



Prohlašuji, že jsem bakalářkou práci, Diverzita, rozšíření a genetická struktura tribu Pipistrellini, zpracovala sama a uvedla jsem všechny použité prameny. Souhlasím, aby moje bakalářská práce byla zveřejněna v souladu s § 47b Zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách.

V Praze 10. 5. 2012

.....

## Obsah

<b>Abstrakt</b> .....	<b>4</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>5</b>
<b>1. Úvod</b> .....	<b>6</b>
<b>1. Čeleď Vespertilionidae</b> .....	<b>7</b>
<b>3. Fylogenetika čeledi Vespertilionidae</b> .....	<b>7</b>
<b>4. Fylogenetika podčeledi Vespertilioninae</b> .....	<b>10</b>
<b>5. Fylogenetika <i>Pipistrellus</i>-like bats</b> .....	<b>13</b>
<b>6. Tribus Pipistrellini</b> .....	<b>16</b>
<b>6.1. Fylogenetika</b> .....	<b>16</b>
<b>6.2. Distribuce</b> .....	<b>18</b>
<b>6.3. Fosilní záznam</b> .....	<b>20</b>
<b>6.4. Fylogeografie</b> .....	<b>21</b>
<b>7. Migrace</b> .....	<b>24</b>
<b>7. 1. Populační struktura a migrace u tribu Pipistrellini</b> .....	<b>26</b>
<b>Poděkování</b> .....	<b>29</b>
<b>Seznam použité literatury</b> :.....	<b>29</b>
<b>Příloha: Areály výskytu tribu Pipistrellini</b> .....	<b>35</b>

## **Abstrakt**

Tato literární rešerše diskutuje fylogenetické vztahy v rámci čeledi Vespertilionidae, s podrobným zaměřením na tribus Pipistrellini a následně vztahy jednotlivých rodů a druhů uvnitř tohoto tribu. Obsahuje historický přehled snahy o rozřešení fylogenetických vztahů uvnitř taxonu nejprve na základě morfologických studií, porovnání karyotypu a nejnověji na základě genetických markerů. Mitochondriální genetické markery jsou užitečné při studiu fylogeografie, jak tato práce ukazuje na příkladu druhového komplexu *Pipistrellus pipistrellus* s.l. a na druzích *Nyctalus azoreum*, *Nyctalus leisleri*, *Nyctalus noctula* a *Pipistrellus abramus*. Dále tato práce popisuje současnou distribuci jednotlivých taxonů tribu, fosilní záznam a migrační chování evropských temperátních druhů, dané do souvislosti s jejich populační strukturou (též studovanou u některých druhů pomocí mtDNA a mikrosatelitů) a v příloze zobrazuje areály rozšíření všech pěti rodů tribu Pipistrellini.

**Klíčová slova:** Pipistrellini, fylogenetika, fylogeografie, distribuce, populační struktura

## **Abstract**

This literature review discusses phylogenetic relationships within the family Vespertilionidae with a detailed focus on tribus Pipistrellini relations and then the individual genera and species within this tribe. A historical summary of efforts to resolve the phylogenetic relationships within the taxon first on the basis of morphological studies, comparison of karyotype and most recently on the basis of genetic markers. Mitochondrial genetic markers are useful in studying phylogeography, as this paper shows on the example of the *Pipistrellus* species complex and on species *Nyctalus azoreum*, *Nyctalus leisleri*, *Nyctalus noctula* and *Pipistrellus abramus*. Furthermore, this work describes the current distribution of individual taxa of tribe, the fossil record and migration behavior of European temperate species in the context of their population structure (also studied in some species using mtDNA and microsatellites) and Annex shows the areas extending all five genera Pipistrellini tribe.

**Key words:** Pipistrellini, phylogenetics, phylogeography, distribution, population structure

## 1. Úvod

Tribus Pipistrellini, patřící do čeledi Vespertilionidae, podčeledi Vespertilioninae, je z hlediska vývojových vztahů velice zajímavou skupinou. Vzhledem k značné morfologické podobnosti jednotlivých druhů, není rekonstrukce jejich fylogeneze nijak snadnou záležitostí. O rozřešení evoluční historie jednotlivých linií se pokouší autoři na základě rozličných metod, od klasické morfologie po srovnání karyotypu a užití genetických markerů, již více než sto let, a ačkoliv dosáhli velkých pokroků, nedá se říci, že by současná představa o fylogenetických vztazích (nejen v rámci tribu Pipistrellini, ale i v celé čeledi Vespertilionidae) byla definitivní. Tento tribus zahrnuje v současné době podle Simmons (2005) celkem 48 druhů v pěti rodech (tato čísla se však vzhledem k nejasné taxonomii mohou měnit) obývajících všechny kontinenty s výjimkou S a J Ameriky a Antarktidy.

Tento tribus obsahuje také množství druhů o jejichž fylogenezi, fylogeografii a ekologii obecně je toho známo jen velmi málo. Toto platí především pro tropické druhy tribu, pro které téměř neexistují detailnější informace, tato práce tak pojednává hlavně o evropských druzích. Cílem této práce je shrnout a propojit ve smysluplný celek současné poznatky o fylogenetice, fylogeografii, populační struktuře a migračním chování na příkladech jednotlivých druhů tribu.

## 1. Čeleď Vespertilionidae

Čeleď netopýrovití (Vespertilionidae) je největší skupinou řádu Chiroptera, čítající více než 350 druhů ve více než 40 rodech, a představuje tak asi jednu třetinu všech žijících druhů netopýrů (Corbet & Hill 1991).

Jsou rozšířeni na kontinentech celého světa s výjimkou Antarktidy. Původem této čeledi je pravděpodobně kontinent Laurasie (Teeling et al. 2005). Paleontologický záznam u této evolučně a ekologicky velmi úspěšné skupiny sahá od středního Eocénu do současnosti v Evropě, pozdního Oligocénu po současnost v Severní Americe, středního Miocénu po současnost v Africe a Asii, a od Pleistocénu po současnost v západní Indii, Jižní Americe a Australasii (Koopman 1984).

Až na nepatrné výjimky se jedná o hmyzožravce s ancestrální strategií vzdušného lovectví. Mají dokonale vyvinutou FM echolokaci, vydávanou tlamou, nos bez nápadných výrůstků a ucho na spodním okraji kryté tragem.

Ačkoli Vespertilionidae jsou typickými obyvateli jeskyní, osidlují i jiné, velmi rozmanité úkryty, jako jsou například dutiny stromů, štoly, budovy, skalní štěrbin, opuštěná ptačí hnízda, duté bambusy či mladé listy banánovníku.

V klidu se nebalí do létací blány, křídla mají složená podél těla. Vyvinuly se u nich sociální systémy různých typů, časté jsou samicemi tvořené mateřské kolonie. Chladnou část roku v temperátním pásu přečkávají ve stavu hibernace, některé druhy migrují.

## 3. Fylogenetika čeledi Vespertilionidae

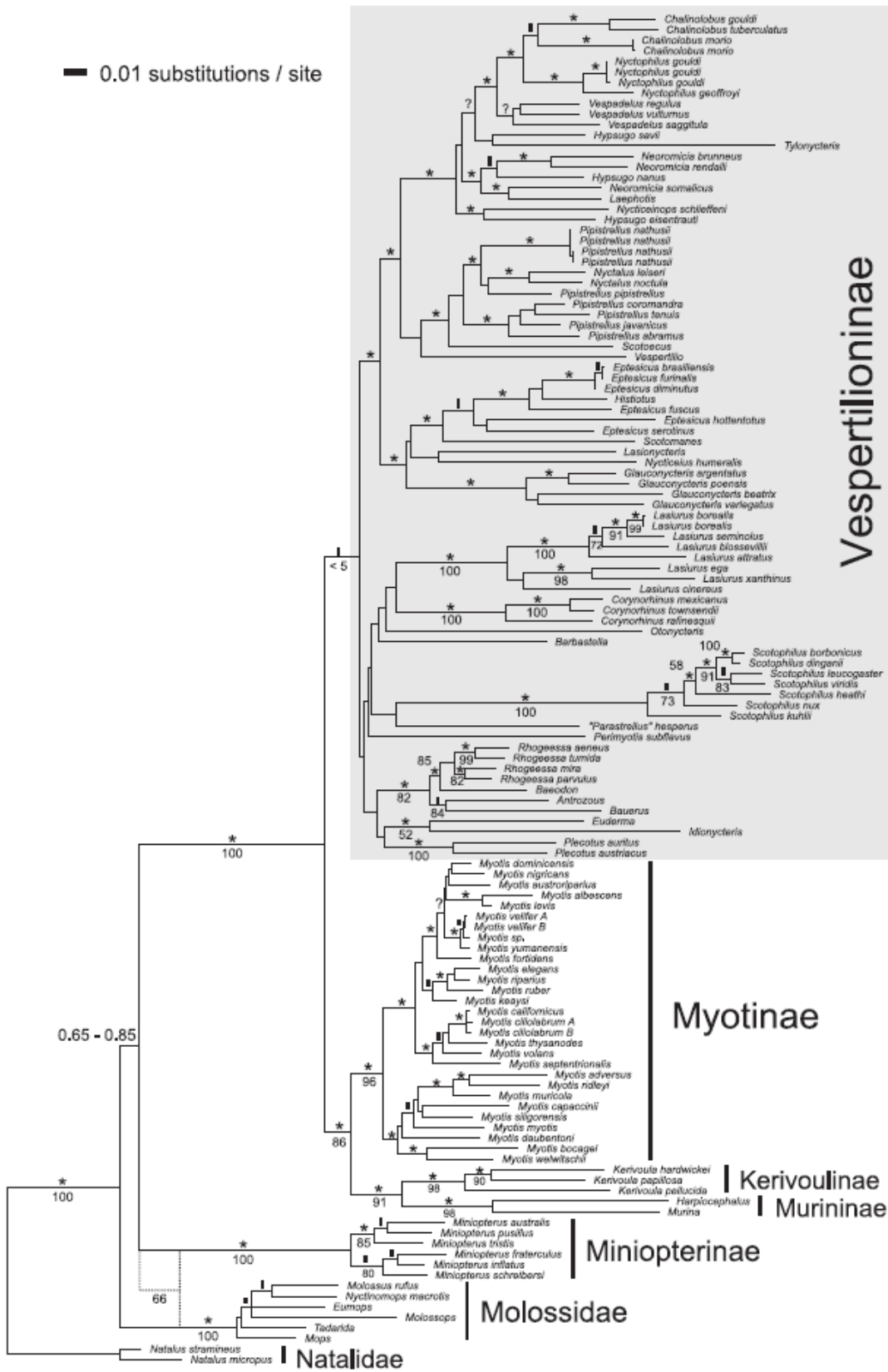
Podle současných molekulárních prací, z nichž nejvýznamnější je komplexní srovnávací studie, kterou provedli Steven R. Hooper a Ronald A. Van Den Bussche (2003) na základě tří genů mtDNA, tvoří Vespertilionidae společně s Molossidae a Natalidae nadčeleď Vespertilionoidea, s čeledí Natalidae jako bazální linií (Hooper et al. 2003, Teeling et al. 2003, Hooper a Van Den Bussche 2003), přičemž jedna z těchto studií podporuje vyjmutí rodu *Miniopterus* z čeledi Vespertilionidae a jeho zařazení do vlastní čeledi, Miniopteridae, v rámci nadčeledi Vespertilionoidea (Hooper & Van Den Bussche 2003).

Samotní Vespertilionidae se tradičně dělili na čtyři podčeledi: Murininae, Kerivoulinae,

Nyctophilinae a Vespertilioninae. Další studie ukazují, že toto rozdělení nemá platnost: monofylie byla prokázána pouze u podčeledí Murininae a Kerivoulinae (Hooper & Van Den Bussche 2003), naopak čeleď Nyctophylinae (a tedy ani tribus Nyctophilini) nemá podporu (Koopman 1985) a podle mitochondriálních dat leží rod *Nyctophilus* uvnitř kladu *Pipistrellus*-like bats (Hooper & Van Den Bussche 2003).

