

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Doubravka Velenská

Fylogeneze a biogeografie užovek rodu *Platyceps* (Squamata, Colubridae)
Phylogeny and biogeography of whipsnakes of the genus *Platyceps* (Squamata, Colubridae)

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jiří Šmíd, Ph. D.

Praha, 2019

Poděkování

Ráda bych zde poděkovala svému školiteli Mgr. Jiřímu Šmídovi, Ph. D. nejen za jeho velmi přínosné rady při psaní této bakalářské práce, ale také za trpělivost a motivaci. Dále děkuji rodině a kamarádům za podporu během celého 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. 05. 2019

Podpis

Abstrakt

Rod *Platyceps* patří do čeledi Colubridae, řádu Squamata, a zahrnuje 26 druhů. Jeho charakteristikou je štíhlé tělo, plochá hlava a ocas nepřekračující šestinu celkové délky těla. Areál výskytu tohoto rodu je poměrně velký, zahrnuje Saharo-Sindský region, zasahující od severu Afriky po jih Asie, a také oblast Středoziemního moře a východní Afriky. Fylogeneze rodu *Platyceps* není zcela jasná. I přes to, že byly snahy ji rozluštit, autoři zabývající se genetikou pracovali s omezeným materiálem (ani jedna práce nezahrnovala všechny druhy), navíc si jsou taxony, zejména z komplexu *P. rhodorachis-ventromaculatus*, velmi podobné, takže může lehce dojít k záměně. Dalším problémem je chaotické popisování nových druhů, ale i přejmenování druhů stávajících, jejichž popisy jsou z velké části založeny pouze na morfologii, bez genetického potvrzení. V rámci snahy vnést řád do vztahů mezi taxony se rod rozdělil do tří skupin, toto rozdělení je ovšem založeno na morfologii a biogeografii a genetické studie ho ne vždy podporují.

Klíčová slova: fylogeneze, biogeografie, *Platyceps*, hadi

Abstract

The genus *Platyceps* belongs to family Colubridae, order Squamata, and contains 26 species. It is characterized by slender body, flat head and tail which is not longer than a sixth of the total body length. The distribution of the genus is quite large, it contains Saharo-Sindian biogeographic region which spans from North Africa to East Asia and contains also the area of the Mediterranean Sea and East Africa. The phylogeny of genus *Platyceps* is unclear. Even though there have been efforts to untangle it, the genetics-based studies had a limited material available (no study contains all the known species). Moreover, the taxa, especially from the *P. rhodorachis-ventromaculatus* species complex, are morphologically similar and they be easily mistaken. Another problem is that descriptions of new species are not put in the context of the entire genus, different authors use different names for the same taxon, and most descriptions has been based solely on morphology. The genus was divided into three groups. This division is however based on morphology and biogeography and genetic studies do not always support it.

Key words: phylogeny, biogeography, *Platyceps*, snakes

Obsah

1. Úvod	1
2. Fylogenetické zařazení rodu <i>Platyceps</i>	2
3. Charakteristika rodu <i>Platyceps</i>	4
4. Taxonomie	5
4. 1. Mediteránní oblast	5
4. 2. Arabská oblast	6
4. 3 Severní Afrika	9
4. 4. Africký roh	10
4. 5. Íránská vysočina a Centrální Asie	13
4. 6. Indická oblast	16
5. Fylogeneze	17
6. Biogeografie rodu <i>Platyceps</i>	22
7. Závěr	24
8. Zdroje	25

1. Úvod

Rod *Platyceps* patří do druhově nejpočetnější čeledi hadů, Colubridae. Tato čeleď obývá, s výjimkou Antarktidy, všechny kontinenty světa a zahrnuje přibližně 1700 druhů hadů v šesti podčeledích (Vitt & Caldwell, 2013). Podčeleď Colubrinae, do které spadá rod *Platyceps*, je velmi heterogenní, co se způsobu života, velikosti těla a rozmnožování týče (Vitt & Caldwell, 2013). Společným znakem Colubrinae je ztráta jedné větve *sulcus spermaticus* na hemipenisu (Zaher, 1999). Divergence užovek z čeledi Colubrinae ve Starém světě začala před 25-30 miliony let a vedla k formování rodů *Hierophis*, *Hemorrhoids*, *Spalerosophis* a *Platyceps* (Nagy et al., 2004). Tento rod tvoří sesterskou skupinu právě s rody *Spalerosophis* a *Hemorrhoids* (Schätti & Utiger 2001; Nagy et al. 2004; Pyron et al. 2013; Zheng & Wiens 2016; Tamar et al. 2016).

Zástupce rodu *Platyceps* najdeme převážně v Saharo-Sindském biogeografickém regionu, což je oblast táhnoucí se ze západu Severní Afriky, přes Arabský poloostrov až na Indický subkontinent (Nagy et al., 2004). Dále obývají Mediteránní oblast a Východní Afriku (poloostrov Africký roh). Právě posledně jmenovaná oblast je takzvaným hot spotem (místem s největším počtem druhů) rodu *Platyceps* – vyskytuje se zde osm z celkového počtu 26 druhů, nicméně 5 z těchto druhů je velmi málo známých, někteří z nich jen z holotypů.

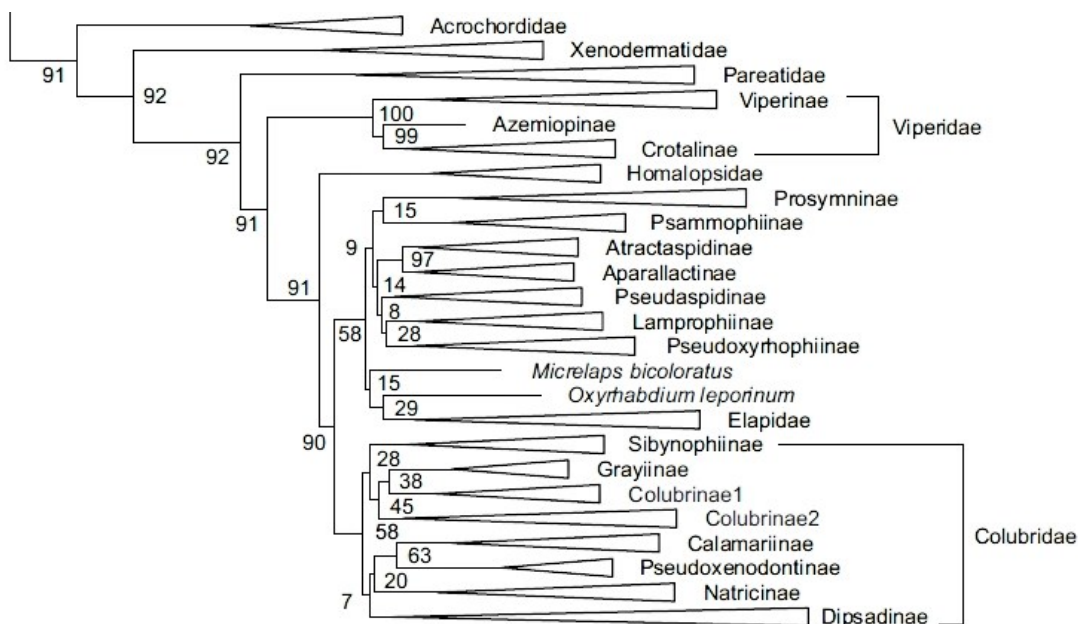
Vztahy mezi jednotlivými taxony nejsou zcela jasné. Zatím nebyla zpracována genetická studie celého rodu a většina druhů se v žádné fylogenetické práci ani nevyskytuje. Zatím bylo publikováno pouze osm prací zahrnující i zástupce rodu *Platyceps*, kterými byli: *P. collaris*, *P. najadum*, *P. rhodorachis*, *P. rogersi*, *P. karelini*, *P. variabilis*, *P. florulentus*, *P. ventromaculatus*, *P. elegantissimus*, ovšem ani jedna neobsahovala všechny tyto taxony naráz. Jak doufám vyjde najevo z této práce, vyvodit jednoznačné závěry z těchto prací bohužel nejde, nejen kvůli odlišnému výběru druhů, ale především kvůli odlišným výsledkům, kdy ani jeden příbuzenský vztah není potvrzen všemi autory.

Cílem této práce je shrnout poznatky o fylogenezi rodu *Platyceps* a stručně charakterizovat jeho zástupce. Tato práce pojednává nejprve o fylogenetickém zařazení rodu *Platyceps* a vztahů uvnitř nadčeledi Colubroidea i podčeledi Colubrinae. Dále charakterizuje rod *Platyceps* a všechny jeho druhy, které jsou, pro snazší orientaci, rozděleny podle biogeografických regionů. Následuje samotná fylogeneze rodu s popisem všech

fylogenetických prací a jejich výsledků a nakonec se práce věnuje biogeografii rodu *Platyceps*.

2. Fylogenetické zařazení rodu *Platyceps*

Rod *Platyceps* Blyth, 1860 patří do nadčeledi Colubroidea, řádu Squamata (šupinatí), třídy Reptilia (plazi). Nadčeď Colubroidea patří do infrařádu Caenophidia a je sesterská k Acrochordoidea. Podle některých autorů (Pyron et al., 2013) je nadčeď Colubroidea parafyletická, neboť čeleď Xenodermatidae, patřící do Colubroidea, je sesterskou k čeledi Acrochordidae, patřící do Acrochordoidea. Nicméně podle nejnovější fylogenetické studie (Zheng & Wiens, 2016) je nadčeď Colubroidea monofyletická a obsahuje 7 čeledí: Xenodermatidae, Paretidae, Viperidae, Homalopsidae, Colubridae, Lamprophiidae, Elapidae. Autoři dále uvádí, že čeleď Colubridae je sesterská ke Lamprophiidae – Elapidae a společně s Homalopsidae tvoří klad sesterský k čeledi Viperidae, viz obr. 1.



Obr. 1. Fylogeneze infrařádu Caenophidia (Zheng & Wiens, 2016).

Ani u čeledi Colubridae nejsou vnitřní vztahy zcela jasné. V roce 2007 vyčlenil Vidal et al. novou podčeď Grayiinae, aby dosáhl monofyletické skupiny Colubrinae. Pyron et al. (2011) potvrdil tuto novou podčeď jako sesterskou ke Colubrinae a zároveň vytvořil novou podčeď Scaphiodontophiinae (dnes kvůli pravidlu priority nazvanou Sibynophiinae), aby Colubrinae zůstala i nadále monofyletickou. Titíž autoři (Pyron et al., 2013) navrhli vytvoření

nové podčeledi Ahaetullinae, zahrnující rody *Ahaetulla*, *Chrysopelea* a *Dendrelaphis*, sesterské k podčeledi Grayiinae, tento vztah byl ovšem zpochybněn (Zheng & Wiens, 2016). Čeleď Colubridae (užovkovití) je tedy monofyletickou skupinou (Pyron et al., 2011), momentálně zahrnující 6 podčeledí - Calamariinae, Colubrinae, Grayiinae, Natricinae, Pseudoxenodontinae, Sibynophiinae (Zheng & Wiens, 2016).

Jedná se o největší čeleď řádu Serpentes zahrnující okolo 1755 druhů a obývajících všechny kontinenty s výjimkou Antarktidy (Vitt & Caldwell, 2013). Zahrnuje druhy nejedovaté a částečně jedovaté (Jackson, 2003) s aglyfním, opisthoglyfním a proteroglyfním typem zubů (Vitt & Caldwell, 2013). Charakteristikami čeledi Colubridae je částečná či, u většiny druhů, úplná absence levé plíce a přítomnost plíce tracheální (Wallach, 1998). Hemipenis je složen ze dvou hluboce oddělených laloků kdy každý lalok obsahuje kalichy (povrchové prvky se středovou depresí) na distální části a je hladký v centrální části. Tyto dvě části od sebe oddělují třásnaté velké papily (Zaher et al., 2009).

Stejně jako čeleď Colubridae je i podčeleď Colubrinae rozšířená po celém světě a zahrnuje víc jak 100 rodů a přes 600 druhů (Vitt & Caldwell, 2013). Je to skupina velice různorodá, jak ve velikosti a robustnosti těla tak v nárocích na prostředí a způsoby života. Hadi této čeledi obývají všechny suchozemské habitaty, ale jsou i druhy z brakických či sladkovodních biotopů. Většina druhů je oviparních, výjimečně zde najdeme i druhy viviparní, velikost snůšky poté záleží na velikosti druhu (Vitt & Caldwell, 2013). Společnou charakteristikou je ztráta jedné větve *sulcus spermaticus* (postranní žlábek) na hemipenisu (Zaher, 1999).

