

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: BIOLOGIE

Studijní obor: EKOLOGICKÁ A EVOLUČNÍ BIOLOGIE



Jakub Mráz

Morfologická disparita a její evoluční a ekologické příčiny
Morphological disparity and its evolutionary and ecological causes

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Karel Kleisner, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

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

V Praze, 12.5. 2017

Podpis

Poděkování

Mnohokrát děkuji svým přátelům, mé díky si zaslouží hlavně Yicheng Zhang za jeho morální podporu. Stejně tak děkuji své rodině za podporu při psaní této práce. Dále děkuji školiteli za jeho rady a připomínky.

Abstrakt

Diverzita tvarů těl všech organismů patří mezi nejzajímavější témata biologie. Možnost vysvětlit obrovské množství odlišných forem pomocí evoluční teorie, zcela změnilo pohled biologie a jeho zaměření. Vlivy ovlivňující míru morfologické rozdílnosti jsou proto velice důležité a jejich stručný popis je právě cílem této práce. Zde však budou předloženy jen vlivy evolučního či ekologického charakteru na všech taxonomických úrovních. Nejprve se bude tato práce věnovat nesrovnalostem v definicích a užití několika důležitých termínů, mezi které patří například diverzita, disparita, variabilita a další. Dále bude věnovaná část této práce morfometrickým metodám a následnému vysvětlení příčin disparity.

Klíčová slova: Morfometrika, Disparita, Diverzita, Modularita

Abstract

Diversity of body shapes of all organisms belongs to the most interesting problems of biology. The explanation of the big number of different forms by the theory of evolution revolutionized biology as a whole. Therefore, the influences of the size of morphological diversity are very important and they are going to be discussed in this thesis. Focusing only on evolutionary and ecological influences at every taxonomical level. The first part of the thesis is going to discuss problems of definitions of several key terms, like diversity, disparity variance and more. Part of the thesis will also be granted to morphometry, as its terminology is necessary for explaining the causes of disparity.

Keywords: Morphometry, Disparity, Diversity, Modularity

Obsah

1. Úvod.....	6
2. Vztah mezi biologickou diverzitou, variabilitou a morfologickou disparitou	7
2.1 Diverzita.....	7
2.2 Biologická rozdílnost a schopnost změny tvaru.....	8
2.2.1 Metody porovnávání rozdílnosti	9
2.3 Disparita	10
3. Morfometrika	12
3.1 Klasická Morfometrika	12
3.2 Tvaroprostor	13
3.3 Měření morfologické disparity pomocí geometrické morfometricky.....	15
4. Modularita.....	17
5. Příčiny disparity	18
6. Závěr	22
7. Reference:	24

1. Úvod

V biologii lze určitou problematiku analyzovat zcela odlišnými přístupy. Je jasné, že čím složitější problematika je, tím se zvyšuje náročnost její řešitelnosti úměrně k množství a různých kombinací těchto přístupů. Právě komplexita problémů nás může nutit použít jen jeden úhel pohledu. V případě problematiky disparity je tendence hledat příčiny v ontogenezi, či v expresi genů nebo se naopak podívat na problém z pohledu ekologie, či evoluční biologie. V této práci se budu zabývat morfologickou různorodostí, a zda je ovlivněna evolučními, či ekologickými mechanismy, dále jakým způsobem a zda je možné z nich vyvodit obecné evoluční trendy.

S mírnou nadsázkou se dá říci, že disparita společně s diverzitou náleží k nejdůležitějším tématům biologie. Tedy proč je život na naší planetě tak rozmanitý a proč nabírá tolika rozdílných tvarů. Vysvětlení biodiversity pomocí evoluční teorie (Darwin 1859), bylo revolučním počinem právě proto, že diversity a stejně tak morfologická rozdílnost patřila k těm největším záhadám biologie. Biodiversity však pořád patří k široce debatovaným tématům, už jen podle existence specializovaných vědeckých časopisů, jakým jsou například *Diversity and Distribution* nebo *Biodiversity and Conservation*, které se převážně zaměřují na konkrétní příčiny narušení biodiversity a potencionální dopady na ekosystémy. V této práci jsem pojednal konkrétní evolučně-ekologické příčiny vzniku disparity podle studované literatury a přiřadil k nim příklady.

První část práce se zabývá vznikem a vývojem důležitých termínů, jejichž význam je často jen volně definován, ovšem jsou nezbytné pro plné pochopení problematiky. Mezi nimi i takové termíny, jenž po překladu do českého jazyka ztrácí své jemné odlišnosti, což je důvodem, proč u nich budou i jejich anglické alternativy. Mezi tyto problematické termíny patří například disparita, diverzita, variabilita a další.

Neméně důležitá je také nutnost vysvětlit některé metody studia morfologických tvarů a také metody jejich porovnávání. Jedná se především o metody matematického, statistického porovnávání, jejichž základ leží v homologiích studovaných forem. I terminologie daných metod je velmi užitečná, neboť koncept takzvaného „tvaroprostoru“ je vhodný k ilustraci disparity a její změny (1–3). Kvůli zlepšení molekulárních metod a obecnému posunu biologických studií spíše směrem ke genetice či populační ekologii se počet morfologických prací čistě popisných zmenšil. Morfologické metody rovněž prošli jistou revolucí, díky níž se celá řada prací zaměřila právě na komparaci disparity metodami geometrické morfometriky (4).

2. Vztah mezi biologickou diverzitou, variabilitou a morfologickou disparitou

Než se ponoříme do vysvětlování příčin disparity, je nutné vysvětlit disparitu samotnou a termíny s ní související. Jedná se o termíny, které mají většinou víc jak jedno použití anebo se jejich význam po překladu ztrácí. Pro zjištění jejich významů je důležitý hlavně jejich kontext. V této kapitole budou vysvětleny i důvody zkoumání těchto fenoménů.

2.1 Diverzita

Slovo diverzita je často využívána jako označení pro obecnou různorodost. Biologickým termínem se stalo, až v době Darwina, kdy se začalo používat v kontextu biodiversity. Stále však označuje obecnou různorodost, rozmanitost přírody na všech možných úrovních. V anglických textech se slovo *diversity* často objevuje jen jako označení pro jakoukoliv rozmanitost. Samostatné slovo *diversity* se také někdy využívá jako zkratka konkrétní různorodosti, například morfologie nebo genetiky, avšak toto je nutné rozeznat z kontextu publikace.

1. Existují studie pracující s termínem biodiverzita, což je termín konkrétně definován jako různorodost přírody na každé úrovni. Tím se myslí, jak počet druhů (a vyšších taxonomických úrovní), tak genetická či morfologická různorodost. Definice převzata z *United Nations Earth Summit 1992. Convention of biological diversity* je společnost pořádající každoroční konference na téma biologické diverzity, kde termín *biologická diversita* definují jako *variability* (v tomto kontextu však myšleno jako rozmanitost) mezi živými organismy u všech biologických systémů. Tedy jak suchozemských, mořských a další vodní ekosystémů, tak uvnitř druhu, mezi druhy a mezi ekosystémy.
2. Termín diverzita je též používán jako označení počtu taxonů, což může být, jak počet druhů, tak vyšších taxonomických úrovní. Tuto definici lze nejčastěji spatřit v souvislosti s disparitou, a proto ji budu dále v textu používat (5,6).

Diverzita jako taková je studovaná z několika důvodů. Diverzita je důležitá v ochraně životního prostředí neboť rychlé (umělé) snížení diversity vede k ekologickým katastrofám (7). Dále slouží diversity jako důležitý zdroj informací pro evoluční biologii, neboť z 2. definice se jedná o míru speciace (8). Z toho plyne, že se celková biologická diversity Země, díky evolučním mechanismům, nevyhnutelně zvyšuje.

Jelikož diverzita je termín, jenž je velmi důležitý a zkoumaný nejen v ekologických

disciplínách, ale také v paleontologických, nastává několik konfliktů při porovnání paleontologické diverzity a současné diverzity.

Druh je obecně definovaný jako populace jedinců schopných vzájemné reprodukce, avšak v paleontologii a ve vědách z ní derivovaných je druh definován morfologicky, protože genetická data pro fosilie nejsou dostupná (9,10). Druhy paleontologické a současné nejsou tedy stejné kategorie i přes sebelepší hodnocení homologií. Samozřejmě však záleží na konkrétních pracích, definice druhu je sama o sobě nejasná a existují i definice na základě ekologické, genetické či morfologické podobnosti.

