

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Pažitková

Rod *Neomys* (Mammalia, Eulipotyphla, Soricomorpha) ve střední Evropě: historie a areálová dynamika

Genus *Neomys* (Mammalia, Eulipotyphla, Soricomorpha): history and range dynamics

Bakalářská práce

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

Praha, 2021

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli prof. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc. za odborné vedení, cenné rady a trpělivost a své rodině za neustálou podporu během přípravy práce i po celou dobu studia.

Prohlášení:

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

V Praze, 10. 8. 2021

Podpis

Abstrakt

Práce shrnuje poznatky o historii a areálové dynamice rodu *Neomys*, významné složky fauny západního Palearktu, na základě excerptce mnoha literárních zdrojů. Udává přehled nálezů dokládající přítomnost zástupců rodu *Neomys* a příbuzných linií v evropském fosilním záznamu. Shrnuje hypotézy popisující vývoj rodu a fylogenetické vztahy, prezentované v jednotlivých studiích. Klíčovým taxonem pokládaným za předkovskou linii rodu *Neomys* je rod *Asoriculus*, z něž se nejstarší formy rodu *Neomys* diferencují během starších čtvrtohor. Konkrétních dokladů zohledňujících minulost dnešních evropských taxonů (*fodiens*, *anomalus*, *milleri*) a jejich areálovou historii je nicméně poměrně málo a jejich interpretace nejsou jednoznačné. Jednou z příčin jsou i nejasnosti stran fenotypové variability jednotlivých druhů a orientace příslušných fylogenetických morfoklin. Z tohoto důvodu je v práci věnována pozornost otázce mezidruhových rozdílů v rámci rodu se zvláštním přihlédnutím ke kraniálním a dentálním znakům a charakteru proměnlivosti recentních taxonů. Práce poukazuje na neúplnou znalost areálové historie a zdůrazňuje potřebu konfrontovat přímý fosilní záznam s modely vycházejícími z molekulárně-genetických analýz.

Klíčová slova: *Neomys*, střední Evropa, areálová dynamika, fylogeneze

Abstract

Based on numerous literary sources, the thesis reviews current knowledge of history and range dynamics of the genus *Neomys*, an indexing element of the west Palearctic mammal fauna. It provides a list of fossil records attributed to the extant genus *Neomys* and extinct clades composing the European records of tribe Nectogalini, and a survey of hypotheses on their phylogenetic relations. Particular attention is given to the genus *Asoriculus* which is generally considered as an ancestor of the Quaternary radiation of the clade represented in Europe with genera *Nesiotites*, *Neomys* and *Macroneomys*. The transition from *Asoriculus* to *Neomys* is expected to appear during the Q1 stage of the Early Pleistocene, more records identified as fossil species of the latter genus are reported from terminal stage of the Early Pleistocene (Q2). Nevertheless, their relations to extant species were not analysed and past history of the extant European taxa (*fodiens*, *anomalus*, *milleri*) and their range dynamics is despite of molecular data generally unclear. This fact reflects both scarcity of the fossil record and uncertainties regarding patterns of phenotype variation in particular species, their discrimination

criteria and orientation of corresponding phylogenetic morphoclines. In these regards, the thesis pays special attention to the topic of interspecific differences (especially regarding cranial and dental traits) and factors influencing the variability of the recent taxa. The critical summary of current state of knowledge emphasizes thus a need of extensive re-examination of these topics confronting the available fossil record with outputs of molecular studies.

Key words: Neomys, Central Europe, range dynamics, phylogeny

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Materiál a metodika.....	5
3. Historie rejskovitých a evropský fosilní záznam.....	6
3.1 Rod <i>Asoriculus</i> a nejstarší Nectogalini.....	6
3. 1. 1. <i>Asoriculus gibberodon</i> (Petenyi, 1964).....	8
3. 1. 2. <i>Asoriculus thenii</i> Malez et Rabeder, 1984.....	11
3. 1. 3. <i>Asoriculus maghrebiensis</i> (Rzebik-Kowalska, 1988)	11
3. 1. 4. <i>Asoriculus burgioi</i> Masini et Sarà, 1998	11
3.2 Odvozené linie tribu	11
3. 2. 1. <i>Macroneomys brachygnathus</i> Fejfar, 1966	11
3. 2. 2. <i>Neomys newtoni</i> Hinton, 1911	14
3. 2. 3. <i>Neomys browni</i> Hinton, 1911	16
3. 2. 4. <i>Neomys hintoni</i> Zaitsev a Baryshnikov 2002	17
3. 2. 5. <i>Neomys intermedius</i> Brunner, 1952	17
3. 2. 6. <i>Neomys fodiens</i> (Pennant 1771)	18
3. 2. 7. <i>Neomys anomalus</i> Cabrera 1907 sensu lato (<i>Neomys anomalus</i> a <i>Neomys milleri</i>).....	18
4. Recentní formy Evropy a jejich areálová historie	18
4.1. Kraniální a dentální diskriminační kritéria recentních druhů	19
4. 1. 1. Znak odlišující <i>Neomys fodiens</i> a <i>Neomys anomalus/milleri</i>	19
4. 1. 2. Vliv posunu znaků na identifikaci recentních taxonů	20
4.2 Charakter proměnlivosti recentních evropských druhů.....	22
4. 2. 1. <i>Neomys fodiens</i>	22
4. 2. 2. <i>Neomys anomalus, milleri</i> a <i>teres</i>	24
4.3 Nejmladší minulost a areálová historie současných druhů.....	24
4. 3. 1. Molekulárně genetický obraz historie rodu <i>Neomys</i>	24
4. 3. 2. Fosilní záznam rodu <i>Neomys</i> v nejmladším pleistocénu a holocénu.....	27
5. Diskuse a závěr.....	28
6. Použitá literatura.....	29
6. 1. 1. Literatura citovaná v textu.....	29
6. 1. 2. Literatura použitá v přílohách	34
7. Příloha	42

1. Úvod

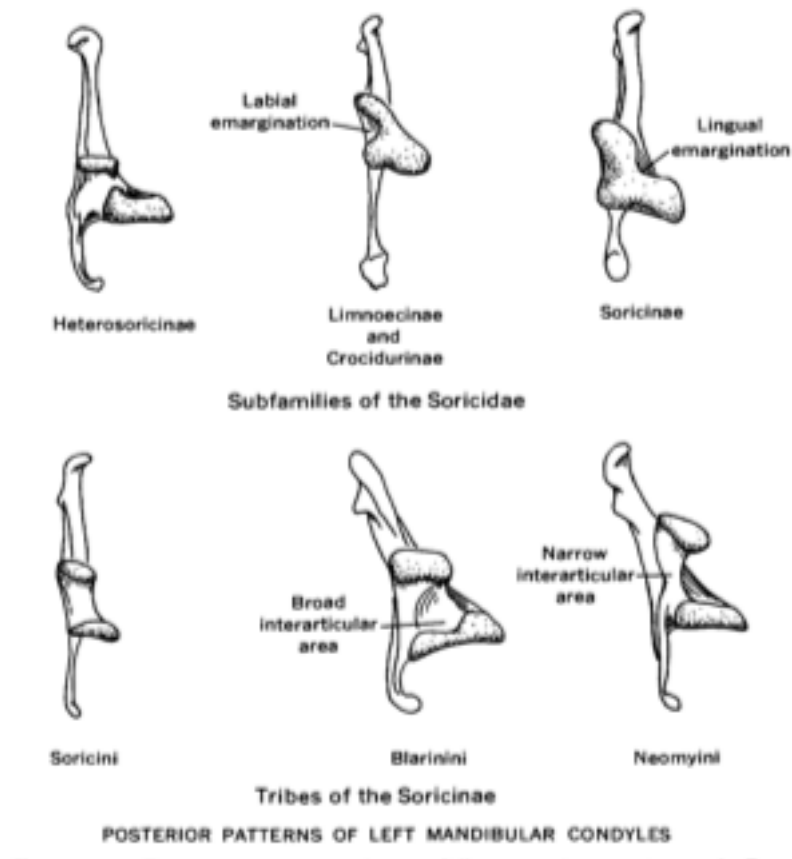
Rejskovití (Soricidae) jsou s 450 druhy a 26 rody bezpochyby nejrozšířenější a vývojově nejúspěšnější skupinou současných hmyzožravců (Burgin a He 2018). V pozadí těchto skutečností stojí ojedinělé přestavby čelistního aparátu a dentice, vymezující tuto skupinu, které neobyčejně rozšiřují predační možnosti a efektivitu využití dostupných potravních zdrojů. Přední řezáky jsou přeměněny na mohutný klešťovitý orgán, rozšířená plocha stoliček pak umožňuje rychlé zpracování velkých objemů potravy. Vysokou výkonnost obou složek dentice zajišťuje funkční rozdělení čelistního kloubu na spodní a horní facetu a specifická přestavba čelistního svalstva s apomorfní diferenciací svalů skupiny *musculus temporalis* a *musculus pterygoideus*. Variantní uspořádání těchto znaků pak vymezuje hlavní vývojové linie čeledi, detailní specifika jejich utváření jsou také hlavními znaky, s nimiž pracuje alfa taxonomie této skupiny.

Pomineme-li vymřelé linie, čeleď Soricidae se člení na podčeledi bělozubkovitých Crocidurinae (242 druhů, 10 rodů) s těžištěm rozšíření v Etiopské a Orientální oblasti a vlastních rejskovitých Soricinae (181 druhů, 13 rodů) s červenou pigmentací zubní skloviny, rozšířených v Holoarktické a Orientální oblasti. V rámci druhé skupiny je rozlišováno 6 samostatných vývojových skupin klasifikovaných jako oddělené triby (Obr. 1).

Soustavný přehled diagnostických znaků jednotlivých tribů a všech popsáných rodů čeledi včetně liniích zastoupených ve fosilním záznamu poskytuje klasická monografie Repenninga (1967). Z té přebírám i ilustrace znaků vyčleňujících rod *Neomys* a příbuzné linie, jimiž se dále zabývám podrobněji (Obr. 2-3). Repenning tuto skupinu označuje jako tribus Neomyini Matschie, 1909, moderní klasifikace (Hutterer 1994, 2005) používají však k jejímu označení prioritní jméno Nectogalini Anderson, 1879.

Recentní zástupce tribu Nectogalini tvoří rody *Episoriculus*, *Soriculus*, *Chodsigoa*, *Chimarrogale* a *Nectogale*, osídlující vesměs malé areály v oblasti Himaláji, Číny a jihovýchodní Asie, a západopalearktický rod *Neomys* s druhy *N.fodiens*, *N.anomalus* a *N.milleri* a *N.teres*. Společným znakem všech těchto rodů je hluboké oddělení horní a spodní artikulační facetu prostorným mezikondylovým výřezem a hákovitý tvar předních řezáků. Tato specifika nacházíme ovšem i u řady fosilních forem. Stejně jako u ostatních rejskovitých i zde platí, že taxonomická a vývojová diversita skupiny

v minulých úsecích výrazně převyšovala diversitu současných zástupců (Reumer 1984, Rzebik-Kowalska 1998). Původ a vývojovou minulost dnešních linií je tedy třeba hodnotit v kontextu fosilního záznamu jednotlivých skupin (Repenning 1967).



Obr. 1: Utváření čelistního kloubu u různých skupin Soricidae. Převzato z Repenning 1967.

SUBFAMILIES AND GENERA OF THE SORICIDAE

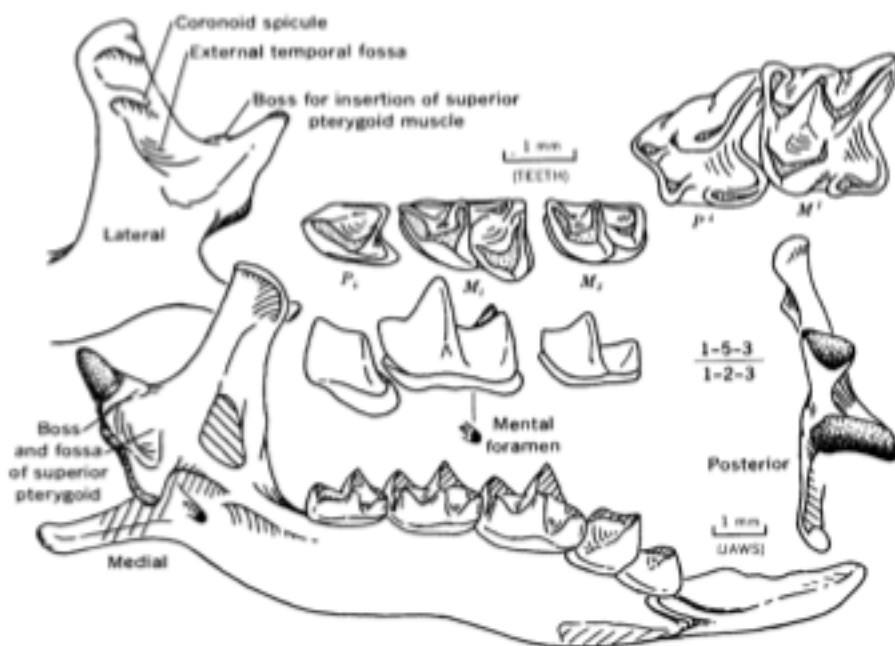


FIGURE 31.—*Neomys fodiens* (Pennant), France, UCMVZ 30044. Left mandible and dentition and left upper dentition.

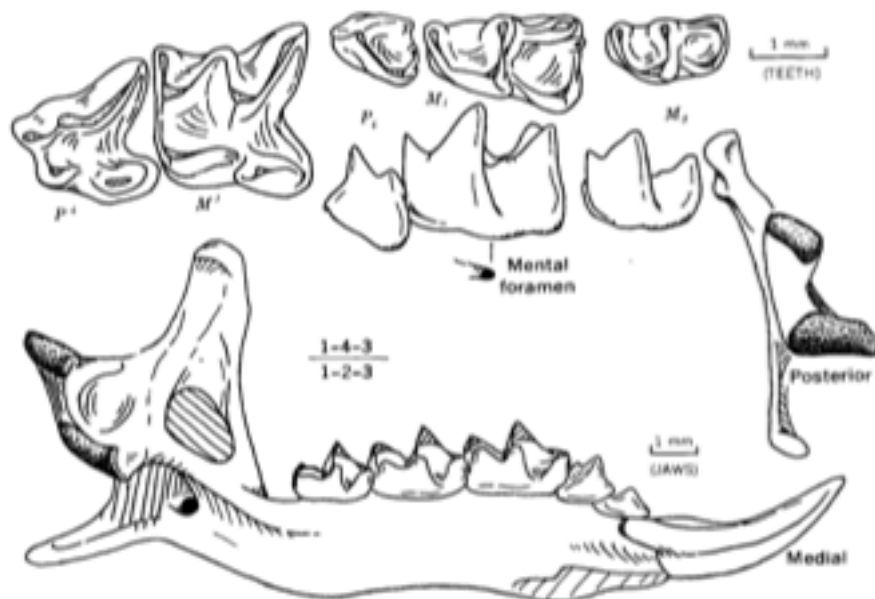


FIGURE 36.—*Nectogale elegans* Milne-Edwards, China, USNM 254812. Left mandible and dentition and left upper dentition.

Obr. 2: Čelistní morfologie a dentální znaky rodů *Neomys* a *Nectogale*. Převzato z Repenning 1967.

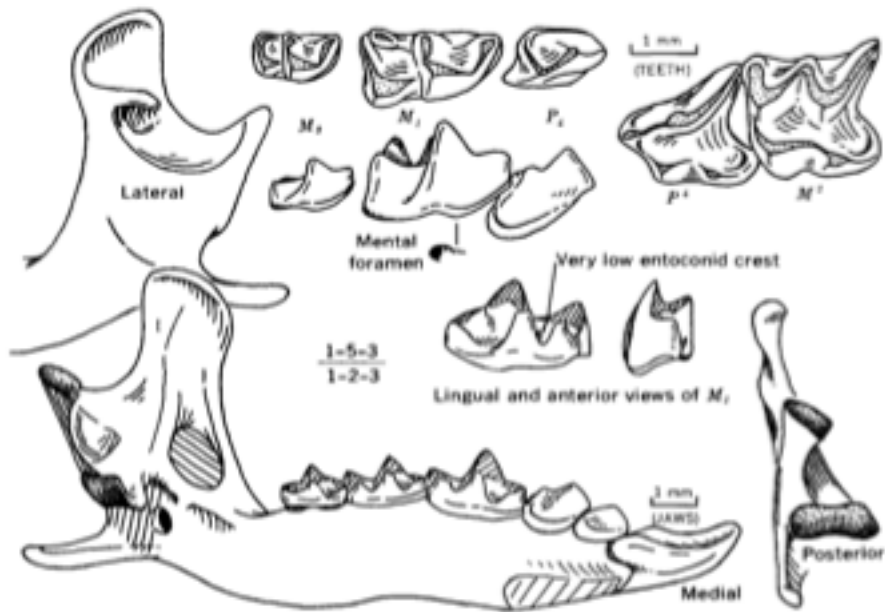


FIGURE 37.—*Soriculus nigrescens* (Gray), India, CNHM 82563 (teeth) and 82565 (mandible). Left mandible, right lower dentition, and left upper dentition.