Původ podčeledi Colubrinae se datuje do doby před 35 miliony let, jednu z nejstarších skupin tvoří právě palearktické užovky z kladu *Hemorrhais-Spalerosophis-Platyceps* a k nim sesterský klad *Hierophis-Eirenis*, jejíž divergence začala před 25 – 30 miliony let (Nagy et al., 2004). Nejstarším známým zástupcem rodu *Platyceps* je *Platyceps planicarinatus* (Bachmayer & Szyndlar, 1985) z lokality Kohfidisch v Rakousku (Bachmayer & Szyndlar, 1985). Staří druhu se datuje do pozdního miocénu, tedy obdobím před cca 11,5 - 5,5 miliony lety (Tempfer, 2005). Na základě jen jediného basiparasphenoidu na obratli se druh přiřazuje ke komplexu *P. najadum-collaris* (Bachmayer & Szyndlar, 1987).

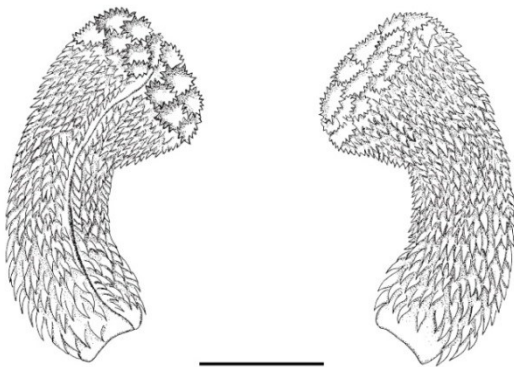
Zatímco samostatný klad *Hemorrhais-Spalerosophis-Platyceps* podporuje více autorů (Schätti & Utiger, 2001; Nagy et al., 2004; Pyron et al., 2013; Zheng & Wiens, 2016; Tamar et al., 2016), vnitřní vztahy jsou opět nevyjasněné. Někteří autoři (Schätti & Utiger, 2001) označují za vnitřní skupinu *Hemorrhais-Platyceps* a k nim sesterský rod *Spalerosophis*, jiní

(Nagy et al., 2004; Pyron et al., 2013; Zheng & Wiens, 2016) naopak uvádějí jako vnitřní skupinu *Spalerosophis-Platyceps* a k nim sesterský rod *Hemorrhais* či rod *Platyceps* stojící samostatně k sesterské skupině *Hemorrhais-Spalerosophis* (Tamar et al., 2016).

3. Charakteristika rodu *Platyceps*

Jestli si nějací hadi zaslouží jméno štíhlovka, jsou to právě příslušníci rodu *Platyceps* (Blyth, 1860). Jedná se o tenké, středně dlouhé hady, jejichž ocas nepřekračuje šestinu celkové délky těla (Blyth, 1860). Rovněž vědecké jméno rodu vystihuje další charakteristiku, vzniklo spojením starořeckého slova $\pi\lambda\alpha\tau\acute{\upsilon}\varsigma$ (platús), tedy plochý, a latinského slova ceps, hlava a toto pojmenování nesou právě kvůli výrazně ploché hlavě (Blyth, 1860). V roce 1943 Inger & Clark rozdělili rod *Coluber* na 5 skupin (*Coluber* Linnaeus; *Masticophis* Baird and Girard; *Zamenis* Wagler; *Platyceps* Blyth a *Hemorrhais* Boie) na základě rozdílů v redukci počtu řad šupin kolem těla. Nicméně toto rozdělení nebylo nikdy zcela přijato (Nagy et al., 2004).

Stejně jako hadi rodu *Hemorrhais* mají hemipenis rovnoměrně rozšířen od základu až po špičku s nepravidelnou apikální depresí a nemají párové apikální jamky (Schätti & Utiger, 2001), viz obr. 2



Obr. 2. Levý hemipenis *Platyceps ventromaculatus*, MHNG 2643.44, měřítko 5 mm (C. Charvet a H. Laubsher pro Schätti & Schmitz (2006).

Typovým druhem rodu je *Platyceps ventromaculatus* (Grey, 1834).

4. Taxonomie

Pro snazší orientaci je zde rod *Platyceps* rozdělen na základě biogeografie. Druhy, které zasahují do více oblastí, jsou přiřazeny k té, ve které se nachází typová lokalita či hlavní areál výskytu. Postavení taxonů je dle Uetz et al. (2019).

4. 1. Mediteránní oblast

Mediteránní oblast západního Palearktu se rozkládá na území do Kanárských ostrovů po Levantu (Sindaco & Jeremchenko 2008).

Z rodu *Platyceps* do této oblasti zasahují dva druhy – *Platyceps najadum* (Eichwald 1831) a *Platyceps collaris* (Müller, 1878).

Platyceps najadum je dnes rozdělena do šesti poddruhů – *P. najadum najadum* (Eichwald 1831); *P. najadum atayevi* (Tuniyev & Shammakov 1993); *P. najadum albitemporalis* (Darevsky & Orlov 1994); *P. najadum dahlii* (Schinz 1833); *P. najadum kalymnensis* (Schneider 1979) a *P. najadum schmidtleri* (Schätti & McCarthy 2001). *Platyceps najadum najadum* obývá jižní Rusko, Arménii, Gruzii, Ázerbájdžán, Sýrii a Irák. *Platyceps najadum atayevi* byl popsán jako samostatný druh z Turkmenistánské části pohoří Kopet Dag (Tuniyev & Shammakov, 1993). Přesto, že byl později, na základě morfologie a mtDNA, zařazen jako poddruh *P. najadum* (Schätti, 2004), někteří autoři jej stále uvádí jako samostatný druh (Nagy et al., 2004, Wallach et al., 2014) sesterský k *P. najadum*. *Platyceps najadum albitemporalis* z jihovýchodního Ázerbájdžánu a severního Íránu se od ostatních poddruhů liší bílými skvrnami za tmavým límcem (Darevsky & Orlov, 1994). Schätti et al. (2005) uznal tento poddruh s tím, že ale musí být pečlivěji prozkoumán, včetně molekulární analýzy. *Platyceps najadum dahlii* se vyskytuje na Balkánu a na západě Malé Asie. Je velmi podobný druhu *Platyceps collaris* a díky sympatrickému výskytu jsou často zaměňovány. *Platyceps najadum kalymnensis* je znám pouze z ostrova Kalymnos náležícímu Řecku. Podle Schätti et al. (2005) se jedná pouze o melanistickou formu *P. najadum dahlii* a její taxonomické zařazení tak není relevantní. Posledním poddruhem je *P. najadum schmidtleri* z jižní části pohoří Zagros v jihozápadním Íránu. Poddruh byl popsán jako samostatný druh sesterský k *P. najadum* a *P. collaris* (Schätti & McCarthy, 2001), později byl týmž autorem zařazen jako poddruh *P. najadum* (Schätti et al., 2005), nicméně někteří autoři ho i nadále uvádějí jako druh (Wallach et al., 2014).

Platyceps collaris (Müller, 1878) je monotypickým druhem obývajícím evropské pobřeží Černého moře, jižní a západní Anatolii, Sýrii, Libanon, Izrael a Jordánsko. Jak již bylo řečeno výše, tento druh je velmi podobný *P. najadum dahlii* a to natolik, že byl popsán jako jeho varieta, která se od ostatních odlišuje tím, že první skvrny za hlavou se spojují a tvoří límec (odtud také pochází vědecké jméno) (Müller, 1878). Jeho mladším synonymem je *P. rubriceps* (Schätti et al., 2001). Jediným známým poddruhem byl *Platyceps rubriceps thracius* (Rehák 1985) z Bulharska, který je ovšem podle Schätti et al. (2001) pouhým synonymem *P. collaris* a není tedy platný.

Morfologicky si jsou oba druhy velmi podobné. Jedná se o světle hnědé až olivově zelené hady s výraznými skvrnami za hlavou, často napříč spojenými. Synapomorfii komplexu *P. najadum-collaris* je pak jen jedna apikální jamka, na rozdíl od párové u zbytku rodu *Platyceps* (Schätti et al., 2014). *Platyceps najadum* má 198-236 ventrálních šupin, 94-140 subkaudálních šupin a 19, výjimečně 17, řad dorsálních šupin (Schätti et al., 2005). Naproti tomu *Platyceps collaris* má méně jak ventrálních (185-221), tak subkaudálních (79-121) šupin, počet řad dorzálních šupin je stejný (Schätti et al., 2001).

Tyto dva druhy jsou tradičně dávány do sesterského vztahu (Schätti & Utiger, 2001; Schätti, 2004; Schätti et al., 2005; Pyron et al., 2011; Tamar et al., 2016; Tonini et al., 2016). Podle Schätti & McCarthy (2001) by se dokonce mohlo jednat o samostatný rod. Někteří autoři ovšem tento vztah zpochybňují a dávají *P. collaris* do sesterského vztahu s *P. florulentus* (Nagy et al., 2004; Pyron et al., 2013; Zheng & Wiens, 2016) a *P. najadum* jako sesterský taxon *P. ventromaculatus* (Pyron et al., 2013; Zheng & Wiens, 2016).

4. 2. Arabská oblast

Do této oblasti spadají druhy s rozšířením na Arabském poloostrově včetně Jordánska a Izraele, kterými jsou: *Platyceps elegantissimus* (Günther 1878), *Platyceps insulanus* (Mertnes, 1965), *Platyceps sinai* (Schmidt & Marx, 1956), *Platyceps thomasi* (Parker, 1931) a *Platyceps variabilis* (Boulanger, 1905).

Jedná se o druhy patřící do *P. florulentus* komplex (Schätti et al., 2014) s velmi úzkým areálem výskytu.

Platyceps elegantissimus je světle žlutý had s oranžovými nádechy a příčnými černými pruhy po celé délce těla. První pruh jdoucí přes oko i pruh těsně za ním jsou užší než na zbytku těla.

Celkový počet pruhů na těle i na ocase nepřekračuje 40, na ocase tvoří kolečka – nejsou přerušena, celková délka těla je do 70 cm (Disi et al., 2001). Dalšími znaky je 65-86 subkaudálních šupin, 197-200 šupin ventrálních, 19 řad šupin ve středu těla, horní preokulár je v kontaktu s frontální šupinou a 5. horní labiální štítek vstupuje do očnice (Disi et al., 2001). Obývá jižní, pouštní část Izraele (Wadi Araba), jihozápadní Jordán a západní a střední Saudskou Arábii (Sindaco et al., 2013). Podle Disi et al. (2001) se jedná o hada s noční aktivitou (podvečer a časná noc), který se živí nočními ještěry, jako například gekony druhu *Stenodactylus doriae*. Naopak podle Babocsay et al. (2009) se jedná o denního, ovšem skrytě žijícího hada, který může svou aktivitu posouvat během letní sezóny do ranních hodin před rozedněním či naopak po západu slunce.

Morfologicky je tento druh řazen do *P. florulentus* komplex (Schätti & Utiger, 2001; Schätti et al., 2014) což podporuje i genetická studie (Tonini et al., 2016), podle které je *P. elegantissimus* sesterská ke kladu *P. florulentus*-*P. variabilis*. Naopak podle (Schätti & Utiger 2001; Schätti 2004 a Schätti et al. 2005) je sesterským druhem *P. ventromaculatus*.

Platyceps insulanus je znám pouze z typového materiálu a tedy i z typové lokality, kterou je ostrov Sarso v souostroví Farasan v Rudém moři patřící k Saudské Arábii (Sindaco et al., 2013). Holotyp byl nalezen W. Kostem 26. listopadu 1964, jak plave u pobřeží v moři (Masseti, 2014), jeho přední část byla matně olověně šedá a celkově měřil 760 mm a byl popsán jako *Coluber insulanus* (Mertens, 1965). Gasperetti (1988) ovšem zpochybňuje jeho příbuznost k rodu *Coluber*, neboť adaptace na slanou vodu je u tohoto rodu velmi neobvyklá. Podle Schätti & Utiger (2001) se pravděpodobně jedná o příbuzný druh rodu *Platyceps*, kam ho poprvé zařadil Cunningham (2010), ovšem podle Sindaco et al. (2013) bez jakéhokoliv vysvětlení a proto ho poslední jmenovaný uvádí jako *Coluber (i.s.) insulanus*. Schätti et al. (2014) ho zařadili do *P. florulentus* komplex.

