

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Fylogenetická analýza peniální morfologie u
novoguinejských hlodavců**

Diplomová práce

Bc. Vojtěch Kovařík

Školitel: RNDr. Jan Robovský, Ph. D.

České Budějovice 2023

Bc. Kovařík, V., 2023: Fylogenetická analýza peniální morfologie u novoguinejských hlodavců. [A phylogenetic analysis of New Guinea rodents based on penile morphology, Mgr. Thesis, in Czech.] - 78 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

This study deals with the description of the penile and bacular morphology of New Guinean rodents. I documented and scored many qualitative and quantitative characters using the stereoscopic microscope and non-destructive microcomputer tomography machine (μ CT). The obtained data matrix was analyzed phylogenetically, which enabled me to reconstruct ancestral conditions for Rattini, and various subgroups of hydromyine rodents. I also identified a complex evolution of penile and bacular features, and also some perspectives for future investigations.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracoval pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

České Budějovice, 8.12.2023

Bc. Vojtěch Kovařík

Poděkování

Rád bych touto cestou poděloval svému školiteli RNDr. Janu Robovskému, Ph. D. za odborný dohled, za cennou pomoc, podporu, ochotu a rady při psaní této práce a také konzultantovi diplomové práce Mgr. Františkovi Vejmělkovi za poskytnutí materiálu a konzultace. Dále pak Mgr. Janu Okrouhlíkovi, Ph. D. za technické rady ohledně microCT, za radu ke kontrastování vzorků Františkovi Špoutilovi Ph. D. a také Mgr. Adamu Bajgarovi, Ph. D. za možnost využívat přístroj SkyScan1272 (Bruker), který pořídila PŘF JU, za což jí chceme též poděkovat. Dále bych chtěl poděkovat své rodině, také všem přátelům za podporu, které se mi po celou dobu dostávalo.

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Biogeografie a biodiverzita.....	1
1.2. Ekologie a biologie studované skupiny živočichů.....	11
1.3. Obecné zákonitosti peniální morfologie savců.....	17
1.4. Peniální morfologie novoguinejských hlodavců.....	19
2. Cíle práce.....	28
3. Materiál a metody.....	29
3.1. Vzorkování	29
3.2. Vnější morfologické charakteristiky.....	31
3.3. Vnitřní morfologické charakteristiky	33
3.4. MicroCT	33
3.5. Naměřené veličiny	34
3.6. Fylogenetická analýza	35
3.7. Statistická analýza	36
4. Výsledky.....	37
4.1. Fylogenetická analýza kvalitativních znaků.....	37
4.1.1. Různý taxa sampling ve fylogenetické matici.....	37
4.1.2. Vnitrodruhová variabilita kvalitativních parametrů.....	37
4.1.3. Rekonstrukce fylogeneze kvalitativních peniálních a bakulárních znaků ...	38
4.2. Fylogenetická analýza kvantitativních znaků.....	50
4.2.1. Různý taxa sampling ve fylogenetické matici	50
4.2.2. Vnitrodruhová variabilita kvantitativních parametrů.....	51
4.2.3. Rekonstrukce fylogeneze kvantitativních znaků	51
4.3. Statistická analýza	57
4.3.1. Normalita dat	57
4.3.2. Prokorelovanost dílčích peniálních a bakulárních znaků.....	57
4.4. Bivariátní porovnání některých parametrů	58
5. Diskuse	63
5.1. Celkové zhodnocení výzkumného potenciálu studovaných parametrů	63
5.2. Kvalitativní morfologické znaky	64
5.3. Kvantitativní morfologické znaky	66
5.4. Metodické aspekty dokumentace peniální a bakulární morfologie	67
5.5. Perspektivy.....	68
6. Závěr.....	70
7. Seznam použité literatury	71
8. Seznam příloh.....	78
9. Přílohy	1

1. Úvod

1.1. Biogeografie a biodiverzita

Papua Nová Guinea je již v podvědomí mnohých z nás vnímána jako unikátní místo, v jehož tropických deštných lesích se ukrývá obrovské přírodní bohatství naší planety Země. Jakožto největší a nejvýše položený tropický ostrov zabírá Nová Guinea méně než 0,5 % zemského povrchu, a přesto si drží obrovské procento celosvětové biologické rozmanitosti, a to tedy zhruba 4600 druhů, což představuje asi 8 % uznávaných světových obratlovců (Alison, 2011). Pokud tedy chceme nějak blíže pochopit tento unikátní hotspot zvířecí diverzity, je třeba porozumět jednotlivým dílčím skupinám a také samotné ostrovní geografii. Australská deska, známá také jako Sahul, jejíž součástí je právě i Nová Guinea, byla kdysi součástí superkontinentu Gondwana. Původ většiny novoguinejské fauny je tedy úzce spjat s Austrálií a tvoří tak zajímavý přechod mezi orientální oblastí a oblastí australskou.

Během geologické historie Nové Guineje existovalo mnoho pevninských spojení s Austrálií. Ty se typicky vyskytly během zalednění v různých dobách ledových kvůli poklesu hladiny světového oceánu a obnažení šelfů mělkých moří a zálivů. V této době existovala řada druhů na obou pevninách a mnoho rostlin a zvířat tak přešlo z Austrálie do Nové Guineje a obráceně. Mnoho těchto druhů se později izolovalo, když spojení skončilo. Poté se dále adaptovalo na nové prostředí a stávalo se tak samostatnými druhy. Z hlediska formování fauny Sahulu je důležité zohlednit aktivní tektonickou situaci oblastí. Kontakt australské a pacifické desky se dlouhodobě projevuje na výzdvihu Nové Guineje a ta v důsledku toho vytváří srážkový stín pro Austrálii, což se projevuje na převaze vlhkých biotů na Nové Guineji a postupující aridizaci Austrálie (Ali et al., 2021). Ačkoli nikdy nebylo vytvořeno žádné pozemní spojení s Asií (viz Wallaceova linie), blízkost mezi zemskými masami přes mnoho malých ostrovů indonéského souostroví umožnila některým asijským druhům migrovat do sahulské oblasti. Výsledkem je unikátní směs australských a asijských druhů, která se nikde jinde na světě nevyskytuje. Vzhledem k takto bohaté historii je velké procento druhů na tomto ostrově endemických. Pro pochopení takto unikátní fauny je potřeba nahlédnout do časů aktivního geologického formování této oblasti.

Při dnešním biogeografickém členění bude v této práci popisován vývoj australské zoogeografické oblasti, která zahrnuje Austrálii, Nový Zéland, Novou Guineu, Celebes a všechny přilehlé ostrovy na východ od něj. Právě tato oblast jihozápadního Pacifiku je známa svojí nejsložitější geologickou historií na Zemi. Různorodé seskupení kontinentálních fragmentů, vulkanických hřebenů, ostrovních řetězců tvořených pláští velkými vyvřelými provinciemi má zásadní vliv pro pochopení fauny, která obývá nejen Novou Guineu, ale také všechny přilehlé ostrovy jihozápadního Pacifiku. Tyto ostrovy se opakovaně vyzdvihovaly vlivem stoupající a klesající hladiny moře, tento proces vedl k obnažené zemi vhodné pro kolonizaci rychle se reprodukcujícími druhy. Mnoho mladých ostrovů je vulkanického původu a skládá se z výhradně vyvřelých hornin, zatímco největší ostrovy jsou obvykle starší a v jejich geologii často převažují vápenaté horniny a také horniny metamorfované vlivem deskového tektonického tlaku. Vývoj a obnova ostrovních oblouků poskytl hlavní zdroj vzniku nové pevniny. Hlavní rozvoj papuánského oblouku položil základ pevnin jihovýchodní Nové Guineje a vytvořil tak starší části Nové Británie.

Zaměříme-li se na čistě savčí faunu Nové Guineje, tak ta se skládá ze všech v současnosti existujících savčích podtříd (Alison, 2011). Co se týče ptakořitných, tak až na ptakopyska (*Ornitorhynchus anatinus*) zde nalezneme všechny zbylé druhy z čeledi Tachyglossidae. Zastoupení vačnatců je zde také rozmanité a skládá se ze tří řádů: Dasyuromorphia, Paramelomorphia a Diprotodontia. Původní placentální savci jsou pak zastoupeni výhradně netopýry a hlodavci. Hlodavci, původem z Asie, zde výrazně speciovaly a s počtem až 29 rodů z čeledi Muridae tvoří početně nejdominantnější savčí skupinu v rámci tohoto ostrova (Lavery & Flannery, 2023). Migrace a formování nových druhů, které tato významná skupina předvedla, na území Nové Guineje byly zřejmě komplexní (Rowe et al., 2008), což činí celou oblast badatelsky mimořádně zajímavou a perspektivní. I proto je tato diplomová práce věnována právě novoguinejským hlodavcům.

Na území Nové Guineje a Austrálie byly prokázány archeologické nálezy megaherbivorní fauny, která zde žila v období pleistocénu a zahrnovala například druhy obrovských klokanů či vombatů. Za dnešní největší herbivory Nové Guineje lze považovat stromové klokany rodu *Dendrolagus*, což je nejspíše

zapříčiněno biomy, které se na tomto ostrově rozprostírají, neboť velcí herbivoři jsou typičtí pro otevřenější biotopy, o čemž svědčí i přítomnost mnohem větších druhů klokanů (*Macropus giganteus* a *Macropus rufus*) na území sousední Austrálie. V důsledku toho původní savčí fauna Nové Guineji také zcela postrádá velké predátory. Masožraví vačnatci (Dasyuromorphia), jsou ve srovnání s australskými druhy všichni malí a většina z nich je navíc hmyzožravá. První příčku největšího vačnatého predátora Nové Guineje obsadil kunovec bronzový (*Dasyurus spartacus*), který však dosahuje délky okolo 36 centimetrů. Nahlédneme-li do prehistorického záznamu, tak zde sice byly nalezeny fosilie ještě větších masožravých vačnatců jako například *Thylacinus* sp., ale nikoliv žádné důkazy o masožravé megafauně.

Faunové složení tohoto ostrova významně pozměnil i člověk, a to jak svou přítomností, tak dovozem nepůvodních savců (Lavery & Flannery, 2023), jakými jsou šelmy (dingo pralesní – *Canis hallstromi*), prasata (patrně hybridy mezi *Sus scrofa vittatus* a *Sus celebensis*) nebo jeleni (*Cervus timorensis*, *Axis axis* a *Dama dama*). Dingo představují největšího suchozemského predátora ostrova a kolem lidských sídel se dnes zcela běžně objevuje kočka domácí (*Felis catus*), která v oblastech jejího výskytu dramaticky snižuje populace původních novoguinejských zvířat. Na Novou Guineu bylo zavlečeno i mnoho myšovitých hlodavců. Patří mezi ně krysa ostrovní (*Rattus exulans*), krysa himálajská (*Rattus nitidus*), krysa obecná (*Rattus rattus*), krysa rýžová (*Rattus argentiventer*), potkan (*Rattus norvegicus*) a myš domácí (*Mus musculus*). Většina z nich nezpůsobila velké škody a usadila se pouze v blízkosti lidských sídel.

Jak již bylo zmíněno, hlodavci tvoří významnou součást novoguinejské fauny. Početně jde o 74 druhů z celkového počtu cca 244 savčích druhů obývajících tuto oblast (Wilson & Reeder, 2005). Zvláště u přirozených výsadek došlo k významné specializaci na místní podmínky, takže se hlodavci stali důležitou součástí všech novoguinejských ekosystémů, často ve významné početnosti na lokalitách. Navzdory relativně slušnému a detailnímu morfologickému studiu novoguinejských hlodavců (Lidicker, 1968), snahy o pochopení diversifikace a vyjasnění taxonomie v poslední době vstupují do další etapy, studia s pomocí molekulárních dat (Roycroft et al., 2022). Míra genotypizace umožňuje i posoudit dosavadní morfologické charakteristiky z hlediska jejich použitelnosti

pro poznání fylogeneze a jako zdroj znaků pro odlišení taxonů v rámci integrativní taxonomie (Roycroft et al., 2020).

V porovnání se sousední Australskou oblastí je fosilní záznam Nové Guineje poměrně ochuzený a veškeré nálezy jsou datovány do období pleistocénu a pliocénu (Long et al., 2002). S ohledem k omezenému fosilnímu záznamu tohoto ostrova nám k poznání evoluce novoguinejské hlodavčí fauny dopomohly především fylogenetické a biogeografické studie vycházející primárně z genetických dat. Dle studie Roycroft et al., 2022, která zahrnovala fylogenetická data z 270 exemplářů, a to i včetně těch recentně vyhynulých, bylo zjištěno, že orogeneze a expanze Nové Guineje skutečně otevřely ekologické příležitosti a spustily diverzifikaci napříč kontinentem. Po počáteční kolonizaci z Asie před zhruba 8,5 miliony lety byli předci skupiny Hydromyini omezeni výskytem na tropický deštný les mladého ostrova, kde setrvali po dobu 3,5 milionu let (Roycroft et al., 2022). Následoval značný posun v diverzifikaci, který se opět shodoval s probíhající orogenezí Nové Guineje před pěti miliony lety. Tato diverzifikace umožnila posun hlodavčích skupin do dalších biotů včetně přechodu do dalších geografických oblastí Austrálie a ukázala, jak opakující se kolonizace hrají podstatnou roli při vytváření ucelené ostrovní fauny.

Kromě výše zmíněných geologických faktorů je třeba brát v úvahu fakt, že Nová Guinea je považován za druhý největší ostrov, který se vyznačuje mimořádnou topografickou rozmanitostí. Tento fakt stojí za obrovskou rozmanitostí hlodavčí fauny zcela obsažené v jediné čeledi Muridae. Toto omezené genetické dědictví vyplývá ze skutečnosti, že hlodavci dosáhli Nové Guineje a Austrálie v sérii několika invazí přes malé a roztroušené plošky pevniny z jihovýchodní Asie. Nejpozoruhodnější byla rychlá diverzifikace v období pozdního miocénu nebo raného pliocénu po invazi oblasti Nové Guineje ze západní oblasti (Rowe et al., 2008). První hlodavčí kolonizátoři tedy objevili tuto oblast asi před šesti miliony lety a výsledná fauna představuje příklad důsledků evoluce při omezeném počtu imigrantů na ostrov, který nebyl do jejich příchodu obýván žádnou blízkou příbuznou skupinou živočichů. V době příchodu prvních hlodavců na území Nové Guineje, byli jedinými suchozemskými savci obývajícími toto území ptakořitní a vačnatci. Proto má rekonstrukce evoluce

novoguinejských hlodavců zásadní význam v rozšíření našeho chápání podmínek, za kterých se rody a vyšší taxony vyvíjely.