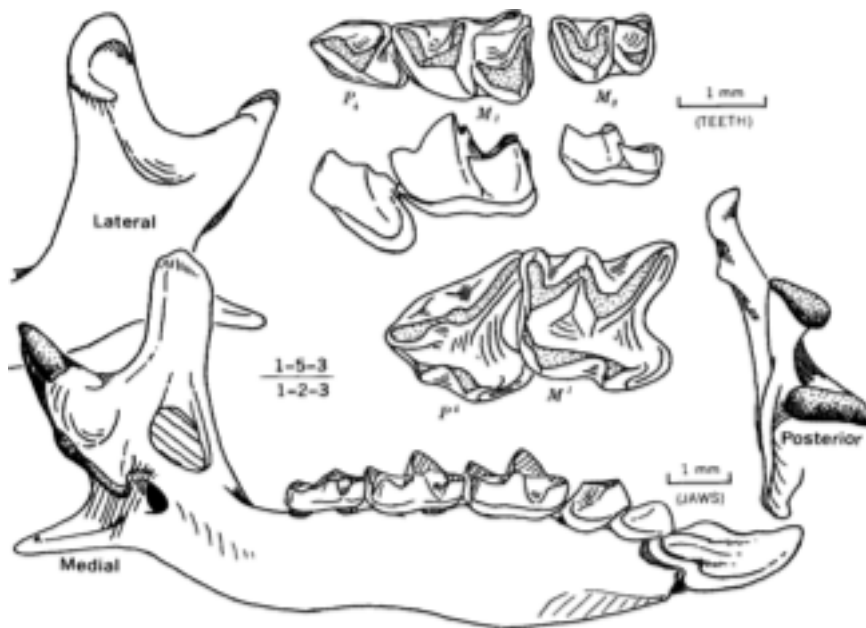
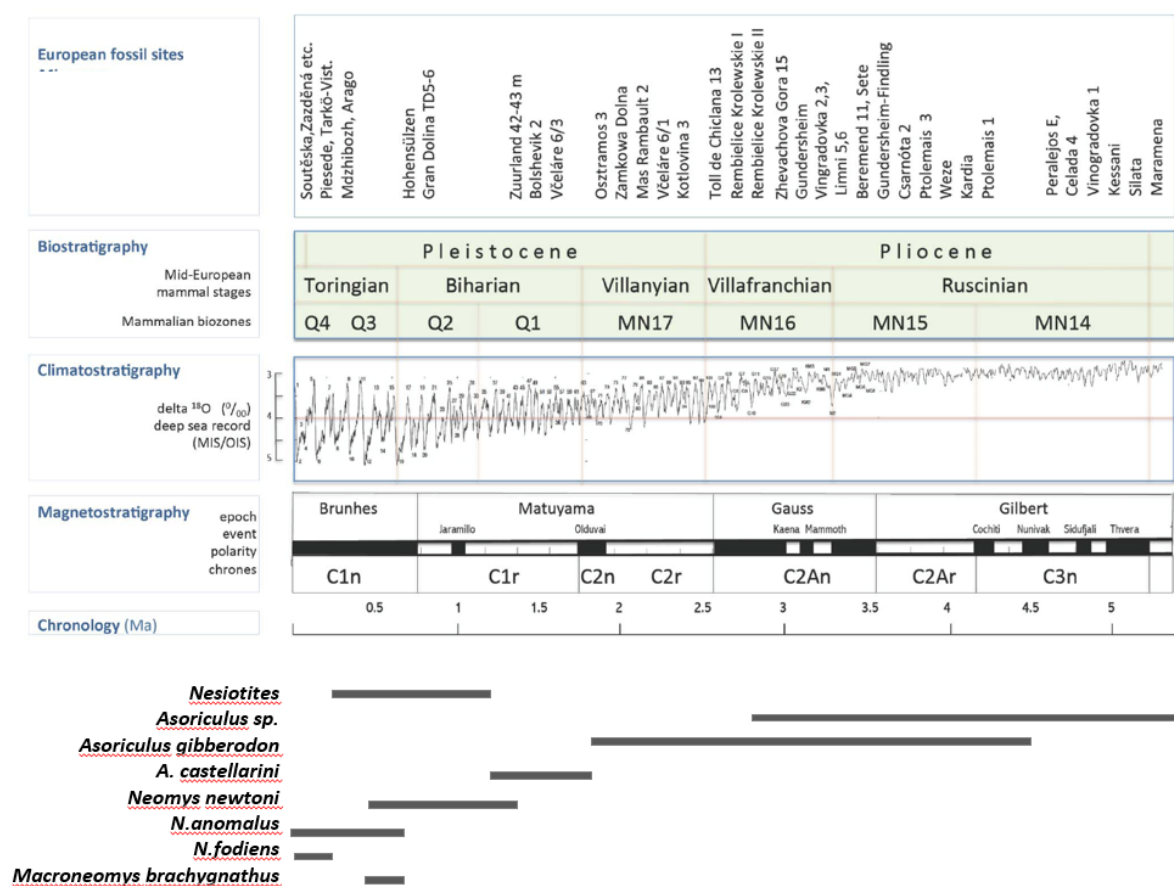


FIGURE 32.—*Episoriculus caudatus* (Horsfield), India, CNHM 35415. Left mandible and dentition and left upper dentition.

Obr. 3: Čelistní morfologie a dentální znaky rodů *Soriculus* a *Episoriculus*. Převzato z Repenning 1967.

2. Materiál a metodika

Předložená práce je literárním přehledem, rozbor specifik jednotlivých vývojových linií a jejich fosilního záznamu je výsledkem excerpce velkého množství literárních pramenů. Z těchto pramenů přebírám i dílčí interpretace jednotlivých nálezů a jejich stratigrafické zařazení. Morfologické termíny a označování jednotlivých struktur vycházejí z monografií Repenninga (1967) a Reumera (1984). Stratigrafická pozice jednotlivých nálezů je vyjadřována pojmoslovím biostratigrafického systému pliocénu a pleistocenu (Fejfar a Heinrich 1981) resp. sledem savčích biozon neogénu (dle Meina 1975) a kvartéru (dle Horáčka a Ložka 1988). Jejich korelace je zřejmá z obr. 4.



Obr. 4: Statigrafie pliocénu a čtvrtohor a výběr evropských nalezišť (převzato z Horáček *et al.* 2013) a stratigrafické rozšíření zástupců Nectogalini.

3. Historie rejskovitých a evropský fosilní záznam

Přestože Soricidae jsou pravidelnou složkou evropského, asijského i severoamerického fosilního záznamu od počátku miocénu (Repenning 1967, van den Hoek Ostende *et al.* 2009), dlouho zůstávali stranou soustředěného zájmu. Poznatky o historii jednotlivých vývojových linií, systematickém postavení většiny popsanych forem a jejich vzájemných vztazích jsou tak v řadě případů dosud velmi neúplné (Rzebik-Kowalska 1998). První rejskové, tedy zástupci čeledi Soricidae, se poprvé objevili v časném oligocénu v Evropě. Jednalo se o skupinu Crocidurosoricinae, jejíž zástupci žili také v Asii a severní Africe a přežili do konce miocénu nebo dokonce začátku pliocénu. Další podčeledi včetně Soricinae neznáme z dřívější doby, než je miocén (Rzebik-Kowalska 2003). Během oligocénu byli tedy rejskové v Evropě vzácní, postupně však rozšiřovali své počty a největší diverzity dosáhli během časného pliocénu. V evropském fosilním záznamu najdeme čtyři podčeledi: Allosoricinae, Crocidosoricinae, Crocidurinae a Soricinae.

Podčeleď Soricinae je nyní extrémně diversifikovaná. Nejstarší nálezy pocházejí z časného miocénu. Jedná se o rod *Hemisorex* Baudelot, 1967, který byl nalezen v Evropě. Soricinae se vyskytují také v Americe (konkrétně *Antesorex*, Repenning 1967). Dnešní Soricinae se objevují v Evropě a Asii v pozdním miocénu a v Severní Americe ve středním miocénu (Rzebik-Kowalska 2003). Diversifikace moderních linií probíhá v nejmladším miocénu a zejména během pliocénu (Reumer 1984, Reumer 1998, Rzebik-Kowalska 1998).

V porovnání s recentní diversitou Soricinae - 8 rodů v Asii, 6 rodů v Americe a 2 rody (*Sorex* a *Neomys*) v Evropě, je fosilní záznam mnohem členitější: v Evropě zahrnuje 24 rodů, v Asii 20 a v Americe 16. V Africe naopak až na jednu výjimku Soricinae úplně chybí (Rzebik-Kowalska 2003).

3.1 Rod *Asoriculus* a nejstarší Nectogalini

Nejstarší doklady řazené do tribu Nectogalini (=Neomyini) se poprvé objevují v závěru středního miocénu (MN10-MN11) na Ukrajině (Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016) - jsou označovány jako *Asoriculus* sp. Plně podporují obecný názor, že výchozí linií tribu je rod *Asoriculus* Kretzoi, 1959. Jméno *Asoriculus* bylo navrženo jako označení podrodu odlišujícího evropské pliocénní formy přiřazované do recentního rodu

Episoriculus Ellerman a Morrison-Scott 1951 příp. *Soriculus* Blyth 1984. Prioritní druhové jméno těchto forem přináší popis *Crocidura gibberodon* Petényi, 1864 ze středopliocénní maďarské lokality Beremend, s nímž je synonymizován další taxon popsáný z MN17 lokality Villány 3 jako *Soriculus kubynii* Kormos, 1934, později (Botka a Mészáros 2017) pak i *Episoriculus tornensis* Jánossy, 1973 a *E.borsodensis* Jánossy, 1973 z dalších maďarských lokalit středního pliocénu. Revize taxonomie širšího okruhu forem rodu *Soriculus* (Hutterer 1994) ukazuje jednak odlišný rodový status *S.nigriscens* Gray 1842 (rod *Soriculus* s.str.) a recentních drobných forem *caudatus*, *leucops*, atd. (rod *Episoriculus*), jednak jejich výrazné rozdíly od evropských pliocenních zástupců, tedy samostatný rodový statut *Asoriculus* Kretzoi, 1959.

Diferenciální diagnosa rodu *Asoriculus* pak zdůrazňuje následující specifika (Rzebik-Kowalska 2013, Rofes a Cuenca-Bescós 2006):

Tělo mandibuly je tenké, úzké a na ventrální straně rovné, svalový výběžek má zaoblený konec, spikulum se nachází na laterální straně mandibuly. Horní a spodní facety jsou umístěny blízko u sebe a interartikulární prostor je kratší a užší ve střední části než na okrajích (Rzebik-Kowalska 2013). Horní faceta kondylu je úzká, dlouhá a má tvar cylindru, spodní je prodloužená ve střední části. Foramen mentale je obvykle umístěno buď pod hypoflexidem, nebo se nachází pod hypoconidem první spodní stoličky (Rofes a Cuenca-Bescós 2006).

Rozlišovacím kritériem mezi *Neomys* a *Asoriculus* je mimo jiné naklonění svalového výběžku. U *Neomys* je svalový výběžek lehce laterálně odkloněn od osy horizontálního ramene, zatímco u *Asoriculus* tento odklon nenajdeme. Dalším znakem odlišujícím tyto taxony je umístění spikula svalového výběžku. U *Asoriculus* je umístěno přibližně uprostřed mezi špičkou výběžku a horní sigmoidní rýhou, u *Neomys* leží vždy výš (Rofes a Cuenca-Bescós 2006, Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016). Interartikulární prostor kondylu je širší u *Asoriculus* než u *Neomys* (Rofes a Cuenca-Bescós 2006).

Asoriculus od *Neomys* odlišuje také kratší spodní první řezák, který má pouze jeden výstupek (cuspile). Tento výstupek se nachází na posteriorní straně. Mezi ním a apexem (pravým hrbolkem) je pouze jemná undulace dorsální strany. Apex je krátký. Na zadní straně zubu se nachází linguální cingulum, které dosahuje až k ventrální hraně. Rovněž bukální cingulum je přítomno. Korunka zubu zasahuje pod distální hranu P₄ na bukální straně a pod střední část A₁ na linguální straně. A₁ má trojúhelníkovitý průřez,

na korunce je jeden hrbolek umístěn anteriorně, cingulum je středně vyvinuto na obou stranách zubů. Spodní premolár P₄ má dva hrbolky, které jsou navzájem propojeny, a z nichž mesiální je vyšší. Cingulum je dobře vyvinuto na obou stranách premoláru. Spodní stoličky M₁ a M₂ mají každý pět hlavních hrbolek: paraconid, protoconid, metaconid, entoconid a hypoconid. Paraconid, protoconid a metaconid nacházející se na mesiální části zubu, jsou uspořádány do tvaru písmene V a společně tvoří trigonid. Protoconid je spojen s paraconidem hřebenem, který se nazývá paracristid (alternativně paralophid), s metaconidem hřebenem nazývaným metacristid (alternativně protolophid). Paracristid je výrazně delší než metacristid, nejvyšším bodem korunky je pak protoconid. Distální část spodních stoliček označovanou jako talonid vymezuje výrazný hypoconid, a kuželovitý entoconid vymezující distolingvální okraj korunky. Entocristid (entoconid crest) je velmi krátký a nízký (jde o jeden ze znaků typických pro tribus Nectogalini). V jeho pokračování na bázi metaconidu může být drobný hrbolek-entostylid. Linguální cingulum je vyvinuto pouze slabě, pod metaconidem téměř chybí (Rofes a Cuenca-Bescós 2006).

3. 1. 1. *Asoriculus gibberodon* (Petenyi, 1964)

Druh *Asoriculus gibberodon*, s nímž je ztotožňována většina dokladů Nectogalini z evropského pliocénu a nejstarších čtvrtohor (Rzebik-Kowalska 1998, 2002), je obecně pokládán za výchozí formu celé pliocenní a pleistocenní radiace evropských forem tribu (Maul a Rzebik-Kowalska 1998, Rofes a Cuenca-Bescós 2006). Jmenovitě jde o vývojové linie pěti rodů: *Asoriculus* Kretzoi, 1959, *Macroneomys* Fejfar, 1969, *Neomysorex* Rzebik-Kowalska 1981, *Nesiotites* Bate 1945 a *Neomys*.

Z *Asoriculus gibberodon* se pravděpodobně vyvinuly další formy řazené do rodu *Asoriculus*: *thenii* Malez et Rabeder, 1984, *maghrebiensis* Rzebik-Kowalska, 1988 a *burgioi* Masini et Sarà, 1998 z lokalit Podumci 1 a Tatinja Draga v Chorvatsku (*A. thenii*), Ahl Al Oughlam a Irhoud Ocre v Maroku (*A. maghrebiensis*) a Monte Pellegrini na Sicílii (*A. burgioi*) (Rofes a Cuenca-Bescós 2006). Tyto pliocenní a spodnopleistocenní formy, lišící se od *A. gibberodon* především větší velikostí, naznačují tendence k fenotypovým přestavbám v tomto úseku. S tímto ohledem byl z Q1 lokality Soave Cava Sud popsán rovněž *Neomys castellarinii* Pasa, 1947. Tato forma ovšem vykazuje jednoznačně spíše znaky *Asoriculus* než *Neomys* (van der

Meulen 1973, Fejfar a Horáček 1983) a alternativně je *Asoriculus castellarini* (Pasa, 1947) přímo synonymisován s *A. gibberodon* (Reumer 1984). Otázka taxonomické příslušnosti nejmladších forem *Asoriculus* a staropleistocenních dokladů identifikovaných jako *Neomys* spp. není ovšem zdaleka zcela jasná. Obecně se předpokládá, že *A. gibberodon* je rovněž předkem čtvrtohorního rodu *Nesiotites*, osídlujícího v několika endemických druzích ostrovy západní oblasti Středozemního moře (Reumer 1984, Rzebik-Kowalska 1998). Rovněž formy rodu *Neomys* jsou s největší pravděpodobností potomky *A. gibberodon*, avšak vznikly v jiné evoluční větvi než *A. thenii* či *Nesiotites* (Maul a Rzebik-Kowalska 1998). Také v případě *Macroneomys brachygnathus* jsou vývojové vztahy k *Asoriculus gibberodon* obecně předpokládány, analogicky jako pro rod *Neomysorex* (Maul a Rzebik-Kowalska 1998).

V Evropě jsou doklady rodu *Asoriculus* k dispozici od mladšího miocénu (MN10-MN13). Jedná se o fosilní doklady z lokalit v Maďarsku (MN 12), Řecku (MN 13 a 14), Itálii (MN 13) a na Ukrajině (MN 11-13) (Rzebik-Kowalska 1998, Rzebik-Kowalska a Rekovets 2015, Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016).

Doklady rodu *Asoriculus* (většinou identifikované přímo jako *A. gibberodon*) jsou pak uváděny z řady lokalit pliocenního stáří od Španělska po Rusko (MN 14-16). Také doklady z nejstaršího pleistocénu (MN17-Q1) pocházejí z lokalit téměř celého západního Palearktu (Rzebik-Kowalska 1998). Podrobné informace o fosilním materiálu včetně období, stratigrafického zařazení, lokality a originálního zařazení je možno nalézt v příloze.

Doprovodná fauna naznačuje pro rod *Asoriculus* vlhké prostředí pokryté bohatou vegetací s členitým stromovým a křovinným porostem. V analogii s recentními formami tribu Nectogalini je předpokládána preference okolí vody a hustý vegetační pokryv (Rofes a Cuenca-Bescós 2006). Stejně jako *Neomys newtoni*, pravděpodobně i *Asoriculus gibberodon* je tak považován za indikátor vodních toků (Botka a Mészáros 2017, Botka a Mészáros 2018).

Asoriculus gibberodon byl nalezen na mnoha místech Evropy, což ukazuje na značné rozšíření tohoto taxonu během jeho tři miliony let trvající existence. Rofes a Cuenca-Bescós (2006) usuzují z distribuce nálezů areálovou expanzí s osídlením severnějších oblastí Evropy ve starším pliocénu a postupnou regresi areálu do jihoevropských refugií během časného pleistocénu.