Vespertilioninae je parafyletickou skupinou vzhledem k Murininae a Kerivoulinae, jeden z jeho rodů, *Myotis*, dříve řazený do tribu Myotini, je prokazatelně odlišný od Vespertilioninae, sesterský ke kladu Kerivoulinae + Murininae (Hooper & Van Den Bussche 2003) a je řazen do vlastní podčeledi Myotinae (Volleth & Heller 1994). Pod rod *Myotis* spadal dříve mimo jiné i podrod *Cistugo*, který následně získal rodový status (Rautenbach et al. 1993), zůstávalo však nejasné zda reprezentuje ancestrální linii v rámci Vespertilionidae nebo zda tvoří vlastní čeleď (Stadelmann et al. 2004). Na základě studie, kterou uskutečnili Lack et al. (2010), byla pro rod *Cistugo* vytvořena čeleď Cistugonidae.

■ 0.01 substitutions / site



Obr. 1. Vztahy uvnitř čeledi Vespertilionidae vytvořené na podkladě sekvencí mtDNA (geny 12S rRNA, tRNA<sup>Val</sup> a 16S rRNA) pomocí Bayesiánské analýzy. Podle Hoofera & Van Den Bussche (2003).

#### 4. Fylogenetika podčeledi Vespertilioninae

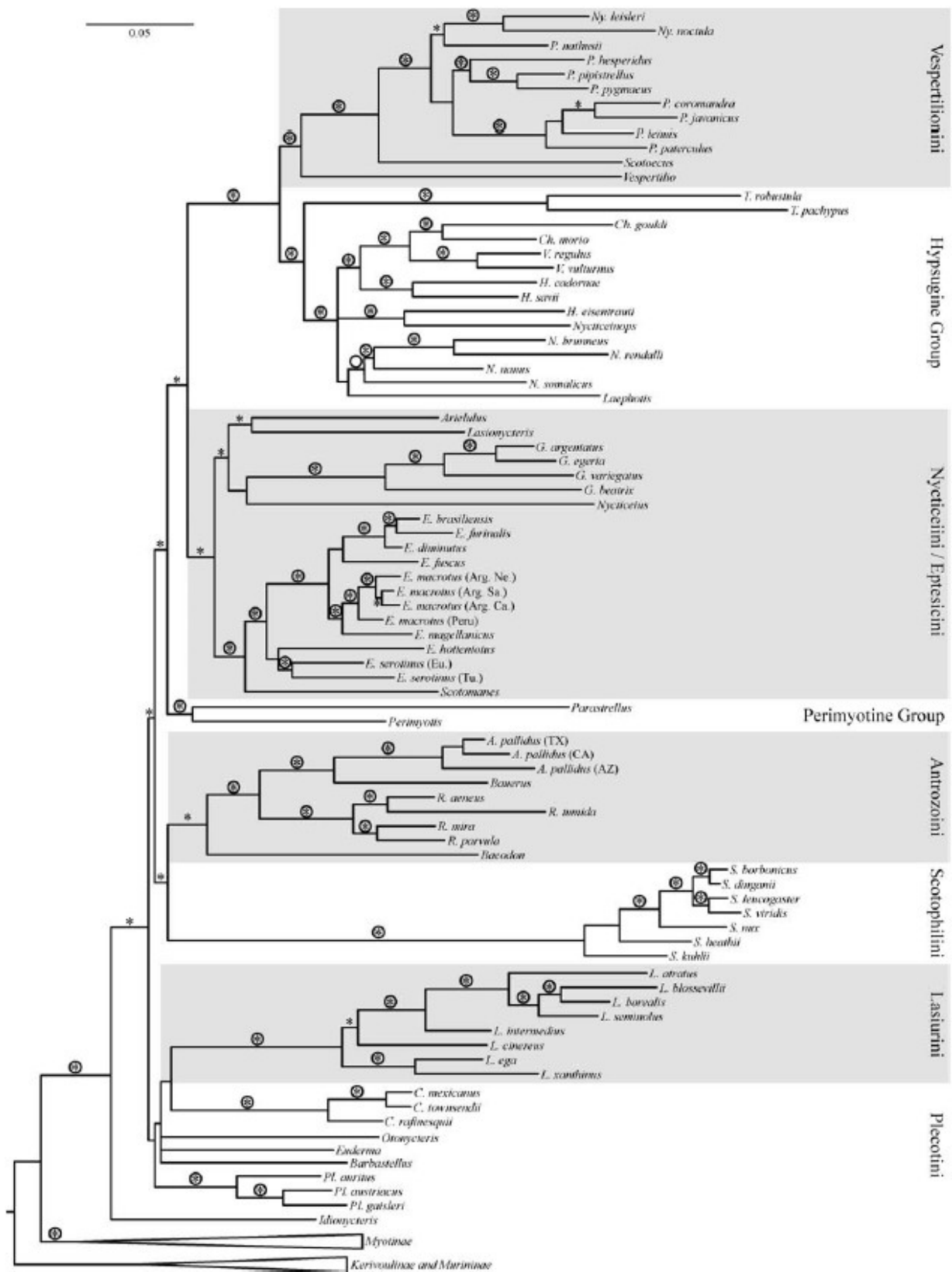
Fylogenetické vztahy podčeledi Vespertilioninae byly často zkoumány pomocí srovnávací morfologie, ovšem výsledky těchto srovnání komplikují homoplázie, proto se využívají metody porovnávání karyotypu a analýza mitochondriálních a nukleárních genů. Vespertilioninae představují komplex blízce si příbuzných druhů s celosvětovým rozšířením, jejichž odlišení není snadné, především kvůli předpokládané rychlé radiaci hlavních linií v časně evoluční historii této podčeledě (Lack & Van den Bussche 2010).

Základy moderní klasifikace této skupiny položil Tate (1942), ve snaze rozřešit fylogenetické vztahy uvnitř skupiny rozdělil rody podčeledi Vespertilioninae na základě morfologie do tribů Lasiurini (Tate 1942), Nycticeiini (Gervais 1855), Pipistrellini (Tate 1942), Plecotini (Gray 1866) a Myotini (Tate 1942). Hill and Harrison (1987) na základě srovnávací studie bakula rozlišili Scotophilini, Volleth and Heller (1994) rozlišili srovnáním karyotypu tribus Eptesicini. Další triby tvořili Vespertilionini (Gray 1821), Nyctophylini (Peters 1865) a Antrozoini (Miller 1907) (Roehrs et al. 2010).

Rody patřící pod tyto triby byly v minulosti mnohokrát přeskupeny a také molekulárně - taxonomické studie posledních let pozměnily tuto klasifikaci. Status tribů Nyctophilini, v rámci podčeledi Nyctophilinae, a Myotini byl již zmíněn výše. Monofylie byla na základě mitochondriální DNA prokázána u tribů Lasiurini s rodem *Lasiurus*, Scotophilini s rodem *Scotophilus*, Antrozoini s rody *Antrozous*, *Bauerus* a rody *Baeodon* a *Rhogeessa*, které byly dříve řazeny k Nycticeiini, nejistá je monofylie tribu Plecotini a nevyřešená zůstala pozice rodu *Otonycteris* (Hooper & Van Den Bussche 2003, Roehrs et al. 2010). Tribe Nycticeiini tak, jak byl tradičně rozpoznávám, s rody *Otonycteris*, *Rhogeessa*, *Baeodon*, *Scotomanes*, *Scotoecus*, *Scoteinus*, *Scotophilus* a *Nycticeius* (Tate 1942) není přirozeným taxonem, jak naznačovaly i studie bakula (Hill & Harrison 1987) a karyotypu (Volleth & Tidemann 1991; Volleth & Heller 1994; Volleth et al. 2006), ale obsahuje rody *Glauconycteris*, *Lasionycteris*, *Nycticeius*, *Scotomanes* a *Eptesicus* (Hooper & Van Den Bussche 2003). Pojmenování tohoto tribu

Nycticeiini ale je v rozporu s výsledky pro nukleární DNA, které podporují vyjmutí rodu *Nycticeus* z tohoto tribu a jeho následné přejmenování na Eptesicini (Roehrs et al. 2010) a nestabilní postavení tohoto rodu potvrzuje i další studie (Roehrs et al. 2011). Roehrs (2010) dále na základě nukleárních markerů navrhuje vytvoření dvou zatím nepojmenovaných skupin v rámci Vespertilioninae, “perimyotine group“ pro druhy *Parastrellus hesperus* a *Perimyotis subflavus* a “hypsugine group“ pro rody *Chalinolobus*, *Hypsugo*, *Laephotis*, *Neoromicia*, *Nycticeinops*, *Tylonycteris* a *Vespedalus*.

Takto vypadají výsledky studií posledních let, ovšem definitivní podoba kladogramu, který by reflektoval skutečné fylogenetické vztahy uvnitř Vespertilioninae je otázkou dalšího výzkumu. Důvodem, proč jsou tyto vztahy uvnitř skupiny (přes velké množství molekulárních dat vygenerovaných za tímto účelem) stále nerozřešené, je nejspíše vysoká mutační rychlost čeledi Vespertilionidae, s nejrychleji mutujícími liniemi uvnitř podčeledi Vespertilioninae, ve srovnání s jinými čeleděmi letounů (Lack & Van Den Bussche 2010).



Obr. 2. Fylogram znázorňující vztahy v rámci podčeledi Vespertilioninae vytvořené na základě kombinace ribozomální DNA (geny 12S rRNA, tRNA<sup>Val</sup> a 16S rRNA) a nukleární DNA (geny APOB, DMP1, RAG2, PRKCI, STAT5A, THY) zpracované Bayesiánskou analýzou. Podle Roehrs et al. (2010).

## 5. Fylogenetika *Pipistrellus*-like bats

Tuto skupinu morfologicky si velmi podobných druhů jako první detailněji popsal a rozlišil Tate (1942), charakterizoval ji podle typicky zkráceného rostra a zubního vzorce, kde se redukuje počet premolárů, bez dalších nápadných znaků, a umístil všechny takto si podobné rody pod jediný tribus nazvaný ‘Pipistrellini’, který dále rozdělil podle přítomnosti či absence druhého horního premoláru na ‘Pipistrelloid genera’ a ‘Eptesicoid genera’. Z této skupiny byl následně vyjmut rod *Barbastella* a umístěn mezi Plecotini (Handley 1959).

První komplexní srovnávací studii všech druhů řazených mezi *Pipistrellus*-like bats uskutečnili Hill a Harisson (1987). Na základě morfologie bacula předefinovali tuto skupinu a umístili do ní rody *Scoteanax*, *Scotorepens* a *Scotozous* a celkově rozdělili na dva typy: typ ‘*Pipistrellus*’ a typ ‘*Eptesicus*’.

Volleth a Heller (1994) porovnáním karyotypů zjistili chromozomální autapomorfii pro každý z tribů Vespertilionini a Pipistrellini, a zároveň jejich odlišnost od ostatních tribů podčeledi Vespertilioninae. Pro rody *Hesperoptenus* a *Eptesicus* vytvořili tribus Eptesicini, pro tribus Nycticeiini (sensu Tate 1942) a rod *Pipistrellus* (sensu Hill & Harrison 1987) předpověděli polyfylii.

Hoofer and Van Den Bussche (2003) rozdělili *Pipistrellus*-like bats do tří tribů Vespertilionini, Nycticeiini a Pipistrellini a jejich výsledky v tomto souhlasí s výsledky studia karyotypu (Volleth & Heller 1994) a potvrzují polyfyletičnost rodu *Pipistrellus* jak jej definovali Hill a Harrison (1987).

