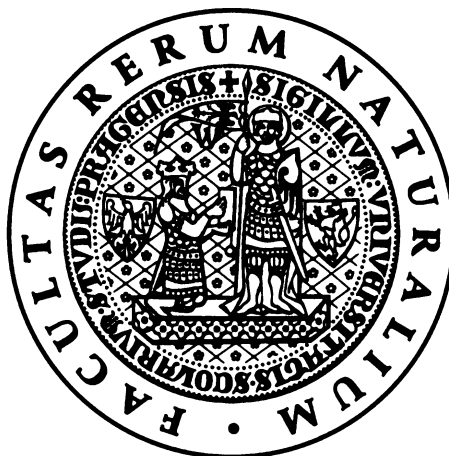


**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Katedra zoologie**



**Karyotypy některých drobných savců západní  
Afriky**

**Diplomová práce**

**Darina Koubínová**

**Vedoucí práce: Prof. RNDr. Jan Zima, DrSc.**

**Praha 2007**

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Roudnici nad Labem, dne 31. 8. 2007

*Koubínová*

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat zejména svému školiteli Prof. RNDr. Janu Zimovi, DrSc. za vedení diplomové práce, rady a pomoc. Dále děkuji Mgr. *et* Mgr. Josefu Bryjovi, PhD., Doc. Ing. Jaroslavu Červenému, Doc. RNDr. Petru Koubkovi, CSc., Mgr. Adamovi Konečnému, Mgr. Peterovi Vallo z Ústavu biologie obratlovců AV ČR a dalším, kteří se účastnili terénní práce v Senegalu za poskytnuté preparáty a data. RNDr. Petře Nové, PhD. a RNDr. Františku Šťáhlavskému, PhD. vděčím za příležitostnou pomoc a rady. Mgr. Pavlu Němcovi, PhD. za propůjčení mikroskopu, Mgr. Pavlu Munclingerovi za umožnění práce v Laboratoři pro výzkum biodiversity a Ing. Marii Rábové, CSc. z Ústavu živočišné fyziologie a genetiky AV ČR v Liběchově za seznámení se softwarem MetasystemsIkaros. Doc. Ing. Petru Rábovi, CSc. a Bc. Šárce Pelikánové z téhož pracoviště děkuji za pomoc a rady. Rovněž děkuji Prof. Hynku Burdovi a Dr. Philipovi Dammanovi za pomoc při stáži na Universitě Duisburg-Essen, kde probíhala analýza části preparátů. V neposlední řadě děkuji Ing. Dis. Richardu Pokornému z fakulty Ochrany životního prostředí UJEP v Ústí nad Labem za zhotovení mapy lokalit odchyty.

Práce byla finančně podpořena grantem GA AV č. IAA 6093404 „Druhá diversita a ekologie vybraných obratlovců západní Afriky“.

## ABSTRACT

### Karyotypes of certain small mammals from western Africa

Chromosomal data are reported for approximately 40 species of small west African mammals belonging to Soricomorpha, Chiroptera and Rodentia, which were collected during five field trips to Senegal (mainly in the Niokolo Koba National Park area) in 2004 – 2007. Karyotypes of several species are reported for the first time (*Hipposideros cyclops*, *H. gigas*, *H. ruber*, *H. tephrus*, *Eptesicus* spp., *Scotoecus* spp., *Pipistrellus* spp.), some species were karyologically studied for the first time in the African continent (*Rhinopoma hardwickii*) and others for the first time in the west African region (*Epomophorus gambianus*, *Rhinolophus fumigatus*, *Rhinolophus landeri*, *Mops condylurus*). This is also the first study using cytogenetical approach for examining of chiropterans in Senegal.

Two unidentified species of *Crocidura* showed karyotypes akin to complements of certain other white-toothed shrews studied in western Africa. Among rodents, previously published data were confirmed in species with the stable karyotype (*Heliosciurus gambianus*, *Praomys daltoni*, *P. rostratus*, *Mus mattheyi*) or with the variable karyotype (*Arvicanthis ansorgei*, *Mastomys erythroleucus*, *Rattus rattus*). Heteromorphism in the centromeric position was recorded on an autosomal pair and on both heterosomes from the complement of *Mastomys erythroleucus*. Chromosomal diagnostic differences were described between the two *Gerbilliscus* species studied.

Unexpected chromosomal variation was discovered within certain taxa of chiropterans. In the genus *Hipposideros*, previously supposed to possess a conservative karyotype with 32 biarmed chromosomes, complements with higher diploid numbers ( $2n = 36, 38, 52$ ) and uniarmed autosomes were ascertained. In the individuals ascribed to genus *Pipistrellus* and related genera (*Eptesicus*, *Scotoecus*) a variety of different karyotypes was found ( $2n = 28, 30, 32, 34\text{-A}, 34\text{-B}, 36, 38, 46, 48$ ;  $\text{NFa} = 44, 46, 48, 50, 52, 58$ ). The karyotypes apparently represent a discrete variation array, and no heterozygous complement was recorded. Therefore, the existence of several cryptic species is strongly indicated. The data obtained in the bats studied showed that karyotypic variation between species belonging to the same genus is considerable extensive, and the karyotypes of bat genera inhabiting the tropics are more diversified than in the Temperate Zone. This difference is apparently related to particular ecological and behavioural features of bats in tropical habitats. Traditional karyotypic research thus remains an important tool for investigations of systematics and evolution in small mammals from tropical regions.

# OBSAH

<b>1. ÚVOD .....</b>	<b>6</b>
<b>2. LITERÁRNÍ PŘEHLED PROBLEMATIKY .....</b>	<b>8</b>
<b>2.1. Charakteristika karyotypu a jeho evoluce .....</b>	<b>8</b>
Základní charakteristika karyotypu.....	8
Změny karyotypu .....	9
Význam přestaveb chromosomů ve speciaci .....	10
<b>2.2. Srovnávací cytogenetika savců – historický vývoj a význam pro studium     systematiky .....</b>	<b>11</b>
<b>2.3. Výzkum karyotypů vybraných skupin drobných savců v západní Africe .....</b>	<b>14</b>
Soricomorpha .....	14
Letouni – Chiroptera .....	14
Hlodavci – Rodentia .....	15
<b>3. CÍLE PRÁCE .....</b>	<b>17</b>
<b>4. MATERIÁL A METODIKA .....</b>	<b>18</b>
<b>4.1. Zájmové území .....</b>	<b>18</b>
Geografické vymezení a stručná charakteristika západní Afriky .....	18
Senegal .....	19
<b>4.2. Materiál .....</b>	<b>21</b>
<b>4.3. Metodika .....</b>	<b>29</b>
Příprava chromosomových preparátů .....	29
Barvení a proužkování chromosomů .....	30
Hodnocení karyotypu .....	31
<b>5. VÝSLEDKY A DISKUSE .....</b>	<b>33</b>
<b>5.1. Výsledky u jednotlivých druhů a jejich srovnání s publikovanými údaji .....</b>	<b>33</b>
Soricomorpha .....	33
Letouni – Chiroptera .....	36
Hlodavci – Rodentia .....	77
<b>5.2. Souhrnná diskuse .....</b>	<b>94</b>
<b>6. Závěry .....</b>	<b>98</b>
<b>Literatura .....</b>	<b>102</b>

## 1. ÚVOD

Současná úroveň znalostí cytogenetiky drobných savců afrického kontinentu je stále velmi nedostatečná, přičemž to samé lze tvrdit i o jejich systematice a fylogenezi. Tato skutečnost je zřetelná zejména v kontrastu s poznatky dosaženými v oblastech mírného pásma severní polokoule, v Jižní Americe nebo v Austrálii, kde velký počet odborníků na cytogenetiku tradičně již po celá desetiletí prováděl intenzivní výzkum. Přitom však rozmanité prostředí afrických tropů a subtropů poskytuje podmínky k vytvoření mnohem větší druhové rozmanitosti, než jakou lze nalézt ve vyšších zeměpisných šířkách obou polokoulí. Navíc výzkum karyotypů, jako jeden z vhodných nástrojů pro následné odvozování systematických a fylogenetických vztahů, má v případě subtropických a tropických organismů velký význam nejen pro poznání obecných evolučních a ekologických principů, ale výsledky mohou být uplatněny i prakticky, například při řešení problematiky epidemiologicky nebo hospodářsky významných druhů. Určité druhy totiž mohou působit jako škůdci na kulturních plodinách nebo ve skladech potravin či jako přenašeči různých patogenů. Přesná znalost jejich systematiky pak může umožnit efektivnější kontrolu početních stavů populací a snížit tak jejich negativní vliv na člověka a jeho zdraví. Na druhou stranu dobrá znalost systematiky těchto skupin živočichů má také velký význam pro jejich ochranu. Karyosystematika například teoreticky může odhalit vnitrodruhovou variabilitu, zařadit na seznam ohrožených živočichů další druh a zvýšit tak jeho šanci na záchranu před vyhubením.

Přehled dosavadních poznatků o karyotypech savců Afriky byl shrnut v řadě jednotlivých faunistických kompendií. Mezi první cytogenetické přehledy patří například práce Robbinse & Bakera (1978), kteří shrnuli bibliografii a přehledně zpracovali údaje o karyotypech velkých i malých afrických savců. Literaturu týkající se ekologie a systematiky afrických drobných savců pak uvádí sborník z mezinárodního symposia, které se konalo v roce 1999 v Paříži. Součástí této publikace je také přehledný článek o srovnávací a evoluční cytogenetice, který popisuje současné trendy a aktuální úroveň znalostí této problematiky a v obsáhlé bibliografii shrnuje dosavadní vědecké práce z oboru publikované v letech 1979-1999 (Robinson 2001). Ze zveřejněných přehledů pak vyplývá, že nejlépe prozkoumaným územím Afriky je severní a jižní část kontinentu, zatímco z ostatních, především tropických oblastí, jako je například západní Afrika, jsou dostupná data jen neúplná a často útržkovitá. Co se týče drobných savců, tedy skupin představujících největší složku africké savčí diversity, jsou poměrně málo prozkoumaní,

zvláště ve srovnání s velkými formami kopytníků a šelem. To platí zejména pro letouny (viz přehledy Orlov & Bulatova 1983; Zima & Horáček 1985; Robinson 2001) či zástupce řádu Soricomorpha (viz přehledy Orlov & Bulatova 1983; Reumer & Meylan 1986; Zima et al. 1998; Schlitter et al. 1999; Biltueva et al. 2001; Robinson 2001), o jejichž cytogenetice v rámci Afriky existuje obecně velmi málo publikací. U hlodavců jsou znalosti o něco rozsáhlejší (viz přehledy Orlov & Bulatova 1983; Jotterand-Bellomo 1984; Robinson 2001), nicméně i tam zůstávají nevyřešené problémy, neboť u některých druhů se vyskytuje značná karyotypová variabilita jak mezi jednotlivými populacemi, tak i v jejich rámci. Z tohoto důvodu je důležité studovat chromosomy v rozsáhlých souborech jedinců z různých lokalit.

Také je nutné zdůraznit, že v mnoha případech kvůli morfologicko-anatomické podobnosti příbuzných druhů, kdy navíc na fenotypovou variabilitu působí vliv lokální adaptace, selhávají klasické systematické přístupy. Správné taxonomické zařazení a zhodnocení morfologicky velmi podobných druhů (které označujeme jako podvojně nebo kryptické), je pak možné jedině s použitím alternativních nemorfologických metod, jakými disponuje například cytogenetika nebo molekulární biologie.

Celkově lze shrnout, že o chromosomech a karyotypech drobných savců západní Afriky byla publikována řada informací, které však stále zůstávají pouze útržkovité. V mnoha případech bylo vyšetřeno jen velmi málo jedinců. Ti často ještě navíc pocházeli z těch samých nebo geograficky blízkých populací, avšak získané poznatky byly automaticky vztaheny na celý druh bez ohledu na možnost existence více forem či variant v rámci druhu a možnou geografickou variabilitu. U druhů u nichž se tuto variabilitu podařilo objevit však nezřídka zase zůstaly nedořešené otázky v ohledu na strukturu karyotypu či systematické zařazení taxonu. A protože je tato oblast z hlediska biodiversity nesmírně bohatá, tak stále také existují druhy, které dosud nebyly studovány. Rovněž neexistuje žádný souborný přehled o karyosystematice drobných savců celé této oblasti, spíše máme k dispozici jen souhrn údajů získaných z jednotlivých států, či věnovaný samostatným skupinám. Ze všech výše uvedených důvodů je proto možné studium karyosystematiky drobných afrických savců označit za aktuální a přitažlivou oblast výzkumu.

## 2. LITERÁRNÍ PŘEHLED PROBLEMATIKY

### 2. 1. CHARAKTERISTIKA KARYOTYPU A JEHO EVOLUCE

#### **Základní charakteristika karyotypu**

Karyotyp jedince je uspořádaná sada chromosomů jeho buněk. Tato numerická a morfologická charakteristika sady chromosomů je jednou ze základních biologických vlastností organismů. V rámci druhů bývá karyotyp většinou uniformní, ale v mnoha případech existují zřetelné odlišnosti mezi karyotypy jednotlivých populací nebo dokonce jedinců jednoho druhu. Někdy je sada chromosomů proměnlivá dokonce i mezi buňkami jednoho jedince. Výsledkem je chromosomová mozaika (Macgregor 1993).

Popis karyotypu se většinou týká metafázních chromosomů somatických buněk. Zpravidla určujeme diploidní počet chromosomů ( $2n$ ), počet autosomálních ramen (NFa) či počet všech ramen (NF). Dále chromosomy rozdělujeme podle pozice centromery na metacentrické (M), submetacentrické (SM), subtelocentrické (ST) a akrocentrické (A). Pro zjednodušení nebo při nejasnostech při kategorizaci jednotlivých chromosomů se někdy používá spojení skupin M, SM, ST pro dvouramenné chromosomy a A pro jednoramenné. Podle relativní délky v rámci sady se chromosomy rozdělují na velké, středně velké a malé. Máme-li k dispozici obě pohlaví, lze vyčlenit pohlavní chromosomy a určit jejich tvar a relativní rozměry (Levan et al. 1964; Zima et al. 2004).

K detailnějšímu studiu chromosomů, zvláště k detekci změn v jejich morfologii, slouží proužkování. Například C proužkování se používá pro zjištění polohy C pozitivních oblastí konstitutivního heterochromatinu, G proužkování k detekci oblastí bohatých na AT (tedy obsahujících první frakci euchromatinu s pozdní replikací), R k odhalení proužků reverzních ke G proužkování (tedy bohatých na GC a obsahujících druhou frakci euchromatinu – s časnou replikací) a Ag-NOR k barvení organizátorů jadérka. G- a R-proužky umožňují zpravidla jednoznačnou identifikaci homologních chromosomů a srovnávání chromosomů ze sad různých jedinců nebo druhů (Sumner 1990).

Srovnání karyotypů tak umožňuje lépe porozumět příbuzenským vztahům mezi druhy. Jelikož je morfologická struktura karyotypu úzce spojena s expresí či funkcí genů, mají poznatky z populační a srovnávací cytogenetiky vztah také k různým návazným evolučním problémům (Zima et al. 2004).



## Změny karyotypu

Evoluční procesy divergence karyotypu jsou doprovázeny změnami ve tvaru, počtu a velikosti chromosomů, které se uskutečňují skrze jejich přestavby nebo kvantitativní změny v heterochromatinu (duplikace, delece, adice). Nejvýznamnějšími strukturálními změnami v evoluci savčích karyotypů jsou různé typy inverzí a translokací. Můžeme je rozlišit na přestavby, které probíhají v rámci jednoho chromosomu (intrachromosomové) nebo mezi chromosomy (interchromosomové) (Macgregor 1993; Zima et al. 2004).

V rámci intrachromosomových přestaveb dochází k takzvaným inverším, neboli otočení chromosomálních segmentů o 180°. Podle toho, zda tyto segmenty zahrnují nebo nezahrnují centromeru, pak rozlišujeme inverse pericentrické, při kterých se otočí chromosomální segment s centromerou a pokud není centromera přesně uprostřed invertovaného segmentu, změní se její poloha na chromosomu, a paracentrické, kdy se otočí úsek bez centromery a její poloha tak zůstane zachována.

Mezi interchromosomové přestavby řadíme translokace, fúze a disociace. Translokace se vyskytují ve dvou typech, a to reciproké a neciproké. Při prvním typu se vymění chromosomální segmenty mezi dvěma chromosomy, při druhém dochází pouze k přenosu segmentu z jednoho chromosomu na druhý. Speciální typy translokace jsou fúze a disociace. Při nich se chromosomy spojí nebo rozštěpí v oblasti centromery nebo telomery. Podle toho, kde ke spojení dochází, jsou rozlišovány centrické (Robertsonské translokace), telomericko-centrické (tandemové) a telomerické fúze. Někdy může dojít také k tomu, že vzniklý chromosom má dvě centromery z obou původních elementů, ale jedna vždy bývá nefunkční nebo latentní. Opakem fúze je štěpení (disociace), kdy se jeden chromosom rozpadne ve dva.

Kvantitativní změny heterochromatinu se nejčastěji projevují adicí nebo delecí heterochromatinových ramen nebo změnami C-positivního materiálu v centromerických oblastech. Variace v heterochromatinu často postihují pohlavní chromosomy. Přídavné chromosomy (B-chromosomy) způsobují variace počtu chromosomů mezi buňkami jednoho jedince nebo karyotypy různých jedinců (Pretel & Diaz de la Guardia 1978). V podstatě se jedná o zvláštní formu kvantitativních změn heterochromatinu.

## Význam přestaveb chromosomů ve speciaci

O polymorfismu hovoříme v případě, že v populaci existuje několik různých karyotypů. Většinou se potom vyskytují jedinci nejen se standardním a heterozygotním karyotypem, ale i jeho homozygotní alterací. Dojde-li ke zkřížení jedinců s rozdílným karyotypem, pak jejich potomci obvykle trpí segregacími problémy při rozcházení homologních chromosomů v meiotickém dělení. To může mít za následek až vznik reprodukční bariéry mezi oběma rodiči. Hromadění chromosomových přestaveb tak vytváří pokopulační reprodukční izolace a může se uplatnit ve speciaci (King 1993).

Evoluce chromosomů není jednoznačně korelována s evolucí fenotypu a genů. Volobouev et al. (2002a) např. dokázali, že u některých hlodavců může dojít k vytvoření reprodukční izolace pouze na základě změn v karyotypu, ačkoliv jiné genetické změny v této divergenci nejsou zřetelné. Formy se zcela odlišným karyotypem mohou být morfologicky velmi podobné a genetická rozdílnost mezi nimi může být minimální. Karyotyp proto představuje důležitý taxonomický znak.

Analogie karyotypů jedinců ze vzdálených lokalit může být důvodem pro to, zařadit je do stejného druhu i přes některé drobné morfologické odlišnosti, které mohou být často způsobeny adaptací na prostředí. Na druhé straně u identicky vyhlížejících zvířat může vést odlišnost v počtu anebo morfologii chromosomů k oddělení fenotypově velmi podobných forem do dvou samostatných druhů. U kryptických druhů je odlišný karyotyp náznakem jejich reprodukční izolace a tedy samostatného druhové statutu (viz například Volobouev et al. 2002a,b; Dobigny et al. 2003; Granjon & Dobigny 2003). Karyotyp se dá velmi dobře využít i pro fylogenetické studie (např. Volleth & Heller 1994 nebo Volleth et al. 2001 u čeledi Vespertilionidae; Biltueva et al. 2001 u rejsků).

## 2. 2. SROVNÁVACÍ CYTOGENETIKA SAVCŮ – HISTORICKÝ VÝVOJ A VÝZNAM PRO STUDIUM SYSTEMATIKY

Srovnávací cytogenetika se zabývá výzkumem charakteristik karyotypu a získané výsledky srovnává u různých populací, druhů a dalších taxonů. Někdy se tento obor také nazývá cytotaxonomie nebo karyosystematika. První pokusy o srovnávací studium karyotypů savců lze zaznamenat již na samém počátku 20. století. I přes tehdejší poměrně časté omyly a nepřesnosti, způsobené ještě technicky nedokonalými metodickými postupy, přinesla první polovina minulého století velké množství hodnotných poznatků. Ty byly dokonce shrnuty v několika přehledných publikacích.

Výrazný rozvoj oboru však nastal až v průběhu 50. let, následkem řady postupných objevů či zdokonalení v technické oblasti metodiky. Znatelně se tak zvýšila spolehlivost metodických postupů a tím také pochopitelně došlo ke zpřesnění získávaných výsledků.

Jedním z nejvýznamnějších metodických pokroků bylo využití takzvaných vřetenkových jedů (například kolchicinu), které umožňují zastavit buněčné dělení před anafází (mají tedy takzvaný cytostatický účinek), a tím výrazně zvýšit početnost metafázních buněk. Z dalších objevů jmenujme například objev hypotonického působení vodných roztoků solí na despiralizaci a rozvolnění chromosomů v dělicí se buňce. Současně došlo také ke zdokonalení fixačních postupů a o něco později také k využití mitogenů ke kultivaci krve z lymfocytů či k zavedení kultivace fibroblastů savců. Převážná většina těchto technických inovací pocházela z humánní cytogenetiky, neboť do ní bylo vždy pochopitelně vkládáno největší úsilí. Proto byly také nové metody nejnáze uplatnitelné u savců a dalších obratlovců. Srovnávací cytogenetika se však v tomto období teprve začínala rozvíjet, což můžeme doložit skutečností, že až v roce 1956 byl prvně stanoven správný počet chromosomů v karyotypu člověka. Pak už poměrně rychle následovaly poznatky u mnoha dalších druhů savců. Také byl získán první doklad o existenci vnitrodruhové proměnlivosti karyotypu savců, neboť byl zjištěn chromosomový polymorfismus u rejska obecného (Ford et al. 1957). Tento objev byl zároveň impulsem pro budoucí rozvoj populační cytogenetiky volně žijících i v zajetí chovaných druhů.

V 60. letech a první polovině let 70. pokračoval intenzivní srovnávací a popisný výzkum vlastností karyotypu. Jak už bylo naznačeno, patřilo toto období cytogenetiky hlavně výzkumu obratlovců, zejména savců. Výsledky tohoto období byly shrnuty v několika knihách a monografiích a v letech 1967 až 1977 byl publikován desetidílný atlas savčích chromosomů (Hsu & Benirschke 1967 až 1977). Na přelomu zmiňovaných

dvou desetiletí se také srovnávací a populační cytogenetika obohatila o nové a velmi přínosné metody diferenciálního barvení chromosomů, neboli proužkování (Seabright 1971; Sumner 1990). To umožnilo jednak mnohem lepší a přesnější detekci jednotlivých chromosomů či jejich segmentů a zároveň vizualizaci určitých funkčních a strukturálních typů chromatinu, čili detailnější analýzu podélné struktury chromosomů. Tím se otevřely značné možnosti pro srovnávací studie fyletických vztahů různých druhů, ale i jiných taxonů, objasnění způsobů vzniku, rozsahu a významu chromosomového polymorfismu (vnitrodruhové proměnlivosti chromosomů) a původu chromosomových aberací. Výsledky byly opět shrnuty v několika souborných pracích (např. Orlov & Bulatova 1983). Podařilo se odvodit fylogenetickou historii vývoje karyotypu v některých vybraných skupinách příbuzných druhů. Tak došlo k posunu těžiště práce cytogenetiků směrem od deskriptivní práce více do oblasti srovnávací.

Na molekulární úroveň se cytogenetika dostala na konci 80. let, kdy byla zavedena řada technik hybridizace *in situ* a využití imunochemických metod značení hybridizačních sond fluorochromy (FISH, fluorescence *in situ* hybridization) nebo nefluorescenčními detekčními systémy, například peroxidázovým (ISH, *in situ* hybridization). Tyto metody nám přibližují strukturu genomu a mechanismy jeho evoluční diferenciace. Podstatou hybridizace *in situ* je báze specifické párování značených mobilních sond na stacionární cílové DNA v chromosomu. Poté následuje vizualizace místa, kde došlo k hybridizaci, za pomoci fluorescenčního barvení. To umožní identifikaci různých specifických sekvencí na chromosomech v mitóze nebo v meiózi či na chromatinových vláknech. Celé chromosomy či jejich segmenty lze pak detekovat pomocí chromosomově specifických sond (Hillis et al. 1996).

Tato nová metoda tak otevřela prostor pro vyhledávání chromosomových homologií (neboli syntenií) mezi rozličnými druhy, které dokonce mohou být i navzájem zcela nepřibuzné. Toto období současně znamenalo pokles počtu publikací uveřejňujících karyotypy do té doby neprozkoumaných druhů savců, neboť již bylo karyologicky vyšetřeno zhruba padesát procent z celkového počtu existujících druhů. Obzvláště v oblastech, jako jsou mírné pásmo severní polokoule nebo Austrálie, kde výzkum probíhal intenzivněji a po delší dobu, již nezbyvaly téměř žádné běžně se vyskytující druhy, u kterých by nebyly známy informace o karyotypu. Bylo tak možno přinést podrobné přehledy o cytogenetických znalostech v celých rozsáhlých systematických skupinách – za všechny jmenujme například hmyzožravce (Reumer & Meylan 1986; Zima et al. 1998), některé letouny (Zima & Horáček 1985; Zima et al. 1992a) či hlodavce (Jotterand-Bellomo

1984). Tyto nabyté znalosti umožnily stanovení a zdokonalení závěrů o do tehdejší doby nevyjasněných evolučních a fylogenetických otázkách. Souborné práce věnované srovnávací a populační cytogenetice savců určité zoogeografické oblasti však až na výjimky (například Zima 1993) dosud chybí. Nedávno byl však vydán nový atlas savčích chromosomů (O'Brien et al. 2006).

Nalézání nových a zdokonalování stávajících metodických postupů v systematické cytogenetice pokračuje samozřejmě i nyní (např. Zoo-FISH neboli malování chromosomů, které umožňuje přímou vizualizaci homologických chromosomových segmentů – VandeBerg & Marshall Graves 1998; O'Brien et al. 1999), nejdynamičtější je pochopitelně rozvoj v oblasti molekulární. Oproti dnes hojně používaným molekulárním metodám spočívá výhoda klasických cytogenetických přístupů v jejich metodické jednoduchosti a především mnohem menší finanční a přístrojové náročnosti. Nevýhodou je poměrně krátká doba, po kterou lze uchovávat buněčné suspenze či diferenciatně barvit chromosomy.

## 2. 3. VÝZKUM KARYOTYPŮ VYBRANÝCH SKUPIN DROBNÝCH SAVCŮ V ZÁPADNÍ AFRICE

### **Soricomorpha**

Údaje o karyotypech zástupců řádu Soricomorpha byly shrnuty v několika přehledech (Reumer & Meylan 1986; Maddalena & Ruedi 1994; Zima et al. 1998; Biltueva et al. 2001). Poznatků získaných v oblasti Afriky v nich však nalezneme velmi málo, a tak na tomto kontinentě stále existují druhy, jejichž karyotypy dosud nebyly vyšetřeny. Příkladem může být například rod *Crocidura*, kdy ze zhruba stovky druhů vyskytujících se v Africe (Hutterer 2005), byla dosud karyotypově vyšetřena jenom asi polovina (Biltueva et al. 2001), a to i přesto, že je tento rod z hlediska cytogenetiky nesmírně zajímavý, neboť se vyznačuje značnou karyotypovou proměnlivostí (viz Zima et al. 1998; Schlitter et al. 1999; Primus et al. 2006). Cytogenetických prací, které se věnují problematice skupiny Soricomorpha přímo ze západoafrické oblasti pak rovněž není příliš mnoho, přičemž se většinou zaměřují na čeleď Soricidae (Meylan 1971; Maddalena & Ruedi 1994; Schlitter et al. 1999).

### **Letouni - Chiroptera**

Přestože se jedná o velmi diverzifikovanou, a tudíž pro cytogenetiky potenciálně přitažlivou skupinu, bylo v porovnání s obdobně druhově bohatými hlodavci letounům západní Afriky věnováno mnohem menší úsilí. Většina prací se soustředila pouze na inventarizaci druhů a jejich rozšíření, případně se zabývala jejich základními ekologickými nároky. Údaje o chromosomech všech letounů shrnuli například Baker (1970), Capanna & Civitelli (1970), McBee et al. (1970), Zima & Horáček (1985) u čeledi Vespertilionidae, Warner et al. (1974) u čeledi Molossidae nebo Zima et al. (1992a) u čeledi Rhinolophidae. Informací o karyotypech afrických letounů je ovšem stále málo. Chromosomální data pro africké netopýry byla shrnuta Petersonem & Nagorsenem (1975), pro kaloně Haidukem et al. (1980, 1981). V Senegalů nebyl dosud karyologický výzkum letounů prováděn.

Podle Bakera (1970) se variabilita karyotypů u netopýrů vyskytuje relativně řídko. To rovněž platí i pro variabilitu v rámci rodů, což kontrastuje se situací například u hlodavců. Tato konzervativní povaha evoluce karyotypů ve speciaci v rámci žijících rodů netopýrů proto omezuje účinnost této techniky pro odhalení podvojných druhů nebo

naopak pro potvrzení příslušnosti k taxonu (Baker 1970), což by snad mohlo být i důvodem tak vzácného používání cytogenetických technik při výzkumu afrických letounů. Z poznatků o karyotypech netopýrů odvodili Bickham & Baker (1979) tzv. kanalizační model evoluce karyotypu, který predikuje střídání období rychlé diferenciace a stáze. Je ovšem pravděpodobné, že evoluční stálost karyotypu je v recentní době charakteristická zvláště pro druhy mírného, případně subtropického pásma. V tropech může být situace zásadně odlišná (Zima et al. 1992b; Volleth et al. 2001). I u některých afrických druhů je ovšem variabilita mezi populacemi z různých geografických areálů velmi nízká (například Đulic & Mutere 1974).

## **Hlodavci - Rodentia**

Oproti předchozím řádům byla srovnávací cytogenetika využita ke studiu biodiversity afrických hlodavců již velmi brzy. První období výzkumu, které můžeme přibližně vymezit začátkem padesátých let minulého století a koncem let šedesátých, je spojeno především s osobou Roberta Mattheye. Tento profesor university v Lausanne v rámci celé Afriky vyšetřil přes několik stovek jedinců, mezi nimiž nalezneme i zástupce různých západoafrických druhů, zejména ze skupin Murinae a Gerbillinae (Matthey, 1955-1970).

V sedmdesátých letech pak přibylo vědců, zejména francouzských a amerických, kteří cytogenetiku hlodavců západní Afriky dále rozvíjeli (Petter, 1971; Tranier et al. 1973; Robbins 1974; Tranier 1974; Robbins & Baker 1978). V devadesátých letech a po roce 2000 bylo publikováno několik přehledů z jednotlivých západoafrických států, respektive určitých geografických celků, například Granjon et al. (1992) shrnuli data ze Senegalu či Dobigny et al. (2002) pracovali v Nigeru. Druhý typ publikací se pak zabýval vybranými taxonomickými skupinami (například myšovitými hlodavci – Viegas-Péquignot et al. 1983; rody *Acomys*, *Arvicanthis* a *Mastomys* – Volobouev et al. 2002a; nebo rodem *Lemniscomys* – Castiglia et al. 2002a).

Další práce studující karyotypy afrických hlodavců je možné podle Robinsona (2001) rozdělit do několika skupin. V první řadě na ty, které se zabývají primárně karyosystematikou (zaměřené na rozpoznávání karyotypické diversity v rámci známých forem, tj. „kryptických druhů“); dále na fylogenetické studie, kde cytogenetika byla jen jedním z použitých parametrů a konečně řešerše dosud zveřejněných údajů a studie porovnávací data získaná z různých částí Afriky. Zmínky o karyotypech však můžeme

najít také v pracích autorů, kteří se nezabývali primárně karyosystematikou, ale využili ji jako účinnou, či v mnoha případech přímo nezbytnou pomůcku.

V západní Africe byla hlavní pozornost soustředěna na území států Senegal, Pobřeží slonoviny, Burkina Faso (bývalá Horní Volta), Mali a Niger. Z rodů to byly buď taxonomicky problematické *Arvicanthis*, *Mastomys* nebo také *Tatera* (dnes *Gerbilliscus*) a *Gerbillus*. V těchto studiích se začaly při vyšetřování chromosomů západoafrických hlodavců využívat také metody diferenciálního barvení (Viegas-Péquignot et al. 1983; Volobouev et al. 1996; Volobouev et al. 2002a, b).

Příkladem toho, že karyotypy některých dlouho známých druhů byly vyšetřeny teprve v nedávné době, mohou být například *Desmodiliscus braueri* (Granjon et al. 1992) *Graphiurus parvus* (Dobigny et al. 2002), *Praomys derooi* (Granjon et al. 2005) a další. Některé druhy pak nebyly v této oblasti doposud vyšetřeny vůbec (například *Hystrix cristata*), či byl určen pouze diploidní počet chromosomů, který má z cytotaxonomického hlediska pouze nízkou informativní hodnotu. Ve většině případů také nebylo použito diferenciální barvení chromosomů, které je pro detailnější popis a odhalení změn, jež se v karyotypu odehrály, důležité. Přestože u některých druhů hlodavců západní Afriky byl karyotyp popsán již před mnoha lety, doposud bylo vyšetřeno jen velmi málo jedinců z téměř zanedbatelného množství lokalit. V případě druhů, jejichž karyotyp byl označen za stabilní, jako je například *Praomys daltoni*, *P. tullbergi* či *Mus mattheyi* se rozsah vzorků může často zdát dostačující a pravděpodobně také je, avšak u rodů či druhů s velkou proměnlivostí mezi karyotypy jednotlivých chromosomálních ras, jako jsou především *Arvicanthis*, *Acomys*, *Mastomys* či podčeleď Gerbillinae je třeba vyšetřit další jedince, aby bylo možno vymezit jejich rozšíření a ověřit případné předchozí návrhy pro taxonomickou revizi.



