*. **A.** Předpokládané biogeografické regiony. **B.** Fylogenetický strom za předpokladu dvou linií *S. granarius*. První divergence nastala před oddělením *S. daphaenodon*, jak ukázala nukleární data (nuc). Další linie vyplývá z introgrese mitochondriální DNA u *S. araneus* (mit). (převzato z Mackiewicz et al. 2017)



Obr. 6: Hypotetický scénář geografické disperze skupiny *Sorex araneus*. Pokračování Obr. 4. Pro jasnost byla vynechána distribuce *S. samniticus*, *S. asper* a *S. tundrensis*. **A.** (před 2,0-1,3 miliony let) Západoasijská populace se šíří na východ a dává vznik *S. satunini*. **B.** (před 1,3-1,0 miliony let) *S. daphaenodon* se šíří do východní Asie a *S. coronatus* vzniká v západní Evropě. **C.** (před 1,0-0,8 miliony let) Od evropské populace se odděluje *S. antinorii* a *S. araneus* sensu stricto. Jižní migrace jejich předků vede k introgresi do mitochondriální DNA *S. satunini* na severu Kavkazu (červená šipka). Podobně migrace *S. coronatus* na Pyrenejský poloostrov vede k introgresi do chromozomu Y *S. granarius* (hnědá šipka). **D.** (od 0,8 milionů let) *S. araneus* sensu stricto expanduje na sever, západ a východ. Na

Pyrenejském poloostrově proniká do mitochondriální DNA *S. granarius* (červená šipka). Pro jasnost byla vynechána distribuce *S. coronatus*. (převzato z Mackiewicz et al. 2017)

Přibližně před 2,2 miliony let se euroasijská skupina *Sorex araneus* rozšiřovala jako západní a východní linie, existujícím potomkem linie západní může být *S. granarius*, dnes omezený pouze na Pyrenejský poloostrov, zatímco východní linie dala později vznik *S. tundrensis* a *S. asper*. *S. tundrensis* byl více evolučně úspěšnější, protože obýval celou východní palearktickou oblast a stěhoval se i na Aljašku přes Beringův průliv, jeho předkem může být *S. runtonensis* (Mackiewicz et al. 2017).

Přibližně před 2 miliony let se objevily další asijské a evropské linie (Obr. 6). První se vyvinul *S. daphaenodon*, který se rozšířil do střední a východní Asie. Evropská populace se rozšířila přibližně před 1,6-1,3 miliony let na linie *S. satunini* a *S. coronatus*. *S. coronatus* obsadil Pyrenejský poloostrov a křížil se se *S. granarius*. Před 990 tisíci lety se dále oddělily od předků evropské druhy *S. antinorii* a *S. araneus* sensu stricto. *S. antinorii* omezil svou distribuci na Apeninský poloostrov. Populace předků současného *S. araneus* sensu stricto pravděpodobně obývala východní Evropu, ze které se dále šířila na sever, západ a jih Evropy a do západní a střední Asie (Mackiewicz et al. 2017).

3. Fosilní záznam skupiny *Sorex araneus*

Shora uvedené interpretace historie skupiny *Sorex araneus* se do značné míry odvíjí z výsledků molekulárně fylogenetických analýz a obecných poznatků o historii nejmladší geologické minulosti (Polly 2019). Jejich konfrontace s reálným fosilním záznamem tyto hypotézy v nejednom směru sice výrazně upřesňuje, současně však připomíná nemalá úskalí, která s interpretací fosilního záznamu této skupiny souvisí (Markova & Puzachenko 2018, Polly 2018).

