

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



**Bc. Vojtěch Janák**

**Evoluční dynamika rodu *Hemidactylus* (Squamata, Gekkonidae) v prostoru a čase**

**Evolutionary dynamics of the genus *Hemidactylus* (Squamata, Gekkonidae) in space and time**

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Jiří Šmíd, PhD.

Praha, 2022

## Poděkování

V první řadě bych na tomto místě rád z celého srdce poděkoval vedoucímu práce, Mgr. Jiřímu Šmídovi, PhD. Ačkoliv mé působení pod ním bylo poznamenáno několika obdobími, danými nejen celosvětovou pandemií, během kterých jsem se nemohl věnovat studiu natolik, nakolik by bylo záhodno, vždy k nim přistupoval s pochopením a povzbuzením. Pocit, že se mohu kdykoliv spolehnout na jeho radu a vedení mi nesmírně usnadnil postup a zpracování této práce. Lepšího školitele si člověk vpravdě nemůže přát.

Na druhém místě patří mé díky Mgr. Hectoru Tejero-Ciuéendez, PhD., který si během svého krátkého pobytu v Čechách přesto našel čas a poskytl mi pomocnou ruku při statistickém zpracování výsledků. Jeho nadšení a umění práce s programem Rstudio učinily i tuto část práce přes má prvotní očekávání velmi zábavnou.

Děkuji Tomáši Mazuchovi za poskytnutí tkáňových vzorků a konzultaci životních strategií druhů.

Dále samozřejmě děkuji všem spolustudentům z týmu dr. Šmída, tedy Mgr. Lukáši Polovi, Mgr. Doubravce Velenské a Bc. Vojtovi Waldhauserovi. Práce v laboratoři byla s nimi vždy o mnoho veselejší a také mimo ni mě vždy potěšili hlubokými diskuzemi nad všemi (nejen) relevantními tématy. Stejně tak děkuji Mgr. Evě Kyralové a Mgr. Markovi Uvázlovi, PhD. za technickou pomoc a rady týkající se laboratorních postupů.

Mgr. Lucii Novákové, PhD. děkuji za trpělivost a ještě jednou se omlouvám za vypnutí cykléru.

Rád bych poděkoval přátelům a rodině za veškerou podporu a rozptýlení, které mi během studia a zpracovávání práce poskytli.

### **Prohlášení**

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

V Praze dne 11.08.2022

Podpis

## Abstrakt

Rod *Hemidactylus* je jednou z neúspěšnějších skupin infrařádu Gekkota šupinatých plazů. Se svými více než 180 popsány druhy představuje druhý nejpočetnější rod gekonů vůbec. V posledních dekádách byl objektem poměrně intenzivního výzkumu, který přinesl mnohé poznatky o jeho fylogenezi, vnitřní struktuře, rozšíření, biogeografii a taxonomii. Počet popsáných druhů se za tuto dobu více než zdvojnásobil. Přes tento posun v poznání a přes jeho velikost a evoluční úspěch, které z rodu *Hemidactylus* dělají dobrý model pro studium diversifikace a evoluce, žádná komplexnější studie těchto otázek provedena nebyla. Tato práce tak představuje pokus o prozkoumání fylogeneze a evoluce rodu, jeho historii, šíření a diversifikační dynamiku, založený na kompletnějším druhovém zastoupení, než jaké bylo doposud ve výzkumech zahrnuto.

Klíčová slova: biogeografie, diversifikace, evoluce, fylogeneze, gekoni, *Hemidactylus*

## Abstract

*Hemidactylus* is one of the most successful groups within the infraorder Gekkota of squamate reptiles. With more than 180 species it represents the second most species-rich gekkotan genus. In last decades it has been the subject of a rather intensive research, which provided great insight into its phylogeny, inner structure, range, biogeography and taxonomy. The number of described species has more than doubled in the same timespan. Despite this increase of knowledge as well as its evolutionary success, which make the *Hemidactylus* genus a good model for study of diversification and evolution, there has been no in depth study conducted regarding these topics. This thesis constitutes an attempt at such a study of the phylogeny and evolution of the genus, its history, dispersal and diversification dynamics, based on more complete species sampling than has been used in any study so far.

Key words: biogeography, diversification, evolution, phylogeny, geckos, *Hemidactylus*

# Obsah

1. Úvod.....	1
1.1 Dosavadní fylogenetické analýzy.....	1
1.1.1 Asijský klad.....	3
1.1.2 Aridní klad.....	4
1.1.3 Africké druhy.....	5
1.2 Evoluce rodu.....	6
1.3 Biogeografie.....	6
1.4 Cíle práce.....	7
2. Materiál a metody.....	9
2.1 Materiál.....	9
2.2 Izolace DNA.....	9
2.3 PCR.....	10
2.4 Příprava pro sekvenování.....	11
2.5 Úprava sekvencí.....	11
2.6 Fylogenetické analýzy.....	12
2.6.1 Maximum likelihood.....	12
2.6.2 Bayesovská analýza a kalibrovaný strom.....	12
2.7 Geografická analýza.....	13
2.8 Diversifikační analýzy.....	13
2.8.1 Diversifikační rychlost.....	14
2.8.2 Analýza závislosti diversifikace na znacích.....	14
3. Výsledky.....	16
3.1 Fylogenetická analýza.....	16
3.1.1 Maximum likelihood.....	16
3.1.2 Bayesovská analýza.....	18
3.2 Kalibrovaný strom.....	20
3.3 Biogeografická analýza.....	22
3.4 Analýzy diversifikace.....	24
3.4.1 Míra diversifikace v jednotlivých skupinách.....	24
3.4.2 Analýza diversifikace v závislosti na areálu výskytu.....	25
3.4.3 Analýza diversifikace v závislosti na způsobu života.....	26
3.4.4 Závislost diversifikační rychlosti na tělesné velikosti.....	26
4. Diskuse.....	29
4.1 Fylogeneze rodu.....	29
4.2 Časová kalibrace.....	30

4.3 Biogeografická ancestrální analýza .....	32
4.4 Diversifikační analýzy.....	34
4.4.1 Analýza diversifikace v závislosti na životní strategii.....	34
4.4.2 Analýza diversifikace v závislosti na areálu rozšíření.....	35
4.4.3 Analýza diversifikace v závislosti na velikosti.....	36
5. Závěr.....	37
6. Seznam literatury .....	39
7. Přílohy.....	47
Příloha 1 .....	47
Příloha 2.....	49
Příloha 3 .....	52
Příloha 4.....	54
Příloha 5.....	55
Příloha 6.....	58
Příloha 7.....	59
Příloha 8.....	60
Příloha 9.....	61

## 1. Úvod

Rod *Hemidactylus* je rod gekonů náležící do čeledi Gekkonidae. Z hlediska morfologie se jedná o spíše konzervativního zástupce skupiny. Hlavní znaky, například kosterní struktura a stavba lebky se neliší od ostatních zástupců (Carranza and Arnold, 2006). Jedinou unikátní adaptací představuje stavba končetin. Ve třetím a čtvrtém prstu přední končetiny a třetím, čtvrtém a pátém prstu zadní končetiny je jeden z prstních článků výrazně menší a na ostatní navazuje v neobvyklé poloze (Russell, 1977). Tato modifikace je patrně adaptací spojenou s přítomností adhezivních polštářků.

Adhezivní polštářky napomáhající šplhání jsou u rodu *Hemidactylus* přítomny. Evolucí tohoto znaku napříč skupinou Gekkota byla v minulosti věnována pozornost. Výsledky většiny studií se zdají ukazovat na několikanásobný vznik adhezivních polštářků (např. Gamble *et al.*, 2012; Russell and Gamble, 2019). V některých bylo nalezeno až 11 nezávislých vzniků a 9 sekundárních ztrát tohoto znaku (Gamble *et al.*, 2012). Jiné práce však nesouhlasily a poukazyvaly spíše na jediný vznik (Hagey *et al.*, 2017). Pro rod *Hemidactylus* byl však nezávislý vznik poměrně pravděpodobnou možností i ve skeptičtější práci.

Rod *Hemidactylus* je také velmi početným taxonem. V současnosti obsahuje 187 popsáných druhů, což představuje 12,4 % z čeledi Gekkonidae. Tento počet se v posledních přibližně dvaceti letech více než zdvojnásobil (Carranza and Arnold, 2006). Jen za poslední dva roky přibylo 22 nově popsáných druhů. Je patrné, že z tohoto hlediska se jedná mezi zástupci čeledi o rod s výjimečnou schopností diversifikace. Je také vhodné zmínit, že jeho blízkce příbuzný rod *Cyrtodactylus* je s 335 druhy ještě početnější a třetím nejbohatším rodem obratlovců vůbec (Uetz *et al.*, 2022; Grismer *et al.*, 2021). Očividně tedy zástupci této skupiny jsou oproti většině ostatních gekonů mimořádně úspěšní.

### 1.1 Dosavadní fylogenetické analýzy

Ačkoliv byl rod *Hemidactylus* dobře známým a široce rozšířeným, příbuzenským vztahům mezi druhy se dostávalo poměrně málo pozornosti. V dobách před nástupem molekulárních metod byly publikovány spíše práce popisující nové druhy, případně zabývající se taxonomickými problémy. Až po roce 2000 se začaly objevovat studie zabývající se fylogenetickými vztahy v rámci rodu, většinou však měly poměrně omezený záběr zahrnující pouze několik málo druhů (např. Jesus *et al.*, 2001; Jesus, Brehm and Harris, 2005; Rocha, Carretero and Harris, 2005). Navíc se jednalo o druhy, vyskytující se ve specifických kontextech na ostrovech, kde se vzájemná příbuznost dá spíše očekávat.

První prací, která se zabývala rodem *Hemidactylus* v širším měřítku, byla práce Carranzy a Arnolda z roku 2006. Autoři v ní sestavili fylogenetický strom na základě sekvencí genů pro 12S rRNA a cytochrom b, získaných ze zástupců 30 druhů rodu. Ačkoliv byla tedy zahrnuta méně než

polovina v té době popsaných druhů, použití zástupci pocházeli ze všech hlavních oblastí výskytu rodu a pro první vhled do jeho vnitřní struktury tak představovali dostatečný základ.

Výsledky naznačily, že se rod *Hemidactylus* dělí do pěti základních skupin. První z nich byl tzv. klad tropické Asie, zahrnující druhy vyskytující se v jižní a jihovýchodní Asii. Asijské vzorky pocházely především z Myanmaru, z ostatních oblastí spíše jednotlivě. Zbytek měl potom původ z různých oblastí včetně Mauritiu, Jemenu a USA, což ovšem není překvapivé vzhledem k vysokému invaznímu potenciálu některých zástupců rodu.

Sesterskou skupinu Asijskému kladu tvořil klad, nazvaný autory studie jako klad *H. angulatus*. Ten byl tvořen téměř výlučně eponymní druh, *Hemidactylus angulatus*, tehdy ovšem ještě taxonomicky vedený jako poddruh sběrného *H. brookii*. Krom něj se zde nacházel ještě *H. haitianus*, který byl ovšem od té doby synonymizován právě s *H. angulatus* (Weiss and Hedges, 2007). Autoři také poukázali na velkou vnitřní diversitu v rámci *H. angulatus* naznačující, že se jedná o druhový komplex.

Zbývající tři klady rodu *Hemidactylus* tvořily jednotku sesterskou ke dvěma výše popsaným skupinám. První z nich byl tzv. aridní klad. Sem spadaly druhy vyskytující se v suchých oblastech blízkého východu a severní Afriky.

Klad *Hemidactylus mabouia* zahrnoval druhy *H. yerburii* ze Saúdské Arábie a *H. mabouia* ze subsaharské Afriky. K němu sesterským byla poslední skupina rodu, tzv. Africko-Atlantský klad. Sem spadaly jednak druhy vyskytující se v subsaharské Africe, přilehlých ostrovech a Kapverdách, ale také druhy z Jižní Ameriky.

Celkově tato studie přinesla několik zásadních nových poznatků a otevřela nové otázky, které bylo nutné zodpovědět. První dotčenou oblastí byla taxonomie.

Provedená molekulárně fylogenetická analýza jasně poukázala na neudržitelnost některých tradičně používaných taxonů. Předně se jednalo o druh *Hemidactylus brookii*, do kterého byli v minulosti řazeni jedinci vyskytující se v tropických a subtropických oblastech Asie, Afriky a Jižní Ameriky. Jak bylo již zmíněno, ve studii zahrnutá zvířata pocházející z Afriky a Ameriky, označovaná dosud jako *Hemidactylus brookii angulatus*, spadala ve stromě do zcela odlišné pozice než *H. brookii brookii* z Asie a tvořila samostatný klad. Na základě tohoto faktu byl tedy *H. angulatus* povýšen na samostatný druh. I v rámci něj byla však zjištěna vysoká variabilita a bylo zřejmé, že časem dojde k jeho dalšímu rozdělení. Podobná diversita byl zjištěna i v rámci vlastního *H. brookii* a několika dalších druhů.

Další taxonomickou revizí, ke které na základě této studie došlo, byla synonymizace několika do té doby uznávaných rodů s rodem *Hemidactylus*. Konkrétně se jednalo o rod *Cosymbotus*, představovaný druhem *C. platyurus*, který jasně spadal mezi druhy z tropické Asie, a o rod *Briba* se druhem *B. brasiliانا* z Jižní Ameriky, spadající do Afro-Atlantského kladu.



Rovněž se ukázalo, že některé morfologické znaky, například přítomnost hřbetních výrůstků či počet kyčelních pórů, jsou velice proměnlivé a liší se i mezi zástupci jednotlivých kladů, zatímco jiné zůstávají neměnné. Právě tento fakt vedl v minulosti k některým taxonomickým omylům.

Nakonec autoři konstatují, že fylogenetický strom vykazuje některé znaky poukazující na možnou rychlou počáteční radiaci rodu *Hemidactylus*. Nicméně, vzhledem k tomu, že k jeho vytvoření došlo pouze na základě dvou mitochondriálních markerů, je možné, že nízká podpora starších větví je způsobena právě použitou metodikou, jak ostatně sami autoři připouštějí.

Tato první obsáhlá studie fylogeneze rodu tedy otevřela několik nových směrů výzkumu. V následujících letech počet studií zabývajících se fylogenezí a evolucí rodu *Hemidactylus* narůstal. Většinou se však jednalo o práce zaměřující se na jednotlivé klady, jak byly nastíněny výše, případně na ještě omezenější jednotky.

### 1.1.1 Asijský klad

Jednou ze skupin, kterým byla věnována velká pozornost, byl klad označovaný jako klad tropické Asie, obzvláště potom druhům vyskytujícím se na Indickém subkontinentu. V práci Carranzy a Arnolda, 2006, bylo zahrnuto pouze devět druhů z této oblasti, ačkoliv celkově popsáno bylo již 28 (Bansal and Karanth, 2010). Další autoři se proto pokusili doplnit fylogenezi zahrnutím dalších druhů.

Rychle bylo poukázáno na fakt, že v prvotní práci se v rámci tropických asijských druhů ukázaly dvě skupiny, jedna zahrnující druhy z jihovýchodní Asie a druhá široce rozšířené druhy *Hemidactylus brookii*, *H. frenatus* a *H. flaviviridis*. Tyto skupiny byly nazvány jako skupina Bowringii, respektive Brookii (Zug, Vindum and Koo, 2007).

V další studii (Bansal and Karanth, 2010) autoři výrazně rozšířili počet zahrnutých druhů na 21. Navíc ke dvěma mitochondriálním markerům (12S rRNA a cytochrom b) byly pro část druhů přidány i jaderné geny RAG-1 a PDC. Výsledek zřetelně ukázal, že indické druhy tvoří monofyletickou skupinu zahrnující všechny druhy ze skupiny Brookii. Ne zcela jistá byla ovšem pozice druhů vyskytujících se v jihovýchodní Asii (skupina Bowringii), ačkoliv existence této skupiny byla také všeobecně dobře podpořena. Ve stromě sestaveném na základě mitochondriálních genů se nacházela na pozici uvnitř skupiny indických druhů, zatímco ve stromě sestaveném na základě jaderných markerů tvořila nepřibuznou jednotku bližší ostatním kladům rodu *Hemidactylus*.

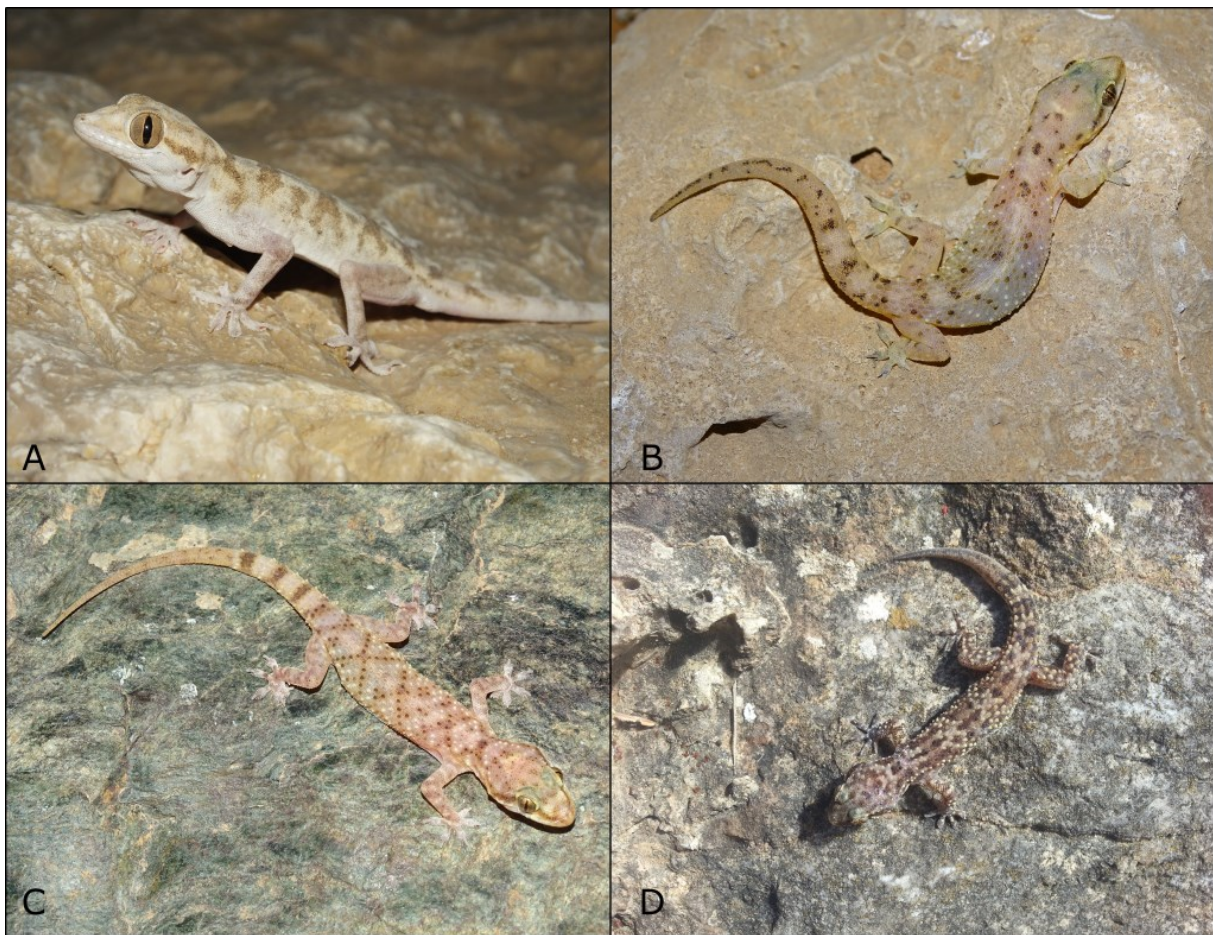
Nezávisle jiná studie z téhož roku rovněž zkoumala vztahy asijských druhů. I v ní byly indické druhy zjištěny jako monofyletická skupina. Skupina Bowringii byla také monofyletická, vyšla ovšem v pozici mimo indickou radiaci (Bauer *et al.*, 2010).

Jak potvrdily i další studie (např. Lajmi, Giri and Karanth, 2016; Lajmi *et al.*, 2018), druhy z tropické Asie tedy netvoří jednu monofyletickou jednotku, ale dvě nezávislé skupiny – radiaci druhů v Indii, odpovídající původní skupině Brookii, a skupinu druhů z východní a jihovýchodní Asie, odpovídající skupině Bowringii. Jediným překvapením v dalších letech bylo zjištění, že *Hemidactylus*

*gujaratensis*, vyskytující se v západní Indii, spadá do okruhu skupiny Bowringii a ne do blízkosti indických druhů (Lajmi *et al.*, 2018). Vzájemný vztah mezi těmito dvěma klady zůstává nejistý.

Kromě těchto poznatků došlo především uvnitř indické skupiny rodu k několika taxonomickým revizím. Mezi ně patří vyčlenění *Hemidactylus anamalleis* do samostatného rodu *Dravidogecko* a také rozdělení druhu *H. brookii*. *H. brookii* sensu stricto představuje obtížný taxonomický problém a dnes zůstává znám pouze na základě typového materiálu (Agarwal *et al.*, 2019).

Díky těmto revizím a také na základě zvýšeného terénního výzkumu narostl počet indických druhů z 28 v r. 2010 na alespoň 45 (Uetz *et al.*, 2022). Z hlediska vývoje poznání se bezesporu jedná o jednu z nejdynamičtějších skupin rodu *Hemidactylus*.



Obrázek 1 - Vybraní zástupci rodu *Hemidactylus*. A - *H. lemurinus*, B - *H. robustus*, C - *H. asirensis*, D - *H. turcicus*. Foto Jiří Šmíd

### 1.1.2 Aridní klad

Skupině druhů aridního kladu se také dostalo v nedávné době velké pozornosti. Již v první studii bylo zahrnuto 13 druhů, klad zde tak byl druhově nejzastoupenější skupinou. Přesto však,

podobně jako u indických druhů, v následujících letech proběhlo značné množství výzkumů pokoušejících se znalosti o této skupině rodu *Hemidactylus* rozšířit.

Velký pokrok přinesla hned první větší studie Šmíd *et al.*, 2013, v níž bylo zahrnuto 45 druhů, vyskytujících se v oblasti severní Afriky, Afrického rohu a blízkého východu. K sestavení fylogeneze byly použity dva mitochondriální a čtyři jaderné geny. V rámci aridního kladu zde byly odhaleny tři skupiny, dobře odpovídající jednotlivým geografickým oblastem. První z nich tvořilo deset druhů vyskytujících se v oblasti Afrického rohu. K ní sesterskou jednotku tvořily jednak skupina čtyř druhů ze souostroví Sokotra a potom zbývajících 31 druhů především z Arabského poloostrova. V poslední jmenované skupině se ovšem vyskytly i druhy, které se rozšířily mimo hlavní areál, jako např. *Hemidactylus persicus* do Íránu, *H. granchii* přes průliv Mandeb do Afriky či skupina druhů vyskytujících se v oblasti Levanty, kam spadá např. *H. turcicus*. Tyto výsledky byly opakovaně potvrzeny i v následujících výzkumech (např. Šmíd *et al.*, 2020).

Další práce zabývající se problematikou aridního kladu byly spíše omezenějšího měřítka a věnovaly se popisu nových druhů, revizím, případně menším jednotkám (např. Carranza and Arnold, 2012; Šmíd *et al.*, 2020). Pozornosti se dostalo například druhům vyskytujícím se na souostroví Sokotra, které představují vhodný model pro studium diversifikační dynamiky v ostrovním prostředí. Byla také prokázána několikanásobná kolonizace souostroví nezávislými liniemi (Gómez-Díaz *et al.*, 2012; Garcia-Porta *et al.*, 2016).

Celkově je dnes aridní klad rodu *Hemidactylus* z hlediska fylogeneze velmi dobře prozkoumanou jednotkou. Jedná se o velmi úspěšnou a rozšířenou skupinu druhů. V současné době je v rámci něj popsáno alespoň 65 druhů (Uetz *et al.*, 2022), jde tak o druhově nejbohatší jednotku rodu. Pro většinu druhů jsou také k dispozici genetická data.

### 1.1.3 Africké druhy

Ačkoliv tvoří Afrika poslední hlavní oblast výskytu rodu *Hemidactylus*, dostalo se jí v porovnání s předchozími skupinami méně pozornosti. Tento fakt je obzvlášť platný v případě druhů pevninských. Druhy vyskytující se na ostrovech byly objektem výzkumů poněkud více, což je ostatně vzhledem k možnosti studia kolonizací a některých evolučních fenoménů na takových případech obecným trendem.

Druhy vyskytující se na africké půdě netvoří jednu fylogenetickou jednotku. Jak bylo již zmíněno, ty s areálem rozšíření v severní Africe a v oblasti afrického rohu spadají do Aridního kladu a jsou tak příbuznější druhům z Arabského poloostrova a Sokotry. Druhy rozšířené v subsaharské oblasti potom jednu fylogenetickou jednotku patrně tvoří (Carranza and Arnold, 2006; Ceriaco *et al.*, 2020), nicméně její vztah ke zbytku rodu je nejasný.

Druhy subsaharské Afriky je třeba vnímat ve dvou skupinách. První tvoří *Hemidactylus fasciatus* a druhy jemu příbuzné vyskytující se na severním pobřeží Guinejského zálivu. Tento druh

nebyl v práci Carranzy a Arnolda zahrnut v žádném z vytvořených kladů, nicméně nejpříbuznější byl zbytku druhů z Afriky sdružených v tzv. atlantském kladu. V dalších letech došlo k jeho rozdělení na několik druhů, konkrétně *Hemidactylus kyaboboensis*, *H. eniangii*, *H. coalescens* a *H. biokoensis*.