Platyceps sinai je svým vzhledem podobný *P. elegantissimus*. Tělo je světle šedo zbarvené s úzkými černými příčnými pruhy a případně s jedním oranžovým podélným pruhem na zádech. Na rozdíl od *P. elegantissimus* je počet pruhů výrazně větší (více jak 60) a pruhy na ocase netvoří souvislý kruh, celková délka těla je do 70 cm (Disi et al., 2001). Vyskytuje se na Sinai, v jižním Izraeli a jihozápadním Jordánsku (Sindaco et al., 2013). Druh byl popsán jako *Lytorhynchus sinai* lehce rozeznatelný od ostatních druhů nejen barevným vzorem, ale také lehce zvednutými okraji rostrálních štítků, dále má rozdělené nasální štítky, 17 řad šupin, 184-194 štítků ventrálních a 94 štítků kaudálních (Schmidt & Marx, 1956). Podle Schätti &

Utiger (2001) se jedná o příbuzný druh rodu *Platyceps* a jako takový byl zařazen do *P. florulentus* komplex (Schätti et al., 2014).

Dalším béžovým hadem s příčnými černými pruhy a červenou či žlutou podélnou linkou na hřbetě je *Platyceps thomasi*. Tento ne moc známý druh se vyskytuje v Dhofaru (západní Omán) a jihovýchodním Jemenu (Wallach et al., 2014). Už Parker (1931) naznačil jeho příbuznost s *P. variabilis*, se kterou se shoduje ve velikosti, habitatu a v šupinách. Dokonce je znám exemplář *P. variabilis* s podélnými černými proužky na hlavě a v přední části těla, které ovšem nesahají až na boky (Arnold, 1980). Také se liší v hemipenisech, kdy *P. variabilis* tvoří kalichy dorzálně (Arnold, 1980). Podle Schätti et al (2014) se může jednat o poddruh *P. variabilis*. Někteří autoři (Sindaco et al. 2013; Ball & Borrell, 2016) jej stále uvádějí jako *Coluber*, i přes to, že Ball & Borrell (2016) uvádí jeho příbuznost s rodem *Platyceps*.

Posledním druhem vyskytujícím se v této oblasti je *Platyceps variabilis*, tvořící dva poddruhy – *Platyceps variabilis variabilis* (Boulenger, 1905) obývající jihozápadní Arábii a *Platyceps variabilis manseri* (Leviton, 1986) ze Saudské Arábie. *Platyceps variabilis variabilis* je charakterizována 17 řadami šupin, 155-169 ventrálních, 80-90 subkaudálních šupin a rozdělenou anální šupinou (Boulenger, 1905). Druh byl popsán jako *Zamenis variabilis* na základě velké barevné rozdílnosti u 10 chycených jedinců (od olivově zelených, přes oranžové až po hnědé a černé jedince) (Boulenger, 1905). Autor dále popisuje velkou podobnost k *Platyceps brevis* na základě stejného počtu ventrálních šupin. *Platyceps variabilis manseri* byl popsán jako samostatný druh s 19 řady šupin ve středu těla, 165-182 ventrálními šupinami, 79-91 ventrálními šupinami. Zbarvení na zádech do hněda až černá, na břicho jsou šupiny proximálně hnědé a distálně bílé (Leviton, 1986). Podle Schätti & Gasperetti (1994) se jedná o poddruh *P. variabilis*, protože se od tohoto druhu liší jen vzorem šupin a barvou, která je však u *P. variabilis* velmi rozmanitá. Rozdíl mezi *P. variabilis* a *P. manseri* je v počtu řad šupin – *P. variabilis* jich má 17 a *P. manseri* 19 (Sindaco et al., 2013). Nicméně Wallach et al. (2014) ho stále bere jako samostatný druh, rozšířený v jihozápadní Saudské Arábii. K rodu *Platyceps* přiřadil druh *variabilis* Schätti (2004), jako sesterský druh k *P. florulentus*. Tento vztah potvrdil i Tonini et al. (2016).

4. 3 Severní Afrika

Oblast zahrnující poušť Sahara není tak bohatá na druhy rodu *Platyceps*. Navíc ani jeden druh nemůže být označen za saharského endemita, neboť se vyskytují i dále na Arabském poloostrově. Spadají sem tři druhy hadů se složitými taxonomickými vztahy, které nejsou ještě zdaleka vyřešeny – *Platyceps saharicus* (Schätti & McCarthy, 2004), *Platyceps tessellata* (Werner, 1910), *Platyceps rogersi* (Anderson, 1893).

Platyceps saharicus je druh vyčleněný z *Platyceps rhodorachis* na základě zvýšeného počtu ventrálních šupin. Tento druh má 238-264 ventrálních šupin, 134-139 párových subkaudálních šupin, rozdělenou anální šupinu, devět supralabiálních šupin z nichž se pátý a šestý dotýkají oka a dvě postokulární šupiny (Schätti & McCarthy, 2004). Je šedavě až světle hnědě zbarvený s příčnými tmavými proužky na prvních třech čtvrtinách těla (poslední část bez vzoru a světlejší) (Schätti & McCarthy, 2004). Podle Sinaiko et al. (2018) se na území Izraele vyskytuje i nepruhovaná forma náležící právě druhu *P. saharicus*, jako jedinému z komplexu *P. rhodorachis* obývajícím Izrael. Rozšíření tohoto druhu je tedy jihovýchodní Alžírsko, Libye, Egypt, Sinai, jihozápadní Jordánsko, Izrael, Západní břeh Jordánu, severozápadní Arabský poloostrov a izolované nálezy jsou také z Čadu a Súdánu (Sindaco et al., 2013). Podle Perry (2012) se jedná o mladší synonymum *P. tessellata*, kterou ovšem Schätti et al. (2014) díky chybnému označení typové lokality neuznává. Podle Sinaiko et al. (2018) se jedná o sesterský druh *P. rogersi*, které jsou spolu potom sesterské k *P. rhodorachis*.

Platyceps tessellata dnes není, kvůli špatně označené typové lokalitě (Turecko), zcela uznávaný druh (Schätti et al., 2014). Byl popsán jako poddruh *P. rhodorachis*, později brán jen jako jeho varieta. Na druhovou úroveň jej vyzdvihl Perry (2012), který označil nový druh *P. saharicus* za morfologicky (zbarvení i počty šupin) stejný a označil ho jako mladší synonymum.

Platyceps rogersi je momentálně jedním z nejvíce diskutovaných druhů s velmi matoucí taxonomií. Podle Schätti (2006) se jedná o konspicivní druh s *P. ventromaculatus*. Schätti & Schmitz (2006) označili populaci *P. ventromaculatus* z oblasti od jihovýchodního Turecka po západní Írán, kam patří i *P. rogersi*, jako *Platyceps chesneii* a označili *P. rogersi* za mladší synonymum. Nicméně Schätti et al. (2012) sesadili populaci žijící na území mezi jižní Sýrií/Jordánskem a východní Libyí na poddruhovou úroveň pojmenovanou jako *Platyceps*

karelini rogersi. Nicméně mnozí autoři (Ibrahim, 2013; Wallach et al., 2014; Habeeb & Rastegar-Pouyani, 2016; Bauer et al., 2017) jej stále berou jako druh. Na základě genetických studií vychází *Platyceps rogersi* jako sesterská k *Platyceps karelini* pouze jednou (Nagy et al., 2004). Naopak podle většiny autorů (Schätti & Utiger, 2001; Schätti, 2004; Pyron et al., 2011; Pyron et al., 2013; Tamar et al., 2016) je sesterským druhem *P. rhodorachis* a to i přes to, že je ve studii zahrnut druh *P. karelini*. *Platyceps rogersi* je poměrně dlouhý (až 150 cm) a tenký had (Disi et al., 2001). Přední část těla je světlá s tmavšími pravidelnými skvrnami na hřbetě, které se ve středu těla postupně rozpíjejí a vytváří jednolitou, světle hnědou barvu na konci těla a ocasu. Hlava je tmavá se světle žlutými až oranžovými skvrnami před a za okem. Tělo pokrývá 194-211 ventrálních šupin uspořádaných do 19 řad a 82-119 párů šupin subkaudálních. Dále má 8-9 horních labiálních štítků kdy se čtvrtý a pátý, nebo jenom pátý, dotýkají očnice (Disi et al., 2001). Rozšíření tohoto druhu je od Libye (Kyrenaika) do Sýrie a Iráku, přes severní Saudskou Arábii.

4. 4. Africký roh

Africký roh je poloostrov ve Východní Africe, na kterém leží Etiopie, Somálsko, Džibutsko a Eritrea. Jedná se o místo s největší druhovou bohatostí rodu *Platyceps*, které jsou většinou endemické, anebo obývají přilehlé oblasti (výjimku tvoří *Platyceps florulentus perreti*). Patří sem osm druhů s poddruhy – *Platyceps afarensis* Schätti & Ineich, 2004; *Platyceps brevis* (Boulenger, 1895); *Platyceps florulentus* (Geoffroy-St-Hilaire, 1827); *Platyceps largeni* (Schätti, 2001); *Platyceps messanai* (Schätti & Lanza, 1989); *Platyceps scortecci* (Lanza, 1963); *Platyceps somalicus* (Boulenger, 1896); *Platyceps taylori* (Parker, 1949).

Platyceps afarensis je znám pouze ze dvou exemplářů nalezených v letech 1999 a 2000 na typové lokalitě - Arta, Džibutsko (11°31'S a 42°51'V, asi 705 m n. m.) (Schätti & Ineich, 2004). U samců (samice zatím nebyla viděna) jsou dorzální šupiny ve 21 řadách, počet ventrálních šupin se pohybuje mezi 251 a 258 a počet subkaudálních šupin je v rozmezí 143-144. *Platyceps afarensis* se morfologicky liší od všech druhů žijících ve stejné oblasti (Schätti & Ineich, 2004), nejpodobnější je druhu *P. rhodorachis* a proto se předpokládá jejich bližší vztah a druh je tedy zařazen do *Platyceps rhodorachis-ventromaculatus* komplex (Schätti et al., 2014). Na základě zvýšeného počtu laterálních šupin hlavy, ventrálních šupin, dorzálních řad šupin i maxilárních zubů se usuzuje, že jde o druh primitivní (Schätti & Ineich, 2004).

Platyceps brevis se dělí do dvou poddruhů. *P. brevis brevis* (Boulenger, 1895), obývající Somálsko a východní Etiopii (Schätti & Charvet, 2003), má 19 řad šupin (Boulenger, 1905), 158-183 ventrálních šupin, 75-95 subkaudálních šupin, anální štítek rozdělen, většinou devět subbralabiálních štítků, do očníce zasahuje pátý a šestý (Schätti & Charvet, 2003). Pod okem se nachází tmavý pruh, který jde přes subokulár a frontální štítek, někdy i s tmavou skvrnou na zadní části temporální oblasti. Tělo je světle hnědé až šedé s příčnými pruhy či skvrnami v přední části zad, zadní část těla je většinou bez vzoru, nebo bez něj může být celé tělo (Schätti & Charvet, 2003). Druh byl popsán jako *Zamenis brevis*, též autor v roce 1905 předpokládá úzký vztah s *P. variabilis* (Boulenger, 1905). Do rodu *Platyceps* ji zařadili Schätti & Utiger (2001). Schätti & Charvet (2003) sice zpochybňují Boulengerovo přiřazení do blízkosti *P. variabilis*, nicméně ho dávají do příbuznosti *P. florulentus* komplex, kam patří právě i *P. variabilis*. *Platyceps brevis smithi* popsal rovněž Boulenger (1895), ovšem jako samostatný druh stojící mezi *P. brevis* a *P. florulentus*. Loveridge (1957) ho sice označuje za poddruh *florulentus*, ale to nebylo nikdy zcela přijato. Rozdělení *P. brevis* do dvou poddruhů navrhl již Schätti v Lanza (1990), ale skutečně ho zařadil až Schätti & Charvet (2003). Nicméně Wallach et al. (2014) ho stále uvádí jako druh a možné synonymum pro *P. brevis*. Co se morfologie týká má tento poddruh 21 řad šupin, 173-200 ventrálních šupin, 83-110 subkaudálních šupin, rozdělen anální štítek, šupiny na hlavě jsou podobné nominálnímu poddruhu (Schätti & Charvet, 2003). Na hnědém až žlutohnědém těle se u mláďat vyskytují proužky, které v dospělosti mohou zcela vymizet, anebo se zachovat jako skvrny či polopruhy. Tři černé pruhy na hlavě a šíjí většinou zůstávají i nepruhovaným formám (Spawls et al., 2002). Svým areálem výskytu - jižní Etiopie a Somálsko, suché nížiny Keni, severní Tanzanie a pravděpodobně i západní Uganda (Schätti & Charvet, 2003) - je jediným známým zástupcem zasahujícím i na jižní polokouli.