Nejstarší nálezy pocházející z pozdního miocénu jsou opravdu jihoevropské: kromě již zmíněné Marameny se jedná o nálezy z Itálie nebo Pyrenejského poloostrova. Kromě těchto nálezů je přítomnost *Asoriculus gibberodon* i ve střední Evropě doložena nálezy z lokalit Polgárdi 4 (MN13), Tardosbánya (MN 12) a Vértasasca (MN 13) v Maďarsku (Mészáros 1998, Joniak *et al.* 2017). V pliocénu měl *Asoriculus* podle Rofese a Cuency-Bescós (2006) dvě hlavní evropská jádra výskytu, a to západní a středovýchodní. Hranicí mezi těmito centry byly pravděpodobně Alpy. Během pozdního pliocénu *Asoriculus* dočasně chybí v oblasti Mediteránu. Lokalita Tourkobounia (MN 16) v Řecku byla nejspíše výjimkou (Rofes a Cuenca-Bescós 2006). V tomto období se *Asoriculus* nachází až v Polsku, což dle autorů naznačuje, že právě ve střední Evropě nastaly během pozdního pliocénu optimální podmínky pro jeho způsob života. Ve spodním pleistocénu (Q1) je doložen jak z jihoevropských nalezišť, tak v severnějších oblastech. K posledním patří například nález v polské jeskyni Żabia (Rzebik-Kowalska 2013) nebo ve Francii (Rzebik-Kowalska 1998). Doklady ze závěru staršího pleistocénu (Q2) identifikované jako *Asoriculus* sp. a *Soriculus* sp. z Německa, Francie a České republiky naznačují nejasnosti stran přechodných forem *Asoriculus* a *Neomys* a vyžadují zevrubného kritického přehodnocení. Otázka areálových souvislostí fylogenetické transformace rodu *Asoriculus* a přežívání reliktních forem rodu čeká na své zpracování. V každém případě se obecně předpokládá, že rod *Asoriculus* s.str. vymírá v průběhu staršího pleistocénu. Jako důvod extinkce je uvažována změna klimatu s prohlubujícím se efektem glaciálních úseků kvartérního klimatického cyklu (Rofes a Cuenca-Bescós 2006).

Reumer 1984 interpretuje nálezy *A. gibberodon* v různých částech Evropy následovně: během plio-pleistocénu probíhá ústup *Asoriculus* směrem na jih vlivem klimatických deteriorizací, které začaly v pozdním miocénu a trvaly během celého pliocénu. Souběžně s těmito procesy se lokálně zvyšuje fenotypová variabilita přežívajících populací a výsledkem jsou lokální vývojové linie, zřetelně odlišné od mateřského druhu.

3. 1. 2. *Asoriculus thenii* Malez et Rabeder, 1984

Asoriculus thenii byl popsán z Q1 lokality Podumci 1 a další lokality podobného stáří (Tatinja Draga) v Chorvatsku, od *Asoriculus gibberodon* se liší většími tělesnými rozměry. Podobně jako *Asoriculus burgioi* a *maghrebiensis* je interpretován jako doklad zvětšování tělesné velikosti v plioleistocenních populacích *A. gibberodon* v oblastech Mediteránu s možnou geografickou a genetickou izolací od zástupců původní formy (Rofes a Cuenca-Bescós 2006).

3. 1. 3. *Asoriculus maghrebiensis* (Rzebik-Kowalska, 1988)

Fosilní forma *Asoriculus maghrebiensis* (popsaná v rodu *Episoriculus*) pochází z plioleistocénu Maroka. Jde o jediný nález červenozubého rejska na africkém kontinentu (Rzebik-Kowalska 1988). Oproti *Asoriculus gibberodon* se vyznačuje masivnější tělesnou konstitucí (Geraads 1995, Rofes a Cuenca-Bescós 2006).

3. 1. 4. *Asoriculus burgioi* Masini et Sarà, 1998

Velmi robustní forma *Asoriculus* z plioleistocenního faunového komplexu Monte Pellegrini na Sicílii (Rzebik-Kowalska 2013). Nález tvoří rostrální část lebky s neúplnou horní řadou zubů, které jsou masivní a jednohroté. Je srovnávána se zástupci rodů *Nesiotites* a *Neomys*, podle tvaru zubů přiřčována do rodu *Asoriculus*, přestože jde o formu mnohem větší než *Asoriculus gibberodon* (Masini a Sarà 1998, Rofes a Cuenca-Bescós 2006).

3.2 Odvozené linie tribu

3. 2. 1. *Macroneomys brachygnathus* Fejfar, 1966

Macroneomys brachygnathus se od jiných evropských forem tribu odlišuje značně větší velikostí a velmi robustní stavbou jednotlivých zubů. Byl popsán na základě poměrně bohaté série dokladů (včetně kompletních čelistí a rostra) z Q2 lokality Koněprusy C718 a analogické lokality Jižní komín Koněpruských jeskyní v České republice (Fejfar 1966). Fragmentárními doklady je *Macroneomys brachygnathus* doložen v sedmi dalších lokalitách analogického stáří v Polsku (Rzebik-Kowalska 1994), Německu (Maul a Rzebik-Kowalska 1998), Maďarsku (Jánossy 1986), Francii (Jammot 1975),

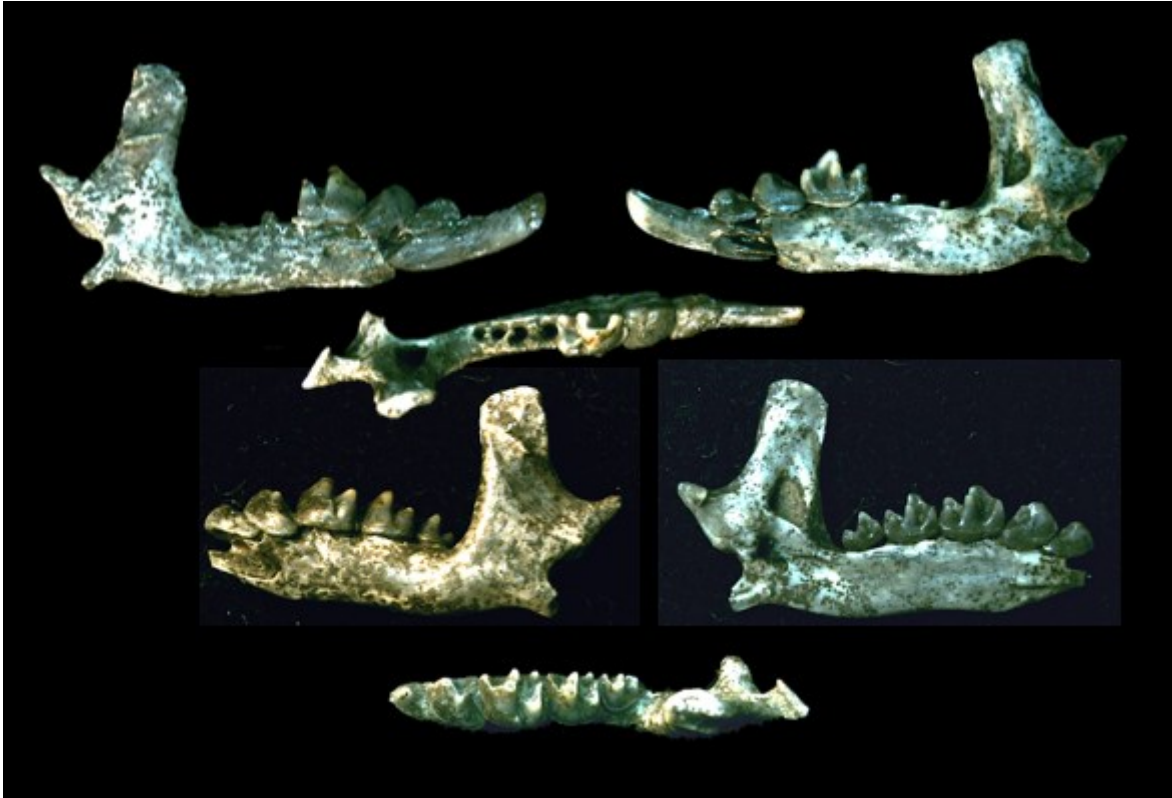
Velké Británii (Stewart 2008, Harrison *et al.* 2006), Španělsku (Parfitt a Harrison 2011) a Itálii (Kotsakis 2003).

Tvar kloubního výběžku a pozice foramen mentale odpovídají základním charakteristikám tribu Neomyini. Zuby jsou lehce pigmentované, jak je tomu i u ostatních zástupců této skupiny. Znaky, kterými se *Macroneomys* od ostatních zástupců Neomyini naopak odlišuje, jsou masivní zuby a vysoká čelist. V porovnání s recentním *Neomys fodiens* má *Macroneomys* vyšší horizontální rameno mandibuly a svalový výběžek, jehož spikulum je výrazněji vyvinuté. Horní sigmoidní rýha je u *Macroneomys* méně otevřená než u *Neomys fodiens*. Oba druhy mají podobnou stavbu vnitřní spánkové jamky, její předozadní délka však může být u *Macroneomys* menší. Pozice foramen mentale je u obou druhů rovněž podobná, konkrétně se nachází pod vnitřní spánkovou jamkou, u *Neomys fodiens* většinou pod hranicí mezi protoconidem a hypoconidem M₁ a u *Macroneomys* pod protoconidem první spodní stoličky (Maul a Rzebik-Kowalska 1998).

První dvě spodní stoličky *Macroneomys* jsou mnohem delší než M₁ a M₂ *Neomys fodiens*. Šířka trigonidů a talonidů těchto molárů je větší než jejich délka. Třetí spodní stolička je v porovnání s první a druhou kratší (Maul a Rzebik-Kowalska 1998). Dentice *Macroneomys* je z celého tribu nejodvozenější, zuby mají silnou vrstvu skloviny a vyznačují se svou velikostí a oblým tvarem. Masivní dentice by mohla poukazovat na specializaci na měkkýše nebo jinou potravu náročnou na zpracování (Parfitt a Harrison 2011).

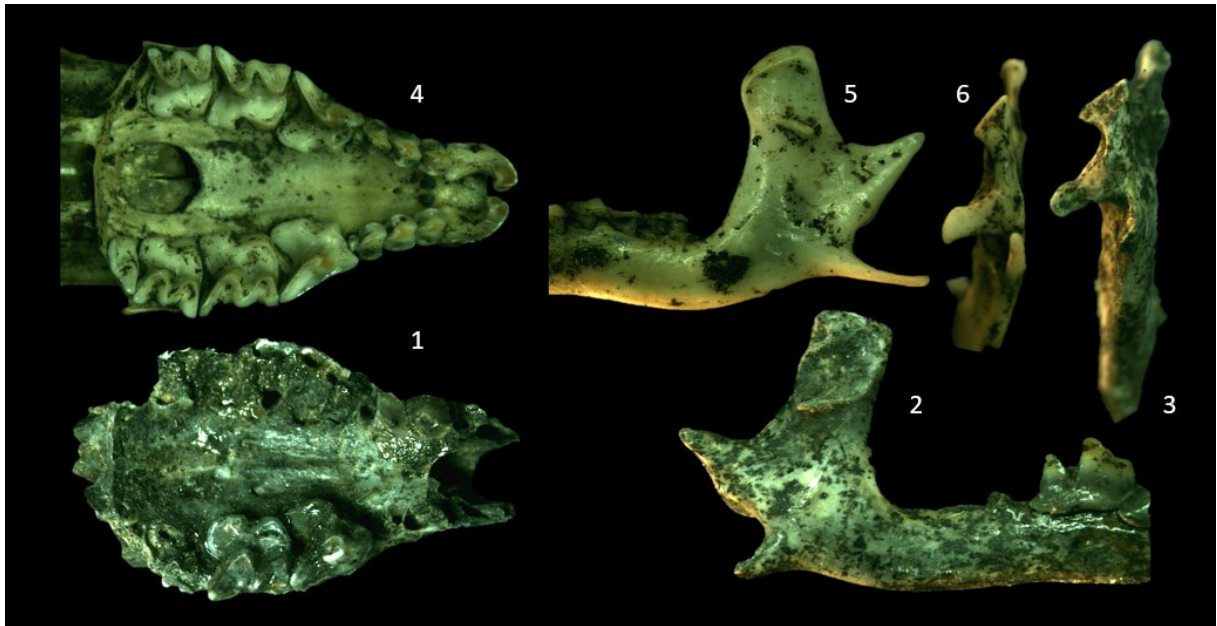
Při zkoumání dvou exemplářů z německého Voigstedtu byly patrné určité rozdíly, což ukazuje na variabilitu morfologie a velikosti *Macroneomys* (Maul a Rzebik-Kowalska 1998). Nález zubů ze skotského Sugworthu byl zase dlouho považován za dentici *Beremendia fissidens*, než byl Harrisonem *et al.* (2006) označen jako *Macroneomys*.

Z analogie s rodem *Neomys* se usuzuje, že podobně jako *Asoriculus* byl pravděpodobně i *Macroneomys* adaptován na život ve vodním nebo vlhkém prostředí. Obýval lesy temperátního klimatu. Možná však dokázal přežít také v chladnějších podmínkách. Jeho ekologická nika by mohla být podobná té, kterou dnes obývá *Neomys fodiens* (Maul a Rzebik-Kowalska 1998).



Obr. 5: Typový materiál *Macroneomys brachygnathus* Fejfar, 1966 z lokality Koněprusy C718 (CrH 6,8 mm). Materiál ze sbírky O. Fejfa v Paleontologickém oddělení Národního muzea.

Fylogenetické vztahy rodu *Macroneomys* jsou velmi nejasné. Interpretaci Maula a Rzebik-Kowalske (1998), předpokládající bezprostřední souvislost s evropskými formami rodu *Asoriculus*, je třeba pokládat za nepřilíš zdůvodněnou pracovní hypotézu. Podpurným argumentem k ní je úvaha, že v tribu Nectogalini není od miocénu prokázána migrace z Asie a všechny místní linie jsou původem z Evropy (*Neomysorex*, *Asoriculus*, *Nesiotites*, *Neomys*). *Nesiotites* je svým výskytem omezen na Korsiku, Sardinii, Mallorcu a Menorcu, a tak je vlivem izolace od evropského kontinentu nejspíše vyloučen. Morfologie *Neomysorex* je od *Macroneomys* velmi odlišná. Zbývající možnosti jsou tedy *Asoriculus* a *Neomys*. Pokud se všichni zástupci Neomyini vyvinuli z pliocenního *A. gibberodon*, mohl *Macroneomys* vzniknout z linie vedoucí k *A. thenii*, nebo jiné samostatné větve vedoucí od *Asoriculus gibberodon* k *Macroneomys brachygnathus* (Maul a Rzebik-Kowalska 1998). Nápadná podobnost s recentním *Soriculus nigriscens* (Obr.6) otevírá však i jiné možnosti.



Obr. 6: Srovnání *Macroneomys brachygnathus* Fejfar, 1966 z typové lokality Koněprusy 718 (1,2,3) a recentního druhu *Soriculus nigriscens* (4,5,6). Materiál ze sbírky O. Fejfara v Paleontologickém oddělení Národního muzea (*Macroneomys*) a PřF UK (*Soriculus*).

3. 2. 2. *Neomys newtoni* Hinton, 1911

Neomys newtoni je fosilní druh popsáný z klasického naleziště cromerské fauny Upper Fresh Water Bed v anglickém West Runtonu, k němuž je přiřazována většina nálezů z lokalit mladšího úseku staršího pleistocénu (Q1-Q2) a staršího středního pleistocénu z řady evropských lokalit (Botka a Mészáros 2017, Rzebik Kowalska 2006, Rzebik-Kowalska 2013).

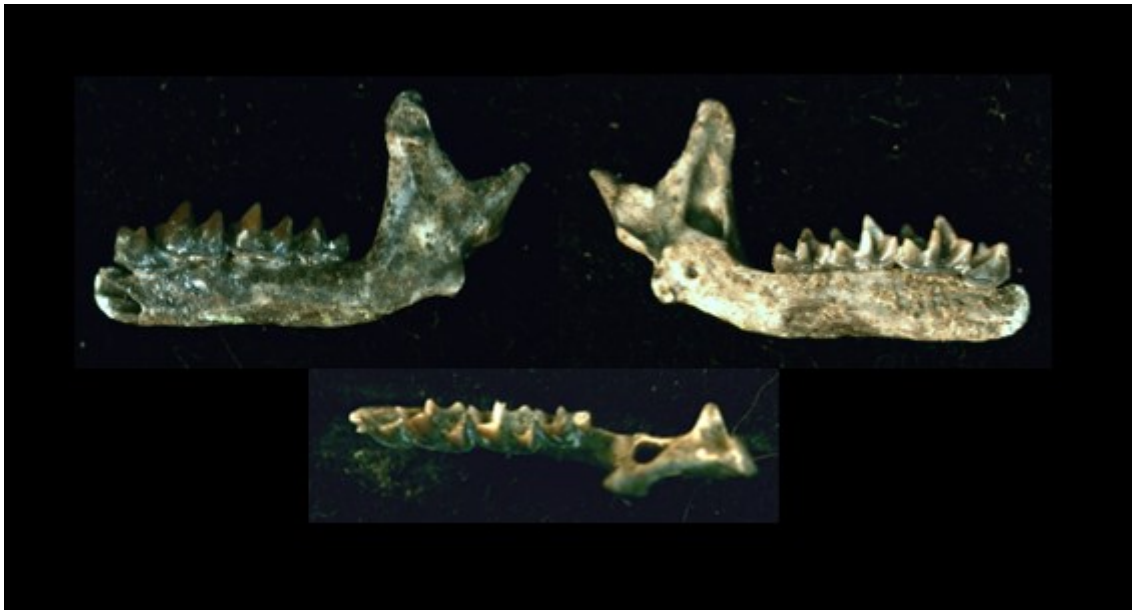
Za nejstarší nález je považován *Neomys newtoni* z Q1 jeskyně Żabia v Polsku (Rzebik-Kowalska 2013), analogicky jako nálezy z Q1 lokalit v Itálii (Monte Peglia, Soave Cava Sud) a Rumunsku (Betfia VII/3), alternativně určované jako *Asoriculus* sp. Více nálezů je pak k dispozici ze závěrečného úseku staršího pleistocénu (Q2) v Polsku (Zalesiaky a Kozi Grzbiet), Maďarsku (Somsich Hill 2), Anglie (West Runton, Westbury), Ukrajiny (Medzhybozh, Kuznetsovka), Německa (Miesenheim I, Schöningen, Voigstedt), České republiky (Koněprusy C718, JK, Přezletice) a Ruska (Treugolnaya Cave) (Rzebik-Kowalska 2013, Rzebik-Kowalska 1994, Maul a Parfitt 2010, Kotsakis et al. 2003, Pazonyi et al. 2018, Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016, Agadjanian a Kondrashov

2007, van Kolfschoten a Turner 1996, van Kolfschoten 2014, Rzebik-Kowalska 2000, Zaitsev a Baryshnikov 2002).