Hlodavčí linie Hydromyini je v současnosti považována za druhově bohatou (okolo 203 druhů) (podle ASM Mammal Diversity Database) a fenotypově i způsobem života rozmanitou skupinu muroidních hlodavců. Jedná se o dominantní hlodavce z oblasti Australasie a obecně se předpokládá, že hlodavci skupiny Hydromyini pravděpodobně kolonizovali Novou Guineu a následně pak část Sahulu buď ze Sudského šelfu, nebo z Filipín během pozdního miocénu nebo raného pliocénu asi před 5 miliony lety, čímž započala extrémně rychlá diverzifikace v této oblasti. Odtud pak tito hlodavci kolonizovali Austrálii asi před 2-3 miliony let, přičemž procházeli velkou adaptivní radiací. Dřívější taxonomové dříve rozdělili tuto skupinu do tří podčeledí (Hydromyinae, Pseudomyinae a nejmenovanou „starou papuánskou skupinu“), avšak všichni byli později sloučeni do Murinae, byli stále zachováni jako triby (Anisomyini, Hydromyini, Uromyini a Conilurini), přičemž ostatní taxonomové je ještě dále rozdělili. Studie z roku 2008 však zjistila, že tvoří jedinou skupinu, která po kolonizaci Sahulu prošla rychlou diverzifikací, a tak jsou všechny umístěny do jediného tribu Hydromyini. Bylo zjištěno, že sesterskou částí tohoto tribu je rod *Chiropodomys* (dříve zařazený do polyfyletické divize obsahující *Micromys*, *Hapalomys* a *Vandeleuria*), ale diskutovalo se o tom, zda patří do vlastního tribu (Chiropodomomyini) nebo je bazální člen Hydromyini. Ačkoli jméno „Hydromyini“ pochází ze semiakvatického rodu *Hydromys*, který se přímo překládá jako „vodní myš“, pouze několik členů tribu jako *Hydromys* a *Xeromys* je semiakvatických, většina z nich je suchozemská a některá, jako například *Notomys*, jsou dokonce specificky přizpůsobeny suchému prostředí.

Druhou skupinou hlodavců, která také úspěšně kolonizovala tyto oblasti, je právě druhově velmi početná a fenotypově a způsobem života rozmanitá skupina s názvem Rattini. Nejznámějšími zástupci této skupiny jsou pravé krysy (rod *Rattus*), které v rámci několika druhů byly zavlečeny po celém světě. Rattini jsou v současnosti považovány za jedny z nejvíce bazálních skupin podčeledi Murinae, a to i navzdory jejich velké současné diverzity.

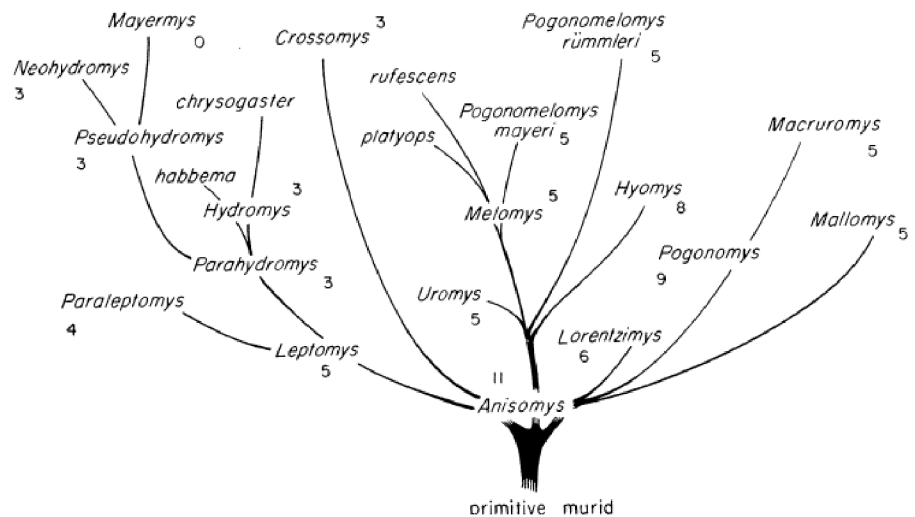
V tomto případě hrála Nová Guinea roli hlavního centra sekundární radiace, která se týkala převážně rodu *Rattus*. Pět muroidních hlodavců (*R. rattus*,

R. tenzumi, *R. exulans*, *R. norvegicus* a *Mus musculus*) v minulosti obsadilo toto území a dnes jsou považovány za zcela běžné a široce rozšířené druhy. Z těchto zmiňovaných druhů je dnes nejvíce rozšířen druh *R. exulans*, zatímco *R. norvegicus* představuje nejmenší areál rozšíření a k nalezení je převážně jen v několika větších městech.

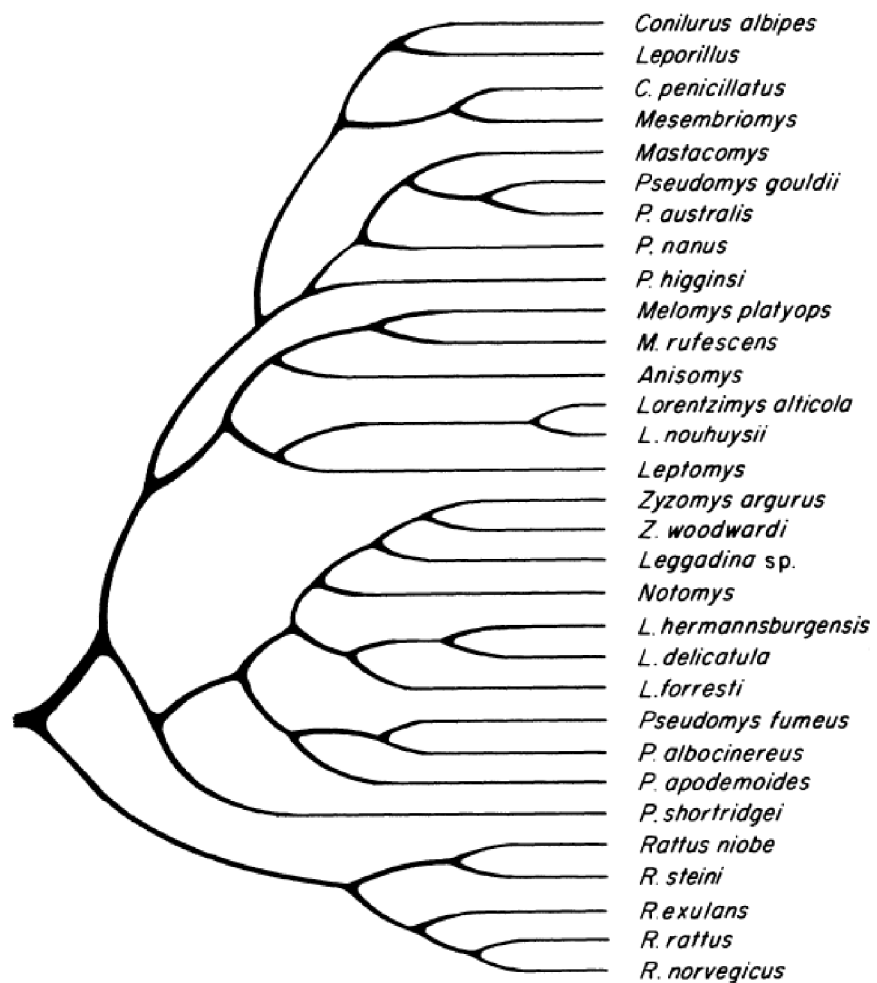
Soudě podle syntézy biogeografických a fylogenetických studií proběhla celá diversifikace novoguinejsko-australských hlodavců během pouhých 5 milionů let, výsledná diverzita je tedy působivá. I s ohledem ke stáří je poznání fylogenetických vztahů mezi těmito hlodavci výzvou.

Pokud se budeme věnovat pozornost čistě fylogenetickým pokusům, pak první pokusy spojené s peniální morfologií a počet alveol u druhého horního moláru nabídl Lidicker, (1968) a Lidicker & Brylski, (1987), kteří vymezovali pět hlavních skupin:

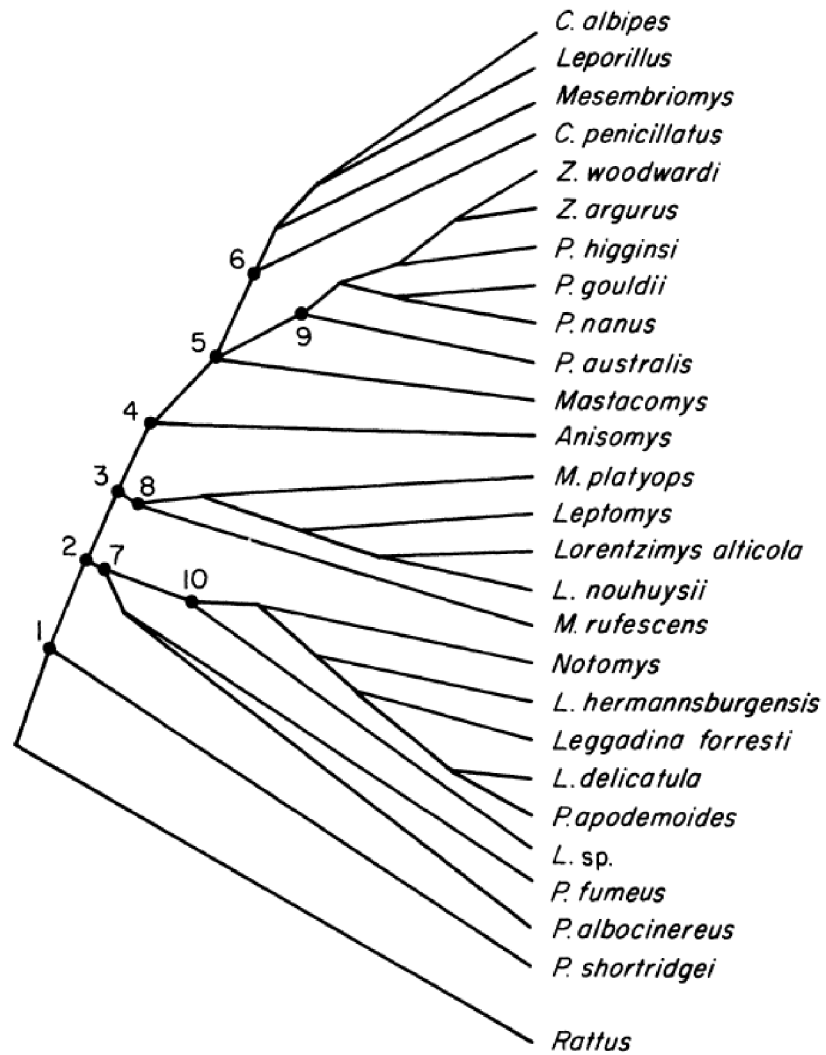
- Hydromyini s rody *Hydromys*, *Leptomys*, *Paraleptomys*, *Mayermys*, *Neohydromys*, *Pseudohydromys* a *Xeromys*
- Uromyini s rody *Uromys*, *Melomys*, *Coccymys*, *Pogonomelomys* a *Xenuromys*
- Anisomyini, kam se dříve řadily rody *Anisomys*, *Hyomys*, *Lorentzimys*, *Mallomys*, *Pogonomys*, *Macruromys* a *Chiruromys*;
- *Conilurini*
- Rattini s rozsáhlým rodem *Rattus*.



Obr. 1: Uvažované fylogenetické vazby hlodavců z Nové Guineji, s výjimkou rodů *Rattus* a *Mus* podle Lidickera 1968 na základě peniální morfologie a počtu alveol u druhého horního moláru.



Obr. 2: Fenogram založený na neváženém párování využívající 30 kvalitativních znaků a zjednodušený na druhovou úroveň (Lidicker & Brylski, 1987).



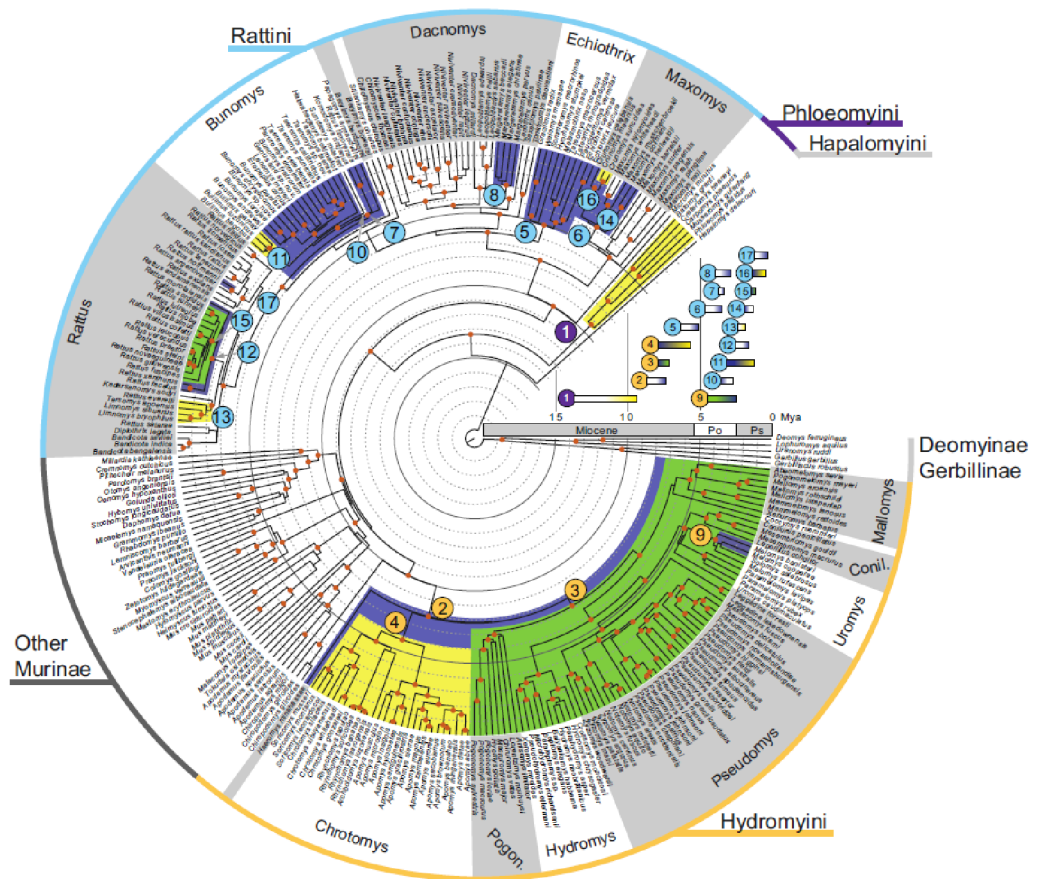
Obr. 3: Kladogram založený na 30 kvalitativních znacích peniální morfologie s druhem *Rattus*, který posloužil jako outgroup (Lidicker & Brylski, 1987).