### 3. CÍLE PRÁCE

Tato diplomová práce má návaznost na projekt Grantové agentury AV ČR č. IAA 6093404 „Druhová diversita a ekologie vybraných obratlovců západní Afriky“, jehož řešitelé jsou Doc. RNDr. P. Koubek, CSc. (Ústav biologie obratlovců AV ČR), Doc. RNDr. M. Gelnar, CSc. (Masarykova Univerzita v Brně) a Mgr. P. Hejcmanová, PhD. (Česká zemědělská univerzita v Praze), a byl udělen na období 2004 – 2008. Celý projekt má komplexní povahu a moje práce tvoří samostatnou část široce pojatého výzkumu.

Cílem mé práce bylo vyšetřit chromosomové preparáty a následně karyotypy zástupců vybraných druhů drobných savců z řádů Soricomorpha, Chiroptera a Rodentia ze Senegalu, kteří byli odchyceni v rámci několika expedic v letech 2004 – 2007, zejména na území Národního parku Niokolo Koba, ale i na dalších lokalitách na jihovýchodě země. Dalším krokem pak bylo získané karyotypy porovnat s literaturou a zhodnotit v systematickém kontextu. Důležitým dílčím cílem proto také bylo shrnutí dosavadních poznatků o karyotypech drobných savců v celé oblasti západní Afriky.

Smyslem diplomové práce tedy bylo rozšířit současné znalosti o karyotypech senegalských populací drobných savců, a to kvantitativně (zvýšením celkového počtu vyšetřených jedinců) i kvalitativně (potvrzením či zpřesněním někdy útržkovitých či nepřesných údajů uvedených v literatuře) nebo dokonce zkoumat druhy dosud cytogeneticky nepopsané, ať už v oblasti západní nebo celé Afriky. V neposlední řadě v některých případech, kde selhávají klasické metody determinace na základě morfologických či anatomických znaků, přispět k objasnění druhového statutu zkoumaných jedinců, a tak umožnit další navazující evoluční a ekologické studie.

## 4. MATERIÁL A METODIKA

### 4. 1. ZÁJMOVÉ ÚZEMÍ

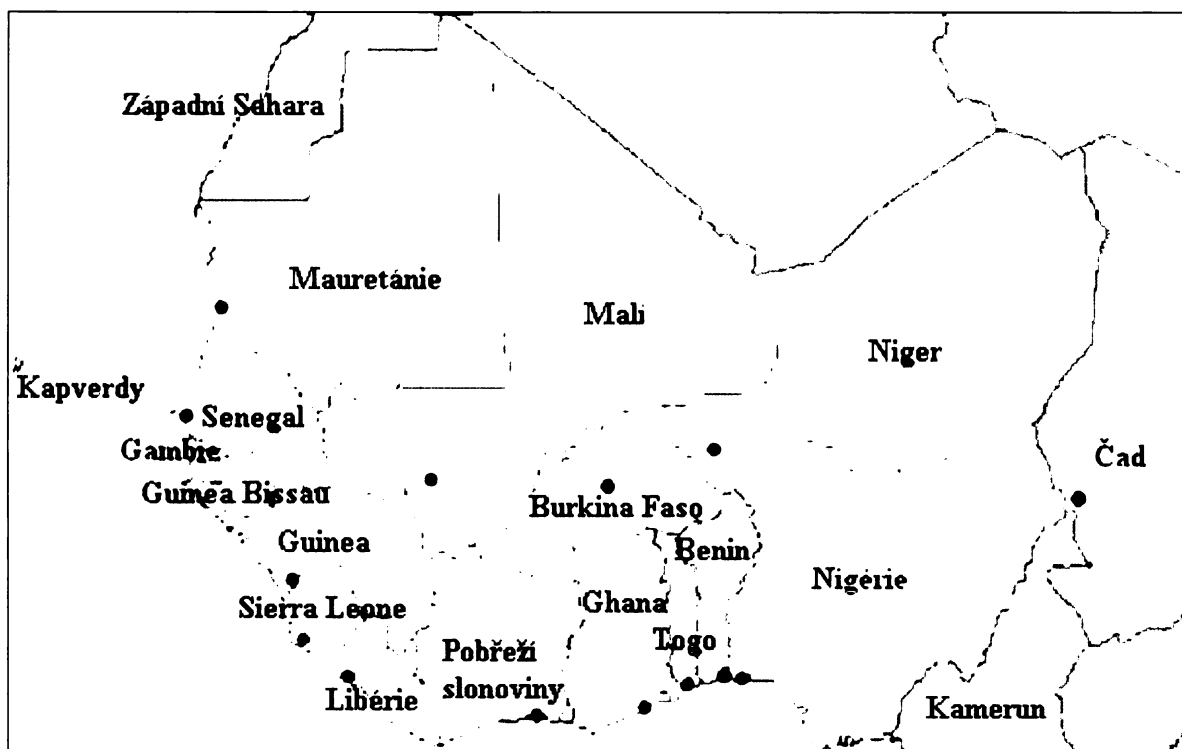
#### **Geografické vymezení a stručná charakteristika západní Afriky**

Region západní Afriky se rozkládá na území větším než 5 milionů km<sup>2</sup>. Přírodní hranici na severu tvoří Sahara, na západě a jihu pobřeží Atlantického oceánu a na východě tato oblast zasahuje do sníženiny Čadského jezera. K západní Africe také náleží Kapverdské souostroví ležící asi 600 km západně od nejzápadnějšího výběžku afrického kontinentu. Kontinentálními státy západní Afriky jsou Benin, Burkina Faso, Gambie, Ghana, Guinea, Guinea-Bissau, Libérie, Mali, Mauretánie, Niger, Nigérie, Pobřeží slonoviny, Rovníková Guinea, Senegal, Sierra Leone, Togo a Západní Sahara (Obr. 1). Někdy bývá k západní Africe rovněž řazen Kamerun a Čad anebo jsou tyto země označovány za přechodná území mezi západní a centrální Afrikou. Geografické vymezení na základě států ostatně není v tomto případě příliš vhodné, neboť hranice některých z uvedených zemí byly při koloniálním dělení Afriky často stanoveny bez ohledu na přirozené přírodní celky nebo na etnické svazky místních domorodých obyvatel.

Povrch západní Afriky je převážně rovinný, na pobřeží jsou rozsáhlé nížiny, směrem do vnitrozemí se povrch zvyšuje, tvoří pahorkatiny a stupňovité plošiny, které místy přecházejí do nevysokých pohoří. Na pobřeží Atlantického oceánu panuje tropické monzunové podnebí s dešťovým obdobím v létě (množství srážek 2000-4000 mm ročně). Směrem do vnitrozemí srážek ubývá, na severu a severovýchodě oblasti je tropické pouštní klima. V jižní části západní Afriky je bohatá říční síť, na severu jsou občasné vodní toky a suchá údolí. Hlavním vodním tokem západní Afriky je Niger, který pramení v Guineji. Tato řeka na jižním okraji Sahary vytváří rozsáhlou vnitrozemskou deltu s mnoha říčními rameny a bažinami. Na jihu oblasti převládají tropické deštné lesy, ve vnitrozemí jsou křovinné nebo stromové savany a na severu a severovýchodě jsou polopouštní a pouštní formace.

Na rozhraní mezi pouští na jižním okraji Sahary a savanou se nachází sahel. Jedná se o polopouštní území (průměrné roční srážky mezi 200-500 mm). Táhne se napříč celým africkým kontinentem od Senegalu po Somálsko. Rostlinstvo suchých savan sahelu je velmi řídké a pasoucí se dobytek spase více rostlinstva, než za rok vyroste – dochází k jevu zvanému přepásání. Na okrajích Sahary vede přepásání k rozšiřování pouště (desertifikaci).

Tím dochází k degradaci krajiny, což má vliv na změny ve výskytu a rozšíření mnoha druhů.



Obr. 1 Mapa západní Afriky.

## Senegal

Senegal leží v nejzápadnější části Afriky (viz Obr. 1) a má rozlohu 196 722 km<sup>2</sup>. Na severu hraničí s Mauretánií, na východě s Mali, na jihu s Guineou a Guinea-Bissau, a na západě tvoří hranici pobřeží Atlantického oceánu. V jihozápadní části je do státního území zařiznuta nejmenší africká země Gambie, která se rozkládá podél stejnojmenné řeky. Povrch Senegalu je nížinatý až pahorkatý, nejvyšší bod dosahuje výšky 581 m n. m.

Na většině území převládá přechodné klima mezi suchou pouštní oblastí na severu a vlhkou oblastí tropů na jihu. Na severu trvá období dešťů od července do října s průměrnými srážkami dosahujícími 380 mm za rok, zatímco na jihu je o měsíc delší, neboť začíná už v červnu. Také srážky jsou zde mnohem hojnější než v předchozí oblasti a

dosahují průměrně 1400 mm za rok. Průměrná teplota na pobřeží je v lednu 22 °C a v červenci 28 °C.

Na severu země se rozkládá sahel, přechodná zóna mezi severní pouštní oblastí Sahary a tropickými lesy na jihu. Vegetaci sahelu tvoří shluky stromů a trnitých keřů, roztroušené po travnaté savaně. Směrem na jih od sahelu přibývá stromů. V nejnižší části Senegalu pak nalezneme mangrovy a husté lesy palem olejných, týkových či mahagonových stromů a bambusů.

Nárůst populace člověka způsobil v Senegalu odlesňování za účelem získání nové zemědělské půdy, dřeva na otop a rozšíření pastvin pro dobytek. Tato činnost spolu se suchem způsobila desertifikaci rozsáhlých území, což má pochopitelně vliv i na výskyt živočišných a rostlinných druhů, které tak musí posouvat areály výskytu do oblastí, kde původně nežily, nebo je dokonce jejich další existence ohrožena.

Národní park Niokolo Koba patří k nejvýznamnějším chráněným oblastem v západní Africe. Byl založen v roce 1954 a pokrývá území o rozloze 9 130 km<sup>2</sup>. Od roku 1981 je zapsán na Seznamu světového dědictví UNESCO. Nachází se v jihovýchodní části Senegalu na březích řeky Gambie, jejíž délka zde přesahuje 200 km a napájí ji dva hlavní přítoky – řeky Niokolo Koba a Koulountou. Řeka Gambie tak tvoří 10 % plochy parku. V nejnižším bodě dosahuje území parku výšky 16 m n. m. a v nejvyšším 311 m n. m. (Mont Assirik). Roční srážky zde dosahují 900-1100 mm. Vegetaci tvoří převážně keřovitá až stromová nebo travnatá savana a galeriové nebo bambusové lesy podél řek. V národním parku Niokolo Koba se vyskytuje celkem asi 80 druhů savců, včetně velkých druhů šelem (lvi, levharti) a býložravců (žirafy, antilopy – například Derbyho, sloni, buvoli, hroši) a několika druhů primátů (například malá populace šimpanzů). V celém Senegalu žije asi 191 druhů savců (podle údajů na stránkách UNEP – [www.unep-wcmc.org](http://www.unep-wcmc.org); Kane 2006; Howard et al. 2007).

Základními prameny o fauně savců západní Afriky jsou publikace Roseveara (1965, 1969). Hlodavci Senegalu se dále zabývali Hubert et al. (1973), Duplantier & Granjon (1992) podali aktualizovaný přehled fauny hlodavců, kde je uvedeno 37 druhů patřících do 10 čeledí a Duplantier et al. (1997) zhodnotili biogeografické rozšíření drobných hlodavců. Informace o letounech nalezneme například v klíči k určování afrických letounů Haymana & Hilla (1971), další údaje pak i v klíčích k určování všech afrických savců (Meester & Setzer 1971; Kingdon 1997).

## 4. 2. MATERIÁL

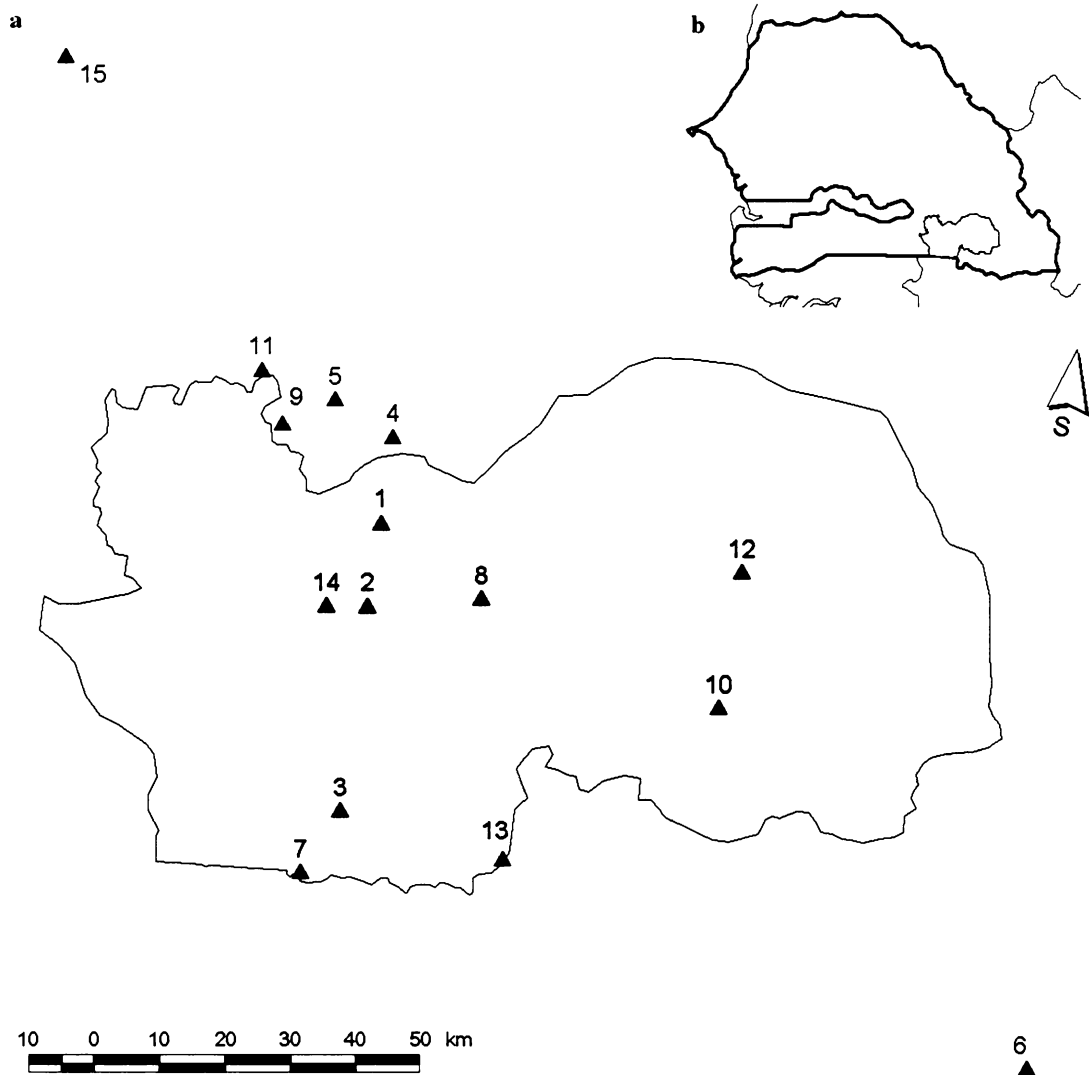
Jedinci z řádů Soricomorpha, Chiroptera a Rodentia hodnocení v této studii pocházejí z přírodních populací a byli odchyceni na různých lokalitách v Senegal, zejména v Národním parku Niokolo Koba na jihovýchodě země. Lokality odchyty od sebe byly vzdáleny až několik desítek km (Tab. 1, Obr. 2). Výzkum v této oblasti probíhal v rámci dohody mezi Akademií věd ČR a Správou senegalských národních parků. Veškeré odchty volně žijících zvířat byly povoleny Správou senegalských národních parků a Ministerstvem životního prostředí Senegalu.

Sběr materiálu byl uskutečněn mezi lety 2004 a 2007 v rámci pěti zhruba třítydenních expedic, které proběhly jednou až dvakrát do roka. V roce 2004 to bylo na přelomu měsíců dubna a května, v roce 2005 v únoru až březnu a dále v prosinci, v roce 2006 v srpnu a v roce 2007 v únoru. Z uvedeného seznamu tedy vyplývá, že se výzkum uskutečnil převážně v první polovině roku, ale byla pokryta všechna hlavní klimatická období. Drobní zemní savci byli odchytáváni do běžných živolovných pastí (Shermanova past, drátěná, velká sklapovací, malá sklapovací) rozmístěných převážně ve standardních liniích, stromoví savci pomocí drátěných pastí upevněných na stromě. Letouni byli získáni prostřednictvím nárazových nebo ručních sítí. Odchyt prováděli pracovníci Ústavu biologie obratlovců AV ČR a dalších pracovišť Mgr. et Mgr. Josef Bryja, PhD., Ing. Jaroslav Červený, RNDr. Petr Koubek, CSc., Mgr. Adam Konečný, Mgr. Peter Vallo a další. U všech jedinců byly zjišťovány základní tělesné rozměry a byla u nich provedena pitva k určení reprodukční kondice. Uchovány byly lebky, kožky a vzorky pro analýzu DNA, které jsou uloženy ve sbírkách ÚBO AV ČR v Brně. Celkem bylo takto získáno asi 2000 jedinců drobných savců. Chromosomové preparáty byly doposud vyšetřeny ze 189 jedinců, jejichž seznam je v Tab. 2.

Paralelně s cytogenetickým výzkumem probíhá u senegalských jedinců výzkum s použitím dalších genetických a molekulárních přístupů. Problematické taxony (*Mastomys*, *Gerbilliscus*, *Taterillus*, *Arvicanthis*) byly určovány na základě sekvencí mitochondriálních genů (cyt *b*). Stejný marker byl použit i pro revizi výskytu druhu *Praomys rostratus*. Populačně-genetická struktura vybraných taxonů (*Praomys rostratus*, *P. daltoni*, *Rattus rattus*) se v rámci projektu studuje za využití jaderných mikrosatelitů (Loiseau et al. 2007). Analýzy sekvencí mtDNA (cyt *b*) jsou používány rovněž u zástupců řádu Soricomorpha a Chiroptera.

Tab. 1 Lokality odchyty s geografickými a ekologickými údaji. U lokalit č. 3, 9 a 10 nebyly souřadnice změřeny na GPS přijímači, ale nalezeny dodatečně na mapách v programu Google Earth a Microsoft Encarta.

Číslo lokality	Název lokality	Geografické souřadnice	Ekologické údaje	Nadmořská výška (v m n. m.)
1	Badi	N 13°08,621' WO 13°13,340'	týkový les	38
2		N 13°01,509' WO 13°14,351'	kemp, galeriový les	68
3	Dalaba	? (N 12°44' WO 13°16')	galeriový les (stanoviště ochránců NP NK)	-
4 a	Dar Salam	N 13°15,604' WO 13°12,201'	keřovitá a stromová savana, pastvina, kemp	59
b		N 13°15,395' WO 13°12,081'	kemp a vesnice (vesnické domy)	45
5	Diala Koto	N 13°18,150' WO 13°16,240'	keřovitá savana, pastvina, okraj pole	70
6 a	Dindéfelo-jeskyně Dandée	N 12°21,748' WO 12°19,722'	galeriový les u jeskyně	448
b	potok	N 12°22,344' WO 12°19,430'	galeriový les od vesnice k vodopádu	254
c	vesnice	N 12°22,746' WO 12°19,448'	vesnické domy	221
7	Gué de Sambailo	N 12°39,461' WO 13°19,909'	galeriový les, mokřina	-
8	Lengué Kountou	N 13 02,113' WO 13°04,878'	galeriový les, keřovitá a stromová savana, kemp	35
9 a	Medina Kouta	? (N 13°16' WO 13°21')	okraj pole, banánová plantáž	-
b		?	savana, kemp	-
10	Mont Assirik	? (N 12°53' WO 12°45')	stanoviště ochránců NP NK, galeriový les	-
11	Nieriko	N 13°21,446' WO 13°21,333'	písčité břehy řeky	11
12	Niokolo	N 13°04,279' WO 12°43,174'	stanoviště ochránců NP NK a kemp	66
13	Oubadji	N 12°40,525' WO 13°03,092'	keřovitá a stromová savana, kemp	-
14	Simenti	N 13°01,541' WO 13°17,687'	galeriový les, mokřina, stromová savana, kemp	35
15	Tambacounda	N 13°46,809' WO 13°39,401'	antropizovaná savana	70



Obr. 2 Mapa Národního parku Niokolo Koba s vyznačenými lokalitami odchyty (a) a lokalizace tohoto parku na území Senegalu (b). 1. Badi, 2. Camp des Lions, 3. Dalaba, 4. Dar Salam, 5. Diala Koto, 6. Dindéfelo, 7. Gué de Sambailo, 8. Lengué Kountou, 9. Medina Kouta, 10. Mont Assirik, 11. Nieriko, 12. Niokolo, 13. Oubadji, 14. Simenti, 15. Tambacounda.

Tab. 2 Přehled vyšetřených jedinců s uvedením lokality a období odchyty. Tučně jsou vyznačeni jedinci, u nichž bylo vyšetření karyotypu úspěšné, tedy byl určen alespoň diploidní počet chromosomů (2n). U některých jedinců, kde nebyly v terénních záznamech uvedeny přesné informace, je uvedeno pouze číslo lokality bez ekologických údajů.

Řád	Druh	Číslo vzorku	Pohlaví	Lokalita	Období odchyty	
Soricomorpha	<i>Crocidura</i> sp.	<b>633</b>	?	5	prosinec 2005	
		<b>892</b>	♀	4a	prosinec 2005	
Chiroptera	<i>Epomophorus gambianus</i>	94	?	14	květen 2004	
		<b>96</b>	♂	14	květen 2004	
		<b>111</b>	♀	14	květen 2004	
		468	♀	8	únor 2005	
		469	♀	8	únor 2005	
		<i>Lissonycteris angolensis</i>	<b>1267</b>	♂	12	srpen 2006
		<i>Micropteropus pusillus</i>	<b>460</b>	♂	8	únor 2005
			<b>461</b>	♂	8	únor 2005
			<b>802</b>	♀	8	prosinec 2005
			<b>841</b>	♀	6b	prosinec 2005
		<i>Nanonycteris veldkampii</i>	<b>860</b>	♀	6b	prosinec 2005
	1031		?	4	srpen 2006	
	<i>Rhinolophus alcyone</i>	1734	♀	10	únor 2007	
		1735	♀	10	únor 2007	
		1736	♀	10	únor 2007	
		1737	♀	10	únor 2007	
		<i>Rhinolophus fumigatus</i>	<b>817</b>	♂	6a	prosinec 2005
	<i>Rhinolophus landeri</i>	<b>110</b>	♀	14	květen 2004	
		<b>826</b>	♂	6a	prosinec 2005	
		<b>1130</b>	♂	14	srpen 2006	
	<i>Rhinolophus</i> sp.	595	♀	14	březen 2005	
		1403	♂	4	únor 2007	
	<i>Hipposideros cyclops</i>	<b>747</b>	♀	1	prosinec 2005	
<i>Hipposideros gigas</i>	<b>1032</b>	♀	4	srpen 2006		
	<b>1404</b>	♂	4	srpen 2006		
<i>Hipposideros jonesi</i>	804	♀	6a	prosinec 2005		
	<b>853</b>	♂	6b	prosinec 2005		
	854	♂	6b	prosinec 2005		
<i>Hipposideros ruber</i>	<b>95</b>	♀	14	květen 2004		
	<b>119</b>	♀	8	květen 2004		
	<b>132</b>	♀	8	květen 2004		
	<b>695</b>	♀	4	prosinec 2005		



	<b>696</b>	♀	4	prosinec 2005
	<b>697</b>	♀	4	prosinec 2005
	<b>825</b>	♀	6a	prosinec 2005
<i>Hipposideros tephros</i>	<b>748</b>	♀	1	prosinec 2005
	<b>818</b>	♂	6a	prosinec 2005
	<b>1132</b>	♀	14	srpen 2006
	<b>1146</b>	♂	14	srpen 2006
	<b>1147</b>	♂	14	srpen 2006
<i>Rhinopoma hardwickii</i>	<b>805</b>	♂	6a	prosinec 2005
	<b>811</b>	♂	?	prosinec 2005
<i>Nycteris gambiensis</i>	674	♂	4	prosinec 2005
	675	♀	4	prosinec 2005
<i>Nycteris hispida</i>	873	♂	6c	prosinec 2005
	874	♀	6c	prosinec 2005
<i>Nycteris</i> sp.	<b>129</b>	♂	8	květen 2004
	<b>131</b>	♂	8	květen 2004
	<b>147</b>	♂	8	květen 2004
<i>Chaerephon pumilus</i>	<b>608</b>	♀	4	prosinec 2005
	<b>777</b>	♀	14	prosinec 2005
<i>Mops condylurus</i>	<b>761</b>	♂	14	prosinec 2005
	<b>766</b>	♀	14	prosinec 2005
<i>Mops</i> sp.	<b>59</b>	♂	14	duben 2004
	<b>60</b>	♀	14	duben 2004
	<b>61</b>	♂	14	duben 2004
	<b>1237</b>	♂	14	srpen 2006
	<b>1238</b>	♀	14	srpen 2006
<i>Mops</i> sp. 1	1694	♀	12	únor 2007
	<b>1696</b>	♂	12	únor 2007
<i>Mops</i> sp. 2	1695	♂	12	únor 2007
	1697	♂	12	únor 2007
<i>Tadarida</i> sp.	<b>440</b>	♂	4	únor 2005
	<b>509</b>	♂	7	únor 2005
	<b>529</b>	♂	14	únor 2005
	<b>530</b>	♀	14	únor 2005
	<b>537</b>	♀	14	březen 2005
	<b>538</b>	♂	14	březen 2005
	<b>544</b>	♀	14	březen 2005
	<b>552</b>	♂	14	březen 2005
	<b>554</b>	♂	14	březen 2005
	<b>555</b>	♀	14	březen 2005

<i>Scotophilus leucogaster</i>	<b>525</b>	♀	3	únor 2005
	<b>786</b>	♀	14	prosinec 2005
<i>Scotophilus viridis</i>	462	♂	8	únor 2005
	<b>524</b>	♀	3	únor 2005
<i>Scotophilus</i> sp.	<b>945</b>	♂	15	srpen 2006
	<b>954</b>	♂	4	srpen 2006
	<b>1582</b>	♂	8	únor 2007
<i>Scotophilus</i> sp. 2	1692	♂	12	únor 2007
	1693	♂	12	únor 2007
<i>Eptesicus</i> sp.	527	♂	3	únor 2005
	<b>1212</b>	♂	14	srpen 2006
	<b>1213</b>	♂	14	srpen 2006
	<b>1378</b>	♂	4	srpen 2006
<i>Scotoecus hirundo</i>	<b>657</b>	♂	4	prosinec 2005
	<b>843</b>	♂	6	prosinec 2005
<i>Scotoecus</i> sp.	<b>946</b>	♀	15	srpen 2006
	<b>1480</b>	♂	11	únor 2007
	1714	♂	11	únor 2007
<i>Pipistrellus</i> spp.	<b>10</b>	♂	8	duben 2004
	<b>11</b>	♀	8	duben 2004
	<b>120</b>	♂	8	květen 2004
	<b>123</b>	♂	8	květen 2004
	<b>130</b>	♂	8	květen 2004
	446	♂	8	únor 2005
	447	♂	8	únor 2005
	<b>463</b>	♀	8	únor 2005
	<b>466</b>	♀	8	únor 2005
	<b>467</b>	♂	8	únor 2005
	<b>474</b>	♀	8	únor 2005
	479	♂	8	únor 2005
	<b>506</b>	♀	7	únor 2005
	526	♀	3	únor 2005
	<b>553</b>	♂	14	březen 2005
	<b>592</b>	♂	14	březen 2005
	593	♂	14	březen 2005
	<b>594</b>	♂	14	březen 2005
	<b>607</b>	♂	4	prosinec 2005
	940	♂	15	srpen 2006
	<b>941</b>	♂	15	srpen 2006
	<b>953</b>	♂	4	srpen 2006

	<b>1209</b>	♂	14	srpen 2006	
	<b>1210</b>	♂	14	srpen 2006	
	<b>1460</b>	♂	4	únor 2007	
	<b>1479</b>	♀	11	únor 2007	
<i>Vespertilio sp.</i>	1767	♀	10	únor 2007	
<i>Myotis sp.</i>	508	♂	7	únor 2005	
?	1792	♀	11	únor 2007	
?	1793	♂	11	únor 2007	
Rodentia	<i>Heliosciurus gambianus</i>	<b>763</b>	♂	14	prosinec 2005
	<i>Gerbilliscus gambianus</i>	<b>746</b>	♀	5	prosinec 2005
	<i>Gerbilliscus guineae</i>	<b>630</b>	♀	4a	prosinec 2005
		<b>895</b>	♀	4a	prosinec 2005
	<i>Taterillus gracilis</i>	157	♀	9a	květen 2004
	<i>Arvicanthis ansorgei</i>	<b>649</b>	♀	4a	prosinec 2005
		<b>687</b>	♀	4a	prosinec 2005
	<i>Mastomys erythroleucus</i>	<b>47</b>	♂	14	duben 2004
		48	♂	14	duben 2004
		<b>65</b>	♀	14	duben 2004
		<b>69</b>	♀	14	duben 2004
		<b>86</b>	♂	14	duben 2004
		<b>87</b>	♂	14	duben 2004
		<b>93</b>	♀	14	květen 2004
		<b>128</b>	♂	8	květen 2004
		<b>146</b>	♀	8	květen 2004
		<b>161</b>	♂	9b	květen 2004
		<b>162</b>	♂	9b	květen 2004
		<b>164</b>	♂	9b	květen 2004
		<b>448</b>	♀	8	únor 2005
		<b>513</b>	♂	7	únor 2005
		<b>535</b>	♀	14	březen 2005
		<b>551</b>	♂	14	březen 2005
		587	♂	2	březen 2005
	<i>Mus mattheyi</i>	<b>688</b>	♂	4a	prosinec 2005
		<b>893</b>	♂	4a	prosinec 2005
		<b>894</b>	♀	4a	prosinec 2005
	<i>Praomys daltoni</i>	<b>1</b>	♀	10	duben 2004
		<b>2</b>	♀	10	duben 2004
		<b>19</b>	♂	8	duben 2004
		<b>20</b>	♀	8	duben 2004
		<b>49</b>	♀	14	duben 2004

	<b>50</b>	♂	14	duben 2004
	<b>124</b>	♀	8	květen 2004
	<b>145</b>	♀	8	květen 2004
	<b>150</b>	♀	8	květen 2004
	<b>163</b>	♂	9b	květen 2004
	<b>449</b>	♀	8	únor 2005
	<b>470</b>	♀	8	únor 2005
	<b>471</b>	♂	8	únor 2005
	<b>475</b>	♂	8	únor 2005
	<b>480</b>	♂	8	únor 2005
	<b>484</b>	♀	8	únor 2005
	<b>485</b>	♀	8	únor 2005
	<b>486</b>	♂	8	únor 2005
	<b>487</b>	♀	8	únor 2005
	<b>495</b>	♀	8	únor 2005
	<b>496</b>	♀	8	únor 2005
	<b>499</b>	♂	8	únor 2005
	<b>500</b>	♂	8	únor 2005
	<b>505</b>	♂	7	únor 2005
	<b>517</b>	♂	13	únor 2005
	<b>518</b>	♀	13	únor 2005
	<b>536</b>	♂	14	březen 2005
	<b>550</b>	♀	14	březen 2005
	<b>586</b>	♂	2	březen 2005
	<b>631</b>	♂	4b	prosinec 2005
	<b>1268</b>	♀	12	srpen 2006
<i>Praomys rostratus</i>	<b>812</b>	♂	6a	prosinec 2005
	<b>813</b>	♀	6a	prosinec 2005
	<b>828</b>	♂	6a	prosinec 2005
	<b>851</b>	♂	6b	prosinec 2005
	<b>864</b>	♀	6b	prosinec 2005
<i>Rattus rattus</i>	<b>44</b>	♀	14	duben 2004
	<b>45</b>	♀	14	duben 2004
	<b>70</b>	♀	14	duben 2004
	<b>534</b>	♀	14	březen 2005

---

## 5.2. METODIKA

### **Příprava chromosomových preparátů**

U savců se pro přímé získání vzorku chromosomů nejčastěji používají tkáně s intensivním buněčným dělením, jako jsou kostní dřev, slezina, někdy také rohovka oka. V případě této studie byly většinou použity pouze buňky kostní dřev, jen u netopýřů rodu *Pipistrellus* a příbuzných forem byly vyšetřovány i buňky sleziny. K přípravě chromosomových preparátů byla použita tradiční metoda podle Bakera (1970), upravená podle Zimy et al. (2004) a ještě mírně modifikovaná pro použití v terénu. Od každého jedince byly (z důvodu omezeného času i nutnosti šetřit v terénních podmínkách množstvím přepravovaného materiálu) zhotoveny pouze 4 preparáty.

