

*Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie
Oddělení etologie a ekologie*

*Charles University, Faculty of Science
Department of Zoology
Ethology and Ecology Unit*

*Doktorský studijní program: Zoologie
Doctoral study programme: Zoology*

*Autoreferát disertační práce
Summary of the Doctoral thesis*



*Fylogeneze a evoluce bodlinatých myší rodu Acomys
Phylogenetic relationships and evolution of the genus Acomys (Rodentia: Muridae)*

Mgr. Klára Palupčíková (Průšová)

Školitel/Supervisor: prof. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2019

Abstrakt

Geografické rozšíření a fylogeneze bodlinatých myší rodu *Acomys* Geoffroy I., 1838 zůstává stále kontroverzním a otevřeným tématem. Tato práce se zabývá vnitrodruhovou strukturou a geografickým rozšířením rodu *Acomys* ze severní, východní, střední a jižní části Afriky, ostrovů Středozemního moře Kypr a Kréta, Tureckého pobřeží, Arabského a Sinajského poloostrova a z Íránu, při využití molekulárních analýz. Molekulární analýzy byly založeny, jak na mitochondriálních genových sekvencích genů D-loop (publikace I) a cytochromu b, tak i na jaderných sekvencích genu intraretinálního vazebného proteinu (IRBP) (publikace III, IV) a rekombinantního aktivačního genu 1 (RAG1) (publikace II). Dále byla data podrobena fylogenetickým analýzám za použití analýz Maximální pravděpodobnosti (Maximum likelihood, ML), Bayesovské analýzy (BA), Maximální úspornosti (Maximum parsimony, MP) a metoda nejbližšího souseda (Neighbor-joining, NJ).

Výsledky těchto analýz potvrdily, že afro-středomořské *Acomys cahirinus* a asijské klady *Acomys dimidiatus* jsou jasně oddělené. Velká podobnost mezi haplotypy z kontinentální Afriky a severního Středomoří (klad *A. cahirinus* sensu stricto) podporuje hypotézu, že předci *A. nesiotus*, *A. cilicicus* a *A. minous* se velmi pravděpodobně rozšířili jako komenzální populace, čímž je zpochybněn jejich status jako platných druhů. Byla nalezena značná genetická variabilita v Asii (publikace I), avšak největší genetická variabilita byla nalezena ve východní Africe (publikace II, III, IV). Multilokusová fylogeneze založená na čtyřech genetických markrech ukazuje přítomnost pěti hlavních skupin bodlinatých myší rodu *Acomys*: *A. subspinosus*, *A. spinosissimus*, *A. russatus*, *A. wilsoni* a *A. cahirinus*. Skupiny *A. spinosissimus*, *A. wilsoni* a *A. cahirinus* jsou dále strukturovány do fylogenetických subpopulací s převážně parapatrickým rozšířením.

Tato disertační práce přináší informace o existenci nejméně 27 výlučných genetických liniích bodlinatých myší rodu *Acomys* z nichž některé byly poprvé popsány až v této práci.

Abstract

The geographical distribution and phylogeny of the spiny mice of the genus *Acomys* Geoffroy I., 1838 remains a controversial and open topic. This doctoral thesis deals with the intraspecific structure and geographical distribution of the genus *Acomys* from the northern, eastern, central and southern parts of Africa, the Mediterranean islands of Cyprus and Crete, the Turkish coast, the Arabian and Sinai Peninsula and Iran, using molecular analyzes. Molecular analyzes were based on both the mitochondrial gene sequences of the D-loop genes (publication I) and cytochrome b, as well as the nuclear sequences of the Intraretinal Binding Protein gene (IRBP) (publication III, IV) and recombinant activation gene 1 (RAG1) (publication II). Furthermore, the data were subjected to phylogenetic analyzes using the Maximum likelihood, Bayesian analyses, Maximum Parsimony, and Neighbor-joining analyzes.

The results of mentioned analyzes confirmed that the Afro-Mediterranean *Acomys cahirinus* and Asian *Acomys dimidiatus* are clearly separated. The large similarity between the haplotypes of continental Africa and the northern Mediterranean (*A. cahirinus* sensu stricto) supports the hypothesis that the ancestors of *A. nesiotus*, *A. cilicicus* and *A. minous* are very likely to spread as commensal populations, thereby challenging their status as valid species. Considerable genetic variability was found in Asia (publication I), but the greatest genetic variability was found in East Africa (publications II, III, IV). Multi-locus phylogeny based on four genetic markers shows the presence of five major groups of spiny mice *Acomys*: *A. subspinosus*, *A. spinosissimus*, *A. russatus*, *A. wilsoni* and *A. cahirinus*. The groups *A. spinosissimus*, *A. wilsoni* and *A. cahirinus* are further structured into phylogenetic subpopulations with predominantly parapatric distributions.

This doctoral thesis provides information on the existence of at least 27 lineages of spiny mice of the genus *Acomys*, some of which were first described in this thesis.

Úvod

Bodlinaté myši rodu *Acomys* jsou zvláštní myšovití hlodavci, u kterých se vyvinulo několik jedinečných znaků, z nichž některé nejsou známy u jiných myšovitých hlodavců či dokonce savců. Jedná se například o menstruaci (Bellofiore et al. 2017), extrémní schopnost regenerace kůže (Seifert et al. 2012, Jiang et al. 2019) popřípadě nutričně indukovaný diabetes studovaný u *A. cahirinus* (Shafir 2000, Shafir et al. 2006), který ukazuje, že bodlinaté myši rodu *Acomys* jsou vhodným modelovým organismem v rámci biomedicínského výzkumu. V dalších oblastech výzkumu jsou bodlinaté myši studovány od reprodukční biologie a fyziologie až po chování. Například byl studován nízký klidový metabolismus (Ehrhardt et al. 2005, Merkt & Taylor 1994), hospodaření s vodou v aridních podmínkách (Weissenberg & Shkolnik 1994, Horowitz & Borut 1994), antipredační obranný mechanismus (Shargal et al. 1999), regulace rozmnožování (Wube et al. 2008, Medger et al. 2012, Sarli et al. 2016), rození prekociálních mláďat (Dieterlen 1963, Dempster et al. 1992), estrus postpartum u samic (Dieterlen 1961, Peitz 1981), samčí rodičovská péče (Dieterlen 1962, Makin & Porter 1984), sociální stres (Nováková et al. 2008), individuálního rozpoznávání (Porter 1986, Makin & Porter 1984) a reprodukční strategie (Nováková et al. 2010, Frynta et al. 2011).

Bodlinaté myši rodu *Acomys* patří k taxonům hlodavců, které byly rozsáhle studovány po celá desetiletí a staly se tak vzorem v mnoha oborech ekologie, fyziologie a evoluce. Nicméně velká většina výše uvedených studií byla provedena na druzích *A. cahirinus*, *A. dimidiatus* či *A. russatus*, což je na těch druzích, které obývají Izrael a sousední oblasti Blízkého východu a představují pouze terminální odnož fylogenetického stromu rodu *Acomys*. Pro správnou interpretaci všech výše uvedených výsledků je velmi důležitá fylogeneze jednotlivých druhů a stejně tak i poznání celého fylogeografického vývojového scénáře.

Současné fylogenetické hypotézy řadí rod *Acomys* do jasně oddělené podčeledi Deomyinae, která zahrnuje tři další rody: *Uranomys*, *Deomys* a *Lophuromys*, přičemž dvě poslední jmenované představují sesterský klad k *Acomys* (Chevret et al. 2001, Jansa & Wechsler 2004, Alhajeri et al. 2015). Protože tyto tři rody mají výhradně africké rozšíření, je předpoklad, že i původ rodu *Acomys* je na Africkém kontinentu (Alhajeri et al. 2015).

Jednotlivé záznamy o výskytu rodu *Acomys* jsou obecně spojeny s (polo)suchým prostředím (Kingdon 2013) až do výšky 2 500 m nad mořem (Monadjem et al. 2015). Několik druhů či populací *Acomys* je petrikolní, jejich život je tak těsně spjat s kamenitým stanovištěm. To je obzvláště patrné u druhů obývajících suché savany, polopouště a pouště. Tyto nároky, na své životní prostředí, vysvětlují, proč druhy *Acomys* typicky chybí v tropické západní a střední Africe (= konžská oblast), ačkoli několik druhů se vyskytuje na severu v oblastech Sahelu a Sahary. Ve srovnání s Jižní Afrikou je druhová bohatost *Acomys* ve východní Africe vyšší, což lze vysvětlit historickým vývojem prostředí.

Kromě velké části Afrického kontinentu se rod *Acomys* rozšířil do Středomoří (zahrnuje malý pruh podél jižního pobřeží Turecka mezi městy Mersin a Silifke a ostrovy Kypr, Kréta), Asii (od Sinajského poloostrova přes Izrael, Sýrie, Jordánsko, Arabský poloostrov včetně Jemenu) a na přilehlá území v Íránu a Pákistánu podél Perského a Ománského zálivu (Barome et al. 1998; 2000, Kryštufek et al. 2009, Frynta et al. 2010). Z hlediska biogeografie, která je úzce spjata s ekologií i fylogenetickou biologii (Brown a Lomolino 1998), lze geografické rozšíření rodu *Acomys* rozdělit na Afrotropní a saharскоarabský region (Holt 2012). Afrotropní region je region

subsaharské Afriky, toto prostředí se vyznačuje tropickým travním porostem, savany a keři (Sayre et al. 2013).