Po tomto rozdělení novoguinejské hlodavčí fauny proběhla řada změn a v posledním desetiletí byly hlodavci z Nové Guineje podrobeny detailním morfologickým (Flannery, 1995), (Helgen, 2005) a genetickým revizím (Rocroft et al., 2022). Poslední taxonomicky velmi bohatá fylogenetická srovnání (např. Rowe et al. 2019, Rocroft et al., 2022) se shodují na šesti divizích/liniích, přičemž první pět patří mezi Hydromyini, poslední do Rattini, kteří jsou bazálnější linií v rámci myšovitých hlodavců (např. Fabre et al., 2017):

- 1) Pogonomys division: Hydromyini (*Pogonomys*, *Hyomys*, *Chiruromys*, *Anisomys* a *Lorentzimys*).
- 2) Mallomys division: Hydromyini (*Mallomys*, *Coccymys*, *Abeomelomys*, *Pogonomelomys* a *Mammelomys*).
- 3) Hydromys division: Hydromyini (*Hydromys*, *Parahydromys*, *Baiankamys*, *Crossomys*,

Xeromys, *Leptomys*, *Paraleptomys*, *Microhydromys*, *Pseudohydromys* a *Mirzamys*). 4) Uromys division: Hydromyini (*Uromys*, *Melomys*, *Paramelomys*, *Protochromys*, *Solomys*). 5) Rattus division: Rattini s různými druhy ať už původních, nebo nepůvodních kryš.

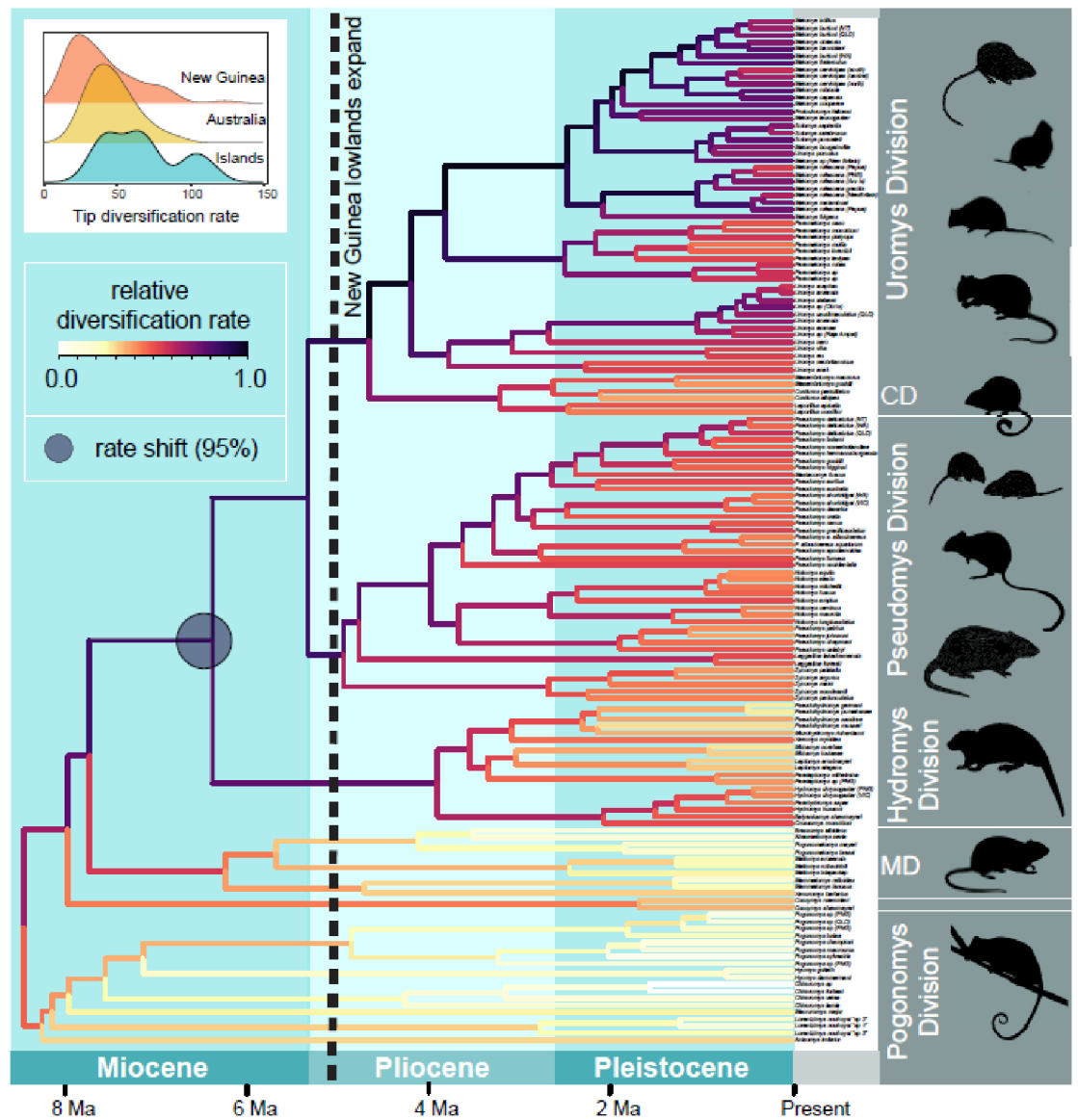
Výhodou těchto studií je použití mitochondriální DNA a více jaderných genů, jakož i snahy o dataci diversifikací, což umožňuje odhad rychlosti speciace, ale třeba i počet kolonizací Sahulské oblasti, Austrálie nebo rekolonizací Nové Guineji (Rowe et al. 2019, Roycroft et al., 2022).



Obr. 4: Časově kalibrovaná fylogeneze podčeledi Murinae podle BEAST analýzy. Jednotlivé podčeledi a triby jsou znázorněny na vnější části kruhu a jednotlivé divize uvnitř tribů Rattini a Hydromyini jsou od sebe odděleny šedým zvýrazněním. V této fylogenezi je zahrnuto i 17 kolonizací napříč Indo-Australskou oblastí oblastmi, vyznačených barevnými kroužky (Rowe et al., 2019).

Nejaktuálnější prací, která se touto problematikou zabývala, je studie Roycroft et al., 2022, jejíž výsledky jsou kvůli přehlednějšímu zobrazení detailněji

zaznamenány v kapitole Přílohy této magisterské diplomové práce (Příloha č. 1a – e). V této práci byli dále zkoumáni pouze hlodavci ze skupiny Hydromyini, kteří byli opět rozděleni do sedmi divizí (*Uromys* division, *Conilurus* division, *Pseudomys* division, *Hydromys* division, *Mallomys* division, *Coccymys* division a *Pogonomys* division) (Obr. 5).



Obr. 5: Časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini (Roycroft et al., 2022).

1.2. Ekologie a biologie studované skupiny živočichů

Hlodavci obývající australskou biogeografickou oblast patří do jedné jediné čeledi – Muridae, a najdeme v ní jak některé nejmenší, tak i největší zástupce této hlodavčí skupiny, kteří jsou různě adaptováni jak na suché prostředí, tak na vlhké prostředí tropického deštného lesa. Tato výsledná ekologická diversita je zejména produktem několika úspěšných migračních vln z Asie, o kterých je řeč výše v kapitole Biogeografie. Co se týče potravy novoguinejských hlodavců, tak je většina druhů považována za omnivorní, ačkoliv není u mnoha druhů podrobně prozkoumána (Aplin, 2006). Jsou zde k nalezení i druhy, které se živí korýši a rybami, jako například hlodavci rodů *Hydromys* a *Xeromys*, anebo druh živící se převážně malými suchozemskými obratlovci (*Leptomys* spp.). Mnoho druhů obývajících aridní zóny pak přešlo ke granivorii, ve které dochází ke kompetici s některými druhy ptáků využívající stejnou potravní specializaci. Oproti těmto druhům obývajícím aridní prostředí se zde vyskytují i hlodavci vázání striktně na vodní prostředí (*Hydromys*, *Crossomys*), hlodavci arboreální, stavící si na stromech hnízda, nebo obývajícím stromové dutiny (*Lorentzimys*) (Denys et al., 2017).

Novoguinejské hlodavci se zevním vzhledem nijak zásadně neodlišují od klasického hlodavčího tělního plánu (Zima & Macholán, 2021). Nápadným vybočením v tělesné velikosti představuje zejména rod *Mallomys*, který dosahuje mnohem větších rozměrů než ostatní rody studované v této práci. Obecně se u novoguinejských hlodavců jedná o zvířata typického myšího vzhledu. Jejich štíhlé tělo je zakončeno šupinatým ocasem, který často dosahuje delších rozměrů než tělo samotné. Velmi dlouhé ocasy jsou pozorovatelné například u rodu *Lorentzimys*. Ušní boltce jsou typicky nápadné, což svědčí o výborné kvalitě sluchu. Plochá, hranatá lebka obsahuje infraorbitální otvor s myomorfní stavbou, kterým pak prochází *musculus masseter*. Značná adaptabilita novoguinejských hlodavců vedla k osídlení nejrůznějších stanovišť v různých biomech ostrova od primárního tropického deštného lesa, přes travnaté pláně až po horské oblasti.

Z prvního zmiňovaného hlodavčího rodu *Mallomys* byla v této diplomové práci věnována pozornost hlavně druhu *Mallomys istapantap*, který v angličtině nese název Subalpine Woolly Rat (Denys et al., 2017). Kromě extrémně velkých rozměrů tohoto zástupce, je velice nápadným znakem i dlouhá, hustá poněkud

zvlněná srst, podle které nese i svůj anglický název. Na dorzální straně je toto zvíře zbarvené do tmavého hnědošedého odstínu, oproti čemuž je ventrální část značně světle bílá. Ocas jedinců tohoto druhu je relativně krátký a dalším znakem odlišující tento druh od ostatních je žlutá vrstva na povrchu jejich řezáků. *Mallomys istapantap* obývá horní část horského lesa, subalpínská bylinná pole a pastviny v nadmořských výškách 2450-3850 m n. m. (Denys et al., 2017), kde žije sympatricky s *M. rothschildi* a *M. aroensis*. Hlavní složkou potravy tohoto druhu jsou pravděpodobně křemičité kapradiny a trávy, dle databáze IUCN je zařazen do kategorie málo dotčený (LC) a jedná se tedy o poměrně široce rozšířený druh vyšších poloh Nové Guinei.



Obr. 6: Rozšíření druhu *Mallomys istapantap*. (Denys et al., 2017).

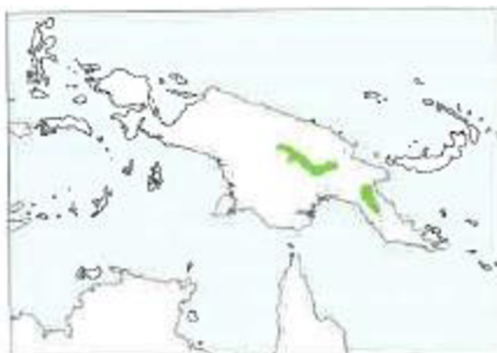
Rod, kterému byla v této diplomové práci věnována vyšší pozornost, byl rod *Lorentzimys*, jehož konkrétní taxonomie nebyla zcela známa. Například rozšíření druhu *L. nouhuysii* je znázorněno na obrázku č. 6 a co se habitatu týče, tak tento druh obývá primární a sekundární typ tropického deštného lesa v nadmořské výšce 80-2700 m n. m. a jeho výskyt je vázán spíše na řídkší, disturbancí narušené lesy v ranném sukcesním stádiu. Jak již bylo zmíněno výše, tak se tento druh vyznačuje jak relativně dlouhým ocasem, tak i poměrně dlouhými chodidly, což lze chápat jako adaptaci k arboreálnímu způsobu života. Srst je pak relativně krátká, drsná a nese červenohnědé až šedé zbarvení (Denys et al., 2017). *L. nouhuysi* je popisována jako omnivorní druh, živící se hmyzem, rostlinným materiálem a také houbami. Stejně jako *Mallomys istapantap* je tento zajímavý druh zařazen do kategorie málo dotčený (LC) (Denys et al., 2017). Pro rod *Lorentzimys* proběhla taktéž nová genotypizace, jejíž výsledky ukazují rozdělení rodu do nižších taxonomických jednotek podle nadmořských výšek, ve kterých se nacházejí. Proto i dále v této práci nebudou jedinci rodu *Lorentzimys*

pojmenovány konkrétními druhovými názvy a proběhne pokus o podporu tohoto jemnějšího rozdělení unikátními morfologickými znaky.



Obr. 7: Rozšíření druhu *Lorentzimys nouhuysii*. (Denys et al., 2017).

Coccymys shawmayeri je považován za další významný novoguinejský druh hlodavce, kterému je v této práci věnována pozornost. Tento druh obývá centrální horskou oblast ostrova a jeho typickým habitatem jsou tedy jak nižší, tak vyšší horský tropický deštný les s přechodem do travnatých plání a míst s větším výskytem křovin. Jedná se rozměrově o malého hlodavce, jehož rozměry jsou uvedeny v tab. I, s jemnou a hustou srstí načervenalé až tmavě hnědé barvy. Uši tohoto hlodavce také dosahují malých rozměrů a jsou pokryté tmavou srstí, která se příliš neodlišuje od srsti pokrývající zbytek těla. Ocas zvířete je mnohem delší než délka hlavy a těla, jeho povrch je pokryt drobnými šupinkami a na jeho terminální části lze pozorovat světlejší zbarvení. Na hlavě se nachází další rozlišovací znaky, jako například lebka s relativně robustními řezáky s oranžové zbarvenou sklovinou, relativně malými moláry s jednoduchým vzorem vrcholků, středně velká sluchová pouzdra a celkově je rostrum tohoto druhu kratší než u ostatních druhů novoguinejských hlodavců (Denys et al., 2017). Dle analýz zaživačního ústrojí druhu *Coccymys shawmayeri* lze předpokládat, že se tento druh zaměřuje primárně na ovoce, ale důležitou složkou potravy může být také hmyz, a to konkrétně brouci a švábi (Denys et al., 2017).



Obr. 8: Rozšíření druhů *Coccymys shawmayeri* (Denys et al., 2017).

