**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra zoologie**

# Ostrovní evoluce netopýrů

Bakalářská práce

**Barbora Holá**

Školitel: doc. RNDr. Pavel Hulva, Ph.D.

Praha 2016

Děkuji mému školiteli Doc. RNDr. Pavlu Hulvovi, Ph.D. za odborné konzultace, cenné rady a trpělivost. Zároveň bych chtěla poděkovat mé rodině za podporu.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala sama na základě uvedené literatury a konzultací se svým školitelem.

Praha, 2016

# 1 Abstrakt

Skupina Chiroptera je jediný savčí řád, schopný aktivního letu. Tato klíčová adaptace propůjčuje této skupině velké disperzní schopnosti a často jsou to jediní kolonizátoři ostrovů ve větších vzdálenostech od pevniny. Více než polovina druhů netopýrů osidluje ostrovy a téměř čtvrtina je ostrovními endemity. Osidlují ostrovy celého světa, chybí pouze na velmi malých, velmi izolovaných nebo nehostinných ostrovech. Fenomény ostrovní biogeografie mají neobyčejný význam v celé řadě aspektů evolučních i ekologických disciplín. Díky relativní jednoduchosti a ochuzenosti ostrovních biot zde mohou být lépe pozorovány vyvstávající interakce mezi populacemi na ostrovech přítomných. Mohou zde přežívat i druhy, které by mohly v kontextu kompetice na pevnině podlehnout extinkci. Bohatství ostrovní bioty podléhá dvěma proti sobě jdoucím silám, kolonizaci a vymírání, přičemž dynamická rovnováha nastává v okamžiku, kdy se pravděpodobnost kolonizace a extinkce vyrovnají, to znamená, že počet druhů je neměnný, ale druhové složení se měnit může. Izolace, fragmentovaná distribuce a malé velikosti ostrovních populací mohou vést jak ke speciaci, tak k redukci genetické diverzity, ztrátě adaptivních schopností a extinkci. Míra izolace a velikost ostrova korelují s druhovou bohatostí na nich. Ta bývá také ovlivňována migrací, která může znamenat nový příliv alel do genofondu. Rychlost speciace může záviset na velikosti populace. Mezi nejčastěji pozorované rozdíly mezi pevninskými a ostrovními populacemi patří gigantismus, nanismus či sklony k sedentaritě. V této práci se zaměřím na mikroevoluční i makroevoluční procesy ostrovních netopýrů, s důrazem na jejich populační genetiku, speciaci, morfologická přizpůsobení, ostrovní biogeografii, distribuci a ochranu.

**Klíčová slova**: ostrovní evoluce, netopýři, ostrovní biogeografie, populace

## 2 Abstract

Order Chiroptera is the only mammalian taxon capable of powered flight. This key adaptation allows for high dispersion capabilities, therefore bats are often the only colonizers of remote islands. More than half of all bat species inhabit islands, and nearly a quarter of them are the islands' endemic organisms. They colonize islands around the entire world, being exempt from only very small, isolated or inhospitable islands.. Island biogeography has an extraordinary importance in many aspects of evolutionary and ecological disciplines. Because of its relative simplicity, as well as the impoverished nature of island biota, emerging interactions between island populations can be better observed compared to mainland. Species that might succumb to extinction due to competition on the mainland may survive on islands. Richness of island biota is subject to two opposing forces, colonization and extinction. A dynamic equilibrium occurs when the probability of colonization and extinction is equal, meaning the number of species is constant, but the composition of species may vary. Isolation, fragmented distribution, and the small size of island populations can lead to speciation, but can also conversely reduce genetic diversity, adaptive capabilities and ultimately cause extinction. The degree of isolation, and the size of the island correlates with biodiversity. Species richness is also influenced by migration, contributing new alleles into the existing gene pool. The rate of speciation may depend on the size of the population. The most commonly observed differences between mainland and island populations include gigantism, dwarfism and sedentarity. This thesis will focus on microevolutionary and macroevolutionary processes observed in island bats, with an emphasis to their population genetics, speciation, morphological adaptation, island biogeography, distribution and conservation.

.

**Key words**: island evolution, bats, island biogeography, populations

# 3 Úvod

Letouni (Chiroptera) jsou téměř kosmopolitně se vyskytujícím řádem savců, který se podle recentních fylogenetických rekonstrukcí dělí na dva podřády, *Yinpterochiroptera* a *Yangochriptera*. Jsou to jediní savci schopni aktivního letu, což jim umožňuje využívat i strategie pro ostatní savce atypické, například osidlovaní území, pro většinu ostatních skupin savců nepřístupných, ostrovy. Čím vzdálenější je ostrov od pevniny, tím je těžší jej kolonizovat. Let tudíž propůjčuje netopýrům enormní kolonizační výhodu oproti jiným savčím druhům.

Přestože ostrovy tvoří relativně malou část světové pevniny, hostí nepřeberné množství ekologických společenstev a unikátních taxonů. 12 z 20 oblastí, hostících nejvyšší počty endemických druhů ptáků se vyskytují na ostrovech (Orme, et al. 2005) a 12 z 18 ohnisek výskytu mořského endemismu taktéž obklopuje ostrovy (Roberts et al., 2002). Za vysokou úroveň endemismu, specializací a evolučních adaptací mohou faktory jako je velikost ostrova, jeho vzdálenost od pevniny, doba jeho izolace od pevniny, stejně jako struktura ostrova a jeho ekologické podmínky (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007)

Netopýři jsou hlavní složkou savčí biodiverzity a často bývají jedinými původními savčími druhy na ostrovech, jejich role v ekosystémech je proto často nepostradatelná. Frugivorní netopýři často hrají klíčovou roli v opylování rostlin a šíření jejich semen. Jejich významná úloha v těchto procesech na ostrovech jižního Tichomoří dokonce naznačuje, že v případě poklesu těchto druhů by mohlo dojít až ke kaskádě rostlinných vymírání a to především na ostrovech již ochuzených o jiné frugivorní obratlovce (Elmqvist et al, 1993). I přes jejich důležitou roli v ostrovních ekosystémech se o jejich globální distribuci a stavu jejich populací donedávna příliš nevědělo (Jones et al., 2009). Ovšem s nedávným vývojem sofistikovaných observačních i molekulárních metod můžeme lépe sledovat vzorce v jejich ekologii, evoluci, populační dynamice i genetice.

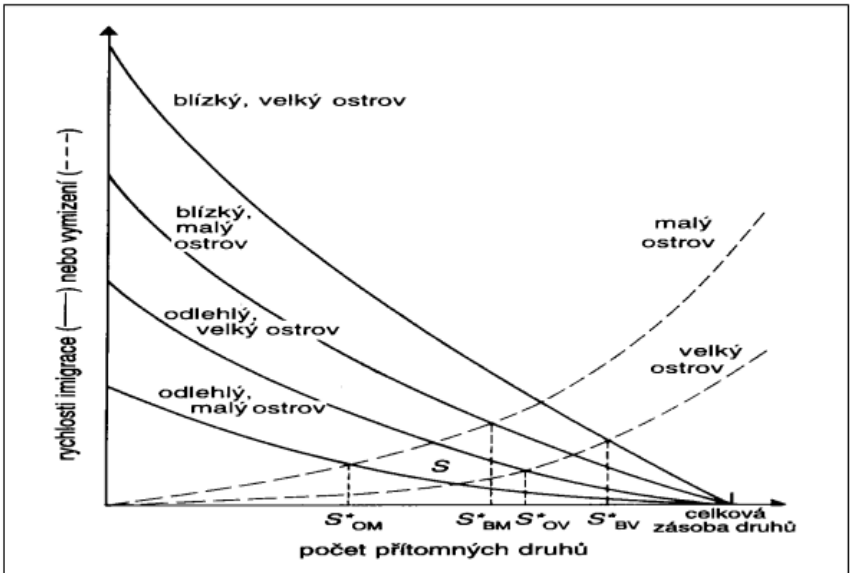
# 4 Ostrovní biogeografie

Na první pohled zřejmá charakteristika ostrovů, izolovanost, vede k další nápadné vlastnosti, ochuzenosti příslušných faun a flór. Relativní jednoduchost ostrovní bioty umožňuje studovat vyvstávající interakce mezi místními populacemi, které by mohly ve složitějším kontextu pevniny zůstat skryty (Simberloff, 1974). Z evolučního hlediska je ochuzenost ostrovů velmi významná, umožňuje totiž existenci forem, které by mohly být v rámci konkurenčních interakcí v bohatší biotě selektivně odstraněny. Ochuzenost biot není jev náhodný, ale je pravděpodobně způsoben tím, že některé druhy mají nízkou schopnost disperze a často v ostrovních biotách chybí, což je může dělat neharmonickými v jejich složení. Klíčovým prvkem evoluce v ochuzených komunitách je to, že se zde mohou lépe projevovat koevoluční selekční tlaky a mohou být lépe determinovány příčiny pro druhově specifickou morfologii, chování a obecné vlastnosti niky (Simberloff, 1974).

Ostrovní populace jsou už dlouho zájmem ekologie z části i proto, že ostrovy poskytují zjednodušený model pro porozumění, jak jsou společenstva ekologicky strukturována (Frick et al., 2008). R. MacArthur a E. Wilson v roce 1963 formulovali „rovnovážnou teorii ostrovní biogeografie“, která poskytuje teoretický základ pro pochopení zákonitostí druhové bohatosti ostrovních systémů.

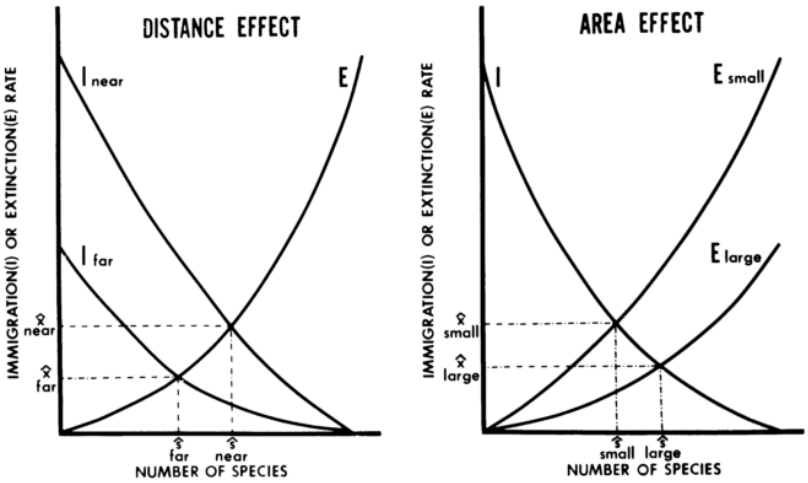
## 4.1 „Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie“

Tato teorie předpokládá, že bohatství ostrovní bioty je dynamická veličina, podléhající proti sobě jdoucím silám, kolonizaci a extinkci (MacArthur & Wilson, 1963). Pokud předpokládáme, že mají všechny druhy stejnou šanci kolonizovat daný ostrov a zároveň jsou stejně náchylné k vymření, pravděpodobnost kolonizace klesá lineárně s každým novým příchozím druhem. Když se počet druhů na ostrově vyrovná počtu druhů přicházejících v úvahu pro kolonizaci daného ostrova (tzv. „species pool“), klesne pravděpodobnost kolonizace na nulu. Naproti tomu se zvyšujícím se počtem druhů na ostrově, roste i pravděpodobnost extinkce. Výsledkem těchto dvou procesů je určitá dynamická rovnováha v celkovém počtu druhů, vyskytujících se na daném ostrově. Tato rovnováha nastává v okamžiku, kdy se pravděpodobnost kolonizace a extinkce vyrovnají. Dynamická rovnováha znamená, že počet druhů na ostrově je v čase přibližně neměnný, druhové složení se ovšem může měnit (MacArthur & Wilson, 1967).