Pro rozsáhlou studovanost bodlinatých myší mnoha obory, se zvyšuje důležitost poznání fylogenetických vztahů jednotlivých druhů. Znalost těchto vztahů je nutným podkladem pro rekonstrukci ancestrálních stavů znaků, jinak řečeno pro určení toho, kdy a ve kterém kladu příslušné znaky, přesněji jejich stavy vznikly, resp. zanikly. Věrohodná fylogenetická hypotéza (strom) se tak stává nepostradatelnou pro všechny studie provedené na bodlinatých myších, jako na modelovém organismu. Bez ní není správná interpretace jednotlivých výsledků v evolučním pohledu (např. zda jde skutečně o adaptaci) vůbec možná (cf. Harvey a Pagel 1991).

Rod *Acomys* (Geoffroy, 1838) byl popsán na začátku devatenáctého století. Existuje mnoho popsaných druhů, nicméně některé z nich nelze podle morfologických znaků snadno rozlišit. Je to zejména díky jejich velké vnitrodruhové variabilitě a shodné generalizované morfologii. Opakované snahy o revizi fylogenetické systematiky byly založeny na morfologických znacích (Ellerman 1941), chromozomech (Matthey 1968, Macholán 1995) a molárním vzoru zubů (Chevret 1993). Kromě *A. dimidiatus*, který má svou oblast výskytu v Asii, je v současné době velmi složité určit, které z afrických druhů rodu *Acomys* jsou právě uznávané. Kingdon (2013) a Monadjem et al. (2015) uvádějí 16 afrických druhů: *A. cahirinus*, *A. chudeaui*, *A. muzei*, *A. cineraceus*, *A. ngurui*, *A. ignitus*, *A. johannis*, *A. kempfi*, *A. louisae*, *A. mullah*, *A. percivali*, *A. russatus*, *A. selousi*, *A. spinosissimus*, *A. subspinosus* a *A. wilsoni*. Avšak Denys et al. (2017) uvádí celkem již 21 druhů bodlinatých myší rodu *Acomys* s 12 poddruhy. Tento historicky velmi nejednotný pohled na celkový počet a vymezení existujících druhů bodlinatých myší rodu *Acomys* vyústil ve velmi rozsáhlou práci, která rekonstruuje fylogenetické vztahy v rámci rodu *Acomys* na základě největšího dostupného multilokusového datového souboru obsahující čtyři genetické markery ze 700 genotypizovaných jedinců z 282 lokalit (Aghová et al. 2019). Výsledky ukázaly přítomnost pěti hlavních skupin v rámci *Acomys*, které byly označeny jako *subspinosus*, *spinosissimus*, *russatus*, *wilsoni* a *cahirinus*. Kdy tři z těchto skupin (*spinosissimus*, *wilsoni* a *cahirinus*) jsou dále strukturovány do dalších fylogenetických linií s uvedením celkového počtu 26 existujících kryptických druhů *Acomys* (Aghová et al. 2019) respektive 27 druhů (Frýdlová et al. in prep.) až 28 druhů *Acomys* (Frynta et al. in prep.). Teprve v pracích Frynta et al. (in prep.) a Frýdlová et al. (in prep.) byla popsána oblast Somalindu. *A. louisae*, jakožto endemit Somalilandu, je jasně oddělenou skupinou od ostatních linií *Acomys* a samotná populace je rozdělena do dvou podskupin (Frynta et al. in prep.). Od středního Somalilandu na východ se nachází jedna „Somalilandská“ podskupina, která se v nedávné době rozšířila na své nynější území a její velikost populace se rychle zvětšila. Severozápadní Somaliland společně s Džibuti a východní Etiopií obývá „Džibutská“ podskupina a má extrémně vysokou sekvenční diverzitu (Frynta et al. in prep.), která bude spojená s tamní složitou geologickou historií území. Výskyt *A. louisae* v Somalilandu během posledního interglaciálu (120-140 ka) byla pravděpodobně velmi fragmentovaná, jak napovídají výsledky z bioklimatického modelování (Aghová et al. 2019). Model neukázal širší oblast možného výskytu bodlinatých myší (Aghová et al. 2019), což je v souladu s nalezeným genetickým vzorcem (Frynta et al. in prep.). Velmi pravděpodobně došlo během posledního interglaciálu k zalesnění v centrální a východní části Somalilandu, nastolení nevhodných ekologických podmínek pro *A. louisae*, a tím i k částečnému nebo úplnému vymření bodlinatých myší s následnou rekolonizací z místního refugia či oblasti východoafrické příkopové propadliny po interglaciálním období (Frynta et al. in prep.).

Frydlová et al. (in prep.) našli v jižním Somalilandu bodlinatou myš, která obývá červené písky bez skal (což je neobvyklé u většiny myší rodu *Acomys*). Molekulární znaky ukázaly, že jde o novou samostatnou linii sesterskou ke kladu zahrnujícímu předpokládané druhy Ign2 a Ign3 (= *A. ignitus*).

Avšak i nadále zůstává nutnost taxonomické revize hlavně u východoafrických taxonů, kde se nachází největší variabilita celého rodu *Acomys*. Většina současných molekulárních prací trpí zejména malým počtem vzorků získaných pro vlastní analýzu a / nebo nedostatečným geografickým pokrytím odebraných vzorků. Starší práce jsou založené na mitochondriálních sekvencích genu cytochromu *b* nebo D-loop. Barome et al. (1998, 2000, 2001a), který zkoumal vztahy mezi hlavními druhy myší rodu *Acomys* a navrhl následující fylogenetickou hypotézu (*subspinosus*, (*spinosissimus*, (*russatus*, *wilsoni*, (*ignitus*, ((*cahirinus*, *chudeaui*), (*dimidiatus*, *johannis*)))))). Následně Barome et al. (2000) navrhl odpovídající fylogeografický scénář, kde předpokládané místo šíření je východní Afrika. Během středního miocénu došlo k bazálnímu rozdělení 9,7–13,7 Ma a první migrační událostí do jižní Afriky, kde vzniká *A. subspinosus* a *A. spinosissimus*, respektive 8,69 Ma (Aghová et al. 2019). Následné migrační vlny ve svrchním miocénu 5,9 – 8,3 Ma byly směrem na Blízký Východ (*A. russatus*), respektive 7,55 Ma (Aghová et al. 2019) a do východní Afriky (*A. wilsoni*), respektive 6,97 Ma (Aghová et al. 2019). Na stejném území jako dříve *A. wilsoni* speciuje i *A. ignitus* v rozmezí mio-pliocenu 4,7 – 6,6 Ma (Barome et al. 2000). Skupina *cahirinus-dimidiatus* vzniká někdy na konci pliocenu 07-2,8 Ma (Barome et al. 2000) respektive 2,8 Ma (Aghová et al. 2019) a protože sdílela při šíření společnou historii, má velmi složité vnitřní uspořádání. Do severní Afriky se rozšířil *A. cahirinus*, do západní Afriky *A. johannis* zanedlouho následovaná *A. airensis* a přes úžinu Bab Al-Mandab na Arabský poloostrov *A. dimidiatus* (Barome et al. 2000). Pravděpodobně člověkem došlo k rozšíření bodlinatých myší z Egypta na přilehlé ostrovy Kypr, Kréta (Kunze et al. 1999) i jižní pobřeží Turecka a jejich pozdějšímu popsání jako *A. nesiotés*, *A. minous* a *A. cilicicus* (Barome et al. 2000). Barome et al. (2001b) zkoumal varianty mitochondriálních haplotypů u ostrovní populace *A. minous* z Kréty a odhalil nedávný původ všech středomořských populací rodu *Acomys*. Tyto populace, původně uznávané jako odlišné druhy *A. minous*, *A. nesiotés* a *A. cilicicus*, jsou pravděpodobně konspecifické s *A. cahirinus* a představují potomky myší, které se rozšířily z Afriky prostřednictvím staroegyptského obchodu. Frynta et al. (2010) potvrdili, pomocí rychle se vyvíjejícího mitochondriálního kontrolního regionu D-loop, že středomořské haplotypy *A. nesiotés* a *A. cilicicus* se shlukují s pevninským *A. cahirinus* (Egypt, Libie, Čad). Kromě toho byla také zdokumentována mitochondriální divergence mezi *A. dimidiatus* ze Sinaje, Jemenu, Spojených arabských emirátů a Íránu. Tato data potvrdila, že *A. dimidiatus* má své rozšíření pouze v asijské části celkové distribuce *Acomys* s jasnou genetickou odlišností od výhradně afrického (+ středomořského) *A. cahirinus* o kterém dříve psal Volobouyev et al. (2007).

Nedávno došlo k přezkoumání fylogenetických vztahů v rámci celého kladu Gerbilinae-Deomyinae, včetně 16 druhů *Acomys* (Alhajerim et al. 2015). Jejich časová kalibrace naznačuje mírně kratší chronologii 15,9–17,6 Ma než předchozí studii Chevret & Dobigny (2005), která uvedla rozštěpení Gerbilinae od Deomyinae někdy kolem 17 Ma. Avšak obecný kladogenetický vzor výsledného fylogenetického stromu potvrdil předchozí práce molekulárních studií (viz výše), i v případě analýzy zahrnující 900 druhů hlodavců (Steppan & Schenk 2017).

