

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Doubravka Velenská

**Systematika a biogeografie užovek rodu *Platyceps* se zvláštním důrazem na druhy
Blízkého a Středního Východu**

**Systematics and biogeography of the genus *Platyceps* with special emphasis on the
Middle Eastern species**

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Jiří Šmíd, Ph. D.

Praha, 2021

Poděkování

Ráda bych zde poděkovala především svému školiteli Mgr. Jiřímu Šmídovi, Ph. D. za nekonečnou trpělivost, velmi cenné rady a zasvěcení do všech tajů fylogeneze. Jeho vřelý přístup a podpora byli pohonem a zároveň motivací při získávání dat a psaní této práce.

Dále bych ráda poděkovala všem, kteří mi poskytli genetický materiál, konkrétně Danielovi Jablonskimu, Danielu Fryntovi, Salvadoru Carranzovi, Jiřímu Moravcovi, Tomáši Mazuchovi, Robertu Sindacovi, Karin Tamar, Shai Meirimu, Guntheru Köhlerovi a Zuhairu Amrovi.

Dále bych ráda poděkovala své rodině a kamarádům za podporu nejen během psaní této práce, ale také během celého studia.

Prohlášení

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

V Praze, 11. 08. 2021

Podpis

Abstrakt

Rod *Platyceps* patří k jedné z nejstarších linií podčeledi Colubrinae (Serpentes, Colubridae). I přes to, že byl rod často zařazován do fylogenetických studií čeledi Colubridae, nejsou fylogenetické vztahy mezi jednotlivými druhy dosud uspokojivě rozřešeny. Hlavní vinu nese nedostatečné pokrytí druhů v genetických analýzách. V této práci jsem analyzovala 90 jedinců z celkem čtrnácti druhů, z nichž některé druhy nebyly v žádné předchozí analýze zastoupeny. Celkově jsme osekvenovala čtyři mitochondriální (12S rRNA, cyt b, COI, ND4) a dva jaderné (cmos, NT3) geny, což mi umožnilo získat obsáhlou fylogenezi rodu. Moje výsledky potvrzují monofýlii rodu a zároveň ho rozdělují do tří velkých kladů – Indický klad (*P. bholanathi*, *P. gracilis*, *P. ladacensis*, *P. ventromaculatus* a *P. sp_central_asia*), Západoasijský klad (*P. karelini*, *P. rogersi*, *P. saharicus* a *P. rhodorachis*) a Disperzní klad (*P. plinii*, *P. josephi*, *P. florulentus*, *P. taylori*, *P. najadum*, *P. collaris*, *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P. sinai*, *P. variabilis*). K velkým změnám došlo u několika druhů. Zatímco *Platyceps thomasi* vychází jako barevná forma *P. variabilis*, poddruh *P. variabilis manseri* naopak povyšuje na samostatný druh. *Platyceps atayevi* a *Platyceps schmidtleri* byly recentně povýšeny z poddruhů *P. najadum* na samostatné druhy. Moje výsledky však toto vyčlenění nepodporují a znova vrací oba druhy na poddruhovou úroveň. Poslední takováto změna nastala u druhu *P. insulanus*, který byl poprvé zařazen do fylogenetické studie a vychází jako *P. rhodorachis*. Druh *P. rhodorachis* taktéž prochází výraznými změnami, dle mých výsledků k tomuto druhu náleží jedinci z jižního Íránu, východního Turecka, ostrova Astola ležícího u pobřeží Pákistánu, Spojených arabských emirátů, Ománu, Jemenu, Džibutska a Somálska. Naopak jedinci ze severního Íránu, Turkmenistánu, Uzbekistánu, Kyrgyzstánu a Afghánistánu vycházejí jako jiný samostatný druh, který se mi nepodařilo morfologicky přiřadit k žádnému známému taxonu. V Pákistánu se dle mých výsledků vyskytují pouze dva druhy z pěti dnes uznávaných. Na základě morfologie byly určeny jako *P. ventromaculatus* a *P. ladacensis*. Divergence rodu proběhla před 19 miliony lety, biogeografický původ rodu však nebylo možné spolehlivě určit. Druhy ze Západoasijského kladu mají původ v Asii, odkud se přes Arabský poloostrov dostaly až do Afriky. Původ druhů *P. najadum*, *P. collaris*, *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P. sinai* a *P. variabilis* leží v Levantě, odkud se tedy rozšířily na západ do Evropy či na jihovýchod na Arabský poloostrov.

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

Abstract

The colubrids genus *Platyceps* has been included in several phylogenetic studies of the family Colubridae, however the phylogenetic relationships between its species still remain unresolved. The major problem is an insufficient coverage of species in genetic analyses. In this study, I analyse 90 specimens of fourteen *Platyceps* species to shed more light on the evolutionary history of the genus. Some of the species have never been included in such a genetic analysis before. The phylogeny is based on a combination of four mitochondrial (12S rRNA, cytb, COI, ND4) and two nuclear (cmos, NT3) markers. My results confirm the genus as monophyletic and divide it into three major clades – the Indian clade (*P. bholanathi*, *P. gracilis*, *P. ladacensis*, *P. ventromaculatus* a *P. sp_central_asia*), the West Asian clade (*P. karelini*, *P. rogersi*, *P. saharicus* a *P. rhodorachis*) and the Dispersive clade (*P. plinii*, *P. josephi*, *P. florulentus*, *P. taylori*, *P. najadum*, *P. collaris*, *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P. sinai*, *P. variabilis*). According to the results, the phylogenetic positions of several species differ considerably compared to previously published studies. The species *Platyceps thomasi* appears to be just a colour morph variation of *Platyceps variabilis*. *Platyceps variabilis manseri*, on the other hand, emerges as a distinct species. *Platyceps atayevi* and *Platyceps schmidtleri* were recently promoted to species instead of subspecies of *Platyceps najadum*. My results do not support this statement. Last such change applies to *Platyceps insulanus*, this species was included in phylogenetic analyse for the first time and is genetically identical to *Platyceps rhodorachis*. The status and distribution of *Platyceps rhodorachis* differs substantially from what we used to think. According to my results, only specimens from southern Iran, eastern Turkey, Astola Island, United Arab Emirates, Oman, Yemen, Djibouti and Somaliland belong to this species. Specimens from northern Iran, Turkmenistan, Uzbekistan, Kyrgyzstan and Afghanistan belong to another species which I was not able to identify only by morphological features. My results also show that there are just two species in Pakistan instead of five nowadays recognized. These species were determined as *Platyceps ventromaculatus* and *Platyceps ladacensis* according to their morphological features. The time of the *Platyceps* crown divergence is estimated to 19 million years ago, but the geographical origin of the genus could not be determined. Species from the West Asian clade originated in Asia from where they dispersed through the Arabian Peninsula to Africa. The origin of the species *P. najadum*, *P. collaris*, *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P.*

sinai and *P. variabilis* lies in the Levant, from where they spread to Europe in the west and the Arabian Peninsula in the southeast.

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

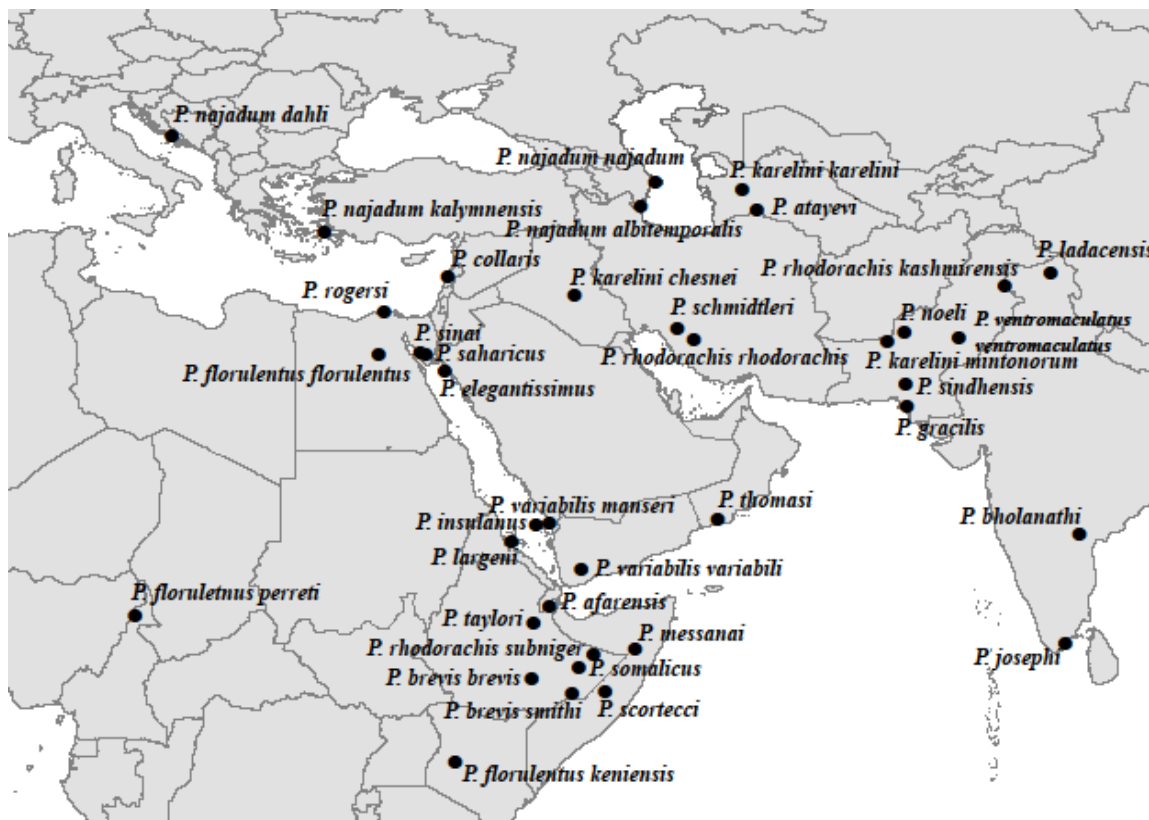
Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Fylogeneze	1
1.2. Biogeografie.....	6
1.2.1 Rody s podobným areálem rozšíření	9
1.3. Cíle práce	12
2. Materiál a metodika.....	13
2.1. Materiál	13
1.2. Izolace DNA.....	14
2.3. PCR a elektroforéza	15
2.4 Alignment.....	16
2.5 Fylogenetické analýzy.....	17
2.5.1 Maximální věrohodnost.....	17
2.5.2 Bayesovská analýza.....	17
2.5.3 Kalibrovaný strom.....	17
2.5.4 Biogeografická analýza	18
3. Výsledky	19
3.1 Fylogenetické analýzy.....	19
3.1.1 Indický klad.....	19
3.1.2 Západoasijský klad.....	19
3.1.3 Disperzní klad	20
3.2 Kalibrovaný strom.....	24
3.3 Biogeografie.....	25
4. Diskuze a závěr	26
4.1 Disperzní klad	26
4.2 Západoasijský klad.....	27
4.3 Indický klad.....	29
4.4 Historická biogeografie	30
4.5 Závěr	31
5. Zdroje.....	33
6. Přílohy.....	40

1. Úvod

1.1. Fylogeneze

Fylogeneze rodu je velmi nejasná. Momentálně k rodu náleží 27 druhů (Uetz, Freed, and Hošek 2021), o fylogenetických vztazích většiny z nich však víme velmi málo. Je to způsobené tím, že i přes to, že jsou zástupci rodu často součástí velkých fylogenetických analýz (Schätti and Utiger 2001; Schätti 2004; Nagy et al. 2004; Pyron et al. 2011; Pyron, Burbrink, and Wiens 2013; Zheng and Wiens 2016; Tonini et al. 2016; Tamar et al. 2016; Zaher et al. 2019), počet taxonů v nich zastoupených je velmi nízký (6 – 11). Problémem je i fakt, že většina nových analýz pracuje s již dříve publikovanými daty a tím pádem i se stejnými druhy, tudíž o většině druhů nemáme v tomto směru žádné informace. Například oblast Afrického rohu, kde se vyskytuje nejvíce taxonů rodu, je v analýzách zastoupena pouze druhem *P. florulentus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827). To může způsobit i nesprávné přiřazení tohoto druhu k druhům geneticky více vzdáleným.



Obr. 1 – Typové lokality taxonů rodu *Platyceps*. Mapa nezahrnuje druh *Platyceps plinii* neboť jeho typová lokalita není známá.

Platyceps rhodorachis (Jan, 1865) je zahrnut ve všech výše uvedených analýzách. V šesti z nich vychází jako sesterský druh *P. rogersi* (Anderson, 1893) (Schätti and Utiger 2001; Schätti 2004; Pyron et al. 2011; Pyron et al. 2013; Tamar et al. 2016; Zaher et al. 2019), ve dvou jako druh na bázi rodu, sesterský ke všem ostatním (Nagy et al. 2004; Tonini et al. 2016). Podle Zheng and Wiens (2016) se jedná o druh sesterský k taxonu označenému *karelini* 2. Postavení sesterského kladu *P. rhodorachis*-*P. rogersi* se také liší. Buď se jedná o skupinu sesterskou ke zbylým druhům (Pyron et al. 2013; Tamar et al. 2016) (stejná situace je u kladu *P. rhodorachis*-*P. karelini* 2 (Zheng and Wiens 2016)), či jde o skupinu vnitřní s různým postavením (Schätti and Utiger 2001; Schätti 2004; Pyron et al. 2011; Zaher et al. 2019).

Jedinou prací, kde je zastoupen *P. rogersi* a není v sesterském postavení k *P. rhodorachis* je Nagy et al. (2004), kde vychází jako sesterský druh k *P. karelini* (Brandt, 1838). Jak již bylo uvedeno výše, v této analýze vychází *P. rhodorachis* jako sesterský druh ke zbylým druhům, *P. rogersi*-*P. karelini* jsou pak první oddělenou skupinou z tohoto velkého kladu (Nagy et al. 2004).

Platyceps karelini není zastoupen jen v jedné analýze (Schätti and Utiger 2001). V ostatních pracích je její postavení velmi rozdílné. Schätti (2004) ji uvádí jako sesterskou kladu ((*najadum-collaris*)-(ventromaculatus-elegantissimus)), podobné je to u Tamar et al. (2016), kde vychází jako sesterská skupině (*florulentus*-(*najadum-collaris*)). Podle Pyron et al. (2011) je sesterská druhu *P. florulentus* a spolu tvoří sesterskou skupinu ostatním druhům. Pyron et al. (2013) i Zheng and Wiens (2016) ji přiřazují jako sesterskou ke kladu ((ventromaculatus-najadum)-(florulentus-collaris)). Dle Tonini et al. (2016) jde o první oddělený druh po druhu *P. rhodorachis* a nakonec Zaher et al. (2019) ji dává do sesterského vztahu s *P. ventromaculatus* (Gray, 1834) a spolu jsou sesterské ke zbytku rodu. Zheng and Wiens (2016) uvádějí ještě taxon označený *Platyceps karelini* 2, který je dle přiložených tabulek shodný s druhem *P. rogersi* v práci Pyron et al. (2013) a tudíž stejně jako on vychází jako sesterský *P. rhodorachis*.

Postavení *Platyceps variabilis* (Boulenger, 1905) je naproti tomu velmi stabilní, neboť ve všech pracích ve kterých se vyskytuje (Schätti 2004; Tonini et al. 2016; Zaher et al. 2019) vychází jako sesterský druh *P. florulentus*. Spolu tvoří buď sesterskou skupinu ostatním

druhům (Schätti 2004), či pouze druhu *P. elegantissimus* (Günther, 1878) (Tonini et al. 2016; Zaher et al. 2019).

Platyceps collaris (Müller, 1878) se vyskytuje ve všech analýzách, ale ne vždy pod tímto názvem. Nagy et al. (2004) a Zaher et al. (2019) jej označují jako *Platyceps rubriceps* (Venzmer, 1919), což je mladší synonymum tohoto druhu (Schätti, Baran, and Maunoir 2001). Zaher et al. (2019) nicméně uvádí druhy oba, které vycházejí v sesterském vztahu a dle délky větví jsou prakticky totožné. Nejčastěji vychází *P. collaris* jako sesterský druh *P. najadum* (Eichwald, 1831) (Schätti and Utiger 2001; Schätti 2004; Pyron et al. 2011; Tamar et al. 2016; Tonini et al. 2016). Nagy et al. (2004) zpracoval data dvěma metodami – maximální věrohodnosti a maximální parsimonie. A právě postavení *P. collaris* je to jediné, v čem se liší. Při použití maximální věrohodnosti vychází *P. collaris* jako sesterský druhu *P. florulentus* a k nim je sesterská dvojice *P. atayevi*-*P. najadum*, při použití maximální parsimonie vychází tento klad (*P. florulentus*-(*P. rubriceps*(*P. atayevi*-*P. najadum*))). Sesterský vztah *P. collaris* a *P. florulentus* podporují i Pyron et al. (2013) a Zheng and Wiens (2016), tato dvojice je pak sesterskou k *P. najadum*-*P. ventromaculatus*.

Platyceps florulentus je dalším druhem vyskytujícím se ve všech analýzách. Jak již bylo zmíněno výše, může vycházet jako sesterský k druhu *P. variabilis* (Schätti 2004; Tonini et al. 2016; Zaher et al. 2019) či k druhu *P. karelini* (Pyron et al. 2011). V ostatních analýzách vychází jako sesterský k *P. rhodorachis*-*P. rogersi* (Schätti and Utiger 2001) či se nachází v blízkosti druhu *P. collaris*, jak bylo popsáno výše. Podle Tamar et al. (2016) jde o druh sesterský dvojici *P. najadum*-*P. collaris*.

Platyceps najadum vždy vychází jako sesterský druh pouze jednomu z druhů – *P. collaris* (Schätti and Utiger 2001; Schätti 2004; Pyron et al. 2011; Tamar et al. 2016; Tonini et al. 2016), *P. ventromaculatus* (Pyron et al. 2013; Zheng and Wiens 2016) či *P. atayevi* (Tuniyev & Shammakov, 1993) (Nagy et al. 2004; Zaher et al. 2019). Poslední jmenovaný je dnes uznávaným druhem (Uetz et al. 2021) dříve přiřazeným právě k druhu *P. najadum* (Schätti 2004).

