

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Evoluce hrabošovitých hlodavců
(Mammalia: Cricetidae): fylogenetický přístup**

Disertační práce

Jan Robovský

České Budějovice 2011

Školitel: prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

Katedra zoologie PřF JU

Annotation

Robovský J., 2009. Evolution of Arvicolinae: a phylogenetic approach. Ph. D. thesis, in English with Czech Introduction – iii + 216 pp. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

The topic of the presented thesis is evolution of the arvicoline rodents (Cricetidae) using the phylogenetic approach. Phylogenetic relationships within the Arvicolinae were examined based on two genes (mitochondrial *cytb*, nuclear GHR exon 10) and approx. 470 morphological, developmental, behavioural, ecological and cytogenetic characters. The thesis consists of four related topics: (i) Phylogeny of arvicoline rodents (Robovský et al. 2008: *Zool. Scr.* 37: 571-590); (ii) Fossils, phylogeny and morphological evolution in the Arvicolinae (Rodentia: Cricetidae); (iii) Enamel, diet and habitat evolution in arvicoline rodents (Cricetidae); and (iv) Vole population cycles: evolutionary history or actual life histories?.

Key words: Arvicolinae, phylogeny, evolutionary ecology, enamel structure, schmelzmuster, multiannual population cycles.

Finanční podpora

Tato práce byla finančně podpořena výzkumným záměrem MSMT 6007665801 a grantem GA AV (KJB 601410825).

Prohlášení autora

Prohlašuji, že svoji disertační práci jsem vypracoval samostatně s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury a rad mého školitele a kolegů. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

České Budějovice, 16.03. 2011

Jan Robovský

Prohlášení spoluautorů

Jan Robovský, předkladatel této disertační práce, je autorem dvou publikovaných článků užitých v disertační práci a významně se podílel na jejich vzniku. Spoluautoři souhlasí s použitím těchto článků v předkládané disertační práci.

RNDr. Věra Pavelková Řičánková, Ph.D.

prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

Poděkování

Předkladatel této práce je zavázán mnoha odborníkům na hrabošovitě hlodavce za přístup k materiálu a cenné informace, jmenovitě těmto: M. Anděra, P. Brunet-Lecomte, C. J. Conroy, I. Horáček, Y. Kaneko, D. Mörke and V. Vohralík. Za technickou pomoc při tvorbě publikovaného článku (Zoologica Scripta, 2008) velice děkuji V. Hypšovi, L. Piálkovi, P. Říhovi, O. Řičanovi a H. Burdovi, I. Horáčkovi a J. Zimovi za připomínkování prvních verzí manuskriptů. Vyhodnocení bayesovských analýz bylo provedeno za užití zdrojů Cornellovy univerzity (Computational Biology Service Unit, za podpory Microsoft Corporation). Za pomoc při statistickém vyhodnocení v kapitole 4 a 5 velice děkuji Simoně Polákové. Tato práce byla finančně podpořena výzkumným záměrem MSMT 6007665801 a grantem GA AV č. KJB 601410825.

Velké díky za pomoc, rady a také značnou trpělivost patří mému školiteli a Věře Pavelkové Řičánkové. Colinovi P. Grovesovi, Zdeňku Veselovskému a mému školiteli jsem vděčný za posilování mého zájmu o savce a speciální díky patří mým rodičům, přátelům (především Martině Konečné, Ester Ekrtové, Romanovi Hrdličkovi a Pavlovi Pechovi) a mé ženě Pavle.

Obsah

| | |
|---|-----|
| Úvod | 1 |
| Chapter 1: Phylogeny of arvicoline rodents | 19 |
| Chapter 2: Phylogeny of the Arvicolinae: General material and methods, and results for Chapters 3-5 | 41 |
| Chapter 3: Fossils, phylogeny and morphological evolution in the Arvicolinae (Rodentia: Cricetidae)..... | 49 |
| Chapter 4: Enamel, diet and habitat evolution in arvicoline rodents (Cricetidae)..... | 96 |
| Chapter 5: Vole population cycles: evolutionary history or actual life histories?..... | 137 |
| Chapter 6: Tundras and climate change: a mammalian perspective | 156 |
| Supplementary material | 168 |

Úvod

Hraboši

Hrabošovíti hlodavci (Cricetidae: Arvicolinae, dále jen „hraboši“) jsou se svými cca 150 druhy (Musser & Carleton 2005) neopominutelnou skupinou hlodavců, a to hned z několika hledisek. Jednak jsou důležitými „hráči“ ve fungování temperátních a tundrových ekosystémů severní polokoule, v teoretické rovině nám ale také pomáhají poznat evoluční procesy (např. formování druhu), ekologické souvislosti (např. vliv jejich populačních cyklů na vegetaci a jejich predátory) a dokonce detailně mapovat faunová společenstva a podnebí v minulosti (pro přehled viz Chaline 1987, Chaline 1990; viz také Řičánková et al. 2010).

Kromě několika nejvýstřednějších taxonů, které vybočují z „hrabošního vzoru“ vlastně jen částečně, třeba velikostí či délkou ocasu, jde o morfologicky relativně homogenní skupinu se zavalitým, jakoby válečkovitým, tělem, kratším ocasem a zmenšenými ušima a očima (ve srovnání třeba s našimi myšicemi). Srst bývá nejčastěji hnědá s rozdílným podílem okrových či šedých tónů, přičemž z této určité řádnosti vybočují jen vzácně, např. kovovým leskem u r. *Eothenomys*, žlutýmnosem (*Microtus xanthognathus*, *M. chrotorrhinus*), křiklavě kaštanově hnědým až rudým zbarvením těla (*Clethrionomyini*) nebo tmavým pruhem na zádech (*Dicrostonyx*, *Lemmus*, *Eolagurus* + *Lagurus*, *Stenocranius gregalis*). Asi vůbec nejvýstřednější ve zbarvení jsou pak lumíci, např. evropský *Lemmus lemmus* s černo-žluto-oranžovou barevnou mozaikou..

S touto podobností tělesného rámce, která komplikuje hledání fylogenetických vztahů hrabošů, ale výrazně kontrastuje rozmanitost způsobů života, obývaných prostředí, sociálních a pářících systémů (např. Tamarin et al. 1990; Gromov & Polyakov 1992; Nowak 1999; Řičánková 2002). Hraboši obývají rozmanitá prostředí od tundry, přes tajgu, temperátní listnaté či smíšené lesy, stepi/prérie až po pouště či vlhké tropické pralesy a někteří se přizpůsobili i vysokohorským podmínkám (nadmořská výška kolem 4 500 – 5 000 m n. m.). Někteří hraboši (slepušky *Ellobius*, krtoš *Prometheomys*) v podzemí většinou zůstávají, většina druhů však podzemní hnízdo denně opouští při svých výpravách za potravou, pár dalších se za ní uchyluje do vodního prostředí (*Neofiber*, *Ondatra*, *Arvicola*, *Microtus richardsoni*) a na několik dalších bychom mohli dokonce narazit na stromech (kde mívají i hnízdo, *Myodes* a především *Arborimus* a *Phenacomys*). Svérázným prostředím bývají kamenité sutě a není bez zajímavosti, že zde žijící hraboši (*Dinaromys*, *Alticola*, *Chionomys*) si jsou podobní například velkým vibrisovým polem či šedavým zbarvením, ačkoli si nejsou blíž příbuzní. Nepříznivost životních podmínek mohou hraboši zmírnit vytvářením zásob potravy a konstrukcí speciálních hnízd (např. hnízdní kupa ondatry). Horší hraboši rodu *Alticola* používají oba způsoby – aktivně tvoří zásoby sena na horší časy a některé druhy si v kamenitých sutích budují nory, přičemž k ucpávání profukujících otvorů užívají dokonce zvláštní maltu složenou z kamínků, hlíny a svých výměšků.

Všichni hraboši jsou býložravci a živočišná potrava, na rozdíl např. od křečků, nemá významné místo v jejich jídelníčku (Gromov & Polyakov 1992). Odhlédneme-li od příležitostného ohlodávání kůry stromů a keřů, plodnic hub či třeba lesních plodů, pak se setkáváme s čtyřmi základními potravními preferencemi: hlízy a kořeny; semena; dvouděložné byliny; trávy + ostřice. Požírání těchto odlišných složek je umožněno dobře vysledovatelnými morfologickými adaptacemi, např. na tvaru dolní čelisti a zubů

či různých přestavbách žaludku a střev (např. Carleton 1981; Rabeder 1981; Chaline 1986). Neméně pozoruhodné a z ekonomického hlediska neopominutelné jsou nápadné výkyvy v populačních početnostech, tzv. hraboší cykly, o jejichž příčinách stále neexistuje shoda, ačkoli jsou intenzivně studovány již několik dekad.

Z hlediska sociálního chování můžeme u hrabošů rozpoznat druhy s promiskuitním, polygynním či polyandrickým systémem, druhy, u kterých samec neobhájí teritorium, nebo je naopak obhájí, i druhy, kde se na obhajobě teritoria podílí celá skupina atd. (Řičánková 2002). Asi nejzajímavější je pak stupeň sociality odstupňovaný od soliterních dospělců po několik typů kooperativního rozmnožování v závislosti na délce sdílení teritoria, počtu a pohlaví kooperujících jedinců (pro přehled viz Řičánková 2002).

