

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



Vojtěch Janák

Fylogeneze, diverzifikační dynamika a biogeografie gekonů rodu *Hemidactylus*

Phylogeny, diversification dynamics and biogeography of *Hemidactylus* geckos

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Jiří Šmíd, PhD

Praha, 2020

Rád bych poděkoval svému školiteli Mgr. Jiřímu Šmídovi, PhD za konzultace při psaní této práce a za poskytnutí přiložených fotografií.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně výhradně s použitím zdrojů uvedených v seznamu literatury. Práce ani žádná její část nebyla předložena pro získání stejného nebo jiného akademického titulu.

V Praze dne 2.6. 2020

Obsah

Abstrakt	4
Úvod	5
Charakteristika rodu	6
Fylogeneze skupiny	7
1. Tropický asijský klad	10
1.1 Fylogeneze.....	10
1.2 Skupina <i>Hemidactylus platyurus</i>	12
1.3 Skupina <i>Hemidactylus flaviviridis</i>	12
1.4 Skupina <i>Hemidactylus brookii</i> a <i>H. frenatus</i>	12
1.5 Skupina <i>Hemidactylus prashadi</i>	15
1.6 Evoluční historie.....	17
2. Aridní klad.....	17
2.1 Fylogeneze.....	17
2.2 Africká radiace	19
2.3 Radiace na Sokotře.....	20
2.4 Arabská radiace	20
3. Afro-atlantský klad.....	23
3.1 Fylogeneze.....	23
3.2 Transatlantické druhy	25
3.3 Skupina <i>Hemidactylus longicephalus</i>	25
3.4 Skupina <i>Hemidactylus bouvieri</i>	26
3.5 Druhy z africké pevniny	27
3.6 <i>Hemidactylus mabouia</i>	27
4. <i>Hemidactylus fasciatus</i>	28
5. Klad <i>Hemidactylus angulatus</i>	29
Závěr.....	30
Příloha	31
Použité zdroje.....	32

Abstrakt

Hemidactylus je druhým nejpočetnějším rodem gekonů, který navíc dobře vystihuje většinu charakteristik této skupiny, jako je téměř celosvětové rozšíření nebo vysoká druhová diverzita. V nedávné době bylo popsáno mnoho nových druhů, jejichž počet se tak zdvojnásobil. Ukazuje se, že ačkoliv v posledních letech úroveň znalostí o tomto rodu výrazně vzrostla, stále existují nevyřešené otázky ohledně vztahů mezi hlavními kladů i v rámci menších skupin. Cílem práce je shrnout současné znalosti o fylogenezi a biogeografii rodu a jeho podskupin.

Klíčová slova: *Hemidactylus*, *gekoni*, *Squamata*, *fylogeneze*, *biogeografie*, *rozšíření*, *klad*

Abstract

Hemidactylus is the second-most speciose among all gekkotan genera and also accounts very well for most typical characteristics of the group, such as almost worldwide distribution and significant species diversity. Many new species have been described in recent years, doubling the over all species count. Although the amount of knowledge regarding this genus has grown significantly, there is still some confusion in the matter of clade relationships on high as well as low levels of phylogeny. This thesis aims to summarize current knowledge of phylogeny and biogeography of this genus and its subclades.

Key words: *Hemidactylus*, *geckos*, *Squamata*, *phylogeny*, *biogeography*, *distribution*, *clade*

Úvod

Hemidactylus je rod náležící do čeledi Gekkonidae infrařádu Gekkota šupinatých plazů. Gekoni představují v rámci plazů linii s řadou unikátních znaků a charakteristik. Mezi ně patří například schopnost mnoha druhů velmi dobře šplhat pomocí adhezivních polštářků na prstech. Tento znak, ač se vyskytuje také u některých druhů scinků a anolisů, je nejvíce rozšířen právě u gekonů.

Jedná se také o druhově velmi početnou skupinu. Rozšířena je v tropických a subtropických oblastech celého světa. Celkově je v současnosti rozlišováno přes 1900 druhů, což představuje téměř 18 % všech známých druhů šupinatých plazů (Uetz *et al.*, 2020). Zjevně se tedy jedná o úspěšnou linii této skupiny.

Rod *Hemidactylus* představuje dobrý příklad zástupce této skupiny, neboť většina jejích charakteristik se vztahuje i na něj. Druhy do něj spadající se tak například vyskytují na všech kontinentech s výjimkou Antarktidy. Toto rozšíření a poměrně rozmanitá škála habitatů, kterou obývají, nabízí prostor ke studiu mnoha témat, například historického šíření živočichů nebo mechanismů diversifikace.

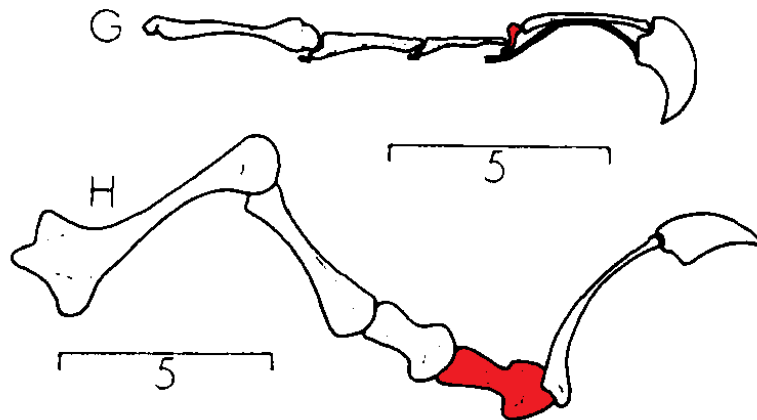
Další význačnou vlastností je druhová početnost tohoto rodu. Se 165 momentálně popsányými druhy se jedná o druhý nejpočetnější rod gekonů. Navíc jde o sesterskou skupinu vůbec nejpočetnějšího rodu *Cyrtodactylus*. Celkově je v těchto dvou taxonech zahrnuto 461 druhů, což představuje téměř 35 % z čeledi Gekkonidae a 23 % z podřádu Gekkota (Uetz *et al.*, 2020). Takto vysoká úroveň diversity je pozoruhodná a může vyvolávat otázku, jaké faktory přispěly k diversifikaci právě této skupiny.

Z morfologického hlediska je rod *Hemidactylus* také poměrně zajímavý, především ve vztahu k otázce vzniku adhezivních polštářků u gekonů. U členů rodu je tento znak přítomen, zatímco u jeho nejbližších příbuzných taxonů chybí. Je tedy otázkou, jestli se jedná o nezávislý vývoj tohoto znaku právě u předka rodu *Hemidactylus*, nebo o případ jeho ztráty u ostatních rodů.

Rod *Hemidactylus* je tak skupinou s potenciálem ke studiu mnoha fenoménů. Zásadním faktorem v pochopení evoluční historie dané skupiny organismů je znalost fylogenetických vztahů. V posledních čtrnácti letech proběhlo několik studií zaměřených na rod *Hemidactylus*, zabývajících se právě touto problematikou. Přesto vztahy jak mezi hlavními klady uvnitř rodu, tak na nižší úrovni uvnitř některých skupin zůstávají nadále nejasné. Navíc od těchto prací došlo k nárůstu počtu nově popisovaných druhů. Celkem jich od první studie fylogeneze rodu v roce 2006 bylo popsáno 66 (Uetz *et al.*, 2020). Další byly pozvednuty ze statusu poddruhu.

Charakteristika rodu

Morfologicky se rod *Hemidactylus* odlišuje především unikátní stavbou prstů. Třetí prstní kůstka je v třetím a čtvrtém prstu přední končetiny a v třetím, čtvrtém a pátém prstu zadní končetiny silně modifikována (Russell, 1977). Je velmi malá a na ostatní kůstky napojená pod větším úhlem. Při zbežném pohledu je proto snadno přehlédnutelná, což v minulosti vedlo některé autory k názoru, že je u rodu *Hemidactylus* zcela redukována (Russell, 1977). Tento znak byl také náznakem, že rody *Briba*, *Cosymbotus*, *Teratolepis* a *Dravidogecko*, u kterých byla tato modifikace prstních kostí také přítomná, jsou rodu *Hemidactylus* blíže příbuzné ještě předtím, než byly s pomocí molekulárně fylogenetických metod do tohoto rodu začleněny (Russell, 1977).



Obr. 1 - Srovnání stavby prstu u rodů *Hemidactylus* (G) a *Gehyra* (H). Třetí prstní kůstka je zvýrazněna. S úpravou převzato z Russell, 1977

Se stavbou prstu přímo souvisí přítomnost adhezivních polštářků, které jsou u rodu *Hemidactylus* vyvinuty. Již bylo zmíněno, že v jeho nejbližších příbuzných taxonech tento znak vyvinut není. Otázka vzniku adhezivních polštářků byla v nedávné době objektem několika studií. Spíše se zdá, že společný předek gekonů tyto polštářky neměl a k jejich vzniku došlo v průběhu evoluce skupiny opakovaně, mimo jiné i u tohoto rodu (Gamble *et al.*, 2012; Russell and Gamble, 2019). I v práci ukazující spíše na společný původ tohoto znaku je však pravděpodobnost nezávislého vzniku právě u rodu *Hemidactylus* nezanedbatelná (Hagey *et al.*, 2017).

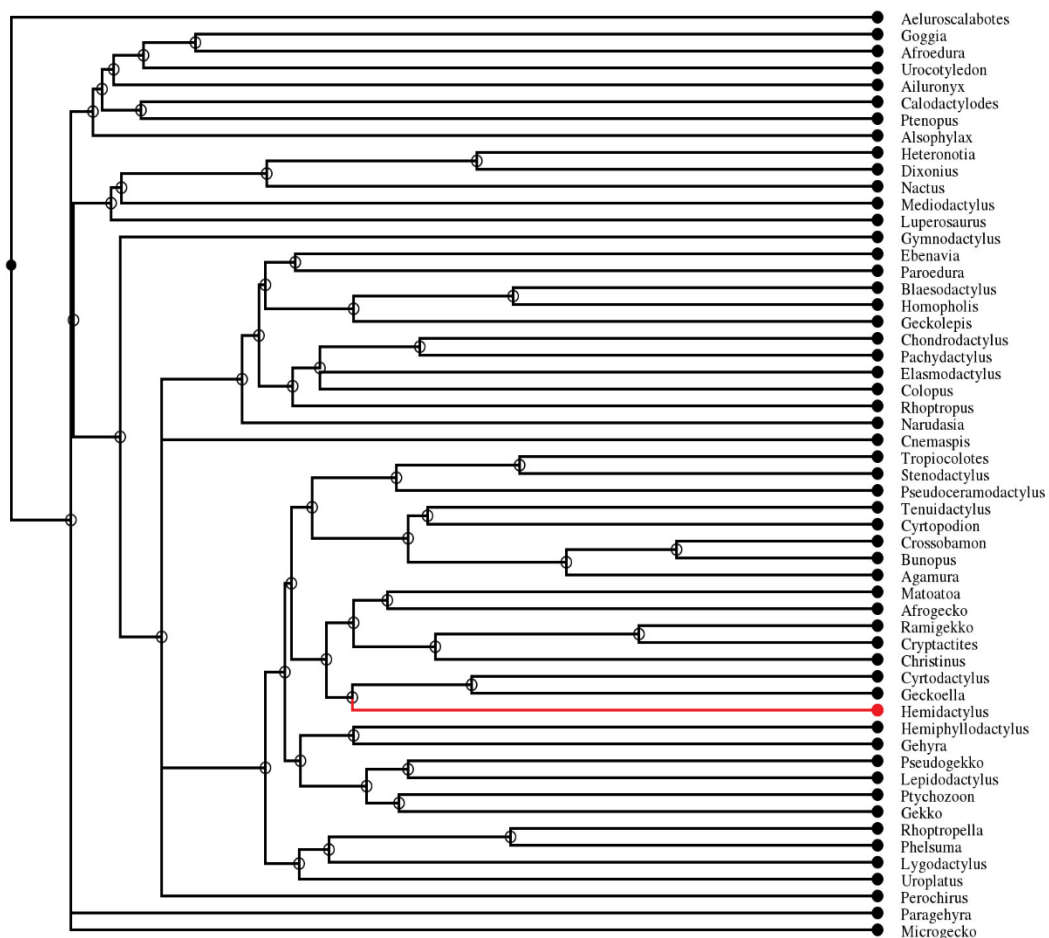
V ostatních morfologických znacích je rod *Hemidactylus* poměrně konzervativní. Zachovává například počet presakrálních obratlů nebo stavbu lebky typické pro čeled' Gekkonidae (Carranza and Arnold, 2006). Vnější znaky, jako například tělesná velikost,

přítomnost a počet hřbetních výstupků, počet samčích kyčelních pórů nebo zbarvení a kresba se naopak výrazně proměňují. Někdy je proměnlivost vysoká i v rámci jednotlivých druhů (Carranza and Arnold, 2006).