V porovnání s *Neomys fodiens* byl *Neomys newtoni* menší a vyznačoval se také menšími rozměry čelisti (Hinton 1911). Byl rovněž menších rozměrů než další fosilní forma, *Neomys browni* (Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016). Zdržoval se v blízkosti vodních toků (Botka a Mészáros 2018). Je možné, že byl stejně jako recentní formy vybaven jedovatými slinami (Kowalski a Duk 2016, Kowalski a Rychlik 2021).

Horní a spodní fazety kondyly jsou rozděleny úzkým interartikulárním prostorem. Horní fazeta dosahuje dále než u *Neomys fodiens* a nonartikulární prostor je výrazně zúžen (Botka a Mészáros 2017, Hinton 1911). Svalový výběžek je umístěn relativně níže, než je tomu u *Neomys fodiens*, je úzký a jeho vrchol je zaoblený. Špička svalového výběžku směřuje rovně (na rozdíl od *Neomys milleri*, u kterého je vykloněná na bukální stranu (Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016). Spikulum je umístěno ve dvou třetinách výšky svalového výběžku. Horní fazeta svalového výběžku je malá, spodní je široká na bukální straně a úzká na linguální straně. Interartikulární prostor je velmi úzký uprostřed a rozšiřuje se směrem k fazetám. *Neomys newtoni* má dvě foramen mentale, což je další znak odlišující *Neomys newtoni* od *Neomys milleri* (Rzebik-Kowalska 2013). Od vyhynulého *Neomys hintoni* se liší morfologií vzestupného ramene mandibuly (ascending ramus), na jehož bukální straně chybí u *Neomys newtoni* jamka (Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016, Zaitsev a Baryshnikov 2002).

Pro chrup *Neomys newtoni* jsou typické následující znaky: výrazný spodní řezák má jednu špičku (Zaitsev a Baryshnikov 2002). Spodní premolár je masivní (Rzebik-Kowalska 2006). Protoconid horního premoláru (P⁴) je oddělen od hypoconidu širokou prohloubeninou. Podobně je oddělen protoconid a hypoconid horních molárů M¹ a M². Spodní stoličky mají navzájem podobnou morfologii, ale jejich velikost klesá ve směru M₁ – M₃. M₂ je podobně dlouhá jako u recentního druhu *Neomys milleri* (v porovnání s tímto druhem se však *Neomys newtoni* vyznačoval celkově silnějšími zuby (Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016), relevanci podobných rozdílů bude však nutné kriticky prověřit). Spodní moláry mají velmi vyvinuté bukální i linguální cingulum. Pigmentace zubů je červená až oranžová (Botka a Mészáros 2017).



Obr. 7: *Neomys newtoni* Hinton, 1911, z Q2 lokality Koněprusy JK (CrH 4,4 mm).
Materiál ze sbírky O. Fejfara v Paleontologickém oddělení Národního muzea.

3. 2. 3. *Neomys browni* Hinton, 1911

Neomys browni je dalším fosilním taxonem. Byl popsán z Q3 lokality Grays Thurrock v Anglii a je znám pouze z typové lokality datované do středního pleistocénu (Rzebik-Kowalska 2006). Velmi pravděpodobně půjde o synonymum *N. milleri*.

Celková tělesná velikost *N. browni* měla být větší než *N. newtoni*, ale menší než *N. fodiens* (Hinton 1911, Rzebik-Kowalska a Rekovets 2016).

N. browni je charakterizován o něco menší čelistí než *N. fodiens*. Svalový výběžek je široký a nízký, kondyl malý a jeho vertikální strana na rod *Neomys* nezvykle krátká. Horní fazeta je velmi široká. Jedná se o distinktivní formu, která se podobá *N. newtoni* nízkým svalovým výběžkem, nicméně tvar kondylu je odlišný od všech ostatních forem *Neomys* (Hinton 1911).

Zuby jsou menších rozměrů než u *Neomys fodiens*. Cingulum je výrazně vyvinuto (Hinton 1911).

3. 2. 4. *Neomys hintoni* Zaitsev a Baryshnikov 2002

Neomys hintoni byl popsán v ruské části Kavkazu, konkrétně z Q3 jeskyně Treugolnaya. Nálezy jsou datovány do období středního pleistocénu, konkrétní stáří fosilií je odhadováno na 0,542 a 0,592 milionů let (Zaitsev a Baryshnikov 2002, Rzebik-Kowalska 2006). Další nálezy pak pocházejí z jeskyně Mezmaiskaya rovněž na Kavkaze, z pozdního pleistocénu (Zaitsev a Osipova 2004).

Neomys hintoni patří mezi drobnější rejsce (Zaitsev a Baryshnikov 2002), jeho tělesné rozměry jsou srovnatelné s velikostí *Neomys newtoni* (Rzebik-Kowalska 2013), a je tedy menší než *N. fodiens* nebo *N. teres*. Znakem typickým pouze pro *N. hintoni* je hluboká prohloubenina na bukální straně ramus mandibulae, která se nachází mezi horní a spodní sigmoidní rýhou. Jedná se o prodloužení vnější spánkové jamky, jejíž nejhlubší část zasahuje na úroveň spodního zářezu a těsně nad úroveň kloubního výběžku. Kloubní výběžek se vyznačuje abnormálně úzkou interartikulární oblastí a poměrně krátkou a širokou spodní facetou. Foramen mentale je umístěno pod střední částí prvního spodního moláru a v porovnání s *N. newtoni* je umístěno více anteriorně a je větší. Foramen mandibulae u *N. hintoni* se otevírá pouze jedním otvorem, zatímco recentní *Neomys milleri* nebo *N. newtoni* z lokality Kozi Grzbiet mají dva (shodně s *N. hintoni* se ale jedním *foramen* vyznačuje také *N. newtoni* z West Runtonu v Anglii - Zaitsev a Baryshnikov 2002).

N. hintoni se od ostatních zástupců rodu *Neomys* odlišuje rovněž chybějícím linguálním cingulem spodních molárů. Dle deskripce se spodní moláry, a to zvláště M₁, vyznačují dobře vyvinutým mesoconidem. Jinak se morfologie spodní dentice *N. hintoni* nijak zvlášť neliší od ostatních zástupců rodu *Neomys* (Zaitsev a Baryshnikov 2002). Reálný taxonomický význam znaků odlišujících tento druh si zaslouží kritického ověření.

3. 2. 5. *Neomys intermedius* Brunner, 1952

Neomys intermedius je fosilní forma popsána z Q3 lokality Breitenberghöhle v Německu, popis je však dosti neinformativní a validita tohoto taxonu je nejistá (Rzebik-Kowalska 2006, 2013).

3. 2. 6. *Neomys fodiens* (Pennant 1771)

Neomys fodiens je znám z několika lokalit mladšího středního pleistocénu ve Francii, Itálii, Holandsku, Rumunsku a Ukrajině (Rzebik-Kowalska 1998). Během pozdního pleistocénu je *Neomys fodiens* nacházen na lokalitách na Ukrajině, v Rusku, Bulharsku, Rumunsku, Maďarsku, na Slovensku, v Polsku, Švýcarsku, Belgii, Velké Británii, Španělsku, Itálii, ČR a v Německu, kde jsou záznamy dostupné z velkého množství lokalit. Dokladů z tohoto období je mnohem více než nálezů ze středního pleistocénu (Rzebik-Kowalska 1998).

Jako *Neomys cf. fodiens* jsou označeny nálezy z Holandska ze středního pleistocénu, Rakouska, Francie a Ruska z pozdního Pleistocénu. *Neomys aff. fodiens* je zaznamenán v Maďarsku a datován do pozdního pleistocénu (Rzebik-Kowalska 1998). Podrobný soupis lokalit je uveden v příloze.

3. 2. 7. *Neomys anomalus* Cabrera 1907 sensu lato (*Neomys anomalus* a *Neomys milleri*)

Neomys anomalus je udáván od staršího úseku středního pleistocénu (lokalita Hundsheim v Rakousku). Z pozdního pleistocénu jsou uváděny nálezy z Bulharska a Německa, identifikované jako *Neomys milleri*. V pozdním pleistocénu je zaznamenán v ČR a Německu (Rzebik-Kowalska 1998).

4. Recentní formy Evropy a jejich areálová historie

Neomys fodiens je rozšířený ve většině evropských států včetně Britských ostrovů (kromě Irska) a Skandinávie, v Asii pak jeho areál zasahuje až k jezeru Bajkal, do severozápadního Mongolska, odděleně se vyskytuje také Severní Koreji a na ostrově Sachalin. Tento druh najdeme od oblastí 40° severní šířky v Řecku nebo Španělsku po 70° severní šířky v Norsku (Balčiauskas *et al.* 2014, Castiglia *et al.* 2007).

Neomys anomalus sensu stricto dnes najdeme na Pyrenejském poloostrově, *Neomys milleri* v Pyrenejích, pohoří Centrální masiv a Jura ve Francii, Belgii, Německu, Apeninském poloostrově, Alpách, Sudetech, Západních Karpatech, Balkánském poloostrově a nížinách východní Evropy po 46 stupňů východní délky (Rzebik-Kowalska 2006).

Neomys teres je endemitem Kavkazu. Odtud pocházejí rovněž fosilie nalezené v lokalitě středního nebo pozdního pleistocénu (Rzebik-Kowalska 2002). Zaitsev a Baryshnikov (2002) uvádějí výskyt *Neomys teres* na Q3 lokalitě Treugolnaya Cave v Rusku, datované do úseku před více než 250 tisíci lety.

4.1. Kraniální a dentální diskriminační kritéria recentních druhů

Klíčovým předpokladem využití fosilního záznamu k rekonstrukci historie současných zástupců tribu Nectogalini v Evropě jsou spolehlivá diskriminační kritéria operující s kraniálními a dentálními znaky a znalost charakteru fenotypové proměnlivosti jednotlivých druhů. Těmto otázkám jsou věnovány následující odstavce.

4. 1. 1. Znaky odlišující *Neomys fodiens* a *Neomys anomalus/milleri*

Nejvýraznějším rozdílem mezi *Neomys anomalus/milleri* a *Neomys fodiens* je kromě celkové tělesné velikosti velikost horních řezáků (u *N. fodiens* jsou větší) (Popov a Zidarova 2008, Zidarova a Popov 2018). Ve studii Zidarove a Popova (2018) jsou shrnuté údaje naměřené na jedincích *Neomys milleri* a *Neomys fodiens* z Bulharska a střední Evropy. Kromě výrazného rozdílu ve velikosti horního řezáku je patrný rozdíl v celkové velikosti lebky a hůře zaznamatelné difference v délce rostra a horní i spodní řady zubů (Zidarova a Popov 2018).

Anděra a Horáček (2005, s. 276) uvádějí další možnosti identifikace zástupců rodu *Neomys*. Jedná se o šířku zákloubních výběžků a výšku svalového výběžku. Šířka zákloubních výběžků se u *Neomys anomalus/milleri* pohybuje od 5,3 do 6 mm, výška svalového výběžku bývá v rozmezí 3,6-4,5 mm. Často ani tyto parametry nestačí ke stoprocentní identifikaci, v takovém případě se používá diskriminační rovnice, jejíž tvar je:

$$K=-a+2,58b+c,$$

kde a je délka dolní čelisti, b je výška svalového výběžku a c je vzdálenost mezi zadním okrajem M_1 a spodním okrajem alveoly I_1 . Hraniční hodnota je 18,43, kdy u *Neomys anomalus/milleri* by měla být hodnota K nižší, zatímco u *Neomys fodiens* vyšší (Anděra a Horáček 2005, s. 275).

Dalšími parametry hojně využívanými pro biometrická měření jsou kondylobazální délka lebky, maximální výška a šířka lebky, délka a výška mandibuly, délka svalového

výběžku, délka dolní čelisti po jednotlivé výběžky, infraorbitální a interorbitální šířka a velikost jednotlivých zubů nebo délka určité části dentice.

Dalším znakem odlišujícím jednotlivé druhy je poloha slzného otvoru. Slzný otvor je u *Neomys anomalus/milleri* umístěn přesně nad místem dotyku M¹ a M², u *Neomys fodiens* se nachází nad zadní částí M¹ (Aulagnier et al. 2018, s. 52).

Balčiauskas *et al.* (2016) popsali tři jedince *Neomys milleri* v Estonsku (nutno poznamenat, že je identifikovali jako *N. anomalus*), což ukázalo na nedávnou expanzi tohoto druhu na sever. Druhové určení bylo provedeno na základě porovnání pozice foramen mentale a foramen lacrimale a výšky svalového výběžku, které se u *Neomys milleri* a *Neomys fodiens* liší.

Podle Balčiauskase *et al.* (2012) *N. fodiens* a *N. milleri* výrazně odlišuje rozdílná výška svalového výběžku, kondylobasální délka, kondyloincisivní délka, post-glenoidní šířka a zygomatická šířka, přičemž *N. milleri* dosahuje menších rozměrů ve všech těchto charakteristikách.

4. 1. 2. Vliv posunu znaků na identifikaci recentních taxonů

Jednotliví zástupci rodu *Neomys* jsou na první pohled od sebe těžko odlišitelní (Spitzenberger 1990), navíc (jak již bylo poznamenáno výše), dochází často při sympatrickém soužití k posunu znaků. Tento fenomén popisují Rychlik *et al.* (2006), kteří tvrdí, že jsou si jednotlivé druhy více podobny, žijí-li v sympatrii. Za důvod větší podobnosti při sympatrii považují stejnou odpověď obou druhů na geoklimatické podmínky prostředí, tedy přikládají větší váhu environmentálním podmínkám než mezidruhové kompetici. Pokud *Neomys fodiens* žije v sympatrii, celková velikost těla klesá ve směru od jihu na sever. Pokud žije samostatně, je dodrženo Bergmannovo pravidlo, tedy velikost směrem k severu roste. Tento jev se netýká pouze celkové velikosti těla, ale všech zde zkoumaných parametrů kromě velikosti čelisti. *Neomys milleri* je celkově variabilnější, což může souviset s jeho submisivní rolí při sympatrickém soužití s *Neomys fodiens* (Rychlik *et al.* 2006). Tyto výsledky zaznamenali autoři v Polsku.

Rácz a Demeter (1998) pozorovali v Maďarsku opačný fenomén: druhy se v sympatrii lišily více, než když žily alopatricky. *Neomys fodiens* zde nacházeli méně často a posun

znaků byl u tohoto druhu častější, u *Neomys milleri* jakožto u běžnějšího druhu se posun znaků vyskytoval méně. Celková velikost těla je větší u *Neomys fodiens*, při sympatrii byl rozdíl větší. *Neomys fodiens* se rovněž vyznačuje výrazně robustnějším ramus mandibulae a malými rozdíly ve tvaru svalového výběžku. Čelist *Neomys fodiens* působí zahnutá směrem nahoru, protože špička řezáku leží relativně výš (Rác a Demeter 1998).

Popov a Zidarova (2008) zkoumali variabilitu ve stavbě a velikosti lebek mezi *Neomys fodiens* a *Neomys mileri* v Bulharsku, kde žije *Neomys fodiens* pouze v horách, zatímco *Neomys milleri* ve všech typech prostředí od nulové nadmořské výšky po subalpínský pás nejvyšších pohoří. Z toho plyne, že *Neomys milleri* se zde vyskytuje v sympatrii i alopatrii, zatímco *Neomys fodiens* pouze v sympatrii s *Neomys milleri*. Autoři považují za zásadní důvod pro posun znaků kompetici. U alopatrických populací *Neomys milleri* pozorovali větší podobnost s *Neomys fodiens*, zatímco sympatričtí *Neomys milleri* se lišili jak menší velikostí, tak morfologií.

Studie Thier *et al.* (2019) potvrzuje vnitrodruhové rozdíly v morfologii lebky u *Neomys fodiens* a *Neomys milleri* z různých regionů Německa. Tyto rozdíly obvykle přibývaly s geografickou vzdáleností. Zejména *Neomys milleri* tvořil určité regionální skupiny. U *Neomys fodiens* není rozdílů ve tvaru tolik, zde se jedná spíše o rozdíly ve velikosti.

Nováková a Vohralík (2019) ve své studii porovnávali druhy žijící na Balkáně, kde se habitaty jednotlivých druhů často překrývají a v Německu, kde jsou druhy od sebe geograficky oddělené, a to pomocí měření velikosti těla, lebky a čelisti. Velikost těla *Neomys milleri* z Německa je podstatně menší než u jedinců z Balkánského poloostrova a než u *Neomys fodiens* z Balkánu i Německa. *Neomys fodiens* má také výrazně robustnější čelist než *Neomys milleri*, mezi těmito druhy je patrný také rozdíl ve tvaru svalového výběžku a úhlu, který svírá s ramus mandibulae. Tvar čelisti byl u těchto druhů navzájem podobnější, pokud žily v sympatrii, než když se jednalo o populace alopatrické. Rozdíly ve tvaru i velikosti čelisti byly výraznější u *Neomys milleri* než u *Neomys fodiens*, což ukazuje na větší fenotypovou plasticitu *Neomys milleri*.

Kryštufek a Quadracci (2008) popsali ve své práci vliv alopatrie, respektive sympatrie na celkovou velikost těla *N. milleri* v geografickém pásmu od Polska po Bosnu a Hercegovinu. Zaznamenali větší velikost *N. milleri* z alopatrických populací žijících ve Slovinsku a Bosně a Hercegovině než u stejného rodu žijícím sympatricky s *N. fodiens*.

4.2 Charakter proměnlivosti recentních evropských druhů

4.2.1. *Neomys fodiens*

Neomys fodiens vykazuje v rámci populací morfologickou proměnlivost, což vedlo ke zkoumání, zda jsou tyto populace geneticky vzdálené, nebo se jedná o adaptace na podmínky prostředí či změnu umožňující redukovat kompetici se sympatrickými druhy (López-Fuster *et al.* 1990, Balmori-de la Puente *et al.* 2019).

