

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra genetiky a šlechtění



**Systematika, fylogeneze a biogeografie zmijí rodů
Cerastes a *Pseudocerastes* (Squamata: Viperidae)**

Bakalářská práce

Filip Hais

Speciální chovy

Ing. Kateřina Rylková, Ph.D.

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Systematika, fylogeneze a biogeografie zmijí rodů *Cerastes* a *Pseudocerastes* (Squamata: Viperidae)" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 17.7.2020

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval několika lidem, kteří nápady či motivací a radami přispěli při tvorbě této bakalářské práce. Na počátku mé tvorby stál můj kamarád Lukáš Pola, který mi vnukl nápad zabývat se tématem evoluce zmijí rodu *Cerastes* a *Pseudocerastes*. Jsem mu tímto vděčný i za další drobné konzultace, které jsem s radostí uvítal. Dále bych rád poděkoval své vedoucí, paní Ing. Kateřině Rylkové, Ph.D. za vedení mé práce, za její pomoc, vstřícnost a také trpělivost, která se mnou byla nepochybně zapotřebí. Dále bych poděkoval rodině a kamarádům za podporu.

Systematika, fylogeneze a biogeografie zmijí rodů *Cerastes* a *Pseudocerastes* (Squamata: Viperidae)

Souhrn

Zmije rodů *Cerastes* a *Pseudocerastes* jsou předmětem zájmu jak odborníků, tak i laické veřejnosti. Z pohledu teraristů se jedná o stále oblíbenější a častější chovance. Stejně jako u jiných skupin organismů, i u těchto hadů v posledních letech dochází k změnám v pohledu na druhovou diverzitu a jejich vzájemné fylogenetické vztahy. Nové technologie a metody výzkumu, zejména metody pokročilých genetických analýz, přinesly poznatky, které vedli k pochopení jejich skutečné diverzity. Identifikace jednotlivých taxonů a jejich fylogenetické pozice není důležitá jen pro pochopení vlastní různorodosti skupiny, ale má zásadní dopad i na jiné oblasti výzkumu. Zástupci obou rodů patří mezi jedovaté hady a pro člověka představuje jejich uštknutí významné toxikologické riziko. Bylo zjištěno, že složení jedu jednotlivých druhů se i přes jejich blízkou příbuznost poměrně významně liší, a na to je třeba brát zřetel při léčbě vývoji protilátek.

Předkládaná práce přináší ucelený pohled na současný stav poznání taxonomie, fylogeneze, morfologie i geografie těchto zmijí. Zmíněny jsou proměny pojetí diverzity druhu, které byly dříve založeny pouze na morfologii a oblastech rozšíření. Nejasnosti a spekulace pomohly vyřešit fylogenetické analýzy založené na porovnávání variability genetických markerů. Některé otázky i přesto zůstávají. Jedná se zejména o revizi taxonu *Cerastes boehmei*. Druh byl popsán pouze na základě jediného exempláře, který měl nápadně neobvyklé morfologické rysy. Žádný jiný jedinec odpovídající tomuto holotypu nebyl nalezen, a tak existují pochybnosti, zda se skutečně jedná o samostatný druh, či jedince trpícího tělesnou anomálií. Dále chybí geografická data z některých oblastí, kdy je areál výskytu omezený politickou hranicí a je tak velká pravděpodobnost, že skutečný areál výskytu daných druhů je výrazně rozsáhlejší.

Klíčová slova: zmije; blízký východ, Viperidae, fylogeografie, taxonomie

Systematics, phylogeny and biogeography of vipers of the genera *Cerastes* and *Pseudocerastes* (Squamata: Viperidae)

Summary

Vipers of the genus *Cerastes* and *Pseudocerastes* are object of interest for experts and also for general public. From the side of terarists, there are increasingly popularity of these genuses and bigger amount of inmates are kept. As other groups of organisms, these snakes can be newly clasified as different species and new mutual phylogenetic relationships can be discovered in recent years thanks new technologies and research methods, especially methods of advanced genetic processes, which have yielded results that have led to an understanding of their diversity. The identification of individual taxa and their phylogenetic position is not only important for understanding groups diversity, but also has an impact on other areas of research. Representatives of both genera are venomous snakes and their bites is dangerous toxicological risk for humans. It was found that the composition of venom in individual species is different despite their close relative position, which is important fact applied in treatment and developing new antivenoms.

The presented work can provide a comprehensive view of the current state of knowledge of taxonomy, phylogeny, morphology and geography of these vipers. Mention is made of the changes in the concept of species diversity, which were previously based only on morphology and distribution. Phylogenetic analyzes based on comparing variability of genetic markers helped solve uncertainties and speculations about taxonomy. Some questions remain unsolved. This is especially a revision of the species *Cerastes boehmei*. This species has been described by only one specimen, which had strikingly unusual morphological features. Other specimen similar to this holotype has not been found and has doubt that it is individual species, or if this specimen had some physical anomaly. Another is missing geographical data from other areas, where the area is limited by a political border and there is a high probability that the actual area of occurrence of the species is large.

Keywords: viper, Near East, Viperidae, phylogeography, taxonomy

OBSAH

SEZNAM OBRÁZKŮ	7
SEZNAM ZKRATEK	8
ÚVOD.....	9
1. TAXONOMICKÉ ZAŘAZENÍ OBOU RODŮ.....	10
2. ZÁKLADNÍ INFORMACE-ROD CERASTES	11
2.1. Druhové a poddruhové zastoupení rodu <i>Cerastes</i>	11
2.2. Charakteristika rodu <i>Cerastes</i>	13
3. ZÁKLADNÍ INFORMACE-ROD PSEUDOCERASTES.....	17
3.1. Druhové zastoupení rodu <i>Pseudocerastes</i>	17
3.2. Charakteristika rodu <i>Pseudocerastes</i>	18
4. BIOGEOGRAFIE.....	22
4.1.1. Biogeografie rodu <i>Cerastes</i>	22
4.1.2 Fenotypové odlišnosti v závislosti na geografickém rozšíření	24
4.2 Biogeografie rodu <i>Pseudocerastes</i>	25
5. FYLOGENEZE EUROASIJSKÝCH ZMIJÍ	27
5.1. Fylogeneze rodu <i>Cerastes</i>	28
5.2. Fylogeneze založená na analýze mitochondriálního rRNA genu 16S.....	28
5.3. Fylogeneze rodu <i>Pseudocerastes</i>	29
5.4. Fylogeneze rodu <i>Pseudocerastes</i> založená na analýze mitochondriálního genu pro cytochrom <i>b</i>	30
5.5. Fylogenetická příbuznost rodů <i>Eristicophis</i> a <i>Pseudocerastes</i>	31
6. ZÁVĚR.....	33
7. LITERATURA	34
8. ZDROJE OBRÁZKŮ	37

SEZNAM OBRÁZKŮ

OBRÁZEK 1: CERASTES CERASTES CERASTES	11
OBRÁZEK 2: CERASTES CERASTES HOOFIENI	11
OBRÁZEK 3: CERASTES VIPERA	12
OBRÁZEK 4: CERASTES BOEHMEI	12
OBRÁZEK 5: CERASTES GASPERETTII MENDELSSOHNI	12
OBRÁZEK 6: CERASTES GASPERETTII GASPERETTII	13
OBRÁZEK 7: SIDEWINDING“U POUŠTNÍCH ZMIJÍ ZANECHÁVÁ V PÍSKU TYPICKÉ STOPY (NA OBRÁZKU BITIS PERINGUEYI). POJEM JE PRAVDĚPODOBŇĚ ODVOZEN OD ANGLICKĚHO POJMENOVÁNÍ CHŘESTÝŠE ROHATĚHO-SIDEWINDER (CROTALUS CERASTES), KTERÝ TENTO STYL POHYBU TAKÉ VYUŽÍVÁ	16
OBRÁZEK 9: PSEUDOCERASTES FIELDI	17
OBRÁZEK 10: PSEUDOCERASTES PERSICUS	17
OBRÁZEK 11: PSEUDOCERASTES URARACHNOIDES	18
OBRÁZEK 12: UMÍSTĚNÍ NEJEN SUPRALABIÁLNÍCH ŠUPIN	19
OBRÁZEK 13: KONCOVÁ ČÁST OCASU P. URARACHNOIDES V POHYBU VĚRNĚ NAPODOBUJE VZHLED PAVOUKA.	20
OBRÁZEK 14: Z TVARU OCASU NAPODOBUJÍCÍHO VZHLED PAVOUKA U TOHOTO DRUHU ZMIJÍ VZNIKLO LATINSKÉ POJMENOVÁNÍ URARACHNOIDES	20
OBRÁZEK 15: (BARROS 2019) – GEOGRAFICKY ZNÁZORNĚNÁ MÍSTA VÝSKYTU C. CERASTES (ZELENÁ KOLEČKA), C. VIPERA (ČERVENÉ TROJÚHELNÍKY) A C. GASPERETTII (ŽLUTÉ ČTVEREČKY).....	23
OBRÁZEK 16: GEOGRAFICKÉ UMÍSTĚNÍ JEDINĚHO NALEZENĚHO ZÁSTUPCE DRUHU C. BOEHMEI (ČERVENÁ TEČKA)	23
OBRÁZEK 17: (WERNER ET AL. 1999) HODNOTY KVANTITATIVNÍCH ZNAKŮ NAMĚŘENÝCH NA ZÁSTUPCÍCH ČTYŘ DRUHŮ SPADAJÍCÍCH DO RODU CERASTES.....	25
OBRÁZEK 18: GEOGRAFICKÉ ZNÁZORNĚNÍ VÝSKYTU VŠECH DRUHŮ RODU PSEUDOCERASTES PODLE MARMOL ET AL. 2016. HNĚDĚ ZBARVENÁ OBLAST JE AREÁL MOŽNĚHO VÝSKYTU P. PERSICUS, ORANŽOVÁ PATŘÍ DRUHU P. FIELDI A V ČERVENÉ OBLASTI SE VYSKUTUJE P. URARACHNOIDES.	27
OBRÁZEK 19: FYLOGENETICKÁ STRUKTURA EURO-ASIJSKÝCH ZMIJÍ ZE ZÁPADU PALEARCTICKÉ OBLASTI PODLE STUMPEL A JOGEL (2009).....	28
OBRÁZEK 20: (ALSHAMMARI 2011) - FYLOGENETICKÁ STRUKTURA ČELEDI VIPERIDAE. ZA VÝZNAMNÉ JSOU POVAŽOVÁNY UZLY S HODNOTAMI BOOTSTRAPPINGU ≥ 70 . JEDNOTLIVÉ VZORKY JSOU UVEDENY POD SVÝMI PŘÍSTUPOVÝMI ČÍSLI V DATABÁZI GENBANK.....	29
OBRÁZEK 21: (FATHINIA ET AL., 2014)	30
OBRÁZEK 22: (FATHINIA ET AL., 2014)	31
OBRÁZEK 23: JEDINÝ ZÁSTUPCE MONOTYPICKĚHO RODU ERISTICOPHIS-E. MACMAHONI ALCOCK & FINN, 1897 BYL DOKONCE PŮVODNĚ POPSÁN JAKO PSEUDOCERASTES LATIROSTRIS (MARMOL ET AL. 2016).....	32

SEZNAM ZKRATEK

SDS-PAGE-biochemická metoda využívaná k separaci proteinů na základě jejich elektroforetické pohyblivosti, která závisí především na délce polypeptidového řetězce a molekulární hmotnosti.

kDa-kilodalton, tisícinásobek daltonu

LD₅₀-Smrtelná dávka jedu, která způsobí úhyn 50 % testovaných živočichů do 24 hodin od aplikace jedu

TL-celková délka těla (total length)

T-délka ocasu (tail)

m.n.m.-metry nad mořem (nadmořská výška)

DNA-deoxyribonukleová kyselina

rRNA-ribosomální ribonukleová kyselina

16S rRNA- 16S rRNA je 1542 nukleotidů dlouhá RNA, jenž tvoří složku menší 30S podjednotky ribosomu prokaryot. Znalost sekvence 16S rRNA se používá nejen k vytváření fylogenetických stromů znázorňujících možnou příbuznost studovaných organismů.

MP-maximální parsimonie (Metoda maximální parsimonie se snaží nalézt takový fylogenetický strom, který vyžaduje co nejmenší množství evolučních událostí, ke kterým by muselo dojít. Při hodnocení stromů je přiřazována různá váha jednotlivým evolučním událostem. Některé nukleotidy či aminokyseliny mutují snáze či hůře než ostatní.)