Posledním druhem tribu Hydromyini, jehož biologie a ekologie bude v této kapitole podrobněji popisována je druh *Anisomys imitator*. Podle obrázku číslo 10 lze říci, že tento druh je rozšířen napříč celým ostrovem v rozmezí nadmořských výšek 500 a 3500 m n. m. (Denys et al., 2017). V porovnání s ostatními studovanými druhy se jedná o většího novoguinejského hlodavce s typickými tělesnými proporcemi. Srst tohoto zvířete je krátká, tuhá a černě, či hnědě strakatá. Hlava a čelist je robustní, sluchové buly jsou společně s moláry proporčně malé. Poněkud zvláštní anglický název tohoto druhu – Uneven-toothed Rat svědčí o zvláštním dentálním uspořádání. Horní řezáky mají normální proporce, zatímco spodní jsou extrémně úzké a hluboké. Tento stav je zcela unikátní napříč podčeledí Murinae podobně jako moláry s laminárním korunovitým vzorem (Denys et al., 2017). Odchyťové záznamy *Anisomys imitator* zpravidla dokazují výskyt tohoto druhu v habitatech vždyzeleného tropického deštného lesa, od jeho níže položených poloh až do těch nejvyšších. Co se potravy týče, tak v jídelníčku tohoto zvířete hraje převážnou roli ovoce, konkrétně dosti specifický typ plodu z palmy *Pandanus*, ale také oříšky a jiné ovoce (Denys et al., 2017). Aktivita tohoto druhu je převážně noční a jedná se o jeden z mála druhů novoguinejských hlodavců, u kterého lze zcela bezpečně popsat i jeho sociální strukturu, kdy dospělí jedinci žijí soliterně. Stejně jako všechny ostatní druhy, které jsou zkoumané v této diplomové práci, je i tento druh zařazen podle databáze IUCN do kategorie málo dotčený (LC). Níže položené areály výskytu, druhu *A. imitator* jsou však často modifikovány v důsledku dlouhodobého samozásobitelského zemědělství a v poslední době také rozsáhlou lesní činností. Biotopy nad 2500 m n. m. jsou pak mnohem méně ovlivněny lidskou činností, ale i tak do těchto míst zasahuje vliv velkých developerských projektů. I když je tento druh často považován za vzácný, tak je

dokázáno, že při bližším pohledu je početnost tohoto druhu poměrně vysoká (Denys et al., 2017).



Obr. 9: Rozšíření druhu *Anisomys imitator* (Denys et al., 2017).

Jedním ze zásadních rodů obývajících území Nové Guiney je také rod *Rattus*, který představoval důležitý článek při osidlování tohoto ostrova. Za jeden z několika endemických druhů tohoto známého rodu je považován *Rattus mordax*. Tento druh je charakteristický svými většími tělesnými rozměry, dosahující váhy asi 220 gramů a obývá rozmanitou škálu prostředí od tropického deštného lesa, travnatých plání, eukalyptových savan až po zahrady místních obyvatel. Jeho přítomnost v okolí lidských obydlí z něj činí škůdce, a to zejména zásob skladované rýže a sladkých brambor. *R. mordax* přivádí mláďata na svět v jakémkoliv měsíci suché, či vlhké části roku a jeho tolerance na, jakkoliv narušené prostředí zajišťuje tomuto druhu stabilní ochrannářský status. Za další významný druh je považován *Rattus steini*, obývajícím vlhký tropický les primárního typu, ale také se velmi často vyskytuje na rurálních zahradách a travnatých pláních ve výšce 450-2800 m n. m. (Denys et al., 2017) Stejně jako u druhu *Rattus mordax* jsou hlavní složkou potravy tohoto druhu různé zemědělské plodiny jako například sladké brambory. Třetím druhem tohoto hlodavčího rodu, který je popisován v této diplomové práci, byl *Rattus exulans*. Původní areál výskytu nejspíše zahrnoval severovýchodní Bangladéš, Vietnam, Taiwan, Thajsko odkud se pak tento druh později dostal i na Novou Guineu, kde obývá oblasti nedaleko lidských obydlí. Nejedná se o potravního specialistu, potravu *R. exulans* tvoří opět zemědělské plodiny a jedná se o druh málo dotčený a zcela běžný (Denys et al., 2017).



Obr. 10: Rozšíření druhů *Rattus steini* a *Rattus exulans*. (Denys et al., 2017).

Tab. I: Přehled biologických a ekologických charakteristik napříč studovanými druhy novoguinejských hlodavců (Wilson & Mittermeier, 2017).

	Velikost těla (mm)	Distribuce (m n. m.)	Habitat	Potrava	Soc. systém
<i>Anisomys imitator</i>	215-285	500-3500	trop. deštný les	ovoce, oříšky	solitérní
<i>Lorentzimys</i>	55-90	80-2700	trop. deštný les	hmyz, houby, trávy	více jedinců v jednom hnízdě
<i>Coccymys shawmayeri</i>	87-107	1578-3660	trop. horský les	ovoce, hmyz	neznámý
<i>Mallomys istapantap</i>	399-432	2450-3850	trop. Horský les	trávy, kapradiny	neznámý
<i>Rattus steini</i>	140-193	450-2800	trop. deštný les	kořenové plodiny	neznámý
<i>Rattus exulans</i>	75-165	Okolo 2000	synantropní vysoké traviny	semena, kůra, plodiny, hmyz	větší pop. hustoty

1.3. Obecné zákonitosti peniální morfologie savců

Se vznikem a vývojem vnitřního oplození velmi úzce souvisí vznik samčích a samičích anatomických struktur potřebných pro tento poměrně složitý reprodukční proces. Dnes tyto sexuálně dimorfní struktury lze najít u skupin hmyzu, ryb, obojživelníků, ptáků, plazů a samozřejmě savců (Rodriguez et al., 2011). V rámci těchto skupin existuje velmi široká rozmanitost anatomicky odlišných forem, které jsou vázány hlavně na samčí penis. Jak vnější, tak vnitřní morfologie savčího penisu se liší u jednotlivých druhů a různých taxonomických čeledí (viz např. Orr et al., 2016). Jako primární funkci tohoto samčího reprodukčního orgánu je vylučování odpadních látek, kopulace a transfer spermií (Rodriguez et al., 2011). Sekundární funkce penisu pak zahrnuje stimulaci samice a také vytěšňování konkurenčních spermií ostatních možných samců, což je umožněno anatomickými specializacemi jako je například délkou penisu, tvarem, papilami (ostny) a dalšími přídatnými přívěsky (Rodriguez et al., 2011). V porovnání s ostatními skupinami živočichů je penis hlodavců z čeledi Murinae relativně zjednodušený, a to i oproti fylogeneticky velmi blízké linii hrabošovitých nebo křečkovitých hlodavců (viz např. Hooper & Hart, 1962). Již při narození jsou u vnějších reprodukčních orgánech obou myších pohlaví rozeznatelné jemné rozdíly. Morfologické rozdíly samčího pohlavního orgánu se projevují postnatálně prostřednictvím složitých vývojových procesů, které jsou ovlivněny hormonální signalizací steroidních hormonů (Rodriguez et al., 2011). U myšího penisu, tak jako u jiných příbuzných hlodavčích skupin (např. hrabošovití, křečkovití), autoři typicky rozlišují hlavní bázi penisu (proximální tělo) a distální žalud, které jsou navzájem spojeny v pravoúhlém ohybu močové trubice. Proximální tělo obsahuje *corpus cavernosum*, jehož funkce je detailněji popisována v dalších odstavcích této diplomové práce, a pak samotnou močovou trubicí. O poznání strukturálně zajímavější je pak samotná oblast distálního žaludu, zahrnující větší množství prvků, které jsou taktéž podrobněji popisovány níže. Porovnáme-li tyto struktury s ostatními skupinami hlodavců, ta lze dojít k závěru, že se penis hlodavců podčeledi Murinae jeví jako silně generalizovaný. Co se měkkých tkání a celkové kompozice týče, tak je penis této skupiny výrazně zavalitější a vždy lze pozorovat soudkovitý tvar *glans penis*. Nijak výrazné nejsou ani přídatné struktury, které by jakýmkoliv výrazným způsobem vyčnívaly z žaludu. Za tyto struktury lze považovat například povrchové háčky,

jejichž výskyt je běžný u ostatních skupin hlodavců a jejich hlavní funkcí je vyvolávání takzvané indukované ovulace u samičího protějšku (Orr et al., 2016). Tyto háčky jsou v některých případech pozorovatelné i u podčeledi Murinae, avšak jejich velikost je oproti ostatním skupinám nepatrná a jejich distribuce na vnějším povrchu penisu se projevuje v daleko menším rozsahu (Lidicker, 1987).

Za hlavní podstatu existence všech žijících organismů můžeme považovat nejen přežití jedince, ale hlavně přenesení jeho genů do další generace, s čímž souvisí nejen nalezení vhodného partnera, ale také úspěšný proces samotné kopulace. Tato úspěšnost vyžaduje u všech savců to, že samec dosáhne erekce, a tedy tuhosti penisu. Těchto vlastností je dosaženo synergickou funkcí systému *corpus cavernosum* a systému *corpus spongiosum*. Nicméně savci patřící k různým řádům jako jsou šelmy, hmyzožravci (Eulipotyphla), hlodavci, netopýři a primáti, jsou opatřeni také peniální kostí – bakulem (*os penis*). Tato kost se nachází v *glans penis* na distálním konci a je uložena dorzálně k močové trubici. Obvykle proximální konec této penisové kosti přiléhá k distálnímu konci *corpus cavernosum*. Morfologie a velikost bakula se výrazně liší napříč jednotlivými savčími řády a druhy, takže jeho druhově specifický tvar lze využívat jako diagnostický taxonomický znak, i když histologické charakteristiky nebyly dosud vždy podrobně popsány (Sharir et al., 2011). Bakulum je heterotopická (mimoskeletální) kost, která je odvozena z pojivové tkáně. Vývoj bakula byl zkoumán především u hlodavců a ukázalo se, že tento proces se skládá ze dvou fází. V první fázi dochází v penilním orgánu k mesenchymální kondenzaci, která je nezávislá na estrogenu a je pozorována jak u samců, tak samic. Výsledkem toho je tedy i samičí alternativa penisové kosti a to tzv. klitorisová kost (*os clitoridis*) (Sovová, 2009). Ve druhém stádiu pak dochází k diferenciaci buněk na chondrocyty a osteocyty, což už je u většiny druhů čistě samčí záležitost, nicméně například u hrabošovitých hlodavců lze pozorovat vznik chrupavky i u samice, a v některých případech i částečnou osifikaci (Hooper & Hart, 1962). Funkce bakula není často dobře pochopena a jeho přítomnost napříč různými řády, nebo dokonce pouze u některých druhů v rámci savčích čeledí či řádů může působit dost matoucím dojmem. Jak již upozornil Matocq et al., 2016, její pravděpodobný nezávislý vznik může znamenat, že bakula u různých skupin mohou mít odlišnou histologickou povahu

(chrupavka, kost, kalcifikovaná chrupavka) a i odlišný význam. Navíc již zmiňovaná variabilita formy v různých řádech je obrovská.

Nejvíce prosazovaným biomechanickým vysvětlením funkce bakula je zpevnění penisu čímž napomáhá intromisi. Přesto mnoho druhů úspěšně kopuluje i bez něj. Navíc jeho malá velikost ve srovnání s *corpus cavernosum* u potkanů činí tuto hypotézu méně pravděpodobnou právě pro tento konkrétní druh hlodavce.

Existuje řada hypotéz o biologické funkci penisové kosti, které byly zkoumány na různých skupinách savců. Například bylo prokázáno, že se délka bakula zvětšuje v závislosti na míře sexuálního dimorfismu (Carnivora – Larivière & Ferguson, 2002), že délka bakula pozitivně koreluje s délkou intromise (Larivière & Ferguson, 2002), že míra sociality negativně koreluje s velikostí bakula (Parag et al. 2006), nebo že velikost bakula odráží i sociální statut jedince, kdy dominantní samci mají delší a širší bakulum (Lemaitre et al., 2012). Další navrhované hypotézy zahrnují několik dalších funkcí této penisové kosti, jako je například poskytování dodatečné stimulace samici (Schultz et al., 2016), pomoc samci penetrovat panenskou blánu (Schultz et al., 2016), nebo dokonce zajistit prostředky funkční specifičnosti genitální morfologie (Schultz et al., 2016), které zamezí mezidruhové kopulaci. V každém případě se žádná interpretace bakulární funkce nezdá uspokojivá a dobře podložená. Jedná se tedy o dost unikátní kost jejíž funkce je stále nejasná, zejména důvod její přítomnosti u některých druhů a absence u druhů jiných. Vysvětlení absence této kosti u lidí nastínil Dawkins v Sobeckém genu (2006), kde navrhl, že za vymizením penisové kosti stojí selekční tlak od ženského pohlaví, které využívá schopnosti samce dosáhnout plné a tuhé erekce jako znamení zdraví a schopnosti vyrovnat se stresem. Přítomnost penisové kosti u nás lidí by pak podle Dawkinse překážela těmto řekněme diagnostickým opatřením, jelikož právě bakulum by mohlo skrýt nedostatečnou erekci u samce (Sharir et al., 2011).

1.4. Peniální morfologie novoguinejských hlodavců

Novoguinejská rozmanitost hlodavčích druhů, díky které můžeme tuto oblast považovat za hotspot savčí biodiverzity, vedla i k morfologickému rozrůznění těchto hlodavců. Reprodukční selekce umožnila vývoj mnohých struktur a parametrů, které jsme schopni metodicky podchytit s použitím řady

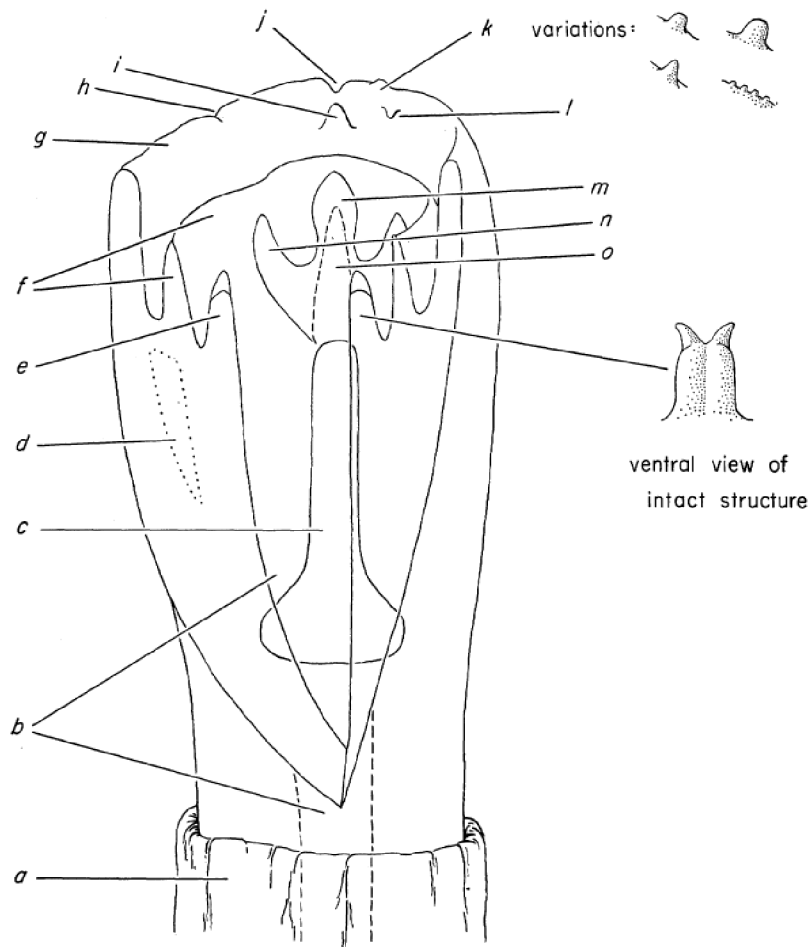
kvantitativních i kvalitativních znaků. W. Z. Lidicker, Jr. již v roce 1968 definoval bezmála sedmdesát peniálních znaků, a to právě pro novoguinejské hlodavce. Z jeho výsledků též vyplývá, že tyto charakteristicky bezpečně umožňují od sebe odlišit jednotlivé druhy. V praktické rovině to může znamenat, že tyto charakteristiky umožnily hlodavcům vytvořit reprodukční bariéry, které jednak mohou urychlit speciaci a přispět k omezení mimodruhové introgresi-hybridizaci.