Gekoni rodu *Hemidactylus* jsou rozšířeni v oblastech tropů a subtropů téměř celého světa. Většinou se jedná o zvířata šplhající na kameny či kmeny stromů, ačkoliv existují i formy přizpůsobené pohybu po zemi (Carranza and Arnold, 2006). Příslušníci tohoto rodu jsou také převážně aktivní v noci (Carranza and Arnold, 2006).

Fylogeneze skupiny

Jak bylo již řečeno, patří rod *Hemidactylus* do čeledi Gekkonidae infrařádu Gekkota. Čeleď se dělí do dvou základních větví. Jedna se dále dělí na dva klady, první obsahující rody *Lepidodactylus*, *Gekko*, *Pseudogekko*, *Luperosaurus*, *Ptychozoon*, *Dixonius*, *Heteronotia*, *Nactus*, *Hemiphyllodactylus* a *Gehyra*.

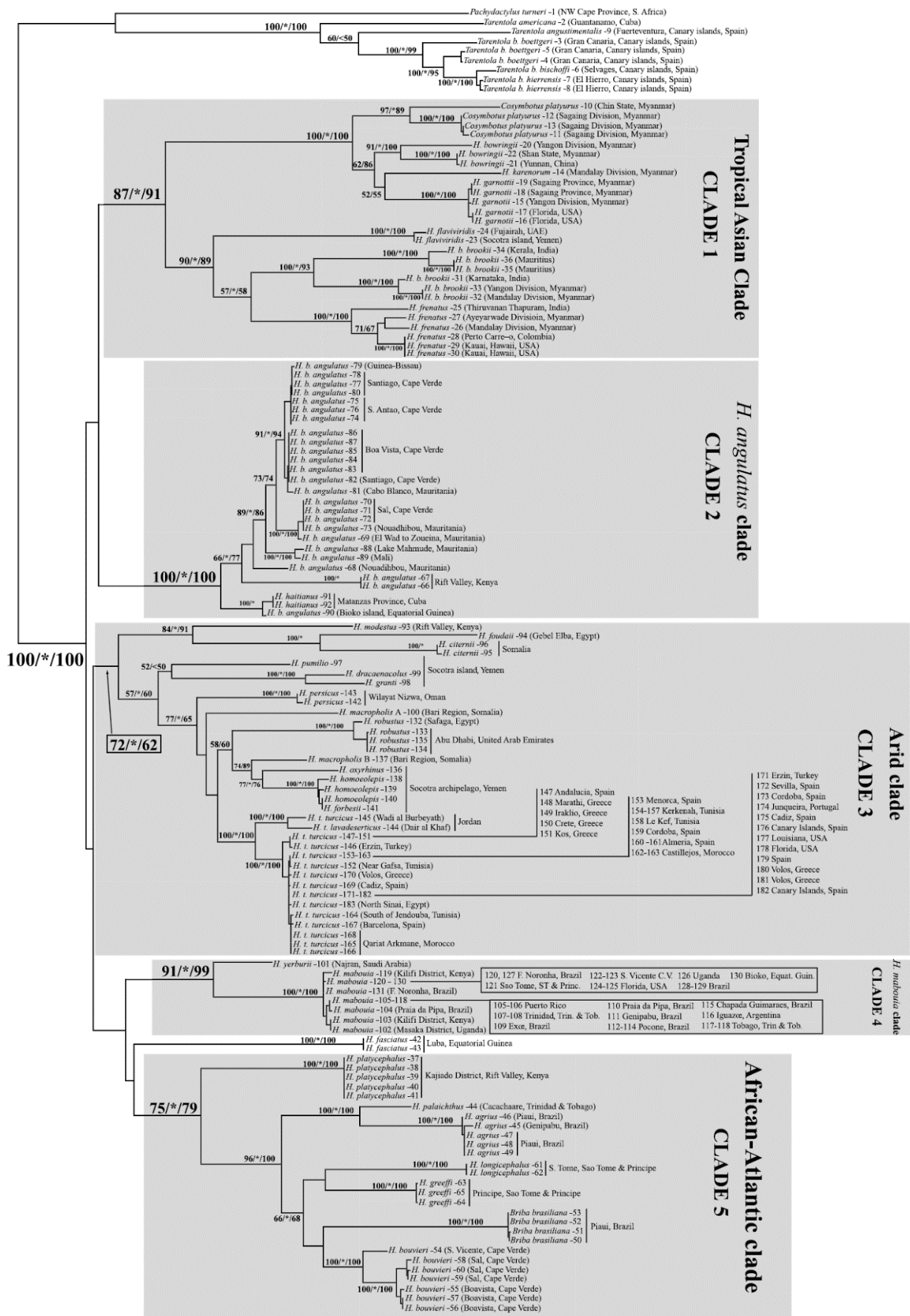


Obr. 2 - Strom ukazující vztahy mezi rody čeledi Gekkonidae s vyznačenou pozicí rodu *Hemidactylus*. Jedná se o metaanalýzu publikovaných dat a nemusí zcela odpovídat nejnovějším poznatkům. Většina taxonů příbuzných rodu, včetně sesterského rodu *Cyrtodactylus*, si vůči němu zachovává blízkou pozici. Vytvořeno s pomocí Kumar *et al.*, 2017

Druhý klad potom zahrnuje rody *Alsophyllax*, *Tropicolotes*, *Cnemaspis*, *Mediodactylus*, *Pseudoceramodactylus*, *Stenodactylus*, *Bunopus*, *Crossobamon*, *Agamura*, *Cyrtopodion*, *Cyrtodactylus* a *Hemidactylus*. Nejbližším příbuzným rodem je rod *Cyrtodactylus* (Pyron *et al.*, 2013).

Rod byl v základu rozdělen do pěti odlišných skupin. Konkrétně jsou to tropický asijský klad, klad *Hemidactylus angulatus*, aridní klad, klad *H. mabouia* a Afro – Atlantský klad (Carranza and Arnold, 2006). Dle první studie se zdálo, že první dva jsou sesterské a tvoří jednu skupinu, druhá skupina potom obsahuje sesterské Afro – Atlantský klad a klad *H. mabouia* a k nim sesterský aridní klad (Carranza and Arnold, 2006).

Ačkoliv byla platnost většiny jednotlivých kladů podpořena poměrně dobře i v dalších studiích, o vzájemných vztazích, jak jsou popsány výše, lze pochybovat, neboť se ukazovaly odlišně. V jiné práci (Bauer *et al.*, 2010a) představuje *H. angulatus* skupinu sesterskou všem ostatním. Z nich se jako první oddělil aridní klad, následovaný předkem afro-atlantského kladu, který navíc zahrnuje i *H. mabouia*. Poslední skupinu tvoří druhy z tropické Asie, ovšem vztah dvou podskupin, které tyto druhy tvoří, není jistý. Další práce (např. Pyron *et al.*, 2013) ukazují situaci opět odlišně. Vztahy vyšších skupin rodu *Hemidactylus* tak zůstávají stále nevyřešeny (Lajmi and Karanth, 2020).



Obr. 3 – Fylogeneze rodu *Hemidactylus* s prvním rozdělením na pět kladů. Převzato z Carranza and Arnold, 2006

1. Tropický asijský klad

Do této skupiny byly zařazeny druhy vyskytující se v jižní a východní Asii. První určení tohoto kladu proběhlo na základě pouze omezeného počtu sedmi druhů z více než dvaceti tehdy známých (Bauer *et al.*, 2010a). Po lepším průzkumu skupiny a zahrnutí většího počtu druhů se situace ukázala poněkud odlišně a v rámci kladu byly odhaleny dvě různé skupiny.

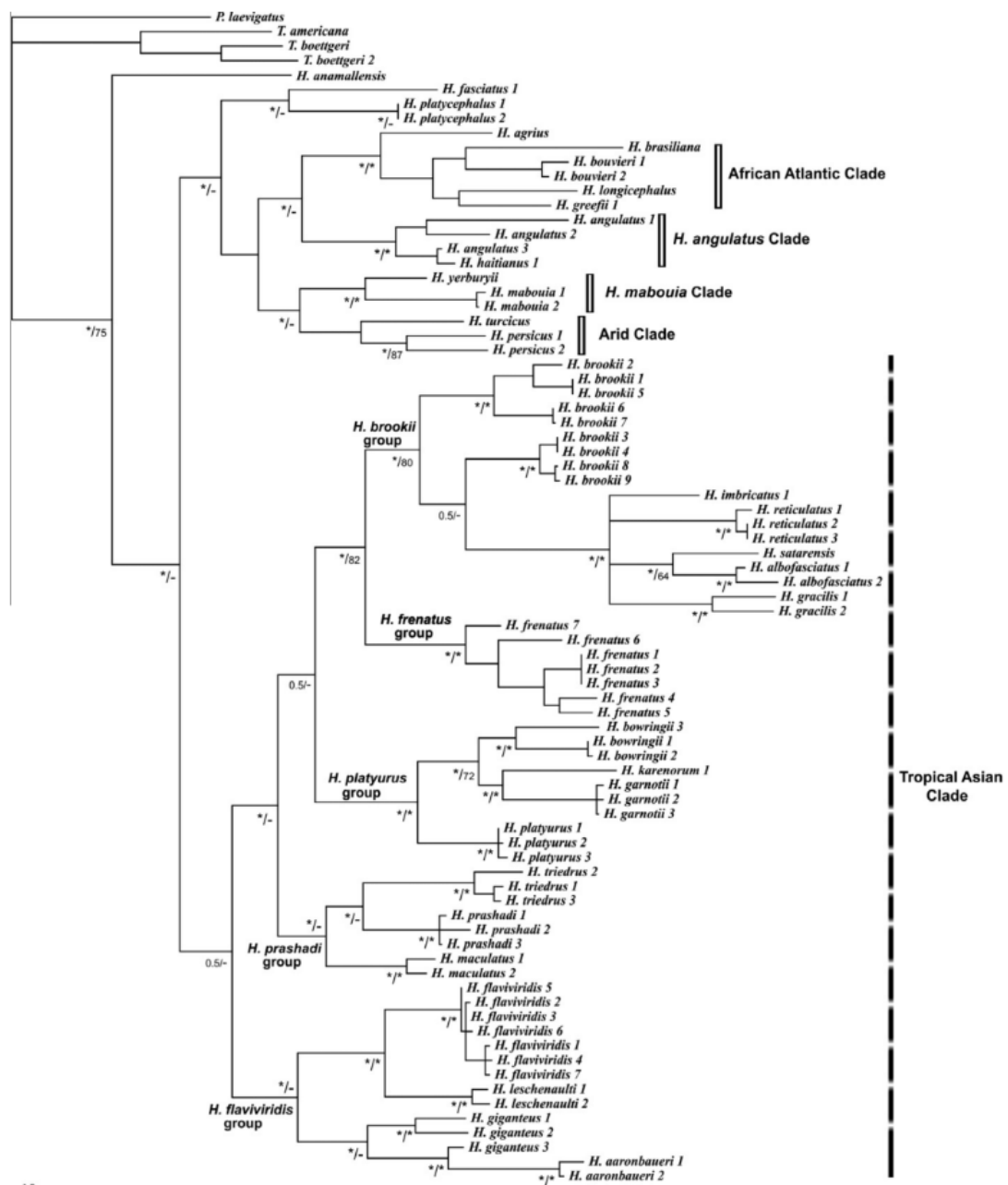
1.1 Fylogeneze

Druhy vyskytující se v tropických oblastech jižní a jihovýchodní Asie se tedy dají rozlišit do dvou podskupin. Tyto byly nejprve nazvány jako skupina *bowringii* a skupina *brookii* (Zug *et al.*, 2007; Bauer *et al.*, 2010a). Původně byly zavedeny v pokusu ověřit příslušnost asijských druhů, u nichž nebyla provedena molekulární analýza, do tropického asijského kladu na základě morfologických znaků (Zug *et al.*, 2007). Poté, kdy byla provedena molekulárně fylogenetická analýza, se sice zařazení jednotlivých druhů ukázalo jako vesměs nesprávné, existence obou skupin a jejich monofyletický status byly ale potvrzeny (Bauer *et al.*, 2010a).

Bansal and Karanth, 2010 ve své studii zavedli odlišné názvy skupin a poskytli detailnější pohled na fylogenezi kladu. Jejich skupina *H. platyurus* obsahuje druhy z jihovýchodní Asie a dá se ztotožnit se skupinou *bowringii*. Dále popsali čtyři skupiny z Indického subkontinentu, nazvané jako skupina *Hemidactylus flaviviridis*, skupina *H. brookii*, skupina *H. frenatus* a skupina *H. prashadi*. Skupiny *brookii* a *frenatus* jsou sesterské a bývají shrnovány pod jeden celek (Lajmi *et al.*, 2016; Agarwal *et al.*, 2019). Druhy zahrnuté do těchto čtyř skupin odpovídají druhům ze skupiny *brookii*, jak byla definována ve studii Bauera *et al.* (2010a) Druhy vyskytující se v tropických oblastech Asie tvoří tedy dvě monofyletické skupiny, jednu vzniklou na Indickém subkontinentu (někdy označovanou jako indický klad či indická radiace) a druhou, druhově chudší, rozšířenou v jihovýchodní Asii (Bansal and Karanth, 2010; Bauer *et al.*, 2010a).