Dalším důkazem nepřírozenosti tohoto taxonu jsou dva novosvětské druhy, dříve nazývané *Pipistrellus hesperus* a *Pipistrellus subflavus*, tradičně řazené pod rod *Pipistrellus*. Menu (1984) na základě morfologického srovnání dentice, krania a bacula s ostatními Vespertilionini umístil druh *Pipistrellus subflavus* pod vlastní rod nazvaný *Perimyotis*. Horáček a Hanák (1985) taktéž na základě anatomických rozdílů umístili druh *Pipistrellus hesperus* pod

nový rod nazvaný *Parastrellus*, ovšem formálně tento rod popsal až Hooper et al. (2006). Také tyto výsledky podporuje komplexní srovnávací studie Hoopera a Van Den Bussche (2003). Proklad tvořený těmito dvěma druhy vytvořil Roehrs et al.(2010) samostatnou skupinu nazvanou prozatímně “perimyotine group“ jak je zmíněno výše.

Příkladem neshody výsledků pro mtDNA a nDNA je také pozice rodu *Vespertilio* a následné složení a pojmenování tribu Pipistrellini. Roehrs et al.(2010) navrhuje přesunutí rodu *Vespertilio* mezi Pipistrellini a nazývá tribus tvořený rody *Nyctalus*, *Pipistrellus*, *Scotoecus* a *Vespertilio* Vespertilionini, protože *Vespertilio* (Linnaeus 1758) má v nomenklatuře přednost před *Pipistrellus* (Kaup 1829), a v tomto se rozchází s výsledky pro mtDNA, které podporují umístění rodů *Pipistrellus*, *Nyctalus* a *Scotoecus* mezi Pipistrellini, s nejasnou pozicí pro *Vespertilio* (Hooper and Van Den Bussche 2003).



## 6. Tribus Pipistrellini

### 6.1. Fylogenetika

Ve složení tohoto taxonu došlo v posledních letech k výrazným přestavbám a především k podstatné redukci původního počtu jejich příslušníků, nicméně monofylie rodu *Pipistrellus* a tedy celého tribu Pipistrellini je nadále zpochybňována.

Hill a Harrison (1987) rozdělili rod *Pipistrellus*, nominální taxon tribu, na sedm podrodů *Arielulus*, *Hypsugo*, *Falsistrellus*, *Vespedalus*, *Neoromicia*, *Perimyotis* a *Pipistrellus*. Toto rozdělení se neprokázalo jako platné a všechny podrody kromě rodu *Pipistrellus* postupně získaly rodový status: *Falsistrellus* (Kitchener et al. 1986), *Vespedalus* (Volleth & Tidemann 1991), *Hypsugo* (Horáček & Hanák 1985), *Perimyotis* (Menu 1984), *Arielulus* (Csorba & Lee 1999), *Neoromicia* (Volleth et al. 2001) a byly zařazeny mezi jiné triby uvnitř Vespertilioninae. Také rozdělili tehdejší podrod *Pipistrellus* podle detailnější morfologie na skupiny *pipistrellus*, *rueppellii* a *kuhlii*, skupinu *pipistrellus* pak ještě podrobněji na podskupiny *pipistrellus*, *javanicus*, *coromandra* a *ceylonicus*.

Zkoumáním karyotypu pak byly mezi Pipistrellini kromě rodu *Pipistrellus* zařazeny rody *Glischropus*, *Scotozous* a také rod *Nyctalus* (Volleth & Heller 1994). Podle molekulární studie Hoofera a Van Den Bussche (2003) sem byl zařazen rod *Scotoecus*, dříve spadající pod Nycticeiini, jako bazální linie tribu Pipistrellini. Tito autoři také naznačují, že rod *Pipistrellus* je nejspíše parafyletický vzhledem k rodu *Nyctalus*. *Nyctalus* je pak bližší podskupině *pipistrellus* než je tato vzhledem k jiným podskupinám *coromandra* a *javanicus* (Hill & Harrison 1987). *Nyctalus* tak může být považován buď za příslušníka rodu *Pipistrellus* nebo za samostatný rod, v takovém případě by pak musel být vytvořen nový rod tvořený příslušníky obou podskupin *coromandra* a *javanicus*, aby se předešlo vzniku parafyletického taxonu. A podobná situace platí pro rod *Scotozous*, který je bližší skupinám *coromandra* a *javanicus* než skupině tvořené druhy *pipistrellus* a *nathusii*, případně *kuhli* (Hooper & Van Den Bussche 2003). To je zajímavé, zvláště s přihlédnutím k značné morfologické odlišnosti obou rodů *Pipistrellus* a *Nyctalus*, především co se týče velikosti jednotlivých druhů potenciálně zařazených k tomuto taxonu, odlišné potravní nice aj.

Vztahy uvnitř rodu *Nyctalus*, který v současné době obsahuje osm druhů (Simmons 2005), jsou následující: druhy *Nyctalus lasiopterus* a *Nyctalus aviator* byly dříve považovány za

druh jediný (Tate 1942). Podle Salgueiro et al. (2007) tvoří druhy *Nyctalus lasiopterus*, *Nyctalus aviator* a *Nyctalus noctula* monofylum a tato molekulární analýza rovněž ukazuje pouhé 4% v odlišnosti sekvence mezi *Nyctalus lasiopterus* a *Nyctalus aviator* a blízkou příbuznost druhů *Nyctalus leisleri* a *Nyctalus azoreum*.

Rod *Glischropus* obsahuje druhy *Glischropus javanus*, *Glischropus tylopus* a nově popsáný *Glischropus bucephalus* (Csorba 2011), rod *Scotozous* pouze jediný druh *Scotozous dormeri* (Simmons 2005). Rod *Scotoecus* obsahuje druhů pět (Simmons 2005), ačkoliv někteří starší autoři řadili druhy *Scotoecus albigula* a *Scotoecus hindei* pod jediný druh *Scotoecus hirundo* a celý rod tak měl tři druhy (Koopman 1993), detailní morfologické studie potvrzují odlišnost těchto druhů od *S. hirundo* (Cotterill 2001). Nejpočetnějším rodem tribu Pipistrellini je tak rod *Pipistrellus*, který podle Simmons (2005) čítá 31 druhů (ovšem řadí do tohoto rodu ještě druhy *Parastrellus hesperus* a *Perimyotis subflavus*, naopak nezahrnuje později objevený druh *Pipistrellus hanaki*) a toto číslo zřejmě není konečné. Dobrým příkladem takovýchto změn může být situace druhového komplexu *Pipistrellus pipistrellus* v Evropě. I na území tak dobře prozkoumaném jako je střední Evropa a Anglie byly v osmdesátých letech minulého století díky rutinní aplikaci ultrazvukových detektorů objeveny dva druhy žijící v sympatrii a lišící se od sebe (mimo jiné) odlišnou frekvencí echolokace a geneticky až o 11 % (Barrat et al. 1997): běžně známý *Pipistrellus pipistrellus*, a nově popsáný *Pipistrellus pygmaeus*. Dalším kryptickým druhem tohoto komplexu je teprve nedávno popsáný druh *Pipistrellus hanaki* (Benda et al. 2004). Tento komplex obsahuje na zkoumaném území Mediteránu, Evropy a severní Afriky množství dalších demů, jejich taxonomický status je však zatím nejasný (Hulva et al. 2010).

Také pro africký druh *Pipistrellus hesperidus*, nedávno rozlišený od druhu *P. kuhlii* (Kock 2001), je předpokládána podobná situace: odlišnost chromozomů mezi populacemi v severní Africe a jižní Africe a Madagaskaru naznačuje, že mohou reprezentovat odlišné druhy (Volleth et al. 2001). Odlišní ektoparazitě také naznačují rozdíl mezi severoafrickou a afrotropickou formou (Kock 2001). Prozatím tak je tento druh dělen na poddruhy *hesperidus*, *fuscatus* a *subtilis* (Simmons 2005).

## 6.2. Distribuce

Tribus Pipistrellini se stal, po vyloučení dříve k němu řazených druhů *Parastrellus hesperus* obývajících západní část a *Perimyotis subflavus* obývajících východní část Spojených států a Mexika, taxonem s čistě starosvětským rozšířením. Je rozšířený na kontinentech Evropy, Asie, Afriky a Austrálie a tedy obývá biogeografické oblasti Palearktu, Afrotropů, Australasie, Indomalajsie a Oceánie (viz. příloha).

Porovnáním areálu výskytu (The IUCN Redlist of Threatened species) s dostupnými fylogenetickými stromy lze říci, že druhy tvořící jednotlivé klastry jsou si blízké i areálem výskytu.

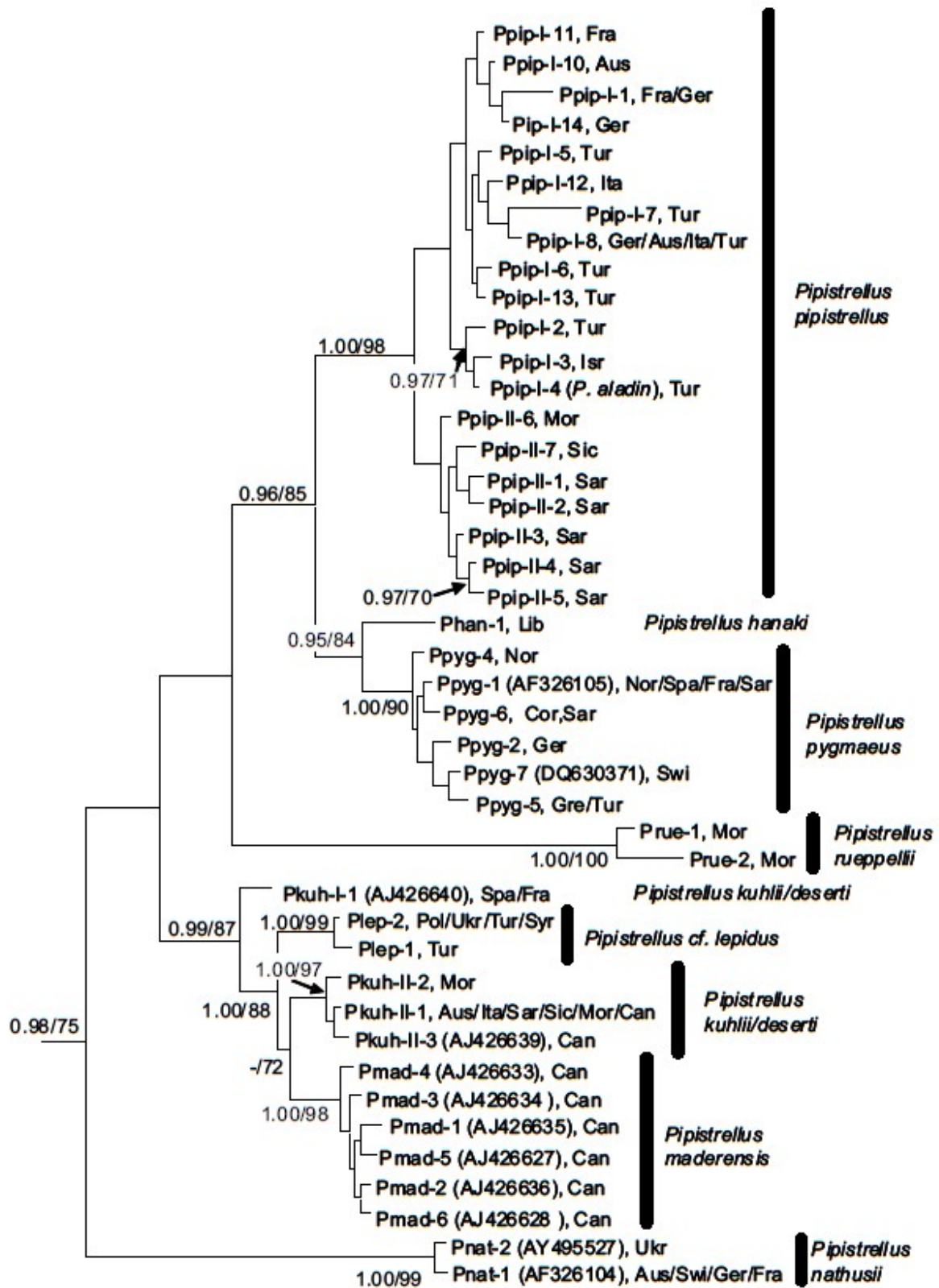
Druhy *Pipistrellus tenuis (mimus)*, *stenopterus*, *paterculus*, *javanicus (babu)*, *coromandra*, *abramus* a *tenuis* vytváří klastr (Koubínová et al. in prep.) rozšířený především ve východní a jihovýchodní Asii, Japonsku a Indonésii, druh *Pipistrellus tenuis* pak také v Indii. Horáček et al. (2000) do této skupiny dále řadí *Pipistrellus endoi* a *sturdeeii*.