1. Živému zvířeti byl intraperitoneálně injikován roztok kolchicinu (Fluka) v dávce 0,1 ml na 10 g hmotnosti (koncentrace roztoku byla 1 mg kolchicinu/1 ml destilované vody).

2. Zvíře bylo po dvaceti minutách usmrceno cervikální dislokací a byly vypreparovány oba femury nebo humerus a antebrachium u letounů. V případě zástupců rodu *Pipistrellus* a příbuzných forem byla navíc vypreparována i část sleziny.

3. Z dlouhých kostí byly opatrně odstřiženy epifyzy a z kostní dutiny 1-2 ml hypotonického 0,075 M roztoku chloridu draselného byla injekční jehlou vypláchnuta dřev. Slezina byla rozstříhána na drobné kousky. Opakovaným nasátím a vystříknutím drobných kousků tkání v hypotonickém roztoku pomocí Pasteurovy pipety byla připravena buněčná suspenze a to tak, aby pokud možno neobsahovala větší kousky tkáně.

4. Suspenze (v případě zástupců rodu *Pipistrellus* smíšená jak z buněk sleziny, tak z kostní dřev) byla ponechána v centrifugační zkumavce v hypotonickém roztoku asi 10 minut při teplotě prostředí. Pasteurovou pipetou byl průběžně odstraňován tkáňový odpad.

5. Suspenze byla 10 minut odstředována ruční centrifugou. Pasteurovou pipetou byl odstraněn supernatant a na buněčný sediment opatrně přidán 1-2 ml fixační směsi metanolu (3 díly) a kyseliny octové (1 díl). Fixační směs by se měla správně připravovat před každou fixací čerstvá, ale to nebylo v terénních podmínkách vždy možné.

6. Po pěti minutách fixace byla fixační směs vyměněna (aniž by přitom byl narušen sediment buněk). Fixace probíhala nejdříve 20 minut, poté byla znovu vyměněna fixační směs a následovala další fixace po dobu 5 minut. Pokud byla fixace nedokonalá a nedošlo

k úplnému zbělení buněčného sedimentu, byl sediment opatrně rozmíchán Pasteurovou pipetou, znovu centrifugován a postup celé fixace se zopakoval.

7. Po skončení fixace byl sediment rozmíchán a suspenze fixativem naředěna do slabě mléčného zakalení.

8. Preparáty byly připraveny nakapáním suspenze na suchá podložní skla. Bezprostředně po nakapání byla skla protažena nad plamenem lihového kahanu. Okamžitě po vzplanutí bylo sklo z plamene vytaženo.

9. Ve fixační směsi lze buněčnou směs přechovávat týdny až měsíce (optimálně při teplotě  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). V některých případech byla takto suspenze uschována pro případné pozdější použití. Směs pak byla nejprve centrifugována 5 minut při 1000 otáčkách za minutu a následně byla znovu provedena celá řada fixace. Teprve poté byla suspenze nakapána na podložní skla.

### **Barvení a proužkování chromosomů**

Aby bylo možné chromosomy pozorovat v mikroskopu, je nejprve nutné provést jejich nabarvení. Barvení rozlišujeme konvenční, při kterém jsou chromosomy obarveny stejnoměrně po celé délce a diferenciální (neboli proužkování), při kterém se v závislosti na zvolené technice vizualizují proužky (s různou intenzitou zbarvení), které odrážejí podélnou diferenciaci nukleoproteinové struktury chromosomu (Sumner 1990; Zima et al. 2004). Příprava chromosomových preparátů probíhala přímo v Senegalu, barvení Giemsou a proužkování pak v Laboratoři biodiversity na PřF UK po návratu expedice.

Základní technikou barvení je použití Giemsova barviva. Po cca 10 minutách ve 2-5% vodném roztoku tohoto barviva (a opláchnutí v destilované vodě) jsou chromosomy obarveny stejnoměrně po celé délce. Nejprve bylo konvenčně nabarveno jedno sklo od každého jedince a další byla ponechána pro případné diferenciální barvení. Jelikož se však ukázalo, že proužkování těchto preparátů nepřináší uspokojivé výsledky, bylo od něho upuštěno a zbylá tři skla mohla být rovněž dobarvena Giemsou. To se také ukázalo v mnoha případech jako nezbytné, neboť kvůli nízké kvalitě preparátů (zejména velmi nízkému výskytu kvalitních metafázních buněk), nebylo ve většině případů možné určit karyotyp jedince na základě vyšetření pouze jednoho skla, jako je to často možné u preparátů připravených v laboratoři. Hodnocení preparátů bylo často znesnadněno značným obsahem tuku v buněčné suspenzi, neboť tukové kapénky zabraňují kvalitnímu obarvení chromosomů. V mírném pásmu se podobný metodický problém projevuje pouze

u hibernujících savců v období jejich zimního spánku. V materiálu ze Senegalu byl tento jev pozorován u letounů i hlodavců a to v různých ročních obdobích. Přestože proužkování nebylo úspěšné, uvádím zde protokoly, podle kterých bylo proužkování provedeno.

Při C proužkování podle postupu Sumnera (1972) byly preparáty inkubovány 1 hodinu v 0,2 M HCl. Po opláchnutí v destilované vodě byly vloženy na 30-60 sekund (nebo i déle) do nasyceného roztoku Ba(OH)<sub>2</sub> při teplotě 60 °C. Po opakovaném opláchnutí destilovanou vodou byly ponechány 1 hodinu v pufru 2 x SSC (17,53 g NaCl; 8,82 g citronanu sodného, doplněno vodou do 1 litru), pH = 7 při 60 °C. Po důkladném opláchnutí byly barveny 5-10 minut Giemsou.

Při G proužkování podle protokolu Seabrightové (1971) byly preparáty ponořeny do čerstvě připraveného 0,25% roztoku trypsinu na dobu minimálně 10-20 sekund (ale i déle). Poté byly důkladně propláchnuty v PBS (0,15 M NaCl; 0,05 M Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>; pH upravené na 7,4) nebo 2 x SSC (17,53 g NaCl; 8,82 g citronanu sodného; doplněno vodou do 1 litru) a barveny 5-10 minut Giemsou.

## **Hodnocení karyotypu**

Karyotyp byl hodnocen nejprve ve světelném mikroskopu Zeiss Jena Axiophot při maximálním zvětšení a použití imerzního objektivu. Již v této počáteční fázi bylo možno stanovit počet chromosomů v jednotlivých buňkách a v mnoha případech dokonce i morfologii a zastoupení jednotlivých typů chromosomů buď celé, nebo alespoň části sady. Vybrané mitózy byly fotografovány v Laboratoři genetiky ryb v Ústavu živočišné fyziologie a genetiky Akademie věd České republiky v Liběchově. V tomto případě byl použit mikroskop Provis AX 70 Olympus. Mikrofotografie byly snímány digitální kamerou Zeiss AxioCam MRm nebo Olympus DP 30W při maximálním zvětšení, tedy za použití imerzního objektivu zvětšujícího 100x.

Karyotyp jedince byl obvykle stanoven na základě vyšetření pěti až deseti nejlepších mitóz a vybrané reprezentativní karyotypy pro jednotlivé druhy byly zhotovovány s pomocí speciálního programu určeného pro sestavování karyotypů - MetaSystems Ikaros. Finální úpravy fotografií byly prováděny v programu určeném pro editaci fotografií Corel PHOTO-PAINT 12. Při vytváření karyotypů byl použit obvyklý postup, kdy se sestaví homologní dvouramenné a jednoramenné páry a ty jsou uspořádány vždy v příslušné kategorii podle velikosti anebo v lepším případě, kdy byla morfologie chromosomů velmi dobře rozlišitelná, ještě dále rozděleny podle polohy centromery na

metacentrické, submetacentrické, subtelocentrické a akrocentrické. Klasifikace chromosomů podle polohy centromery byla zpravidla hodnocena podle kritérií zavedených v Atlase savčích chromosomů (An Atlas of Mammalian Chromosomes, Hsu & Benirschke 1967-1977), jelikož je z hlediska praktického použití vhodnější, i když méně exaktní, než tradičně používaná klasifikace podle Levana et al. (1964) založená na přesných hodnotách centromerického indexu. U jednotlivých karyotypů byl také určen diploidní počet chromosomů ( $2n$ ), počet ramen všech chromosomů v sadě samice (NF) a počet ramen autosomů (NFa). Jelikož se počet rozlišitelných chromosomových nebo autosomových ramen (NF nebo NFa) někdy lišil mezi mitózami jednoho jedince v závislosti na stupni spiralizace krátkých ramen (problematické je zejména rozlišení subtelocentrických, akrocentrických a telocentrických chromosomů), byly chromosomy s velmi krátkými rameny považovány za akrocentrické a jejich krátké rameno nebylo zahrnuto do NF nebo NFa. Výsledky dosažené vlastním výzkumem byly v závěru konfrontovány s údaji uvedenými v dostupné literatuře. Ve většině případů to byly přímo poznatky ze západní Afriky, ale pokud nebyl v této oblasti karyotyp druhu dosud analyzován, byly využity údaje také z jiných oblastí, ať už z území Afriky nebo dalších kontinentů.



## 5. VÝSLEDKY A DISKUSE

### 5. 1. VÝSLEDKY U JEDNOTLIVÝCH DRUHŮ A JEJICH SROVNÁNÍ S PUBLIKOVANÝMI ÚDAJI

Z celkového počtu 189 jedinců přineslo pozitivní výsledek vyšetření 149 jedinců. U zbylých 40 jedinců se nepodařilo získat spolehlivou informaci o diploidním počtu chromosomů ani po vyšetření preparátů několika jedinců (jejich počet uveden vždy v závorce (viz Tab. 2): *Nanonycteris veldkampii* (1), *Rhinolophus alcyone* (4), *Rhinolophus* sp. (2), *Nycteris gambiensis* (2), *Nycteris hispida* (2), *Mops* sp. 2 (2), *Myotis* sp. (1), *Scotophilus* sp. 2 (2), *Vespertilio* sp. (1), neurčení letouni (2), *Taterillus gracilis* (1). U dalších druhů se nepodařilo stanovit karyotyp pouze u některých jedinců: *Epomophorus gambianus* (3), *Hipposideros jonesi* (2), *Hipposideros ruber* (1), *Mops* sp. 1 (1), *Eptesicus* sp. (1), *Pipistrellus* sp. (6), *Scotoecus* sp. (1), *Scotophilus viridis* (1), *Praomys daltoni* (2), *Mastomys erythroleucus* (2). Dále uvádím pouze jedince, u nichž byly preparáty hodnotitelné, a rozdělují je podle nejaktuálnější verze terénních protokolů zpracované na základě morfologické determinace druhů. Ta však dosud není ve všech případech definitivní a stále prochází revizí.

Nomenklaturu a systematiku druhů přejímám (pokud není uvedeno jinak) z posledního vydání *Mammal Species of the World* (Wilson & Reeder 2005), respektive od autorů příslušných kapitol věnovaných taxonům Soricomorpha – Hutterer (2005), Chiroptera – Simmons (2005), Sciuromorpha – Thorington & Hoffmann (2005) a Muroidea – Musser & Carleton (2005).

#### SORICOMORPHA

#### Rejskovití – Soricidae

*Crocidura* sp. 1

číslo vzorku: 633

U prvního vyšetřeného zástupce rodu *Crocidura* se vzhledem ke špatné kvalitě preparátů podařilo stanovit jenom přibližný diploidní počet chromosomů  $2n = \text{cca } 40$ .

Karyotyp se shodným počtem chromosomů zaznamenal v západní Africe na Pobřeží slonoviny Meylan (1971) u poddruhu *Crocidura bottegi eburnea*, karyotyp s  $2n = 44$  pak našel u druhu *Crocidura crossei* (původně popsán jako *Crocidura juvenetae ebriensis*). *Crocidura nanilla* z téže země pak měla 42 chromosomů (Maddalena & Ruedi 1994). Karyotyp druhu *Crocidura* sp. 1 tak není možné k žádnému z těchto druhů jednoznačně přiřadit.

Maddalena & Ruedi (1994) navrhli pro celý rod *Crocidura* ancestrální karyotyp s diploidním počtem chromosomů 36 až 40. Karyotyp formy *Crocidura* sp. 1 by pak patřil do linie, která si patrně zachovala sadu blízkou tomuto ancestrálnímu karyotypu a vyskytuje se v celém areálu rodu. Většina afrických bělozubek naopak patří do linie, pro niž je typický vyšší diploidní počet pohybující se kolem 50 chromosomů (Maddalena & Ruedi 1994; Schlitter et al. 1999).

#### *Crocidura* sp. 2

číslo vzorku: 892

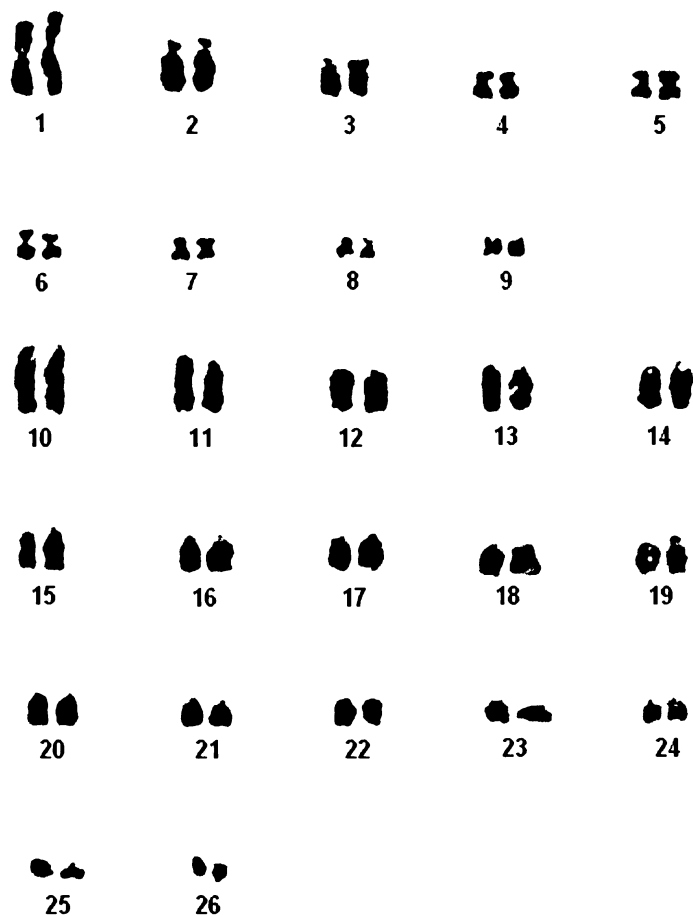
Druhý vyšetřený zástupce rodu *Crocidura* se podle počtu chromosomů jednoznačně lišil od předchozího jedince. Jednalo se o samici s diploidním počtem chromosomů  $2n = 52$ ,  $NF = 70$ . Jeden pár chromosomů byl velký submetacentrický, 6 párů bylo malých dvouramenných, 1 velký submetacentrický, 1 střední submetacentrický a 17 akrocentrických (Obr. 3).

Většina afrických bělozubek má právě takovýto poměrně vysoký počet chromosomů pohybující se kolem 50 a  $NF$  větší než 60 ramen (Maddalena & Ruedi 1994; Schlitter et al. 1999). Z karyotypů zaznamenaných u druhů rodu *Crocidura* v oblasti západní Afriky (Meylan & Vogel 1982, Maddalena 1990; Schlitter et al. 1999) odpovídá karyotyp *Crocidura* sp. 2 nejvíce druhu *Crocidura poensis* (Fraser, 1843), jehož karyotyp byl popsán z Pobřeží slonoviny:  $2n = 52$ ,  $NF = 70$ , 8 párů dvouramenných chromosomů, 17 párů akrocentrických, X velký metacentrický (Meylan 1971; Meylan & Vogel 1982). Odlišná je pouze poloha centromery u prvních tří malých dvouramenných párů, kdy u *C. poensis* jsou tyto chromosomy spíše submetacentrické, zatímco u *C. sp. 2* spíše submetacentrické až metacentrické. Podle Hutterera (2005) se *C. poensis* v Senegalu patrně nevyskytuje.

A



B



Obr. 3 *Crocidura sp. 2* (♀, Dar Salam),  $2n = 52$ ,  $NF = 70$ . Metafáze (A) a karyotyp (B). Měřítka = 10  $\mu\text{m}$ .

### **Kaloňovití – Pteropodidae**

Kaloň výložkový – *Epomophorus gambianus* (Ogilby, 1835)

čísla vzorků: 96, 111

Preparáty byly hodnotitelné pouze u jednoho samce a jedné samice z jediné lokality. Chromosomální sada obou jedinců sestávala ze 36 chromosomů, počet ramen všech chromosomů byl  $NF = 72$  a počet ramen autosomů byl  $NFa = 68$ . Všechny chromosomy byly tedy dvouramenné, přičemž šest párů bylo metacentrických, sedm párů submetacentrických a čtyři páry byly subtelocentrické. Chromosom X byl středně velký submetacentrický, Y malý metacentrický. Na jednom středně velkém dvouramenném páru (č. 9) byla v oblasti blízko centromery přítomna sekundární konstriktce (Obr. 4).

Karyotyp tohoto druhu nebyl dosud v oblasti západní Afriky popsán. Peterson & Nagorsen (1975) uvádějí ze Zimbabwe v jižní Africe obdobný karyotyp (obsahující rovněž marker chromosom se sekundární konstriktcí), který se od mnou vyšetřených jedinců lišil pouze diploidním počtem chromosomů  $2n = 35$  a absencí chromosomu Y u obou vyšetřených samců. Peterson & Nagorsen (1975) se domnívali, že se jednalo o samčí systém určení pohlaví  $X0$ , což je však u savců velice neobvyklé. Jelikož nebyla zkoumána žádná samice, nemohlo být potvrzeno, že samičí systém je  $XX$ . Autoři vysvětlili absenci pohlavního chromosomu Y jeho možnou translokací na autosom. Dalším vysvětlením lichého počtu chromosomů může být systém určení pohlaví  $XX/XY_1Y_2$ , který našli Haiduk et al. (1980; 1981) u kaloně druhu *Micropteropus pusillus* v Kamerunu. U mnou vyšetřených jedinců však bylo nalezeno typické určení pohlaví  $XX/XY$ .

*Lissonycteris angolensis* (Bocage, 1898)

číslo vzorku: 1267

K dispozici byly chromosomové preparáty pouze od jednoho samce. Sada tohoto jedince se skládala ze 36 chromosomů (Obr. 5). 16 párů autosomů bylo dvouramenných (metacentrických, submetacentrických a subtelocentrických) s postupně se snižující velikostí a 1 pár chromosomů byl malý akrocentrický. Chromosom X byl střední submetacentrický a Y tečkovitý ( $NF = 70$ ,  $NFa = 66$ ). Karyotyp se tedy lišil od sady *Epomophorus gambianus* polohou centromery na jednom páru, obsahoval jeden akrocentrický pár autosomů a tečkovitý chromosom Y.

Haiduk et al. (1980; 1981) zkoumali jednoho samce a dvě samice tohoto druhu z Kamerunu. Až na menší rozdíly, které lze vysvětlit odlišnou subjektivní interpretací, odpovídal počet a morfologie chromosomů sadě mnou zkoumaného jedince. Nápadně odlišný byl pouze největší pár ze sady, který byl submetacentrický, zatímco u druhů ze Senegalu byl spíše metacentrický. Dvouramenné chromosomy byly rozděleny na 12 velkých až malých párů metacentrických až submetacentrických a 4 páry středních subtelocentrických. Pohlavní chromosom X byl střední subtelocentrický a Y malý akrocentrický. Na jednom páru byla v blízkosti centromery sekundární konstriktce. Tento pár bývá označován jako takzvaný marker chromosom, obvyklý a charakteristický pro tuto skupinu. U mnou zkoumaného jedince však nebyla sekundární konstriktce v žádné mitóze zřetelná.

Kaloň Petersův – *Micropteropus pusillus* (Peters, 1868)

čísla vzorků: 460, 461, 802, 841, 860

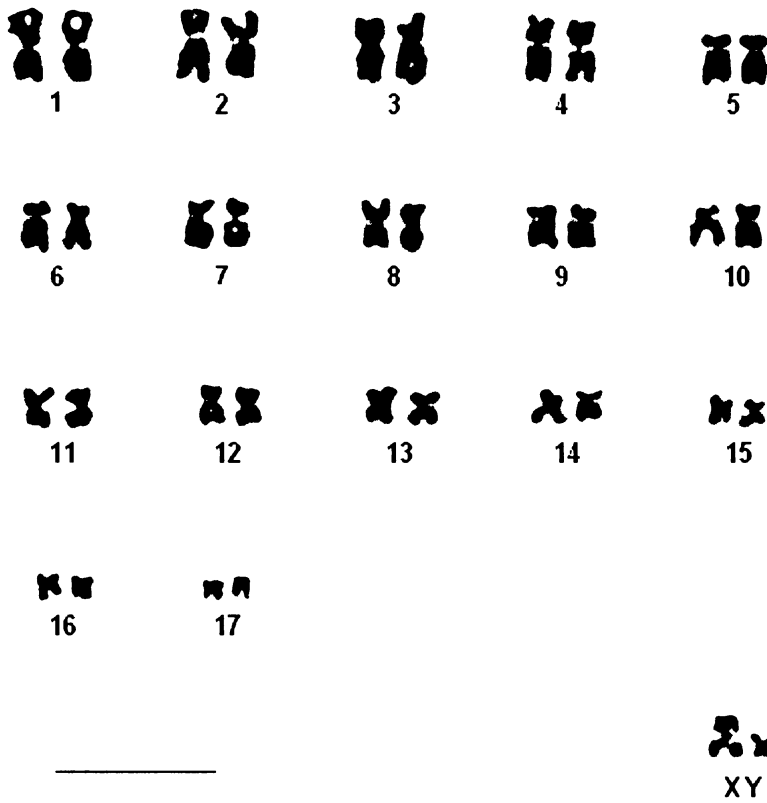
Všech pět vyšetřených kaloňů Petersových (tři samice a dva samci), pocházejících ze dvou lokalit, mělo karyotyp, jenž lze charakterizovat následovně (Obr. 6):  $2n = 36$ ,  $NF = 68$ ,  $NFa = 64$ , 3 páry velkých metacentrických a submetacentrických, 12 párů středně velkých submetacentrických a subtelocentrických a 2 malých akrocentrických autosomů, X velký metacentrický a Y střední subtelocentrický. Na středně velkém submetacentrickém páru (č. 9) byla sekundární konstriktce v oblasti centromery. Tato sada je odlišná od obou předcházejících druhů kaloňů v důsledku drobných odlišností v poloze centromery. Karyotyp obsahuje dva akrocentrické páry autosomů a poměrně velký chromosom Y.

U čtyř samců z Kamerunu zjistili Haiduk et al. (1980; 1981) diploidní počet  $2n = 35$ ,  $NFa = 64$  a složený systém pohlavních chromosomů  $XX / XY_1Y_2$ . Chromosom X byl střední subtelocentrický,  $Y_1$  malý submetacentrický a  $Y_2$  menší subtelocentrický. V karyotypu se však nevyskytovaly žádné akrocentrické chromosomy.

A



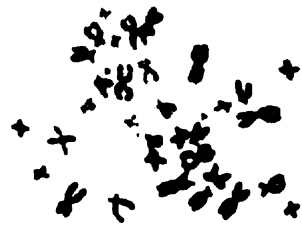
B



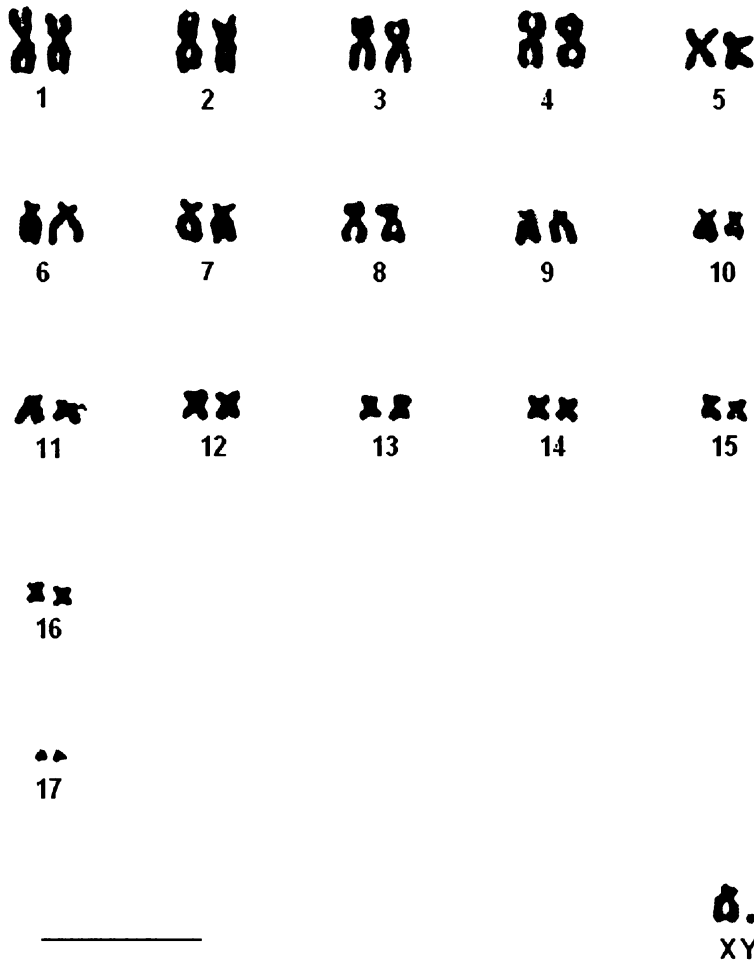
Obr. 4 *Epomophorus gambianus* (♂, Simenti),  $2n = 36$ ,  $NF = 72$ ,  $NFa = 68$ . Metafáze (A) a karyotyp (B).

Na páru č. 9 je sekundární konstriktce. Měřítko = 10  $\mu$ m.

A



B



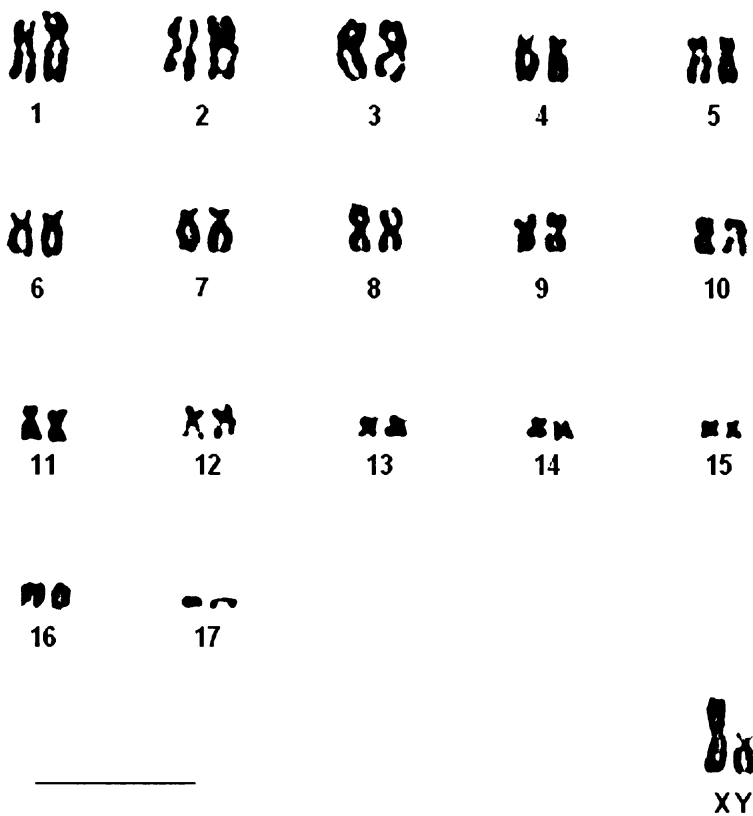
Obr. 5 *Lissonycteris angolensis* (♂, Niokolo),  $2n = 36$ ,  $NF = 70$ ,  $NFa = 66$ . Metafáze (A) a karyotyp (B).

Měřítko = 10  $\mu$ m.

A



B



Obr. 6 *Micropteropus pusillus* (♂, Lengué Kountou),  $2n = 36$ ,  $NF = 68$ ,  $NFa = 64$ . Na páru č. 9 je sekundární konstriktce. Metafáze (A) a karyotyp (B). Měřítka = 10  $\mu m$ .



## Vrápencovití – *Rhinolophidae*

*Rhinolophus fumigatus* Rüppell, 1842

číslo vzorku: 817

Chromosomová sada jediného vyšetřeného samce měla diploidní počet chromosomů  $2n = 58$  a počty ramen  $NF = 64$  a  $NFa = 60$  (Obr. 7). Autosomy bylo možno rozdělit na 2 malé dvouramenné páry a 26 akrocentrických párů (na páru střední velikosti, označeném jako č. 15, byla v oblasti centromery sekundární konstriktce). X byl velký subtelocentrický a Y tečkovitý.

Karyotyp tohoto druhu dosud v oblasti západní Afriky zkoumán nebyl. V jižní Africe byl popsán obdobný karyotyp, který se od mého výsledku lišil pouze tím, že se autorům podařilo určit morfologii chromosomu Y a označili jej jako metacentrický (Rautenbach 1986).

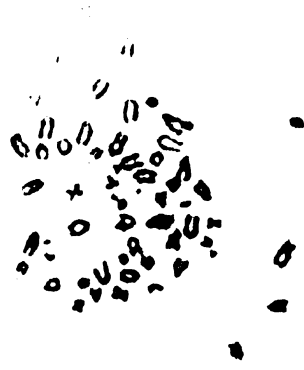
Vrápenec Landerův – *Rhinolophus landeri* Martin, 1838

čísla vzorků: 110, 826, 1130

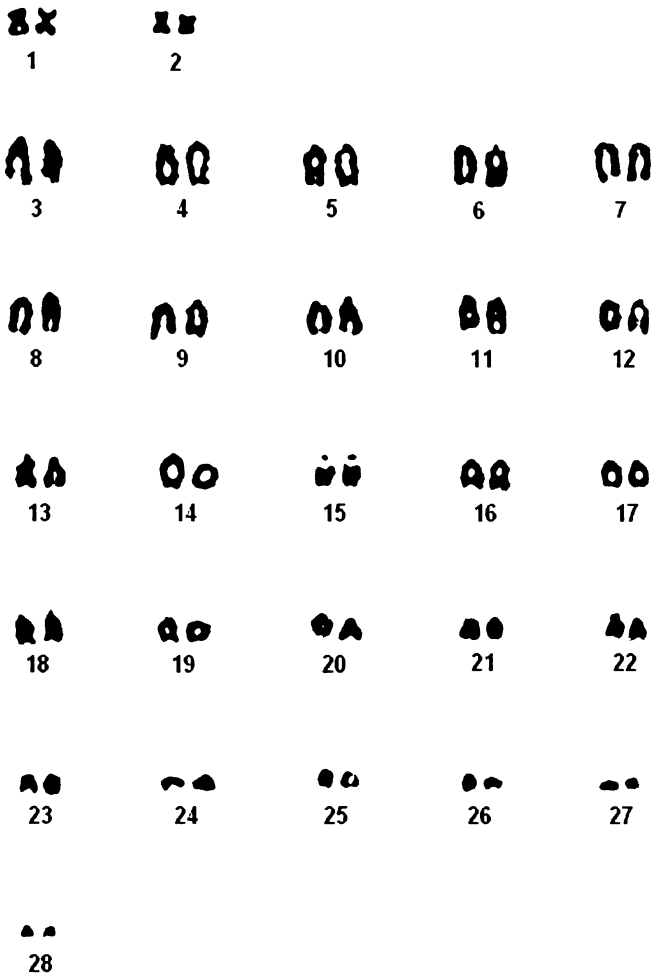
U tohoto druhu byli vyšetřeni dva samci a jedna samice ze dvou lokalit. Kvůli špatné kvalitě preparátů samců uvádím pouze karyotyp samice. Karyotyp tvořilo 58 chromosomů (Obr. 8). Počet všech ramen byl  $NF = 68$ ,  $NFa = 64$ . V sadě autosomů byly 2 páry velké až střední subtelocentrické, 3 střední až malé páry metacentrické až submetacentrické a 24 páry akrocentrické. Největší subtelocentrický chromosom (č. 1) byl identifikován jako X, chromosom Y byl tečkovitý. Sekundární konstriktce, která byla u předchozího druhu, nebyla v tomto případě pozorována.

Karyotyp tohoto druhu nebyl dosud v západní Africe vyšetřován, ale v jižní Africe Rautenbach (1986) popsal sadu sestávající rovněž z 58 chromosomů, které detailněji rozdělil na 2 páry dvouramenných a 26 akrocentrických ( $NFa = 60$ ). Chromosom X byl označen jako velký submetacentrický, Y nebyl určen, přestože byli kromě jedné samice vyšetřeni také dva samci. V tomto případě se tak neshodují mé výsledky s dosud publikovanými údaji v ohledu na počet dvouramenných autosomů. Srovnání naznačuje možnou geografickou proměnlivost sady chromosomů uvnitř tohoto druhu.