Vztah mezi nimi nicméně není zcela jasný. Z první analýzy vyplývalo, že obě skupiny jsou sesterské (Carranza and Arnold, 2006). V další studii zabývající se primárně vztahy rodů *Teratolepis* a *Hemidactylus* však výsledky ukazovaly, že tomu tak není a tropický asijský klad není ve skutečnosti monofyletickou skupinou (Bauer *et al.*, 2008). Výzkum zahrnující větší počet asijských druhů nezískal ohledně jejich vztahu průkazné výsledky (Bauer *et al.*, 2010a). Další studie provedená na základě mitochondriálních i jaderných genů spíše potvrdila, že skupiny sesterské nejsou. Fylogenetický strom vytvořený na základě mitochondriálních genů potvrzuje, že jsou obě monofyletické a odlišné od ostatních hlavních kladů rodu *Hemidactylus*.

Skupina *platyurus* je zde však vnitřní skupinou Indického kladu a netvoří výlučnou větev. Dle výsledků analýzy jaderných genů je sice odlišná od skupin indického kladu, není k nim však sesterská (Bansal and Karanth, 2010). Místo toho je skupina *H. platyurus* sesterská druhům aridního kladu, skupiny *H. flaviviridis*, *H. brookii*, *H. frenatus* a *H. prashadi* tvoří sesterský klad ke všem ostatním druhům rodu *Hemidactylus* (Bansal and Karanth, 2010). V současnosti se tedy zdá, že tropický asijský klad, jak byl definován v původní práci (Carranza and Arnold, 2006), není platnou monofyletickou jednotkou.



Obr. 4 – Fylogenetický strom vyjadřující nejpravděpodobnější členění tropických asijských druhů rodu *Hemidactylus*. Převzato z Bansal and Karanth, 2010

1.2 Skupina *Hemidactylus platyurus*

Do této skupiny patří druhy *Hemidactylus platyurus*, *H. bowringii*, *H. garnotii*, *H. karenorum*, *H. craspedotus* a *H. aquilonius* (Bansal and Karanth, 2010; Bauer *et al.*, 2010a). Pravděpodobně sem patří též *H. vietnamensis*. Vyskytují se především v jihovýchodní Asii (Bauer *et al.*, 2010a).

U dvou druhů z této skupiny, *H. garnotii* a *H. vietnamensis*, bylo zjištěno, že se jedná o partenogenetické linie (Kluge and Eckardt, 1969; Darevsky *et al.*, 1984). Druhy jsou si pravděpodobně blízce příbuzné, *H. vietnamensis* byl nejdříve určován jako *H. garnotii*, než došlo k jeho popisu jako samostatného taxonu (Darevsky *et al.*, 1984). V žádné molekulárně fylogenetické studii ovšem zahrnut nebyl.

1.3 Skupina *Hemidactylus flaviviridis*

Spadají sem druhy *Hemidactylus flaviviridis*, *H. giganteus*, *H. leschenaultii*, *H. hemchandrai* a *H. yajurvedi*. (Bansal and Karanth, 2010; Agarwal *et al.*, 2019). Příslušnost *H. aaronbaueri* není nicméně jistá, novější práce jej umisťuje do skupiny *H. prashadi* (Lajmi *et al.*, 2019). Skupina je primárně vázaná na suché habitaty a má široký areál rozšíření, převážně způsobený výskytem *H. flaviviridis*. Tento druh se vyskytuje v pásu od severní Indie přes Pákistán dál na západ do Arábie, ostatní jsou omezeny na území Indie a Srí Lanky (Carranza and Arnold, 2006; Lajmi *et al.*, 2019).

1.4 Skupina *Hemidactylus brookii* a *H. frenatus*

Jako *Hemidactylus brookii* byl až donedávna označován soubor druhů s podobnými morfologickými znaky. Areál zahrnoval oblasti tropického pásma téměř celého světa. Ve studii z roku 2006 se ukázalo, že afričtí a američtí jedinci patří do odlišných linií a tvoří samostatné druhy (Carranza and Arnold, 2006). Název tak zůstal pouze asijským populacím. Později však bylo zjištěno, že druh představuje i v rámci tropické Asie druhový komplex (Bansal and Karanth, 2010). Podle modelu vytvořeného na základě mitochondriální DNA jej tvoří čtyři klady.

První klad obsahuje druhy *H. murrayi*, *H. treutleri*, *H. chipkali*, *H. chikhaldaraensis* a *H. sankariensis* (Agarwal *et al.*, 2019), možná také *H. subtriedroides* a *H. tenkatei*. U druhu *H. subtriedroides* není jistý jeho status, na základě morfologického srovnání je někdy považován za synonymní s *H. tenkatei* (Mahony, 2011). Další, novější studie ovšem nesouhlasí a navrhuje zachovat *H. subtriedroides* jako samostatný druh (Kathriner *et al.*, 2014). Validita druhu

Hemidactylus tenkatei také není potvrzená, novější molekulárně fylogenetická analýza poukazuje na jeho možnou identitu se druhem *H. murrayi* (Lajmi *et al.*, 2016).

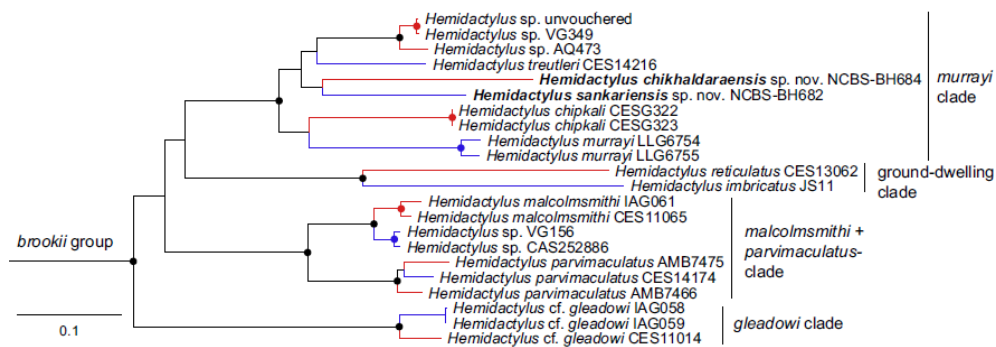
Druhý klad zahrnuje druhy *H. imbricatus*, *H. reticulatus*, *H. albofasciatus*, *H. satarauensis* a *H. gracilis* (Lajmi *et al.*, 2016; Agarwal *et al.*, 2019). Vyskytují se v sušších oblastech Indie, *H. imbricatus* i v Pákistánu (Lajmi *et al.*, 2019). *Hemidactylus imbricatus*, dříve *Teratolepis fasciata*, byl zařazen a pojmenován poté, kdy vyšlo najevo, že rod *Teratolepis* je vnitřní skupinou rodu *Hemidactylus*. Stejná situace nastala u druhu *H. albofasciatus*, nicméně i jeho příslušnost je dnes bezpečně prokázána, stejně jako vztah k ostatním členům tohoto kladu (Bauer *et al.*, 2008). U druhu *H. reticulatus* se ukazuje vysoká vnitřní genetická diverzita, je tedy pravděpodobné, že se ve skutečnosti jedná o komplex kryptických druhů (Lajmi and Karanth, 2020).

Do třetího kladu spadají *H. malcolmsmithi* a *H. parvimaculatus*. První jmenovaný byl k rodu *Hemidactylus* přiřazen teprve nedávno. Je znám z nížinných oblastí severní Indie, z oblastí Jammu a Himachal (Agarwal *et al.*, 2019). *Hemidactylus parvimaculatus* se vyskytuje na Srí Lance, ostrovech Mauritius, Rodrigues a Reunion a Komorských ostrovech (Bauer *et al.*, 2010b). Nověji byl také nalezen na Indické pevnině, konkrétně ve státech Goa, Odisha, Tamilnadu, Karnataka a Andhrapradesh (Lajmi *et al.*, 2016).

Čtvrtý klad obsahuje druh *Hemidactylus gleadowi*, vyskytující se v jižní a západní Indii, a jednu odlišnou linii ze státu Maharashtra, která nebyla zatím formálně popsána (Lajmi *et al.*, 2016; Agarwal *et al.*, 2019).

Pozice *Hemidactylus brookii* sensu stricto (s. s.) není dosud uspokojivě vyřešena. Původně byl popsán na základě dvou jedinců z Bornea a jednoho z Austrálie. Protože se žádný z druhů komplexu v Austrálii nevyskytuje, předpokládají Bauer *et al.*, že všichni jedinci pocházejí z Bornea. Ve své molekulárně fylogenetické studii zjistili, že tvoří klad s jedinci z Malajsie a Myanmaru a navrhli právě tuto skupinu klasifikovat jako *H. brookii* s. s. (Bauer *et al.*, 2010b). V práci z roku 2016 však vyšlo najevo, že bornejské jedinci z předchozí studie spadají do stejného kladu jako *H. murrayi* a jedná se ve skutečnosti nejspíš o nedávnou disperzi tohoto druhu (Lajmi *et al.*, 2016).

Při opětovném popisu původního materiálu se ukazuje přítomnost dvou odlišných morfologických forem. Jedna odpovídá jedinci z Bornea a druhá Australskému a zbývajícím bornejskému jedinci. Mahony, 2011 předpokládá, že došlo k záměně jedinců při předchozí manipulaci a ve skutečnosti formy reprezentují dvě oddělené populace. Ve světle novějších zjištění je pravděpodobné, že obě formy pocházejí z Bornea, kdy jedna představuje *Hemidactylus murrayi*, zatímco zbývající dva jedinci odpovídají druhu *H. brookii* s. s. (Lajmi *et al.*, 2016). Druh stále zůstává znám pouze dle tří jedinců, na jejichž základě byl popsán (Agarwal *et al.*, 2019).



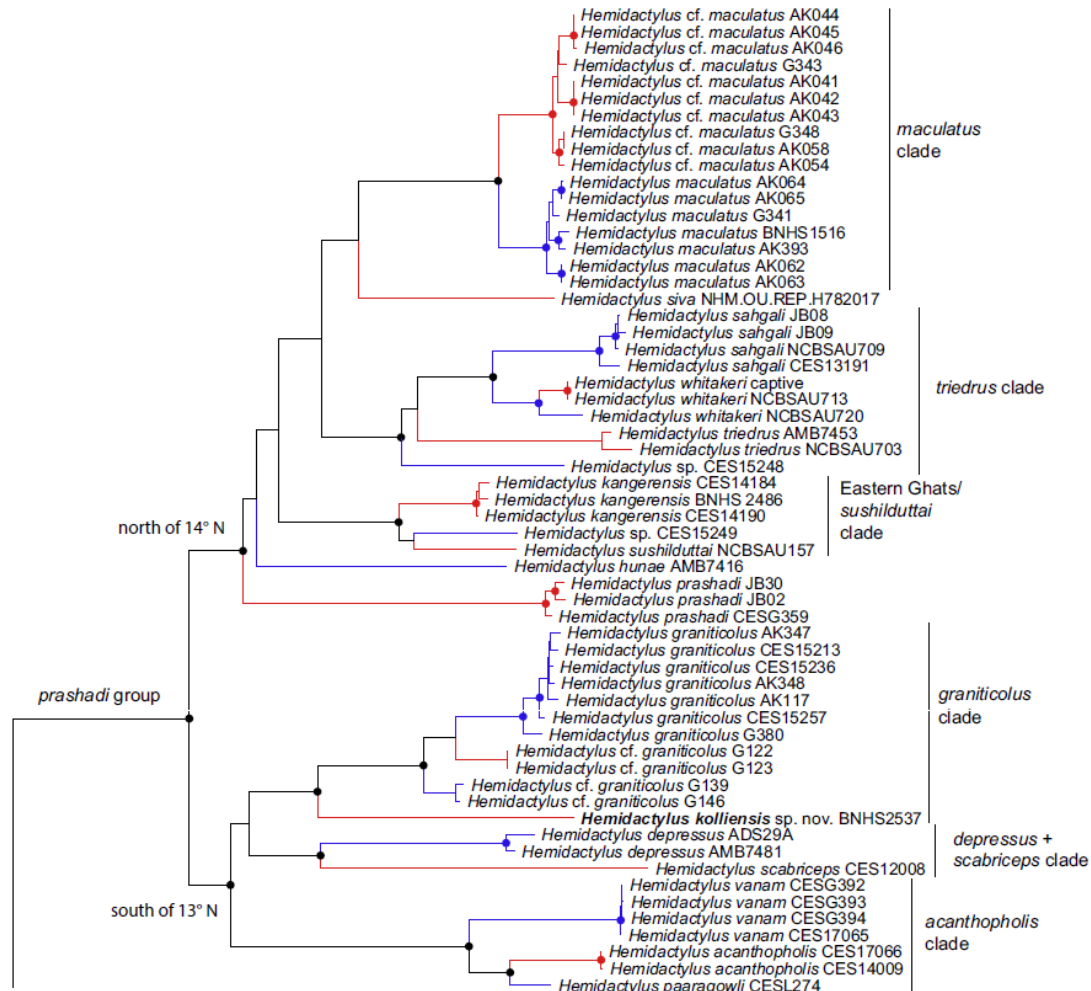
Obr. 5 - Vnitřní členění skupiny *Hemidactylus brookii*. Převzato z Agarwal *et al.*, 2019

Hemidactylus frenatus je sesterskou linií ke komplexu *H. brookii* (Carranza and Arnold, 2006; Bansal and Karanth, 2010; Agarwal *et al.*, 2019). Existuje v rámci něj velká vnitřní genetická variabilita. Jedinci z Indie a z Myanmaru se mezi sebou odlišují přibližně stejnou měrou, jako jedinci z komplexu *brookii* (Carranza and Arnold, 2006; Zug *et al.*, 2007). Je tedy pravděpodobné, že i *H. frenatus* představuje druhový komplex, někteří autoři ho tak již označují (například Agarwal *et al.*, 2019). Ve většině fylogenetických studií jsou v rámci komplexu přítomny alespoň dvě rozlišitelné linie, v jedné jej autoři rozdělili na pět (Lajmi and Karanth, 2020). Výše zmíněná odlišnost indické populace vedla k návrhu na obnovení statutu samostatného druhu *Hemidactylus punctatus*, ovšem s nutností dalšího výzkumu (Zug *et al.*, 2007).