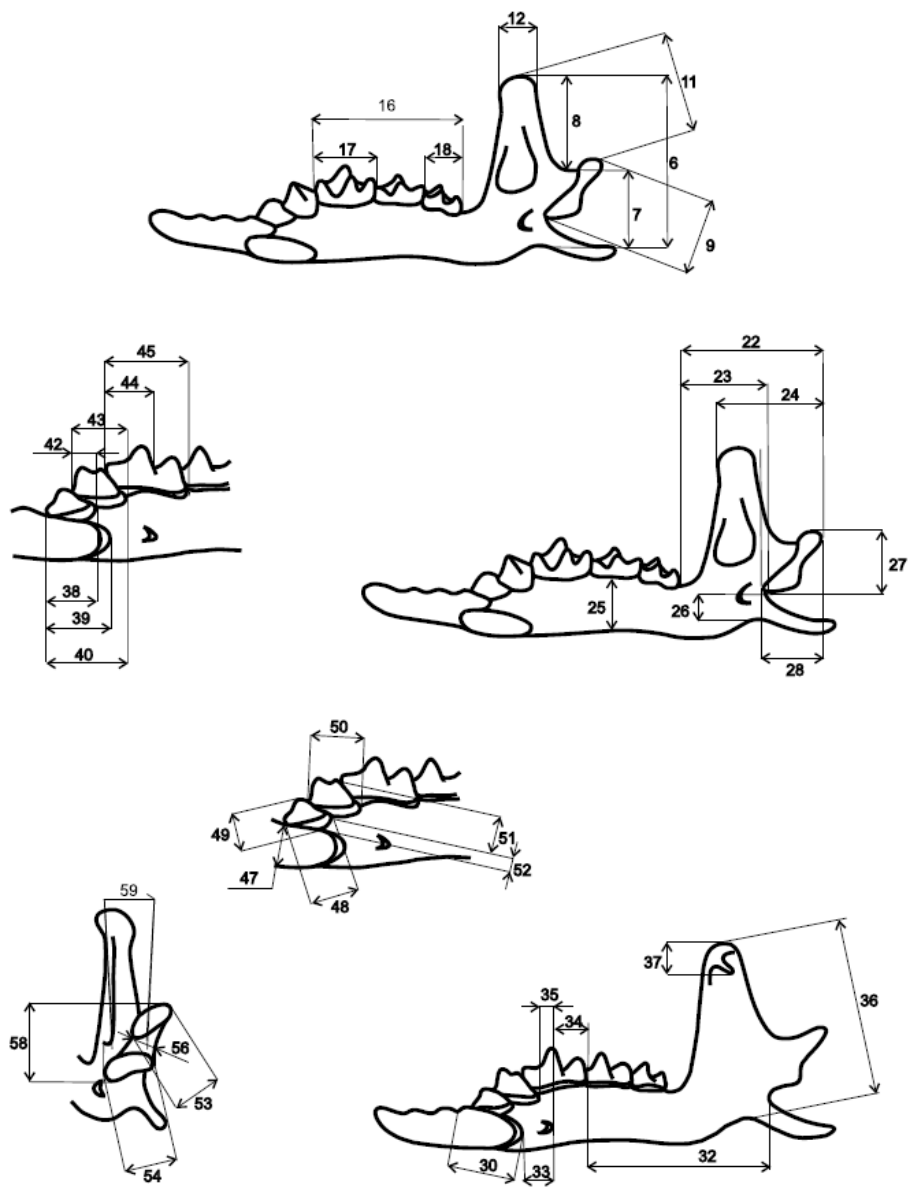
Tab. 1: Přehled počtu fosilních lokalit nalezených druhů rodu *Sorex* z oblasti členských států EU a bývalé Československé republiky z doby pliocénu a pleistocénu. (vytvořeno pomocí údajů z Rzebik-Kowalska 1998)

<i>Sorex araneus</i> group	MN14-16 EU	MN17 EU	MN17 CZ+SK	Q1-Q2 EU	Q1-Q2 CZ+SK	Q3 EU	Q3 CZ+SK	Q4 EU	Q4 CZ+SK
<i>Sorex bor</i> Reumer, 1984	7	4							
<i>Sorex fejfari</i> Horáček et Ložek, 1988	1		9						
<i>Sorex runtonensis</i> Hinton, 1911		5		36	7	18	4	3	
<i>Sorex hundsheimensis</i> Rabeder, 1972						1			
<i>Sorex subaraneus</i> Heller, 1958		2		3		18	1		
<i>Sorex macrognathus</i> Jánossy, 1965						6			
<i>Sorex cf. araneus</i> Linnaeus, 1758	1	1		1		7		7	12
<i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758				4	1	21	5	118	55
Celkem lokalit (264 EU + 104 CZ-SK)	9	12	9	44	8	71	10	128	77