Výzkum hrabošů nám pomohl k pochopení mnoha obecnějších biologických fenoménů (cf. Chaline 1987). Je vhodné zmínit, že například karyologický výzkum hrabošů (přehled viz Zima & Král 1984), především v Evropě, přispěl k poznání fenoménu kryptických druhů, a výzkum specifické dentice hrabošů poukázal na fenomén výrazného zubního polymorfismu (např. Zejda 1960; Kowalski 1970; Angermann 1974; Rabeder 1981; Nadachowski 1982; Brunet-Lecomte & Chaline 1992; Contoli *et al.* 1993; Kaneko 1996). Oproti jiným skupinám savců/drobných savců/hlodavců severní polokoule ale nápadně vybočují svým bohatým fosilním záznamem zahrnující posledních 8 milionů let (Repenning *et al.* 1990). Téměř každá fosiliferní kapsa obsahuje hraboší zuby, které jsou díky komplexitě skusných ploch, přítomnosti cementu, výšce korunek a stupni rozvoje kořenů rodově/druhově diagnostikovatelné, což umožňuje fosiliferní vrstvu relativně a někdy dokonce i absolutně datovat (cf. Chaline 1990). Připočteme-li k tomuto faktu i biotopovou specifitu některých druhů/rodů (Horáček 1990), pak hraboši představují vskutku výborné indikátory stáří a prostředí pro celou severní polokouli od konce miocénu (Chaline 1990; Repenning *et al.* 1990; Repenning 2001). Početnost fosilních zbytků umožňuje také detailně analyzovat speciální procesy, například podíl fyletického gradualismu, alopatrické speciace a fyletického konzervatismu („stasis“), a třeba se tak vyjádřit i k hypotéze přerušovaných rovnováh (Chaline 1987).

Fylogeneze hrabošů

Přestože fosilní záznam hrabošů patří mezi obratlovci/savci vůbec k těm nejkompletnějším, zůstává stále nápadně děravý. Konkrétně J. Chaline (1987) odhaduje, že 73 % (103 z 140 linií) rozpoznatelných evolučních linií hrabošů je fosilně nezmapovaných, což spolu s relativní morfologickou homogenitou hrabošů komplikuje poznání jejich fylogenetických vztahů. U zbývajících – tedy fosilně dobře či výborně zdokumentovaných – linií je nápadný významný vliv fyletického gradualismu (Chaline 1987). Tento typ evolučních změn je zdokumentován především pro zubní morfologii (viz např. Chaline 1987, 1990) a je považován jako hlavní argument proti použití fylogenetických analýz při hledání příbuzenských vztahů mezi hraboši (viz argumenty Rabeder 1986; Chaline 1990). Vztahy hrabošů tak paleontologové obvykle vyjadřují ve formě schémat zohledňujících morfologickou podobnost, schůdnost morfologické změny („morfotypová spektra“) a časový výskyt, resp. superpozici hraboších taxonů (např. Kretzoi 1969; Rabeder 1981; Rabeder 1986; Chaline 1987; Martin 1987; Repenning *et al.* 1990; Gromov & Polyakov 1992). Do těchto schémat vstupuje samozřejmě i intuice autorů, a protože pro ně nebývá detailně a často ani rámcově zmiňováno, na základě jakých znaků byla vytvořena, jsou v mnoha ohledech

neprůhledná, netestovatelná a v kontextu dnešních fylogenetických analýz rychle ztrácí svou přesvědčivost. V případě nápadně rozdílných závěrů o příbuzenských vztazích hrabošů, které jsou častým jevem, ne-li pravidlem (srovnej třeba Kretzoi 1969; Rabeder 1981; Chaline 1990; Repenning et al. 1990; Gromov & Polyakov 1992), se tak můžeme přiklonit na něčí stranu snad jen na základě osobních sympatií či věhlasu autora.

O skutečné fylogenetické analýzy se zahrnutím fosilních hrabošů se pokusili jen dva autoři z "americké paleontologické školy", R. A. Martin (1987, 1995) a Y. Mou (1997), škoda jen, že na základě několika málo znaků a především pro omezený počet relativně blízce příbuzných druhů. Konkrétně Martin (1995) analyzoval šest recentních a osm fosilních druhů na základě dvanácti znaků, Mou (1997) sedm fosilních druhů na základě sedmi znaků. Nicméně právě Martin už před řadou let (1987) představil limity, ale i perspektivy fylogenetických analýz pro poznání fylogeneze hrabošů, jeho práce však zůstala kromě jediné výjimky (Mou 1997) bez ohlasu. Výtky paleontologů (viz Rabeder 1986; Chaline 1990) proti fylogenetickým analýzám tak stále zůstávají spíše v metodicko-filozofické rovině, protože nikdo doposud neprokázal "selhání" těchto metod při práci s fosilními hraboši.

Na druhou stranu je vhodné se paleontologů také zastat, protože fylogenetické analýzy morfologických znaků i u recentních hrabošů nápadně zaostávají za analýzami molekulárních znaků, ať počtem, tak především rozsahem analyzovaných druhů a reprezentativností morfologických znaků (srovnej např. Stein 1986; Martin 1987; Stein 1987; Martin 1995; Mou 1997; Chaline et al. 1999 vůči Triant & DeWoody 2008; Conroy & Cook 1999, 2000; Haring et al. 2000; Jaarola et al. 2004; Galewski et al. 2006; Luo et al. 2004; Lebedev et al. 2007; Buzan et al. 2008; Abramson et al. 2009). Je zjevné, že fylogenetické analýzy molekulárních dat jsou v současnosti mnohem vlivnější, především kvůli rutinní aplikaci fylogenetického přístupu na velké množství analyzovaných znaků. Paleontologický a morfologický výzkum spíše zažívá útlum, což výrazně kontrastuje s jeho vlivem a nadějnými vývody před pár lety (cca do roku 1990, viz např. International symposium 'Evolution, phylogeny and biostratigraphy of arviculids'). Paleontologické poznatky bývají dnes využívány jen izolovaně, například pro časovou kalibraci divergencí taxonů odhalených molekulárně-fylogenetickými analýzami.

Jsme tak svědky paradoxní situace – v morfologických studiích hrabošů v druhé polovině 20. století se stále vynořovala otázka, do jaké míry se v pozorovaných morfologických rozdílech odráží skutečná příbuznost různých hrabošů, ale dnes, kdy máme k dispozici detailní údaje o příbuznosti hrabošů na základě molekulárních dat (např. & Cook 1999; Jaarola et al. 2004; Galewski et al. 2006), ke konfrontaci známé morfologie recentních i fosilních druhů s odhalenými fylogenetickými vztahy hrabošů prakticky nedochází. K tomu možná svou měrou přispívá i dosavadní nevyvážené taxonomické vzorkování (taxon sampling), kdy mezidruhové molekulárně-fylogenetické analýzy dnes zahrnují už většinu druhů, zatímco morfologické studie často stojí jen na několik druzích coby reprezentantech jen některých rodů. Dokonce i na svou dobu taxonomicky velice bohaté studie (např. von Koenigswald 1980 – sklovina; Carleton 1981 – žaludky) svým vzorkem zaostávají, což se v praktické rovině promítá třeba na míře neurčitosti při mapování evoluce těchto znaků (optimalizace znaků, viz kapitoly 3–4). Fylogenetického vyhodnocení morfologických dat se dočkalo jen několik druhů, často blízce příbuzných (např. norníci), a na základě několika mála znaků, konkrétně svalů a zubů (Stein 1986; Martin 1987; Stein 1987; Martin 1995; Mou

1997; Chaline et al. 1999), takže i v případě komplexní morfologie zubů do analýz vstupoval vždy jen zlomek používaných a dobře rozlišitelných znaků.

Matice znaků a metodika disertační práce

Zde předkládaná dizertační práce se snaží stávající stav změnit, a to na základě konfrontací molekulárních znaků s těmi nemolekulárními. Konkrétně byly analyzovány dva geny – mitochondriální cytochrom *b* a jaderný GHR (exon 10) – v kombinaci s maticí nemolekulárních znaků, která byla sestavena na základě publikovaných sdělení, zhodnocení sbírkového materiálu a v omezené míře i vlastního náročnějšího morfologického srovnání skloviny či měkkých tkání. Výběr genů a nemorfologických znaků se řídil taxonomickou reprezentativností znaků. Výsledná matice použitá pro kapitolu 1 zahrnovala 1144 informativních znaků vázaných na cytochrom *b*, 916 na gen GHR a 466 morfologických, chromozomálních, ekologických, ontogenetických a behaviorálních znaků. Její aktuálnější verze (jaro 2010) sice jen kosmeticky upravila spektrum nemolekulárních znaků, ovšem nově bylo do matice přidáno 11 druhů, které byly nově k dispozici v databázi GenBank. V matici vystupují jednak všechny druhy, které mají známý alespoň nějaký úsek vybraných genů, ale také druhy bez těchto dat, a to v případě, že zastupují recentní či fosilní rody a podrody. U fosilních zástupců byl původní záměr začlenit všechny uznávané rody a podrody změněn, protože popisy některých druhů jsou založeny jen na několika málo zubních znacích. Zahrnutí tak byli jen ti fosilní zástupci, kteří mají známou alespoň kompletní či téměř kompletní dentici.