Rod *Neomys fodiens* je některými autory rozdělován do čtyř poddruhů, ovšem tento koncept není všeobecně přijatý (Hutterer 2005). To se ovšem netýká poddruhu *Neomys fodiens niethammeri* vyskytujícím se v centru severní části Pyrenejského poloostrova, konkrétně od Kantaberských hor po Pyreneje (Bühler 1963, Nores *et al.* 1982, López-Fuster *et al.* 1990, Bühler 1996). Tento poddruh se vyznačuje výrazně většími rozměry lebky než zbytek populace *Neomys fodiens* (Bühler 1963). Stejně poznatky zaznamenali také López-Fuster *et al.* (1990) při pozorování jedinců z Navarry a Katalánska-navarští rejsci (*N. f. niethammeri*) se vyznačovali mohutnější lebkou a čelistmi. Katalánští rejsci byli označeni jako *Neomys fodiens fodiens*. Největší rozdíly mezi těmito formami byly ve velikosti dentice a rostra (López-Fuster *et al.* 1990).

Práce Balmori-de la Puente *et al.* (2019) je komplexní studií na toto téma, ve které autoři použili morfometrickou analýzu, mitochondriální fylogenetiku, studium vývoje jaderných markerů, multilokusovou fylogenetickou analýzu a studium genetické diference a diverzity jaderných genů v rámci populace *Neomys fodiens* ke zjištění, zda je *N. f. niethammeri* poddruhem *Neomys fodiens*, nebo by měl být rozlišován jako samostatný druh.

Při rozlišování mezi *N. f. niethammeri* a *N. f. fodiens* je často porovnávána výška svalových výběžků (viz Bühler 1963, Nores *et al.* 1982, López-Fuster *et al.* 1990, Bühler 1996, Balmori-de la Puente 2019). V centrálně-severní části Pyrenejského poloostrova byly opravdu zjištěny větší hodnoty výšky svalového výběžku a také celkové velikosti mandibuly. Naopak ve tvaru lebky se oba taxony příliš nelišily (Balmori-de la Puente *et al.* 2019).

Analýza mitochondriální DNA ukázala ovšem, že mezi *N. f. fodiens* a *N. f. niethammeri* není průkazný rozdíl (Balmori-de la Puente *et al.* 2019) a obě formy se shodují rovněž v alelických frekvencích všech studovaných nikleárních markerů. Genetická diference

obou forem je tedy nevýznamná, *N. f. fodiens* a *N. f. niethammeri* nevykazují známky průkazné genetické divergence. Jaderné geny jsou u jedinců z Pyrenejského poloostrova diverzifikovanější než u exemplářů ze zbylé části Palearktu. Je pravděpodobné, že se zde *Neomys fodiens* vyskytoval dlouho před maximem posledního glaciálu (Balmori-de la Puente *et al.* 2019).

Poznatky shrnuté v předchozích odstavcích vedou ke konstatování, že *N. f. niethammeri* přes výrazné morfologické odlišnosti nelze považovat za samostatný druh. Je možné, že větší lebka je adaptací na podmínky prostředí, a to buď jako odpověď na selekci jedinců s vyvinutější čelistí, nebo jako reakce na kompetici se sympatrickým *Neomys anomalus*. S větší lebkou, potažmo vyvinutějšími čelistmi, by *Neomys fodiens niethammeri* dosáhl přístupu k novým zdrojům (Balmori-de la Puente *et al.* 2019).

Fenotypové rozdíly jsou však markantní, obě formy jsou alopatické a v těchto ohledech lze je pokládat za odlišné poddruhy. *Neomys fodiens niethammeri* žije v Navarrsku, Baskicku a Východních Asturiích, *N. f. fodiens* obývá severozápadní a severovýchodní část poloostrova (López-Fuster *et al.* 1990, Balmori-de la Puente *et al.* 2019).

Balčiauskas *et al.* (2014) se zabývali proměnlivostí *N. fodiens* v Litvě a Estonsku. V Estonsku pozorovali jedince menších rozměrů než v Litvě, což ukazuje na větší velikost těla exemplářů z jižních populací oproti severním, a tedy i na rozpor s Bergmannovým pravidlem. Tento trend je více patrný v menším geografickém měřítku než v rámci celého rozšíření druhu.

Kryštufek a Quadracci (2008) vylučují vliv zeměpisné šířky na celkovou velikost těla *N. fodiens* na základě výzkumu tohoto druhu v pásmu od Polska po Bosnu a Hercegovinu.

V předchozích odstavcích byla diskutována geografická variabilita *Neomys fodiens*. Aspektům vnitropopulační variability pohlavní a věkové byla dosud věnována jen omezená pozornost. Výjimkou jsou práce Spitzenbergerové (1980, 1990) a Spitzenbergrové a Bauera (2001) podávající podrobný přehled dat pro tři věkové kategorie samců i samic z Rakouska. Některá z těchto měření jsou přejata a prezentována v Tabulce 2 v příloze.

4. 2. 2. *Neomys anomalus, milleri a teres*

Nejen *N. fodiens*, ale také ostatní taxony se vyznačují morfologickou variabilitou v rámci svých areálů. Tento jev je často spojen s posunem znaků při sympatrii a několik poznatků z výzkumu tohoto fenoménu bylo popsáno v kapitole 4. 1.

Metrická analýza kraniálních znaků *Neomys milleri* ukázala na menší velikost u jedinců ze severní části v porovnání s populacemi obývajícími jižní část areálu. Nejvýrazněji se rozdíl projevil v délce řad zubů, šířce lebky a výšce mandibuly (Balčiauskas *et al.* 2016). Na jihu dosahuje *N. milleri* velikosti *N. fodiens* (Balčiauskas *et al.* 2012).

Tato tvrzení souhlasí s pozorováním Kryštufka a Quadracciho (2008). Tito autoři uvádějí, že v Polsku našli menší jedince *N. milleri* než v Bosně a Hercegovině či Slovinsku a na základě provedené analýzy považují zeměpisnou šířku za nejdůležitější faktor proměnlivosti tohoto druhu. V rámci stejné zeměpisné šířky se jedinci mohou lišit ve velikosti vlivem posunu znaků. Autoři rovněž potvrzují konvergenci velikosti vůči *N. fodiens* směrem ze severu na jih, zmíněnou v předchozím odstavci.

Co se týká pohlavní a věkové variability *N. milleri*, opět odkazují na přílohu (Tabulka 1).

4.3 Nejmladší minulost a areálová historie současných druhů

4. 3. 1. Molekulárně genetický obraz historie rodu *Neomys*

Divergence linie vedoucí k rodu *Neomys* a ostatních linií tribu je datována dle mitochondriálních markerů na 6.9 milionu let. Diversifikace haplotypů recentních druhů *Neomys fodiens, anomalus, milleri a teres* je datována do úseku 0,4-1,6 miliony let (Castiglia *et al.* 2007). Podle Igey *et al.* (2015) probíhalo oddělení recentních taxonů v rámci rodu *Neomys* následovně: nejdříve se oddělil rod *Neomys fodiens*, později *Neomys teres* a poté *Neomys anomalus* od *Neomys milleri*. *Neomys fodiens* je tedy sesterskou skupinou ostatních taxonů. *Neomys fodiens* se od ostatních *Neomys* oddělil podle analýzy provedené Igeou *et al.* (2015) před asi 1,22 miliony lety. Podle Rzebik-Kowalske (1998) kolonizoval *Neomys fodiens* Evropu poprvé v časném pleistocénu, i když z tohoto období nemáme spolehlivé fosilní doklady. Předpokládána je následná expanze a kolonizace velké části střední a severní Evropy (Castiglia *et al.* 2007).

Neomys teres pak vznikl oddělením od *Neomys anomalus* sensu lato (společného předka *N. anomalus* a *milleri*) před 0,56 miliony lety (Igea *et al.* 2015). Castiglia *et al.* (2007) ve své studii prezentují hypotézu, že *Neomys teres* a *Neomys anomalus* pravděpodobně představují dvě linie vzniklé ze společného předka, které přežily v jižních refugiiích (*Neomys teres* v Anatolii a *Neomys anomalus* na Pyrenejském poloostrově) klimatické oscilace během čtvrtohor. Ty začaly asi před 2,5 miliony let (Castiglia *et al.* 2007).

Toto tvrzení je shodné s jednou z teorií Kryštufka *et al.* (2000). Ti předkládají rovnou tři hypotézy o historii těchto taxonů. Prvním scénářem je expanze *Neomys anomalus/milleri* během jednoho z pleistocénních interglaciálů, při které překročil Bospor a kolonizoval Anatolii. Poté, co přišlo ochlazení, část populace setrvala v oblasti jižně od Černého moře, kde se vyvinula v *Neomys teres*. Druhou možností je rozšíření *Neomys fodiens* během chladné fáze směrem na jih podél balkánsko-anatolského pevninského mostu, následovalo oteplení, kdy se *Neomys fodiens* šíří na sever, nicméně v Pontských horách zůstává izolovaná populace a alopatickou speciací zde vzniká *Neomys teres*. Populace žijící podél pevninského mostu se vyvinula v *Neomys anomalus/milleri* (oddělení *Neomys anomalus* od *Neomys milleri* je popsáno v následujících částech textu). Třetí možností je podle těchto autorů expanze *Neomys fodiens* podél pobřeží Černého moře směrem na Kavkaz a dosažení Pontských hor, kde nastala alopatická speciace a vznik *Neomys teres*. Tato hypotéza však není ve shodě s daty získanými pomocí molekulární fylogeografie. Kryštufek *et al.* (2000) tedy předkládají jak hypotézy vyřčené na základě podobnosti morfologických znaků (konkrétně blízkost taxonů *Neomys fodiens* a *Neomys anomalus/milleri* a vzdálenější pozice *Neomys teres* na základě rozdílné morfologie samčího genitálu), tak teorie podporované poznatky z molekulární fylogeografie (blízkost *Neomys teres* s *Neomys anomalus/milleri* a *Neomys fodiens* jakožto jejich sesterská skupina). Pokud berou autoři v potaz fylogenetickou analýzu mitochondriálních sekvencí, usuzují, že se *Neomys teres* a *Neomys anomalus/Neomys milleri* oddělili od jejich společného předka relativně recentně, zatímco *Neomys fodiens* se oddělil dříve (Kryštufek *et al.* 2000). To souhlasí se zmíněnými hypotézami Igey *et al.* (2015) a Castigliy *et al.* (2007).

Bannikova a Kramerov (2005) naproti tomu považují *Neomys anomalus* za blízký *Neomys fodiens*, *Neomys teres* je podle nich tedy nejvzdálenějším druhem (případ *Neomys milleri* zde není posuzován, jelikož studie spadá do doby, kdy byl *N. milleri* považován za poddruh *N. anomalus*). Oddělení *Neomys teres* datují autoři do kvartéru

nebo i dříve (pliocén). Malá populace *Neomys fodiens* byla podle Bannikove a Kramerova izolovaná a alopatricky se vyvinula v *Neomys teres*.

Neomys anomalus podle Castigliy *et al.* (2007) vykazuje větší stupeň divergence mezi populacemi i haplotypy. *Neomys fodiens* oproti *Neomys anomalus* žije v různorodějších a extrémnějších podmínkách. *Neomys anomalus* se určitým podmínkám prostředí, například vysokým nadmořským výškám, vyhýbá, a proto se autoři domnívají, že u *N. anomalus* probíhala kolonizace pomaleji než u *N. fodiens* a oscilace mohly mít na tento taxon větší dopady. Nutno poznamenat, že jelikož je studie z roku 2007, *Neomys anomalus* a *Neomys milleri* jsou zde považováni za poddruhy *Neomys anomalus sensu lato*, což má pravděpodobně vliv na názor autorů na stupeň divergence *Neomys anomalus*. Na druhou stranu, kromě rozdílných španělských forem (kde se de facto jedná o dva druhy) zaznamenávají přítomnost dalších dvou větví: první z Itálie a druhou z Turecka a Slovinska (Castiglia *et al.* 2007).

Jak již bylo zmíněno, *Neomys anomalus* a *Neomys milleri* byli dlouhou dobu považováni za poddruhy *Neomys anomalus sensu lato*. Analýzy mitochondriálních sekvencí různých evropských exemplářů však ukázaly na výrazný rozdíl mezi *Neomys anomalus* a *N. milleri* (Castiglia *et al.* 2007, Igea *et al.* 2015). Podle Igey *et al.* (2015) mitochondriální fylogenetika rodu *Neomys* ukazuje, že dvě divergentní linie *Neomys anomalus sensu lato* se nejméně od začátku středního pleistocénu vyvíjejí ve vzájemné izolaci. Jedna osídluje vnitřní oblasti Pyrenejského poloostrova, druhá zbylé části Evropy včetně severovýchodní oblasti Pyrenejského poloostrova. Historicky byli jedinci ze severovýchodní části Pyrenejského poloostrova přidružováni k populaci ze zbylé části obývající tento poloostrov a dohromady tvořili taxon *Neomys anomalus anomalus* (Ventura 2007), studie Igey *et al.* (2015) však nabádá k reklasifikaci, konkrétně k přiřazení severovýchodně-pyrenejské populace k evropské jakožto *Neomys milleri*. Populace z Pyrenejského poloostrova vyjma jeho severovýchodní části by pak měla představovat druh *Neomys anomalus* (Igea *et al.* 2015).

Divergence mezi těmito dvěma liniemi podle Igey *et al.* (2015) proběhla před asi 0,4 miliony lety. Byla stanovena odchylka 0,26-0,86 milionů let. To znamená, že oddělení *Neomys milleri* od *Neomys anomalus* proběhlo během středního nebo pozdního pleistocénu. Není však možné přesně odhadnout glaciál, kdy k divergenci došlo. Nicméně je vyloučeno, že by proběhla během pliocénu (který skončil před 2,58 miliony let) nebo až v průběhu pozdního pleistocénu. Nejvíce pravděpodobný scénář je podle

autorů takový, že předkovská populace začala být izolovaná na Pyrenejském poloostrově během jedné z ledových dob pleistocénu a z ní se vyvinul *Neomys anomalus*. *Neomys milleri* se pak pravděpodobně dostal na Pyrenejský poloostrov během holocénu nebo v jiném úseku nejmladšího pleistocénu. Je pravděpodobné, že dlouhou dobu se druhy vyvíjely nezávisle a genetický tok mezi nimi byl malý.

S izolací *Neomys anomalus* v několika refugiích na Pyrenejském poloostrově souhlasí také Querejeta a Castresana (2018), kteří dodávají, že tato izolace měla podobu tzv. refugia-within-refugia. Mezi potenciální optimální regiony během pleistocénu by podle autorů mohly být dvě větší oblasti: první v západní části areálu a druhá v Central System a třetí menší region v Central Plateau. Preferovaným regionem během posledního interglaciálu (před 0,12-0,14 miliony lety) byla severní část areálu, tedy místo, kde byla Querejetou a Castresanou zaznamenána největší míra mitochondriální diverzity. Naopak jižní a východní část mají diverzitu nižší, což by mohlo znamenat, že byly osídleny recentně. Zároveň s tímto tvrzením však autoři dodávají, že model, který použili, nedosahuje pravděpodobně perfektních výsledků.

4. 3. 2. Fossilní záznam rodu *Neomys* v nejmladším pleistocénu a holocénu

O historii rodu z tohoto období máme k dispozici pouze útržkovité informace, jelikož fosilních dokladů je pro vytvoření přesné představy málo (to neplatí pouze o nejmladší historii *Neomys*, rejskovití byli obecně dlouhou dobu spíše v pozadí zájmu paleontologů (Rzebik-Kowalska 1998)). Často se jedná o málo početné fragmentární nálezy, navíc chybí přesná kritéria pro druhovou identifikaci. Jako příklad lze uvést exemplář z polské jeskyně Komarowa (Rzebik-Kowalska 2006), anglického Wateringbury (Kerney 1954) nebo ruské lokality Rasik z oblasti Perm Pre-Ural (Fadeeva 2016). Tyto nálezy jsou pak označeny jako *Neomys* sp., což ilustruje potíže s jednoznačným druhovým určením fragmentárních fosilních dokladů. Dalším problematickým momentem je skutečnost, že jen malou část holocenních dokladů doprovází jednoznačné stratigrafické vymezení.

Jako *Neomys fodiens* byly určeny nálezy z holocenních lokalit v Bělorusku (Lopatino, Drozdy, Kyharovka, Sinjavskaja Sloboda, Luzinovka, Semenovichi-2, Pionerskii, Zarach'e a Nov. Rutkovoichi) popsané Ivanovem (2016). Další nálezy z východní Evropy pocházejí z ruských jeskyní Gumerovo, Zigan a Voronin (Danukalova *et al.*

2014). Středoevropské nálezy reprezentují exempláře z německé lokality Pisede (Heinrich 1983) nebo slovenské jeskyně Palfy (Holec 1985). V polské jeskyni Komarowa byl nalezen materiál nejvíce připomínající *N. fodiens*, lišil se však menší velikostí, a proto byl označen jako *N. cf. fodiens* (Rzebik-Kowalska 2006). Fosilní doklady *Neomys fodiens* byly nalezeny také v Itálii (jeskyně Broion), Španělsku (jeskyně Valdavara) a Holandsku (lokality Maasvlakte) (Pasa 1952, López-García *et al.* 2011, Kerkhoff a van Kolfschoften 1988). *Neomys anomalus* je uváděn ze španělských jeskyní El Mirador v Sierra de Atapuerca a Valdavara-1 (Bañuls-Cardona *et al.* 2017, López-García *et al.* 2011). V Bělorusku byl nalezen fosilní materiál označený jako *Neomys cf. anomalus* (podle dnešní nomenklatury by měl název znít *N. cf. milleri*) na lokalitách Buroe, Semenovichi-2 a Voroncha (Ivanov 2016). V ČR a Slovensku jsou doklady ze současného glaciálního cyklu (Viselský glaciál a holocén) k dispozici celkem z 37 společenstev 12 vrstevných sledů (MNI 64). Zásadními lokalitami s doklady obou forem ze závěru posledního glaciálu jsou tatranské jeskyně Nový III a Muráňská (Schaefer 1975, Horáček *et al.* 2015).