Obr. 1: Teoretický průběh kolonizace a extinkce na ostrovech. Průsečíky křivek kolonizace a extinkce (značené S ) představují předpokládaný rovnovážný počet druhů na daném ostrově. V okamžiku, kdy je vyčerpána celková zásoba druhů, je rychlost kolonizace nulová. Upraveno podle McArthura & Wilsona (1976), převzato z přípravného textu biologické olympiády 2004/2005 (Hájek et al.).

Přímý test tohoto tvrzení byl proveden D. Simberloffem a E. Wilsonem, kdy „defaunovali“ skupinu 6 malých mangrových ostrovů ve Florida Bay prostřednictvím methylbromidu, přičemž nechali 2 podobné neošetřené ostrovy jako kontrolu (Simberloff & Wilson, 1968). Tyto ostrovy byly v různých vzdálenostech od hlavních ostrovů Florida Keys a protože neměly žádnou supratidální půdu, byly osídleny pouze několika desítkami druhů členovců (naproti tomu ve „species pool“ Florida Keys jsou stovky druhů), hlavně hmyzu. Počítání byla provedena před defaunací i několikrát po ní. Zjistili, že na všech ostrovech, nejvíce však na nejvzdálenějších, počet druhů mírně převýšil čísla před defaunací, poté klesl a osciloval kolem původní hodnoty. Toto převýšení původních hodnot bylo interpretováno jako důsledek malých velikostí populací v raných fázích kolonizace, což umožnilo koexistenci více druhů, než by bylo možné na zaplněnějším, „neošetřeném“ ostrově. Na nejvzdálenějším ze zkoumaných ostrovů některé z druhů, které byly schopny ostrov osídlit v brzké době po defaunaci, díky nepřítomnosti predátorů a kompetitorů vytvořily abnormálně velké populace. Tím eliminovaly přesah původního počtu druhů a zpomalily proces dosažení rovnováhy. Kvůli nedostatku vhodné potravy nebo habitatu byly často pozorovány extinkce mangrovových kolonistů (Simberloff & Wilson, 1968; Simberloff & Wilson, 1969b; Simberloff & Wilson, 1969a; Simberloff & Wilson, 1970).




Obr.2: Ostrovní biota je v ekologickém čase rovnováha mezi imigrací nových druhů a extinkcí druhů již přítomných. Vlevo: „Efekt vzdálenosti"; více blízký ostrov má větší rovnovážný počet druhů (S) a míru fluktuace (X). Vpravo: „Efekt plochy"; větší ostrov má větší hodnotu S a menší hodnotu X (Daniel S. Simberloff, 1974).

## 4.2 Ostrovní biogeograife a netopýři

W. Frick a jeho kolektiv publikovali práci, zabývající se ostrovní biogeografií, konkrétně druhovou bohatostí netopýrů v blízkosti mexického poloostrova Baja California. Bylo detekováno 12 druhů netopýrů, žijících na ostrovech v Kalifornském zálivu a 15 druhů, využívajících pobřežní stanoviště poloostrova Baja. Druhová bohatost netopýrů korelovala s plochou i izolací ostrovů a byla vyšší na jižním souostroví, kde je hustší vegetace (Frick et al., 2008). S vegetačními rozdíly souvisí rozdíly ve druhové bohatosti ptáků. Spojitost s vegetační komplexitou není u netopýrů tak pevně stanovená, jako u ptáků (MacArthur & MacArthur, 1961;Tomoff, 1974), ale Frick et al., předpokládali, že i přesto bude druhová bohatost netopýrů korelovat s vzorci, pozorovanými u ptáků, což se i při jejich sledování potvrdilo. Také velikost oblasti s druhovou bohatostí netopýrů pozitivně korelovala, kdy se zvýšila o jeden druh na každé 5,4-násobné zvětšení ostrova. Vliv izolace se také potvrdil, v průměru bohatost klesla o jeden druh za každý 6,25km nárůst ve vzdálenosti od poloostrova Baja (Frick et al., 2008). Negativní vztah mezi izolací a druhovou bohatostí netopýrů by mohl být způsoben dvěma mechanismy. Míra imigrace se může snižovat se zvyšující se mírou izolace, jak známe z rovnovážné teorie ostrovní biogeografie. Též to může být důsledek „teorie optimálního získávání potravy" (Pyke et al., 1977), která může vysvětlovat

zákonitosti snižování druhové bohatosti na ostrovech, za předpokladu, že náklady na cestu za potravou jsou pro jedince vyšší než výše odměny ve formě potravy na vzdálených ostrovech, ale nejsou prohibitivní na ostrovech blízkých. Pokud by se za potravou na vzdálené ostrovy nedostal žádný nebo jen málo jedinců daného druhu, celková druhová bohatost ostrova by se snížila (Frick et al., 2008).

R. E. Ricklefs a I. J. Lovette zkoumali vliv ostrovního prostředí a diverzity habitatu na vztah počtu druhů k velikosti plochy u několika živočišných taxonů (netopýři, ptáci, motýli, plazi a obojživelníci) na Malých Antilách. Jednoduché korelace mezi druhovou bohatostí a ostrovním prostředí byly zjevné u všech skupin. Korelace mezi druhovou bohatostí a diverzitou habitatu se objevily u všech skupin, vyjma netopýrů. Uvedli, že plocha měla signifikantní efekt na netopýry a ptáky, habitat zase na motýly, plazy a obojživelníky. Tyto rozdíly jsou nejspíš způsobeny více rozdílnými rysy v biologii těchto odlišných taxonů. Velký efekt diverzity habitatu můžeme očekávat u skupin s vysokou mírou stupně habitatové specializace, u populací dostatečně velkých, aby jim nehrozila náhodná extinkce, u životních forem, které zahrnují resistentní klidová stádia, snižující náchylnost vůči vymření z důvodu katastrofické události, nebo kombinací těchto faktorů. Naproti tomu, výrazný vliv velikosti plochy je pravděpodobný u taxonů s nízkou habitatovou specializací a nízkou populační hustotou (Ricklefs & Lovette, 1999).

A. Carvajal a G. H. Adler studovali biogeografii savců na tropických Pacifických ostrovech. Prověřovali vliv geografie na druhovou bohatost a endemismus na ostrovech. Fauně na ostrovech dominovali netopýři, pocházející z Australo-papuánské oblasti a z jihovýchodní Asie, především Filipín. Pouze netopýr *Lasiurus cinereus* měl původ v Severní Americe (Morales & Bickham, 1995). Navzdory letu a schopnosti dosáhnout i velmi vzdálených souostroví (Hawaii), netopýři nebyli přítomni téměř na polovině souostroví a Australopapuánští a Asijští netopýři byli distribuováni k východu pouze po Cookovy ostrovy. Většina těchto souostroví, která nebyla osídlena žádnými původními savci, včetně netopýrů, byla složena z malých, nízko položených, písčitých ostrůvků, s nízkou diverzitou rostlinných druhů (Mueller-Dombois & Fosberg, 1998). Je pravděpodobné, že netopýři již někdy na některé z těchto neosídlených ostrůvků dorazili, ale nebyli schopni udržet trvalé populace z důvodu nízké rostlinné druhové diverzity, nedostatku zdrojů a vysoké míry extinkce. Výjimkami mezi ostrovy však byla souostroví Markézy a Společenské ostrovy, která obsahují několik velkých, vyvýšených ostrovů s relativně

velkou rozmanitostí rostlinných druhů (Mueller-Dombois & Fosberg, 1998), ale žádné původní savce. Netopýři zde pravděpodobně nikdy nezaložili stálé populace buď kvůli izolovanosti těchto souostroví nebo kvůli absenci netopýřích druhů na východ od Cookových ostrovů (Carvajal & Adler, 2005).

# 5 Populační genetika ostrovních netopýrů

Odlehlé ostrovy hrají signifikantní roli ve studiu speciačních procesů. Kombinace malé populační velikosti, fragmentované distribuce a izolace jsou často příčinou redukce genetické diverzity v populacích. To populaci významně ovlivňuje a může vyústit až ve speciaci či ztrátu adaptačních schopností na náhlé změny (Hoffmann et al., 2003).. Ostrovy jsou proto studnicí zajímavostí v celé řadě aspektů ekologie i evoluční biologie.

## 5.1 Disperze a Migrace

Migrace (periodické přesuny) i disperze (jednorázový přesun) může pro populaci znamenat příliv nových alel do genofondu, ale i naopak. Netopýři na ostrovech tvoří víceméně izolované populace, pro genový tok mezi nimi je tedy migrace nezbytná.

Přestože je o netopýrech známo, že jsou schopni létat na dlouhé vzdálenosti a to i kvůli jedinému lovu (Kunz & Lumsden, 2003), o jejich schopnosti či vůli létat na dlouhé vzdálenosti přes otevřenou vodu, se u většiny druhů moc neví (Ahlen, 1983). Přestože jsou někteří netopýři známí svou zdráhavostí vůči přelétání otevřených vodních útvarů (Castella et al., 2000), některé druhy zřejmě nemají s cestováním přes velké vodní plochy nejmenší problém. Například studie o rekolonizaci ostrovů Krakatau prokázala, že jak *Yinptero-chiroptera*, tak *Yangochiroptera* tyto ostrovy kolonizovali z původních domovin, vzdálených až 40 km (Tidemann et al., 1990). Netopýři jsou ovšem schopni překonávat mnohem větší vzdálenosti. Studie Wilkinsona a Fleminga, týkající se migrujících druhů netopýrů, potvrdila velký tok genů mezi populacemi některých druhů, vzdálenými až 1800 km (Wilkinson & Fleming, 1996). Naproti tomu, mezi evropskými a africkými netopýry *Myotis myotis*, oddělenými 14 km širokým Gibraltarským průplavem, byly objeveny velké genetické rozdíly, k žádnému genovému toku mezi nimi tedy nedochází (Castella et al., 2000). Ne vždy tedy musí naše očekávání o migračním chování a genovém toku, odpovídat realitě. Genový tok a tím pádem i malá strukturovanost populace se projeví, pouze pokud k páření dochází během tahu. Pokud ne, genetická struktura populace je podobná jako u nemigrujících druhů.

Azorský netopýr *Nyctalus azoreum* , který je jediným endemickým savcem na Azorských ostrovech, se vyvinul z kontinentálního předka příbuzného netopýru *Nyctalus leisleri* (Speakman & Webb, 1993) a osídlil ostrovy, které jsou od pevniny vzdálené přibližně 1500 km. Haplotypy mitochondriální DNA naznačují, že různé populace *N. azoreum* na ostrovech vznikly z jediné kolonizační události. Koexistence několika haplotypů v rámci jednoho ostrova může být způsobena vícenásobnými kolonizačními událostmi, efektem zakladatele, který zahrnoval několik linií, nebo mutacemi, které se *in situ* v čase nahromadily (Salgueiro et al., 2004).

## 5.2 **Efekt zakladatele**

Tento jev, od kterého byl později odvozen i „efekt hrdla láhve“, poprvé popsal Ernst Mayr v roce 1942 ve své knize *Systematics and the Origin of Species*. Snažil se zde mimo jiné vysvětlit mechanismy geografické evoluce. On i další přírodovědci pozorovali, že ostrovní populace vykazují odlišné fenotypové znaky od populací stejného druhu na pevnině a to i v případech, kdy na ostrovech panovaly téměř totožné klimatické, nutriční a jiné podmínky, jako na pevnině. Kvůli velmi podobným podmínkám lze vyloučit, že by fenotypové změny byly způsobeny pouhou selekcí. Genetický drift, při němž dochází k náhodným posunům ve frekvenci alel v populaci a který je zjevný především v malých populacích (Wright, 1949 cit. podle Dobzhansky & Pavlovsky, 1957), sám o sobě také plné vysvětlení tohoto fenoménu nenabízí a to z důvodu, že k fenoménu dochází i na velmi velkých ostrovech, obývaných obrovskými populacemi, čítajícími tisíce či dokonce miliony jedinců (Mayr, 1954). Došel tedy k závěru, že proces speciace byl urychlen izolací relativně malých populací. Proč by velikost populace měla mít vliv na speciaci?