Z metodologického hlediska je vhodné komentovat fúzování zubních řad, přestože je v přílohách detailněji popsáno. K fúzování bylo přistoupeno kvůli očividně seriální homologii jednotlivých prvků dentice (cf. Young & Hallgrímsson 2005), aby se zabránilo nadbytečné váze některých opakujících se zubních znaků. Vůči sobě byly fúzovány pozičně rovnocenné tvary a velikosti zubních hranolů (antiklinál), vnitřních záhybů (synklinál) a také propojenost zubních hranolů, a to v několika variantách: napříč jednotlivým zubem (např. levá a pravá strana první spodní stoličky), napříč zubní řadou (fúzovány byly první až třetí spodní/horní stoličky) a napříč celou denticí (fúzovány byly všechny stoličky). Tyto varianty pak byly srovnány pomocí základních fylogenetických parametrů (L, CI, RI) a dále též v konfrontaci s molekulárními particemi. Výsledné řešení, tedy fúzování napříč horní/dolní zubní řadou, mělo nejlepší formální bilanci. Námi užitá fúzování může být považováno za biologicky absurdní, nicméně na obranu lze zmínit jeden fakt. Druhé a třetí spodní stoličky – analogicky první a druhé horní stoličky – mají menší počet zubních hranolů/synklinál, což při fúzování pozičně odpovídajících částí zubů znamená, že přední část první spodní stoličky – analogicky zadní část třetí horní stoličky – zůstává nefúzovaná pro nepřítomnost odpovídajících hranolů/synklinál u ostatních zubů v horní či dolní zubní řadě. Pokud si uvědomíme, že právě tyto části zubních řad jsou paleontology a zoology nejvíce užívané k určování druhů či sledování evolučních trendů (např. Fejfar & Horáček 1983; Brunet-Lecomte et al. 1987; Brunet-Lecomte & Chaline 1992; Brunet-Lecomte & Nadachowski 1994), pak to znamená, že „nejhodnotnější“ znaky spojené s tvarem zubů zůstávají „ve hře“ ve své nemodifikované podobě. Tato fúzovaná verze je užívána ve všech kapitolách kromě třetí, která se snažila kromě jiného odhalit „skutečné“ synapomorfie dentice hlavních skupin hrabošů.

Ve všech kapitolách práce byla pro fylogenetické rekonstrukce užitá maximální parsimonie (MP) bez rozdílného vážení znaků (s pomocí programů NONA a Winclada), u první kapitoly též vážená parsimonie („slow-fast“) a bayesovský přístup (s pomocí

programů MrBayes a Modeltest). V první kapitole byly též použity metody na odhalení souladu/rozporu mezi dílčími particemi znaků, konkrétně ILD (Incongruence Length Difference test), BS (Bremer support), PBS (partitioned Bremer support).

V kapitolách 3–5 byla evoluce vybraných znaků mapována pomocí maximální parsimonie bez upřednostňování konkrétního typu evolučních změn („unambiguous changes“ v programu Winclada), čímž se poctivě přiznávají veškeré neurčitosti při rekonstrukcích. Přestože jsme odhalili topologické rozdíly dané použitou metodou fylogenetické rekonstrukce (MP versus Bayes, viz níže), pro parsimonní mapování evoluce znaků byly užity topologie stromů vyprodukované stejným přístupem, tj. maximální parsimonií. Nebyla tedy užita topologie vyprodukovaná bayesovským přístupem, byť je to přístup, který bude ještě zvažován při sepisování finálních manuskriptů.

U kapitol 4–5 se předkladatel disertační práce pokusil o zkorelování vybraných nemolekulárních znaků s některými biologickými parametry hrabošů, pomocí Spearmanova neparametrického korelačního testu. Statisticky průkazné závislosti pak byly vůči sobě konfrontovány při parsimonní optimizaci. Pokud jsou znaky skutečně evolučně provázané, změny sledovaných znaků by měly být provázané také na kladogramu, například tak, že změny obou korelovaných znaků proběhnou na kladogramu souběžně, popř. v těsném předstihu (preadaptace). Za kritérium evoluční provázanosti byly považovány souběžné změny a změny o jeden krok/uzel dříve či později. V páté kapitole byly užity i fylogenetické kontrasty, které poněkud oslabily statistické korelace odhalené Spearmanovým korelačním testem, ale stejně jako tento test ukázaly, že čistě statistická průkaznost a evoluční vztah jsou dvě různé veličiny. I fylogenetickými kontrasty pročištěné korelace se totiž často ukázaly být při mapování znaků evolučně nepochybné.

Je morfologie hrabošů užitečná pro určení jejich fylogeneze?

První kapitola ve formě publikovaného článku (Robovský et al. 2008) konfrontuje jako vůbec první kombinovaná molekulární data s nemolekulárními znaky, přičemž u nemolekulárních znaků do hry vstupuje poprvé jejich široké spektrum. Základní otázka zněla: jsou nemolekulární data fylogeneticky použitelná pro určení fylogeneze hrabošů a jaké vztahy vycházejí na základě doposud největší kombinované matice znaků? Naše výsledky ukázaly, že přes dílčí inkompatibility (na základě ILD) a proměnlivou vzájemnou podporou dílčích větví (na základě PBS) mají nemolekulární data vzhledem k jejich počtu poměrně značný vliv na strukturu kladogramů a podporu dílčích větví, většinou v souladu s molekulárními daty, přičemž větší soulad vykazovala nemolekulární data spíše s jaderným genem GHR než s *cytb*. Výsledné nekompatibility, například při ILD analýze, patrně souvisí s několika problematickými taxony, které vykazují nápadně odlišné postavení při analýzách různých znaků (nemolekulární znaky, mitochondriální gen, jaderný gen). Největší míru shody s molekulárními daty vykazovaly znaky vázané na chromosomy, vnější morfologie a měkké tkáně (obojí s 12% podílem kongruentních znaků), následované v těsném závěsu dentice s lebečními znaky (s 10 %). Nejnižší shodu vykazovaly ekologické a etologické znaky s pouhým 3% podílem kongruentních znaků. Nejnižší podíl konvergenčí z těchto partic

vykazovaly opět chromosomy (34 % konvergentních znaků), výrazně vyšší podíl (46 %) dentice a lebeční znaky, jen o trochu více zbývající morfologické znaky (50 %) a výrazněji vyšší podíl (63 %) pak ekologické a etologické znaky. Různé varianty analýz rozlišily jako nejbazálnější taxony *Ellobius*, *Prometheomys*, *Hyperacrius*

a Lagurini, následované těmito hlavními liniemi (od bázálnějšího k odvozenějšímu postavení): *Dicrostonyx* s Phenacomyini, Lemmini, Clethrionomyini a *Microtus* sensu lato, přičemž důležité rody *Dinaromys*, *Arvicola* a *Ondatra* vykazovaly rozkolísané pozice či dokonce vzájemnou artificální atrakci. Tato atrakce je u hryzce a ondatry kromě konvergence k vodnímu prostředí způsobena patrně i samotným parsimonním přístupem, protože bayesovský přístup hryzce řadí do příbuzenstva odvozených hrabošů skupiny *Microtus* sensu lato, zatímco ondatra vykazuje vazbu k hraboši skalnímu (*Dinaromys*), který navíc v bayesovské analýze zaujímá mnohem bázálnější postavení. Bayesovský přístup oproti výsledkům parsimonii podpořil také monofylii skupin *Ellobius–Prometheomys* a *Microtus agrestis–Lasiopodomys–Blanfordimys–Neodon juldashi*. Z formálního taxonomického hlediska jsme preferovali pojetí košatějších rodů (např. neštěpení normíků, Clethrionomyini; pro opačný přístup viz Lebedev et al. 2007), popsali jsme obsah tribů podle vycházejících vztahů a navrhli jsme povýšení druhu *Microtus gregalis* na úroveň samostatného rodu, tedy *Stenocranius gregalis*.