Samostatnou problematikou komplexu *H. frenatus* je jeho nedávná disperze, pravděpodobně umožněná lidskou činností (Carranza and Arnold, 2006; Torres-Carvajal, 2015). Areál tak kromě původní jižní a jihovýchodní Asie zahrnuje v současnosti i ostrovy v Pacifiku, Indickém oceánu a část Amerického kontinentu (Weterings and Vetter, 2018). Fakt, že alespoň americké a tichomořské populace jsou geneticky uniformní a identické s jedinci z jihovýchodní Asie, potvrzuje nedávné rozšíření právě z tohoto zdroje (Torres-Carvajal, 2015).

1.5 Skupina *Hemidactylus prashadi*

Tato skupina je druhově nejbohatší z celé indické radiace (Agarwal *et al.*, 2019). V základu se dělí na dvě velké podskupiny. Tomuto dělení přibližně odpovídá i distribuce druhů, druhy jedné jsou rozšířeny spíše severně od 14° s. š. a druhé jižně od 13°s. š. (Agarwal *et al.*, 2019).



Obr. 6 – Vnitřní členění skupiny *Hemidactylus prashadi*. Převzato z Agarwal *et al.*, 2019

Severní skupina zahrnuje druhy *Hemidactylus prashadi*, *H. hunae*, *H. kangerensis*, *H. sushilduttai*, komplex *H. triedruss*, *H. maculatus* a *H. siva* (Agarwal *et al.*, 2019). *Hemidactylus sushilduttai* je relativně nedávno popsáným druhem. Vyskytuje se ve východní Indii v oblasti pohoří Mahendragiri, součásti Východního Ghátu (Giri *et al.*, 2017). *Hemidactylus kangerensis* je sesterským druhem *H. sushilduttai* (Agarwal *et al.*, 2019). Vyskytuje se v severní části Východního Ghátu, přibližně ve stejné oblasti jako předchozí druh (Mirza *et al.*, 2017). *Hemidactylus hunae* byl dlouho považován za poddruh *H. maculatus*, až

na základě molekulárně fylogenetické studie byl v r. 2010 navržen jako právoplatný druh (Bauer *et al.*, 2010a). Je to endemit Srí Lanky (Lajmi *et al.*, 2019).

Hemidactylus siva byl popsán v roce 2018. Je znám pouze z lokality Hampi v Indickém státě Karnataka. Zároveň s popisem byla provedena fylogenetická analýza, která umístila druh na bázi celé skupiny prashadi (Srinivasulu *et al.*, 2018). V o rok mladší analýze je však umístěn uvnitř této skupiny, sesterský k *H. maculatus* (Agarwal *et al.*, 2019).

Hemidactylus triedrus je dalším druhovým komplexem v rámci indické radiace. Jeho zástupci byli známi ze suchých oblastí Indie, Srí Lanky a části Pákistánu. Teprve nedávný výzkum morfologie napříč jedinci příslušícími ke komplexu v kombinaci s analýzou mitochondriální DNA ukázal, že komplex tvoří tři druhy (Mirza *et al.*, 2018). *H. triedrus* s. s. byl nově popsán na základě jednice z východního pobřeží Indie. Druh se vyskytuje právě na východním pobřeží a v centrální části poloostrova, konkrétně oblastech Kerala, Tamilnadu, Andhrapradesh a Pondicherry (Mirza *et al.*, 2018). Dalším druhem komplexu je *H. whitakeri*. Jeho výskyt je potvrzen z oblastí Karnataky a Tamilnadu, případně další lokality nebyly, podobně jako u předchozího druhu, dosud prozkoumány (Mirza *et al.*, 2018). *H. saghali* se vyskytuje v Indii v oblasti západní Dekánské plošiny, západního pobřeží a přesahuje i na území Pákistánu. Geneticky jsou jedinci velmi jednotní, takže by jeho rozšíření mohlo být výsledkem nedávné prudké disperze (Mirza *et al.*, 2018).

Druh *Hemidactylus subtriedrus* byl dlouho problematickým. Jedinec, na jehož základě byl druh popsán, je v současnosti ztracen, všichni ostatní takto identifikovaní náleží k jiným druhům (Javed *et al.*, 2010; Mahony, 2011). Bauer *et al.*, 2010 poukázali na odlišnost linie od *H. triedrus* (tehdy však ještě sensu lato, s. l.) a navrhli ustanovit ho jako platný druh. V novějším srovnání ale autoři konstatují, že se jedinec z původní typové lokality morfologicky neliší od jedinců připisovaných druhu *H. triedrus* s. l. Po rozdělení komplexu jej zařadili do druhu *H. whitakeri* (Mirza *et al.*, 2018). Tento fakt navíc vysvětluje dříve zjištěnou odlišnost linie.

Hemidactylus lankae je dalším druhem, jehož pozice není zcela jasná. Navržený na pozici platného druhu byl v roce 2010 na základě odlišnosti jedinců řazených ke komplexu *triedrus* pocházejících ze Srí Lanky (Bauer *et al.*, 2010a). Při rozdělení komplexu se linie ukázala jako náležící do okruhu *H. triedrus* s. s. Autoři tak, navíc s přihlédnutím k faktu, že se žádný z jedinců, na jejichž základě byl druh popsán, nedochoval, pochybují o platnosti názvu a jeho statutu coby samostatného druhu (Mirza *et al.*, 2018) Jindy je ovšem považován za platný taxon vyskytující se na Srí Lance a v jižní Indii (Lajmi *et al.*, 2019).

Jižní skupina obsahuje tři klady. První tvoří druhy *Hemidactylus acanthopolis*, *H. paaragowli* a *H. vanam*. Všechny tři se vyskytují pouze v oblasti Západního Ghátu (Agarwal

et al., 2019). Druhý klad tvoří *H. depressus* a *H. scabriceps*. První jmenovaný je endemitem Srí Lanky, druhý se vyskytuje je území jižní Indie ve státě Tamilnadu (Agarwal *et al.*, 2019; Lajmi *et al.*, 2019). Třetí klad obsahuje druh *Hemidactylus graniticolus*. V jeho rámci ovšem existuje několik navzájem výrazně oddělených skupin, které pravděpodobně představují kryptické druhy a *H. graniticolus* je ve skutečnosti druhový komplex. Celkem je přítomno sedm linií. Areál výskytu zahrnuje jihoindické státy Tamilnadu a Karnataka (Agarwal *et al.*, 2019).

1.6 Evoluční historie

Počátek radiace indických skupin byl odhadnut na období před 34,5 miliony let, tedy na konec eocénu (Lajmi *et al.*, 2019). Hranice eocénu a oligocénu přitom vyznačuje poměrně prudkou změnu světového klimatu na sušší a chladnější. Většina druhů indické radiace se vyskytuje právě v sušších oblastech s ročním úhrnem srážek nižším než 2500 mm (Lajmi and Karanth, 2020). Při výzkumu fylogenetických vztahů se ukázalo, že druhy žijící ve vlhčích habitatech se objevily poměrně nedávno a vyvinuly se tak nejspíš z předka, adaptovaného na aridní oblasti. Stejně tak společný předek celé indické radiace s největší pravděpodobností obýval suché habitaty. Je tedy možné, že za vysokou diverzitou v rámci indických skupin stála právě aridifikace prostředí na hranici eocén/oligocén. Na druhou stranu, podobný výkyv klimatu v miocénu výraznější vliv na druhovou diverzitu neměl (Lajmi and Karanth, 2020).

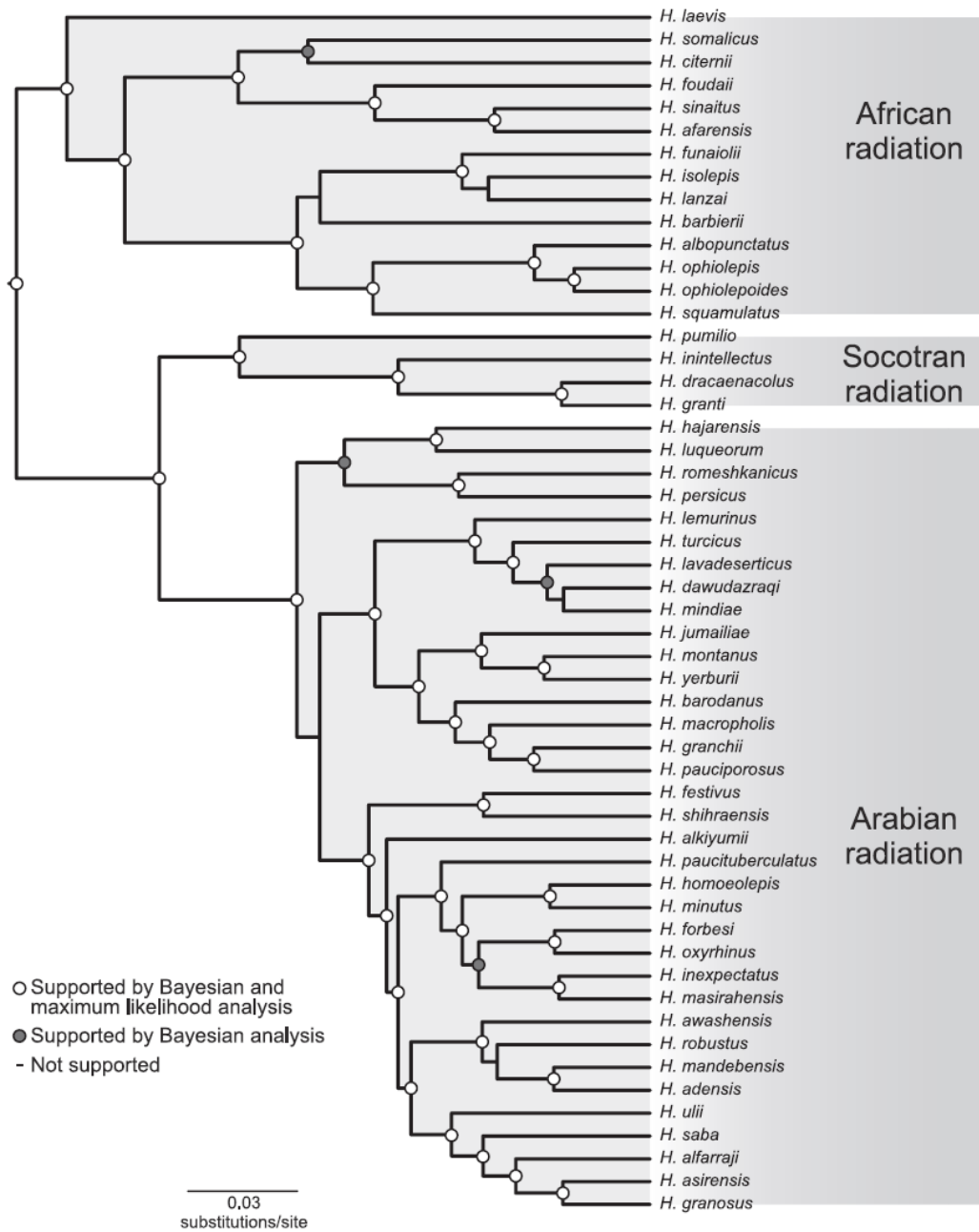
2. Aridní klad

Do této skupiny spadají druhy vyskytující se v aridních oblastech v pásu jihozápadní Asie, Arabského poloostrova do severovýchodní Afriky a oblasti Středozemního moře. Několik druhů lze nalézt také na souostroví Sokotra. (Carranza and Arnold, 2006; Garcia-Porta *et al.*, 2016).