Stejně jako se setkáváme s generalizací měkkých tkání samčího penisu skupiny Murinae, tak je takto generalizované i samotné bakulum těchto hlodavců. Zjednodušení bakulárního aparátu se týká zejména distálního bakula, které má vždy podobu hrotu šípů, zatímco například u hrabošovitých hlodavců se setkáme s mnohem komplexnější strukturou připomínající vidlici, jejíž tři vrcholky jsou navzájem spojeny chrupavkou (Hooper & Hart, 1962).

Z badatelského hlediska byly tyto znaky též použity pro fylogenetická porovnání konkrétně Breed & Aplin, 1995. Oproti pohlavním žlázám nebo i tvaru spermií penis a bakulum nabízí více charakteristik. Je dobré zmínit, že práce Lidickera (1968) striktně vzato neobsahovala fylogenetickou analýzu, jeho práce z roku 1987 již ano.

Morfologické znaky byly již Lidickerem (1968) rozděleny do dvou kategorií, a to na znaky kvantitativní a znaky kvalitativní. Ty se pak od sebe odlišují i konkrétním místem, kde se na penisu nachází. *Glans penis* je u novoguinejských hlodavců charakteristický zejména vnějším a vnitřním kráterem, urethrálními chloupky, bakulárním vrcholkem a také velkým počtem různých papil jako je například dorzální papila, okrajové papily na vnitřní straně vnějšího kráteru a papily vyskytující se uvnitř kráterů (Lidicker, 1968, viz též obrázek č. 11). Diagnostické znaky na těchto strukturách patří převážně do kategorie kvalitativních znaků, kdy jsou za důležité považovány hlavně tvary, samotná presence a také vzájemná poloha těchto výše popisovaných struktur. Druhou nejvíce zkoumanou a charakteristickou strukturou je pak hlodavčí bakulum. To lze rozdělit na proximální, distální a bakulární vrcholek. Na rozdíl od znaků určovaných na měkkých tkání *glans penis*, jsou tyto znaky zejména kvantitativní. Důležité charakteristiky jsou pak délka proximálního bakula, šířka proximálního bakula, délka a šířka distálního bakula. Na základě těchto znaků

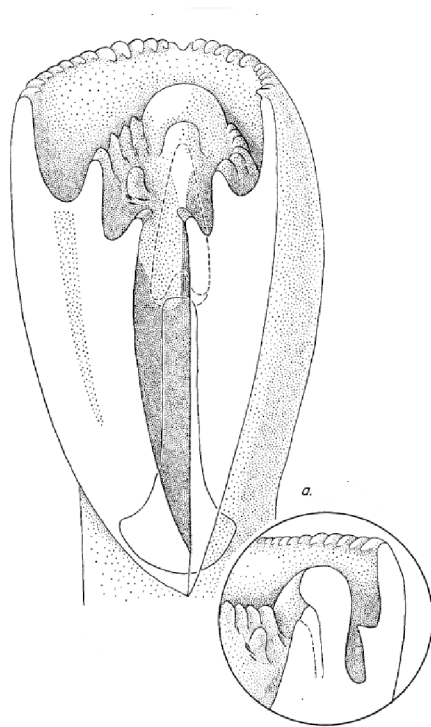
byly pak Lidickerem vytvořeny veličiny jako například index robustnosti a také jsou právě tyto znaky základem využívaných korelací pro další analýzy, které jsou dále uvedeny v kapitole Materiály a metody.



Obr. 11: Ventrální pohled na zobecněný penis hlodavců Nové Guineje s uvedením terminologie, která je používána v této práci. Středový řez do močové trubice na ventrální straně penisu odhaluje vnitřní struktury: a: předkožka přeložená dozadu, b: močová trubice, c: proximální bakulum, d: krevní sinus ve stěně žaludu, e: uretrální lapety, f: vnitřní kráter, g: vnější kráter, h: boční zářez, k: okrajová papila na vnějším kráteru, l: vnitřní papila, m: bakulární vrcholek, n: laterální bakulární výběžky, o: distální bakulum (Lidicker, 1968).

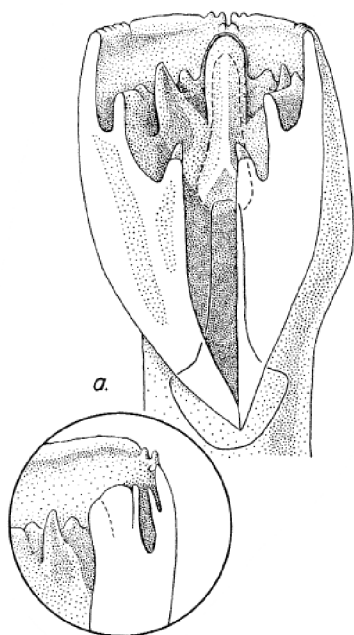
Hlavními znaky peniální morfologie rodu *Anisomys*, který je studován v této práci, jsou pravidelně rozmístění papil na okraji vnějšího kráteru, relativně slabě vyvinutý vnitřní kráter a nízce položená robustní dorsální papila (viz Obr. 12). Průměrný počet papil rozmístěných na vnějším kráteru se pohybuje okolo dvaceti

papil laločnatého tvaru. Vnitřní kráter lze po celém jeho obvodu charakterizovat přerušovanou palisádovou strukturou a relativně hlubokou prohlubní oddělující tento vnitřní kráter od kráteru vnějšího. Kromě nenápadného dorzálního zářezu jsou na vnější straně *glans penis* tři páry mělkých rýh. Jeden pár rýh bezprostředně sousedí s dorzálním zářezem a tímto způsobem se podobá mnoho hlodavcům ze skupiny Hydromyini. Druhý pár těchto rýh je rozložen laterálně a třetí pár se pak nachází mezi laterální a ventrální stranou penisu. Žádná z těchto rýh však nedosahuje až k okraji kráteru, jako tomu tak bývá u ostatních rodů (Lidicker, 1968).



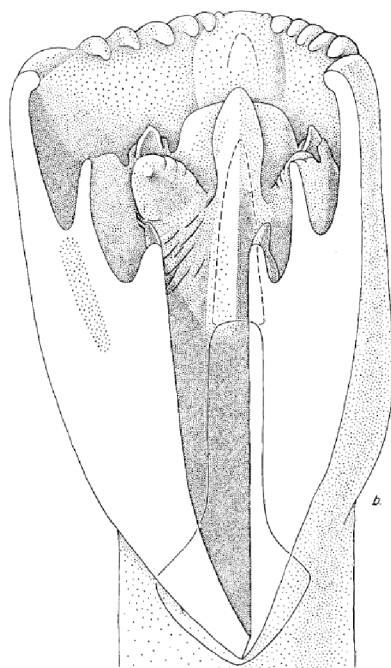
Obr. 12: Schématický nákres penisu druhu *Anisomys imitator* s detailním zobrazením hloubky zářezu mezi vnitřním a vnějším kráterem (Lidicker, 1968).

Druhým významným rodem studovaným v této práci je zejména rod *Lorentzimys*, který opět oplývá četnými morfologickými odlišnostmi. Jedná se o jediný zkoumaný rod, u kterého je vnitřní kráter slabě vyvinutý jak ventrálně, tak za bakulárním vrcholkem. U některých jedinců je dokonce nižší a méně nápadný, než je znázorněno na obrázku č. 13. Po celém jeho obvodu je tento vnitřní kráter charakterizován přerušovaným palisádovým vzorem. Významným znakem jsou také středně vyvinuté laterální bakulární výběžky, které jsou nejen dlouhé, ale také sestávají z velmi husté tkáně, která však není chondrifikovaná. Papily rozprostírající se na vnějším kráteru jsou slabě vyvinuté a na hřbetním lemu se jejich počet pohybuje od 2 do 4,5 páru (Lidicker, 1968). U rodu *Lorentzimys* je opět k nalezení dorzální zářez, který je slabě až středně vyvinutý, avšak boční zářezy ani drážky nejsou přítomny. Uretrální laloky jsou u rodu *Lorentzimys* neobvykle krátké, a to jak v absolutní délce, tak ve vztahu k výšce distálního bakula. Pozorované bakulum je definováno silně konkávním základem a mezi velmi důležitý poznávací znak patří i nápadní krevní sinus v uretrální lalocích.



Obr. 13: Schématický náčrt penisu druhu *Lorentzimys nouhuysi* s detailním zobrazením hloubky zářezu mezi vnitřním a vnějším kráterem (Lidicker, 1968).

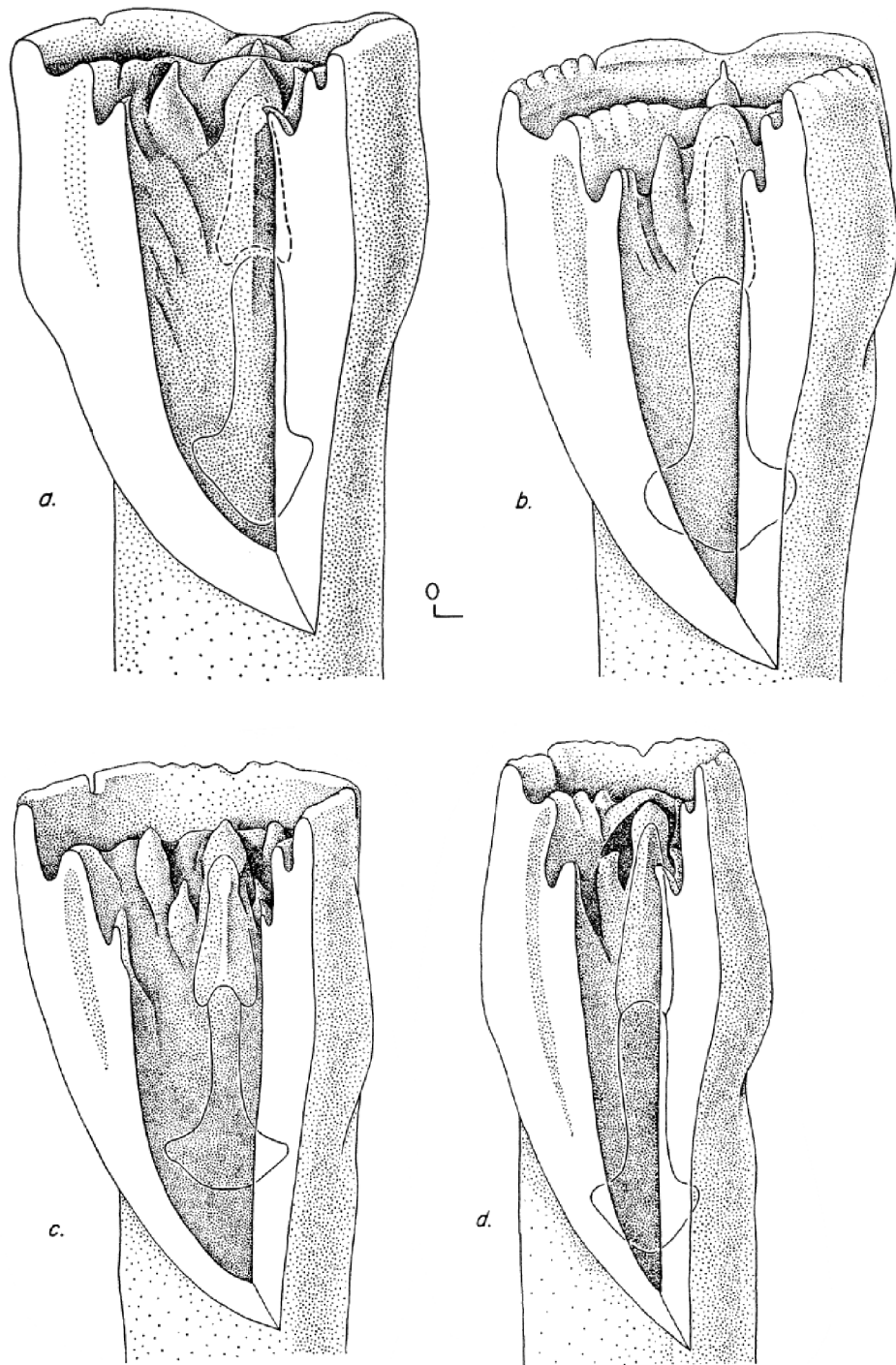
Nejvýraznější rysy penisu rodu *Mallomys* jsou jeho hladký okraj na vnějším kráteru, jeho dorzální papila, která se zdá být zcela zapuštěna do stěny vnějšího kráteru, a tenký vnitřní kráter, který je zde slabě vyvinutý. Papily na obvodu vnějšího zářezu dosahují početnosti okolo třinácti papil, které jsou rozmístěné hlavně na dorzální straně vnějšího kráteru. Dorzální zářez zde není vůbec pozorován a vnitřní kráter se místy prodlužuje do lžičkovitého laloku chránící laterální bakulární výběžky (viz Obr. 14). Ventrální část penisu je z laterálního pohledu položena výše než část dorzální, což je stav, který se u ostatních druhů projevuje spíše opačně. Dalším neobvyklým rysem je, že špičky laterálních bakulárních výběžků směřují ventrálně. Ztráta epidermálních trnů na povrchu *glans penis* zanechává síťovaný vzor, který je nepravidelný jak ve tvaru, tak ve velikosti důlků (Lidicker, 1968). U většiny vzorků byla taktéž pozorována výrazně hluboká mezera mezi vnějším a vnitřním kráterem.



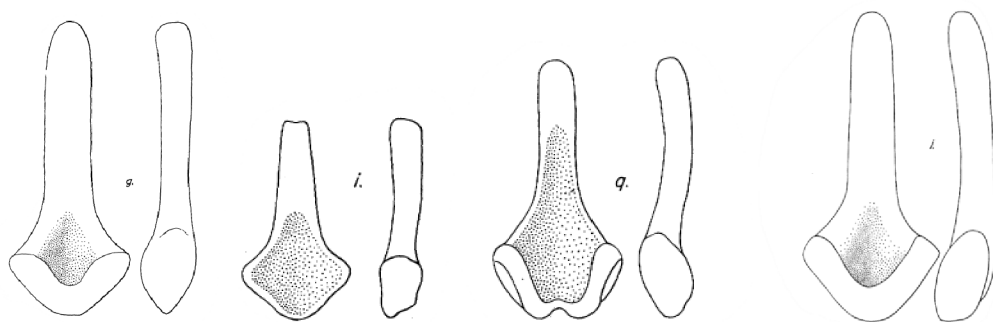
Obr. 14: Schématický nákres penisu rodu *Mallomys* (Lidicker, 1968).