A



B



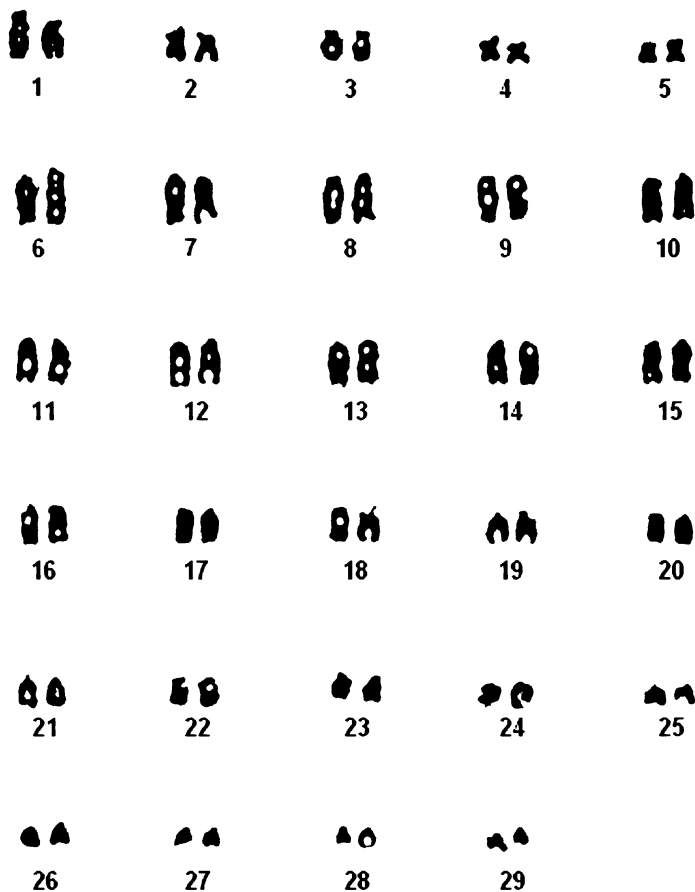
**XY**  
XY

Obr. 7 *Rhinolophus fumigatus* (♂, Dinděfelo),  $2n = 58$ ,  $NF = 64$ ,  $NFa = 60$ . Na páru č. 15 sekundární konstriktce. Metafáze (A) a karyotyp (B). Měřítka = 10  $\mu m$ .

A



B



Obr. 8 *Rhinolophus landeri* (♀, Simenti),  $2n = 58$ ,  $NF = 60$ . Metafáze (A) a karyotyp (B). Měřítka = 10  $\mu\text{m}$ .

## **Pavrápencovití – Hipposideridae**

Pavrápenec kyklop – *Hipposideros cyclops* (Temminck, 1853)

číslo vzorku: 747

Karyotyp jedné samice má následující formuli:  $2n = 36$ ,  $NF = 66$  a obsahuje 15 párů metacentrických nebo submetacentrických a dále 3 páry menších akrocentrických chromosomů (Obr. 9).

Karyotyp tohoto druhu nebyl dosud popsán.

*Hipposideros gigas* (Wagner, 1845)

čísla vzorků: 1032, 1404

Byl vyšetřen samec a samice z jedné lokality. Karyotyp samce se však nepodařilo zjistit (pouze  $2n =$  cca 50). K dispozici tak máme pouze karyotyp samice, který byl následující:  $2n = 52$ ,  $NF = 64$ , 1 pár velkých metacentrických, 3 páry středně velké submetacentrické, 1 pár malých metacentrických, 1 pár malých submetacentrických, 20 párů akrocentrických (respektive 18 párů akrocentrických a 2 tečkovité (nejspíše akrocentrické) (Obr. 10).

Údaje o chromosomální sadě tohoto druhu rovněž dosud nejsou k dispozici.

Pavrápenec Jonesův – *Hipposideros jonesi* Hayman, 1947

číslo vzorku: 853

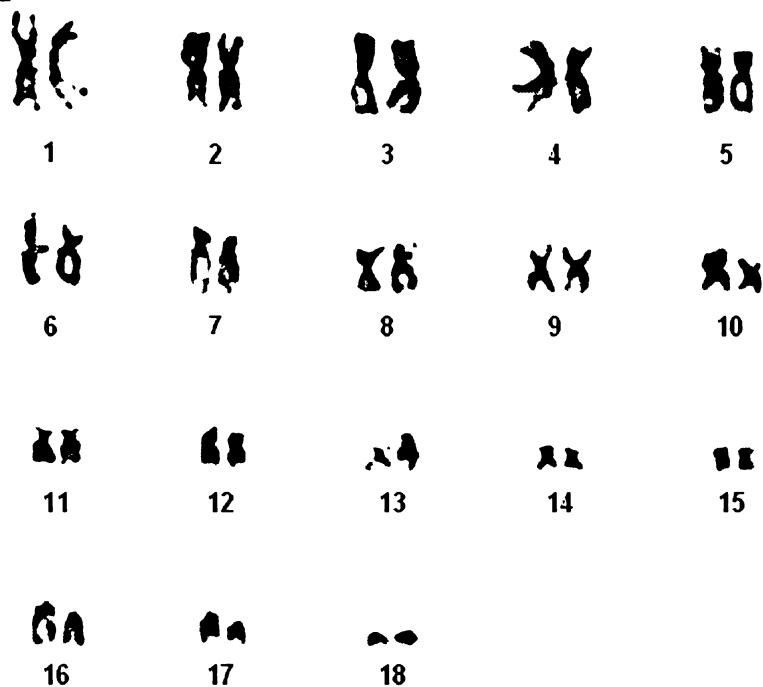
Vyšetření jednoho samce nedovolilo kvůli špatné kvalitě preparátů podrobněji stanovit jeho karyotyp, určen byl pouze přibližný počet chromosomů  $2n =$  cca 38.

Karyotyp tohoto druhu nebyl dosud zkoumán.

A

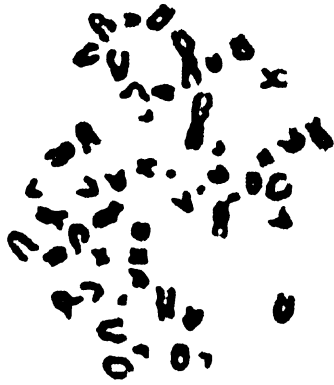


B

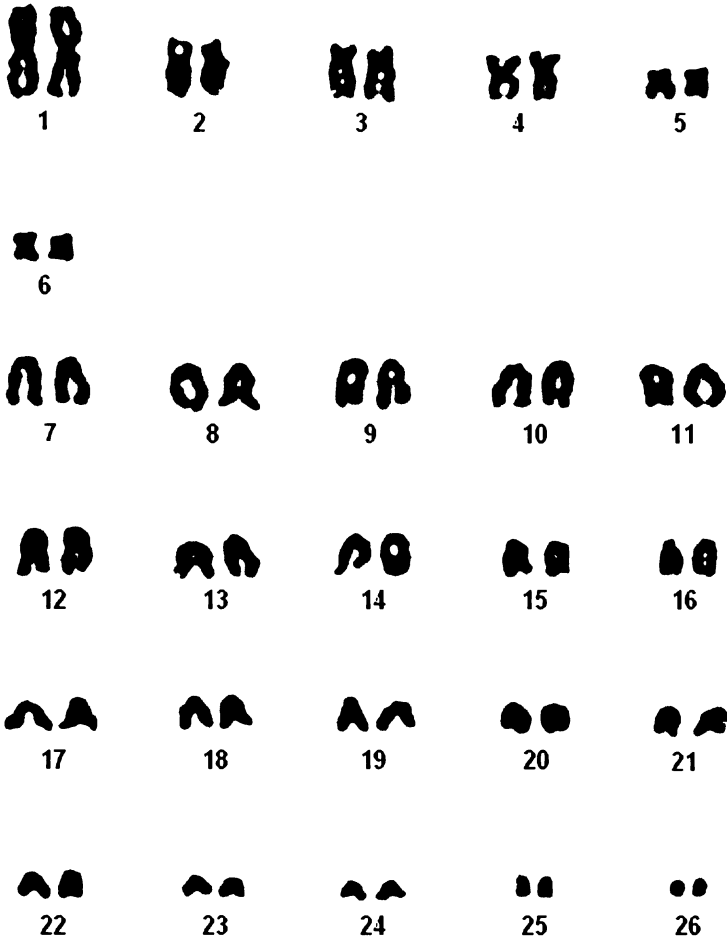


Obr. 9 *Hipposideros cyclops* (♀, Badi),  $2n = 36$ ,  $NF = 66$ . Metafáze (A) a karyotyp (B). Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

A



B



Obr. 10 *Hipposideros gigas* (♀, Dar Salam),  $2n = 52$ ,  $NF = 64$ . Metafáze (A) a karyotyp (B). Měřitko = 10  $\mu\text{m}$ .

Pavrápenec červený – *Hipposideros ruber* (Noack, 1893)

čísla vzorků: 95, 119, 132, 695, 696, 825

Karyotyp sestavený na základě vyšetření šesti samic ze čtyř lokalit měl  $2n = 32$  a  $NF = 64$  (Obr. 11). Všechny chromosomy byly dvouramenné. Čtyři páry byly metacentrické, 9 párů submetacentrických, 3 páry subtelocentrické a 1 pár velkých elementů byl submetacentrický. Dva páry středních submetacentrických chromosomů měly sekundární konstrikci v poloze blízko u centromery (č. 4 a 9). Chromosom X byl identifikován jako velký submetacentrický element pouze přibližně na základě analogie se sadou následujícího druhu. Počet ramen autosomů by pak byl  $NFa = 60$ .

Karyotyp tohoto druhu nebyl dosud v literatuře uveden.

*Hipposideros tephros* Cabrera, 1906

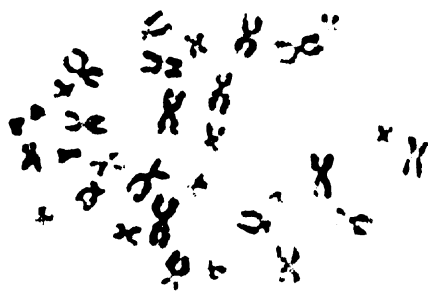
čísla vzorků: 748, 818, 1132, 1146, 1147

Podářilo se vyšetřit pět jedinců ze tří lokalit. Diploidní počet chromosomů v karyotypu byl ve všech případech 32,  $NF = 64$ ,  $NFa = 60$  (Obr. 12). Čtyři páry byly metacentrické, 8 párů submetacentrických, 3 páry subtelocentrické. Na středně velkém submetacentrickém páru v oblasti centromery byla viditelná sekundární konstrikce. Pohlavní chromosom X byl velký submetacentrický, Y středně velký submetacentrický.

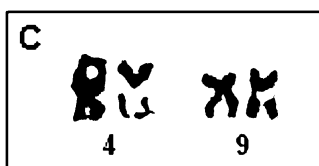
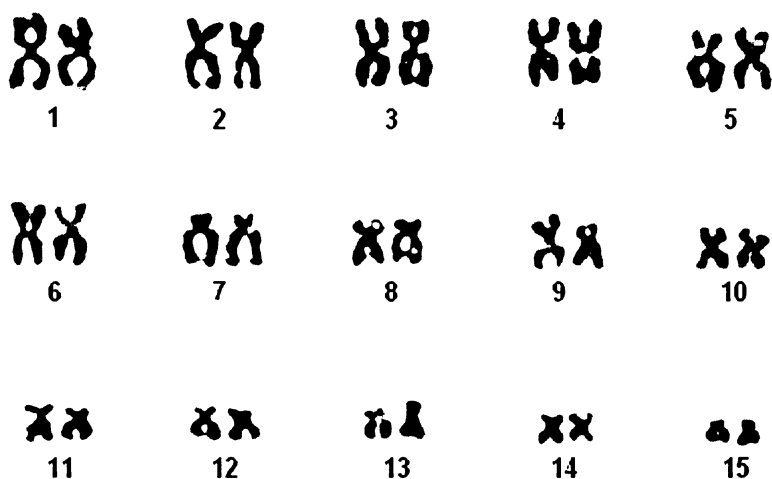
Karyotyp tohoto druhu nebyl dosud vyšetřen. Simmons (2005) považuje *H. tephros* za synonymum *H. caffer*, ale jiní autoři jej rozeznávají jako samostatný druh. Na základě analýzy DNA lze *H. ruber*, *H. caffer* a *H. tephros* dobře rozlišit na úrovni druhů (Vallo, písemné sdělení). Sady druhů *H. ruber* a *H. tephros* jsou téměř identické, jediným možným rozdílem může být počet a poloha organizátorů jadérka.

Podobný karyotyp popsali právě u druhu *Hipposideros caffer* Peterson & Nagorsen (1975) z jižní Afriky (Zimbabwe). Odlišná byla pouze klasifikace pohlavních chromosomů: X subtelocentrický a Y akrocentrický. Sekundární konstrikce byla také zaznamenána na podobném páru chromosomů. Obdobné byly i karyotypy *H. caffer* z Keni (Đulic & Mutere 1974) či indických druhů, které rovněž měly marker chromosom nesoucí organizátor jadérka (Sreepada et al. 1993).

A



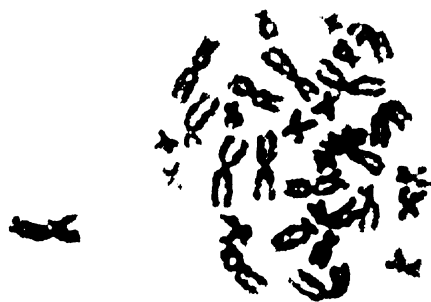
B



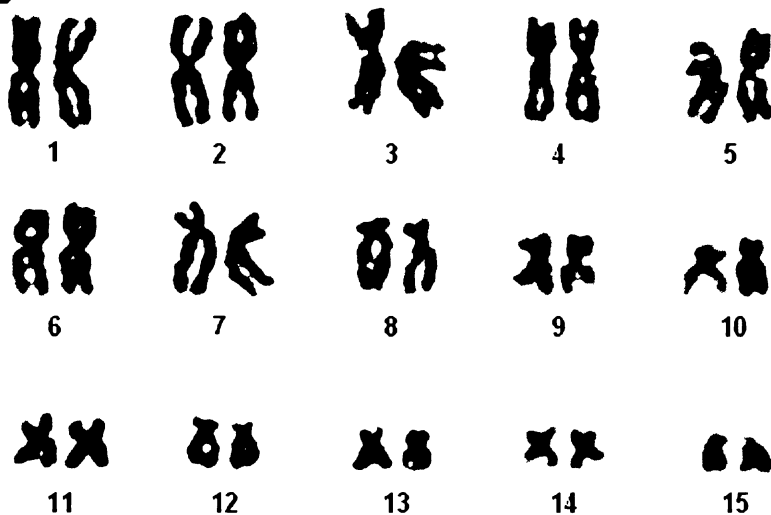
Obr. 11 *Hipposideros ruber* (♀, Dinděfelo),  $2n = 32$ ,  $NF = 64$ ,  $NFa = 60$ . Metafáze (A), karyotyp (B) a chromosomové páry se sekundárními konstrikcí (C), ze ♀, Dar Salam (viz i B). Měřítka = 10  $\mu\text{m}$ .



A



B



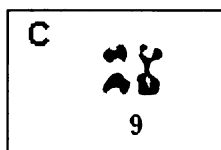
11

12

13

14

15



Obr. 12 *Hipposideros tephros* (♂, Simenti),  $2n = 32$ ,  $NF = 64$ ,  $NFa = 60$ . Metafáze (A), karyotyp (B) a chromosomový pár se sekundární konstrikcí (C), ze ♀, Badi. Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

## Víkonosovití – Rhinopomatidae

Víkonos egyptský – *Rhinopoma hardwickii* Gray, 1831

čísla vzorků: 805, 811

Vyšetřeni byli dva samci z jedné nebo dvou lokalit (v jednom případě chybí přesný údaj o místě odchytu). Chromosomová sada měla v obou případech shodně 36 chromosomů (Obr. 13). V sadě bylo 16 párů velkých až malých metacentrických nebo submetacentrických chromosomů a 1 pár střední subtelocentrický. Pohlavní chromosom X byl velký submetacentrický, Y malý subtelocentrický (NF = 72, N<sub>Fa</sub> = 68).

V Africe nebyl tento druh dosud cytogeneticky zkoumán. V jiných oblastech (Ray-Chaudhuri & Pathak 1966; Ray-Chaudhuri et al. 1968 – Indie, Qumsiyeh & Baker 1985 – Palestina) byl zjištěn diploidní počet chromosomů  $2n = 36$ , N<sub>Fa</sub> = 68. Až na menší odlišnosti v klasifikaci pohlavních chromosomů je tedy karyotyp tohoto druhu v asijské a africké části areálu zřejmě shodný.

## Nycteridovití – Nycteridae

*Nycteris* sp.

čísla vzorků: 129, 131, 147

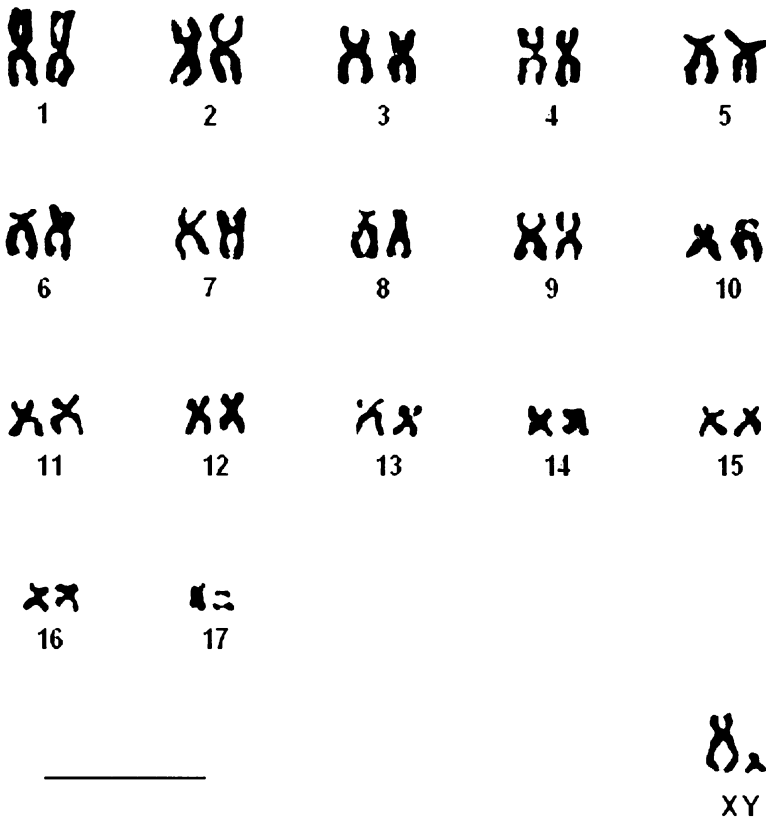
Byly hodnoceny chromosomové preparáty tří druhově nedeterminovaných jedinců z jedné lokality. Karyotyp měl  $2n = 42$ , NF = 84 a N<sub>Fa</sub> = 80. Jeden pár chromosomů byl velký submetacentrický, 17 párů submetacentrických a subtelocentrických s postupně se snižující velikostí, 1 střední subtelocentrický (č. 13) a 1 pár malých akrocentrických. Chromosom X byl středně velký metacentrický, Y malý submetacentrický. Na malém metacentrickém páru č. 16 byla sekundární konstriktce (Obr. 14).

Po porovnání zjištěných karyotypů s literárními údaji byla zjištěna podobnost s druhem *Nycteris thebaica* (Peterson a Nagorsen 1975; Zimbabwe), kteří rovněž pozorovali marker chromosom se sekundární konstriktcí. Stejný karyotyp byl nalezen i u druhu *N. hispida* (Lee et al. 1989; Somálsko). Pouze chromosom Y byl v tomto případě definován jako metacentrický. Vzhledem k tomu, že se oba druhy na území Senegalu vyskytují (Simmons 2005), nemohou být pouze na základě porovnání karyotypů vyšetření jedinci přiřazeni k žádnému druhu a je třeba porovnat další znaky.

A

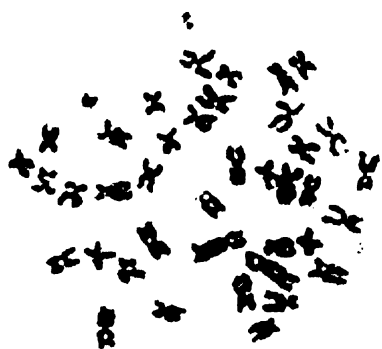


B

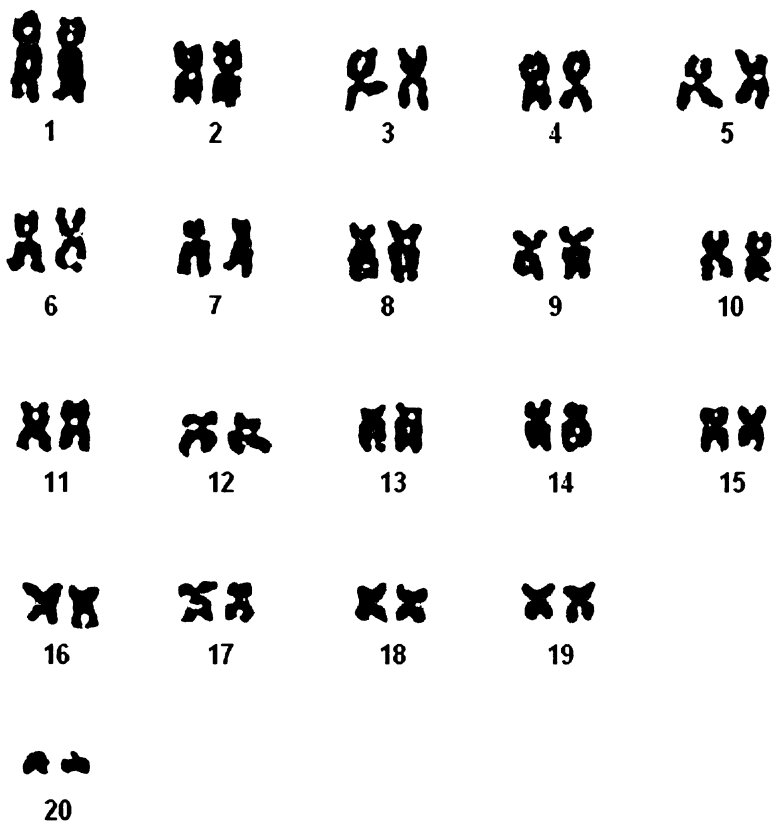


Obr. 13 *Rhinopoma hardwickii* (♂, ?),  $2n = 36$ ,  $NF = 72$ ,  $NFa = 68$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

A



B



XY

Obr. 14 *Nycteris* sp. (♂, Lengué Kountou),  $2n = 42$ ,  $NF = 82$ ,  $NFa = 78$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Na páru č. 16 je sekundární konstrikcí. Měřítka = 10  $\mu$ m.

## Tadaridoví - Molossidae

Tadarida malá – *Chaerephon pumilus* (Cretzschmar, 1830-31)

čísla vzorků: 608, 777

U tohoto druhu byly vyšetřeny dvě samice, každá z jiné lokality. Oba karyotypy měly  $2n = 48$  chromosomů,  $NF = 60$ . Jeden pár chromosomů byl velký metacentrický, 5 párů středních submetacentrických, 1 pár malý submetacentrický a 17 párů bylo akrocentrických, na nichž byla v některých případech viditelná krátká raménka (Obr. 15).

Karyotyp odpovídá popisu sady u jednoho samce v Kamerunu (Smith et al. 1986). Mírně odlišná je pouze morfologie některých chromosomů – jeden pár chromosomů byl velký a 2 středně velké metacentrické, 3 středně velké subtelocentrické a 18 středních až malých akrocentrických, na některých byla vidět rovněž malá krátká raménka. Chromosom X byl submetacentrický, zatímco Y akrocentrický. Při porovnání tohoto karyotypu a dalšího údaje Đulic & Mutere (1973) z východní Afriky s chromosomovou sadou senegalských jedinců bylo možné odhadnout identitu chromosomu X jako středně velkého submetacentrického elementu ( $NFa = 56$ ).

Tadarida angolská – *Mops condylurus* (A. Smith, 1833)

čísla vzorků: 761, 766

Byli vyšetřeni dva jedinci ze stejné lokality (samec a samice). Vzhledem ke špatné kvalitě preparátů se ani v jednom případě nepodařilo karyotyp podrobně sestavit. Byl určen pouze diploidní počet chromosomů  $2n = 48$  a bezpečně bylo možno rozlišit jen pár velkých dvouramenných chromosomů.

Karyotyp tohoto druhu není ze západní Afriky znám. Dostupné jsou údaje z východní Afriky, kde byl popsán v Somálsku (Smith et al. 1986):  $2n = 48$  a  $NF = 66$ . Jeden pár chromosomů byl velký metacentrický, 3 středně velké metacentrické, 4 středně velké subtelocentrické, 2 malé subtelocentrické a 14 akrocentrických. Chromosom X byl submetacentrický a Y akrocentrický. Stejně údaje uvádějí i Đulic & Mutere z Ugandy (1973).

*Mops* sp.

čísla vzorků: 59, 60, 61, 1237, 1238, 1696

V rodu *Mops* bylo s pozitivním výsledkem analyzováno dalších šest jedinců ze dvou lokalit, kteří patrně příslušejí ke dvěma odlišným, ale nedeterminovaným druhům.

Diploidní počet chromosomů byl vždy  $2n = 48$ ,  $NF = 60$ ,  $NFa = 56$ . Jeden pár chromosomů byl velký metacentrický, 4 páry byly střední submetacentrické a 18 párů bylo akrocentrických od středních až po malé, na některých byla patrná malá krátká ramena. Chromosom X byl středně velký submetacentrický a Y malý akrocentrický (Obr. 16).

Karyotypy druhů patřících do rodu *Mops* jsou velmi podobné. Diploidní počet chromosomů je vždy  $2n = 48$ , liší se pouze počty ramen  $NF = 54-62$  (Đulic & Mutere 1973; Smith et al. 1986). Tyto rozdíly jsou však pravděpodobně způsobeny subjektivním hodnocením počtu krátkých ramének. Vzhledem k podobnosti karyotypů všech dosud zkoumaných zástupců rodu *Mops* tak není možné pouze na základě tohoto znaku přiřadit jedince ze Senegalu k určitému druhu.

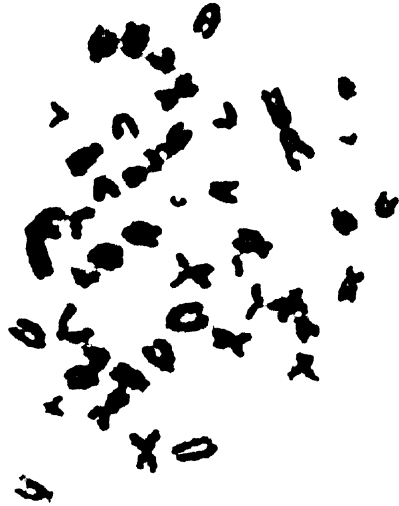
*Tadarida* sp.

čísla vzorků: 440, 509, 529, 530, 537, 538, 544, 552, 554, 555

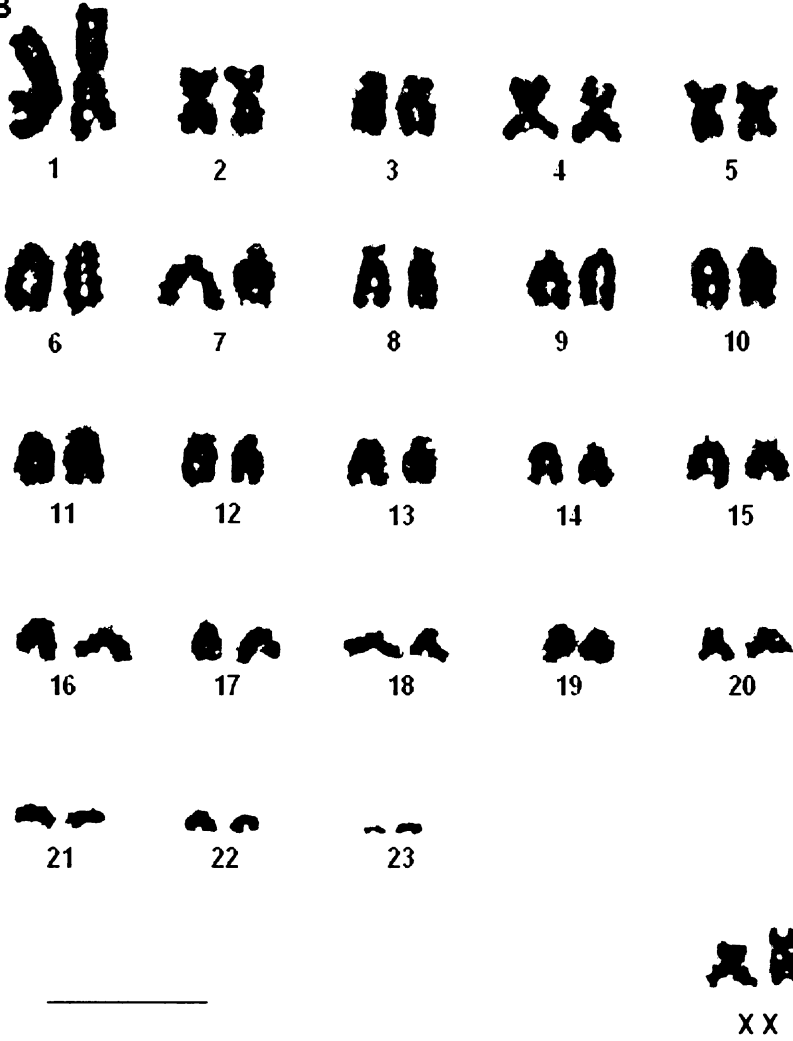
Devět jedinců ze tří lokalit mělo karyotyp s diploidním počtem  $2n = 48$ ,  $NF = 60$ ,  $NFa = 56$ . Jeden pár byl velký metacentrický, 3 středně velké submetacentrické, 1 středně velký subtelocentrický a 18 akrocentrických. Pohlavní chromosom X byl středně velký submetacentrický, Y malý akrocentrický (Obr. 17). U jednoho jedince (číslo 529) se nepodařilo díky malému počtu mitóz a jejich špatné kvalitě určit přesný počet chromosomů, pouze odhadnout, že se pohybuje kolem počtu 40.

Podobný karyotyp se 48 chromosomy popsali u dvou druhů rodu *Tadarida* v Keni Nagorsen et al. (1976).

A



B



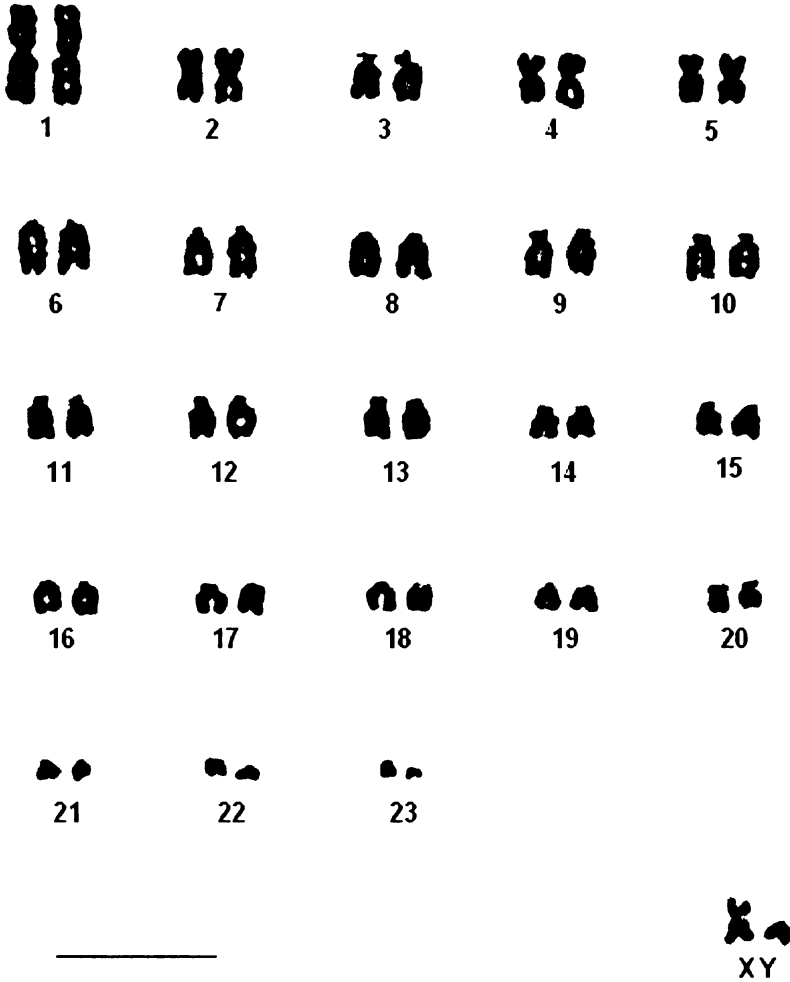
Obr. 15 *Chaerephon pumilus* (♀, Dar Salam),  $2n = 48$ ,  $NF = 60$ ,  $NFa = 56$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Měřitko = 10  $\mu$ m.