Dalším taxonem obývajícím nejen tuto oblast je *Platyceps florulentus* se třemi poddruhy – *P. f. florulentus* (Geoffroy-St.Hilaire, 1827) s největším areálem výskytu: Egypt, Súdán, Eritrea, Etiopie, severní Somálsko (Schätti, 1988); *P. f. keniensis* (Parker, 1932), který je znám pouze z typové lokality – jezero Baringo, Keňa (Parker, 1932); *P. f. perreti* (Schätti, 1988) z východní Nigerie a severního Kamerunu (Schätti, 1988). *Platyceps florulentus florulentus* může být jednolitě hnědý, hnědošedý či hnědočervený bez vzoru, nebo s jedním či dvěma příčnými tmavými pruhy na hlavě a na těle. Tyto pruhy, především u dospělých, směrem k ocasu mizí. Výjimečně může mít přední část těla zbarvenou do šeda a zadní hnědou (Spawls et al., 2002). Počet ventrálních šupin u samců je mezi 194 a 214, u samic je to více – 207-228,

počet subkaudálních šupin se již moc neliší (♂ 83-105, ♀ 88-105), anální štít je rozdělen. Subralabiálních šupin je nejčastěji devět, dva z nich (většinou pátý a šestý) vstupují do zornice. Tělo je rozděleno do 21 až 23 řad šupin (Schätti, 1988). Ani taxonomické zařazení tohoto druhu není zcela jasné – podle Schätti & Utiger (2001) se jedná o sesterský druh kladu *P. rhodorachis*-*P. rogersi*, podle Schätti (2004); Schätti et al. (2005) a Tonini et al. (2016) se jedná o sesterský druh *P. variabilis*, podle Pyron et al. (2011) je sesterským *P. karelini*, či je nějakým způsobem spojen s mediteránními druhy, ať už sesterským vztahem k *P. collaris* (Nagy et al., 2004; Pyron et al., 2013; Zheng & Wiens, 2016) a nebo je sesterský ke kladu *P. collaris*-*P. najadum* (Tamar et al., 2016). *Platyceps f. keniensis* byl popsán jako samostatný druh *Coluber keniensis*, který je příbuzný *C. florulentus*, ale liší se od něj 25 řady šupin, dvěma subokulárami a nerozděleným análním štítkem. Poddruh z něj, na základě morfologie, udělal Schätti (1988), který dokonce označil jeden exemplář (NMK 2105, samice z lokality Lokori) za křížence mezi *florulentus* a *keniensis*. Co se zbarvení týče, je to tmavý (hnědý až hnědočervený) had s tmavou skvrnou na temeni táhnoucí se na okraje hlavy, tělo je v přední části pokryto černými skvrnami, zadní část těla je bez vzoru (Parker, 1932). Posledním zástupcem je *P. f. perreti*, který naopak byl pospán jako poddruh *P. florulentus* (Schätti, 1988), ale autor ho v nejnovější práci povýšil na úroveň druhu (Schätti et al., 2014). Hlavním rozdílem mezi tímto a nominátním poddruhem je 25 řad šupin, 219 ventrálních šupin u samců a 226-231 u samic a víc maxilárních zubů (16-17 namísto 15 či méně) (Schätti, 1988). Zbarvení je šedé, na zadní části těla světlejší, tělo je pokryto párovými tmavými skvrnami ve tvaru kostky zasahujícími až na ocas, v oblasti hlavy má tři tmavší pruhy – půlměsíkový mezi očima, na temeni a na nose, který je rozbit do menších skvrn (Schätti, 1988).

Platyceps largeni je endemitem souostroví Dahlak u Etiopie. Zatím je znám pouze ze šesti exemplářů, kteří průměrně mají 21 řad šupin, 182-197 ventrálních šupin, 87-92 subkaudálních šupin (Maza et al., 2015; Schätti, 2001). Tělo je světle hnědé až šedavé s tmavě hnědými podélnými skvrnami, které nejsou celistvé a zasahují až na ocas (Maza et al., 2015), také má pruhy na hlavě mezi očima, na temeni a v přední části, podobně jako *P. florulentus* (Schätti, 2001). Podle Wallach et al. (2014) je možné, že se jedná o synonymum *P. taylori*, zatímco podle Schätti et al. (2014) by to mohl být ostrovní poddruh *P. taylori*.

I *Platyceps messanai* je znám pouze z holotypu – samec nalezený na lokalitě Wádi Run, údolí Nogal v Somálsku. Tento jedinec má 17 řad šupin, 187 ventrálních šupin a 100 párových supralabiálních šupin. Anální štít je rozdělen, supralabiálních šupin je devět či deset, kdy pátá (na pravé straně) a šestá (na levé) jsou v kontaktu s očnicí (Schätti & Charvet, 2003). Zatímco

hlava nemá žádný vzor, na světle hnědošedém těle je osm řad černých teček. Krk je žlutý (Schätti & Charvet, 2003).

Platyceps scortecchi není moc známým druhem rozšířeným v centrálním Somálsku (Wallach et al., 2014), který může být vzdáleným příbuzným *P. messanai* a *P. somalicus* (Schätti et al., 2014). Podle Schätti & Charvet (2003) se od ostatních druhů žijících v této oblasti z *P. florulentus* komplex liší vyšším počtem řad šupin (27-29) a přítomností subokulárních šupin.

Dalším druhem známým jen z holotypu je *Platyceps somalicus* z pohoří Audo v Etiopii. Tento jedinec má 15 řad šupin, 173 ventrálních šupin, rozdělen anální štítek, poničený ocas. Tělo je šedohnědě zbarveno s černými příčnými pruhy a se skvrnami na bocích, mezi očima je tmavý pruh stejně jako na temeni, pod očima je černá skvrna (Boulenger, 1896). Příbuznost k rodu *Platyceps* naznačil již Schätti & Utiger (2001), ale k rodu ji definitivně přiřadil až Schätti & Charvet (2003).

Posledním druhem této oblasti je *Platyceps taylori* rozšířený v Eritrei (severní a jižní Rudé moře), východní Etiopii, Džibuti a severním Somálsku (Wallach et al., 2014). Tento druh má 179-198 ventrálních šupin (více u samic), 81-96 subkaudálních šupin, rozdělený anální štítek a 21 či 23 řad šupin. Dále má 9 supralabiálních štítků z nichž pátý a šestý zasahuje do očníce. Zbarvení je hnědo-šedé, na hlavě má tři pruhy se světlejšími středy, na šíji má tři skvrny a tělo je pokryto osmi řadami černých skvrn (Schätti, 1988).

4. 5. Íránská vysočina a Centrální Asie

Centrální Asie zahrnuje území Středního Východu a Střední Asie, tedy – Írán, Irák, Afganistán, Sýrie, Uzbekistán, Turkmenistán, Kazachstán a Tádžikistán. Do této oblasti spadají druhy z *P. rhodorachis-ventromaculatus* komplex – *P. karelini* (Brant 1838) *P. ladacensis* (Anderson 1871) *P. noeli* (Schätti, Tillack, Kucharzewski 2014), *P. sindhensis* (Schätti, Tillack, Kucharzewski 2014) a *P. rhodorachis* (Jan, 1863).

Platyceps karelini je další taxon, u kterého nejsou jasné příbuzenské vztahy. Podle Nagy et al. (2004) se jedná o sesterský druh *P. rogersi*, podle Pyron et al. (2011) je sesterský k *P. florulentus*, Pyron et al. (2013) a Zheng & Wiens (2016) jej přiřazují jako sesterský ke kladu ((*P. ventromaculatus*-*P. najadum*)-(*P. collaris*-*P. florulentus*)). V Zheng & Wiens (2016) je navíc druh *P. karelini* 2, který je sesterským *P. rhodorachis*. Podle Tamar et al. (2016) je sesterský ke kladu (*P. florulentus*-(*P. najadum*-*P. collaris*)) a podle Tonini et al. (2016) je

sesterský k velkému šesti druhovému kladu ((*P. variabilis*-*P. florulentus*)-*P. elegantissimus*)-((*P. najadum*-*P. collaris*)-*P. ventromaculatus*). Tento druh se momentálně dělí do tří poddruhů – *P. k. karelini* (Brandt 1838), *P. k. chesneii* (Martin 1838) a *P. k. mintonorum* (Mertens 1969). Nominátní poddruh obývá jihozápadní Kazachstán, Turkmenistán, Uzbekistán, Tádžikistán, východní Írán, severní Afganistán a jihozápadní Pákistán (Sindaco et al., 2013). Z jižního Turkmenistánu jsou známi kříženci s *P. rhodorachis* (Schätti et al., 2014). Podle Ananjeva et al. (2006) existují dvě barevné morfy, běžnější pruhovaná (pruhy zasahují až na ocas) či s červeným pruhem na hřbetě (obě světle šedé). *Platyceps karelini chesneii* byl popsán jako druh z okolí řeky Eufkrat (Martin, 1839). Jak již bylo zmíněno u druhu *P. rogersi* Schätti & Schmitz, (2006) uvádí, že jedinci z Íránu a Arábie dříve považovaní za *P. ventromaculatus* a *P. rogersi* (které označil za mladší synonymum) náleží právě druhu *P. chesneii*, ze kterého následně vytvořil poddruh *P. karelini* s rozšířením od jihovýchodního Turecka, přes údolí řeky Eufkrat v Íránu na východ Arabského poloostrova (Schätti et al., 2012). Sindaco et al. (2013) tedy sloučili *P. rogersi* a *P. chesneii* do *P. „chesneii“* obývající rozsáhlé území od Libye, přes severní Egypt, Sinai, Izrael, Jordánsko, jižní Sýrii, jihovýchodní Anatolii, východní Saudskou Arábii, Irák, Kuvajt a západní Írán. Nicméně Schätti et al. (2014) uvádí oba taxony jako poddruhy *P. karelini*. Od nominátního poddruhu se liší větším počtem (více jak 60) příčných pruhů na hřbetě (Schätti et al., 2012). Posledním poddruhem je *P. k. mintonorum* s 227-239 ventrálními a 114-123 subkaudálními šupinami (Mertens, 1969). Tělo je světle hnědé až šedé, okolí oka je žluté, až na tmavou skvrnu pod okem, ventrální šupiny mají tmavé okraje, které tvoří buď příčné pruhy, nebo páry vedle sebe jdoucích paravertebrálních pruhů (Schätti & Stutz, 2005). Vyskytuje se v jižním Afganistánu a Balúčistánu (Sindaco et al., 2013). I přes to, že byl taxon popsán jako poddruh, většina autorů ho považuje za druh (Schätti & Stutz, 2005; Sindaco et al., 2013; Schätti et al., 2014; Wallach et al., 2014).

Platyceps ladacensis byl popsán jako druh z oblasti Ladak v Pákistánu (Anderson, 1871), nicméně sám autor později uvádí, že se holotyp shoduje s *Platyceps rhodorachis*, který byl popsán o pár let dříve (Anderson, 1895). Od té doby je taxon považován buď za poddruh či za barevnou varietu *P. rhodorachis* (Rastegar-Pouyani et al., 2008). Například Bannikov et al. (1977) uvádějí, že všichni skvrnití jedinci z Uzbekistánu a Turkmenistánu jsou *P. rhodorachis ladacensis* a v jižním Turkmenistánu se vyskytují spolu s červenohřbetou formou *P. rhodorachis rhodorachis*, zatímco podle Schätti et al. (2014) mohou nést zbarvení typické pro *P. r. karelini* i jedinci nominátního poddruhu. Naopak podle Perry (2012); Whitaker et al.

(2004) či Werner (2016) se jedná o samostatný druh. Wallach et al. (2014) ho uvádí jen jako synonymum *P. rhodorachis*. Tento světle olivově hnědý had s příčnými tmavšími pruhy na přední části těla (John Anderson, 1871) má 237-256 ventrálních štítků, 19-21 řad šupin (Schätti et al., 2014) a vyskytuje se od Izraele po severní Indii a Jemen (Werner, 2016).