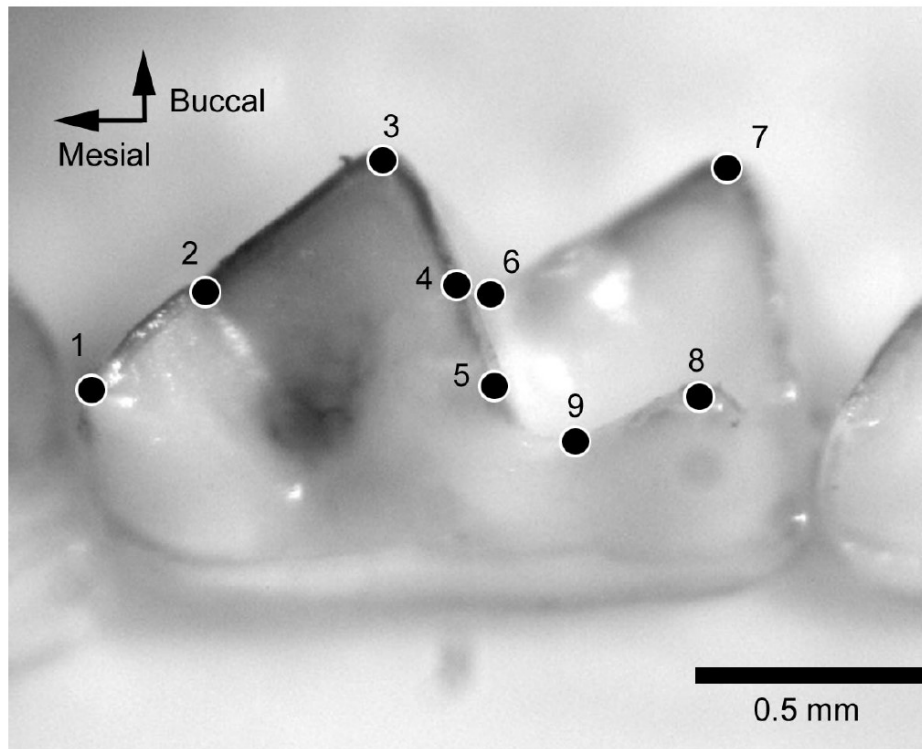
Fosilní záznam skupiny *Sorex araneus* je přinejmenším v Evropě velmi bohatý. Jak ukazuje soupis nálezů sestavený Rzebik-Kowalskou (1998) jde o doklady z téměř 300 lokalit z celého úseku pliocénu a pleistocénu (Tab. 1). Formy, které lze jednoznačně identifikovat se současným *Sorex araneus* jsou omezeny na úsek středního a mladšího pleistocénu včetně početných nálezů z množství holocenních sérií (Rzebik-Kowalska 1998). Ve starším pleistocénu je záznam skupiny omezen na drobnější formu *Sorex runtonensis* Hinton, 1911 popsanou z britské lokality Upper Fresh Water Bed of West Runton. K ní je přiřazována většina dokladů ze staropleistocenních nalezišť celé Evropy včetně Španělska, Itálie a Řecka (Rofes et al. 2016, Kotsakis et al. 2003). Velikostními charakteristikami tato forma odpovídá recentním druhům *S. tundrensis* a *S. samniticus*, s nimiž je alternativně ztotožňována (Osipova et al. 2006). Současně však nelze vyloučit, že *Sorex runtonensis* představuje kmenovou linii skupiny *Sorex*