Druhá skupina druhů ze subsaharské Afriky byla v první větší fylogenetické práci zahrnuta až v posledních letech (Ceríaco *et al.*, 2020). Pozice druhů, zkoumaných v první velké studii rodu se vesměs nezměnila. Spadají sem tak i druhy *H. brasilianus*, *H. palaichtus* a *H. agrius*.

Samostatnou kapitolou mezi africkými druhy je skupina nazvaná v Carranza and Arnold, 2006 jako klad *Hemidactylus angulatus*. S jistotou sem spadá pouze eponymní druh a také *Hemidactylus ruspolii* (Šmíd, Carranza, *et al.*, 2013). Jedná se tak o nejmenší klad rodu *Hemidactylus*.

## 1.2 Evoluce rodu

I přes velikost a úspěšnost rodu byl do dnešního dne proveden relativně malý počet studií zabývajících se jeho evolucí a diversifikací. Většina se zaměřovala spíše na menší skupiny ve specifických podmínkách, jako jsou druhy kolonizující ostrovy. Širší pohled na diversifikace existuje pouze u indické radiace.

V rámci ní v nedávné době proběhla studie vlivu prehistorických klimatických změn na nárůst její diversity. Autoři v ní nejprve prozkoumali habitatové preference jednotlivých druhů, přičemž ve výsledku naprostá většina preferuje suché prostředí s ročním úhrnem srážek pod 2500 mm (Lajmi and Karanth, 2020). Druhy obývající vlhčí prostředí jsou potom mladé linie, které se objevily nezávisle na sobě v posledních cca 9 milionech let. Dále byla ve světle těchto informací prozkoumána časová stránka diversifikace indických druhů. Autoři se zaměřili na dvě hlavní klimatické události, způsobující přechod k suššímu klimatu – ochlazení na konci eocénu a ochlazení ve středním miocénu. V prvním případě klimatická událost dobře odpovídá načasování počátku diversifikace indické skupiny (Lajmi and Karanth, 2020). Středněmiocenní ochlazení však výraznější vliv na diversitu skupiny nemělo. V další podobné studii bylo ukázáno, že terestrické druhy se v této skupině vyvíjely opakovaně. Autoři spojují tento nárůst se šířením otevřené krajiny opět v důsledku aridifikace (Lajmi, Verma and Karanth, 2020).

Další výzkumy se soustřeďovaly na menší počty druhů, a i tak se většinou jednalo spíše o komentář v rámci primárně fylogenetické či taxonomické práce než o dedikovanou evoluční studii. Příkladem může být diversifikace druhů z příbuznosti *Hemidactylus fasciatus* v západní Africe vázaná na fragmentaci deštného pralesa (Wagner, Leaché and Fujita, 2014).

## 1.3 Biogeografie

Zástupci rodu *Hemidactylus* se vyskytují v pěti hlavních oblastech. Jsou to jihovýchodní Asie, Indie, oblast arabského poloostrova, Afrika a Jižní Amerika. Původ rodu a přesuny mezi těmito oblastmi však nejsou příliš prozkoumány, především proto, že vztahy mezi jednotlivými skupinami

v rámci rodu nejsou dobře známy (Carranza and Arnold, 2006). Dílčí podrobnosti o jednotlivých skupinách však známy jsou.

Například v případě aridního kladu byl ukázán velký vliv geologického vývoje. Jako první se vlivem otevření Rudého moře oddělila skupina druhů ze severovýchodní Afriky. Zbytek skupiny nacházející se na nově vzniklém Arabském poloostrově se nadále rozdělil po oddělení ostrova Sokotra (Šmíd, Carranza, *et al.*, 2013). Dále docházelo k dalším přesunům, jako například k rozšíření skupiny obsahující *Hemidactylus turcicus*, *H. dawudazraqi* a *H. lavadeserticus* do oblasti Levanty, přesun linie *H. persicus* na východ do Íránu, či opakované přechody linií zpět do Afriky a na Sokotru (Gómez-Díaz *et al.*, 2012; Šmíd, Carranza, *et al.*, 2013).

Velká pozornost byla věnována těm druhům, které osídlily Jižní Ameriku. Jedná se o *Hemidactylus brasilianus*, *H. palaichtus* a *H. agrius*. Tyto druhy představují dvě nezávislé kolonizace tohoto kontinentu vzhledem k tomu, že netvoří monofyletickou skupinu (např. Ceriaco *et al.*, 2020). *Hemidactylus brasilianus* je totiž blíže příbuzný druhům vyskytujícím se na ostrovech guinejského zálivu než zbývajícím americkým. K těmto kolonizacím došlo v období před 6 až 16 miliony let (Carranza and Arnold, 2006).

Nejedná se však o jedinou skupinu, která byla schopná překonat velké vzdálenosti přes Atlantický oceán a kolonizovat nová území. Další takovou událostí byl přesun na souostroví Kapverdy. Zde se vyskytuje pět druhů, *Hemidactylus bouvieri*, *H. boavistensis*, *H. lopezjuradoi*, *H. razoensis* a *H. nicolauensis* (Arnold *et al.*, 2008; Vasconcelos *et al.*, 2020). Tyto druhy ovšem také nejsou blíže příbuzné výše zmíněným transatlantickým migrantům a představují nezávislou disperzi. Tuto možnost podporuje i fakt, že existující mořské proudy naznačují původ kapverdských druhů v nejzápadnější Africe, zatímco jihoamerické druhy mají pravděpodobně původ jižněji v oblasti Guinejského zálivu. Ke kolonizaci souostroví došlo před cca 10 až 18 miliony let (Arnold *et al.*, 2008).

Je tak vidět, že zástupci rodu jsou schopni disperzí i na velmi dlouhé vzdálenosti přes otevřené moře.

## 1.4 Cíle práce

Cílem práce je v první řadě sestavit fylogenetický strom zahrnující co největší počet zástupců rodu *Hemidactylus*. Poslední práce pohlížející na rod jako celek vyšla v roce 2006 a v současné době jsou již její výsledky velmi zastaralé. Například jeden z kladů v ní definovaný, klad *Hemidactylus mabouia*, se ukázal být zcela chybně určený a oba druhy do něho zahrnuté ve skutečnosti náležící jinam. Navíc byly k rekonstrukci fylogeneze využity pouze dva mitochondriální geny. Dále také nesmírný nárůst počtu popsáných druhů činí tuto studii nedostatečnou. Dílčím cílem spadající do této kategorie je sekvenace některých druhů, které dosud nebyly geneticky prozkoumány.

Dále je cílem práce na základě této fylogeneze prozkoumat evoluci rodu. Jednou součástí je časová kalibrace stromu, přinášející pohled na dynamiku nárůstu diversifikace a zasazující některé klíčové události do časového rámce. Dále se jedná o biogeografickou ancestrální analýzu. V ní jde o průzkum geografické historie rodu, dovolující vystopovat místo původu jak jednotlivých skupin, tak rodu *Hemidactylus* jako celku. Poslední součástí je pokus odhalit, které okolnosti mohly stát za jeho diversitou a úspěšností. Sem by spadaly například kolonizace jednotlivých oblastí výskytu, životní styl jednotlivých zástupců či jejich tělesná velikost.

## 2. Materiál a metody

### 2.1 Materiál

Vzhledem k počtu studovaných druhů bylo učiněno rozhodnutí získat část potřebných sekvencí z již publikovaných prací. V takových případech bylo použito internetové databáze GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Vzorky byly vybírány tak, aby co nejvíce z potřebných sekvencí genů pocházelo ze stejného jedince. V rámci přípravy na analýzu bylo dále použito 22 tkáňových vzorků, z nichž byla izolována DNA. Tyto vzorky patřily druhům *Hemidactylus tropidolepis*, *H. albituberculatus*, *H. muriceus*, *H. prashadi*, *H. makolowodei*, *Hemidactylus coalescens*, *H. ituriensis*, *H. laticaudatus* a *H. arnoldi*. Pro některé taxony nebyly k dispozici sekvence všech sledovaných genů. V takových případech byly tyto sekvence získány analýzou již izolované DNA, poskytnuté dr. Šmídem. Takto bylo zpracováno 48 taxonů. Ani zde se však všechny druhy nenacházely a pro některé tak určité geny v analýzách chyběly. Pro konkrétní informace viz. příloha 2. Celkem bylo v průběhu práce vytvořeno 128 nových sekvencí.

### 2.2 Izolace DNA

Většina tkáňových vzorků využitých pro extrakci DNA byly drobné části ocasu. Krom nich byly v malé míře odebrány ještě vzorky jazyka či vnitřních orgánů, například jater. Pro izolaci byl využíván extrakční kit firmy Geneaid.

Vzorky byly uloženy v 96 % ethanolu při teplotě cca -20°C. Pro izolaci dna z nich byla odebrána část o velikosti cca 5 mm<sup>3</sup>, při nedostatku tkáně byl vzorek použit celý. Odběr byl prováděn pomocí pinzety a skalpelu na filtračním papíře za účelem minimalizace kontaminace pracovní plochy stolu. Veškeré nástroje byly po každém použití omyty v destilované vodě, ponořeny do ethanolu a opáleny nad kahanem. Po odběru byla přebytečná tkáň opět uložena do chladu.

Odebraná část tkáně byla na filtračním papíře vysušena a přesunuta do 1,5 ml zkumavky. Ta byla předem naplněna 200 µl GT pufru. Následně byla tkáň homogenizována pomocí plastové mikropestle, dodávané v rámci kitu. Krouživým pohybem byl vzorek o stěnu zkumavky roztírán, dokud nedošlo k rozpadu tkáně.

Po homogenizaci bylo k suspenzi přidáno 20 µl proteinázy K a zkumavky byly cca 5 sekund protřepány na vortexu. Následně byly vzorky uloženy do inkubátoru (TS-100, Biosan) a zakryté alobalem ponechány při teplotě 56°C po dobu osmi hodin. Po inkubaci bylo do zkumavek přidáno 200 µl GBT pufru a byly opět protřepány na vortexu. Vzorky byly opět inkubovány, tentokrát po dobu 20 minut při teplotě 60°C.

Ke vzorkům bylo přidáno 200 µl 96 % ethanolu a byly okamžitě protřepány po dobu 10 sekund. Následně byl obsah zkumavek přemístěn do 2 ml kolonek se sběrnou ploškou. Kolonky byly umístěny do sběrných zkumavek a poté centrifugovány na centrifuze při 14 000 otáčkách za minutu (RPM) po dobu dvou minut. Sběrné zkumavky byly odstraněny, kolonky přemístěny do jiných a bylo přidáno

400 µl W1 pufru. Kolonky byly centrifugovány 30 s při 14 000 RPM. Obsah sběrných zkumavek byl odstraněn. Dále bylo do kolonek napipetováno 600 µl Wash pufru, byly opět centrifugovány 30 s při 14 000 RPM a obsah sběrných zkumavek poté opět odstraněn. Nakonec byly kolonky vysušeny centrifugací po dobu tří minut při 14 000 RPM.

Vysušené kolonky byly přesunuty do označených zkumavek a bylo do nich napipetováno 75 µl elučního pufru předehřátého na 60°C. Vzorky byly ponechány pět minut inkubovat při pokojové teplotě, aby došlo k vyvázání DNA ze sběrné plošky. Po této době byl postup ještě jednou zopakován. Nakonec byly vzorky centrifugovány 30 s při 14 000 RPM. Získaný roztok DNA byl uložen v mrazáku při teplotě -20°C k dalšímu použití.

## 2.3 PCR

K analýze byly vybrány tři mitochondriální (12S rRNA, cytochrom b, ND4) a dva jaderné (cmos, RAG-1) geny, k jejichž amplifikaci byla použita polymerázová řetězová reakce (PCR). Do 0,2 ml zkumavek byla připravena reakční směs ddH<sub>2</sub>O, Qiagen M1 pufru a obou primerů. Následně byl do každé zkumavky napipetován 1 µl izolované DNA. V každé reakci byla zahrnuta negativní kontrola v podobě mikrozkušavky obsahující reakční směs bez DNA. PCR reakce probíhaly v GenePro Thermal Cycler (BIOER Technology, Čína). Konkrétní podmínky reakcí jsou uvedeny v příloze 1.

Tabulka 1 - Složení reakční směsi

Složka	Objem
Pufr	6 µl
ddH <sub>2</sub> O	7.4 µl
Forward primer	0.3 µl
Reverse primer	0.3 µl
DNA	1 µl
Celkem	15 µl

Po dokončení PCR reakce bylo nutné zkontrolovat, zda došlo k amplifikaci molekul DNA. K tomuto účelu byla používána gelová elektroforéza. Gel byl směsí práškové agarózy a vodného roztoku tris-acetyl-EDTA (TAE). Koncentrace agarózy byla 1 %, do 100 ml TAE byl tedy přidán 1 g agarózy. Do gelu byl také přidán 1 µl ethidium bromidu. Tekutá směs byla nalita do formy, byly vytvořeny jamky a gel byl ponechán ztuhnout.

Po zatuhnutí byly do jamek napipetovány 2 µl PCR produktů. Ke každému produktu byl přidán ještě 1 µl GelRed® Nucleic Acid Gel Stain (Biotium, USA). Jako poslední byl vedle produktů přidán délkový standard GeneRuler 100 bp Plus DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, USA), konkrétně 4 µl. Gel



s nanesenými vzorky byl vložen do elektroforézy a ponechán 20 min. při napětí 120 V a proudu 110 A.

Po vyjmutí z elektroforézy byl gel opatrně osušen od přebytečného pufru a přesunut do transiluminátoru. V něm byl nasvícen UV zářením, ve kterém se amplifikované PCR produkty zobrazí v podobě svítících pásků. K vlastní vizualizaci byl použit program GelCapture Software (MiniBIS DNR Bio Imaging Systems, Izrael).

Po této kontrole byly úspěšně amplifikované PCR produkty označeny, uloženy do mrazáku a uchovány při teplotě -20 °C do přípravy na sekvenaci.

## 2.4 Příprava pro sekvenování

Vlastní sekvenace probíhala externě, bylo tedy zapotřebí vzorky přechistit a připravit pro odeslání. K čištění bylo použito 10% roztoku přípravku EXOSAP-IT® PCR Product Cleanup Reagent (Thermo Fisher Scientific, USA) v ddH<sub>2</sub>O, přičemž k 10 µl vzorku byly přidány 4 µl roztoku. Vzorky byly ponechány vyčistit v cycleru. Po přečištění bylo ke každému vzorku přidáno ještě 5 µl obou primerů použitých k amplifikaci. Plato se vzorky bylo pečlivě uzavřeno plastovými zátkami a odesláno k sekvenaci společnosti Macrogen (Amsterdam, Nizozemsko). Sekvenace proběhla z obou stran.

## 2.5 Úprava sekvencí

K úpravě sekvencí byl používán program Geneious Prime (Kearse *et al.*, 2012). Pro každý vzorek byly k dispozici dvě sekvence (forward a reverse), ze kterých byla vygenerována jedna konsenzuální. Bylo také zkontrolováno, že neobsahují žádné chyby (např. delece, duplikace nukleotidů atp.). V případě, že jedna ze vstupních sekvencí nebyla dostatečně kvalitní, k vytvoření konsenzuální sekvence nedošlo a byla použita pouze jedna.

V případě sekvencí jaderných genů bylo třeba ještě zkontrolovat přítomnost heterozygotních pozic. K tomuto účelu byl použit plug-in Heterozygote. Nalezené nukleotidy byly kódovány dle kódu IUPAC.

Pro vytvoření alignmentu sekvencí byl použit program MAFFT verze 7 (Kato, Rozewicki and Yamada, 2018). Nastavení bylo ponecháno ve výchozím stavu - strategy: auto, try to align gappy regions: true, scoring matrix: 200PAM/k=2, gap opening penalty: 1.53, offset value: 0.0.

Alignment měl celkovou délku 4068 párů bází (bp) a geny v něm byly sestaveny v pořadí 12S rRNA, CytB, ND2, cmos, RAG-1.

## 2.6 Fylogenetické analýzy

Celkem bylo v analýzách zahrnuto 132 druhů rodu *Hemidactylus*. Kompletní seznam viz. příloha 2. V případě druhů, pro které nebyly k dispozici tkáňové vzorky či izolovaná DNA, bylo nutné data získat z internetových zdrojů. Konkrétně byla využita databáze GenBank.

Ne všechny druhy rodu *Hemidactylus* byly v minulosti zahrnuty v genetické analýze a pro některé tudíž není k dispozici žádná sekvence. V této práci byly poprvé analyzovány druhy *Hemidactylus albituberculatus*, *H. tropidolepis*, *H. laticaudatus*, *H. ituriensis*, *H. arnoldi* a *H. makolowodei*.

Jako outgroup byli zvoleni zástupci rodu *Cyrtodactylus*, konkrétně *C. triedrus*, *C. consobrinus*, *C. irregularis*, *C. novaeguineae*, *C. angularis*, *C. jarujini* a *C. ayeerwadyensis*, a také *Dravidogecko anamallensis*. *Cyrtodactylus* je sesterským rodu *Hemidactylus* a představuje tak vhodného kandidáta na outgroup pro jeho studium. Rod *Dravidogecko* je znovuzavedeným taxonem, který dříve býval do rodu *Hemidactylus* řazen. Jeho použití tak nejen poskytuje možnost zakořenění stromu, ale také možnost ověření tohoto taxonomického kroku.

### 2.6.1 Maximum likelihood

Po vytvoření alignmentu byly provedeny fylogenetické analýzy. První provedenou byla analýza metodou maximální věrohodnosti (maximum likelihood). Použit byl program IQ-TREE (Trifinopoulos *et al.*, 2016). Bylo ponecháno výchozí nastavení analýzy. Počet ultrafast bootstrap alignmentů byl 1000, stejně jako maximální počet opakování. Hodnota Maximum correlation coefficient byla nastavena na 0.99. Byl také proveden SH-aLRT test opět o 1000 opakování. Dataset byl rozdělen do partic dle jednotlivých genů.

### 2.6.2 Bayesovská analýza a kalibrovaný strom

K vytvoření stromu metodou bayesovské analýzy byl použit program BEAST verze 2.6.3 (Bouckaert *et al.*, 2019). V přípravě byly nastaveny následující parametry.

V sekci Site model byla vybrána jediná dostupná možnost gamma site model. Pro všechny geny byl počet gamma kategorií 4, tvar nastaven jako 1.0 a proportion invariant jako 0.0. Substituční modely se u různých genů lišily. Pro 12S rRNA, cytb, ND2 a cmos byl použit GTR model s mírou přeměn 1.0 pro všechny dvojice bází. Frekvence byly nastaveny jako Estimated. Pro RAG-1 byl potom použit substituční model HKY s hodnotou Kappa 2.0 a frekvencemi nastavenými také jako Estimated. Zvolené modely byly vybrány jako nejvhodnější na základě analýzy použitých dat v programu Partition finder (Lanfear *et al.*, 2017).

V sekci Clock model byl pro všechny geny vybrán model Relaxed clock log normal. Number of discrete rates byl uveden jako -1 a clock rate jako 1.0.

V sekci Priors byl jako použitá metoda konstrukce stromu vybrán Yule model. V záložce birthrate bylo zvoleno uniformní rozložení s minimální a maximální hodnotou 0 a 1000. V záložce kappa bylo zvoleno log normal rozložení s hodnotami Mean = 1.0 a Standart deviation = 1.25. V záložkách uclStdev vybráno exponenciální rozložení s průměrem 1.0. Ostatní záložky byly ponechány na výchozích hodnotách. Nakonec bylo zadáno, aby analýza běžela po 50 000 000 generací.

Pro ukotvení časové kalibrace byl zvolen bod radiace aridního kladu z práce Tejero-Cicuendez *et al.*, 2022. V této práci byla tato událost umístěna do doby před 44,76 a 54,32 mil. lety.

## 2.7 Geografická analýza

Ke geografické analýze byl použit balíček BioGeography with Bayesian (and likelihood) Evolutionary Analysis in RScripts (BioGeoBEARS).

Každému druhu zastoupenému ve fylogenetickém stromě sestaveném na základě bayesovské analýzy byla přidělena hlavní oblast jeho výskytu. Celkem bylo použito pět oddělených oblastí – druhy z východní a jihovýchodní Asie byly zařazeny do oblasti Východ, druhy z jižní Asie do oblasti nazvané Indie, druhy z blízkého východu do oblasti nazvané Arábie, druhy z afrického kontinentu do oblasti Afrika a nakonec tři druhy z Jižní Ameriky do oblasti Amerika. Některé druhy se v současnosti vyskytují ve více než jedné z těchto oblastí. I přesto, že existuje silné podezření, že se jedná o recentní a historické disperze pomocí lidské činnosti byly pro takové druhy zahrnuty všechny oblasti se stejnou váhou.

Použity byly v rámci BioGeoBEARS zahrnuté biogeografické modely DEC, DEC+J, DIVALIKE, DIVALIKE+J, BAYAREA a BAYAREA+J, zahrnující různé možnosti rozšiřování a smršťování areálu a skokových disperzí. Výsledky modelů byly v průběhu analýzy porovnány a na základě výsledného AIC kritéria jako nejvýznamnější vyšel model DIVALIKE+J (viz. příloha 4).

## 2.8 Diversifikační analýzy

Po získání fylogenetických stromů byly provedeny analýzy diversifikace. Byla zjišťována diversifikační rychlost a její případná závislost na některých znacích, konkrétně na tělesné velikosti, oblasti výskytu a stylu života. Dále byla provedena biogeografická analýza s cílem vizualizovat výskyt jednotlivých druhů a zjistit nejpravděpodobnější oblast původu rodu. Všechny analýzy získaných dat byly prováděny v programu RStudio verze 4.1.2. Použity byly balíčky diversitree, phytools, geiger a BioGeoBEARS (Fitzjohn, 2012; Revell, 2012; Matzke, 2013; Pennell *et al.*, 2014). Hodnoty znaků pro jednotlivé druhy byly získány z literatury (viz. příloha 5).

### 2.8.1 Diversifikační rychlost

K provedení ostatních analýz bylo nejprve nutné zjistit diversifikační rychlost na jednotlivých větvích fylogenetického stromu. K tomuto účelu byla použita funkce DRstat (Jetz *et al.*, 2012). Získané hodnoty byly vyneseny do tabulky pro další použití (viz. příloha 3). K vizualizaci diversifikační rychlosti a jejích změn ve fylogenetickém stromě byla použita funkce contMap z balíčku Phytools (Revell, 2012).

### 2.8.2 Analýza závislosti diversifikace na znacích

Ke zjištění, zda lze míru diversifikace jednotlivých oblastí fylogenetického stromu přisoudit konkrétním znakům, byla použita analýza Multi-State Speciation and Extinction (MuSSE) (Fitzjohn, 2012).

K analýze byly zvoleny tři možné příčiny rozdílné diversifikace napříč fylogenetickým stromem. První byl způsob života, konkrétně, zda se jedná o druhy pohybující se po zemi nebo o druhy šplhavé. Informace o životním stylu jednotlivých druhů byly zaznamenány do tabulky z publikované literatury a na základě osobní komunikace s dr. Šmídem a Tomášem Mazuchem. Celkem se podařilo získat data pro 119 taxonů. V případě, že druh nebyl specializován a žil jak pozemním, tak šplhavým způsobem života, nebyl v analýze použit. Celkově tak v analýze bylo zahrnuto 102 druhů rodu *Hemidactylus*.

Druhou sledovanou proměnnou byla příslušnost druhů do jednotlivých geografických oblastí (Východní Asie, Indie, Arábie, Afriky a Ameriky). V analýze byla vzata v potaz možnost komunikace mezi jednotlivými oblastmi, a naopak přímý přechod druhů mezi oblastmi vzdálenými (např. Afrika a východní Asie) definován jako nemožný. Byly také vytvořeny krabicové grafy vyjadřující míru diversifikace v jednotlivých geografických oblastech.

Součástí obou analýz byly čtyři připravené evoluční modely, lišící se speciální a extinkční rychlostí pro jednotlivé stavy znaků. V prvním modelu byly obě proměnné spočítány programem. V druhém byly definovány jako identické. Třetí model měl definovanou extinkční rychlost jako identickou pro všechny stavy znaků, speciální rychlost však byla vypočítána. V posledním modelu byla potom zadána nulová extinkce. Součástí používaného balíčku je i test, který z udaných modelů nejlépe odpovídá datům. V obou případech vyšla jako nejlepší model s nulovou extinkcí (AIC hodnoty 1104,3 pro analýzu areálu, 1170,7 pro analýzu způsobu života; viz příloha 4).

Analýza závislosti na areálu běžela po 1000 generací, po přibližně 100 z nich již konvergovala k finální hodnotě a burn-in byl tedy definován na 10 %. Analýza životního stylu byla obtížnější, po 1000 generacích hodnoty stále nekonvergovaly, počet generací byl tedy zvýšen na 5000. Burn-in byl také 10 %.

Jako poslední potom byla analyzována případná závislost diversifikace na tělesné velikosti. Změny tělesné velikosti v průběhu evoluce byly vizualizovány pomocí funkce contMap. Vzhledem

k chybějícím datům pro některé taxony musely být tyto z vizualizace vyjmuty. Konkrétně se jedná o druhy *Hemidactylus agrius*, *H. albofasciatus*, *H. bowringii*, *H. brasiliensis*, *H. craspedotus*, *H. garnotii*, *H. gracilis*, *H. lankae*, *H. leschenaultii*, *H. maculatus*, *H. persicus*, *H. platyurus*, *H. prashadi*, *H. reticulatus*, *H. scabriceps*, *H. subtriadrus* a dva nepopsané druhy z Etiopie. K posouzení vlivu tělesné velikosti na diversifikační rychlost byla použita lineární regrese a byla vypočítána p-hodnota a  $R^2$ . Byl také vytvořen graf. Délka těla byla vyjádřena pomocí vzdálenosti od špičky hlavy po kloaku (SVL).