Další skupinou je klad tvořený druhy *Pipistrellus kuhlii/deserti (aegyptius)* a *maderensis* a klad *Pipistrellus pipistrellus*, *pygmaeus* a *hanaki* (Veith et al. 2011) rozšířený hlavně v Evropě a Mediteránu, Africe a na ostrovech na hranici obou kontinentů.

Poslední klad tvoří rod *Nyctalus* (jevící se ve fylogenetickém stromu jako vnitřní skupina rodu *Pipistrellus*) se sesterským druhem *Pipistrellus nathusii*, tento klad obývá především oblast Palearktu, nevyskytuje se však na většině území Sibiře (Horáček et al. 2000). Uvnitř této skupiny tvoří monofylum největší zástupci rodu: *Nyctalus lasiopterus*, obývajících západní část Palearktu, *Nyctalus aviator*, který je jeho vikariantním druhem ve východní části Palearktu a *Nyctalus noctula*, široce rozšířený po celém Palearktu a Orientu (Salgueiro et al. 2007).

Druh *Pipistrellus rueppellii* rozšířený v Africe a na arabském poloostrově, vychází při rekonstrukci stromu pomocí Bayesiánské analýzy na bázi všech druhů rodu *Pipistrellus* (Koubínová et al. in prep.).

Rod *Scotoecus*, sesterský k celému kladu *Pipistrellus*, je rozšířen na africkém kontinentu s výjimkou druhu *Scotoecus pallidus* areálem v severní Indii. Rod *Scotozous* se svým jediným druhem *S. dormeri* obývá téměř celou oblast Indie. Rod *Glischropus* je rozšířen v JV části indomalajské biogeografické oblasti.



Obr. 4. Fylogenetický strom znázorňující jeden z kladů rodu *Pipistrellus* konstruovaný na základě 16S rDNA pomocí Bayesiánské analýzy. U každého jedince je zkratkou uvedena země původu (Aus = Austria, Can = Canary Islands, Cor = Corsica, Fra = France, Ger = Germany, Gre = Greece, Isr = Israel, Ita Italy, Lib = Libya, Mor = Morocco, Nor = Norway, Pol = Poland, Sar = Sardinia, Sic = Sicily, Spa = Spain, Swi = Swiss, Syr = Syria, Tur = Turkey, Ukr = Ukraine). *Pipistrellus* cf. *lepidus* je poddruh *Pipistrellus kuhlii*. Podle Veith et al. (2011).

### 6.3. Fosilní záznam

Fosilní záznam tribu Pipistrellini je nejlépe prozkoumaný v Evropě a prakticky chybí u zástupců tropických druhů.

V Mediteránu se opakované nálezy druhu *Pipistrellus pipistrellus* s.l. vyskytují od středního Pleistocénu (Horáček & Jahelková 2005). Ve střední Evropě fosilní záznam chybí až do období pozdního Pleistocénu (Weichselianu), naopak průběhem Holocénu je tento záznam překvapivě bohatý, naznačující, že v tomto období docházelo na i na našem území k utváření obrovských kolonií hibernujících netopýřů *Pipistrellus pipistrellus* s.l., a že ve střední Evropě představuje apochorní prvek současného postglaciálního cyklu (Horáček & Jahelková 2005). Druh *Pipistrellus pygmaeus* nelze ve fosilním záznamu rozlišit od druhu *Pipistrellus pipistrellus*, sdružují se tak pod výše uvedený název *Pipistrellus pipistrellus* s.l., molekulární studie ovšem naznačují jeho pozdní až recentní výskyt na území Evropy (Hulva et al. 2004). Pro druh *Pipistrellus nathusii*, stejně jako pro ostatní dendrofilní druhy nezimující v jeskyních je fosilní záznam vzácný a na našem území záznam tohoto druhu není žádný, ale pravděpodobně také představuje plesiochorní element centrální a severní Evropy (Hanák et al. 2010). Pro druh *Nyctalus leisleri* existují dva záznamy z pozdního Neolitu na území Slovenska (Hanák et al. 2010) a nález z období středního Pleistocénu ze Španělska (Sevilla 1989). U druhu *Nyctalus noctula* je na našem území záznam z raného a středního Pleistocénu a mnoho holocénních nálezů, také on představuje plesiochorní prvek fauny střední Evropy (Hanák et al. 2010). Pro *Nyctalus lasiopterus* existuje středněpleistocénní nález z jižního Španělska (Sevilla 1989), nález fragmentu mandibuly z pozdního Pleistocénu v severovýchodním Španělsku ukazuje na změny v jeho pleistocénním a současném rozšíření v této části areálu (López-García et al. 2009). Nálezy fosilií *Pipistrellus* sp. z období středního Pleistocénu jsou známé také z Číny (Lucas 2001).

#### 6.4. Fylogeografie

Fylogeografie byla rekonstruována jen u některých druhů patřících do tribu Pipistrellini a to z velké části pouze na území Evropy a Mediteránu, nejčastěji v kontextu působení glaciálních cyklů na evropskou faunu a ostrovních efektů.

Podrobně byla studována situace druhového komplexu *Pipistrellus pipistrellus* s.l.. Relativně nedávný objev dvou fonických typů a následné vyčlenění nového druhu *P. pygmaeus* odlišného od *P. pipistrellus* již bylo zmíněno. Pro oba druhy byl navržen sympatrický (Barrat et al. 1997) i alopatrický (Hulva et al. 2004) model speciace. Hulva et al. (2004) na základě zpracování sekvencí pro cytochrom b navrhuje pro druhy *pipistrellus* a *pygmaeus*, v současnosti žijící v sympatrii na většině území Evropy, následující fylogeografický scénář: *Pipistrellus pygmaeus* s.str. kolonizoval Evropu relativně recentně před 0,25 My, pravděpodobně z jediné oblasti východního Mediteránu. Naopak *Pipistrellus pipistrellus* osídlil areál od Iberského poloostrova po centrální Asii před 0,8 My a to ze západní části Mediteránu. Toto rozdělení areálu na východní a západní část během Messinské salinní krize před 5 My vedlo k oddělení obou linií, vytvoření reprodukčních bariér a posunu echolokační frekvence. S použitím molekulárních hodin byl určen čas divergence na dobu před 3,1-4,1 My. Součástí této studie byl i objev dalších dvou geneticky odlišných linií *P. pipistrellus* ze severní Afriky. Jedna z těchto linií, nacházející se na území Lybie a později objevená i na Krétě, byla popsána jako samostatný druh *Pipistrellus hanaki* (Benda et al. 2004), který divergoval od druhu *P. pygmaeus* přibližně před 2,1-1,8 My (Hulva et al. 2004). Krétská linie tvoří samostatný poddruh *P. hanaki creticus* (Benda et al. 2009). Druhá linie se nalézá na území Maghrebu a divergovala od linie *P. pipistrellus* s.str. asi před 1.6-0.9 My. Další nalezené haplotypové linie představují jedinci nalezení a) na ostrovech Korsika a Sicílie b) na kontinentu, kde se odlišuje evropská a asijská linie (Hulva et al. 2007). Další linii tvoří na Kypru rozšířený *P. pygmaeus cyprius* (Benda et al. 2007). Předek tohoto druhového komplexu obýval pravděpodobně afromediterránní areál (Hulva et al. 2004).

García-Mudarra et al. (2009) se ve své studii vypracované pomocí molekulárních markerů zabývali vlivem Gibraltarského průlivu jako geografické bariéry, bránící genovému toku mezi liniemi vybraných druhů netopýrů nalezených na obou kontinentech. Zajímavé je zjištění, že letové schopnosti daného druhu (srovnání wing aspect ratio a wing loading index) a tedy jeho schopnost překonat průliv mezi Iberským poloostrovem a Marokem není v tomto případě

korelována s reálnou mírou disperze a/nebo kolonizace odhadovanou na základě genetických markerů, a že druhy, tvořící odlišné linie v Maroku, vykazují kryptickou diverzitu i na území Evropy. Sekvence mitochondriálního ND1 genu ukázala na obou stranách průlivu odlišnost vyšší než 5% u sedmi ze studovaných osmnácti druhů, mezi nimi i druhy *Pipistrellus pipistrellus* (diskutováno výše) a *Pipistrellus kuhlii*. Sekvence mtDNA u druhu *Pipistrellus kuhlii* ukazuje na přítomnost dvou linií, jedné ze západní Evropy a druhé z východní Evropy a severní Afriky setkávající se v zóně sympatrie v Alpách, avšak tato rozdílnost nebyla potvrzena pomaleji mutujícím nukleárním RAG2 genem. Vzorky ze zvířat vyskytujících se v nejsušší oblasti Maroka se podobají druhu *Pipistrellus deserti*, sesterskému druhu nevykazujícím výrazné rozdíly v mitochondriální DNA od *Pipistrellus kuhlii*.

Veith et al. (2011) předpokládá ve své studii založené na sekvenci 16S rRNA genu kolonizaci Sardinie příslušníky rodu *Pipistrellus* opakovaně v různých časech a z různých zdrojových populací, a tato kolonizace byla možná pouze přes moře. Dvě haplotypové linie byly nalezeny u druhu *Pipistrellus pipistrellus*, jedna z těchto linií pochází pravděpodobně z Afriky/Sicílie, druhá z Evropy/Turecka. Sardinský *Pipistrellus pygmaeus* pochází nejspíše z Evropy, vyjma jednoho haplotypu původem z Turecka. Tři linie přísluší *Pipistrellus kuhlii/desertii*, jedna široce rozšířená v Evropě a severní Africe (včetně Sicílie, Sardinie, Kanárských ostrovů), druhé dvě pouze z Kanárských ostrovů a severní Afriky.

U evropského rodu *Nyctalus* byla zkoumána fylogeografie druhu *Nyctalus azoreum*, endemita Azorských ostrovů, které dělí od pevniny cca 1500 km. Navzdory této odlehlosti a také značné morfologické odlišnosti Salgueiro et al. (2007) na základě studia tří mitochondriálních genů (ND1, cyt b a CR) zjistili jen slabou genetickou odlišnost mezi druhy *Nyctalus azoreum* a *Nyctalus leisleri*, od kterého tento druh divergoval. Tato nízká strukturovanost může být zapříčiněna recentní expanzí a/nebo mezidruhovým genovým tokem způsobeným samci *N. leisleri*. Jejich výsledky nicméně potvrzují evropský původ tohoto druhu vzniklý z jediné kolonizační události na konci Pleistocénu. Tito autoři dále předpokládají evropský původ poddruhu *Nyctalus leisleri verrucosus* z Madeiry, naopak zástupci druhu *Nyctalus leisleri* vyskytující se na Kanárských ostrovech jsou nejspíše afrického původu, konkrétně z Maroka.