Míra diversity je také obecně využívána na geografická lokace, tedy některá stanoviště mají faunu a flóru více diversifikovanou (více taxonů) a některá méně. Například tropické deštné pralesy mají největší diversitu druhů. Jako následek dlouhé historie biomu, velikostí, geografické izolace, relativní stability klimatu, heterogenitě habitatů uvnitř biomu a podobně (11).

Diverzita se také mění v historii biosféry, známá Kambrická exploze je právě zvýšením diverzity v geologicky krátkém čase. V této době se diverzifikovaly mnohobuněčné organizmy do velkého množství taxonů. Podobná, i když zdaleka ne tak intenzivní diverzifikace, nastává během radiace druhu (12). Ekologickou příležitostí může být více faktorů a všechny mohou změnit hladinu diverzity na všech úrovních. Ať už se jedná o změnu podnebí, extinkce konkurenta nebo predátora, či výskyt nového zdroje. (13)

Měření rozdílu diversity mezi příbuznými taxony je sice možné, ve smyslu rozdílu počtu druhů, avšak tento rozdíl nanejvýš přednese, zdali se dané taxony diverzifikovaly stejnou měrou. Existují mechanismy ovlivňující rychlost diverzifikace, ovšem jejich původ může být jak ekologický, evoluční, genetický, ontogenetický tak fyziologický.

2.2 Biologická rozdílnost a schopnost změny tvaru

Téma biologické rozdílnosti je také velice obsáhlé neboť se jedná o základní studium evoluční biologie (14). Již Darwin použil termín *Variation* jako nutný rozdíl mezi jedinci uvnitř druhů, aby selekce mohla fungovat. V té době však byl rozdíl mezi jedinci brán pouze jako jeden z evolučních mechanismů ovlivňujících evoluci a jako odchylka od „normálního“ jedince, namísto statistické vlastnosti populace. Darwin považoval rozdílnost (*variation*) za narušitele dědičnosti, která se snažila okopírovat rodiče (14). Tento pohled se postupem času změnil, když Alfred R. Wallace přišel s návrhem, že rozdílnost není vlastnost jedince, ale populace. Přednesl populační rozvržení, která ukazují, že nejvíce jedinců je blízko průměru a extrémů jsou osídleny

vzácně. Tento pohled byl jen dále podpořen genetickou revolucí a objevením somatické a germinální linie A. Weismannem a F. Galtonem. Ty způsobují, že změny v somatické linii neovlivňují potomky.

Variabilita či rozdílnost jedinců (*variation*) v populaci se počítá pomocí rozptylu (*variance*), který na grafu znázorní rozložení populace a tím míru odlišnosti jedinců. Jedná se o statistickou metodu, s níž se dá dále operovat. Například lze porovnávat několik rozptylů. Rozptyl je definovaný jako střední hodnota kvadrátů odchylek od střední hodnoty datasetu.

Dále se využívá odlišný termín *variability*, jenž označuje schopnost daného organismu se měnit. Oproti měření aktuální rozdílnosti (*Variation*), měření schopnosti měnit se (*variability*) je složitější. Schopnost měnit se se často počítá dohromady s mírou mutací, mírou morfologické asymetrie a mírou dalších vlastností podporujících zvýšení rozdílnosti (15). Jako příklad studie variability zde přikládám článek porovnávající několik druhů kočkovitých šelem (16). Rozdílnost je důležitá pro studium obecné diversity, zatímco u disparity je naprosto nevyhnutelná.

2.2.1 Metody porovnávání rozdílnosti

Rozdílnost je definována jako rozptyl dat. K porovnání dvou, či více rozptylů, existuje řada statistických metod. Jedná se například o metody:

Jack knifing (typ bootstrap metody). Tato metoda může být použita k testování výsledků a snižování zaujatosti (bias). Odhad parametru je nalezen systematickým vynecháváním každého pozorování z data setu, počítání jednotlivých těchto odhadů a nalezení průměru těchto kalkulací.

Levenův test, je metoda jednodušší a používá se právě k porovnání rozptylů. Vesměs se vypočítá odchylka všech pozorování od mediánu či průměru. Poté se vypočítá rozptyl této odchylky a její průměr. Průměry všech populací jsou poté použity v t-testu nebo v analýze rozptylů (14).

Existují také indexy diversity, které statisticky určí počet unikátních typů v dané populaci a kolik jedinců náleží k jednotlivým typům. Typy zde mohou znamenat jak druhy, tak jiné možné dělení.

Konkrétní index používaný v ekologii je Simpsonův index neboli Herfindahl–Hirschman index (HHI) v ekonomii. Tento index určuje pravděpodobnost, že dva náhodně vybrané vzorky budou toho samého typu.

Na tomto indexu staví několik dalších vzorců mezi nimi Gini-Simpson index, který naopak určí pravděpodobnost, zdali dva náhodně vytažení jedinci z datasetu jsou rozdílného

typu.

Shannon index je dalším důležitým statistickým vzorcem, jenž určí pravděpodobnost jakého typu bude další jedinec v pořadí. Čím více typů a čím podobnějším množstvím jsou jednotlivé typy zastoupeny, tím je výsledná řada nepřesnější (6). Tyto a další metody jsou dostupné pro statistický program R, ale existují i specializované programy pro počítání diversity, například *Species Diversity and Richness* nebo *Exeter*.

2.3 Disparita

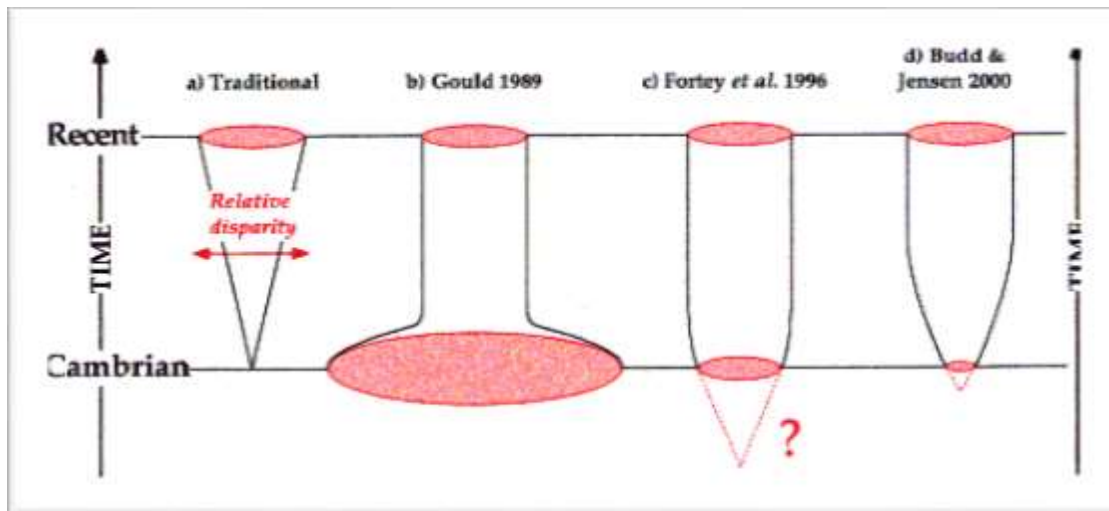
Disparita označuje míru morfologické diversity mezi dvěma, či více taxony (17). Disparita je také někdy definovaná hodnotou (například mírou zastoupení v daném tvaroprostoru, viz Kapitola 3.2) a tato hodnota je pak porovnávána s dalšími hodnotami, což vede k určení míry disparity (18). Někdy je termín disparita nahrazen termíny morfologická diverzita nebo morfologická rozmanitost mezi druhy, ale v této práci bude používána definice výše zmíněná. Jedná se tedy o míru zastoupení taxonu v tvaroprostoru nebo popřípadě rozdílu mezi několika tvaroprostory.

Disparita není přímo úměrná s diversitou taxonu. Druhy se od sebe z definice liší hlavně schopností se mezi sebou rozmnožovat, nemusí tedy docházet během diverzifikace k navýšení disparity. To platí i u druhů, které změnou morfologie neztratí schopnost se rozmnožovat mezi sebou (19).