Kromě vztahů popsaných výše je *Platyceps ventromaculatus* často spojován s *Platyceps elegantissimus*, což je poslední druh vyskytující se ve fylogenetických analýzách. Tento sesterský vztah vychází ve třech pracích (Schätti and Utiger 2001; Schätti 2004; Zaher et al. 2019). Naproti tomu Tonini et al. (2016) přiřazuje *P. elegantissimus* jako sesterský druh

P. variabilis-*P. florulentus*, *P. ventromaculatus* je poté sesterský ke dvojici *P. najadum*-*P. collaris*.

V roce 2019 přiřadil, na základě morfologie a 3 mitochondriálních markerů, Das et al. indický rod *Argyrogena* jako sesterský rodu *Platyceps*. V roce 2021 pak Deepak et al. na základě dvou jaderných a tří mitochondriálních genů spojil oba tyto rody. Autoři navíc popsali nový druh, *Platyceps josephi* Deepa, Narayanan, Mohapatra, Dutta, Melvinselvan, Khan, Mahlow & Tillack 2021, sesterský k *Platyceps plinii* (Merrem, 1820) (dříve *Argyrogena fasciolata* (Shaw, 1802)), obývající jih Indického poloostrova. Tyto dva druhy jsou sesterské ke zbývajícím druhům rodu *Platyceps*. V práci se také poprvé objevují *Platyceps bholanathi* (Sharma 1976) a *Platyceps gracilis* (Günther, 1862), druhy, které nebyly zapojeny do žádné předchozí fylogenetické studie. Zde tvoří klad s *P. ventromaculatus* a *P. rhodorachis*, který vychází následovně (*P. bholanathi* - (*P. gracilis* - (*P. ventromaculatus* - *P. rhodorachis*))). K tomuto kladu je následně sesterský klad (((*P. rogersi* - *P. saharicus*) - *P. karelini*)) - ((*P. atayevi* - *P. collaris*) - *P. florulentus*))).

Fylogenetické vztahy ostatních druhů zůstávají neznámé a jsou odvozovány na základě morfologických znaků. To ale může být značně problematické, neboť druhy především z komplexu *P. rhodorachis*-*P. ventromaculatus* si jsou velice podobné a jsou často zaměňovány (Schätti, Tillack, and Kucharzewski 2014; Khan 1997).

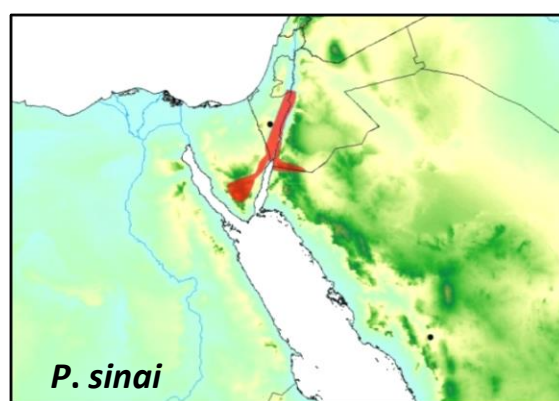
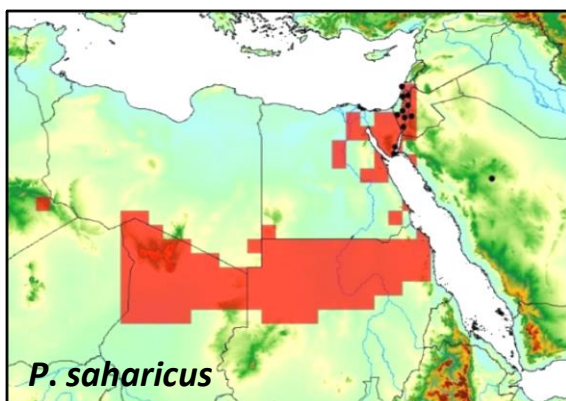
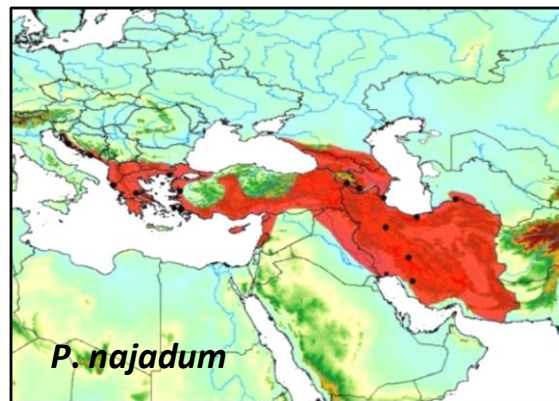
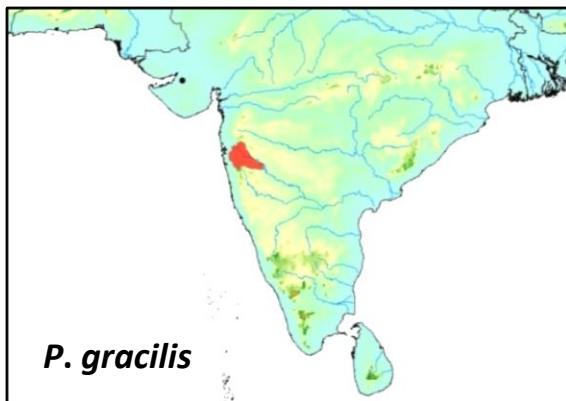
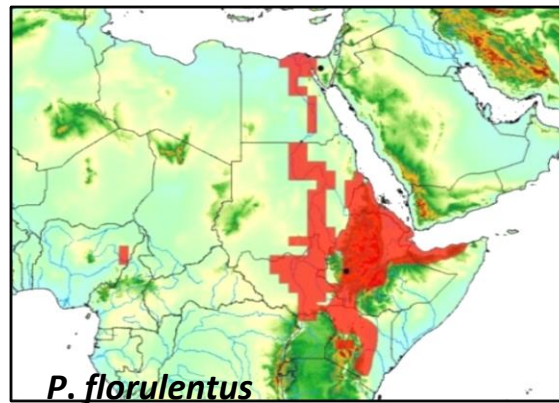
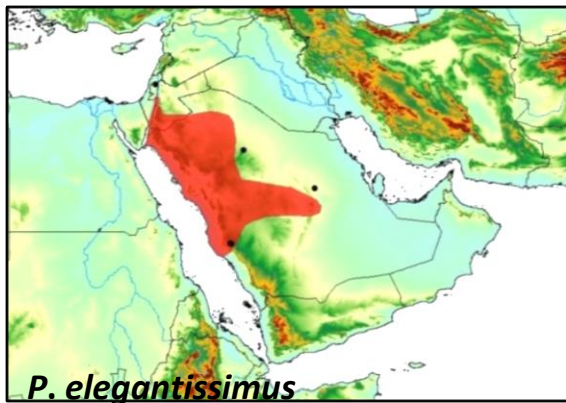
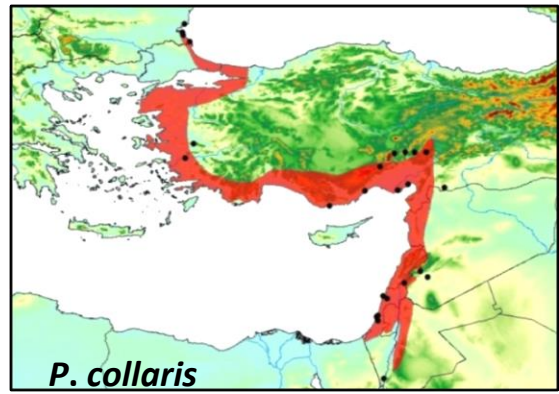
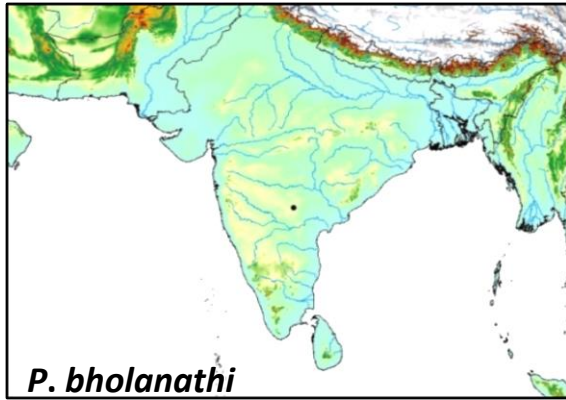


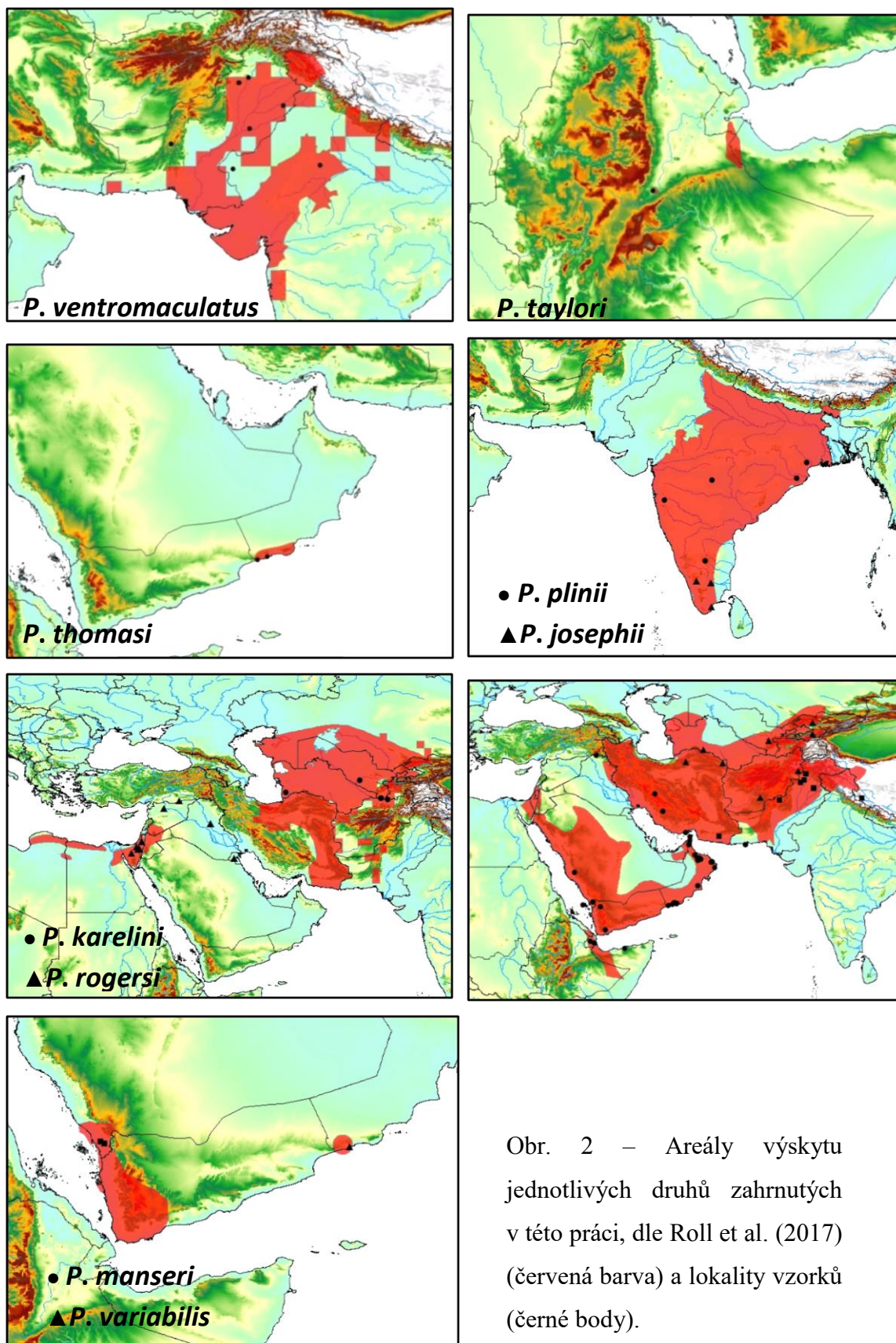
Obr. 2 – A: *Platyceps rhodorachis*, Omán (foto: Vojtěch Víta), B: *P. elegantissimus*, Izrael (foto: Doubravka Velenská), C: *P. n. najadum*, Gruzie (foto, Doubravka Velenská), D: *P. thomasi*, Omán (foto: Vojtěch Víta), E: *P. rogersi*, Izrael (foto: Doubravka Velenská), F: *P. variabilis*, Omán (foto: Jiří Šmíd)

1.2. Biogeografie

Oblast obývaná rodem *Platyceps* je značně rozsáhlá a táhne se přes tři kontinenty – Evropu, Asii a Afriku. Její největší část leží v Saharo-sindském regionu, který se rozprostírá v severní Africe a v západní a jižní Asii (Nagy et al. 2004). Evropu obývají pouze dva druhy (*Platyceps collaris* a *Platyceps najadum*) na relativně malém území od Chorvatského pobřeží a dále podél Středozemního moře přes celé Řecko a jih Balkánského poloostrova až na území jižního Bulharska. Asijské rozšíření rodu je mnohem rozsáhlejší. Od Turecka, přes Blízký východ, Arabský poloostrov a Íránskou vysočinu až na jih Indického poloostrova. Severní hranice rozšíření se táhne od severovýchodního okraje Černého moře, přes Zakavkazskou oblast a do jižního Kazachstánu (Sindaco, Venchi, and Grieco 2013). Recentně by nalezen první zástupce rodu *Platyceps* i v jižní Číně u hranic s Pákistánem (Guo et al. 2018).

Rozšíření v Africe již není tak jednoduché. Stejně jako v Evropě se táhne podél Středozemního moře do Libye a do vnitrozemí Egypta (*P. rogersi*, *P. saharicus* Schätti & Mccarthy, 2004). *Platyceps saharicus* pokračuje do Súdánu a Čadu a vyskytuje se i na jihu Alžíru, kde tvoří západní hranici rozšíření celého rodu. Dalším druhem, který zasahuje více na západ je *Platyceps florulentus perreti* (Schätti, 1988) obývajících pouze východní Nigérii a severní Kamerun. Oblast s největším výskytem taxonů nejen v Africe, ale i v celém areálu, je poloostrov Africký roh na východě kontinentu (Etiopie, Eritrea, Džibutsko, Somálsko). Nachází se zde celkem deset zástupců rodu – *Platyceps afarensis* (Schätti & Ineich, 2004), *P. brevis brevis* (Boulenger, 1895), *P. brevis smithi* (Boulenger, 1895), *P. florulentus florulentus*, *P. largeni* (Schätti, 2001), *P. messanai* (Schätti & Lanza, 1989), *P. rhodorachis subniger* (Boettger 1893), *P. scortecci* (Lanza, 1963), *P. somalicus* (Boulanger, 1896) a *P. taylori* (Parker, 1949). Většina z nich je úzko areálová a endemická pro tuto oblast. Výjimky tvoří *P. f. florulentus*, která se přes Súdán dostává až do Egypta, a *P. b. smithi*, která naopak expanduje na jih do Keni a Tanzanie a jako jediný druh překračuje rovník. V Keni se vykytuje také druh *P. f. keniensis* (Parker, 1932) známý pouze z okolí jezera Baringo, tedy stále ze severní polokoule.





Obr. 2 – Areály výskytu jednotlivých druhů zahrnutých v této práci, dle Roll et al. (2017) (červená barva) a lokality vzorků (černé body).

Podle Akhani (2007) je saharo-sindský region tranzitní zónou na pomezí paleotropické a holarktické oblasti a je ovlivněn druhy z regionu íráno-turánského, mediteránního a tropické Afriky. Autor dále uvádí, že jižní Írán a Pákistán nespadá do saharo-sindského regionu, nýbrž do regionu íránsko-turánského a navrhuje tedy přejmenování na saharo-arabský region, jakožto přesnější termín.

Saharo-sindský region se vyznačuje dlouho trvajícím obdobím sucha, mírnými zimami a nízkým stupněm kontinentality (Doostmohammadi, Samadi, and Ghorbanalizadeh 2018). Ve středním a pozdním Pleistocénu se však v Arábii objevilo několik vlhkých period a to konkrétně před 410, 320, 200, 125 a 100 tisíci lety, kdy došlo k vytvoření jezer. Největší jezero, zabírající celé území jiho-západního Nafúdu v Saudské Arábii, vzniklo před 320 tisícem let. V ostatních periodách vznikala jezera spíše malá, omezená na deprese mezi dunami. Tyto události byli z největší pravděpodobností zapříčiněné silnými Africkými monzuny a změnami v zonální atmosférické cirkulaci (Rosenberg et al. 2013).

Írán se z hlediska klimatu rozděluje na tři oblasti, valná většina území náleží mediteránní bioklimatické zóně, jih země spadá do tropické zóny Sindo-Arabské oblasti, sever naopak do zóny temperátní Euro-Asijské (Djamali et al. 2011). Protože se však íránské klima od klasického mediteránního liší stupněm kontinentality a sezónality navrhuji autoři spíše pojmenování 'xero-estival-continental' či „Íránsko-turánské bioklima“ pro celý region centrální Asie (Djamali et al. 2011).

1.2.1 Rody s podobným areálem rozšíření

Srovnáním biogeografické historie rodů s podobným areálem rozšíření, můžeme hypotetizovat, zda sledoval rod *Platyceps* podobnou biogeografickou trajektorii. Ve srovnávání výskytů je důležitý hlavně saharo-sindský region, tedy aby se daný rod vyskytoval v severní Africe včetně Afrického rohu, Arábii, Levantě a západní Asii. Těmito kritériím vyhovuje hned několik rodů – zmije rodu *Echis* Merrem, 1820, trnorepi rodů *Uromastyx* Merrem, 1820 a *Saara* Gray, 1845, ještěrky rodu *Acanthodactylus* Fitzinger, 1834, užovky rodu *Telescopus* Wagler, 1830 a ještěrky rodu *Mesalina* Grey, 1838.

Zmije rodu *Echis* obývají Saharskou Afriku, Africký roh, Arabský poloostrov, Blízký Východ, Střední Asii a Pákistán s Indií (Sindaco et al. 2013). Divergence tohoto rodu začala před 20 miliony lety v miocénu, oddělením Asijské linie (Pook et al. 2009).

Přestože se autorům nepodařilo určit geografický původ rodu *Echis*, na základě příbuznosti s rodem *Cerastes* se domnívají, že by mohlo jít o rod původem z Afriky.

Rod *Uromastix* obývá Saharo-arabský region a jižní Írán (Sindaco and Jeremchenko 2008). Rod se oddělil ze sesterského rodu *Saara* obývajících Írán a střední Asii ve středním Oligocénu (25-29 mil let) (Tamar et al. 2018). V této době však neexistovalo spojení mezi Arábií a Íránem, což nasvědčuje hypotéze, že počáteční radiace začala na Blízkém Východě, odkud se následně jedna linie – předek rodu *Uromastix* - dostala na Arabský poloostrov (Amer and Kumazawa 2005).

Rod *Acanthodactylus* obývá široké území od Pyrenejského poloostrova přes Severní Afriku (kromě Afrického rohu), Arabský poloostrov, Blízký Východ včetně Kypru a jižního Turecka a dále pokračuje přes jižní Írán do Pákistánu a severozápadní Indie (Sindaco and Jeremchenko 2008). Divergence započala v Africe v Oligocénu (33-27 mil let) rozdělením rodu do třech kladů. Následná radiace těchto kladů probíhala převážně v Miocénu (Tamar, Carranza, et al. 2016).

Rod *Telescopus* jako jediný obývá spolu s rodem *Platyceps* také Evropu, od Chorvatska se podél Středozemního moře dostává do Malé Asie, odtud také do Zakavkazské oblasti, na Blízký Východ až do Afghánistánu a Pákistánu (Sindaco et al. 2013). Přes Arabský poloostrov jde dále do celé Afriky s výjimkou Konžské pánve (Šmíd et al. 2019). Rod vznikl již na pomezí Eocénu a Oligocénu (34 mil let) v Africe.