A



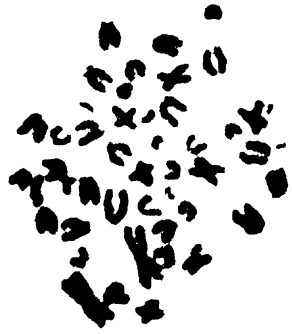
B



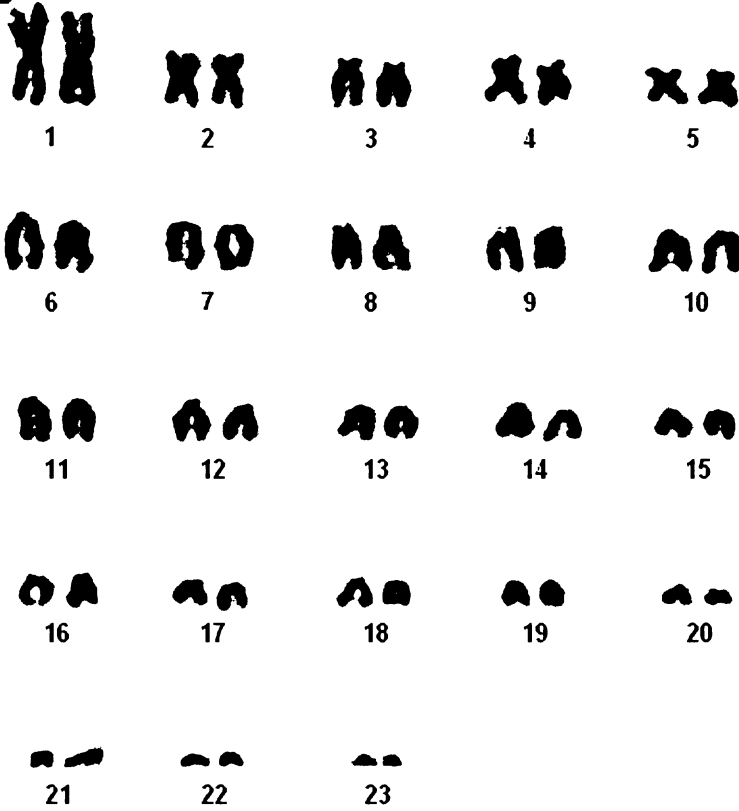
Obr. 16 *Mops* sp. (♂, Simenti),  $2n = 48$ ,  $NF = 60$ ,  $NFa = 56$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Měřítiko = 10  $\mu$ m.



A



B



XY



Obr. 17 *Tadarida* sp. (♂, Simenti),  $2n = 48$ ,  $NF = 60$ ,  $NFa = 56$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

## Netopýrovití – Vespertilionidae

V tomto případě se odkláním od řazení druhů podle Simmonsové (2005) a rody, u nichž byly zaznamenány obdobné karyotypy (*Eptesicus*, *Scotoecus* a *Pipistrellus*), uvádím pro názornost za sebou.

Netopýr bělobřichý – *Scotophilus leucogaster* (Cretzschmar, 1830)

čísla vzorků: 525, 786

Vyšetřeny byly dvě samice ze dvou lokalit a na základě karyotypu sem byl zařazen i jeden jedinec původně nedeterminovaný (číslo 1582). Karyotyp lze charakterizovat následovně:  $2n = 36$ ,  $NF = 54$ ; 9 párů bylo metacentrických až submetacentrických a dalších 9 párů akrocentrických (Obr. 18).

Obdobný karyotyp tohoto druhu z Burkiny Faso popsali Volleth & Heller (1994) a Volleth et al. (2006):  $2n = 36$  a  $NFa = 50$ , chromosom X submetacentrický, Y velmi malý submetacentrický; 8 párů autosomů bylo dvouramenných a 9 jednoramenných. Použili také C a Ag-NOR proužkování.

Na základě těchto publikovaných poznatků a porovnání s následujícím vyšetřeným druhem rodu *Scotophilus* sp. bylo možné předběžně určit pohlavní chromosomy X jako středně velký submetacentrický pár ( $NFa = 50$ ). Obdobný karyotyp má také *S. nigrita* (Peterson a Nagorsen 1975). Podle Simmonsové (2005) však nomenklatura několika druhů *Scotophilus* (mezi nimi právě *S. nigrita* a *leucogaster*) není ustálená a druhová determinace publikovaných nálezů nemusí být spolehlivá.

*Scotophilus viridis* (Peters, 1852)

číslo vzorku: 524

V tomto případě se nepodařilo stanovit přesně ani diploidní počet chromosomů. U jedné zkoumané samice bylo nalezeno v chromosomální sadě asi 34-36 chromosomů.

Karyotyp druhu popsali Schlitter et al. (1980) v jižní Africe:  $2n = 36$ ,  $NFa = 54$ , X malý akrocentrický, Y malý metacentrický, 5 párů metacentrických, 4 páry submetacentrických, 1 pár subtelocentrických a 7 párů akrocentrických.

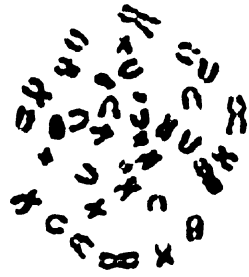
*Scotophilus* sp.

čísla vzorků: 945, 954, 1582

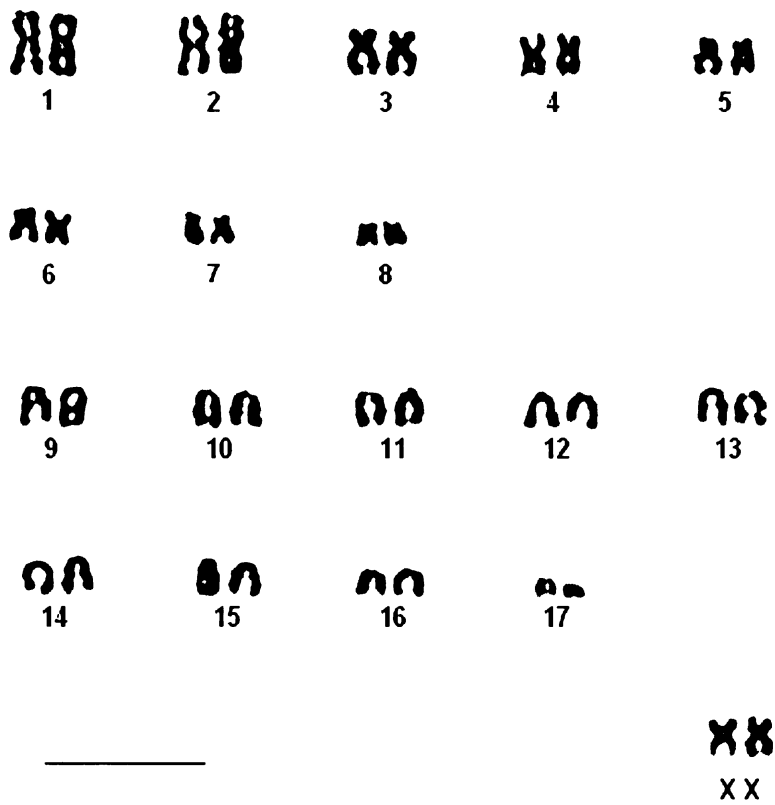
Jeden samec (1582) měl karyotyp shodný s jedinci druhu *Scotophilus leucogaster*. Zbylí dva druhově neurčení samci ze tří lokalit označení jako *Scotophilus* sp. měli  $2n = 36$ ,  $NF = 56$  a  $NFa = 52$ . Dva páry chromosomů byly velké metacentrické, 1 velký submetacentrický, 3 střední submetacentrické a subtelocentrické, 1 malý submetacentrický, 1 malý subtelocentrický a 8 akrocentrických. Chromosom X byl středně velký submetacentrický a Y tečkovitý (Obr. 19).

Od karyotypu jedinců zařazených do druhu *Scotophilus leucogaster* se tato sada lišila absencí jednoho akrocentrického páru, namísto kterého byl přítomen pár dvouramenný.

A



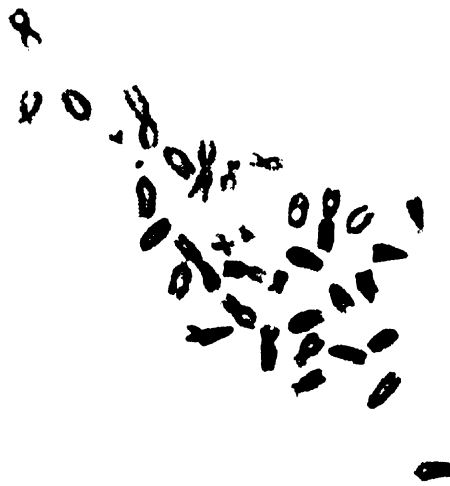
B



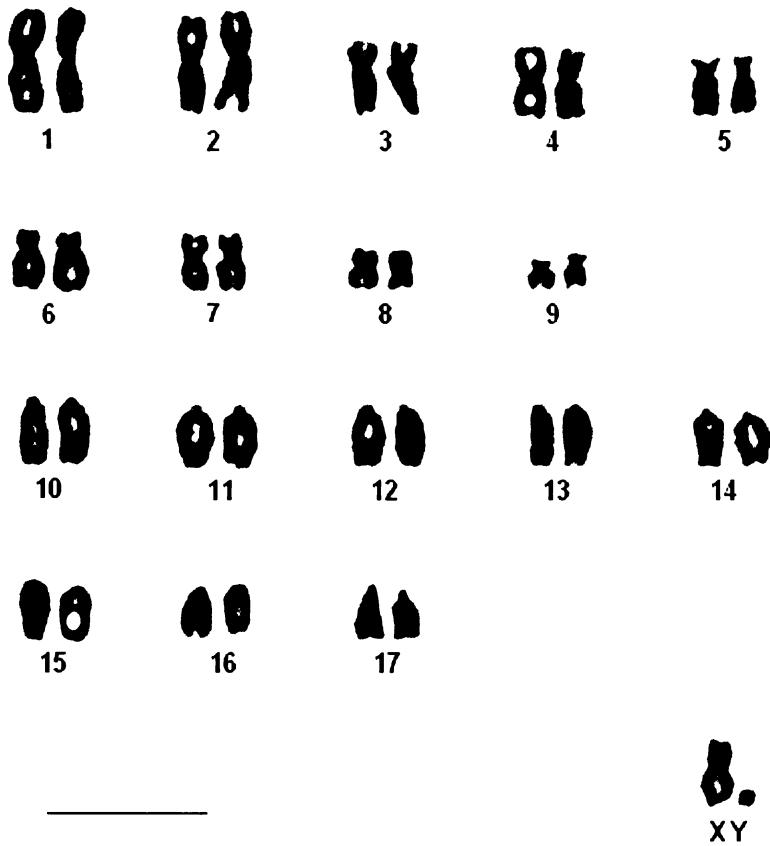
Obr. 18 *Scotophilus leucogaster* (♀, Dalaba),  $2n = 36$ ,  $NF = 54$ ,  $NFa = 50$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Měřítko = 10  $\mu$ m.

A



B



Obr. 19 *Scotophilus* sp. (♂, Tambacounda),  $2n = 36$ ,  $NF = 56$ ,  $NFa = 52$ . Metafáze (A), karyotyp (B).  
Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

*Eptesicus* sp.

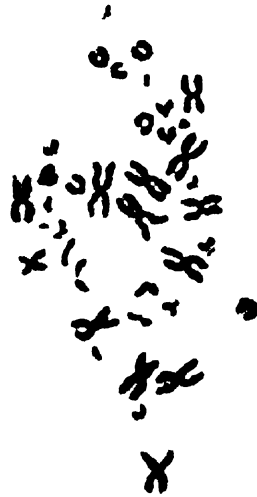
čísla vzorků: 1212, 1213, 1378

Taxonomicky byli do rodu *Eptesicus* zařazeni dva samci z lokality Simenti. Jejich karyotyp lze charakterizovat formulí  $2n = 38$ , NF = 54, NFa = 50 (Obr. 20). 6 párů chromosomů bylo velkých metacentrických a submetacentrických, 1 pár malých subtelocentrických, 11 párů akrocentrických, X středně velký submetacentrický, Y tečkovitý (patrně akrocentrický). Na páru č. 9 akrocentrických chromosomů byla sekundární konstriktce.

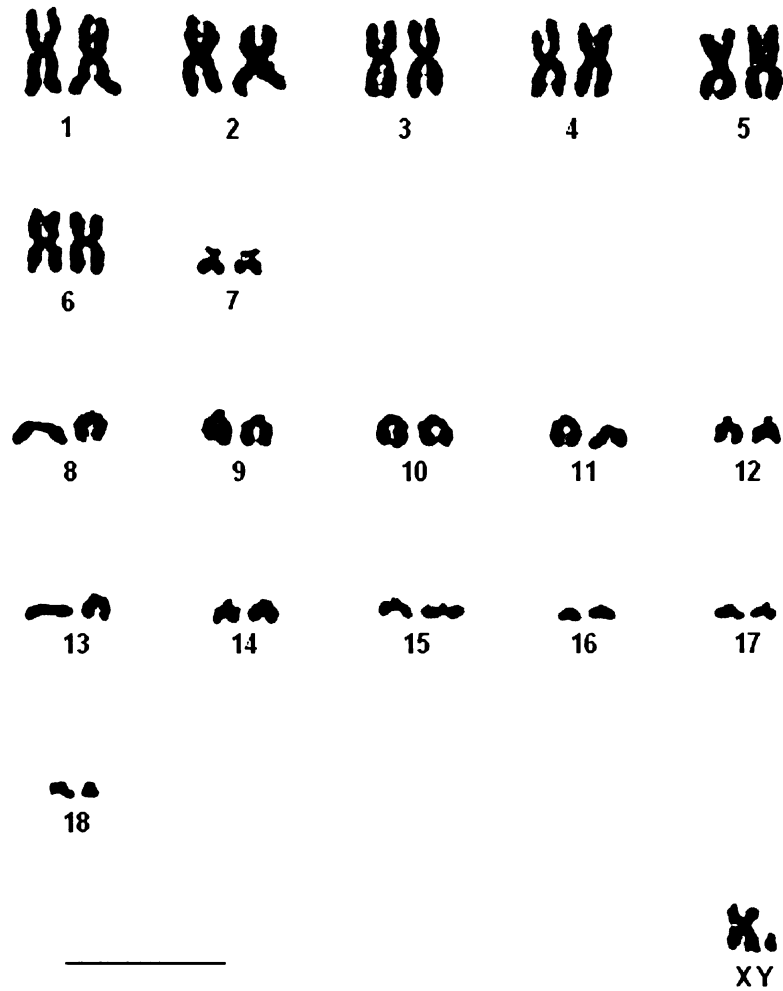
Kromě tohoto karyotypu byla u dalšího jedince z jiné lokality označeného rovněž jako *Eptesicus* sp. (číslo 1378) nalezena odlišná sada s diploidním počtem  $2n = 34$ . Tento karyotyp byl identický se sadou některých jedinců označených za *Pipistrellus* sp.  $2n = 34A$  (Obr. 24, 25, 26 a 27). Popis a obrázek tohoto karyotypu proto uvádím pro přehlednost až později v rámci forem rodu *Pipistrellus*.

Holarктиčtí i jiní zástupci rodu *Eptesicus* mají v karyotypu obvykle 50 chromosomů (Heller & Volleth 1984; Zima & Horáček 1985; Mc Bee et al. 1986). Je pozoruhodné, že zjištěná sada s 38 chromosomy je velmi podobná karyotypu palearktických netopýrů rodu *Vespertilio* (například Zima 1978). V Africe byly u druhů rodu *Eptesicus* zaznamenány nižší diploidní počty kolem 30 chromosomů (Peterson & Nagorsen 1975 – Keňa a Rhodesie; Mc Bee et al. 1987 – Kamerun):  $2n = 26$  (*E. somalicus*),  $2n = 32$  (*E. capensis*),  $2n = 36$  (*E. tenuipinnis* a *E. brunneus*) a  $2n = 38$  (*E. rendalli*). Karyotyp jedinců ze Senegalu s  $2n = 38$  je velmi podobný sadě *E. rendalli* ze Somálska (McBee et al. 1997). Odlišná je pouze velikost pohlavního chromosomu X, který je v případě *E. rendalli* nápadně relativně větší než u mnou zkoumaných jedinců.

A



B



Obr. 20 *Eptesicus* sp.  $2n = 38$  (♂, Simenti),  $2n = 38$ ,  $NF = 54$ ,  $NFa = 50$ . Na páru č. 9 je sekundární konstriktce. Metafáze (A), karyotyp (B). Měřítka = 10  $\mu$ m.

*Scotoecus hirundo* (de Winton, 1899)

čísla vzorků: 657, 843

U tohoto druhu byla provedena analýza chromosomových preparátů dvou samců ze dvou lokalit. Karyotyp prvního jedince (číslo 657) měl přibližně 36 chromosomů, ale podrobnější charakteristiku karyotypu se nepodařilo určit. U druhého jedince (číslo 843) byl karyotyp stejný jako v případě druhu označeného jako *Pipistrellus*  $2n = 34A$  (viz Obr. 24, 25, 26 a 27).

Karyotyp *S. hirundo* popsala Volleth et al. (2006) a zjistila v něm diploidní počet 30 chromosomů. Je tedy málo pravděpodobné, že vyšetření jedinci skutečně patří k tomuto druhu. Shodný karyotyp pak popsali Nagorsen et al. (1975) u druhu *Scotoecus hindei*, který někteří autoři považují za synonymum k *S. hirundo*, Simmons (2005) jej však klasifikuje jako samostatný druh.

*Scotoecus* sp.

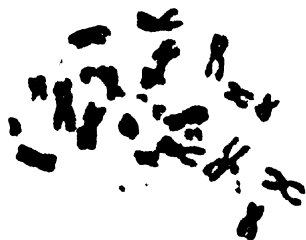
čísla vzorků: 946, 1480

Karyotyp se podařilo stanovit u dvou jedinců ze dvou lokalit. Samice (číslo 946) měla diploidní počet chromosomů  $2n = 34$  a tento karyotyp je opět shodný jako u jednoho exempláře *S. hirundo* a u formy označené *Pipistrellus*  $2n = 34A$  (Obr. 24, 25, 26 a 27). U samce byl nalezen karyotyp s  $2n = 30$ ,  $NF = 50$  a  $NFa = 46$ . V sadě bylo 6 párů velkých metacentrických a submetacentrických, 3 středně velké dvouramenné (submetacentrické a subtelocentrické) a 5 párů akrocentrických autosomů. Pohlavní chromosom X byl středně velký metacentrický, Y tečkovitý až akrocentrický (Obr. 21).

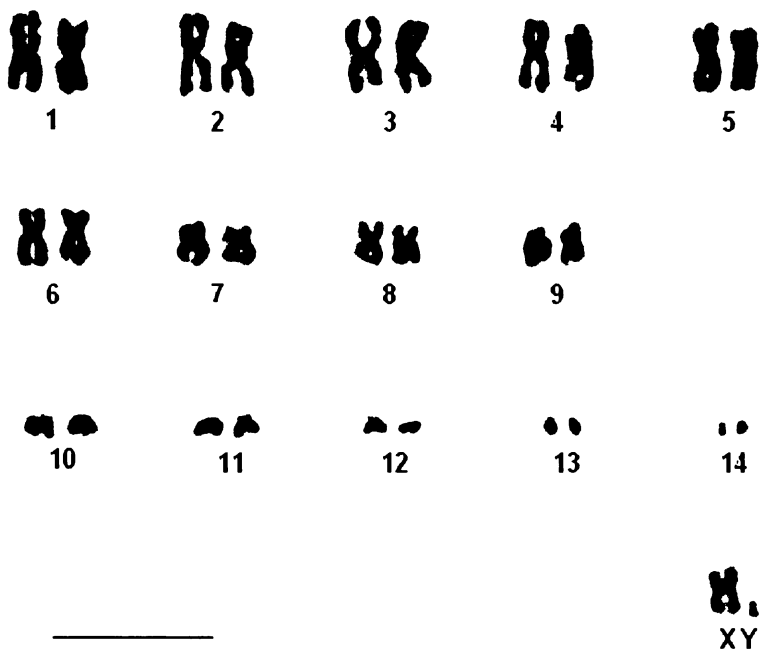
Karyotyp *Scotoecus hirundo* popsali u jedné samice z Pobřeží slonoviny Volleth et al. (2006):  $2n = 30$ ,  $NF = 54$ . V sadě bylo 11 párů meta- až submetacentrických chromosomů a 3 páry akrocentrické. Pohlavní chromosom X byl středně velký a subtelocentrický. Na jednom chromosomovém páru byla nalezena sekundární konstriktce. Při vyšetření karyotypu bylo aplikováno C a Ag-NOR proužkování. Od mého výsledku se tento popis liší počtem akrocentrických chromosomů, tudíž ani v tomto případě nelze mnou zkoumané jedince k tomuto druhu s jistotou přiřadit.



A



B



Obr. 21 *Scotoecus* sp.  $2n = 30$  (♂, Nieriko),  $2n = 30$ ,  $NF = 50$ ,  $NFa = 46$ . Metafáze (A), karyotyp (B).  
Měřítko = 10  $\mu$ m.

*Pipistrellus* spp.

čísla vzorků: 10, 11, 120, 123, 130, 463, 466, 467, 474, 506, 553, 592, 594, 607, 941, 953, 1209, 1210, 1460, 1479

Jedinci rodu *Pipistrellus*, z nichž byly odebrány vzorky k cytogenetické analýze, zatím morfologicky nebyli druhově determinováni. Celkem jsem s pozitivním výsledkem vyšetřila 20 exemplářů (14 samců a 6 samic) ze sedmi lokalit. Mezi nimi jsem rozlišila několik diskrétně odlišných chromosomových forem, které byly podle diploidního počtu chromosomů označeny jako *Pipistrellus* sp.  $2n = 28$ , *P. sp.*  $2n = 32$ , *P. sp.*  $2n = 34A$ , *P. sp.*  $2n = 34B$ , *P. sp.*  $2n = 36$  a *P. sp.*  $2n = 46$ .

*Pipistrellus* sp.  $2n = 28$

čísla vzorků: 123, 466, 474, 553, 607, 953, 1209, 1460

Tento karyotyp byl nalezen u 8 jedinců (6 samců a 2 samic) ze tří lokalit. Karyotyp měl  $2n = 28$ ,  $NF = 54$  a  $NFa = 50$ . Mezi autosomy bylo 9 párů velkých metacentrických a submetacentrických, 1 pár byl středně velký submetacentrický, 2 malé subtelocentrické, 1 malý akrocentrický, X středně velký metacentrický, Y malý submetacentrický. Na 7. páru velkých submetacentrických autosomů byla sekundární konstriktce (Obr. 22).

Obdobný karyotyp nebyl dosud u rodu *Pipistrellus* a příbuzných forem zaznamenán.

*Pipistrellus* sp.  $2n = 32$

číslo vzorku: 11

Karyotyp s  $2n = 32$  byl nalezen pouze u jediné samice. Osm párů chromosomů bylo metacentrických a submetacentrických a 8 párů akrocentrických ( $NF = 48$ ) (Obr. 23).

Takovýto karyotyp nebyl dosud u rodu *Pipistrellus* ani dalších příbuzných rodů popsán.

*Pipistrellus* sp.  $2n = 34A$

čísla vzorků: 10, 120, 130, 594, 941, 1210

Karyotypy s diploidním počtem chromosomů  $2n = 34$  byly nalezeny dva a lišily se od sebe morfologií chromosomů. V sadě  $2n = 34A$  (6 jedinců, 3 lokality; Obr. 27) bylo 7 párů metacentrických a submetacentrických, 1 středně velký metacentrický, 2 páry malých metacentrických a 6 párů akrocentrických autosomů. Na největším akrocentrickém páru (č.

11) byla zřetelná sekundární konstriktce. Chromosom X byl střední metacentrický, chromosom Y byl tečkovitý (NF = 56, NFa = 52).

Obdobný nebo identický karyotyp byl nalezen také u jedinců označených jako *Eptesicus* sp. (Obr. 24), *Scotoecus hirundo* (Obr. 25) a *Scotoecus* sp. (Obr. 26). Obdobný karyotyp byl zaznamenán u druhu *Nycticeius schlieffeni* v Somálsku (Ruedas et al. 1990), který se v Senegalu rovněž vyskytuje (Simmons 2005).

*Pipistrellus* sp.  $2n = 34B$

čísla vzorků: 506, 1479

Tento karyotyp byl nalezen u dvou samic ze dvou lokalit. Osm párů chromosomů bylo velkých metacentrických (velký pár submetacentrických chromosomů č. 8 nesl zřetelnou sekundární konstriktci), 1 pár chromosomů byl malý submetacentrický a 8 párů bylo akrocentrických (1 velký a 6 malých párů). Celkový počet ramen byl NF = 52 a NFa = 48, pokud určíme podle analogie s ostatními druhy pohlavní chromosom X jako středně velký metacentrický element (Obr. 28).

Obdobný karyotyp není pro rod *Pipistrellus* ani příbuzné rody v literatuře uveden.

*Pipistrellus* sp.  $2n = 36$

číslo vzorku: 463

Diploidní počet  $2n = 36$  byl nalezen pouze u jednoho jedince a nepodařilo se určit podrobnější charakteristiku karyotypu.

Karyotyp se 36 chromosomy a NF = 50 byl v Africe popsán například u druhu *Pipistrellus nanus* (Peterson & Nagorsen 1975; Zimbabwe).

*Pipistrellus* sp.  $2n = 46$

číslo vzorku: 592

Tento karyotyp byl nalezen pouze u jediného samce. Tři páry chromosomů byly velké metacentrické, dva o něco menší submetacentrické, dva malé submetacentrické a 15 akrocentrických (jeden pár, asi čtvrtý v pořadí, nesl sekundární konstriktci). Chromosom X byl středně velký metacentrický, Y byl tečkovitý. NF = 62, NFa = 58 (Obr. 29).

Chromosomální sada s obdobnou charakteristikou nebyla u rodu *Pipistrellus* ani dalších příbuzných vespertilionidů dosud zaznamenána.

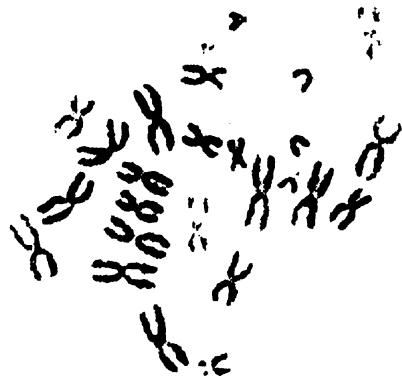
*Pipistrellus* sp.  $2n = 48$

číslo vzorku: 467

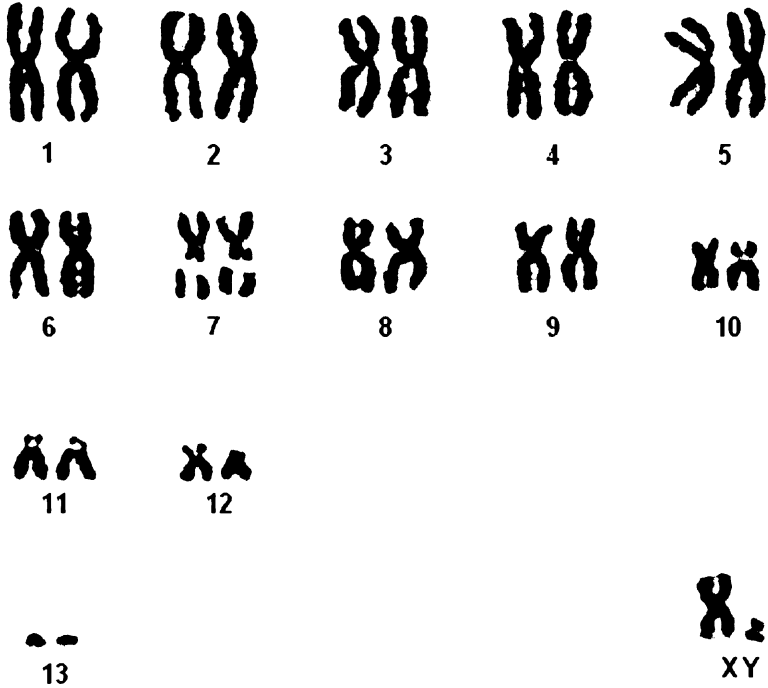
Také tento karyotyp byl nalezen pouze u jediného samce. Podrobnou strukturu karyotypu se pro nízkou kvalitu preparátů nepodařilo určit.

Takto vysoký počet chromosomů je u zástupců rodu *Pipistrellus* poměrně vzácný (Zima et al. 1992b).

A



B



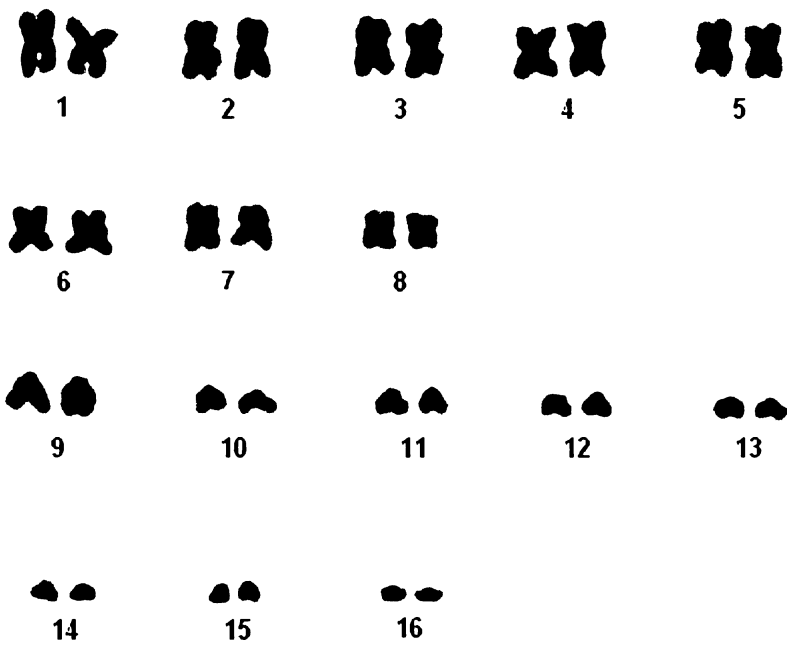
Obr. 22 *Pipistrellus* sp.  $2n = 28$  (♂, Simenti),  $2n = 28$ ,  $NF = 54$ ,  $NFa = 50$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Měřítko = 10  $\mu$ m.

A



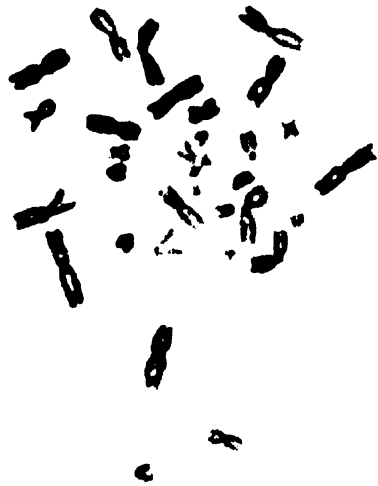
B



Obr. 23 *Pipistrellus* sp.  $2n = 32$  (♀, Lengué Kountou),  $2n = 32$ ,  $NF = 48$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

A

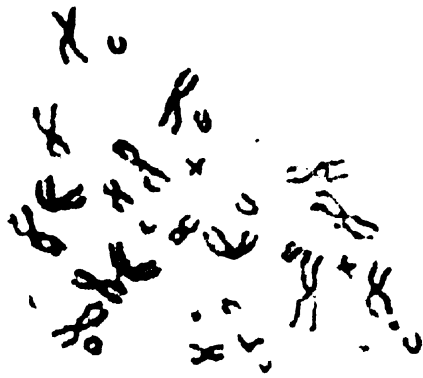


B

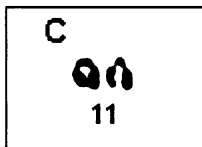
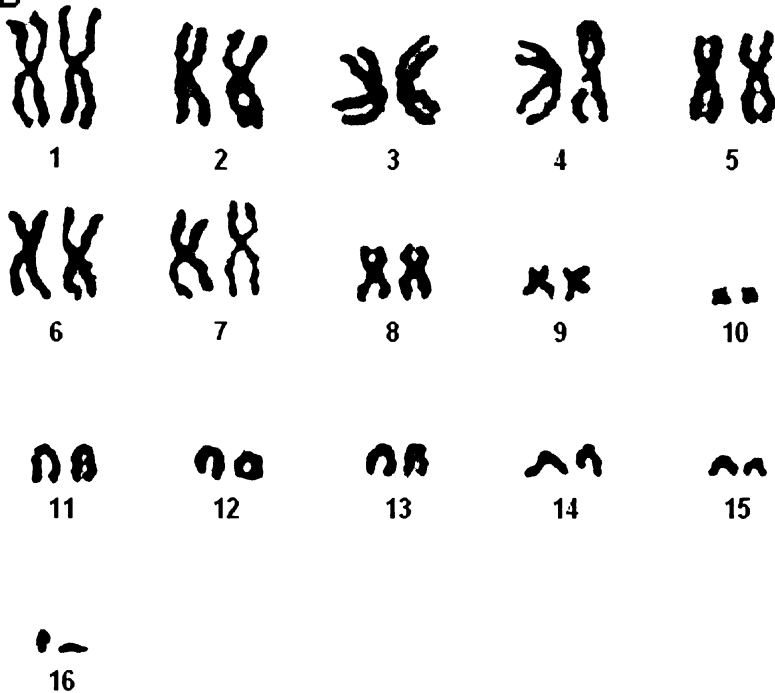


Obr. 24 *Eptesicus* sp. (♂ Dar Salam)  $2n = 34$ ,  $NF = 56$ ,  $NFa = 52$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Na páru č. 11 je sekundární konstriktce. Měřítko = 10  $\mu$ m.