NJ-neighbor-joining (Je vytvořen jeden hvězdicový strom, kde je jeden vnitřní vrchol, a všechny řešené taxonomické jednotky jsou reprezentovány pomocí listů. Tento strom se postupně rozkládá shlukováním nejbližších taxonomických jednotek tak, aby se v každém kroku co nejvíce zmenšila celková délka stromu.)

M-P-D-Maybod-Pakistan-Damghan

ÚVOD

Téma bakalářské práce Systematika, fylogeneze a biogeografie zmijí rodů *Cerastes* a *Pseudocerastes* (Squamata: Viperidae) jsem si vybral hned z několika důvodů. Ten hlavní je můj vztah k plazům. Zajímám se o zvířata obecně, ale již 10 let chovám plazy. Ve svých dvanácti letech jsem začal choval gekony rodu *Phelsuma* a od té doby chov rozšiřuji a čím dál, tím více mě fascinují nejrůznější druhy hadů. Neskutečná evoluční pestrost a různorodost na zdánlivě nezajímavém těle. Nejvíce mě zajímají různé potravní specializace, které se postupem času vyvinuly u určitých druhů hadů. Bohužel moje práce na potravní specializace zaměřená není, ale i tak považuji rody *Cerastes* i *Pseudocerastes* za velmi zajímavé a mezi teraristy patří mezi s oblibou vyhledávané chovance. Spousta nově zpracovaných materiálů a studií mě nadále utvrdili v tom, že toto téma bude vhodné pro literární rešerši, kde by byly sepsány aktuální fakta a objevy, na které se přišlo v posledních letech i díky technologickému pokroku. Tyto nové poznatky se týkají zejména lepšího poznání fylogeneze, která mě, jako obdivovatele evoluční biologie, docela zajímá. Osobně jsem viděl některé zástupce těchto rodů pouze u známých v teráriích, kde mě obzvláště zaujali zmije *Pseudocerastes fieldi*. V přírodě jsem ještě neměl vhodnou příležitost tyto terestrické hady navštívit, ale doufám, že časem dojde i na ně, a i díky času věnovanému této práci mám k těmto hadům blíže a vím také kam se vydat, kdybych chtěl některé zástupce těchto rodů najít in-situ.

1. TAXONOMICKÉ ZAŘAZENÍ OBOU RODŮ

Zmije rodů *Cerastes* a *Pseudocerastes*, kterým je tato práce věnovaná, řadíme do třídy plazů (Reptilia), řádu šupinatých (Squamata) a podřádu hadů (Serpentes). Infrařád Alethinophidia, do kterého naši hadi patří, odděluje běžně známé hady od infrařádu Scolecophidia, do které patří takzvaní „blind snakes“ (zastoupené čeledi v tomto infrařádu jsou slepákovití, slepčíkovití a slepanovití). Nadčeleď Caenophidia je odvozená vývojová větev infrařádu Alethinophidia a zahrnuje zhruba 80 % hadích druhů. Obsahující větev Colubroides, která obsahuje přes 85 % žijících hadích druhů. Největší rodinu větve Colubroides tvoří Colubroidea zahrnující několik dalších, vzájemně příbuzných rodin. Největší známou rodinou-čeledí jsou užovkovití hadi (Colubridae), nicméně cílové druhy této práce spadají do jiné čeledi. Jedná se o čeleď zmijovití (Viperidae) a konkrétně se budeme bavit o podčeledi zmijí (Viperinae) a dvou rodech, které do této podčeledi patří. Jsou to právě rody *Cerastes* a *Pseudocerastes*. (Grazziotin et al. 2012)

2. ZÁKLADNÍ INFORMACE-ROD CERASTES

2.1. Druhové a poddruhové zastoupení rodu *Cerastes*

Do rodu *Cerastes* řadíme celkem 4 druhy, z nichž jsou dva druhy monotypické, a u dalších dvou rozlišujeme po dvou poddruzích.

U zmije rohaté *C. cerastes* rozlišujeme aktuálně 2 poddruhy. *Cerastes cerastes cerastes* (Linnaeus, 1758) (Obr. 1) a *C. cerastes hoofieni* Werner & Sivan in WERNER et al. (1999) (Obr. 2.)

Zmije písečná *Cerastes vipera* (L. 1758) (Obr. 3) je monotypický druh, stejně jako zmije Böhmová *C. boehmei* (Wagner & Wilms 2010) (Obr. 4). Posledním známým druhem rodu je zmije Gasparettiho *C. gasparettii*, u které opět rozlišujeme dva poddruhy: *Cerastes gasparettii mendelsohni* Werner & Sivan in WERNER et al. (1999) (Obr. 5) a *Cerastes gasparettii gasparettii* Leviton & Anderson (1967) (Obr. 6) (Uetz et al. 2019)



Obrázek 1: *Cerastes cerastes cerastes*



Obrázek 2: *Cerastes cerastes hoofieni*



Obrázek 3: *Cerastes vipera*



Obrázek 4: *Cerastes boehmei*



Obrázek 5: *Cerastes gasperettii mendelssohni*



Obrázek 6: *Cerastes gasperettii gasperettii*

2.2. Charakteristika rodu *Cerastes*

Hlava zmijí rodu *Cerastes* je pokryta drobnými, mírně kýlnatými šupinami, které se navzájem překrývají. Je zřetelně oddělena od krku. Oči jsou velké, s vertikální zorničkou. Nozdry směřují nahoru. Dorzální šupiny jsou kýlnaté ve 23-25 řadách s apikálními jamkami. Ventrální šupiny jsou pouze slabě kýlnaté na obou stranách. Ocas je krátký, anální štítek je vcelku a všechny subkaudální neboli podocasní štítky jsou párové. U většiny druhů i poddruhů tohoto rodu jsou přítomny nadočnicové rohy, tvořené vyvýšenými supraokulárními šupinami. Každý roh je tvořen jednou šupinou (Amr & Disi 2011).

Zástupci rodu *Cerastes* jsou v poušti žijící hadi s úzkou vazbou na písčité biotopy. Tato vazba se projevuje semi-fosoriálním neboli částečně podzemním způsobem života, a také taktikou lovu „sit-and-wait“. Principem je být co nejvíce nenápadný, částečně zahrabaný do písku a nehybně čekat na potenciální kořist. Často hadům z písku vyčnívá pouze hlava, či dokonce jen část hlavy s očima. (Sivan et al. 2013)

Jed zmijí *Cerastes* obsahuje převážně enzymatické složky s proteolytickou aktivitou, jenž způsobuje štěpení bílkovin přerušením peptidových vazeb. Další složky jedu ovlivňují hemokoagulační systém. Uštknutí však nebývají závažná a většinou se projeví bolestivým otokem, zduřením lymfatických uzlin a celkovým diskomfortem. Nejsou však vyloučeny ani vážnější projevy intoxikace (Valenta 2008). Těžká, ba dokonce fatální intoxikace touto zmijí byla hlášena v 19. století a pravděpodobně se jedná o jediný případ fatálního uštknutí. 28letý muž byl dvakrát kousnut do ukazováčku zmijí rohatou poblíž oázy Laghouat, 400 km jižně od Alžíru. Po čtyřech dnech tradiční léčby byly příznaky zvracení, pocení, těžká bolest hlavy, epistaxe a červená moč. Měl febrilní křeče, byl nažloutlý a následně se zhroutil se zvýšenou dechovou i tepovou frekvencí, otokem celé paže a s bolestivým otokem lymfatických uzlin. Během několika příštích dnů zachvátil pokousaný prst hnisavý otok, pacient zažil přetrvávající průjem a následně zemřel jeden týden po uštknutí. (M. Schneemann et al. 2004)

Potravu tvoří v poušti dostupná kořist, hlavně malí savci a ještěři, spíše příležitostně pak ptáci. Zkoumání obsahu žaludku u *C. gasperettii* ukázalo jako hlavní potravu těchto hadů hlodavce (70 %), dále pak členovce (15 %) a ještěry (10 %). Zbývajících 5 % přísluší výjimečně uchvácené kořisti jako jsou například ptáci (Al-Sadoon & Paray, 2016).

Jedná se o zmije oviparní (vejcorodé) a jejich snůška čítá obvykle 8-20 vajec (O'shea 2005).

Mechanismus vertikálního zahrabávání do měkkého písku byl objasněn na základě morfologických poznatků, videozáznamů, rentgenografie a experimentální manipulace. Výsledky studie Younga a Moraina (2003) naznačují, že klíčem k úspěšnému zahrabání je lokalizovaný jednostranný pohyb žeber směrem od těla, tedy jejich abdukci. Žebra jsou zakončena v rozšířených kalcifikovaných chrupavkách, která, když jsou abdukována, napomáhají přesunu písku zpod těla hada laterálním směrem. Transport písku je podpořen páteřními pohyby. Zdá se, že specializované laterální šupiny nemají v tomto procesu zahrabávání se významnější roli.

Zmije rohatá *C. cerastes* je středně velká zmijs dosahující maximální délky těla okolo 85 cm, přičemž je obvyklá délka do 60 cm, větších délek dosahují spíše vzácně. Samice jsou větší než samci (Marmol et al. 2019).

Hlava je široká a krátká, se zaobleným čenichem a výrazně oddělena od krku. Obvykle mají jedinci tohoto druhu dva rohy nad očima, nicméně lze nalézt jedince s absencí těchto rohů. V případě určitých lokalit jsou ale bezrozí jedinci v populaci zastoupeni dominantně. Tělní šupiny jsou silně kýlnaté uspořádané do 26-37 řad ve středu těla. Počet ventrálních šupin se pohybuje v rozmezí od 130 do 156. 25-42 subkaudálních šupin, které jsou párové. Anální štítek vcelku. Druh je velice variabilní, co se týče zbarvení. Zbarvení se odvíjí od barvy půdy, písku, na kterém daná populace žije. Do písek imitující palety barev patří hnědá, šedavá, načervenalá, obvykle s černými skvrnami až pruhy. Méně častá je přítomnost bílého ohraničení těchto skvrn. U některých jedinců lze pozorovat namodralý či bělavý pruh na každé straně hlavy. V juvenilním věku lze u takto zbarvených jedinců pozorovat namodralé, bělavé odstíny i mezi skvrnami na těle (Marmol et al. 2019).

V Egyptě je za většinu případů uštknutí hadem právě zmijs rohatá. Přestože jed této zmijs je již několik dekád středem zájmu biochemiků a toxikologů, a to nejen s ohledem na jeho potenciální sílu a nebezpečí pro člověka, jeho rozdílné účinky v závislosti na pohlaví nebyly zcela objasněny. Při analýze jedu a zkoumání koncentrace proteinů obsažených v jedu byla naměřena u samic výrazně menší množství koncentrace, ve srovnání se samci. Koncentrace proteinů byla 106 mg / ml u samic, zatímco samčí jed obsahoval 133 mg / ml. Pro kontrolu možného rozdílu mezi samčím a samičím jedem na úrovni složení byla provedena SDS-PAGE. Výsledky ukázaly, že existují dvě specifické skupiny proteinů u každého pohlaví. Samci mají v jedu obsaženy proteiny s molekulovou hmotností 42000 a 39000, tj. 42 a 39 kDa, zatímco ve vzorcích jedů, pocházejících od samic byly detekovány skupiny proteinů 46 a 44 kDa.