### 3. Výsledky

#### 3.1 Fylogenetická analýza

##### 3.1.1 Maximum likelihood

V první analýze fylogeneze bylo použito metody maximální věrohodnosti (maximum likelihood). Vlastní rod *Hemidactylus* se ukazuje být monofyletickou skupinou s podporou uzlu 99.9/100 (první hodnota udává ultrafast bootstrap podporu, druhá výsledek SH-aLRT testu).

Uvnitř rodu existuje základní štěpení na dvě skupiny. První tvoří trojice afrických druhů *Hemidactylus laticaudatus*, *H. albituberculatus* a *H. ruspolii*, přičemž první jmenovaný je sesterský ostatním dvěma. Bootstrap podpora tohoto kladu činí 99.6/100.

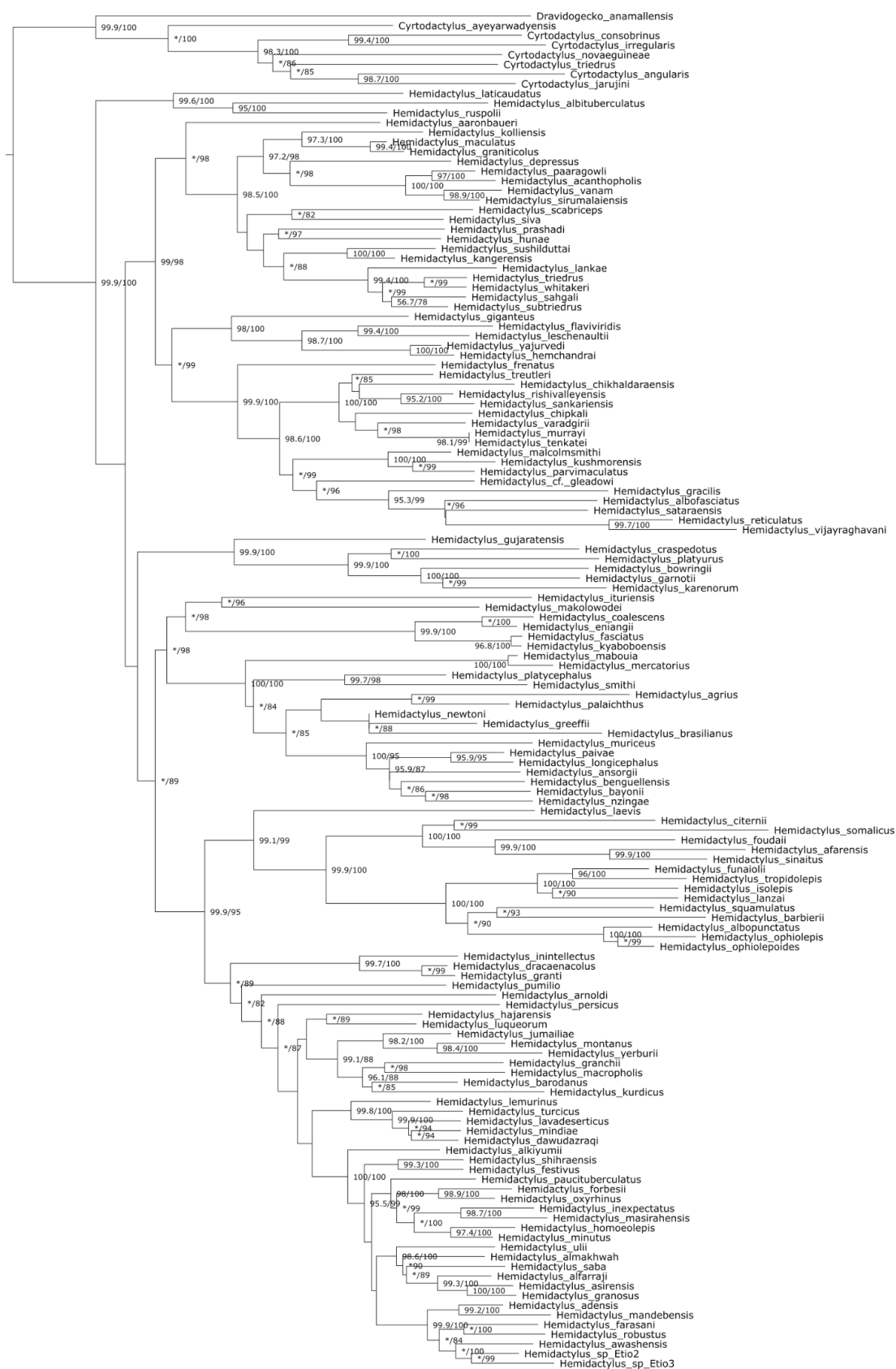
Zbytek rodu, sesterský výše popsaným druhům, má strukturu složitější, v základu jej lze ovšem rozdělit opět na dvě skupiny. První představuje monofyletická jednotka obsahující druhy z jižní Asie. Podpora této skupiny je vysoká, 99/98.

V jejím rámci lze rozpoznat dva dílčí klady. První má podporu 94.2/98 a skládá se z 20 druhů, například *Hemidactylus prashadi*, *H. lankae*, *H. triedrus* a další. Nelze říci, že by další dělení byla dobře podpořena, pouze polovina uzlů dosahuje spolehlivé podpory pro bootstrap a 15 z 18 uzlů je podpořeno pro SH-aLRT test. Druhý klad jihoasijské skupiny má podporu 89.2/99. Spadá sem 24 druhů včetně *Hemidactylus frenatus*, *H. flaviviridis* či *H. murrayi*.

Další zjištěnou jednotkou v rámci rodu *Hemidactylus* je klad sestávající z druhů z východní a jihovýchodní Asie, tedy *H. craspedotus*, *H. platyurus*, *H. garnotii*, *H. karenorum*, *H. bowringii* a *H. gujaratensis*. Všechna vnitřní dělení mají dobrou podporu SH-aLRT. Dva vnitřní uzly mají bootstrap podporu více než 95, dva ovšem dobře podpořeny nejsou. Klad jako takový má potom podporu 99.9/100.

Tento klad je sesterský posledním dvěma hlavními jednotkám zjištěným v rámci rodu, nicméně se slabou podporou 69.8/61. První z těchto jednotek je skupina druhů vyskytujících se v Africe. Její podpora činí 88.8/98. Patří do ní druhy *Hemidactylus ituriensis*, *H. makolowodei*, *H. coalescens*, *H. eniangii*, *H. kyaboboensis* a *H. fasciatus*, sdružené do vlastní podskupiny, a poté druhy jako *H. muriceus*, *H. nzingae*, *H. longicephalus*, *H. newtoni* nebo *H. mabouia*, sdružené do druhé podjednotky tohoto afrického kladu. První podskupina okolo druhu *H. fasciatus* má bootstrap podporu 86.9/98, druhá potom 100/100. Do druhé podskupiny spadají také druhy *Hemidactylus palaichtus*, *H. agrius* a *H. brasilianus*, vyskytující se v Jižní Americe.

Poslední skupinou rodu jsou druhy již tradičně označované jako aridní klad. Jako celek má tato jednotka podporu 99.9/95. V rámci ní první oddělenou částí jsou druhy jako *Hemidactylus afarensis*, *H. sinaitus*, *H. somalicus* či *H. tropidolepis* z oblasti Afrického rohu. Druhou podskupinu tvoří *H. dracaenacolus*, *H. inintellectus* a *H. granti* z ostrova Sokotra. *Hemidactylus pumilio* zde představuje samostatnou linii, oddělenou jak od ostatních druhů ze Sokotry, tak od zbytku aridního



Obrázek 2 - Fylogenetický strom vytvořený na základě metody *maximum likelihood*. Zobrazeny jsou pouze podpory s hodnotou vyšší než 95/80. V případě, že limitu dosáhla jen jedna, je nedostatečná podpora nahrazena symbolem \*. Pro kompletní strom viz. příloha 6.

kladu. Podobně jsou na tom druhy *H. persicus* a *H. arnoldi*, představující v rámci kladu samostatné linie nespádající do žádné podskupiny. Zbytek aridního kladu tvoří druhy jako *H. robustus*, *H. yerburii* a *H. turcicus* z oblasti Arábie a Blízkého východu.

### 3.1.2 Bayesovská analýza

Další fylogenetický strom byl sestaven metodou bayesovské analýzy. V outgroup leží *Dravidogecko anamallensis* v sesterské pozici vůči zástupcům rodu *Cyrtodactylus*. Vlastní rod *Hemidactylus* tvoří monofyletickou jednotku s posteriorní pravděpodobností 0,95.

Prvním klad, ležící uvnitř rodu, tvoří skupina druhů *Hemidactylus craspedotus*, *H. platyurus*, *H. karenorum*, *H. garnotii*, *H. bowringii* a *H. gujaratensis*. Klad je podpořen posteriorní pravděpodobností o hodnotě 1 a až na jeden uzel mají tuto hodnotu i všechna jeho vnitřní členění. Představuje sesterskou jednotku ke zbytku rodu *Hemidactylus*. Ten dále sestává opět ze dvou podskupin.

První podskupina je podpořena s hodnotou 0,98. Tvoří ji dva klady. Jeden zahrnuje druhy *Hemidactylus albituberculatus*, *H. ruspolii* a *H. laticaudatus*. Existence tohoto kladu je podpořena posteriorní pravděpodobností o hodnotě 1. Druhým kladem jsou druhy z jižní Asie, podobně jako v předchozí analýze tvořící monofyletickou skupinu. Její podpora je 0,99. Druhy jako např. *Hemidactylus aaronbaueri*, *H. maculatus*, *H. graniticolus*, *H. prashadi*, *H. triedrus* a *H. siva* jsou sdruženy do společné, 100 % podpořené jednotky. Ta celkem obsahuje 20 druhů. Další skupinu, také s posteriorní pravděpodobností 1, tvoří 23 druhů včetně *Hemidactylus giganteus*, *H. flaviviridis*, *H. gracilis*, *H. gleadowi*, *H. treutleri* a *H. frenatus*.

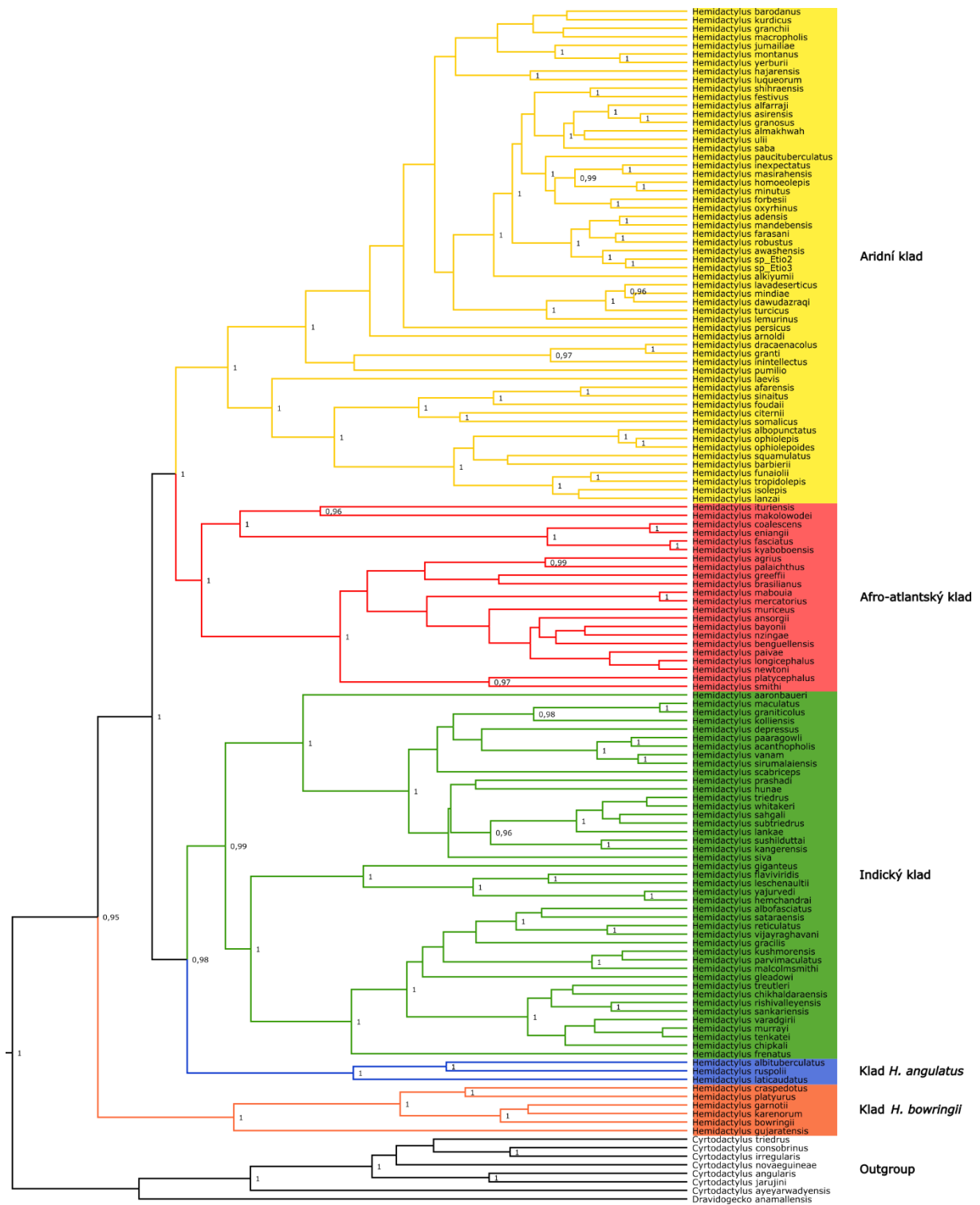
Druhá podskupina rodu *Hemidactylus* je velmi dobře podpořena posteriorní pravděpodobností 1. Spadají sem druhy, vyskytující se spíše v západní části areálu rodu.

Druhy ze subsaharské Afriky tvoří vlastní monofyletický klad. *Hemidactylus ituriensis*, *H. makolowodei*, *H. coalescens*, *H. eniangii*, *H. fasciatus* a *H. kyaboboensis* jsou vyčleněny do vlastní podjednotky sesterské zbytku afrických druhů. Do druhé skupiny potom spadá např. *H. platycephalus*, *H. longicephalus*, *H. bayonii*, *H. muriceus* či *H. mabouia*. Sem také patří zástupci vyskytující se v Jižní Americe. Z nich tvoří *H. agrius* a *H. palaichtus* sesterskou dvojici, *H. brasilianus* je příbuzný druhu *H. greeffi*. Všechny zmíněné skupiny druhů mají podporu 1.

Poslední velkou jednotku představují opět druhy aridního kladu. Jako celek je tento klad podpořen posteriorní pravděpodobností o hodnotě 1. Jeho první samostatnou podskupinu tvoří druhy vyskytující se v severovýchodní Africe a oblasti Afrického rohu, také s podporou 1. V rámci nich tvoří *H. laevis* samostatnou linii sesterskou zbytku druhů. Patří sem také například *Hemidactylus afarensis*, *H. somalicus*, *H. sinaitus*, *H. tropidolepis* a *H. lanzai*.

Druhá podskupina aridního kladu sestává z druhů *Hemidactylus dracaenacolus*, *H. granti*, *H. inintellectus* a *H. pumilio* ze souostroví Sokotra. Společná příslušnost prvních tří jmenovaných do





Obrázek 3 - Fylogenetický strom vytvořený metodou bayesovské analýzy. Vyznačeny jsou hlavní klady. Uvedeny jsou pouze podpory uzlů vyšší než 0,95. Pro kompletní strom viz. příloha 7.

společného kladu je podpořena hodnotou 0,97, ovšem zapojení *H. pumilio* má slabou podporu pouze 0,26.

Zbytek druhů aridního kladu představuje velkou podjednotku s podporou 0,88. Druhy *Hemidactylus arnoldi* a *H. persicus* představují první, respektive druhou odštěpenou samostatnou linii. Dále sem patří kupříkladu *H. turcicus*, *H. robustus*, *H. yerburii* či *H. homoeolepis*.

### 3.2 Kalibrovaný strom

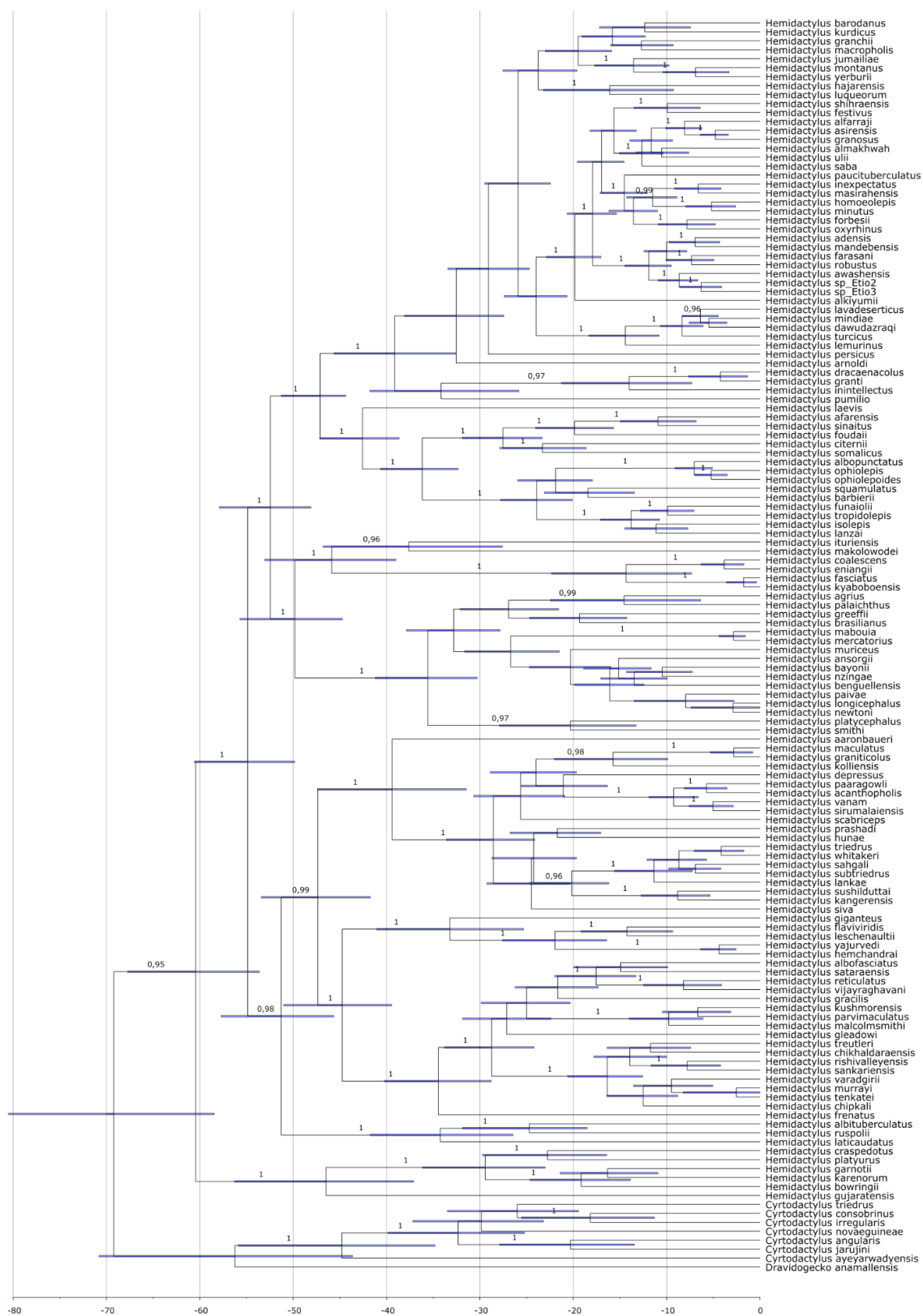
Kalibrace proběhla na podkladu fylogenetického stromu získaného bayesovskou metodou, má tedy stejnou strukturu jako ten popsáný v příslušné kapitole.

Ke vzniku rodu *Hemidactylus* došlo podle této analýzy oddělením od nejbližších příbuzných, rodů *Cyrtodactylus* a *Dravidogecko*, před 69,2 miliony let s konfidenčním intervalem 58,45-80,87 mil. let (konfidenční intervaly budou dále uváděny v závorkách). Rod poté prošel několika štěpnými událostmi. K oddělení skupiny východoasijských druhů z příbuznosti *Hemidactylus bowringii* došlo před 60,4 mil. let (53,6-67,73). Po přibližně čtrnácti milionech let došlo před 46,5 mil. let (37,09-56,27) k oddělení druhu *Hemidactylus gujaratensis*, který tak představuje velice dávnou samostatnou linii. Zbytek skupiny ovšem zůstává dlouho stabilní a začíná diversifikovat až před 29,4 miliony let (23,01-36,17).

K oddělení skupiny obsahující indické druhy a trojici *Hemidactylus laticaudatus*, *H. ruspolii* a *H. albituberculatus* ze severovýchodní Afriky došlo před 51,3 miliony let (45,63-57,71). Indický klad se nadále štěpil poměrně záhy, již před 47,4 mil. let (41,72-53,41) se rozdělil na dvě hlavní skupiny. Ta obsahující druhy *Hemidactylus frenatus* a *H. flaviviridis* se dále štěpila před cca 45 mil. let (39,44-51,02), druhá zahrnující *H. prashadi* a *H. triedrus* o něco později, před 39,4 mil. let (31,46-47,4). Poté diversifikace poněkud utichá a k hlavnímu nárůstu druhové bohatosti došlo až pod hranicí přibližně 28 milionů let.

K rozštěpení druhé základní skupiny rodu, zahrnující africké druhy a aridní klad, došlo v podobném čase jako u předchozí skupiny, konkrétně před cca 52,4 mil. let (48,1-57,92). Skupina druhů subsaharské Afriky se začala dále dělit na menší jednotky před 49,8 mil. let (44,72-55,7) rozpadem na druhy z okolí *Hemidactylus fasciatus* a zbytek převážně z pobřeží Guinejského zálivu. Za zmínku stojí, že *Hemidactylus ituriensis* a *H. makolowodei* představují velmi starou divergenci počínající již před cca 45,9 miliony let, oba druhy se od sebe poté oddělily před 37,6 mil. let (27,58-46,8).

V rámci druhů ze subsaharské Afriky narůstá diversita poměrně plynule počínaje hranicí 35,6 milionů let (30,28-41,21), kdy se od zbytku rodu oddělila dvojice druhů *Hemidactylus smithi* a *H. platycephalus*. *Hemidactylus agrius* a *H. palaichtus*, oba obývající Jižní Ameriku, se od sebe oddělily před přibližně 14,6 mil. let (6,36-22,45), od nejbližších dalších příbuzných potom před cca 27 mil. let



Obrázek 4 - Časově kalibrovaný strom. Vyznačeny jsou podpory uzlů vyšší než 0,95. Modré úsečky reprezentují 95% konfidenční intervaly stáří daných uzlů. Hodnoty osy x jsou v milionech let. Pro střední hodnoty stáří uzlů viz. příloha 8.

(21,55-32,13). Další jihoamerický zástupce rodu, *Hemidactylus brasilianus*, sdílí se sesterským druhem *H. greeffi* společného předka před 19,3 miliony let (14,25-24,69).

Doba počátku diversifikace aridního kladu byla definována na počátku analýzy, ve výsledku vychází jako přibližně 47,1 mil. let. Druhy z oblasti afrického rohu mají svůj původ před 42,6 miliony let (38,63-47,16), kdy se odštěpuje *Hemidactylus laevis*. Ten tak také tvoří velmi starou samostatnou linii. Hlavní fáze diversifikace počala před 36,2 mil. let (32,33-40,63) a ukazují se v ní dvě vlny – první v období přibližně 28-21 mil. let, druhá potom před 14-5 mil. let.

K oddělení předka sokoterských druhů *Hemidactylus pumilio*, *H. inintellectus*, *H. dracaenacolus* a *H. granti* od zbytku aridního kladu došlo před cca 39,1 mil. let (32,56-45,62), *H. pumilio* navíc tvoří samostatnou linii již asi 34 milionů let. V rámci zbývajících druhů stojí za zmínku oddělení linie *H. arnoldi*, sesterské zbytku převážně arabských druhů, před 32,5 miliony let (27,42-38,08), a podobné oddělení *H. persicus* před cca 29 mil. let (24,69-33,44). Ostatní druhy počaly diversifikovat před přibližně 26 mil. lety (22,43-29,47), přičemž největší vlna se jeví být mladší než 20 milionů let.

### 3.3 Biogeografická analýza

Biogeografická analýza byla opět provedena na stejném fylogenetickém stromě jako kalibrovaná analýza.

Nepodařilo se s jistotou zjistit, v jaké oblasti má rod *Hemidactylus* svůj původ. Jako rovnocenné jsou uvedeny tři možnosti, totiž původ ve východní či jihovýchodní Asii, na indickém subkontinentu nebo v Africe.