araneus (Horáček 1985, Polly 2019). Pestré spektrum alternativních interpretací forem skupiny *Sorex araneus* ze staropleistocenních nalezišť a staršího středního pleistocénu Evropy (*S. kennardi*, *S. araneoides*, *S. helleri*, *S. subaraneus*, *S. hundsheimensis*, *S. macrognathus* atd.), zčásti synonymizovaných se *S. runtonensis*, zčásti chápaných jako specifické fosilní taxony, naznačuje rozsah nejasností spojených s analýzou fosilního záznamu této skupiny. Ve většině paleontologických prací chybí podrobná fenotypová analýza a rozbor znakové variability konfrontovaný s charakterem fenotypové dynamiky současných druhů. Klíčovými diskriminačními znaky zůstává pak celková velikost odlišující stredo- a mladopleistocenní populace, rámcově odpovídající poměrům recentního druhu, od staropleistocenních dokladů formálně přiřazovaných k druhu *S. runtonensis* (Rzebik-Kowalska 1998). Horáček (1985) ukazuje, že v průběhu staršího pleistocénu lze v rámci populací *S. runtonensis* sledovat průběžné zvětšování tělesné velikosti, paralelní se zvětšováním tělesné velikosti u syntopických forem podrodu *Drepanosorex*. Nejmenší forma, charakterizující počátek pleistocénu (biozóna MN17), popsaná jako *Sorex fejfari* Horáček & Ložek, 1988, je chápána jako bazální člen této vývojové linie. Zmínění autoři předpokládají v analogii s rozsáhlými fenotypovými přestavbami jiných taxonů na hranici staršího a středního pleistocénu vznik fenotypu *Sorex araneus* sensu stricto z lokálních Evropských populací *Sorex runtonensis* a uvedenou hypotézu dokládají značným rozsahem fenotypové dynamiky v mimořádně bohatém materiálu souvislého vrstevného sledu závěrečného cyklu staršího pleistocénu z lokality Koněprusy C 718 (ca 1500 jedinců). Fenotypová diversita forem skupiny *Sorex araneus* ze stredoevropských lokalit staršího středního pleistocénu (*S. hundsheimensis*, *S. macrognathus*, *S. helleri* atd.) naznačuje excesivní radiační dynamiku v tomto úseku (Horáček & Ložek 1988).

Povaha vývojových změn skupiny *Sorex araneus* ve starším a středním pleistocénu je v každém případě otázkou mimořádně nejasnou, jejíž rozřešení předpokládá velmi podrobnou analýzu všech dostupných dokladů aplikací jednotných technik morfometrické analýzy. Jako modelové studie ukazující vhodný metodický aparát se naskýtají např. práce Osipové et al. (2006) operující s 58 metrickými proměnnými (Obr. 7) a Pollyho (2003, 2005) s aplikací technik geometrické morfometriky mandibulárních molárů a komplexním aparátem multivariační statistiky (Obr. 8).



Obr. 7: Schéma mandibulárního měření u Soricidae. (převzato z Osipova et al. 2006)



Obr. 8: První spodní molár *Sorex araneus* ukazující umístění devíti orientačních bodů na korunce. (převzato z Polly 2003)

Dalším tématem, pro něž představuje fosilní záznam klíčový zdroj objektivní informace, je areálová a populační historie skupiny *Sorex araneus* v současném glaciálním cyklu (Viselský glaciál + Holocén). Materiál, který je k dispozici ze střední Evropy, ukazuje průběžné přežívání glaciálu v řadě mikrorefugií (souvisle doloženo např. ve vrstevném sledu jeskyně Dzeravá) včetně lokalit na povrchu horských ledovců, vše ve Vysokých Tatrách (Horáček 2015, Horáček et al. 2015), a rapidní expansi od počátku holocénu. Nakolik tyto procesy provází specifické fenotypové změny a jaká je jejich korespondence s fenotypovými charakteristikami jednotlivých chromozomálních ras (srv. Polly 2003, Polly et al. 2013) není dosud známo.

Uvedená témata jsou tématem připravované diplomové práce.