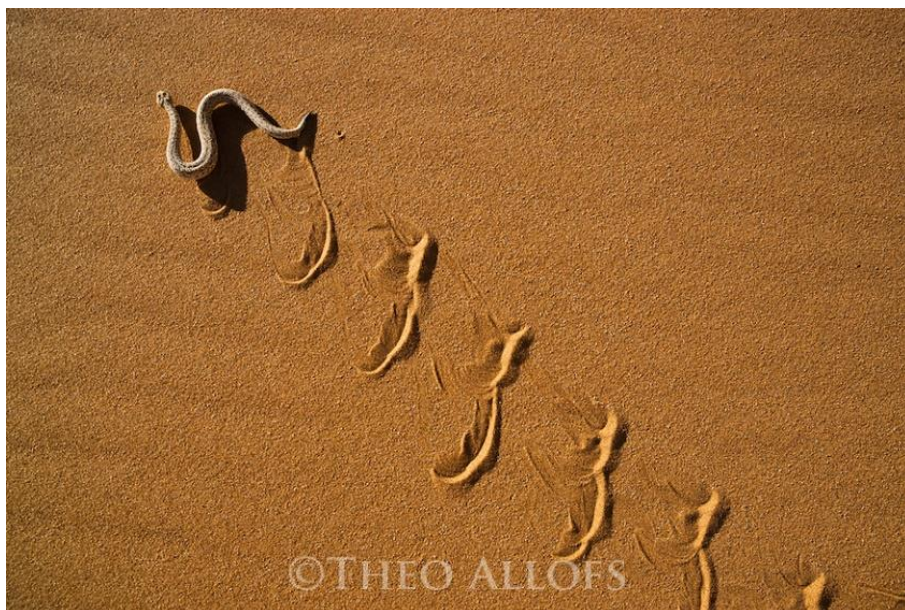
Zkoumán byl i smrtící účinek jedů obou pohlaví. Smrtelná dávka (LD₅₀) je u samic nižší než u samců. Hodnota LD₅₀ pro samice byla 0,6 µg / g a 0,7 µg / g pro samce. Z výsledků tedy plyne, že jed samic je účinnější a silnější. (Sarhan et al. 2017)

Zmije písečná *C. vipera* je řazena mezi malé zmije s maximální délkou těla okolo 50 cm. Hlava je dorzoventrálně zploštělá. Oči jsou malé, uložené na vrchu hlavy, nikoliv na stranách hlavy. Tento rys je adaptací, která umožňuje hadovi pozorovat okolí, i když je celý zahrabaný v jemném písku. Způsob lovu, lákání kořisti pohybujícím se ocasem, připomínající živou kořist většiny ještěřů (Heatwole & Davison 1976) a následné nečekané přepadení ze zálohy a uštknutí, není závislý na vizuálních ani chemosenzorických vjemech, dokonce ani teplota těla kořisti vůči prostředí nehraje příliš velkou roli. Bylo totiž zjištěno, že zmije, takto čekající zahrabané v písku spoléhají především na vnímání vibračních podnětů, vydávaných pohybem potenciální kořisti (Bruce & Malinda 2002).

Tělo je zavalité se silně kýlnatými šupinami. 23-27 řad dorzálních šupin je přítomno. Počet ventrálních šupin je 99-122. Párových, subkaudálních 18-26 (Marmol et al. 2019), přičemž Jooris a Fourmy 1996 zjistili, že počty některých typů šupin jsou větší u jedinců žijících v oblastech s vyššími průměrnými teplotami. Anální štítek je obvykle vcelku. I tento druh disponuje určitou barevnou variabilitou, zahrnující také více či méně zastoupené šedé a bílé skvrny. Barevná variabilita je srovnatelná s *C. cerastes*. Druhou zvláštností je zbarvení ocasu. Zatímco samice mívají obvykle černě zbarvený ocas, samci mají ocas žlutý či jeho zbarvením napodobují písek (Marmol et al. 2019). U tohoto druhu se setkáme se zajímavým případem konvergence, tedy podobnosti, a to se zmijí rodu *Bitis*, konkrétně zmijí zakrslou (*Bitis peringueyi*). Tato zmije, ač se vyskytuje na druhé straně Afriky (Namibie, Angola), má oči také umístěné "na čele". Charakteristický pohyb po jemném, písčitém podkladu, který je u zmije zakrslé popisovaný asi nejčastěji lze pozorovat i u zástupců rodu *Cerastes*. I když jsou tyto druhy schopny specifického pohybu nazvaného "sidewinding", pouštním dunám, kde se písek velmi snadno přesouvá a přelévá, se některé druhy spíše vyhýbají, a tento styl pohybu příliš často nevyužívají (O'shea 2005). Právě užší vazba zmije písečné vůči tomuto biotopu přidává na vzájemně nezávisle vyvinuté podobnosti těchto dvou druhů.

Zmije Boehmova *C. boehmei* je nejméně prozkoumaným druhem z rodu *Cerastes*. Tento druh byl popsán na základě jediného nalezeného exempláře, samice objevené v Tunisu. Popis taxonu je však předmětem spekulací. Není zcela jasné, zda se skutečně jedná o plnohodnotný samostatný druh, jelikož žádný další jedinec už nebyl v přírodě zaznamenán. Mohlo se jednat pouze o jedince jiného druhu, který trpěl anatomickou anomálií, či byl jinak postižen. Nicméně hlavním rozlišovacím morfologickým znakem, patrným na první pohled je přítomnost supraokulárních korunek, namísto supraokulárních rohů tvořených jedinou protaženou, zrohovatělou šupinou u *C. cerastes* nebo *C. gasperettii*. Korunky se skládají z několika středně velkých šupin rohovitěho charakteru. Jde právě o výše zmiňovaný sporný morfologický znak. Oči jsou umístěny spíše na boční části hlavy, ale směřují mírně nahoru. Nozdry mají tvar štěrbin. Uvedený počet řad dorzálních šupin v přední, střední a zadní části těla činí 19–26–16 (Wagner & Wilms 2010; Uetz et al. 2019).

Druh *Cerastes gasparetti* je morfologicky téměř totožný s druhem *C. cerastes* a obývá i stejné biotopy – poušť až polopoušť, částečně buš v okolí oáz nebo suchých vádí. Délka těla je uváděna v rozmezí od 60 do 80 centimetrů (O'shea 2005).



Obrázek 7: Sidewinding“u pouštních zmijí zanechává v písku typické stopy (na obrázku Bitis peringueyi). Pojem je pravděpodobně odvozen od anglického pojmenování chřestýše rohatého-Sidewinder (Crotalus cerastes), který tento styl pohybu také využívá.

3. ZÁKLADNÍ INFORMACE-ROD *PSEUDOCERASTES*

3.1. Druhové zastoupení rodu *Pseudocerastes*

Dříve než Bostanchi et al. (2006) popsali nový druh *Pseudocerastes urarachnoides*, byl znám pouze jediný druh rodu *Pseudocerastes* se dvěma poddruhy. Těmi byly *P. persicus persicus* a *P. persicus fieldi*. K pozdějšímu rozdělení těchto poddruhů na samostatné druhy vedly určité morfologické a geografické rozdíly, a také odlišnosti ve složení jedu (Fathinia & Rastegar-Pouyani 2010; Fathinia et al. 2018).

V současnosti jsou tedy v rámci rodu *Pseudocerastes* rozlišovány tři nominální druhy. (Bok et al. 2017) Nově, samostatně stojící na úrovni druhu, jsou rozlišovány *Pseudocerastes fieldi* SCHMIDT, 1930 (Obr. 8) a *Pseudocerastes persicus* (DUMÉRIL, BIBRON & DUMÉRIL, 1854) (Obr. 9). Třetím druhem, výrazně odlišným od předchozích je *Pseudocerastes urarachnoides* BOSTANCHI, ANDERSON, KAMI & PAPENFUSS, 2006 (Obr. 10). Všechny tyto druhy v češtině sdílí, trochu nešťastně, společné jméno zmije perská (Uetz et al. 2019).



Obrázek 8: *Pseudocerastes fieldi*



Obrázek 9: *Pseudocerastes persicus*



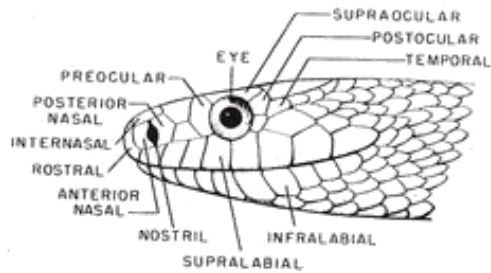
Obrázek 10: *Pseudocerastes urarachnoides*

3.2. Charakteristika rodu *Pseudocerastes*

Jako všichni zástupci čeledi zmijovitých, i „pseudocerastesky“ jsou vybaveny solenoglyfním typem jedových zubů. Jedná se o dlouhé a dozadu zahnuté zuby, které jsou v zavřené tlamě sklopené dozadu. Při otevření tlamy se se jedové zuby vyklopí do polohy, kdy jsou schopné zajet hluboko do tkáně kořisti. Zmije dokážou rozevřít čelist téměř do úhlu 180° a spolu s solenoglyfními jedovými zuby jsou tak vybavené velmi sofistikovaným systémem na uštknutí kořisti (Das 2015).

Jed samotných druhů se také liší. *P. persicus* se nezdá příliš účinným s prokoagulační aktivitou, která podporuje srážení krve, zatímco *P. fieldi* má v jedu přítomné neurotoxiny. Obecně jsou však známy případy intoxikace s pouhými lokálními projevy, jako je bolestivý otok a otok mízních uzlin. Nejsou však vyloučeny lokální projevy nekrózy. (Valenta 2008)

Hlava je zřetelně oddělena od krku, pokryta malými šupinami. Oční zornička je vertikální. Nozdry směřují ven a nahoru a jsou uloženy ve velkém kruhovém nebo půlměsíčovém, nerozděleném nosním štítku. Supralabiální šupiny, ohraničující horní čelist (viz Obr. 11), se zoubkovaným spodním okrajem a s vnitřní drážkou pro zapadnutí spodního rtu (Latifi 2000) tvoří účinný mechanismus uzavření tlamy a chrání ji tak před nafoukáním nežádoucího písku. Stejnou funkci zastupuje valvulární výčnělek uvnitř nozdry. Jedná se o typické morfologické modifikace psammofilních, na písku žijících, živočichů.



Obrázek 11: Umístění nejen supralabiálních šupin

Mezi další takové adaptace psammofilních druhů patří morfologie končetin ještěřů přizpůsobená právě k pohybu na jemném písku. K takovým adaptacím, jako je například zvětšení styčné plochy nohy ve formě hřebínků (zabraňuje boření) došlo u pouštních ještěřů po celém světě nezávisle u mnoha nepříbuzných skupin (např. u severoamerického rodu *Uma* z čeledi Phrynosomatidae, palearktického rodu *Acanthodactylus* z čeledi Lacertidae nebo agamek rodu *Phrynocephalus*). Tomuto jevu nezávislého vzniku podobného znaku říkáme konvergence.

Podobné hřebínky najdeme i u gekonů, např. u středoasijských rodů *Crossobamon* nebo *Teratoscincus*. Extrémní adaptací jsou pak blány mezi prsty (angl. interdigital webbing), které najdeme pouze u tří známých druhů gekonů, a to dvou namibijských *Pachydactylus rangei* (dříve *Palmatogecko*) a *Pachydactylus vanzyli* (dříve *Kaokogecko*), a pak u arabského *Trigonodactylus arabicus* (dříve *Stenodactylus*) (Bauer et al. 1991).

Šupiny zmijí rodu *Pseudocerastes* jsou na těle uspořádány v 21-25 podélných řadách, žádné nejsou šikmo uspořádané (Bostanchi et al. 2006; Latifi 2000). Ocas je krátký a subkaudální šupiny jsou párové (Leviton et al. 1992; Fathinia a Rastegar-Pouyani 2010).

Všechny druhy rodu *Pseudocerastes* jsou anglicky souhrnně nazývány „false horned vipers“, což indikuje přítomnost jakýchsi rohů. Nejedná se však o rohy v běžném slova smyslu. Tyto rohy nad očima jsou malé, krátké, a především nejsou tvořeny pouze jednou šupinou, jako je tomu u rodu *Cerastes*, ale jsou tvořeny menším shlukem několika šupin (Gholamifard & Esmaeili 2010; Marmol. et al. 2016). Dosahují délky těla 40-70 centimetrů. Kladou vejce v počtu 11-21 vajec ve snůšce. V jedu jsou obsaženy presynaptické neurotoxiny. Uštknutí člověka jsou však vzácná (O'shea 2005).