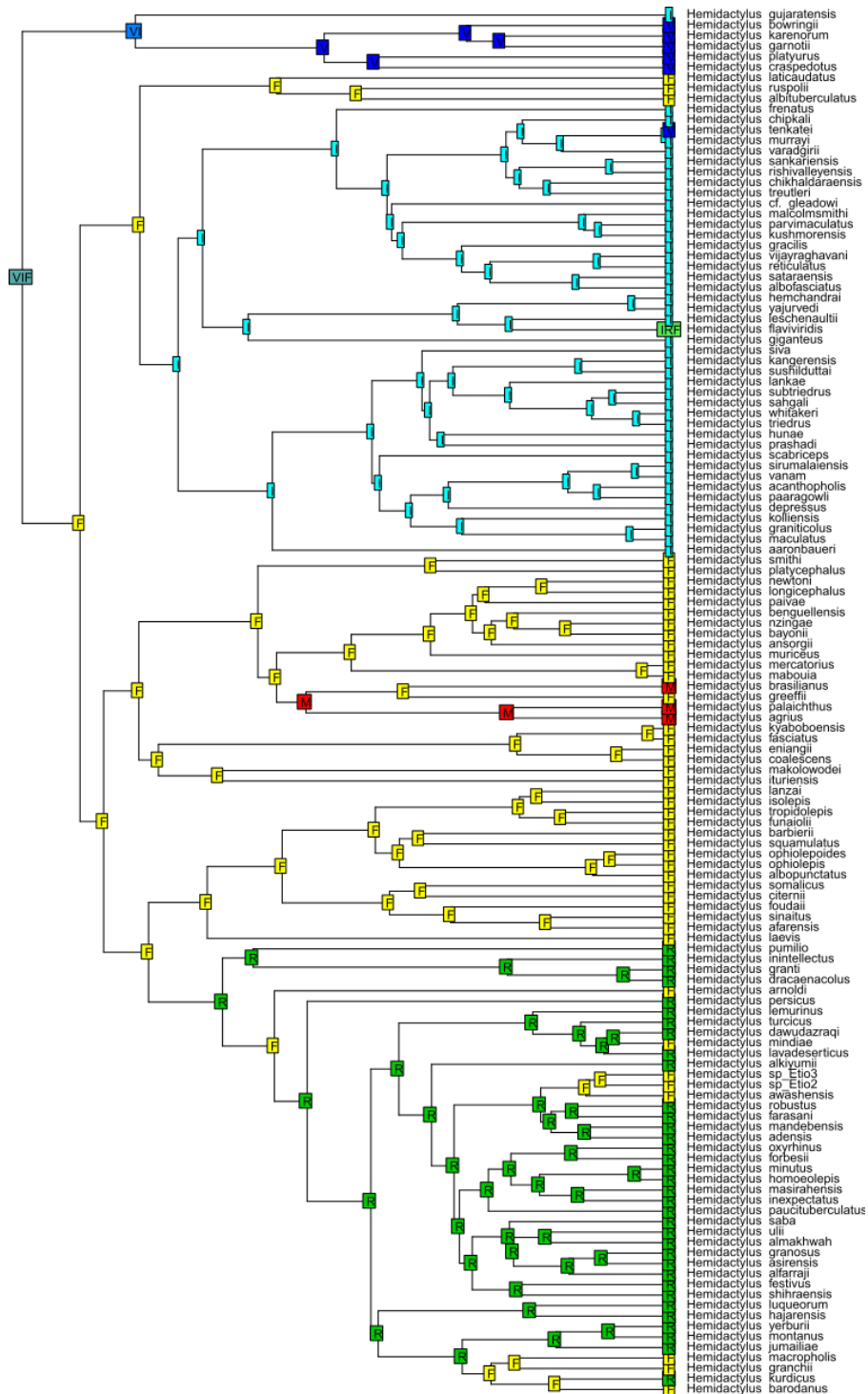
K diversifikaci druhů vyskytujících se v jihovýchodní Asii došlo podle získaných výsledků tamtéž. Pokud vezmeme tento klad jako celek, a to včetně *Hemidactylus gujaratensis* ze západní Indie, potom se možná oblast původu této skupiny rozšiřuje o indický subkontinent.

Velká skupina druhů vyskytujících se v Indii a jižní Asii má také jednotný původ v téže oblasti, kde jsou druhy v současnosti rozšířeny. Její sesterskou skupinou je ovšem trojice druhů z Afriky. Původ těchto dvou skupin dohromady se nepodařilo uspokojivě vyřešit a Afrika i indický subkontinent vycházejí se stejnou pravděpodobností. Rovněž k oddělení této skupiny od zbytku rodu mohlo dojít v těchto dvou oblastech.

Zbytek rodu *Hemidactylus* má zřetelně svůj původ v Africe. Toto platí i pro druhy v současnosti rozšířené v subsaharské Africe a pro druhy z oblasti afrického rohu patřící k aridnímu kladu. Pro čtveřici druhů *Hemidactylus brasilianus*, *H. greeffi*, *H. palaichthus* a *H. agrius* je možný společný původ v Africe i v Americe, poslední dva jmenované se potom rozdělily již na americkém kontinentu.

Pro skupinu druhů z Arabského poloostrova není původ zcela jasný. Mohlo se jednat o pravděpodobně severovýchodní Afriku i o samotný poloostrov. Po odštěpení *Hemidactylus arnoldi*

však diversifikace zbytku kladu proběhla v Arábii. *Hemidactylus awashensis* a dva dosud nepojmenované druhy z Etiopie pravděpodobně diversifikovaly až po příchodu společného předka zpět do Afriky. Stejná je i situace pro *Hemidactylus granchii*, *H. barodanus* a *H. macropholis*, i když zde nelze vyloučit ani arabský původ skupiny.



Obrázek 5 - Výsledek biogeografické ancestrální analýzy ukazující geografickou historii rodu. V (tmavě modrá) reprezentuje Jihovýchodní Asii, I (světle modrá) Indii, F (žlutá) Afriku, M (červená) Jižní Ameriku a R (zelená) Blízký východ včetně Sotkry.

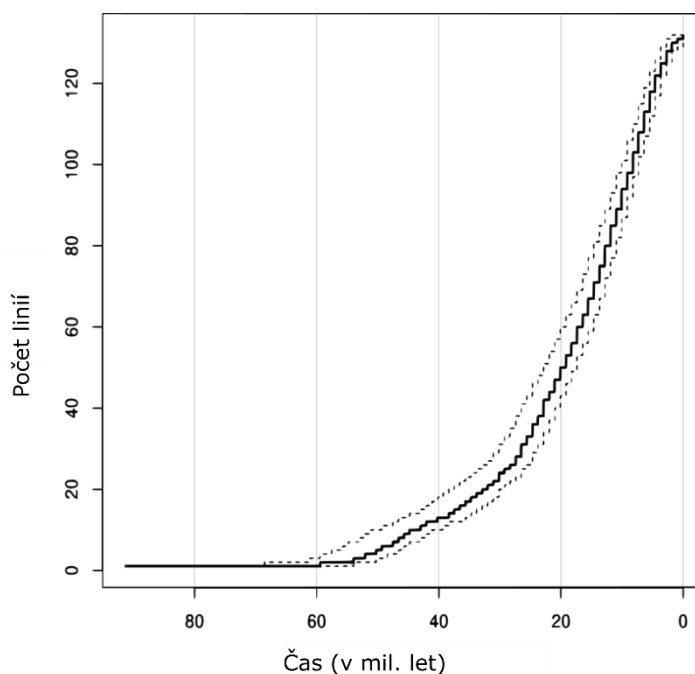


Ve skupině druhů ze subsaharské Afriky je diversifikace spíše nižší. Jediná skupina, dosahující vysokých hodnot, je klad obsahující druhy *Hemidactylus newtoni*, *H. longicephalus*, *H. paivae*, *H. benguelensis*, *H. nzingae* a *H. bayonii*. Jednotka obsahující druhy vyskytující se v Americe má míru diversifikace nízkou.

Ve skupině druhů aridního kladu vidíme nejvyšší míru diversifikace ze všech podjednotek rodu. Druhy vyskytující se v Africe k této skutečnosti významněji nepřispívají, míra diversifikace je zde obdobná jako u druhů ze subsaharské oblasti. Vyšší míry dosahují pouze *Hemidactylus ophiolepis*, *H. ophioleoides* a *H. albopunctatus* a také *H. lanzai*, *H. tropidolepis*, *H. tropidolepis* a *H. funaiolii*.

Naopak skupina druhů z Arabského poloostrova vykazuje po odštěpení samostatných linií *Hemidactylus arnoldi* a *H. persicus* diversifikaci konstantně vysokou. Výjimku zde tvoří pouze druhy *Hemidactylus alkiyumii*, *H. luqueorum*, *H. hajarensis*, *H. jumailiae* a *H. barodanus*.

Nárůst počtu linií nebyl uniformní. Zpočátku lze přibližně po dobu 35 milionů let pozorovat pomalý přírůstek nových taxonů. V tomto bodě nastává poměrně výrazná změna a počet nových linií začíná prudce stoupat. Tento poté nárůst pokračuje až téměř do současnosti. Tento rychlý nárůst byl opět poměrně rovnoměrný. Přejít mezi těmito dvěma fázemi diversifikace však není příliš prudký.

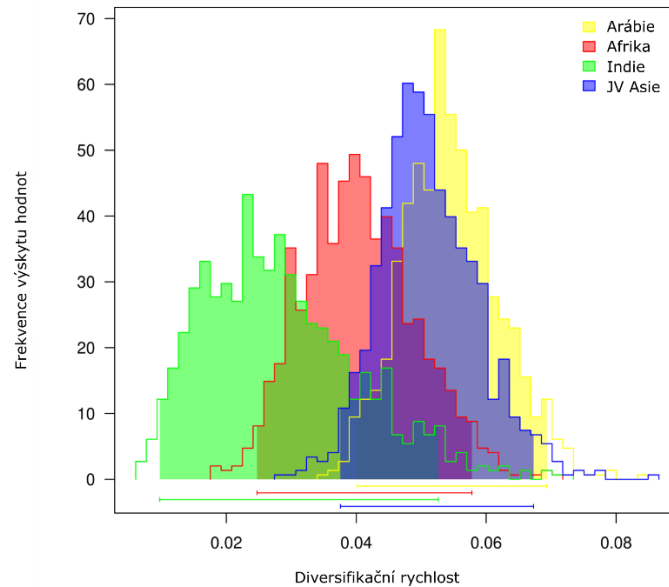


Obrázek 7 - Přírůstek linií rodu *Hemidactylus* v čase. Přerušované čáry představují 95% konfidenční intervaly

### 3.4.2 Analýza diversifikace v závislosti na areálu výskytu

Z grafu vyplývá, že nejvyšší míru diversifikace vykazují linie náležící do aridního kladu, její průměrná hodnota je zde 0,054 se směrodatnou odchylkou 0,007. Téměř stejně vysokou diversifikaci ovšem můžeme pozorovat i u linií indické radiace s průměrnou hodnotou 0,051 a odchylkou 0,008. O

něco nižší jsou hodnoty pro atlantský klad s druhy ze subsaharské Afriky a Jižní Ameriky. Zde hodnota diversifikační rychlosti dosahuje průměru 0,04 s odchylkou 0,008. Nejnižší míru diversifikace potom vykazují druhy z jihovýchodní Asie, kde je průměrná hodnota diversifikační rychlosti 0,03 s nejvyšší odchylkou 0,01.



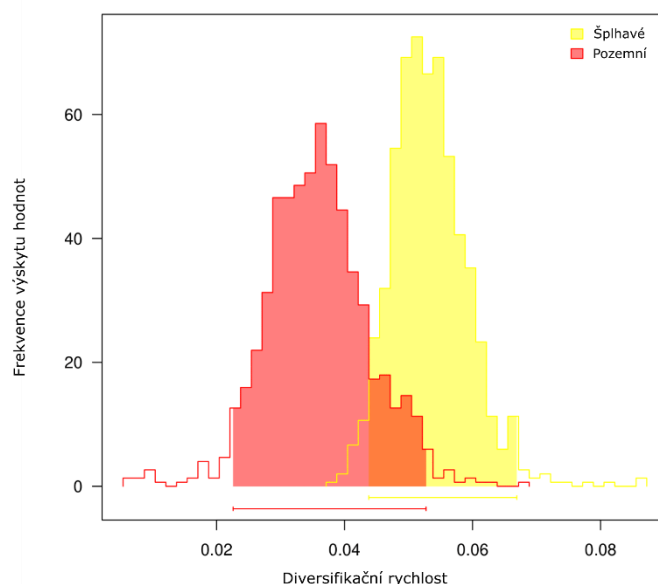
Obrázek 8 - Porovnání jednotlivých oblastí výskytu rodu *Hemidactylus* z hlediska diversifikační rychlosti

Je také nutné podotknout, že rozdíly mezi jednotlivými skupinami nejsou příliš velké. Aridní klad a indická radiace se v grafu téměř překrývají. Pro atlantský klad jsou hodnoty nižší, nicméně i tak se s prvními dvěma překrývá přibližně z poloviny. Druhy z jihovýchodní Asie se sice výrazně překrývají také, nicméně tato skupina má největší rozptyl hodnot a tvar grafu ukazuje spíše na nižší míru diversifikace, obzvláště ve srovnání s aridním a indickým kladem.

### 3.4.3 Analýza diversifikace v závislosti na způsobu života

V grafu jsou porovnány diversifikační rychlosti šplhavých a terestrických druhů. Jasně z něj vyplývá, že vyšší míru diversifikace vykazují šplhavé linie. Průměrná rychlost skupin je výrazně odlišná, její hodnota v analýze je pro šplhavé druhy 0,053 a pro pozemní 0,036. Hodnoty směrodatné odchylky jsou pro první případ 0,006 a pro druhý 0,008. Mezi oběma skupinami dochází pouze k malému překryvu.





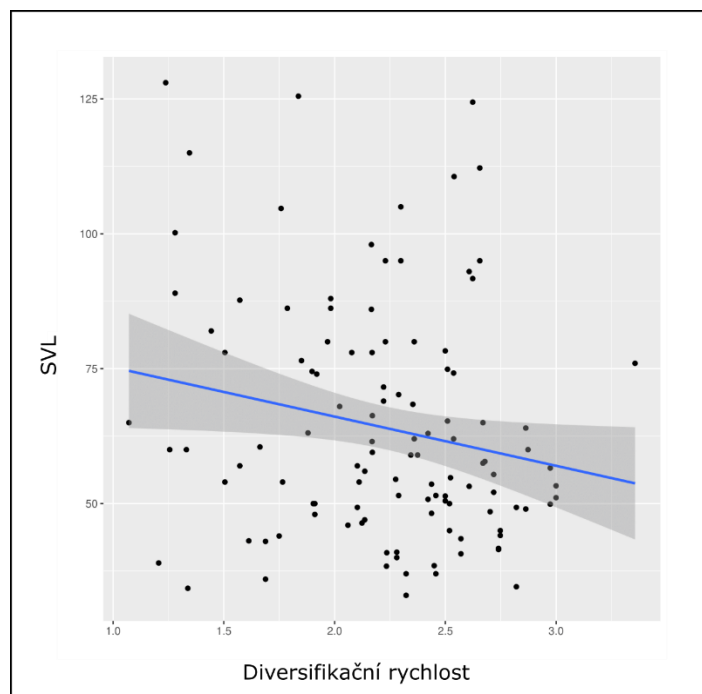
Obrázek 9 - Porovnání diversifikační rychlosti rodu *Hemidactylus* u jednotlivých životních strategií.

### 3.4.4 Závislost diversifikační rychlosti na tělesné velikosti

Z výsledků analýzy vyplývá, že tělesná velikost nemá na diversifikační rychlost téměř žádný vliv.  $R^2$  hodnota lineárního modelu činila pouze 0,03. P-hodnota experimentu byla také 0,03.

Vynesení tělesné velikosti zástupců na fylogenetický strom pomocí funkce contMap přináší zajímavější informace. Na první pohled je vidět, že v rámci rodu *Hemidactylus* došlo k několika přechodům k menší či větší tělesné velikosti, která je poté společná pro celou jednu podjednotku.

Prvním takovým případem je skupina druhů z příbuznosti *Hemidactylus prashadi* v rámci indické radiace. Devět jejích zástupců má nadprůměrnou tělesnou velikost. Zbylých pět druhů má velikost průměrnou. Celkově v této skupině nejsou žádné malé druhy. Mezi příslušníky rodu jde o unikátní situaci, neboť sem spadají všechny druhy se SVL delší než 100 mm s výjimkou *Hemidactylus makolowodei* a *H. giganteus*. Další jednotkou indického kladu, u které lze pozorovat tendenci ke změně tělesné velikosti, je skupina druhů sesterská k *Hemidactylus frenatus*. Zde je však přítomen opačný trend spíše k menší velikosti. Nejmenším zástupcem je *H. vijayraghavani*, který je zároveň jedním z nejmenších druhů rodu vůbec. Třetí podskupina, druhy z příbuznosti *H. flaviviridis*, mají velikost spíše průměrnou, i když mezi ně spadá i *H. giganteus*, čtvrtý největší zástupce rodu.

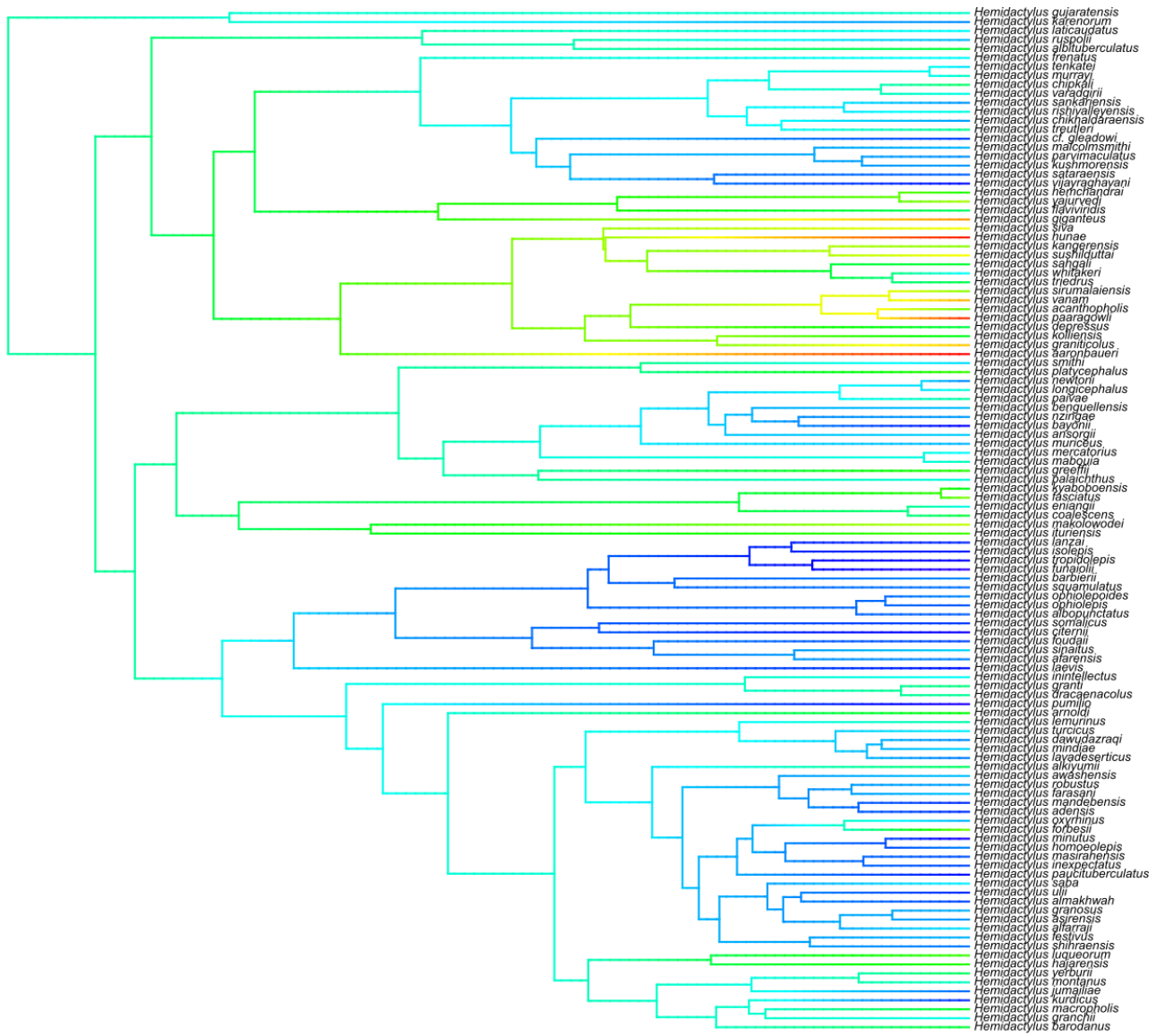


Obrázek 10 - Graf vztahu mezi SVL v mm (y) a diversifikační rychlostí (x).

V rámci afro-atlantského kladu lze pozorovat tendenci u mladších druhů k menší tělesné velikosti. Obzvláště patrná je u druhů z pobřeží guinejského zálivu, jako jsou např. *Hemidactylus muriceus*, *H. ansorgii*, *H. bayonii* či *H. nzingae*. Druhy z okolí *H. fasciatus* mají potom velikost spíše průměrnou. Výjimkou je již zmíněný *H. makolowodei* coby jediný zástupce rodu s velikostí nad 100 mm vyskytující se mimo Indii.

Uvnitř aridního kladu je také poměrně dobře patrný trend k malé velikosti. Extrémem je v tomto ohledu radiace druhů z oblasti Afrického rohu. Všichni zástupci zahrnutí v analýzách mají malou velikost, největší z nich, *Hemidactylus sinaitus*, dosahuje maximální SVL 57 mm. Nejmenším druhem je *H. funaiolii* s délkou pouze 33 mm. Tento druh je zároveň nejmenším z celého rodu. Africká podjednotka aridního kladu je na první pohled unikátní univerzální malou velikostí svých zástupců.

Druhy s menší velikostí se objevují i ve zbytku aridního kladu. Jednak jde o *Hemidactylus pumilio* ze Sokotry, který je mezi tamními druhy spíše výjimkou. Je to také druhý nejmenší zástupce rodu. Dále i v rámci arabské radiace převažují druhy s malou SVL, jedná se však o několik nezávislých linií a tendence tak není jednoznačná, jako je tomu u africké skupiny. Vyskytují se zde i druhy s poměrně značnou délkou, například *Hemidactylus forbesii* s maximální SVL 93 mm či *H. luqueorum* se SVL 88 mm. První jmenovaný druh přitom spadá do skupiny spíše menších druhů, ve které tvoří výjimku.



33

SVL

128

Obrázek 11 - Tělesná velikost (SVL) napříč fylogenetickým stromem rodu *Hemidactylus*

## 4. Diskuse

### 4.1 Fylogeneze rodu

*Dravidogecko anamallensis* byl dříve řazen do rodu *Hemidactylus*. Bansal a Karanth navrhli ve své práci z roku 2013, že se ve skutečnosti nejedná o člena tohoto rodu, ale o samostatnou linii existující již od pozdní křídy, a navrhli obnovení rodu *Dravidogecko* jako samostatné jednotky. Tento krok byl učiněn před třemi lety (Chaitanya, Giri, *et al.*, 2019). Výsledky získané v mojí práci také tento fakt potvrzují.

V rámci rodu *Hemidactylus* bylo nalezeno pět vnitřních kladů. Všechny mají vysokou podporu.

Prvním z těchto kladů je skupina druhů z jihovýchodní Asie. V návaznosti na předchozí publikace ji označuji jako klad Bowringii podle jejího člena, *Hemidactylus bowringii*. Existence této jednotky byla známá již poměrně dlouho, jistá ovšem nebyla její pozice v rámci rodu. Podle výsledků mých analýz nelze sice s jistotou určit její pozici, jisté ovšem je, že tvoří vnitřní skupinu v rámci indické radiace, jak bylo také navrhováno (Bansal and Karanth, 2010). Jedná se buď o skupinu sesterskou celému zbytku rodu *Hemidactylus*, jak napovídají výsledky bayesovské analýzy, nebo o skupinu sesterskou africkému a aridnímu kladu. Druhá možnost však nemá příliš vysokou podporu, bootstrap hodnota daného uzlu představuje 76.1.

Relativně novou jednotku představuje klad tvořený trojicí druhů *Hemidactylus laticaudatus*, *H. albituberculatus* a *H. ruspolii*. První dva jmenované druhy byly poprvé sekvenovány v této práci. Existence kladu v této podobě je překvapivá, neboť *H. laticaudatus* se vyskytuje ve východní Africe (vzorky pocházely z Etiopie) a *H. albituberculatus* naopak na západě kontinentu (vzorky pocházejí z Beninu). Názory představené v předchozích analýzách tomuto faktu odpovídají. V první studii rodu *Hemidactylus* z roku 2006 Carranza a Arnold uvádějí, že *H. ruspolii* a *H. laticaudatus*, pro které neměli k dispozici genetická data, mohou patřit do aridního kladu. *Hemidactylus albituberculatus* byl řazen do kladu *H. angulatus* (např. Ceriaco *et al.*, 2020). Je pravda, že *Hemidactylus ruspolii* byl jako příbuzný tomuto taxonu také určen již v minulosti (Šmíd, Carranza, *et al.*, 2013). Samotný *Hemidactylus angulatus* v mé práci zkoumán nebyl, nicméně je pravděpodobné, že výše uvedené tři druhy představují právě jeho eponymní klad. Pozice této skupiny není na základě mých analýz jistá. Obě možnosti, tedy že se jedná o sesterskou skupinu druhů z jižní Asie i že jde o skupinu sesterskou celému zbytku rodu, byly již navrženy v minulosti (Carranza and Arnold, 2006; Bansal and Karanth, 2010). Podpora obou možností je v mých výsledcích srovnatelná a vysoká – 0,98 v bayesovské analýze a 100/100 v analýze maximální věrohodnosti. Kromě tohoto umístění však v předchozích studiích vycházely i další možnosti, např. pozice mezi indickou radiací a dvojicí atlantského a aridního kladu ve Šmíd *et al.*, 2013. Vzhledem k takto komplikované historii umístění tohoto kladu se neodvážuji posoudit, zda je některá ze zde nalezených možností pravděpodobnější.

Indický klad byl v práci nalezen v téže podobě, v jaké byl znám již delší dobu. Jeho vnitřní struktura je tvořená třemi skupinami. Tyto odpovídají skupinám Prashadi, Flaviviridis a Brookii, jak byly popsány v minulosti (Agarwal *et al.*, 2019). Potvrzuje se, že se jedná o unikátní monofyletickou skupinu představující velmi úspěšnou a diversifikovanou radiaci.