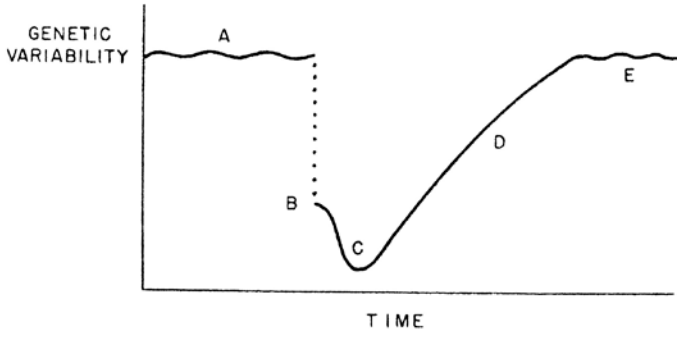
Výpočty Wrighta naznačují, že k tomu, aby se populace přiblížila ke genetické homogenitě v důsledku náhodné ztráty genů, musí být populace relativně malá, v řádu stovek a méně jedinců. Je-li populace větší, v řádů tisíců až desetitisíců jedinců, rychlá speciace může i nadále probíhat v důsledku selekčního a mutačního tlaku, genetická variabilita populace bude ale znatelně větší (Wright, 1931). Pokud je populace ještě větší, blížící se populaci panmiktické, speciace bude ještě pomalejší. Mayr argumentoval, že evoluce je v malých populacích rychlejší než ve velkých, protože inbreeding v rámci populace způsobuje genetický drift, náhodnou ztrátu genů a tím pádem nárůst koncentrace homozygotů a pokles genetypové a fenotypové variability. Později uvedl, že kvůli nárůstu četnosti homozygotů, budou právě homozygoté vystaveni největšímu selekčnímu tlaku a

budou upřednostňovány takové geny, které budou zvlášť životaschopné v homozygotním stavu (Mayr, 1954). Došel tedy k závěru, že pouhá změna genetického prostředí může výrazně ovlivňovat selekční hodnotu genů.

Díky předpokladu pro rychlou a divergentní evoluci v malých populacích, můžeme najít na ostrovech tolik trpasličích či obřích forem druhů, formy se zvláštními barevnými znaky, jako je albinismus či melanismus, nebo se zvláštními strukturami, jako je například delší zobák a další odchylky (Mayr, 1942).

Mayr ve své práci uvedl, že snížená variabiliata malých populací nemusí být vždy způsobená náhodnou ztrátou genů, ale také díky faktu, že populace mohla být založena jediným párem či jedinou oplozenou samicí. Tito „zakladatelé" si s sebou z původní domoviny nesou jen malý zlomek tamní variability. Tento „princip zakladatele" může vysvětlovat i genetickou jednotnost v rámci relativně velkých populací, a to zejména v případě, kdy jde o dobře izolované populace v blízkosti hranic rozsahu druhu (Mayr, 1942).

Vyčlenění několika zakladatelů z centra genového proudu rodičovské populace, způsobuje náhlou změnu genetického prostředí většiny lokusů, což je jedna z nejdrastičtějších genetických změn (krom polyploidie a hybridizace), ke kterým může v přírodních populacích dojít (Provine, 2004). Tento jev proto Mayr nazval „genetickou revolucí". Podle něj může mít navíc tato „revoluce" charakter řetězové reakce, kdy změna na jednom lokusu ovlivní selektivní hodnoty na další lokusy, až nakonec systém dojde k novému rovnovážnému stavu. Tato revoluce ale nemusí probíhat u každé populace, pocházející z omezeného množství zakladatelů, jde spíše o potenciální jev. (Mayr, 1954). Teorie „genetické revoluce" nebyla ovšem nikdy vědeckou komunitou příliš pozitivně přijata.




Obr.3: Mayrův diagram genetické variability, kdy (A) naznačuje původní populaci, která projdem „hrdlem láhve", čímž se sníží její genetická variabilita (B), poté prostřednictvím zvýšené koncentrace homozygotů dojde ke „genetické revoluci" (C), po které dojde k obnovení variability (D) s novou genetickou strukturou (E) (Provine, 2004).

# 6 Evoluční procesy na ostrovech

Už od dob Darwina evoluční biologové využívali ostrovy jako jakési velké evoluční laboratoře, vhodné pro pozorování mechanismů vzniku nových druhů. Ovšem ne všechny ostrovy jsou stejné, mohou se lišit v mnoha faktorech, které mohou ovlivňovat typ a míru evolučních procesů na nich. Jako výrazně ovlivňující faktory se ukázaly geografická izolace (alopatrie) v počátečních fázích formace nového druhu, úlohy interakcí mezi druhy vznikajícími adaptivní radiací, historie ostrova a deterministické faktory s ostrovní evolucí související (Losos & Ricklefs, 2009). Darwinova pozorování fenotypové a ekologické diverzity drozdců, želv a pěnkavek na Galapágách byla potvrzena a ukázalo se, že mnoho dalších ostrovních taxonů vykazuje stejné vzorce evolučního původu.

Izolovanost ostrovů umožňuje jejich biotám rozvíjet se nezávisle, po vlastních evolučních trajektoriích, bez omezení evolučními událostmi, odehrávajícími se jinde (Leigh et al., 2007). Spousta ostrovů je navíc vulkanického původu nebo byly v minulosti pod vodou. Tyto nedotčené ostrovy tedy bývají k volně k dispozici, pro kolonizací a následnou diversifikaci (Losos & Ricklefs, 2009). Při kolonizaci ostrova jsou tedy hojně k dispozici volné niky, což dává příležitost následné adaptivní radiaci, přičemž speciace pozdějších příchozích je výrazně inhibována konkurencí již přítomných druhů (Mayr, 1963).

## 6.1 Speciace

Speciace je evoluční proces, při kterém dochází ke štěpení a větvení evolučních linií. Vzhledem k tomu, že ostrovy jsou obklopeny masou vody, což tvoří přirozenou bariéru pro mnoho taxonů, na ostrovech se nejčastěji můžeme setkávat se speciací alopatrickou. Na všech ostrovech ovšem neprobíhá. Existuje jen málo přesvědčivých důkazů o předku ptačího druhu, u kterého by došlo ke speciaci na ostrovech rozlohou menší než Madagaskar (Coyne & Price, 2000). Stejně tak ještěrky rodu *Anolis* hojně speciovaly na větších ostrovech Velkých Antil, naproti tomu téměř vůbec na ostrovech Malých Antil, přestože jsou některé z nich relativně velké, obývané tímto rodem již miliony let a zdánlivě poskytující stejné množství nik jako ostrovy Velkých Antil (Losos & Schluter, 2000). Tento nedostatek speciací na malých ostrovech naznačuje, že tlak přírodního výběru nestačí k tomu, aby byl jeden druh rozdělen na druhů více, ale je zapotřebí alopatrie, tedy geografická izolace (Mayr, 1963), a že existuje minimální velikost ostrova, pro alopatrickou speciaci potřebná. To, že je alopatrie pro speciaci nepostradatelná je viditelné i na vzorcích vzniku

druhů na souostrovích. Přestože ke štěpení ptačích druhů na malých ostrovech nedochází, na souostrovích, tvořených malými ostrovy k tomuto jevu dochází (Mayr & Diamond, 2001 cit. podle Losos & Ricklefs, 2009). Nejznámějším příkladem jsou „Darwinovy pěnkavy“, kdy vzniklo na souostroví Galapágy 13 druhů. K izolaci jejich populací došlo na různých ostrovech a když jedna populace (v té době již druhově odlišená nebo s osvojenými ekologickými či evolučními procesy, které speciaci podpořily), kolonizovala ostrov osídlený populací jinou, staly se sympatrickými (Grant & Grant, 2011).

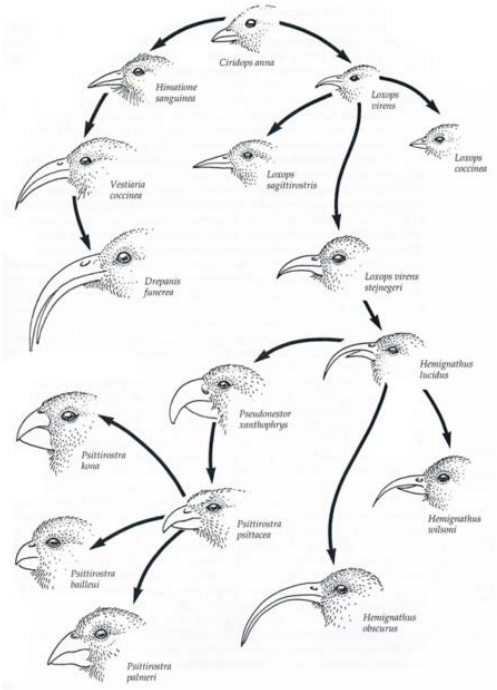
Na některých souostrovích není však ani tak důležitá rozloha ostrovů, jako jejich stáří. Nejvíce bývají osidlovány středně staré ostrovy, protože druhy na starších ostrovech více podléhají extinkci kvůli degradaci ostrova prostřednictvím eroze a podobně (Gillespie et al., 2008).

Rozsah diverzifikace druhů je také ovlivňován mírou izolace. Tok genů mezi blízkými ostrovy zabraňuje divergenci populací. Na druhou stranu, populace na ostrovech od sebe vzdálených přespříliš diferencují snadno, ale často nejsou schopny kolonizovat nové ostrovy. K diverzifikaci v rámci souostroví je tedy třeba kombinace příhodné geografie a schopnosti disperze (Heaney, 2000).

## 6.2 Adaptivní radiace

Adaptivní radiace je proces navazující na speciaci, kdy druhy procházejí rapidní diverzifikací z ancestrálního předka, většinou v důsledku přizpůsobování se ekologickým příležitostem. Obvykle začíná osídlením druhově chudého prostředí, následuje alopatrická speciace a rekolonizace blízkých ostrovů, čímž dojde k sympatrii dvou či více druhů. Mezi hojnými populacemi těchto druhů poté dochází ke kompetici o zdroje, ovšem se získanými adaptacemi, které redukují konkurenci mezi nimi a mohou vést až k morfologické odlišnosti a specializaci. Tento sled událostí může tedy vést až k vývoji nových znaků a vzniku endemických taxonů, které jsou adaptovány a specializovány na využití širokého spektra ekologických prostorů. Díky tomu, že se páry druhů vyskytují na ostrovech sympatricky i každý zvlášť, jsou ostrovy jedinečné ve své příhodnosti pro studování vývoje nových znaků (Losos & Ricklefs, 2009). Některé případy adaptivní radiace dokonce vyprodukovaly druhy na různých trofických úrovních, kdy jeden druh začal lovit ostatní. To značí, že při adaptivní radiaci mohou hrát roli jak kompetiční interakce, tak koevoluce mezi příbuznými druhy ve vztahu dravec – kořist (Schluter, 2000 cit. podle Losos & Ricklefs, 2009).