Mezi hady, kteří zaujmou svým vzezřením již na první pohled, nepochybně patří *P. urarachnoides*. Vyznačují se 16-17 šupinami na linii mezi rohy, 20 šupinami kolem očí, nápadně drsnými dorzálními šupinami, jaké nejsou u žádného jiného hada, vyskytujícího se v Iránu. Kýly na šupinách totiž nedosahují zadní hrany šupiny, ale končí před vnější hranou a celá šupina tak tvoří tvar připomínající vypouklý knoflík (O'shea 2005). Ventrální strana je pokryta 144 šupinami, anální štítek je celistvý, subkaudálních šupin je 15 párů. Ke správnému určení tohoto druhu není však nutná znalost počtu šupin. Spolehlivým rozlišovacím znakem je jedinečně vyvinutý ocas (Obr. 12 a 13). Dorzo-laterální šupiny ocasu se zde zformovaly do podlouhlých přívěsků, samotný ocas je zakončený podlouhlou oválnou, baňku připomínající strukturou (Bostanchi et al. 2006; Fathinia et al. 2009; Fathinia a Rastegar-Pouyani 2010). Tato

unikátní adaptace je využívána při lovu. O některých hadích druzích je známo, že jsou schopni užívat svůj ocas k nalákání kořisti. Ocasem různě mrskají, vlní a kroučí s ním, což má za úkol přilákat kořist. V blízkosti této nástrahy je zpravidla přítomna hadova hlava, připravená zaútočit. Evoluční unikátnost se u *P. urarachnoides* projevila ve vzhledu ocasu. Podlouhlé přívěsky imitují nohy pavouka a baňkovitě utvořený konec ocasu zase připomíná pavoučí abdomen. Takováto pohybující se návnada, je lákadlem pro spektrum živočichů, zahrnující primárně ptáky, ale i plazy a malé savce, např. rejsky. Když se k domnělému pavoukovi dostatečně přiblíží, sami se stanou kořistí. Ptáky, jako primární kořist těchto zmijí potvrzují mimo zdokumentované případy lovu i vzorky trusu, ve kterých bylo obsaženo peří (Anderson 2002). Celková délka (TL) tohoto druhu je uváděna na 840 mm, délka ocasu (T) je 80 mm.



Obrázek 12: Koncová část ocasu *P. urarachnoides* v pohybu věrně napodobuje vzhled pavouka.



Obrázek 13: Z tvaru ocasu napodobujícího vzhled pavouka u tohoto druhu zmijí vzniklo latinské pojmenování *urarachnoides*

Zatímco *P. urarachnoides* je fenotypově dosti unikátní druh, druhy *P. persicus* a *P. fieldi* jsou si více podobné, avšak určité morfologické rozdíly pozorovat lze. Nejvýraznější morfologický rozdíl jsou silně kýlnaté dorzo-laterální šupiny u druhu *P. persicus*, zatímco u *P. fieldi* je přítomno pouze několik řad téměř hladkých šupin. Ty, které jsou pak položené více laterálně, jsou již zcela bez kýlů a hladké. *P. fieldi* má také výrazně kratší ocas (Bostanchi et al. 2006; Latifi 2000).

Jak již bylo dříve zmíněno, k povýšení *P. persicus* a *P. fieldi* na samostatné druhy vedly i jisté toxikologické studie. Analýza jedu těchto dvou druhů ukazuje významné rozdíly ve složení a vlastnostech. Jed *P. persicus*, velmi podobný složení jedu *E. macmahoni* (Alia et al. 2015), vykazuje složení typické pro většinu zmijovitých hadů se silným zastoupením hemoragických složek. U *P. fieldi* však tyto složky prokázány nebyly. Stejně tak, jako u většiny hadích jedů je u jedu *P. persicus* přítomný žlutý pigment. Avšak u *P. fieldi* tento pigment chybí a jeho profil je jednoduchý s velmi malým množstvím bílkovinných složek a proteinových řetězců, mající však vyšší molekulární hmotnosti. V jedu *P. persicus* bylo zjištěno téměř 30 proteinových řetězců pokrývajících široký rozsah pH, ale jejich molekulární hmotnost v porovnání s *P. fieldi* je značně nižší (Alia et al. 2015). Z toxikologických studií byl učiněn závěr, že tyto rozdíly ukazují na dlouhou genetickou separaci těchto dvou druhů (Gasperetti 1988; Fathinia a Rastegar-Pouyani 2010).

4. BIOGEOGRAFIE

4.1.1. Biogeografie rodu *Cerastes*

C. cerastes

Poddruh *C. c. cerastes* má relativně velký areál rozšíření v nadmořských výškách 5-1500 m.n.m. (Marmol et al. 2019) Obývá primárně pouštní biotopy na severu afrického kontinentu, v zemích, jakou jsou Alžírsko, Čad, Egypt, Libye, Mali, Mauritánie, Niger, Súdán, Tunisko a jižní Maroko. Výskyt však sahá až na asijský kontinent-jihozápad Arabského poloostrova a jihozápadní Izrael (Grano 2016). Nálezy bezrohých jedinců uvádí (Marmol et al. 2019) v okolí měst Ouarzazate, Tazenakht, Agdz a oblasti Nkob.

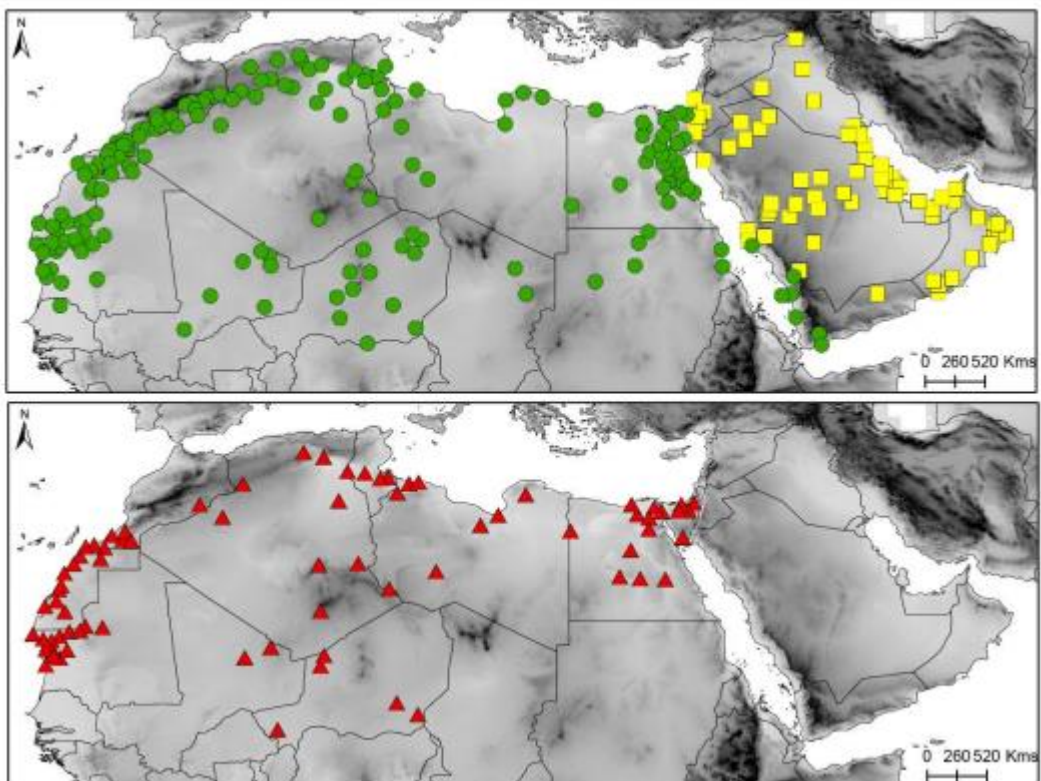
V případě poddruhu *C. c. hoofieni* je prokázán výskyt omezený na jihozápadní roh Arabského poloostrova (Uetz et al. 2019).

C. vipera

Anglické jméno „Saharan sand viper“ naznačuje, že se jedná o druh zmije z oblasti saharské pouště. Výskyt byl zaznamenán ve všech zemích, kam Sahara sahá (Maroko, Alžírsko, Tunisko, Lybie, Egypt, Mauritánie, Mali, Niger, Čad a Súdán). Výskyt je potvrzen také v Izraeli. Záznamy o výskytu v Libanonu jsou pravděpodobně chybné (Joger 1984; Uetz et al. 2019). Tento druh je na biotop velice vázaný, a proto je jeho areál rozšíření omezen pouze na písčité biotopy v nadmořských výškách 0-1000 m. n. m. (IUCN 2020), ať už pobřežní nebo vnitrozemní. Pozorování v oblasti mezi oázovými městy Erfoud a Figuig (Maroko) je velice pravděpodobné (Marmol et al. 2019).

C. gasperettii

U druhu *C. gasperettii* jsou rozlišovány dva poddruhy, z nichž jeden má spíše plošnější rozšíření, zatímco druhý je vázán svým výskytem na jedinou lokalitu. Rozšíření, plošněji se vyskytujícího poddruhu, *Cerastes gasperettii gasperettii* sahá podél východního okraje Sinajského poloostrova přes jih, na východ Arabského poloostrova. Dále do Iráku, Kuvajtu a západního Íránu. Poddruh *C. gasperettii mendelssohni* obývá písčité biotopy pouze v údolí Arava, také známém pod názvem Vádí al-Araba v Izraeli a Jordánsku (Carné et al. 2020).



Obrázek 14: (Barros 2019) – Geograficky znázorněná místa výskytu *C. cerastes* (zelená kolečka), *C. vipera* (červené trojúhelníky) a *C. gasperettii* (žluté čtverečky)

C. boehmei

Tento druh má oproti ostatním zástupcům rodu uváděný relativně malý areál rozšíření. To vychází z faktu, že byl nalezen pouze jediný exemplář (Barros 2019). Nalezen byl v okolí silnice mezi městy Bani Kheddache a Ksar el Hallouf), východně od národního parku Jebel v jihozápadní části Tuniska (Wagner & Wilms 2010; Uetz et al. 2019) (viz Obr. 15)



Obrázek 15: Geografické umístění jediného nalezeného zástupce druhu *C. boehmei* (červená tečka)

4.1.2 Fenotypové odlišnosti v závislosti na geografickém rozšíření

Právě poddruh *C. gasperettii mendelssohni*, dříve označovaný jako *C. cerastes*, se stal díky absenci nadočnicových rohů u populace v údolí Arava předmětem zájmu výzkumníků. Tato populace je navíc vzdálena přibližně 1500 km od jakékoliv další nejbližší populace *C. cerastes* na Sinaji. Werner et al., 1999 sesbírali a prozkoumali celkem 350 exemplářů (36 jedinců ze severní Afriky a západu Egypta, 54 z Egypta a Súdánu, 71 z oblasti Sinaje a západní části Negevské pouště v Izraeli, 104 z údolí Arava, jediný jedinec z Jordánska, 73 kusů z Arabského poloostrova a 11 kusů z východního areálu rozšíření – Kuwaitu a Iráku) Na základě výsledků byli popsány dva samostatné poddruhy. Prvním byl již zmiňovaný, *C. g. mendelssohni*, druhým pak *C. c. hoofieni* (Werner et al., 1999).

Z příložené tabulky (Obr. 16), vydané v práci Werner et al., 1999 osvětlující variabilitu u *C. cerastes*, lze zdůraznit několik základních morfologických rozdílů na zkategorizovaných vzorcích. Znatelná je například odchylka v maximální délce těla poddruhu *C. c. cerastes* v porovnání s, na základě těchto výsledků, nově popsaným poddruhem *C. c. hoofieni*. K povšimnutí se také nabízí rozdílnost délky těla samic v porovnání se samci v rámci poddruhů *C. c. cerastes* a *C. c. hoofieni*. Z údajů naměřených u poddruhu *C. c. cerastes* se jeví samčí pohlaví, jako delší, dosahující průměrně o 9 cm větší délky těla. Zatímco samci poddruhu *C. c. hoofieni* jsou podle naměřených dat oproti samicím v průměru přibližně o 6 cm menší. Poměry délek mezi pohlavími tedy v porovnání obou poddruhů vykazují opačný trend. K rozdělení *C. gasperetti* vedla z velké části absence nadočnicových rohů.

V tabulce jsou zmíněny zprůměrované hodnoty naměřené u obou pohlaví, každého druhu zvlášť u těchto kvantitativních znaků: celková délka, délka ocasu, délka hlavy, délka hlavy v poměru k šířce těla, k výšce těla, k délce těla, procentuální poměr průměru oka vůči hlavě, délka dorzálních šupin apod.

Na základě těchto poznatků byl dosud monotypický taxon *C. gasperetti* rozdělen na 2 poddruhy – *C. g. gasperettii* a *C. g. mendelssohni*.