Cíle práce

Tato práce je zaměřená na fylogenezi a molekulární charakteristiku nově získaných vzorků bodlinatých myší rodu *Acomys*, především ze široké druhové skupiny *cahirinus*. Za pomoci molekulárně genetických metod jsem se snažila vyřešit fylogenetické vztahy uvnitř sledované skupiny a v návaznosti i fylogeografické vztahy a populační parametry populací z oblasti Afrického rohu.

Konkrétní cíle práce byly:

1. vytvořit relevantní fylogenetickou hypotézu o evoluci bodlinatých myší rodu *Acomys*
2. molekulárně charakterizovat vzorky pocházející z následujících oblastí:
 - a) neafrického rozšíření rodu *Acomys*. Cílem bylo především ověřit, a jak došlo ke kolonizaci Středomořských ostrovů Kypr, Kréta a pobřeží Turecka druhů *A. nesiotus*, *A. minous* a *A. cilicicus*, a Arabského poloostrova s Iránem druhem *A. dimidiatus*.
 - b) Afrického rohu. Somaliland je velmi neprobádanou zemí, která má za sebou velmi složitou historii, jak geologickou, tak klimatickou. Molekulární data o bodlinatých myších z této oblasti dosud zcela chyběla. Zaměřila jsem se na druh *Acomys louisae*, který je endemitem této oblasti.
 - c) Afrického rozšíření – zde byla snaha shromáždit všechna dostupná data i z předchozích studií o fylogenezi bodlinatých myší rodu *Acomys* a spojit je do jedné datové sady. Tato data byla doplněna materiálem z mnoha nezávislých expedic uskutečněných několika vědeckými týmy. V mnoha případech se jednalo o oblasti dosud neprovzorkované.

Závěry

Z dosažených výsledků vyplývá, že bodlinaté myši rodu *Acomys* mají své kořeny ve východní Africe, odkud se postupně šířily (v pozdním miocénu) a speciovaly nejen v rámci Afriky, ale i na blízký východ a středomoří. K těmto šířícím se událostem mohlo dojít za současného vzniku vhodných klimatických a vegetačních podmínek a někdy i za vzniku pevninského mostu, nebo rozvojem námořní dopravy a tím k šíření společně s lidmi. Pravděpodobně došlo celkem ke třem nezávislým kolonizačním událostem mimo Afriku. Nejstarším kolonizátorem mimo Afriku byl *A. russatus* v současnosti se vyskytující na Sinajském poloostrově a na Středním východě. Mnohem později kolonizoval Arabský poloostrov *A. dimidiatus* pravděpodobně přes úžinu Bab al-Mandab, ležící mezi Afrikou a Jemenem. Poslední vlna kolonizátorů byla pravděpodobně z Egypta, kdy komenzální populace *A. cahirinus* zamířila na středomořské ostrovy a pobřeží Turecka. Velmi složitě a proměnlivé prostředí, jež bylo ve východní Africe, zapříčinilo vznik několika druhů bodlinatých myší na malém území.

Složitost tohoto území se odráží i na sekvenční variabilitě „Džibutské“ podskupiny druhu *A. louisae* sensu lato, v severozápadním Somalilandu a přilehlých oblastech Džibuti a Etiopie. Ta kontrastuje s překvapivou uniformitou tohoto druhu na území středního a východního Somalilandu.

Z celkového, dnes dostupného souboru molekulárních znaků byla stanovena existence celkem 5 hlavních linií bodlinatých myší rodu *Acomys*: *cahirinus*, *wilsoni*, *russatus*, *spinosissimus*, *subspinosus*, z nichž jsme rozlišili 27-28 výlučných genetických linií pravděpodobně odpovídajícím jednotlivým druhům rodu *Acomys*.

Bodlinaté myši rodu *Acomys* ve většině případů sdílí velmi podobnou morfologii a jejich rozpoznání přímo v terénu je podle dostupných klíčů téměř nemožné. Jejich správné druhové určení se zatím neobejde bez předchozí molekulární analýzy.

Složitost geologické historie některých afrických území velmi znesnadňuje pochopení historie areálů jednotlivých druhů / linií myší. Obzvláště složitá je situace v oblasti Východoafrické příkopové propadliny a jí přilehlých území, jako je africký roh Somálska nebo spojení arabského ploostrova s Afrikou přes blok Danakil.

Publikace zařazené do disertační práce

1) Frynta D., **Palupčíková K.**, Bellinvia E., Benda P., Skarlantová H., Schwarzová L., Modrý D. (2010). **Phylogenetic relationships within the *cahirinus-dimidiatus* group of the genus *Acomys* (Rodentia: Muridae): new mitochondrial lineages from Sahara, Iran and the Arabian Peninsula.** *Zootaxa*, 2660: 46-56.

Afro-středomořská linie *Acomys cahirinus* a asijská *Acomys dimidiatus* jsou jasně oddělené. Velká podobnost mezi mitochondriálními haplotypy z kontinentální Afriky a severního Středomoří (linie *A. cahirinus* sensu stricto) podporuje hypotézu, že předci *A. nesiotus*, *A. cilicicus* a *A. minous* se velmi pravděpodobně rozšířily jako komenzální populace. Byla nalezena značná genetická variabilita v Asii. Kromě haploskupiny ze Sinaje a Jordánska (odpovídající *A. dimidiatus* sensu stricto) jsme objevili dvě dříve neznámé haploskupiny, jednu z Jemenu a druhou z Íránu a Spojených arabských emirátů.

2) Aghová T., **Palupčíková K.**, Šumbera R., Frynta D., Lavrenchenko L. A., Meheretu Y., Sádlová J., Votýpka J., Mbau J. S., Modrý D., Bryja J. (2019). **Multiple radiations of spiny mice (Rodentia: *Acomys*) in dry open habitats of Afro-Arabia: evidence from a multi-locus phylogeny.** *BMC Evolutionary Biology*. 19: 69.

Bodlinaté myši rodu *Acomys* jsou rozšířené v suchých a polosuchých areálech Afriky, Arábie a Středního východu. Na základě dosud největšího multilokusového genetického datového souboru z více než 200 lokalit, který v zásadě kopíruje celý areál rozšíření rodu *Acomys*, došlo k revizi fylogenetických vztahů *Acomys*. Fylogenetická analýza odhalila pět hlavních kladů: *subspinosus*, *spinosissimus*, *russatus*, *wilsoni* a *cahirinus* v rámci nichž se ukázalo celkem 26 geneticky odlišných linií, kdy největší rozmanitost byla nalezena ve východní Africe.

3) Frýdlová P., **Palupčíková K.**, Awale A.I., Frynta D. (2019) **The first report of spiny mouse belonging to *Acomys ignitus* group in Somaliland: Phylogenetic affinities of a new distinct mitochondrial lineage.** Manuscript submitted for publication. *Manuscript submitted for publication.*

Africký roh je velmi nepřístupnou oblastí, hned z několika pohledů a brání tak výzkumu místní fauny. Veškerý materiál zde získaný je pro vědu velmi cenný. Myši rodu *Acomys* ze Somálska jsou velmi málo známé. V tomto článku uvádíme první nález *Acomys ignitus* – Ignitus 5, který obývá rozdílné prostředí než většina ostatních druhů *Acomys*. Nový záznam značně rozšiřuje distribuci celé skupiny na východ.

4) Frynta D., **Palupčíková K.**, Elmi H. S. A., Awale A. I., Frýdlová P. (2019) **Molecular characterization of *Acomys louisae* from Somaliland: A deep divergence and contrasting genetic patterns in a rift zone.** *Manuscript submitted for publication.*

V tomto článku jsme se zaměřili na bodlinatou myš *Acomys louisae*, která je endemitem Somalilandu. Fylogenetická analýza ukázala jasnou genetickou odlišnost *A. louisae* od ostatních linií *Acomys*, ale také ukázala výrazné rozdělení do dvou podskupin v rámci skupiny *A. louisae*. Vzorky ze středního a východního Somalilandu, včetně vzorků z typové lokality, tvoří první jasně odlišnou „Somalilandskou“ podskupinu. Druhou „Džibutskou“ podskupinu tvoří zbývající vzorky ze severozápadního Somálska s 5 dříve publikovanými sekvencemi z Džibuti a východní Etiopie. Populační výpočty i haplotypová síť naznačují, že populace „Somaliland“ se v nedávné době rozšířila na své nynější území a její velikost populace se rychle zvětšila. Naproti tomu „Džibutská“ podskupina vykazuje extrémně vysokou sekvenční diverzitu, vysvětlitelnou dlouhodobě stabilní a početnou populací. Tato práce byla sepsána na základě nově dovezených vzorků z celkem tří expedic do Somalilandu včetně z léta roku 2019.

Životopis

Klára Palupčíková (rozená Průšová)

Datum a místo narození: Praha, Česká republika, 20. srpna 1981

Zaměstnání:

2018 – dosud: pracovník výzkumu a vývoje pro projekt CZ.01.1.02/0.0/0.0/16_083/001/0326 „ZAVEDENÍ VYŠETŘENÍ SOMATICKÝCH MUTACÍ V KRVETVORNÝCH BUNĚKÁCH KRD s.r.o., Pekařská 12, 155 00 Praha 5

2012 – dosud: pracovník výzkumu a vývoje Central European Biosystems s.r.o., Pekařská 12, 155 00 Praha 5

Vzdělání:

2007 – dosud: Ph.D. studium (obor zoologie), katedra zoologie, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta

2002 – 2007: Mgr. (obor odborná biologie). Diplomová práce: Druhové rozpoznávání a fylogenetické vztahy u bodlinatých myší rodu *Acomys*. Katedra zoologie, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta

Úspěšně obhájené grantové projekty:

GAUK č. 9873/2009 - Využití metod molekulární biologie a geometrické morfometrie pro záchranu dvou kriticky ohrožených druhů želv.