2.1 Fylogeneze

První studie byla založena na vzorcích 13 druhů tohoto kladu. Objevila, že jej lze rozdělit na dvě skupiny, jednu tvořenou africkými druhy a druhou zahrnující všechny ostatní (Carranza and Arnold, 2006). Následné práce potvrdily, že druhy tvoří monofyletickou skupinu, na nižší úrovni nastaly ovšem jisté změny. V rámci aridního kladu jsou nyní rozlišovány tři skupiny. První, tak jako v předchozí studii, tvoří druhy vázané na severovýchodní Afriku, dále označované jako africká radiace (Šmíd *et al.*, 2013a). K ní sesterská větev obsahuje zbylé dvě podskupiny, jednu vázanou na souostroví Sokotra a druhou, druhově nejbohatší, rozšířenou po

celé oblasti výskytu aridního kladu, nicméně s největší diverzitou na Arabském poloostrově (Šmíd *et al.*, 2013a).



Obr. 7 - Fylogeneze aridního kladu. Převzato z Šmíd *et al.*, 2020

2.2 Africká radiace

Tato skupina zahrnuje druhy se společným původem, vyskytující se převážně v oblasti Afrického rohu. K oddělení od zbytku aridního kladu došlo před cca 29 miliony lety při oddělení Afriky od Arabského poloostrova. (Šmíd *et al.*, 2013a). Celkově do této skupiny spadá 22 druhů, avšak molekulárně fylogenetická analýza byla provedena zatím jen u čtrnácti z nich (Šmíd *et al.*, 2020). Z výsledků vyplývá, že ji dále lze dělit na tři podskupiny.

Do první z nich náleží druhy *Hemidactylus citernii*, *H. foudaii*, *H. sinaitus*, *H. somalicus* a *H. afarensis*. Areál rozšíření zahrnuje severozápadní část afrického rohu, konkrétně Somálsko, Eritreu a Etiopii (Šmíd *et al.*, 2013a, 2020). *Hemidactylus sinaitus* byl popsán ze Sinajského poloostrova, ale již delší dobu někteří autoři poukazovali na nesprávnost této lokalizace a ukázali, že areál ve skutečnosti zahrnuje severovýchodní Afriku (Baha El Din, 2005). Fylogenetická analýza tuto situaci potvrdila a ukázala, že asijské jedinci tvoří odlišný druh (Šmíd *et al.*, 2013a).

Druhá skupina africké radiace zahrnuje *Hemidactylus albopunctatus*, *H. barbierii*, *H. funaiolii*, *H. isolepis*, *H. ophiolepis*, *H. ophiolepoides*, *H. squamulatus* a *H. lanzai*. Druhy se vyskytují spíše v jihovýchodní části afrického rohu (Šmíd *et al.*, 2013a, 2020). Výraznou bariérou, oddělující areál této skupiny od skupiny předchozí, se ukazuje být Velká příkopová propadlina. Výskyt se překrývá pouze v oblasti východní Etiopie a severního Somálska. K oddělení skupin došlo poměrně krátce po vzniku africké radiace, před cca 25,5 miliony let (Šmíd *et al.*, 2013a).

Do třetí skupiny náleží jediný druh, *Hemidactylus laevis*. Vztah této linie k oběma předchozím není zcela jistý. V jediné analýze, která byla dosud provedena, se pozice *H. laevis* ukazovala nejednoznačně, buď jako nejstarší oddělená větev celé africké radiace, nebo jako sesterský druh první skupiny (Šmíd *et al.*, 2020). Druh je poměrně málo prozkoumaný, až do nedávné doby byl znám pouze na základě typového materiálu. Dnes je potvrzen na dvou lokalitách v severním Somálsku/Somalilandu (Mazuch, Šmíd and Bauer, 2016).

Kromě výše uvedených do okruhu africké radiace nejspíše patří dalších osm druhů, pro které nejsou k dispozici molekulární data a které tak nebyly zahrnuty v žádné fylogenetické studii. Přesto byl učiněn pokus o jejich zařazení do výše uvedených skupin na základě morfologických znaků (Šmíd *et al.*, 2020). *Hemidactylus curlei* a *H. klauberi* byly takto přiřazeny k první skupině. *Hemidactylus modestus*, *H. barbouri* a *H. tropidolepis* náleží pravděpodobně ke skupině druhé (Šmíd *et al.*, 2020). *Hemidactylus modestus* byl obdobně zařazen již v jedné předchozí práci (Šmíd *et al.*, 2013a). U zbylých tří druhů, tedy *H. megalops*,

H. bavazzanoi a *H. puccionii*, je situace nejasná. Zdá se, že se jedná o linie, které se oddělily od zbytku druhů africké radiace brzy po jejím vzniku (Šmíd *et al.*, 2020).

2.3 Radiace na Sokotře

Druhá monofyletická skupina v rámci aridního kladu sestává z druhů ze souostroví Sokotra. Je ovšem nutné poznamenat, že se na souostroví vyskytují i druhy, které k této radiaci nepatří a mají svůj původ na Arabském poloostrově. Ke vzniku skupiny došlo před cca 17 miliony let při oddělení Sokotry od Arabského poloostrova (Šmíd *et al.*, 2013a). Samotnou radiaci tvoří druhy *Hemidactylus dracaenacolus*, *H. granti*, *H. inintellectus* a *H. pumilio*. První dva se vyskytují ve vnitrozemí ostrova Sokotra a jedná se o sesterské, blízké příbuzné druhy. Zbylé dva jsou rozšířeny ve větší části ostrova (Gómez-Díaz *et al.*, 2012; Šmíd, Carranza, *et al.*, 2013). Je přitom pravděpodobné, že je diverzita rodu *Hemidactylus* na Sokotře výrazně větší. Při první molekulárně fylogenetické analýze byla zjištěna velká vnitřní variabilita a přítomnost velkého počtu samostatných linií. Celkem se zdá, že by se mohlo jednat až o 13 různých druhů (Gómez-Díaz *et al.*, 2012).

2.4 Arabská radiace

Zbylé druhy aridního kladu mají svůj původ na Arabském poloostrově. Přesto je tato skupina z pohledu rozšíření nejméně jednotná a její zástupce lze nalézt ve všech oblastech výskytu aridního kladu (Šmíd *et al.*, 2013a). Fylogenetická analýza v jejím rámci objevila bazální rozdělení na dvě dvojice sesterských kladů.

První klad tvoří čtyři druhy. Prvním je *Hemidactylus persicus*. Rozšířen je okolo Perského zálivu a v aridních oblastech až po severní Indii (Bansal and Karanth, 2010). Druhý druh je *H. kurdicus*, vyskytující se na malém území v severovýchodním Iráku (Safaei-Mahroo *et al.*, 2017). Fylogeneticky je vnitřní linií *H. persicus*, který tak nejspíš představuje druhový komplex (Safaei-Mahroo *et al.*, 2017). Tento fakt podporuje zjištění dřívější studie, v níž byly v rámci *H. persicus* objeveny tři výrazně odlišné linie (Šmíd *et al.*, 2013a). Nedávno byly popsány další dva druhy, které možná spadají do komplexu *H. persicus*, konkrétně *Hemidactylus achaemenidicus* a *H. sassanidianus* z Íránského pobřeží Perského zálivu (Torki, 2019). Autor takto usuzuje pouze na základě morfologie a nemá k dispozici vlastní molekulárně fylogenetická data. Jistým sesterským druhem *H. persicus* je ještě *H. romeshkanicus* (Šmíd *et al.*, 2020). Je to endemit Íránu (Torki *et al.*, 2011).

Druhý klad sestává ze sesterských druhů *Hemidactylus luqueorum* a *H. hajarensis*. Oba se vyskytují v severním Ománu v horském hřebenu Hajar (Carranza and Arnold, 2012).

Fylogenetické analýzy odhalily uvnitř druhého jmenovaného druhu dvě výrazně oddělené linie, ačkoliv autoři pochybují, zda je možné je považovat za odlišné druhy (Carranza and Arnold, 2012).

Je nutné poznamenat, že sesterský vztah obou kladů není zcela jistý (Šmíd *et al.*, 2013a). Blízkost areálů jejich rozšíření by mohla myšlenku jejich příbuznosti podpořit. Na druhou stranu, u ostatních skupin arabské radiace je opakovaná kolonizace stejné oblasti nepříbuznými liniemi poměrně častým jevem.

Třetí klad arabské radiace obsahuje dvě skupiny druhů, vázané na různé oblasti. První je tvořena druhy *Hemidactylus yerburii*, *H. montanus* a *H. jumailiae* z jihu arabského poloostrova a *H. barodanus*, *H. macropholis*, *H. pauciporosus* a *H. granchii* proniknuvší přes průliv Mandeb do Afriky (Šmíd *et al.*, 2013a). Druhá skupina obsahuje druhy vyskytující se především v oblasti Levanty a Středozemního moře. Jsou to *Hemidactylus dawudazraqi*, *H. mindiae*, *H. lavadeserticus*, *H. turcicus* a *H. lemurinus*. Jedinou výjimkou z rozšíření je *H. lemurinus*, který se vyskytuje na jihu Arabského poloostrova (Šmíd *et al.*, 2013a). Tento druh také tvoří linii sesterskou k ostatním druhům skupiny, které vznikly radiací v oblasti východního středomoří (Šmíd *et al.*, 2013a).

Jako *Hemidactylus turcicus* byly dříve označovány i *H. lavadeserticus* a *H. dawudazraqi*. První důkaz o tom, že se jedná o samostatné druhy přišel v roce 2006, kdy se ukázala odlišnost dvou Jordánských linií *H. turcicus* (Carranza and Arnold, 2006). Na základě dalšího fylogenetického výzkumu byl následně *H. lavadeserticus* pozvednut ze statutu poddruhu a byl popsán *H. dawudazraqi* (Moravec *et al.*, 2011).

Hemidactylus turcicus s. s. se kromě Levanty vyskytuje podél celého pobřeží Středozemního moře. Lze rozlišit dvě skupiny, jednu rozšířenou spíše na severozápad v Turecku, Řecku, na pobřeží Jaderského moře a v Itálii, druhou potom na jihozápad v severní Africe, Kanárských ostrovech a také ve Španělsku. Kontaktní zónu představuje jižní Turecko a severní Sýrie (Moravec *et al.*, 2011). Genetické rozdíly mezi oběma skupinami ovšem nejsou velké a také vnitřně vykazují velkou homogenitu (Carranza and Arnold, 2006; Moravec *et al.*, 2011). Není však jisté, zda je tento stav výsledkem rychlého rozšíření, nebo genetického draftu. Zdá se, že alespoň u severozápadní skupiny by se mohlo jednat o druhý případ (Rato *et al.*, 2011). Přesto je však *H. turcicus* druhem, který se v poslední době prudce rozšířil. Kromě výše zmíněné oblasti je nyní k nalezení také směrem na východ přes Arabský poloostrov po Pákistán a severní Indii, na jih po obou březích Rudého moře, v oblasti Afrického rohu a subsaharské Afriky, stejně jako v USA, Mexiku a na několika místech v Jižní Americe. Nalezen byl též v jihovýchodní Asii (Weterings and Vetter, 2018).

Čtvrtý klad je sesterskou skupinou ke kladu předchozímu. Většina druhů v něm obsažených se vyskytuje na Arabském poloostrově, nicméně několik linií se přesunulo do ostatních oblastí výskytu aridního kladu. Dělí se na několik vnitřních skupin. Druh, který se odštěpil od zbytku skupiny jako první, představuje *Hemidactylus alkiyumii* (Šmíd *et al.*, 2013a). Vyskytuje se v pohoří Dhofar. Podobné rozšíření mají i sesterské druhy *H. shihraensis* a *H. festivus*, popsané jihovýchodního pobřeží Arabského poloostrova (Busais and Joger, 2011; Carranza and Arnold, 2012).

Další je skupina *Hemidactylus saba*, která je tvořena druhy *H. granosus*, *H. asirensis*, *H. ulii*, *H. alfarraji* a eponymním *H. saba*. Vyskytují se na západě Arabského poloostrova v pohoří Asir (Šmíd *et al.*, 2017). Tomuto rozšíření se vymyká pouze *H. granosus* s areálem dále na sever Arábie a na Sinajském poloostrově (Šmíd *et al.*, 2013b). Ke skupině *H. saba* je sesterská skupina druhů příbuzných s *H. robustus*. Status tohoto druhu jako samostatného taxonu a jeho odlišnost od *H. turcicus* byly definitivně ukázány až na základě molekulárně fylogenetické studie celého rodu (Carranza and Arnold, 2006). Jedná se o další z druhů rodu *Hemidactylus* se širokým areálem rozšíření, zahrnujícím severní Afriku, oblast blízkého východu, Arábii a Pákistán (Bauer *et al.*, 2010a). Kromě něj do této skupiny spadají ještě *H. mandebensis*, *H. adensis* a *H. awashensis*. Mají obdobný areál jako první skupina třetího kladu, první dva se vyskytují na arabské straně Mandebu, zatímco *H. awashensis* pronikl přes úžinu do Afriky a je znám z Etiopie (Šmíd *et al.*, 2015).