Table 1: Quantitative characters in four taxa of *Cerastes*. The main columns give mean \pm standard deviation (SD) for the respective species and sex with the number of specimens (n) in parentheses. The small columns headed "Sig." show the significance of the difference between data to their left and right: * = 0.01 < p < 0.05; ** = p < 0.01.

Character	<i>C. cerastes cerastes</i>		Sig.	<i>C. cerastes hoofi</i>		Sig.	<i>C. gasperettii gasperettii</i>		Sig.	<i>C. gasperettii mendelssohni</i>	
	Sex	Mean \pm SD (n)		Mean \pm SD (n)	Mean \pm SD (n)		Mean \pm SD (n)				
ra, maximum (mm)	♂♂	798	—	449	—	640	—	725	—	760	
	♀♀	709	—	517	—	785	—	760	—	760	
Tail length, percra	♂♂	13.2 \pm 1.6 (72)	**	14.0 \pm 0.4 (5)	*	13.3 \pm 0.1 (24)	**	11.3 \pm 1.8 (34)	**	9.3 \pm 1.0 (58)	
	♀♀	10.9 \pm 1.5 (58)		11.8 \pm 1.1 (8)		10.9 \pm 1.2 (29)		9.3 \pm 1.0 (58)		9.3 \pm 1.0 (58)	
Head length, percra	♂♂	5.8 \pm 0.6 (72)	**	6.2 \pm 0.5 (5)	**	5.9 \pm 0.5 (24)	**	5.5 \pm 0.5 (33)	**	5.2 \pm 0.4 (59)	
	♀♀	5.6 \pm 0.5 (58)	**	6.2 \pm 0.2 (8)	**	5.6 \pm 0.5 (30)	**	5.2 \pm 0.4 (59)	**	5.2 \pm 0.4 (59)	
Head length as % of head width	♂♂	119.2 \pm 14.3 (71)		119.6 \pm 13.2 (5)		125.8 \pm 11.0 (22)		125.9 \pm 12.3 (35)		122.2 \pm 9.9 (60)	
	♀♀	119.3 \pm 10.9 (56)		126.3 \pm 11.2 (7)		125.9 \pm 11.3 (31)		122.2 \pm 9.9 (60)		122.2 \pm 9.9 (60)	
Head length as % of head depth	♂♂	253.9 \pm 28.7 (70)		266.1 \pm 22.5 (4)		274.2 \pm 35.9 (20)		290.0 \pm 26.7 (35)		291.7 \pm 19.4 (61)	
	♀♀	263.6 \pm 23.7 (24)		259.4 \pm 33.0 (7)		266.5 \pm 19.7 (31)	**	291.7 \pm 19.4 (61)	**	291.7 \pm 19.4 (61)	
Eye diameter as % of head length	♂♂	17.3 \pm 1.7 (72)		16.6 \pm 0.6 (5)		16.9 \pm 1.7 (24)	*	16.8 \pm 1.7 (34)		16.8 \pm 1.7 (60)	
	♀♀	16.9 \pm 1.9 (57)		15.7 \pm 1.6 (8)		17.6 \pm 2.3 (32)	*	16.8 \pm 1.7 (60)		16.8 \pm 1.7 (60)	
Dorsal scale length, percra	♂♂	0.78 \pm 0.10 (76)	*	0.81 \pm 0.05 (5)	**	0.76 \pm 0.11 (25)	**	0.73 \pm 0.12 (33)	**	0.68 \pm 0.07 (59)	
	♀♀	0.75 \pm 0.10 (60)	*	0.85 \pm 0.08 (8)	**	0.67 \pm 0.07 (29)	**	0.68 \pm 0.07 (59)	**	0.68 \pm 0.07 (59)	
Supralabials, right + left	♂♂	25.0 \pm 1.4 (73)	**	24.0 \pm 1.2 (5)	**	28.6 \pm 1.5 (23)	*	27.5 \pm 1.6 (31)	*	26.7 \pm 1.4 (59)	
	♀♀	25.0 \pm 1.5 (57)	**	25.8 \pm 1.8 (8)	**	29.8 \pm 2.0 (31)	**	26.7 \pm 1.4 (59)	**	26.7 \pm 1.4 (59)	
Dorsals at midbody	♂♂	33.7 \pm 1.4 (75)	**	31.3 \pm 2.6 (4)	**	32.5 \pm 1.7 (23)	**	34.0 \pm 1.3 (34)	**	35.5 \pm 1.4 (58)	
	♀♀	34.7 \pm 1.5 (55)	**	30.8 \pm 1.3 (8)	**	33.9 \pm 1.6 (29)	**	35.5 \pm 1.4 (58)	**	35.5 \pm 1.4 (58)	
Ventrals	♂♂	140.9 \pm 4.0 (76)	**	134.0 \pm 3.4 (4)	**	155.2 \pm 2.6 (22)	**	149.7 \pm 4.1 (35)	**	157.2 \pm 2.1 (61)	
	♀♀	145.7 \pm 4.7 (58)	**	137.8 \pm 2.5 (8)	**	159.9 \pm 5.0 (29)	**	157.2 \pm 2.1 (61)	**	157.2 \pm 2.1 (61)	
Caudals	♂♂	35.7 \pm 3.9 (70)	**	34.2 \pm 1.8 (5)	**	36.3 \pm 2.4 (24)	**	31.4 \pm 3.0 (32)	**	30.2 \pm 2.2 (61)	
	♀♀	32.4 \pm 3.3 (57)	**	31.1 \pm 2.4 (8)	**	34.4 \pm 1.9 (31)	**	30.2 \pm 2.2 (61)	**	30.2 \pm 2.2 (61)	

Obrázek 16: (Werner et al. 1999) Hodnoty kvantitativních znaků naměřených na zástupcích čtyř druhů spadajících do rodu *Cerastes*.

4.2 Biogeografie rodu *Pseudocerastes*

Areál rozšíření zmijí rodu *Pseudocerastes* zahrnuje Sever Arabské pouště od Sinajského poloostrova, přes Izrael, Irák, jihozápadní Írán, východ Afghánistánu až na západní stranu řeky Indus v Pákistánu. Zvláštností je pak odlehlá populace na severu Ománu (Latifi 2000; Bostanchi et al. 2006).

Za oblast výskytu *P. urarachnoides* vymezili původně Fathinia et al. (2009) západ tří provincií Íránu-Kermánšáhu, Ílámu a Chúzistánu. Jedná se o lokality v těsné blízkosti s hranicemi Iráku. Proto je velmi pravděpodobné, že se oblast výskytu tohoto druhu táhne dál, typově stejnými habitaty severozápadně až do Iráku. Nikde jinde, než na západě pohoří Zagros se tento druh nevyskytuje a lze ho tedy považovat za endemitní druh pro tuto oblast (Bok et al. 2017).

P. persicus je z rodu nejrozšířenějším druhem (Thomas O., 2019). Jeho areál rozšíření údajně sahá od území Saúdské Arábie, Iráku, přes Kuvajt, Írán (včetně největší pouště této země Dašt-e Kavír), Afghánistán, až do Pákistánu. Též je tento druh přítomen severněji od hranic výskytu *P. fieldi* v zemích, jako jsou Jordánsko, Sýrie, jihovýchod Turecka a severozápad

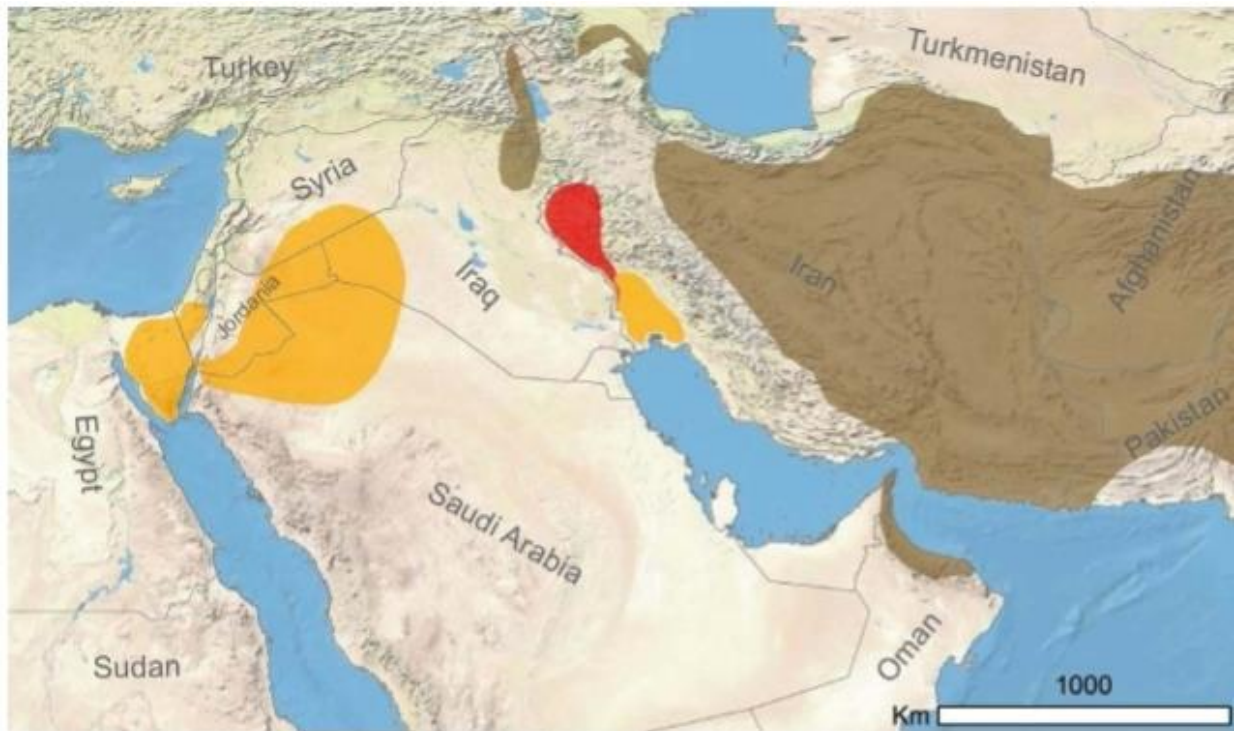
Ázerbájdžánu. Odlehlá populace z oblasti severního Ománu na hranici se Spojenými Arabskými Emiráty je druhově příslušná též k *P. persicus* (Uetz et al. 2019).

Výskyt tohoto druhu byl uváděn v nadmořských výškách přesahující 600 metrů s nejnižše položeným nálezem v 460-487 m.n.m. (de Pous et al., 2016). Nicméně Thomas O., 2019 uvádí nález jedince tohoto druhu v mnohem nižších nadmořských výškách, a to v pouze 195 metrů nad mořem položeném vádí Qada'a, Ras Al Khaimah. Zhruba o 250 metrů níže, než byl dosavadní nejnižše zaznamenaný nález.

Při porovnání areálů výskytu všech tří zástupců rodu *Pseudocerastes* je zřejmé, že se v určitých oblastech vyskytují sympatricky. Areály rozšíření *P. urarachnoides* a *P. fieldi* se překrývají na západě a jihozápadě Íránu, zejména v oblastech Gilan-e-Gharb a Qasr-e-Shirin v Kermánšáhu. *P. urarachnoides* a *P. persicus* se vyskytují sympatricky (Bok et al., 2017) v oblastech Bina v provincii Ílám. Přítomnost všech druhů v provincii Chúzistán je nepochybně založena na vytvořených mapách rozšíření.

Na severní a jižní hranici výskytu *P. urarachnoides*, je potvrzen výskyt *P. fieldi*, avšak mezi těmito hranicemi není přítomnost *P. fieldi* zcela potvrzena. Z důvodů podobnosti habitatů a biotopů mezi těmito hranicemi nelze přítomnost obou druhů v provincii Ílám také zcela vyloučit (Fathinia a Rastegar-Pouyani 2010).

U *Pseudocerastes persicus* a *P. fieldi* nebyla prokázána parapatrie. Mezi areály rozšíření nebyla přítomna žádná úzká kontaktní zóna. Populace byly zcela odděleny pohořím Zagros (Bostanchi et al. 2006; Fathinia a Rastegar-Pouyani 2010).