Evoluce morfologických znaků a chování fosilních taxonů

Protože se první práce dotkla evoluce morfologických znaků a chování fosilních taxonů jen velice okrajově, třetí kapitola se těmito aspekty pokouší věnovat detailněji. Již základní srovnání kladogramů vytvořených na základě nemolekulární a kompletní evidence ukazuje, že samotná nemolekulární evidence není schopna určit příbuzenské vazby hrabošů věrohodně. Východiskem je tedy užití všech dat, která jsou k dispozici. Užití všech souborů znaků se nabízí i pro vyhodnocení synapomorfii hraboších skupin, protože ty jsou definovány všemi particemi nemolekulárních znaků. Některé „klasické“ znaky sice měly jasně definovatelnou evoluci a jejich výskyt definoval skupiny přítomné v kladogramu, ale i znaky s velice komplikovanou evolucí, umožněnou zřejmě snadnou realizovatelností určitých evolučních změn, alespoň v malém procentu nějakým způsobem definovaly určité monofyletické skupiny. V kontextu třetí kapitoly tedy navrhuji opustit koncept „charismatických znaků“ (cf. Hinton 1926), který se pořád vědomě či podvědomě prolíná do hledání fylogenetických příbuzností hrabošů na základě morfologie. Mapování evoluce vybraných morfologických znaků ukázalo na komplexnost evolučních změn, navíc s významným podílem konvergenčí, ale také reverzí. Zatímco konvergence jsou u hrabošovitých běžně uvažovány paleontology (Rabeder 1981; Chaline 1987; Courant et al. 1997; von Koenigswald & Tesakov 1997), reverze nikoliv a zřejmě právě proto bývají takové recentní druhy považovány za přežívající zástupce starobylých linií („žijící fosilie“). Předkladatel této práce považuje reverze za fenomén, který by mohl v evoluci hrabošů hrát významnou roli, a proto by mu měla být věnována další pozornost, aby nebyl jednoduše vnímán jen jako metodologický artefakt.

Další srovnání, tentokrát diagnostických znaků dílčích skupin hrabošů na základě klasického nefylogenetického srovnání (Gromov & Polyakov 1992) a synapomorfii stejných skupin fylogenetickými analýzami, ukázalo jen omezený překryv výsledků obou přístupů. Fylogenetický přístup při určování synapomorfii je užitečný pro specifikování diagnóz všech vyšších skupin hrabošů, čímž by umožnilo alespoň odhadnout přibližné příbuzenské vztahy fosilních druhů, i pokud by nebyly přímo fylogeneticky analyzovatelné (pro nedostatek pozitivně kódovatelných znaků). Analýza 34 fosilních hrabošů přinesla poněkud rozporuplné výsledky. Pokud byly analyzovány blízké příbuzné taxony, považované paleontology za vzájemné „předky“ a „potomky“, pak „předci“ opravdu vykazovali bázálnější pozici v kladogramu. Přítomnost fosilních

taxonů jen trochu změnila topologii vztahů recentních druhů, a to způsobem, který je dokonce v určitém souladu s aktuálními genetickými analýzami (Abramson et al. 2009). Pozice většiny fosilních druhů (21 z 34) byla stejná/odpovídající, ať už byl druh analyzován společně s ostatními fosilními a recentními druhy, či osamoceně, pouze s recentními druhy. Některé jiné druhy však měnily svou pozici v závislosti na přítomnosti dalších fosilních zástupců a další druhy vykazují neočekávané vztahy s jinými fosilními či recentními druhy/liniemi. Konkrétně třeba rody *Baranomys*, *Bjornkurtenia*, *Kilarcola* a druhy *Mimomys hajnackaensis*, *Pliophenacomys primaevus*, *Villanyia exilis* zaujímaly více odvozené pozice, pokud byly analyzovány společně s dalšími fosilními zástupci, naopak druhy *Cseria carnuntina*, *Mimomys gracilis*, *Pliomys episcopalis*, and *Ungaromys weileri* bazálnější postavení. Nezvyklé postavení mají například předpokládání předci hrabošů rodu *Microtus* – *Allophaiomys pliocaenicus* a *Mimomys tornensis*, kdy *Allophaiomys* zaujímá mnohem bazálnější postavení a *M. tornensis* naopak výrazně odvozené s vazbou na recentní druh *Microtus umbrosus*. Podobně překvapivá je afinita rodu *Huananomys* k hrabošům rodu *Alticola*.

Evoluce skloviny a její provázanost s potravními a habitatovými preferencemi

Čtvrtá kapitola (též Robovský et al. 2007) se kromě rozšíření znalostí o komplexitě skloviny druhů *Alticola strelzovi* a *Lasiopodomys brandtii*, založeného na výzkumu mikrostruktury skloviny pod elektronovým mikroskopem (SEM), věnuje evoluci skloviny a její spojitosti s potravními a habitatovými nároky a s dalšími morfologickými znaky (např. žaludek, dentice). Komplexita skloviny nově studovaných druhů a její dílčí morfologická skladba odpovídala příbuzným druhům *A. roylei* a *L. mandarinus* – přesto však pomohla při rekonstrukcích evoluce. Evoluce skloviny byla podobně jako u jiných morfologických znaků (viz kapitola 3) komplexní, včetně konvergencí a reverzí. Pokud bychom chtěli nějaký znak asociovat s nejvýraznější hraboší radiací (*Microtus sensu lato*), pak by to mohly být pozitivně diferencovaná sklovina, komplexita skloviny typu „*oeconomus*“ či „*arvalis*“ a žaludek s přepážkou a výběžky v její levé polovině. Při zmapování evoluce potravních a vegetačních preferencí se ukázalo, že naprostá většina morfologických změn předcházela změnu potravních či habitatových preferencí nebo proběhla souběžně s ní, ale nikoliv dodatečně, a dále také to, že změny potravních preferencí jsou konzervativnější než změny habitatových preferencí. Též se ukázalo, že abrazivnější potrava klade vyšší nároky na morfologické adaptace, takže například posun k požívání trávy vyžadoval nejvíce morfologických změn. Přes rozmanitost evolučních přechodů mezi různými potravními a habitatovými preferencemi existují „zakázané“ přechody – například nebyla nalezen přechod z požívání semen na trávy a naopak. V prvním případě bylo asi třeba se na takovou změnu připravit pozvolnými morfologickými změnami, v druhém případě by šlo o „plýtváním“ adaptivním potenciálem získaných znaků.

Jsou hraboší cykly provázané s jejich evolucí?

Hraboši jsou proslavení svými pravidelnými fluktuacemi početnosti. Přestože se příčinám těchto několikaletých cyklů věnuje celá řada vědců po několik dekad, stále zůstávají velkou neznámou (viz např. Batzli 1992; Stenseth 1999; Butet & Spitz 2001; Erb et al. 2001; Ims et al. 2008; Massey et al. 2008). Navrhované příčiny se počítají už na desítky (Batzli 1992; Butet & Spitz 2001), přesto žádná (!) z nich neuvažuje jakékoliv fylogenetické pozadí (cf. Burda et al. 2000 pro rypoše), a to i přesto, že celé *monofyletické* skupiny hrabošů necyklují (např. hrabošiči ze skupiny (podrodu)

Terricola, Phenacomyini, odvozené skupiny norníků apod.). Jediný, kdo zohlednil fylogenezi hrabošů ke korekci statistických závislostí mezi „cyklováním“ a ekologickými parametry, byl Tkadlec (2000), ovšem jím použité fylogenetické vztahy byly příliš nerozlišené a taxonomicky nereprezentativní (v té době ale nebylo lepší rozlišení k dispozici). Literární rešerší a následnou analýzou jsme identifikovali zajímavou variabilitu v cyklování a její sdílení u fylogeneticky podložených skupin, např. nepřítomnost cyklování u těchto hrabošů: *Hyperacrius* + *Prometheomys*; *Arborimus* + *Phenacomys*; linie *Alticola* + *Myodes gapperi*–*M. californicus*; *Chionomys nivalis* + *C. gud*; linie *Microtus chrotorrhinus*–*M. richardsonii*; *M. pinetorum* + *M. quasiater*; *Terricola*. Přestože ancestrální stav cyklování pro nejbazálnější skupiny zůstává nerekonstruovatelný, parsimonní mapování jednoznačně odhalilo u odvozenějších hrabošů několikanásobný zánik, ale též sekundární vznik hraboších cyklů. To by znamenalo, že cyklování/ necyklování u různých skupin mají rozdílný evoluční původ a možná i odlišné příčiny, což by v konečném důsledku mohlo vysvětlit, proč stále nebyla nalezena nějaká univerzální příčinná souvislost mezi těmito populačními výkyvy a sledovanými parametry prostředí či samotných hrabošů. Aplikováním fylogenetických kontrastů jsme zjistili, že fylogenetické vztahy vysvětlují téměř 47 % variability hraboších cyklů. Cyklování by na základě fylogenetických kontrastů a parsimonního mapování evoluce znaků mělo mít spojitost s vyšším počtem mláďat ve vrhu (odhadnutým na základě počtu bradavek), střední velikostí těla a s pobýváním v tundře a požíváním lišejníků a mechů. Naopak, nepřítomnost cyklování byla evolučně spojena s menším počtem mláďat (bradavek), menší průměrnou velikostí vrhu, obýváním lesů jako stabilnějších prostředí, preferováním mesického a skalnatého prostředí a požíváním semen. Je sice pravděpodobné, že současné hraboší cykly v určitém rozsahu odrážejí aktuální ekologické či (socio)biologické parametry hraboších populací, přesto do nich vstupuje v nezanedbatelné míře i evoluční minulost druhů, která by neměla být ignorována.