Posledním rodem, popisovaným Lidickerem a zároveň studovaným na základě nasbíraného materiálu v této diplomové práci je rozsáhlý rod *Rattus*. U všech druhů jsou k nalezení relativně homogenní znaky, jejichž přítomnost staví tento rod stranou od ostatních novoguinejských hlodavčích rodů. Za tyto znaky jsou hlavně považovány vnější kráter, který je rozdělený do dvou dorzálních a ventrálních štítů, okraj vnějšího kráteru je hladký a bez papil,

laterální zářezy se nachází ve středu ventrální části žaludu, vnitřní kráter je dobře vyvinut jak dorzálně, tak ventrálně, a vytváří čepičku na bakulárním vrcholku. Hlavní krevní sinus přechází až do části vnitřního kráteru, distální baculum je velmi dobře vyvinuté a výborně pozorovatelné. Dva druhy přirozeně se vyskytující na Nové Guinei (*R. niobe*, *R. rubber*) jsou odlišovány od ostatních druhů pozicí a tvarem dorzální papily a dále také tím, že laterální bakulární výběžky dosahují dále než samotný vrcholem chrupavčitého distálního bakula. *Rattus steini* a další druh *Rattus exulans* se od sebe odlišují především přítomností, či absencí dorzální papily, která je u druhu *R. steini* snadno pozorovatelná, zatímco u druhého zmíněného druhu zcela chybí. *Rattus niobe* stejně jako druh *Rattus exulans* nemá na povrchu vnějšího kráteru žádný dorzální zářez a tyto dva druhy také mají na vnitřním kráteru lalok, který slouží k ochraně bakulárních výběžků. Dalším dobře pozorovatelným znakem, uváděním i Lidickerem v jeho publikacích jsou epidermální háčky na povrchu *glans penis* *R. exulans*, jejichž odstranění zanechává pravidelně hexagonální dírky na povrchu vnějšího kráteru.



Obr. 15: Schématický nákres penisů rodu *Rattus*. A: *Rattus niobe*, b: *Rattus ruber*, c: *Rattus exulans*, d: *Rattus rattus* (Lidicker, 1968).



Obr. 16: Schématické znázornění penisové kosti některých druhů novoguinejských hlodavců studovaných v této diplomové práci. Zleva *Anisomys imitator*, *Lorentzimys nouhuysii*, *Rattus niobe*, *Mallomys* (Lidicker, 1968).

Pokud doposud byla řeč o souvislosti těchto morfologických znaků s biologií živočichů, bude v následujících větách kladen důraz hlavně na fylogenetický význam těchto struktur samčího reprodukčního orgánu hlodavců. Jakákoliv divergence výše zmiňovaných znaků souvisejících s reprodukcí mezi hlodavčími druhy byla dokumentována na fenotypové a molekulární úrovni. Divergence je zvláště zajímavá pro evoluční biology kvůli roli, kterou tyto znaky hrají v reprodukční kompatibilitě, či izolaci, a tedy potenciálně tvoří proces speciace. Mnoho skupin zvířat se vyznačuje nápadnými úrovněmi fenotypových variací v samčích vnějších genitáliích, a to i mezi blízce příbuznými hlodavčími druhy. O fylogenezi se pokoušel již Lidicker, který však neměl kontrolu v molekulární genotypizaci a jeho výsledky byly od těch dnešních odlišné. Jednou skupinou muroidních hlodavců, která se vyznačuje zvláště ostrými morfologickými rozdíly v samčích genitáliích je křeček rodu *Neotoma* (Muridae: Cricetidae) (Matocq et al., 2006).

2. Cíle práce

- Hlavním cílem je detailní dokumentace peniální morfologie – měkkých tkání *glans penis* a osifikovaného bakula – pro početný a taxonomicky výjimečný materiál novoguinejských hlodavců nasbíraný konzultantem.
- Pokus o nedestruktivní dokumentaci kvalitativních a kvantitativních charakteristik definovaných Lidickerem (1968) za využití microCT a posouzení výhod a nevýhod těchto metod.
- Fylogenetická, popř. taxonomická analýza morfologických znaků v kombinaci s molekulární genotypizací.

3. Materiál a metody

3.1. Vzorkování

V této práci bylo zkoumáno celkem 116 vzorků penisů novoguinejských savců zastupujících 42 druhů hlodavců žijících na území Papui Nové Guinei. Všechny vzorky byly nasbírány a poskytnuty konzultantem této magisterské diplomové práce Mgr. Františkem Vejmělkou. Tyto vzorky pocházely celkem ze tří lokalit, a to z Baitabag lowland, Finisterre Range a Mount Wilhelm, kde byly konzultantem sbírány v různých nadmořských výškách (45, 200, 700, 1200, 1700, 2200, 2700, 3200 a 3700 m. n. m.). Peniální vzorky pak byly uchovány ve zkumavkách a jako fixační médium byl použit 70% ethanol, který umožnil zachování poddajnosti vzorků pro další manipulaci a zkoumání. Důležité je i poznamenat fakt, že ačkoliv konzervační médium může mít vliv na měkké tkáně formou smrštění, tyto tkáně byly Lidickerem skórovány kvalitativně, kdežto parametry bakula kvantitativně. Kromě toho jsme nepozorovali žádná vysušení a nepoddajnost, která se vyskytuje u konzervace v nadměrné koncentraci, jakož i druhý extrém maceraci tkáně nízkou koncentrací fixáže.

Z celkem 116 vzorků bylo následně vybráno reprezentativních 25 penisů z devíti druhů hlodavců, které byly považovány za nejperspektivnější z hlediska zlepšení taxonomického vzorkování a početnosti vzorků pro posouzení vnitrodruhové variability (alespoň některých taxonů). Jednalo se tedy o doposud nestudované druhy nebo druhy, u kterých jsme chtěli posoudit proměnlivost uvnitř druhu, nebo jsou předmětem aktuálních revizí (*Lorentzimys*). Mezi těchto devět druhů patřily druhy *Coccymys shawmayeri* – 3 vzorky, *Mallomys istapantap* – 2 vzorky, *Anisomys imitator* – 3 vzorky, *Rattus exulans* – 4, *Rattus steini* – 6 vzorků, rod *Lorentzimys* a u něj linie, které jeví silnou genetickou podporu (F. Vejmělka, v přípravě), konkrétně jde o linie pracovníě označované takto: *Lorentzimys* sp (high MW) – 2 vzorky, *Lorentzimys* sp (FR2200) – 2 vzorky, *Lorentzimys* sp (LOW) – 1 vzorek a *Lorentzimys* sp (MW2200) – 2 vzorky.

Tab. II: Seznam druhů, které byly zahrnuty v této diplomové práci, doplněné o počty peniálních vzorků pro jednotlivé druhy a také o informaci, zda již byly tyto druhy zkoumány v předchozích studiích W. Z. Lidickera Jr. Zeleně jsou pak vyznačeny perspektivnější druhy, které byly zkoumány i prostřednictvím microCT.

Druh	Poznámky	Studován Lidickerem (1968 a 1987)	Kvalitní vzorek (jedinců)	Nějakým způsobem poškozený vzorek (jedinci)
<i>Anisomys imitator</i>	-	ANO	3	-
<i>Coccymys shawmayeri</i>	-	NE	2	1 (skórovaný)
<i>Hydromys</i>	-	NE	2	1 (neskórovaný)
<i>Hyomys</i>		ANO	1	-
<i>Leptomys ernstmayeri</i>	-	NE	1	-
<i>Lorentzimys</i> sp	High MW	NE	1	1 (neskórovaný)
<i>Lorentzimys</i> sp	FR2200	NE	1	1 (neskórovaný)
<i>Lorentzimys</i> sp	Low	NE	1	-
<i>Lorentzimys</i> sp	MW2200 (midMW)	NE	1	1 (neskórovaný)
<i>Macruromys mayor</i>	-	ANO	1	-
<i>Mallomys istapantap</i>	-	NE	2	-
<i>Melomys</i>	-	ANO	1	-
<i>Melomys rufescens</i>	-	ANO	1	-
<i>Melomys spec. 3</i>	-	ANO	1	-
<i>Microhydromys argenteus</i>	-	NE	1	-
<i>Microhydromys richardsoni</i>	-	NE	1	-
<i>Paramelomys cf_rubex3</i>	-	NE	1	-
<i>Paramelomys moncktoni</i>	-	NE	1	-
<i>Paramelomys platyops</i>	-	NE	1	-
<i>Paramelomys platyops 1</i>	-	NE	2	-
<i>Paramelomys rubex</i>	-	NE	2	-
<i>Paramelomys rubex</i>	High	NE	1	1 (skórovaný)
<i>Paramelomys rubex</i>	Mid	NE	3	2 (skórovány)
<i>Paramelomys</i> sp 2	-	NE	1	-
<i>Pogonomys loriae</i>	-	NE	1	-
<i>Pogonomys</i> sp	North East	NE	2	-
<i>Pseudohydromys ellermani</i>	-	NE	1	1 (neskórovaný)
<i>Pseudohydromys fuscus</i>	-	NE	3	-

<i>Pseudohydromys murinus</i>	-	NE	4	-
<i>Rattus exulans</i>	-	ANO	4	-
<i>Rattus niobe</i>	-	ANO	2	-
<i>Rattus niobe_clade4</i>	-	ANO	2	-
<i>Rattus niobe_clade5</i>	-	ANO	1	-
<i>Rattus niobe_clade6</i>	-	ANO	3	1 (neskórovaný)
<i>Rattus rattus</i>	-	ANO	3	-
<i>Rattus rufulus</i>	High	NE	3	-
<i>Rattus rufulus</i>	Lower	NE	1	-
<i>Rattus steini</i>	-	ANO	6	-
<i>Rattus verecundus</i>	-	NE	2	1 (skórovaný)
<i>Uromys</i> sp 1	-	NE	1	-

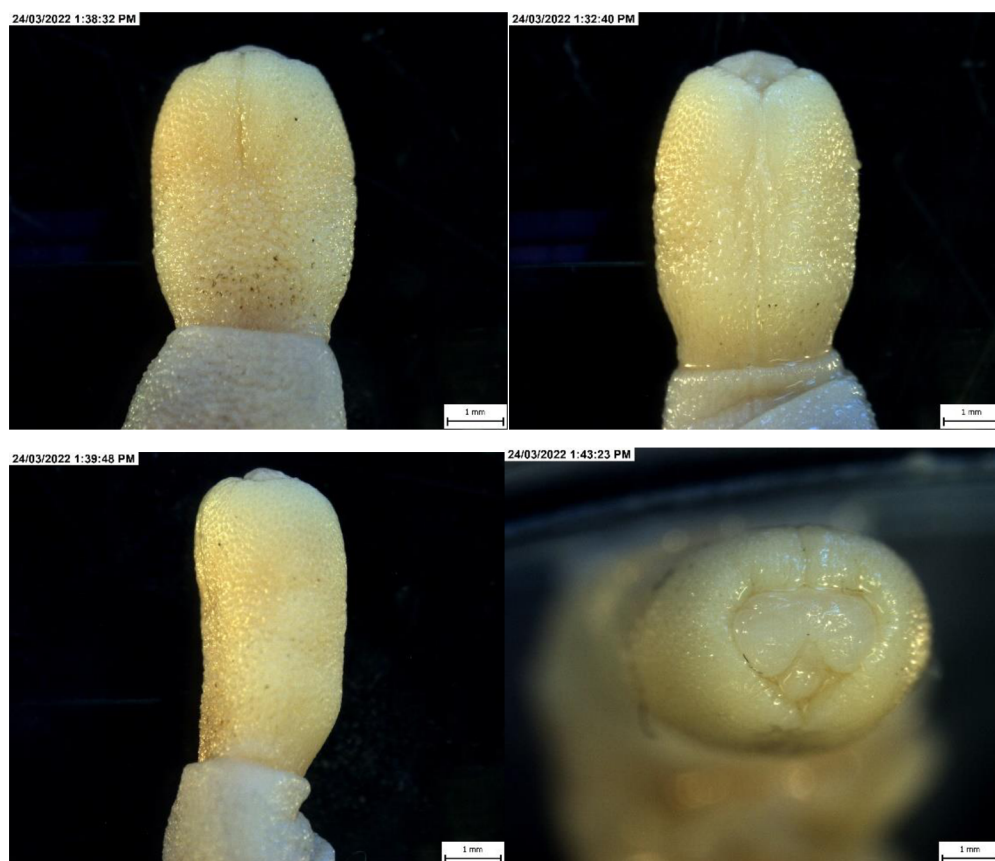
V rámci druhů, se kterými W. Z. Lidicker Jr. v minulosti pracoval, docházelo k určitým taxonomickým změnám, což bylo v této práci samozřejmě bráno v potaz a všechny druhy byly revidovány podle nejaktuálnějších taxonomických prací podle lokací či inventárních čísel v případě muzejního materiálu – Groves et al., 1994, Flannery et al., 1989, Flannery, 1988, Menzies, 1996, Lidicker, 1968, Lidicker 1987, Kitchener, 1989, Rowsey, 2020, Helgen, 2005, Helgen, 2009. V práci používáme taxonomii podle (Denys et al., 2017), k této práci jsme sjednocovali předchozí vědecká jména.

K již výše představeným druhům novoguinejských hlodavců byl pro další analýzy použit druh *Microtus californicus*, který v této práci fungoval jakožto outgroupový druh ze vzdálenější skupiny hrabošovitých hlodavců. Veškeré naměřené hodnoty a kvalitativní znaky byly převzaty z práce Lidicker & Yang, 1983. Tento druh byl vybrán kvůli porovnatelnosti znaků, neboť byl detailně zpracován tímž autorem jako dosavadní studie o peniální a bakulární morfologii novoguinejských savců.

3.2. Vnější morfologické charakteristiky

Po transportu vzorků na univerzitní půdu byl každý penis novoguinejského hlodavce pečlivě odblaněn a zbaven přebytečného tkáňového materiálu, který by jinak komplikoval pozorování a skórování vnějších i vnitřních diagnostických znaků. Detailní práce, která po tomto úkonu následovala, zahrnovala fotodokumentaci za pomoci QUICKphoto kamery napojené na stereoskopický mikroskop s předsádkovým objektivem 0,5 (WD = 120). Každý vzorek byl focen z pěti stran, a to z dorzální, ventrální, pravé, levé a apikální. Fotodokumentace

doplněná o přesná měřítka sloužila především k představení a vyzorování celkové variability, které vzorky penisů dosahovaly. Nezbytným krokem bylo i vytvoření optimálního protokolu sloužícího k již zmíněnému skórování kvalitativních i kvantitativních znaků na povrchu *glans penis* a také znaků nacházejících se uvnitř jednotlivých kráterů. K vytvoření tohoto protokolu byly využity znaky definované a skórované W. Z. Lidickerem (1968) a po převedení jednotlivých matic zpět do podoby dílčích znaků bylo získáno bezmála 60 znaků, které byly pozorovány na každém peniálním vzorku poskytnutým konzultantem. Abych skóroval co nejpodobnějším, ideálně stejným, způsobem, co Lidicker (1968), skórování na samém začátku probíhalo pro několik týž druhů, které jsme měli k dispozici a které studoval současně Lidicker (1968).