Všechny zmíněné lokality jsou rovněž uvedeny v příloze.

5. Diskuse a závěr

Shora uvedený přehled fylogenetické a fylogeografické problematiky rodu *Neomys* ukazuje vedle standardních většinových názorů několik dalších skutečností. Přes relativně velký počet nálezů provází interpretaci fosilního záznamu řada nejasností a kontroverzních interpretací. Jednou z příčin je skutečnost, že ve většině lokalit jsou doklady omezené na jednotlivé často velmi fragmentární pozůstatky, které fakticky přesné určení neumožňují. Souborná srovnávací analýza, které by hodnotila proměnlivost a fenotypové charakteristiky celé skupiny s použitím jednotného znakového aparátu dosud chybí. Taxonomická interpretace jednotlivých nálezů je tak do značné míry poplatná nominalistickému pojetí jednotlivých forem a předpokladu minimálních fenotypových změn. Fenotypová transformace provázející historii rodu *Neomys* a minulost jeho zástupců je přes nové poznatky učiněné v posledních desetiletích krajně nejasná. Fosilní záznam není kompletní, chybí podrobnější analýzy variability jednotlivých druhů a, kromě několika studií zabývajících se téměř výhradně

recentními taxony, také poznatky o ekomorfoloické proměnlivosti a vlivu environmentálních podmínek na fenotypovou plasticitu.

Na základě poznatků molekulární fylogenetiky a fylogeografie lze prohlásit, že k diversifikaci evropských forem rodu docházelo v průběhu čtvrtohor, velmi pravděpodobně zejména v jejich mladší části. Jak se vyvíjela areálová dynamika těchto forem a jejich reakce na podmínky kvartérního klimatického cyklu je bohužel zcela nejasné. Cestou k poznání těchto skutečností by mohla být konfrontace modelů odvozených z molekulárně genetických dat s výsledky podrobné revize fakticky dostupného přímého fosilního záznamu. Toto téma bude předmětem připravované diplomové práce.

6. Použitá literatura

6. 1. 1. Literatura citovaná v textu

Agadjanian, A. K., & Kondrashov, P. E. (2007). Mollusks and small mammals from the Kuznetsovka locality, Pleistocene of the Oka-Don Plain. *Paleontological Journal*, 41(4), 395-406.

Anděra, M. & Horáček, I. (2005). *Poznááme naše savce*. 2. přepracované vydání. Sobotáles, Praha. ISBN 80-86817-08-3.

Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-Jones, A. J., Moutou, F., Zima, J., Chevallier, J., Norwood, J., & Varela, J. M. (2018). *Savci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu*. První vydání, překlad Doležal, R. Ševčík, Průvodce přírodou, Plzeň. ISBN 978-80-7291-250-6.

Balčiauskas, L., & Balčiauskienė, L. (2012). Mediterranean water shrew, *Neomys anomalus* Cabrera, 1907—a new mammal species for Lithuania. *North-western journal of zoology*, 8(2), 367-369.

Balčiauskas, L., Balčiauskienė, L., & Timm, U. (2014). Bergmann's rule for *Neomys fodiens* in the middle of the distribution range. *Central European Journal of Biology*, 9(12), 1147-1154.

Balčiauskas, L., Balčiauskienė, L., & Timm, U. (2016). Mediterranean water shrew (*Neomys anomalus*): range expansion northward. *Turkish Journal of Zoology*, 40(1), 103-111.

Balmori-de la Puente, A., Nores, C., Román, J., Fernández-González, A., Aymerich, P., Gosálbez, J., Escoda L. & Castresana, J. (2019). Size increase without genetic divergence in the Eurasian water shrew *Neomys fodiens*. *Scientific reports*, 9(1), 1-11.

Bannikova, A. A. & Kramerov, D. A. (2005). Molecular phylogeny of palearctic shrews inferred from RFLP and IS-PCR data. Pp. 87-98 in: Merrit, J. F., Churchfield, S., Hutterer, R. & Scheftel, B. I. (eds.). *Advances in the Biology of Shrews II*, International Society of Shrew Biologists, New York.

Bañuls-Cardona, S., López-García, J. M., Hidalgo, J. I. M., Cuenca-Bescós, G., & Vergès, J. M. (2017). Lateglacial to Late Holocene palaeoclimatic and palaeoenvironmental reconstruction of El Mirador cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 471, 71-81.

Botka, D., & Mészáros, L. (2017). *Asoriculus* and *Neomys* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Villány Hills, Southern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, 34, 105-125.

- Botka, D., & Mészáros, L. (2018). Taxonomic and palaeoecological review of the Soricidae (Mammalia) fauna from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Villány Hills, Southern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, 35, 143-151.
- Bühler, P. (1963). *Neomys fodiens niethammeri* ssp. n., eine neue Wasserspitzmausform aus Nord-Spanien. *Bonner zoologische Beiträge*, 1, 165-170.
- Bühler, P. (1996). Zum taxonomischen Status der Großkopf-Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens niethammeri* Bühler, 1963), aus Spanien nebst Festlegung und Beschreibung eines Neotypus. *Bonner zoologische Beiträge*, 46, 307-314.
- Burgin, C. J. & He, K. (2018): Soricidae (Shrews). Pp. 332-619 in: Wilson D. E. & Mittermeier, R. A. (eds.). *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 8. Lynx Edicions, Barcelona.
- Castiglia, R., Annesi, F., Aloise, G., & Amori, G. (2007). Mitochondrial DNA reveals different phylogeographic structures in the water shrews *Neomys anomalus* and *N. fodiens* (Insectivora: Soricidae) in Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45(3), 255-262.
- Danukalova, G., Osipova, E., Yakovlev, A., & Yakovleva, T. (2014). Biostratigraphical characteristics of the Holocene deposits of the Southern Urals. *Quaternary International*, 328, 244-263.
- Fadeeva, T. (2016). Insectivorous mammals (Lipotyphla, Soricidae) of the Perm Pre-Ural in the Late Pleistocene and Holocene time. *Quaternary International*, 420, 156-170.
- Fejfar, O. (1966). Über zwei neue Säugetiere aus dem Altpleistozän von Böhmen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 11, 680-691.
- Fejfar, O., & Heinrich, W.D. (1981). Zur biostratigraphischen Untergliederung des kontinentalen Quartärs in Europa anhand von Arvicoliden (Rodentia Mammalia). *Eclogae Geol. Helv.* 75, 779-793.
- Fejfar, O., Horáček, I. (1983). Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villanyium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der CSSR. *Schriftenr. Geol. Wiss., Berlin* 19(20), 111-207.
- Geraards, D. (1995). Rongeurs et insectivores (Mammalia) du Pliocène final de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 28(1), 99-115.
- Harrison, D. L., Parfitt, S. A., & Stuart, A. J. (2006). Occurrence of *Macroneomys brachygnathus* FEJFAR, 1966 in the British Middle Pleistocene, with a review of the status of *Beremendia fissidens* (PETÉNYI, 1864) in Britain (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae). *Acta Zoologica Cracoviensia-Series A: Vertebrata*, 49(1-2), 119-124.
- Heinrich, W. D. (1983). Untersuchungen an Skelettresten von Insectivoren (Insectivora, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. Part 1: Taxonomische und biometrische Kennzeichnung des Fundgutes. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität Berlin*, 32, 681-698.
- Hinton, M. A. (1911). The British Fossil Shrews. *Geological Magazine*, 8(12), 529-539.
- Holec, P. (1985). Vertebraten fauna des Quartärs in der Slowakei. *Acta Geologica et Geographica Universitatis Comenianae, Geologica*, 39, 115-128.
- Horáček, I., Knitlová, M., Wagner, J., Kordos, L., & Nadachowski, A. (2013). Late Cenozoic history of the genus *Micromys* (Mammalia, Rodentia) in central Europe. *Plos one*, 8(5), e62498.
- Horáček, I., & Ložek, V. (1988). Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. *Rozprawy Československé akademie věd-řada matematických a přírodních věd*, 98(4), 5-102.
- Horáček, I., Ložek, V., Knitlová, M., & Juříčková, L. (2015). Darkness under candlestick: glacial refugia on mountain glaciers. Pp. 363-377 in: Sázellová S., Novák, M., Mizerová, A. (eds). *Forgotten Times and Spaces: New Perspectives in Paleoanthropological, Paleoetnological and Archeological Studies*. 1st Edition. Brno: Institute of Archeology of the Czech Academy of Sciences, Masaryk University.

- Hutterer, R. (1994). Generic limits among neomyine and soriculine shrews (Mammalia: Soricidae). Pp. 17-21 in: Neogene and Quaternary Mammals of the Palaearctic, Conference in Honour of Professor Kazimierz Kowalski.
- Hutterer, R. (2005): Order Soricomorpha. Pp. 220-311 in: Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (eds.). *Mammal species of the World*. 3rd Ed., John Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Igea, J., Aymerich, P., Bannikova, A. A., Gosálbez, J., & Castresana, J. (2015). Multilocus species trees and species delimitation in a temporal context: application to the water shrews of the genus *Neomys*. *BMC evolutionary biology*, 15(1), 1-16.
- Ivanov, D. (2016). Chronology of micromammal assemblages on the territory of Belarus in the late glacial and Holocene. *Slupskie Prace Geograficzne*, 13. 179-195.
- Jammot, D. (1975). Les insectivores (Mammalia) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze); Complément. *Publications du musée des Confluences*, 13(1), 5-11.
- Jánossy, D. (1986). Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. Elsevier.
- Joniak, P., Hír, J., Suján, M., & Mészáros, L. (2017). Small mammals from Vértessacs as a contribution to chronology of the late Miocene Zagyva Formation (W Hungary). *Acta Geologica Slovaca*, 9(1), 15-24.
- Kerney, M. P. (1954). Note on the fauna of an early Holocene tufa at Watlington, Kent. *Proceedings of the Geologists' Association*, 66(4), 293-296.
- Kotsakis, T., Abbazzi, L., Angelone, C., Argenti, P., Barisone, G., Fanfani, F., Marcolini F., & Masini, F. (2003). Plio-Pleistocene biogeography of Italian mainland micromammals. *Deinsea*, 10(1), 313-342.
- Kowalski, K., & Duk, K. (2016). The venomous extinct eulipotyphlans. *Kosmos*, 65(1), 93-102.
- Kowalski, K., & Rychlik, L. (2021). Venom Use in Eulipotyphlans: An Evolutionary and Ecological Approach. *Toxins*, 13(3), 231.
- Kryštufek, B., Davison, A., & Griffiths, H. I. (2000). Evolutionary biogeography of water shrews (*Neomys* spp.) in the western Palaearctic Region. *Canadian journal of zoology*, 78(9), 1616-1625.
- Kryštufek, B., & Quadracci, A. (2008). Effects of latitude and allopatry on body size variation in European water shrews. *Acta Theriologica*, 53(1), 39-46.
- López-Fuster, M. J., Ventura, J., Miralles, M., & Castién, E. (1990). Craniometrical characteristics of *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) (Mammalia, Insectivora) from the northeastern Iberian peninsula. *Acta Theriologica*, 35(3-4), 269-276.
- López-García, J. M., Blain, H. A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S., & Vaquero, M. (2011). Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios*, 44(2-3), 253-269.
- Masini, F., & Sarà, M. (1998). *Asoriculus burgioi* sp. nov. (Soricidae, Mammalia) from the Monte Pellegrino faunal complex (Sicily). *Acta zoologica cracoviensia*, 1(41).
- Maul, L. C., & Parfitt, S. A. (2010). Micromammals from the 1995 Mammoth Excavation at West Runton, Norfolk, UK: Morphometric data, biostratigraphy and taxonomic reappraisal. *Quaternary international*, 228(1-2), 91-115.
- Maul, L., & Rzebik-Kowalska, B. (1998). A record of *Macroneomys brachygnathus* Fejfar, 1966 (Mammalia, Insectivora, Soricidae) in the early Middle Pleistocene (late Biharian) locality of Voigtstedt (Germany) and the history of the genus *Macroneomys*. *Acta zoologica cracoviensia*, 41(1).
- Mein, P. (1975). Résultats du groupe de travail des vertébrés: Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. Pp. 78-81 in: Senes, J. (ed.) Report on Activity of the RCMNS Working Groups (1971–1975), Bratislava.

- Mészáros, L. G. (1998). Late Miocene Soricidae (Mammalia) fauna from Tardosbánya (Western Hungary). *Hantkeniana*, 2, 103-125.
- Nores, C., Sanchez Canals, J. L., de Castro, A., & González, G. R. (1982). Variation du genre *Neomys* Kaup, 1829 (Mammalia, Insectivora) dans le secteur cantabro-galicien de la péninsule Ibérique. *Mammalia*, 46(3), 361-374.
- Nováková, L., & Vohralík, V. (2019). Discrimination of the sympatric species of water shrews *Neomys fodiens* and *N. milleri* (Soricomorpha, Soricidae). *Zoologischer Anzeiger*, 283, 27-32.
- Parfitt, S. A., & Harrison, D. L. (2011). New material of the shrew *Macroneomys FEJFAR*, 1966 (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae) from the British early Middle Pleistocene, with comments on its palaeobiology and European range. *Acta Zoologica Cracoviensia-Series A: Vertebrata*, 54(1-2), 31-37.
- Pasa, A. (1952). Mammiferi fossili della breccia di Montorio presso Verona. *Atti dell'Accademia di Agricoltura, Scienze e Lettere di Verona*, 6(2), 1-20.
- Pazonyi, P., Virág, A., Gere, K., Botfalvai, G., Sebe, K., Szentesi, Z., Mészáros, L., Botka, D., Gasparik, M., & Korecz, L. (2018). Sedimentological, taphonomical and palaeoecological aspects of the late early Pleistocene vertebrate fauna from the Somssich Hill 2 site (South Hungary). *Comptes Rendus Palevol*, 17(4-5), 296-309.
- Popov, V. V., & Zidarova, S. A. (2008). Patterns of craniometric variability of *Neomys fodiens* and *Neomys anomalus* (Mammalia, Insectivora) in Bulgaria-role of abiotic and biotic factors. *Acta zoologica bulgarica*, 60, 171-185.
- Querejeta, M., & Castresana, J. (2018). Evolutionary history of the endemic water shrew *Neomys anomalus*: Recurrent phylogeographic patterns in semi-aquatic mammals of the Iberian Peninsula. *Ecology and evolution*, 8(20), 10138-10146.
- Rácz, G., & Demeter, A. (1998). Character displacement in mandible shape and size in two species of water shrews. *Acta Zoologica Scientiarum Hungaricae*, 44 (1-2), 165-175.
- Repenning, C. A. (1967). Subfamilies and genera of the Soricidae. *Geological survey professional paper*, 565, 1-74.
- Reumer, J. W. F. (1984). Ruscian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica*, 73, 1-173.
- Reumer, J.W. F (1998): Classification of the Fossil and Recent Shrews. Pp. 5-22 in: Wójcik, J. M., & Wolsan, M. (eds.). Evolution of shrews. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża.
- Rofes, J., & Cuenca-Bescos, G. (2006). First evidence of the Soricidae (Mammalia) *Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864) in the Pleistocene of north Iberia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 112(2), 301.
- Rychlik, L., Ramalhinho, G., & Polly, P. D. (2006). Response to environmental factors and competition: skull, mandible and tooth shapes in Polish water shrews (*Neomys*, Soricidae, Mammalia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 44(4), 339-351.
- Rzebik-Kowalska, B. (1988). Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quaternary of Morocco and Algeria. *Folia Quaternaria* 57, 51-90.
- Rzebik-Kowalska, B. (1994). Pliocene and Quaternary Insectivora (Mammalia) of Poland. *Acta zoologica cracoviensia*, 37(1).
- Rzebik-Kowalska, B. (1998). Fossil history of shrews in Europe. Pp. 23-92 in: Wójcik, J. M., & Wolsan, M. (eds.). Evolution of shrews. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża.
- Rzebik-Kowalska, B. (2000). Insectivora (Mammalia) from the Early and early Middle Pleistocene of Betfia in Romania. I. Soricidae Fischer von Waldheim, 1817. *Acta zoologica cracoviensia*, 1(43), 1-53.