Petit et al. (1999) navrhuje pro druh *Nyctalus noctula* na základě dvou sekvencí mitochondriální DNA (HV II control regionu a ND1 genu) fylogeografický scénář populačního shiftu. Tato hypotéza předpokládá posun celé populace z jižních refugií na sever paralelně

s postglaciálním rozšiřováním opadavého lesa, na který je tento druh ekologicky vázán, a který v interglaciálech z refugií mizí. Důležité je, že v takovémto případě populace neprochází efektem hrdla láhve, to znamená, že nedojde k poklesu genetické variability. Tomu odpovídá genetická struktura druhu *Nyctalus noctula*, nyní široce rozšířenému po celé oblasti Palearktu. Jižní populace druhu naopak vykazují nejmenší stupeň genetické variability a současný zdroj polymorfismu leží v centrální Evropě, odkud dochází k dalším kolonizacím. Recentní jižní populace tak vznikla kolonizací ze severnějších částí areálu, spíše než by představovala pozůstatek pleistocénní refugiální populace. Tato studie podle sekvence ND1 genu odhalila tři haplotypové linie, které se nejspíše oddělily před obdobím Posledního glaciálního maxima (18 My) pravděpodobně rozdělením původní populace do tří různých refugií, ve kterých přeživala glaciály, a které byly od sebe izolovány. Není jasné, kde tyto refugia byla, jedním z nich by mohl být Balkán, který sloužil jako hlavní lesnaté refugium průběhem Kvartéru (Bennet et al. 1991), druhé by mohlo být lokalizováno v západní Evropě (Petit et al. 1999).

Vliv pleistocénních klimatických oscilací na složení asijské fauny zkoumali Wei et al. (2010) na příkladu druhu *Pipistrellus abramus* a jeho rozšíření v Číně a na přilehlém ostrově Hainan a souostroví Zhoushan. Na základě sekvence cytochromu b odhalili dvě odlišné linie, vyvíjející se po dlouhou dobu (asi 2,2 My) odděleně na obou ostrovech/souostroví, které zřejmě sloužili jako glaciální refugia v tomto regionu. První klad je omezen na ostrov Hainan, který byl opakovaně během glaciálních cyklů spojen s pevninou díky poklesu hladiny oceánu naposledy na konci Pleistocénu. Naproti tomu haplotypy ze souostroví Zhoushan odpovídaly haplotypům nalezeným na pevnině, což naznačuje existenci společného předka a společnou historii osídlování areálu během expanze této populace přibližně před 0,7 My. Mikrosatelitová DNA potvrzuje odlišnost populace na ostrově Hainan od druhé linie, ale také ukazuje rozdíly mezi populací na pevnině a na souostroví Zhoushan, naznačující současné omezení genového toku. Přesto z tohoto souostroví zřejmě došlo k recentní kolonizaci pevninské části. Je zde také evidence zpětné kolonizace ostrova Hainan, buď v období post-glaciální expanze před deseti tisíci lety skrze pevninský most nebo občasnou náhodnou disperzí skrz úžinu.

V oblasti indomalajského regionu se vyskytuje asi 53% známých druhů rodu *Pipistrellus*, zatímco v australském pouze asi 7% (Koopman 1970), je proto pravděpodobné, že se australská linie šířila spolu s dalšími zástupci Vespertionidae z Asie skrze Novou Guineu nejspíše během Pliocénu, a dnes osidlují pouze severní a východní pobřeží Austrálie (Volleth &

Tidemann 1991). Tyto dva endemické druhy rodu *Pipistrellus* se vyvinuly nejspíše z některé z papuánských forem, a to nezávisle na sobě, tj. nesdílejí společného předka (Kitchener et al. 1986).

## 7. Migrace

Fleming a Eby (2003) definovali migraci jako sezónní, nejčastěji obousměrný přesun z jednoho místa do druhého za účelem dosažení lepších klimatických, trofických i jiných podmínek. Podle Bisson et al. (2009) se migrační chování u vespertilionidů vyvinulo opakovaně a nezávisle na sobě v několika liniích z ancestrálního sedentárního chování jako adaptace na takovéto sezónní změny (klimatu, dostupnosti potravy, atd.). Oproti migraci, disperze je definována obvykle jako jednosměrná cesta, často z místa narození jedince (Fleming & Eby 2003).

Toto migrační chování je možné zkoumat důkladněji za pomoci kroužkování, které má v Evropě a Americe relativně dlouhou historii (Huterrer et al. 2005). Na základě záznamů o zpětných odchycích kroužkovaných zvířat je možné určit, které druhy tyto dálkové lety pravidelně podnikají a zda se jedná o disperzi či migraci. V současné době se od kroužkování upouští, protože tento způsob značení (umístění kroužku na antebrachium) se zdá být pro netopýry handicapující, na rozdíl od ptáků, pro které nepředstavuje umístění kroužku na běhák větší omezení. Také zpětné odchycí kroužkovaných zvířat jsou poměrně vzácné. Výzkum prostorové aktivity netopýrů je v současnosti prováděn zejména pomocí analýz obsahu stabilních izotopů (deuteria, v menší míře izotopů kyslíku), získaných např. ze sezónně dorůstající srsti (Hobson 1999), které vykazují v ekosystémech temperátního pásma severojižní koncentrační gradient, dále akustickou analýzou a pomocí genetických metod, umožňujících zkoumat míru genového toku mezi populacemi.

Pro účely zařazení jednotlivých evropských druhů, podle charakteru jejich prostorové aktivity během ročního cyklu, jsou vytvořeny tři kategorie podle stupně migračního chování a to sice a) druh sedentární, b) regionální migrant a c) dálkový migrant (Roer 1995). Kategorie druh sedentární zahrnuje druhy vykonávající přelety do 100 km. Z evropských netopýrů patří do této kategorie: *Eptesicus nilssonii* a *E. serotinus*, *Myotis bechsteinii*, *M.*

*emarginatus*, *M. nattereri*, *Plecotus auritus*, *P. austriacus*, *Rhinolophus blasii*, *R. euryale*, *R. ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *R. mehelyi* (Fleming & Eby 2003), *Plecotus teneriffae* a *Tadarida teniotis* (Hutterer et al. 2005). Z tribu Pipistrellini jsou jako sedentární klasifikovány *Pipistrellus kuhlii* (Fleming & Eby 2003) a druhy *Pipistrellus maderensis* a *Nyctalus azoreum* (Hutterer et al. 2005).

Do kategorie regionální migrant patří druhy podnikající přelety nepřesahující několik set kilometrů, příležitostně jsou schopni migrace (či disperze) na vzdálenost až 800 km. Patří sem evropští *Barbastella barbastellus*, *Myotis blythii*, *M. brandtii*, *M. dasycneme*, *M. daubentonii*, *M. myotis*, *M. mystacinus*, *Miniopterus schreibersii* (Fleming & Eby 2003). Hutterer et al. (2005) řadí do této kategorie navíc i druhy *Eptesicus nilssonii*, *E. serotinus*, *Myotis capaccinii* a *Pipistrellus pipistrellus*.

Mezi druhy, u kterých data (či jejich nedostatek) neumožňují zařazení do některé z kategorií patří podle Hutterera et al. (2005) *Pipistrellus pygmaeus*, *Eptesicus bottae*, *Hypsugo savii* a *Nyctalus lasiopterus*. Taktéž málo je známo o migračním chování u relativně nově objevených druhů *Myotis alcathoe* a *Plecotus macrobularis*.

Mezi evropskými druhy vynikají schopností migrace především druhy *Vespertilio murinus*, *Nyctalus noctula*, *Nyctalus leisleri* a *Pipistrellus nathusii*, které jsou řazeny mezi dálkové migranty s dokumentovanými přelety přes 1000 kilometrů (Hutterer et al. 2005). Fleming a Eby (2003) sem zařazují kromě těchto i druhy *Pipistrellus pipistrellus* a *Nyctalus lasiopterus*. Kromě dálkových migrací tyto druhy vykonávají přelety i na kratší vzdálenosti (Hutterer et al. 2005).

Netopýři všech výše uvedených kategorií zpravidla rodí mláďata ve vyšších zeměpisných šířkách a zatímco první dvě kategorie zůstávají v těchto chladných oblastech přes zimu, migrující druhy zimují v jižních mírnějších podmínkách (Fleming & Eby 2003). Existuje také vztah mezi migrační strategií jednotlivých druhů a výběrem zimoviště – migrující druhy často hibernují na stromech a v budovách, obvykle samostatně nebo v malých skupinách, zatímco regionální migranti a sedentární druhy hibernují ve velkých počtech v jeskyních, dolech či tunelech (Roer 1995).

Ne všichni jedinci patřící mezi migrující druhy musí nutně migrovat, jsou známy i celé populace těchto druhů vykazující v některé části areálu sedentární chování a časté jsou také rozdíly v migračním chování u samců a samic (Fleming & Eby 2003).

Jen málo je známo o ekologii tropických druhů a tak je obtížné kategorizovat tropická společenstva podle prostorového chování. Na základě současných znalostí se usuzuje, že většina tropických netopýrů je sedentární a nemigruje. Výjimkou mohou být druhy, jejichž potravní nabídka podléhá sezónním fluktuacím, například kvůli střídání období dešťů s obdobími sucha, u těchto druhů lze předpokládat migrační chování, nebo pravidelné přesuny za potravou, např. u kaloňů (Fleming & Eby 2003).

### 7. 1. Populační struktura a migrace u tribu Pipistrellini

Migrační chování, které ovlivňuje evoluci pářících systémů a sociálního chování, ovlivňuje také populační strukturu těchto druhů. Konkrétně se očekává menší míra genetické strukturovanosti u populací migrujících druhů, než u druhů sedentárních, a to přes častou věrnost (fidelitu) místům letních i zimních úkrytů u obou pohlaví. Disperze samců a občasný posun letního či zimního stanoviště má za následek evoluci ve směru panmiktické populace se slabou genetickou strukturou (Fleming & Eby 2003).

Z evropských migrujících druhů všechny mimo *Vespertilio murinus* patří přímo do tribu Pipistrellini, ale jak je zmíněno výše, i tento druh je podle molekulární studie Hoofera a Van Den Bussche (2003) blíže asociován s tribem Pipistrellini, resp. „pozice rodu *Vespertilio* je nerozřešená uvnitř kladu tvořeném triby Pipistrellini a Vespertilionini, spíše než by byla uvnitř Vespertilionini” a podle Roehrs et al. (2010) je přímo řazen do společného tribu s příslušníky Pipistrellini.

*Vespertilio murinus* migruje především ze severovýchodu na jihozápad Evropy, kde se nacházejí jeho zimoviště, a nazpět (Hutterer et al. 2005). Genetická studie struktury samčích a samičích kolonií na území Švýcarska objevila rozdíly v mtDNA mezi pohlavími: v samčích koloniích byla diverzita velká, na rozdíl od velmi malé diverzity u samic, značící samčí disperzi a začleňování se do existujících kolonií. U samic se podobné chování (tj. imigrace z jiných částí areálu) kvůli značné demografické izolaci mezi švýcarskými mateřskými koloniemi nepředpokládá, ovšem není jasné, jak je tomu v jiných částech areálu výskytu (Safi et al. 2007). Oproti tomu žádná genetická strukturovanost mezi koloniemi nebyla potvrzena jadernými markery (Safi et al. 2007).

*Nyctalus leisleri* podniká pravidelné dálkové lety mezi letními a zimními stanovišti,

v rámci Evropy také převážně ze severovýchodu na jihozápad a zpět, místem zimování střeoevropské populace je nejspíše severní a centrální Španělsko (Hutterer et al. 2005). Populace z JV a SZ Evropy mohou být sedentární nebo regionálně migrující (Bogdanowicz & Ruprecht 2004).