Existence takzvaného Atlantského či Afro-Atlantského kladu byl v této práci také podpořena. Náleží sem většina druhů vyskytujících se v západní Africe. *Hemidactylus fasciatus* tvoří samostatnou podjednotku spolu s třemi dalšími druhy. Do jeho příbuznosti také spadá dvojice zde nově osekvenovaných druhů *Hemidactylus ituriensis* a *H. makolowodei*, čímž se potvrzuje domněnka vyslovená autory v práci Wagner, Leaché and Fujita, 2014. Druhá velká skupina druhů ze subsaharské Afriky svojí strukturou poměrně dobře odpovídá předchozím výzkumům (např. Ceriaco *et al.*, 2020). Existují rozdíly v umístění některých druhů, např. *Hemidactylus muriceus* či *H. ansorgii*, nicméně celková stavba tohoto kladu je stejná.

Aridní klad byl také nalezen v podobě velmi podobné předchozím výsledkům. Jedinou větší změnou je pozice *Hemidactylus pumilio*, který v analýze maximální věrohodnosti netvoří společný klad s ostatními druhy ze Sokotry, tedy *H. inintellectus*, *H. dracaenacolus* a *H. granti*, ale samostatnou větev odštěpenou od zbytku aridního kladu až po nich. Podpora tohoto uspořádání je nicméně nízká. Tato situace je pravděpodobně dána tím, že pro tyto druhy nebyly k dispozici sekvence všech studovaných genů (viz příloha 2). Do aridního kladu spadají nově osekvenované taxony *Hemidactylus tropidolepis* a *H. arnoldi*. První druh patří do africké skupiny aridního kladu. *Hemidactylus arnoldi* je poněkud překvapivě první odštěpenou linií po oddělení arabské části kladu a druhů z ostrova Sokotra, přestože se vyskytuje v oblasti afrického rohu.

Všech pět uvedených kladů má v obou analýzách velmi vysokou podporu.

## 4.2 Časová kalibrace

Pro základ časové kalibrace byla vybrána práce Tejero-Cicuéndez *et al.*, 2021, v níž byl z rodu *Hemidactylus* zahrnut aridní klad. Kromě něj bylo zkoumáno 24 dalších taxonů napříč skupinou Squamata. Časy divergence určitých podjednotek rodu byly zkoumány v několika dalších studiích, např. vznik indického kladu v práci Lajmi and Karanth, 2020, či oddělení jednotlivých podskupin aridního kladu v Šmíd *et al.*, 2013. První práce však ve svém odhadu vycházela z celkem čtyř divergencí jiných rodů (konkrétně *Sphaerodactylus*, *Pygopus*, *Lialis*, *Woodworthia*, *Oedura* a *Phelsuma*) a také datace fosilie rodu *Cretaceogekko*, druhá potom vycházela z molekulárních hodin. Použitá studie oproti tomu kombinuje kalibrační body získané z předešlých prací, datace fosilií a datace biogeografických událostí. Celkově také zahrnuje výrazně větší počet těchto bodů, celkem 21. Byla tak vyhodnocena jako nejvhodnější referenční bod k provedení časové kalibrace.

Nalezená doba vzniku rodu *Hemidactylus* oddělením od nejbližšího příbuzného rodu *Dravidogekko* velmi přesně odpovídá době zjištěné ve studii Bansal and Karanth, 2013, která

poukázala na odlišnost těchto dvou linií a položila základ pro pozdější obnovení druhého rodu. V ní vyšla jako nejpravděpodobnější bod oddělení taxonů doba před 68,9 miliony let s konfidenčním intervalem 45,15-92,65 mil. let.

Nezdá se, že by existovalo jediné časové období, ve kterém by probíhala diversifikace napříč celým rodem *Hemidactylus*. Spíše platí, že jednotlivé klady diversifikovaly nezávisle.

Aridní klad má poměrně starý původ před cca 47 mil. let. Hlavní okamžiky rozdělení na africkou, sokoterskou a arabskou radiaci a jejich korespondence otevírání Rudého moře byly již diskutovány v minulosti (Šmíd, Carranza, *et al.*, 2013). Hlavní příčinou jeho současné bohatosti se zdá být diversifikace druhů v oblasti Arábie. K této události došlo v období před cca 15-5 miliony let. Tento interval odpovídá přechodu od relativně teplého a stabilního do chladného a suchého klimatu ve středním miocénu a následnému postupnému pokračování tohoto trendu (Zachos *et al.*, 2001). Za hranicí 5 milionů let následoval další, prudší propad globálních teplot vyúsťující v cyklus glaciálů. Za touto hranicí také diversifikace aridního kladu přestává. Středněmiocenní ochlazení bylo jako možná příčina diversifikace v rámci rodu *Hemidactylus* již navržena pro indický klad v Lajmi and Karanth, 2020. Je zajímavé, že u této skupiny v dané době k výraznějšímu nárůstu diversity nedošlo, což podporuje myšlenku, že jednotlivé klady sledovaly odlišné evoluční trajektorie.

Stejná práce se zabývala také vlivem podobné změny klimatu spojené s aridifikací na přelomu eocénu a oligocénu před cca 34 miliony let. V jejích výsledcích vyšla dobrá shoda mezi ní a počátkem diversifikace indických skupin rodu *Hemidactylus*. Moje práce však tuto hypotézu výrazněji nepodporuje. Indický klad se zde začíná dělit o poznání dříve. V době klimatického přechodu začínají diversifikovat dvě z jeho tří hlavních podjednotek, skupina druhů z příbuznosti *Hemidactylus flaviviridis* (před 33,2 mil. let) a z příbuznosti *H. frenatus* (před 34,4 mil. let). Třetí skupina druhů okolo *Hemidactylus prashadi* je však starší a začíná se štěpit již před 39,4 mil. let. Ani ve zbytku rodu nelze v tomto období pozorovat větší nárůst počtu linií. Jediná významnější událost je začínající štěpení kladu *Hemidactylus angulatus* reprezentovaného *H. albituberculatus*, *H. laticaudatus* a *H. ruspolii*. Vzhledem k minimální diversitě této skupiny však nelze mluvit o tom, že by změna klimatu na přelomu eocénu a oligocénu měla větší vliv na diversifikaci rodu jako celku.

V ostatních kladech takto výraznou vlnu diversifikace pozorovat nelze. Druhy ze subsaharské Afriky diversifikovaly s podobnou intenzitou po celou dobu existence kladu. Výjimku tvoří druhy z příbuznosti *Hemidactylus fasciatus*, jejichž linie po vzniku před cca 46 miliony let zůstala dlouho stabilní a k výraznějšímu nárůstu došlo až relativně nedávno počínaje před 14,3 mil. let. Jak bylo již diskutováno v minulosti, tento fakt souvisí pravděpodobně s postupným nástupem glaciálního klimatu a z toho vyplývající fragmentace prostředí, ve kterém se tyto gekoni vyskytují (Wagner, Leaché and Fujita, 2014).

### 4.3 Biogeografická ancestrální analýza

V biogeografické analýze se nepodařilo získat jednoznačné výsledky pro většinu hlavních ancestrálních uzlů. Výsledky spíše nastiňují možnosti, kde k těmto štěpným událostem mohlo dojít.

Jediný z hlavních uzlů uvnitř rodu *Hemidactylus*, u kterého byl jeho geografický původ určen s jistotou, je bod rozdělení aridního a atlantského kladu v Africe. Bližší specifikace areálu nebyly v analýze definovány, a proto nelze určit, ve které části kontinentu k této události došlo. Nejedná se o příliš překvapivé zjištění vzhledem k faktu, že velká většina druhů atlantského kladu je v Africe rozšířena i v současnosti a první odštěpenou skupinu aridního kladu představují také druhy z oblasti afrického rohu.

Zajímavý posun v interpretaci biogeografické historie aridního kladu může přinést druh *Hemidactylus arnoldi*, který byl poprvé geneticky zkoumán v této práci a který se odděluje na bázi radiace arabských druhů. Tento druh se přitom vyskytuje v Africe. V předchozích studiích byla biogeografie kladu po oddělení skupiny afrických druhů vysvětlována oddělením Sokotry od arabské pevniny a původ druhů z těchto oblastí kladen také tam (Šmíd, Carranza, *et al.*, 2013). Nové zjištění pozice *H. arnoldi* otevírá možnost afrického původu těchto skupin s nezávislým rozšířením na Sokotru a do Arábie. V kalibrovaném stromě původ sokoterských druhů opravdu vychází jako starší, než je oddělení ostrova od pevniny, což by vylučovalo tuto událost jako příčinu rozdělení kladu. Vzhledem k neúplnému zastoupení studovaných genů pro druhy ze Sokotry je nicméně třeba považovat tento výsledek za nepříliš spolehlivý. Na druhou stranu je v případě *H. arnoldi* třeba vzít v potaz, že disperze jednotlivých linií z Arabského poloostrova zpět do Afriky nejsou v této skupině neobvyklým jevem. To spolu s faktem, že další oddělená linie z arabské radiace je *H. persicus* s extrémně východním rozšířením, považují za indicii podporující spíše možnost, že *Hemidactylus arnoldi* představuje případ zpětného přechodu z Arabského poloostrova do Afriky a sokoterské druhy a arabská radiace mají svůj původ v Arábii.

Ve druhé části rodu *Hemidactylus* u převážně asijských skupin je situace složitější. Klad *H. angulatus* a indická radiace představují sesterské skupiny, jejichž společný původ může ležet v Indii nebo v Africe. Vzhledem k původu zbytku rodu rovněž v Africe, jak bylo diskutováno výše, by se jevila jako nejpravděpodobnější disperze předka indických druhů do Asie přes tehdy severně migrující indický subkontinent. Problém pro přijetí tohoto scénáře ovšem představuje pozice kladu *Hemidactylus bowringii* z východní Asie na bázi celého rodu. Tento fakt se naopak zdá naznačovat asijský původ celého rodu. Jeho zástupci by tak migrovali směrem na západ s disperzí na indický subkontinent, přesunem předka kladu *H. angulatus* do Afriky a také nezávislou kolonizací tohoto kontinentu předky aridního a atlantského kladu.

Při studiu těchto přesunů a původu taxonů je neocenitelnou pomůckou pohled na geologickou minulost planety. V tomto případě klíčovým místem byla oblast Indického oceánu. Dominantní událostí v tomto regionu byl rozpad Gondwany a následný přesun Indického subkontinentu směrem od Afriky na sever směrem k Eurasii. K tomuto rozpadu došlo před cca 150 miliony let a k dokončení

přesunu subkontinentu potom před cca 43 mil. let (Seton *et al.*, 2012). Další geologické události, ke kterým v tomto regionu došlo, se týkaly Afriky a Arabského poloostrova. Tyto dvě jednotky zůstávaly spojeny až do doby před cca 30 mil. let, kdy se začalo otevírat Rudé moře (Bosworth, Huchon and McClay, 2005). Následovala poměrně dynamická fáze s opakovanými propojeními a odděleními těchto jednotek (Redfield, Wheeler and Often, 2003). K trvalému propojení Arábie s Asií došlo před 14 miliony let (Bosworth, Huchon and McClay, 2005).

Všechny výše popsané události mohly mít na rozšíření rodu *Hemidactylus* vliv. K oddělení asijského kladu *H. bowringii* došlo dle kalibrovaného stromu před cca 60 miliony let, indická radiace a africký klad *H. angulatus* se poté rozdělily před 51 mil. let. Obě události jsou výrazně mladší než oddělení Indického subkontinentu od zbytku Gondwany. V tomto období již byl na konci svého driftu na sever, přičemž ke kontaktu s Eurasií došlo cca před 55 miliony let (Seton *et al.*, 2012). Následkem tohoto střetu bylo usnadnění migrace druhů mezi těmito celky. Na druhou stranu, Indický subkontinent a Afro-Arabskou pevninu odděloval v té době již velmi široký pás oceánu. Přesun druhů mezi těmito pevninskými celky byl tak obtížnější. Přesto je z fylogenetického stromu patrné, že k přesunu muselo dojít minimálně dvakrát. V případě afrického původu rodu se museli do Asie nezávisle přesunout předkové kladu *H. bowringii* a indické radiace, v případě asijského původu potom naopak nastala migrace kladu *H. angulatus* a předka atlantského a aridního kladu. Pozdější nezávislé disperze některých druhů přes Atlantik však poukazují na dobrou schopnost zástupců rodu *Hemidactylus* přečkat cestu přes otevřený oceán a obsazovat vzdálené oblasti. Zdá se, že tuto schopnost měli již na samém počátku rodu.

Kromě topologie stromu vlastního rodu může vzhled do otázky jeho původu přinést také jeho zasazení do širšího kontextu a pohled na jeho nejbližší příbuzné taxony. V tomto případě takový pohled naznačuje jednoznačně asijský původ rodu *Hemidactylus*. Rod *Dravidogecko* je rozšířen v jižní Indii v pohoří Západní Ghát (Chaitanya, Giri, *et al.*, 2019). Rod *Cyrtodactylus* je potom rozšířen ve velké oblasti zahrnující Indii, jihovýchodní Asii a okrajově i Austrálii (Grismer *et al.*, 2022). Nedávná studie zabývající se biogeografií tohoto rodu však ukázala, že má svůj původ také na indickém subkontinentu v oblasti Himálaje (Grismer *et al.*, 2022). Tyto okolnosti tak ukazují na možný původ rodu *Hemidactylus* v Indii.

Ve světle těchto faktů se stávají zajímavými vztahy v rámci kladu *Hemidactylus bowringii* coby nejstarší oddělené skupiny rodu. Jeho zástupci se vyskytují ve východní a Jihovýchodní Asii. *Hemidactylus gujaratensis*, který představuje první odštěpenou linii tohoto kladu, se však vyskytuje v západní Indii, což je fakt, který mnohé výzkumníky zaskočil již v minulosti (Lajmi *et al.*, 2018). V kombinaci s výše popsaným rozšířením sesterských taxonů rodu *Hemidactylus* se tak tato okolnost zdá dále podporovat jeho indický původ.

Je také potřeba krátce zmínit strom získaný pomocí metody maximální věrohodnosti vzhledem k jeho odlišné topologii. Zde tvoří nejstarší oddělenou skupinu klad *Hemidactylus angulatus*, čímž se pravděpodobnost spíše afrického původu rodu zvyšuje. Je ovšem pravda, že tato topologie nemá ve



stromě výraznější podporu (bootstrap 85.2) a nelze tak tomuto scénáři přikládat příliš vysokou váhu. Následovalo by oddělení a přesun předka indické radiace přes moře na Indický subkontinent. Další událostí by bylo oddělení předka kladu *H. bowringii* a další přesun na východ do Asie. Oddělení atlantského a aridního kladu by bylo již událostí probíhající výlučně na africkém kontinentu. Tento fylogenetický strom však nebylo možné v ancestrální analýze použít, a proto všechny výše popsané scénáře představují pouhé dohady.

S určitostí nelze geografickou oblast původu rodu *Hemidactylus* ze získaných výsledků vyvodit. Jako nejpravděpodobnější se ve světle všech okolností jeví Indický subkontinent, vyloučit ovšem nelze ani původ v Africe. Každopádně však výsledky ukazují, že po svém vzniku byli zástupci rodu schopni rychle expandovat a šířit se do vzdálených oblastí, a že již před cca 50 miliony se vyskytovali ve všech hlavních oblastech, kde jsou rozšířeni i v současnosti. Rovněž poukazují na dynamickou schopnost migrace taxonů mezi indickým subkontinentem a Afrikou.

## 4.4 Diversifikační analýzy

### 4.4.1 Analýza diversifikace v závislosti na životní strategii

Ukázalo se, že se diversifikační rychlost jednotlivých linií liší na základě toho, zda se jedná o pozemní nebo šplhavé druhy. U šplhavých druhů se dá předpokládat, že budou více vázány na konkrétní lokalitu a v rámci svého areálu rozšířeny spíše ostrůvkovitě. Omezená možnost disperze a komunikace mezi jednotlivými lokalitami podporuje hromadění genetických odlišností a vede k vyšší diversifikační rychlosti. Oproti tomu druhy vyskytující se v otevřeném prostředí a žijící na zemi budou mít spíše spojitý areál v rámci kterého bude intenzivnější genový tok. Populace tak bude geneticky homogenní a rychlost tvorby nových druhů nižší. Získané výsledky tuto hypotézu poměrně silně podporují.

Zajímavý je ovšem pohled na jednotlivé klady rodu *Hemidactylus* a zastoupení pozemních a šplhavých linií v nich. Pokud pozemní linie diversifikují pomaleji, dá se očekávat, že jejich zastoupení bude nižší a převažovat budou druhy šplhavé. V rámci indické radiace, která je druhou nejpočetněji zastoupenou skupinou v této studii, poměr životních strategií této myšlenky odpovídá. Ze 46 druhů studovaných v této práci je 28 šplhavých a 13 pozemních, šplhavé druhy tak tvoří přibližně dvě třetiny indických taxonů. Další dva druhy mají nesespecializovaný způsob života a pro tři druhy se informace nepodařilo získat.

Ještě více patrný je rozdíl v počtu linií v rámci atlantského kladu. Pozemní druhy jsou zde 2, což představuje pouze cca 14 % studované diversity. Šplhavých taxonů je potom 12. Je pravda, že v této skupině je více druhů, které nebyly do analýzy zahrnuty než v indickém kladu, takže tento nepoměr ve skutečnosti nemusí být tak výrazný. Konkrétně má jeden druh způsob života nesespecifický a pro osm druhů nejsou informace k dispozici. I kdyby však všechny z těchto osmi druhů byly výhradně pozemní, pořád budou šplhavé druhy převažovat. Vzhledem ke stejné oblasti výskytu těchto

druhů jako těch se známými životními strategiemi a z toho vyplývající podobnosti jejich prostředí nevidím důvod, proč by měl poměr jejich životních strategií být výrazně vychýlen. I v atlantském kladu je tak s velkou pravděpodobností výrazně více šplhavých než pozemních linií.

Pro dva menší klady, tedy klad *Hemidactylus bowringii* a klad *H. angulatus* nedovoluje jejich nízká diversita formulovat závěry. V rámci první jmenované jednotky jsou dva druhy šplhavé, dva druhy terestrické a dva generalistické. V rámci kladu *H. angulatus* je potom každá strategie zastoupena jedním druhem.

V poslední podskupině rodu *Hemidactylus*, tedy v aridním kladu, je situace odlišná. Jedná se přitom o nejdiversifikovanější studovanou skupinu s 58 zástupci zahrnutými v analýze. Z nich je však 18 šplhavých a 25 pozemních, což z aridního kladu dělá jedinou podskupinu, kde převažují terestrické linie. Poměrně výrazná část jsou také generalisté, kterých je 12. Informace chybí pouze pro tři druhy. Tento poměr životních strategií je unikátní a odporuje předpokladu, že rychleji diversifikujících šplhavých linií bude více. Zdá se tedy, že v jeho případě za úspěšností šplhavý způsob života nestojí. Ještě překvapivější je toto zjištění vzhledem k tomu, že aridní klad je skupinou s nejvyšší mírou diversifikace ze všech kladů rodu *Hemidactylus*

Pokud ovšem vezmeme rod jako celek, je závislost diversifikace na způsobu života zástupců dobře podpořena a s velkou pravděpodobností se jedná o zásadní faktor stojící za jeho diversitou. Poměr strategií v aridním kladu přesto ukazuje, že toto pravidlo není univerzální a dále podporuje myšlenku, že jednotlivé klady rodu reagovaly na odlišné evoluční podněty.

Velmi zajímavé jsou tyto výsledky ve světle předchozích studií o opakovaném vývoji adhezivních polštářků ve skupině Gekkota (Gamble *et al.*, 2012; Hagey *et al.*, 2017; Russell and Gamble, 2019). Ačkoliv se jejich výsledky v celkovém pohledu odlišují, pravděpodobnost nezávislého vývinu adhezivních polštářků právě u rodu *Hemidactylus* vyšla jako poměrně vysoká (33% ze získaných rekonstrukcí) i ve studii, která jinak preferovala jediný společný původ tohoto znaku (Hagey *et al.*, 2017). Je tedy možné, že zisk adhezivních polštářků byl klíčovou preadaptací umožňující diversifikaci rodu. Následné dílčí radiace pozemních druhů potom mohly být reakcemi na další události, například na aridifikaci klimatu, jak bylo ukázáno u části indického kladu (Lajmi, Verma and Karanth, 2020).

#### 4.4.2 Analýza diversifikace v závislosti na areálu rozšíření

Ihned na začátku je nutné zmínit, že Amerika do této analýzy nebyla zahrnuta jako samostatná oblast. Vyskytují se v ní jen tři druhy rodu *Hemidactylus*, což je příliš malý počet v porovnání s ostatními skupinami.

Ve výsledcích analýzy je patrné, že ačkoliv se jednotlivé oblasti v diversifikační rychlosti liší, není zde žádná oblast, která by vynikala. Nezdá se tedy, že by nějaká oblast poskytla rozšiřujícím se zástupcům rodu mimořádně vhodné životní podmínky, které by vedly k jeho diversifikaci. Na druhou

stranu, většina současné diversity rodu vyvstala až dlouho po obsazení jednotlivých částí areálu a lze tedy vyvodit, že kolonizace jako taková za ní nestála. U recentnějších disperzí, jako například přechodu rodu přes Atlantik, také žádný prudký nárůst nepozorujeme. Tato skutečnost ovšem může být dána kupříkladu obsazeností nik v nově kolonizovaném území jinými skupinami. U kladu *H. bowringii* může být příčinnou podobná okolnost, protože v době jeho rozdělování v jihovýchodní Asii ve stejné době docházelo ve stejných oblastech k diversifikaci příbuzného rodu *Cyrtodactylus* (Grismer *et al.*, 2021). Je proto možné, že tento rod byl v kompetici úspěšnější a zabránil většímu rozšíření zástupců rodu *Hemidactylus* v tomto regionu.

#### 4.4.3 Analýza diversifikace v závislosti na velikosti

Tělesná velikost nehraje v rychlosti diversifikace výraznější roli. Zdá se tak, že se v jejím případě opravdu jedná o nezávislé adaptace jednotlivých druhů na jejich prostředí, které nesouvisí s diversifikací. Tomu by nasvědčoval i fakt, že některé linie získaly svoji velikost až po hlavní vlně diversifikace svého mateřského kladu, zatímco jinde je patrné zachování dané tělesné velikosti u víceméně všech zástupců určité skupiny. Nepřímým důkazem může být i to, že relativně velcí zástupci indické radiace z příbuznosti *Hemidactylus prashadi* dosahují podobné diversity, jako malé druhy z oblasti Afrického rohu.

Zajímavým postřehem je, že na zemi žijící druhy mají obecně výrazně menší tělesnou velikost než druhy šplhavé. K tomuto vztahu nebyla provedena žádná analýza, pouze vyplývá z nashromážděných dat. Rozdíl je nicméně markantní (viz. příloha 9).

## 5. Závěr

Fylogeneze rodu zůstává velmi podobná té, která byla navržena na začátku zkoumání. Je zde přítomno pět základních, statisticky velmi dobře podpořených kladů. Prvním z nich je Indický klad. Sem spadají druhy vyskytující se v Indii a na Srí Lance. Tato skupina představuje druhou nejbohatší jednotku rodu. Dalším ze základních skupin je aridní klad. Tato nejpočetnější skupina zahrnuje druhy vyskytující se v suchých oblastech Afrického rohu a Arabského poloostrova s mírným přesahem do oblasti Středomoří a na východ do Íránu. Sesterskou jednotku aridního kladu tvoří Afro-Atlantský klad. Sem náleží druhy vyskytující se v subsaharské Africe a na ostrovech v Guinejském zálivu. Také tento klad zahrnuje transatlantické migranty rozšířené v Jižní Americe a na Kapverdách.

Tuto trojici hlavních kladů doplňují dvě menší jednotky. První je klad *H. angulatus* zahrnující několik druhů vyskytujících se napříč Afrikou včetně v této práci poprvé geneticky zkoumaných *Hemidactylus laticaudatus* a *H. albituberculatus*. Druhým malým kladem je klad *H. bowringii*. Tato skupina byla původně považována za součást Indického kladu, postupně však byla odhalena její nezávislá pozice, potvrzená v této práci. Spadají do ní druhy z jihovýchodní a východní Asie a jeden druh z Indie.

Pozice kladů vůči sobě není vždy spolehlivě rozřešena. Aridní a Afro-Atlantský klad tvoří sesterskou dvojici, Indický klad je poté sesterský této jednotce. Toto uspořádání bylo nalezeno ve všech provedených analýzách. Pozice obou menších skupin však není jistá.

Biogeografická minulost rodu také nebyla vždy získána s jistotou. Toto platí obzvláště pro starší štěpné události. I tak však lze na původ rodu a pohyby předků jednotlivých skupin usuzovat. Jako nejpravděpodobnější se jeví vznik rodu na Indickém subkontinentu odštěpením od předků asijských rodů *Dravidogecko* a *Cyrtodactylus* s následnou nezávislou disperzí předků kladu *H. angulatus* a dvojice aridní/Afro-Atlantský klad přes moře do Afriky. Klad *H. bowringii* se po spojení Indie s Eurasií přesunul do východní a jihovýchodní části Asie. Je zde ovšem také možnost afrického původu rodu s přechodem předka Indického kladu a kladu *H. bowringii* do Asie.