Paleoekologie a vymírání

Integrace fylogenetického a evolučně-ekologického přístupu je u hrabošů teprve v začátcích. V současné době předkladatel práce připravuje spolu s V. Pavelkovou Řičánkovou, J. Zrzavým a spolupracovníky z oborů botaniky a malakologie analýzu holocénního vymírání savců (mj. i hrabošů) v různých oblastech Eurasie, se zvláštní pozorností k oblasti Altaj-Sajan, která v mnoha ohledech slouží jako refugium (či přinejmenším analogie) glaciálních ekosystémů „mamutí stepi“. První publikovaný článek je zde uveden v šesté kapitole.

Poznámka

Vzhledem k tomu, že kapitoly 3–5 vycházejí z jedné fylogenetické analýzy kombinovaných molekulárních a morfologických dat, byly pro úsporu místa a zamezení zbytečné redundance textu překrývající se části všech rukopisů vyčleněny do samostatné kapitoly disertační práce, konkrétně kapitoly 2.

Při slovním popisu nalezených vztahů se tímto způsobem – „X + Y clade“ – zmiňují skupiny zahrnující dva taxony (např. *Eothenomys* + *Myodes* clade), tímto – „X–Y clade“ – skupiny zahrnující více než dva taxony, přičemž první/poslední zmíněný taxon odpovídá nejhornějšímu/nespodnějšímu druhu konkrétní skupiny na kladogramu (např. skupina *Microtus savii*–*M. lusitanicus* clade může zahrnovat skupinu *Microtus savii* + ((*Microtus multiplex* + *M. liechtensteini*) + *M. lusitanicus*)).

References

- Abramson, N. I., Lebedev, V. S., Tesakov, A. S. & Bannikova, A. A. (2009). Supraspecies relationships in the subfamily Arvicolinae (Rodentia, Cricetidae): An unexpected result of nuclear gene analysis. *Molecular Biology*, *43*, 834-846.
- Anderson, S. (1985). Taxonomy and systematics. In R. H. Tamarin (Eds) *Biology of New World Microtus* (pp. 52-83). Utah: American Society of Mammalogist.
- Angermann, R. (1974). Die Zahnvariabilität bei Microtinen im Lichte von Vavilov's 'Gesetz der homologen Serien'. In J. Kratochvíl & R. Obrhel (Eds) *Symposium Theriologicum II. Proceedings of the International symposium on species and zoogeography of European mammals, Brno 1971* (pp. 61-73). Prague: Czechoslovak Academy of Sciences.
- Batzli, G. O. (1992). Dynamics of small mammal populations: a review. In: McCulloch, D. M. & Barrett, R. H. (eds.). *Willife 2000: populations* (pp. 831-850). Elsevier, pp. 831-850.
- Brunet-Lecomte, P., Brochet, G., Chaline, J. & Delibes, M. (1987). Morphologie dentaire comparée de *Pitymys lusitanicus* et *Pitymys duodecimcostatus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le nord-ouest de l'Espagne. *Mammalia*, *51*, 145-158.
- Brunet-Lecomte, P. & Chaline, J. (1992). Morphological convergences versus biochemical divergences in the holarctic ground voles: *Terricola* and *Pitymys* (Arvicolidae, Rodentia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, *12*, 721-734.
- Brunet-Lecomte, P. & Nadachowski, A. (1994). Comparative analysis of the characters of the first lower molar in *Microtus (Terricola) thomasi* (Rodentia, Arvicolidae). *Acta zoologica cracoviensia*, *37*, 157-162.
- Butet, A. & Spitz, F. (2001). Campagnols cycliques: un demi-siècle de recherches. *Revue d'Ecologie – La Terre Et La Vie*, *56*, 353-372.
- Buzan, E. V., Krystufek, B., Hänfling, B. & Hutchinson, W. F. (2008). Mitochondrial phylogeny of Arvicolinae using comprehensive taxonomic sampling yields new insights. *Biological Journal of the Linnean Society*, *98*, 825-835.
- Carleton, M. D. (1981). A survey of gross stomach morphology in Microtinae (Rodentia: Muroidea). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, *46*, 93-108.
- Chaline, J. (1987). Arvicolid data (Arvicolidae, Rodentia) and evolutionary concepts. *Evolutionary Biology*, *21*, 237-310.
- Chaline, J. (1990). An approach to studies of fossil arvicolids. In O. Fejfar & W.-D. Heinrich (Eds) *International symposium 'Evolution, phylogeny and biostratigraphy of arvicolids (Rodentia, Mammalia)'* (pp. 45-84). Prague: Geological Survey.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Montuire, S., Viriot, L. & Courant, F. (1999). Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. *Annales Zoologici Fennici*, *36*, 239-267.
- Conroy, C. J. & Cook, J. A. (1999). MtDNA evidence for repeated pulses of speciation within arvicoline and murid rodents. *Journal of Mammalian Evolution*, *6*, 221-245.
- Conroy, C. J. & Cook, J. A. (2000). Molecular systematics of a Holarctic rodent (*Microtus*: Muridae). *Journal of Mammalogy*, *81*, 344-359.
- Conroy, C. J., Hortelano, Y., Cervantes, F. A. & Cook, J. A. (2001). The phylogenetic position of southern relictual species of *Microtus* (Muridae: Rodentia) in North America. *Mammalian Biology*, *66*, 332-344.
- Contoli, L., Amori, G. & Nazzaro C. (1993). Tooth diversity in Arvicolidae (Mammalia, Rodentia): ecochorological factors and speciation time. *Hystrix, n. s.*, *4*, 1-15.

- Cook, J. A., Runck, A. M. & Conroy, C. J. (2004). Historical biogeography at the crossroads of the northern continents: molecular phylogenetics of red-backed voles (Rodentia: Arvicolinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30, 767–777.
- Courant, F., David, B., Laurin, B. & Chaline, J. (1997). Quantification of cranial convergences in arvicolids (Rodentia). *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, 505–517.
- Galewski, T., Tilak, M., Sanchez, S., Chevret, P., Paradis, E. & Douzery, E. J. P. (2006). The evolutionary radiation of Arvicolinae rodents (voles and lemmings): relative contribution of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies. *BMC Evolutionary Biology*, 6, 80.
- Erb, J., Boyce, M. S. & Stenseth, N. C. (2001). Population dynamics of large and small mammals. *Oikos*, 92, 3–12.
- Fejfar, O. & Horáček, I. (1983). Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villányium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der ČSSR. *Schriftenreihe für Geologische Wissenschaften Berlin*, 19/20, 111–207.
- Fejfar, O., Heinrich, W.-D., Pevzner, M. A. & Vangengeim, E. A. (1997). Late Cenozoic sequences of mammalian sites in Eurasia: an updated correlation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 133, 259–288.
- Graf, J.-D. (1982). Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). *Revue Suisse de Zoologie*, 89, 749–787.
- Gromov, I. M. & Polyakov, I. Ya. (1992). *Fauna of the USSR, Mammals, Vol. III, No. 8 – Voles (Microtinae)*. Washington D. C.: Smithsonian Institution Libraries & National Science Foundation.
- Hinton, M. A. C. (1926). *Monograph of the voles & lemmings (Microtinae) Vol. I*. London: British Museum Natural History.
- Hooper, E. T. & Hart, B. S. (1962). A synopsis of recent North American microtine rodents. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 120, 1–68.
- Horáček, I. (1990). On the context of Quaternary arvicolid evolution: changes in community development. In O. Fejfar & W.-D. Heinrich (Eds) *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostatigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)* (pp. 201–222). Prague: Geological Survey.
- Ims, R. A., Henden, J.-A. & Killengreen, S. T. (2008). Collapsing population cycles. *TREE*, 23, 79–86.
- Jaarola, M., Martínková, N., Gündüz, İ., Brunhoff, C., Zima, J., Nadachowski, A., Amori, G., Bulatova, N. S., Chondropoulos, B., Fraguédakis-Tsolis, S., González-Esteban, J., López-Fuster, M. J., Kandaurov, A. S., Kefelioğlu, H., da Luz Mathias, M., Villate, I. & Searle, J. B. (2004). Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 647–663.
- Kaneko, Y. (1996). Age variation of the third upper molar in *Eothenomys smithii*. *Mammal Study*, 21, 1–13.
- Koenigswald, W. von (1980). Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 539, 1–129.
- Koenigswald, W. von & Tesakov, A. (1997). The evolution of the schmelzmuster in Lagurini (Arvicolinae, Rodentia). *Palaeontographica, Abteilung A*, 245, 45–61.
- Kowalski, K. (1970). Variation and speciation in fossil voles. *Symposium of the Zoological Society of London*, 26, 149–161.