A



B

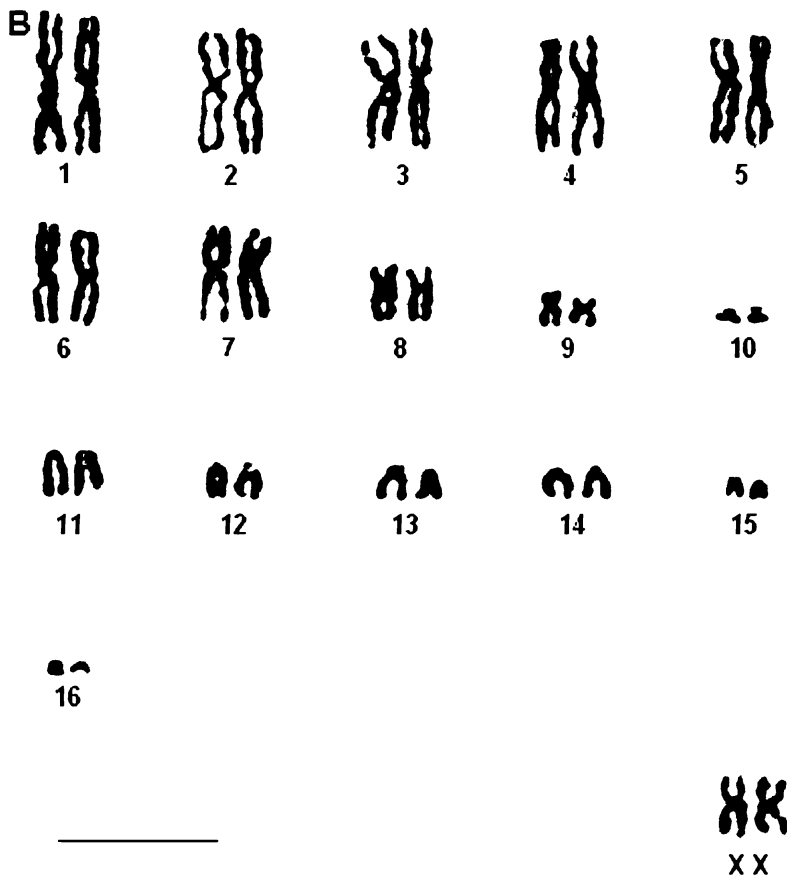


XY

Obr. 25 *Scotoecus hirundo* (♂, Dinděfelo),  $2n = 34$ ,  $NF = 56$ ,  $NFa = 52$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Na páru č. 11 je sekundární konstriktce. C - pár č. 11 z jiné metafáze stejného jedince. Měřítka = 10  $\mu$ m.

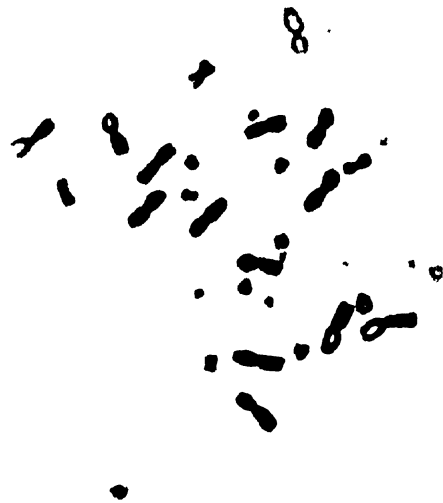


A

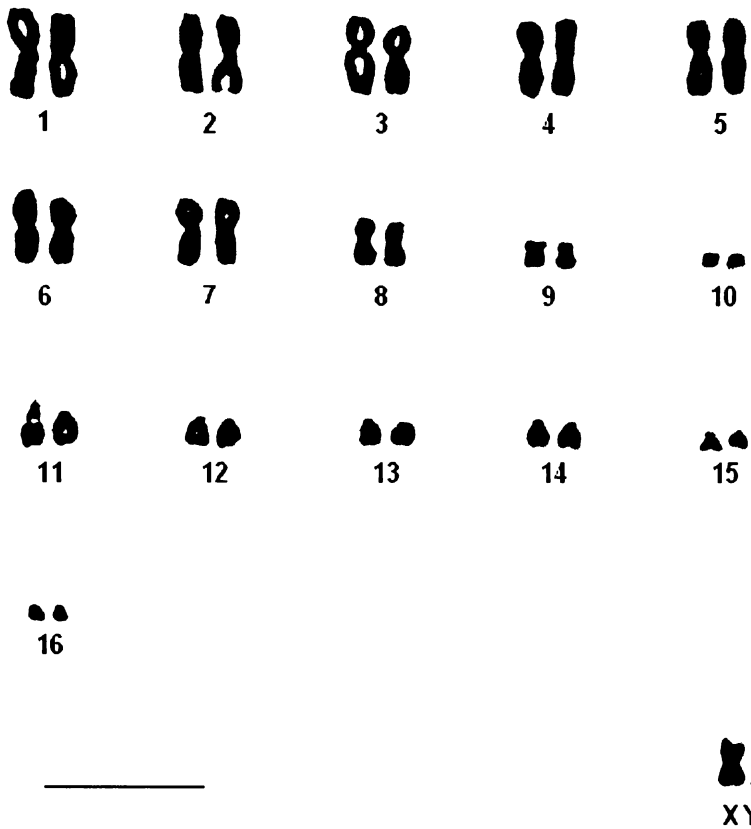


Obr. 26 *Scotoecus* sp. (♀, Tambacounda),  $2n = 34$ ,  $NF = 56$ ,  $NFa = 52$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Na páru č. 11 je sekundární konstriktce. Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

A



B



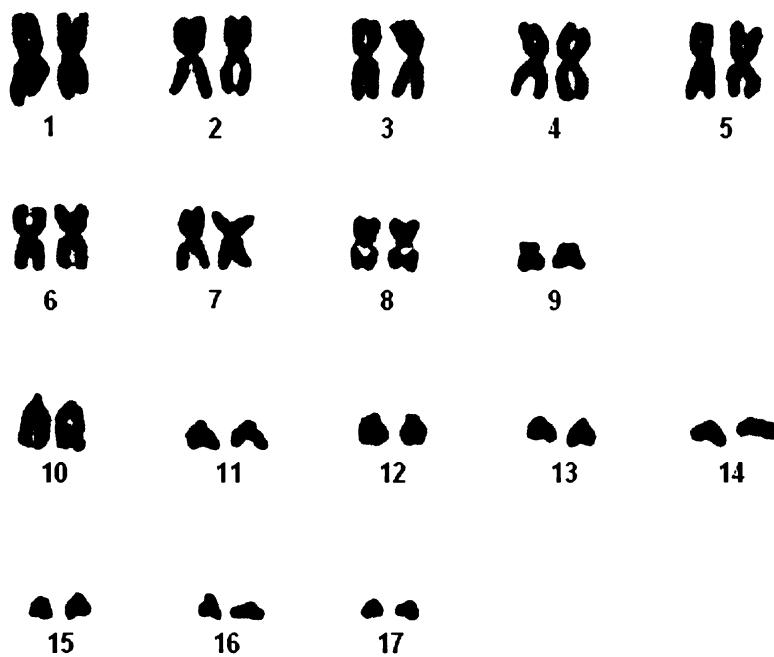
Obr. 27 *Pipistrellus* sp.  $2n = 34A$  (♂, Tambacounda),  $2n = 34$ ,  $NF = 56$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Na páru č. 11 je sekundární konstrikce. Měřítka = 10  $\mu$ m.

A

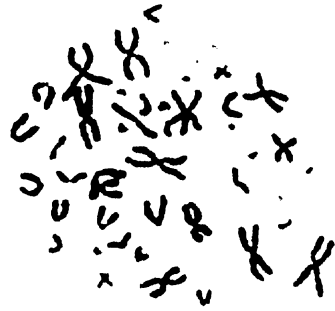


B

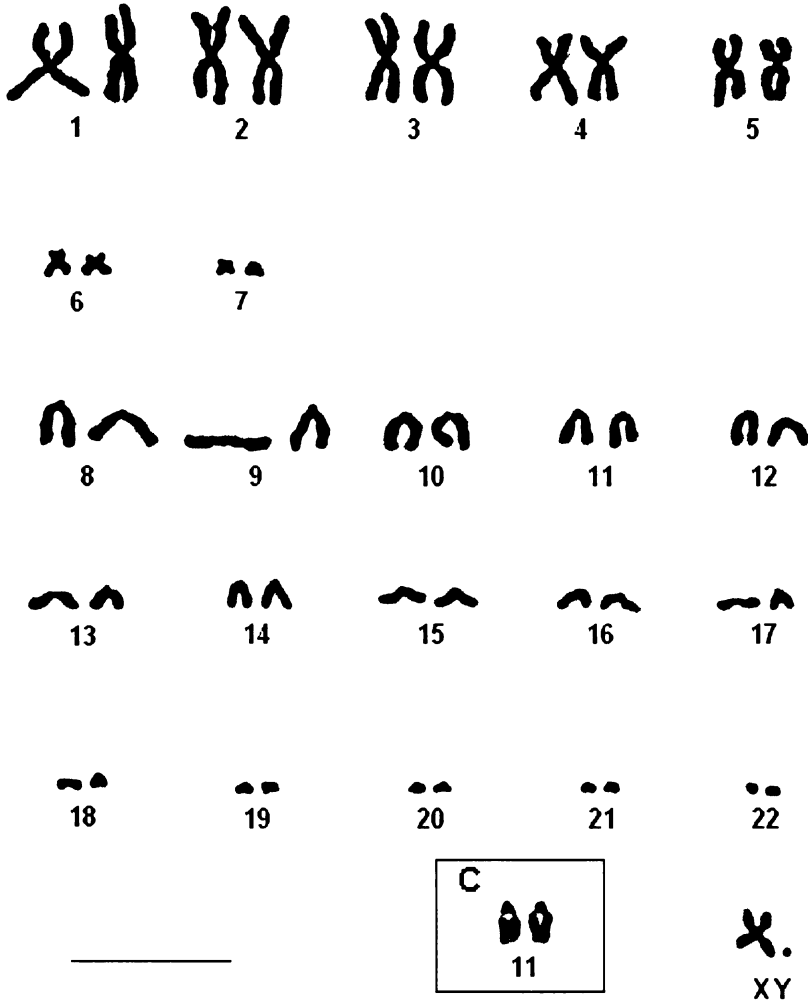


Obr. 28 *Pipistrellus* sp.  $2n = 34B$  (♀, Gué de Sambailo),  $2n = 34$ ,  $NF = 52$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Na páru č. 8 je sekundární konstriktce. Měřítko = 10  $\mu m$ .

A



B



Obr. 29 *Pipistrellus* sp.  $2n = 46$  (♂, Simenti),  $2n = 46$ ,  $NF = 62$ ,  $NFa = 58$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Na páru č. 11 je sekundární konstrikce. Měřítko = 10  $\mu$ m.

## HLODAVCI – RODENTIA

### Veverkovití – Sciuridae

Veverka sluneční – *Heliosciurus gambianus* (Ogilby, 1835)

číslo vzorku: 763

Jelikož byly k dispozici pouze preparáty od jedné samice, které byly navíc velmi nekvalitní, podařilo se určit pouze počet chromosomů  $2n = \text{cca } 40$ . Ve všech případech byly chromosomy překříženy, nebyly zřetelně pozorovatelné nebo je překrývaly zbytky cytoplazmy, a tudíž nebylo možno určit jejich přesnou morfologii.

Tento přibližně stanovený výsledek však odpovídá údajům Petita et al. (1984; viz také Petit & Dutrillaux 1985), kteří u samice pocházející z umělého chovu ve Francii určili  $2n = 40$ ,  $NFa = 70$ . 16 párů chromosomů bylo dvouramenných, 3 páry chromosomů byly akrocentrické a chromosom X byl dvouramenný.

### Myšovití – Muridae

*Gerbilliscus gambianus* (Wroughton, 1906)

číslo vzorku: 746

Vyšetřena byla jedna samice. Základní charakteristiky karyotypu jsou  $2n = 52$  a  $NF = 66$ , počet autosomálních ramen nebylo možno v sadě samice určit. Jeden pár chromosomů byl velký subtelocentrický, 6 bylo středně velkých nebo malých submetacentrických a 19 párů bylo akrocentrických (Obr. 30).

Nomenklatura tohoto druhu byla v poslední době předmětem několika studií. Přidržuji se pojetí Colangela et al. (2007) a Voloboueva et al. (2007), kteří navrhli jako platné jméno *G. gambianus*, zatímco Musser & Carleton (2005) stejný druh zařadili jako *G. kempi*.

Karyotyp tohoto druhu popsal již Matthey (1969) u jednoho jedince odchyceného v oblasti hlavního senegalského města Dakaru. Samice, která byla původně zařazena do druhu *Tatera valida* (Bocage, 1890), měla chromosomální sadu tvořenou 52 chromosomy. Největším chromosomem z celé sady byl submetacentrický pohlavní chromosom X. Co se týče autosomů, tak rovněž i 7 párů autosomů bylo dvouramenných a zbylých 18 párů akrocentrických, z čehož vyplývá, že  $NF$  tedy bylo 68 a  $NFa = 64$ . To potvrdili v Burkině Faso i Matthey & Petter (1970), v Senegalů Hubert et al. (1973), Dobigny et al. (2002)

v Nigeru a v Čadu Granjon & Dobigny (2003). Jako chromosom X byl označen velký metacentrický chromosom.

Karyotyp mnou vyšetřeného jedince tak neodpovídá zcela přesně literárním údajům. Rozdíly jsou v morfologii dvouramenných chromosomů a v počtu akrocentrických chromosomů.

Pískomil štětkoocasý – *Gerbilliscus guineae* (Thomas, 1910)

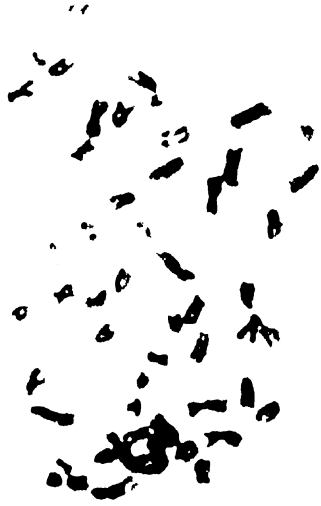
čísla vzorků: 630, 895

Obě vyšetřené samice měly v sadě  $2n = 50$  a  $NF = 68$ . Jeden nápadně velký pár chromosomů byl metacentrický, 8 párů bylo submetacentrických a 16 párů akrocentrických (Obr. 31).

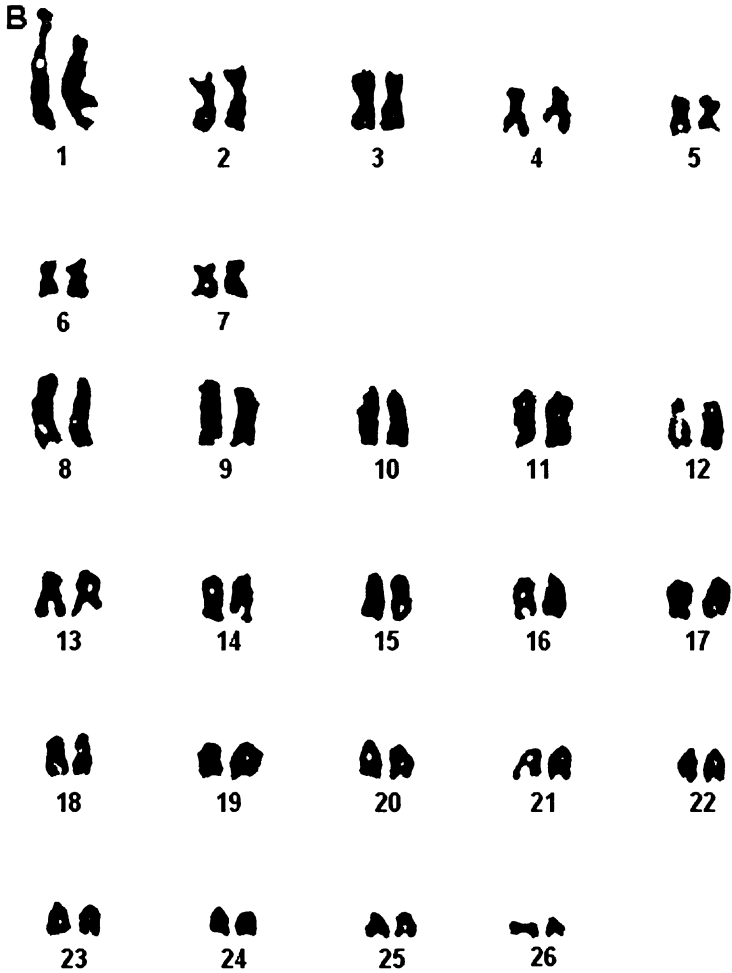
V Burkině Faso Matthey & Petter (1970), Benazzou et al. (1984) a Gautun et al. (1985) zaznamenali na základě vyšetření jedné samice obdobný karyotyp s diploidním počtem  $2n = 50$  chromosomů a  $NFa = 64$ .

Při srovnání obou druhů rodu *Gerbilliscus* lze konstatovat, že obě chromosomální sady jsou velmi blízké a odlišnost lze teoreticky vysvětlit jednou pericentrickou inverzí na největším chromosomu a fúzí dvou menších akrocentrických autosomů.

A

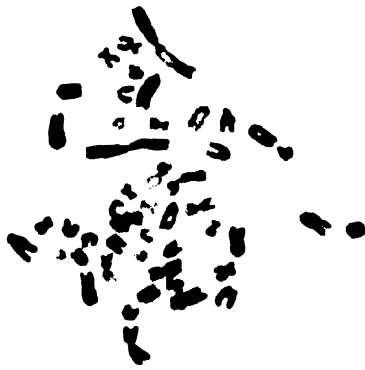


B

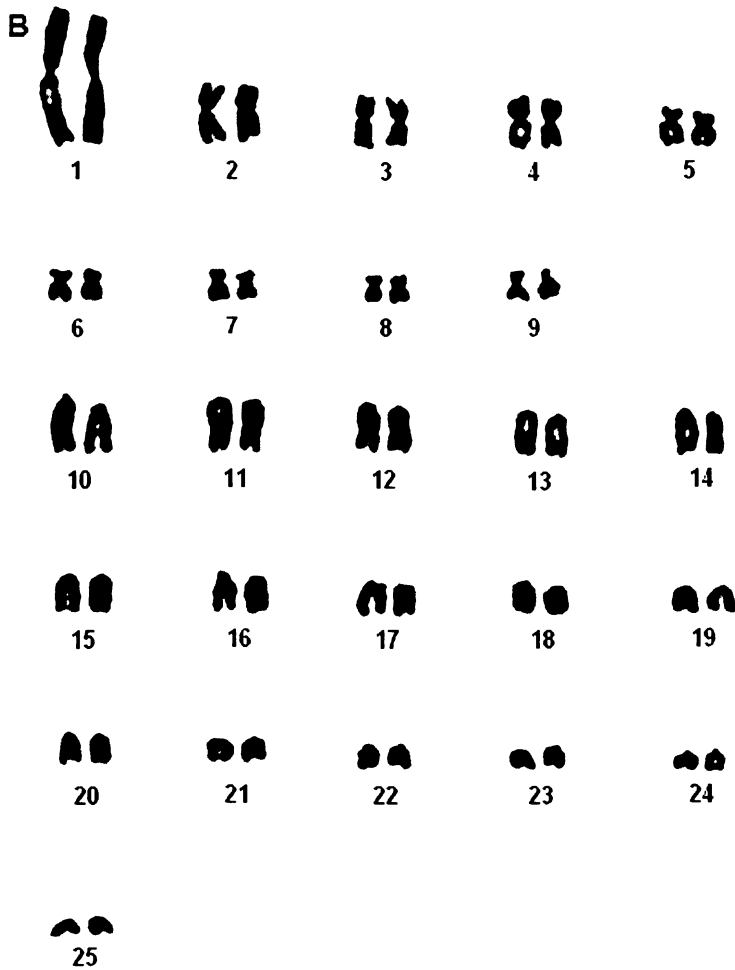


Obr. 30 *Gerbilliscus gambianus* (♀, Diala Koto),  $2n = 52$ ,  $NF = 62$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Měřitko = 10  $\mu\text{m}$ .

A



B



Obr. 31 *Gerbilliscus guineae* (♀, Dar Salam),  $2n = 50$ ,  $NF = 68$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .



*Arvicanthis ansorgei* Thomas, 1910

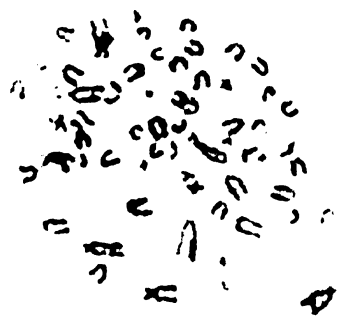
čísla vzorků: 649, 687

Byly vyšetřeny dvě samice, pocházející ze stejné lokality. Obě měly obdobný karyotyp s  $2n = 62$  a  $NF = 78$ . Jeden pár chromosomů byl velký submetacentrický, 1 středně velký submetacentrický, 2 středně velké subtelocentrické, 1 malý metacentrický, 3 malé dvouramenné, 23 párů akrocentrických (Obr. 32).

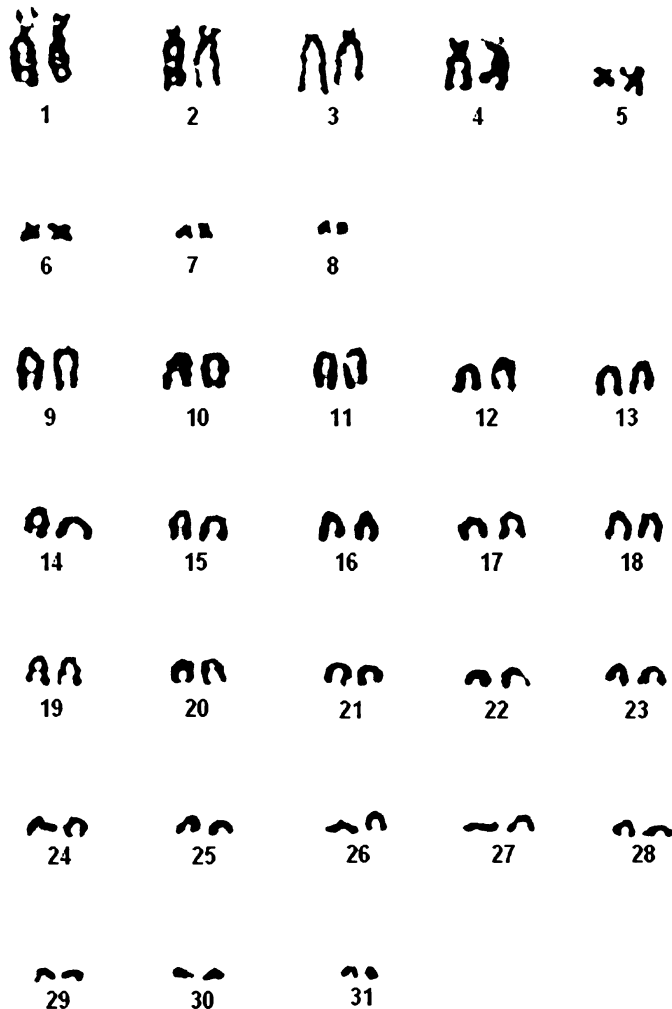
Tento karyotyp tak odpovídá sadě uváděné pro formu ANI-3 (kryptická rasa objevená v rámci druhu *Arvicanthis niloticus*), kterou popsali Viegas-Péquignot et al. (1983) v Burkině Faso a Mali. Jako ANI-3 ji označili Volobouev et al. (1988) a Granjon et al. (1992); Volobouev et al. (2002b) ji přiřadili k druhu *A. ansorgei* (Thomas, 1910). Tento druh byl totiž popsán v Guinea-Bissau a v oblasti blízko Casamance v jihozápadním Senegalu a tudíž nedaleko od místa nálezů jedinců patřících k ANI-3 (Granjon et al. 1992). Karyotyp tvoří 62 chromosomů, z toho 7-8 párů dvouramenných a 22 až 23 párů akrocentrických ( $NF = 78-80$ ). Chromosom X je obvykle velký submetacentrický, chromosom Y středně velký metacentrický. Kromě variability v počtu chromosomových ramen byl u populací v jižním Beninu odhalen ještě polymorfismus chromosomu X, který se u různých jedinců vyskytoval v metacentrické, submetacentrické nebo subtelocentrické formě (Civitelli et al. 1995; Capanna et al. 1996). Další nálezy tohoto karyotypu publikovali z různých oblastí západní Afriky Ducroz et al. (1997), Volobouev et al. (1988, 2002a) a Sicard et al. (2004).

Kromě *A. ansorgei* se v Senegalu vyskytuje také *A. niloticus* (neboli chromosomové rasy ANI-1a a ANI-1b), ale oba kryptické druhy lze rozlišit jednak podle areálů výskytu (*A. niloticus* – severní Senegal, *A. ansorgei* – jižní Senegal), tak podle počtu ramen všech chromosomů (Volobouev et al. 2002b), neboť *A. niloticus* má v sadě při stejném počtu chromosomů výraznější převahu jednoramenných elementů ( $NF = 66-68$ ).

A



B



Obr. 32 *Arvicanthis ansorgei* (♀, Dar Salam),  $2n = 62$ ,  $NF = 78$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

*Mastomys erythroleucus* (Temminck, 1853)

čísla vzorků: 47, 65, 69, 86, 87, 93, 128, 146, 161, 162, 164, 448, 513, 535, 551

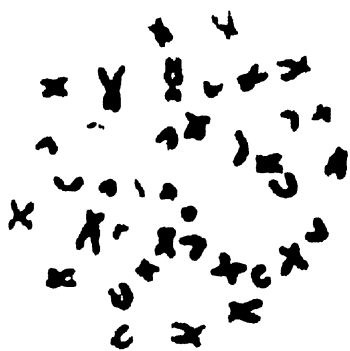
U tohoto druhu bylo vyšetřeno patnáct jedinců (jedenáct samců a čtyři samice) z pěti lokalit. U většiny z nich byl nalezen diploidní počet  $2n = 38$  a počet ramen autosomů  $NFa = 54$  (Obr. 33), v některých případech byl jeden pár heteromorfní a  $NFa = 53$  (Obr. 34). V sadě bylo 9 párů metacentrických a submetacentrických (z toho jeden heteromorfní pár č. 8, ve kterém byl jeden chromosom submetacentrický a druhý akrocentrický) a 9 párů akrocentrických autosomů. Heterozygotní pár č. 8 byl nalezen u pěti jedinců (čtyř samců a jedné samice; čísla vzorků: 47, 65, 161, 162, 164) ze dvou lokalit (Medina Kouta a Simenti) vzdálených od sebe vzdušnou čarou asi 30 km (viz Obr. 2). Homozygotní morfa se dvěma akrocentrickými chromosomy nebyla zaznamenána. Zajímavé je, že v karyotypu jedinců s homomorfním párem je devátý pár chromosomů relativně menší než je tomu v heteromorfních sadách. Chromosom X byl velký metacentrický až submetacentrický a chromosom Y střední submetacentrický až metacentrický ( $NF = 58$  až  $57$ ; Obr. 33 a 34). Morfologie pohlavních chromosomů a její proměnlivost však nesouvisela s přítomností heteromorfního páru, ani s lokalitou výskytu.

Karyotyp tohoto druhu byl v západní Africe vyšetřen již v 50. letech minulého století na Pobřeží slonoviny (Matthey 1958). Původně byl sice diploidní počet chromosomů stanoven chybně na  $2n = 40$ , avšak později sám autor nesprávný údaj opravil na 38 chromosomů (Matthey 1965; 1966a,d). Sedm párů autosomů označil jako metacentrické nebo submetacentrické a zbylých 11 párů jako akrocentrické ( $NFa = 50$ ). U jedné samice objevil heteromorfní pár, takže počet dvouramenných autosomů se zvýšil až na 8 párů a  $NFa$  potom bylo 51 nebo 52. Pohlavní chromosom X byl velký metacentrický, chromosom Y středně velký submetacentrický. Vyšetření jedinci pocházeli převážně ze Senegalu (Niokolo Koba) a dále z Pobřeží slonoviny. Obdobné výsledky, pouze s variabilitou v počtu chromosomových ramen, uvádějí Dobrokhotov (1982) z Nigérie, Robbins et al. (1983) ze Sierry Leone, Codjia et al. (1996) z Beninu a Volobouev et al. (2001) z Pobřeží slonoviny a Granjon & Dobigny (2003) z Čadu. V Senegalů byl pak objeven heteromorfismus u dalších dvou párů v sadě ( $NFa = 52-55$ ; Duplantier et al. 1990). Britton-Davidian et al. (1995) popsali z jižního Senegalu populace s  $NFa = 51-54$ , Dobigny et al. (2002) zjistili u jedinců v Nigeru  $NFa$  mezi 50-53 rameny. U stejných populací našli drobné odlišnosti v morfologii pohlavních chromosomů (submetacentrický chromosom X a akrocentrický Y). V západní Africe tedy tento druh charakterizuje

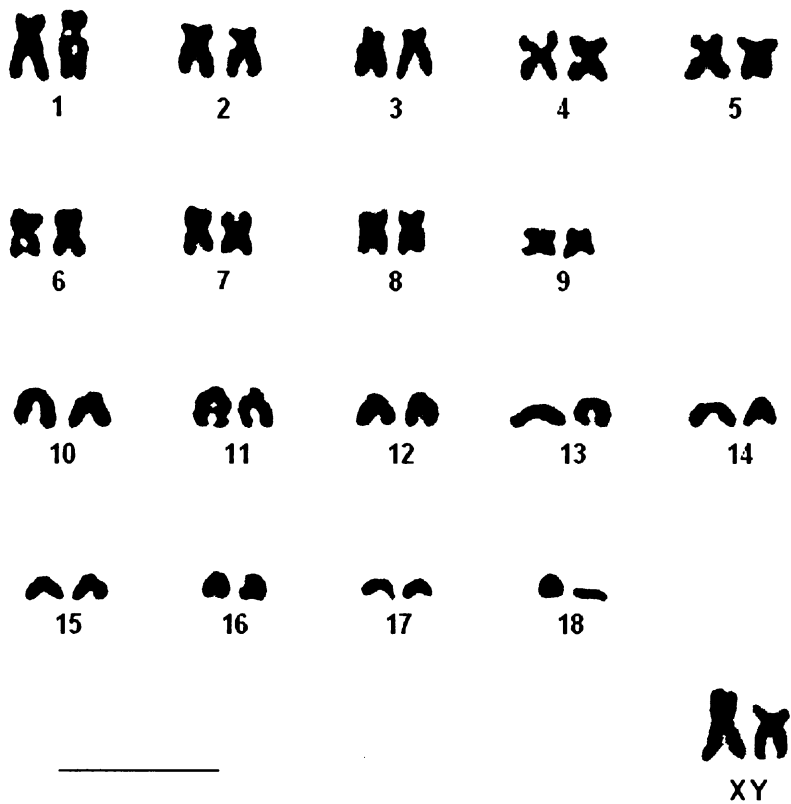
proměnlivý karyotyp s  $2n = 38$ , NFa 50-55 a nestálou polohou centromery na pohlavních chromosomech.

V Senegalu se vyskytují celkem tři kryptické druhy rodu *Mastomys*, které jsou podle morfologických znaků obtížně rozlišitelné, avšak podle karyotypů je lze poměrně snadno určit. Syntopně byly nalezeny pouze na jediné lokalitě v jihovýchodním Senegalu. Spíše v humidních oblastech severní části žije druh *M. huberti*, v jehož karyotypu je vyšší zastoupení meta- a submetacentrických chromosomů (10 párů) a má nižší diploidní počet ( $2n = 32$ ; NFa = 44; Hubert et al. 1983). Karyotyp se shodným počtem chromosomů a vyšším počtem dvouramenných elementů má synantropní *M. natalensis* s  $2n = 32$ , NFa = 54 v jihovýchodním Senegalu (Duplantier et al. 1990; Duplantier & Granjon 1992). *M. erythroleucus* se pak vyskytuje téměř na většině území a obývá nejrozličnější biotopy (Hubert et al. 1983; Duplantier et al. 1990).