Publikace:

Publikace v recenzovaných časopisech

- AGHOVÁ T., **PALUPČÍKOVÁ K.**, ŠUMBERA R., FRYNTA D., LAVRENCHENKO L. A., MEHERETU Y., SÁDLOVÁ J., VOTÝPKA J., MBAU J. S., MODRÝ D. & BRYJA J. (2019) Multiple radiations of spiny mice (Rodentia: *Acomys*) in dry open habitats of Afro-Arabia: evidence from a multi-locus phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*. 19:69. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1380-9>.
- HOLÁŇOVÁ ZAHRADNÍČKOVÁ V., ABRAMJAN A., **PALUPČÍKOVÁ K.**, REHÁK I. & FRYNTA D. (2017) Discovering an Antillean *Anolis* (Squamata: Polychrotidae) with contrasting sexual dichromatism in otherwise sexually monomorphic “chamaeleolis” group. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 81: 31–47.
- PROTIVA T., GUNALEN D., BAUEROVÁ A., **PALUPČÍKOVÁ K.**, SOMEROVÁ B., FRÝDLOVÁ P., JANČUCHOVÁ-LÁSKOVÁ J., ŠIMKOVÁ O., FRYNTA D. & REHÁK I. (2016) Shell shape and genetic variability of Southeast Asian Box Turtles (*Cuora amboinensis*) from Borneo and Sumatra. *Vertebrate-zoology*. 66 (3): 387–396.
- SOMEROVÁ B., REHÁK I., VELENSKÝ P., **PALUPČÍKOVÁ K.**, PROTIVA T., FRYNTA D. (2015) Haplotype variation in founders of the *Mauremys annamensis* population kept in European Zoos. *Acta Herpetologica*. 10(1): 7-15.
- **PALUPČÍKOVÁ K.**, SOMEROVÁ B., PROTIVA T., VELENSKÝ P., REHÁK I., HULVA P., GUNALEN D. & FRYNTA D. (2012) Genetic and shell-shape analyses of *Orlitia borneensis* (Testudines: Geoemydidae) reveal limited divergence among founders of the European zoo population. *Zootaxa*. 3280: 56–66.
- FRYNTA D., FRÁŇKOVÁ M., ČÍŽKOVÁ B., SKARLANDTOVÁ H., GALAŠTOKOVÁ K., **PRŮŠOVÁ K.**, ŠMILAUER P. & ŠUMBERA R. (2011) Social and life history correlates of litter size in captive colonies of precocial spiny mice (*Acomys*). *Acta Theriologica*. 56: 289-295.
- FRYNTA D., **PALUPČÍKOVÁ K.**, BELLIN VIA E., BENDA P., SKARLANDTOVÁ H., SCHWARZOVÁ L. & MODRÝ D. (2010) Phylogenetic relationships within the *cahirinus-dimidiatus* group of the genus *Acomys* (Rodentia: Muridae): new mitochondrial lineages from Sahara, Iran and the Arabian Peninsula. *Zootaxa*. 2660: 46–56.
- NOVÁKOVÁ M., VAŠÁKOVÁ B., KUTALOVÁ H., GALEŠTOKOVÁ K., **PRŮŠOVÁ K.**, ŠMILAUER P., ŠUMBERA R. & FRYNTA D. (2010). Secondary sex ratios do not support maternal manipulation: extensive data from laboratory colonies of spiny mice (Muridae: *Acomys*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 64: 371–379.

Publikace v recenzním řízení

- FRÝDLOVÁ P., **PALUPČÍKOVÁ K.**, AWALE A.I. & FRYNTA D. (2019) The first report of spiny mouse belonging to *Acomys ignitus* group in Somaliland: Phylogenetic affinities of a new distinct mitochondrial lineage. *Manuscript submitted for publication*.
- FRYNTA D., **PALUPČÍKOVÁ K.**, ELM I H. S. A., AWALE A. I., FRÝDLOVÁ P. (2019) Molecular characterization of *Acomys louisae* from Somaliland: A deep divergence and contrasting genetic patterns in a rift zone. *Manuscript submitted for publication*.

- **PALUPČÍKOVÁ K.**, SOMEROVÁ B., PROTIVA T., FRÝDLOVÁ P., VELENSKÝ P., REHÁK I. & FRYNTA D. Genetická variabilita ohrožených želv *Orlitia borneensis* chovaných v evropských zoologických zahradách. In Bryja J., Řehák Z., Zukal J. (eds.) Zoologické dny Brno 2011. Sborník abstraktů z konference 17.-18. února 2011. Brno: Ústav biologie obratlovců AV ČR, 2011, s. 168. **(přednáška)**
- FRYNTA D., **PRŮŠOVÁ K.**, BELLIN VIA E., BENDA P., KUTALOVÁ H., SCHWARZOVÁ L. & MODRÝ D. Phylogenetic relationships within cahirinus-dimidiatus group of the genus *Acomys* (Rodentia: Muridae): new mitochondrial lineages from Sahara, Iran and Arabian Peninsula. In Bryja J., Nedvěd O., Sedláček F. (eds.) Zoologické dny České Budějovice 2008. Sborník abstraktů z konference 14.-15. února 2008. Brno: Ústav biologie obratlovců AV ČR, 2008, s. 58. **(přednáška)**
- **PALUPČÍKOVÁ K.**, SOMEROVÁ B., PROTIVA T., VELENSKÝ P., REHÁK I., & FRYNTA D. Co nám říkají geny o původu kriticky ohroženého druhu *Mauremys annamensis* chovaného v zajetí? Darwinův den: Charles Darwin by se divil, jaké vědecké práce vznikají 202 let po jeho narození v pražské zoologické zahradě. Přijďte se s nimi seznámit, možná se budete divit i vy! Vzdělávací centrum Zoo Praha, 2012. **(přednáška)**
- **PALUPČÍKOVÁ K.**, SOMEROVÁ B., PROTIVA T., FRÝDLOVÁ P., VELENSKÝ P., REHÁK I. & FRYNTA D. Genetická variabilita ohrožených želv *Orlitia borneensis* chovaných v evropských zoologických zahradách. Darwinův den: Charles Darwin by se divil, jaké vědecké práce vznikají 201 let po jeho narození v pražské zoologické zahradě. Přijďte se s nimi seznámit, možná se budete divit i vy! Vzdělávací centrum Zoo Praha, 2011. **(přednáška)**
- **PRŮŠOVÁ K.**, MODRÝ D., BELLIN VIA E., ŠUMBERA R. & FRYNTA D. Myši bodlinaté rodu *Acomys* z východní Afriky: co nám prozradily sekvence MCR. In Bryja J., Nedvěd O., Sedláček F. (eds.) Zoologické dny České Budějovice 2008. Sborník abstraktů z konference 14.-15. února 2008. Brno: Ústav biologie obratlovců AV ČR, 2008, s. 167. **(poster)**
- **PRŮŠOVÁ K.** & FRYNTA D. Existuje druhové rozpoznávání a prekopulační reprodukčně izolační mechanismy uvnitř skupiny *cahirinus-dimidiatus*? In Vlček K., Konečná M., Havlíček J. (eds.) Vesmír. 35. etologická konference. Česká a Slovenská etologická společnost, 2008, s. 57. **(poster)**
- **PRŮŠOVÁ K.**, BELLIN VIA E., KUTALOVÁ H., MODRÝ D., ŠUMBERA R., BENDA P. & FRYNTA D. Phylogenetické vztahy uvnitř rodu *Acomys*. Zoologické dny Brno 2007. Sborník abstraktů z konference 8. – 9. února 2007. Brno: Ústav biologie obratlovců AV ČR, 2007, s. 197. **(poster)**
- **PRŮŠOVÁ K.**, BELLIN VIA E., KUTALOVÁ H., MODRÝ D., ŠUMBERA R., BENDA P. & FRYNTA D. Phylogenetic relationships within the genus *Acomys*. In PRIGIONI C., SFORZI A. (eds.). V European Congress of Mammalogy Siena, Italy 21-26 September 2007 Hystrix It. J. Mamm., (n.s.)-vol I, Supp., 2007, s.152. **(poster)**

Introduction

Spiny mice of the genus *Acomys* evolved several unique characters as menstrual cycles (Bellofiore et al. 2017) and extreme ability of tissue regeneration (Seifert et al. 2012, Jiang et al. 2019). Spiny mice also exhibit giving birth to precocial neonates (Dieterlen 1963, Dempster et al. 1992), nutritionally induced diabetes (Shafir 2000, Shafir et al. 2006), individual recognition (Porter 1986, Makin & Porter 1984), social stress (Nováková et al. 2008), male parental investment (Dieterlen 1962, Makin and Porter 1984), physiological adaptations to arid environment (Weissenberg & Shkolnik 1994, Horowitz & Borut 1994) and reproductive strategies (Nováková et al. 2010, Frynta et al. 2011). Therefore, they belong to handful rodent taxa that have been extensively studied for decades and become a model in multiple fields of ecology, physiology, and evolution. Nevertheless, vast majority of the above studies was performed in *A.cahirinus/A.dimidiatus* and *A.russatus*, i.e., those species inhabiting Israel and neighboring areas of the Near East and representing just terminal offshoots of the phylogenetic tree of the genus. Thus, relevant species tree, as well as phylogeographic and evolutionary scenarios, are urgently needed for proper interpretation of the results of above mentioned studies.