- Kretzoi, M. (1969). Skizze einer Arvicoliden-Phylogenie – Stand 1969. *Vertebrata Hungarica*, 11, 155–191.
- Lebedev, V. S., Bannikova, A. A., Tesakov, A. S. & Abramson, N. I. (2007). Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome *b* gene. *Zoologica Scripta*, 36, 547–563.
- Luo, J., Yang, D., Suzuki, H., Wang, Y., Chen, W.-J., Campbell, K. L. & Zhang, Y.-P. (2004). Molecular phylogeny and biogeography of Oriental voles: genus *Eothenomys* (Muridae, Mammalia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 349–362.
- Martin, R. A. (1987). Notes on the classification and evolution of some North American fossil *Microtus* (Mammalia: Rodentia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7, 270–283.
- Martin, R. A. (1995). A new middle Pleistocene species of *Microtus* (*Pedomys*) from the southern United States, with comments on the taxonomy and early evolution of *Pedomys* and *Pitymys* in North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15, 171–186.
- Massey, F. P., Smith, M. J., Lambin, X. & Hartley, S. E. (2008). Are silica defences in grasses driving vole population cycles? *Biology Letters*, 4, 419–422.
- Mezhzherin, S. V., Morozov-Leonov, S. Yu. & Kuznetsova, I. A. (1995). Biochemical variation and genetic divergence in palearctic voles (Arvicolidae): subgenus *Terricola*, true lemmings *Lemmus* Link 1775, pied lemmings *Dicrostonyx* Gloger 1841, steppe lemmings *Lagurus* Gloger 1842, mole voles *Ellobius* Fischer von Waldheim 1814. *Genetika*, 31, 788–797. [In Russian].
- Modi, W. S. (1987). Phylogenetic analyses of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia: Rodentia). *Systematic Zoology*, 36, 109–136.
- Mou, Y. (1997). A new arvicoline species (Rodentia: Cricetidae) from the Pliocene Panaca Formation, Southeast Nevada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17, 376–383.
- Musser, G. G. & Carleton, M. D. (2005). Superfamily Muroidea. In D. E. Wilson & D.-A. M. Reeder (Eds) *Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference* (pp. 956–1531). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Nadachowski, A. (1982). *Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles*. Kraków: Polska Akademia Nauk.
- Nowak, R. M. (1999). *Walker's mammals of the World*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.
- Rabeder, G. (1981). Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*, 8, 1–373.
- Rabeder, G. (1986). Herkunft und frühe Evolution der Gattung *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 51, 350–367.
- Rabeder, G., (1981). Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*, 8, 1–373.
- Repenning, C. A. (2001). Beringian climate during intercontinental dispersal: a mouse eye view. *Quaternary Science Reviews*, 20, 25–40.
- Repenning, C. A., Fejfar, O. & Heinrich, W.-D. (1990). Arvicolid rodent biochronology of the Northern Hemisphere. In O. Fejfar & W.-D. Heinrich (Eds) *International symposium 'Evolution, phylogeny and biostratigraphy of arvicolids (Rodentia, Mammalia)'* (pp. 385–418). Prague: Geological Survey.
- Ricankova, V. (2002). *Life–history patterns and sociality in voles (Microtus, Arvicolidae)*. MSc. thesis, University of South Bohemia, České Budějovice.

- Řičánková V., Robovský J. & Pokorný P., 2010. Tundras and climate change: A mammalian perspective, 11 pp. (chapter in - Tundras: Vegetation, Wildlife and Climate Trends, Nova Science Publishers, Inc.).
- Stein, B. R. (1986). Comparative limb myology of four arvicolid rodent genera (Mammalia, Rodentia). *Journal of Morphology*, 187, 321–342.
- Stein, B. R. (1987). Phylogenetic relationships among four arvicolid genera. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 52, 140–156.
- Stenseth, N. C. (1999). Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos*, 87, 427–461.
- Tamarin, R. H., Ostfeld, R. S., Pugh, S. R. & Bujalska, G. (1990). *Social systems and population cycles in voles*. Basel: Birkhauser Verlag.
- Tkadlec, E. (2000). The effects of seasonality on variation in the length of breeding season in arvicoline rodents. *Folia Zoologica*, 49, 269–286.
- Triant, D. A. & DeWoody, J. A. (2008). Molecular analyses of mitochondrial pseudogenes within the nuclear genome of arvicoline rodents. *Genetica*, 132, 21–33.
- Young, N. M. & Hallgrímsson, B. (2005). Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution*, 59, 2691–2704.
- Zejda, J. (1960). The influence of age on the formation of third upper molar in the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) (Mamm.: Rodentia). *Folia Zoologica*, 9, 159–166.
- Zima, J. & Král, B. (1984). Karyotypes of European mammals II. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacaе Brno*, 18, 1–62.

Úplný seznam publikací J. Robovského

Vědecké články

- Groves C. P., Fernando P. & Robovský J., 2010. The sixth rhino: a taxonomic re-assessment of the critically endangered Northern white rhinoceros. PLoS ONE 5(4): e9706; doi:10.1371/journal.pone.0009703.
- Robovský J., 2010. The White-lipped Deer and the Visayan Spotted Deer – is there room for them in our zoos? Gazella 37 (Zoo Praha): 183-193
- Robovský J., Anděra M. & Benda P., 2010. Revised catalogue of ceratomorph ungulates in the collection of the National museum Prague and several other collections in the Czech Republic (Perissodactyla: Rhinocerotidae, Tapiridae). Lynx n. s. 41: 237-294.
- Řičánková V., Robovský J. & Pokorný P., 2010. Tundras and climate change: A mammalian perspective, pp. 151-160 (chapter in – Gutierrez B. & Pena C. (eds.): Tundras: Vegetation, Wildlife and Climate Trends, Nova Science Publishers, Inc.).
- Robovský J., 2009. Przewalski horse: a review of controversies over its taxonomy, phylogeny and full-bloodedness. Equus (Zoo Praha) 3: 57-112.
- Robovský J., Gregorová R., Hotový J. & Benda P., 2009. Addendum to the revised catalogue of cetaceans (Cetacea) in collections in the Czech Republic. Lynx n. s. 40: 141-152.
- Robovský J., Řičánková V. & Zrzavý J., 2008. Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): utility of morphological data in a recently radiating clade. Zoologica Scripta 37: 571-590.
- Robovský J., 2007. Species that are interspecies crosses – to conserve them or not? Gazella (Zoo Praha) 34: 51-64 (in English and Czech).
- Robovský J., Špoutil F. & Řičánková V., 2007. Schmelzmuster of *Alticola strelzovi* and *Lasiopodomys brandtii* (Arvicolinae, Rodentia) and its evolutionary polarization. Journal of Morphology 268: 1124-1125.
- Robovský J., Audy M., Schlögl J., De Pascual A. D & Havelková P., 2007. Additional report of Brown-nosed coati (*Nasua nasua vittata*) on the tepuis - Chimantá massif, Churí tepui, Venezuela. Lynx n. s. 38: 115-117.
- Sovová J., Robovský J. & Havelková P., 2007. Mammalian baculum - its ontogeny and evolutionary distribution. Journal of Morphology 268: 1137.
- Havelková P., Robovský J., Audy M. & De Pascual, A. D. 2006. Brown-nosed coati (*Nasua nasua vittata*) on the Roraima tepui (Carnivora: Procyonidae). Lynx n. s. 37: 123-130.
- Robovský J. & Benda P., 2006. Catalogue of the cetaceans (Mammalia: Cetacea) in selected collections of the Czech Republic, with special respect to the collection of the National Museum, Praha. Journal of the National Museum, Natural History Series 175: 107-123.
- Robovský J., 2005. Exhibition of some unusual mammals in the Frýdlant castle (N Bohemia, Czech Republic). Lynx n. s. 36: 141-142.

Konferenční abstrakty

- Ricankova V., Robovsky J., Zrzavy J., 2010. Arvicoline population cycles: a phylogenetic perspective. 12th International Conference *Rodens et Spatium* on Rodent Biology, Zonguldak 2010.
- Robovský J., Špoutil F. & Řičánková V., 2007. Schmelzmuster of *Alticola strelzovi* and *Lasiopodomys brandtii* (Arvicolinae, Rodentia) and its evolutionary polarization. 8th International Congress of Vertebrate Morphology, Paris 2007.
- Sovová J., Robovský J. & Havelková P., 2007. Mammalian baculum - its ontogeny and evolutionary distribution. 8th International Congress of Vertebrate Morphology, Paris 2007.
- Robovský J. & Zrzavý J., 2003. Phylogeny of the subfamily Arvicolinae (Mammalia: Rodentia) based on morphological, karyological and molecular evidence. 4th European Congress of Mammalogy, Brno 2003.