Poslední skupinu čtvrtého kladu, někdy nazývanou jako skupina *H. homoeolepis*, tvoří sedm druhů. Nejstarší oddělenou linií představuje *H. paucituberculatus* z jižního Ománu (Carranza and Arnold, 2012). Zajímavou jednotku uvnitř této skupiny tvoří dvojice sesterských druhů *Hemidactylus forbesii* a *H. oxyrinus*. Tyto dva druhy představují linií, která pronikla na souostroví Sokotra a tam diversifikovala (Šmíd *et al.*, 2013a). Nevyskytují se však na samotné Sokotře, ale na druhém největším ostrově v souostroví, Abd al Kuri. *Hemidactylus forbesii* je největším známým druhem rodu (Garcia-Porta *et al.*, 2016). Jedná se také o unikátní případ v tom, že Abd al Kuri je jedním z nejmenších ostrovů, na kterých došlo ke speciální události (Gómez-Díaz *et al.*, 2012).

Zbývající čtyři druhy představují dvě dvojice sesterských druhů. První tvoří *Hemidactylus inexpectatus*, známý ze středního Ománu, a *H. masirahensis*, který je endemitem ostrova Masirah, ležícího u pobřeží tohoto státu (Carranza and Arnold, 2012). Druhá obsahuje dva druhy dříve jednotně popisované jako *H. homoeolepis*. *Hemidactylus homoeolepis* byl původně popsán ze souostroví Sokotra, následně byla jeho přítomnost objevena i na Arabském poloostrově při pobřeží Jemenu a Ománu (Carranza and Arnold, 2012). Při molekulárně

fylogenetickém výzkumu se ovšem opakovaně ukázala velká genetická odlišnost sokoterských a arabských jedinců připisovaných tomuto druhu (Carranza and Arnold, 2012; Šmíd *et al.*, 2013a). Tento fakt vedl nakonec k oddělení obou linií a popsání populací z Arabského poloostrova jako nového druhu, *Hemidactylus minutus*. (Vasconcelos and Carranza, 2014). Vlastní *H. homoeolepis* je rozšířen na ostrovech Sokotra, Samha a Darsa (Carranza and Arnold, 2012). Představuje tak třetí linii aridního kladu, která nezávisle na ostatních osídlila toto souostroví.

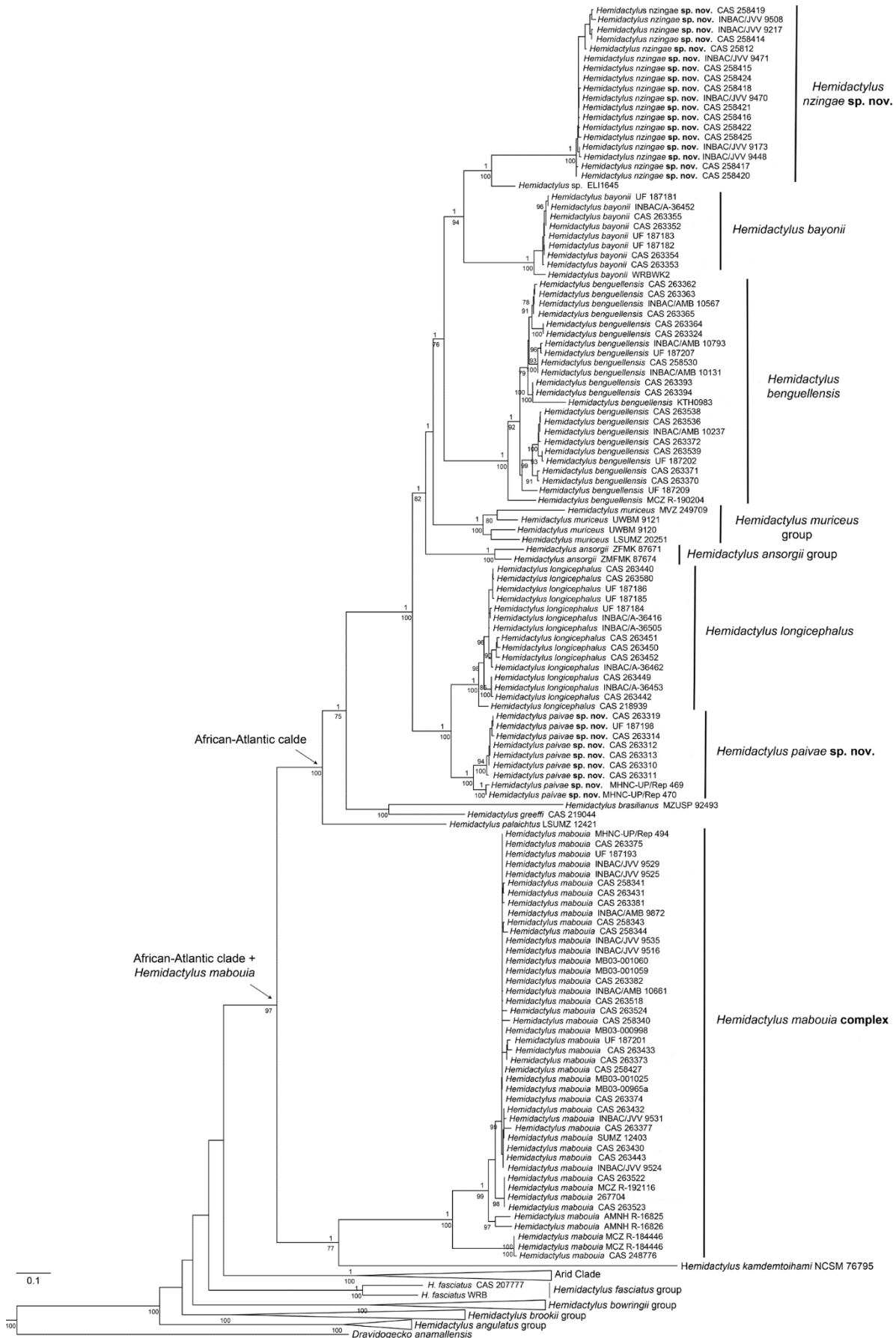
Na Arabském poloostrově byl popsán ještě jeden druh rodu *Hemidactylus*, konkrétně *H. endophis*. Popis byl založen na jeho morfologické odlišnosti od známých druhů. Jeho fylogenetická pozice není jistá, neboť nejsou k dispozici žádná molekulární data. Druh je totiž znám pouze na základě jediného nekompletního jedince, nalezeného v jícnu štihlavky *Platyceps rhodorachis* ze severního Ománu (Carranza and Arnold, 2012).

3. Afro-atlantský klad

Do této skupiny náleží druhy, vyskytující se v subsaharské Africe, na ostrovech v Indickém oceánu a v Guinejském zálivu, Kapverdách a druhy, které přirozeně kolonizovaly Americký kontinent.

3.1 Fylogeneze

Skupina byla sice zahrnuta v několika studiích zabývajících se především celkovou fylogenezí rodu *Hemidactylus* (Carranza and Arnold, 2006; Bauer *et al.*, 2010a), vždy však byl použita jen malá část druhů z této oblasti. Vnitřní vztahy ve skupině a pozice jednotlivých druhů tak nejsou příliš známy. V první studii je v rámci kladu patrné základní rozdělení mezi druhy, vyskytující se v západní části areálu, tedy na ostrovech v Guinejském zálivu, Kapverdách a v Americe, a *Hemidactylus platycephalus* z východní Afriky (Carranza and Arnold, 2006). Ve druhé práci žádný východoafrický druh zahrnut nebyl, nicméně vzájemná příbuznost druhů atlantských a amerických zůstala zachována (Bauer *et al.*, 2010a).



Obr. 8 – Fylogeneze afro-atlantského kladu rodu *Hemidactylus*. Převzato z Ceríaco et al., 2020

Dle nejnovější práce je sesterskou skupinou vlastního Afro – Atlantského kladu skupina obsahující komplex *Hemidactylus mabouia* a *Hemidactylus kamdemtohami*. Poměrně brzy se také odštěpily linie *H. palaichtus* a linie obsahující *H. greeffi* a *H. brasilianus*. V rámci druhů z africké pevniny je patrné rozdělení na skupinu *Hemidactylus longicephalus* a jemu sesterský klad obsahující ostatní zkoumané druhy (Ceríaco *et al.*, 2020). Podle údajů jedné další studie je potom k *H. longicephalus* sesterská ještě skupina *Hemidactylus bouvieri* (Arnold *et al.*, 2008). Její přesná pozice vůči ostatním druhům z pevniny však není jistá, protože v práci, která se jimi zabývala, nebyla zahrnuta.

3.2 Transatlantické druhy

Tato skupina představuje zajímavé linie, charakterizované šířením z Afriky směrem na západ. První oddělenou linií vlastního Afro – Atlantského kladu představuje *Hemidactylus palaichtus* (Ceríaco *et al.*, 2020). Jeho sesterským druhem je *H. agrius* (Carranza and Arnold, 2006; Arnold *et al.*, 2008). Oba dva druhy se vyskytují v Jižní Americe a představují tak první ze dvou linií, které kolonizovaly tento kontinent přirozenou cestou (Carranza and Arnold, 2006). Po ní se od zbytku kladu oddělila další větev. Spadají do ní druhy *H. greeffi*, *H. principensis* a *H. brasilianus* (Ceríaco *et al.*, 2020). *Hemidactylus greeffi* a *H. principensis* se oba vyskytují na ostrovech v Guinejském zálivu. První z nich je endemitem ostrova São Tomé, druhý ostrova Príncipe ve stejnojmenném státě (Miller *et al.*, 2012). *Hemidactylus brasilianus*, dříve *Briba brasiliana*, je dalším druhem, který překonal Atlantský oceán a kolonizoval Jižní Ameriku. Jedná se nejspíše o kolonizační událost nezávislou na *H. palaichtus* a *H. agrius*, vzhledem k tomu, že jde o odlišné linie. K oběma těmto kolonizacím došlo v období před přibližně 6 až 16 miliony let (Carranza and Arnold, 2006)

Dalším ostrovním druhem Guinejského zálivu je *Hemidactylus newtoni*, endemit ostrova Annobón (Miller *et al.*, 2012). Zdá se však, že tento druh netvoří s výše popsanými monofyletickou skupinu a kolonizoval tento ostrov nezávisle na nich (Jesus *et al.*, 2005).

3.3 Skupina *Hemidactylus longicephalus*

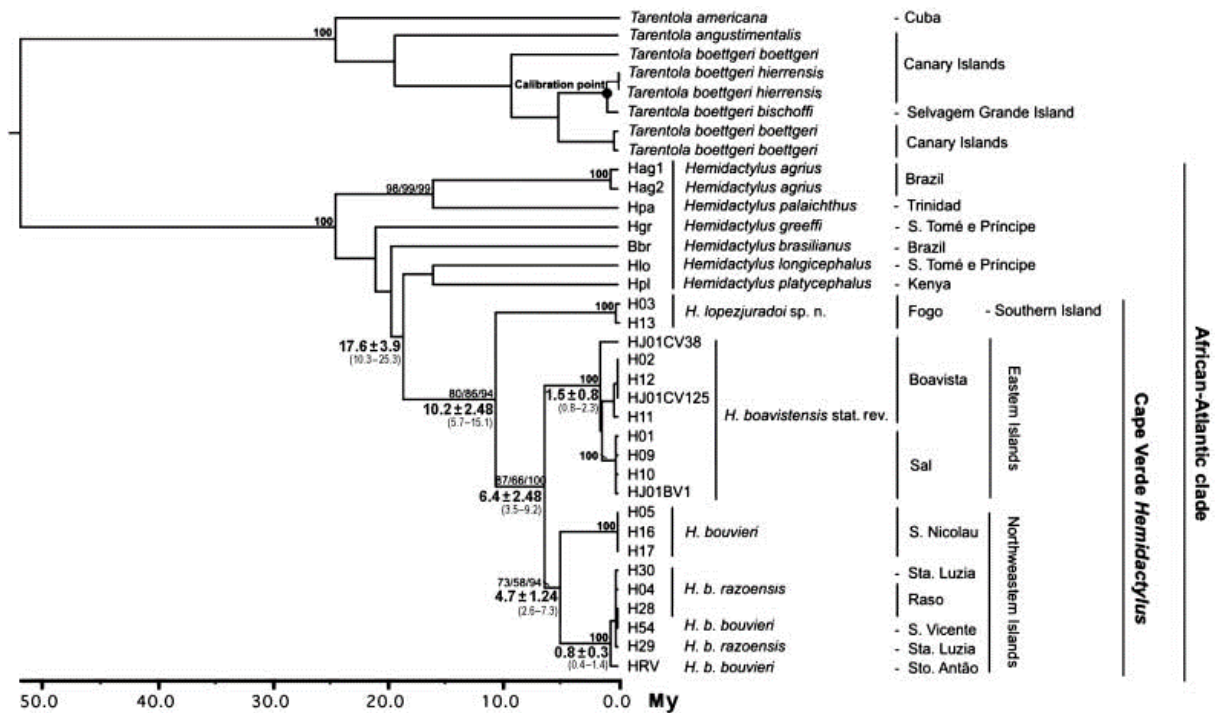
Tuto skupinu tvoří dvojice sesterských druhů *Hemidactylus longicephalus* a *H. paivae*. Druhý jmenovaný byl popsán nedávno a je zatím známý pouze z lesnatých lokalit v severozápadní Angole, ačkoliv jeho výskyt je pravděpodobný i v okolních státech (Ceríaco *et al.*, 2020). *Hemidactylus longicephalus* je potom druhem se složitou historií. Popis typového materiálu byl poměrně obecný. Původní typové lokality navíc představují odlišné typy

stanovišť a je tedy možné, že se jednalo o jednice více druhů (Ceríaco *et al.*, 2020). Po revizi je jeho výskyt potvrzen v Angole a na ostrově São Tomé (Ceríaco *et al.*, 2020).