- Rzebik-Kowalska, B. (2002). The Pliocene and Early Pleistocene Lipotyphla (Insectivora, Mammalia) from Romania. *Acta zoologica cracoviensia*, 45(2), 251-281.
- Rzebik-Kowalska, B. (2003). Distribution of shrews (Insectivora, Mammalia) in time and space. *Deinsea*, 10(1), 499-508.
- Rzebik-Kowalska, B. (2006). Erinaceomorpha and Soricomorpha (Mammalia) from the late Pleistocene and Holocene of Krucza Skała rock shelter and Komarowa cave (Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia-Series A: Vertebrata*, 49(1-2), 83-118.
- Rzebik-Kowalska, B. (2013). *Sorex bifidus* n. sp. and the rich insectivore mammal fauna (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia) from the Early Pleistocene of Żabia Cave in Poland. *Palaeontologia Electronica*, 16(2/12A), 1-35.
- Rzebik-Kowalska, B., & Rekovets, L. I. (2015). Recapitulation of data on Ukrainian fossil insectivore mammals (Eulipotyphla, Insectivora, Mammalia). *Acta zoologica cracoviensia*, 58(2), 137-171.
- Rzebik-Kowalska, B., & Rekovets, L. I. (2016). New data on Eulipotyphla (Insectivora, Mammalia) from the Late Miocene to the Middle Pleistocene of Ukraine. *Palaeontologia Electronica*, 19(1), 1-31.
- Schaefer, H. (1975a): Die Spitzmause der Hohen Tatra seit 30 000 Jahren (Mandibular-Studie). *Zoologische Anzeiger*, 195 (1-2), 89–111.
- Spitzenberger, F. (1980). Sumpf- und Wasserspitzmaus (*Neomys anomalus* Cabrera, 1907 und *Neomys fodiens* Pennant, 1771) in Österreich. *Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum* 9, 1-39.
- Spitzenberger, F. (1990). Gattung *Neomys* Kaup, 1829. Pp. 313-316 in: Niethammer, J., & Krapp, F. (eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 3/1. Wiesbaden: Aula-Verlag.
- Spitzenberger, F., & Bauer, K. (2001). *Die Säugetierfauna Österreichs* (Vol. 13). Bundesministerium für Land-und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft.
- Stewart, J. R. (2008). The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas. *Quaternary Science Reviews*, 27(27-28), 2499-2508.
- Schaefer, H. (1975b): Holozäne Kleinsäuger und Voegel aus der Hohen Tatra (= Muran II.). *Decheniana* 127, 105–114.
- Thier, N., Ansorge, H., & Stefen, C. (2020). Assessing geographic differences in skulls of *Neomys fodiens* and *Neomys anomalus* using linear measurements, geometric morphometrics, and non-metric epigenetics. *Mammal Research*, 65(1), 19-32.
- van den Hoek Ostende, L. W., Reumer, J. W. F., & Doukas, C. S. (2009). The nature of the fossil record of Neogene insectivores. *Hellenic journal of geosciences*, 44, 117-124.
- van der Meulen, A. J. (1973). Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, 17, 1-144.
- van de Weerd, A., Reumer, J. W. F. & de Vos, J. (1982). Pliocene mammals from Apolakkia Formation (Rhodes, Greece). *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschapen*, B85(1): 89-112.
- van Kolfschoten, T. (2014). The Palaeolithic locality Schöningen (Germany): a review of the mammalian record. *Quaternary International*, 326, 469-480.
- van Kolfschoten, T., & Turner, E. (1996). Early Middle Pleistocene mammalian faunas from Kärlich and Miesenheim I and their biostratigraphical implications. Pp. 227-250 in: Turner, E. (ed.). *The early Middle Pleistocene in Europe*, Balkema, Rotterdam.

Ventura, J. (2007). *Neomys anomalus* Cabrera, 1907. Pp 114-116 in: Palomo, J., Gisbert, J. & Blanco, J. C. (eds.). Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España, Dirección General para la Biodiversidad -SECEM-SECEMU, Madrid.

Vervoort-Kerkhoff, Y., & van Kolfshoten, T. (1988). Pleistocene and Holocene mammalian faunas from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands). *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, 25(1), 87-98.

Zaitsev, M. V., & Baryshnikov, G. F. (2002). Pleistocene Soricidae (Lipotyphla, Insectivora, Mammalia) from Treugolnaya Cave, Northern Caucasus, Russia. *Acta zoologica cracoviensia*, 45(2), 283-305.

Zaitsev, M. V., & Osipova, V. A. (2004). Insectivorous mammals (Insectivora) of the late Pleistocene in the northern Caucasus. *Zoologicheskii zhurnal*, 83(7), 851-868.

Zidarova, S. A., & Popov, V. V. (2018). Patterns of craniometric variability of six common species of shrews (Soricidae: Crocidura, Neomys, Sorex). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 64(3), 259-276.

6. 1. 2. Literatura použitá v přílohách

Agadjanian, A. K., & Kondrashov, P. E. (2007). Mollusks and small mammals from the Kuznetsovka locality, Pleistocene of the Oka-Don Plain. *Paleontological Journal*, 41(4), 395-406.

Agustí, J., Blain, H. A., Furió, M., De Marfá, R., & Santos-Cubedo, A. (2010). The early Pleistocene small vertebrate succession from the Orce region (Guadix-Baza Basin, SE Spain) and its bearing on the first human occupation of Europe. *Quaternary International*, 223, 162-169.

Angelone, C., Colombero, S., Esu, D., Giuntelli, P., Marcolini, F., Pavia, M., Trenkwalder, S., van den Hoek Ostende, L. W., Zunino, M., & Pavia, G. (2011): Moncucco Torinese, a new post-evaporitic Messinian fossiliferous site from Piedmont (NW Italy). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 259(1), 89-104.

Antunes, M. T., & Mein, P. (1995). Nouvelles données sur les petits mammifères du Miocène terminal du Bassin de Alvalade, Portugal. *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 81, 85-96.

Arnold, A., Böhme, G., Fischer, K., & Heinrich, W. (1982). Eine neue jungpleistozäne Wirbeltierfauna aus Rübeland (Harz). (Vorläufige Mitteilung). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin. Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe*, 31(3), 169-175.

Ashton, N. M., Bowen, D. Q., Holman, J. A., Hunt, C. O., Irving, B. G., Kemp, R. A., Lewis, S. G., McNabb, J., Parfitt, S., & Seddon, M. B. (1994). Excavations at the lower palaeolithic site at East Farm, Barnham, Suffolk 1989-92. *Journal of the Geological Society*, 151(4), 599-605.

Bañuls-Cardona, S., López-García, J. M., Hidalgo, J. I. M., Cuenca-Bescós, G., & Vergès, J. M. (2017). Lateglacial to Late Holocene palaeoclimatic and palaeoenvironmental reconstruction of El Mirador cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 471, 71-81.

Bartolomei, G. (1964). Mammiferi di breccie pleistoceniche dei Colli Berici (Vicenza). *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 12, 221-290.

Bartolomei, G., & Broglio, A. (1964). *Primi risultati delle ricerche nella Grotta minore di San Bernardino nei Colli Berici*. Università degli studi, 15 (1), 157-185.

Berzi, A. (1967). The Arondelli local fauna, an assemblage of small vertebrates from the Villafranchian Stage near Villafranca d'Asti, Italy. *Giornale di Geologia*, 35, 133-136.

Bishop, M. J. (1982). The mammal fauna of the Early Middle Pleistocene cavern in fill site of Westbury-sub-Mendip Somerset. *Special Papers in Paleontology*, 28, 1-108.

- Bona, F., Sala, B., & Tintori, A. (2008). Early Toringian small mammals fauna from Fontana Marella cave (Varese, Lombardy, North Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 114(1).
- Bosák, P., Głazek, J., Horáček, I., & Szyrkiewicz, A. (1982). New locality of Early Pleistocene vertebrates-Żabia Cave at Podlesice, Central Poland. *Acta Geologica Polonica*, 32(3-4), 217-226.
- Botka, D., & Mészáros, L. (2017). *Asoriculus* and *Neomys* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Villány Hills, Southern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, 34, 105-125.
- Brunner, G. (1933). Eine präglaziale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpfalz). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen B*, 71, 303-328.
- Brunner, G. (1952). Die Markgrabenhöhle bei Pottenstein (Oberfranken). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 457- 471.
- Brunner, G. (1957). Die Breitenberghöhle bei Gössweinstein ob Franken. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 352-403.
- Brunner, G. (1959). Das Schmiedberg-Abri bei Hirschbach (Oberpfalz). *Paläontologische Zeitschrift*, 33(3), 152-165.
- Chaline, J. (1972). Les Rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie). *Cahiers de Paléontologie*, 1-410.
- Clot, A., Chaline, J., Jammot, D., Mourer, Chauviré, C., & Rage, J. C. (1976). Les poches fossilifères du Pléistocène moyen et inférieur de Mountoussé (Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 112, 146-161.
- Crochet, J. Y. (1986). Insectivores pliocènes du sud de la France (Languedoc-Roussillon) et du nord-est de l'Espagne. *Palaeovertebrata*, 16(3), 145-171.
- Danukalova, G., Osipova, E., Yakovlev, A., & Yakovleva, T. (2014). Biostratigraphical characteristics of the Holocene deposits of the Southern Urals. *Quaternary International*, 328, 244-263.
- De Giuli, C. (1989). The rodents of the Brisighella latest Miocene fauna. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 28(2-3), 197-212.
- De Giuli, C., Masini, F., & Torre, D. (1990). The latest Villafranchian faunas in Italy, the Pirro Nord local fauna local fauna (Apricena, Gargano). *Quartärpaläontologie*, 8, 29-34.
- Doukas, C. S., van den Hoek Ostende, L. W., Theocharopoulos, C. D., & Reumer, J. W. F. (1995). The vertebrate locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian boundary (Neogene). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 28, 43-64.
- Doukas, C. S. (2005). Greece. Pp. 99-112 in: van den Hoek Ostende, L. W., Doukas, C. S. & Reumer, J. W. F. (eds): The fossil record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I., *Scripta Geologica Special Issue 5*.
- Esu, D. & Kotsakis, T. (1980). Presenza di *Hypnomys* Bate (Gliridae, Rodentia) nel Villafranchiano di Nuraghe Su Casteddu (Nuoro, Sardegna). *Rend. Accad. Naz. Lincei*, 8 (68), 123-127.
- Fadeeva, T. (2016). Insectivorous mammals (Lipotyphla, Soricidae) of the Perm Pre-Ural in the Late Pleistocene and Holocene time. *Quaternary International*, 420, 156-170.
- Fanfani, F. (1998). *Macroneomys* sp.(Soricidae, Mammalia) from Visogliano Shelter (Trieste, Northern Italy), a site of Middle Pleistocene man. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1(41).
- Fejfar, O. (1964). Výzkum fosilních obratlovců ČSSR v roce 1963. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 1963*, 350-352.
- Fejfar, O. (1956). Seznam druhů fosilních savců z jeskyně C 718 na Zlatém koni u Koněprus. *Věstník Ústředního ústavu geologického v Praze*, 31, 274-276.

- Fejfar, O. (1966a). Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnácka und Ivanovce (Slowakei), CSSR. V. *Allosorex stenodus* n. g. n. sp. aus Ivanovce A. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 123(3), 221-248.
- Fejfar, O. (1966b). Über zwei neue Säugetiere aus dem Altpleistozän von Böhmen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 11, 680-691.
- Fejfar, O., & Horáček, I. (1983). Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villanyium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der CSSR. *Schriftenr. Geol. Wiss., Berlin* 19(20), 111-207.
- Fejfar, O., & Sabol, M. (2005). The Fossil Record of the Eurasian Neogene Insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I.: Czech Republic and Slovak Republic. *Scripta Geologica. Special Issue*, 5, 51-60.
- Fejfar, O., & Sekyra, J. (1964). The periglacial sediments and fauna of caves in the High Tatras Mts. *Československý kras, Praha*, 16, 57-66.
- Furió, M., & Angelone, C. (2010). Insectivores (Erinaceidae, Soricidae, Talpidae; Mammalia) from the Pliocene of Capo Mannu D1 (Mandriola, central-western Sardinia, Italy). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen*, 258, 229-242.
- Guatier, A., & de Heinzein, J. (1980). La caverne Marie-Jeanne (Hastière-Lavaux, Belgique). Pp. 29-39 in: Gautier, A. (ed.). II. Notes sur les mammifères, 177.
- Geraards, D. (1995). Rongeurs et insectivores (Mammalia) du Pliocène final de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 28(1), 99-115.
- Guerra-Merchán, A., Serrano, F., Ruiz Bustos, A., Garcés Crespo, M., Insua-Arévalo, J. M., & García-Aguilar, J. M. (2013). Approach to the Lower Pliocene marine-continental correlation from southern Spain. The micromammal site of Alhaurín el Grande-1 (Málaga Basin, Betic Cordillera, Spain). *Estudios Geológicos*, 69(1), 85-96.
- Heinrich, W. D. (1983). Untersuchungen an Skelettresten von Insectivoren (Insectivora, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. Part 1: Taxonomische und biometrische Kennzeichnung des Fundgutes. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität Berlin*, 32, 681-698.
- Heller, F. (1937). Die fossile Mikrofauna der Magdalénien-Schicht in der Nikolashöhle bei Veringenstadt (Hohenzollern). *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 1936 (11), 1-23, Heidelberg.
- Heller, F. (1956). Ein kleiner Bär (*Ursus sackdillingensis* n. sp.) in der cromerischen Fauna der Sackdillinger-Höhle (Oberpfalz). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1955, 520-530.
- Hinton, M. A. (1911). The British Fossil Shrews. *Geological Magazine*, 8(12), 529-539.
- Hír, J. (1987). A new oldenburg vertebrate fauna from the Bükk Mountains. *Földrajzi Értésítő*, 36 (3-4), 75-85.
- Holec, P. (1985). Vertebraten fauna des Quartärs in der Slowakei. *Acta Geologica et Geographica Universitatis Comenianae, Geologica*, 39, 115-128.
- Horáček, I., & Ložek, V. (1988). Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. *Rozpravy Československé akademie věd-řada matematických a přírodních věd*, 98(4), 5-102.
- Horáček, I., & Sánchez-Marco, A. (1984). Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. *Neues Jahrb. für Geol. und Paläontologie*, 9, 560-576.

- Ivanov, D. (2016). Chronology of micromammal assemblages on the territory of Belarus in the late glacial and Holocene. *Slupskie Prace Geograficzne*, 13, 179-195.
- Izvarin, E. P., Ulitko, A. I., & Nekrasov, A. E. (2020). Palaeontological description of Nizhneirginsky Grotto Upper Holocene sediments (Ufa Plateau, Fore-Urals) with taphonomic and palaeoenvironmental remarks based on bird and small-mammal assemblages. *Quaternary International*, 546, 160-169.
- Jammot, D. (1977). Les musaraignes (Soricidae, Insectivora) du Plio-Pléistocène d'Europe. Unpublished Ph.D. Thesis, Univ. Dijon, Dijon, France, 341 pp.
- Jammot, D. (1989). Les insectivores. *Gallia Préhistoire*, 27(1), 111-120.
- Jánossy, D. (1973). New species of *Episoriculus* from the Middle Pliocene of Osztramos (North Hungary). In *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* 65, 49-55.
- Jánossy, D. (1986). Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. Elsevier.
- Jánossy, D. (1996). Lower Pleistocene vertebrate faunas from the localities 16 and 17 of Beremend (southern Hungary). *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica*, 18, 91-102.
- Joniak, P., Hír, J., Suján, M., & Mészáros, L. (2017). Small mammals from Vértesacska as a contribution to chronology of the late Miocene Zagyva Formation (W Hungary). *Acta Geologica Slovaca*, 9(1), 15-24.
- Kerney, M. P. (1954). Note on the fauna of an early Holocene tufa at Watlington, Kent. *Proceedings of the Geologists' Association*, 66(4), 293-296.
- Kormos, T. (1911). Pliocene fossil assemblage from Polgárdi. *Földtani Közlemény*, 41, 48-64.
- Kotsakis, T., Abbazzi, L., Angelone, C., Argenti, P., Barisone, G., Fanfani, F., Marcolini F., & Masini, F. (2003). Plio-Pleistocene biogeography of Italian mainland micromammals. *Deinsea*, 10(1), 313-342.
- Koufos, G. D., Vassiliadou, K. V., Koliadimou, K. K., & Syrides, G. E. (2001). Early Pleistocene small mammals from Marathoussa, a new locality in the Mygdonia basin, Macedonia, Greece. *Deinsea*, 8(1), 49-102.
- Kowalski, K. (1958). Altpleistozäne Kleinsäugerfauna von Podumci in Norddalmatien: Staropleistocenska fauna malih Sisavaca iz Podumca u sjev. Dalmaciji. *Jugoslavenska akademija znanosti i umjetnosti*.
- Kowalski, K. (1972): Studies on Raj Cave near Kielce (Poland) and its deposits. *Folia Quaternaria*, 41: 45-59.
- López-García, J. M., Blain, H. A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S., & Vaquero, M. (2011). Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios*, 44(2-3), 253-269.
- Malez, M., & Rabeder, G. (1984). Neues Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung Podumci 1 in Norddalmatien (Kroatien, Jugoslawien). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*, 11, 439-510.
- Marković, Z., Pavlović, C. (1991). Prvi rezultati istraživanja faune Vrelskepećine (Bela palanka, Srbija). *Geološki Anali Balk, Puluostrva*, 55(1), 221-230.
- Masini, F., Giannini, T., Abbazzi, L., Fanfani, F., Delfino, M., Maul, L. C., & Torre, D. (2005). A latest Biharian small vertebrate fauna from the lacustrine succession of San Lorenzo (Sant'Arcangelo Basin, Basilicata, Italy). *Quaternary International*, 131(1), 79-93.
- Maul, L. (1990). Biharische Kleinsäugerfunde von Untermaßfeld, Voigtstedt und Süßenborn und ihre chronologische Stellung im Rahmen der biharischen Micromammalia-Faunen Europas (Doctoral dissertation).
- Maul, L. C., & Parfitt, S. A. (2010). Micromammals from the 1995 Mammoth Excavation at West Runton, Norfolk, UK: Morphometric data, biostratigraphy and taxonomic reappraisal. *Quaternary international*, 228(1-2), 91-115.