Populární články

- Robovský J., 2010. A proč máš, tukane, tak velký zobák? Vesmír 89(1): 10.
- Robovský J., 2010. Bude se delfínům odebírat DNA z výdechových fontán? Vesmír 89(12): 727-728.
- Robovský J., 2010. Dvě odlišné kosatky v evropských vodách. Vesmír 89(7-8): 412.
- Robovský J., 2010. Jak to nyní vypadá se saharskými krokodýly? Vesmír 89(3): 143.
- Robovský J., 2010. Je bílá srst baribalů výhodou při lovu? Vesmír 89(5): 277.
- Robovský J., 2010. Jakou cestou má jít ochrana bizona? Vesmír 89(5): 275.
- Robovský J., 2010. Když u savců kojí samec. Vesmír 89(4): 212-213.
- Robovský J., 2010. Kytovci se zuby i kosticemi?! Vesmír 89(2): 76.
- Robovský J., 2010. Leviatan Melvillův – příliš zubatý vorvaň. Vesmír 89(9): 506.
- Robovský J., 2010. Loví margayové opice napodobováním jejich hlasu? Vesmír 89(11): 656.
- Robovský J., 2010. Malí tygři z bažin. Vesmír 89(12): 729-730.
- Robovský J., 2010. Objev holohlavého bulbula. Vesmír 89(2): 75.
- Robovský J., 2010. Orcela – mekongský „kanárek“? Vesmír 89(1): 8-9.
- Robovský J., 2010. Ovlivňují tany vzhled některých láčkovek? Vesmír 89(10): 578.
- Robovský J., 2010. Pelikáni loví tereje. Vesmír 89(3): 144.
- Robovský J., 2010. Stopy kytovců v České republice. Živa LVIII(3): XXXVII-XXXIX.
- Robovský J., 2010. Záchrana rysa pardálového (*Lynx pardinus*) – konečně na dobré cestě? Mourek (Proceedings of the UCSZ small cat group; za rok 2009): 32-35.
- Robovský J. & Kovačiková L., 2010. Co znamená výskyt prasat na Kypru před 12 000 lety? Vesmír 89(4): 213-214.
- Robovský J. & Kovačiková L., 2010. Zapomenutí vetřelci – někdy matoucí, jindy žádoucí. Vesmír 89(12): 752-756.
- Robovský J., Fernando P. & Groves C. P., 2010. Místo pěti nosorožců šest. Nový druh, který už vlastně neexistuje. Vesmír 89(6): 368-371.
- Robovský J., Muška M., Nováková M., Robovská-Havelková P., Šoun J. & Tušer M., 2010. Poznámky k aktuálnímu výskytu morčáků velkých (*Mergus merganser*) na Otavě, jihozápadní Čechy. Sluka 7: 97-102.
- Růžička V. & Robovský J., 2010. Povědomí o práci E. T. Setona ve vědeckých kruzích v současnosti. Sborník referátů ze semináře ke 150. výročí narození Ernesta Thomppsona Setona, Praha, 17. listopadu 2010, p. 26.
- Hrubý J. & Robovský J., 2009. „Kaplani“ na řeckém ostrově Samos – nejzápadnější recentní výskyt asijského levharta? Baghira (Bulletin of the UCSZ Big Cats Commission; za rok 2008) 5: 52-53.
- Robovský J., 2009. A proč máš, vorvaňovče, tak divné zuby? Vesmír 88(5): 291.
- Robovský J., 2009. Hlodavec velikosti menšího osobního auta. Vesmír 88(2): 75.
- Robovský J., 2009. Jak vypadal předek nejstarších kytovců? Vesmír 88(1): 8-9.
- Robovský J., 2009. Jak se dostala lebka slona pralesního do Duchcova? Sborník odborné komise pro slony při UCSZ (za rok 2008): 48-49.
- Robovský J., 2009. Je dingo prospěšný pro australskou přírodu? Vesmír 88(10): 606-607.

- Robovský J., 2009. Je záchrana rysa pardálového na dobré cestě? *Vesmír* 88(3): 144.
- Robovský J., 2009. Jsou i delfíni brazilští infanticidní? *Vesmír* 88(11): 695.
- Robovský J., 2009. Kam se, kančile, kam „schováš“? *Vesmír* 88(12): 767.
- Robovský J., 2009. K čemu je klikání u antilop losích? *Vesmír* 88(2): 76.
- Robovský J., 2009. Kolika antilopám hrozí vymření? *Vesmír* 88(12): 768.
- Robovský J., 2009. Křivky v kostele – dvojnásob netradiční pozorování. *Komíníček (Zpravodaj Severočeské pobočky ČSO)* 10: 18-19.
- Robovský J., 2009. Křížít, či nekřížít ásámské a nepálské nosorožce indické? *Živa* LVII(2): XXVII.
- Robovský J., 2009. Nalezen zajímavý článek evoluce ploutvonožců. *Vesmír* 88(7-8): 435-436.
- Robovský J., 2009. Námluvy inií. *Vesmír* 88(4): 217-218.
- Robovský J., 2009. Nečekané příbuzenstvo tygra turanského. *Vesmír* 88(4): 215.
- Robovský J., 2009. Nejstarší chobotnatci byli vodní. *Vesmír* 88(1): 7.
- Robovský J., 2009. Největší pekari a nejmenší kapustňák. *Vesmír* 88(5): 308-311.
- Robovský J., 2009. Podrobnosti z rozmnožování praktovců. *Vesmír* 88(6): 359-360.
- Robovský J., 2009. Pozemní savci na Novém Zélandě – že by přeci? *Vesmír* 88(1): 8.
- Robovský J., 2009. Proč má Supí vrch tak podivný název? *Komíníček (Zpravodaj Severočeské pobočky ČSO)* 9: 15-17.
- Robovský J., 2009. Štětinatec haitský přece jen stále přežívá. *Vesmír* 88(3): 143.
- Robovský J., 2009. Zvířata ve válce: oddaná, ale nedobrovolná válečná služba – recenze na knihy *Mlčenliví hrdinové* (E. L. Chêne) a *Váleční psi* (M. G. Lemish). *Vesmír* 88(2): 132-133.
- Robovský J., 2009. Žirafy „divoké“ a „domácí“. *Vesmír* 88(10): 606.
- Robovský J. & Kovačiková L., 2009. Jak probíhala domestikace osla? *Vesmír* 88(9): 531.
- Robovský J. & Robovská-Havelková P., 2009. Vlašské ořechy v potravě ořešníka kropenatého. *Komíníček (Zpravodaj Severočeské pobočky ČSO)* 9: 14-15.
- Robovský J. & Zrzavý J., 2009. Seskveč, indický yetti, nový konžský lidoop a šelma z Bornea (Čtveřice zoologických odhalení). *Vesmír* 88(2): 109.
- Robovský J., 2008. Antilopa obrovská, neboli Varianiho antilopa vraná z Angoly. *Živa* LVI(2): 84-86.
- Robovský J., 2008. Až uvidíte bezuchého nosorožce.... *Vesmír* 87(6): 352.
- Robovský J., 2008. Byl „vačnatý lev“ masožravý? *Vesmír* 87(11): 742.
- Robovský J., 2008. Byl objeven největší bércoon. *Vesmír* 87(10): 661.
- Robovský J., 2008. Černí tapíři čabrakoví. *Vesmír* 87(4): 213.
- Robovský J., 2008. Další delfín na světě. *Vesmír* 87(6): 351.
- Robovský J., 2008. Jak nebýt loven kosátkou? *Vesmír* 87(3): 143.
- Robovský J., 2008. Jak přežívají sloni v poušti? *Vesmír* 87(1): 9.
- Robovský J., 2008. Jak reaguje lidská páteř na zátěž v těhotenství? *Vesmír* 87(5): 282.
- Robovský J., 2008. Japonská rozpolcenost psíků. *Vesmír* 87(10): 658.
- Robovský J., 2008. Je lenochod opravdu takový spáček? *Vesmír* 87(12): 824.

- Robovský J., 2008. Kdo je nám primátům příbuzný? *Vesmír* 87(8): 504.
- Robovský J., 2008. Kdo koho lovil? *Vesmír* 87(12): 825.
- Robovský J., 2008. Když sloni zabíjejí nosorožce. *Vesmír* 87(5): 279-280.
- Robovský J., 2008. Kipundži – stromový pavíán? *Vesmír* 87(10): 663-664.
- Robovský J., 2008. Kolik známe druhů slonů? *Živa* LVI(6): 282-285.
- Robovský J., 2008. Ne jeden druh žiraf, ale sedm, či dokonce deset. *Vesmír* 87(2): 74-75.
- Robovský J., 2008. Nejasnosti kolem lachtanů ušatých. *Vesmír* 87(7): 487.
- Robovský J., 2008. Neopakovatelný pandí palec. *Vesmír* 87(4): 218-219.
- Robovský J. & Wolf J., 2008. O „mamutí hlavě“ z duchcovského muzea anebo konec jednoho omylu. *Duchcovské noviny* 14(9): 20-21.
- Robovský J., 2008. Pero velociraptora. *Vesmír* 87(3): 145.
- Robovský J., 2008. Těžký osud goril. *Vesmír* 87(1): 10.
- Robovský J., 2008. Tomistoma a gaviál jsou přece jenom příbuzní! *Vesmír* 87(7): 428.
- Robovský J., 2008. Učebnicový omyl o žirafím krku. Počet krčních obratlů u savců. *Vesmír* 87(12): 829.
- Robovský J., 2008. Užitečnost čistokrevných plemen a psi genomika. *Vesmír* 87(2): 71-72.
- Robovský J., 2008. Vášně okolo ochrany tygrů v Číně. *Vesmír* 87(4): 211.
- Robovský J., 2008. Západní nosorožec dvourohý vyhuben. *Vesmír* 87(11): 739.
- Robovský J., 2007. Byli savci původně jedovatí? *Vesmír* 86(5): 271.
- Robovský J., 2007. Co žere rejskovec pancéřový? *Vesmír* 86(11): 683.
- Robovský J., 2007. EDGE – databáze „výlučných“ ohrožených druhů. *Vesmír* 86(10): 607.
- Robovský J., 2007. Intenzita lovu kytovců. *Vesmír* 86(7): 407.
- Robovský J., 2007. Jak a pro koho je rizikový lov králíků. *Vesmír* 86(7): 409-410.
- Robovský J., 2007. Jak moc jsme zdecimovali plejtvákovce šedé? *Vesmír* 86(12): 753.
- Robovský J., 2007. Jak se budou nazývat domácí zvířata. *Vesmír* 86(1): 8.
- Robovský J., 2007. Kauza „kuprej“ (znovu) vyřešena! *Vesmír* 86(12): 746.
- Robovský J., 2007. Kdo byl norek mořský? *Vesmír* 86(6): 342.
- Robovský J., 2007. Lev s hřívou i bez ní. K čemu hříva a od kdy? *Vesmír* 86(9): 564-565.
- Robovský J., 2007. Má cenu chránit kupreje? *Vesmír* 86(2): 72.
- Robovský J., 2007. Mutace *Hox*-genů u vymřelých savců. *Vesmír* 86(8): 475.
- Robovský J., 2007. Nový tygr na světě. *Vesmír* 86(2): 108-109.
- Robovský J., 2007. Partenogeneze u žraloka a varanů komodských. *Vesmír* 86(8): 477.
- Robovský J., 2007. Prase zakrslé – ještě větší unikát, než jsme doufali! *Vesmír* 86(12): 451.
- Robovský J., 2007. Proč měli sauropodní dinosauři dlouhé krky? *Vesmír* 86(9): 539.
- Robovský J., 2007. Proč vymřela alka velká a ne terej bílý? *Vesmír* 86(6): 340-341.
- Robovský J., 2007. Staly se mořské vydry kořistí kosatek? *Vesmír* 86(9): 541.
- Robovský J., 2007. Žili obří vombati v norách? *Vesmír* 86(6): 341-342.
- Robovský J. & Lučan R., 2007. Objeven nejstarší létavý savec. *Vesmír* 86(4): 215.