Platyceps noeli je jedním ze dvou druhů popsaných až v roce 2014 a odštěpených z *P. rhodorachis* (Schätti et al., 2014). Tento druh, známý pouze z okolí Nushki v severovýchodním Balúčistánu a ze samých samců, je světle hnědo zbarvený se dvěma či čtyřma podélnými pruhy na přední části hřbetu či bez nich a má 199-204 ventrálních šupin, 108-112 subkaudálních šupin (Schätti et al., 2014). Jedná se sympatrický druh *P. karelini karelini* a parapatrický k *P. karelini mintonorum* (Schätti et al., 2014).

Druhým druhem popsaným v r. 2014 je *Platyceps sindhensis*. Počet ventrálních šupin je 230-247, subkaudálních šupin je 133-148. Stejně jako předchozí druh má přední část těla příčně pruhovanou či se šesti podélnými řady. Obývá západní Sindh v Balúčistánu a nejspíše i Rádžasthán v Indii. Oba naposledy zmiňované druhy jsou sympatrické s druhem *P. ventromaculatus* (Schätti et al., 2014).

Platyceps rhodorachis je rozdělen do tří poddruhů – *P. r. rhodorachis* z Íránu, *P. r. kashmirensis* z Azad Kashmir v Pákistánu a *P. r. subniger* z Eritrei, souostroví Dahlak, Džibutsko, Somálska a Etiopie (Sindaco et al., 2013). Postavení populací z Arabského poloostrova je nejisté (Schätti, 2006). Tento druh má 19 řad šupin, 214-262 ventrálních šupin, 113-154 subkaudálních šupin a rozdělen anální štít (Disi et al., 2001). Ve fylogenetických pracích vychází buď jako sesterský druh *P. rogersi* (Schätti & Utiger, 2001; Pyron et al., 2011; Pyron et al., 2013; Tamar et al., 2016) či na bázi celého rodu (Nagy et al., 2004; Tonini et al., 2016). *Platyceps r. rhodorachis* vytváří dvě barevné morfy – s příčnými tmavšími pruhy nezasahujícími na zadní část těla, či s jedním červeným pruhem na hřbetě táhnoucím se od hlavy do zadní části těla, kde bledne, obě variety jsou světle hnědé až šedé (Schätti et al., 2014). *Platyceps r. subniger* (Boettger 1893) byl popsán jako *Zamenis ladacensis* var. *subniger* (Boettger, 1893), k druhu *P. rhodorachis* jej přiřadil Parker (1949). Podle Schätti (2006) je mimořádně homogenní v ošupení a morfologicky je asi nejbližší *P. rhodorachis* z jihozápadní Arábie. *Platyceps rhodorachis kashmirensis* (Khan & Khan 2000) je znám z 24 jedinců lišící se nižším počtem ventrálních i subkaudálních šupin a hlavně zbarvením, kdy je přední část těla i hlava černá, na hlavě jsou dva světlé pruhy a na bocích krku 2-4 kulaté tmavé skvrny, zadní část těla je světlá s nepravidelnými příčnými pruhy (Khan & Khan,

2000). Nicméně si autoři nechali hady v soukromé sbírce a neposkytli žádné vzorky, což je jeden z důvodů proč Schätti et al. (2014) zpochybňuje tento poddruh a označuje *kashmirensis* jako synonymum *rhodorachis*.

4. 6. Indická oblast

Tato oblast zahrnuje pouze Indii a Pákistán a tři druhy – *Platyceps bholanathi* (Sharma 1976), *Platyceps gracilis* (Günther 1862) a *Platyceps ventromaculatus* (Gray 1834)

Prvním z nich je *P. bholanathi* z jižní Indie (Wallach et al., 2014). Jedná se o v přední části těla světle hnědého hada s oválnými tmavšími skvrnami na hřbetě černě ohraničenými, ve středu těla se tyto skvrny ztrácejí a barva je lehce načervenalá, v zadní části těla je již jednoduše světle hnědý (Sharma et al., 2013). Tento druh má 201-212 ventrálních, 105-121 subkaudálních a 19 řad šupin (Deshwal & Becker, 2016). Schätti & Utiger (2001) se domnívali, že by se mohlo jednat o synonymum *P. gracilis*, nicméně Schätti et al. (2014) je spojil do sesterského vztahu.

Dalším druhem je právě *Platyceps gracilis* ze západní a východní Indie (Ashaharraza, 2017). Je velmi podobný předchozímu druhu, stejně jako on má na hnědém těle oválné skvrny ohraničené černou barvou, v zadní části těla skvrny mizí a zůstávají jen černé pruhy a nakonec jen tečky na ocase. Na hlavě má dva pruhy, jeden mezi očima a druhý na týlu, který tvoří ostrý úhel (Günther, 1862). Od *P. bholanathi* se odlišuje větším počtem řad šupin (21) a rostrálním štítkem více širokým, než vysokým. Externí morfologií a čelistním chrupem je velmi podobný parapatrickému druhu *P. ventromaculatus* (Schätti et al., 2014).

Posledním druhem nejen této oblasti, ale také celého rodu je *P. ventromaculatus*. Počet ventrálních šupin u tohoto druhu je 194-214 a subkaudálních 97-124 (Schätti & Schmitz, 2006). Barva těla je od šedavě bílé přes nažloutlou po šedo-hnědou či červeno-hnědou. Na zádech je nejméně 74 příčných pruhů. Ocas je bez vzoru a obvykle světlejší než zbytek těla. Na hlavě jsou tři pruhy – mezi očima, na týlu a v přední části (Schätti & Schmitz, 2006). Je velmi podobný *P. rhodorachis* se kterou se často zaměňuje (Khan, 1997). Podle Khan (1997) jsou jedinci nalezení západně od Indu barevnou formou *P. rhodorachis*. Areál výskytu tohoto druhu je tedy v Pákistánu a severozápadní Indii (Wallach et al., 2014). Ani u tohoto druhu nejsou fylogenetické vztahy jasné. Podle Schätti & Utiger (2001); Schätti (2004) a Schätti et al. (2005) je sesterský k *P. elegantissimus*, podle Pyron et al. (2013) a Zheng & Wiens (2016)

je sesterský *P. najadum* a podle Schätti & Monsch (2004) a Tonini et al. (2016) je sesterský k dvojici *P. najadum*-*P. collaris*. Khan & Khan (2000) popsali dva poddruhy – *P. v. bengalensis* (podle Barabanov (2002) je již zabráno a navrhuje jméno *P. v. khanorum*) z Bengálska a Páňdžábu a *P. v. indusai* z údolí řeky Indus v Pákistánu. Nicméně podle Schätti & Schmitz (2006) není ani jeden tento poddruh validní, popis *P. v. bengalensis* je podle nich založen na ilustraci syntypu *P. ventromaculatus* a tudíž se jedná o jeho mladší synonymum. Dále jsou v popisu *P. v. bengalensis* a *P. v. indusai* použita prakticky identická morfologická data a i tituly jejich dvou kreseb jsou pomíchané. Popis *P. v. indusai* navíc porušuje pravidla ICZN (Mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury), konkrétně článek 16.4 – popis musí obsahovat fixaci holotypu, 72.3 - jména poddruhů se musí vyskytovat jako mladší synonyma nominátního taxonu a 73.1 - holotyp musí být jeden jedinec, ale podle Khan & Khan (2000) se jedná o „jedince z Dolního a Horního údolí řeky Indus (Minton, 1966; Mertens, 1969; Khan, 1997) a nespĺňuje kritéria pro dostupnost.

5. Fylogeneze

Fylogeneze rodu *Platyceps* je složitá a ne zcela vyjasněná. Wallach (2014) přiřazuje k rodu 27 druhů, z toho 26 recentních a 1 (*Platyceps planicarinatus*) fosilní druh. Nicméně o počtu druhů a taxonomických vztazích není zcela jasno a s každým novým výzkumem se situace mění. Uetz et al (2019) udává sice taktéž 26 druhů příslušných k rodu *Platyceps*, ovšem tyto druhy se ne zcela shodují s Wallach (2014) a to především na úrovni druhu, poddruhu. Také neexistuje žádná práce, která by zpracovala fylogenezi celého rodu a ani druhové zastoupení není vždy stejné, což může podat zkreslený výsledek.

První prací zabývající se fylogenezí rodu byl Schätti & Utiger (2001), kteří srovnávali druhy nejen podle morfologie, ale i mitochondriální DNA (12S rRNA a cytochrom oxidázu I - COI). Celkově bylo osekvenováno těmito autory, a k rodu *Platyceps* přiřazeno, sedm druhů - *P. rhodorachis*, *P. rogersi*, *P. florulentus*, *P. najadum*, *P. collaris*, *P. ventromaculatus* a *P. elegantissimus*. Tyto druhy jsou potom rozděleny na dva klady, jeden tvoří (*P. rhodorachis*-*P. rogersi*)-*P. florulentus*. Druhý klad je tvořen 2 sesterskými dvojicemi – *P. najadum*-*P. collaris*, *P. ventromaculatus*-*P. elegantissimus* (viz obr. 3, A). Autoři dále uvádějí druhy *Coluber* (s. l.) *largeni*, *C. taylori*, *C.* (s. l.) *schmidtleri*, *Zamenis brevis* a *Zamenis variabilis* jako příslušníky rodu *Platyceps*.

Nagy et al. (2004) taktéž porovnávali sedm druhů za použití 4 mitochondriálních genů (cytochrom b – cyt b, podjednotky 1, 2, 4 NADH-dehydrogenázy – ND1, ND2, ND4) a 1 jaderný gen (c-mos) – *P. rhodorachis*, *P. atayevi*, *P. najadum*, *P. florulentus*, *P. rubriceps*, *P. rogersi* a *P. karelini*. Data poté zpracovali podle dvou metod – maximální parsimonie a maximální věrohodnosti. Oba stromy si jsou velmi podobné. MV strom tvoří vnitřní čtyřdruhový klad sesterské dvojice: *P. atayevi*-*P. najadum* a *P. florulentus*-*P. rubriceps*. K nim je pak sesterská dvojice *P. rogersi*-*P. karelini*. *P. rhodorachis* je sesterský k celému tomuto šesti-druhovému kladu (viz obr. 3, B). Jediným, čím se liší MP strom je umístění *P. rubriceps* jako sesterský druh k *P. atayevi*-*P. najadum*, *P. florulentus* je poté sesterský k tomuto tří-druhovému kladu (viz obr. 3, C).