Závěr

Skupina *Sorex araneus*, představující jednu z dominantních složek savčích společenstev palearktické oblasti, vykazuje celou řadu ojedinělých vlastností předznamenávajících její mimořádnou adaptivní dynamiku. Jde o skupinu jejíž vývoj probíhá v podmínkách dramatických klimatických a environmentálních změn čtvrtohorní minulosti, její specifika lze chápat jako přímý důsledek souvisejících přizpůsobení. Historii skupiny podrobně zohledňují četné molekulárně genetické a cytotaxonomické analýzy. Bohatý fosilní záznam, který je k dispozici, byl nicméně zohledněn v mnohem menším rozsahu, jeho podrobné analýze aplikací kvantitativních srovnávacích technik bude třeba věnovat soustředěnou pozornost.

Literatura

Brambell, F. W. R. (1935). Reproduction in the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus) I—the Oestrous cycle of the female. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 225(518), 1-49.

Brünner, H., Turni, H., Kapischke, H. J., Stubbe, M., & Vogel, P. (2002). New *Sorex araneus* karyotypes from Germany and the postglacial recolonization of central Europe. Acta Theriologica, 47(3), 277-293.

Bulatova, N., Searle, J. B., Bystrakova, N., Nadjafova, R., Shchipanov, N., & Orlov, V. (2000). The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia. Acta Theriologica, 45(Suppl. 1), 33-46.

Burgin, C. J., & He, K. (2018). Family Soricidae (Shrews). Pp. 332-551 in: Wilson, D. E., & Mittermeier, R. A. eds. (2018). Handbook of the Mammals of the World. Vol. 8. Insectivores, Sloths and Colugos. Lynx Edicions, Barcelona.

Dannelid, E. (1998). Dental adaptations in shrews. Evolution of shrews. Pp. 157-174 in: Wójcik, J. M., & Wolsan, M. (1998). Evolution of shrews. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences.

Dehnel, A. G. (1949). Badania nad rodzajem *Sorex* L. Uniwersytet M. Curie-Skłodowskiej.

Fumagalli, L., Hausser, J., Taberlet, P., Gielly, L., & Stewart, D. T. (1996). Phylogenetic structures of the Holarctic *Sorex araneus* group and its relationships with *S. samniticus*, as inferred from mtDNA sequences. Hereditas, 125(2-3), 191-199.

Grigoryeva, O. O., & Sycheva, V. B. (2011). Genetic and morphological variation in a partially isolated population of Caucasian shrew *Sorex satunini* (Mammalia). Russian journal of genetics, 47(9), 1132-1135.

Horáček, I. (1985). Quaternary morphoclines and changes of community structure in European shrews (Mammalia: Soricidae). Pp. 799-810 in Mlíkovský, J., & Novák, V. J. A. (1985). Evolution and Morphogenesis. Praha Academia Budapest.

Horáček, I., & Ložek, V. (1988). Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. Rozprawy Československé akademie věd - řada matematických a přírodních věd, 98(4), 5-102.

Horáček, I. (2015). Biodiverzita střední Evropy a kvartérní paleozoologie. Vesmír, 94, 434-439.

Horáček, I., Ložek, V., Knitlová, M., & Juříčková, L. (2015). Darkness under candlestick: glacial refugia on mountain glaciers. In: Sandra Sazelová, Martin Novák and Alena Mizerová (eds.).

Forgotten times and spaces: New perspectives in paleoanthropological, paleoetnological and archeological studies. 1st Edition. Brno: Institute of Archeology of the Czech Academy of Sciences; Masaryk University, 2015, pp. 363–377. ISBN 978-80-7524-000-2; ISBN 978-80-210-7781-2. DOI: 10.5817/CZ.MUNI.M210-7781-2015-27.

Horn, A., Basset, P., Yannic, G., Banaszek, A., Borodin, P. M., Bulatova, N. S., ... & Searle, J. B. (2012). Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(3), 882-889.

Churchfield, S., Rychlik, L., & Taylor, J. R. (2012). Food resources and foraging habits of the common shrew, *Sorex araneus*: does winter food shortage explain Dehnel's phenomenon? *Oikos*, 121(10), 1593-1602.

Junge, J. A., Hoffmann, R. S., & Debry, R. W. (1983). Relationships within the Holarctic *Sorex arcticus* - *Sorex tundrensis* species complex. *Acta theriologica*, 28(21), 339-350.