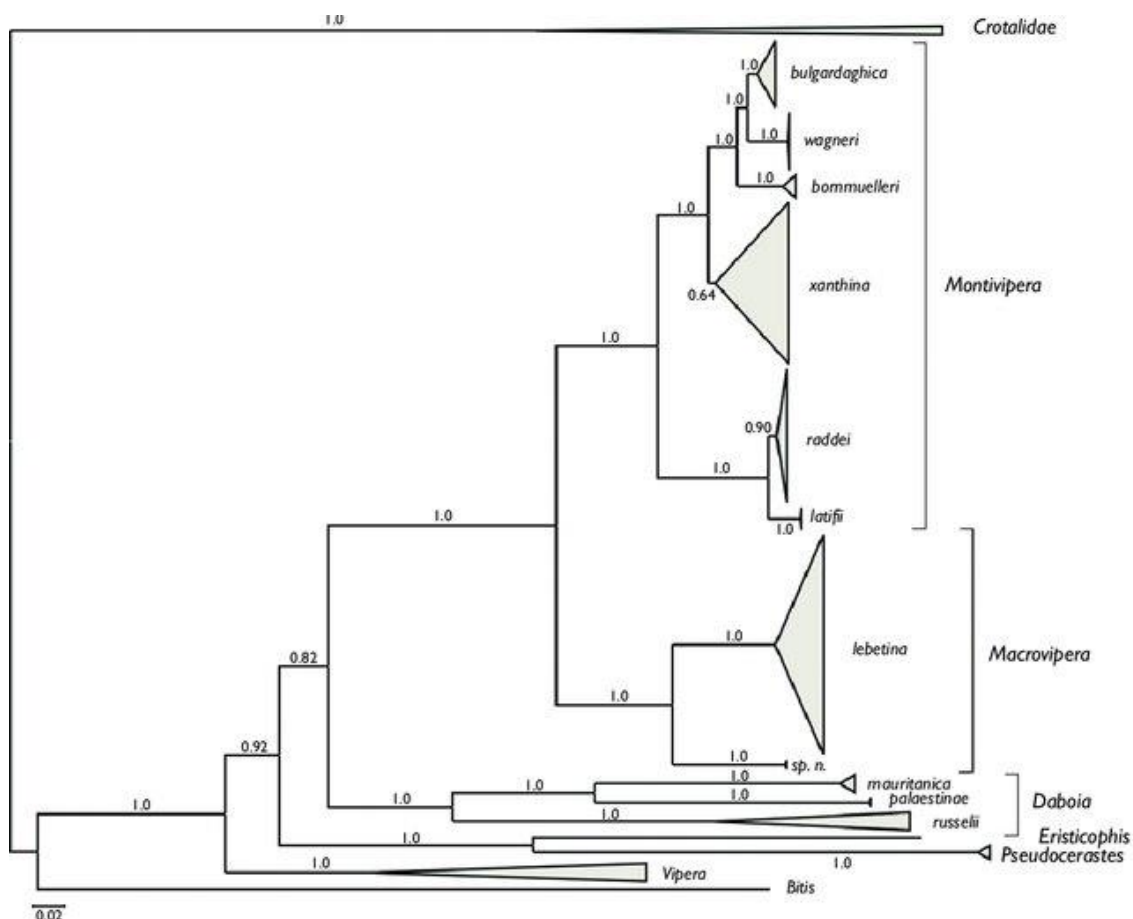


Obrázek 17: Geografické znázornění výskytu všech druhů rodu *Pseudocerastes* podle Marmol et al. 2016. Hnědě zbarvená oblast je areál možného výskytu *P. persicus*, oranžová patří druhu *P. fieldi* a v červené oblasti se vyskutekuje *P. urarachnoides*.

5. FYLOGENEZE EUROASIJSKÝCH ZMIJÍ

Jeden ze zásadních okamžiků, který vedl k vývoji druhů, které dnes známe a rozlišujeme, je postupné oddělování Afriky od Eurasie mělkou úžinou Tethys. Tethys v době Eocénu a Oligocénu je fungovala jako přirozená bariéra, která měla za následek rozdělení podčeledi Viperinae na dvě samostatné větve-africké a euroasijských zmije. Bariéra v podobě Tethys zajišťovala separaci jednotlivých organismů od sebe, bránila vzájemnému křížení suchozemských organismů vyskytujících se na jejích opačných stranách, a tím započal samostatný vývoj euroasijských zmijí (Lenk et al., 2001).

Molekulární metody výzkumu posledních let (Herrmann et al. 1999; Lenk et al. 2001) pohled na taxonomii a fylogenezi zmijí Středního a Blízkého Východu změnily. Studie Herrmanna et al. (1999) a Lenka et al. (2001) identifikovaly nově monofyletické rody *Cerastes* i *Pseudocerastes*. Společně s těmito, se jako samostatné rody vyčlenili i *Eristicophis*, *Daboia*, *Macrovipera*, *Montivipera*, *Echis*. Jedním z hlavních rysů odlišujících rod *Pseudocerastes* od rodu *Cerastes* je rohovitá struktura nadočnicových šupin (Stumpel a Jogel 2009).



Obrázek 18: Fylogenetická struktura euro-asijských zmijí ze západu palearktické oblasti podle Stumpel a Jogel (2009).

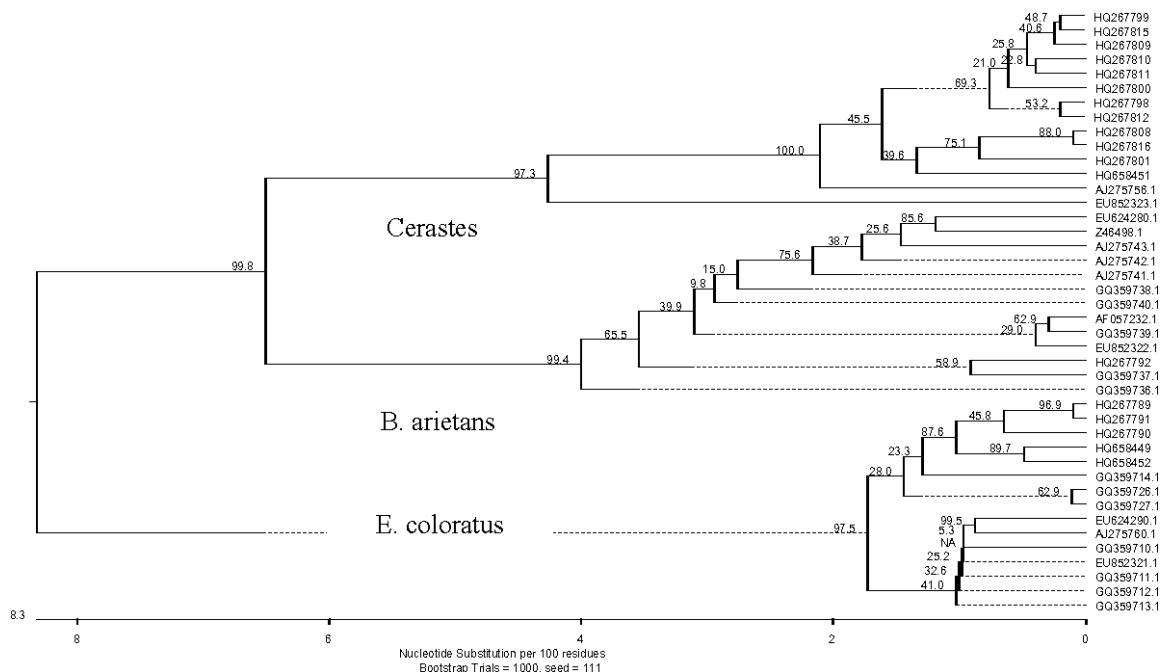
5.1. Fylogeneze rodu *Cerastes*

Zástupci rodů *Cerastes* a *Echis* byli dříve považované za společný monotypický rod. Zařazení do jednoho rodu bylo založeno na schopnosti vytvářet varovný zvuk, připomínající chřestýší chřestění (Groombridge 1986). Tato schopnost se však vyskytuje i u naprosto rozlišně se vyvíjejících hadích rodů (*Dasypeltis*, *Atheris*). Samostatnost rodů *Cerastes* a *Echis* byla potvrzena fylogenetickou analýzou Stumpela a Jogel (2009).

Na základě těchto prací, založených na zkoumání mitochondriální DNA bylo také zjištěno, že *Cerastes cerastes* má bližší fylogenetický vztah k *C. gasperettii*, než k *C. vipera*. (M. I. O. Barros 2019)

5.2. Fylogeneze založená na analýze mitochondriálního rRNA genu 16S

Prezentovaná studie se zaměřila na zkoumání fylogenetických vztahů čtyř jedovatých druhů v Saúdské Arábii pomocí mitochondriálního 16S rRNA genu. Vzniklý fylogenetický strom ukazuje vzájemnou příbuznost zkoumaných druhů v rámci čeledi Viperidae (Obr. 19) (Alshammari 2011).



Obrázek 19: (Alshammari 2011) - Fylogenetická struktura čeledi Viperidae. Za významné jsou považovány uzly s hodnotami bootstrappingu ≥ 70 . Jednotlivé vzorky jsou uvedeny pod svými přístupovými čísli v databázi GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)

5.3. Fylogeneze rodu *Pseudocerastes*

Samostatný vývoj rodu *Pseudocerastes* začal po rozdělení rodů *Eristicophis* a *Pseudocerastes* přibližně před 12 miliony lety. Po tomto rozdělení považujeme druh *P. fieldi* za bazální druh této vývojové větve. Další dělení, už uvnitř rodu *Pseudocerastes*, před přibližně 8,2 miliony let, oddělilo *P. urarachnoides* a *P. persicus*, do samostatných vývojových větví na úrovni druhů. Následně, zhruba 4,7 milionu let nazpět, se štěpil ještě druh *P. persicus* v zastoupení dvou geograficky lišících se populací (Zagros a východní Zagros) vyskytující se v oblasti pohoří Zagros, které zasahuje do Turecka, Íránu, Iráku.

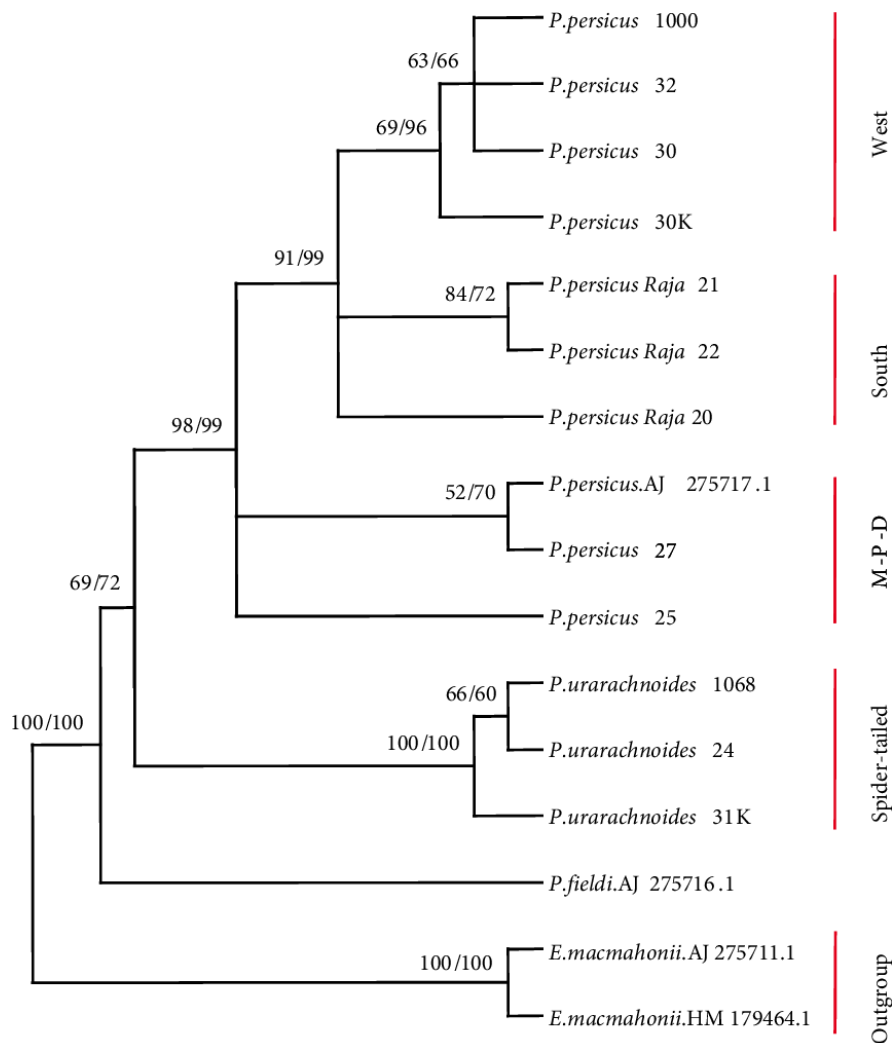
V závislosti na geografickém rozšíření se vyvinuli dvě samostatné populace u všech tří druhů. U druhu *P. persicus* je navíc navrhováno dělení na několik dalších podvětví (Fathinia et al. 2018).