Posledním rodem rozšířeným především v Saharo-sindském regionu je rod *Mesalina*. Konkrétně se vyskytuje v Severní Africe, na Blízkém a Středním Východu až po Turanskou nížinu na severu a Pákistán na východě (Bannikov et al, 1977, Sindaco and Jeremchenko 2008). Okrajově zasahuje na Africký roh, především okolo Rudého moře a také do Indie (Sindaco and Jeremchenko 2008). Rod, původem v jihozápadní Asii, diverzifikoval na rozhraní Oligocénu-Miocénu (23 milionů let) (Simó-Riudalbas et al. 2019).

Pro radiaci a disperzi všech těchto rodů byly důležité hlavně dva geologické procesy – srážka Arábie s Eurasií a formování Rudého moře. Rotace Afriky a Arábie způsobila, přibližně před 19 miliony lety, kolizi s Anatolskou deskou což mělo za následek oddělení Středozemního moře a Indického oceán a vznik tzv. „Gomphoterium landbridge“, tedy pevninského mostu spojující Afriku s Eurasií a umožňující první velkou migraci zvěře

mezi těmito dvěma kontinenty (Rögl 1998). Podle některých autorů (Allen and Armstrong 2008) došlo ke spojení Arabského poloostrova s Eurasií již před ~35 miliony let. Toto tvrzení podporuje Ballato et al. (2011), který se domnívá, že ke spojení Eurasie s Arábií došlo ve dvou krocích. První fáze započala právě před 35 miliony let, kdy se Arabská litosférická deska dostala pod Íránskou, ale nedošlo k větší kolizi a tedy ani k velkým povrchovým změnám. Druhá fáze, okolo 20 mil let, byla naopak velmi silná a způsobila rozsáhlou deformaci horní desky. Tohoto spojení využily v šíření na další kontinent všechny výše uvedené rody (Pook et al., 2009; Amer & Kumazawa, 2005; Tamar et al., 2018; Tamar et al., 2016; Šmíd et al., 2019; Simó-Riudalbas et al., 2019, (Kapli et al. 2015). V šíření mezi Afrikou a Arábií hraje důležitou roli utváření Rudého moře, které započalo v pozdním oligocénu (25 mil let) riftingem v Adenském zálivu a v nejjihnějších částech Rudého moře a postupně, ve svrchním miocénu (20 mil let), pokračovalo na sever (Bosworth, Huchon, and McClay 2005). Toto oddělení Afriky od Arábie vedlo k vikarianci druhů obývajících stejné biotopy po obou stranách Rudého moře, jako tomu bylo například u rodu *Echis* (Pook et al. 2009). Další možností šíření z Afriky do Arábie a naopak byly dočasné pevninské mosty, první vedl přes Sinajský poloostrov na severu Rudého moře (14-10 mil let), druhý naopak na jihu přes průliv Bab el Mandeb (Bosworth et al. 2005). Tyto cesty využili k šíření rody *Uromastyx* (Tamar et al. 2018), *Acanthodactylus* (Tamar, Carranza, et al. 2016) či *Mesalina* (Kapli et al. 2015). S oddělením Arábie od Afriky souvisí také vytvoření Západoafrické příkopové propadliny a Etiopské vysočiny (Bosworth et al. 2005), které izolovali populace rodu *Uromastyx* v oblasti Afrického rohu a umožnili tak další speciace (Amer & Kumazawa, 2005; Tamar et al., 2018).

Dalším důležitým faktorem šíření rodů byly klimatické změny. Na konci středního Miocénu dochází v severní Africe k vytváření pouští, savan a suchých otevřených lesů, což umožnilo teplomilným a suchomilným zvířatům, jako jsou trnorepové a paještěrky obou rodů osídlit nová území (Amer and Kumazawa 2005; Tamar, Carranza, et al. 2016; Kapli et al. 2015). Radiace severoafrických trnorepů se však odehrála v pliocénu a středním pleistocénu (4-0,2 mil let) (Tamar et al. 2018), kdy dochází k několika cyklům střídání suchého a vlhkého klimatu a tím i ke zvětšování či zmenšování plochy pouští (Le Houérou 1997). To má za následek fragmentaci a izolaci jednotlivých populací vedoucí ke speciaci (Amer & Kumazawa, 2005; Tamar et al., 2018). Obdobný vývoj probíhal na Arabském poloostrově. Tektonická činnost, seismická aktivita a vyvrásňování nových pohoří (Bosworth et al. 2005) a zároveň klimatické změny vedoucí k oteplování a rozšiřování

pouští v průběhu pozdního Miocénu a Pliocénu způsobili radiaci v rodech *Uromastyx* (Tamar et al. 2018), *Acanthodactylus* (Tamar, Carranza, et al. 2016) a *Mesalina* (Kapli et al. 2015). Zajímavou oblastí Arabského poloostrova je Omán, jehož jižní část patří zoologicky k Jemenu a k afrotropické oblasti, zatímco severní část k oblasti palearktické a orientální (Pook et al. 2009). U rodu *Echis* došlo k oddělení severoománského a jihoománského druhu zhruba před 8 miliony lety (Pook et al. 2009), u rodu *Mesalina* došlo k divergenci uvnitř druhu *M. adramitana* na severní a jižní populaci před 5,5 miliony lety (Simó-Riudalbas et al. 2019).

Na rozšíření druhů do Centrální a Střední Asie mělo velký vliv vyvrásnění pohoří Zagros ve středním Miocénu před 12-8 mil let (Agard et al., 2011), které slouží jako bariéra mezi Afro-Arábií a Asií a donutilo druhy expandovat dále na východ, jako se tomu stalo u rodu *Mesalina* (Kapli et al. 2015) či *Acanthodactylus* (Tamar, Carranza, et al. 2016). Jedna ze skupin rodu *Echis* byla taktéž izolována v Asii, nicméně v dobách zalednění, kdy Perský záliv nevyplňovalo moře (Akhani 2007), došlo k rozšíření i populací ze severozápadní Indie, Pákistánu i Centrální Asie na severovýchod Arabského poloostrova (Pook et al. 2009).

Vzhledem k podobným životním strategiím a způsobu pohybu předpokládáme, že by rod *Platyceps* mohl sledovat obdobné disperzní cesty jako výše uvedené rody.

1.3. Cíle práce

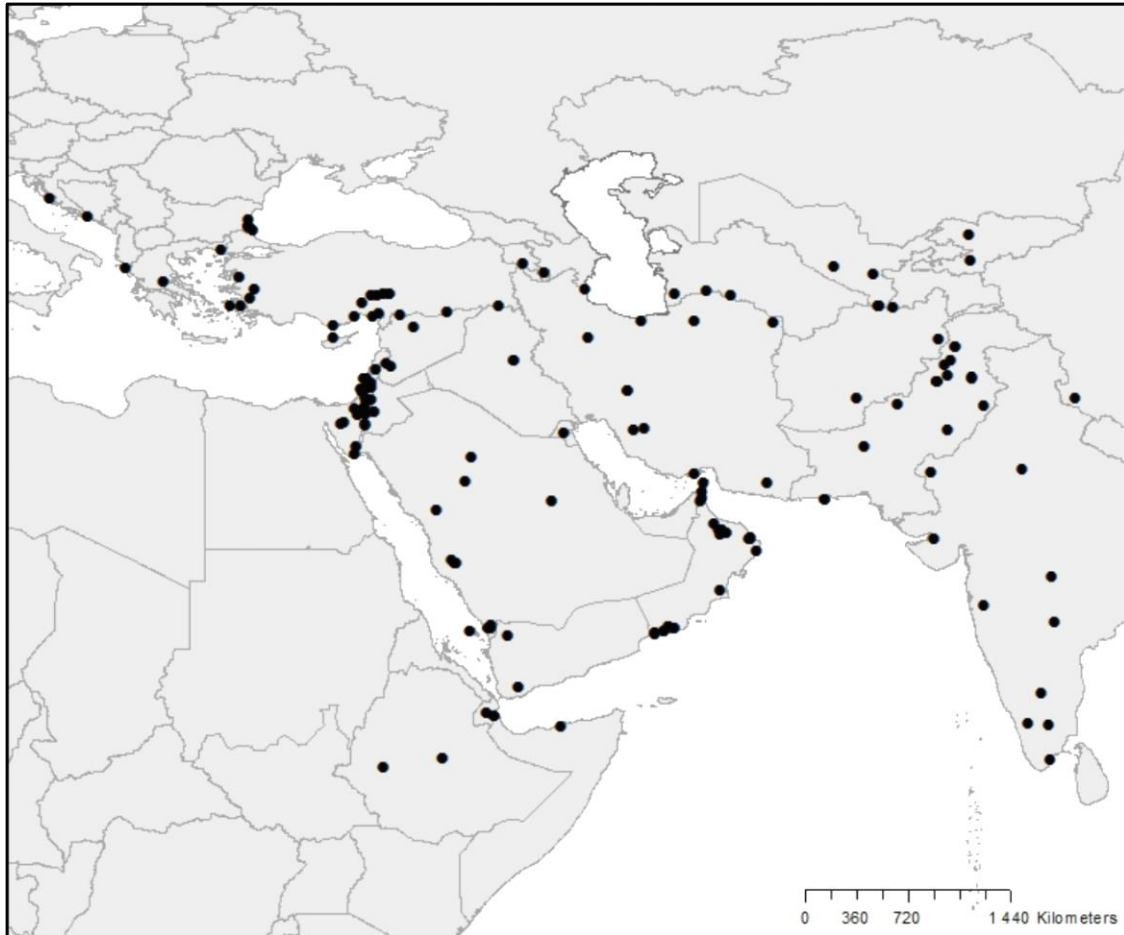
Hlavním cílem této práce je vytvořit co nejkompletnější fylogenezi rodu *Platyceps*. Až do této chvíle jsme měli o fylogenezi tohoto rodu jen kusé údaje, které se v mnohém rozcházejí a navíc leckdy protirečí, s přidáním velkého množství nového materiálu (náš dataset obsahuje největší množství zastoupených druhů i největší počet vzorků, zároveň pracujeme s největším počtem genetických markerů) očekáváme komplexní vhled do dané problematiky. Dalšími cíli jsou také rekonstrukce historické biogeografie a dob divergence jednotlivých druhů, tedy témata, jakými se doposud nikdo nezabýval.

2. Materiál a metodika

2.1. Materiál

V této práci bylo použito celkem 90 tkáňových vzorků, které, podle mínění kolektorů a dle determinace založené na morfologii exemplářů, spadaly do 15 taxonů a to jmenovitě *Platyceps collaris* (6 vzorků), *P. elegantissimus* (3), *P. insulanus* (Mertens, 1965) (1), *P. karelini* (2), *P. variabilis manseri* (Leviton, 1986) (1), *P. najadum* (7), *P. rhodorachis* (42), *P. rogersi* (4), *P. saharicus* (3), *P. sinai* (Schmidt & Marx, 1956) (2), *P. taylori* (1), *P. thomasi* (Parker, 1931) (2), *P. variabilis variabilis* (1), *P. ventromaculatus* (11) a *P. sp* (4). Vzorky pocházely ze sbírek TAU (Tel Aviv, Izrael), SMF (Frankfurt am Main, Německo), Univerzity Komenského v Bratislavě (Slovensko), Institute of Evolutionary Biology (Barcelona, Španělsko), Národního Muzea v Praze, Carmagnola Museum (Carmagnola, Itálie), a Jordan University of Science and Technology (Irbid, Jordan).

Dále byly staženy sekvence ze 47 vzorků (11 taxonů) z database GenBank z prací Šmíd et al. (2020), Schätti & Utiger (2001), Nagy et al. (2004), Schätti et al. (2005), Gotte et al. (unpublished), Sinaiko et al. (2018), Nagy et al. (2003), Guo et al. (2018), Ali et al. (unpublished), Utiger (unpublished) a Deepak et al. (2021). Tímto byl navýšen celkový počet taxonů na 20, neboť tyto vzorky obsahovaly druhy *Platyceps florulentus*, *P. bholanathi*, *P. gracilis*, *P. plinii* a *P. josephi*, které v našem materiálu nebyly zastoupeny.



Obr. 4 – Lokality všech vzorků zahrnutých v této práci.

Jako outgroup, tedy taxony potřebné k zakořenění stromu, byl použit blízký příbuzný druh *Hemorrhoides nummifer* (Reuss, 1834), další zástupci čeledi Colubridae *Telescopus dhara* (Forskål, 1775), *Coluber constrictor* Linnaeus, 1758 a zástupci čeledi Lamprophiidae *Boaedon fuliginosus* (Boie, 1827) a *Atractaspis microlepidota* Günther, 1866.

Veškerý použitý materiál je uveden v příloze 1.

1.2. Izolace DNA

Materiálem odebraným daným jedincům a použitý v této práci byla zejména malá část ocasu, dále vnitřní orgány, jazyk, ale i krev, bukalní výtěr či čerstvá exuvie. Z tohoto materiálu byl odebrán malý vzorek pro izolaci DNA, zbytek byl uložen v 96 % etanolu při teplotě -20°C . K odebrání byly použity pinzeta a skalpel, po každé manipulaci vydezinfikované lihem a kahanem.

Vzorek odebraný pro izolaci DNA byl vysušen na filtračním papíře a poté přenesen, pomocí nástrojů sterilizovaných lihem a plameny kahanu, do 1,5 ml zkumavky naplněné 200 μ l GT pufru a 20 μ l proteinázy K. Vzorek byl následně rozdrcen mikrotloučkem. Takto připravené zkumavky byly ponechány v inkubátoru (TS–100, Biosan) po dobu osmi hodin při teplotě 56°C a 300 otáček za minutu.

Po vyndání z inkubátoru byly ze vzorků odstraněny zbytky tkáně a ke zbylému obsahu bylo přidáno 200 μ l GBT pufru. Následně byly zkumavky stočeny na vortexu a při teplotě 60°C inkubovány dalších 20 minut. Spolu s nimi byl inkubován i eluční pufr. Po inkubaci bylo do zkumavek přidáno 200 μ l 96 % etanolu a zkumavky byly ihned stočeny na vortexu. Poté byl obsah zkumavek přepipetován do předem připravených 2 ml sběrných zkumavek s vloženou sběrnou ploškou (GD column). Tyto nové zkumavky byly odstředovány v centrifuze (Mikro 200, Hettich Zentrifugen) po dobu 2 minut při 14000 otáček za minutu. Po odstředění byly GD column přendány do nových čistých 2 ml zkumavek, do kterých bylo následně přidáno 400 μ l W1 pufru a byly znovu odstředěny, tentokrát po dobu 30 sekund při 14000 otáčkách za minutu. Obsah zkumavek byl vylit a na sběrnou plošku bylo napipetováno 600 μ l Wash pufru. Zkumavky byly opět centrifugovány po dobu třiceti sekund. Poté došlo k opětovnému vylití zkumavek a centrifugaci – tentokrát po dobu 3 minut. Po tomto kroku byly GD column přendány do 1,5 ml zkumavek a do jejich středu bylo odpipetováno 100 μ l elučního pufru. Následně se zkumavky nechaly 5 minut odstát a poté byly znovu centrifugovány po dobu 30 sekund. Tím došlo ke koncentraci DNA ve zkumavce, GD column tedy byla vyhozena. Zkumavky byly náležitě označeny a uloženy v mrazáku při teplotě -20°C.

2.3. PCR a elektroforéza

Pomocí polymerázové řetězcové reakce (PCR) byly amplifikovány čtyři mitochondriální (12S rRNA, COI, cytochrom b, ND4) a dva jaderné (c-moc, NT3) markery. Reakce probíhaly v 0,2 ml PCR zkumavkách v termocyclerech GenePro Thermal Cycler (BIOER Technology, Čína). Reakční směs sady Qiagen® Multiplex PCR Kit (Qiagen, Německo) byla připravena dle uvedené tabulky. Součástí PCR byla i negativní kontrola - poslední zkumavka byla naplněna reakční směsí, ale neobsahovala žádnou DNA. Podmínky reakcí, seznam primerů a jejich sekvencí jsou uvedeny v příloze 2.

	8 reakcí	1 reakce
ddH ₂ O	59,2 µl	7,4 µl
Pufř	48 µl	6 µl
Forward primer	2,4 µl	0,3 µl
Reverse primer	2,4 µl	0,3 µl
Master mix	112 µl	14 µl
DNA		1 µl
Celkem		15 µl

Tabulka 1 – Reakční směs pro PCR.

Úspěšnost PCR byla zkontrolována pomocí gelové elektroforézy. Gel byl připraven smícháním 100 ml TAE pufru, 1 g agarózy a 1,5 µl GelRed® Nucleic Acid Gel Stain (Biotium, USA). Poté bylo na gel nanášeno 1 µl loading dye a 3, 5 µl PCR produktu. Do první jamky v gelu byly přidány 4 µl délkového standardu GeneRuler 100 bp Plus DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, USA), který ukazuje délku získaných fragmentů. Gel byl poté po dobu 20 minut při napětí 100 V ponechán v elektroforéze. Výsledky byly zkontrolovány v UV transluminátoru, kde byl gel prosvícen a vizualizován v programu GelCapture Software (MiniBIS DNR Bio Imaging Systems, Izrael)

Vzorky, které byly úspěšně amplifikovány, byly dále přečištěny roztokem ddH₂O a EXOSAP-IT® PCR Product Cleanup Reagent (Thermo Fisher Scientific, USA) dle pokynů výrobce. Každý vzorek byl sekvenován z obou stran společností Macrogen (Amsterdam, Nizozemsko).

2.4 Alignment

Sekvence byly párovány a dále zpracovány v programu Geneious Prime (Kearse et al. 2012). V jaderných markerech byly zkontrolovány pozice heterozygotů pomocí pluginu Heterozygote a případní heterozygoti (dva překrývající se nukleotidy na jedné pozici v obou řetězcích) byli kódováni dle IUPAC kódu dvouznačení.

Alignment byl vytvořen v programu MAFFT v7 (Kato, Rozewicki, and Yamada 2019), kdy pro většinu genů (cyt-b, ND4, coi, cmos a NT3) bylo použito základní nastavení (auto

strategy, gap opening penalty: 1.53, offset value: 0.0) zatímco pro sekvence 12S rRNA byla použita strategie Q-INS-i, jež bere v potaz sekundární strukturu rRNA řetězců.

2.5 Fylogenetické analýzy

2.5.1 Maximální věrohodnost

Z alignmentů všech genů byl následně vytvořen konkatenovaný alignment, který byl využit na vytvoření fylogenetických stromů. Pomocí programu IQTree (Trifinopoulos et al. 2016) byl vytvořen strom metodou maximální věrohodnosti. Analýza podpory topologie byla provedena pomocí bootstrap s 1000 replikacemi a SH-aLRT branch test také s 1000 replikacemi. Pouze topologie s podporou SH-aLRT větší jak 75 a podporou ultrafast bootstrap (UFBoot) větší jak 95 byly brány jako věrohodné.