Kotsakis, T., Abbazzi, L., Angelone, C., Argenti, P., Barisone, G., Fanfani, F., Marcolini, F., & Masini, F. (2003). Plio-Pleistocene biogeography of Italian mainland micromammals. *Deinsea*, 10(1), 313-342.

Lázaro, J., Dechmann, D. K., LaPoint, S., Wikelski, M., & Hertel, M. (2017). Profound reversible seasonal changes of individual skull size in a mammal. *Current biology*, 27(20), R1106-R1107.

López-Fuster, M. J., Ventura, J., & García-Perea, R. (1999). The *Sorex araneus* group in the northern Iberian System (Spain): a contact zone between *S. coronatus* and *S. granarius*? *Acta Theriologica*, 44(2), 113-122.

Mackiewicz, P., Moska, M., Wierzbicki, H., Garat, P., & Mackiewicz, D. (2017). Evolutionary history and phylogeographic relationships of shrew from *Sorex araneus* group. *PloS one*, 12(6), e0179760.

Markova, A. K., & Puzachenko, A. Y. (2018). Middle pleistocene small mammal faunas of Europe: Evolution, biostratigraphy, correlations. *Geography, Environment, Sustainability*, 11(3), 21-38.

Ochocińska, D., & Taylor, J. R. (2005). Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(5), 808-818.

Osipova, V. A., Rzebik-Kowalska, B., & Zaitsev, M. V. (2006). Intraspecific variability and phylogenetic relationships of the Pleistocene shrew *Sorex runtonensis* (Soricidae). *Acta theriologica*, 51(2), 129-138.

- Pack, S. D., Borodin, P. M., Serov, O. L., & Searle, J. B. (1993).** The X-autosome translocation in the common shrew (*Sorex araneus* L.): late replication in female somatic cells and pairing in male meiosis. *Chromosoma*, 102(5), 355-360.
- Polly, P. D. (2003).** Paleophylogeography of *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae): molar shape as a morphological marker for fossil shrews. *Mammalia*, 67(2), 233-244.
- Polly, P. D. (2005).** Development and phenotypic correlations: the evolution of tooth shape in *Sorex araneus*. *Evolution & development*, 7(1), 29-41.
- Polly, P. D., Polyakov, A. V., Ilyashenko, V. B., Onischenko, S. S., White, T. A., Shchipanov, N. A., ... & Searle, J. B. (2013).** Phenotypic variation across chromosomal hybrid zones of the common shrew (*Sorex araneus*) indicates reduced gene flow. *PLoS One*, 8(7), e67455.
- Polly, P. D. (2018).** Spatial processes and evolutionary models: a critical review. *Palaeontology*, 62(2), 175-195.
- Polly, P. D. (2019).** Climate, Diversification and Refugia in the Common Shrew: Evidence from the Fossil Record. In J. Searle, P. Polly, & J. Zima (Eds.), *Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio*, pp. 407-454). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/9780511895531.014
- Prost, S., Klietmann, J., Van Kolfschoten, T., Guralnick, R. P., Waltari, E., Vrieling, K., ... & Sommer, R. S. (2013).** Effects of late quaternary climate change on Palearctic shrews. *Global change biology*, 19(6), 1865-1874.
- Reumer, J. W. F. (1998).** A classification of the fossil and recent shrew. Pp. 5-22 in: Wójcik, J. M., & Wolsan, M. (1998). *Evolution of shrews*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences.
- Rofes, J., Moya-Costa, R., Bennàsar, M., Blain, H. A., & Cuenca-Bescós, G. (2016).** Biostratigraphy, palaeogeography and palaeoenvironmental significance of *Sorex runtonensis* Hilton, 1911 (Mammalia, Soricidae): First record from the Iberian Peninsula. *Palaeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 459, 508-517).
- Rzebik-Kowalska, B. (1998).** Fossil history of shrews in Europe. Pp. 23-92 in: Wójcik, J. M., & Wolsan, M. (1998). *Evolution of shrews*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences.
- Rzebik-Kowalska, B. (2007).** Insectivores (Soricomorpha, Mammalia) from the Pliocene and Pleistocene of Transbaikalia and Irkutsk region (Russia). *Quaternary International*, 179(1), 96-100.