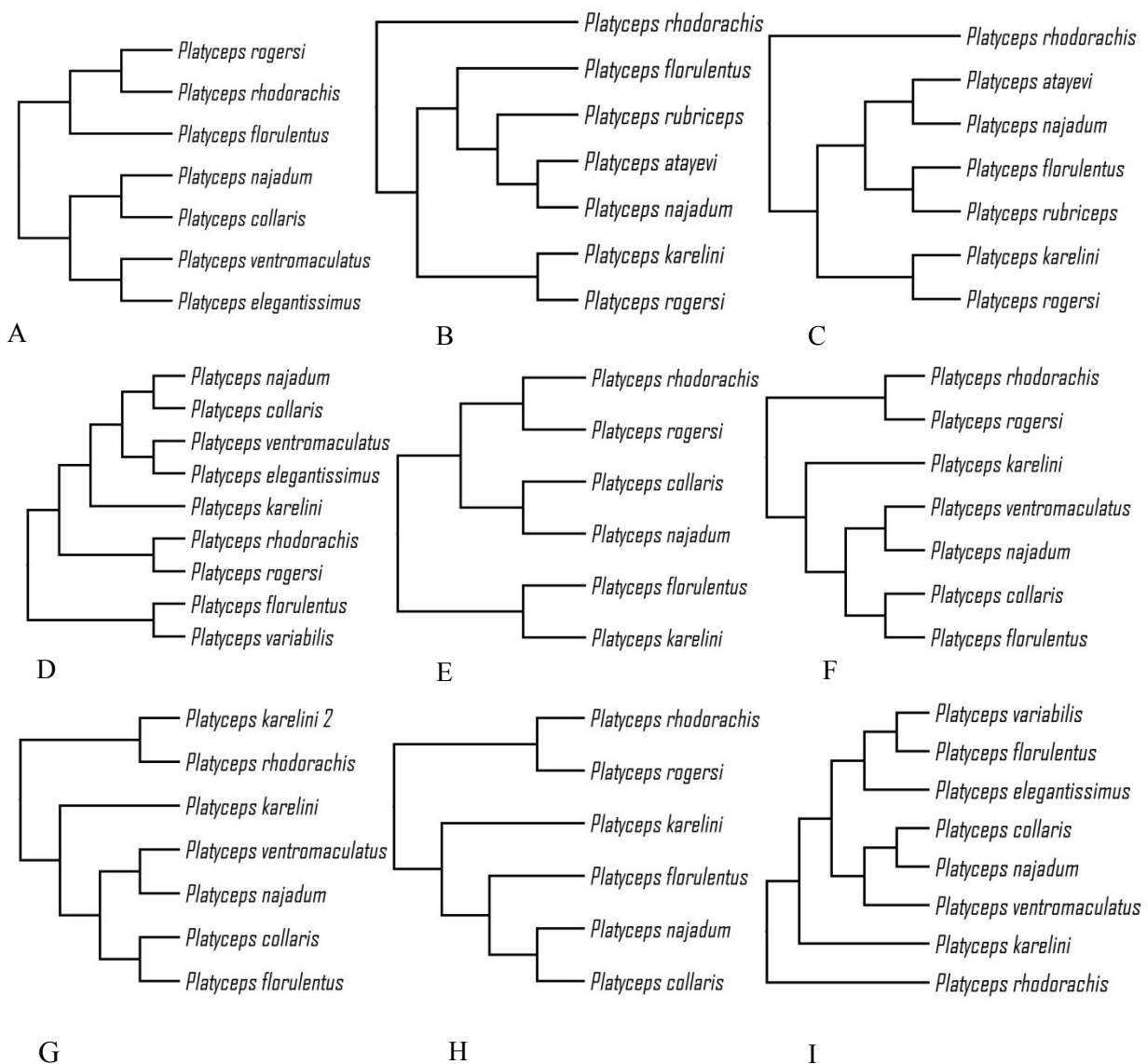
Ve stejném roce byla publikována i práce zabývající se převážně *Platyceps najadum* a *Platyceps atayevi*, ale i fylogenetickými vztahy rodu zastoupeným deseti druhy – *P. atayevi*, *P. najadum*, *P. collaris*, *P. ventromaculatus*, *P. elegantissimus*, *P. karelini*, *P. rhodorachis*, *P. rogersi*, *P. florulentus* a *P. variabilis* (Schätti, 2004). Metodou maximální parsimonie byl vytvořen strom ze dvou mitochondriálních genů, COI a 12S rRNA, kdy u druhů *Platyceps atayevi*, jednoho zástupce *Platyceps najadum* ssp., *Platyceps karelini* a *Platyceps variabilis* byl použit pouze 12S rRNA. Z výsledků vychází *P. atayevi* jako poddruh *P. najadum*, ke kterému je sesterský *P. collaris*. K nim je pak sesterská dvojice *P. ventromaculatus*-*P. elegantissimus*. Celý tento klad je sesterský k *P. karelini* a dohromady k dvojici *P. rhodorachis*-*P. rogersi*. Dvojice *P. florulentus*-*P. variabilis* je sesterská ke zbytku rodu (obr. 3, D)

Pyron et al. (2011) zpracoval fylogenezi nadčeledi Colubroidea včetně šesti zástupců rodu *Platyceps* – *P. rhodorachis*, *P. rogersi*, *P. najadum*, *P. collaris*, *P. florulentus* a *P. karelini*. U tohoto rodu pracoval se třemi mitochondriálními geny (cyt b, ND4 a ND2 – chybí u *P. collaris*) a jedním jaderným genem (cmos). Výsledný strom tvořil vnitřní klad složený ze sesterských dvojic *P. rhodorachis*-*P. rogersi* a *P. najadum*-*P. collaris*, k celému kladu pak byla sesterská dvojice *P. florulentus*-*P. karelini* (viz obr. 3, E)

Fylogenezi celého řádu Squamata se sedmi druhy rodu *Platyceps* (*P. collaris*, *P. florulentus*, *P. karelini*, *P. najadum*, *P. rhodorachis*, *P. rogersi* a *P. ventromaculatus*) zpracoval Pyron et al. (2013). U *Platyceps ventromaculatus* použili pouze mitochondriální gen 12S rRNA, u zbylých druhů navíc cyt b, ND4, ND2 (chybí u *P. collaris*) a jeden jaderný gen cmos. *Platyceps rogersi* měl navíc i gen 16S rRNA. Výsledný strom zpracovaný metodou

maximální věrohodnosti označuje *P. rhodorachis*-*P. rogersi* jako sesterskou dvojici ostatním druhům. Vnitřní klad, obsahující pět druhů, se skládá ze dvojic *P. ventromaculatus*-*P. najadum* a *P. collaris*-*P. florulentus*, které jsou vzájemně sesterské. K nim je pak sesterský druh *P. karelini* (viz obr. 3, F).

V roce 2016 byly publikovány tři práce zabývající se fylogenezí, které obsahovali i rod *Platyceps*. První práce zahrnovala *P. rhodorachis*, *P. karelini*, *P. florulentus*, *P. collaris*, *P. najadum* a *P. karelini* 2 (Zheng & Wiens, 2016). Genetický materiál, stejně jako výsledný fylogenetický strom, této práce se shoduje s Pyron et al. (2013), kde je *karelini* 2 označen za *rogersi* (viz obr. 3, G) Druhá studie zahrnoval 8 druhů – *P. rhodorachis*, *P. karelini*, *P. collaris*, *P. najadum*, *P. ventromaculatus*, *P. elegantissimus*, *P. florulentus* a *P. variabilis* (Tonini et al., 2016). Výsledky ukazují, že vnitřní skupinu rodu tvoří dva klady, (*P. variabilis* – *P. florulentus*) – *P. elegantissimus*) a k nim sesterský klad (*P. collaris* – *P. najadum*) – *P. ventromaculatus*. K nim by pak byl sesterský druh *P. karelini* a sesterským druhem k celému sedmi-druhovému kladu je *P. rhodorachis* (Tonini et al., 2016) (viz obr. 3, H). Poslední z nich (Tamar et al., 2016) obsahovala šest druhů (*P. rhodorachis*, *P. rogersi*, *P. karelini*, *P. florulentus*, *P. najadum* a *P. collaris*). Na základě tří genů (12S rRNA, cmos, cytb a 16S rRNA u *P. rogersi*) vznikl strom s *P. rhodorachis*-*P. rogersi* jako sesterský ke zbytku rodu a vnitřním kladem (*P. karelini* (*P. florulentus* (*P. najadum*-*P. collaris*))) (viz obr. 3, I).



Obr. 3. Srovnání výsledků fylogenetických analýz rodu *Platyceps* z prací: A - Schätti & Utiger (2001), B - Nagy et al. (2004), C - Nagy et al. (2004), D - Schätti (2004), E - Pyron et al. (2011), F - Pyron et al. (2013), G - Zheng & Wiens (2016), H - Tamar et al. (2016), I - Tonini et al. (2016). Stromy znázorňují pouze rozdílnou topologii získanou různými autory, délky větví nenesou žádnou informaci.

V roce 2014 Schätti et al. potvrdili rozdělení rodu na tři velké morfologické skupiny – *najadum*, *florulentus*, *rhodorachis-ventromaculatus*.

Platyceps rhodorachis-ventromaculatus komplex je nejspíš relativně mladý, soudě podle hybridních zón v místech styku druhů (Werner, 1917). Zástupce tohoto komplexu (*Platyceps rhodorachis rhodorachis* (Jan, 1863); *Platyceps rhodorachis subniger* (Boettger 1893); *Platyceps rhodorachis kashmirensis* (Khan & Khan, 2000); *Platyceps ventromaculatus*

ventromaculatus (Grey, 1834); *Platyceps ventromaculatus bengalensis* (Khan & Khan, 2000); *Platyceps ventromaculatus indusai* (Khan & Khan, 2000); *Platyceps rogersi* (Andreson, 1893); *Platyceps bholanathi* (Sharma, 1976); *Platyceps gracilis* (Günther 1862); *Platyceps karelini karelini* (Brandt, 1838); *Platyceps karelini chesneii* (Martin, 1838); *Platyceps karelini mintonorum* (Mertens 1969); *Platyceps noeli* (Schätti, Tillack, Kucharzewski 2014); *Platyceps sindhensis* (Schätti, Tillack, Kucharzewski 2014); *Platyceps ladacensis* (Anderson, 1871); *Platyceps afarensis* Schätti & Ineich, 2004) však není možné morfologicky specifikovat, vzhledem k jejich velké variabilitě ne jen ve zbarvení, ale i v počtu šupin (Schätti et al., 2014).

Platyceps florulentus komplex zahrnuje Afro-Arabské taxony – *Platyceps brevis brevis* (Boulenger, 1895); *Platyceps brevis smithi* (Boulenger, 1895), *Platyceps elegantissimus* (Günther, 1878), *Platyceps florulentus florulentus* (Geoffroy-St-Hilaire, 1827), *Platyceps florulentus keniensis* (Parker, 1932), *Platyceps florulentus perreti* (Schätti, 1988), *Platyceps insulanus* (Mertens, 1965), *Platyceps largeni* (Schätti, 2001), *Platyceps messanai* (Schätti & Lanza, 1989), *Platyceps sinai* (Schmidt & Marx, 1956), *Platyceps saharicus* (Schätti & McCarthy, 2004), *Platyceps taylori* (Parker, 1949), *Platyceps variabilis variabilis* (Boulenger, 1905), *Platyceps variabilis manseri* (Leviton, 1986) (Schätti et al., 2014). Do tohoto komplexu nejspíš spadá i druh *Platyceps thomasi* (Parker, 1931), jakožto možný poddruh *Platyceps variabilis*, stejně jako *Platyceps variabilis manseri* (Leviton, 1986) (Schätti et al., 2014), některými autory považována za druh (Wallach et al., 2014)

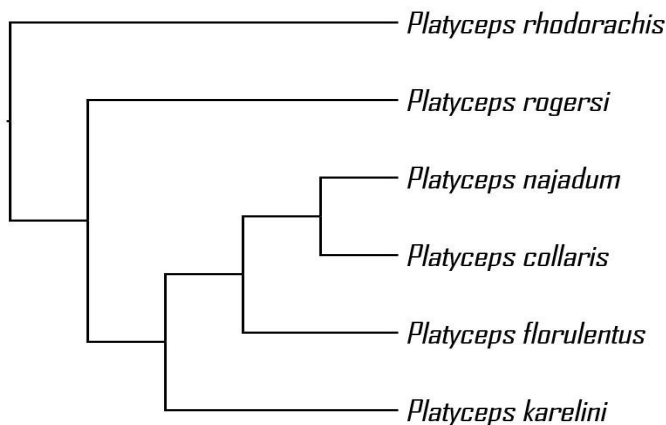
Posledním a nejmenším je *Platyceps najadum* komplex zahrnující jen dva druhy a jejich poddruhy (*Platyceps najadum najadum* (Eichwald, 1831); *Platyceps najadum atayevi* (Tuniyev & Shammakow, 1993); *Platyceps najadum albitemporalis* (Darevsky & Orlov, 1994); *Platyceps najadum dahlii* (Schinz, 1833), *Platyceps najadum kalymnensis* (Schneider 1979), *Platyceps najadum schmidtleri* (Schätti & McCarthy 2001); *Platyceps collaris* (Müller, 1878)), obývající převážně Mediteránní region (Schätti et al., 2014). Synapomorfíí tohoto komplexu je jen jedna apikální jamka (Schätti et al., 2014). Tento komplex je navíc velmi dobře podpořen i molekulárními studiemi (Schätti & Utiger, 2001; Schätti, 2004; Schätti et al., 2005; Pyron et al., 2011; Tamar et al., 2016; Tonini et al., 2016).

Jediným druhem, který není zařazen ani do jednoho komplexu, zůstává *Platyceps scortecchi* (Lanza, 1963), který se liší od příslušníků *Platyceps florulentus* komplex například přítomností kompletní série subkulárních šupin, zvýšeným počtem dorzálních šupin a šupin

středu těla a naopak redukcí ve většině paravertebrálních řadách (Schätti et al., 2014). I přes to by se mohlo jednat o vzdáleně příbuzný druh *Platyceps messanai* a *Platyceps somalicus* (Schätti & Utiger, 2001) a tím pádem patřit do *Platyceps florulentus* komplex.

Tato práce (Schätti et al., 2014) je ovšem založena zejména na morfologii a genetické výsledky ji ne vždy podporují. Například sám autor uvádí druh *Platyceps ventromaculatus* a *Platyceps elegantissimus* jako sesterský, právě na základě molekulárních dat (Schätti et al., 2005).