2.5.2 Bayesovská analýza

Pro vytvoření fylogenetického stromu Bayesovskou analýzou byl použit program MrBayes (Ronquist and Huelsenbeck 2003). Jako substituční model byl zvolen GTR + R (general time reversible). Počet generací byl nastaven na 5 milionů s průběžným ukládáním každých 10000 generací. Každá analýza probíhala současně třikrát, počet výsledných stromů byl tedy 3x500. Prvních 10% stromu bylo odříznuto. Pouze topologie s podporou posteriorní pravděpodobnosti větší 0,95 byly brány jako důvěryhodné.

2.5.3 Kalibrovaný strom

Kalibrovaný strom byl vytvořen v programu BEAST v2.5.2 (Bouckaert et al. 2019). Na analýzu byly použity pouze 4 geny (12S, cyt b, ND4, cmos), pro zbylé dva geny (coi, NT3) nebyl dostatečný materiál. Celkově bylo v analýze zahrnuto 64 druhů – 19 z toho patřilo rodu *Platyceps*, ostatní byli zástupci západopalearktického kladu. Sekvence pro tyto druhy byly staženy z databáze GeneBank. Pro každý druh byl použit jeden vzorek. Substitučním modelem byl RB+G a byly použity striktní molekulární hodiny. Dále byly použity dva kalibrační body z práce (Tamar, Šmíd, et al. 2016), a sice divergence rodu *Hemorrhhis* (lognormální rozdělení, průměr = 18, směrodatná odchylka = 0.1) *Hierophis*, *Eirenis* a

Orientocoluber (lognormální rozdělení, průměr = 18, směrodatná odchylka = 0.05). Počet generací byl nastaven 30 milionů s ukládáním každých 6000 generací.

2.5.4 Biogeografická analýza

Pro vytvoření biogeografické analýzy byl použit získaný kalibrovaný strom, který byl dále zpracován v programu R v balíčku BioGeoBEARS (Matzke 2013). Pro biogeografickou analýzu byl použit pouze rod *Platyceps*, ostatní taxony byly ze stromu odstraněny. Areál rozšíření rodu *Platyceps* se rozdělil na čtyři možné oblasti původu – Afriku, Arábii (zahrnující i Jordánsko), Asii východně od pohoří Zagros a Levant (zahrnující i Evropu, Anatolii a Irák).

3. Výsledky

3.1 Fylogenetické analýzy

Fylogenetické stromy získané pomocí obou analýz ukazují podobnou topologii na vyšších úrovních a jen malé změny v rámci druhů. V obou analýzách je rod *Platyceps* silně podpořen (ML = 92,4/99, BA = 0,99) a rozdělen do tří velkých kladů. V rámci přehlednosti výsledků jsou uvedeny samostatně.

3.1.1 Indický klad

Indický klad zahrnuje druhy *P. ventromaculatus* z Indie a Pákistánu; *P. bholanathi* a *P. gracilis* taktéž z Indie; *P. ladacensis* (Anderson, 1871) obývající Pákistán, Írán a Čínu a nakonec *P. sp_central_asia* vyskytující se ve střední Asii (Turkmenistán, Uzbekistán, Kyrgyzstán, Afganistán a Írán). V analýze maximální věrohodnosti vychází jako vnitřní dvojice *P. ventromaculatus*-*P. sp_central_asia* (45,5/87), ke které je sesterských druhem *P. ladacensis* (99,7/99). K tomuto kladu je dále sesterský druh *P. gracilis* (81,5/98). *P. bholanathi* je sesterský ke všem výše zmíněným druhům (97,5/92). Při použití Bayesovské analýzy vyšla jako vnitřní skupina opět *P. ventromaculatus*-*P. rhodorachis*-*P. ladacensis* (1) u kterých nebylo možné přesně zjistit vnitřní vztahy. Postavení *P. gracilis* (0,83) ani *P. bholanathi* (0,99) nebylo změněno.

3.1.2 Západoasijský klad

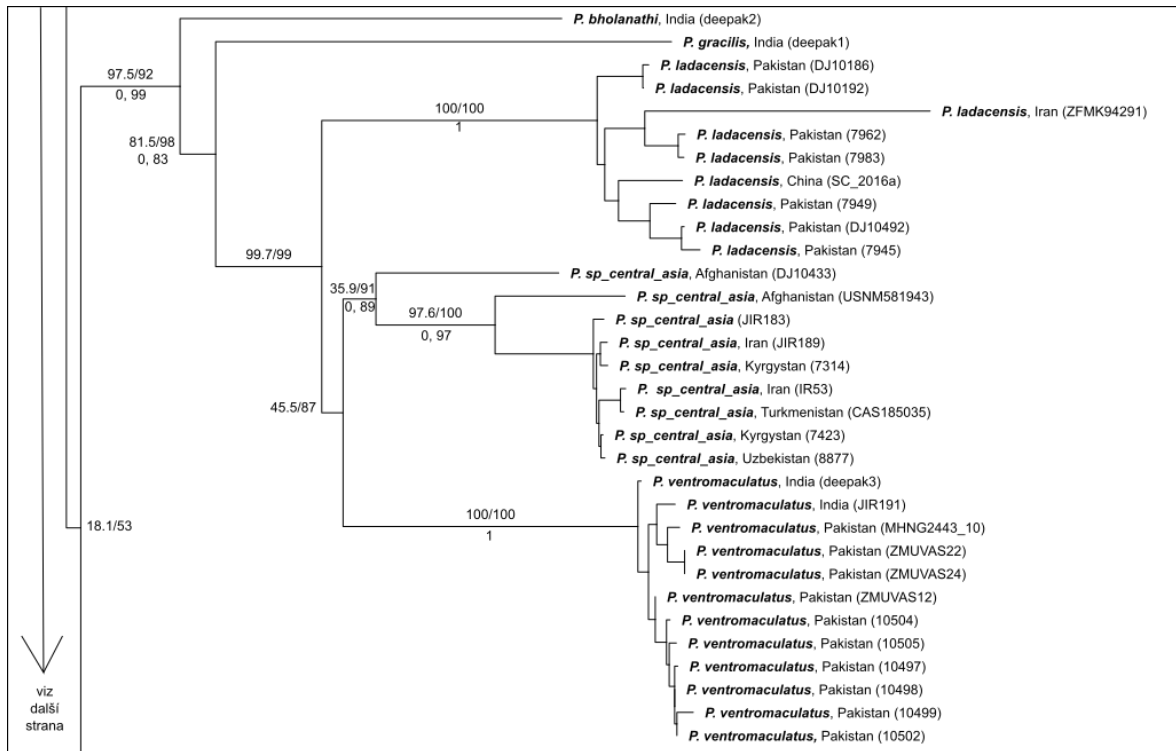
Tomuto kladu přísluší druhy *P. karelini* z Tádžikistánu, Uzbekistánu a Turkmeinstánu; *P. rhodorachis* obývající východ Arabského poloostrova (Omán, Jemen, Saudská Arábie, Spojené Arabské Emiráty), ostrovy v Rudém moři, Džibutsko, Somálsko, ostrov Astola u pobřeží Pákistánu, Írán a Turecko; dále druh *P. saharicus* vyskytující se v Egyptě, Jordánu, Izraeli a Saudské Arábii a nakonec *P. rogersi* z Turecka, Sýrie, Kuvajtu, Iráku, Izraele a Egypta. V obou analýzách vychází jako vnitřní skupina kladů ((*P. saharicus*-*P. rogersi*)-*P. rhodorachis*) (98,7/100 a 0,99), ke kterému je sesterský druh *P. karelini* (72,1/95 a 0,96).

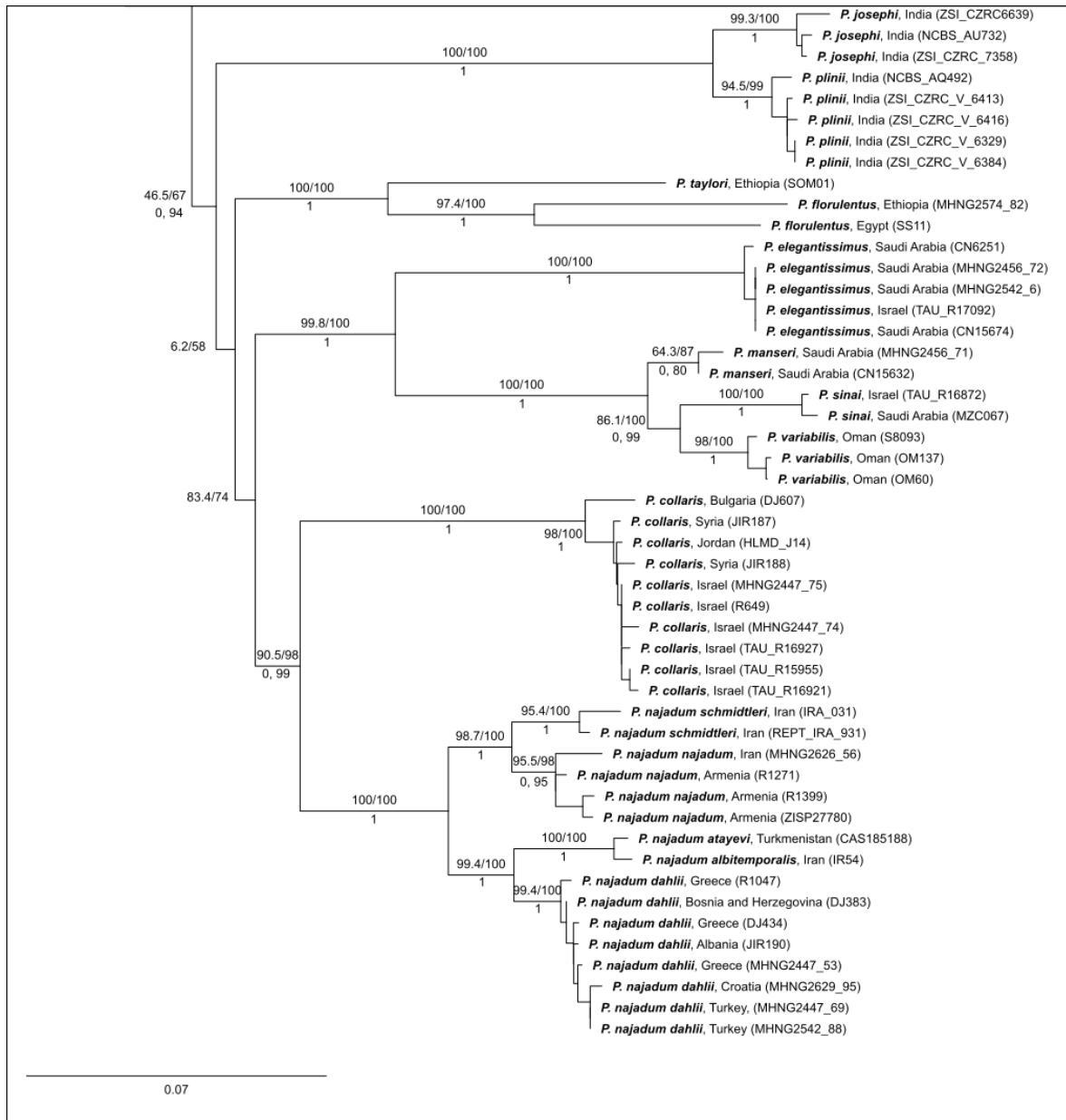
3.1.3 Disperzní klad

Tento klad je geograficky nejvariabilnější. Zahrnuje druhy obývající Evropu, Asii i Afriku. Konkrétně se jedná o druhy *P. najadum* z Balkánského poloostrova, Turecka, Arménie, Iránu, Turkmenistánu; *P. collaris* taktéž z Balkánského poloostrova a dále z Izraele, Jordánska a Sýrie. Jak při použití metody maximální věrohodnosti (90,5/98), tak při použití Bayesovské analýzy (0,99) vychází tyto dva druhy jako sesterské. Dalším kladem, který je podpořen v obou analýzách je klad zahrnující druhy obývající Arabský poloostrov – *P. elegantissimus* ze Saudské Arábie a Izraele; *P. manseri* ze Saudské Arábie; *P. thomasi* a *P. variabilis* z Ománu a nakonec *P. sinai* ze Saudské Arábie a Izraele. Ani vnitřní vztahy v této skupině se mezi analýzami neliší. *P. thomasi* a *P. variabilis* vycházejí jako jeden druh sesterský k *P. sinai*. Spolu jsou sesterské *P. manseri*. *P. elegantissimus* je sesterským druhem celé této skupiny (99,8/100 a 1). Naopak postavení indických druhů *P. josephi* a *P. plinii* se při použití různých metod liší. Zatímco při použití maximální věrohodnosti vychází tato sesterská dvojice na bázi celého kládu (46,5/67), v Bayesovské analýze vychází jako sesterský klad právě Arabskému kladu (0,58). Posledními dvěma druhy jsou *P. florulentus* z Egypta a Etiopie a *P. taylori* taktéž z Etiopie. V obou analýzách tvoří sesterský klad (100/100 a 1), v modelu maximální věrohodnosti však vychází jako sesterská skupina velkému vnitřnímu kladu ((*P. collaris*-*P. najadum*)-((*P. elegantissimus*-*P. manseri*-(*P. variabilis*-*P. sinai*)))) (6,2/58), zatímco v Bayesovské analýze vychází na bázi celé skupiny (0,94).



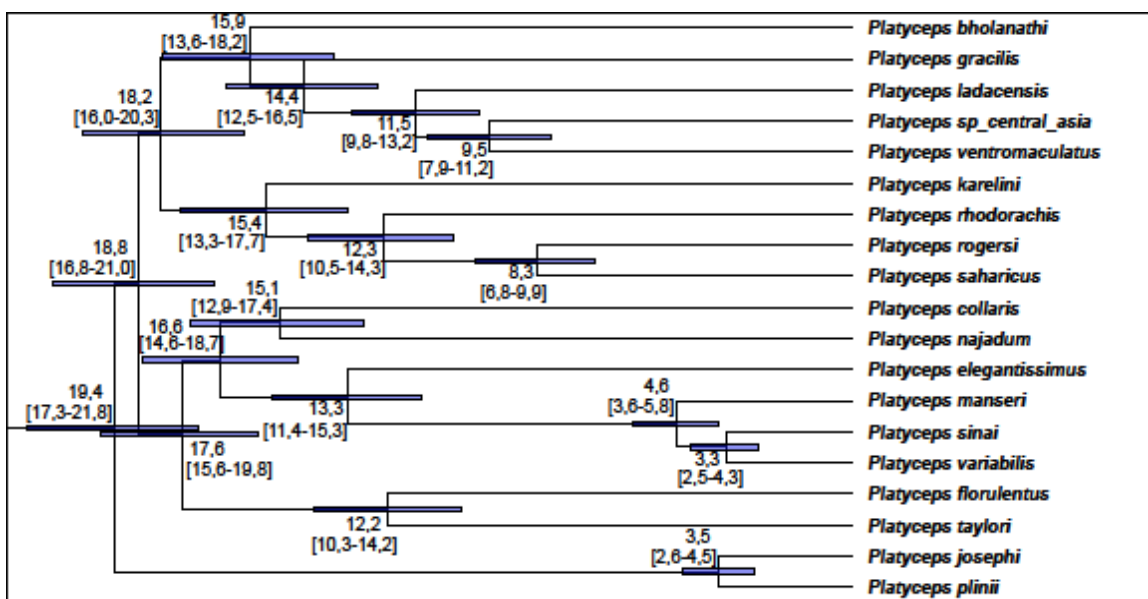
Obr. 5 – Fylogenetický strom vytvořený metodou maximální věrohodnosti. Čísla nad větvemi ukazují podporu této metody, konkrétně SH-aLRT/UFBoot, čísla pod větvemi podporu z Bayesovské analýzy (posteriorní pravděpodobnosti). Není-li uvedena podpora z Bayesovské analýzy znamená to, že v dané analýze tato větev/klad nevyšel.





3.2 Kalibrovaný strom

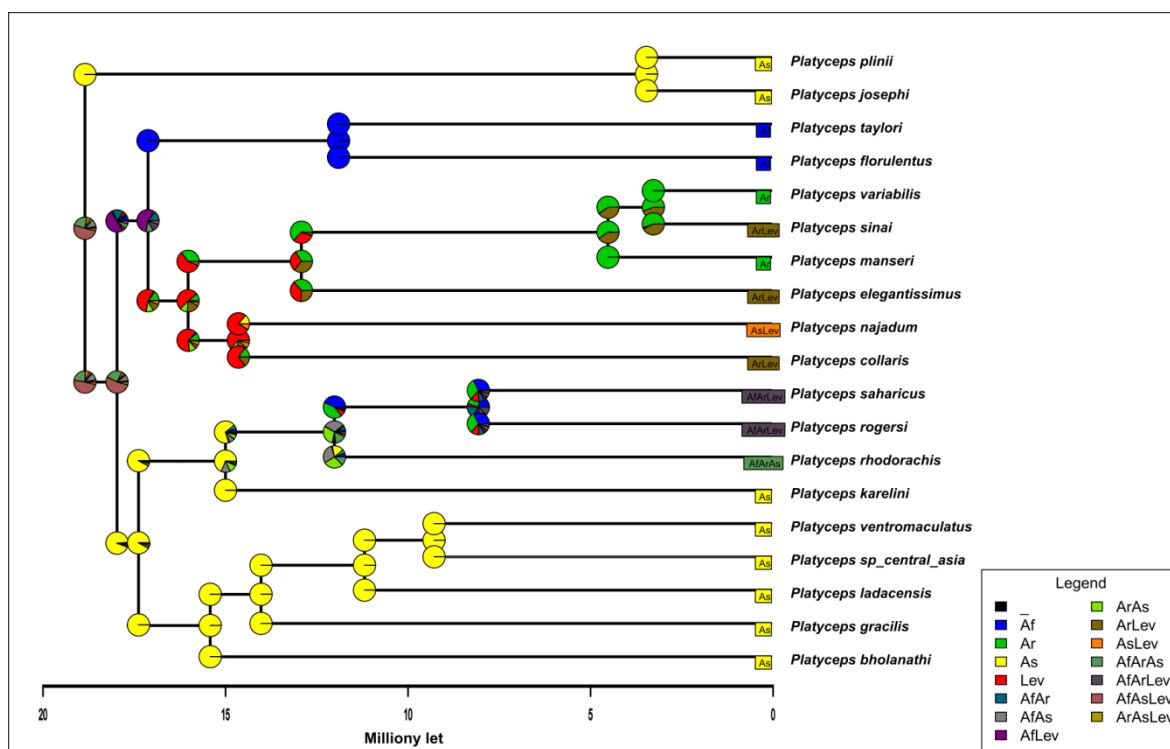
Topologie kalibrovaného stromu se liší od obou výše zmiňovaných. Divergence rodu *Platyceps* proběhla před cca 19 miliony lety. Na bázi rodu se zde však nachází indické druhy *Platyceps plinii* a *P. josephi*, které se od sebe oddělily relativně nedávno, před cca 3,5 miliony let. Dobře podpořeným kladem (0,99) je klad výše zmiňovaný jako disperzní s dobou divergence před více jak 17,5 miliony let. V tomto kladu máme oddělené africké druhy *P. florulentus* a *P. taylori*, které vznikly před cca 12 miliony let a druhy *P. najadum*, *P. collaris*, *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P. sinai* a *P. variabilis* vzniklé před cca 16,5 miliony let. Z arabských druhů tohoto kladu se jako první oddělil druh *P. elegantissimus* před cca 13 miliony let. Ostatní druhy jsou velmi mladé - *P. manseri* cca 4,5 milionů let, k rozdělení *P. sinai* a *P. variabilis* došlo dokonce před cca 3 miliony let, jedná se tak o nejmladší zástupce rodu *Platyceps*. Další dobře podpořenou (0,99) skupinu tvoří druhy *P. karelini*, *P. rhodorachis*, *P. saharicus* a *P. rogersi*. Doba divergence tohoto kladu je cca 15 milionů let, kdy došlo k oddělení *P. karelini*. Druhý split nastal cca před 12 miliony lety oddělením *P. rhodorachis*. *P. saharicus* a *P. rogersi* vznikli před cca 8 miliony lety. O dobách divergence ani o vztazích v posledním výše zmiňovaném indickém kladu nemáme relevantní informace, neboť klad nebyl dostatečně podpořen. Jeho vnitřní skupina tvořena druhy *P. ladacensis*, *P. sp_central_asia* a *P. ventromaculatus* však dobře podpořena (1) byla. Jako první vznikl druh *P. ladacensis* a to před cca 11,5 miliony let. *P. sp_central_asia* a *P. ventromaculatus* se od sebe oddělili před cca 9,5 miliony lety.