Podobný směr migrace (ze SV na JZ) vykazuje *Pipistrellus nathusii* při pravidelných podzimních přesunech do zimovišť (Hutterer et al. 2005). Byl pozorován jak migruje přes Baltské moře, což naznačuje, že může letět nepřetržitě několik hodin (Ahlén et al. 1997), a je také schopen překonat Pyreneje (Hutterer et al. 2005). Zimoviště by se mohla nalézat v severním Španělsku a/nebo podél pobřeží Mediteránu od Itálie po Řecko či Turecko (Hutterer et al. 2005).

Druh *Nyctalus noctula* migruje, zdá se však, že některé severské populace vykazují sedentární chování (Hutterer et al. 2005). Petit et al. (1999) na základě analýzy DNA tohoto druhu zjistili strukturovanost mtDNA naznačující fylopatrii samic a naopak jen málo strukturovanou nukleární DNA zapříčiněnou silnou disperzí samců. Dále zjistili, že genetická diverzita (mtDNA) je větší na zimovišti než v jednotlivých letních koloniích, z čehož vyplývá, že spolu zimují jedinci z různých mateřských kolonií, a že východo- a střeoevropské populace jsou geneticky odlišné od populací ze severní Evropy. Příčiny tohoto jevu nejsou jasné, jedním vysvětlením by bylo to, že Baltské moře představuje pro tento druh bariéru. Této interpretaci však odporuje fakt, že *N. noctula* byl opakovaně pozorován při migraci přes toto moře (Ahlén et al. 2009). Druhým vysvětlením by mohlo být, že Skandinávie nabízí pouze suboptimální podmínky pro rozvoj této populace a to vede k silnému efektu zakladatele a omezenému genovému toku (Petit et al. 1999).

Nejasná je situace druhu *Pipistrellus pipistrellus*, Hutterer et al. (2005) jej považuje za regionálního migranta se vzdáleností mezi letními a zimními stanovišti obvykle okolo 10-20 km, existují ovšem záznamy jedinců migrujících na velké vzdálenosti, nejvíce až 1123 km dlouhý přelet druhu *P. pipistrellus* s.l., jak bylo potvrzeno Bendou et al. (2003). Bryja et al. (2009) pomocí mikrosatelitových markerů odhalil nízkou genetickou strukturovanost, indikující silný genový tok mezi střeoevropskými populacemi. Toto potvrzuje ve své studii Hulva et al. (2010) a dále předpokládá, že vzdálenost kolem 1000 km je pro genový tok u tohoto druhu nejspíše limitní. Struktura mtDNA ukazuje na fylopatrii samic a disperzi samců (Hulva et al. 2010).

Pro druh *Pipistrellus pygmaeus* neexistuje dostatek dat z kroužkování, aby mohl být zařazen do některé z kategorií, je však možné, že kvůli teprve nedávnému rozeznání těchto

kryptických druhů některé záznamy o migraci připisované druhu *P. pipistrellus* ve skutečnosti patří tomuto druhu (Hutterer et al. 2005). Populační genetika taktéž ukazuje nízkou strukturovanost, není však jasné, nakolik je to zapříčiněno migrací a nakolik recentní expanzí a populačním růstem (Hulva et al. 2010).

Nízká genetická strukturovanost evropských kontinentálních populací obou druhů *P. pipistrellus* a *P. pygmaeus* způsobená značným genovým tokem ukazuje a) na dlouhé přesuny mezi místem reprodukce a zimovištěm spojené s pářením a/nebo za b) na disperzi jednoho z obou pohlaví (Bryja et al. 2009). Na rozdíl od situace v kontinentální části, populační struktura obou druhů ve Velké Británii odráží větší míru izolace jednotlivých populací srovnatelnou se sedentárními druhy, pravděpodobně také v důsledku toho, že páření časově předchází migraci do zimovišť (Racey et al. 2007).

*Nyctalus lasiopterus* je klasifikován jako migrující druh na základě pozorování, chybí ale údaje na základě kroužkování (Hutterer et al. 2005) či jiné.

*Pipistrellus kuhlii* je sedentární druh (Hutterer et al. 2005), rozšířený na Blízkém východě, v severní Africe a Mediteránu, který se ovšem od osmdesátých let minulého století v Evropě šíří severním směrem a v nedávné době byl zaznamenán jeho výskyt i v České republice poblíž Znojma (Reiter et al. 2007).

*Pipistrellus maderensis*, vyskytující se na Madeiře a Kanárských ostrovech, je taktéž klasifikován jako sedentární druh, u něhož nebyla zaznamenána migrace mezi jednotlivými ostrovy (Hutterer et al. 2005). Pestano et al. (2003) toto potvrzuje na základě vysoké genetické divergence mezi zvířaty jednotlivých ostrovů.

U druhu *Nyctalus azoreum* nebylo pozorováno migrační chování (Hutterer et al. 2005). Jednotlivé ostrovy vykazují nízkou genetickou diverzitu, způsobenou efektem zakladatele, slabý genový tok existuje pouze mezi sousedními ostrovy, celková haplotypová struktura má tvar typický pro současně expandující populaci (Salguiero et al. 2004).

## Poděkování

Děkuji svému školiteli Pavlu Hulvovi za odborné vedení a trpělivost nejen při psaní mé bakalářské práce a své rodině a přátelům za cenné rady a připomínky.

## Seznam použité literatury:

- Ahlén, I., Baagøe, H. J. & Bach, L. (2009) Behavior of Scandinavian bats during migration and foraging at sea. *Journal of Mammalogy*, 90(6), 1318-1323.
- Barrat, E. M., Deaville, R., Burland, T. M., Bruford, M. W., Jones, G., Racey, P. A. & Wayne, R. K. (1997) DNA answers the call of pipistrelle bat species. *Nature*, 387, 138-139.
- Benda, P., Georgiakakis, P., Dietz C., Hanák, V., Galanki, K., Markantonatou V., Chudárková, A., Hulva, P. & Horáček, I. (2009) Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 7. The bat fauna of Crete, Greece. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 72, 105-190.
- Benda, P., Hanák, V., Horáček, I., Hulva, P., Lučan, R. & Ruedi, M. (2007) Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean. Part 5. Bat fauna of Cyprus: review of records with confirmation of six species new for the island and description of a new subspecies. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 71, 71-130.
- Benda, P., Hulva, P. & Gaisler, J. (2004) Systematic status of African populations of *Pipistrellus pipistrellus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae), with a description of a new species from Cyrenaica, Libya. *Acta Chiropterologica*, 6(2), 193-217.
- Benda, P., Ivanova, T., Horáček, I., Hanák, V., Červený, J., Gaisler, J., Gueorguieva, A., Petrov, B. & Vohralík, V. (2003) Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean. Part 3. Review of bats distribution in Bulgaria. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 67, 245-357.
- Bennet, K. D., Tzedakis, P. C. & Willis, K. J. (1991) Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18(1), 103-115.

- Bisson, I., Safi, K. & Holland, R. A. (2009) Evidence for repeated independent evolution of migration in the largest family of bats. *PLoS ONE*, 4(10), doi:10.1371/journal.pone.0007504.
- Bogdanowicz, W. & Ruprecht, A. L. (2004) *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817) – Kleinabendsegler, pp. 717–756. In: Niethammer, J. & Krapp, F. (Eds.) *Handbuch der Säugetiere Europas*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Bryja, J., Kaňuch, P., Fornůsková, A., Bartonička, T. & Řehák, Z. (2009) Low population genetic structuring of two cryptic bat species suggests their migratory behaviour in continental Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 103-114.
- Corbet, G. B. & Hill, J. E. (1991) *A world list of mammalian species*, 3rd. ed., Natural History Museum, London.
- Cotterill, F. P. D. (2001) New specimens of lesser house bats (Vespertilionidae: *Scotoecus*) from Mozambique and Zambia. *Arnoldia Zimbabwe*, 10(20), 219-224.
- Csorba, G. (2011) A new species of *Glischropus* from the Indochinese Subregion (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae). *Zootaxa*, 2925, 41-48.
- Csorba, G. & Lee, L.-L. (1999) A new species of vespertilionid bat from Taiwan and a revision of the taxonomic status of *Arielulus* and *Thainycteris* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool., Lond.*, 248, 361-367.
- Fleming, T. H. & Eby, P. (2003) Ecology of bat migration, pp. 156-208. In: Kunz, T. H. & Fenton, M. B. (Eds.) *Bat ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- García-Mударra, J. L., Ibáñez, C. & Juste, J. (2009) The Straits of Gibraltar: barrier or bridge to Ibero-Moroccan bat diversity? *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 434-450.
- Hanák, V., Anděra, M., Uhrin, M., Danko, Š. & Horáček, I. (2010) Bats of the Czech Republic and Slovakia: distributional status of individual species, pp. 143-254. In: Horáček, I. & Uhrin, M. (Eds.) *A tribute to bats*. the Publishing house LESNICKÁ PRÁCE, s.r.o., Kostelec nad Černým lesy.
- Handley, C. O. (1959) A revision of American bats of the genera *Euderma* and *Plecotus*. *Proceedings of The United States National Museum*, 110, 95-246.
- Hill, J. E. & Harrison, D. L. (1987) The baculum in the Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus*, and the descriptions of a new genus and subgenus. 52(7), 225-306.

- Hobson, K. A. (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: A review. *Oecologia*, 120(3), 314-326.
- Hoofer, S. R., Reeder, S. A., Hansen, E. W. & Van Den Bussche, R. A. (2003) Molecular phylogenetics and taxonomic review of noctilionoid and vespertilionoid bats (Chiroptera: Yangochiroptera). *Journal of Mammalogy*, 84 (3), 809-821.
- Hoofer, S. R. & Van Den Bussche, R. A. (2003) Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae. *Acta Chiropterologica*, 5, (suppl.)1-63.
- Hoofer, S. R., Van Den Bussche, R. A. & Horáček, I. (2006) Generic status of the American pipistrelles (vespertonidae) with description of a new genus. *Journal of Mammalogy*, 87 (5), 981-992.
- Horáček, I. & Hanák, V. (1985) Generic status of *Pipistrellus savii* and comments on classification of the genus *Pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Myotis*, 23-24, 9-16.
- Horáček, I., Hanák, V. & Gaisler, J. (2000) Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review, pp. 11-157. In: Bronislaw W. Woloszyn (ed.) *Proceedings of the VIIIth EBRS 1*. CIC ISEZ PAN, Krakow.
- Horáček, I. & Jahelková, H. (2005) History of the *Pipistrellus pipistrellus* group in Central Europe in light of its fossil record. *Acta Chiropterologica*, 7(2), 189-204.
- Hulva, P., Benda, P., Hanák, V., Evin, A. & Horáček, I. (2007) New mitochondrial lineages within the *Pipistrellus pipistrellus* complex from Mediterranean Europe. *Folia Zoologica*, 56(4), 378-388.
- Hulva, P., Fornůsková, A., Chudárková, A., Evin, A., Allegrini, B., Benda, P. & Bryja, J. (2010) Mechanisms of radiation in a bat group from the genus *Pipistrellus* inferred by phylogeography, demography and population genetics. *Molecular Ecology*, 19, 5417-5431.
- Hulva, P., Horáček, I., Strelkov, P. P. & Benda, P. (2004) Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus/Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 32, 1023-1035.
- Hutterer, R., Ivanova, T., Meyer-Cords, C. & Rodrigues, L. (2005) *Bat migration in Europe: A review of banding data and literature*. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn.