Klasickým příkladem je adaptivní radiace šatovníků (*Drepanididae*) na Havajských ostrovech, které jejich předek pravděpodobně osídlil před posledními několika miliony let (Tarr & Fleischer, 1995)

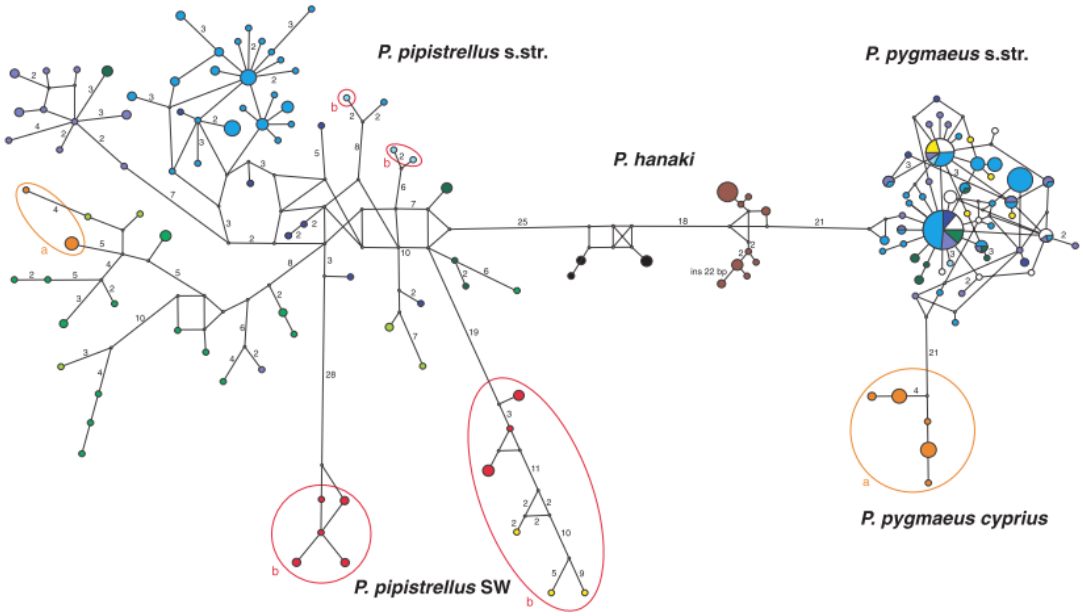



Obr. 4: Zjednodušená ilustrace postupné adaptivní radiace havajských šatovníků (Lomolino et al., 2006)

## 6.3 **Příklady speciace a radiace u netopýrů**

Fylogenetická studie, zabývající se vysoce diversifikovanou skupinou netopýrů s radiačním centrem ve Středozemí, komplexem *Pipistrellus pipistrellus*, uvádí, že jde o skupinu tvořenou mozaikou fylogeneticky bazálních, relativně malých, často morfologicky odlišných a většinou alopatrických lokálních populací (demů) ve Středomoří, ale také dvěma sympatrickými, sesterskými druhy, vyskytujícími se na kontinentální části areálu. Velikost jižních populací tohoto komplexu je konstantní, zatímco severní populace vykazují demografický trend růstu, který je pravděpodobně spojen s rozšířením areálu během klimatických oscilací v Pleistocénu. Severní populace jsou reprodukčně izolovány, přesto byla zjištěna introgrese mezi některými středomořskými populacemi, což naznačuje neúplné zřízení reprodukčně izolačních mechanismů a to, že šlo dříve o sesterské kontinentální druhy. Ve speciaci a adaptivní radiaci této skupiny hrála pravděpodobně roli nerovnoměrná adaptivní výměna genů a tedy hybridizace, což dokazuje výskyt retikulací mezi odvozenými demy v radiačním středu. U *P. pipistrellus sensu stricto* byly také zjištěny důkazy o samičí filopatrii a o izolaci vzdáleností, kdy data naznačují, že

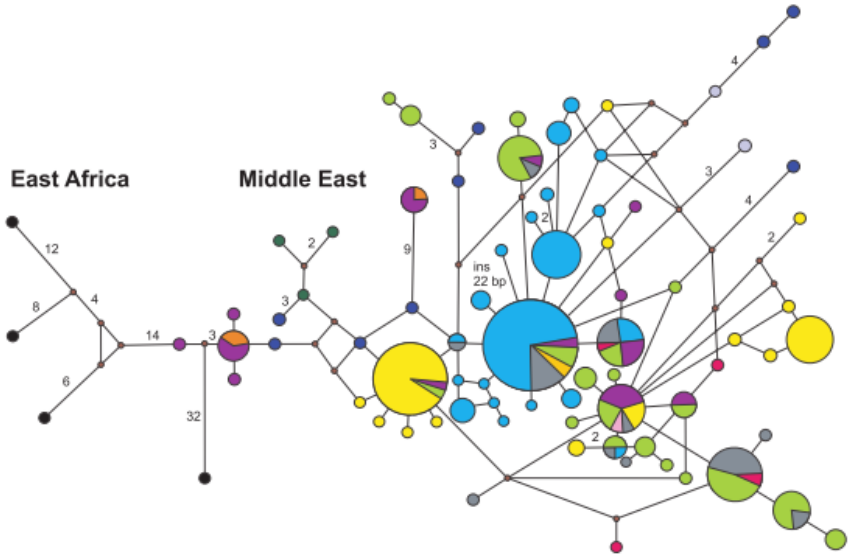
vzdálenost cca 1000 km může představovat hranici genového toku a to i bez omezení geografickými bariérami (Hulva et al., 2010). Druhy tohoto komplexu také vykazují variabilitu v kraniální velikosti a tvaru a každý druh navíc vykazuje i variabilitu v rámci jeho populací. Srovnání ostrovních a kontinentálních populací druhů odhalilo heterogenitu ve vzorcích ostrovních populací, což naznačuje, že se u nich nevyskytují žádné recidivující evoluční změny, které by momentálně ostrovní populace ovlivňovaly (Evin et al., 2011).




Obr. 5: Fylogenetická síť, naznačující alternativní vztahy mezi haplotypy druhového komplexu Pipistrellus pipistrellus, založená na sekvenci D-loop. Haplotypy jsou značeny jako kruhy, jejichž velikost odpovídá počtu jedinců v konkrétní variantě. Barvy odlišují geografický původ skupin: červená - severní Afrika, sv. modrá-střední Evropa, žlutá-Apeninský poloostrov, tm. modrá-Balkánský poloostrov, hnědá-Kréta, oranžová-Kypr, sv. zelená-Turecko, Sýrie, Jordánsko, tm. zelená-střední Asie, šedá-hypotetické haplotypy (Hulva et al., 2010).

Karibský druh netopýra *Artibeus schwartzi* má genom odvozený od dvou příbuzných druhů, *A. jamaicensis* and *A. planirostris*, a mitochondriální genom, pocházející od dalšího, buďto vymřelého nebo nepopsaného druhu. *A. schwartzi* je morfologicky odlišný, soběstačný druh, žijící v geografické izolaci od svých rodičovských druhů. Genový tok z rodičovských populací do nové, hybridní linie je tedy znemožněn, což podporuje lokální adaptaci a izolaci tohoto nového taxonu (Larsen et al., 2010). Autoři předpokládají, že rychlost vývoje reprodukčně izolačních mechanismů v rámci rodu je rozdílná, ale odhadují, že 2,5 miliónů let je pravděpodobně dostatečně dlouhá doba pro vývoj postzygotické izolace mezi zmíněnými třemi druhy, jejichž hybridizace dala vzniknout *A. schwartzi*, který je fenotypově odlišný od všech druhů rodu *Artibeus*.

Práce, zaměřená na ostrovní evoluci populací kaloně *Rousettus aegyptiacus* na Středním východu uvádí, že u toho druhu dochází k diverzifikaci populace a významné izolaci vzdáleností. Evoluční linie z východní Afriky a Arábie vykazují divergentní pozici, výrazně oddělené jsou i populace ze Saharské oázy a Kypru. Tyto demy také vykazují pokles genetické variability, pravděpodobně v důsledku „efektu zakladatele“, genetického driftu či dalších jevů s ostrovní evolucí spojených. Výsledky potvrzují významnou roli ostrovního prostředí v omezení proudění genového toku mezi kaloni. Biografické vzorce v rámci čeledi dokonce naznačují možnou začínající speciaci na Kypru (Hulva et al., 2012).




Obr. 6: Fylogenetická síť vzorků z východní Afriky a Středního východu. Haplotypy jsou značeny jako kruhy, jejichž velikost odpovídá počtu jedinců v konkrétní variantě. Chybějící haplotypy jsou značeny jako malé hnědé tečky. Čísla u linií značí počet mutačních kroků. Barvy odlišují geografický původ skupin: černá-v.Afrika, fialová-Jordánsko, oranžová-Sinajský poloostrov, tm. modrá-Jemen, tm. zelená-Írán, žlutá-Egypt, sv. modrá-Kypr, sv. zelená-Libanon, tm. šedá-Turecko, červená-Sýrie, růžová-Izrael, sv. šedá-Omán (Hulva et al., 2012)

# 7 Morfologická a fyziologická přizpůsobení ostrovních netopýrů

Přestože bylo fenoménu divergentní evoluce ostrovních a pevninských populací věnováno hodně pozornosti, jen málo studií se zaměřilo na letouny (Jacobs, 1996), což je překvapivé vzhledem k faktu, že netopýři jsou jedni z mála savců, schopných osidlovat ostrovy bez pomoci člověka (Darwin, 1950, cit. podle Jacobs, 1996). Díky změnám v genofondu izolovaných populací se dá předpokládat, že se změny projeví i na fenotypové úrovni, morfologickou či fyziologickou adaptací.

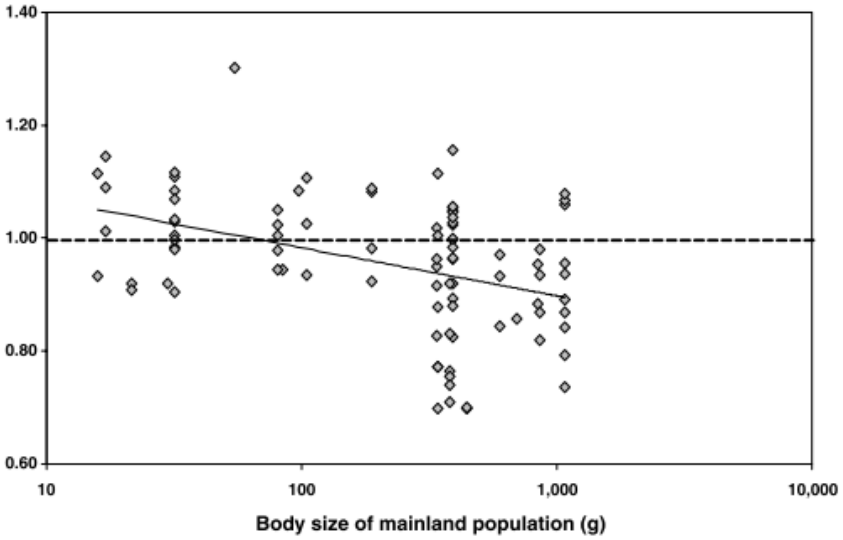
Mezi nejčastěji pozorované rozdíly mezi ostrovními druhy a jejich kontinentálními příbuznými patří změna tělesné velikosti ostrovních druhů či populací a to, že některé

druhy létajících obratlovců ztrácí schopnost létat a stávají se tak sedentárními (Fleming & Racey, 2010). Tato pozorování byla kladena do kontextu redukované druhové diverzity, absence karnivorních savců a ztráty schopnosti disperze (Whittaker, 1998).

Studie, zaměřující se na podrobné zkoumání souvislostí mezi environmentálními a geografickými faktory na jedné straně, a morfologickou, fyziologickou a genetickou variabilitou na straně druhé, poskytly důležitý náhled do problematiky vzorců a schémat jak morfologické, fyziologické a genetické variability, tak vlivu abiotických faktorů na ně.

Morfologické vztahy a rozdíly mezi sympatrickými druhy živočichů, byly vnímány jako nepřímý důkaz kompetice. Spousta dřívějších studií odhalila souvislosti, které byly interpretovány jako vzorce, indikující vývoj nových znaků, zapříčiněný buďto kompeticí a nebo jejím nedostatkem (Dayan & Simberloff, 1998). Mezidruhová kompetice byla v literatuře o ekologii společenstev hluboko zakořeněná, jakožto hlavní strukturační síla. U druhů s přesahem či potenciálním přesahem v požadavcích na zdroj se předpokládalo, že koevolvovali takovým způsobem, aby se mezi nimi kompetice minimalizovala. Předpokládalo se, že páry příliš si podobných druhů by nemohly koexistovat, proto musely evolvovat do odlišných podob, jinak by jeden z nich vymizel úplně. Z toho důvodu byla kompetice považována za klíčový faktor, hrající roli v ekologii, biogeografii i evoluci společenstev (Dayan & Simberloff, 1998).