Obr. 6 – Kalibrovaný strom. Samostatná čísla ukazují průměry odhadů doby divergence, čísla v závorkách spolu s modrými pruhy ukazují 95% interval spolehlivosti tohoto odhadu.

3.3 Biogeografie

Původ rodu *Platyceps* není možné přesně určit. Druhy *P. plinii* a *P. josephi* leží na bázi rodu a jsou původem z Asie. Rod je dále rozdělen na dva klady. První, zahrnující druhy *P. florulentus*, *P. taylora*, *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P. sinai*, *P. variabilis*, *P. collaris* a *P. najadum*, má nejasný původ. Zatímco druhy *P. florulentus* a *P. taylora* jsou afrického původu, zbytek skupiny tvořící jeden klad má původ v Levantě, odkud se dále šířil až na jih arabského poloostrova. Druhý klad tvořen Indickým a Západoasijským kladem má původ v Asii. Západoasijský klad zastoupený *P. rhodorachis*, *P. saharicus* a *P. rogersi* se odtud přes Arábii rozšířil až do Afriky.



Obr. 7 – Analýza historické biogeografie. Původ skupin je značen koláčovým grafem v jednotlivých uzlech stromu, který zobrazuje pravděpodobnost každé zkoumané oblasti.

4. Diskuze a závěr

Jak již bylo zmíněno v první kapitole, většina fylogenetických prací zahrnující i rod *Platyceps* pracuje s velmi omezeným datasetem a často vychází z již existujících dat. Proto je tato práce zahrnující 20 taxonů, 14 z nich s novými daty, nejdetailnější studií fylogeneze rodu. Vzhledem k nestálosti výsledků dřívějších studií, není lehké porovnat nová zjištění se stávajícími.

4.1 Disperzní klad

Všechny tři provedené analýzy rozdělily rod na tři klady. Největší rozdíl mezi analýzami je postavení sesterských druhů *P. plinii* a *P. josephi* z Indie. Tyto druhy byli k rodu *Platyceps* přiřazeni teprve v roce 2021, *P. josephi* byl popsán tentýž rok (Deepak et al. 2021) a prozatím pro ně neexistuje mnoho genetického materiálu. To je nejspíš důvodem jejich neustálené pozice. Zatímco v kalibrovaném stromě vychází na bázi celého rodu a jsou tedy sesterské ostatním druhům (stejně výsledky předkládá i Deepak et al. 2021), ve zbývajících analýzách se nachází uvnitř rodu, v kladu zahrnujícím druhy z Afriky, Arábie a Evropy. Tento rozdíl může být způsoben nejen nedostatečným materiálem, ale i tím, že pro kalibrovaný strom byly použity pouze 4 geny (cytb, 12S, ND4 a cmos), ostatní analýzy zahrnují navíc i coi a NT3. Pozice *P. josephi* a *P. plinii* ve velkém kladu, ve kterém se nacházejí podle Bayesovské analýzy i při použití metody maximální věrohodnosti, se taktéž mění. V Bayesovské analýze tvoří sesterskou skupinu kladu obsahujícím arabské druhy *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P. variabilis* a *P. sinai*, tento vztah však není dostatečně podpořen. Naproti tomu při použití metody maximální věrohodnosti stojí na bázi celého kladu, ovšem i zde s nedostatečnou podporou. I tyto rozdíly jsou pravděpodobně způsobeny nedostatečným vzorkováním těchto dvou druhů.

Ostatní vztahy v kladu zahrnujícím *P. josephi* a *P. plinii* jsou vcelku neměnné. I tento klad bychom mohli rozdělit na tři skupiny. První tvoří africké druhy *P. florulentus* a *P. taylori*. *Platyceps taylori* je ve fylogenetické analýze rodu zahrnut vůbec poprvé a je evidentně důležitým prvkem. V předchozích analýzách, které ho neobsahovaly, byla pozice druhu *P. florulentus* velmi variabilní (podrobněji popsáno v kapitole 1), ve všech našich analýzách vychází jako sesterský druhu *P. taylori* se 100 % podporou (kalibrovaný strom = 1, maximální věrohodnost = 100/100, Bayesovská analýza = 1). Ve všech třech analýzách

vychází tato dvojice jako sesterská zbylým skupinám. Druhou skupinu tvoří *P. najadum* a *P. collaris*. Tento vztah silně podporují i dřívější fylogenetické studie (Schätti and Utiger 2001; Schätti 2004; Pyron et al. 2011; Tamar et al. 2016; Tonini et al. 2016). Zajímavé jsou vnitřní vztahy druhu *P. najadum*, který je rozdělen na dva klady. Jeden zahrnuje populace obývající Evropu (*P. n. dahli*) a další vzorky označené jako *P. n. albitemporalis* z Íránu a *P. n. atayevi* z Turkmenistánu. Právě posledně zmiňovaný taxon je momentálně uznáván jako druh (Uetz et al. 2021). Podobná situace je i v druhém kladu, který obsahuje poddruh *P. n. najadum* z Arménie a *P. n. schmidtleri* z Íránu, který je, stejně jako *P. atayevi*, uznávaným druhem (Uetz et al. 2021). Všechny tyto vztahy jsou silně podpořeny v obou fylogenetických analýzách. Poslední a největší skupinu v tomto kladu tvoří arabské druhy *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P. sinai*, *P. variabilis*. I tato skupina má téměř 100 % podporu ve všech analýzách. Zajímavé je, že dva uznávané druhy *P. thomasi* a *P. variabilis* v naší analýze vychází jako jeden druh, respektive dostupná data naznačují jejich takřka absolutní genetickou uniformitu. *P. thomasi* je přitom morfologicky velmi podobný druhům *P. elegantissimus* a *P. sinai*. Všechny tři taxony mají světlý podklad a černé příčné pruhy po celém těle, navíc mohou tvořit oranžový či žlutý pruh na hřbetě. *P. variabilis* je, jak již jméno napovídá, ve zbarvení velmi variabilní – jsou známi jedinci olivově zelení, oranžoví, hnědí i černí (Boulenger 1905) a dokonce i jedinec s černými příčnými pruhy na hlavě a v přední části těla (Arnold 1980). Na druhou stranu oba druhy se shodují v ošupení, velikosti i habitatu a proto již Parker (1931) naznačil jejich příbuznost a dle Schätti et al. (2014) může být *P. thomasi* poddruhem *P. variabilis*. Sesterským druhem *P. variabilis* je, dle našich analýz, *P. sinai*, který je, stejně jako *P. thomasi*, poprvé zahrnut ve fylogenetické analýze a o jeho příbuzenských vztazích tak nebylo nic známo. K této dvojici je pak sesterský druh *P. manseri*, což je další taxon, který se neshoduje s momentální systematikou. Schätti & Gasperetti jej v roce 1994 přiřadili jako poddruh *P. variabilis*, neboť se od ní liší jen ve zbarvení a vzorem šupin, nicméně podle Sindaco et al. (2013) se liší i počtem řad šupin. I Wallach et al. (2014) jej stále klasifikuje jako samostatný druh, což právě potvrdily i naše analýzy. Posledním druhem v této skupině je *P. elegantissimus*, který je sesterský kladu *P. manseri*-(*P. sinai*-*P. variabilis*).

4.2 Západoasijský klad

Druhým kladem je skupina obsahující druhy *P. karelini*, *P. rogersi*, *P. saharicus* a *P. rhodorachis*. Topologie tohoto kladu je stejná ve všech námi provedených analýzách. Na

bázi kladu stojí *P. karelini*, další taxon, který měl v předešlých fylogenetických studiích velmi rozdílné postavení. Pouze podle Nagy et al. (2004) vychází jako sesterský druhu *P. rogersi*, jinak není dáván do bližšího příbuzenského vztahu s jinými druhy tohoto kladu a to i přes to, že *P. rogersi* je dle mínění Schätti et al. (2012) poddruhem *P. karelini*. Naše výsledky však jasně ukazují na dva samostatné druhy. Navíc zde dochází k rozšíření areálu výskytu *P. rogersi*, dodnes je znám z Libye, Egypta, Jordánska, Izraele, Sýrie, Saudské Arábie a Iráku (Bauer, DeBoer, and Taylor 2017). Naše analýzy přiřadily k druhu *P. rogersi* i jedince z Kuvajtu a Turecka. *Platyceps rogersi* pak vychází jako sesterský druhu *P. saharicus*. Tento příbuzenský vztah již naznačil Sinaiko et al. ve své práci z roku 2018, ve které sjednotil jedince z komplexu *P. rhodorachis* vyskytující se v Izraeli právě do druhu *P. saharicus* i přesto, že existují ve dvou barevných variantách (s či bez příčných proužků) a proto byly brány jako dva druhy. I podle nejnovější studie se jedná o sesterské druhy, kterým je sesterský (byť s nízkou podporou) právě druh *P. karelini* (Deepak et al. 2021). Nejsložitější situace je však u druhu *P. rhodorachis*. Tento taxon byl často ve spojitosti s *P. rogersi*, což potvrdila i naše studie, kdy je tento druh sesterský právě kladu *P. rogersi*-*P. saharicus*. Dnes je tento druh rozdělen na dva poddruhy – *P. r. rhodorachis* obývající asijskou část rozšíření druhu a *P. r. subniger* z Afriky (Uetz et al. 2021). Populace Arabského poloostrova jsou podle Schätti (2006) morfologicky nejpodobnější poddruhu *P. r. subniger* a jejich postavení zůstává nejasné. Důležitým morfologickým znakem *P. rhodorachis* je tvorba dvojího zbarvení, buď se může jednat o hady se světlým podkladem a příčnými tmavými pruhy, které nezasahují do poslední třetiny těla, anebo o hady jednolitě barevné s podélným červeným pruhem na zádech (Schätti et al. 2014) (tento pruh může podle Ananjeva et al. (2006) tvořit i *P. karelini*). A právě to byl vždy důležitý taxonomický znak, podle kterého se tento druh dal lehce odlišit od ostatních. V naší studii je zahrnut exemplář ze středního Íránu, který nese právě tento znak. Spolu s ním se nám však podařilo získat vzorek z jižního Íránu (Qamishlu) a především pak ze Šírázu, tedy z typové lokality druhu (Schätti and McCarthy 2004). Oba tito jedinci mají dorsální červený pruh a spolu se vzorkem z východního Turecka, íránského ostrova Qeshm a pakistánského ostrova Astola klastrují právě s Arabskými populacemi tohoto druhu. Spolu s nimi k tomuto druhu náleží taktéž vzorky z Džibutska, Somálska a dokonce i druh dnes známý jako *Platyceps insulanus* obývající ostrov Sarso v Rudém moři. Na druhou stranu zmiňovaný vzorek ze severního Íránu klastruje se vzorky z Uzbekistánu, Turkmenistánu, Kyrgyzstánu a Afganistánu a spolu tvoří taxon, který v této práci označujeme jako *P. sp_central_asia* a který je sesterský druhu *P. ventromaculatus*.

4.3 Indický klad

A tím se dostáváme k poslednímu kladu obsahujícím již zmiňovaný *P. sp_central_asia*, *P. ventromaculatus*, *P. ladacensis*, *P. gracilis* a *P. bholanathi*. Zůstaneme ještě u druhu *P. sp_central_asia*. Jak již bylo zmíněno výše, jedná se o druh dříve popisovaný jako *Platyceps rhodorachis* jehož zástupci dokáží tvořit dvě barevné varianty a o jehož postavení nebylo nikdy zpochybňováno. V našich analýzách vychází jako sesterský druhu *P. ventromaculatus*, stejně jako v práci Deepak et al. (2021), ve které je sice veden jako *P. rhodorachis*, vzorek nicméně pochází z Turkmenistanu a jedná se o stejný vzorek, jako byl použit i v této práci (CAS 185035). Geografickou hranici mezi *P. rhodorachis* a *P. sp_central_asia* prozatím nemůžeme určit, neboť máme vzorky z jižního a severního Íránu, nicméně oblast centrálního Íránu chybí. O případném pojmenování druhu taktéž není jasno. Vzorek z Afghánistánu z města Kandahár leží blízko Pákistánských hranic a tím i blízko typové lokality dvou taxonů – *P. karelini mintonorum* z okolí jezera Zangi-Nawar u města Nushki a *P. noeli* z okolí jezera Spin Karez u města Quetta. Bohužel pouze na základě morfologických údajů nebylo možné přiřadit námi zkoumané jedince ani do jednoho taxonu. Sesterským druhem *P. sp_central_asia* je tedy *P. ventromaculatus*. Tento druh byl dříve považován za velmi široce rozšířený, od Indického poloostrova až do Turecka (Yildiz 2011), nicméně již podle Khan (1997) jsou jedinci vyskytující se na západ od Indu barevnou formou *P. rhodorachis*, což podle morfologických dat potvrdili Schätti & Schmitz (2006). Naše výsledky taktéž potvrzují výskyt tohoto druhu v západní Indii a Pákistánu. Zajímavá je situace v Pákistánu, ve kterém by se mělo vyskytovat celkem pět druhů – *P. ventromaculatus*, *P. mintonorum*, *P. noeli*, *P. sindhensis* a *P. ladacensis*. V této práci bylo zahrnuto celkem 17 vzorků z 11 lokalit napříč územím Pákistánu (nepočítáme-li 2 vzorky z ostrova Astola, které náležejí druhu *P. rhodorachis*), které vycházejí jako dva jasné druhy. Jedním z nich je *P. ventromaculatus*, druhý jsme, na základě morfologických dat a především práce Guo et al. (2018), určili jako *Platyceps ladacensis*. I situace s tímto druhem byla složitá, někteří jej brali jen jako synonymum *P. rhodorachis* (Wallach et al. 2014), někteří jako poddruh *P. rhodorachis* (Rastegar-Pouyani et al. 2008; Schätti et al. 2014) či jako samostatný druh (Whitaker et al. 2004; Perry 2012; Uetz et al. 2021). Spolu se vzorky z Pákistánu k tomuto druhu přináleží taktéž vzorek z východního Íránu a z jižní Číny. Na území Pákistánu by se tak mohl opakovat stejný scénář jako v Izraeli – na základě morfologie určené druhy by ve skutečnosti mohly spadat pouze do jednoho

taxonu. Posledními druhy tohoto kladu i rodu *Platyceps* zahrnuté v našich analýzách jsou *P. bholanathi* a *P. gracilis*. Jak již bylo zmíněno dříve, ani jeden z těchto dvou druhů nebyl až do roku 2021 zahrnut v žádné genetické studii, o jejich příbuzenských vztazích se tak prakticky nic nevědělo. Schätti & Utiger (2001) se nejprve domnívali, že by mohlo jít o synonyma a tedy o stejný druh, nicméně podle Schätti et al. (2014) se jedná o druhy sesterské. Ve všech našich analýzách vychází *P. gracilis* sesterská kladu (*P. ladacensis*-(*P. rhodorachis*-*P. ventromaculatus*)) a *P. bholanathi* následně sesterská tomuto čtyřdruhovému kladu. Stejně výsledky předkládá také Deepak et al. (2021), nicméně počet vzorků a osekvenovaných genů pro oba druhy je velmi malý.

4.4 Historická biogeografie

V úvodní kapitole jsme srovnávali historickou biogeografii rodů s podobným areálem rozšíření a domnívali se, že by rod *Platyceps* mohl sledovat stejnou trajektorii. Mezi těmito rody se jedná o rod nejmladší (~19,4 mil let) s nejistým místem původu (nicméně první oddělenou linií je podle této analýzy indický klad *P. plinii*-*P. josephi*). Důležitou speciální událostí u všech výše zmíněných rodů je vznik Gomphoterium landbridge před 20 miliony lety, který umožnil první velkou migraci mezi Eurasií a Afrikou (Rögl 1998). K oddělení afrických a arabských užovek rodu *Platyceps* však došlo před ~17,5 miliony let, tedy v době, kdy byl tento spoj dočasně přerušen (Tamar et al. 2018). Podobná situace nastala i u rodu *Mesalina*, kdy africká a arabská linie diverzifikovali před 16-17 miliony lety (Kapli et al. 2015). Autoři uvádí, že na tuto radiaci měly vliv dvě události – tektonická činnost (Arabská litosférická deska se dostala do transgrese) a s tím související ochlazení klimatu. Zbylé druhy tohoto kladu (*P. collaris*, *P. najadum*, *P. elegantissimus*, *P. manseri*, *P. sinai* a *P. variabilis*) mají s největší pravděpodobností původ v Levantě. Odtud se dále rozšiřovali až na jih Arabského poloostrova. Největší radiace tohoto kladu proběhla v období před 5 a 3 miliony let a rozdělila populace obývající jih poloostrova do třech druhů (*P. manseri*, *P. variabilis*, *P. sinai*). Toto časové období odpovídá geologickým i klimatickým změnám, které formovaly Arabský poloostrov a které měly za následek i radiaci v rodech *Uromastyx*, *Acanthodactylus* a *Mesalina* (Tamar et al. 2018; Tamar, Carranza, et al. 2016; Kapli et al. 2015). Původ kladu zahrnující druhy *P. karelini*, *P. rhodorachis*, *P. saharicus* a *P. rogersi* je v Asii. *Platyceps karelini* se od ostatních oddělil již před 15 miliony lety a zůstal ve střední Asii. Divergence mezi *P. rhodorachis* a *P. saharicus*-*P. rogersi* proběhla před 12 miliony lety, tedy v době kdy začalo vyvrásňování

pohoří Zagros (Agard et al. 2011). Od ostatních rodů víme, že se jedná o bariéru oddělující Afro-Arabské a Asijské druhy. Nicméně z našich analýz vyplývá, že k šíření do Afriky a na západ od pohoří Zagros využili všechny výše zmíněné druhy Arabský poloostrov. Vzhledem k areálu rozšíření se domnívám, že zatímco *P. rhodorachis*, který zůstal na jihu Arabského poloostrova, přešel Rudé moře pomocí jižní cesty vedoucí přes průliv Bab el Mandeb, *Platyceps rogersi* a *P. saharicus* mohli využít spíše severní cesty přes Sinajský poloostrov. Tato cesta existovala právě před 14-10 miliony lety, což odpovídá výše zmíněné divergenci mezi *P. rhodorachis* a *P. saharicus*-*P. rogersi*. Divergence mezi posledními jmenovanými proběhla před zhruba 8 miliony lety, a zatímco se *P. saharicus* rozpíná v Africe až do Alžíru a z Asie obývá jen Izrael, Jordánsko a sever Saudské Arábie, *Platyceps rogersi* naopak expanduje do Asie, kde se dostává až do Turecka a Iráku, v Africe zůstává jen v úzkém pásu podél pobřeží Egypta a Libye. O původu a době vzniku ostatních druhů nemáme, kvůli slabé podpoře, relevantní informace.