Current phylogenetic hypotheses place the genus *Acomys* into a distinct subfamily Deomyinae containing three other genera., *Uranomys*, *Deomys* and *Lophuromys*, latter two representing a sister clade of *Acomys*) (Chevret et al. 2001, Jansa & Wechsler 2004, Alhajeri et al. 2015). As these three genera have exclusively African distribution ranges, the putative roots of *Acomys* are in this continent.

The records of the genus *Acomys* are generally associated with (semi-)arid environments (Kingdon, 2013) up to 2500m above sea level (Monadjem et al., 2015). Several *Acomys* species/populations, are petricolous (rock-dwelling) and thus tight to rocky outcrops. This is especially apparent in species inhabiting dry savannas, semi-deserts and deserts. The habitat requirements explain why the *Acomys* species are typically absent from tropical Western and Central Africa (= Congolian region), although several species occur to the North in the Sahel and Sahara regions. Higher species richness of *Acomys* in Eastern Africa compared to South Africa may be explained by historical reasons.

Besides a large fraction of African continent, the distribution range of *Acomys* extends to the Mediterranean (it includes a small stripe along southern coast of Turkey between the towns Mersin and Silifke and the islands of Crete and Cyprus) and Asia (from Sinai Peninsula through Israel, S Syria, Jordan, Arabian Peninsula (including Yemen) and adjacent territories in Iran and Pakistan along the Persian Gulf and the Gulf of Oman (Barome et al. 1998; 2000, Kryštufek et al. 2009, Frynta et al. 2010).

In terms of Biogeography which is closely tied to both ecology and phylogenetic biology (Brown & Lomolino 1998) the geographic range of the genus *Acomys* can be split into Afrotropical and Saharo-Arabian regions (Holt 2012). Synonym for Afrotropical region is sub-Sahara Africa region where the most widespread terrestrial habitats are tropical grasslands, savannas and shrublands (Sayre et al., 2013).

The genus *Acomys* (Geoffroy, 1838) was described at the beginning of the nineteenth century. There are numerous descriptions and available names, nevertheless, some of these species cannot be easily distinguished according to morphological characters. It is especially due to a great within species variation and generalized morphology. There were repeated attempts at systematic revision using morphological characters (Ellerman 1941), chromosomes (Matthey 1968, Macholán 1995) and pattern

of molar teeth (Chevret 1993). Besides *A. dimidiatus* which is confined to Asian part of the range, 16 African species of this genus are currently recognized (Kingdon 2013 and Monadjem et al. 2015). These are *A. cahirinus*, *A. chudeaui*, *A. muzei*, *A. cineraceus*, *A. ngurui*, *A. ignitus*, *A. johannis*, *A. kempi*, *A. louisae*, *A. mullah*, *A. percivali*, *A. russatus*, *A. selousi*, *A. spinosissimus*, *A. subspinosus* and *A. wilsoni*.

However, Denys et al. (2017) presents 21 species of spiny mice of the genus *Acomys* with 12 subspecies. This historically inconsistent view of the total number and delimitation of *Acomys* species has resulted in very extensive work that reconstructs *Acomys* phylogenetic relationships based on the largest available multilocus dataset containing four genetic markers from 700 genotyped individuals from 282 localities (Aghová et al. 2019). The results showed the presence of five major groups of *Acomys*, which were designated as *subspinosus*, *spinosissimus*, *russatus*, *wilsoni* and *cahirinus*. When three of these major groups (*spinosissimus*, *wilsoni* and *cahirinus*) are further sub-structured to phylogenetic lineages with predominantly parapatric distributions, indicating the total of 26 existing cryptic *Acomys* species (Aghová et al. 2019) respective 27 species (Frýdlová et al. In prep.) up to 28 *Acomys* species (Frynta et al. in prep.). Until in Frynta et al. (in prep.) and Frýdlová et al. (in prep.) the Somaliland region has been described. *A. louisae*, as the endemic of Somaliland, is clearly separated from the other *Acomys* lineages and the population itself is divided into two subgroups (Frynta et al. In prep.). From the middle of Somaliland to the east, there is one “Somaliland” subgroup that has recently expanded to its present territory and its population size has increased rapidly. Northwest Somaliland, together with Djibouti and eastern Ethiopia, is inhabited by the “Djibouti” subgroup and has an extremely high sequence diversity (Frynta et al. In prep.), which will be associated with its complex geological history. Frydlova et al. (in prep.) found in southern Somaliland a spiny mouse of the genus *Acomys* that inhabits red sands without rocks (which is unusual in most *Acomys* mice). Molecular features have shown that this is a new separate line to the clade comprising the putative species Ign2 and Ign3 (= *A. ignitus*).

The total number and delimitation of extant *Acomys* species, nevertheless, require further verification. Available molecular studies suffer especially from limited taxon sampling and/or geographic coverage. This is especially problem of nuclear markers. Earlier studies relied on sequences of mitochondrial genes (cyt b or control region). Barome et al. (1998, 2000, 2001a) examined relationships among principal clades of *Acomys* and suggested following phylogenetic hypothesis (*subspinosus*, (*spinosissimus*, (*russatus*, *wilsoni*, (*ignitus*, ((*cahirinus*, *chudeaui*), (*dimidiatus*, *johannis*)))))). They also suggested corresponding phylogeographic scenario involving the central role of East Africa, basal split 9.7-13.7 Ma and repeated colonization events to the Southern Africa (*A. subspinosus* and *A. spinosissimus*) respective 8,69 Ma (Aghová et al. 2019), Northern Africa (*A. russatus*, *A. cahirinus*) 7,55 Ma (Aghová et al. 2019), Western Africa (*A. johannis*), and through Bab Al-Mandab to the Arabian Peninsula (*A. dimidiatus*).

Barome et al. 2001b examined variation of mitochondrial haplotypes in *A. minous* from the Island of Crete and revealed recent origin of the Mediterranean populations of *Acomys*. These populations, originally recognized as distinct species *A. minous*, *A. nesiotis* and *A. cilicicus* are probably conspecific with *A. cahirinus* and represent descendants of animals that dispersed from Africa via ancient Egyptian trade. Frynta et al. 2010 confirmed that control region haplotypes of *A. nesiotis* and *A. cilicicus* cluster within those of mainland *A. cahirinus* (Egypt, Libya, Chad). Moreover, they examined mitochondrial divergence among *A. dimidiatus* from Sinai, Yemen, UAE and Iran. This further confirmed that *A. dimidiatus* is confined to Asian part of the range as well as its

clear genetic distinctness from exclusively African (+Mediterranean) *A. cahirinus* which was previously reported by Volobouyev et al. (2007).

Recently, phylogenetic relationships within a clade Gerbilinae-Deomyinae, including 16 *Acomys* species were reexamined by Alhajeri et al. (2015). Their time-calibrated ultrametric chronogram suggests a slightly shorter chronology, but the cladogenetic pattern of resulting phylogenetic tree generally confirmed findings of the previous molecular studies (see above). It remained unchanged even when included into a wide phylogenetic analysis containing 900 rodent species (Steppan and Schenk 2017).

Aims of the study

This work is focused on phylogeny and molecular characterization of newly obtained specimens of spiny mice of the genus *Acomys*, mainly from the broad species group *cahirinus*. With the help of molecular genetic methods, I tried to solve phylogenetic relations within the studied group and in connection with the phylogeographic relations and population parameters of populations from the Horn of Africa.

The specific aims of the work were:

1. to develop a relevant phylogenetic hypothesis about the evolution of spiny mice of the genus *Acomys*
2. molecular characterization of samples coming from the following areas:
 - (a) non-African expansion of the genus *Acomys*. The main aim was to verify, and how the Mediterranean islands Cyprus, Crete and the coast of Turkey were colonized by *A. nesiotus*, *A. minous* and *A. cilicicus*. and the Arabian Peninsula with Iran by *A. dimidiatus*.
 - (b) the Horn of Africa. Somaliland is a very unexplored area that has a very complex history, both geological and climatic. Molecular data on spiny mice from this area have been completely missing. I focused on the species *Acomys louisae*, which is the endemic of this area.
 - (c) African expansion - there was an effort to collect all available data from previous studies on phylogeny of spiny mice of the genus *Acomys* and combine them into one data set. These data were supplemented by material from many independent expeditions carried out by several scientific teams. In many cases, these were not yet sampled.

Papers included to the Ph.D. thesis

- 1) Frynta D., **Palupčíková K.**, Bellinvia E., Benda P., Skarlantová H., Schwarzová L., Modrý D. (2010). **Phylogenetic relationships within the *cahirinus-dimidiatus* group of the genus *Acomys* (Rodentia: Muridae): new mitochondrial lineages from Sahara, Iran and the Arabian Peninsula.** *Zootaxa*, 2660: 46-56.

Spiny mice belonging to the *cahirinus-dimidiatus* group of the genus *Acomys* have become a widely used model in physiology and behaviour. To improve current knowledge concerning the phylogeny of this taxon, we analysed 24 samples from Libya, Chad, Egypt, Jordan, Cyprus, Crete, Turkey, Yemen and Iran. We sequenced the whole mitochondrial control region and part of the flanking tRNA genes for a total length of 986 to 996 bp and described 22 haplotypes. Our results confirmed that the Afro-Mediterranean and Asian clades are clearly distinct (p-distance = 6- 8.1%).