Podobně jako u diversity existují geograficky či ekologicky podpořené trendy v zastoupení morfologií. Jedním z prvních zaznamenaných trendů je změna velikosti těla v závislosti na teplotě, známé také jako Bergmannovo pravidlo. Jedná se však jen o trend a nejnovější studie mu dávají kredibilitu jen u určitých skupin (20,21). Podobné fenomény lze pozorovat u ostrovních populací, kde snížený genetický polymorfismus a menší prostor pro populaci vytváří ostrovní gigantismus u plazů a menších savců (22) či dwarfismus naopak u větších savců (23). Jelikož tento efekt má své výjimky a konkrétní příčina stále není známá (jedná se zřejmě kombinaci více ekologických vlivů), bavíme se pořád jen o trendu. Ve studii disparity se však pracuje převážně s tvarem namísto velikostí. Dalším pravidlem hovořícím o změně velikosti končetin a tělních výrůstků (uši, ocas a další) je Allenovo pravidlo (Allen 1877).

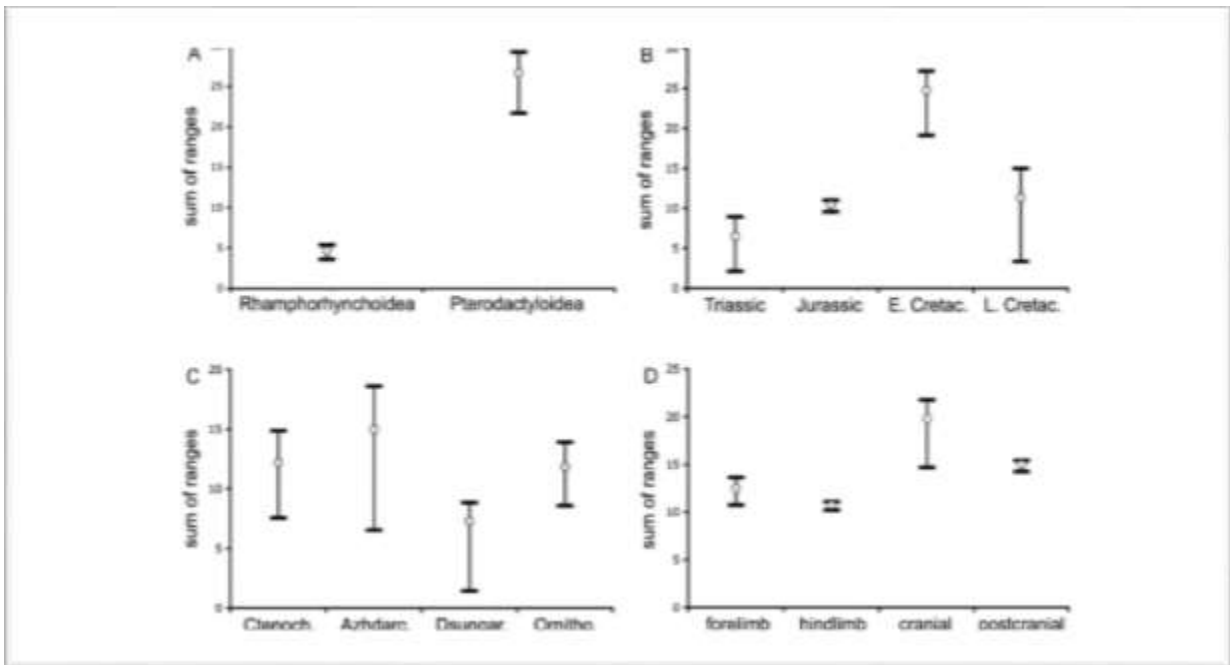
Disparita se také rapidně zvýšila během Kambrické exploze společně s diversitou, jelikož v té době vzniklo obrovské množství nejen taxonů, ale i tělních plánů (24). Fenomén Kambrické exploze rozproudil debatu na téma, jak se život v historii diversifikoval. Základní představa byla, že se disparita graduálně zvyšovala, ale Gould (1989) přišel s návrhem, že

disparita byla nejvyšší právě v době Kambria a poté došlo ke stabilizaci. Avšak Fortey, Briggs, a Wills (1996) zdůraznili, že disparita prekambričských organismů není natolik známá. Dále ve své práci Jensen a Budd (2000) navrhují, že na počátku došlo k rapidnímu navýšení disparity a poté k rychlé stabilizaci. Zde přiloženo grafické znázornění všech zmíněných přístupů:



Legenda k ilustraci: Několik hypotéz evoluce morfologické diversity nebo disparity. (a) Tradiční model graduálního zvýšení disparity během času; (b) Model maximální disparity brzy v evoluční historii a eventuální stabilizace; (c) Model dlohodobého graduálního navyšování disparity kryptických Prekambričských živočichů a následná stabilizace; (d) Model krátkodobého graduálního navyšování disparity kryptických prekambričských živočicha následná stabilizace. Ilustrace převzata od M.A. Willse University of Bath, UK.

Jako příklad porovnání studie disparity přikládám tuto ilustraci zaměřující se na již vyhynulou skupinu Pterosauria:



115. Ilustrace znázorňující příklad porovnání míry disparity. Je zde znázorněna disparita pro rozdílné podskupiny pterosaurů. Průměrné hodnoty disparity, založené na sečtení rozmezí jsou ukázány s hranicemi značící na 95% jisté intervaly, získané pomocí 1000 bootstrapových repliací. Porovnání průměrných hodnot disparity jsou znázorněny pro A, dva pododdíly pterosaurů; B, čtyři hlavní časové intervaly; C, čtyři nadčeledi Pterodactyloidea; D, čtyři kategorie morfologických charakteristik pro všechny pterosaury. Abbreviations: *Azhdarc.*, *Azhdarchoidea*; *Ctenoch.*, *Ctenochasmatoidea*; *Dsungar.*, *Dsungaripteroidea*; *E. Cretac.*, Early Cretaceous; *L. Cretac.*, Late Cretaceous; *Ornitho.*, *Ornithocheiroidea*. Převzato z (52)

3. Morfometrika

3.1 Klasická Morfometrika

Tvary organismů, nebo částí jejich těla jsou v biologii důležité při výzkumu enviromentálních podmínek a jejich vlivu na ně, exprese genů, embryonálního vývoje, nemocí a evolučních trendů. Morfometrika právě slouží ke kvantifikování důležitých forem, jejich možných typů, rozdílnost mezi nimi, jejich zastoupení v populaci, ale také jejich vznik a možný vývoj.

Tradiční (klasická) morfometrika získává data měřením jednotlivých vlastností daného tvaru, tedy výšku, šířku a tloušťky všech důležitých částí. Morfometrická práce tyto parametry porovnává a vyvozuje z nich možné evoluční, ekologické, či jiné trendy vývoje (27).

Výsledné porovnání statistického znázornění rozdílných morfologií poté graficky znázorní disparitu. K tomu slouží morfometrické postupy, které s pomocí statistických metod, dokáží určit míru variability mezi studovanými morfologiemi (4).

Nejprve je potřeba určit část těla, kterou by bylo možné statisticky hodnotit. Pokud měříme rozdílnost morfologie vnitrodruhovou, očekáváme menší rozdílnost, nežli v porovnání

s druhem vzdáleně příbuzným. Nemusíme tedy natolik řešit problémy výběru morfologicky porovnatelných částí. Porovnávají se tvary, které mají některé vlastnosti společné, ať už se jedná o funkci či ontogenezi. U organismů se pohlavím dimorfismem nastávají podobné problémy a snadno ukazují, že morfologická variabilita není nutně spojená s diversitou (28).

Dále je třeba vzorky srovnat tak, aby rozdílnost byla ovlivněna pouze tvarem, tedy matematicky normalizovat jejich velikost, pozici a orientaci. (4,29)

3.2 Tvaroprostor

Tvaroprostor (*morphospace*) je označení pro grafické, matematické znázornění fenotypového zastoupení studovaného organismu. Jedná se o důležitou morfometrickou metodu určující disparitu ale také může znázorňovat adaptivní krajinu pro evoluční biologii. Koncept vychází z takzvaných deformačních sítí, zjednodušeně se jedná o prostorově zakřivené grafy podle hustoty bodů (Thompson 1917 (Sekundární citace z (30))). Základní koncept pracoval s parametry klasické morfometriky, avšak nyní se využívá i s landmarky (Kapitola 3.3) (31).