Divergence skupiny obsahující rody *Spalerosophis*, *Hemorrhais* a *Platyceps* se podle Nagy et al. (2004) udála před 25-30 mil let, to se shoduje i s výsledky Tamar et al. (2016), kteří udávají 25,9 mil let. Naše analýzy ukazují na mladší rozdělení skupiny a to před přibližně 22,9 mil let, podobné stáří udávají i Šmíd et al. (2019) (22,2 mil let). Doba divergence celého rodu je dle našich výsledků 19,4 mil let, což se shoduje s Tamar et al. (2016), podle kterých tento rod vznikl před 19,2 mil lety. Naproti tomu podle Šmíd et al. (2019) i Zheng and Wiens (2016) je tento rod mladší, konkrétně 16,9 mil let a 15,5 mil let.

4.5 Závěr

Tato studie přináší momentálně nejdetailnější fylogenezi rodu *Platyceps*. Navzdory velkému množství vzorků zahrnující 20 taxonů a pokrývající téměř celý areál rozšíření rodu, mnoho zůstává mnoho. Vztahy druhů vyskytujících se v Africe jsou takřka neznámé, naše studie sice zahrnula doposud geneticky nepoznaný druh *Platyceps taylori*, čímž přispěla k ukotvení pozice *P. florulentus* na fylogenetickém stromě. V této oblasti se však vyskytuje dalších 9 taxonů, o kterých nemáme žádné informace. Dalším problematickým areálem je Pákistán, kde se, dle naší studie, vyskytují pouze dva taxony z pěti uváděných. Tento problém by mohlo vyřešit osekvenování holotypů a dalších jedinců zbývajících druhů, z nichž některé jsou dostupné v evropských muzejních sbírkách. Poslední zajímavou oblastí je bezesporu Írán, především jeho centrální část. Vzorky z těchto končin by mohly

rozřešit geografické rozdělení *P. rhodorachis* a *P. sp_central_asia*, kam až sahají a jestli existuje zóna překryvu. Detailnější studii by zasluhoval i druh *Platyceps najadum*, ze kterého byly recentně odděleny dva druhy *P. atayevi* a *P. schmidtleri*. Toto rozdělení však naše práce nepodporuje, bylo by ovšem zapotřebí rozsáhlejšího materiálu.

5. Zdroje

- Agard, P., J. Omrani, L. Jolivet, H. Whitechurch, B. Vrielynck, W. Spakman, P. Monié, B. Meyer, and R. Wortel. 2011. "Zagros Orogeny: A Subduction-Dominated Process." *Geological Magazine* 148(5–6):692–725.
- Akhani, Hossein. 2007. "Diversity, Biogeography, and Photosynthetic Pathways of *Argusia* and *Heliotropium* (Boraginaceae) in South-West Asia with an Analysis of Phytogeographical Units." *Botanical Journal of the Linnean Society* 155(3):401–25.
- Allen, Mark B. and Howard A. Armstrong. 2008. "Arabia-Eurasia Collision and the Forcing of Mid-Cenozoic Global Cooling." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 265(1–2):52–58.
- Amer, Sayed A. M. and Yoshinori Kumazawa. 2005. "Mitochondrial DNA Sequences of the Afro-Arabian Spiny-Tailed Lizards (Genus *Uromastix*; Family Agamidae): Phylogenetic Analyses and Evolution of Gene Arrangements." *Biological Journal of the Linnean Society* 85(2):247–60.
- Ananjeva, NB, NL Orlov, RG Khalikov, IS Darevsky, SA Ryabov, and AV Barabanov. 2006. *The Reptiles of Northern Eurasia: Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation Status*. edited by Pensoft Series Faunistica No 47. Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, pg 132.
- Arnold, E. N. 1980. "The Reptiles and Amphibians of Dhofar, Southern Arabia." *Journal of Oman Studies, Special Report 2*:273–332.
- Ballato, Paolo, Cornelius E. Uba, Angela Landgraf, Manfred R. Strecker, Masafumi Sudo, Daniel F. Stockli, Anke Friedrich, and Saeid H. Tabatabaei. 2011. "Arabia-Eurasia Continental Collision: Insights from Late Tertiary Foreland-Basin Evolution in the Alborz Mountains, Northern Iran." *Bulletin of the Geological Society of America* 123(1–2):106–31.
- Bauer, Aaron M., Jonathan C. DeBoer, and Dylan J. Taylor. 2017. "Atlas of the Reptiles of Libya." *Proceeding of the California Academy of Sciences*.
- Bosworth, William, Philippe Huchon, and Ken McClay. 2005. "The Red Sea and Gulf of Aden Basins." *Journal of African Earth Sciences* 43(1–3):334–78.
- Bouckaert, Remco, Timothy G. Vaughan, Joëlle Barido-Sottani, Sebastián Duchêne, Mathieu Fourment, Alexandra Gavryushkina, Joseph Heled, Graham Jones, Denise Kühnert, Nicola

- De Maio, Michael Matschiner, Fábio K. Mendes, Nicola F. Müller, Huw A. Ogilvie, Louis du Plessis, Alex Poppinga, Andrew Rambaut, David Rasmussen, Igor Siveroni, Marc A. Suchard, Chieh-Hsi Wu, Dong Xie, Chi Zhang, Tanja Stadler, and Alexei J. Drummond. 2019. “BEAST 2.5: An Advanced Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis.” *PLOS Computational Biology* 15(4):e1006650.
- Boulenger, George Albert. 1905. “Descriptions of Three New Snakes Discovered in South Arabia by Mr. G.W. Bury.” *Journal of Natural History* 7:178–80.
- Das, Sunandan, Patrick Campbell, Souparno Roy, Souryadeep Mukherjee, Kousik Pramanick, Amit Biswas, and Sujoy Raha. 2019. “Cranial Osteology and Molecular Phylogeny of *Argyrogena Fasciolata* (Shaw, 1802) (Colubridae: Serpentes).” *Vertebrate Zoology* 69:311–25.
- Deepak, V., Surya Narayanan, Pratyush Mohapatra, Sushil Dutta, Gnanaselvan Melvinselman, Khan Ashaharraza, Kristin Mahlow, and Frank Tillack. 2021. “Revealing Two Centuries of Confusion: New Insights on Nomenclature and Systematic Position of *Argyrogena Fasciolata* (Shaw, 1802) (Auctt.), with Description of a New Species from India (Reptilia: Squamata: Colubridae).” *Vertebrate Zoology* 71:253–316.
- Djamali, Morteza, Hossein Akhiani, Roxana Khoshravesh, Valérie Andrieu-Ponel, Philippe Ponel, and Simon Brewer. 2011. “Application of the Global Bioclimatic Classification to Iran: Implications for Understanding the Modern Vegetation and Biogeography.” *Ecologia Mediterranea* 37(1):91–114.
- Doostmohammadi, Moslem, Nafiseh Samadi, and Atefeh Ghorbanalizadeh. 2018. “Phytogeography of *Genu* and *Homag*, Two Mountains with an Irano–Turanian Flora in the Sahara–Sindian Regional Zone, South Iran.” *Nordic Journal of Botany*.
- Guo, Keji, Xuejian Deng, Dongdong Zhao, Xiong Jiawu, Xuelin Zhu, Chen Guiying, and Shunde Chen. 2018. “First Record of the Genus *Platyceps* Blyth, 1860 from China (Serpentes, Colubridae, Colubrinae).” *Journal of Sichuan Normal University (Natural Science)* 41(5):677–80.
- Le Houérou, Henry N. 1997. “Climate, Flora and Fauna Changes in the Sahara over the Past 500 Million Years.” *Journal of Arid Environments* 37(4):619–47.
- Kapli, P., P. Lymberakis, P. A. Crochet, P. Geniez, J. C. Brito, M. Almutairi, F. Ahmadzadeh, A. Schmitz, T. Wilms, N. R. Pouyani, and N. Poulakakis. 2015. “Historical Biogeography of the Lacertid Lizard *Mesalina* in North Africa and the Middle East.” *Journal of Biogeography* 42(2):267–79.

- Katoh, Kazutaka, John Rozewicki, and Kazunori D. Yamada. 2019. "MAFFT Online Service: Multiple Sequence Alignment, Interactive Sequence Choice and Visualization." *Briefings in Bioinformatics* 20(4):1160–66.
- Kearse, Matthew, Richard Moir, Amy Wilson, Steven Stones-Havas, Matthew Cheung, Shane Sturrock, Simon Buxton, Alex Cooper, Sidney Markowitz, Chris Duran, Tobias Thierer, Bruce Ashton, Peter Meintjes, and Alexei Drummond. 2012. "Geneious Basic: An Integrated and Extendable Desktop Software Platform for the Organization and Analysis of Sequence Data." *Bioinformatics (Oxford, England)* 28(12):1647–49.
- Khan, Muhammad Sharif. 1997. "Taxonomic Notes on Pakistani Snakes of the Coluber Karelini-Rhodorachis- Ventromaculatus Species Complex : A New Approach to the Problem." *Asiatic Herpetological Research*.
- Matzke, Nicholas J. 2013. *Probabilistic Historical Biogeography: New Models for Founder-Event Speciation, Imperfect Detection, and Fossils Allow Improved Accuracy and Model-Testing*. University of California, Berkeley.
- Nagy, Z. T., R. Lawson, U. Joger, and M. Wink. 2004. "Molecular Systematics of Racers, Whipsnakes and Relatives (Reptilia: Colubridae) Using Mitochondrial and Nuclear Markers." *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*.
- Nagy, Zoltán Tamás, Ulrich Joger, Michael Wink, Frank Glaw, and Miguel Vences. 2003. "Multiple Colonization of Madagascar and Socotra by Colubrid Snakes: Evidence from Nuclear and Mitochondrial Gene Phylogenies." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Parker, H. W. 1931. "Some Reptiles and Amphibians from S.E. Arabia." *Ann. Mag. Nat. Hist.* 8:514–22.
- Perry, Gad. 2012. "On the Appropriate Names for Snakes Usually Identified as Coluber Rhodorachis (Jan, 1865) or Why Ecologists Should Approach the Forest of Taxonomy with Great Care." *Reptiles & Amphibians: Conservation and Natural History* 19:90—100.
- Pook, Catharine E., Ulrich Joger, Nikolaus Stümpel, and Wolfgang Wüster. 2009. "When Continents Collide: Phylogeny, Historical Biogeography and Systematics of the Medically Important Viper Genus Echis (Squamata: Serpentes: Viperidae)." *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53(3):792–807.
- Pyron, R. Alexander, Frank T. Burbrink, Guarino R. Colli, Adrian Nieto Montes de Oca, Laurie J. Vitt, Caitlin A. Kuczynski, and John J. Wiens. 2011. "The Phylogeny of Advanced Snakes

- (Colubroidea), with Discovery of a New Subfamily and Comparison of Support Methods for Likelihood Trees.” *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Pyron, R. Alexander, Frank T. Burbrink, and John J. Wiens. 2013. “A Phylogeny and Revised Classification of Squamata, Including 4161 Species of Lizards and Snakes.” *BMC Evolutionary Biology* 13(1).
- Rastegar-Pouyani, N., H. G. Kami, M. Rajabzadeh, S. Shafiei, and S. T. Anderson. 2008. “Annotated Checklist of Amphibians and Reptiles of Iran.” *Iranian Journal of Animal Biosystematics*.
- Rögl, F. 1998. “Palaeogeographic Considerations for Mediterranean and Paratethys Seaways (Oligocene to Miocene).” *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien* 99A(April):279–310.
- Roll, Uri, Anat Feldman, Maria Novosolov, Allen Allison, Aaron M. Bauer, Rodolphe Bernard, Monika Böhm, Fernando Castro-Herrera, Laurent Chirio, Ben Collen, Guarino R. Colli, Lital Dabool, Indraneil Das, Tiffany M. Doan, Lee L. Grismer, Marinus Hoogmoed, Yuval Itescu, Fred Kraus, Matthew Lebreton, Amir Lewin, Marcio Martins, Erez Maza, Danny Meirte, Zoltán T. Nagy, Cristiano De C. Nogueira, Olivier S. G. Pauwels, Daniel Pincheira-Donoso, Gary D. Powney, Roberto Sindaco, Oliver J. S. Tallowin, Omar Torres-Carvajal, Jean François Trape, Enav Vidan, Peter Uetz, Philipp Wagner, Yuezhao Wang, C. David L. Orme, Richard Grenyer, and Shai Meiri. 2017. “The Global Distribution of Tetrapods Reveals a Need for Targeted Reptile Conservation.” *Nature Ecology and Evolution*.
- Ronquist, Fredrik and John P. Huelsenbeck. 2003. “MrBayes 3: Bayesian Phylogenetic Inference under Mixed Models.” *Bioinformatics* 19(12):1572–74.
- Rosenberg, Thomas M., Frank Preusser, Jan Risberg, Anna Pliikk, Khalid A. Kadi, Albert Matter, and Dominik Fleitmann. 2013. “Middle and Late Pleistocene Humid Periods Recorded in Palaeolake Deposits of the Nafud Desert, Saudi Arabia.” *Quaternary Science Reviews* 70:109–23.
- Schätti, B. 2004. “A Preliminary Contribution to *Platyceps Najadum* (Eichwald, 1831) and Systematic Status of *Coluber Atayevi* Tunijev & Shammakov, 1993 (Reptilia: Squamata: Colubrinae).” *Revue Suisse de Zoologie*. 111:525–38.
- Schätti, B. 2015. “Northeast African Racers of the *Platyceps Rhodorachis* Complex (Reptilia: Squamata: Colubrinae).” *Revue Suisse de Zoologie*.
- Schätti, B., I. Baran, and P. Maunoir. 2001. “Taxonomie, Morphologie Und Verbreitung Der

- Masken-Schlanknatter *Coluber* (s. l.) *Collaris* (Müller, 1878).” *Revue Suisse de Zoologie*.
- Schätti, B. and Colin McCarthy. 2004. “Saharo-Arabian Racers of the *Platyceps Rhodorachis* Complex -- Description of a New Species (Reptilia: Squamata: Colubrinae).” *Revue Suisse de Zoologie*. 111:691–705.
- Schätti, B. and A. Schmitz. 2006. “Re-Assessing *Platyceps Ventromaculatus* (Gray, 1834) (Reptilia: Squamata: Colubrinae).” *Revue Suisse de Zoologie*.
- Schätti, B. and U. Utiger. 2001. “*Hemerophis*, a New Genus for *Zamenis Socotrae* Günther, and a Contribution to the Phylogeny of Old World Racers, Whip Snakes, and Related Genera (Reptilia: Squamata: Colubrinae).” *Revue Suisse de Zoologie*. 108:919–48.
- Schätti, Beat. 2004. *A Preliminary Contribution to Platyceps Najadum (Eichwald, 1831) and Systematic Status of Coluber Atayevi Tunijev & Shammakov, 1993 (Reptilia : Squamata : Colubrinae)*. Vol. 111.
- Schätti, Beat and John Gasperetti. 1994. “A Contribution to the Herpetofauna of Southwest Arabia.” *Fauna of Saudi Arabia* 14:348–423.
- Schätti, Beat, Christoph Kucharzewski, Rifaqat Masroor, and Eskandar Rastegar Pouyani. 2012. *Platyceps Karelini (Brandt, 1838) from Iran to Pakistan and Revalidation of Coluber Chesneii Martin, 1838 (Reptilia: Squamata: Colubrinae)*. Vol. 119.
- Schätti, Beat, A. Stutz, and C. Charvet. 2005. “Morphology, Distribution, and Systematics of the Slender Racer *Platyceps Najadum* (Eichwald, 1831) (Reptilia : Squamata : Colubrinae).” *Revue Suisse De Zoologie*.
- Schätti, Beat, Frank Tillack, and Christoph Kucharzewski. 2014. “*Platyceps Rhodorachis* (JAN, 1863) - A Study of the Racer Genus *Platyceps* BLYTH, 1860 East of the Tigris (Reptilia: Squamata: Colubridae).” *Vertebrate Zoology*.
- Simó-Riudalbas, Marc, Karin Tamar, Jiří Šmíd, Pelagia Mitsi, Roberto Sindaco, Laurent Chirio, and Salvador Carranza. 2019. “Biogeography of *Mesalina* (Reptilia: Lacertidae), with Special Emphasis on the *Mesalina Adramitana* Group from Arabia and the Socotra Archipelago.” *Molecular Phylogenetics and Evolution* 137(April):300–312.
- Sinaiko, Guy, Tali Magory-Cohen, Shai Meiri, and Roi Dor. 2018. “Taxonomic Revision of Israeli Snakes Belonging to the *Platyceps Rhodorachis* Species Complex (Reptilia: Squamata: Colubridae).” *Zootaxa*.
- Sindaco, Roberto and Valery Jeremchenko. 2008. *The Reptiles of the Western Palearctic. 1.*

Annotated Checklist and Distributional Atlas of the Turtles, Crocodiles, Amphisbaenians and Lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia.