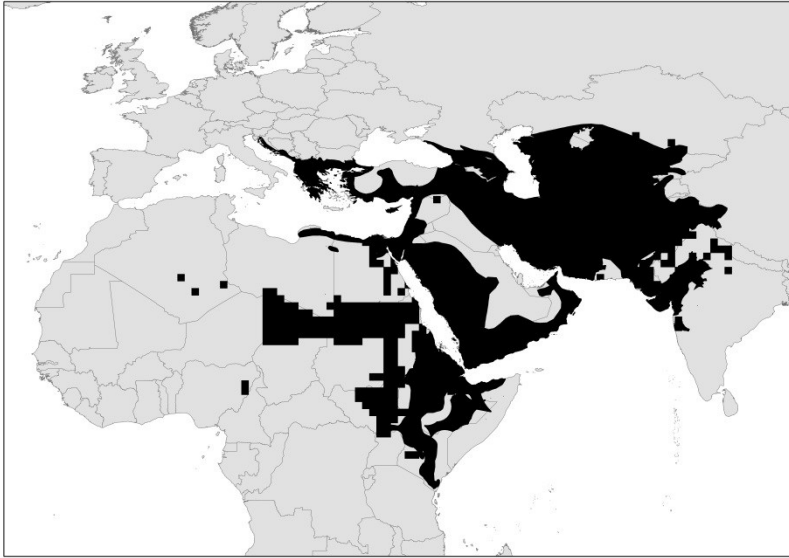
Po vytvoření konsenzuálního stromů z fylogenetických stromů obsahujících stejné druhy (Nagy et al., 2004; Tamar et al., 2016; Pyron et al., 2011), vychází jako vnitřní skupina ((*P. najadum* – *P. collaris*) – *P. florulentus*) – *P. karelini*), k tomuto kladu sesterský druh *P. rogersi* a nakonec na bázi druh *P. rhodorachis* (viz obr. 4)



Obr. 4. Konsenzuální strom vytvořený z fylogenetických stromů obsažených v pracích Nagy et al. (2004), Pyron et al. (2011) a Tamar et al. (2016).

6. Biogeografie rodu *Platyceps*

Rod *Platyceps* obývá převážně Saharo-sindský region (severní Afrika, střední a jižní Asie) (Nagy et al., 2004). Do Evropy zasahuje přes Malou Asii na Balkánský poloostrov a přilehlé ostrovy (*Platyceps collaris*, *Platyceps najadum*), viz obr. 5.



Obr. 5. Rozšíření rodu *Platyceps* (Roll et al., 2017)

Největší zastoupení druhů se nachází v oblasti Afrického rohu. Na severu Asie zasahuje do Zakavkazské oblasti (Gruzie, Arménie, Ázerbájdžán) a severovýchodnímu okraji Černého moře (jižní Rusko - *Platyceps najadum najadum*). Severní hranici rozšíření druhu ve střední Asii i celého areálu je jižní Kazachstán, kam zasahuje *Platyceps karelini karelini*. Východní okraj areálu tvoří Indický subkontinent, kde zasahuje až na jeho jihovýchodní pobřeží (*Platyceps bholanathi*). Rozšíření na Arabském poloostrově není tak rozsáhlé a zasahuje spíše na jeho západní část, ovšem najdou se i druhy v Ománu a Jemenu (*Platyceps rhodorachis rhodorachis*, *Platyceps thomasi*, *Platyceps variabilis variabilis*). Africké rozšíření rodu je zejména v oblasti tzv. Afrického rohu, tedy Etiopie, Somálsko, Džibuti a Eritrea. Nejjižněji je rozšířen druh *Platyceps brevis smithi*, který zasahuje do suchých nížin Keni a přilehlé Tanzanie, tedy i, jako jediný zástupce rodu *Platyceps*, na jižní polokouli. Druhým taxonem obývajícím Keňu je *Platyceps florulentus keniensis* (Parker, 1932), který je ovšem znám jen ze dvou lokalit – okolí jezera Baringo a jih údolí Kerio, které leží nad rovníkem, výskyt tohoto druhu na jižní polokouli tak není jistý (Schätti, 1988). *Platyceps florulentus perreti* (Schätti, 1988) je jediným druhem rozšířeným ve východní Nigerii a severním Kamerunu a ohraničuje tak jihozápadní okraj areálu rodu. Dále na západ zasahuje již jen druh *Platyceps saharicus*, a to do jižního Alžírska. Tentýž druh zasahuje i do Čadu a vyskytuje se, spolu s *Platyceps florulentus florulentus*, i v Súdánu.

I přes to, že je rod rozšířen spíše do suchých, polopouštních či stepních oblastí, nalezneme jej i ve vlhčích biotopech, jakým je například východní břeh Černého moře, s ročním úhrnem srážek 2 500 mm a průměrnou roční teplotou 14°C (Batumi) (<http://www.worldclim.org/>).

Jak již bylo zmíněno výše, Saharo-síndský region se rozkládá v pouštních oblastech severní Afriky, Arabského poloostrova, jižním Iránu, pouštích Pákistánu a západu Indie (Doostmohammadi et al., 2018). Jedná se tedy o oblast pouštní až polopouštní s dlouhodobě trvajícím obdobím sucha, které může trvat po většinu měsíců v roce (Djamali et al., 2012), mírnými zimami a s relativně nízkým stupněm kontinentality, v čemž se odlišuje od okolních oblastí, zejména od Iránsko-Turánského regionu (Leonard 1988-1989). Co se srážek týká, zejména během letních měsíců dochází k nerovnoměrnému prostorovému rozprostření srážek po regionu, zimní srážky jsou nejčastěji v severní oblasti u hranic s regionem mediteránním a Iránsko-Turánským (Djamali et al., 2012).

7. Závěr

Z výsledků prací zabývajících se fylogenezí a systematikou, ať už jen rodu *Platyceps* či celého řádu Squamata nelze vyvodit jasné závěry. Nejen, že často neobsahují stejné druhy, ale především dávají různé výsledky. Žádná práce navíc neobsahovala celý rod, ale jen pár zástupců, takže o příbuzenských vztazích zbytku rodu svědčí jen morfologické znaky.

Největším problémem je veliká variabilita druhů, především z *P. rhodorachis-ventromaculatus* komplex především v oblasti Středního Východu a Střední Asie, kdy je často velmi těžké rozeznat jednotlivé druhy od sebe (navíc u některých druhů dochází pravděpodobně k hybridizaci) a nemusí být tedy jisté, z jakého druhu pochází daný vzorek (problém především při práci s genovými databázemi). To je také jedním z důvodů, proč je druhové/poddruhové postavení jednotlivých taxonů v tomto komplexu tak nejisté a v podstatě se s každou novou prací mění.

Dalším výzkumem by tedy mělo být osekvenování zbylých druhů a následné vytvoření fylogenetického stromu pro celý rod *Platyceps*, čímž se nejen vyjasní příbuzenské vztahy, ale také potvrdí druhové postavení jednotlivých taxonů.

8. Zdroje

- Ananjeva, N. B., Orlov, N. L., Khalikov, R. G., Darevsky, I. S., Ryabov, S. A., & Barabanov, A. V. (2006). The Reptiles of Northern Eurasia. *Pensoft Series Faunistica*, 47, 132. ISBN-10: 954-642-269-X, ISBN-13: 978-954-642-269-9
- Anderson, J. (1871). A list of the reptilian accession to the Indian Museum, Calcutta, from 1865 to 1870, with a description of some new species. *The Journal of the Asiatic Society of Bengal.*, 40, 12–39.
- Anderson, J. (1895). On a collection of reptiles and batrachians made by Colonel Yerbury at Aden and its neighbourhood. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 3, 635–663.
- Arnold, E. N. (1980). The Reptiles and Amphibians of Dhofar, Southern Arabia. *Journal of Oman Studies, Special Report*, 2, 273–332.
- Ashaharaza, K. (2017). Rediscovery of Graceful Racer *Platyceps gracilis* Gunther 1862 (Reptilia:Squamata: Colubridae) After Ninety Years in Central India. *Entomology, Ornithology & Herpetology: Current Research*: 6, 203. <https://doi.org/10.4172/2161-0983.1000203>
- Babocsay, G., Talbi, R., & Shacham, B. (2009). Nocturnal or diurnal ? Notes on the daily activity pattern and life history of the Middle Eastern Elegant Racer *Platyceps elegantissimus* (GÜNTHER, 1878) (Squamata: Serpentes: Colubridae). *Herpetozoa*, 22 (3/4), 173-180.
- Bachmayer, F., & Szyndlar, Z. (1985). Ophidians (Reptilia: Serpentes) from the Kohfidisch Fissures of Burgenland, Austria. *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien*, 87, 79–100.
- Bachmayer, F., & Szyndlar, Z. (1987). A second contribution to the ophidian fauna (Reptilia: Serpentes) of Kohfidisch, Austria. *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A Für Mineralogie Und Petrographie, Geologie Und Paläontologie, Anthropologie Und Prähistorie*, 88, 25–39.
- Ball, L., & Borrell, J. (2016). An inventory of herpetofauna from Wadi Sayq, Dhofar, Oman. *Journal of Threatened Taxa*, 8 (12), 9454-9460; <https://dx.doi.org/10.11609/jott.2373.8.12.9454-9460>
- Bannikov, A. G., Darevsky, I. S., Ishchenko, V. G., Rustomov, A. K., and Szczerbak, N. N. (1977). Opredelitel Zemnovodnykh i Presmykayushchikhsya Fauny SSSR [Guide to Amphibians and Reptiles of the USSR Fauna]. *Prosveshchenie*. 266-269.
- Barabanov, A. (2002). Taxonomic status of *Coluber ventromaculatus bengalensis* Khan et Khan, 2000 (Reptilia: Squamata: Colubridae). *Russian Journal of Herpetology*, 9 (3), 255

- Bauer, A. M., DeBoer, J. C., & Taylor, D. J. (2017). Atlas of the Reptiles of Libya. *Proceedings of the California Academy of Science*, 64 (8), 247-249, 269.
- Blyth, E. (1860). Report of Curator, Zoological Department. *The Journal of Asiatic Society of Bengal*, 24, 87–115.
- Boettger, O. (1893). Übersicht der von Prof. C. Keller anlässlich der Ruspoli'schen Expedition nach den Somaliländern gesammelten Reptilien und Batrachier. *Zoologischer Anzeiger*, 16, 113–119.
- Boulenger, G. A. (1895). An account of the reptiles and batrachians collected by Dr. A. Donaldson Smith in western Somaliland and the Galla Country. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1895, 530–540.
- Boulenger, G. A. (1896). A list of the reptiles and batrachians collected by the late Prince Eugenio Ruspoli in Somaliland and Gallaland in 1893. *Annali Del Museo Civico Di Storia Naturale Di Genova*, 17, 5–14.
- Boulenger, G. A. (1905). Descriptions of three new snakes discovered in South Arabia by Mr. G.W. Bury. *Annals and Magazine of Natural History*, 7, 178–180.
- Cunningham, P. (2010). A contribution to the reptiles of the Farasan Islands, Saudi Arabia. *African Herps News*, 50, 21–24.
- Darevsky, I. S., & Orlov, N. L. (1994). The Systematic Position of the Slender Racer *Coluber najadum* (Eichwald) from South-East Azerbaijan, and Some Remarks on the Herpetological Fauna of this Region. *Russian Journal of Herpetology*, 1, 93-97.
- Deshwal, A., & Becker, B. (2016). New locality record of nagarjunasagar racer (*Coluber bholanathi*) (Squamata: Serpentes: Colubridae) from near rishi valley school, Andhra pradesh, India. *Russian Journal of Herpetology*, 24, 245-247.
- Disi, A., Modry, D., Necas, P., & Rifai, L. (2001). Amphibians and Reptiles of the Hashemite Kingdom of Jordan - An Atlas and Fieldguide, *Chimaira*, 253-254, 265-275
- Djamali, M., Brewer, S., Breckle, S. W., & Jackson, S. T. (2012). Climatic determinism in phytogeographic regionalization: A test from the Irano-Turanian region, SW and Central Asia. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 207, 237-249. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.01.009>
- Doostmohammadi, M., Samadi, N., & Ghorbanalizadeh, A. (2018). Phytogeography of Genu and Homag, two mountains with an Irano–Turanian flora in the Saharo–Sindian regional zone, south Iran. *Nordic Journal of Botany*, 36 (8), 9-20. <https://doi.org/10.1111/njb.01808>