Evoluční analýzy odhalily, že ze studovaných znaků má největší vliv na diversifikační rychlost způsob života daného taxonu. Terestrické druhy mají obecně nižší diversifikační rychlost než druhy šplhavé. Tuto skutečnost vysvětlují užší vazbou šplhavých druhů na konkrétní stanoviště a z toho plynoucí větší fragmentaritou areálu. Tato fragmentarita vede k nižšímu genovému toku, rychlejšímu hromadění genetických změn a v důsledku tedy k snazší speciaci. Na druhou stranu, v rámci rodu existují i jednotky s vysokou diversitou, v nichž převládají druhy terestrické. Areál výskytu příliš velký vliv na diversitu nemá. Jednotlivé studované oblasti se v diversifikační rychlosti odlišují, rozdíl však nejsou významné. Podobně také tělesná velikost nemá na diversifikační rychlost větší vliv. Je zajímavé, že terestrické druhy mají obecně tendenci být menší, zatímco druhy šplhavé dosahují větších velikostí. Zdá se však, že tělesná velikost je spíše odpověď konkrétních linií na podmínky jejich prostředí po diversifikaci než faktor tuto diversifikaci spouštějící.

Nedostatečná podpora uzlů ve fylogenetickém stromě je problém, který provází studium rodu *Hemidactylus* po celou dobu. I v této práci nebyly některé podpořeny. Tento problém byl téměř jistě způsoben nedostatečným zastoupením genů pro některé taxony. Doplněním těchto chybějících genů by bylo pravděpodobně možné získat ještě robustnější výsledky, než se podařilo zde. Alternativou by byla volba některých odlišných markerů, které by rovněž mohly vést k lepší podpoře uzlů.

Pro biogeografickou analýzu by bylo možné použít konkrétnější oblasti než ty, které byly použity v této práci. Místo oblasti „Afrika“ tak například rozdělit tento kontinent na části jako Africký roh, Guinejský záliv, západní Afrika a podobně. Stejný postup i u ostatních částí areálu by nejen mohl ukázat konkrétní šíření rodu v jednotlivých oblastech, ale také dále osvětlit možnou oblast původu rodu. Podobný postup už byl využit u příbuzného rodu *Cyrtodactylus*.

Z hlediska diversifikace by bylo zajímavé prozkoumat konkrétnější oblasti vzhledem k tomu, že se zdá, že každá má poněkud odlišnou evoluční minulost. Taková analýza již byla provedena v případě Indického kladu, ale bylo by vhodné zaměřit se kupříkladu na relativně recentní diversifikaci rodu v Arábii. Také by bylo zajímavé v případě méně diversifikovaných skupin porovnat jejich vývoj s ostatními ekologicky obdobnými taxony v oblasti a pokusit se zjistit, zda tato kompetice nemohla stát za nízkou diversitou rodu v oblasti. Takový postup by šel uskutečnit například v případě skupiny *H. bowringii* a rodu *Cyrtodactylus* v Jihovýchodní Asii.

## 6. Seznam literatury

Agarwal, I. *et al.* (2019) ‘An expanded ND2 phylogeny of the brookii and prashadi groups with the description of three new Indian *Hemidactylus* Oken (Squamata: Gekkonidae)’, *Zootaxa*, 4619(3), pp. 431–458. doi: 10.11646/zootaxa.4619.3.2.

Agarwal, I., Giri, V. B. and Bauer, A. M. (2011) ‘A new cryptic rock-dwelling *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from south India’, *Zootaxa*, (2765), pp. 21–37. doi: 10.11646/zootaxa.2765.1.2.

Agarwal, I., Giri, V. B. and Bauer, A. M. (2018) ‘On the Status of *Cyrtodactylus malcolmsmithi* (Constable, 1949)’, *Breviora*, 557(1), pp. 1–11. doi: 10.3099/mcz41.1.

Agarwal, I., Thackeray, T. and Khandekar, A. (2020) ‘Geckos in the granite: Two new geckos (Squamata: Gekkonidae) from rocky, scrub habitats in Rishi Valley, Andhra Pradesh, India’, *Zootaxa*, 4838(4), pp. 451–474. doi: 10.11646/zootaxa.4838.4.1.

Arnold, E. N. *et al.* (2008) ‘Systematics, biogeography and evolution of the endemic *Hemidactylus* geckos (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) of the Cape Verde Islands: Based on morphology and mitochondrial and nuclear DNA sequences’, *Zoologica Scripta*, 37(6), pp. 619–636. doi: 10.1111/j.1463-6409.2008.00351.x.

Baha El Din, S. M. (2005) ‘An overview of egyptian species of *Hemidactylus* (Gekkonidae), with the description of a new species from the high mountains of south Sinai’, *Zoology in the Middle East*, 34(1), pp. 11–26. doi: 10.1080/09397140.2005.10638078.

Bansal, R. and Karanth, K. P. (2010) ‘Molecular phylogeny of *Hemidactylus* geckos (Squamata: Gekkonidae) of the Indian subcontinent reveals a unique Indian radiation and an Indian origin of Asian house geckos’, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57(1), pp. 459–465. doi: 10.1016/j.ympev.2010.06.008.

Bansal, R. and Karanth, K. P. (2013) ‘Phylogenetic Analysis and Molecular Dating Suggest That *Hemidactylus anamallensis* Is Not a Member of the Hemidactylus Radiation and Has an Ancient Late Cretaceous Origin’, *PLoS ONE*, 8(5). doi: 10.1371/journal.pone.0060615.

Batuwita, S. and Pethiyagoda, R. (2012) ‘Rediscovery of the Sri Lankan “house gecko” *Hemidactylus pieresii* Kelaart (Reptilia: Gekkonidae) with a redescription of *Hemidactylus depressus* Gray’, *Zootaxa*, 30(3359), pp. 17–30. doi: 10.11646/zootaxa.3359.1.2.

Bauer, A. M. *et al.* (2006) ‘New species of *Hemidactylus* (squamata: Gekkonidae) from Cameroon’, *Journal of the Herpetological Association of Africa*, 55(2), pp. 83–93. doi: 10.1080/21564574.2006.9635542.

- Bauer, A. M. *et al.* (2010) 'South Asia supports a major endemic radiation of *Hemidactylus* geckos', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57(1), pp. 343–352. doi: 10.1016/j.ympev.2010.06.014.
- Bauer, A. M. *et al.* (2021) 'A New Species of Ground-Dwelling *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Southwestern Democratic Republic of the Congo', *Journal of Herpetology* 55(2), pp. 105–111. doi: 10.1670/20-094.
- Bosworth, W., Huchon, P. and McClay, K. (2005) 'The Red Sea and Gulf of Aden Basins', *Journal of African Earth Sciences*, 43(1–3), pp. 334–378. doi: 10.1016/j.jafrearsci.2005.07.020.
- Bouckaert, R. *et al.* (2019) 'BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis', *PLoS Computational Biology*, 15(4), pp. 1–28. doi: 10.1371/journal.pcbi.1006650.
- Busais, S. M. and Joger, U. (2011) 'Three new species and one new subspecies of *Hemidactylus* OKEN, 1817 from Yemen (Squamata, Gekkonidae)', *Vertebrate Zoology*, 61(2), pp. 267–280.
- Carranza, S. and Arnold, E. N. (2006) 'Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(2), pp. 531–545. doi: 10.1016/j.ympev.2005.07.012.
- Carranza, S. and Arnold, E. N. (2012) 'A review of the geckos of the genus *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Oman based on morphology, mitochondrial and nuclear data, with descriptions of', *Zootaxa*, 95(May), pp. 1–95.
- Ceríaco, L. M. P. *et al.* (2020) 'A review of the genus *Hemidactylus* Goldfuss, 1820 (Squamata: Gekkonidae) from Angola, with the description of two new species', *Zootaxa*, 4746(1), pp. 1–71. doi: 10.11646/zootaxa.4746.1.1.
- Chaitanya, R., Agarwal, I., *et al.* (2019) 'A novel member of the *Hemidactylus brookii* complex (Squamata: Gekkonidae) from the Western Ghats of Maharashtra, India', *Zootaxa*, 4646(2), pp. 236–250. doi: 10.11646/zootaxa.4646.2.2.
- Chaitanya, R., Giri, V. B., *et al.* (2019) 'Erratum: Diversification in the mountains: A generic reappraisal of the Western Ghats endemic gecko genus *Dravidogecko* Smith, 1933 (Squamata: Gekkonidae) with descriptions of six new species (Zootaxa (2019) 4688:4 (001-056) DOI: 10.11646/zootaxa.4688.1.1)', *Zootaxa*, 4743(4), p. 600. doi: 10.11646/zootaxa.4743.4.11.
- Chaitanya, R., Lajmi, A. and Giri, V. B. (2018) 'A new cryptic, rupicolous species of *Hemidactylus* Oken, 1817 (Squamata: Gekkonidae) from Meghamalai, Tamil Nadu, India', *Zootaxa*, 4374(1), pp. 49–70. doi: 10.11646/zootaxa.4374.1.3.
- Fitzjohn, R. G. (2012) 'Diversitree: Comparative phylogenetic analyses of diversification in R', *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), pp. 1084–1092. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00234.x.

- Gamble, T. *et al.* (2012) 'Repeated origin and loss of adhesive toepads in Geckos', *PLoS ONE*, 7(6). doi: 10.1371/journal.pone.0039429.
- Garcia-Porta, J. *et al.* (2016) 'Testing the island effect on phenotypic diversification: Insights from the *Hemidactylus* geckos of the Socotra Archipelago', *Scientific Reports*, 6(March). doi: 10.1038/srep23729.
- Giri, V. B. *et al.* (2009) 'New Species of Rock-Dwelling *Hemidactylus* ( Squamata : Gekkonidae ) from Gujarat, *Journal of Herpetology*, 43(3), pp. 385–393.
- Giri, V. B. *et al.* (2017) 'A new species of large-bodied, tuberculate *Hemidactylus* Oken (Squamata: Gekkonidae) from the Eastern Ghats, India', *Zootaxa*, 4347(2), pp. 331–345. doi: 10.11646/zootaxa.4347.2.8.
- Giri, V. B. and Bauer, A. M. (2008) 'A new ground-dwelling *Hemidactylus* ( Squamata : Gekkonidae ) from Maharashtra, with a key to the *Hemidactylus* of India', *Zootaxa*, 34, pp. 21–34.
- Giri, V., Bauer, A. M. and Chaturvedi, N. (2003) 'Notes on the Distribution , Natural History and Variation of *Hemidactylus giganteus*', *Hamadryad*, 27(2), pp. 217–221.
- Gómez-Díaz, E. *et al.* (2012) 'Origin and in situ diversification in *Hemidactylus* geckos of the Socotra Archipelago', *Molecular Ecology*, 21(16), pp. 4074–4092. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05672.x.
- Grismer, L.L. *et al.* (2002) 'Revised checklist and comments on the terrestrial herpetofauna of Pulau Tioman, Peninsular Malaysia' *Herpetological Review* 33 (1): 26-29
- Grismer, L. L. *et al.* (2021) 'Phylogenetic partitioning of the third-largest vertebrate genus in the world, *Cyrtodactylus* Gray, 1827 (Reptilia; Squamata; Gekkonidae) and its relevance to taxonomy and conservation', 1827, pp. 1–99. doi: 10.3897/vz.71.e59307.
- Grismer, L. L. *et al.* (2022) 'The biogeography of bent-toed geckos, *Cyrtodactylus* (Squamata: Gekkonidae)', *PeerJ*, pp. 1–21. doi: 10.7717/peerj.13153.
- Hagey, T. J. *et al.* (2017) 'Tempo and mode of performance evolution across multiple independent origins of adhesive toe pads in lizards', *Evolution*, 71(10), pp. 2344–2358. doi: 10.1111/evo.13318.
- Jesus, J., Brehm, A. and Harris, D. J. (2005) 'Phylogenetic relationships of *Hemidactylus* geckos from the Gulf of Guinea islands: Patterns of natural colonizations and anthropogenic introductions estimated from mitochondrial and nuclear DNA sequences', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34(3), pp. 480–485. doi: 10.1016/j.ympev.2004.11.006.
- Jetz, W. *et al.* (2012) 'The global diversity of birds in space and time', *Nature*, 491(7424), pp. 444–448. doi: 10.1038/nature11631.



- José Jesus, António Brehm, Margarida Pinheiro, D. J. H. (2001) 'Relationships of *Hemidactylus* (Reptilia : Gekkonidae ) from the Cape Verde Islands : What Mitochondrial DNA Data Indicate Author ( s ): José Jesus , Antonio Brehm , Margarida Pinheiro and D . James Harris Published by : Society for the Study of Amphibian ', *Journal of Herpetology*, 35(4), pp. 672–675.
- Kathriner, A., O'Shea, M. and Kaiser, H. (2014) 'Re-examination of *Hemidactylus tenkatei* van Lidde de Jeude, 1895: Populations from Timor provide insight into the taxonomy of the *H. brookii* Gray, 1845 complex (Squamata: Gekkonidae)', *Zootaxa*, 3887(5), pp. 583–599. doi: 10.11646/zootaxa.3887.5.5.
- Katoh, K., Rozewicki, J. and Yamada, K. D. (2018) 'MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization', *Briefings in Bioinformatics*, 20(4), pp. 1160–1166. doi: 10.1093/bib/bbx108.
- Kearse, M. *et al.* (2012) 'Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data', *Bioinformatics*, 28(12), pp. 1647–1649. doi: 10.1093/bioinformatics/bts199.
- Khandekar, A. *et al.* (2020) 'A new medium-bodied rupicolous *Hemidactylus* Goldfuss, 1820 (Squamata: Gekkonidae) from the Sirumalai massif, Tamil Nadu, India', *Zootaxa* 4852(1), pp. 83–100.
- Kluge, A. G. and Eckardt, M. J. (1969) '*Hemidactylus garnotii* Duméril and Bibron, a triploid all-female species of gekkonid lizard, *Copeia*, 1969(4), p. 651. doi: 10.2307/1441789.
- Lajmi, A. *et al.* (2018) 'The curious case of *Hemidactylus gujaratensis* (Squamata: Gekkonidae)', *Zootaxa*, 4388(1), pp. 137–142. doi: 10.11646/zootaxa.4388.1.11.
- Lajmi, A. *et al.* (2019) 'Phylogeny and biogeography of the endemic *Hemidactylus* geckos of the Indian subregion suggest multiple dispersals from Peninsular India to Sri Lanka', *Zoological Journal of the Linnean Society*, 186(1), pp. 286–301. doi: 10.1093/zoolinnean/zly047.
- Lajmi, A., Giri, V. B. and Karanth, K. P. (2016) 'Molecular data in conjunction with morphology help resolve the *Hemidactylus brookii* complex (Squamata: Gekkonidae)', *Organisms Diversity and Evolution*, 16(3), pp. 659–677. doi: 10.1007/s13127-016-0271-9.
- Lajmi, A. and Karanth, P. K. (2020) 'Eocene–Oligocene cooling and the diversification of *Hemidactylus* geckos in Peninsular India', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 142(October 2019), p. 106637. doi: 10.1016/j.ympev.2019.106637.
- Lajmi, A., Verma, A. and Karanth, K. P. (2020) 'Repeated evolution of terrestrial lineages in a continental lizard radiation', *Journal of Evolutionary Biology*, 33(1), pp. 57–66. doi: 10.1111/jeb.13544.

- Lanfear, R. *et al.* (2017) 'Partitionfinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses', *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), pp. 772–773. doi: 10.1093/molbev/msw260.
- Loveridge, A. (1947) 'Revision of the African lizards of the family Gekkonidae', *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* 98
- Mahony, S. (2009) 'A new species of gecko of the genus *Hemidactylus* (Reptilia : Gekkonidae) from Andhra Pradesh , India', *Russian Journal of Herpetology*, 16(1), pp. 27–34.
- Mahony, S. (2011) 'Taxonomic revision of *Hemidactylus brookii* Gray: A re-examination of the type series and some Asian synonyms, and a discussion of the obscure species *Hemidactylus subtriedrus* Jerdon (Reptilia: Gekkonidae)', *Zootaxa*, 67(3042), pp. 37–67. doi: 10.11646/zootaxa.3042.1.4.
- Mazuch, T., Šmíd, J. and Bauer, A. M. (2016) 'Rediscovery and a new record of *Hemidactylus laevis* (Reptilia: Gekkonidae) from Somaliland, with notes on and resurrection of *Hemidactylus fragilis*', *Zootaxa*, 4117(4), pp. 529–542. doi: 10.11646/zootaxa.4117.4.5.
- Miller, E. C., Sellas, A. B. and Drewes, R. C. (2012) 'A new species of *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Príncipe island, gulf of Guinea, West Africa with comments on the african-atlantic clade of hemidactylus geckos', *African Journal of Herpetology*, 61(1), pp. 40–57. doi: 10.1080/21564574.2012.666680.
- Mirza, Z. A. (2018) 'A new cryptic species of ground-dwelling *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from southern India', *Phyllomedusa*, 17(2), pp. 169–180. doi: 10.11606/issn.2316-9079.v17i2p169-180.
- Mirza, Z. A. *et al.* (2018) 'First appearance deceives many: Disentangling the *Hemidactylus triedrus* species complex using an integrated approach', *PeerJ*, 2018(8), pp. 1–34. doi: 10.7717/peerj.5341.
- Mirza, Z. A., Bhosale, H. and Patil, R. (2017) 'A new large species of gecko of the genus *Hemidactylus* Oken, 1817 (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) from the Eastern Ghats, India', *Comptes Rendus - Biologies*, 340(11–12), pp. 531–540. doi: 10.1016/j.crv.2017.09.003.
- Mirza, Z. A. and Raju, D. (2017) 'A new rupicolous species of gecko of the genus *Hemidactylus* Oken, 1817 from the Satpura Hills, Central India', *Amphibian and Reptile Conservation*, 11(1), pp. 51–71.
- Mirza, Z. A. and Sanap, R. V (2014) 'A new Cryptic species of Gecko of the genus *Hemidactylus* Oken, 1817 (Reptilia: Gekkonidae) from Southern India', *TAPROBANICA: The Journal of Asian Biodiversity*, 6(1), p. 12. doi: 10.4038/tapro.v6i1.7056.
- Moravec, J. *et al.* (2011) 'High genetic differentiation within the *Hemidactylus turcicus* complex

- (Reptilia: Gekkonidae) in the Levant, with comments on the phylogeny and systematics of the genus', *Zootaxa*, (2894), pp. 21–38. doi: 10.11646/zootaxa.2894.1.2.
- Murthy, B. H. C. K. *et al.* (2015) 'A new rock dwelling *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Chhattisgarh, India', *Zootaxa*, 4021(2), pp. 334–350. doi: 10.11646/zootaxa.4021.2.5.
- Pennell, M. W. *et al.* (2014) 'Geiger v2.0: An expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees', *Bioinformatics*, 30(15), pp. 2216–2218. doi: 10.1093/bioinformatics/btu181.
- Redfield, T. F., Wheeler, W. H. and Often, M. (2003) 'A kinematic model for the development of the Afar Depression and its paleogeographic implications', *Earth and Planetary Science Letters*, 216(3), pp. 383–398. doi: 10.1016/S0012-821X(03)00488-6.
- Revell, L. J. (2012) 'phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things)', *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), pp. 217–223. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x.
- Rocha, S., Carretero, M. A. and Harris, D. J. (2005) 'Diversity and phylogenetic relationships of *Hemidactylus* geckos from the Comoro islands', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35(1), pp. 292–299. doi: 10.1016/j.ympev.2004.11.023.
- Rösler, H. (2015) 'Bemerkungen über einige Geckos der Zoologischen Staatssammlung München I . Teil : Afrika und Amerika , mit einer Übersicht zur morphologischen Afrika', pp. 3–54.
- Rösler, H. and Glaw, F. (2010) 'Morphologische Variation und Taxonomie von *Hemidactylus brookii* Gray, 1845 und *Hemidactylus angulatus* Hallowell, 1854 sowie phänotypisch ähnlicher Taxa', *Spixiana*, 33(1), pp. 139–160.
- Russell, A. P. (1977) 'The Phalangeal Formula of *Hemidactylus* Oken, 1817 (Reptilia, Gekkonidae) : A Correction and a Functional Explanation', *Anatomia, Histologia, Embryologia* 338, pp. 332–338.
- Russell, A. P. and Gamble, T. (2019) 'Evolution of the Gekkotan Adhesive System: Does Digit Anatomy Point to One or More Origins?', *Integrative and Comparative Biology*, 59(1), pp. 131–147. doi: 10.1093/icb/icz006.
- Safaei-Mahroo, B. *et al.* (2017) 'A new species of *Hemidactylus* (Squamata: Gekkota: Gekkonidae) from Qara Dagh Mountains, Kurdistan Region, with a key to the genus in Iraq', *Zootaxa*, 4363(3), pp. 377–392. doi: 10.11646/zootaxa.4363.3.4.
- Seton, M. *et al.* (2012) 'Global continental and ocean basin reconstructions since 200Ma', *Earth-Science Reviews*, 113(3–4), pp. 212–270. doi: 10.1016/j.earscirev.2012.03.002.
- Sindaco, R. *et al.* (2009) 'A misunderstood new gecko of the genus *Hemidactylus* from Socotra island,

Yemen (Reptilia: Squamata: Gekkonidae)', *Acta Herpetologica*, 4(1), pp. 83–98.

Šmíd, J., Carranza, S., *et al.* (2013) 'Out of Arabia: A Complex Biogeographic History of Multiple Vicariance and Dispersal Events in the Gecko Genus *Hemidactylus* (Reptilia: Gekkonidae)', *PLoS ONE*, 8(5). doi: 10.1371/journal.pone.0064018.

Šmíd, J., Moravec, J., *et al.* (2013) 'Two newly recognized species of *Hemidactylus* (Squamata, Gekkonidae) from the Arabian Peninsula and Sinai, Egypt', *ZooKeys*, 355(September), pp. 79–107. doi: 10.3897/zookeys.355.6190.

Šmíd, J. *et al.* (2015) 'Multilocus phylogeny and taxonomic revision of the *Hemidactylus robustus* species group (Reptilia, Gekkonidae) with descriptions of three new species from Yemen and Ethiopia', *Systematics and Biodiversity*, 13(4), pp. 346–368. doi: 10.1080/14772000.2014.996264.

Šmíd, J. *et al.* (2017) 'Endemic diversification in the mountains: genetic, morphological, and geographical differentiation of the *Hemidactylus* geckos in southwestern Arabia', *Organisms Diversity and Evolution*, 17(1), pp. 267–285. doi: 10.1007/s13127-016-0293-3.

Šmíd, J. *et al.* (2020) 'Phylogeny and Systematic Revision of the Gecko Genus *Hemidactylus* from the Horn of Africa (Squamata: Gekkonidae)', *Herpetological Monographs*, 33(1), p. 26. doi: 10.1655/herpmonographs-d-19-00010.1.

Srikanthan, A. N. *et al.* (2018) 'Appearances are deceptive: molecular phylogeny recovers the Scaly Gecko *Hemidactylus scabriceps* (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) as a member of a scansorial and rupicolous clade', *Journal of Threatened Taxa*, 10(9), pp. 12147–12162. doi: 10.11609/jott.3964.10.9.12147-12162.

Srinivasulu, C., Srinivasulu, A. and Kumar, G. C. (2018) 'A new cryptic rock-dwelling *Hemidactylus* Oken, 1817 (Squamata: Gekkonidae) from northern Karnataka, India', *Zootaxa*, 4444(1), pp. 25–42. doi: 10.11646/zootaxa.4444.1.2.

Tejero-Cicuéndez, H. *et al.* (2021) 'Reconstructing Squamate Biogeography in Afro-Arabia Reveals the Influence of a Complex and Dynamic Geologic Past', *Systematic Biology*, 71(2), pp. 261–272. doi: 10.1093/sysbio/syab025.

Trifinopoulos, J. *et al.* (2016) 'W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis', *Nucleic Acids Research*, 44(W1), pp. W232–W235. doi: 10.1093/NAR/GKW256.

Vasconcelos, R. *et al.* (2020) 'A new endemic species of *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from São Nicolau Island, Cabo Verde', *Zootaxa*, 4878(3), pp. 501–522. doi: 10.11646/zootaxa.4878.3.4.

Vasconcelos, R. and Carranza, S. (2014) 'Systematics and biogeography of *Hemidactylus homoeolepis* Blanford, 1881 (Squamata: Gekkonidae), with the description of a new species from Arabia', *Zootaxa*,

3835(4), pp. 501–527. doi: 10.11646/zootaxa.3835.4.4.

Vences, M. *et al.* (2004) ‘Natural colonization or introduction? Phylogeographical relationships and morphological differentiation of house geckos (*Hemidactylus*) from Madagascar’, *Biological Journal of the Linnean Society*, 83(1), pp. 115–130. doi: 10.1111/j.1095-8312.2004.00370.x.

Wagner, P., Leaché, A. D. and Fujita, M. K. (2014) ‘Description of four new West African forest geckos of the *Hemidactylus fasciatus* Gray, 1842 complex, revealed by coalescent species delimitation’, *Bonn Zoological Bulletin*, 63(1), pp. 1–14.

Weiss, A. J. and Hedges, S. B. (2007) ‘Molecular phylogeny and biogeography of the Antillean geckos *Phyllodactylus wirshingi*, *Tarentola americana*, and *Hemidactylus haitianus* (Reptilia, Squamata)’, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(1), pp. 409–416. doi: 10.1016/j.ympev.2007.01.006.

Zachos, J. *et al.* (2001) ‘Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present’, *Science*, 292(5517), pp. 686–693. doi: 10.1126/science.1059412.

Zug, G. R., Vindum, J. V and Koo, M. S. (2007) ‘Burmese *Hemidactylus* (Reptilia, Squamata, Gekkonidae): Taxonomic Notes on Tropical Asian *Hemidactylus*’, *Sciences New York*, 58(19), pp. 387–405.