Náhled na tuto problematiku poskytl už v roce 1967 A. Krzanowski. Uvedl, že přestože je rozsah velikosti těla u netopýrů podobný jako u hlodavců a hmyzožravců, mají netopýři daleko větší tendence k ostrovnímu nanismu. Poměr trpasličích forem k obřím byl 15 : 6 u *Yinpterochiroptera* a 52 : 29 u *Yangochiroptera*. Počítal s hypotézou, že trpasličí formy mají původ v absenci velkých, pozemních savců, ve zvýšeném tlaku vnitrodruhové kompetice nebo v omezených zdrojích. Též uvedl, že menší druhy mají větší šance při hledání domovských úkrytů i při ukrývání před ptačími predátory. Pozoroval také nejméně 35 případů gigantismu, které vysvětloval opět ostrovními selekčními tlaky, zvýšenou schopností přežívání krátkých období hladu a chladnějšího klima na některých ostrovech, nebo zvýšenými migračními schopnostmi. Protože je velikost těla dědičná, byly parametry předány potomkům a velikostně odlišné formy se mohly dál bez problémů šířit. Data také odhalila, že *Yinpterochiroptera* vykazují vzorce „ostrovního pravidla“ (Krzanowski, 1967 cit. podle Lomolino, 2005).




Obr. 7: Trendy ve velikosti těla ostrovních netopýrů (*Yinpterochiroptera*). Na svislé ose je vynesena relativní velikost ostrovních forem, vyjádřena v poměru k velikosti k jejich nejbližším pevninským příbuzným (data délky předloktí od Krzanowského, 1967). Tento trend pravděpodobně není v souladu s ostrovním pravidlem (Mark V. Lomolino, 2005).

## 7.1 Ostrovní pravidlo

Ostrovní pravidlo (nebo také Fosterovo pravidlo) bylo formulováno v roce 1964 J. B. Fosterem. Jde o evoluční princip, který předpokládá, že se druhy na ostrovech stávají menšími či většími, v závislosti na vlastnostech ekologických sítí a dostupných zdrojích prostředí. Předpokládal, že z malých forem se uvolněním predačního tlaku stávají formy větší a z velkých forem se stávají menší, kvůli limitovaným zdrojům. Tato teorie se ale ukázala jako nekompletní a velmi zjednodušená. Některé studie obecnou platnost tohoto pravidla dokonce popírají (Meiri et al., 2006; Meiri et al., 2008)

Morfologicko-genetická analýza kaloně *Eonycteris spelaea* z 15 ostrovů podél Banda Arc, kdy byly zkoumány rozdíly na lebkách, v zubních vzorcích, či délce předloktí a holenní kosti, odhalila rozdílné hodnoty v populacích na různých ostrovech. Morfologie i genetika populací na větších ostrovech (Sumatra, Java, Kalimantan and Sulawesi) jsou rozdílné navzájem, i od populací na relativně blízkém ostrově Nusa Tenggara, což může poukazovat na pozdější osídlení Nusa Tenggara, pocházející z jedné kolonizační události. Objevil se trend výrazného zvětšování tělesné velikosti od západu k východu, nicméně jedinci z Kalimantanu byli menší, než se předpokládalo. Na druhou stranu na okrajových

ostrovech Banda Arc (Timor a Sumba), byli jednici naopak větší, z tohoto trendu tedy vybočovali. Tento jev může být způsoben relativním osídlením ostrovů či rozdílnými klimatickými podmínkami (Maharadatunkamsi et al., 2003).

Některé druhy netopýří čeledi *Myzopodidae*, odkázané na ostrov Madagaskar, se vyznačují distinktivní morfologií. Nedávno popsaní netopýři *Myzopoda aurita* a *Myzopoda schliemanni* (Goodman et al., 2007) jsou typičtí přísavnými disky na zápěstí a kotnících. Ty se vyskytují i u netopýrů z čeledi *Thyropteridae*, tyto apomorfie ovšem vznikly nezávisle v obou liniích. Disky jim pravděpodobně slouží k lepšímu připevnění ve stavu torporu (Fleming & Racey, 2010).

Byly objeveny také unikátní vlastnosti energetického metabolismu obratlovců, endemických pro malé ostrovy (McNab, 2002). Často mívají snížený energetický výdej oproti jejich kontinentálním příbuzným, čehož dosahují vícero způsoby, včetně redukce hmotnosti, aktivity a sklonu k sedentaritě (Fleming & Racey, 2010).

Některé ostrovní endemické druhy, pocházející z nokturnálních kontinentálních předků, mezi které patří i například kaloni *Pteropus samoensis* a *Pteropus neohibernicus*, změnili strategii a uchýlili se k diurnálnímu způsobu života. Jestli je tato změna signifikantní pro energetické úspory, nebo pouze odráží oportunismus v kontextu nízké druhové diverzity, není zřejmé (Fleming & Racey, 2010).

Co se sedentarity týče, můžeme pozorovat zajímavou souvislost, kdy se na ostrovech vyvinuly nejrůznější formy nelétavých ptáků, ale u netopýrů se tento fenomén neprojevil (Fleming & Racey, 2010). Předpokládá se, že nelétavé formy se vyvinuly v důsledku absence pozemních predátorů. Redukce pektorálního osvalení pravděpodobně vede ke sníženým energetickým výdajům (McNab, 2002). Proč této výhody tedy nevyužívají i netopýři? Přestože se o Novozélandském netopýru *Mystacina tuberculata* proslýchá, že je nelétavý, není to pravá sedentarita, i když se pohybuje často po zemi a využívá nory. Nelétavost se vyvinula u ptáků, využívajících potravní zdroje, které nevyžadují let, jsou to většinou terestričtí karnivoři či omnivoři (např. kiwi, emu, nandu), pasoucí se herbivoři (např. pštrosi, chřástalovití), vodní herbivoři nebo karnivoři (např. kormoráni) nebo frugivoři (např. dodo, kasuár), živící se opadaným ovocem. I přesto, že se na ostrovech, kde se sedentární ptačí formy vyvinuly (Nový Zéland, Fiji, Nová Kaledonie), vyskytují netopýří endemité, nelétavé druhy mezi nimi nenajdeme, pravděpodobně proto, že si netopýři nebyli schopni vyvinout ty „správné“ potravní návyky pro sedentární životní strategii (Fleming & Racey, 2010).

# 8 Distribuce ostrovních netopýrů

## 8.1 Jak velký počet netopýrů osidluje ostrovy?

Jestliže mezi ostrovy započítáme jen ty oceánské a nezahrneme ostrovy na řekách či jezerech, více než polovina všech druhů netopýrů (60,3 %) osidluje ostrovy, 24,5 % jsou ostrovní endemité a 8 % jsou endemité pro jeden ostrov. Ve srovnání s ostatními savčími druhy, mají podstatně větší poměr druhů, které ostrovy osidlují nebo jsou ostrovními endemity. Naproti tomu mají menší poměr endemitů pro určitý ostrov. To je pravděpodobně způsobeno zvýšenými disperzními schopnostmi netopýrů, které umožňují rozptyl na velké vzdálenosti a údržování malých populací na ostrovech (Jones et al., 2009).

| Clade | Total clade size | Proportion island-dwelling | Proportion island endemics | Proportion single-island endemics |
|---|---|---|---|---|
| *All mammals* | *4629* | *0.38* | *0.19* | *0.12* |
| *All bats* | *925* | *0.60**** | *0.25**** | *0.08**** |
| Pteropodidae | 166 | 0.86*** | 0.66*** | 0.19*** |
| Emballonuridae | 47 | 0.55 | 0.19 | 0.04 |
| Craseonycteridae | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Rhinopomatidae | 3 | 0.67 | 0 | 0 |
| Megadermatidae | 5 | 1.00 | 0 | 0 |
| Nycteridae | 12 | 0.58 | 0.08 | 0 |
| Rhinolophidae | 130 | 0.68* | 0.26 | 0.08 |
| Myzopodidae | 1 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| Thyropteridae | 2 | 0.50 | 0 | 0 |
| Furipteridae | 2 | 1.00 | 0 | 0 |
| Natalidae | 5 | 1.00 | 0.60 | 0 |
| Mystacinidae | 2 | 1.00 | 1.00 | 0 |
| Noctilionidae | 2 | 0.50 | 0 | 0 |
| Mormoopidae | 8 | 0.88 | 0.38 | 0 |
| Phyllostomidae | 141 | 0.40*** | 0.09*** | 0.01*** |
| Molossidae | 80 | 0.49* | 0.09*** | 0.08 |
| Vespertilionidae | 318 | 0.54* | 0.14*** | 0.07 |
| Threatened bats | 225 | 0.61 | 0.50*** | 0.22*** |

Note: Island-dwelling species occur on islands and mainlands; island endemics occur only on islands; and single-island endemics occur on only one island. Proportions in each category were calculated against total clade size and tested against a binomial distribution with $P_{\text{Island-dwelling}} = 0.60$, $P_{\text{Island endemics}} = 0.25$, and $P_{\text{Single-island endemics}} = 0.08$ for tests among bat clades and $P_{\text{Island-dwelling}} = 0.38$, $P_{\text{Island endemics}} = 0.19$ and $P_{\text{Single-island endemics}} = 0.12$ for tests comparing bats with other mammals. Threatened bats are those classified by IUCN 2006 as vulnerable, endangered, or critically endangered.

*$p < 0.05$ ***$p < 0.001$

Obr. 8: Distribuce taxonů netopýřích a savčích ostrovních druhů (Jones et al., 2009)

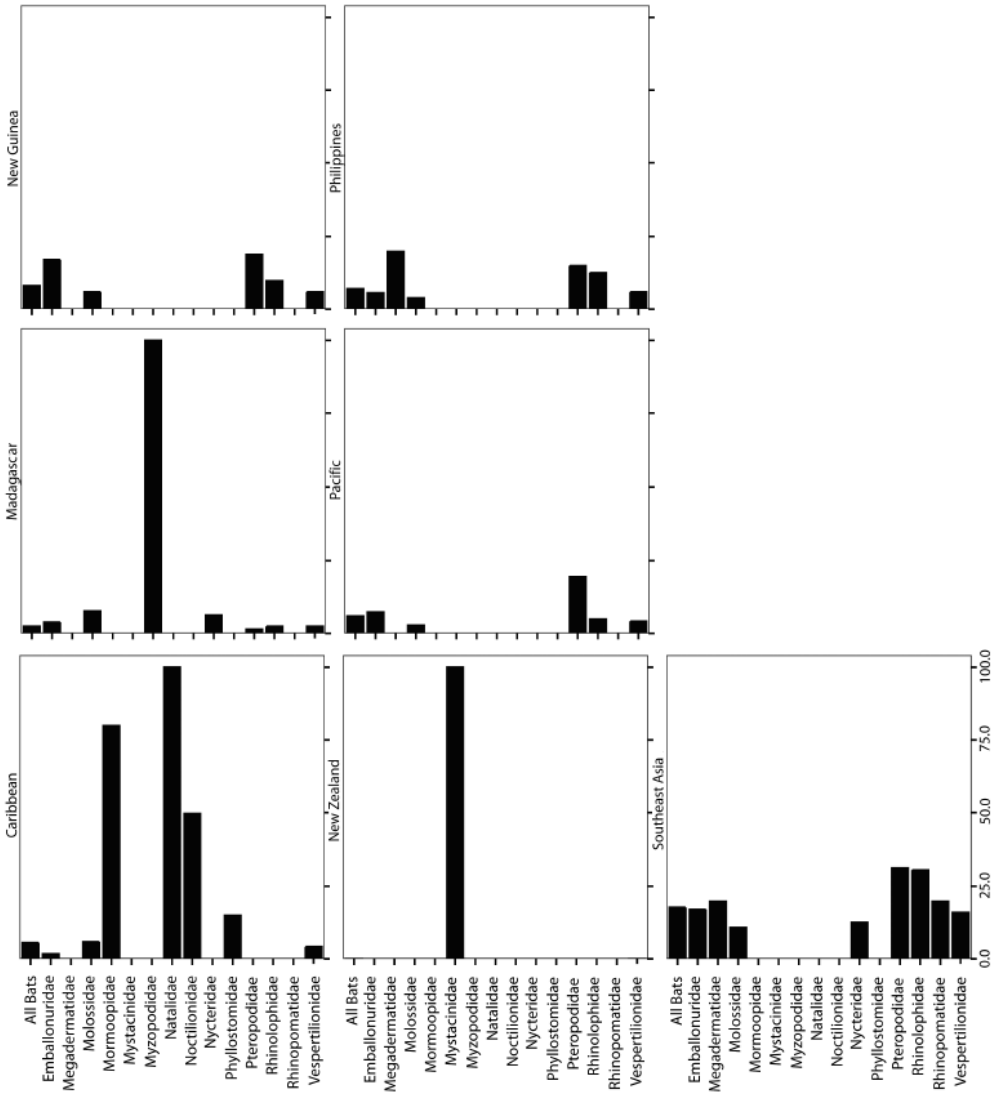
## 8.2 Které ostrovy netopýři osidlují?