- Robovský J. & Zrzavý J., 2007. Senzační objev druhého levharta obláčkového? Když se novým druhem stane starý známý. *Vesmír* 86(9): 568-571.
- Robovský J., Zrzavý J. & Hošek P., 2007. Kočkovité šelmy. *Vesmír* 86(9): 566-567.
- Havelková P., Audy M. & Robovský J., 2007. Pozorování zvláštního nosála na stolové hoře. *Vesmír* 86(1): 36-37.
- Robovský J., 2006. Alarmující úbytek albatrosů. *Vesmír* 85(8): 443.
- Robovský J., 2006. Asijský gepard na hranici vymření. *Vesmír* 85(9): 507.
- Robovský J., 2006. Bobrovitý savec z jury. *Vesmír* 85(7): 387.
- Robovský J., 2006. Evropská kampaň na ochranu nosorožců. *Vesmír* 85(4): 209-211.
- Robovský J., 2006. K čemu byly rohy bobruškám? *Vesmír* 85(3): 127.
- Robovský J., 2006. Lose, proč máš tak velký čumák? *Vesmír* 85(5): 258.
- Robovský J., 2006. Nová zubatá velryby. *Vesmír* 85(11): 676-677.
- Robovský J., 2006. Opeřený tyranosaurus. *Vesmír* 85(1): 11.
- Robovský J., 2006. Pipulčí „cvrkot“ při námluvách. *Vesmír* 85(3): 130.
- Robovský J., 2006. Popsán nový kytovec – orcela Heinsohnova. *Vesmír* 85(2): 69-70.
- Robovský J., 2006. Sir Thomas Stamford Raffles. *Vesmír* 85(12): 746-748.
- Robovský J., 2006. Skvrnití sobi, pruhovaní koně a zbloudilá chocholátka. *Vesmír* 85(5): 300-303.
- Robovský J., 2006. Trpasličí sauropoidní dinosaurus z Německa. *Vesmír* 85(10): 578.
- Robovský J., 2006. Trpí kytovci kesonovou nemocí? *Vesmír* 85(10): 583.
- Robovský J., 2006. Velrybí vši poodhalují historii velryb. *Vesmír* 85(3): 156-157.
- Robovský J., 2006. Zachraňme nosorožce! *Živa* LIV(2): XXVIII.
- Robovský J. & Konečná M., 2006. Není tahr jako tahr. *Vesmír* 85(8): 473.
- Robovský J. & Tesařová M., 2006. Bude obnoven komerční lov kytovců? *Živa* LIV(5): LXXXVI-LXXXVII.
- Robovský J. & Tesařová M., 2006. Island zahájí komerční lov kytovců! *Vesmír* 85(12): 713-714.
- Robovský J. & Zrzavý J., 2006. Děravý fosilní záznam – Ad Laoské skalní krysy. *Vesmír* 85(6): 330.
- Robovský J. & Zrzavý J., 2006. Laoské skalní krysy. *Vesmír* 85(1): 43-45.
- Robovský J., Hrubý J., Piálek L. & Havelková P., 2006. Ferdinand Stolička – opomíjený zoolog (I.). *Živa* LIV(3): 137-140.
- Hrubý J., Robovský J., Piálek L. & Havelková P., 2006. Ferdinand Stolička – opomíjený zoolog (II.). *Živa* LIV(4): 185-189.
- Robovský J., 2005. Blízké vymření delfinovce čínského. *Vesmír* 84(10): 573.
- Robovský J., 2005. Fosilní savec s jedovými zuby. *Vesmír* 84(12): 702.
- Robovský J., 2005. Chromozomální podivnost ptakopyska. *Vesmír* 84(8): 437.
- Robovský J., 2005. Chudozubí savci – tvrdý oříšek savčí fylogeneze. *Živa* LIII(6): 277-280.
- Robovský J., 2005. Kdo žije na mrtvých velrybách? *Vesmír* 84(1): 7.
- Robovský J., 2005. Klonování vakovlka v nedohlednu. *Vesmír* 84(6): 317.

- Robovský J., 2005. Kolik bylo druhů ptáků moa? *Vesmír* 84(2): 69.
- Robovský J., 2005. Kolik je na světě zeber. *Vesmír* 84(11): 647.
- Robovský J., 2005. Mozek archeopteryxe. *Vesmír* 84(3): 128.
- Robovský J., 2005. Ochuzená variabilita africké latimerie. *Vesmír* 84(12): 699.
- Robovský J., 2005. Papoušek kakapo se zotavuje. *Vesmír* 84(5): 253.
- Robovský J., 2005. Tasmánský čert v ohrožení. *Vesmír* 84(6): 315.
- Robovský J., 2005. V Tanzanii byl objeven nový druh mangabeje. *Vesmír* 84(8): 438.
- Robovský J., 2005. Velryba biskajská v krizi. *Vesmír* 84(12): 698.
- Robovský J., 2005. Vymřelý novozélandský orel našel své příbuzné. *Vesmír* 84(9): 503.
- Robovský J., 2005. Vymření veledaňků a mamutů v Evropě. *Vesmír* 84(11): 636.
- Robovský J., 2005. Zachraňme druhohorní hmyzožravce! *Vesmír* 84(1): 8.
- Hrdlička R. & Robovský J., 2005: Lesk a bída salangan. *Živa* LIII(5): 228-230.
- Robovský J., 2004. Dezinfekční opalovací krém hrochů. *Vesmír* 83(10): 561.
- Robovský J., 2004. Ediakara, a nikoli vend. *Vesmír* 83(8): 431.
- Robovský J., 2004. Holocenní mamuti na aljašských ostrovech. *Vesmír* 83(11): 609-610.
- Robovský J., 2004. Jak kolibříci chytají hmyz? *Vesmír* 83(9): 491.
- Robovský J., 2004. Objeven nejstarší vačnatec. *Vesmír* 83(8): 428.
- Robovský J., 2004. Objeveno embryo ptakoještěra. *Vesmír* 83(10): 548.
- Robovský J., 2004. Oligocénní výměna savců mezi Afrikou a Eurasíí. *Vesmír* 83(9): 488.
- Robovský J., 2004. Ptakoještěři jako součást jídelníčku spinosaurů. *Vesmír* 83(12): 667.
- Robovský J., 2004. Různé pohledy na fylogenezi kytovců. *Živa* LII(5): 227-230.
- Robovský J., 2004. Tragédie nosorožců nekončí. *Vesmír* 83(11): 608-609.
- Robovský J., Veselovský Z., Gattermann R. & Neumann V., 2004. Profesor Ludwig Freund a jeho přínos pro mammaliologii. *Lynx n. s.*, 35: 281-288.
- Robovský J., 2003. Tajemní asijské kopytníci – lyrorožec a kuprej. *Živa* LI(3): 130.
- Robovský J., 2001. Stále záhadná okapi. *Živa* XLIX(5): 227-228.

Překlady

- Dierschke V., 2009. Nový průvodce přírodou – Ptáci. Knižní Klub, Praha, 256 str. (originál vydán: Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co. KG, Stuttgart, 2007).