Nyní zde budou stručně vysvětleny základní teoretické a matematické základy tvaroprostoru pro lepší pochopení studia disparity, neboť v některých pracích je disparita definována jako velikost tvaroprostoru osídlena daným taxonem.

Existuje několik typů tvaroprostorů založených na různých grafických znázorněních. Ovšem ne u všech lze užívat intuitivní termíny Eukleidovské matematiky jako je „vzdálenost“ a „směr“. Od tvaroprostorů očekáváme, že vlastnosti jejich grafů znázorní existující biologické vztahy mezi studovanými morfologiemi.

Příklad vhodného Eukleidovského prostoru je Q-space. Jedná se o jednoduchý prostor, jehož strany určují hodnotu dvou, či více morfologicky studovaných tvarů (p) u n jedinců znázorněných jedním bodem. Zde právě vzdálenost mezi jednotlivými body na grafu odpovídá míře morfologického rozdílu mezi nimi. Dále mohou být na grafu znázorněny také biologické trendy, a to jednoduchou geometrií, například společné odchýlení několika bodů stejným směrem může naznačovat oddělující evoluční, vývojový, či ekologický trend. Společná trajektorie může zase odkazovat na podobné selektivní tlaky.

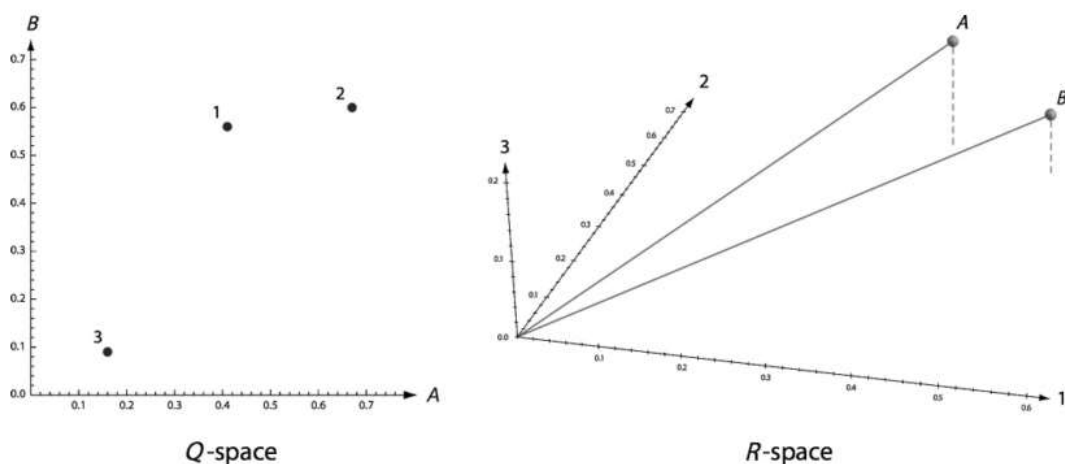
Tyto vektory reprezentující fenotypovou změnu se chovají podle matematických zákonů. Je tedy možné například sečíst dva vektory pro výpočet hypotetického fenotypu ležícího v tvaroprostoru mezi nimi, či naopak vektor rozložit a tím ukázat sousedící fenotypy.

Při určování proměnných, jenž jsou použity v Q-space jako strany, je nutné mít

nastavené stejné hodnoty, neboť daný prostor je ovlivnitelný právě změnou měřítka jedné proměnné či změnou úhlu mezi osami těchto proměnných. (1).

Dalším příkladem konkrétního tvaroprostoru je R-space (Dual space). Tento prostor naopak znázorňuje proměnné jako body, které tvoří úsečku s počátkem. Jedinci jsou znázorněni polopřímku vedoucí z počátku a uzavírající s oběma úsečkami úhel podle hodnoty jejich morfologie. Kosinus těch to úhlů znázorňuje korelaci mezi těmito proměnnými, a jelikož se jedná o méně intuitivní graf, je blíže popsán u ilustrace. Jeho vlastnosti se využívají ve studiu modularity, viz Kapitola 5.

Legenda k ilustraci. Jednoduchý data set porovnávající dvě měření A a B pro tři vzorky 1-3, znázorněn dvěma způsoby. Nalevo znázornění pomocí Q-space jsou dvě proměnné použity jako osy grafu a jednotlivé vzorky jsou znázorněny jako jednotlivé body. Napravo znázorněno pomocí R-space, graf je rozložen podle vzorků a dvě měření jsou znázorněny jako jednotlivé body v prostoru. Když jsou data standardizována do nulového průměru, je kosinus úhlu mezi dvěma vektory (pokračující šedé linie) spojující počátek s body A a B roven korelaci mezi A a B (pro tyto data 0.98) (1).



Tvaroprostory, jenž nejsou založené na Eukleidovské geometrii, mají též své uplatnění. Je třeba si však uvědomit, že právě u nich intuitivní termíny jako je „vzdálenost“, nemusí nutně korespondovat s naší představou o morfologické vzdálenosti (1).

Některé morfologické práce naplní tvaroprostor až druhotně čímž vytvoří teoretické grafické „prostory“ do nichž se mohou organismy poté dosadit. Což vede k možným představám o tvaru nově nalezených taxonů a také o možných hranicích daných morfologií, jež jsou samozřejmě ohraničeny mnohými fyzikálními, chemickými, mechanickými či čistě matematickými zákony (32).

Zajímavým příkladem tvaroprostoru je jakýsi „kostroprostor“ *skeleton space*. Jedná se o model, který pracuje s fenotypy s různými typy a stavy znaků. Konkrétně se v tomto případě

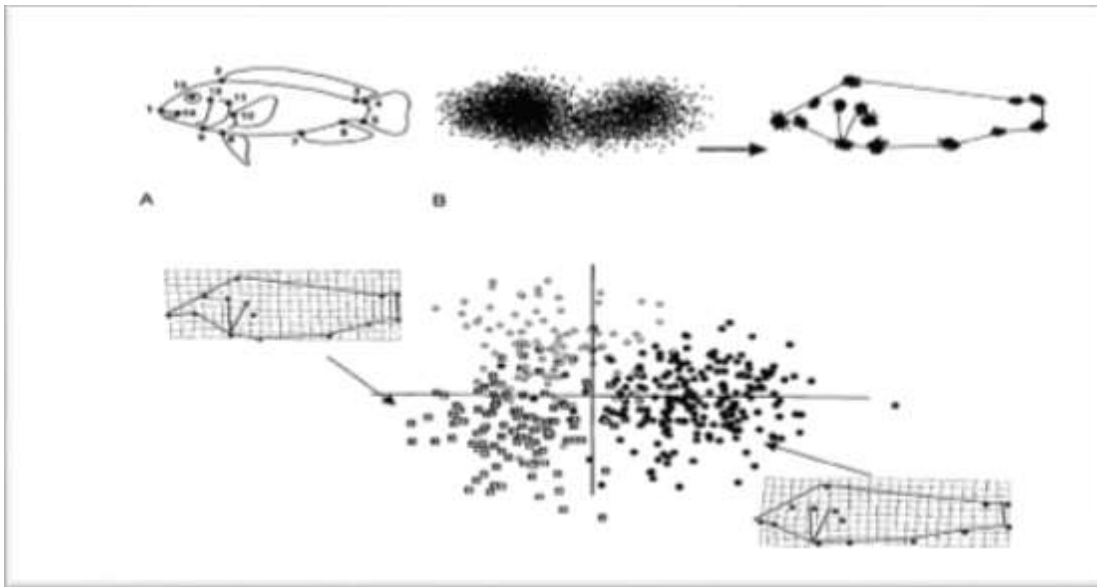
jednalo o snahu umístit Kambrickou faunu do tvaroprostoru podle koster jejích zástupců. Mezi charakteristiky patří například dichotomické úrovně (externí x interní skeleton), či znaky zjednodušené (počet kosterních elementů: jeden, dva, více). Jelikož tyto znaky nemají stejné fyziologické či embryonální spojení a nejsou ani porovnatelné stejným měřítkem, není možné přímé určování vzdáleností mezi jedinci. I přes neschopnost určení této vzdálenosti, lze vzdálenost jako takovou studovat, stejně jako vztahy mezi sousedními zástupci (Thomas & Reif 1993).