Netopýři osidlují ostrovy celého světa. Bývají nepřítomni pouze na velmi malých ostrovech, na hodně izolovaných či nepřístupných ostrovech Tichého oceánu nebo na ostrovech, situovaných extrémně severně na severní polokouli či jižně na poloukouli jižní. K určení distribuce netopýrů nám mohou sloužit mapy geografických informačních systémů, využívající zápis rozsahu druhů do mřížek, kdy je na mapě v každém čtverci této mřížky zaznačeno, jaký počet druhů se v daném území

vyskytuje. Nejvyšší druhová bohatost netopýrů se vyskytuje na tropických Indo-Pacifických ostrovech jako je Borneo (max. 73 druhů na čtverec mřížky), Jáva (58 druhů na čtverec mřížky), Sumatra (54 druhů), Filipíny (52 druhů), Sulawesi (48 druhů) nebo Nová Guinea (47 druhů). Nicméně v globálním měřítku nejsou ostrovy oblasti s vysokou druhovou bohatostí netopýrů, ve srovnání v pevninou se jich na ostrovech nachází podstatně méně. V kontinentálních oblastech jsou koncentrace letounů mnohem vyšší. Druhově nejbohatší oblasti, či „hot-spots" netopýrů, jsou na severu Jižní Ameriky (120 zaznamenaných druhů na čtverec mřížky), ve Střední Americe (102 druhů), v tropické jihovýchodní Asii (82 druhů), v tropické Africe (79 druhů) (Jones et al., 2009). Tento vzorec větší druhové bohatosti netopýrů na kontinentech než ostrovech odpovídá distribuci jiných terestriálních obratlovců, jako jsou jiní savci, ptáci a obojživelníci (Grenyer et al., 2009; Orme et al., 2006).
Pokud se na ostrovy podíváme podrobněji, ostrovy Karibiku jsou relativně druhově chudé, druhová bohatost se pohybuje od 27 druhů na čtverec mřížky na velkých ostrovech jako je Kuba, 20 druhů na Jamajce, 18 druhů na Hispaniole a 15 na Puerto Rico a ještě nižší čísla najdeme například na Bahamách nebo Malých Antilách. Podobně jsou na tom evropské a africké ostrovy, také obsahující relativně málo druhů, s nejvyšší bohatostí na pobřežních ostrovech, jako je Zanzibar (21 druhů) a Pemba (12 druhů), a také na velkých ostrovech, jako je Madagaskar, který hostí 28 druhů. Menší oceánské ostrovy v africkém regionu hostí méně druhů netopýrů, Seychely hostí například maximálně 5 druhů a Komory nebo Maskarény dokonce jen 3 druhy. Navzdory Indo-Pacifickému regionu s nejvyšší druhovou bohatostí, se objevil obecný pokles bohatosti směrem od tropů, s nižší hladinou druhové bohatosti na severnějších východoasijských ostrovech mírnějšího klima, jako je Japonsko ( 20 druhů). Více izolované ostrovy dál na východ v Tichém oceáně jsou také relativně druhově chudé (1-7 druhů) (Jones et al., 2009).

Složení čeledí se na jednotlivých ostrovech výrazně liší (viz obr. 9). Bohatství na úrovni čeledí je koncentrováno na ostrovech jihovýchodní Asie (přítomno 8 čeledí), na Madagaskaru a Karibských ostrovech (v obou případech 7 čeledí). Některé čeledi jsou omezeny na určité ostrovy nebo určité ostrovní oblasti, například Myzopodidae na Madagaskaru nebo Mystacinidae na Novém Zélandu, zatímco jiné jsou kosmopolitnější. Molossidae se například vyskytují na všech ostrovech a ostrovních regionech, zde zmíněných, kromě Nového Zélandu. Ostrovní druhové bohatství Emballonuridae je soustředěno na Nové Guinei a jiných ostrovech jihovýchodní

Asie, stejně jako stejně jako bohatství kaloňů starého světa, Pteropodidae, stejně jako vrápenců (*Rhinolophidae*) a pavrápenců (*Hipposideridae*) (Jones et al., 2009).




Obr. 9: Počet druhů netopýrů (vyjádřený procentuálně v poměru k velikosti celého kladu) vyskytující se v rámci sedmi ostrovů či ostrovních regionů (Jones et al., 2009).

# 9 Ochrana ostrovních netopýrů

Ostrovy představují jedny z nejvíce přirozeně ohrožených stanovišť na planetě, kvůli jejich omezení ve velikosti a tudíž i omezení jejich přírodních zdrojů, jako jsou úrodné půdy či zdroje sladké vody. Ostrovy bývají také citlivé na klimatické změny a často musí odolávat faktorům, jako jsou tropické cyklony, velká sucha a vulkanické erupce. Mezi hlavní ohrožení pro ostrovní systémy patří usazování invazních druhů, změny habitatů či nadměrné využívání zdrojů. S rostoucí mírou znečištění a změnami

klimatu, představují tyto faktory pro ostrovní bioty značné hrozby (Thomas, 2004). Vzhledem k přirozené křehkosti ostrovních ekosystémů není překvapením, že ostrovní biodiverzita podléhá i antropogenním vlivům (Steadman & Martin, 2003). Většina zaznamenaného vymíraní obratlovců probíhá na ostrovech (Baillie et al., 2004), stejně tak je na ostrovech soustředěno 60 % „hot-spots“ momentálně ohrožených ptáků (Orme et al., 2005 cit. podle Jones et al., 2009). Vzhledem k jedinečnosti ostrovní biodiverzity, její ochrana by měla být prioritou.

## 9.1 Ohrožené a vymřelé druhy ostrovních netopýrů

Kvůli omezené distribuci jsou ostrovní populace oproti populacím pevninským více náchylné k extinkci v důsledku stochastických katastrofických událostí, jako jsou např. velké požáry či hurikány, extinkci skrze náhodné demografické vlivy, či skrze případné negativní účinky snížené genetické variability, nebo jednoduše proto, že ohrožující procesy, jako je ztráta přirozeného prostředí, vyčerpání zdrojů nebo vysazení invazních druhů, povedou k vymírání spíše u druhů, omezených v distribuci, nebo s malými populačními velikostmi (Fisher & Owens, 2004). Ostrovní netopýři pravděpodobně nebudou žádnou výjimkou, protože většina již vyhynulých druhů buďto ostrovy osidlovala nebo byla dokonce ostrovními endemity. Ostrovní extinkce jsou koncentrovány na ostrovech Karibiku, Indického oceánu a na Indo-pacifických ostrovech (Jones et al., 2009). Nejvíce ohrožené druhy (uvedené v Červeném seznamu IUCN 2006 jako kriticky ohrožené) , vyskytující se na ostrovech, jsou uvedeny v obrázku č. 8 a většinu z nich tvoří kaloni (*Pteropodidae*), čeleď netopýrovití (*Vespertilionidae*) a netopýři z čeledi (*Emballonuridae*) (Jones et al., 2009). Zajímavostí je, že kaloni mají všeobecně větší tendence k ohrožení než ostatní čeledi a historicky prodělali i více extinkčních událostí (Jones, Purvis, & Gittleman, 2003). Z části za to mohou být zodpovědné jejich sklony k životu na ostrovech, kde může k extinkci docházet snadněji (Jones et al., 2009).

| Family | Species name | Distribution | Comments |
|---|---|---|---|
| Mormoopidae | Giant ghost-faced bat (*Mormoops magna*) | Trinidad (Cuba) | Extinct in Simmons 2005 but disqualified by MacPhee and Flemming 1999, as the extinction is considered to have occurred <1500. Not listed in IUCN Red List 2006. |
| Mormoopidae | Pristine mustached bat (*Pteronotus pristinus*) | Cuba, Florida (USA) | |
| Mystacinidae | New Zealand greater short-tailed bat (*Mystacina robusta*) | Big South Cape Island (New Zealand) | Extinct in all sources. |
| Phyllonycterinae | Puerto Rican flower bat (*Phyllonycteris major*) | Puerto Rico | Extinct in Simmons 2005 and IUCN Red List 2006 but disqualified by MacPhee and Flemming 1999, as the extinction is considered to have occurred <1500. |
| Pteropodidae | Panay golden-capped fruit bat (*Acerodon lucifer*) | Panay Island (Philippines) | Extinct in IUCN Red List 2006, but synonymized by MacPhee and Flemming 1999 and Simmons 2005 into the extant golden-capped fruit bat (*Acerodon jubatus*). |
| Pteropodidae | Negros naked-backed fruit bat (*Dobsonia chapmani*) | Cebu, Negros Islands (Philippines) | Extinct in MacPhee and Flemming 1999, but a living population was discovered in 2000 and is now listed in Simmons 2005 and IUCN Red List 2006. |
| Pteropodidae | Nendo tube-nosed fruit bat (*Nyctimene sanctacrucis*) | Santa Cruz Islands | Extinct in all sources. |
| Pteropodidae | Dusky flying fox (*Pteropus brunneus*) | Percy Island (Australia) | Extinct in all sources. |
| Pteropodidae | Large Pelew flying fox (*Pteropus pilosus*) | Palau, Caroline Islands | Extinct in all sources. |
| Pteropodidae | Dark flying fox (*Pteropus subniger*) | Réunion, Mauritius (Mascarene Islands) | Extinct in all sources. |
| Pteropodidae | Guam flying fox (*Pteropus tokudae*) | Guam (Mariana Islands) | Extinct in all sources. |
| Vespertilionidae | Tanzanian woolly bat (*Kerivoula africana*) | Tanzania | Extinct in MacPhee and Flemming 1999 but extant in Simmons 2005 and IUCN Red List 2006. |
| Vespertilionidae | Lord Howe Island long-eared bat (*Nyctophilus howensis*) | Lord Howe Island (Austrialia) | Extinct in Simmons 2005 and IUCN Red List 2006 but disqualified by MacPhee and Flemming 1999, as the extinction is considered to have occurred <1500. |
| Vespertilionidae | Thomas's big-eared bat (*Pharotis imogene*) | SE New Guinea (PNG) | Extinct in MacPhee and Flemming 1999 but listed as extant in Simmons 2005 and IUCN Red List 2006. |
| Vespertilionidae | Sturdee's pipistrelle (*Pipistrellus sturdeei*) | Bonin Islands (Japan) | Extinct in Simmons 2005 and IUCN 2006, but MacPhee and Flemming 1999 consider this species extant. |

Sources: IUCN Red List 2006; MacPhee and Flemming 1999; Simmons 2005.