The former clade corresponds to *A. cahirinus sensu lato* (i.e. including also the Cretan *A. minous*, Cypriot *A. nesiotus* and Turkish *A. cilicicus*). Haplotypes of *A. cahirinus* from the E Sahara (S Egypt, SW Libya, N Chad) grouped with those of *A. cilicicus* and *A. minous* (p-distance 2.2%), while haplotypes of *A. nesiotus* grouped with one haplotype representing the commensal *A. cahirinus* from Cairo (p-distance = 1.2%). Close similarity among haplotypes from mainland Africa and NE Mediterranean (clade *A. cahirinus sensu stricto*) support the hypothesis that ancestors of *A. nesiotus*, *A. cilicicus* and *A. minous* dispersed most probably as commensal populations, thus questioning their status of valid species. The most surprising finding was the considerable genetic variation in Asia. In addition to a haplogroup from Sinai and Jordan (corresponding to *A. dimidiatus sensu stricto*), we detected two previously unknown haplogroups, from Yemen and Iran + United Arab Emirates. These clades are fairly distinct and separate species/subspecies status of these animals might be further considered.

- 2) Aghová T., **Palupčíková K.**, Šumbera R., Frynta D., Lavrenchenko L. A., Meheretu Y., Sádlová J., Votýpka J., Mbau J. S., Modrý D., Bryja J. (2019). **Multiple radiations of spiny mice (Rodentia: Acomys) in dry open habitats of Afro-Arabia: evidence from a multi-locus phylogeny.** *BMC Evolutionary Biology*. 19: 69.

Spiny mice of the genus *Acomys* are distributed mainly in dry open habitats in Africa and the Middle East, and they are widely used as model taxa for various biological disciplines (e.g. ecology, physiology and evolutionary biology). Despite their importance, large distribution and abundance in local communities, the phylogeny and the species limits in the genus are poorly resolved, and this is especially true for sub-Saharan taxa. The main aims of this study are (1) to reconstruct phylogenetic relationships of *Acomys* based on the largest available multilocus dataset (700 genotyped individuals from 282 localities), (2) to identify the main biogeographical divides in the distribution of *Acomys* diversity in dry open habitats in Afro-Arabia, (3) to reconstruct the historical biogeography of the genus, and finally (4) to estimate the species richness of the genus by application of the phylogenetic species concept.

The multilocus phylogeny based on four genetic markers shows presence of five major groups of *Acomys* called here subspinosus, spinosissimus, russatus, wilsoni and cahirinus groups. Three of these major groups (spinosissimus, wilsoni and cahirinus) are further sub-structured to phylogenetic lineages with predominantly parapatric distributions. Combination of alternative species delimitation methods suggests the existence of 26 molecular operational taxonomic units (MOTUs), potentially corresponding to separate species. The highest genetic diversity was found in Eastern Africa. The origin of the genus *Acomys* is dated to late Miocene (ca. 8.7 Ma), when the first split occurred between spiny mice of eastern (Somali-Masai) and south-eastern (Zambezi) savannas. Further diversification, mostly in Plio-Pleistocene, and the current distribution of *Acomys* were influenced by the interplay of global climatic factors (e.g., Messinian salinity crisis, intensification of Northern Hemisphere glaciation) with local geomorphology (mountain chains, aridity belts, water bodies). Combination of divergence dating, species distribution modelling and historical biogeography analysis suggests repeated “out-of-East-Africa” dispersal events into western Africa, the Mediterranean region and Arabia.

- 3) Frýdlová P., **Palupčíková K.**, Awale A.I., Frynta D. (2019) **The first report of spiny mouse belonging to *Acomys ignitus* group in Somaliland: Phylogenetic affinities of a new distinct mitochondrial lineage.** Manuscript submitted for publication. *Manuscript submitted for publication.*

We report here a first record of spiny mouse of the genus *Acomys* belonging to *ignitus* clade from Somaliland. This clade is distributed in Southern Kenya, Northernmost Tanzania and Southernmost Ethiopia. Our finding extends the distribution of this clade considerably to the East. The locality is situated in a dry savanna with red sand semi-desert elements, which is quite different from the typical rocky habitats of the other *Acomys* species in the Horn of Africa.

Molecular phylogenetic analyses placed our specimen to the *cahirinus* group of the genus *Acomys*. It represents a well-supported new lineage within *ignitus* clade that we called *Ign5*. Although the inner relationships have remained resolved only partially, it is clearly more related to *A. ignitus* than to *A. kempi*. Besides phylogenetic affinities, we briefly discuss basic morphology and habitat requirements.

- 4) Frynta D., **Palupčíková K.**, Elmi H. S. A., Awale A. I., Frýdlová P. (2019) **Molecular characterization of *Acomys louisae* from Somaliland: A deep divergence and contrasting genetic patterns in a rift zone.** Manuscript submitted for publication.

Phylogeographic patterns in the Horn of Africa have recently attracted researchers searching for hidden diversity and explaining evolutionary history of this region. In this paper, we focus on an endemic spiny mouse *Acomys louisae*. We examined 88 samples from 13 localities across the Somaliland and sequenced cyt b, control region and IRBP genes. Phylogenetic analysis confirmed clear distinctness of *A. louisae* from the other clades of *Acomys*, but it also revealed a deep split within *A. louisae* clade. Samples from Central and Eastern Somaliland, including those from the type locality, form a clearly distinct Somaliland clade while remaining ones from extreme NW of Somaliland and 5 previously published sequences from Djibouti and E Ethiopia form a Djibouti group. At two localities in the contact zone, we detected sympatric occurrence of both. The clades exhibit sharply contrasting patterns of variability, the Somaliland clade is characterized by a sufficient mitochondrial haplotype diversity, but low sequence divergence. The population parameters and haplotype networks suggest that the populations belonging to Somaliland clade probably underwent a recent expansion of its range and population size. It may be explained by a repopulation after the interglacial period providing poor environmental conditions for spiny mice in E and C Somaliland. In contrast, the Djibouti clade shows extremely high nucleotide diversity besides that of haplotype one. This suggests a long-term persistence of large and/or structured populations. It may be attributed to a specific history of the Ethiopian Rift and Afar. The results emphasize importance of this area for generation of species diversity in the Horn of Africa.

Conclusions

The results show that spiny mice of the genus *Acomys* have roots in East Africa, where they gradually radiated (in the late Miocene) and specialized not only within Africa, but also in the Middle East and the Mediterranean. These radiating events could have occurred at the same time as the formation of suitable climatic and vegetative conditions, and sometimes the formation of a land bridge, or by the development of nautical transport and thus spreading with people. There were probably three independent colonization events out of Africa. The oldest colonizer outside Africa was *A. russatus* present in the Sinai Peninsula and the Middle East. Much later, the Arabian Peninsula *A. dimidiatus* (Cah5) colonized probably across the Straits of Bab al-Mandab, situated between Africa and Yemen. The last wave of colonizers was probably from Egypt, when the commensal population of *A. cahirinus* headed for the Mediterranean islands and the coast of Turkey. The very complex and changeable environment found in East Africa caused the emergence of several species of spiny mice in a small area.

The complexity of this area is also reflected in the sequence variability of the “Djibouti” group of *A. louisae* sensu lato. in northwestern Somaliland and the adjoining regions of Djibouti and Ethiopia. This contrasts with the surprising uniformity of this species in central and eastern Somaliland.

The total molecular dataset, today available, shows the existence of a total of 5 major groups of spiny mice of the genus *Acomys*: *cahirinus*, *wilsoni*, *russatus*, *spinosissimus*, *subspinosus*.

The spiny mice of the genus *Acomys* in most cases share a very similar morphology and their recognition in the field is almost impossible according to the available keys. Their correct species determination has not yet been possible without previous molecular analysis.

The complexity of the geological history of some African territories makes it very difficult to understand the history of the sites of individual species / lines of mice. The situation in the East African Rift Valley and its adjacent territories, such as the Horn of African in Somalia or the connection of the Arabian Peninsula with Africa through the Danakil Block, is particularly difficult.

Curriculum vitae

Born: Prague, Czech Republic, 20th August 1981

Employment history:

2018 – present: research and development
KRD s.r.o., Pekařská 12, 155 00 Praha 5

2012 – present: research and development
Central European Biosystems s.r.o., Pekařská 12, 155 00 Praha 5

Education:

2007 – present: Ph.D. student (zoology), Department of Zoology, Faculty of Sciences, Charles University in Prague

2002 – 2007: MSc. (biology). Thesis: Phylogenetic relationships of spiny mice of the genus *Acomys* from the Near East and Northeast Africa. Department of Zoology, Faculty of Sciences, Charles University in Prague

Successfully defended grant projects:

GAUK č. 9873/2009 - Using methods of molecular biology and geometric morphometry to save two critically endangered turtle species.