- Sindaco, Roberto, Alberto Venchi, and Cristina Grieco. 2013. *The Reptiles of the Western Palearctic, Volume 2: Annotated Checklist and Distributional Atlas of the Snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an Update to Volume 1.*
- Šmíd, Jiří, Tatiana Aghová, Doubravka Velenská, Jiří Moravec, Petr Balej, Borislav Naumov, Georgi Popgeorgiev, Nazan Üzüm, Aziz Avci, and Daniel Jablonski. 2020. “Quaternary Range Dynamics and Taxonomy of the Mediterranean Collared Dwarf Racer, *Platyceps collaris* (Squamata: Colubridae).” *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Šmíd, Jiří, Bayram Göçmen, Pierre André Crochet, Jean François Trape, Tomáš Mazuch, Marek Uvizl, and Zoltán T. Nagy. 2019. “Ancient Diversification, Biogeography, and the Role of Climatic Niche Evolution in the Old World Cat Snakes (Colubridae, Telescopus).” *Molecular Phylogenetics and Evolution* 134(January):35–49.
- Tamar, Karin, Salvador Carranza, Roberto Sindaco, Jiří Moravec, Jean François Trape, and Shai Meiri. 2016. “Out of Africa: Phylogeny and Biogeography of the Widespread Genus *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae).” *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103:6–18.
- Tamar, Karin, Margarita Metallinou, Thomas Wilms, Andreas Schmitz, Pierre André Crochet, Philippe Geniez, and Salvador Carranza. 2018. “Evolutionary History of Spiny-Tailed Lizards (Agamidae: *Uromastix*) from the Saharo-Arabian Region.” *Zoologica Scripta* 47(2):159–73.
- Tamar, Karin, Jiří Šmíd, Bayram Göçmen, Shai Meiri, and Salvador Carranza. 2016. “An Integrative Systematic Revision and Biogeography of *Rhynchocalamus* Snakes (Reptilia, Colubridae) with a Description of a New Species from Israel.” *PeerJ*.
- Tonini, João Filipe Riva, Karen H. Beard, Rodrigo Barbosa Ferreira, Walter Jetz, and R. Alexander Pyron. 2016. “Fully-Sampled Phylogenies of Squamates Reveal Evolutionary Patterns in Threat Status.” *Biological Conservation*.
- Trifinopoulos, Jana, Lam-Tung Nguyen, Arndt von Haeseler, and Bui Quang Minh. 2016. “W-IQ-TREE: A Fast Online Phylogenetic Tool for Maximum Likelihood Analysis.” *Nucleic Acids Research* 44(W1):W232–35.
- Uetz, P., P. Freed, and J. Hošek. 2020. “The Reptile Database.” *Choice Reviews Online*.
- Wallach, Van, Kenneth L. Williams, and Jeff Boundy. 2014. *Snakes of the World: A Catalogue of Living and Extinct Species.*

- Whitaker, Romulus, Ashok Captain, and R. Villa. 2004. *Snakes of India - The Field Guide*. Draco Books.
- Yildiz, Mehmet Zülfi. 2011. "Distribution and Morphology of *Platyceps Ventromaculatus* (Gray, 1834) (Serpentes: Colubridae) in South-Eastern Anatolia, Turkey." *North-Western Journal of Zoology*.
- Zaher, Hussam, Robert W. Murphy, Juan Camilo Arredondo, Roberta Graboski, Paulo Roberto Machado-Filho, Kristin Mahlow, Giovanna G. Montingelli, Ana Bottallo Quadros, Nikolai L. Orlov, Mark Wilkinson, Ya Ping Zhang, and Felipe G. Grazziotin. 2019. *Large-Scale Molecular Phylogeny, Morphology, Divergence-Time Estimation, and the Fossil Record of Advanced Caenophidian Snakes (Squamata: Serpentes)*. Vol. 14.
- Zheng, Yuchi and John J. Wiens. 2016. "Combining Phylogenomic and Supermatrix Approaches, and a Time-Calibrated Phylogeny for Squamate Reptiles (Lizards and Snakes) Based on 52 Genes and 4162 Species." *Molecular Phylogenetics and Evolution*.

6. Přílohy

Příloha 1 - Tabulka veškerého použitého materiálu v této práci zahrnující i skupinu outgroup. První sloupec značí nové pojmenování druhů dle výsledků, druhý sloupec naopak originální pojmenování. **NOVÉ** označuje data nově vygenerovaná pro tuto práci.

Druh	Původní název	Kód vzorku	12S	Cytb	Coi	ND4	Cmos	NT3	Země	Zeměpi sná šířka	Zeměpi sná délka
<i>P. bholanathi</i>	<i>P. bholanathi</i>	Deepak2				MZ020 435			Indie	17,44	78,42
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	DJ607	MT856 883	MT862 658	MT862 570	NOVÉ	MT862 593	MT862 618	Bulharsko	42,30	27,73
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	R649	MT856 885		MT862 572		MT862 595	MT862 620	Izrael	32,81	35,01
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	JIR187	MT856 889	MT862 662	MT862 573	NOVÉ	MT862 598	MT862 623	Sýrie	33,72	36,37
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	JIR188	MT856 890	MT862 663	MT862 574	NOVÉ	MT862 599	MT862 624	Sýrie	33,51	36,63
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	TAU_R1595 5	MT856 886			NOVÉ			Izrael	32,72	35,14
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	TAU_R1692 1	MT856 887	MT862 660	NOVÉ	NOVÉ	MT862 596	MT862 621	Izrael	31,92	34,82
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	TAU_R1692 7	MT856 888	MT862 661	NOVÉ	NOVÉ	MT862 597	MT862 622	Izrael	29,80	35,02
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	MHNG2447 _75	AY0391 57		AY0391 95				Izrael	32,11	34,82
<i>P. collaris</i>	<i>P. collaris</i>	HLMD_J14		AY4869 22		AY4870 53	AY4869 46		Jordánsko		
<i>P. elegantissimus</i>	<i>P. elegantissimus</i>	CN15674	NOVÉ					NOVÉ	Saúdská Arábie	27,80	41,68
<i>P. elegantissimus</i>	<i>P. elegantissimus</i>	CN6251	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Saúdská Arábie	25,06	46,72
<i>P. elegantissimus</i>	<i>P. elegantissimus</i>	TAU_R1709 2	NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Izrael	32,44	35,44
<i>P. elegantissimus</i>	<i>P. elegantissimus</i>	MHNG2542 _6	AY0391 47		AY0391 85				Saúdská Arábie	21,18	40,70
<i>P. elegantissimus</i>	<i>P. elegantissimus</i>	MHNG2456 _72	AY0391 46		AY0391 84				Saúdská Arábie	21,15	40,79
<i>P. florulentus</i>	<i>P. florulentus</i>	SS11	AY0391 30	AY4869 15	AY0391 68	AY4870 43	AY4869 39		Egypt	29,88	33,55
<i>P. florulentus</i>	<i>P. florulentus</i>	MHNG2574 _82	AY0391 61		AY0391 99				Etiopie	8,30	36,22
<i>P. gracilis</i>	<i>P. gracilis</i>	Deepak1		MZ020 424		MZ020 436	MZ020 443		Indie	22,67	70,77
<i>P. josephi</i>	<i>P. josephi</i>	NCBS_AU73 2		MZ020 422		MZ020 434	MZ020 442		Indie	8,80	78,14
<i>P. josephi</i>	<i>P. josephi</i>	ZSI_CZRC_6 639		MZ020 423					Indie	10,96	78,07
<i>P. josephi</i>	<i>P. josephi</i>	ZSI_CZRC_7 358				MZ020 433			Indie	11,10	76,75
<i>P. karelini</i>	<i>P. karelini</i>	8920	NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Uzbekistán	37,38	67,28
<i>P. karelini</i>	<i>P. karelini</i>	8926	NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Uzbekistán	37,38	67,24
<i>P. karelini</i>	<i>P. rhodorachis</i>	5748	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Tádžikistán	37,22	68,14
<i>P. karelini</i>	<i>P. karelini</i>	MHNG2443 _3	AY6472 32	AY6120 03			AY6119 12		Uzbekistán	39,76	64,42
<i>P. karelini</i>	<i>P. karelini</i>	CAS184636		AY4869 18		AY4870 47	AY4869 42		Turkmenistán	38,10	54,44
<i>P. ladacensis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	DJ10186	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	34,73	72,08
<i>P. ladacensis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	DJ10192	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	34,73	72,08
<i>P. ladacensis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	DJ10492	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	33,58	71,37

<i>P. ladacensis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	7949	NOVÉ				NOVÉ			Pákistán	31,19	68,42
<i>P. ladacensis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	7983	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ	Pákistán	32,78	73,15
<i>P. ladacensis</i>	<i>P. sp.</i>	7945	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	33,93	71,79
<i>P. ladacensis</i>	<i>P. sp.</i>	7962	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	32,86	73,12
<i>P. ladacensis</i>	<i>P. sp.</i>	SC_2016a			KT2210 58					Čína	31,48	79,80
<i>P. ladacensis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	ZFMK94291			MF767 343					Írán	26,23	60,23
<i>P. manseri</i>	<i>P. variabilis manseri</i>	CN15632	NOVÉ						NOVÉ	Saúdská Arábie	17,02	42,93
<i>P. manseri</i>	<i>P. variabilis manseri</i>	MHNG 2456_71			AY6472 34					Saúdská Arábie	17,09	42,76
<i>P. n. albitemporalis</i>	<i>P. n. albitemporalis</i>	IR54	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Írán	38,39	48,87
<i>P. n. dahlii</i>	<i>P. najadum</i>	DJ383	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Bosna a Hercegovina	42,93	17,61
<i>P. n. dahlii</i>	<i>P. najadum</i>	DJ434	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Řecko	40,86	26,04
<i>P. n. najadum</i>	<i>P. n. najadum</i>	R1399		MT856 904	MT862 686	MT862 588	NOVÉ	MT862 613		Arménie	39,97	44,95
<i>P. n. dahlii</i>	<i>P. najadum</i>	R1047	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ				NOVÉ	Řecko	37,35	26,55
<i>P. n. najadum</i>	<i>P. najadum</i>	R1271	NOVÉ						NOVÉ	Arménie	39,40	46,25
<i>P. n. dahlii</i>	<i>P. najadum</i>	JIR190	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Albania	39,75	20,02
<i>P. n. schmidtleri</i>	<i>P. najadum</i>	IRA_031	NOVÉ							Írán	32,03	51,48
<i>P. n. schmidtleri</i>	<i>P. schmidtleri</i>	REPT_IRA_9 31	NOVÉ						NOVÉ	Írán	29,57	51,94
<i>P. n. najadum</i>	<i>P. najadum</i>	ZISP27780			AY4869 19		AY4870 48	AY4869 43		Arménie		
<i>P. n. dahlii</i>	<i>P. najadum</i>	MHNG2542 88		AY0391 28		AY0391 66				Turecko	39,12	27,17
<i>P. n. dahlii</i>	<i>P. najadum</i>	MHNG2447 53		AY0391 41		AY0391 79				Řecko	38,90	22,43
<i>P. n. najadum</i>	<i>P. n. najadum</i>	MHNG2626 _56		AY6472 33						Írán	35,31	49,05
<i>P. n. dahlii</i>	<i>P. n. dahlii</i>	MHNG2629 _95		AY8972 15						Chorvatsko	44,11	15,23
<i>P. n. dahlii</i>	<i>P. n. dahlii</i>	MHNG2447 _69		AY8972 16						Turecko	37,30	27,25
<i>P. n. atayevi</i>	<i>P. atayevi</i>	CAS185188		AY6472 31	AY4869 12		AY4870 38	AY4869 36		Turkmenistán	38,30	56,47
<i>P. plinii</i>	<i>P. plinii</i>	NCBS AQ492			MZ020 421		MZ020 428	MZ020 440		Indie	12,97	77,59
<i>P. plinii</i>	<i>P. plinii</i>	ZSI_CZRC_V _6329					MZ020 429	MZ020 441		Indie	20,52	85,91
<i>P. plinii</i>	<i>P. plinii</i>	ZSI_CZRC_V _6413					MZ020 430			Indie	20,33	78,22
<i>P. plinii</i>	<i>P. plinii</i>	ZSI_CZRC_V _6416					MZ020 431			Indie	18,52	73,85
<i>P. plinii</i>	<i>P. plinii</i>	ZSI_CZRC_V _6384					MZ020 432			Indie	21,92	86,85
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	JIR464	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Somálsko	10,85	47,31
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. insulanus</i>	SMF60027	NOVÉ				NOVÉ			Saúdská Arábie	16,85	41,59
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	OM15	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	23,24	57,43
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	OM16	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	23,24	57,43
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	OM17	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	23,24	57,43
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	OM75	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	21,95	59,61
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	A49	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	23,09	57,68
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	A50	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	23,09	57,68
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	S1770	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	22,81	59,25
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	SPM002899	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	SAE	25,28	56,19
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	OM63	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	Omán	22,96	57,30
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	JIR121	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	17,20	54,11
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	JIR24	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	17,17	54,09

<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	JIR80	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	16,88	53,80	
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN977	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	Omán	23,28	57,20
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN3961	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	Omán	23,66	56,93
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN3956	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ				NOVÉ	Omán	23,07	57,47
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN3084	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ				NOVÉ	Omán	23,07	57,63
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN3450	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	Omán	19,48	57,32
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN8202	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	26,19	56,25
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN8377	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	25,67	56,21
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN10622		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	17,05	54,42
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN10593		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	17,03	54,41
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN10643	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	16,75	53,23
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN7980	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	23,06	57,39
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN4185	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	22,71	59,25
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN7065	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	22,71	59,14
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN15209	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Saúdská Arábie	21,31	40,49
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN15631							NOVÉ	Saúdská Arábie	17,23	42,94
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	JIR232	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	SAE	25,10	56,07
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	USNM58959 4				MG700 033				Džibutsko	11,53	43,16
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	USNM58959 3				MG700 036				Džibutsko	11,54	43,16
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	USNM58959 2				MG700 032				Džibutsko	11,78	42,64
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	USNM58930 6				MG700 035				Džibutsko	11,54	43,16
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	MHNG2554 13		AY0391 51			AY0391 89			Jemen	16,63	43,98
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	MHNG2542 _47		AY0391 38			AY0391 76			Jemen	13,37	44,64
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. sp.</i>	DJ10288	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	25,12	63,84
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. sp.</i>	DJ10480	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	25,12	63,84
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	JCB10471					NOVÉ			Írán	26,75	55,66
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	10803	NOVÉ		NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	Turecko	37,30	43,43
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	IRA_017	NOVÉ							Írán	32,03	51,48
<i>P. rhodorachis</i>	<i>P. rhodorachis</i>	REPT_IRA_9 29	NOVÉ							Írán	29,60	52,53
<i>P. rogersi</i>	<i>P. rogersi</i>	IL68	NOVÉ	NOVÉ						Izrael	30,52	34,61
<i>P. rogersi</i>	<i>P. rogersi</i>	JIR186	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	Sýrie	35,98	38,10
<i>P. rogersi</i>	<i>P. rogersi</i>	TAU_R1740 6	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Izrael	30,89	34,42
<i>P. rogersi</i>	<i>P. rogersi</i>	TAU_R1742 7	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Izrael	30,65	34,79
<i>P. rogersi</i>	<i>P. sp.</i>	USNM58174 3					MG700 030			Kuvajt	29,35	47,53
<i>P. rogersi</i>	<i>P. sp.</i>	USNM58124 8					MG700 031			Irák	33,94	44,36
<i>P. rogersi</i>	<i>P. sp.</i>	USNM58124 7					MG700 029			Irák	33,94	44,36
<i>P. rogersi</i>	<i>P. rogersi</i>	TAU16904		MF767 306	MF767 369		MG566 073			Izrael	30,61	34,80
<i>P. rogersi</i>	<i>P. rogersi</i>	SU16		AY0391 27			AY0391 65			Izrael	31,51	35,09
<i>P. rogersi</i>	<i>P. rogersi</i>	NHMMW_KCR 2			AY1880 41			AY4870 52	AY1880 02	Egypt	29,99	33,74
<i>P. rogersi</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	10804							NOVÉ	Turecko	36,99	40,19
<i>P. saharicus</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CN15673							NOVÉ	Saúdská Arábie	26,28	41,34
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	TAU_R1680 3	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Izrael	30,77	34,67

<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	TAU_R1721 7	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Izrael	32,16	35,42
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	JIR335	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ	Egypt		
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	ZFMK92820	MF767 342	MF767 400					Egypt	28,49	34,50
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	ZFMK82627	MF767 341						Egypt	28,04	34,43
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	SMNH17243	MF767 324	MF767 386	MF767 360				Izrael	32,10	35,03
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	SMNH17242	MF767 323	MF767 385	MF767 365				Izrael	31,06	35,03
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	SMNH16664	MF767 316	MF767 378	MF767 366				Izrael	30,62	35,19
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	SMNH16624	MF767 313	MF767 375	MF767 351				Izrael	29,92	35,06
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	SMNH16190	MF767 311	MF767 373	MF767 350				Izrael	31,46	35,39
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	HUJ21937	MF767 327	MF767 388	MF767 353				Jordánsko	30,71	35,65
<i>P. saharicus</i>	<i>P. saharicus</i>	HUJ22046	MF767 328						Izrael	32,80	35,00
<i>P. sinai</i>	<i>P. sinai</i>	MZC067	NOVÉ	NOVÉ				NOVÉ	Saúdská Arábie	24,45	39,49
<i>P. sinai</i>	<i>P. sinai</i>	TAU_R1687 2	NOVÉ					NOVÉ	Izrael	30,57	34,90
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. rhodorachis</i>	DJ10433	NOVÉ	NOVÉ				NOVÉ	Afgánistán	35,19	71,00
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. rhodorachis</i>	7314	NOVÉ		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Kyrgyzstán	40,21	72,97
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. rhodorachis</i>	7423	NOVÉ		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Kyrgyzstán	41,77	72,95
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. rhodorachis</i>	8877	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Uzbekistán	39,29	66,94
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	JIR183		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ			
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	JIR189	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Írán	36,27	60,65
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	IR53	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Írán	36,40	55,69
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. rhodorachis</i>	USNM58194 3			MG700 034				Afgánistán	31,50	65,85
<i>P. sp_central_asia</i>	<i>P. rhodorachis</i>	CAS185035		AY4869 21		AY4870 51	AY4869 45		Turkmenistán	38,01	58,02
<i>P. taylori</i>	<i>P. taylori</i>	SOM01	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Etiopie	8,91	39,91
<i>P. variabilis</i>	<i>P. thomasi</i>	OM137	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	16,88	53,77
<i>P. variabilis</i>	<i>P. thomasi</i>	S8093	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	16,71	53,24
<i>P. variabilis</i>	<i>P. variabilis</i>	OM60	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Omán	16,89	53,78
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	JIR191	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Indie	27,08	76,30
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	10497	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	32,59	70,90
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	10498	NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	32,59	70,90
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	10499	NOVÉ			NOVÉ		NOVÉ	Pákistán	32,59	70,90
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	10502	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	32,59	70,90
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	10504	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	Pákistán	32,59	70,90
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	10505	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ	Pákistán	32,59	70,90
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	MHNG2443 _10	AY0391 36		AY0391 74				Pákistán	28,51	66,36
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. rhodorachis</i>	ZMUVAS24			MK941 839				Pákistán	29,54	71,60
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. rhodorachis</i>	ZMUVAS22			MK936 174				Pákistán	31,06	73,86
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. rhodorachis</i>	ZMUVAS12		MK941 835					Pákistán	32,97	71,54
<i>P. ventromaculatus</i>	<i>P. ventromaculatus</i>	Deepak3				MZ020 437	MZ020 444		Indie	26,82	70,50
<i>Atractaspis microlepidota</i>	<i>Atractaspis microlepidota</i>	JIR22	NOVÉ	NOVÉ			NOVÉ	NOVÉ	Omán	17,17	54,09
<i>Boaedon fuliginosus</i>	<i>Boaedon fuliginosus</i>	SH1210	AY1226 81	AF4710 60		AF5446 64	DQ486 163	EU390 926			

<i>Coluber constrictor</i>	<i>Coluber constrictor</i>	Slowinski	U9679 4		AY1226 49	AY4870 41	AY4869 38	EU390 914			
<i>Hemorrhois algirus</i>	<i>Hemorrhois algirus</i>		AY0391 49	AY4869 11	AY0391 87	AY4870 37	AY4869 35				
<i>Hemorrhois hippocrepis</i>	<i>Hemorrhois hippocrepis</i>		AY0391 56	AY4869 16	AY0391 77	AY4870 45	AY4869 40				
<i>Hemorrhois nummifer</i>	<i>Hemorrhois nummifer</i>	CYP_32	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ		NOVÉ	Kypr	35,34	33,01
<i>Hemorrhois ravergeri</i>	<i>Hemorrhois ravergeri</i>		AY0391 55	AY4869 20	AY0391 69	AY4870 50	AY4869 44				
<i>Spalerosophis diadema</i>	<i>Spalerosophis diadema</i>		KX6946 05	KX6948 65		AY4870 59	KX6948 20	KX6950 51			
<i>Telescopus dhara</i>	<i>Telescopus dhara</i>	CN3900	MK372 073	MK373 062		MK373 132	MK373 171	MK373 243			

Příloha 2 – Seznam použitých primerů, jejich sekvencí, jejich délky, PCR podmínek a referencí.