Obr. 17: Příklad fotodokumentace peniálního vzorku novoguinejského druhu *Mallomys istapantap* prostřednictvím QUICKPhoto kamery napojené na stereoskopický mikroskop. Zleva odshora dorzální pohled, ventrální pohled, laterální a apikální pohled.

3.3. Vnitřní morfologické charakteristiky

Vybraných 25 vzorků bylo pak podrobeno nedestruktivní dokumentaci vnitřních měkkých tkání a bakula za pomoci microCT. Pro zajištění větší pevnosti a zamezení zmenšení objemu při samotném procesu skenování bylo těchto 25 vzorků převedeno do média z 10 % pufrovaného formalínu. Ke zvýšení kontrastu chrupavky, bakula a měkkých tkání byly zvoleny dvě chemické látky, které byly vybrány na základě řady vědeckých publikací při práci s mikroCT (Lescioto et al., 2020, Gignac et al., 2016, O'Neill et al., 2017). PTA (Phosphotungstic Acid Solution) byla použita ke zvýšení kontrastu chrupavky a samotného bakula. Jednoprocentní koncentrace této kyseliny byla získána smícháním pěti mililitrů 10 % kapalné PTA se 45 mililitry 70 % ethanolu. Druhým použitým barvivem, které usnadnilo vizualizaci měkkých tkání, byl 4 % Lugolův roztok. Před samotným kontrastním barvením vzorků novoguinejských hlodavců, byla vytvořena zkušební kontrastní škála, díky které byla zjištěna neoptimálnější doba vystavení výše zmiňovaným kontrastním činidlům. Tato škála byla vytvořena ze 14 zástupců myšovitých a hrabošovitých hlodavců. Díky těmto zkušebním vzorkům hlodavčích penisů a jejich následným skenům bylo zjištěno, že neoptimálnější doba barvení PTA je 5 až 7 dní a doba barvení 4 % Lugolovým roztokem je 24 hodin. Po ukončení procesu kontrastního barvení byly vzorky přesunuty do dalšího fixačního média – 96 % ethanolu, ve kterém setrvaly do začátku skenování.

3.4. MicroCT

Samotná nedestruktivní metoda dokumentace vzorků zahrnovala použití fakultního přístroje SkyScan1272 (Bruker). Před zahájením každého skenování byly vybrány konkrétní hodnoty veličin, které zajistily, pokud možno co nejlepší kontrast skenovaných vzorků.

Tab. III: Vstupní hodnoty zadávány do program Skyscan1272 (Bruker) před každým skenováním v mikroCT přístroji. Mezi jednotlivými vzorky byl rozdíl pouze v tloušťce použitého Al filtru.

Rozlišení (Resolution)	4096x4096 px
Velikost pixelu (Pixel size)	2,6 μm
Napětí (Voltage)	60 kV
El. proud (Current)	150 μA
Al filtr	0,5/0,25 mm
Rotační posun (Rotation step)	0,5
Průměrování snímků (Averaging frames)	2
Náhodné posuny (Random movement)	10
Odhadovaná doba skenování (Estimated scanning time)	1h 42 min

Pro rekonstrukci a další analýzu získaných skenů byl využíván program Avizo, Nrecon, CTvol, CTan, CTvox a DataViewer.

3.5. Naměřené veličiny

Velikosti těl zkoumaných hlodavců byly naměřeny a poskytnuty konzultantem této diplomové práce Františkem Vejmelkou. K získání kvantitativních znaků, které zahrnovaly primární veličiny jakožto délku bakula, šířku báze bakula, šířku bakula ve střední části, dorzo-ventrální výšku báze bakula, délku a šířku distálního bakula a délku bakulárního aparátu, bylo využito programu CTan. Z těchto veličin pak byly počítány některé sekundární veličiny, které uváděl již Lidicker ve své práci roku 1987. Jedná se o takzvaný index štíhlosti (Délka proximálního bakula/šířka střední částí), index robustnosti (šířka báze bakula/délka distálního bakula* 100), procentuální distálně – proximální přeryv (přeryv/délka bakula* 100) a také byl počítán rozdíl délky proximálního bakula s délkou těla zvířete.

3.6. Výsledný dataset

Výsledný dataset v původní variantě obsahoval 73 taxonů a 44 znaků, z nichž bylo 30 kvalitativních a 14 naměřených rozměrů bakula včetně počtu papil. Z těchto hodnot byly vypočteny indexy, které větší počet rozměrů propojily do menšího počtu parametrů, které v některých případech byly zrealizovány

k velikosti těla. I podle výsledků statistických analýz (PCA) se ukázalo, že oproti primárním rozměrům bakula byly výsledné indexy méně prokorelované.

Tento dataset byl následně upraven na matici použitou pro fylogenetickou analýzu. Celkově obsahovala původně 51 taxonů a 44 znaků, přičemž znaky se skládaly z 30 kvalitativních znaků a 14 kvantitativních, které neobsahovaly všechny dílčí rozměry bakula, ale z nich vypočtené indexy. Skórování kvantitativních znaků bylo v intervalech navržených na základě histogramů vzniklých z dílčích hodnot pro každý index. V některých případech jsem pracovně užil dvě alternativní skórování téhož indexu pro pracovní porovnání.

Původní matice obsahovala 73 taxonů, abych porovnal Lidickerovy taxony a mé vzorky. V některých případech jsem zjistil, že navzdory početnému vzorkování taxonů ve fylogenetických pracích (Roycroft et al., 2022), tyto práce neobsahovaly všechny Lidickerovy taxony. To byl případ *Pseudohydromys occidentalis* a *Lorentzimys alticola*. V některých případech vystupoval v matici Lidickerův taxon, který podle dnešního pohledu obsahuje několik dnes vymezovaných druhů – to je případ taxonu *Legadina*. V původní variantě matice též vystupovali všichni studovaní jedinci, po zohlednění variability znaků jsem přistoupil k sloučení těchto jedinců do jednoho druhové taxonu.

3.6. Fylogenetická analýza

Výsledný dataset kvalitativních a kvantitativních znaků byl analyzován, avšak pro nerealistické příbuzenské vazby studovaných druhů, a hlavně nestabilitu topologie (při bootstrapu při 1000 opakováních měly silnou podporu pouze rody *Mallomys*, *Baiyankamys*, *Hydromys*, *Pogonomys*, *Lorentzimys*, *Rattus*) byly peniální a bakulární znaky namapovány s užitím metody maximální parsimonie na konsenzuální fylogenetický strom vytvořený na základě multilokusových dat (především – Roycroft et al., 2022). Jakožto zdroje pro fylogenetickou analýzu využity aktuální fylogenetické práce Roycroft et al., 2022, Smissen & Rowe, 2018, Roycroft et al., 2020, Fabre et al., 2017, Rowe et al., 2008, Rowe et al., 2011, Rowe et al., 2019 a rovněž byly využity nepublikované výsledky genotypizace konzultanta této diplomové práce Mgr. Františka Vejmelky.

Pro srovnání evoluční distribuce peniálních znaků a taktéž zjištění jejich evoluce byly parametry optimalizovány programem NONA (verze 2.0) a rozhraním WINCLADA (verze 1.00.0884) pomocí přístupu unweighted

maximum-parsimony na zjednodušeném a konsenzuálním fylogenetickém stromu. Topologie fylogenetického stromu byla převážena, a tudíž peniální a bakulární znaky ji neovlivnily.

Fylogenetickou rekonstrukcí jsem zmapoval předka, evoluci dílčích znaků, popsal základní parametry pro dílčí znaky (délka stromu, konzistenční a retenční index), jakož i vizualizací evolučních změn na fylogenetický strom.

Odhad četnosti posunů (posílení x zeslabení znaků) vůči ancestrálním stavům byla vyhodnocena způsobem, kterým jsou přiznávány nejistoty evolučních posunů některých morfologických znaků (unambig changes only).

Je důležité také poznamenat, že veškerá rodová a druhová jména jsou vztahována k monografii „Handbooku of the Mammals of the World“ (Wilson & Mittermeier, 2017) a například rod, který v některých pracích vystupuje jakožto *Leggadina forrest* je námi vnímán jakožto rod *Pseudomys*.

3.7. Statistická analýza

K testování normality dat byl použit Shapiro-Wilkův test, protože naprostá většina parametrů byla odchylná od normality, byly použity neparametrické alternativy testů. Signifikance byla zvažována, když u testů vyšla pravděpodobnost $\leq 0,05$.

Statisticky jsem analyzoval, které kvalitativní a kvantitativní znaky vysvětlují nejlépe pozorovanou variabilitu v datech, dále jsem sledoval prokorelovanost znaků. Původní záměr porovnat vzorky diskriminační analýzou nebylo možné uskutečnit pro omezené počty vzorků, tudíž by zde byla výrazné riziko falešně pozitivních výsledků. Proto vztah sledovaných znaků a odlišení linií r. *Lorentzimys* bylo prováděno analýzou hlavních komponent (PCA).

Práce obsahuje i některé bivariátní grafy, v nichž opakují srovnání provedená Lidickerem (Lidicker, 1968, Lidicker a Brylski, 1987), avšak pro lepší sampling a i případně typizaci vzorků s ohledem k divizím nalezeným při molekulárně-fylogenetickém vyhodnocení novoguinejských savců (např. Roycroft et al., 2022).

Statistické analýzy byly prováděny v programu Statistica verze 14.0.0.15 (TIBCO Software Inc. (2020). Data Science Workbench, version 14.).

4. Výsledky

4.1. Fylogenetická analýza kvalitativních znaků

4.1.1. Různý taxa sampling ve fylogenetické matici

Při posuzování výsledků v podobě fylogenetických stromů docházelo k úpravám zadávaných matic pro získání co možná neoptimálnějších výsledků. Tyto úpravy zahrnovaly hlavně vyřazení některých druhů, které vykazovaly absenci genetických dat a jejich přesná poloha ve fylogenetickém stromě nebyla zcela známá. Takovým druhem byl *Pseudohydromys occidentalis*, který ačkoliv byl z datasetu a z konečné zadávané matice vyřazen, vykazoval řadu unikátností, které stojí za zmínění. Vyhodnocení znaků vázaných k *Pseudohydromys occidentalis* ukázalo, že urethrální výběžky jsou značně prodloužené. Oproti ostatním druhům rodu *Pseudohydromys* je vnitřní kráter po celém obvodu hladký a bakulární vrchol dosáhl vyšší pozice, čímž přesahuje méně vyvinutý vnitřní kráter. Podobnému přístupu byly podrobeny i dva komplikované druhy *Lorentzimys*, popisované Lidickerem v jeho práci z roku 1968. *Lorentzimys nouhuysi* a *Lorentzimys alticola* nevykazovaly žádné unikátní znaky oproti našim vzorkům tohoto druhu. Posledním druhem, který byl z primární matice vyřazen, byl australský rod *Legadina* označený pracovním názvem směsná, který v Lidickerovo předešlých pracích vystupoval jakožto jeden druh, zatímco v současnosti se jedná o dva odlišné druhy a při výsledcích nebylo možné určit, jaký konkrétní druh do fylogenetické analýzy vstupuje. Tento zástupce však ukazoval odlišnost v morfologii urethrálních výběžků, které byly značně prodloužené, a také odlišnost v pozici krevních sinů, které do těchto výběžků zasahovaly.

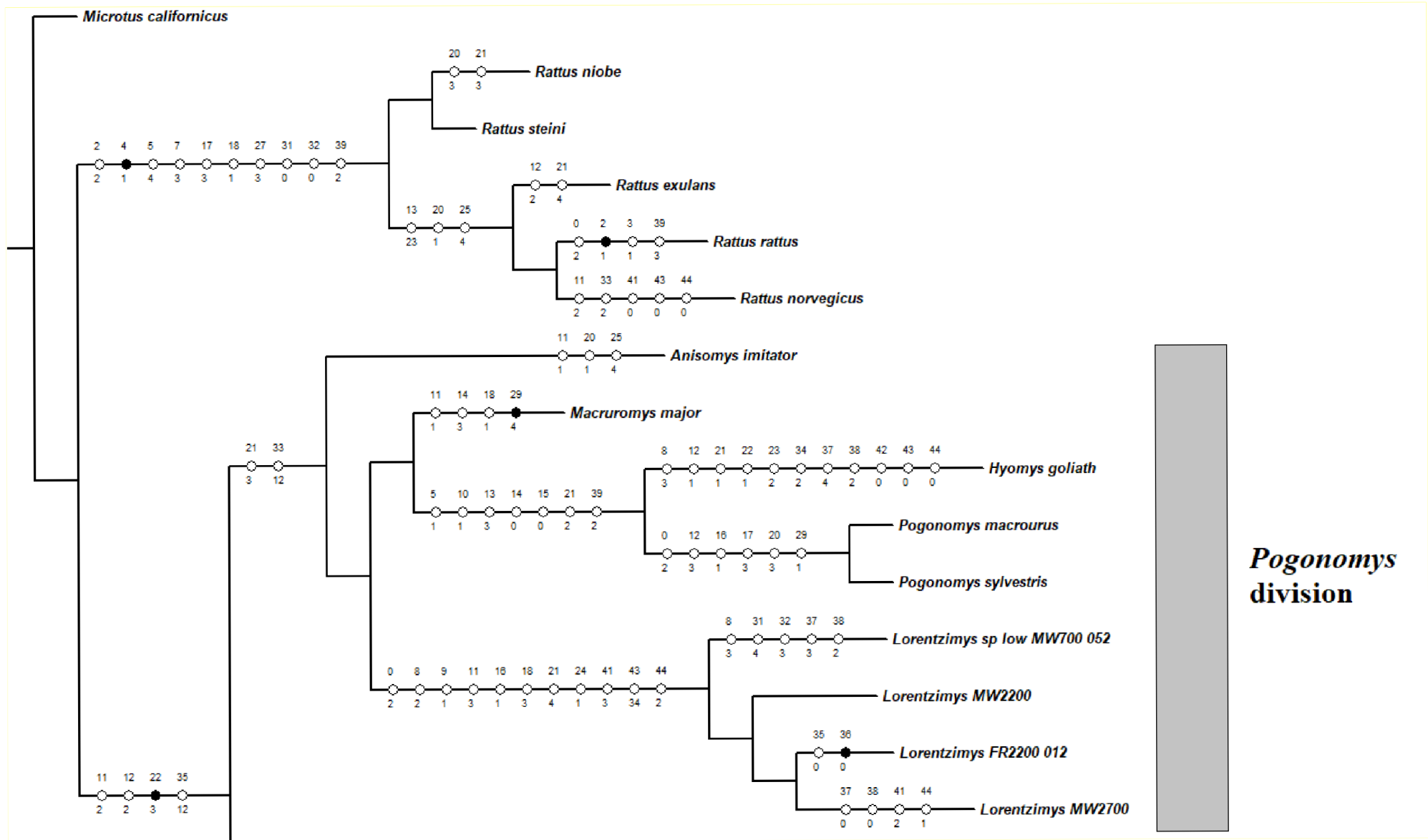
4.1.2. Vnitrodruhová variabilita kvalitativních parametrů