Publications:

Publications in peer reviewed international journals

- AGHOVÁ T., PALUPČÍKOVÁ K., ŠUMBERA R., FRYNTA D., LAVRENCHENKO L. A., MEHERETU Y., SÁDLOVÁ J., VOTÝPKA J., MBAU J. S., MODRÝ D. & BRYJA J. (2019) Multiple radiations of spiny mice (Rodentia: *Acomys*) in dry open habitats of Afro-Arabia: evidence from a multi-locus phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*. 19:69. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1380-9>.
- HOLÁŇOVÁ ZAHRADNÍČKOVÁ V., ABRAMJAN A., PALUPČÍKOVÁ K., REHÁK I. & FRYNTA D. (2017) Discovering an Antillean *Anolis* (Squamata: Polychrotidae) with contrasting sexual dichromatism in otherwise sexually monomorphic “*chamaeleolis*” group. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 81: 31–47.
- PROTIVA T., GUNALEN D., BAUEROVÁ A., PALUPČÍKOVÁ K., SOMEROVÁ B., FRÝDLOVÁ P., JANČÚCHOVÁ-LÁSKOVÁ J., ŠIMKOVÁ O., FRYNTA D. & REHÁK I. (2016) Shell shape and genetic variability of Southeast Asian Box Turtles (*Cuora amboinensis*) from Borneo and Sumatra. *Vertebrate-zoology*. 66 (3): 387–396.
- SOMEROVÁ B., REHÁK I., VELENSKÝ P., PALUPČÍKOVÁ K., PROTIVA T., FRYNTA D. (2015) Haplotype variation in founders of the *Mauremys annamensis* population kept in European Zoos. *Acta Herpetologica*. 10(1): 7-15.
- PALUPČÍKOVÁ K., SOMEROVÁ B., PROTIVA T., VELENSKÝ P., REHÁK I., HULVA P., GUNALEN D. & FRYNTA D. (2012) Genetic and shell-shape analyses of *Orlitia borneensis* (Testudines: Geoemydidae) reveal limited divergence among founders of the European zoo population. *Zootaxa*. 3280: 56–66.
- FRYNTA D., FRÁŇKOVÁ M., ČÍŽKOVÁ B., SKARLANDTOVÁ H., GALAŠTOKOVÁ K., PRŮŠOVÁ K., ŠMILAUER P. & ŠUMBERA R. (2011) Social and life history correlates of litter size in captive colonies of precocial spiny mice (*Acomys*). *Acta Theriologica*. 56: 289-295.
- FRYNTA D., PALUPČÍKOVÁ K., BELLIN VIA E., BENDA P., SKARLANDTOVÁ H., SCHWARZOVÁ L. & MODRÝ D. (2010) Phylogenetic relationships within the *cahirinus-dimidiatus* group of the genus *Acomys* (Rodentia: Muridae): new mitochondrial lineages from Sahara, Iran and the Arabian Peninsula. *Zootaxa*. 2660: 46–56.
- NOVÁKOVÁ M., VAŠÁKOVÁ B., KUTALOVÁ H., GALEŠTOKOVÁ K., PRŮŠOVÁ K., ŠMILAUER P., ŠUMBERA R. & FRYNTA D. (2010). Secondary sex ratios do not support maternal manipulation: extensive data from laboratory colonies of spiny mice (Muridae: *Acomys*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 64: 371–379.

Manuscripts under revision

- FRÝDLOVÁ P., **PALUPČÍKOVÁ K.**, AWALE A.I. & FRYNTA D. (2019) The first report of spiny mouse belonging to *Acomys ignitus* group in Somaliland: Phylogenetic affinities of a new distinct mitochondrial lineage. *Manuscript submitted for publication.*
- FRYNTA D., **PALUPČÍKOVÁ K.**, ELMH. S. A., AWALE A. I., FRÝDLOVÁ P. (2019) Molecular characterization of *Acomys louisae* from Somaliland: A deep divergence and contrasting genetic patterns in a rift zone. *Manuscript submitted for publication.*

Selected conference presentations

- **PALUPČÍKOVÁ K.**, SOMEROVÁ B., PROTIVA T., FRÝDLOVÁ P., VELENSKÝ P., REHÁK I. & FRYNTA D. Genetic variability of endangered turtles *Orlitia borneensis* kept in European zoos. In Bryja J., Řehák Z., Zukal J. (eds.) Zoologické dny Brno 2011. Proceedings of conference abstracts 17.-18. February 2011. Brno: Institute of Vertebrate Biology AV ČR, 2011, s. 168. **(lecture)**
- FRYNTA D., **PRŮŠOVÁ K.**, BELLINIA E., BENDA P., KUTALOVÁ H., SCHWARZOVÁ L. & MODRÝ D. Phylogenetic relationships within *cahirinus-dimidiatus* group of the genus *Acomys* (Rodentia: Muridae): new mitochondrial lineages from Sahara, Iran and Arabian Peninsula. In Bryja J., Nedvěd O., Sedláček F. (eds.) Zoological days České Budějovice 2008. Proceedings of conference abstracts 14.-15. února 2008. Brno: Institute of Vertebrate Biology AV ČR, 2008, s. 58. **(lecture)**
- **PALUPČÍKOVÁ K.**, SOMEROVÁ B., PROTIVA T., VELENSKÝ P., REHÁK I., & FRYNTA D. What do genes tell us about the origin of the critically endangered captive *Mauremys annamensis*? Darwin's day: Charles Darwin would be surprised at the scientific work that he has created 202 years after his birth in the Prague Zoo. Come and meet them, maybe you will be surprised! Educational Center Prague Zoo, 2012. **(lecture)**
- **PALUPČÍKOVÁ K.**, SOMEROVÁ B., PROTIVA T., FRÝDLOVÁ P., VELENSKÝ P., REHÁK I. & FRYNTA D. Genetic variability of endangered turtles *Orlitia borneensis* kept in European zoos. Darwin's day: Charles Darwin would be surprised at the scientific work that he has created 201 years after his birth in the Prague Zoo. Come and meet them, maybe you will be surprised! Educational Center Prague Zoo, 2011. **(lecture)**
- **PRŮŠOVÁ K.**, MODRÝ D., BELLINIA E., ŠUMBERA R. & FRYNTA D. East African spiny mice of the genus *Acomys*: what MCR sequences revealed to us. In Bryja J., Nedvěd O., Sedláček F. (eds.) Zoological days České Budějovice 2008. Proceedings of conference abstracts 14.-15. February 2008. Brno: Institute of Vertebrate Biology AV ČR, 2008, s. 167. **(poster)**
- **PRŮŠOVÁ K.** & FRYNTA D. Is there species recognition and pre-population reproductive isolation mechanisms within the *cahirinus-dimidiatus* group? In Vlček K., Konečná M., Havlíček J. (eds.) Kosmos. 35. ethological conference. Czech and Slovak Ethological Society, 2008, s. 57. **(poster)**
- **PRŮŠOVÁ K.**, BELLINIA E., KUTALOVÁ H., MODRÝ D., ŠUMBERA R., BENDA P. & FRYNTA D. Phylogenetic relationships within the genus *Acomys*. Zoological days Brno 2007. Proceedings of conference abstracts 8. – 9. February 2007. Brno: Institute of Vertebrate Biology AV ČR, 2007, s. 197. **(poster)**

- **PRŮŠOVÁ K.**, BELLINIA E., KUTALOVÁ H., MODRÝ D., ŠUMBERA R., BENDA P. & FRYNTA D. Phylogenetic relationships within the genus *Acomys*. In PRIGIONI C., SFORZI A. (eds.). V European Congress of Mammalogy Siena, Italy 21-26 September 2007 *Hystrix It. J. Mamm.*, (n.s.)-vol I, Supp., 2007, s.152. (poster)

Použitá literatura/ References

- Aghová T., Šumbera R., Piálek L., Mikula O., McDonough M. M., Lavrenchenko L. A., Bryja J. (2017). Multilocus phylogeny of East African gerbils (Rodentia, Gerbilliscus) illuminates the history of the Somali-Masai savanna. *Journal of biogeography*, 44(10), 2295-2307.
- Alhajeri B. H., Hunt O. J., Stepan S. J. (2015). Molecular systematics of gerbils and deomyines (Rodentia: Gerbillinae, Deomyinae) and a test of desert adaptation in the tympanic bulla. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53(4), 312-330.
- Barome P.-O., Lymberakis P., Monnerot M., Gautun J.-C. (2001b). Cytochrome b sequences reveal *Acomys minous* (Rodentia, Muridae) paraphyly and answer the question about the ancestral karyotype of *Acomys dimidiatus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18(1): 37-46.
- Barome P.-O., Monnerot M., Gautun J.-C. (1998). Intrageneric phylogeny of *Acomys* (Rodentia, Muridae) using mitochondrial gene cytochrome b. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(3): 560-566.
- Barome P.-O., Monnerot M., Gautun J.-C. (2000). Phylogeny of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) based on the cytochrome b mitochondrial gene: implications on taxonomy and phylogeography. *Mammalia*, 64(4): 423-438.
- Barome P.-O., Volobouev V., Monnerot M., Mfune J. K., Chitaukali W., Gautun J.-C., Denys Ch. (2001a). Phylogeny of *Acomys spinosissimus* (Rodentia, Muridae) from north Malawi and Tanzania: evidence from morphological and molecular analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 321-340.
- Bellofiore N., Ellery S. J., Mamrot J., Walker D. W., Temple-Smith P., Dickinson H. (2017). First evidence of a menstruating rodent: the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *American journal of obstetrics and gynecology*, 216(1), 40-e1.
- Brown J.H., Lomolino M.V. (1998). *Biogeography*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Chevret P., Catzefli, F., Michaux J. (2001). "Acomyinae": new molecular evidences for a muroid taxon (Rodentia: Muridae). *African small mammals*, 109-+.
- Chevret P., Denys C., Jaeger J.J., Michaux J., Catzeflis F.M. (1993). Molecular evidence that the spiny mouse (*Acomys*) is more closely related to gerbils (Gerbillinae) than to true mice (Murinae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(8), 3433-3436.
- Chevret P., Dobigny G. (2005). Systematics and evolution of the subfamily Gerbillinae (Mammalia, Rodentia, Muridae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 35(3), 674-688.
- Dempster E.R., Perrin M.R., Nuttall R.J. (1992). Postnatal development of three sympatric small mammal species of southern Africa. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57: 103-111.