- Gasperetti, J. (1988). Snakes of Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, 9, 169-450.
- Günther, A. C. L. G. (1862). On new species of snakes in the collection of the British Museum. *The Annals and Magazine of Natural History; Zoology, Botany, and Geology*, 9, 127-131.
- Habeeb, I. N., & Rastegar-Pouyani, N. (2016). Geographical distribution of the snakes of Iraq. *Mesopotamia Environmental Journal*, 2, 67-77.
- Ibrahim, A. A. (2013). The herpetology of the Suez Canal Zone, Egypt. *Vertebrate Zoology*, 63 (1), 87-110.
- Inger, R. F., & Clark, P. J. (1943). Partition of the Genus *Coluber*. *Copeia*, 3, 141-145.
<https://doi.org/10.2307/1438603>
- Jackson, K. (2003). The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137, 337-354. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2003.00052.x>
- Khan, M., & Khan, A. Q. (2000). Three new subspecies of snakes of genus *Coluber* from Pakistan. *Pakistan Journal of Zoology*, 32 (1), 49-52.
- Khan, M. S. (1997). Taxonomic Notes on Pakistani Snakes of the *Coluber karelini-rhodorachis-ventromaculatus* Species Complex : A New Approach to the Problem. *Asiatic Herpetological Research*, 7, 51-60.
- Lanza, B. (1990). Amphibians and reptiles of the Somali Democratic Republic: check list and biogeography. *Biogeographia – The Journal of Integrative Biogeography*, 14 (1), 407-465.
<https://doi.org/10.21426/b614110318>
- Leviton, A. E. (1986). Description of New Species of *Coluber* (Reptilia: Serpentes: Colubridae) from the Southern Tihama of Saudi Arabia with Comments on the Biogeography of Southwestern Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, 8, 436-446.
- Loveridge, A. (1957). Checklist of the reptiles and amphibians of East Africa. *Bulletin of The Museum of Comparative Zoology*, 117, 151-362.
- Martin, W. (1839). A Collection of snakes procured by the Euphrates Expedition. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 6, 81-84.
- Masseti, M. (2014). Herpetological enigmas from the Arabian seas, with particular reference to the Sarso island racer, *Platyceps insularis* Mertens, 1965 (Farasan archipelago, Saudi Arabia). *Scripta Herpetologica. Studies on Amphibians and Reptiles in Honour of Benedetto Lanza*, 99-116.

- Maza, E., Feldman, A., Fishelson, L., & Meiri, S. (2015). *Platyceps largeni* (Schätti , 2001) — sixth specimen and a distribution extension. *Check List*, *11* (1): 1517.
<https://doi.org/10.15560/11.1.1517>
- Mertens, R. (1965). Eine neue Natter von einer Insel des roten Meeres. *Senckenbergiana Biologica*, *46*, 5–9.
- Mertens, R. (1969). Die Amphibien und Reptilien West-Pakistans. *Stuttgarter Beiträge Zur Naturkunde.*, *197*, 1–96.
- Müller, F. (1878). Katalog der im Museum und Universitätskabinet zu Basel aufgestellten Amphibien und Reptilien: nebst Anmerkungen. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, *6* (4) , 562-709.
- Nagy, Z. T., Lawson, R., Joger, U., & Wink, M. (2004). Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *42*, 223-233. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2004.00249.x>
- Parker, H. W. (1931). Some reptiles and amphibians from S.E. Arabia. *Annals and Magazine of Natural History*, *8*, 514–522.
- Parker, H. W. (1932). Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930-1.—5. Reptiles and Amphibians. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, *38*, 213-229. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1932.tb00700.x>
- Parker, H. W. (1949). The snakes of Somaliland and the Sokotra Islands. *Zoologische Verhandelingen*, *6*, 1-115.
- Perry, G. (2012). On the Appropriate Names for Snakes Usually Identified as *Coluber rhodorachis* (Jan, 1865) or Why Ecologists Should Approach the Forest of Taxonomy with Great Care. *Reptiles & Amphibians: Conservation and Natural History*, *19* (2), 90-100.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Colli, G. R., de Oca, A. N. M., Vitt, L. J., Kuczynski, C. A., & Wiens, J. J. (2011). The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *58*, 329-342. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.006>
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, *13* (1), 93. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>

- Rastegar-Pouyani, N., Kami, H. G., Rajabzadeh, M., Shafiei, S., & Anderson, S. T. (2008). Annotated Checklist of Amphibians and Reptiles of Iran. *Iranian Journal of Animal Biosystematics*, 4 (1), 43-66.
- Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A. M., Bernard, R., ... Meiri, S. (2017). The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature Ecology and Evolution*, 1, 1677-1682. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0332-2>
- Schätti, B. (1988). Systematics and phylogenetic relationships of *Coluber florulentus* Geoffroy 1827 (Reptilia: Serpentes). *Tropical Zoology*, 1 (1), 95–116.
<https://doi.org/10.1080/03946975.1988.10539407>
- Schätti, B. (2001). A new species of *Coluber (sensu lato)* from the Dahlak islands, Eritrea, with a review of the herpetofauna of the archipelago, *Russian Journal of Herpetology*, 8 (2), 139-148.
- Schätti, B. (2004). A preliminary contribution to *Platyiceps najadum* (Eichwald, 1831) and systematic status of *Coluber atayevi* Tunijev & Shammakov, 1993 (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue Suisse de Zoologie*, 111, 525–538. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80249>
- Schätti, B. (2006). Racer populations from the Levant to the Caspian region referred to *Platyiceps ventromaculatus* (Gray, 1834) (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue Suisse de Zoologie*, 113, 675–691. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80367>
- Schätti, B., Baran, I., & Maunoir, P. (2001). Taxonomie, Morphologie und Verbreitung der Maskenschlanknatter *Coluber (s. l.) collaris* (Müller, 1878). *Revue Suisse de Zoologie*, 108 (1), 11-30. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.79617>
- Schätti, B., & Charvet, C. (2003). Systematics of *Platyiceps brevis* (Boulenger 1895) and related East African racers (Serpentes Colubrinae). *Tropical Zoology*, 16 (1), 93–111.
<https://doi.org/10.1080/03946975.2003.10531186>
- Schätti, B., & Gasperetti, J. (1994). A Contribution to the Herpetofauna of South-west Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, 14, 348-423.
- Schätti, B., & Ineich, I. (2004). A new racer of the genus *Platyiceps* Blyth from Djibouti (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue Suisse de Zoologie*, 111 (4), 685-690.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.80262>
- Schätti, B., Kucharzewski, C., Masroor, R., & Rastegar Pouyani, E. (2012). *Platyiceps karelini* (Brandt, 1838) from Iran to Pakistan and revalidation of *Coluber chesneii* Martin, 1838 (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue suisse de zoologie*, 119 (4), 441-483.

- Schätti, B., & McCarthy, C. (2001). *Coluber* (sensu lato) *schmidleri* n. sp. from the southern Zagros Mountains in Iran (Squamata: Colubridae). *Herpetozoa*, 14 (1/2), 81-89.
- Schätti, B., & McCarthy, C. (2004). Saharo-Arabian racers of the *Platyceps rhodorachis* complex -- description of a new species (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue Suisse de Zoologie.*, 111 (4), 691–705. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80263>
- Schätti, B., & Monsch, P. (2004). Systematics and phylogenetic relationships of Whip snakes (*Hierophis* Fitzinger) and *Zamenis andreana* Werner, 1917 (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue Suisse de Zoologie*, 111 (2), 239-256. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80237>
- Schätti, B., & Schmitz, A. (2006). Re-assessing *Platyceps ventromaculatus* (Gray, 1834) (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue Suisse de Zoologie*, 113 (4), 747-768. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80372>
- Schätti, B., & Stutz, A. (2005). Morphology and systematic status of *Coluber karelini mintonorum* Mertens, 1969 (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue Suisse de Zoologie*, 112 (2), 409-420. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80306>
- Schätti, B., Stutz, A., & Charvet, C. (2005). Morphology, distribution, and systematics of the Slender racer *Platyceps najadum* (Eichwald, 1831) (Reptilia : Squamata : Colubrinae). *Revue Suisse De Zoologie*, 112 (3), 573-625.
- Schätti, B., Tillack, F., & Kucharzewski, C. (2014). *Platyceps rhodorachis* (JAN, 1863) - A study of the racer genus *Platyceps* BLYTH, 1860 east of the tigris (Reptilia: Squamata: Colubridae). *Vertebrate Zoology*, 64 (3), 297-405.
- Schätti, B., & Utiger, U. (2001). *Hemerophis*, a new genus for *Zamenis socotrae* Günther, and a contribution to the phylogeny of Old World racers, whip snakes, and related genera (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Revue Suisse de Zoologie.*, 108 (4), 919–948. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80170>
- Schmidt, K. P., & Marx, H. (1956). The herpetology of Sinai. *Fieldiana*, 39 (4), 21–40.
- Sharma, V., Louies, J., & Vattam, A. (2013). A contribution to *Coluber bholanathi* Sharma, 1976 (Serpentes: Colubridae). *Russian Journal of Herpetology*, 20 (4), 259-263.
- Sinaiko, G., Magory-Cohen, T., Meiri, S., & Dor, R. (2018). Taxonomic revision of Israeli snakes belonging to the *Platyceps rhodorachis* species complex (Reptilia: Squamata: Colubridae). *Zootaxa*, 4379 (3), 301-346. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4379.3.1>
- Sindaco, R., & Jeremchenko, V. (2008). The reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated checklist

- and distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. *Edizioni Belvedere*, 51-52.
- Sindaco, R., Venchi, A., & Grieco, C. (2013). The Reptiles of the Western Palearctic, Volume 2: Annotated Checklist and Distributional Atlas of the Snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an Update to Volume 1. *Edizioni Belvedere*, 125-134, 87-88.
- Spawls, S., Drewes, R., Howell, K., & Ashe, J. (2002). A Field Guide to the Reptiles of East Africa. Kenya, Tanzania, Uganda, Rwanda and Burundi. *Princeton University Press*, 339-340. ISBN-10: 0126564701, ISBN-13: 978-0126564709
- Tamar, K., Šmíd, J., Göçmen, B., Meiri, S., & Carranza, S. (2016). An integrative systematic revision and biogeography of *Rhynchocalamus* snakes (Reptilia, Colubridae) with a description of a new species from Israel. *PeerJ* 4:e2769. <https://doi.org/10.7717/peerj.2769>
- Tempfer, P. M. (2005). The Herpetofauna (Amphibia: Caudata, Anura; Reptilia: Scleroglossa) of the Upper Miocene Locality Kohfidisch (Burgenland, Austria). *Beiträge Zur Paläontologie*, 29, 145–253.
- Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W., & Pyron, R. A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*, 204, 23-31. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.039>
- Tuniyev, B. S., & Shammakov, S. M. (1993). *Coluber atayevi* sp. nov. (Ophidia, Colubridae) from the Kopet-Dag Mountains of Turkmenistan. *Asiatic Herpetological Research*, 5, 1-10. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.8612>
- Uetz, P., Freed, P., & Hošek, J. (2019). The Reptile Database. <https://doi.org/10.5860/choice.49-6294>
- Vidal, N., Delmas, A. S., David, P., Cruaud, C., Couloux, A., & Hedges, S. B. (2007). The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus – Biologies*, 330, 182-187. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2006.10.001>
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2013). Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles: Fourth Edition. *Academic Press*. <https://doi.org/10.1016/C2010-0-67152-5>
- Wallach, V. (1998). The lungs of snakes. *Biology of the Reptilia*, 19, 93-295.
- Wallach, V., Williams, K. L., & Boundy, J. (2014). Snakes of the world: A catalogue of living and extinct species. *CRC Press*, 552-557. <https://doi.org/10.1201/b16901>
- Werner, Y. L. (2016). Reptile Life in the Land of Israel: With Comments on Adjacent Regions,

Including a Special Photographic Appendix by the Publisher, *Chimaira*, 71, 246-253. ISBN 978-3-89973-104-0

Whitaker, R., Captain, A., & Villa, R. (2004). Snakes of India - The Field Guide. *Draco Books*, 500.

Zaher, H. (1999). Hemipenial morphology of the South American Xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic *Xenodontinae* and a reappraisal of Colubroid hemipenis. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 240, 1-170.

Zaher, H., Grazziotin, F. G., Cadle, J. E., Murphy, R. W., Moura-Leite, J. C. De, & Bonatto, S. L. (2009). Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 49 (11), 115-153. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492009001100001>

Zheng, Y., & Wiens, J. J. (2016). Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 537-547. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.009>