- Maul, L., & Rzebik-Kowalska, B. (1998). A record of *Macroneomys brachygnathus* Fejfar, 1966 (Mammalia, Insectivora, Soricidae) in the early Middle Pleistocene (late Biharian) locality of Voigtstedt (Germany) and the history of the genus *Macroneomys*. *Acta zoologica cracoviensia*, 41(1).
- Mein, P., Moissenet, E., & Adrover, R. (1990). Biostratigraphie du Néogène Supérieur du bassin de Teruel. *Bioeventos y sucesiones faunísticas en el Terciario continental iberico*, 23, 121-139.
- Mészáros, L. (2000). New results for the Late Miocene Soricidae stratigraphy in the Pannonian Basin. *Newsletters on Stratigraphy*, 1-11.
- Mészáros, L. (2004). Taxonomical revision of the Late Würm *Sorex* (Mammalia, Insectivora) remains of Hungary, for proving the presence of an alpine ecotype in the Pilisszántó Horizon. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis, Sectio Geologica*, 34, 9-25
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Suárez, E. M., & Freudenthal, M. (2010). Soricidae (Soricomorpha, Mammalia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Guadix Basin, Southern Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(2), 535-546.
- Parfitt, S. A., & Harrison, D. L. (2011). New material of the shrew *Macroneomys FEJFAR*, 1966 (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae) from the British early Middle Pleistocene, with comments on its palaeobiology and European range. *Acta Zoologica Cracoviensia-Series A: Vertebrata*, 54(1-2), 31-37.
- Pasa, A. (1947). I mammiferi di alcune antiche breccie veronesi. *La tipografica veronese*, 1, 1-111.
- Pasa, A. (1952). Mammiferi fossili della breccia di Montorio presso Verona. *Atti dell'Accademia di Agricoltura, Scienze e Lettere di Verona*, 6(2), 1-20.
- Pazonyi, P., Virág, A., Gere, K., Botfalvai, G., Sebe, K., Szentesi, Z., Mészáros, L., Botka, D., Gasparik, M., & Korecz, L. (2018). Sedimentological, taphonomical and palaeoecological aspects of the late early Pleistocene vertebrate fauna from the Somssich Hill 2 site (South Hungary). *Comptes Rendus Palevol*, 17(4-5), 296-309.
- Petényi, S. J. (1864). Geological and palaeontological description of the Beremend limestone quarry. Posthumus works. *Magyar Tudományos Akadémia kiadása* 1, 35–81.
- Popov, V. V. (1984). Small Mammals (Mammalia-Insectivora, Rodentia, Lagomorpha) from Late Pleistocene Deposits in Mecha Dupka Cave (the Western Balkan Mountain). I. Taphonomy, Paleocological and Zoogeographical Peculiarities of the Fauna. *Acta zoologica bulgarica*, 24, 35-44.
- Rabeder, G. (1972). Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). *Annalen des naturhistorischen Museums in Wien*, 375-474.
- Rabeder, G. (1992). Standard profile and chronology of Nixloch cave sediments. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung*, 8, 223-225.
- Rădulescu, C., & Samson, P. (1985). Pliocene and Pleistocene mammalian biostratigraphy in southeastern Transsylvania (Romania). *Travaux de l'Institut de Spéologie "Émile RACOVITZA"*, 24, 85-95.
- Rădulescu, C., & Samson, P. (1992). Chronologie et paléoclimatologie de trois grottes des Carpates Orientales (Roumanie) d'après les Mammifères. 1. Micromammifères. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Émile RACOVITZA"*, 31, 95-104.
- Reumer, J. W. F. (1984). Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica*, 73, 1-173.
- Reumer, J.W.F., 1996. Quaternary Insectivora (Mammalia) from southwestern France. *Acta zoologica cracoviensia*, 39, 413–426.
- Reumer, J.W.F., & Doukas, C. S. (1985). Early Pleistocene Insectivora (Mammalia) from Tourkobounia (Athens, Greece). *Proceedings of the Koninklike Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series B. Palaeontology, geology, physics and chemistry*, 88 (1), 111-121.

- Roe, H. M., Coope, G. R., Devoy, R. J., Harrison, C. J., Penkman, K. E., Preece, R. C., & Schreve, D. C. (2009). Differentiation of MIS 9 and MIS 11 in the continental record: vegetational, faunal, aminostratigraphic and sea-level evidence from coastal sites in Essex, UK. *Quaternary Science Reviews*, 28(23-24), 2342-2373.
- Rofes, J., & Cuenca-Bescos, G. (2006). First evidence of the Soricidae (Mammalia) *Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864) in the Pleistocene of north Iberia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 112(2), 301.
- Rzebik-Kowalska, B. (1981). The Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. IV. Soricidae: *Neomysorex* ng and *Episoriculus Ellerman et Morrison-Scott*, 1951. *Acta zoologica cracoviensia*, 25(8), 227-250.
- Rzebik-Kowalska, B. (1982). Insectivora. Pp. 39-40 in: Kozłowski, J.K. (ed.): Excavation in the Bacho Kiro Cave. *Pan'stwowe Wydawnictwo Naukowe*, Warszawa.
- Rzebik-Kowalska, B. (1988). Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quaternary of Morocco and Algeria. *Folia Quaternaria* 57, 51-90.
- Rzebik-Kowalska, B. (1991). Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. VIII. Soricidae: *Sorex Linnaeus*, 1758, *Neomys Kaup*, 1829, *Macroneomys Fejfar*, 1966, *Paenelinnoecus Baudelot*, 1972 and Soricidae indeterminata. *Acta zoologica cracoviensia*, 34(2).
- Rzebik-Kowalska, B. (1994). Pliocene and Quaternary Insectivora (Mammalia) of Poland. *Acta zoologica cracoviensia*, 37(1).
- Rzebik-Kowalska, B. (2000). Insectivora (Mammalia) from the Early and early Middle Pleistocene of Betfia in Romania. I. Soricidae *Fischer von Waldheim*, 1817. *Acta zoologica cracoviensia*, 1(43), 1-53.
- Rzebik-Kowalska, B. (2002). The Pliocene and Early Pleistocene Lipotyphla (Insectivora, Mammalia) from Romania. *Acta zoologica cracoviensia*, 45(2), 251-281.
- Rzebik-Kowalska, B. (2008). Insectivores (Soricomorpha, Mammalia) from the Pliocene and Pleistocene of Transbaikalia and Irkutsk region (Russia). *Quaternary International*, 179(1), 96-100.
- Rzebik-Kowalska, B. (2013). *Sorex bifidus* n. sp. and the rich insectivore mammal fauna (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia) from the Early Pleistocene of Żabia Cave in Poland. *Palaeontologia Electronica*, 16(2/12A), 1-35.
- Rzebik-Kowalska, B. & Popov, V.V. (2005). Bulgaria. Pp. 31-35 in: van den Hoek Ostende, L.W., Doukas, C.S. & Reumer, J.W.F. (eds). The Fossil Record of the Eurasian Neogene Insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I. *Scripta Geologica Special Issue*, 5.
- Rzebik-Kowalska, B., & Rekovets, L. I. (2016). New data on Eulipotyphla (Insectivora, Mammalia) from the Late Miocene to the Middle Pleistocene of Ukraine. *Palaeontologia Electronica*, 19(1), 1-31.
- Sala, B. (1990). Loess fauna in deposits of shelters and caves in the Veneto region and examples in other region of Italy. Pp. 139-149 in: Cremaschi, M. (ed.): The loess in Northern and Central Italy, *Quaderni di Geodinamica Alpina e Quaternaria*, 1.
- Samson, P., Rădulescu, C. (1972). Découverte de dépôts à faune mindélienne dans les grottes de la Dobrogea centrale. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Émile RACOVITZA"*, 11, 317-326.
- Sarasin, K. F., & Stehlin, H. G. (1924). *Die Magdalénien-Station bei Ettingen (Baselland)*. Kommissionsverl. Fretz.
- Sesé, C. (1994). Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small mammals of Spain. *Geobios* 27, 753-767.
- Sesé, C., & Villa, P. (2008). Micromammals (rodents and insectivores) from the early Late Pleistocene cave site of Bois Roche (Charente, France): Systematics and paleoclimatology. *Geobios*, 41(3), 399-414.

- Schaefer, H. (1975a): Die Spitzmause der Hohen Tatra seit 30 000 Jahren (Mandibular-Studie). *Zoologische Anzeiger*, 195(1-2), 89–111.
- Sickenberg, O. (1939). Die Insektenfresser, Fledermäuse und Nagetiere der Höhlen von Goyet (Belgien). *Bull. Int. Scienc. Naturelles Belg.*, 15(19), Brusel.
- Siori, M. S., Boero, A., Carnevale, G., Colombero, S., Delfino, M., Sardella, R., & Pavia, M. (2014). New data on Early Pleistocene vertebrates from Monte Argentario (Central Italy). Paleoeological and biochronological implications. *Geobios*, 47(6), 403-418.
- Stampfli, H. R. (1959). Die Tierfunde (Säugetiere und Vögel) (Die „Kastel-höhle“; Jahrb. Solothurn. Gesch. 32). *Magdalénienstation Lausnitz*, 103.
- Storch, G. (1978): Die turoalische Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland). 2. Mammalia: Insectivora. *Senckenbergiana lethaea*, 58 (6), 421-449.
- Stuart, A. J. (1995). Insularity and Quaternary vertebrate faunas in Britain and Ireland. *Geological Society, London, Special Publications*, 96(1), 111-125.
- Terzea, E. (1971). Les Micromammifères quaternaires de deux grottes des Carpates roumaines. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Émile RACOVITZA"*, 10, 279-300.
- Terzea, E. (1974). Les mammifères quaternaires de la grotte "Peștera Bursucilor" et quelques remarques sur les dipodidés. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Émile RACOVITZA"*, 13, 105-116.
- Terzea, E. (1994). Fossiliferous sites and the chronology of mammal faunas at Betfia (Bihor Romania). *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 34, 467-485.
- Tobien, H. (1980). Säugerfaunen von der Grenze Pliozän/Pleistozän in Rheinhessen. 1. Die Spaltenfüllungen von Gundersheim bei Worms. *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen*, 8, 209-218.
- Topachevsky, V. A. (1961). Novyi Pliotsenovykh vid vykhukholi iz predkavkazya. *Paleontologicheskij Zhurnal*, 4, 131-137.
- van den Hoek Ostende, L.W. & Furió, M. (2005). Spain. Pp. 149-274 in: van den Hoek Ostende, L.W., Doukas, C.S. & Reumer, J.W.F. (eds). The Fossil Record of the Eurasian Neogene Insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I. *Scripta Geologica Special Issue*, 5.
- van der Meulen, A. J. (1973). Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, 17, 1-144.
- van Kolfschoten, T. (1990). The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the middle Rhine Area (Western Germany) during the late Middle Pleistocene. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*, 43(3): 1-69.
- van Kolfschoten, T. (2014). The Palaeolithic locality Schöningen (Germany): a review of the mammalian record. *Quaternary International*, 326, 469-480.
- van Kolfschoten T., & Turner E. (1996). Early Middle Pleistocene mammalian faunas from Kärlich and Miesenheim I and their biostratigraphical implications. Pp. 227-253 in: Turner E. (ed.). The early Middle Pleistocene in Europe, Balkema, Rotterdam.
- Vasileiadou, K., Konidaris, G., & Koufos, G. D. (2012). New data on the micromammalian locality of Kessani (Thrace, Greece) at the Mio-Pliocene boundary. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92(2), 211-237.
- Vervoort-Kerkhoff, Y., & van Kolfschoten, T. (1988). Pleistocene and Holocene mammalian faunas from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands). *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, 25(1), 87-98.

- Von Koenigswald, W., & Müller-Beck, H. (1975). Das Pleistozän der Weinberghöhlen bei Mauern (Bayern). *Quartär*, 26, 107-118.
- Von Koenigswald W., & Schmidt-Kittler, N. (1972). Eine Wirbeltierfauna des Riss/Würm-Interglazials von Erk- enbrechtsweiler (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, 12, 143-147.
- Wilczyński, J., Miękina, B., Lipecki, G., Lõugas, L., Marciszak, A., Rzebik-Kowalska, B., Stworzewicz, E., Szyndlar, Z., & Wertz, K. (2012). Faunal remains from Borsuka Cave—an example of local climate variability during Late Pleistocene in southern Poland. *Acta zoologica cracoviensia*, 55(2), 131-155.
- Zaitsev, M. V., & Baryshnikov, G. F. (2002). Pleistocene Soricidae (Lipotyphla, Insectivora, Mammalia) from Treugolnaya Cave, Northern Caucasus, Russia. *Acta zoologica cracoviensia*, 45(2), 283-305.
- Zaitsev, M. V., & Osipova, V. A. (2004). Insectivorous mammals (Insectivora) of the late Pleistocene in the northern Caucasus. *Zoologicheskii zhurnal*, 83(7), 851-868.
- Ziegler, R., Dahmann, T., Reumer, J. W. F. & Storch, G. (2005). Germany. Pp. 61-98 in: van den Hoek Ostende, L. W., Doukas, C. S. & Reumer, J. W. F. (eds). The Fossil Record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I., *Scripta Geologica Special Issue 5*.
- Ziegler, R., & Daxner-Höck, G. (2005). Austria. Pp. 11-29 in: van den Hoek Ostende, L. W., Doukas, C. S. & Reumer, J. W. F. (eds). The Fossil Record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I., *Scripta Geologica Special Issue 5*.

7. Příloha

Tabulka 1: Lebeční měření *Neomys milleri* (upr. dle Spitzenberger a Bauer 2001)

Zkratky: 1: věková skupina nar. říjen-listopad, 2: věková skupina nar. říjen/listopad-březen, 3: věková skupina nar. březen-prosinec, Mand: délka mandibuly, CorH: výška svalového výběžku, M₁M₃: délka spodní řady molárů, Cbl: kondylobasální délka, SCW: šířka mozkovny, SCH: délka mozkovny. Uvedené hodnoty jsou v jednotkách mm.

1	Samci					Samice				
	Mean	s	min	max	n	Mean	s	min	max	n
Mand	10,49	0,31	9,90	11,50	36	10,56	0,24	9,90	11,00	59
CorH	4,28	0,14	4,00	4,60	35	4,31	0,12	4,00	4,50	59
M ₁ M ₃	4,29	0,11	4,10	4,50	36	4,30	0,11	4,00	4,50	60
Cbl	19,65	0,38	19,10	20,40	27	19,78	0,39	18,90	20,50	44
SCW	9,89	0,21	9,50	10,30	20	9,98	0,30	9,30	10,60	38
SCH	6,23	0,21	5,90	6,60	15	6,26	0,23	5,80	6,70	35
2	Mean	s	min	max	n	Mean	s	min	max	n
Mand	10,58	0,31	10,20	10,90	5	10,68	0,41	9,90	11,20	12
CorH	4,30	0,10	4,20	4,40	5	4,32	0,14	4,10	4,60	12
M ₁ M ₃	4,32	0,04	4,30	4,40	5	4,31	0,08	4,20	4,40	12
Cbl			19,00	20,00	4	20,06	0,40	19,30	20,40	7
SCW			9,60	10,30	4	10,15	0,21	9,80	10,40	6
SCH			6,00	6,40	4	6,07	0,19	5,90	6,40	6
3	Mean	s	min	max	n	Mean	s	min	max	n
Mand	10,53	0,26	9,90	10,90	27	10,63	0,21	10,30	11,00	13
CorH	4,27	0,11	4,00	4,50	27	4,36	0,07	4,30	4,50	13
M ₁ M ₃	4,23	0,10	4,00	4,40	27	4,23	0,09	4,10	4,40	13
Cbl	19,92	0,36	19,30	20,50	20	20,15	0,41	19,50	20,70	11
SCW	10,17	0,30	9,50	10,60	19	10,24	0,16	10,00	10,50	10
SCH	6,26	0,15	6,00	6,50	17	6,13	0,19	5,80	6,40	10

Tabulka 2: Lebeční měření *Neomys fodiens* (upr. dle Spitzenberger a Bauer 2001)

Zkratky viz. Tabulka 1.

1	Samci					Samice				
	Mean	s	min	max	n	Mean	s	min	max	n
Mand	11,25	0,38	10,40	12,30	62	11,38	0,35	10,30	12,30	88
CorH	4,82	0,19	4,40	5,30	62	4,88	0,20	4,50	5,40	88
M ₁ M ₃	4,48	0,16	3,70	4,80	62	4,53	0,14	4,20	4,90	89
Cbl	20,90	0,56	19,70	22,20	42	20,97	0,50	19,70	22,00	67
SCW	10,71	0,38	9,60	11,40	39	10,75	0,37	9,90	11,60	59
SCH	6,51	0,23	6,10	7,00	35	6,57	0,28	5,80	7,10	56
2	Mean	s	min	max	n	Mean	s	min	max	n
Mand			11,10	11,70	3	11,48	0,19	11,20	11,70	12
CorH			5,00	5,30	2	4,88	0,19	4,60	5,20	12
M ₁ M ₃			4,40	4,60	3	4,59	0,17	4,30	4,80	12
Cbl			20,00	20,90	2	20,96	0,35	20,50	21,60	11
SCW			10,30	10,90	2	10,75	0,16	10,40	10,90	11
SCH			5,90	6,30	2	6,42	0,29	6,00	6,90	10
3	Mean	s	min	max	n	Mean	s	min	max	n
Mand	11,24	0,37	10,60	12,00	34	11,47	0,22	11,10	12,00	22
CorH	4,83	0,22	4,40	5,30	34	4,97	0,19	4,70	5,60	22
M ₁ M ₃	4,44	0,14	4,10	4,70	34	4,47	0,22	4,10	4,70	22
Cbl	21,04	0,46	20,20	22,20	28	21,18	0,31	20,50	21,90	18
SCW	10,88	0,39	10,20	11,90	29	10,86	0,31	10,30	11,30	17
SCH	6,51	0,24	6,10	7,00	28	6,47	0,27	5,80	6,90	17

Tabulka 3: Přehled materiálu Neomys (MNI-minimální počet jedinců) z vrstevných sledů současného cyklu ve sbírkách PřF UK

Lokalita	Vrstva	<i>Neomys anomalus</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Neomys</i> sp.	Lokalita	Vrstva	<i>Neomys anomalus</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Neomys</i> sp.
ČR					Slovensko				
Barová	6			1	Červeného muže	4a			1
Býčí	8c	1			Červeného muže	4b			1
Býčí	8b	1			Červeného muže	5	1		
Býčí	8a	2			Peskô	13			
Býčí	7a	3			Peskô	8	1		
Býčí	6b	1			Peskô	7b	1		
Býčí	6a	2			Peskô	7a	1		
Býčí	5b	2			Peskô	6	2		
Býčí	5a	3			Peskô	5			
Býčí	4b	6			Peskô	4b	1		
Býčí	4a	5			Nový III	3			1
Býčí	3c	5			Muráň 3	3	1		
Býčí	3a	4			Maštalná	9			1
Býčí	2b	3	2		Maštalná	8			1
Býčí	2a	1			Maštalná	4	1		1
Průchodnice	2			1	Martinček/Mních	D	1		
Skalice I	7			1					
Soví	23			1					
Soví	34	1							
Soví	36			1					
Soví	37			1					
Srnčí	3			1					
Zazděná	1			1					
					Celkem vzorků		23	15	1
					MNI		40	9	1

Tabulka 4: Přehled evropských fosilních dokladů rodu Asoriculus, Macroneomys a Neomys (na CD).