Searle, J. B. (1984). Three new karyotypic races of the common shrew *Sorex araneus* (Mammalia: Insectivora) and a phylogeny. *Systematic Biology*, 33(2), 184-194.

Searle, J. B. (1984a). Hybridization between Robertsonian karyotypic races of the common shrew *Sorex araneus*. *Experientia*, 40(8), 876-878.

Searle, J. B. (1986). Factors responsible for a karyotypic polymorphism in the common shrew, *Sorex araneus*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences*, 229(1256), 277-298.

Searle, J., Fedyk, S., Fredga, K., Hausser, J., & Volobouev, V. (2010). Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*). *Comparative Cytogenetics*, 4, 87-96.

Searle, J., Zima, J., & Polly, P. (2019). Shrews, Chromosomes and Speciation. In J. Searle, P. Polly, & J. Zima (Eds.), *Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio*, pp. 455-462). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/9780511895531.015

Sharman, G. B. (1956). Chromosomes of the common shrew. *Nature*, 177(4516), 941-942.

Shchipanov, N. A., Voyta, L. L., Bobretsov, A. V., & Kuprianova, I. F. (2014). Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: morphometric variability could give evidence of limitation of interpopulation migration. *Russian Journal of Theriology. Русский териологический журнал*, 13(2), 119-140.

Shchipanov, N. A., & Pavlova, S. V. (2016). Multilevel subdivision in the araneus species group of the genus *Sorex*: 1. Chromosomal differentiation. *Biology Bulletin*, 43(8), 876-892.

Shchipanov, N., Zima, J., & Churchfield, S. (2019). Introducing the Common Shrew. In J. Searle, P. Polly, & J. Zima (Eds.), *Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio*, pp. 19-67). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/9780511895531.003

Shvarts, E. A., & Demin, D. V. (1994). Community organization of shrews in temperate zone forests of northwestern Russia. *Advances in the biology of shrews. Special publication of the Carnegie Museum of Natural History*, (18), 57-66.

Stewart, D. T., Perry, N. D., & Fumagalli, L. (2002). The maritime shrew, *Sorex maritimensis* (Insectivora: Soricidae): a newly recognized Canadian endemic. *Canadian Journal of Zoology*, 80(1), 94-99.

Taberlet, P., Fumagalli, L., & Hausser, J. (1994). Chromosomal versus mitochondrial DNA evolution: tracking the evolutionary history of the southwestern European populations of the *Sorex araneus* group (Mammalia, Insectivora). *Evolution*, 48(3), 623-636.

Taylor, J. R. (1998). Evolution of energetic strategies in shrews. Pp. 30, 9-346 in: Wójcik, J. M., & Wolsan, M. (1998). Evolution of shrews. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences.

Wójcik, J. M., & Searle, J. B. (1988). The chromosome complement of *Sorex granarius*—the ancestral karyotype of the common shrew (*Sorex araneus*)? *Heredity*, 61(2), 225-229.

Wójcik, J. M., Ratkiewicz, M., & Searle, J. B. (2002). Evolution of the common shrew *Sorex araneus*. *Acta Theriologica*, 47(1), 139-167.

Wójcik, J. M., Borodin, P. M., Fedyk, S., Fredga, K., Hausser, J., Mishta, A., & Orlov, V. N. (2003). The list of the chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002). *Mammalia*, 67(2), 169-178.

Zima, J., Fedyk, S., Fredga, K., Hausser, J., Mishta, A., Searle, J. B., Volbouev, V. T., Wójcik, J. M., & International *Sorex araneus* Cytogenetics Committee (ISACC). (1996). The list of the chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*). *Hereditas*, 125(2-3), 97-107.

Zima, J., & Searle, J. (2019). Milestones in Common Shrew Chromosomal Research. In J. Searle, P. Polly, & J. Zima (Eds.), *Shrews, Chromosomes and Speciation* (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio, pp. 1-18). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/9780511895531.002