Marker	Název primeru	Sekvence primeru	Délka amplikonu	PCR podmínky	Referenc e
12S rRNA	12S268	GTGCCAGCGACCGCGTTACACG	620bp	94°C (1min), 65°C (1 min), 72°C (1min), 35 cyklů	Utiger et al. (2002)
	12S916	GTACGCTTACCATGTTACGACTT GCCCTG			
Cytb	L14910	GACCTGTGATMTGAAAACCAACGTT GT	1137bp	94°C (40 s), 46°C (30 s), 72°C (1min), 40 cyklů	Burbrink et al. (2000)
	H16064	CTTTGGTTTACAAGAACAATGCTTTA			
	Cytb1	CCATCCAACATCTCAGCATGATGAA A	307bp	94°C (35 s), 46°C (35 s), 72°C (1 min 30 s), 30 cyklů	Utiger et al. (2002)
	Cytb2	CCCTCAGAATGATATTTGTCCTCA			
ND4	ND4_F	CACCTATGACTACCAAAGCTCATGTAG AAGC	696bp + 167 tRNA	94°C (30 s), 48°C (45 s), 72°C (1 min 30 s), 35 cyklů	Arèvalo et al. (1994)
	Leu_R	CATTACTTTTACTTGGATTGCACCA			
COI	COIdeg1	AAGCTTCTGACTNCTACCACNGC	642bp	94°C (1 min), 65°C (1 min), 72°C (1 min), 35 cyklů	Utiger et al. (2002)
	COIbdeg	ATTATTGTTGCGYCTGTRAARTAGGC TCG			
Cmos	S77	CATGGACTGGGATCAGTTATG	567bp	94°C (30 s), 53°C (45 s), 72°C (1 min 30 s), 35 cyklů	Lawson et al. (2005)
	S78	CCTTGGGTGTGATTTTCTCACCT			
NT3	F3	ATATTTCTGGCTTTTCTCTGTGGC	483bp	94°C (30 s), 50°C (40 s), 72°C (1 min), 40 cyklů	Noonan and Chippindale (2006)
	R4	GCGTTTCATAAAAATATTGTTTGACC GG			

Zdroje:

Arèvalo, E., Davis, S.K., Sites Jr, J.W., 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Syst. Biol.* 43, 387–418.

Burbrink, F.T., Lawson, R., Slowinski, J.B., 2000. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution* 54, 2107–2118.

Lawson, R., Slowinski, J.B., Crother, B.I., Burbrink, F.T., 2005. Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): new evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Mol. Phylogen. Evol.* 37, 581–601.

Noonan, B.P., Chippindale, P.T., 2006. Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. *Mol. Phylogen. Evol.* 40, 347–358.

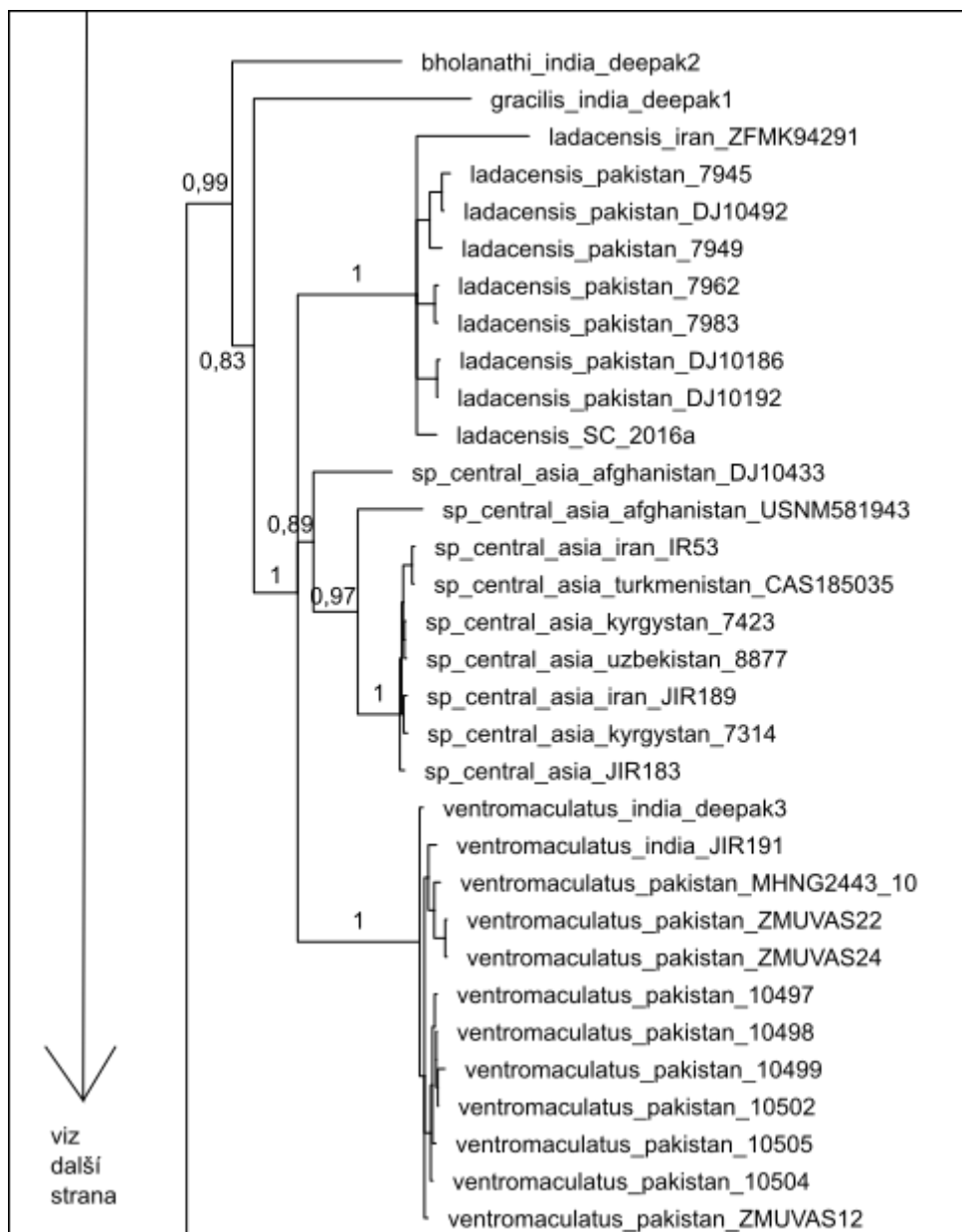
Utiger, Urs, Notker Helfenberger, Beat Schätti, Catherine Schmidt, Markus Ruf, and Vincent Ziswiler. 2002. “Molecular Systematics and Phylogeny of Old and New World Ratsnakes, *Elaphe* Auct., and Related Genera (Reptilia, Squamata, Colubridae).” *Russian Journal of Herpetology*.

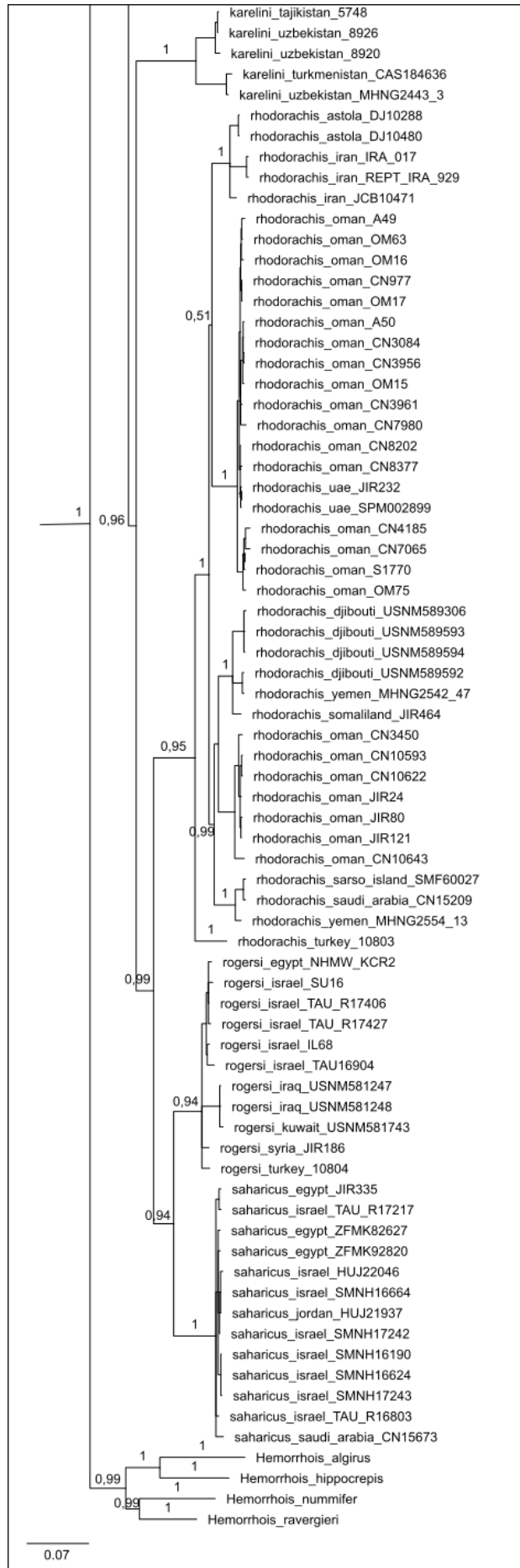
Příloha 3 – Druhy a markery použité pro kalibrovaný strom.

Druh	Kód vzorku	12S	Cytb	ND4	Cmos
<i>Bamanophis dorri</i>			AY188040	AY487042	AY188001
<i>Dolichophis caspius</i>		AY039126	AY376739	AY487039	AY376797
<i>Dolichophis jugularis</i>		AY039152	AY486917	AY487046	AY486941
<i>Dolichophis schmidtii</i>		AY039159	AY486923	AY487054	AY486947
<i>Eirenis aurolineatus</i>			AY376749	AY487070	AY376807
<i>Eirenis barani</i>			AY376756		AY376814
<i>Eirenis collaris</i>			AY376766		AY376824
<i>Eirenis coronelloides</i>			AY376758		AY376816
<i>Eirenis decemlineatus</i>			AY376760		AY376818
<i>Eirenis eiselti</i>			AY376747	AY487069	AY376805
<i>Eirenis hakkariensis</i>			AY376761		AY376819
<i>Eirenis levantinus</i>			AY376748	AY487071	AY376806
<i>Eirenis lineomaculatus</i>			AY376762		AY376820
<i>Eirenis medus</i>		AY647226	AY376767		AY376825
<i>Eirenis modestus</i>		AY039143	KX694864	AY487072	KX694807
<i>Eirenis persicus</i>			AY376757		AY376815
<i>Eirenis punctatolineatus</i>		AY647227	AY376752	AY487073	AY376810
<i>Eirenis rothii</i>			AY376759		AY376817
<i>Eirenis thospitis</i>			AY376754		AY376812
<i>Hemorrhais algirus</i>		AY039149	AY486911	AY487037	AY486935
<i>Hemorrhais hippocrepis</i>		AY039156	AY486916	AY487045	AY486940
<i>Hemorrhais nummifer</i>	CYP_32	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	
<i>Hemorrhais ravergieri</i>		AY039155	AY486920	AY487050	AY486944
<i>Hierophis gemonensis</i>		AY039145	AY376741	AY487044	AY376799
<i>Hierophis viridiflavus</i>		AY039137	AY486925	AY487057	AY486949
<i>Lytorhynchus diadema</i>		KX909260	KX909325		KX909365
<i>Lytorhynchus maynardi</i>		KX909284	KX909343		KX909366
<i>Macroprotodon abubakeri</i>		AY643298	AY643381		
<i>Macroprotodon brevis</i>		KY762034	DQ907242	DQ902333	KY762079
<i>Macroprotodon cucullatus</i>		AY643290	AY188026	AY487064	AY187987
<i>Mopanveldophis zebrinus</i>			AY188043	AY487058	AY188004
<i>Muhtarophis barani</i>		KX909253	KX909318		KX909369
<i>Orientocoluber spinalis</i>		AY541508	AY486924	AY487056	AY486948
<i>Platyceps bholanathi</i>	Deepak2			MZ020435	
<i>Platyceps collaris</i>	DJ607	MT856883	MT862658	NOVÉ	MT862593
<i>Platyceps elegantissimus</i>	CN6251	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Platyceps florulentus</i>	SS11	AY039130	AY486915	AY487043	AY486939
<i>Platyceps gracilis</i>	Deepak1		MZ020424	MZ020436	MZ020443
<i>Platyceps josephi</i>	NCBS_AU732		MZ020422	MZ020434	MZ020442
<i>Platyceps karelini</i>	8920	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Platyceps ladacensis</i>	DJ10186	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Platyceps manseri</i>	CN15632	NOVÉ		NOVÉ	
<i>Platyceps najadum</i>	JIR190	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Platyceps rogersi</i>	TAU_R17406	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Platyceps saharicus</i>	TAU_R16803	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Platyceps sinai</i>	MZC067	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	
<i>Platyceps sp_central_asia</i>	JIR189	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Platyceps taylori</i>	SOM01	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Platyceps variabilis</i>	OM60	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ

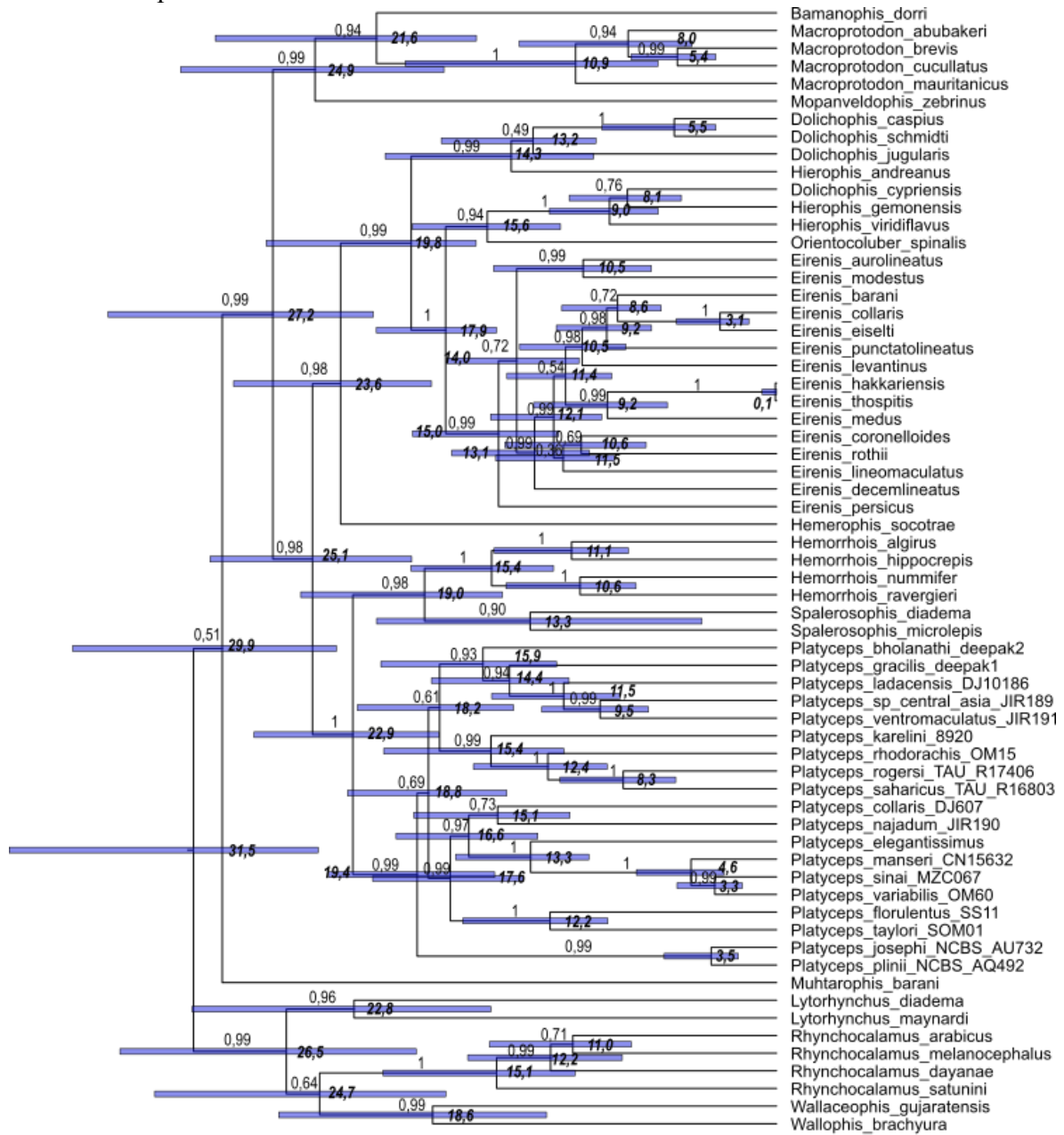
<i>Platyceps ventromaculatus</i>	JIR191	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ	NOVÉ
<i>Rhynchocalamus arabicus</i>		KT878842	KT878854		KT878851
<i>Rhynchocalamus dayanae</i>		KX909283	KX909332		KX909361
<i>Rhynchocalamus melanocephalus</i>		KX909268	KX909336		KX909359
<i>Rhynchocalamus satunini</i>		KT878843	KT878855		KT878850
<i>Spalerosophis diadema</i>		KX694605	KX694865	AY487059	KX694820
<i>Spalerosophis microlepis</i>		AY647230			
<i>Wallaceophis gujaratensis</i>		KR819919		KR819923	KR819917
<i>Wallophis brachyura</i>			KX782330	KX782331	KX768756

Příloha 4 – Fylogenetický strom vzniklý Bayesovskou analýzou. Čísla nad větvemi ukazují podporu posteriorní pravděpodobnosti, hodnota pod 0,95 není věrohodná.





Příloha 5 – Kompletní kalibrovaný strom. Čísla nad větvemi ukazují podporu, čísla v uzlech ukazují průměry odhadů doby divergence, modré pruhy ukazují 95% interval spolehlivosti tohoto odhadu.



4.0