3.3 Měření morfologické disparity pomocí geometrické morfometriky

Geometrická morfometrika je metoda statistického porovnání tvarů pomocí sdílených bodů. V morfologických pracích je nutné, aby se jednalo o body relevantní ke studii, tedy o homologie. Body označující určité místo se v morfometrice nazývají landmarky (*landmark*) (34). V případě že data pro biologicky relevantní umístění landmarků nejsou dostupná, nebo jich není dostatek pro statistické porovnání, je potřeba použít semilandmarky. Tyto body jsou vytvářeny podle pravých landmarků u každého jedince a jejich umístění je poté optimalizováno podle umístění průměrného jedince. (4,30)

Cílem geometrické morfometriky je určit trendy změn v daném datasetu pomocí porovnávání tvarů. Porovnáním jedinců mezi sebou lze například určit disparitu uvnitř dané populace, dále porovnáním některých landmarků lze zpozorovat nejvyšší rozdílnost. Dalším krokem je určení, co způsobuje danou disparitu. Obecnější trendy lze sledovat ve studiích několika prací zabývajících se obdobnou problematikou, ovšem zkoumající na odlišné populace či dokonce jiné druhy. Z těchto dat lze vytvořit graf znázorňující landmarky a semilandmarky všech vzorků na kterém lze pozorovat dané trendy. Grafické znázornění jedné

z morfometrických prací lze pozorovat na ilustraci:



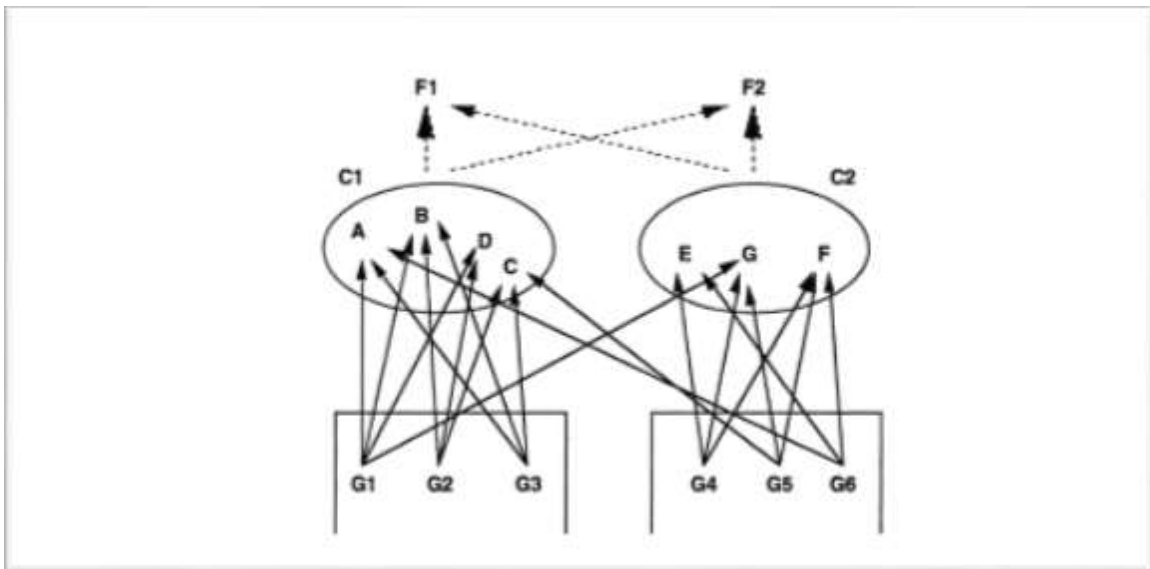
Il3. Grafická reprezentace čtyř kroků morfologického postupu. A. kvantifikuje surové údaje (landmarky zaznamenané na těle ryb z řádu Cichlidae). B. odstraní rozdíly, které nejsou zapříčiněny tvarem (landmarky 412 jedinců před a po GPA). C. statistická analýza CVA a grafická prezentace výsledků deformačních sítí (prostorově zakřivené grafy podle výsledných trendů) pro průměrného jedince. Napravo pro *Eretmodus cyanostictus*, nalevo pro *Spathodus erythrodon* (3x přiblíženo k zdůraznění rozdílů ve tvaru). Data z Riiber a Adams, 2001, ilustrace převzata z Adams, Dean C et al. 2004.

Samozřejmě vyobrazení výsledků závisí na typu landmarku, jedná-li se o bod, zobrazuje se na dvojrozměrném grafu, ovšem tvar jako takový je trojrozměrný. Naštěstí moderní výpočetní technika již umožňuje znázornění trojrozměrného modelu.

Morfometrika již dokáže zpracovat rozměrné množství dat, například u deseti trojrozměrných landmarků se pracuje v 23-rozměrném tvaroprostoru. Jejich zobrazení musí být ošetřeno metodou, jež dokáže udržet informace během transformace, zvanou PCA. Tato metoda dokáže rozdílnost udržet i při méně-rozměrném zobrazení (4).

4. Modularita

Koncept modularity pracuje s jednotkami nazývanými moduly, obecně se jedná o části tělního systému, které se do jisté míry chovají jako samostatné podjednotky celku. V tomto případě se modulem myslí část těla, která má více interakcí se svými částmi, než se zbytkem těla. Moduly se dále dělí na několik podskupin podle společných vlastností. Tyto podskupiny jsou morfologické, vývojové, fyziologické, evoluční či funkční. (35) Nákres s popisem a vysvětlením modulu je označen na ilustraci:



II4. Příklad modulové reprezentace souboru znaků $C1 = \{A, B, C, D\}$ a $C2 = \{E, F, G\}$, které slouží k funkcím $F1$ a $F2$. Každá znak má primární funkci $F1$ pro $C1$ a $F2$ pro $C2$. Jen slabé vlivy existují mezi $C1$ a $F2$ a vice versa. Genetická reprezentace je modulární, protože pleiotropické efekty genů $M1 = \{G1, G2, G3\}$ mají primárně pleiotropické efekty na znaky v souboru $C1$ a $M2 = \{G4, G5, G6\}$ na znaky v souboru $C2$. Hlavní je, že pleiotropické efekty více ovlivňují znaky vně souboru. Ilustrace převzata z (15).

Důležitost modulů v diskuzi o disparitě spočívá hlavně v jejich ontogenezi, neboť modul vzniká celý se všemi svými potřebnými částmi při aktivaci genů za něj odpovědných. Moduly jsou svou funkcí do určité míry nezávislé na zbytku systému. Z toho lze předpokládat možný vznik samostatných modulů na neobvyklých částech těla, či jejich relativně samostatný vývoj. Důkazem této modularity může být příklad modelového organismu *Drosophilla*, kde se podařilo vytvořit celé oči na křídlech, nohách či anténách, a to změnou genetické exprese „eyeless“ genu cDNA. Důležitým zjištěním byl právě vznik celých očí se všemi potřebnými částmi (36).

Moduly jsou svou funkcí a vývojem do určité míry nezávislé na zbytku systému, a proto je možné, aby samostatný modul mohl vzniknout i vícekrát, než je obvyklé.

Polydactylie je jedním z těchto případů, kdy kvůli mutaci vznikne více prstů, jenž jsou svou morfologickou podstatou naprosto identické (rozdíly nejsou větší, než mezi prsty u jedince bez polydactylie), avšak liší se jen místem vzniku (37).

Funkční moduly jsou tedy části těla, které pracují společně k vykonání určité funkce. Tato funkce musí být do jisté míry autonomní (38). Příkladem mohou být takzvané lokomotory. Lokomotory jsou části těla přizpůsobené k určitému pohybu. Ptáci například mají lokomotory tři, a to zadní končetiny, křídla a ocas. Vývoj letu úzce souvisí právě se vznikem vlastního modulu pro pohyb křídel a spolu s ním i rozšíření tvaroprostoru. Změny jednotlivých lokomotorů poté vedou ke zvýšení disparity právě jedním „směrem“ (39).