Uetz, P., Freed, P, Aguilar, R. & Hošek, J. (eds.) (2022) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, k datu 13.7. 2022

## 7. Přílohy

Příloha 1 – seznam primerů použitých k amplifikaci studovaných genů a odpovídající programy cyklérů

### 12S rRNA

Název	Sekvence
12Sa	AAACTGGGATTAGATACCCCACTAT
12Sb	GAGGGTGACGGGCGGTGTGT

Teplota (°C)	Čas	Počet opakování
94	5 min	-
94	30 sec	-
48	45 sec	35x
72	1 min	-
72	5 min	-
14	trvale	-

### Cytochrom B

Název	Sekvence
cytb1	CCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA
cytb2	CCCTCAGAATGATATTTGTCCTCA

Teplota (°C)	Čas	Počet opakování
94	5 min	-
94	35 sec	-
45-46	35 sec	30x
72	1 min 30 sec	-
72	5 min	-
14	trvale	-

### ND2

Název	Sekvence
L4437	AAGCTTTCGGGCCCATACC
H5934_Macey	AGRGTGCCAATGTCTTTGTGRTT

Teplota (°C)	Čas	Počet opakování
95	5 min	-
95	30 sec	-
56.3	30 sec	35x
72	2 min	-
72	5 min	-
14	trvale	-

## CMOS

Název	Sekvence
Cmos-FUF	TTTGGTTCKGTCTACAAGGCTAC
Cmos-FUR	AGGGAACATCCAAAGTCTCCAAT

Teplota (°C)	Čas	Počet opakování
94	1 min 30 sec	-
94	30sec	-
53	45sec	35x
72	1 min 30 sec	-
72	10 min	-
14	trvale	-

## RAG-1

Název	Sekvence
Rag1-F700	GGAGACATGGACACAATCCATCCTAC
Rag1-R700	TTTGTACTGAGATGGATCTTTTTGCA

Teplota (°C)	Čas	Počet opakování
94	1 min 30 sec	-
94	30 sec	-
53	45 sec	35x
72	1 min 30 sec	-
72	10 min	-
14	trvale	-

Příloha 2 – Seznam taxonů použitých v práci. Uvedeny jsou GenBank identifikační kódy sekvencí. Sekvence vytvořené pro tuto práci jsou označeny „sekvenováno“. Sekvence poskytnuté dr. Šmídem jsou označeny jako „vlastní“.

Druh	12S	CytB	ND2	cmos	RAG-1
Hemidactylus aaronbaueri	HM595677	HM595641			MN482326
Hemidactylus acanthopholis		MG711525	MG711530		MG711538
Hemidactylus adensis	KP238276	KP238262		KP238253	KP238239
Hemidactylus afarensis	MN536758	MN537986		MN538031	MN538120
Hemidactylus agrius	DQ120429	DQ120258			
Hemidactylus albituberculatus	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno
Hemidactylus albofasciatus	HM595678	HM595642			KU720708
Hemidactylus albopunctatus	KC818657	KC818794	sekvenováno	KC818745	KC818952
Hemidactylus alfarraji	KX263481	KX263645	sekvenováno	KX263622	KX263546
Hemidactylus alkiyumii	JQ957038	JQ957168	sekvenováno	JQ957121	KU749908
Hemidactylus ansorgii			MN843757		MN853036
Hemidactylus arnoldi	sekvenováno	sekvenováno		sekvenováno	sekvenováno
Hemidactylus asirensis	KX263491	KX263657	sekvenováno	KX263633	KX263555
Hemidactylus awashensis	KP238272	KP238258	sekvenováno	sekvenováno	KP238240
Hemidactylus barbierii	KU955711	KU955717		KU955714	KU955727
Hemidactylus barodanus	KC818669	KC818814	sekvenováno	sekvenováno	KU955728
Hemidactylus bayonii			MN843763		MN853039
Hemidactylus benguellensis			MN843769		MN853041
Hemidactylus bowringii		EU268406	EU268374		EU268313
Hemidactylus brasilianus		EU268383	EU268351	HQ426523	EU268290
Hemidactylus citernii	KC818670	KC818815	sekvenováno	KC818751	KC818958
Hemidactylus coalescens	HM180300	sekvenováno		sekvenováno	sekvenováno
Hemidactylus craspedotus		HM559586	HM559618		HM559684
Hemidactylus dawudazraqi	JQ957082	JQ957230	sekvenováno	JQ957161	
Hemidactylus depressus		HM559589	HM559621		HM559687
Hemidactylus dracaenacolus	JQ982781			KC818752	KU749911
Hemidactylus eniangii	HM180299	sekvenováno			
Hemidactylus fasciatus	HM180305				
Hemidactylus festivus		JQ957179	sekvenováno	JQ957125	KU749912
Hemidactylus flaviviridis	JQ957048	JQ957183	sekvenováno	JQ957126	KU749913
Hemidactylus forbesii	JQ982785	JQ982893		KC818755	KU749914
Hemidactylus foudaii	KC818677	KU955720	sekvenováno	KC818757	KC818968
Hemidactylus frenatus		EU268389	EU268357	sekvenováno	EF534814
Hemidactylus funaiolii	KC818678	KC818827	sekvenováno	KC818758	KC818969
Hemidactylus garnotii		EU268395	EU268363		EU268302
Hemidactylus giganteus	HM595693	HM595657			HM622357
Hemidactylus gleadowi		MH454691	MH454761		MH454716
Hemidactylus gracilis	HM595696	HM595660			HM622359
Hemidactylus granchii	KC818679	KC818828	sekvenováno	sekvenováno	KC818970
Hemidactylus graniticulus		MN482369	MK569814		MN482284
Hemidactylus granosus	KF647568	KF647584	sekvenováno	KF647576	KF647595
Hemidactylus granti	JQ982790	JQ982903			KU749915
Hemidactylus greeffii		EU268401	EU268369	HQ426542	EU268308
Hemidactylus gujaratensis		MG760350	MG760344		MG760347
Hemidactylus hajarensis	JQ957053	JQ957188	sekvenováno	JQ957130	
Hemidactylus hemchandrai		MH454696	MH454764		MH454721
Hemidactylus homoeolepis	KJ189805	JQ982904		KJ189875	KJ189930



Hemidactylus hunae		HM559606	HM559640		HM559706
Hemidactylus chikhaldaraensis				MK569807	
Hemidactylus chipkali				MK569808	
Hemidactylus inexpectatus	JQ957066	JQ957206		JQ957141	KU749918
Hemidactylus inintellectus	JQ982800			KC818765	KU749919
Hemidactylus isolepis	KC818680	KC818835	sekvenováno	KC818769	KC818974
Hemidactylus ituriensis	sekvenováno			sekvenováno	sekvenováno
Hemidactylus jumailiae	KC818682	KC818837		KC818770	KC818975
Hemidactylus kangerensis		KY938009	MK569824		
Hemidactylus karenorum		EU268394	EU268362		EU268301
Hemidactylus kolliensis			MT943048		
Hemidactylus kurdicus		MG550119			
Hemidactylus kushmorensis		MH454698			MH454724
Hemidactylus kyaboboensis	HM180327				
Hemidactylus laevis	MN536778	MN538003	sekvenováno	MN538050	MN538132
Hemidactylus lankae		MH454700			MH454726
Hemidactylus lanzai	KC818716	KC81887		KC818769	KC818997
Hemidactylus laticaudatus		sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno
Hemidactylus lavadeserticus	KC818683	HQ833743	sekvenováno	sekvenováno	KC818976
Hemidactylus lemuringus	HQ675860	HQ675988	sekvenováno	JQ957137	KU749920
Hemidactylus leschenaultii		MN482371	MN482225		MN482286
Hemidactylus longicephalus				HQ426544	HQ426289
Hemidactylus luqueorum	JQ957069	JQ957211		JQ957142	
Hemidactylus mabouia	KC818685	KC818840	sekvenováno	KC818771	KC818979
Hemidactylus macropholis	KU955713	KU955719			KU955735
Hemidactylus maculatus	HM595700	HM595664			HM622361
Hemidactylus makolowodei	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno
Hemidactylus malcolmsmithi			MK569842		
Hemidactylus mandebensis	KC818732	KC818883	sekvenováno	KC818790	KP238241
Hemidactylus masirahensis	JQ957063	JQ957202		JQ957139	KU749922
Hemidactylus mercatorius			MN843845		MN853057
Hemidactylus mindiae	KC818686	HQ833747		sekvenováno	KC818980
Hemidactylus minutus		KJ189774	sekvenováno	sekvenováno	KJ189927
Hemidactylus montanus	KX263503	KX263667	sekvenováno	KX263644	KX263565
Hemidactylus muriceus	sekvenováno	sekvenováno	MN843848	sekvenováno	MN853060
Hemidactylus murrayi		MN482383			MN482298
Hemidactylus newtoni				AY863043	
Hemidactylus nzingae			MN843853		MN853064
Hemidactylus ophirolepis	KC818689	KC818841	sekvenováno	KC818772	KC818982
Hemidactylus ophirolepoides	MN536783	MN538014	sekvenováno	MN538060	MN538145
Hemidactylus oxyrhinus	JQ982808	JQ982937		KC818774	
Hemidactylus paaragowli		MN496386	MN496393		MN496389
Hemidactylus paivae			MN843873		MN853068
Hemidactylus palaichthus		EU268400	EU268368	HQ426548	EU268307
Hemidactylus parvimaculatus		MH454704	MH454766		MH454730
Hemidactylus paucituberculatus	JQ957072	JQ957217	sekvenováno	JQ957150	KU749925
Hemidactylus persicus	KC818691	KC818842	sekvenováno	KC818775	KC818983
Hemidactylus platycephalus	KC818693	KC818845		KC818776	KC818985

Hemidactylus platyurus		EU268384	EU268352		EU268291
Hemidactylus prashadi	HM595704	HM595668	sekvenováno	sekvenováno	HM622364
Hemidactylus pumilio	JQ982813	JQ982946		KC818777	
Hemidactylus reticulatus	HM595705	HM595669			KU720709
Hemidactylus rishivalleyensis			MT773220		
Hemidactylus robustus	JQ957078	JQ957226	sekvenováno	JQ957153	KP238235
Hemidactylus ruspolii	KC818706	KC818860	sekvenováno	KC818782	
Hemidactylus saba	KF647567	KF647579	sekvenováno	KF647573	KF647594
Hemidactylus sahali		MN482395	MN482229		MN482310
Hemidactylus sankariensis			MK569844		
Hemidactylus sataraiensis		MH454706	MH454768		MH454732
Hemidactylus scabriceps	KX902974	KX902975			KX902977
Hemidactylus shihraensis	KC818711	KC818864	sekvenováno	KC818784	KC818991
Hemidactylus sinaitus	JQ957083	JQ957231	sekvenováno	JQ957164	KC818993
Hemidactylus sirumalaiensis			MT943050		
Hemidactylus siva		MG438452			MG438451
Hemidactylus smithi	KC818715	KC818870	sekvenováno	KC818785	KC818996
Hemidactylus somalicus	MN536787	MN538018	sekvenováno	MN538066	MN538129
Hemidactylus squamulatus	KC818739	KU955722	sekvenováno		KC819005
Hemidactylus subtriedrus			HM627909		
Hemidactylus sushilduttai		MN482411	MN482236		MN482341
Hemidactylus tenkatei			KM975943		KM881692
Hemidactylus treutleri		MH454708	MH454770		MH454734
Hemidactylus triedrus	HM595709	HM595673			HM622365
Hemidactylus tropidolepis	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno
Hemidactylus turcicus	DQ120334	DQ120163		HQ426551	HQ426293
Hemidactylus ulii	sekvenováno	sekvenováno	sekvenováno	KC818789	KC819001
Hemidactylus vanam		MG711527	MG711532		MG711540
Hemidactylus varadgirii		MN482424			MN482344
Hemidactylus vijayraghavani		MN482426			MN482322
Hemidactylus whitakeri		MN482427			MN482323
Hemidactylus yajurvedi		KT601564	MH454772		KT601569
Hemidactylus yerburii		KC818889		KX263638	KX263581
Hemidactylus almakhwah	vlastní	vlastní	vlastní	vlastní	vlastní
Hemidactylus sp_Etio2	vlastní	vlastní	vlastní	vlastní	vlastní
Hemidactylus sp_Etio3	vlastní	vlastní		vlastní	vlastní
Hemidactylus farasani	vlastní	vlastní	vlastní	vlastní	vlastní
Cyrtodactylus ayeyarwadyensis		EU268380	EU268348	JQ945550	
Cyrtodactylus angularis			HQ401212	JQ945549	JQ945301
Cyrtodactylus consobrinus		EU268381	EU268349		
Cyrtodactylus jarujini			HQ401213	JQ945552	JQ945303
Cyrtodactylus novaeguineae			HQ401210	HQ426531	HQ426274
Cyrtodactylus triedrus	DQ852719		JX041352	DQ852733	JQ945308
Dravidogecko anamallensis	HM595680	HM595644		KC735113	HM622353

### Příloha 3 – Tabulka diversifikačních rychlostí

Druh	Diverzifikační rychlost	Hemidactylus_hunae	1.83646239652595
Hemidactylus_aaronbaueri	1.2376974546336	Hemidactylus_chikhaldaraensis	2.28912846617397
Hemidactylus_acanthopholis	2.62333331182736	Hemidactylus_chipkali	2.53714736123623
Hemidactylus_adensis	2.73999194838682	Hemidactylus_inexpectatus	2.7480870310675
Hemidactylus_afarensis	2.10275222831049	Hemidactylus_inintellectus	1.66298285034342
Hemidactylus_agrius	1.879756138697	Hemidactylus_isolepis	2.28070846015208
Hemidactylus_albituberculatus	1.50488872953434	Hemidactylus_ituriensis	1.279944063182
Hemidactylus_albofasciatus	1.99150242906743	Hemidactylus_jumailiae	2.13595314226123
Hemidactylus_albopunctatus	2.06032527734811	Hemidactylus_kangerensis	2.29897167521947
Hemidactylus_alfarrajii	2.6782168270585	Hemidactylus_karenorum	1.90359555238476
Hemidactylus_alkiyumii	1.89825963754562	Hemidactylus_kolliensis	1.96826447477454
Hemidactylus_ansorgii	2.13629082130786	Hemidactylus_kurdicus	2.23543368638966
Hemidactylus_arnoldi	1.44304895209346	Hemidactylus_kushmorensis	2.49941120247291
Hemidactylus_asirensis	2.99979081381507	Hemidactylus_kyaboboensis	2.22934970245412
Hemidactylus_awashensis	2.52302577250882	Hemidactylus_laevis	1.20585477077262
Hemidactylus_barbierii	1.91073502437976	Hemidactylus_lankae	2.21991802110351
Hemidactylus_barodanus	2.07739878244448	Hemidactylus_lanzai	2.28070846015208
Hemidactylus_bayonii	2.4570128787772	Hemidactylus_laticaudatus	1.2556813752971
Hemidactylus_benguellensis	2.27564923728328	Hemidactylus_lavadeserticus	2.7019508114192
Hemidactylus_bowringii	1.64011399767335	Hemidactylus_lemurinus	2.02271724168975
Hemidactylus_brasilianus	1.78674055519263	Hemidactylus_leschenaultii	1.91954701903193
Hemidactylus_cf_gleadowi	1.61278252146377	Hemidactylus_longicephalus	2.86292726494827
Hemidactylus_citernii	1.68816561372445	Hemidactylus_luqueorum	1.98260069631071
Hemidactylus_coalescens	2.16920185910062	Hemidactylus_mabouia	2.17054815909602
Hemidactylus_craspedotus	1.58234136382421	Hemidactylus_macropholis	2.35935738886281
Hemidactylus_dawudazraqi	2.97339598282845	Hemidactylus_maculatus	2.53944025520623
Hemidactylus_depressus	1.85048441451753	Hemidactylus_makolowodei	1.279944063182
Hemidactylus_dracaenacolus	2.22115628039614	Hemidactylus_malcolmsmithi	2.1107282682317
Hemidactylus_eniangii	2.16920185910062	Hemidactylus_mandebensis	2.73999194838682
Hemidactylus_fasciatus	2.22934970245412	Hemidactylus_masirahensis	2.7480870310675
Hemidactylus_festivus	2.43747518353182	Hemidactylus_mercatorius	2.17054815909602
Hemidactylus_flaviviridis	1.91954701903193	Hemidactylus_mindiae	2.97339598282845
Hemidactylus_forbesii	2.60758894452126	Hemidactylus_minutus	2.82036751642777
Hemidactylus_foudaii	1.74958733534266	Hemidactylus_montanus	2.50968252447156
Hemidactylus_frenatus	1.33112407683547	Hemidactylus_muriceus	1.76532729988587
Hemidactylus_funaiolii	2.32282087235492	Hemidactylus_murrayi	2.66958522965966
Hemidactylus_garnotii	1.90359555238476	Hemidactylus_newtoni	2.86292726494827
Hemidactylus_giganteus	1.34480517791524	Hemidactylus_nzingae	2.4570128787772
Hemidactylus_gracilis	1.83345022907071	Hemidactylus_ophiolepis	2.51868506793255
Hemidactylus_granchii	2.35935738886281	Hemidactylus_ophiolepoides	2.51868506793255
Hemidactylus_graniticolus	2.53944025520623	Hemidactylus_oxyrhinus	2.60758894452126
Hemidactylus_granosus	2.99979081381507	Hemidactylus_paaragowli	2.62333331182736
Hemidactylus_granti	2.22115628039614	Hemidactylus_paivae	2.35323329528874
Hemidactylus_greeffii	1.78674055519263	Hemidactylus_palaichthus	1.879756138697
Hemidactylus_gujaratensis	1.07142264966017	Hemidactylus_parvimaclatus	2.49941120247291
Hemidactylus_hajarensis	1.98260069631071	Hemidactylus_paucituberculatus	2.23407151855856
Hemidactylus_hemchandrai	2.16612060905365	Hemidactylus_persicus	1.55104361313163
Hemidactylus_homoeolepis	2.82036751642777	Hemidactylus_platycephalus	1.57211596614246

Hemidactylus_platyurus	1.58234136382421
Hemidactylus_prashadi	1.62287603721705
Hemidactylus_pumilio	1.33750369741642
Hemidactylus_reticulatus	2.44939233114979
Hemidactylus_rishivalleyensis	2.42176258186055
Hemidactylus_robustus	2.71825730953284
Hemidactylus_ruspolii	1.50488872953434
Hemidactylus_saba	2.34411535640161
Hemidactylus_sahgali	2.49943957596641
Hemidactylus_sankariensis	2.42176258186055
Hemidactylus_sataraensis	2.12359170453312
Hemidactylus_scabriceps	1.60391876057756
Hemidactylus_shihraensis	2.43747518353182
Hemidactylus_sinaitus	2.10275222831049
Hemidactylus_sirumalaiensis	2.65538077889403
Hemidactylus_siva	1.75832387417812
Hemidactylus_smithi	1.57211596614246
Hemidactylus_somalicus	1.68816561372445
Hemidactylus_sp_Etio2	2.80617575081303
Hemidactylus_sp_Etio3	2.80617575081303
Hemidactylus_squamulatus	1.91073502437976
Hemidactylus_subtriedrus	3.35617128818912
Hemidactylus_sushilduttai	2.29897167521947
Hemidactylus_tenkatei	2.66958522965966
Hemidactylus_treutleri	2.28912846617397
Hemidactylus_triedrus	3.35617128818912
Hemidactylus_tropidolepis	2.32282087235492
Hemidactylus_turcicus	2.37479089761501
Hemidactylus_ulii	2.57020126566087
Hemidactylus_vanam	2.65538077889403
Hemidactylus_varadgirii	2.53714736123623
Hemidactylus_vijayraghavani	2.44939233114979
Hemidactylus_whitakeri	2.87294145417382
Hemidactylus_yajurvedi	2.16612060905365
Hemidactylus_yerburii	2.50968252447156
Hemidactylus_almakhwah	2.57020126566087
Hemidactylus_farasani	2.71825730953284

## Příloha 4 – Porovnání jednotlivých modelů použitých v analýzách

### Biogeografická ancestrální analýza

model	AIC
DEC	169.3
DEC+J	154
DIVALIKE	172.2
DIVALIKE+J	152.1
BAYAREALIKE	270.5
BAYAREALIKE+J	163.2

### Analýza diversifikace v závislosti na areálu

model	AIC
Stejné míry speciace a extinkce	1121.7
Speciace otevřena estimaci	1106.3
Nulová extinkce	1104.3

### Analýza diversifikace v závislosti na způsobu života

model	AIC
Stejné míry speciace a extinkce	1173.3
Speciace otevřena estimaci	1172.7
Nulová extinkce	1170.7

Příloha 5 – Tabulka znaků pro jednotlivé taxony se zdroji informací. Osobní komunikace a konzultace proběhla s dr. Jirím Šmídem (JŠ) a Tomášem Mazuchem (TM).