Obr. 10: Druhy netopýrů, považovány za vyhynulé alespoň v jednom zdroji (Jones et al., 2009)

| Family | Species name | Distribution | Range size ($km^2$) | Threat criteria | Threat processes |
|---|---|---|---|---|---|
| Emballonuridae | Seychelles sheath-tailed bat (*Coleura seychellensis*) | Seychelles | 151 | C2a(i,ii) | 1, 2, 10 |
| Pteropodidae | Bulmer's fruit bat (*Aproteles bulmerae*) | New Guinea | 66,663 | B1+2c | 1, 3, 10 |
| Pteropodidae | Negros naked-backed fruit bat (*Dobsonia chapmani*) | Negros (Philippines) | 13,075 | A2cd | 1, 3, 10 |
| Pteropodidae | Philippine tube-nosed fruit bat (*Nyctimene rabori*) | Negros (Philippines) | 17,815 | A2c | 1, 10 |
| Pteropodidae | Fijian monkey-faced bat (*Pteralopex acrodonta*) | Fiji | 440 | A1c, B1+2c | 1, 10 |
| Pteropodidae | Bougainville monkey-faced bat (*Pteralopex anceps*) | Buka, Bougainville, & Choiseul islands (Solomons) | 7,319 | A1c | 1, 10 |
| Pteropodidae | Guadalcanal monkey-faced bat (*Pteralopex atrata*) | San Isabel & Guadalcanal (Solomons) | 9,345 | A1c | |
| Pteropodidae | Montane monkev-faced bat (*Pteralopex pulchra*) | Guadacanal (Solomons) | 728 | A1c | |
| Pteropodidae | Aldabra flying fox (*Pteropus aldabrensis*) | Aldabra Island (Seychelles) | 123 | C2a(ii) | 8, 9 |
| Pteropodidae | Chuuk flying fox (*Pteropus insularis*) | Chuuk-Islands (Caroline Islands) | 73 | A1cd | 1, 3, 9, 10 |
| Pteropodidae | Comoro black flying fox (*Pteropus livingstonii*) | Comoros | 639 | A4c | 1, 7, 9, 10 |
| Pteropodidae | Caroline flying fox (*Pteropus molossinus*) | Mortlock & Pohnpei islands (Caroline Islands) | 350 | B1+2ce | 1, 3, 10 |
| Pteropodidae | Mortlock flying fox (*Pteropus phaeocephalus*) | Mortlock Island (Caroline Islands) | 1 | B1+2e | 1, 3, 7, 10 |
| Pteropodidae | Bonin flying fox (*Pteropus pselaphon*) | Bonin & Volcano islands (Japan) | 72 | B1+2ce | 1, 3, 10 |
| Pteropodidae | Rodriguez flying fox (*Pteropus rodricensis*) | Rodrigues & Round islands (Mascarene Islands) | 112 | B1ac(iv) | 1, 7, 9, 10 |
| Vespertilionidae | Gloomy tube-nosed bat (*Murina tenebrosa*) | Tsushima & Ryukyu Islands (Japan) | 451 | B1+2c, D | |
| Vespertilionidae | New Guinea big-eared bat (*Pharotis imogene*) | New Guinea | 440 | B1+2c, C2b | 1, 10 |
| Vespertilionidae | Lesser yellow bat (*Scotophilus borbonicus*) | Madagascar, Réunion (Mascarene Islands) | 2,554 | A1c | 1, 10 |

Source: IUCN 2006.

Obr. 11: Kriticky ohrožené druhy ostrovních netopýrů. Ohrožující faktory: 1 = ztráta habitatu, 2 = invazní druhy, 3 = lov, 7 = přírodní katastrofy, 8 = změny v dynamice druhu, 9 = vnitřní faktory, 10 = disturbance. Kritéria hrozeb: A = druhy s populačními poklesy, B = redukce geografického rozsahu, C = populace, skládající se z méně než 250 jedinců, D = populace, skládající se z méně než 50 jedinců (Jones et al., 2009)

## 9.2 Faktory, ohrožující ostrovní netopýry

Mezi hlavní aktuální hrozby netopýrů patří především ztráta stanovišť a disturbance, způsobené člověkem, především skrze lov a konzumaci. Tyto případy byly zaznamenány na řadě ostrovů a prokazatelně ovlivňují netopýří populace na Indo-Pacifických ostrovech (S. P. Mickleburgh, Anthony, & Racey, 2002). Mezi nejvíce lovené netopýry patří čeleď *Pteropodidae*, především rod *Pteropus* (viz obr. 8). Dále jsou lovem zasaženy rody *Acerodon, Dobsonia, Cynopterus, Rousettus* i další rody, především na Madagaskaru, Filipínách a Nové Guineji (S. Mickleburgh, Waylen, & Racey, 2009). Hlavními hrozbami, kterým čelí všechny druhy netopýrů, včetně ostrovních, jsou ztráta habitatu, vnitřní faktory (zahrnující reprodukční populační dynamiku, schopnost disperze a omezení rozsahu), lov, lidská disturbance (cestovní ruch, občanské nepokoje, výzkum, doprava…), přírodní katastrofy (cyklony, sopky…), invazní druhy a parazité. S těmito faktory se musí ostrovní netopýři dlouhodobě potýkat, přičemž obnovení populací může částečně záležet na jejich schopnosti pohybovat se mezi sousedními ostrovy, schopnosti využívat široké potravní spektrum, na nedostatku predátorů na ostrovech a na sociálních charakteristikách netopýrů (Jones et al., 2009). Když srovnáme vliv zmíněných faktorů mezi ohroženými druhy ostrovních netopýrů a ohrožených druhů netopýrů obecně, objevíme zajímavé vzorce. Přestože je ztráta habitatu primární hrozbou, je tímto procesem ohrožen podstatně menší podíl ostrovních druhů, ve srovnání s ohroženými netopýřími druhy obecně. Stejný vzorec platí i o antropogenních disturbancích. Na druhou stranu, lov, vnitřní faktory a přírodní katastrofy mají signifikantně větší vliv na ohrožené ostrovní endemity, než na ohrožené druhy netopýrů obecně. Invazní druhy jakožto ohrožující faktor kopírují stejný vzorec, avšak rozdíly mezi ostrovními druhy a druhy obecně, nejsou tak výrazné (Jones et al., 2009).

# 10 Závěr

Přestože jsou koncentrace netopýrů na pevnině vyšší než na ostrovech, více než polovina druhů tohoto řádu ostrovy osidluje. Izolovanost ostrovů vede k ochuzenosti a relativní jednoduchosti tamních biot, a tím nám slouží jako ideální modely pro observaci vyvstávajících reakcí mezi tamními organismy. Mohou se zde lépe projevovat koevoluční selekční tlaky a to může podpořit speciaci na ostrovech. Netopýři bývají hlavní složkou savčí ostrovní bioty a jejich role v ekosystémech je nepostradatelná.

Bohatství ostrovní bioty je závislé na dvou procesech, kolonizaci a vymírání. Pravděpodobnost kolonizace klesá s každým nově příchozím druhem, naproti tomu pravděpodobnost extinkce stoupá. Když se pravděpodobnost kolonizace a extinkce vyrovnají, dochází k dynamické rovnováze, kdy je počet druhů na ostrově víceméně neměnný. Na druhovou bohatost ostrovních netopýrů má vliv jak izolovanost ostrova, tak jeho plocha, oproti jiným skupinám je však tolik nelimituje diverzita habitatu.

Ostrovní populace bývají izolované, nepravidelně distribuované a malé, což často vede k redukci genetické diverzity v nich. Na výměnu alel do v genofondu má vliv migrace mezi populacemi. Tok genů byl prokázán na vzdálenosti až 1800 km., naproti tomu může někdy dostatečnou bariéru pro něj tvořit i například 14 km široký Gibraltarský průplav.

Populace na ostrovech se často od kontinentálních protějšků svého druhu fenotypově liší i přes téměř shodné klimatické a nutriční podmínky. Tento jev se dá vysvětlit mimo jiné „efektem zakladatele“ či „efektem hrdla láhve“ a to může speciaci daných populací urychlit. Čím menší populace je, tím rychleji může speciace probíhat. Může za to být zodpovědná ztráta selekčního a mutačního tlaku, náhodná ztráta alel díky genetickému driftu či inbreeding v rámci populace, vedoucí k nárůstu homozygotů v populaci a poklesu jak fenotypové, tak genotypové variability.

Typ a míru speciace na ostrovech ovlivňuje především geografická izolace tamních populací (alopatrie) a interakce mezi druhy, vznikajícími adaptivní radiací. Izolovanost ostrovů poskytuje tamním druhům prostor pro nezávislý vývoj. Pravděpodobně také existuje minimální velikost ostrova pro speciaci potřebná, protože k ní dochází častěji na větších ostrovech. Míru diverzifikace taky může ovlivnit míra izolace a stáří ostrova.
Na ostrovech dochází často k diverzifikaci prostřednictvím adaptivní radiace, kdy dochází k náhlému větvení ancestrální linie, většinou v kontextu adaptací na ekologické podmínky na ostrově, a k obsazování volně dostupných nik.

Morfologicky se ostrovní druhy nejčastěji liší svou velikostí, kdy jsou buď menší nebo větší než jejich kontinentální příbuzní, a svými sklony k sedentárnímu způsobu života. Podle „ostrovního pravidla“ ke gigantismu či nanismu dochází díky uvolnění predačního tlaku, kdy se z malých forem stávají větší a naopak, tato teorie se však ukázala býti zjednodušená.

Přestože se centrum biodiverzity letounů nachází v tropech, osidlují ostrovy celého světa, kromě těch extrémně izolovaných či nehostinných. Ostrovy bývají omezené jak ve své velikosti, tak ve zdrojích a proto představují jedny z nejvíce ohrožených stanovišť vůbec. Tamní netopýři se musí potýkat s klimatickými změnami, cyklony, vulkanickými erupcemi, využitím zdrojů, s invazními druhy, stejně jako s antropogenními vlivy v podobě lovu, kvůli potravě či obchodu se zvířaty. Ostrovní společenstva jsou oproti pevninským daleko náchylnější k vyhynutí v důsledku stochastických katastrofických událostí, z důvodu jejich malých velikostí populací a omezené distribuci. Většina dnes už vyhynulých druhů netopýrů ostrovy osidlovala nebo to byli dokonce ostrovní endemité. Vzhledem ke křehkosti a jedinečnosti ostrovní biodiverzity, by její ochrana měla být prioritní záležitostí.

## Reference:


Ahlen, I. (1983). The bat fauna of some isolated islands in Scandinavia, *3*(March), 352–358.

Baillie, J., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S. N. (2004). *2004 IUCN red list of threatened species: a global species assessment*. *Earth*. http://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2005.3.en

Carvajal, A., & Adler, G. H. (2005). Biogeography of mammals on tropical Pacific islands. *Journal of Biogeography*, *32*(9), 1561–1569. http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01302.x

Castella, V., Ruedi, M., Excoffier, L., Ib????ez, C., Arlettaz, R., & Hausser, J. (2000). Is the Gibraltar Strait a barrier to gene flow for the bat Myotis myotis (Chiroptera: Vespertilionidae)? *Molecular Ecology*. http://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.01069.x

Coyne, J. A., & Price, T. D. (2000). Little Evidence for Sympatric Speciation. *Evolution*, *54*(6), 2166–2171.