Jsou též moduly, jejichž části díky propojení procházejí změnou společně. Tyto moduly jsou studovány v kontextu disparity. Příkladem může být ptačí zobák, jehož změny mohou skupinu diversifikovat velice rychle podle změny potravy, a to i přes celkovou morfologickou podobnost, kdy se od sebe ptáci liší morfologicky pouze tvarem a velikostí jednotlivých částí zobáků (40).

Počet těchto modulů zvyšuje hladinu disparity, neboť každý modul má možnost měnit svou morfologii. Více modulů přináší více kombinací jejich forem a tím i vyšší míru disparity.

Moduly jsou tedy podjednotky, jež mohou vlivem mutací v průběhu ontogeneze změnit svou morfologii. Daný tvar již není jen námi vybraná část celku, nýbrž se jedná o vlastní jednotku schopnou samostatného se pohybu po tvaroprostoru a tím zvyšovat míru disparity. (35,41).

5. Příčiny disparity

Již při letném pohledu na biosféru lze zpozorovat skutečnost, že se jednotlivé tvary a formy organismů od sebe liší. Morfologie je modelována ohromným sortimentem vlivů, nicméně se tato práce zaměří pouze na vlivy evoluční a ekologické.

Vzhledem k tomu, že příčiny ekologické a evoluční jsou do jisté míry propojené, lze hranici mezi nimi jen těžce určit. Tyto příčiny budou tedy spojené do několika obecných bodů a fenomény budou vysvětleny bez arbitrárního dělení do skupin.

Základním evolučním, nebo spíše fylogenetickým fenoménem ovlivňující disparitu je kladistická úroveň modelového organismus. Tedy disparita rodu *Homo* bývá obecně menší než disparita řádu *Primates*. To je pochopitelné z měřítka, avšak je třeba si uvědomit, že rozdíl mezi organismy se obecně zvětšuje s klesající příbuzností. Takovéto obecné závěry lze v přírodě

nalézt, neboť vztah mezi disparitou a diverzitou není přímá úměra. Ovšem toto pravidlo je narušeno určitými výhodnými tvary, na které působí silný selekční tlak. Například hydrodynamický tvar těla u ryb, ichtyosaurů a delfínů.

Disparita se obecně zvyšuje kvůli následujícím fenoménům:

- 1. Vytvoření vlastnosti či tvaru, které umožní přístup do nové niky.**
- 2. Uvolnění niky od konkurence a tím možná změna morfologie pro lepší přežití v nové nise.**
- 3. Vznik nového modulu, jenž umožní zvětšení teoretického tvaroprostoru a tím i vytváření nových tvarů.**
- 4. Vznik nového selekčního tlaku, který usměrní morfologickou variabilitu.**

Tyto body jsou jen obecné, více budou přiblíženy v následujícím textu.

Tvaroprostor je velice rychle zaplněn po vzniku daného organismu (42–44). Její míra je ovlivněna morfologickou variabilitou, rychlostí speciace, a hlavně také volným prostorem nik. Pokud vznikne nový druh, ale okolní ekosystémy jsou již nasycené, jednoduše nemá místo, kde by možné teoretické tvary mohly vzniknout. Tento jev se uplatňuje hlavně během radiace, nejlépe po masové extinkci (45). Po masových extinkcích se může organismus volně pohybovat tvaroprostorem ve volných nikách bez omezení konkurencí. Brzy však narazí na hranice možností své morfologie, popřípadě na hranice možností prostředí a disparita se relativně ustálí. Až silnější evolučně-ekologické mechanismy jako je další extinkce, znovu zahájí tento proces. Nejlépe viditelný je tento evolučně-ekologický fenomén v paleontologii, kde lze přímo sledovat, jak se tvaroprostor po masové extinkci rychle naplní, a poté i přes tuto nasycenost tvaroprostoru stále stoupá diverzita, zatímco disparita je zpomalena. Tento příklad obsáhl vesměs všechny výše zmíněné body. Co konkrétně tedy ovlivňuje náhlé zvýšení disparity (46)?

První příčinou, která by mohla zvýšit disparitu je vznik nového tvaru. Což samo o sobě disparitu jednoznačně zvyšuje, ale může se jednat i o vlastnost a ne morfologii. Stačí, aby organismus získal novou vlastnost, která jí umožní osídlit dříve nedosažitelná místa. Ovšem tím se nemusí nutně měnit morfologie a tím ani disparita, avšak stále se otevírají nové hypotetické dveře pro nové selekční tlaky. Příkladem může být získání symbiotických bakterií schopných trávit celulózu, což morfologii nemění, dovolí však organismu například změnit svou potravu a s tím v budoucnosti i kusadla.

Druhý bod je přímější, uvolní-li se nová ekologická nika, která byla celou dobu vhodná,

avšak nasycená, skupina zvýší svou disparitu právě proniknutím do této nové niky. Ovšem předpokládáme zde, že daná nika je naprosto nová pro studovaný organismus. V případě, že by se jednalo jen o lokální niku, která by byla na jiné lokaci osídlena jinou populací studovaného druhu, jsou hypotetické tvary, kterých by daná skupina mohla získat již získány v této populaci. V paleontologii lze jen těžce odhalit ekologické vlivy oproti genetickým či evolučním. Je však jisté, že ekologie ovlivňuje míru disparity, neboť vytváří rozdílné podmínky pro tvorbu odlišných tvarů. Organismus například není natolik konkurenčně schopný, aby do nové niky pronikl, neboť tvary k tomu potřebné jsou nevýhodné v přítomnosti (45,47).

3. bod obecného rozdělení se věnuje modulům, viz Kapitole 5. Modul je nezbytný pro studium disparity, neboť sám se mění v určitém směru a tím se s jeho pomocí rozšiřuje možný tvaroprostor. Každý nový modul tedy přidá nejen vlastní míru morfologické rozdílnosti, ale kombinace více modulů zvyšuje rozdíly exponenciálně. Toto bylo mým předpokladem během studia modularity, ovšem není dostatek článků zabývajících se vlivem modularity na makroevoluční fenomény. Jedna z publikací zabývajících se touto problematikou došla k závěru, že modularita signifikantně neovlivňuje disparitu a také že propojenost částí modulů slouží spíše jako bariéra k plastické změně tvaru (48)

Některé tvary se mohou měnit pod vlivem nového selekčního tlaku, například pohlavním výběrem. Tato disparita je ovlivněná prakticky jen selekcí, zatímco ekologie se chová pouze jako bariéra, která eliminuje extrémní případy. Příkladem může být diversita růžků u brouků rodu *Onthophagus*, které samci používají v rituálním boji o samičku (49). Dalším příkladem může ale také být i příchod nového predátora (50).

Existuje však i mechanismus, který naopak disparitu snižuje? Zatím se hovořilo jen o mechanismech podporující růst disparity. Dále padly zmínky o bariérách, které růst jen omezují.

Jednoduše by se dalo říci, že snížení disparity může způsobit pravý opak výše zmíněných bodů. Existují jisté evolučně-ekologické mechanismy (51)?

Můžeme si snadno představit události vedoucí ke snížení disparity, například hromadné vymírání může vést ke snížení disparity jednoduše proto, že se sníží velikost populace a s ní i míra rozdílnosti. Samozřejmě snížení velikosti populace a míry disparity není úměrné, neboť masové vymírání může ovlivnit jen tu část, která disparitu nezvyšuje. Obecně lze stále říci, že toto pravidlo platí.

Jelikož disparita se zvyšuje při osidlování nových nik a při vzniku nových vlastností, je jasné, že se jedná o vlastnosti populace. Ovšem jedná se hlavně o jakýsi vedlejší produkt

samotné evoluce, kde se organismy musí měnit pod vlivem přirozeného výběru a kompetice. Proto mechanismy snižující míru disparity fungují spíše jako bariéry fyzických možností daného tvaru. I v případě, že by míra disparity byla natolik veliká, aby došlo ke vzniku reprodukčních bariér a tím i speciaci, míra disparity v širším pohledu stále roste. Zatímco v úzkém pohledu se míra disparity může zdát nízká, nicméně však brzy vzroste (43).