3.4 Skupina *Hemidactylus bouvieri*

Do této skupiny Afro – Atlantského kladu patří druhy vyskytující se na Kapverdských ostrovech. Jsou to *Hemidactylus bouvieri*, *H. boavistensis* a *H. lopezjuradoi* (Arnold *et al.*, 2008). Všechny tři jsou endemity, první druh se vyskytuje na severozápadě souostroví, druhý na východních ostrovech Boavista a Sal a poslední, *Hemidactylus lopezjuradoi*, je znám pouze ze severní části ostrova Fogo (Arnold *et al.*, 2008).

Předek skupiny na souostroví dorazil přibližně před 10 až 18 miliony let (Arnold *et al.*, 2008). Pravděpodobně se jedná o migraci nezávislou na přesunu rodu *Hemidactylus* na Americkou pevninu. Obě skupiny si nejsou blízkce příbuzné a zdá se, že vzhledem k oceánskému proudění došlo ke kolonizaci Kapverd spíše z nejzápadnější Afriky, než z oblasti Guinejského zálivu (Arnold *et al.*, 2008).



Obr. 9 - Fylogeneze druhů skupiny *Hemidactylus bouvieri* s odhadem stáří jednotlivých větví. Převzato z Arnold *et al.*, 2008

3.5 Druhy z africké pevniny

Zbývající druhy západní Afriky, u kterých je známá fylogenetické pozice, tvoří skupinu sesterskou ke skupině *H. longicephalus*. Spadají sem *Hemidactylus ansorgii*, *H. muriceus*, *H. benguelensis*, *H. bayonii* a *H. nzingae*. Všechny se vyskytují v západní části kontinentu (Ceríaco *et al.*, 2020). Ve východní Africe se potom vyskytují *H. platycephalus* a *H. mercatorius*. Jsou to bezesporu příbuzné linie (Vences *et al.*, 2004). První druh je pravděpodobně sesterský zbytku celého kladu (Carranza and Arnold, 2006). Pozice druhého není zřejmá, protože v dané studii byly kromě něj a *H. platycephalus* zahrnuty jen další dva druhy nespádající do afro-atlantského kladu.

Ostatní známé Africké druhy nebyly zahrnuty v žádné fylogenetické studii a proto je jejich pozice v rámci rodu i tohoto kladu nejistá.

3.6 *Hemidactylus mabouia*

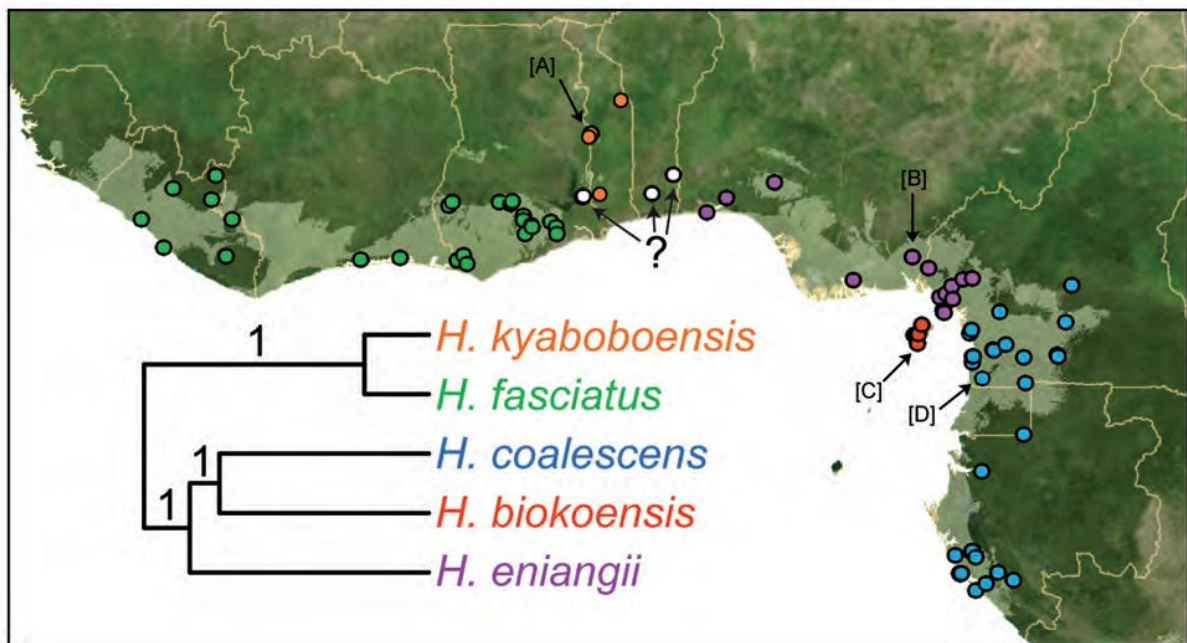
Pozice tohoto druhu prošla poslední dobou několika revizemi. Nejprve bylo zjištěno, že tvoří samostatný klad (Carranza and Arnold, 2006). Do tohoto kladu byl ve stejné studii zařazen také *Hemidactylus yerburii*. U něj však bylo následně prokázáno, že náleží do aridního kladu a není s *H. mabouia* blízce příbuzný (Busais and Joger, 2011; Moravec *et al.*, 2011). Klad *H. mabouia* by tak obsahoval pouze jediný druh. V první studii byl druh zařazen jako nejbližší příbuzný Afro – Atlantskému kladu, oddělený od něj linií tvořenou druhem *H. fasciatus* (Carranza and Arnold, 2006). V následných pracích však nepředstavoval samostatnou jednotku a místo toho tvořil buď basální linii, nebo vnitřní skupinu Afro – Atlantského kladu (Bauer *et al.*, 2010a; Moravec *et al.*, 2011).

Hemidactylus mabouia je druhem s velkým areálem rozšíření. Především se vyskytuje v Africe, konkrétně na jih od oblasti Sahelu (Ceríaco *et al.*, 2020). Kromě toho se ovšem jedná o invazní druh, který se v nedávné době široce rozšířil v topickém a subtropickém pásmu Ameriky a oblasti Karibiku, několik lokalit je známo též z tropické Asie a Oceánie (Weterings and Vetter, 2018). Existuje také možnost, že se v případě *H. mabouia* jedná ve skutečnosti o druhový komplex a že tedy v budoucnosti dojde k jeho rozdělení na několik nových druhů. Zatím však neexistuje žádná práce, která by se touto problematikou zabývala a výzkum stále probíhá (Ceríaco *et al.*, 2020).

4. *Hemidactylus fasciatus*

Tato skupina zahrnuje druhy, dříve označované jako *H. fasciatus*. Pozice tohoto taxonu v rámci fylogeneze rodu je zvláštní. Ač se vyskytuje na Africkém kontinentu, není pravděpodobně součástí Afro – Atlantského kladu. Ve studiích se opakovaně ukazoval jako linie, která je tomuto kladu sesterská (Carranza and Arnold, 2006; Bauer *et al.*, 2010a). Přesto ani jeden z autorů neoznačil skupinu za samostatný klad.

Záhy vyšlo najevo, že se pravděpodobně jedná o druhový komplex (Bauer *et al.*, 2010a; Leaché and Fujita, 2010). Konkrétně se ukazovala přítomnost čtyř, případně pěti kryptických druhů (Leaché and Fujita, 2010). V současnosti je tak v tomto komplexu rozlišováno pět druhů, tvořících dvě skupiny. Rozšířeny jsou v pásu lesů na pobřeží Guinejského zálivu. První zahrnuje vlastní *Hemidactylus fasciatus* a k němu sesterský *H. kyaboboensis*, druhá potom *H. coalescens*, *H. biokoensis* a *H. eniangii*. Zdá se, že bariéru mezi skupinami tvoří pás sušších biotopů, rozdělující tropické lesy v oblasti na dvě poloviny, takzvaná Dahomey gap (Wagner *et al.*, 2014). *Hemidactylus biokoensis* je druhem, který se rozšířil na ostrov Bioko a je jeho endemitem (Wagner *et al.*, 2014).



Obr. 10 - Fylogeneze a výskyt druhů ze skupiny *Hemidactylus fasciatus*. Písmena A–D představují typové lokality, znak „?“ populace s nejistým zařazením. Převzato z Wagner *et al.*, 2014

5. Klad *Hemidactylus angulatus*

V současnosti je klad *Hemidactylus angulatus* nejchudší skupinou rodu, jelikož obsahuje pouze eponymní druh. Dříve byl zahrnován do širokého komplexu *Hemidactylus brookii*, ačkoliv s tímto druhem není blízce příbuzný, jak se později ukázalo (Carranza and Arnold, 2006).

Podle první studie byl do tohoto kladu zahrnut i *Hemidactylus haitianus*, vyskytující se v oblasti Karibiku (Carranza and Arnold, 2006). Již v ní se ale vyskytly problémy týkající se jeho pozice. *Hemidactylus haitianus* byl sice geneticky odlišný od jedinců *H. angulatus* z africké pevniny, ale naopak velice podobný vzorku tohoto druhu z ostrova Bioko (Carranza and Arnold, 2006). Další studie přinesla podobné výsledky a autoři podpořili názor, že by se v případě pevninských *H. angulatus* a jedinců z ostrova Bioko a Karibiku mohlo jednat o dva odlišné druhy (Bauer *et al.*, 2010a). Navíc je *H. haitianus* i na vnitrodruhové úrovni geneticky velmi uniformní, což naznačuje rychlé rozšíření do Nového světa v poměrně nedávné době, pravděpodobně právě z oblasti Guinejského zálivu (Carranza and Arnold, 2006; Weiss and Hedges, 2007).

Genetická struktura *H. angulatus* na Africké pevnině je naopak poměrně složitá. Předně byl odhaleno, že jedinci ze západu kontinentu tvoří odlišnou linii než ti z východu. I v rámci západních populací je poměrně vysoká diverzita, která však neodpovídá žádné geografické struktuře (Carranza and Arnold, 2006). Situace na Kapverdských ostrovech, kde se druh také vyskytuje, je podobná. Jedinci z ostrova Sal se značně odlišují od těch z ostatních ostrovů, kteří jsou si navzájem velmi příbuzní (Carranza and Arnold, 2006)

S přihlédnutím k výše uvedené genetické rozrůzněnosti se zdá, že by se mohlo jednat o komplex kryptických druhů. Na případné taxonomické revizi také závisí platnost druhu *H. haitianus*, který je v současnosti považován za synonymní s *H. angulatus* (Weiss and Hedges, 2007). Autoři nicméně nevyklučují, že při rozdělení komplexu bude tento název obnoven.

Závěr

Cílem práce bylo shrnout současné znalosti fylogeneze a vnitřního členění rodu *Hemidactylus* a jeho rozšíření. Celkově lze říci, že je tato problematika poměrně dobře prozkoumána. O celkovém členění rodu do čtyř kladů panuje shoda. Jedná se o aridní klad, afro-atlantský klad, který zahrnuje i *H. mabouia*, klad *H. angulatus* a tropický asijský klad, do kterého patří minimálně druhy indické radiace. Úroveň znalostí o jednotlivých kladech však není stejná, některé jsou prozkoumány lépe než jiné.

Příkladem dobře prozkoumané skupiny je aridní klad, u kterého je známé vnitřní členění i postupný vznik hlavních skupin při oddělování místních litosférických desek a jejich následné šíření. Jedinou nejistotu z fylogenetického hlediska představuje část afrických druhů, pro které dosud nejsou k dispozici molekulární data. Další poměrně dobře prozkoumanou skupinou je indická radiace. Fylogenetické členění je známo, stejně jako rozšíření podskupin. Jejím vývoj se zdá být vázán na šíření suchých biotopů na Indickém poloostrově. Druhově chudší klady jsou také prozkoumány. Klad *H. angulatus* je dobře popsán a jediná nejistota zatím panuje ohledně jeho možného statusu jako druhového komplexu. Stejně tak je dobře známá situace u *Hemidactylus fasciatus* a jemu příbuzných druhů, a to jak vnitřní členění této skupiny, tak její výskyt.