Dayan, T., & Simberloff, D. (1998). Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mammal Review*, *28*(3), 99–124. http://doi.org/10.1046/j.1365-2907.1998.00029.x

Dobzhansky, T., & Pavlovsky, O. (1957). An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution*. http://doi.org/10.2307/2405795

Elmqvist, T., Pierson, E. D., & Rainey, W. E. (1993). Flying foxes as strong interactors in South Pacific Island ecosystems: a conservation hypothesis. *Biological Conservation*, *63*(3), 276. http://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90765-S

Evin, A., Horáček, I., & Hulva, P. (2011). Phenotypic diversification and island evolution of pipistrelle bats (Pipistrellus pipistrellus group) in the Mediterranean region inferred from geometric morphometrics and molecular phylogenetics. *Journal of Biogeography*, *38*(11), 2091–2105. http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02556.x

Fisher, D. O., & Owens, I. P. F. (2004). The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, *19*(7), 391–398. http://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.004

Fleming, T. H., & Racey, P. A. (2010). *Island bats: evolution, ecology, and conservation.* University of Chicago Press.

Frick, W. F., Hayes, J. P., & Heady III, P. A. (2008). Island biogeography of bats in Baja California, Mexico: patterns of bat species richness in a near-shore archipelago. *Journal of Biogeography*, *35*(0), 353–364. http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01798.x

Gillespie, R. G., Claridge, E. M., & Goodacre, S. L. (2008). Biogeography of the fauna of French Polynesia: diversification within and between a series of hot spot archipelagos. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *363*(September), 3335–3346. http://doi.org/10.1098/rstb.2008.0124

Goodman, S. M., Rakotondraparany, F., & Kofoky, A. (2007). The description of a new species of Myzopoda (Myzopodidae: Chiroptera) from western Madagascar. *Mammalian Biology*, *72*(2), 65–81. http://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.08.001

Grant, P. R., & Grant, B. R. (2011). *How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches*.

Princeton University Press. Retrieved from https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=h5urQiWUB7AC&oi=fnd&pg=PR1&dq=How+and+Why+Species+Multiply:+The+Radiation+of+Darwin%E2%80%99s+Finches&ots=2s1RZxK0Jm&sig=TQB4yK6LrZ54offn3Br8BMf6Y0Q&redir_esc=y

Grenyer, R., Orme, C. D. L., Jackson, S. F., Thomas, G. H., Davies, R. G., Davies, T. J., … Owens, I. P. F. (2009). Global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. *Nature*, *458*(7235), 238–238. http://doi.org/10.1038/nature07834

Heaney, L. R. (2000). Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*. http://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00163.x

Hoffmann, A. A., Hallas, R. J., Dean, J. A., & Schiffer, M. (2003). Low Potential for Climatic Stress Adaptation in a Rainforest Drosophila Species. *Science*, *301*(5629), 100–102. http://doi.org/10.1126/science.1084296

Hulva, P., Fornůsková, A., Chudárková, A., Evin, A., Allegrini, B., Benda, P., & Bryja, J. (2010). Mechanisms of radiation in a bat group from the genus Pipistrellus inferred by phylogeography, demography and population genetics. *Molecular Ecology*, *19*(24), 5417–5431. http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04899.x

Hulva, P., Marešová, T., Dundarova, H., Bilgin, R., Benda, P., Bartonička, T., & Horáček, I. (2012). Environmental margin and island evolution in Middle Eastern populations of the Egyptian fruit bat. *Molecular Ecology*, *21*(24), 6104–6116. http://doi.org/10.1111/mec.12078

Jacobs, D. S. (1996). Morphological Divergence in an Insular Bat , Lasiurus cinereus semotus. *Functional Ecology*, *10*(5), 622–630. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/2390172

Jones, K. E., Mickleburgh, S. P., Sechrest, W., & Walsh, A. L. (2009). Global Overview of the Conservation of Island Bats: Importance, Challenges and Opportunities. *Island Bats: Evolution, Ecology & Conservation*, 496–531.

Jones, K. E., Purvis, A., & Gittleman, J. L. (2003). Biological correlates of extinction risk in bats. *The American Naturalist*, *161*(4), 601–614. http://doi.org/10.1086/368289

Kunz, T. H., & Lumsden, L. F. (2003). Ecology of cavity and foliage roosting bats. In *Bat ecology* (pp. 3–89).

Larsen, P. a, Marchán-Rivadeneira, M. R., & Baker, R. J. (2010). Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(25), 11447–11452. http://doi.org/10.1073/pnas.1000133107

Leigh, E. G., Hladik, A., Hladik, C. M., & Jolly, A. (2007). The biogeography of large islands , or how does the size of the ecological theater affect the evolutionary play, *62*, 105–168.

Lomolino, M. V. (2005). Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, *32*(10), 1683–1699. http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01314.x

Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Brown, J. H., & Brown, J. H. (2006). *Biogeography, 3rd edition*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature*, *457*(7231), 830–6. http://doi.org/10.1038/nature07893

Losos, J. B., & Schluter, D. (2000). Analysis of an evolutionary species ± area relationship. *Nature*, *408*(December), 847–850. http://doi.org/10.1038/35048558

MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, *42*(3), 594–598. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/1932254

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, *17*(4), 373–387. http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Retrieved from https://books.google.com/books?hl=cs&lr=&id=a10cdkywhVgC&pgis=1

Maharadatunkamsi, Hisheh, S., Kitchener, D. J., & Schmitt, L. H. (2003). Relationships between morphology, genetics and geography in the cave fruit bat Eonycteris spelaea (Dobson, 1871) from Indonesia. *Biological Journal of the Linnean Society*, *79*(4), 511–522. http://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00201.x

Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press. Retrieved from https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=mAIjnLp6r_MC&oi=fnd&pg=PR9&dq=Systematics+and+the+Origin+of+Species&ots=TSIyBrAmSF&sig=JOSWJ8OOIKOf9J1t2uTd697HVCc&redir_esc=y#v=onepage&q=Systematics and the Origin of Species&f=false

Mayr, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. *Evolution as a Process*. Retrieved from http://www.sevin.ru/fundecology/speciation/mayr(20).pdf

Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution* (Vol. 797). Cambridge, Massachusetts: The belknap Press of Harvard University Press.

Mayr, E., & Diamond, J. (2001). *The Birds of Northern Melanesia: Speciation, Ecology, and Biogeography*. (O. U. Press, Ed.).

McNab, B. K. (2002). Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecology Letters*, *5*(5), 693–704. http://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00365.x

Meiri, S., Cooper, N., & Purvis, A. (2008). The island rule: made to be broken? *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, *275*(1631), 141–8. http://doi.org/10.1098/rspb.2007.1056

Meiri, S., Dayan, T., & Simberloff, D. (2006). The generality of the island rule reexamined. *Journal of Biogeography*, *33*(9), 1571–1577. http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01523.x

Mickleburgh, S. P., Anthony, H. M., & Racey, P. A. (2002). A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, *36*(1), 18–34. http://doi.org/10.1017/s0030605301000011

Mickleburgh, S., Waylen, K., & Racey, P. (2009). Bats as bushmeat: a global review. *Oryx*, *43*(2), 217–234.

Morales, J. C., & Bickham, J. W. (1995). Molecular systematics of the genus Lasiurus (Chiroptera: Vespertilionidae) based on restriction-site maps of the mitochondrial ribosomal genes. *Journal of Mammalogy*, *76*(3), 730–749.

Mueller-Dombois, D., & Fosberg, F. R. (1998). *Vegetation of the tropical Pacific islands*. Springer-Verlag, New York. Retrieved from https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=KQ3SBwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR5&dq=Vegetation+of+the+tropical+Pacific+Islands&ots=HJKybGpMMU&sig=5GxnOljMAtE9teVfB0SzKmd5j1k&redir_esc=y#v=onepage&q=Vegetation of the tropical Pacific Islands&f=false

Orme, C. D. L., Davies, R. G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., & Olson, V. A. (2005). Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, *436*(7053), 1016–1019.

Orme, C. D. L., Davies, R. G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V. A., & Stattersfield, A. J. (2005). Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. Nature, 436(7053), 1016-1019. *Nature*, *436*(7053), 1016–1019.

Orme, C. D. L., Davies, R. G., Olson, V. A., Thomas, G. H., Ding, T. S., Rasmussen, P. C., … Gaston, K. J. (2006). Global patterns of geographic range size in birds. *PLoS Biology*, *4*(7), 1276–1283. http://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040208

Provine, W. B. (2004). Ernst Mayr: Genetics and speciation. *Genetics*, *167*(3), 1041–1046. http://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.001

Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology*. http://doi.org/10.1086/409852

Ricklefs, R. E., & Lovette, I. J. (1999). The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, *68*(6), 1142–1160. http://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00358.x

Roberts, C. M., Mcclean, C. J., Veron, J. E. N., Hawkins, J. P., Allen, R., Mcallister, D. E., … Schueler, W. (2002). Marine Biodiversity Hotspots for Priorities and Conservation Tropical Reefs. *Science*, *295*(5558), 1280–1284. http://doi.org/10.1126/science.1067728

Salgueiro, P., Coelho, M. M., Palmeirim, J. M., & Ruedi, M. (2004). Mitochondrial DNA variation and population structure of the island endemic Azorean bat (Nyctalus azoreum). *Molecular Ecology*, *13*(11), 3357–3366. http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02354.x

Schluter, D. (2000). *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press.

Simberloff, D. S. (1974). Equilibrium Theory of Island Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *5*, 161–182.

Simberloff, D. S., & Wilson, E. O. (1968). Experimental zoogeography of islandas: Defaunation and monitoring techniques. *Ecology*, *50*(2), 267–278.

Simberloff, D. S., & Wilson, E. O. (1969a). Experimental zoogeography of islands: a model for insular colonization. *Ecology*, *50*(2), 296–314. http://doi.org/10.2307/1934856

Simberloff, D. S., & Wilson, E. O. (1969b). Experimental Zoogeography of Islands: The Colonization of Empty Islands. *Ecology*. http://doi.org/10.2307/1934856

Simberloff, D. S., & Wilson, E. O. (1970). Experimental Zoogeography of Islands. A Two-Year Record of Colonization. *Ecology*. http://doi.org/10.2307/1933995

Speakman, J. R., & Webb, P. I. (1993). Taxonomy, status and distribution of the Azorean bat (Nyctalus azoreum). *Journal of Zoology*, *231*(1), 27–38.

Steadman, D. W., & Martin, P. S. (2003). The late Quaternary extinction and future resurrection of birds on Pacific islands. *Earth-Science Reviews*, *61*(1-2), 133–147. http://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00116-2

Tarr, C. L., & Fleischer, R. C. (1995). Evolutionary relationships of the Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepanidinae). Hawaiian biogeography: evolution on a hotspot archipelago, 147-159. *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hotspot Archipelago*, 147–159.

Thomas, C. D. et al. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, *427*, 145–148.

Tidemann, C. R., Kitchener, D. J., Zann, R. A., & Thornton, I. W. B. (1990). Recolonization of the Krakatau Islands and adjacent areas of West Java, Indonesia, by bats (Chiroptera) 1883-1986. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *328*(1245), 123–130.

Tomoff, C. S. (1974). Avian Species Diversity in Desert Scrub. *Ecology*, *55*(2), 396–403. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/1935227

Whittaker, R. J. (1998). *Island biogeography: ecology, evolution and conservation.* Oxford University Press.

Whittaker, R. J., & Fernández-Palacios, J. M. (2007). *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation.* Oxford University Press. Retrieved from https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=Znyl0D6bsOYC&oi=fnd&pg=PR5&dq=Island+Biogeography+Ecology+Evolution+and+Conservation+Whittaker&ots=pdSnL5lKEJ&sig=gfeY83kQEAwN2aCYAn1lPwNFDZ8&redir_esc=y#v=onepage&q=Island Biogeography Ecology Evolution and Conservation Whittaker&f=false

Wilkinson, G. S., & Fleming, T. H. (1996). Migration and evolution of lesser long-nosed bats Leptonycteris curasoae, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, *5*(3), 329–339. http://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1996.00081.x

Wright, S. (1931). Evolution in mendelian populations. *Genetics*, *16*(2), 97–159. http://doi.org/10.1007/BF02459575