6. Závěr

Schopnost života se měnit lze do jisté míry určit a porovnávat pomocí statistických a dalších výše zmíněných metod. A to jak na úrovni rozdílnosti jedinců uvnitř populace, tak i na vyšších taxonomických úrovních. Pomocí rozptylu lze určit, do jaké míry se od sebe liší jednotlivé skupiny, čímž lze také odhalit přítomnost morfologických trendů.

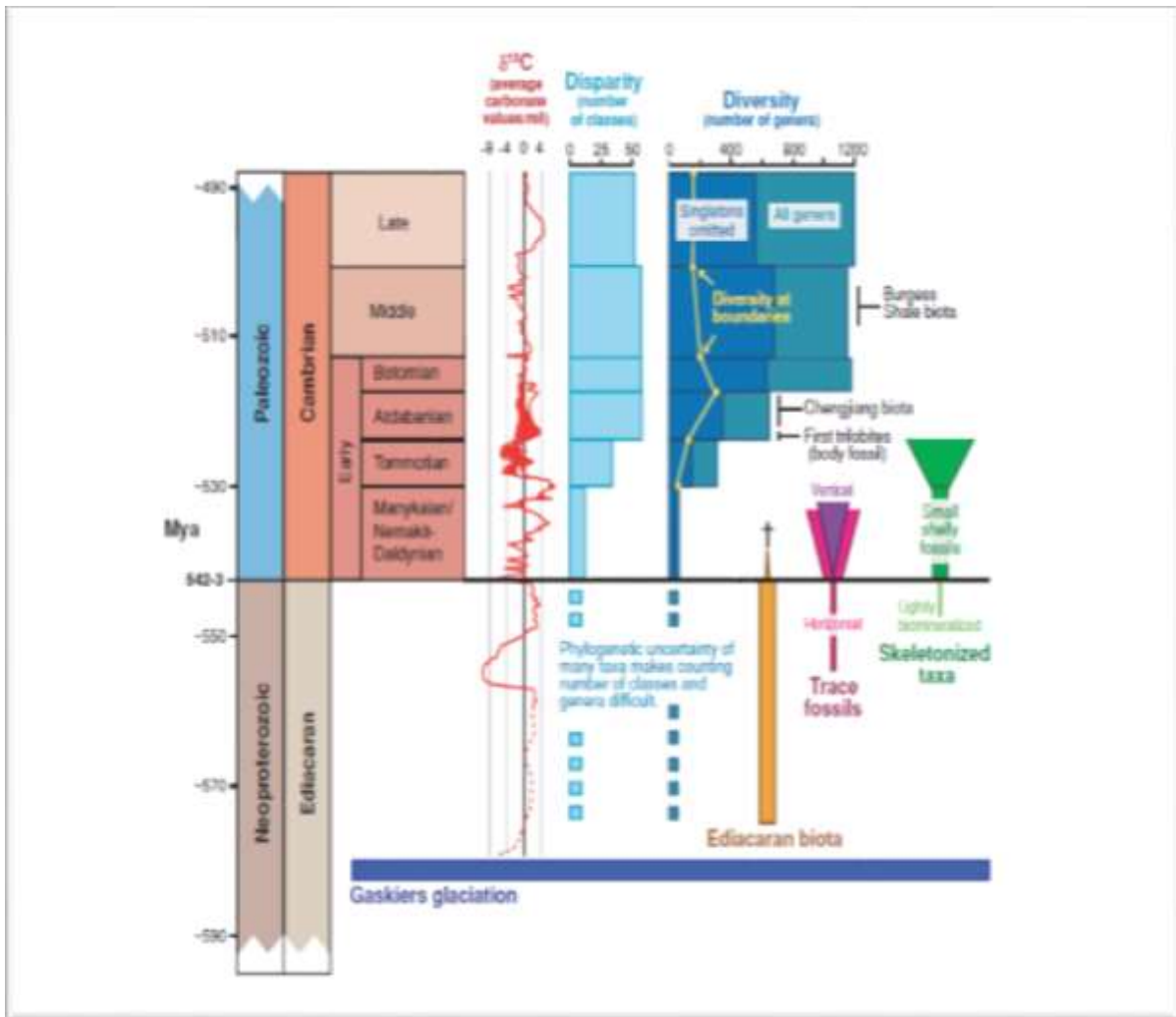
Morfologická diversita a disparita je metodologicky bohatým oborem. Využívá celou řadu porovnávacích a statistických metod, jenž počítají s homologickými znaky a rozdílnými tvary. Pomocí těch to metod lze pozorovat například trendy korelující s ekologickými změnami či bariéry zabráňující dalšímu vývoji. Vývoj konceptu tvaroprostoru je důležitým krokem k odhalení obecných zákonů vývoje disparity.

Modularita je jednou z prvních možných příčin změny disparity zmíněných v této práci. Existence více na sobě závislých modulů je rozhodně důležitým krokem k pozorování vývoje morfologie. Rozdělení těla organismu na jednotlivé podjednotky, neboli moduly, jejichž části jsou si na sobě navzájem více závislé, než na celkovém systému, spíše brání celkové plastičnosti systému a modularita disparitu nejspíše nezvyšuje vzhledem k nedostatku publikací na toto téma.

Nejdůležitější část této práce popisuje, jak může být disparita ovlivněna vznikem nové vlastnosti, který umožní vývoji ubírat se novým směrem. Nebo otevřením nové, do té doby nedostupné, niky, čímž se otevřou dveře do nového tvaroprostoru. V neposlední řadě podpoří vznik nových tvarů také vznik nového selekčního tlaku.

Závěrem bych předložil ještě ilustraci, znázorňující jak vývoj diversity a disparity tak další údaje ohledně fosilie stop, zastoupení $\delta^{13}C$.

Samozřejmě jak silný je vliv jednotlivých příčin a zdali fungují u všech organismů nelze spolehlivě určit. Jejich vliv je sice na jednu stranu překvapivě jednoznačný. Rozhodně je však třeba vytvořit konkrétní studie, které by mohli jednotlivé příčiny zkoumat.



Komplexní ilustrace Kambrické exploze. Data jsou přijata z následujících prací: Grotzinger et al. (1995), Landing et al. (1998), Gradstein et al. (2004), a Condon et al. (2005). Neoproterozoická křivka izotopu uhlíku $\delta^{13}\text{C}$ z práce Condon et al. (2005), raná Kambrická křivka z práce Maloof et al. (2005), ale také od Kirschvink & Raub (2003), a střední a pozdní Kambrium od Montanez et al. (2000). Důležité je právě široké rozpětí hodnot v raném kambriu. Zodpovědné za ně jsou geografické změny, ale také změny změřené v Maroku. Disparita převzata z práce Bowring et al. (1993). Diversita je založena na tabulaci od Foote (2003) derivovaná ze Sepkoskiho kompendia mořských rodů (Sepkoski 1997, 2002). Všechny taxony nalezeny v tomto intervalu, stejně jako ty taxony, které se rozvíjejí skrz interval, jsou zde počítány. Krátkodobá idiosyncrasie v geologických záznamech může ovlivnit křivky diverzity, a proto k snížení tohoto efektu mohou být taxony nalezené jen v jednom intervalu vynechány. Stálé rozdíly byly však mnohem nižší než hodnoty uvedené; mnoho taxonů nalezených ve stratigrafických intervalech neexistovalo společně. Hranice křížové křivky *boundary crosser curve* (M. Foote, osobní komunikace s (53)) dává číslo taxonů, které musely koexistovat v bodech zde znázorněných, přesto však mohou tyto odhady podcenit typické stání. Převzato z práce (53).

7. Reference:

Sekundární citace: **Thompson, D. A. W.** In *On growth and form*: 15: (p.793). Cambridge, England: *Cambridge University Press*. 1917. Citovaná z (30).