Afro-atlantský klad představuje skupinu s nejhůře známými vztahy. Poměrně dobře je známá pozice druhů, které z Afriky kolonizovaly ostrovy v Atlantiku a Americkou pevninu. Také část druhů ze západu kontinentu byla již zahrnuta ve fylogenetické studii a jejich vztahy jsou tak známé. Stále ale v subsaharské Africe existují druhy, které v žádné analýze zahrnuté nebyly. Vztahy mezi některými skupinami, jmenovitě mezi skupinami *H. longicephalus*, *H. bouvieri* a druhy z pevniny, také nejsou zcela jisté.

Nedostatečnou znalost u některých kladů lze vyřešit dalším terénním výzkumem a získáním vzorků pro potřeby molekulárně fylogenetických studií. Výzkum některých problematických taxonů již probíhá. Dále bude třeba vyřešit vzájemné pozice hlavních kladů rodu *Hemidactylus*, bez jejichž znalosti lze jen těžko zodpovědět některé otázky o evoluční historii tohoto rodu.

Příloha



Obr. 11 - *Hemidactylus robustus*, aridní klad



Obr. 12 - *Hemidactylus granosus*, aridní klad; foto Tomáš Mazuch



Obr. 13 - *Hemidactylus flaviviridis*, tropický asijský klad



Obr. 14 - *Hemidactylus turcicus*, aridní klad



Obr. 15 - *Hemidactylus mabouia*, afro-atlantský klad



Obr. 16 - *Hemidactylus angulatus*

Použité zdroje

Agarwal, I, Bauer, AM, Giri, VB, and Khandekar, A (2019). An expanded ND2 phylogeny of the *brookii* and *prashadi* groups with the description of three new Indian *Hemidactylus* Oken (Squamata: Gekkonidae). *Zootaxa* 4619, 431–458.

Arnold, EN, Vasconcelos, R, Harris, DJ, Mateo, JA, and Carranza, S (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. *Zool Scr* 37, 619–636.

Baha El Din, SM (2005). An overview of egyptian species of *Hemidactylus* (Gekkonidae), with the description of a new species from the high mountains of south Sinai. *Zool Middle East* 34, 11–26.

Bansal, R, and Karanth, KP (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. *Mol Phylogenet Evol* 57, 459–465.

Bauer, AM, Giri, VB, Greenbaum, E, Jackman, TR, Dharne, MS, and Shouche, YS (2008). On the Systematics of the Gekkonid genus *Teratolepis* Günther, 1869: another one bites the dust. *Hamadryad* 33, 13–27.

Bauer, AM, Jackman, TR, Greenbaum, E, Giri, VB, and de Silva, A (2010a). South Asia supports a major endemic radiation of *Hemidactylus* geckos. *Mol Phylogenet Evol* 57, 343–352.

Bauer, AM, Jackman, TR, Greenbaum, E, de Silva, A, Giri, VB, and Das, I (2010b). Molecular evidence for the taxonomic status of *Hemidactylus brookii* group taxa (Squamata: Gekkonidae). *Herpetol J* 20, 129–138.

Busais, SM, and Joger, U (2011). Three new species and one new subspecies of *Hemidactylus* OKEN, 1817 from Yemen (Squamata, Gekkonidae). *Vertebr Zool* 61, 267–280.

Carranza, S, and Arnold, EN (2006). Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol* 38, 531–545.

Carranza, S, and Arnold, EN (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, 1–95.

Ceríaco, LMP, Agarwal, I, Marques, MP, and Bauer, AM (2020). A review of the genus *Hemidactylus* Goldfuss, 1820 (Squamata: Gekkonidae) from Angola, with the description of two new species. *Zootaxa* 4746, 1–71.

- Darevsky, IS, Kupriyanova, LA, and Roshchin, V V. (1984). A New All-Female Triploid Species of Gecko and Karyological Data on the Bisexual *Hemidactylus frenatus* from Vietnam. *J Herpetol* 18, 277.
- Gamble, T, Greenbaum, E, Jackman, TR, Russell, AP, and Bauer, AM (2012). Repeated origin and loss of adhesive toepads in Geckos. *PLoS One* 7.
- Garcia-Porta, J, Šmíd, J, Sol, D, Fasola, M, and Carranza, S (2016). Testing the island effect on phenotypic diversification: Insights from the *Hemidactylus* geckos of the Socotra Archipelago. *Sci Rep* 6.
- Giri, VB, Bauer, AM, Mohapatra, PP, Srinivasulu, C, and Agarwal, I (2017). A new species of large-bodied, tuberculate *Hemidactylus* Oken (Squamata: Gekkonidae) from the Eastern Ghats, India. *Zootaxa* 4347, 331–345.
- Gómez-Díaz, E, Sindaco, R, Pupin, F, Fasola, M, and Carranza, S (2012). Origin and in situ diversification in *Hemidactylus* geckos of the Socotra Archipelago. *Mol Ecol* 21, 4074–4092.
- Hagey, TJ, Uyeda, JC, Crandell, KE, Cheney, JA, Autumn, K, and Harmon, LJ (2017). Tempo and mode of performance evolution across multiple independent origins of adhesive toe pads in lizards. *Evolution (N Y)* 71, 2344–2358.
- Javed, SMM, Srinivasulu, C, Rao, KL, Raseswari, T, and Tampal, F (2010). A divergent population of *Hemidactylus frenatus* Duméril & Bibron, 1836 (Reptilia: Gekkonidae) from the northern Eastern Ghats, India. *J Threat Taxa* 2, 1205–1213.
- Jesus, J, Brehm, A, and Harris, DJ (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. *Mol Phylogenet Evol* 34, 480–485.
- Kathriner, A, O’Shea, M, and Kaiser, H (2014). Re-examination of *Hemidactylus tenkatei* van Lidth de Jeude, 1895: Populations from Timor provide insight into the taxonomy of the *H. brookii* Gray, 1845 complex (Squamata: Gekkonidae). *Zootaxa* 3887, 583–599.
- Kluge, AG, and Eckardt, MJ (1969). *Hemidactylus garnotii* Dumeril and Bibron, a Triploid All-Female Species of Gekkonid Lizard. *Copeia* 1969, 651.
- Kumar S, Stecher G, Suleski M, Hedges SB (2017) TimeTree: A Resource for Timelines, Timetrees, and Divergence Times. *Mol Biol Evol* doi:10.1093/molbev/msx116
- Lajmi, A, Bansal, R, Giri, V, and Karanth, P (2019). Phylogeny and biogeography of the endemic *Hemidactylus* geckos of the Indian subregion suggest multiple dispersals from Peninsular India to Sri Lanka. *Zool J Linn Soc* 186, 286–301.

- Lajmi, A, Giri, VB, and Karanth, KP (2016). Molecular data in conjunction with morphology help resolve the *Hemidactylus brookii* complex (Squamata: Gekkonidae). *Org Divers Evol* 16, 659–677.
- Lajmi, A, and Karanth, PK (2020). Eocene–Oligocene cooling and the diversification of *Hemidactylus* geckos in Peninsular India. *Mol Phylogenet Evol* 142, 106637.
- Leaché, AD, and Fujita, MK (2010). Bayesian species delimitation in West African forest geckos (*Hemidactylus fasciatus*). *Proc R Soc B Biol Sci* 277, 3071–3077.
- 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, 37–67.
- Mazuch, T, Šmíd, J, and Bauer, AM (2016). Rediscovery and a new record of *Hemidactylus laevis* (Reptilia: Gekkonidae) from Somaliland, with notes on and resurrection of *Hemidactylus fragilis*. *Zootaxa* 4117, 529–542.
- Miller, EC, Sellas, AB, and Drewes, RC (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 J Herpetol* 61, 40–57.
- Mirza, ZA, 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 - Biol* 340, 531–540.
- Mirza, ZA, Gowande, GG, Patil, R, Ambekar, M, and Patel, H (2018). First appearance deceives many: Disentangling the *Hemidactylus triedrus* species complex using an integrated approach. *PeerJ* 2018, 1–34.
- Moravec, J, Kratochvíl, L, Amr, ZS, Jandzik, D, Šmíd, J, and Gvoždík, V (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*, 21–38.
- Pyron, RA, Burbrink, FT, and Wiens, JJ (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol Biol* 13, 1.
- Rato, C, Carranza, S, and Harris, DJ (2011). When selection deceives phylogeographic interpretation: The case of the Mediterranean house gecko, *Hemidactylus turcicus* (Linnaeus, 1758). *Mol Phylogenet Evol* 58, 365–373.
- Russell, AP, and Gamble, T (2019). Evolution of the Gekkotan Adhesive System: Does Digit Anatomy Point to One or More Origins? *Integr Comp Biol* 59, 131–147.

- Safaei-Mahroo, B, Ghaffari, H, Ghafoor, A, and Amini, S (2017). A new species of *Hemidactylus* (Squamata: Gekkota: Gekkonidae) from Qara Dag Mountains, Kurdistan Region, with a key to the genus in Iraq. *Zootaxa* 4363, 377–392.
- Šmíd, J, Carranza, S, Kratochvíl, L, Gvoždík, V, Nasher, AK, and Moravec, J (2013a). Out of Arabia: A Complex Biogeographic History of Multiple Vicariance and Dispersal Events in the Gecko Genus *Hemidactylus* (Reptilia: Gekkonidae). *PLoS One* 8.
- Šmíd, J, Mazuch, T, Nováková, L, Modrý, D, Malonza, PK, Abdirahman Elmi, HS, Carranza, S, and Moravec, J (2020). Phylogeny and Systematic Revision of the Gecko Genus *Hemidactylus* from the Horn of Africa (Squamata: Gekkonidae). *Herpetol Monogr* 33, 26.
- Šmíd, J, Moravec, J, Kratochvíl, L, Gvoždík, V, Nasher, AK, Busais, SM, Wilms, T, Shobrak, MY, and Carranza, S (2013b). Two newly recognized species of *Hemidactylus* (Squamata, Gekkonidae) from the Arabian Peninsula and Sinai, Egypt. *Zookeys* 355, 79–107.
- Šmíd, J, Moravec, J, Kratochvíl, L, Nasher, AK, Mazuch, T, Gvoždík, V, and Carranza, S (2015). Multilocus phylogeny and taxonomic revision of the *Hemidactylus robustus* species group (Reptilia, Gekkonidae) with descriptions of three new species from Yemen and Ethiopia. *Syst Biodivers* 13, 346–368.
- Šmíd, J, Shobrak, M, Wilms, T, Joger, U, and Carranza, S (2017). Endemic diversification in the mountains: genetic, morphological, and geographical differentiation of the *Hemidactylus* geckos in southwestern Arabia. *Org Divers Evol* 17, 267–285.
- Srinivasulu, C, Srinivasulu, A, and Kumar, GC (2018). A new cryptic rock-dwelling *Hemidactylus* Oken, 1817 (Squamata: Gekkonidae) from northern Karnataka, India. *Zootaxa* 4444, 25–42.
- Torki, F (2019). Three new species of *Hemidactylus* Oken, 1817 (Squamata, Gekkonidae) from Iran. *Amphib Reptil Conserv* 13, 239–258.
- Torki, F, Manthey, U, and Barts, M (2011). Ein neuer *Hemidactylus* Gray, 1825 aus der Provinz Lorestan, West-Iran, mit Anmerkungen zu *Hemidactylus robustus* Heyden, 1827 (Reptilia: Squamata: Gekkonidae). *1827*, 47–56.
- Torres-Carvajal, O (2015). On the origin of South American populations of the common house gecko (Gekkonidae: *Hemidactylus frenatus*). *NeoBiota* 27, 69–79.
- Uetz, P. (editor), The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, údaje k datu 30.5. 2020.
- 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, 501–527.

Vences, M, Wanke, S, Vieites, DR, Branch, WR, Glaw, F, and Meyer, A (2004). Natural colonization or introduction? Phylogeographical relationships and morphological differentiation of house geckos (*Hemidactylus*) from Madagascar. *Biol J Linn Soc* 83, 115–130.

Wagner, P, Leaché, AD, and Fujita, MK (2014). Description of four new West African forest geckos of the *Hemidactylus fasciatus* Gray, 1842 complex, revealed by coalescent species delimitation. *Bonn Zool Bull* 63, 1–14.

Weiss, AJ, and Hedges, SB (2007). Molecular phylogeny and biogeography of the Antillean geckos *Phyllodactylus wirshingi*, *Tarentola americana*, and *Hemidactylus haitianus* (Reptilia, Squamata). *Mol Phylogenet Evol* 45, 409–416.

Weterings, R, and Vetter, KC (2018). Invasive house geckos (*Hemidactylus* spp.): Their current, potential and future distribution. *Curr Zool* 64, 559–573.

Zug, GR, Vindum, J V, and Koo, MS (2007). Burmese *Hemidactylus* (Reptilia, Squamata, Gekkonidae): Taxonomic Notes on Tropical Asian *Hemidactylus*. *Sci York* 58, 387–405.