5.4. Fylogeneze rodu *Pseudocerastes* založená na analýze mitochondriálního genu pro cytochrom *b*

Přestože je oddělení *P. urarachnoides* od ostatních dvou druhů zřejmé na základě robustních morfologických znaků, přesná taxonomická pozice této zmije byla zjištěna o molekulárních markerů Fathinia et al. v roce 2014. Autoři taxon zařadili na základě analýzy sekvencí mitochondriálního genu pro cytochrom *b*.

Porovnáme-li slabé diagnostické znaky odlišující *P. fieldi* od *P. persicus* a velmi robustní znaky oddělující *P. urarachnoides* od obou, může vzniknout určitá nejistota v přesném taxonomickém stavu *P. urarachnoides*; tedy zda by měl zůstat na současné specifické úrovni nebo být dokonce povýšen na úroveň samostatného rodu. Na základě sekvenčních dat mitochondriálního genu pro cytochrom *b* byl vyhodnocen taxonomický stav všech tří druhů tvořících společný rod, jako správný.

Ačkoli *P. fieldi* má stejnou genetickou vzdálenost od *P. persicus* a *P. urarachnoides*, druh *P. urarachnoides* je více příbuzný *P. persicus* než *P. fieldi*. Potvrdily se také domněnky, že existuje další vnitřní diverzita v rámci populace *P. persicus* v Íránu.



Obrázek 20: (Fathinia et al., 2014)

Jako výchozí skupina k zakořenění fylogenetického stromu (Obr. 20) byla použita sekvence zmije iránské (*Eristicophis macmahoni*). První dichotomie odděluje *P. fieldi* od sesterských taxonů, *P. persicus* a *P. urarachnoides*. Silná bootstrapová hodnota 100 %, obou použitých metod rekonstrukce (MP a NJ), ukazuje monofylii všech tří druhů *Pseudocerastes*. Druhá dichotomie odděluje *P. urarachnoides* od *P. persicus* se středními hodnotami bootstrapu. (69 % v MP a 72 % v NJ), což naznačuje monofylii obou těchto taxonů. Takto získaná fylogeneze naznačuje, že *P. urarachnoides* a *P. persicus* jsou sesterské taxony. Ve stromech je také prokázáno interspecifické členění iránských populací *P. persicus*. Nejzákladnější dichotomie ve větvi *P. persicus* odděluje vzorky M-P-D od sesterských, západních a jižních populací W-S, a proto vytvářejí monofyletickou větev se silnými hodnotami bootstrapu-98 % v MP a 99 % v NJ. Přesný taxonomický stav populací M-P-D je však nejednoznačný. Druhá divergence ve větvi *P. persicus* odděluje západní populaci od jižní. Tyto dvě populace tvoří monofyletickou větev se silnými hodnotami bootstrapingu-91 % v MP a 96 % v NJ. Jižní populace však vykazuje nejistotu ve své taxonomické poloze v topologii podle MP.

Při výpočtu genetických vzdáleností byl použit Kimurův dvouparametrový model (Kimura 1980). Genetický rozdíl v parciální sekvenci cytochromu *b* je 19 % mezi *E. macmahonii* a *P. fieldi*, 17 % mezi *E. macmahonii* a *P. persicus* a 18 % mezi *E. macmahonii* a *P. urarachnoides*. *P. fieldi* vykazuje stejný genetický rozdíl 14 % u obou dalších druhů rodu *Pseudocerastes*. Divergence v sekvenci cytochromu *b* mezi *P. urarachnoides* a *P. persicus* je kolem 10 %, zatímco u různých populací *P. persicus* se pohybuje od 2 % do 4 % (viz Obr. 21).

	<i>E. macmahonii</i>	<i>P. fieldi</i>	<i>P. urarachnoides</i>	<i>P. persicus</i> _West	<i>P. persicus</i> _P-M-D
<i>E. macmahonii</i>					
<i>P. fieldi</i>	19%				
<i>P. urarachnoides</i>	18%	14%			
<i>P. persicus</i> _West	16%	14%	10%		
<i>P. persicus</i> _P-M-D	17%	14%	10%	4%	
<i>P. persicus</i> _South	17%	14%	11%	2%	4%

Obrázek 21: (Fathinia et al., 2014)

5.5. Fylogenetická příbuznost rodů *Eristicophis* a *Pseudocerastes*

V práci od Fathinia et al. (2014) byl použit rod *Eristicophis* jako výchozí taxon pro vývojovou větev zahrnující rod *Pseudocerastes*. (Obr. 20)

Pokroky ve fylogenezi následně potvrdili, že nejbližší žijící příbuzný rodu *Pseudocerastes* není rod *Cerastes*, ale rod *Eristicophis*. Časový odhad rozdělení těchto dvou rodů, a následný samostatný vývoj, se datuje na období před 23-10 miliony let, v období časného miocénu.

Spekulace ohledně toho, kdy začalo docházet k odchýlení od společného předka těchto rodů se shodují s různými historickými událostmi, jako je tektonická činnost a paleoklimatické jevy. Tyto události patrně mohly mít za následek fragmentaci různých populací. Fragmentace populací zapříčinila vznik vikarizujících taxonů, tzv. vikariantů, které mají v přírodě totožnou roli, vzájemně se zastupují a nahrazují, ale nadále se tyto rody vyvíjeli samostatně. Sesterské rody *Eristicophis* a *Pseudocerastes* mají původ na Arabském poloostrově (Fathinia et al. 2018).



Obrázek 22: Jediný zástupce monotypického rodu *Eristicophis*-*E. macmahoni* ALCOCK & FINN, 1897 byl dokonce původně popsán jako *Pseudocerastes latirostris* (Marmol et al. 2016).

6. ZÁVĚR

Zmije rodů *Cerastes* a *Pseudocerastes* jsou předmětem zájmu jak biologů, tak hobby teraristů. Nové metody biologického výzkumu, zejména studium genetických markerů odhalily fakta, kvůli kterým musela být přehodnocena taxonomie a fylogeneze této skupiny. Kromě odlišného pohledu na diverzitu "perských" zmijí byli zjištěny například i významné rozdíly ve složení jedu jednotlivých taxonů. Obecně je toxikologie, zejména jedů u rodu *Pseudocerastes* velmi intenzivně zkoumána. Správné určení jednotlivých druhů je tak zásadní i z toxikologického hlediska. Podání správné protilátky určené pro konkrétní typ jedu je klíčovým předpokladem odvrácení závažných či dokonce fatálních následků hadího uštknutí. To se týká jak obyvatel v oblastech přirozeného výskytu zmijí, tak samozřejmě i teraristů, u kterých jsou "perské" zmije stále oblíbenějšími chovanci.

Nevyřešenou otázkou nadále zůstává jeden ze čtyř druhů rodu *Cerastes*, zmije boehmova (*C. boehmei*). Tento taxon je popsán a uznán pouze na základě jediného exempláře. Zda se jednalo o samostatný druh, či jedince postiženého morfologickými anomáliemi, které ho značně odlišovali od ostatních druhů rodu *Cerastes*, by mohl objasnit pouze nález dalších jedinců odpovídajících popisu *C. boehmei*, nebo genetická analýza již zmíněného holotypu *C. boehmei*.

Mnoho hobby teraristů má v dnešní době zájem o komplexní, odborné a výzkumem podložené informace. Jelikož se jedná o poměrně s oblibou chované druhy (zejména rod *Cerastes*), věřím, že zájemci o ucelenou rešerši se najdou i v okruhu chovatelů, a to i přesto, že v práci nejsou obsaženy žádné informace k chovu těchto druhů.

7. LITERATURA

1. ALI, Syed A., et al. Extreme venom variation in Middle Eastern vipers: A proteomics comparison of *Eristicophis macmahonii*, *Pseudocerastes fieldi* and *Pseudocerastes persicus*. *Journal of proteomics*, 2015, 116: 106-113.
2. AL-SADOON, Mohammad K.; PARAY, Bilal Ahmad. Ecological aspects of the horned viper, *Cerastes cerastes gasperettii* in the central region of Saudi Arabia. *Saudi journal of biological sciences*, 2016, 23.1: 135-138.
3. ALSHAMMARI, Ahmed M. Molecular phylogeny of viperidae family from different provinces in Saudi Arabia. *International Journal of Biology*, 2011, 3.4: 56.
4. AMR, Zuhair S.; DISI, Ahmad M. Systematics, distribution and ecology of the snakes of Jordan. *Vertebrate Zoology*, 2011, 61.2: 179-266.
5. ANDERSON, Steven C. An introduction to the literature of the vertebrate zoology of Iran. *Zoology in the Middle East*, 2002, 26.1: 15-28.
6. BARROS, Margarida Isabel Oliveira. Reconstructing the evolutionary history of desert-adapted *Cerastes* vipers in North Africa and the Arabian Peninsula. 2019.
7. BAUER, Aaron M.; RUSSELL, Anthony P. Pedal specialisations in dune-dwelling geckos. *Journal of Arid Environments*, 1991, 20.1: 43-62.
8. BOK, Bobby, et al. Sympatry of *Pseudocerastes persicus* and *P. urarachnoides* in the western Zagros Mountains, Iran. *Herpetology Notes*, 2017, 10: 323-325.
9. BOSTANCHI, Hamid, et al. A new species of *Pseudocerastes* with elaborate tail ornamentation from western Iran (Squamata: Viperidae). *PROCEEDINGS-CALIFORNIA ACADEMY OF SCIENCES*, 2006, 57.12/24: 443.
10. CARNÉ, Albert; FATHINIA, Behzad; RASTEGAR-POUYANI, Eskandar. Molecular phylogeny of the Arabian Horned Viper, *Cerastes gasperettii* (Serpentes: Viperidae) in the Middle East. *Zoology in the Middle East*, 2020, 66.1: 13-20.
11. DAS, Indraneil. *A field guide to the reptiles of South-East Asia*. Bloomsbury Publishing, 2015.
12. DE POUS, Philip, et al. Phylogeny and biogeography of Arabian populations of the Persian horned viper *Pseudocerastes persicus* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854). *Zoology in the Middle East*, 2016, 62.3: 231-238.
13. DEL MÁRMOL, Gabriel Martínez, et al. *Amphibians and Reptiles of Morocco*. Edition Chimaira, 2019.
14. DEL MARMOL, Gabriel Martínez; MOZAFFARI, Omid; GÁLLEGO, Javier. *Pseudocerastes urarachnoides*: the ambush specialist. *waterbirds*, 2016, 10: 117-126.
15. FATHINIA, Behzad, et al. Molecular systematics of the genus *Pseudocerastes* (Ophidia: Viperidae) based on the mitochondrial cytochrome β gene. *Turkish Journal of Zoology*, 2014, 38.5: 575-581.