A

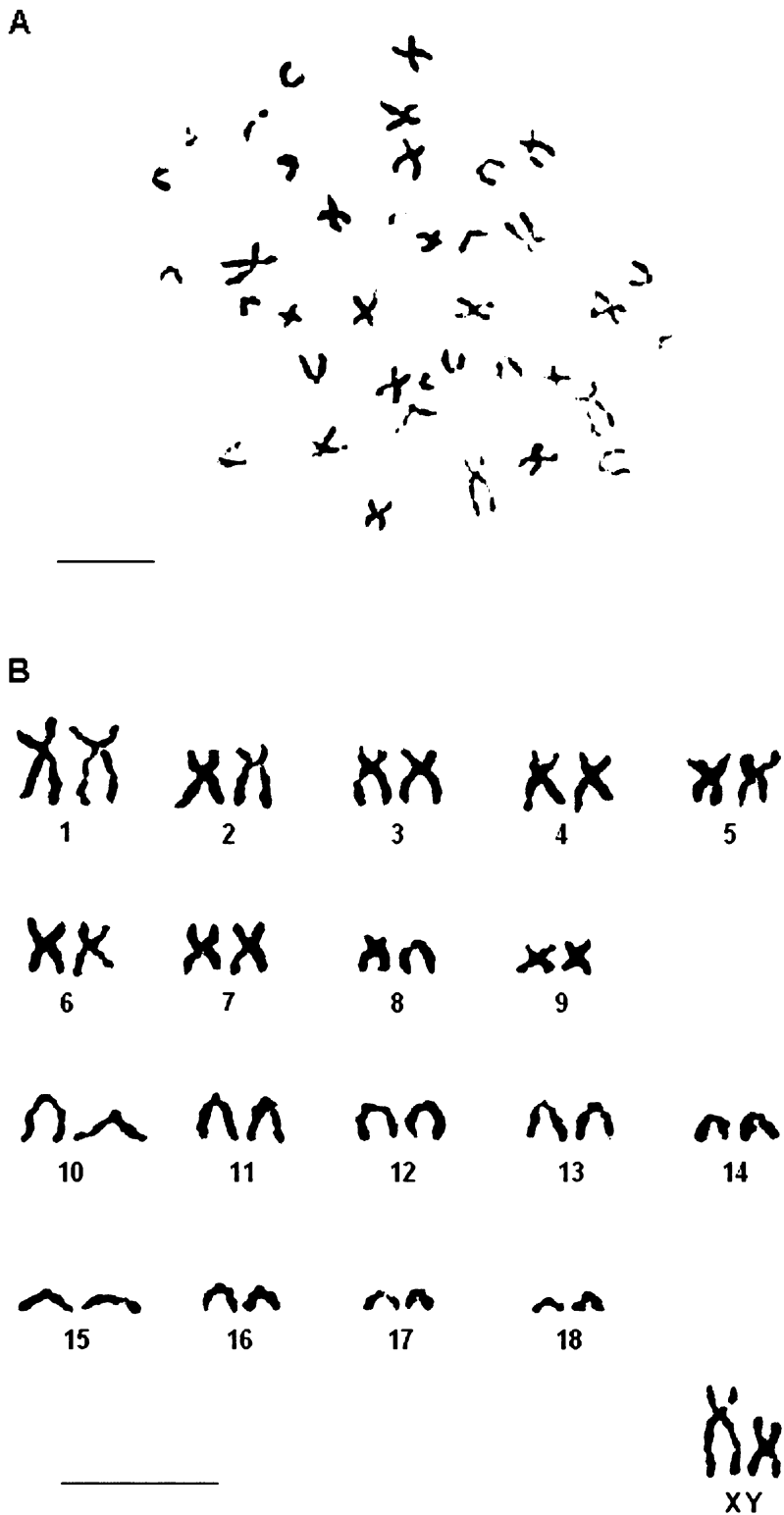


B



Obr. 33 *Mastomys erythroleucus* (♂, Simenti),  $2n = 38$ ,  $NF = 58$ ,  $NFa = 54$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Měřítko = 10  $\mu$ m.



Obr. 34 *Mastomys erythroleucus* (♂, Medina Kouta),  $2n = 38$ ,  $NF = 57$ ,  $NFa = 53$ . Heteromorfní pár č. 8.  
 Odlišná morfologie chromosomu Y než na Obr. 33. Metafáze (A), karyotyp (B). Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .

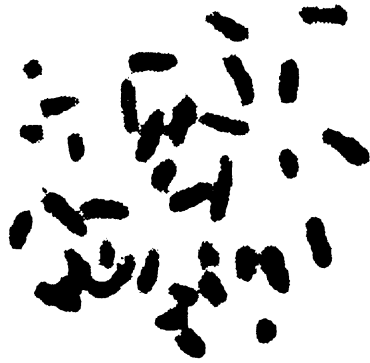
Myš Mattheyova – *Mus mattheyi* F. Petter, 1969

čísla vzorků: 688, 893, 894

Karyotyp byl vyšetřen u tří jedinců (dvou samců a jedné samice) z jedné lokality. Diploidní počet chromosomů byl  $2n = 36$ , počet všech ramen  $NF = 36$  a počet autosomálních ramen  $NFa = 34$ . Všechny chromosomy byly akrocentrické. Pohlavní chromosom X byl středně velký a chromosom Y byl malý (Obr. 35).

Takto stanovená sada počtem i morfologií chromosomů souhlasí s údaji z Burkiný Faso, Mali, Senegalu a Toga (Petter et al. 1971; Jotterand 1972; Jotterand-Bellomo 1986; Veyrunes et al. 2004, 2005). Široce rozšířený výskyt translokací pohlavních chromosomů na autosom vedl některé autory (Matthey 1966a, b, c; Jotterand 1972) k tomu, že rozdělili druhy afrických zástupců rodu *Mus* na dvě skupiny podle morfologie heterochromosomů. První zahrnuje druhy s akrocentrickým pohlavními chromosomy (což je považováno za původní stav) a druhá skupina druhů, u kterých jsou pohlavní chromosomy X nebo Y po Robertsonské translokaci na autosom dvouramenné. *M. mattheyi* tedy patří do skupiny druhů s původními chromosomy (Veyrunes et al. 2004).

A



B



Obr. 35 *Mus mattheyi* (♂, Dar Salam),  $2n = 36$ ,  $NF = 36$ ,  $NFa = 34$ . Metafáze (A), karyotyp (B). Měřítko = 10  $\mu\text{m}$ .



Krysa Daltonova – *Praomys daltoni* (Thomas, 1892)

čísla vzorků: 1, 2, 19, 20, 49, 50, 124, 145, 150, 163, 449, 470, 471, 475, 480, 484, 485, 486, 487, 499, 500, 505, 517, 518, 536, 550, 586, 631, 1268

U tohoto druhu bylo vyšetřeno celkem 29 jedinců, z toho 15 samic a 14 samců, kteří byli odchyceni na devíti lokalitách. U všech byl zaznamenán stabilní karyotyp charakterizovaný  $2n = 36$ ,  $NF = 38$  a  $NFa = 34$  (Obr. 36). Všechny 17 párů autosomů bylo akrocentrických a bylo možno je seřadit do sestupné série podle velikosti. Chromosom X byl velký subtelocentrický a Y středně velký subtelocentrický až submetacentrický.

Tento výsledek odpovídá údajům získaným na různých lokalitách v západní Africe: na Pobřeží slonoviny (Matthey 1964), v Senegalu (Bandia – Viegas-Péquignot et al. 1983; Granjon et al. 1992), v Mali (Dobigny et al. 2001; Granjon et al. 2005) a v Burkině Faso (Granjon et al. 2005). Obdobné informace jsou však k dispozici i z jiných částí Afriky (Dobigny et al. 2001), karyotyp tohoto druhu je tedy velmi stabilní, jak již dříve konstatovali jiní autoři (Granjon et al. 1992; Dobigny et al. 2001). Většina popisů označuje oba pohlavní chromosomy jako submetacentrické, já jsem u chromosomu X zvolila označení subtelocentrické.

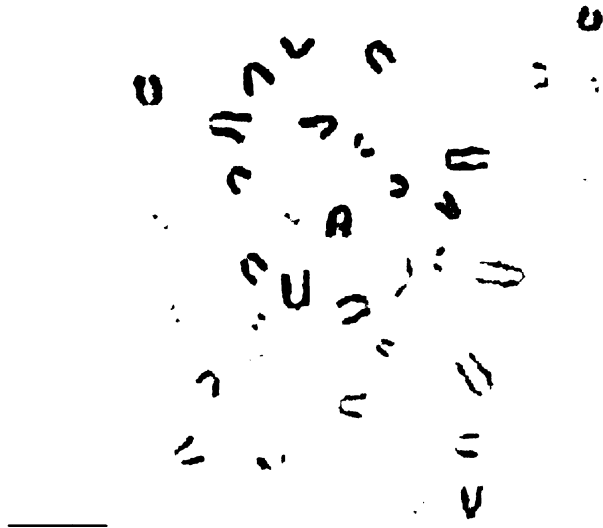
Krysa zobcová – *Praomys rostratus* (Miller, 1900)

čísla vzorků: 812, 813, 828, 851, 864

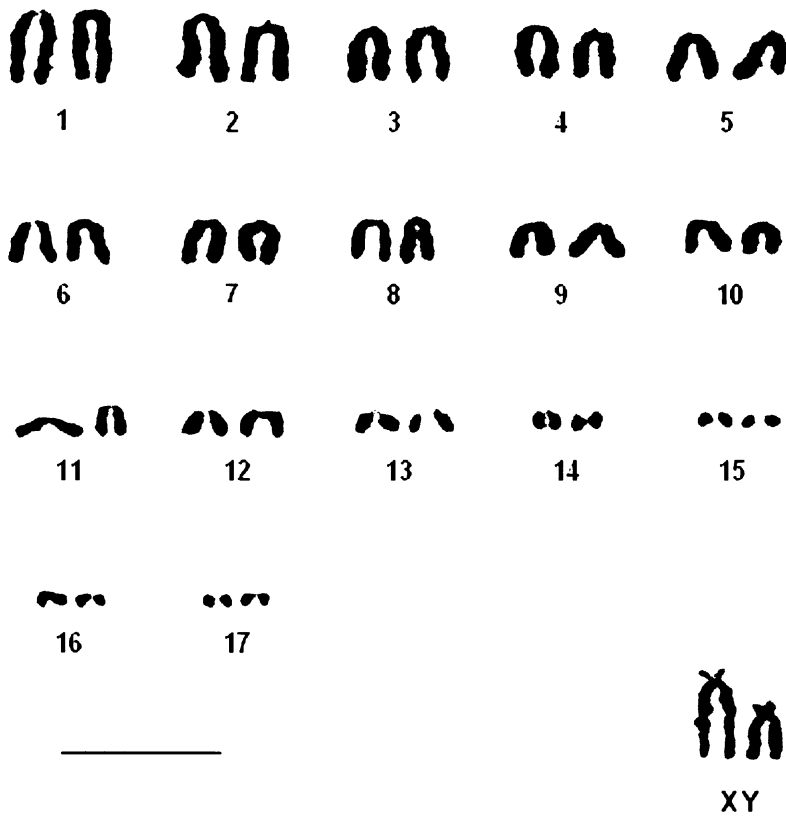
Byl analyzován karyotyp pěti jedinců (3 samců a 2 samic) z jedné lokality. Diploidní počet chromosomů byl  $2n = 34$ ,  $NF = 34$  a  $NFa = 32$ . Všechny chromosomy byly akrocentrické, chromosom X byl velký, chromosom Y malý (Obr. 37).

Obdobné údaje pro tento druh, endemický v západní Africe (Nicolas et al. 2005), uveřejnili Gautun et al. (1986) z Guinei. Rozdílný diploidní počet chromosomů u obou druhů rodu *Praomys* umožňuje využít karyotyp jako diagnostický znak k jejich rozlišení.

A



B



Obr. 36 *Praomys daltoni* (♂, Medina Kouta),  $2n = 36$ ,  $NF = 38$ ,  $NFa = 34$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Měřítko = 10  $\mu$ m.

A



B



Obr. 37 *Praomys rostratus* (♂, Dindéfelo),  $2n = 34$ ,  $NF = 34$ ,  $NFa = 32$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Měřítko = 10  $\mu$ m.

Krysa obecná – *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758)

čísla vzorků: 44, 45, 70, 534

K dispozici byly preparáty čtyř samic z jedné lokality. Všechny měly obdobný karyotyp složený ze 38 chromosomů, NF = 60. Jelikož nebyl vyšetřen žádný samec, nepodařilo se určit pohlavní chromosomy a tudíž ani počet autosomálních ramen. Jeden pár chromosomů byl velký submetacentrický, jeden velký subtelocentrický, jeden střední submetacentrický, 9 párů dvouramenných, 8 párů akrocentrických (Obr. 38). Chromosomy X představuje podle publikovaných dat jeden z větších akrocentrických párů (NFa = 58).

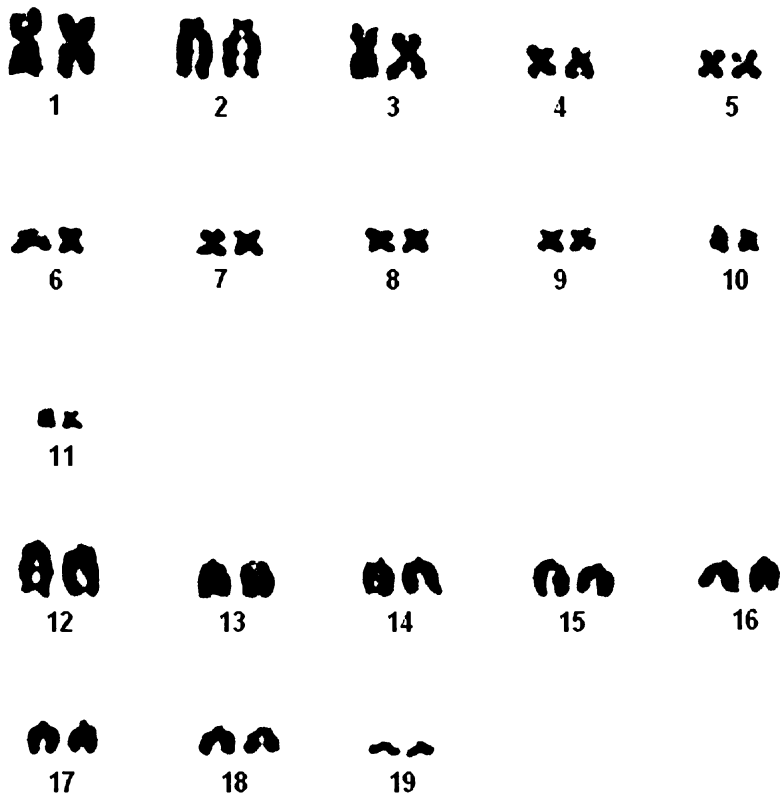
Získané údaje tak odpovídají předchozím poznatkům ze západní Afriky, konkrétně Senegalu (Granjon et al. 1992), Nigeru (Dobigny et al. 2002) a Beninu (Granjon et al. 2005). V těchto populacích byl nalezen shodný karyotyp s diploidním počtem chromosomů  $2n = 38$ , NF = 60 a akrocentrickými pohlavními chromosomy. Stejné výsledky poskytlo vyšetření karyotypu z jihozápadní Evropy (Pretel & Diaz de la Guardia 1978), která je také pravděpodobně zdrojovou oblastí západoafrické populace krys.

Na základě četných výzkumů krysy obecné bylo zjištěno, že asijské populace mají 42 chromosomů (Yosida et al. 1965; Yong 1969), zatímco tzv. oceánská forma, do níž patří i africké a jiné zavlečené populace, má 38 chromosomů (Capanna & Civitelli 1971). Kromě těchto existují ještě další formy, které se vyskytují jen na některých ostrovech, například ceylonská nebo mauricijská. Obecně se soudí, že forma se 42 chromosomy vznikla v Asii a forma s  $2n = 38$  se z ní vyvinula po centrických fúzích čtyř párů akrocentrických chromosomů. Přítomnost obou forem s  $2n = 38$  a  $2n = 42$  však byla zaznamenána v egyptské Káhiře (Badr & Badr 1970) a forma  $2n = 42$  byla hlášena také ze Somálska (Capanna & Civitelli 1971). Tyto nálezy zasluhují ověření, protože Musser & Carleton (1993) soudí, že se v Africe vyskytuje pouze forma s  $2n = 38$ . Zatímco o změnách v počtu chromosomových ramen v populacích krys s  $2n = 38$  neexistují žádné zprávy (Capanna, Civitelli & Nezer 1970; Capanna & Civitelli 1971; Yosida 1985), variabilita v diploidním počtu chromosomů byla popsána díky přítomnosti B chromosomů (Pretel & Diaz de la Guardia 1978; Stitou et al. 2000) nebo po Robertsonském štěpení ( $2n = 42$ , Mauricius; Yosida 1980; Baverstock et al. 1983). Karyotyp jedinců z Niokolo Koba odpovídá typické sadě s  $2n = 38$  a ve studované populaci nebyla zjištěna žádná proměnlivost.

A



B



Obr. 38 *Rattus rattus* (♀, Simenti),  $2n = 38$ ,  $NF = 60$ . Metafáze (A), karyotyp (B).

Měřítko = 10  $\mu$ m.

## 5. 2. SOUHRNNÁ DISKUSE

Vzhledem k velkému počtu druhů bělozubek vyskytujících se na území Senegalu (Hutterer 2005) a dosud malému procentu karyologicky vyšetřených druhů (Zima et al. 1998) není možné zařadit na základě karyotypu studované druhy rodu *Crocidura* do druhů. Tento rod v Africe představuje taxonomicky velmi komplikovanou skupinu, u které je vyšetření karyotypu velmi důležitým zdrojem informací. I neúplné údaje o chromosomech proto mohou přispět k pozdějšímu objasnění statutu odchycených jedinců.

V celé čeledi Pteropodidae zůstává otevřená otázka chromosomového určení pohlaví u různých druhů. Zatím existují dva výklady zdůvodňující lichý počet chromosomů u samců kaloňů. Peterson & Nagorsen (1975) hledali vysvětlení ve ztrátě chromosomu Y nebo jeho translokaci na některý autosom. Výsledkem by pak byla konfigurace heterochromosomů X0/XX. Haiduk et al. (1980, 1981) dávají přednost možnosti translokačního spojení původního chromosomu X s jedním autosomem, jehož výsledkem by byl složený systém pohlavních chromosomů XY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub>/XX. Výsledky této práce ukazují, že alespoň u některých druhů nebo populací je zachován standardní systém XX/XY. Tyto poznatky u kaloňovitých naznačují existenci poměrně ojedinělé proměnlivosti systémů chromosomového určení pohlaví, která se může vyskytovat i uvnitř jediného druhu.

Předkládané karyotypy druhů *Rhinolophus landeri* a *Rhinolophus fumigatus* mají diploidní počet chromosomů ( $2n = 58$ ), který je typický jak pro africké zástupce čeledi Rhinolophidae, tak i pro různé evropské a asijské druhy (zejména ty, které se vyskytují severně od Himálají) (Zima et al. 1992a). Sekundární konstrikce na páru autosomů byla pozorována i u tří afrických druhů (Peterson & Nagorsen 1975). Je však možné, že jiné druhy vrápenců tento marker chromosom vůbec nemají (Zima et al. 1992a; tato studie). K definitivnímu potvrzení této možnosti je ovšem nutné použít některou z technik cytologické nebo molekulární vizualizace organizátorů jádérka.

Nálezy karyotypů s 36, 38 a 52 chromosomy u pavrápenců rodu *Hipposideros* jsou velmi překvapivé. Dříve publikované údaje totiž naznačovaly, že sada chromosomů je v rámci celého rodu velmi konzervativní a všechny dosud studované druhy měly diploidní počet 32 chromosomů (Đulic & Mutere 1974; Peterson & Nagorsen 1975; Harada & Kobayashi 1980; Harada et al. 1982; Sreepada et al. 1993). Tento diploidní počet jsem skutečně našla u dvou z vyšetřovaných druhů, ale u dalších byl počet chromosomů vyšší. Karyotypy s vyšším diploidním počtem přitom mají stejný nebo podobný počet

chromosomových ramen jako sada s 32 chromosomy. Z toho je možné soudit, že příčinou rozdílů mezi druhy byly centrické (Robertsonské) fúze jednoramenných autosomů. Tyto přestavby jsou jedním z nejběžnějších mechanismů evolučních změn karyotypu u savců (Bickham & Baker 1979; King 1993). Jsou známé například v rodu *Rhinolophus*, ve kterém však má většina dosud studovaných druhů karyotyp s vysokým počtem akrocentrických autosomů a pouze u několika málo tropických druhů je diploidní počet výrazně nižší (Zima et al. 1992a). Jde tedy o opačnou situaci než v rodu *Hipposideros*, kde jsou zatím ojedinelé druhy s vysokým počtem chromosomů. Robertsonský proces změn karyotypu obvykle probíhá od vysokých počtů chromosomů k nízkým. Druhy s vyšším diploidním počtem, jako je *H. gigas*, můžeme pokládat za starobylé a předpokládat jejich bazální fylogenetickou pozici.

U vyšetřených druhů z čeledi tadaridovití moje výsledky potvrzují, že tato čeleď je význačná stabilitou karyotypu, která se projevuje podobnými sadami různých druhů i rodů. Typický je diploidní počet chromosomů  $2n = 48$ , který Warner et al. (1974) zjistili u většiny z vyšetřených více než 135 jedinců 21 druhů a 7 rodů ze starosvětské i novosvětské větve čeledi. Uniformita karyotypu je charakteristická zvláště v rodu *Tadarida* a blízkce příbuzných rodů *Chaerephon* a *Mops* (dříve označovaných jako podrody; viz Simmons 2005). Jejich karyotypy byly studovány poměrně často a v různých oblastech areálu (Đulić & Mutere 1973; Peterson & Nagorsen 1975 – Keňa; Nagorsen et al. 1976 – Keňa, Zimbabwe; Smith et al. 1986 – Afrika; Baker 1970 – Amerika; Warner et al. 1974 – Severní a Jižní Amerika; Harada & Kobayashi 1980 – Malajsie). Konzervativní charakter karyotypové evoluce je v této skupině tedy zřetelný i u druhů z tropických oblastí.

Rozsáhlá diversita karyotypů, kterou jsem zjistila u vespertilionidních forem označených za příslušníky rodů *Eptesicus*, *Scotoecus* a *Pipistrellus* odráží obecné systematické nejasnosti, které panují v celé této skupině. V celém rodu *Pipistrellus* bylo dosud zaznamenáno mnoho různých hodnot diploidního počtu chromosomů, který se pohybuje zhruba mezi 26 a 44, počet autosomálních ramen obvykle leží mezi 44 a 60 (Capanna & Civitelli 1970; Mc Bee et al. 1986; Zima et al. 1992b). Na problém rodové identity tropických zástupců rodu *Pipistrellus* a příbuzných taxonů na úrovni rodu upozornili již Heller & Volleth (1984), McBee et al. (1987) nebo Volleth et al. (2001). Poznatky ze Senegalu nasvědčují existenci několika kryptických druhů s různým diploidním počtem chromosomů ( $2n = 28, 30, 32, 34-A, 34-B, 36, 38, 46, 48$ ) a je zřejmé, že druhový a rodový status všech studovaných jedinců bude muset být dále přehodnocen. Důležitým poznatkem je skutečnost, že v žádném případě nebyl nalezen heterozygotní

karyotyp, který by mohl být interpretován jako výsledek hybridizace nebo proměnlivosti uvnitř populací. Jednotlivé varianty sady chromosomů proto vystupují jako diskrétní stavy široké škály proměnlivosti a jejich význam jako druhově diagnostických znaků je pravděpodobný. Údaje o karyotypu se v tomto ohledu stávají zásadním výchozím poznatkem pro vytvoření různých hypotéz před navazující fylogenetickou analýzou sekvencí DNA.

Je zajímavé, že proměnlivosti podléhá nejen diploidní počet (což je možné vysvětlovat výše zmíněným procesem akumulace centrických fúzí autosomů), ale variabilní je i počet ramen autosomů ( $NFa = 44, 46, 48, 50, 52, 58$ ), a to v širší proměnlivosti, která je téměř analogická dosavadním poznatkům pro celý rod *Pipistrellus*. V čeledi Vespertilionidae je přitom charakteristický výrazně modální počet ramen autosomů  $NF = 50$  (Zima & Horáček 1985). Mechanismus vzniku této variability mezi vyšetřenými druhy zatím není jasný a na konvenčně barvených chromosomech ho není možné posoudit. Podle Volleth et al. (2001) je pro chromosomální evoluci čeledi typická neměnnost celých chromosomových ramen a redukce diploidního počtu chromosomů díky Robertsonským fúzím. Další změny (jako centrické disociace, para- a pericentrické inverze a centromerové posuny) se vyskytují s mnohem menší frekvencí.

Široká rozmanitost charakteristik karyotypu zjištěná u těchto vespertilionidních druhů v Senegalu je ilustrativním dokladem již dříve známé skutečnosti, že proměnlivost sady chromosomů je mnohem výraznější u forem obývajících tropy a subtropy Starého i Nového světa, zatímco druhy a rody mírného pásma severní polokoule jsou z tohoto hlediska velmi konzervativní (Zima & Horáček 1985; Zima et al. 1992b). Tato situace může být vysvětlena na základě takzvaného kanalizačního modelu chromosomové evoluce, který uvažuje o přímém adaptivním významu strukturálních změn v karyotypu (Bickham & Baker 1979) a spojuje vysoké tempo evoluce chromosomů s aktivním speciačním a evolučním procesem při pronikání linií do nových adaptivních zón. Další možnosti vysvětlení širší variability karyotypu u některých tropických letounů můžeme hledat ve specifických rysech jejich epigamního chování a sociálního života, které mohou vytvářet výhodnější podmínky pro působení náhodného genetického driftu při fixaci nových přestaveb (King 1993). Příklad čeledi tadaridovití nicméně ukazuje, že popsané rozdílnosti zdaleka neplatí u netopýrů univerzálně.

U vyšetřovaných druhů hlodavců (Rodentia) výsledky ve studované oblasti zpravidla odpovídají dříve uveřejněným zjištěním a nepodařilo se objevit nové případy vnitrodruhové proměnlivosti, které by bylo možné interpretovat v systematických nebo



fylogenetických souvislostech. Pouze v případě *Mastomys erythroleucus* byla zaznamenána přítomnost heteromorfního páru a polymorfismus pohlavních chromosomů X a Y u jedinců pocházejících z různých lokalit. Je však evidentní, že nové údaje o „faunistice chromosomů“ mají u tak proměnlivých a navíc pro člověka významných hlodavců, jako jsou druhy rodů *Arvicanthis* nebo *Mastomys* svoji užitečnost.

Pískomilové rodu *Gerbilliscus* patří mezi savce, jejichž rozšíření je bezprostředně ovlivňováno klimatickými změnami a postupem desertifikace otevřeného prostředí v západní Africe. Mezi vlastními výsledky u jednoho druhu a literárními údaji jsou patrné určité drobné nesrovnalosti, jejichž podstatu je nyní bez dalších morfologických a molekulárních informací obtížné posoudit. Zdá se však zřejmé, že karyotyp může hrát v této skupině úlohu důležitého diagnostického znaku a uplatňovat se při druhové determinaci nebo studiu areálů výskytu a jejich dynamiky.

Poznatky ze studia velkého souboru jedinců, populací a druhů drobných savců ze Senegalu ukazují, že i tradiční cytogenetický výzkum, používající jednoduché a nenáročné techniky, má stále v zoologické práci význačné místo. Zejména v těch geografických oblastech, ve kterých dosud není plně vyjasněna základní systematika druhů a dalších taxonů, mají výsledky studia karyotypu význam zásadního vodítka pro třídění souborů v morfologické analýze i pro formulaci hypotéz v následných molekulárně-fylogenetických pracích.

## 6. ZÁVĚRY

Práce přináší popis chromosomů somatické buňky u asi 40 druhů drobných savců z řádů Soricomorpha, Chiroptera a Rodentia, kteří pocházejí ze západní Afriky a byli odchyceni během pěti expedic do Senegalu, převážně v oblasti Národního parku Niokolo Koba, v letech 2004 - 2007 (přehled viz Tab. 3). Karyotypy několika druhů byly vyšetřeny a popsány vůbec poprvé (*Hipposideros cyclops*, *H. gigas*, *H. ruber*, *H. tephros*, *Eptesicus spp.*, *Scotoecus spp.*, *Pipistrellus spp.*), jiné druhy byly poprvé cytogeneticky studovány na africkém kontinentu (*Rhinopoma hardwickii*) nebo v oblasti západní Afriky (*Epomophorus gambianus*, *Rhinolophus fumigatus*, *Rhinolophus landeri*, *Mops condylurus*). Jednalo se také o vůbec první cytogenetický výzkum letounů na území Senegalu.

U dvou nedeterminovaných druhů rodu *Crocidura* byly zjištěny karyotypy podobné sadám některých bělozubek studovaných v západní Africe. Mezi hlodavci byla dříve publikovaná data potvrzena nálezy na nových lokalitách u druhů se stálým (*Heliosciurus gambianus*, *Praomys daltoni*, *P. rostratus*, *Mus mattheyi*) anebo proměnlivým karyotypem (*Arvicanthis ansorgei*, *Mastomys erythroleucus*, *Rattus rattus*). Na jednom páru autosomů ze sady *Mastomys erythroleucus* byl nalezen heteromorfismus v poloze centromery a také zde byl zjištěn polymorfismus pohlavních chromosomů X a Y. Chromosomové diagnostické rozdíly byly zjištěny mezi dvojicemi druhů z rodů *Gerbilliscus* a *Praomys*.

Neočekávaná proměnlivost byla objevena uvnitř některých nominálních taxonů letounů i mezi nimi. Rod *Hipposideros* byl dosud pokládán za karyotypově velmi konzervativní skupinu a u dříve studovaných druhů byl zjištěn karyotyp se 32 výhradně dvouramennými chromosomy. U některých druhů vyšetřovaných v Senegalu jsem však zjistila sady s vyššími diploidními počty chromosomů ( $2n = 36, 38, 52$ ), které obsahovaly také jednoramenné autosomy. Zjištěné rozdíly mezi karyotypy zkoumaných druhů pavrápenců mohou být vysvětleny Robertsonským procesem spojování jednoramenných autosomů.

U jedinců označených za příslušníky rodu *Pipistrellus* a některých dalších příbuzných rodů (*Eptesicus*, *Scotoecus*) jsem zjistila širokou škálu odlišných karyotypů, které se lišily jak diploidním počtem chromosomů, tak počtem ramen autosomů ( $2n = 28, 30, 32, 34\text{-A}, 34\text{-B}, 36, 38, 46, 48$ ; NFa = 44, 46, 48, 50, 52, 58). Jednotlivé varianty se vyskytovaly v diskrétních stavech a nebyla nalezena žádná heterozygotní konfigurace sady. Proto se zdá, že získané údaje naznačují existenci několika kryptických druhů. U dalších

rodů letounů (*Epomophorus*, *Lissonycteris*, *Micropteropus*, *Rhinolophus*, *Rhinopoma*, *Nycteris*, *Chaerephon*, *Mops*, *Tadarida*, *Scotophilus*) moje výsledky obvykle potvrdily dříve publikované údaje u stejných nebo příbuzných taxonů.

Výsledky získané u letounů nicméně celkově ukazují, že rozsah proměnlivosti karyotypu u tropických taxonů je výrazně větší než v mírném pásmu. Tento fenomén je pravděpodobně spojen s rozdíly v ekologické a sociální struktuře populací a s odlišným evolučním potenciálem zástupců čeledi Vespertilionidae, obývajících tropy a mírné pásmo. Tradiční výzkum karyotypu zůstává stále velmi významným metodickým přístupem ve výzkumu biodiversity a systematiky drobných savců v tropických oblastech.

Tab. 3 Synoptický přehled zjištěných karyotypů u vyšetřovaných druhů. M = metacentrický, SM = submetacentrický, ST = subtelocentrický, A = akrocentrický, D = tečkovitý chromosom.