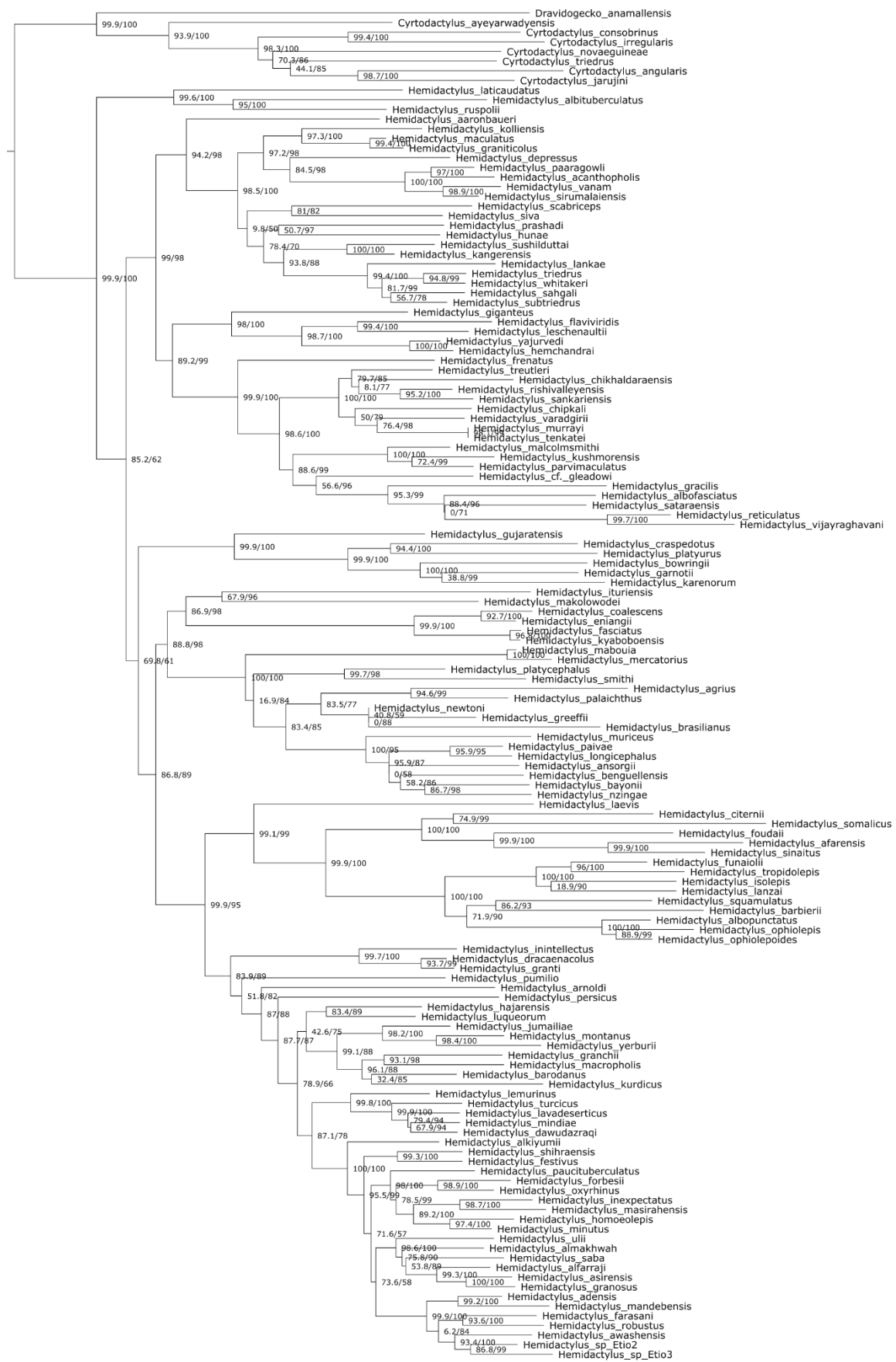
Druh	Způsob života	zdroj	Oblast výskytu	zdroj	SVL v mm	zdroj
<i>Hemidactylus aaronbaueri</i>	climb	Giri <i>et al.</i> , 2009	Indie	Lajmi and Karanth, 2020	128	zdroj
<i>Hemidactylus acanthopholis</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	Indie	Lajmi and Karanth, 2020	91.7	Giri, 2008 skrze Uetz <i>et al.</i> , 2022
<i>Hemidactylus adensis</i>	ground, climb	Šmíd <i>et al.</i> , 2015	Bližký východ	Šmíd <i>et al.</i> , 2015	41.7	Mirza and Sanap, 2014
<i>Hemidactylus afarensis</i>	ground	Šmíd <i>et al.</i> , 2020	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2020	49.3	JŠ osobně
<i>Hemidactylus agrisus</i>	NA	-	Amerika	Carranza and Arnold, 2006	NA	Šmíd <i>et al.</i> , 2020
<i>Hemidactylus albituberculatus</i>	ground, climb	TM a JŠ, osobně	Afrika	Cerriaco <i>et al.</i> , 2020	78	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus albofasciatus</i>	ground	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	Indie	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	NA	-
<i>Hemidactylus albopunctatus</i>	ground	TM a JŠ, osobně	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2013a	46	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus alfarraji</i>	ground, climb	TM a JŠ, osobně	Bližký východ	Šmíd <i>et al.</i> , 2017	57.8	Šmíd <i>et al.</i> , 2017
<i>Hemidactylus alkhamii</i>	climb	Carranza and Arnold, 2012	Bližký východ	Carranza and Arnold, 2012	74.5	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus ansorgii</i>	NA	-	Afrika	Cerriaco <i>et al.</i> , 2020	56	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus arnoldi</i>	ground	TM a JŠ, osobně	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2013a	82	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus asirensis</i>	climb	TM a JŠ, osobně	Bližký východ	Šmíd <i>et al.</i> , 2017	51.1	Šmíd <i>et al.</i> , 2017
<i>Hemidactylus awashensis</i>	climb	Šmíd <i>et al.</i> , 2015	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2015	54.8	Šmíd <i>et al.</i> , 2015
<i>Hemidactylus barbieri</i>	ground	TM a JŠ, osobně	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2013a	50	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus barodanus</i>	ground, climb	TM a JŠ, osobně	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2013a	78	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus bayonii</i>	ground	Cerriaco <i>et al.</i> , 2020	Afrika	Cerriaco <i>et al.</i> , 2020	37	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus benguelensis</i>	climb	Cerriaco <i>et al.</i> , 2020	Afrika	Cerriaco <i>et al.</i> , 2020	54.5	Cerriaco <i>et al.</i> , 2020
<i>Hemidactylus bowringii</i>	ground	Zug, Vindum and Koo, 2007	Jihovýchodní Asie	Zug, Vindum and Koo, 2007	NA	-
<i>Hemidactylus brasiliensis</i>	NA	-	Amerika	Carranza and Arnold, 2006	NA	-
<i>Hemidactylus cf. gleadowi</i>	ground	Lajmi, Giri and Karanth, 2016	Indie	Lajmi and Karanth, 2020	43.1	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus ceterinii</i>	ground	TM a JŠ, osobně	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2013a	36	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus coalescens</i>	climb	Wagner, Leaché and Fujita, 2014	Afrika	Wagner, Leaché and Fujita, 2014	78	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus craspedosus</i>	climb	Grismer <i>et al.</i> , 2002	Jihovýchodní Asie	Bauer <i>et al.</i> , 2010	NA	-
<i>Hemidactylus danadzaraqi</i>	ground	Moravec <i>et al.</i> , 2011	Bližký východ	Moravec <i>et al.</i> , 2011	49.9	Moravec <i>et al.</i> , 2011
<i>Hemidactylus depressus</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	Indie	Lajmi and Karanth, 2020	76.5	Batuwita and Pethiyagoda, 2012
<i>Hemidactylus dracaenacolus</i>	climb	TM a JŠ, osobně	Bližký východ	Carranza and Arnold, 2006	69	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus entanigi</i>	climb	Wagner, Leaché and Fujita, 2014	Afrika	Wagner, Leaché and Fujita, 2014	61.5	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus fasciatus</i>	climb	Wagner, Leaché and Fujita, 2014	Afrika	Wagner, Leaché and Fujita, 2014	95	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus festinus</i>	climb	Carranza and Arnold, 2012	Bližký východ	Carranza and Arnold, 2012	53.6	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus flaviviridis</i>	climb	TM a JŠ, osobně	Indie	Bansal and Karanth, 2010	74	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus forbesii</i>	ground	TM a JŠ, osobně	Bližký východ	Gómez-Díaz <i>et al.</i> , 2012	93	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus foudati</i>	ground	TM a JŠ, osobně	Afrika	Baha El Din, 2005	44	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus frenatus</i>	climb	TM a JŠ, osobně	Indie	Lajmi and Karanth, 2020	60	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus funatolii</i>	ground	TM a JŠ, osobně	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2013a	33	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus garnotii</i>	climb	Zug, Vindum and Koo, 2007	Jihovýchodní Asie	Bauer <i>et al.</i> , 2010	NA	-
<i>Hemidactylus giganteus</i>	climb	Giri, Bauer and Chaturvedi, 2003	Indie	Giri, Bauer and Chaturvedi, 2003	115	Giri, Bauer and Chaturvedi, 2003
<i>Hemidactylus gracilis</i>	ground	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	Indie	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	NA	-
<i>Hemidactylus granchii</i>	climb, ground	TM a JŠ, osobně	Afrika	Šmíd <i>et al.</i> , 2013a	62	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus granticolus</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	Indie	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	110.6	Agarwal, Giri and Bauer, 2011
<i>Hemidactylus granosus</i>	climb, ground	TM a JŠ, osobně	Bližký východ	Šmíd <i>et al.</i> , 2013b	53.3	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus grantii</i>	ground	TM a JŠ, osobně	Bližký východ	Gómez-Díaz <i>et al.</i> , 2012	71.6	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus greeffii</i>	climb	Müller, Sellas and Drewes, 2012	Afrika	Jesus, Brehm and Harris, 2005	86.2	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus gujaratensis</i>	climb, ground	Giri <i>et al.</i> , 2009	Indie	Giri <i>et al.</i> , 2009	65	Giri <i>et al.</i> , 2009
<i>Hemidactylus hajarensis</i>	ground, climb	Carranza and Arnold, 2012	Bližký východ	Carranza and Arnold, 2012	86.2	Giri <i>et al.</i> , 2009
<i>Hemidactylus hemchandrai</i>	NA	-	Indie	Lajmi and Karanth, 2020	86	Dangde and Tiple, 2015 skrze Uetz <i>et al.</i> , 2022

<i>Hemidactylus homoeolepis</i>	climb	Carranza and Arnold, 2012 Srikanthan <i>et al.</i> , 2018		Bližký východ	Carranza and Arnold, 2012 Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	49.3	Rösler, 2015 Amarasinghe <i>et al.</i> , 2021 skrze Uetz <i>et al.</i> , 2022
<i>Hemidactylus hunae</i>	climb		Indie			125.5	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus chikhaldraensis</i>	climb	Agarwal <i>et al.</i> , 2019	Indie		Agarwal <i>et al.</i> , 2019	51.5	Agarwal <i>et al.</i> , 2019
<i>Hemidactylus chipkali</i>	climb	Mirza and Raju, 2017	Indie		Mirza and Raju, 2017	74.2	Mirza and Raju, 2017
<i>Hemidactylus inexpectatus</i>	climb	Carranza and Arnold, 2012	Bližký východ		Carranza and Arnold, 2012	44.1	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus immitellatus</i>	climb	Sindaco <i>et al.</i> , 2009	Bližký východ		Sindaco <i>et al.</i> , 2009	60.5	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus isolepis</i>	ground	TM a JS, osobně	Afrika		Smid <i>et al.</i> , 2013a	40	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus iturienis</i>	NA	-	Afrika		Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	89	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus jumalidae</i>	NA	-	Bližký východ		Busais and Joger, 2011	47	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus kangerensis</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018 Zug, V indium and Koo, 2007	Indie		Srikanthan <i>et al.</i> , 2018 Bauer <i>et al.</i> , 2010	95	Mirza, Bhosale and Patil, 2017 De Rooij, 1915 skrze Uetz <i>et al.</i> , 2022
<i>Hemidactylus karenorum</i>	ground		Jihovýchodní Asie			50	
<i>Hemidactylus kolliensis</i>	climb	Agarwal <i>et al.</i> , 2019	Indie		Agarwal <i>et al.</i> , 2019	80	Khandekar <i>et al.</i> , 2020
<i>Hemidactylus kurdicus</i>	climb, ground	TM a JS, osobně	Bližký východ		Safaei-Mahroo <i>et al.</i> , 2017	40.9	Safaei-Mahroo <i>et al.</i> , 2017
<i>Hemidactylus kashmorensis</i>	NA	-	Indie		Mahony, 2011	51.4	Mahony, 2011
<i>Hemidactylus kyaboboensis</i>	climb	Wagner, Leaché and Fujita, 2014	Afrika		Wagner, Leaché and Fujita, 2014	80	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus laevis</i>	climb	Mazuch, Smid and Bauer, 2016	Afrika		Mazuch, Smid and Bauer, 2016	39	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus laikae</i>	ground	Výbělen z <i>H. triedrus</i> Bauer <i>et al.</i> , 2010	Indie		Lajmi <i>et al.</i> , 2019	NA	-
<i>Hemidactylus laeaei</i>	ground	Smid <i>et al.</i> , 2020	Afrika		Smid <i>et al.</i> , 2020	41	Smid <i>et al.</i> , 2020
<i>Hemidactylus laicidanius</i>	climb	TM a JS, osobně	Afrika			60	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus lavadeserticus</i>	ground	TM a JS, osobně	Bližký východ		Moravec <i>et al.</i> , 2011	48.5	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus tenuirinus</i>	climb	Carranza and Arnold, 2012	Bližký východ		Carranza and Arnold, 2012	68	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus teschenaultii</i>	climb	TM a JS, osobně	Indie		Lajmi <i>et al.</i> , 2019	NA	-
<i>Hemidactylus longicephalus</i>	climb	Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	Afrika		Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	64	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus luqueorum</i>	climb	Carranza and Arnold, 2012	Bližký východ		Carranza and Arnold, 2012	88	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus mabouia</i>	climb	Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	Afrika		Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	66.3	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus macropholis</i>	ground, climb	TM a JS, osobně	Afrika		Carranza and Arnold, 2006	80	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus maculatus</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	Indie		Lajmi <i>et al.</i> , 2019	NA	-
<i>Hemidactylus makolovodei</i>	climb	Bauer <i>et al.</i> , 2006	Afrika		Bauer <i>et al.</i> , 2006	100.2	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus malcolmsmithi</i>	climb, ground	Agarwal, Giri and Bauer, 2018	Indie		Agarwal, Giri and Bauer, 2018	54	Agarwal, Giri and Bauer, 2018
<i>Hemidactylus mandehensis</i>	climb	Smid <i>et al.</i> , 2015	Bližký východ		Smid <i>et al.</i> , 2015	41.5	Smid <i>et al.</i> , 2015
<i>Hemidactylus masirahensis</i>	climb	Carranza and Arnold, 2012	Bližký východ		Carranza and Arnold, 2012	45	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus mercatorius</i>	climb, ground	TM a JS, osobně	Afrika		Vences <i>et al.</i> , 2004	59.5	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus mindiae</i>	climb	TM a JS, osobně	Afrika		Moravec <i>et al.</i> , 2011	56.6	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus minutus</i>	ground	TM a JS, osobně	Bližký východ		Vasconcelos and Carranza, 2014	34.6	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus montanus</i>	climb	TM a JS, osobně	Bližký východ		Busais and Joger, 2011	65.3	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus muriceus</i>	NA	-	Afrika		Bauer <i>et al.</i> , 2021	54	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus murrayi</i>	climb	Lajmi, Giri and Karanth, 2016	Indie		Lajmi <i>et al.</i> , 2019	65	Agarwal <i>et al.</i> , 2019
<i>Hemidactylus nevtoni</i>	NA	-	Afrika		Jesus, Brehm and Harris, 2005	49	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus nzingae</i>	ground	Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	Afrika		Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	51.5	Ceríaco <i>et al.</i> , 2020
<i>Hemidactylus ophidolepis</i>	ground	TM a JS, osobně	Afrika		Smid <i>et al.</i> , 2020	45	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus ophiolopoides</i>	ground	TM a JS, osobně	Afrika		Smid <i>et al.</i> , 2020	50	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus oxvrhinus</i>	ground	TM a JS, osobně	Bližký východ		Gómez-Díaz <i>et al.</i> , 2012	53.2	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus paaragovi</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	Indie		Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	124.4	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018
<i>Hemidactylus paiva</i>	climb	Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	Afrika		Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	68.4	Ceríaco <i>et al.</i> , 2020
<i>Hemidactylus palacichius</i>	NA	-	Amerika		Carranza and Arnold, 2006	63.1	Kluge and Eckardt, 1969
<i>Hemidactylus parvimaculatus</i>	climb	Lajmi, Giri and Karanth, 2016	Indie		Lajmi <i>et al.</i> , 2019	50.5	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus paucituberculatus</i>	climb, ground	Carranza and Arnold, 2012	Bližký východ		Carranza and Arnold, 2012	38.4	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus persicus</i>	climb, ground	TM a JS, osobně	Bližký východ		Safaei-Mahroo <i>et al.</i> , 2017	NA	-
<i>Hemidactylus playcephalus</i>	climb	TM a JS, osobně	Afrika		Ceríaco <i>et al.</i> , 2020	87.7	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus platyrus</i>	climb, ground	Zug, V indium and Koo, 2007	Jihovýchodní Asie		Bauer <i>et al.</i> , 2010	NA	-
<i>Hemidactylus prashadi</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	Indie		Lajmi <i>et al.</i> , 2019	NA	-

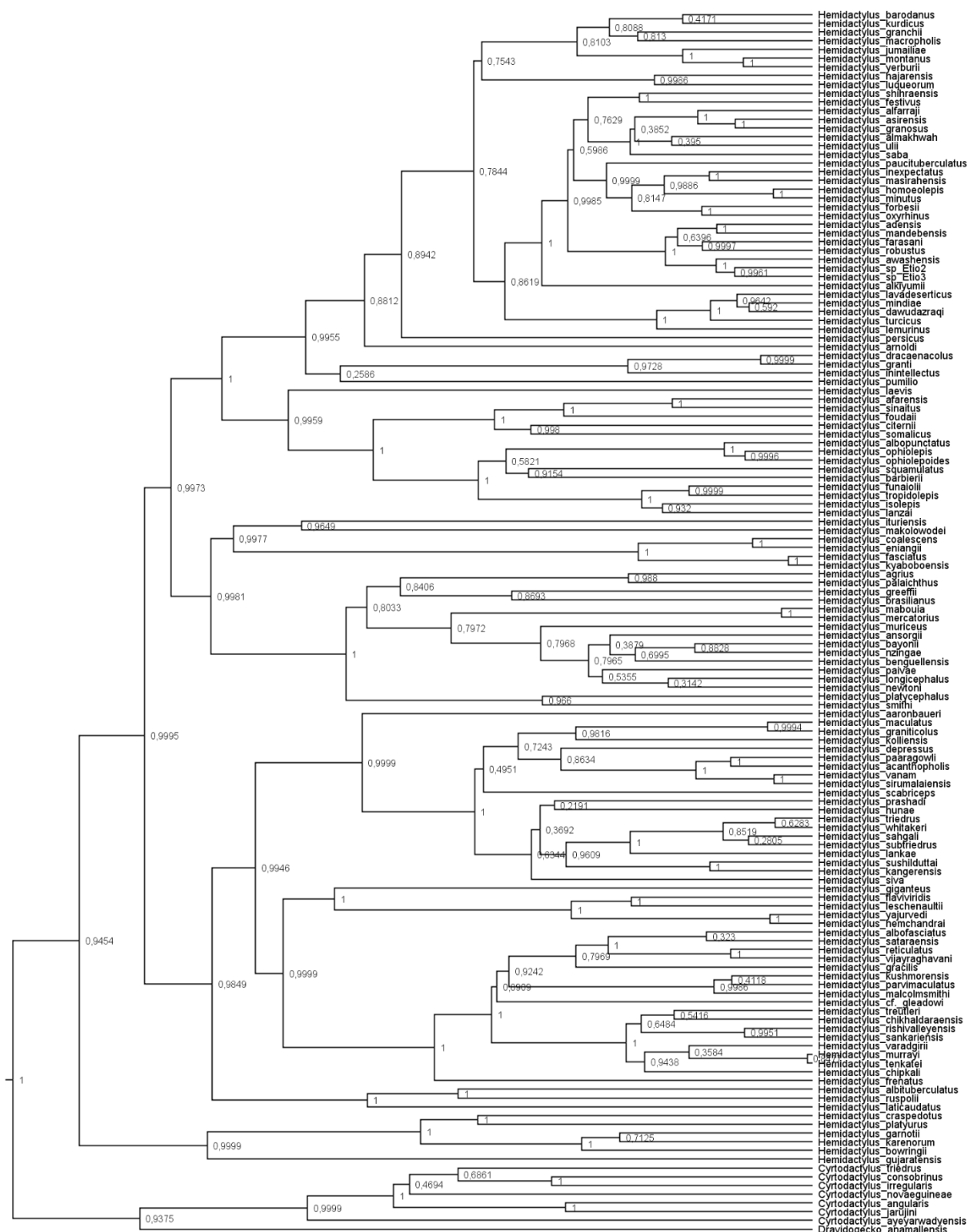
<i>Hemidactylus pumilo</i>	ground	TM a JS, osobně		Blizký východ	Šmid <i>et al.</i> , 2013a	34.3	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus reticulatus</i>	ground	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018 Agarwal, Thackeray and Khandekar, 2020		Indie	Lajmi <i>et al.</i> , 2019 Agarwal, Thackeray and Khandekar, 2020	NA	- Agarwal, Thackeray and Khandekar, 2020
<i>Hemidactylus rishivalleensis</i>	climb	Šmid <i>et al.</i> , 2015		Indie	Bauer <i>et al.</i> , 2010	63	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus robustus</i>	ground, climb	TM a JS, osobně		Afrika	Loveridge, 1947	52.1	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus raspolii</i>	ground	-		Blizký východ	Šmid <i>et al.</i> , 2015	54	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus saba</i>	NA	Mirza <i>et al.</i> , 2018		Indie	Mirza <i>et al.</i> , 2018	59	Mirza <i>et al.</i> , 2018
<i>Hemidactylus sahgali</i>	ground	Agarwal <i>et al.</i> , 2019		Indie	Agarwal <i>et al.</i> , 2019	78.3	Agarwal <i>et al.</i> , 2019
<i>Hemidactylus sankaricensis</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018		Indie	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	46.4	Giri and Bauer, 2008
<i>Hemidactylus seabriceps</i>	ground	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018		Indie	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018	NA	-
<i>Hemidactylus shihraensis</i>	NA	TM a JS, osobně		Blizký východ	Šmid <i>et al.</i> , 2013a	48.2	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus sinaitus</i>	ground	TM a JS, osobně		Afrika	Šmid <i>et al.</i> , 2013a	57	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus sirimalaisis</i>	climb	Khandekar <i>et al.</i> , 2020		Indie	Khandekar <i>et al.</i> , 2020	95	Khandekar <i>et al.</i> , 2020
<i>Hemidactylus siva</i>	climb	Srinivasulu, Srinivasulu and Kumar, 2018		Indie	Srinivasulu, Srinivasulu and Kumar, 2018	104.7	Srinivasulu, Srinivasulu and Kumar, 2018
<i>Hemidactylus smithi</i>	climb	Loveridge, 1947		Indie	Šmid <i>et al.</i> , 2020	57	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus somaliensis</i>	ground	TM a JS, osobně		Afrika	Šmid <i>et al.</i> , 2020	43	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus sp. Eto2</i>	climb	TM a JS, osobně		Afrika	JS osobně	NA	-
<i>Hemidactylus sp. Eto3</i>	climb	TM a JS, osobně		Afrika	JS osobně	NA	-
<i>Hemidactylus squamulatus</i>	ground	TM a JS, osobně		Afrika	Šmid <i>et al.</i> , 2020	48	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus subriedrus</i>	ground	Vyčelěn z <i>H. triedrus</i> . Bauer <i>et al.</i> , 2010		Indie	Lajmi <i>et al.</i> , 2019	NA	-
<i>Hemidactylus sushilduttai</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018		Indie	Agarwal <i>et al.</i> , 2019	105	Giri <i>et al.</i> , 2017
<i>Hemidactylus tenkatei</i>	NA	-		Jihovýchodní Asie	Kathirner, O'Shea and Kaiser, 2014	57.5	Rösler and Glaw, 2010
<i>Hemidactylus trentleri</i>	climb	Lajmi, Giri and Karanth, 2016		Indie	Agarwal <i>et al.</i> , 2019	70.2	Mahony, 2009
<i>Hemidactylus triedrus</i>	ground	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018		Indie	Lajmi <i>et al.</i> , 2019	76	Mirza <i>et al.</i> , 2018
<i>Hemidactylus tropidolepis</i>	ground	TM a JS, osobně		Afrika	Mazuch, Šmid and Bauer, 2016	37	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus turcicus</i>	ground, climb	TM a JS, osobně		Blizký východ	Moravec <i>et al.</i> , 2011	59	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus ulii</i>	ground	TM a JS, osobně		Blizký východ	Šmid <i>et al.</i> , 2013b	40.7	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus vanam</i>	climb	Srikanthan <i>et al.</i> , 2018		Indie	Agarwal <i>et al.</i> , 2019	112.2	Chaitanya, Lajmi and Giri, 2018
<i>Hemidactylus varadgirii</i>	climb	Chaitanya <i>et al.</i> , 2019		Indie	Chaitanya <i>et al.</i> , 2019	62	Chaitanya, Lajmi and Giri, 2018
<i>Hemidactylus vijayaraghavani</i>	ground	Mirza, 2018		Indie	Mirza, 2018	38.5	Mirza, 2018
<i>Hemidactylus whittakeri</i>	ground	Mirza <i>et al.</i> , 2018		Indie	Mirza <i>et al.</i> , 2018	60	Mirza <i>et al.</i> , 2018
<i>Hemidactylus yajurvedi</i>	climb	Murthy <i>et al.</i> , 2015		Indie	Murthy <i>et al.</i> , 2015	98	Murthy <i>et al.</i> , 2015
<i>Hemidactylus yerburii</i>	climb	TM a JS, osobně		Blizký východ	Šmid <i>et al.</i> , 2013a	74.9	Rösler, 2015
<i>Hemidactylus atmakhvah</i>	ground	TM a JS, osobně		Blizký východ	JS osobně	43.5	JS osobně
<i>Hemidactylus farasani</i>	ground	TM a JS, osobně		Blizký východ	JS osobně	55.4	JS osobně



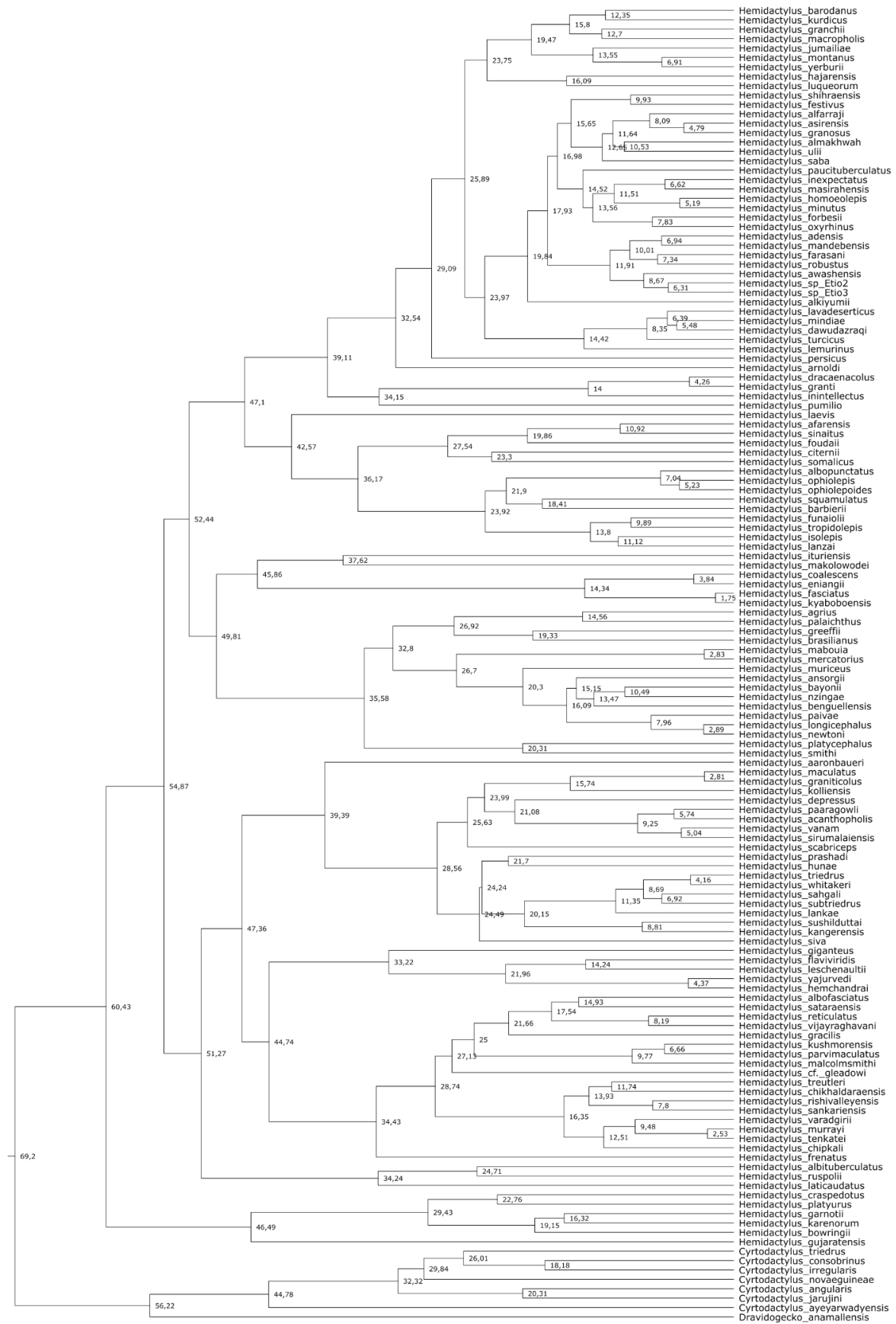
Príloha 6 – Strom vytvorený metódou maximum likelihood



Príloha 7 – strom vytvorený metódou bayesovské analýzy



Příloha 8 – Strom se středními hodnotami stáří jednotlivých uzlů (v milionech let)



Příloha 9 – porovnání šplhavých a terestrických druhů z hlediska tělesné velikosti