- Kitchener, D. J., Caputi, N. & Jones, B. (1986) Revision of Australo-Papuan *Pipistrellus* and of *Falsistrellus* (Microchiroptera: Vespertilionidae). *Rec. West. Aust. Mus.*, 12(4), 435-494.
- Kock, D. (2001) Identity of the African *Vespertilio hesperida* Temminck 1840 (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae). *Senckenbergiana biologica*, 81(1/2), 277-283.
- Koopman, K. F. (1970) Zoogeography of bats, pp. 29-50. In: Slaughter, B. H. & Walton, D. W. (Eds.) *About bats - a chiropteran symposium*. Southern Methodist University Press, Dallas.
- Koopman, K. F. (1984) Bats, pp. 145-186. In: Anderson, S. & Jones, J. K. (Eds.) *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. Wiley, New York.
- Koopman, K. F. (1985) A synopsis of the families of bats - Part IV. *Bat Res. News*, 25, 15-17.
- Koopman, K. F. (1993) Order Chiroptera, pp. 137-241. In: Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (Eds.) *Mammals Species of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Koopman, K. F. (1994) Chiroptera: systematics, pp. 100-109. In: Niethammer, J., Schliemann, H. & Starck, D. (Eds.) *Handbuch der Zoologie*. de Gruyter, Berlin.
- Lack, J. B., Roehrs, Z. P., Stanley, C. E., Ruedi, M. & Van Den Bussche, R. A. (2010) Molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 91(4), 976-992.
- Lack, J. B. & Van Den Bussche, R. A. (2010) Identifying the confounding factors in resolving phylogenetic relationships in Vespertilionidae. *Journal of Mammalogy*, 91(6), 1435-1448.
- López-García, J. M., Sevilla, P. & Cuanca-Bescós, G. (2009) New evidence for the greater noctule bat (*Nyctalus lasiopterus*) in the Late Pleistocene of western Europe. *C.R. Palevol*, 8, 551-558.
- Lucas, S. G. (2001) *Chinese fossil vertebrates*. Columbia University Press, New York.
- Menu, H. (1984) Révision du status de *Pipistrellus subflavus* (F. Cuvier, 1832). Proposition d'un taxon générique nouveau: *Perimyotis* nov. gen. *Mammalian Biology*, 48, 409-416.
- Pestano, J., Brown, R. P., Suárez, N. M. & Fajardo, S. (2003) Phylogeography of pipistrelle-like bats within the Canary Islands, based on mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26, 56-63.
- Petit, E., Excoffier, L. & Mayer, F. (1999) No evidence of bottleneck in the postglacial recolonization of Europe by the Noctule Bat (*Nyctalus noctula*). *Evolution*, 53(4), 1247-1258.

- Racey, P. A., Barrat, E. M., Burland, T. M., Deaville, R., Gotelli, D., Jones, G. & Piertney, S. B. (2007) Microsatellite DNA polymorphism confirms reproductive isolation and reveals differences in population genetic structure of cryptic pipistrelle bat species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90, 539-550.
- Rautenbach, I. L., Bronner, G. N. & Schlitter, D. A. (1993) Karyotypic data and attendant systematic implication for the bats of southern Afrika. *Koedoe*, 36 (2), 87-104.
- Reiter, A., Benda, P. & Hotový, J. (2007) First record of the Kuhl's Pipistrelle, *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817), in the Czech Republic. *Lynx*, 38, 47-54.
- Roehrs, Z. P., Lack, J. B. & Van Den Bussche, R. A. (2010) Tribal phylogenetic relationships within Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) based on mitochondrial and nuclear sequence data. *Journal of Mammalogy*, 91 (5), 1073-1092.
- Roehrs, Z. P., Lack, J. B. & Van Den Bussche, R. A. (2011) A Molecular Phylogenetic Reevaluation of the Tribe Nycticeiini (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica*, 13(1), 17-31.
- Roer, H. (1995) 60 years of bat-banding in Europe - results and tasks for future research. *Myotis*, 32-33, 251-261.
- Safi, K., König, B. & Kerth, G. (2007) Sex differences in population genetics, home range size and habitat use of the parti-colored bat (*Vespertilio murinus*, Linnaeus 1758) in Switzerland and their consequences for conservation. *Biological Conservation* 137, 28-36.
- Salgueiro, P., Coelho, M. M., Palmeirim, J. M. & Ruedi, M. (2004) Mitochondrial DNA variation and population structure of the island endemic Azorean bat (*Nyctalus azoreum*). *Molecular Ecology*, 13, 3357-3366.
- Salgueiro, P., Ruedi, M., Coelho, M. M. & Palmeirim, J. M. (2007) Genetic divergence and phylogeography in the genus *Nyctalus* (Mammalia, Chiroptera): implications for population history of the insular bat *Nyctalus azoreum*. *Genetica*, 130, 169-181.
- Sevilla, P. (1989) Quarternary fauna of bats in Spain: Paleoecologic and biogeographic interest. In: Hanák, V., Horáček, I. & Gaisler, J. (Eds.) *European bat research 1987*. Charles Univ. Press, Praha.

- Simmons, N. B. (2005) Order Chiroptera. 312-529. In: Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (Eds.) *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, Third Edition*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Stadelmann, B., Jacobs, D. S., Schoeman, C. & Ruedi, M. (2004) Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome b sequences. *Acta Chiropterologica*, 6 (2), 177–192.
- Tate, G. H. H. (1942) Results of the Archbold expeditions. No. 47. Review of the vespertilionine bats, with special attention to genera and species of the Archbold collections. *Bulletion of the American Museum of Natural History*, 80, 221-297.
- Teeling, E. C., Madsen, O., Murphy, W. J., Springer, M. S. & O'Brien, S. J. (2003) Nuclear gene sequences confirm an ancient link between New Zealand's short-tailed bat and South American noctilionoid bats. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28, 308-319.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S. J. & Murphy, W. J. (2005) A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307, 580-584.
- Veith, M., Mucedda, M., Kiefer, A. & Pidinchedda, E. (2011) On the presence of pipistrelle bats (*Pipistrellus* and *Hypsugo*; Chiroptera: Vespertilionidae) in Sardinia. *Acta Chiropterologica*, 13(1), 89-99.
- Volleth, M., Bronner, G. N., Göpfert, M. C., Heller, K.-G., Von Helversen, O. & Yong, H.-S. (2001) Karyotype comparison and phylogenetic relationships of *Pipistrellus*-like bats (Vespertilionidae; Chiroptera; Mammalia). *Chromosome Research*, 9, 25-46.
- Volleth, M. & Heller, K.-G. (1994) Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (Mammalia: Chiroptera) as revealed by karyological analysis. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 32, 11-34.
- Volleth, M., Heller, K.-G. & Fahr, J. (2006) Phylogenetic relationships of three "Nycticeiini" genera (Vespertilionidae, Chiroptera, Mammalia) as revealed by karyological analysis. *Mammalian Biology*, 71, 1-12.
- Volleth, M. & Tidemann, C. R. (1991) The origin of the Australian Vespertilioninae bats, as indicated by chromosomal studies. *Z. Säugetierkunde*, 56, 321-330.
- Wei, L., Flanders, J. R., Rossiter, J., Miller-Butterworth, C. M., Zhang, L. B. & Zhang, S. Y. (2010) Phylogeography of the Japanese pipistrelle bat, *Pipistrellus abramus*, in China: the

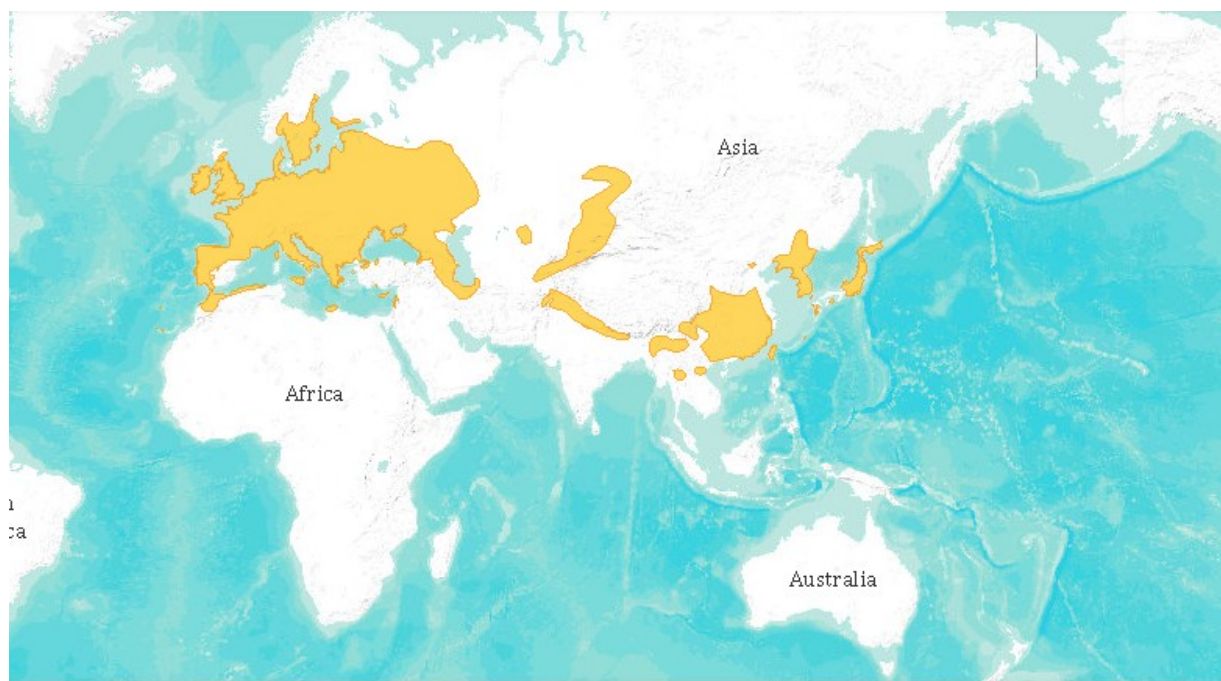
impact of ancient and recent events on population genetic structure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, 582-594.

Internetový zdroj: IUCN 2011. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2.*

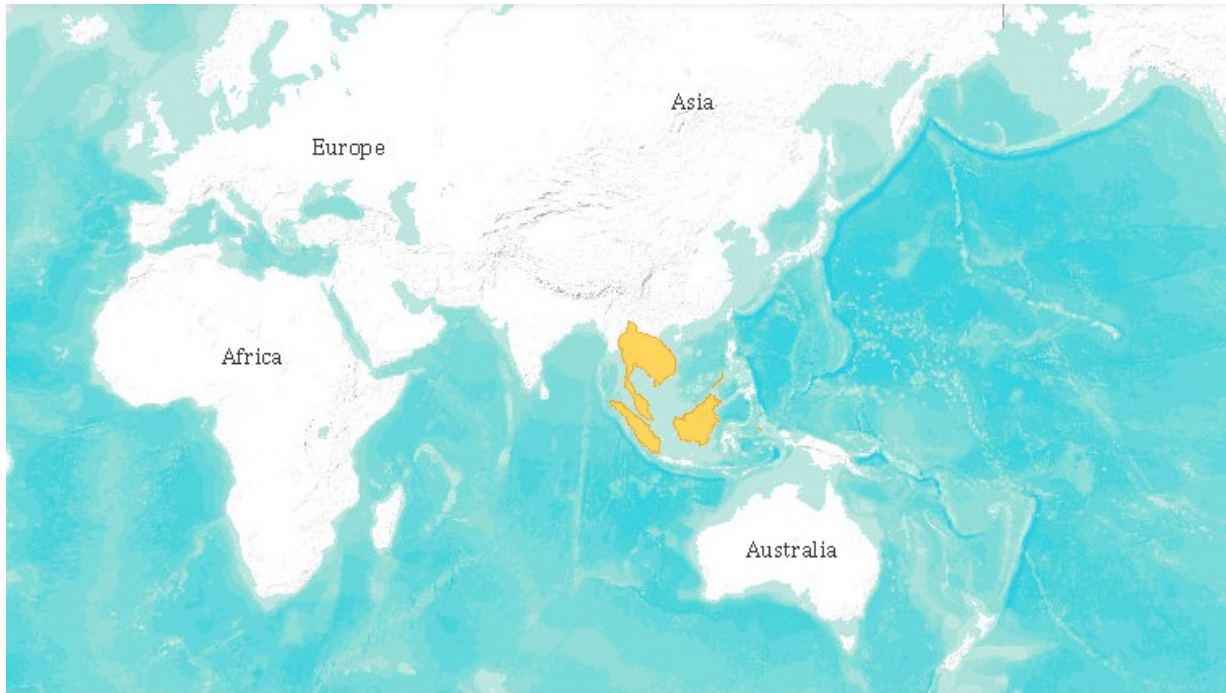
<http://www.iucnredlist.org>. Staženo 5. dubna 2012.