Řád	Druh	Počet jedinců	2n	NF	NFa	X	Y
Soricomorpha	<i>Crocidura</i> sp. 1	1	cca 40				
	<i>Crocidura</i> sp. 2	1	52	70			
Chiroptera	<i>Epomophorus gambianus</i>	2	36	72	68	SM	M
	<i>Lissonycteris angolensis</i>	1	36	70	66	SM	D
	<i>Micropteropus pusillus</i>	5	36	68	64	M	ST
	<i>Rhinolophus fumigatus</i>	1	58	64	60	ST	D
	<i>Rhinolophus landeri</i>	3	58	68	64	ST	D
	<i>Hipposideros cyclops</i>	1	36	66			
	<i>Hipposideros gigas</i>	2	52	64			
	<i>Hipposideros jonesi</i>	1	cca 38				
	<i>Hipposideros ruber</i>	6	32	64	60	SM	
	<i>Hipposideros tephros</i>	5	32	64	60	SM	SM
	<i>Rhinopoma hardwickii</i>	2	36	72	68	SM	ST
	<i>Nycteris</i> sp.	3	42	84	80	M	SM
	<i>Chaerephon pumilus</i>	2	48	60	56	SM	
	<i>Mops condylurus</i>	2	48				
	<i>Mops</i> sp. a sp. 1	6	48	60	56	SM	A
	<i>Tadarida</i> sp.	10	48	60	56	SM	A
	<i>Scotophilus leucogaster</i>	3	36	54	50	SM	
	<i>Scotophilus viridis</i>	1	cca 34-36				
	<i>Scotophilus</i> sp.	2	36	56	52	SM	D
	<i>Eptesicus</i> sp. 2n = 38	2	38	54	50	SM	D
	<i>Scotoecus hirundo</i>	1	cca 36				
<i>Scotoecus</i> sp.	1	30	50	46	M	D	
<i>Pipistrellus</i> sp. 2n = 28	8	28	54	50	M	SM	
<i>Pipistrellus</i> sp. 2n = 32	1	32	48				
<i>Pipistrellus</i> sp. 2n = 34A	9	34	56	52	M	D	
<i>Pipistrellus</i> sp. 2n = 34B	2	34	52	48	SM		
<i>Pipistrellus</i> sp. 2n = 36	1	36					
<i>Pipistrellus</i> sp. 2n = 46	1	46	62	58	M	D	
<i>Pipistrellus</i> sp. 2n = 48	1	cca 48					
Rodentia	<i>Heliosciurus gambianus</i>	1	cca 40				

<i>Gerbilliscus gambianus</i>	1	52	66			
<i>Gerbilliscus guineae</i>	2	50	68			
<i>Arvicanthis ansorgei</i>	2	62	78			
<i>Mastomys erythroleucus</i>	15	38	58/57	54/53	SM/M	SM/M
<i>Mus mattheyi</i>	3	36	36	34	A	A
<i>Praomys daltoni</i>	29	36	38	34	ST	ST/SM
<i>Praomys rostratus</i>	5	34	34	32	A	A
<i>Rattus rattus</i>	4	38	60	58	A	A

---

## LITERATURA

- Badr F. M. & Badr R.**, 1970: The somatic chromosomes of wild population of rats: numerical polymorphism. *Chromosoma*, **57**: 397-403.
- Baker R. J.**, 1970: Karyotypic trends in bats. In: **Wimsatt W. A. (ed.)** Biology of bats. Vol. 1. *New York, Academic Press*, pp. 65-96.
- Baker R. J. & Bickham J. W.**, 1980: Karyotypic evolution in bats: evidence of extensive and conservative chromosomal evolution in closely related taxa. *Systematic Zoology*, **29**: 239-253.
- Baker R. J., Qumsiyeh M. B. & Hood C. S.**, 1987: Role of chromosomal banding patterns in understanding mammalian evolution. In: **Genoways H. H. (ed.)** Current Mammalogy, Vol. 1. *Plenum Publishing Corporation, New York*. pp. 67-96.
- Baverstock P. R., Adams M., Maxson L. R. & Yosida T. H.**, 1983: Genetic differentiation among karyotypic forms of the black rat, *Rattus rattus*. *Genetics*, **105**: 969-983.
- Benazzou T., Viegas-Péquignot E., Prod'homme M., Lombard M., Petter F. & Dutrillaux B.**, 1984: Phylogénie chromosomique des Gerbillidae. III. Etudes des genres *Tatera*, *Taterillus*, *Psammomys* et *Pachyuromys*. *Annales de Génétique*, **27**: 17-26.
- Bickham J. W. & Baker R.J.**, 1979: Canalization model of chromosomal evolution. In: **Schwartz J. H. & Rollins H. B. (eds.)** Models and methodology in evolutionary theory. *Bulletin of Carnegie Museum*, **13**, pp. 70-84.
- Biltueva L. S., Rogatcheva M. B., Perelman P. L., Borodin P. M., Oda S. I., Koyasu K., Harada M., Zima J. & Graphodatsky A. S.**, 2001: Chromosomal phylogeny of certain shrews of the genera *Crocidura* and *Suncus* (Insectivora). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **39**: 69-76.
- Britton-Davidian J., Catalan J., Granjon L. & Duplantier J.-M.**, 1995: Chromosomal phylogeny and evolution in the genus *Mastomys* (Mammalia, Rodentia). *Journal of Mammalogy*, **76**: 248-262.
- Capanna E., Afework Bekele, Capula M., Castiglia R., Civitelli M. V., Codjia J. T. C., Corti M. & Fadda C.**, 1996: A multidisciplinary approach to the systematics of the genus *Arvicanthis* Lesson, 1842 (Rodentia, Murinae). *Mammalia*, **60**: 677-696.
- Capanna E. & Civitelli M. V.**, 1970: Chromosomal mechanisms in the evolution of

- chiropteran karyotype – chromosomal tables of Chiroptera. *Caryologia*, **23**: 79-111.
- Capanna E. & Civitelli M. V.**, 1971: Karyological analysis of four African populations of *Rattus rattus* (L.); a statement of the problem of chromosomal polymorphism in the black rat. *Bollettino di Zoologia*, **38**: 151-157.
- Capanna E., Civitelli M. V. & Nezer R.**, 1970: The karyotype of the black rat (*Rattus rattus* L.). Another population with a 38-chromosomes complement. *Experientia*, **26**: 422-425.
- Castiglia R., Fadda C., Corti M., Scanzani A., Verheyen W. & Capanna E.**, 2002a: Chromosomal evolution in the African arvicanthine rats (Murinae, Rodentia): comparative cytogenetics of *Lemniscomys* (*L. zebra*, *L. rosalia*, *L. striatus*) and *Arvicanthis dembeensis*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **40**: 223-231.
- Castiglia R., Gormung E. & Corti M.**, 2002b: Cytogenetic analyses of chromosomal rearrangements in *Mus minutoides/musculoides* from North-West Zambia through mapping of the telomeric sequence (TTAGGG)*n* and banding techniques. *Chromosome Research*, **10**: 399-406.
- Civitelli M. V., Castiglia R., Codjia J. T. C. & Capanna E.**, 1995: Cytogenetics of the genus *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae). 1. *Arvicanthis niloticus* from Republic of Benin (West Africa). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **60**: 215-225.
- Codjia J. T. Cl., Civitelli M. V., Bizzoco D. & Capanna E.**, 1996: Les chromosomes de *Mastomys natalensis* et *Mastomys erythroleucus* (Rongeurs, Muridés) du sud Bénin (Afrique de l'Ouest): nouvelles précisions sur la variabilité chromosomique. *Mammalia*, **60**: 299-303.
- Colangelo P., Granjon L., Taylor P. J., Corti M.**, 2007: Evolutionary systematics in African gerbilline rodents of the genus *Gerbilliscus*: Inference from mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **42**: 797-806.
- Dobigny G., Granjon L., Anisikin V., Bâ K. & Volobouev V.**, 2003: A new sibling species of *Taterillus* (Muridae, Gerbillinae) from West Africa. *Mammalian Biology*, **68**: 299-316.
- Dobigny G., Moulin S., Cornette R. & Gautun J.-C.**, 2001: Rodents from Adrar des Iforas, Mali. Chromosomal data. *Mammalia*, **65**: 215-220.
- Dobigny G., Nomao A. & Gautun J.-C.**, 2002: A cytotaxonomic survey of rodents from Niger: implications for systematics, biodiversity and biogeography. *Mammalia*, **66**: 495-523.

- Dobrokhotov B. P.**, 1982: The utilization of electrophoresis of haemoglobins for identification of species of the genus *Mastomys* from West Africa. *Zoologicheskyy Zhurnal*, **61**: 290-294.
- Ducroz J. F., Granjon L., Chevret P., Duplantier J.-M., Lombard M. & Volobouev V.**, 1997: Characterization of two distinct species of *Arvicanthis* (Rodentia: Muridae) in West Africa: cytogenetic, molecular and reproductive evidence. *Journal of Zoology*, **241**: 709-723.
- Dulić B. & Mutere F. A.**, 1973: Comparative study of the chromosomes of some molossid bats from Eastern Africa. *Periodicum Biologorum*, **75**: 61-65.
- Dulić B. & Mutere F. A.**, 1974: The chromosomes of two bats from East Africa: *Rhinolophus clivosus* Cretzschmar, 1828 and *Hipposideros caffer* (Sundevall, 1846). *Periodicum biologorum*, **76**: 31-34.
- Duplantier J.-M., Britton-Davidian & Granjon L.**, 1990: Chromosomal characterization of three species of the genus *Mastomys* in Senegal. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **28**: 289-298.
- Duplantier J.-M. & Granjon L.**, 1992: Liste révisée des Rongeurs du Sénégal. *Mammalia*, **56**: 425-431.
- Duplantier J.-M., Granjon L. & Bâ K.**, 1997: Répartition biogéographique des petits Rongeurs au Sénégal. *Journal of African Zoology*, **111**: 17-26.
- Ford C. E., Hamerton J. L., Sharman G. B.**, 1957: Chromosome polymorphism in the common shrew. *Nature*, **180**: 392-393.
- Gautun J.-C., Sankhon I. & Tranier M.**, 1986: Nouvelle contribution à la connaissance des rongeurs du massif guinéen des monts Nimba (Afrique occidentale). Systématique et aperçu quantitatif. *Mammalia*, **50**: 205-217.
- Gautun J.-C., Tranier M. & Sicard B.**, 1985: Liste préliminaire des rongeurs du Burkina Faso (ex Haute-Volta). *Mammalia*, **49**: 537-542.
- Granjon L., Bâ K., Daouda I. H. & Duplantier J. M.**, 2005: New data on chromosomes from murid Rodents of Benin – The karyotype of *Myomys derooi*. *Mammalia*, **69**: 421-426.
- Granjon L. & Dobigny C.**, 2003: The importance of cytotaxonomy in understanding the biogeography of African rodents: Lake Chad murids as an example. *Mammal Review*, **33**: 77-91.
- Granjon L., Duplantier J.-M., Catalan J. & Britton-Davidian J.**, 1992: Karyotypic data on rodents from Senegal. *Israel Journal of Zoology*, **38**: 263-276.



- Granjon L., Duplantier J.-M., Catalan J., Britton-Davidian J. & Bronner G. N., 1996:** Conspecificity of *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae) from Senegal and South Africa: evidence from experimental crosses, karyology and biometry. *Mammalia*, **60**: 697-706.
- Haiduk M. W., Baker R. J., Robbins L. W. & Schlitter D. A., 1981:** Chromosomal evolution in African Megachiroptera: G- and C-band assessment of the magnitude of change in similar standard karyotypes. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **29**: 221-232.
- Haiduk M. W., Robbins L. W., Robbins R. L. & Schlitter D. A., 1980:** Karyotypic studies of seven species of African megachiropterans (Mammalia: Pteropodidae). *Annals of Carnegie Museum*, **49**: 181-191.
- Harada M. & Kobayashi T., 1980:** Studies on the small mammal fauna of Sabah, east Malaysia. II. Karyological analysis of Some Sabahan Mammals (Primates, Rodentia, Chiroptera). *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University*, **26**: 83-95.
- Harada M., Minezawa M., Takada S., Yenbutra S., Nunpakdee P. & Ohtani S., 1982:** Karyological analysis of 12 species of bats from Thailand. *Caryologia*, **35**: 269-278.
- Hayman R. W. & Hill J. E., 1971:** Order Chiroptera. In: **Meester J. & Setzer H. W. (eds.)**, 1971: The mammals of Africa. An identification manual. *Smithsonian Institution Press, Washington D. C.*, 73 pp.
- Heller K.-G. & Volleth M., 1987:** Taxonomic position of „*Pipistrellus societatis*“ Hill, 1972 and the karyological characteristics of the genus *Eptesicus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **22**: 65-77.
- Hillis, D. M., Moritz, C., Mable, B. K. (eds.)**, 1996: Molecular systematics. 2<sup>nd</sup> ed. *Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts*.
- Howard P., Wangari E. & Rakotoarisoa N., 2007:** UNESCO/IUCN joint monitoring mission to Niokola-Koba National Park, Senegal. *World Heritage Comittee, 31st session, Christchurch New Zealand: www.worldheritage.org.* (cit. 21. 8. 2007)
- Hsu T. C. & Benirschke K., 1967 až 1977:** An atlas of mammalian chromosomes, Vols. 1-10. *Springer Verlag, Berlin – Heidelberg – New York*.
- Hubert B., Adam F. & Poulet A., 1973:** Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. *Mammalia*, **37**: 76-87.

- Hubert B., Meylan A., Petter F., Poulet A. & Tranier M.**, 1983: Different species in genus *Mastomys* from western, central and southern Africa (Rodentia, Muridae). *Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale, Science Zoologiques*, **237**: 143-148.
- Hutterer R.**, 2005: Order Soricomorpha. In: **Wilson D. E. & Reeder D. A. M. (eds.)** Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. *The John Hopkins University Press, Baltimore*, pp. 220-311.
- Jotterand M.**, 1972: Le polymorphisme chromosomique des *Mus* (Leggadas) africains. Cytogénétique, zoogéographie, évolution. *Revue Suisse de Zoologie*, **79**: 287-359.
- Jotterand-Bellomo M.**, 1984: New developments in vertebrate cytotaxonomy. VII. Les chromosomes des rongeurs (ordre Rodentia Bowdich, 1821). *Genetica*, **64**: 3-64.
- Jotterand-Bellomo M.**, 1986: Le genre *Mus* africain, un exemple d'homogénéité caryotypique: étude cytogénétique de *Mus minutoides/musculoides* (Côte d'Ivoire) de *M. setulosus* (République Centrafricaine) et de *M. mattheyi* (Burkina Faso). *Cytogenetics and Cell Genetics*, **42**: 99-104.
- Jotterand-Bellomo M.**, 1988: Chromosome analysis of five specimens of *Mus bufo-triton* (Muridae) from Burundi (Africa): three cytogenetic entities, a special type of chromosomal sex determinaton, taxonomy, and phylogeny. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **48**: 88-91.
- Kane K.**, 2006: The Gambia and Senegal. 3<sup>rd</sup> edition. *Lonely Planet Publications Pty Ltd.* 328 pp.
- King M.**, 1993: Species evolution: the role of chromosome change. *Cambridge University Press*.
- Kingdon, J.**, 1997. **The Kingdon field guide to African mammals.** *Academic Press, San Diego*.
- Lavrenchenko L. A., Likhnova O. P., Baskevich M. I. & Afework Bekele**, 1998: Systematics and distribution of *Mastomys* (Muridae, Rodentia) from Ethiopia, with the description of a new species. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **63**: 37-51.
- Lee T. E., Jr., Bickham J. W. & Schlitter D. A.**, 1989: Karyotype of two nycterid bats from Somalia. *Mammalia*, **53**: 120-121.
- Levan A., Fredga K. & Sandberg A. A.**, 1964: Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, **52**: 201-220.
- Loiseau A., Konečný A., Galan M., Bryja J., Cosson F. & Brouat C.**, 2007: New polymorphic microsatellite loci for rodents of the genus *Mastomys* using PCR

- multiplexing, and cross-species amplification in *Myomys* and *Praomys*. *Molecular Ecology Notes*, **7**: 684-687.
- Macgregor H.C.**, 1993: An introduction to animal cytogenetics. *Chapman & Hall, London*.
- Maddalena T.**, 1990: Systématique, évolution et biogéographie des Musaraignes Afrotropicales et Paléarctiques de la sous-famille des Crocidurinae: une approche génétique. *Ph.D. dissertation, University of Lausanne, Lausanne*.
- Maddalena T. & Ruedi M.**, 1994: Chromosomal evolution in the genus *Crocidura* (Insectivora: Soricidae). In: **Merritt J. F., Kirkland G. L., Jr. & Rose R. K. (eds.)** Advances in the Biology of Shrews. *Special Publications of Carnegie Museum of Natural History*, **18**, pp. 335-344.
- Matthey R.**, 1955: Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae: problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. *Revue Suisse de Zoologie*, **62**: 163-206.
- Matthey R.**, 1958: Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia). *Acta tropica*, **15**: 97-117.
- Matthey R.**, 1964: Analyse caryologique de 5 espèces de Muridae africains (Mammalia, Rodentia). *Mammalia*, **28**: 403-418.
- Matthey R.**, 1965: Etudes cytogénétique sur des Murinae africains appartenant aux genres *Arvicanthis*, *Praomys*, *Acomys* et *Mastomys* (Rodentia). *Mammalia*, **29**: 228-249.
- Matthey R.**, 1966a: Cytogénétique et taxonomie des rats appartenant au sous-genre *Mastomys* Thomas (Rodentia – Muridae). *Mammalia*, **30**: 105-119.
- Matthey R.**, 1966b: Le polymorphisme chromosomique des *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus. *Revue Suisse de Zoologie*. **73**: 585-607.
- Matthey R.**, 1966c: Nouvelles contributions à la cytogénétique des *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. *Experientia*, **22**: 400.
- Matthey R.**, 1966d: Une inversion péricentrique à l'origine d'un polymorphisme chromosomique non-robertsonien dans une population de *Mastomys* (Rodentia-Murinae). *Chromosoma*, **18**: 188-200.
- Matthey R.**, 1969: Chromosomes de Gerbillinae. Genres *Tatera* et *Taterillus*. *Mammalia*, **33**: 522-528.
- Matthey R. & Petter F.**, 1970: Etude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de République Centrafricaine (Rongeurs,

- Gerbillidae). *Mammalia*, **34**: 585-597.
- McBee K., Bickham J. W., Yenbutra S., Nabhitabhata J. & Schlitter D. A.**, 1986: Standard karyology of nine species of vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Thailand. *Annals of Carnegie Museum*, **55**: 95-116.
- McBee K.M., Schlitter D.A., Robbins R.L.**, 1987: Systematics of African bats of the genus *Eptesicus* (Mammalia: Vespertilionidae). 2. Karyotypes of African species and their generic relationships. *Annals Carnegie Museum*, **56**: 213-222.
- Meester J. & Setzer H. W. (eds.)**, 1971: The mammals of Africa. An identification manual. *Smithsonian Institution Press, Washington D. C.*
- Meylan A.**, 1971: Chromosomes de Soricidés de Côte d'Ivoire (Mammalia, Insectivora). *Revue Suisse de Zoologie*, **78**: 603-613.
- Meylan A. & Vogel P.**, 1982: Contribution à la cytotaxonomie de Soricidés (Mammalia, Insectivora) de l'Afrique occidentale. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **34**: 83-92.
- Musser G. G. & Carleton M. D.**, 1993: Family Muridae. In: **Wilson D. E. & Reeder D. A. M. (eds.)** Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. *Washington, D. C.: Smithsonian Press*, pp. 501-755.
- Musser G. G. & Carleton M. D.**, 2005: Superfamily Muroidea. In: **Wilson D. E. & Reeder D. A. M. (eds.)** Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. *The John Hopkins University Press, Baltimore*, pp. 894-1531.
- Nagorsen D. W., Eger J. L. & Peterson R. L.**, 1976: Somatic chromosomes of three African species of bats (Chiroptera), *Scotoecus hindei*, *Tadarida aegyptiaca* and *Tadarida bemmeleni*. *Mammalian Chromosomes Newsletter*, **17**: 9-11.
- Nicolas V., Verheyen E., Verheyen W., Hulselmans J., Dillen M., Akpatou B., Dudu A., Wendelen W. & Colyn M.**, 2005: Systematics of African lowland rainforest *Praomys* (Rodentia, Muridae) based on molecular and craniometrical data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **145**: 539-553.
- O'Brien S. J., Menninger J. C. & Nash W. G. (eds.)**, 2006: Atlas of mammalian chromosomes. *Wiley & Sons, Inc.*
- O'Brien S. J., Menotti-Raymond M., Murphy W. J., Nash W. G., Wienberg J., Stanyon R., Copeland N. G., Jenkins N. A., Womack J. E. & Marshall Graves J. A.**, 1999: The promise of comparative genomics in mammals. *Science*, **286**: 458-481.
- Orlov V. N. & Bulatova N. Š.**, 1983: Sravnitel'naja citogenetika i kariosistematika mlekopitajuščich. *Nauka, Moskva*.

- Peterson R. L. & Nagorsen D. W.**, 1975: Chromosomes of fifteen species of bats (Chiroptera) from Kenya and Rhodesia. *Life Sciences Occasional Papers*, **27**: 1-14.
- Petit D., Couturier J., Viegas-Péquignot E., Lombard M., Dutrillaux B.**, 1984: Très grande similitude entre le caryotype ancestral des écureuils (Rongeurs) et celui des Primates et des Carnivores. *Annales de Génétique*, **27**: 201-212.
- Petit D., Dutrillaux B.**, 1985: Chromosomal phylogeny of the 7 species of Sciurinae. *Annales de Génétique*, **28**: 13-18.
- Petter F.**, 1971: Nouvelles méthodes en systématique des Mammifères: cytotaxonomie et élevage. *Mammalia*, **35**: 351-357.
- Petter F., Adam F. & Hubert B.**, 1971: Présence au Senegal de *Mus mattheyi* F. Petter, 1969. *Mammalia*, **35**: 346-347.
- Pretel M. A. & Diaz de la Guardia G. R.**, 1978: Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in *Rattus rattus* ssp. *frugivorus* (Rafinesque, 1814) (Rodentia, Muridae). *Experientia*, **34**: 325-327.
- Primus A., Harvey J., Guimondou S., Mboumba S., Ngangui R., Hoffmann F., Baker R. & Porter C. A.**, 2006: Karyology and chromosomal evolution of some small mammals inhabiting the rainforest of the Rabi Oil Field, Gabon. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, **12**: 371-382.
- Qumsiyeh M. B. & Baker R.**, 1985: G- and C-banded karyotypes of the Rhinopomatidae (Microchiroptera). *Journal of Mammalogy*, **66**: 541-544.
- Qumsiyeh M. B., Owen R. D. & Chesser R. K.**, 1988: Differential rates of genic and chromosomal evolution in bats of the family Rhinolophidae. *Genome*, **30**: 326-335.
- Rautenbach I. L.**, 1986: Karyotypical variation in Southern African Rhinolophidae (Chiroptera) and non-geographic morphometric variation in *Rhinolophus denti* Thomas, 1904. *Cimbebasia*, **8**: 129-139.
- Ray-Chaudhuri S. P. & Pathak S.**, 1966: Studies on the chromosomes of bats: list of worked out Indian species of Chiroptera. *Mammalian Chromosome Newsletter*, **22**: 206.
- Ray-Chaudhuri S. P., Pathak S. & Sharma T.**, 1968: Chromosomes and affinities of Pteropidae (Megachiroptera) and Rhinopomatidae (Microchiroptera). *The Nucleus*, **1968**: 96-101.
- Reumer J. W. F. & Meylan A.**, 1986: New developments in vertebrate cytotaxonomy. IX. Chromosome numbers in the order Insectivora (Mammalia). *Genetica*, **70**: 119-151.
- Robbins C. B.**, 1974: Comments on the taxonomy of the West African *Taterillus*

- (Rodentia, Cricetidae) with the description of a new species. *Proceedings of the Biological Society in Washington*, **87**: 395-403.
- Robbins C. B.**, 1978: Taxonomic identification and history of *Scotophilus nigrita* (Schreber) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy*, **59**: 212-213.
- Robbins C. B., Krebs J. W. & Johnson K. M.**, 1983: *Mastomys* (Rodentia: Muridae) species distinguished by hemoglobin pattern differences. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **32**: 624-630.
- Robbins L.W. & Baker R. J.**, 1978: Karyotypic data for African mammals, with a description of an in vivo bone marrow technique. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, **6**: 188-210.
- Robinson T. J.**, 2001: The comparative cytogenetics of African small mammals in perspective. Status, trends and bibliography. In: **Denys Ch., Granjon L. & Poulet A. (eds.)** African small mammals. *Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Symposium on African Small Mammals, Paris, July 1999*. IRD Editions, Paris, pp. 185-214.
- Rosevear D. R.**, 1965: The bats of West Africa. *British Museum (Natural History)*, London.
- Rosevear D. R.**, 1969: The rodents of West Africa. *British Museum (Natural History)*, London.
- Ruedas L. A., Lee T. E., Jr., Bickham J. W. & Schlitter D. A.**, 1990: Chromosomes of five species of vespertilionid bats from Africa. *Journal of Mammalogy*, **71**: 94-100.
- Seabright M.**, 1971: A rapid banding technique for human chromosomes. *Lancet*, **2**: 971-972.
- Schlitter D. A., Hutterer R., Maddalena T. & Robbins L. W.**, 1999: New karyotypes of shrews (Mammalia: Soricidae) from Cameroon and Somalia. *Annals of Carnegie Museum*, **68**: 1-14.
- Schlitter D. A., Rautenbach I. L. & Wolhuter D. A.**, 1980: Karyotypes and morphometrics of two species of *Scotophilus* in South Africa (Mammalia: Vespertilionidae). *Annals of the Transvaal Museum*, **32**: 231-240.
- Sicard B., Catalan J., Ag'Atteynine S., Abdoulaye D. & Britton-Davidian J.**, 2004: Effects of climate and local aridity on the latitudinal and habitat distribution of *Arvicanthis niloticus* and *Arvicanthis ansorgei* (Rodentia, Murinae) in Mali. *Journal of Biogeography*, **31**: 5-18.
- Sicard B., Tranier M. & Gautun J.-C.**, 1988: Un rongeur nouveau du Burkina-Faso (ex

- Haute-Volta): *Taterillus petteri*, sp. nov. (Rodentia, Gerbillidae). *Mammalia*, **52**: 187-198.
- Simmons N. B.**, 2005: Order Chiroptera. In: **Wilson D. E. & Reeder D. A. M. (eds.)** Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. *The John Hopkins University Press, Baltimore*, pp. 312-529.
- Smith S. A., Bickham J. W. & Schlitter D. A.**, 1986: Karyotypes of eleven species of molossid bats from Africa (Mammalia: Chiroptera). *Annals of Carnegie Museum*, **55**: 125-136.
- Sreepada K. S., Naidu K. N. & Gururaj M. E.**, 1993: Trends of karyotypic evolution in the genus *Hipposideros* (Chiroptera: Mammalia). *Cytobios*, **75**: 49-57.
- Stitou S., Diaz de la Guardia R., Jimenez R. & Burgos M.**, 2000: Inactive ribosomal cistrons are spread throughout the B chromosomes of *Rattus rattus* (Rodentia, Muridae). Implications for their origin and evolution. *Chromosome Research*, **8**: 305-311.
- Sumner A. T.**, 1972: A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Experimental Cell Research*, **75**: 304-306.
- Sumner A. T.**, 1990: Chromosome banding. *Unwin Hyman, London*.
- Thorington R. W., Jr. & Hoffmann R. S.**, 2005: Family Sciuridae. In: **Wilson D. E. & Reeder D. A. M. (eds.)** Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. *The John Hopkins University Press, Baltimore*. pp. 754-818.
- Tranier M.**, 1974: Polymorphisme chromosomique multiple chez des *Taterillus* du Niger (Rongeurs, Gerbillidés). *Compte Rendus de l'Académie Des Sciences, Paris*, **276**: 3347-3350.
- Tranier M., Hubert B. & Petter F.**, 1973: *Taterillus* de l'ouest du Tchad et du nord du Cameroun (Rongeurs, Gerbillides). *Mammalia*, **37**: 637-641.
- VandeBerg J. L. & Marshall Graves J. A. (Eds.)**, 1998: Comparative gene mapping. *ILAR Journal*, **39**.
- Venturi F. P., Chimimba C. T., van Aarde R. J. & Fairal N.**, 2004: The distribution of two medically and agriculturally important cryptic rodent species, *Mastomys natalensis* and *M. coucha* (Rodentia: Muridae) in South Africa. *African Zoology*, **39**: 235-245.
- Veyrunes F., Britton-Davidian J., Robinson T. J., Calvet E., Denys Ch. & Chevret P.**,

- 2005: Molecular phylogeny of the African pygmy mice, subgenus *Nannomys* (Rodentia, Murinae, *Mus*): Implications for chromosomal evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **36**: 358-369.
- Veyrunes F., Catalan J., Sicard B., Robinson T. J., Duplantier J.-M., Granjon L., Dobigny G. & Britton-Davidian J.**, 2004: Autosomal and sex chromosome diversity among the African pygmy mice, subgenus *Nannomys* (Murinae; *Mus*). *Chromosome Research*, **12**: 369-382.
- Viegas-Péquignot E., Dutrillaux B., Prod'homme M. & Petter F.**, 1983: Chromosomal phylogeny of Muridae: a study of 10 genera. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **35**: 269-278.
- Volleth M., Bronner G., 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. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **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.**, 1989: Chromosome studies in three genera of Australian vespertilionid bats and their systematic implications. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **54**: 215-222.
- Volobouev V. T., Aniskin V. M., Lecompte E. & Ducroz J. F.**, 2002a: Patterns of karyotype evolution in complexes of sibling species within three genera of African murid rodents inferred from the comparison of cytogenetic and molecular data. *Cytogenetic and Genome Research*, **96**: 261-275.
- Volobouev V. T., Aniskin V. M., Sicard B., Dobigny G., Granjon L.**, 2007: Systematics and phylogeny of West African gerbils of the genus *Gerbilliscus* (Muridae: Gerbillinae) inferred from comparative G- and C-banding chromosomal analyses. *Cytogenetic and Genome Research*, **116**: 269-281.
- Volobouev V. T., Ducroz J. F., Aniskin V. M., Britton-Davidian J., Castiglia R., Dobigny G., Granjon L., Lombard M., Corti M., Sicard B. & Capanna E.**, 2002b: Chromosomal characterization of *Arvicanthis* species (Rodentia, Murinae)



- from western and central Africa: implications for taxonomy. *Cytogenetic and Genome Research*, **96**: 250-260.
- Volobouev V. T., Gautun J.-C., Sicard B., Tranier M.**, 1996: The chromosome complement of *Acomys* spp. (Rodentia, Muridae) from Oursi, Burkina Faso – the ancestral karyotype of the *cahirinus-dimidiatus* group? *Chromosome Research*, **4**: 526-530.
- Volobouev V. T., Hoffman A., Sicard B. & Granjon L.**, 2001: Polymorphism and polytypy for pericentric inversions in 38-chromosome *Mastomys* (Rodentia, Murinae) and possible taxonomic implications. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **92**: 237-242.
- Volobouev V., Viegas-Péquignot E., Lombard M., Petter F., Duplantier J.-M. & Dutrillaux B.**, 1988: Chromosomal evidence for a polytypic structure of *Arvicanthis niloticus* (Rodentia, Muridae). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **26**: 276-285.
- Warner J. W., Patton J. L., Gardner A. L. & Baker R. J.**, 1974: Karyotypic analyses of twenty-one species of molossid bats (Molossidae: Chiroptera). *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, **16**: 165-176.
- Wilson D.E. & Reeder D.M. (eds.)**, 2005: Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. *The John Hopkins University Press, Baltimore*.
- World Conservation Monitoring Centre of the United Nations Environment Programme (UNEP-WCMC)**, 2004: Species Data (unpublished, September 2004). <http://www.unep-wcmc.org>, Cambridge, England: UNEP-WCMC. (cit. 21. 8. 2007)
- Yong H. S.**, 1969: Karyotypes of Malayan rats. *Chromosoma*, **27**: 245-267.
- Yosida T. H.**, 1980: Segregation of karyotypes in the F2 generation of the hybrids between Mauritius and Oceanian type black rats with a note on their litter size. *Proceedings of the Japanese Academy*, **56**: 557-561.
- Yosida T. H.**, 1985: Chromosomal and biochemical evolution in the genus *Rattus*. *Acta Zoologica Fennica*, **170**: 7-14.
- Yosida T. H., Nakamura A. & Fukaya T.**, 1965: Chromosomal polymorphism in *Rattus rattus* L. collected in Kusudomari and Misima. *Chromosoma*, **16**: 70-76.
- Yosida T. H. & Sagai T.**, 1973: Similarity of Giemsa banding patterns of chromosomes in several species of the genus *Rattus*. *Chromosoma*, **41**: 93-101.
- Zima J.**, 1978: Chromosome characteristics of Vespertilionidae from Czechoslovakia.

- Acta Scientiarum Naturalium Brno*, **12**: 1-38.
- Zima J.**, 1993: Comparative cytogenetics of Palaearctic mammals. *Folia Zoologica*, **42**: 97-104.
- Zima J. & Horáček I.**, 1985: Synopsis of karyotypes of vespertilionid bats (Mammalia: Chiroptera). *Acta Universitatis Carolinae – Biologica 1981*, 311-329.
- Zima J., Lukáčová L. & Macholán M.**, 1998: Chromosomal evolution in shrews. In: **Wójcik, J. M. & Wolsan M. (eds.)** Evolution of shrews. *Polish Academy of Sciences, Białowieża, Poland*, pp. 175-218.
- Zima J., Macholán M., Munclinger P., Piálek J.**, 2004: Genetické metody v zoologii. *Nakladatelství Karolinum, Praha*.
- Zima J., Volleth M., Horáček I., Červený J., Červená A., Průcha K. & Macholán M.**, 1992a: Comparative karyology of rhinolophid bats (Chiroptera: Rhinolophidae). In: **Horáček I. & Vohralík V.** Prague Studies in Mammalogy. *Praha, Karolinum – Charles University Press*, pp. 229-236.
- Zima J., Volleth M., Horáček I., Červený J., Macholán M.**, 1992b: Karyotypes of two species of bats, *Otonycteris hemprichi* and *Pipistrellus trautsoni* (Chiroptera, Vespertilionidae). In: **Horáček I. & Vohralík V.** Prague Studies in Mammalogy. *Praha, Karolinum – Charles University Press*, pp. 237-242.