16. FATHINIA, Behzad; RASTEGAR-POUYANI, Nasrullah. On the species of *Pseudocerastes* (Ophidia: Viperidae) in Iran. *Russ J Herpetol*, 2010, 17.4: 275-279.
17. FATHINIA, Behzad; RASTEGAR-POUYANI, Nasrullah; RASTEGAR-POUYANI, Eskandar. Molecular phylogeny and historical biogeography of genera *Eristicophis* and *Pseudocerastes* (Ophidia, Viperidae). *Zoologica scripta*, 2018, 47.6: 673-685.
18. GASPERETTI, J. Snakes of Arabia.- Fauna of Saudi Arabia, 9: 169-450. Riyadh and Basle, 1988.
19. GHOLAMIFARD, Ali; ESMAEILI, Hamid Reza. First record and range extension of Field's horned viper, *Pseudocerastes fieldi* Schmidt, 1930 (Squamata: Viperidae), from Fars province, southern Iran. *Turkish Journal of Zoology*, 2010, 34.4: 551-552.
20. GRANO, M. *Cerastes cerastes* (Linnaeus 1758). *Biodiversity Journal*. 2016. 7 (3): 295-386
21. GRAZZIOTIN, Felipe G., et al. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 2012, 28.5: 437-459.
22. HEATWOLE, Harold; DAVISON, Elizabeth. A review of caudal luring in snakes with notes on its occurrence in the Saharan sand viper, *Cerastes vipera*. *Herpetologica*, 1976, 332-336.
23. IUCN 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 19 March 2020.
24. JOORIS, R.; FOURMY, R. An analysis of scutellation in populations of *Cerastes vipera* (Linnaeus, 1758): Scale characters co-vary with environmental temperature. *African Journal of Herpetology*, 1996, 45.2: 59-67.
25. KIMURA, Motoo. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of molecular evolution*, 1980, 16.2: 111-120.
26. LATIFI, M. The Snakes of Iran. 3rd Persian Edition. Published by Environment Protection organization, Tehran, 2000.
27. LEVITON, Alan E., et al. Handbook to Middle East amphibians and reptiles. [St. Louis]: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1992.
28. O'SHEA, Mark. *Venomous snakes of the world*. Princeton University Press, 2005.
29. RHADI, Fadhel Aabbas, et al. ON THE SNAKE FAUNA OF CENTRAL AND SOUTHERN IRAQ AND SOME ZOOGEOGRAPHIC REMARKS. *Russian Journal of Herpetology*, 2017, 24.4:251-266
30. SARHAN, Moustafa, et al. Intersexual variation in tail length, venom composition, toxicity, and anticancer activity of *cerastes cerastes* (viperidae). *The Egyptian Journal of Hospital Medicine*, 2017, 66.1: 81-90.

31. SCHNEEMANN, M., et al. Life-threatening envenoming by the Saharan horned viper (*Cerastes cerastes*) causing micro-angiopathic haemolysis, coagulopathy and acute renal failure: clinical cases and review. *Qjm*, 2004, 97.11: 717-727.
32. SIVAN, Jaim, et al. Temporal activity and dietary selection in two coexisting desert snakes, the Saharan sand viper (*Cerastes vipera*) and the crowned leafnose (*Lytorhynchus diadema*). *Zoology*, 2013, 116.2: 113-117.
33. STÜMPEL, Nikolaus; JOGER, Ulrich. Recent advances in phylogeny and taxonomy of Near and Middle Eastern Vipers—an update. *ZooKeys*, 2009, 31: 179-191.
34. THOMAS, OLIVER. Persian horned viper (*Pseudocerastes persicus*): a record at unusually low elevation from the United Arab Emirates. *Herpetological Bulletin*, 2019, 147: 28-29.
35. UETZ, P., FREED, P. & HOŠEK, J. (eds.) (2019) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [March 2020]
36. VALENTA, Jiří. Jedovatí hadi: intoxikace, terapie. Galén, 2008.
37. WAGNER, Philipp; WILMS, Thomas M. A crowned devil: new species of *Cerastes Laurenti*, 1768 (Ophidia, Viperidae) from Tunisia, with two nomenclatural comments. *Bonn Zool. Bull*, 2010, 57.2: 297-306.
38. WERNER, Y. L., et al. Systematics and zoogeography of *Cerastes* (Ophidia: Viperidae) in the Levant. 1. Distinguishing Arabian from African '*Cerastes cerastes*'. *The Snake*, 1991, 23: 90-100.
39. WERNER, Yehudah L.; SIVAN, Naomi. Systematics and zoogeography of *Cerastes* (Ophidia: Viperidae) in the Levant. 2. Taxonomy, ecology and zoogeography. *The Snake*, 1992, 24: 34-49.
40. WERNER, Yehudah L., et al. A statistical approach to variation in *Cerastes* (Ophidia: Viperidae), with the description of two endemic subspecies. *Kaupia*, 1999, 8: 83-97.
41. YOUNG, Bruce A.; MORAIN, Malinda. The use of ground-borne vibrations for prey localization in the Saharan sand vipers (*Cerastes*). *Journal of Experimental Biology*, 2002, 205.5: 661-665.

8. ZDROJE OBRÁZKŮ

Obrázek 1: <https://www.flickr.com/photos/mp7/18187081070/in/photolist-tH8xzh-27oVPXi-2g9oUiJ-2gcZgqM-6L6mAh-2hfY4rZ-Ag3KS2-fheamX-WksPa6-2gjCvvB-2g6rYNX-CWZYdZ-4oJtw5-2gixS8V-2gkLDAo-o4hqKu-27DNuiD-25JMnnw-ZzviaS-2eDLefJ-2gms2iO-2gbscjQ-LhbZrA-JUGUS9-4uDjTD-qSHkBS-KMaF4A-KMaFsb-aqMKgD-2hfX9Qv-dgXYqh-Si7Fau-MRBE87-6juUEr-KEE9Xy-JTBktv-2ghJRXc-KoQZVN-KMaYeh-eqkPmW-KoR1VU-dQMTyY-di2nf3-agwYH2-6X59JR-9jgqE8-k2gamw-agwY2M-25XgdVs-di2nf3>

Obrázek 2: <https://www.flickrriver.com/photos/tags/cerastescerasteshoofieni/interesting/>

Obrázek 3: <https://www.worldlifeexpectancy.com/reptile-life-expectancy-sand-viper>

Obrázek 4:

http://zoologicalbulletin.de/BzB_Volumes/Volume_57_2/297_306_BzB57_2_Wagner_Philipp_and_Wilms_Thomas_W.PDF

Obrázek 5: <https://www.flickr.com/photos/30142279@N07/42023171014/>

Obrázek 6: <https://www.flickr.com/photos/mp7/48137768878/>

Obrázek 7: https://theoallofs.photoshelter.com/image/I0000g2_fzbN4IG8

Obrázek 8: <https://www.flickr.com/photos/mp7/48077880477/in/photolist-2gftGRK-28KaYSB-HHXEgY-GWJAMi-MFU9gD-H1mu5K-24ZtbSk-2gc7BNP-2gi45Jp-GU4mPt-GXnyed-Rn2z9X-2geJAoj-Aa1wuL-H9bb1k-GyhS31-GyhSPb-G5woPh-GXvBqU-2ggAm15-2edaDWZ-HfGmkH-SjfJ5i-NTn2GZ-QqnxvE-p4367E-TDpLH7-2gighrC-2fUTEXa-2gnwsBp-2gftnrt-GRKMcf-2gd3hwe-H1BrAx-GXujU3-2evcnkW-GQJGB9-2c5iYHd-24ZtbWD-JThDsz-GAd7uW-nxwrra-TsM9p9-HA2745-H9aKte-G5PxtC-27URFZw-ekRwnD-ekRw6i-ekXgT5>

Obrázek 9: <https://www.flickr.com/photos/55114263@N00/40688107703/in/photolist-24ZtbSk-2gc7BNP-2gi45Jp-GU4mPt-GXnyed-Rn2z9X-2geJAoj-Aa1wuL-H9bb1k-GyhS31-GyhSPb-G5woPh-GXvBqU-2ggAm15-2edaDWZ-HfGmkH-SjfJ5i-NTn2GZ-QqnxvE-p4367E-TDpLH7-2gighrC-2fUTEXa-2gnwsBp-2gftnrt-GRKMcf-2gd3hwe-H1BrAx-GXujU3-2evcnkW-GQJGB9-2c5iYHd-24ZtbWD-JThDsz-GAd7uW-nxwrra-TsM9p9-HA2745-H9aKte-G5PxtC-27URFZw-ekRwnD-ekRw6i-ekXgT5-ekRvCr-PAwMF7-TzAqPv-zncHdh-GRKTVY-GFeWL7>

Obrázek 10: <https://www.flickr.com/photos/55114263@N00/43151746575/in/photolist-28KaYSB-HHXEgY-GWJAMi-MFU9gD-H1mu5K-24ZtbSk-2gc7BNP-2gi45Jp-GU4mPt-GXnyed-Rn2z9X-2geJAoj-Aa1wuL-H9bb1k-GyhS31-GyhSPb-G5woPh-GXvBqU-2ggAm15-2edaDWZ-HfGmkH-SjfJ5i-NTn2GZ-QqnxvE-p4367E-TDpLH7-2gighrC-2fUTEXa-2gnwsBp-2gftnrt-GRKMcf-2gd3hwe-H1BrAx-GXujU3-2evcnkW-GQJGB9-2c5iYHd-24ZtbWD-JThDsz-GAd7uW-nxwrra-TsM9p9-HA2745-H9aKte-G5PxtC-27URFZw-ekRwnD-ekRw6i-ekXgT5-ekRvCr>

Obrázek 11: <https://www.inhs.illinois.edu/outreach/keys/s01/s35/>

Obrázek 12: <https://www.inhs.illinois.edu/outreach/keys/s01/s26/>

Obrázek 13: <https://www.flickr.com/photos/mp7/26843383881/in/photolist-GU4mPt-GXnyed-Rn2z9X-2geJAoj-Aa1wuL-H9bb1k-GyhS31-GyhSPb-G5woPh-GXvBqU-2ggAm15-2edaDWZ-HfGmkH-SjfJ5i-NTn2GZ-QqnxvE-p4367E-TDpLH7-2gighrC-2fUTEXa-2gnwsBp-2gftnrt-GRKMcf-2gd3hwe-H1BrAx-GXujU3-2evcnkW-GQJGB9-2c5iYHd-24ZtbWD-JThDsz-GAd7uW-nxwrra-TsM9p9-HA2745-H9aKte-G5PxtC-27URFZw-ekRwnD-ekRw6i-ekXgT5-ekRvCr-PAwMF7-TzAqPv-zncHdh-GRKTVY-GFeWL7-H1mvHV-Pde9rx-2fwpYQy>

Obrázek 14: <https://www.flickr.com/photos/55114263@N00/26882204706/in/photolist-GXujU3-2evcnkW-GQJGB9-2c5iYHd-24ZtbWD-JThDsz-GAd7uW-nxwrra-TsM9p9-HA2745-H9aKte-G5PxtC-27URFZw-ekRwnD-ekRw6i-ekXgT5-ekRvCr-PAwMF7-TzAqPv-zncHdh-GRKTVY-GFeWL7-H1mvHV-Pde9rx-2fwpYQy-neg6aU-2edaE6X-JThEbP-JThpq6-HfPeie-nU1NLZ-KLRsY9-nefQPr-yGLuM9-KGPsFP-nvtZ45-GS44Ts-Hqz7YY-G5YCDt-G5PyXE-2ggNkco-GcAJ5S-zCGEdL-M3iFhm-25Pppm-8XVHNa-M3iFdo-28Yf5qj-znbarA-AxGrPF>

Obrázek 15: BARROS, Margarida Isabel Oliveira. Reconstructing the evolutionary history of desert-adapted Cerastes vipers in North Africa and the Arabian Peninsula. 2019.

Obrázek 16: https://www.worldometers.info/img/maps/tunisia_physical_map.gif

Obrázek 17: WERNER, Yeliudah L., et al. A statistical approach to variation in *Cerastes* (Ophidia: Viperidae), with the description of two endemic subspecies. *Kaupia*, 1999, 8: 83-97.

Obrázek 18: DEL MARMOL, Gabriel Martínez; MOZAFFARI, Omid; GÁLLEGO, Javier. *Pseudocerastes urarachnoides*: the ambush specialist. *waterbirds*, 2016, 10: 117-126.

Obrázek 19: STÜMPEL, Nikolaus; JOGER, Ulrich. Recent advances in phylogeny and taxonomy of Near and Middle Eastern Vipers—an update. *ZooKeys*, 2009, 31: 179.

Obrázek 20: ALSHAMMARI, Ahmed M. Molecular phylogeny of viperidae family from different provinces in Saudi Arabia. *International Journal of Biology*, 2011, 3.4: 56.

Obrázek 21: FATHINIA, Behzad, et al. Molecular systematics of the genus *Pseudocerastes* (Ophidia: Viperidae) based on the mitochondrial cytochrome beta gene. *Turkish Journal of Zoology*, 2014, 38.5: 575-581.

Obrázek 22: FATHINIA, Behzad, et al. Molecular systematics of the genus *Pseudocerastes* (Ophidia: Viperidae) based on the mitochondrial cytochrome beta gene. *Turkish Journal of Zoology*, 2014, 38.5: 575-581.

Obrázek 23: <https://www.photo.net/photo/11621891>