### **Příloha: Areály výskytu tribu Pipistrellini**

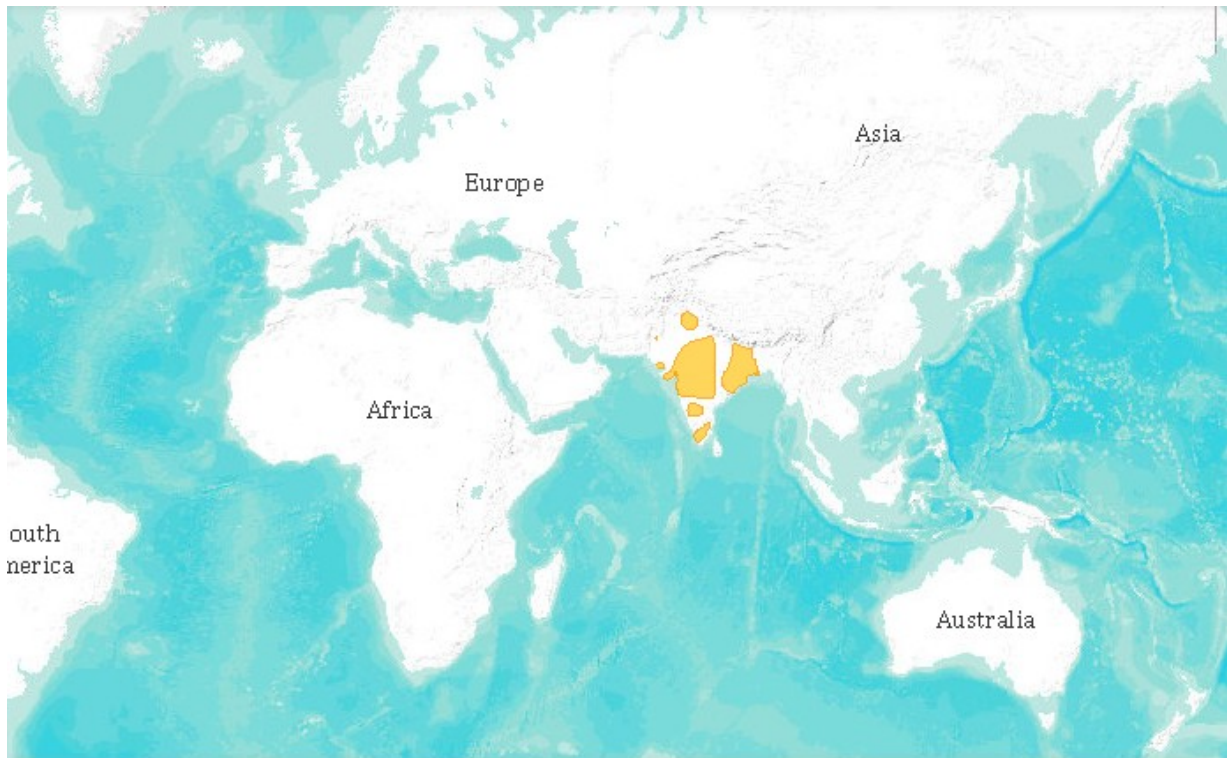
Mapy areálů výskytu pěti rodů tribu Pipistrellini. Areály jednotlivých druhů převzaté z The IUCN Red List of Threatened Species, [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Složení rodů podle Simmons (2005), až na pozdější taxonomické změny (objevení druhů *Glischropus bucephalus*, *Pipistrellus hanaki*; vyloučení *Parastrellus hesperus* a *Perimyotis subflavus* z rodu *Pipistrellus*). Spojeno v programu GIMP (GNU Image Manipulation Program).



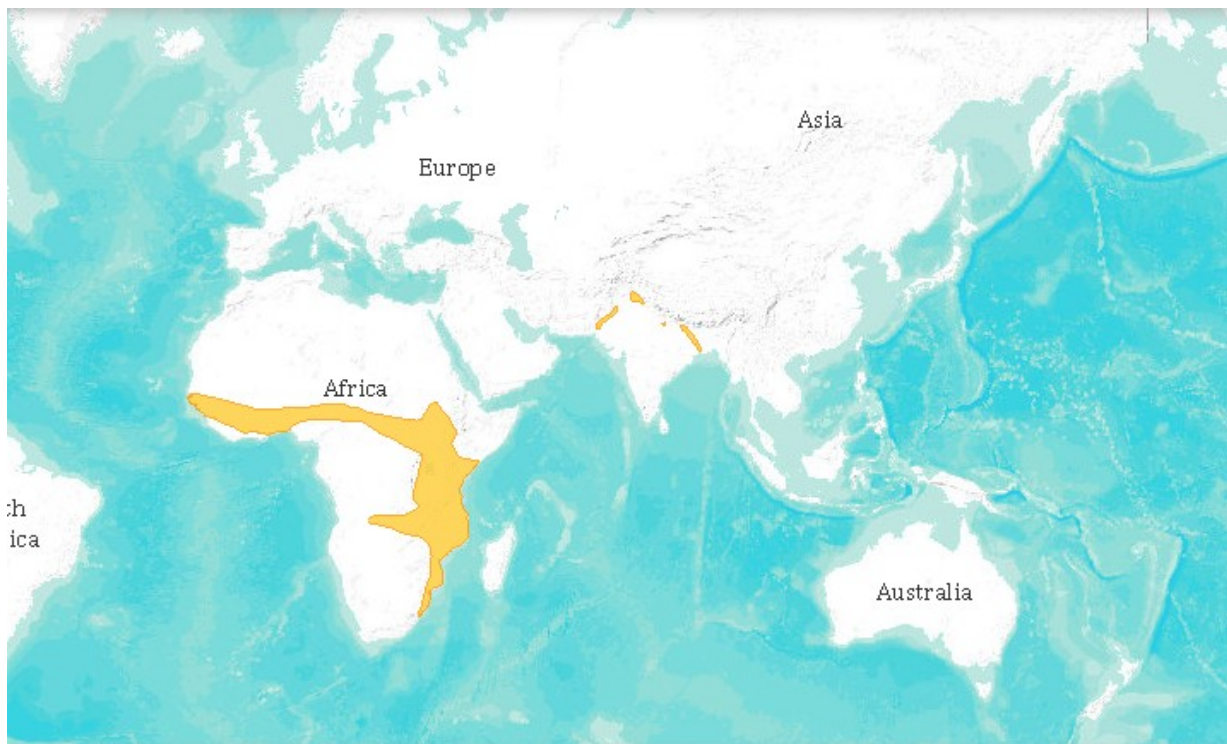
1. Areál výskytu rodu *Nyctalus*, mapy areálů dostupné pro všech osm druhů: *N. noctula*, *N. lasiopterus*, *N. azoreum*, *N. aviator*, *N. furvus*, *N. leisleri*, *N. plancyi*, *N. montanus*.



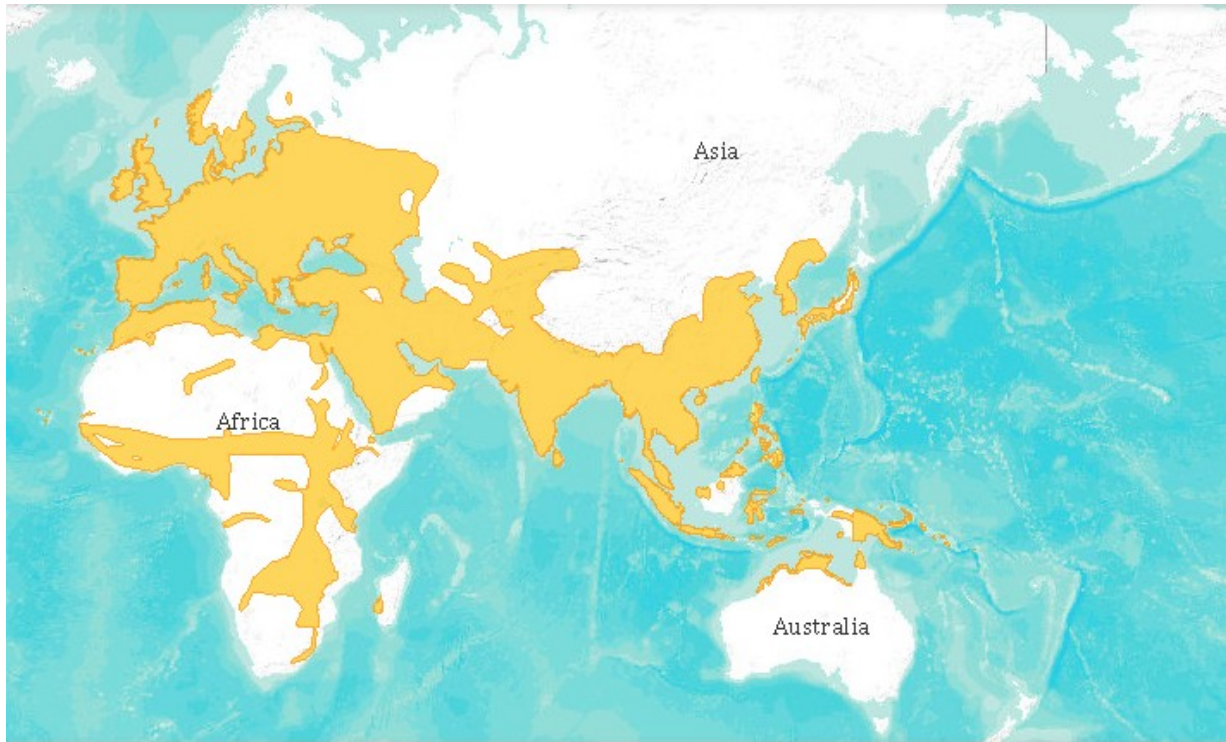
2. Areál výskytu rodu *Glischropus*, resp. jednoho ze tří druhů rodu: *G. tylopus*, pro druhy *G. javanus* a *G. bucephalus* nejsou mapy areálů dostupné. *G. javanus* je znám pouze ze dvou lokalit v západní Jávě v Indonésii (IUCN redlist). *G. bucephalus* byl objeven nedávno v Kambodži (Csorba 2011).



3. Areál výskytu rodu *Scotozous* s jediným druhem *S. dormeri*.



4. Areál výskytu rodu *Scotoecus* s druhy *S. pallidus*, *S. hirundo*, *S. albofuscus*. Druhy *S. albigula* a *S. hindei*, nejsou v IUCN evidovány a jsou formálně zařeny k druhu *S. hirundo*, ač podle Simmons (2005) jsou prokazatelně odlišné od tohoto druhu.



5. Areál výskytu rodu *Pipistrellus*, s druhy *P. abramus*, *P. adamsi*, *P. aero*, *P. angulatus*, *P. ceylonicus*, *P. collinus*, *P. coromandra*, *P. deserti*, *P. endoi*, *P. hesperidus*, *P. hanaki*, *P. inexpectatus*, *P. javanicus*, *P. kuhlii*, *P. maderensis*, *P. nanulus*, *P. nathusii*, *P. papuanus*, *P. paterculus*, *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*, *P. rueppellii*, *P. rusticus*, *P. stenopterus*, *P. tenuis*, *P. watti*, *P. westralis*. Mapy areálů nedostupné pro druhy *P. minahassae*, *P. permixtus*, *P. sturdee*.