1. **Mitteroecker P, Huttegger S. M. (2009).** The Concept of Morphospaces in Evolutionary and Developmental Biology : Mathematics and Metaphors. *Biological Theory*, 4(1): 54–6.
2. **McGowan A. J, Dyke G. J. (2007).** A morphospace-based test for competitive exclusion among flying vertebrates : Did birds , bats and pterosaurs get in each ... *Journal of Evolutionary Biology*, 20:1230–1236.
3. **Gould S. J. (1991).** Paleontological Society The Disparity of the Burgess Shale Arthropod Fauna and the Limits of Cladistic Analysis : Why We Must Strive to Quantify Morphospace. *Paleobiology*, 17(4): 411-423.
4. **Dean C. Adams , F. James Rohlf & Dennis E. Slice (2004).** Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 5-16.
5. **Hunter J. P. (1998).** Key innovations and the ecology of macroevolution. *TREE*, 13: 31–36.
6. **Hill M. O. (1973).** Diversity and Evenness : A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2): 427-432.
7. **Tilman D. (2000).** Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 40: 208-211.
8. **Whittaker R. H. (1972).** Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213-251.
9. **G. Simpson G. (1951).** The species Concept. *Evolution*, 5(4):285–98.
10. **Mishler B. D.(2010).** Species Are Not Uniquely Real Biological Entities. *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Chapter 6
11. **Connell J. H. (1978).** Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*: 199(4335): 1302–10.
12. **Schluter D. (1996).** Ecological Causes of Adaptive Radiation. *The American Naturalist*, 148: 40-64.
13. **Etienne R. S, Haegeman B. (2012).** A Conceptual and Statistical Framework for

- Adaptive Radiations with a Key Role for Diversity Dependence. *The American Naturalist*, 180(4): 75–89.
14. **Hallgrímsson B, Hall B. K.(2005).** Variation and Variability: Central Concepts in Biology.
 15. **Wagner G. P, Altenberg L. (1996).** Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability. *Evolution*, 50(3): 967–76.
 16. **K. Wayne R, S. Modi W, J. O'Brien S.(1986).** Morphological Variability and Asymmetry in the Cheetah (*Acinonyx jubatus*). *Evolution*, 40(1):78–85.
 17. **Gould S. J. (1989).** Wonderful life.
 18. **Erwin D. H. (2007).** Disparity: Morphological Pattern and developmental context. *Paleontology*, 50: 57–73.
 19. **Adams D. C, Berns C. M, Kozak K. H, Wiens J. J. (2009).** Are rates of species diversification correlated with rates of morphological evolution ? *Proceedings of the royal society B*, 276: 2729–38.
 20. **Ashton K. G, Tracy M. C, Queiroz A. De. (2000).** Is Bergmann ' s Rule Valid for Mammals ? *The American Naturalist*, 156(4), 390-415.
 21. **Meiri S, Dayan T, Aviv T. (2003).** On the validity of Bergmann ' s rule. *Journal of Biogeography*, 30: 331–51.
 22. **Lomolino M. V. (2005).** Body size evolution in insular vertebrates : generality of the island rule. *Journal of biogeography*, 32: 1683–99.
 23. **Meiri S. (2006).** The island rule in large mammals: Paleontology meets ecology ; *Evolution*, 60(8): 1731–42.
 24. **Briggs D. E. G. , Fortey R. A, Wills M. A. (1992).** Morphological Disparity in the Cambrian. *Science*, 256: 1670-73.
 25. **Fortey R. A, Briggs D. E. G, Wills M. A. (1996).** The Cambrian evolutionary 'explosion ' : decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57: 13-33.
 26. **Jensen R. E. N, Budd G. E. (2000).** A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biological Reviews* 75: 253–295.

27. **Marcus F. L. (1990).** Traditional morphometrics.
28. **Kimmerle E. H, Ross A, Slice D. (2008).** Sexual Dimorphism in America : Geometric Morphometric Analysis of the Craniofacial Region *. *Journal of Forensic Sciences*, 53(1): 54–7.
29. **Zelditch M. L, Swiderski D. L, Sheets H. D, Fink W. L. (2004).** Geometric morphometrics for biologists.
30. **Green R. M, Young N. M, Hallgrímsson B, Percival C. J, Green R, Young N. M, et al (2015).** Morphometrics, 3D imaging and Craniofacial Development. *Current Topics in Developmental Biology*: 561-597.
31. **Sokal R, Rohlf F. J. (1965).** Coefficients of Correlation and distance in Numerical Taxonomy. *Univ. Kansas, Science Bulletin*; 45.
32. **Raup D. M. (1966).** Geometric Analysis of Shell Coiling : General Problems. *Journal of paleontology*, 40(5): 1178–90.
33. **K. Thomas R. D, Reif W. (1993).** The Skeleton Space : A Finite Set of Organic Designs. *Evolution*, 47(2): 341–60.
34. **Gamble J, Heo G. (2010).** Exploring uses of persistent homology for statistical analysis of landmark-based shape data. *Journal of Multivariate Analysis*, 101(9): 2184–99.
35. **Wagner G. P, Pavlicev M, Cheverud J. M. (2007).** The road to modularity. *Nature*, 8: 921–31.
36. **Halder G, Walter J. G, Callaerts P. (1995).** Induction of ectopic eyes by targeting expression of the eyeless gene in Drosophila. *Science*, 267: 1788-92.
37. **Galis F, Alphen J. J. M. Van, Metz J. A. J. (2001).** Why five fingers ? Evolutionary constraints on digit numbers. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11): 637–46.
38. **Lipson H. (2007).** Principles of modularity , regularity , and hierarchy for scalable systems. *Journal of Biological Physics and Chemistry*, 7: 125–8.
39. **Gatesy S. M, Dial K. P. (1996).** Locomotor Modules and the Evolution of Avian Flight. *Evolution*, 50(1): 331–40.
40. **Abzhanov A, Protas M, Grant B. R., Grant P. R, Tabin C. J. (2004).** BMP4 and Morphological Variation of Beaks in Darwin ’ s Finches. *Science*, 305: 1463-65.

41. **Clune J, Mouret J-B, Lipson H. (2013).** The evolutionary origins of modularity. *Proceedings: Biological Sciences*, 280(1755):1–9.
42. **Valentine J. W, Erwin D. H, Jablonski D. (1996).** Developmental Evolution of Metazoan Bodyplans: The Fossil Evidence. *Developmental Biology*, 173: 373–81.
43. **Hughes M, Gerber S, Wills M. A. (2013).** Clades reach highest morphological disparity early in their evolution. *PNAS*, 110(34): 13875–13879.
44. **Hopkins M. J, Smith A. B. (2015).** Dynamic evolutionary change in post-Paleozoic echinoids and the importance of scale when interpreting changes in rates of evolution. *PNAS*, 112(12): 3758–3763.
45. **Dumont E. R, Da L. M, Goldberg A, Santana S. E, Rex K, Voigt C. C. (2011).** Morphological innovation , diversification and invasion of a new adaptive zone. *Proceedings of the royal society B*, 1-8.
46. **John T, Halliday D, Goswami A. (2016).** Eutherian morphological disparity across the end-Cretaceous mass extinction. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118: 152–168.
47. **Burbrink F. T, Pyron R. A. (2009).** How does ecological opportunity influence rates of speciation, extinction, and morphological diversification in new world ratsnakes (Tribe Lampropeltini)? *Evolution*, 64(4): 934–943.
48. **Goswami A, Polly P. D. (2010).** The Influence of Modularity on Cranial Morphological Disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PLoS ONE*, 5(3):1–8.
49. **Emlen D. J, Marangelo J, Ball B, Clifford W, Emlen D. J, Marangelo J, et al. (2005).** Diversity in the Weapons of Sexual Selection : Horn Evolution in the Beetle Genus *Onthophagus* (Coleoptera : Scarabaeidae). *Evolution*, 59(5): 1060–84.
50. **Brönmark C, Miner J. G. (1992).** Predator-Induced Phenotypical Change in Body Morphology in Crucian Carp. *Science*, 258(5086): 1348–50.
51. **Mahler D. L, Revell L. J, Glor R. E, Losos J.B. (2010)** Ecological opportunity and the rate of morphological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of greater antillean anoles. *Evolution*, 64 (9): 2731–2745.
52. **Prentice K. C, Ruta M, Benton M. J. (2011)** Evolution of morphological disparity in pterosaurs Evolution of morphological disparity in pterosaurs. *Journal of systematic*

paleontology, 9(3):337–353.

53. **Marshall C. R.** (2006) Explaining the Cambrian “Explosion” of Animals. Explaining the Cambrian “Explosion” of Animals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 34:355–84.