- Denys C., Taylor P.J., Aplin K.P. (2017). Family Muridae. In: Wilson et al. (Eds.) *Handbook of the Mammals of the World*, Volume 7: Rodents II. Lynx Edicions. ISBN-13: 9788416728046
- Dieterlen F. (1961). Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, *Acomys cahirinus dimidiatus* Cretzschmar. *Z. Säugetierk* 26, 1-13.
- Dieterlen F. (1962). Geburt und Geburtshilfe bei der Stachelmaus, *Acomys cahirinus*. *Ethology*, 19(2), 191-222.
- Dieterlen F. (1963). Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus (*Acomys*) und Wanderratte (*Rattus norvegicus*). *Z. Säugetierk*, 28(4).
- Ehrhardt N., Heldmaier G., Exner C. (2005). Adaptive mechanisms during food restriction in *Acomys russatus*: the use of torpor for desert survival. *Journal of Comparative Psychology B*, 175: 193-200.
- Ellerman J.R. (1941). The families and genera of living rodents. Vol. 2. British Museum (Natural History), London.
- Frýdlová P., Palupčíková, K., Awale A.I., Frynta D. (2019). The first report of spiny mouse belonging to *Acomys ignitus* group in Somaliland: Phylogenetic affinities of a new distinct mitochondrial lineage. Manuscript submitted for publication.
- Frynta D., Fraňková M., Čížková B., Skarlandtová H., Galeštoková K., Průšová K., Šmilauer P., Šumbera R. (2011). Social and life history correlates of litter size in captive colonies of precocial spiny mice (*Acomys*). *Acta Theriologica*, 56(3), 289-295.
- Frynta D., Palupčíková K., Bellinvia E., Benda P., Skarlandtová H., Schwarzova L., Modrý D. (2010). Phylogenetic relationships within the *cahirinus-dimidiatus* group of the genus *Acomys* (Rodentia: Muridae): new mitochondrial lineages from Sahara, Iran and the Arabian Peninsula. *Zootaxa*, 2660, 46-56.
- Frynta D., Palupčíková K., Elmi H. S. A., Awale A.I., Frýdlová P. (2019). Molecular characterization of *Acomys louisae* from Somaliland: A deep divergence and contrasting genetic patterns in a rift zone. Manuscript submitted for publication.
- Harvey P H., Pagel M.D. (1991). The comparative method in evolutionary biology (Vol. 239). Oxford: Oxford university press.
- Holt B.G., Lessard J.P., Borregaard M. K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.H., Graham C.H., Graves G.R., Jönsson K.A., Nogués-Bravo D., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R. J., Fjeldså J., Rahbek C. (2012). An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 1228282.
- Horowitz M., Borut A. (1994). The spiny mouse (*Acomys cahirinus*) a rodent prototype for studying plasma volume regulation during thermal dehydration. *Israel Journal of Zoology*, 40: 117-125.
- Jansa S. A., Weksler M. (2004). Phylogeny of murid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 256-276.
- Jiang T.X., Harn H.I.C., Ou K.L., Lei M., Chuong C.M. (2019). Comparative regenerative biology of spiny (*Acomys cahirinus*) and laboratory (*Mus musculus*) mouse skin. *Experimental dermatology*, 28(4), 442-449.
- Kingdon J., Happold D., Butynski T., Hoffmann M., Happold M., Kalina J. (eds) (2013). *Mammals of Africa* (Vol. 6). Bloomsbury Publishing, London.
- Kryštufek B., Vohralík V., Janžekovič F. (2009). Mammals of Turkey and Cyprus: Rodentia II: *Cricetinae*, *Muridae*, *Spalacidae*, *Calomyscidae*, *Capromyidae*, *Hystricidae*, *Castoridae*. Univerza na Primorskem, Znanstveno-raziskovalno središče, Založba Annales.

- Kunze B., Dieterlen F., Traut W., Winking H. (1999). Karyotype relationship among four species of spiny mice (*Acomys*, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 64: 220-229.
- Macholán M., Zima J., Červená A., Červený, J. (1995). Karyotype of *Acomys cilicicus* Spitzenberger, 1978 (Rodentia, Muridae). *Mammalia*, 59(3), 397-402.
- Makin J. W., Porter R. H. (1984). Paternal behavior in the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Behavioral and Neural Biology*, 41: 135-151.
- Maslin M.A., Brierley C.M., Milner A.M., Shultz S., Trauth M.H., Wilson K.E. (2014). East African climate pulses and early human evolution. *Quaternary Science Reviews*, 101, 1-17.
- Matthey R. (1968). Cytogénétique et taxonomie du genre *Acomys* *A. percivali* Dollman et *A. wilsoni* Thomas, espèces d'Abyssinie. *Mammalia*, 32(4), 621-627.
- Medger K., Chimimba C.T., Bennett N.C. (2012). Seasonal changes in reproductive development in male spiny mice (*Acomys spinosissimus*) from South Africa. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 77(3), 153-159.
- Merkt J.R., Taylor C.R. (1994). "Metabolic switch" for desert survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(25), 12313-12316.
- Mescher A.L. (2017). Macrophages and fibroblasts during inflammation and tissue repair in models of organ regeneration. *Regeneration*, 4(2), 39-53.
- Monadjem A., Taylor P.J., Denys C., Cotterill F.P. (2015). *Rodents of sub-Saharan Africa: a biogeographic and taxonomic synthesis*. Walter de Gruyter GmbH and Co KG.
- Nováková M., Palme R., Kotalová H., Janský L., Frynta D. (2008). The effects of sex, age and commensal way of life on levels of fecal glucocorticoid metabolites in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Physiology and behavior*, 95(1), 187-193.
- Nováková M., Vašáková B., Kotalová H., Galeštoková K., Průšová K., Šmilauer P., Šumbera R., Frynta D. (2010). Secondary sex ratios do not support maternal manipulation: extensive data from laboratory colonies of spiny mice (Muridae: *Acomys*). *Behavioral ecology and sociobiology*, 64(3), 371-379.
- Peitz B. (1981). The oestrous cycle of the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *Reproduction*, 61(2), 453-459.
- Porter R.H. (1986). Chemical Signals and Kin Recognition in Spiny Mice (*Acomys cahirinus*). In *Chemical Signals in Vertebrates 4* (pp. 397-411). Springer, Boston, MA.
- Sarli J., Lutermann H., Alagaili A.N., Mohammed O.B., Bennett N.C. (2016). Seasonal reproduction in the Arabian spiny mouse, *Acomys dimidiatus* (Rodentia: Muridae) from Saudi Arabia: the role of rainfall and temperature. *Journal of arid environments*, 124, 352-359.
- Sayre R., Comer P., Hak J., et al. (2013). A new map of standardized terrestrial ecosystems of Africa. Washington, DC: Association of American Geographers. *African Geographical Review*, 24 pp.
- Seifert A.W., Kiama S.G., Seifert M.G., Goheen J.R., Palmer T.M., Maden M. (2012). Skin shedding and tissue regeneration in African spiny mice (*Acomys*). *Nature*, 489(7417), 561-565.
- Shafir E. (2000). Overnutrition in spiny mice (*Acomys cahirinus*): β -cell expansion leading to rupture and overt diabetes on fat-rich diet and protective energy-wasting elevation in thyroid hormone on sucrose-rich diet. *Diabetes/metabolism research and reviews*, 16(2), 94-105.

- Shafrir E., Ziv E., Kalman R. (2006). Nutritionally induced diabetes in desert rodents as models of type 2 diabetes: *Acomys cahirinus* (spiny mice) and *Psammomys obesus* (desert gerbil). *ILAR journal*, 47(3), 212-224.
- Shargal E., Rath-Wolfson L., Kronfeld N., Dayan T. (1999). Ecological and histological aspects of tail loss in spiny mice (Rodentia: Muridae, *Acomys*) with a review of its occurrence in rodents. *Journal of Zoology*, 249(2), 187-193.
- Steppan S.J., Schenk J.J. (2017). Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PloS one*, 12(8), e0183070.
- Volobouev V., Auffray J.C., Debat V., Denys C., Gautun J.C., Tranier M. (2007). Species delimitation in the *Acomys cahirinus-dimidiatus* complex (Rodentia, Muridae) inferred from chromosomal and morphological analyses. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 203-214.
- Weissenberg S., Shkolnik A. (1994). Metabolic rate and water economy in the desert and mediterranean populatinos of the common spiny mouse (*Acomys cahirinus*) in Israel. *Israel Journal of Zoology*, 40: 135-143.
- Wube T., Haim A., Fares F. (2008). Reproductive response of xeric and mesic populations of the spiny mouse *Acomys* to photoperiod acclimation. *Journal of arid environments*, 72(4), 440-447.