Po vyřazení výše popsaných druhů z matice následoval druhý přístup, ve kterém byly do matice zařazeni konkrétní jedinci, kteří při tvorbě finální matice prošli fúzí do jednoho společného druhu. Tento druhý přístup sloužil hlavně k objektivnímu posouzení variability peniálních a bakulárních znaků mezi jedinci stejného druhu. Tento pohled umožnil odkrytí, jak se individuální jedinci jednoho druhu mohou od sebe navzájem lišit. Touto vnitrodruhovou variabilitou kvalitativních morfologických znaků se vyznačovaly převážně druhy *Rattus exulans*, *Rattus steiny* a *Lorentzimys nouhuysi*. V rámci druhu *Rattus exulans*

bylo pozorováno 13 kvalitativních znaků, u kterých docházelo ke změnám v rámci jedinců. Tyto znaky se týkaly hlavně velikosti laterálních zářezů na dorzální straně, poloze dorzální papily, která byla definovaná jako krátká, ale u dvou jedinců došlo k jejímu výskytu výše v kráteru a u dvou jedinců z lokality Finisterre Range (FR200_012 a FR1200_032) výsledky potvrdily, že distální bakulum není tvořeno kostí jako u ostatních jedinců z lokality Mt. Wilhelm, ale pouze chrupavkou. V rámci *Rattus exulans* – dalším zástupcem skupiny Rattini ukázaly výsledky osm znaků, které vykazovaly určitou plasticitu mezi jedinci, kde za zmínku stojí změny kompozice vnějšího kráteru u jedince, který byl jako jediný získán z lokality z Baitabag lowland. Ve skupině Hydromyini byla vnitrodruhová variabilita znaků pozorována u druhu *Lorentzimys nouhuysi*, kde plasticitu vykazovalo pět kvalitativních znaků, vázaných převážně na urethrální výběžky, u kterých u dvou jedinců došlo ke zkrácení a u jednoho jedince dokonce k vyzdvižení nad samotné distální bakulum. Porovnáme-li tyto dvě hlodavčí linie je zřejmé, že variabilita znaků uvnitř druhů je častější u skupiny Rattini, kde jsou pozorovány podobné kombinace změny znaků, kde jsou přítomny změny v jiných znacích než u skupiny Hydromyini a z výsledků to vypadá, že mezi těmito skupinami nedochází k homoplasii na úrovni jedinců.

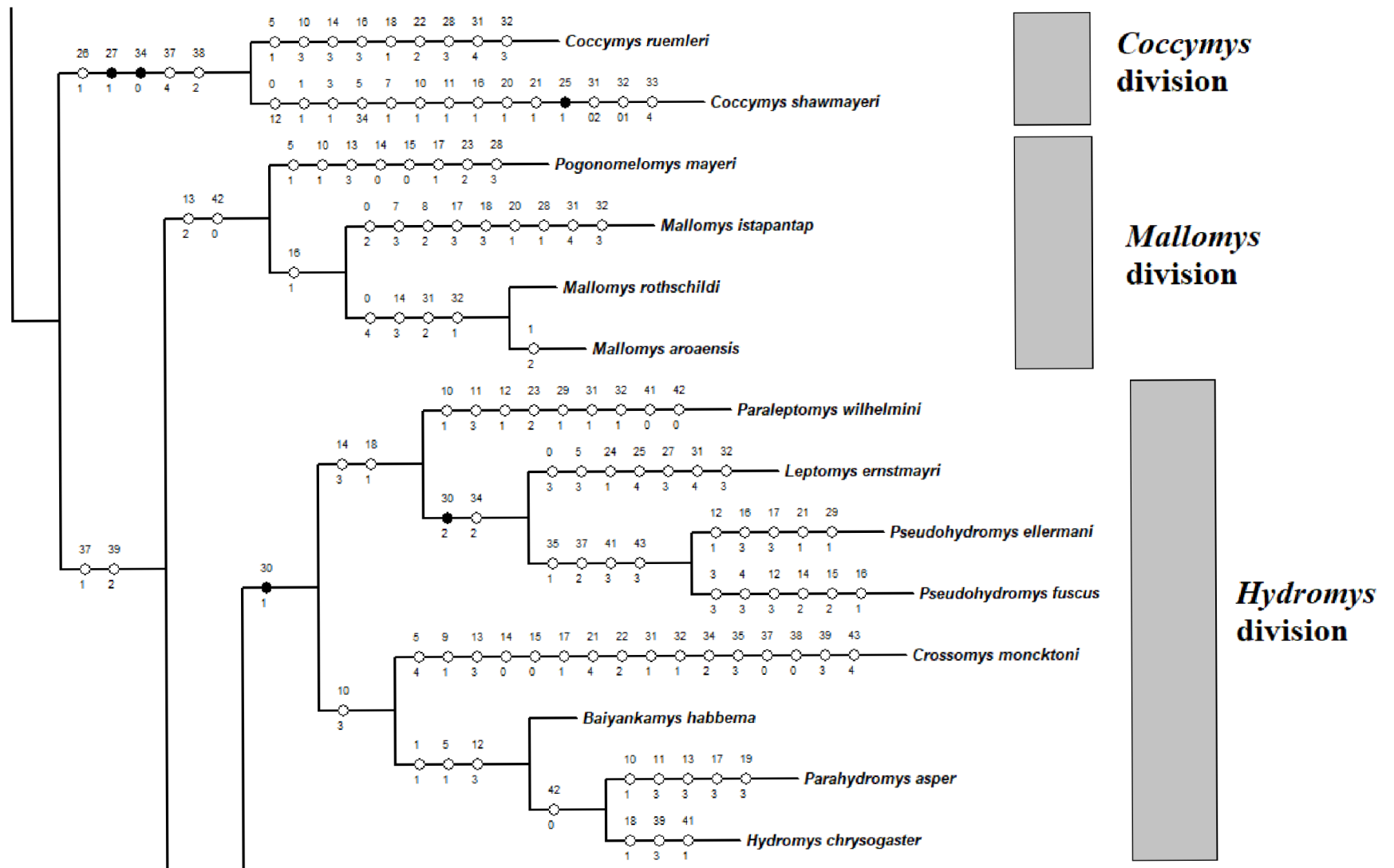
4.1.3. Rekonstrukce fylogeneze kvalitativních peniálních a bakulárních znaků

Výsledky proběhlých analýz z finální matice metrických a kvalitativních znaků jsou znázorněny získaným podrobným kladogramem, který obsahuje informace o jednotlivých liniích novoguinejských hlodavců (obr. 21). Vizualizace peniálních a bakulárních znaků, podpořeny topologií studovaných druhů, zahrnuje bílé (neunikátní evoluční změny) a černé (unikátní evoluční změny) kruhy na jednotlivých větvích stromu. Každý znak je pak doplněn o horní číslo, které představuje číselná označení znaku, a dolní číslo, které označuje stav, ve kterém se příslušný znak projevoval. Testování stability topologie pomocí bootstrapu ukázalo stabilní podporu pro tyto skupiny: *Mallomys* (55), *Baiyankamys* a *Hydromys* (58), *Pogonomys* (80), *Lorentzimys* (81), *Rattus* (65).

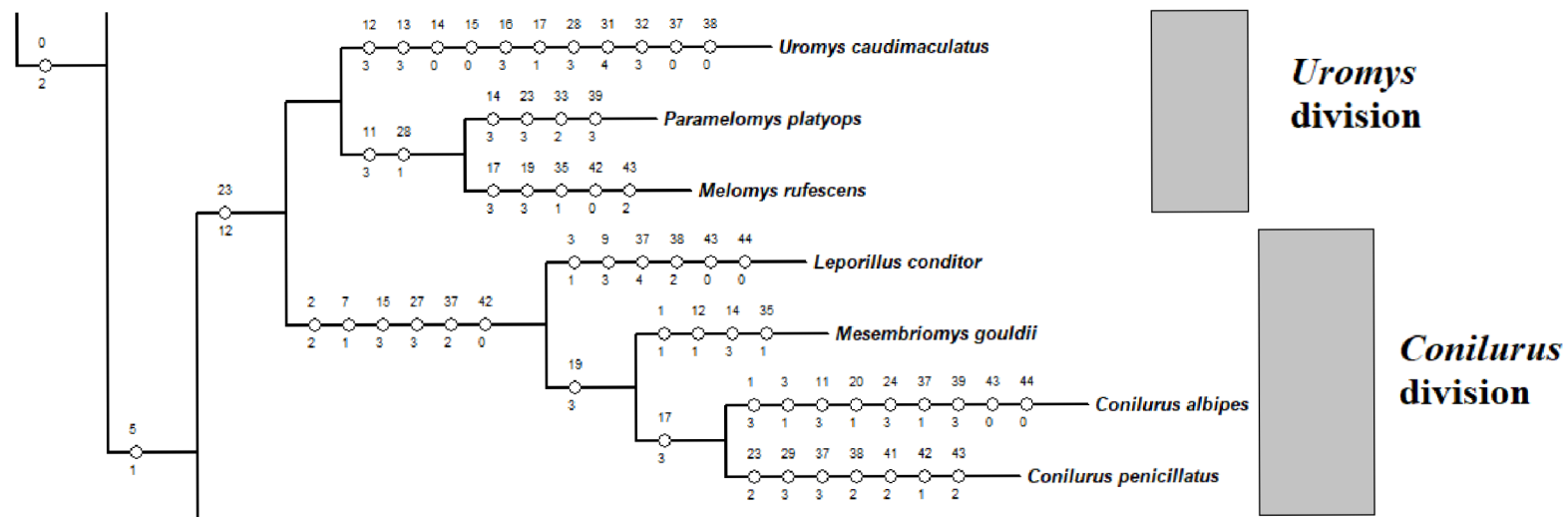


**Pogonomys
division**

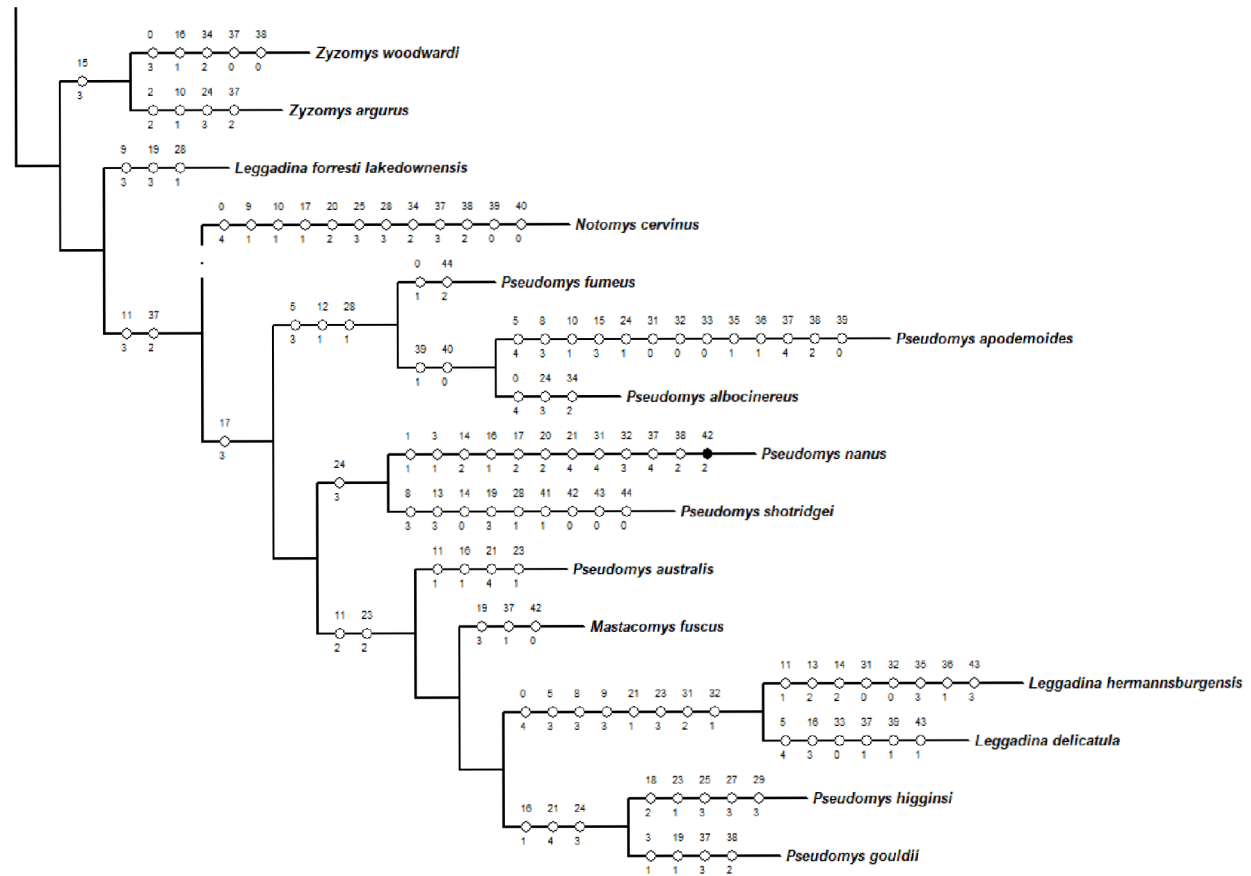
Obr. 18a: Fylogenetický strom zkoumaných hlodavců s vizualizací apomorfí napříč liniemi. Unikátní apomorfie jsou označené černým kolečkem, neunikátní bílým, číslo nad apomofíí označuje číslo znaku v matici, hodnota pod apomorfíí značí stav příčného znaku. Tato část kladogramu obsahuje outgroup, tribus Rattini a divizi *Pogonomys* v rámci tribu Hydromyini.



Obr. 18b: Fylogenetický strom zkoumaných hlodavců s vizualizací apomorfí napříč liniemi – pokračování obr. 18a, pro popis viz legendu k obr. 18a kromě konstatování, že tato část obsahuje divize *Coccymys*, *Mallomys* a *Hydromys*, všechny v rámci tribu Hydromyini.



Obr. 18c: Fylogenetický strom zkoumaných hlodavců s vizualizací apomorfíí napříč liniemi – pokračování obr. 18a, pro popis viz legendu k obr. 18a kromě konstatování, že tato část obsahuje divize *Uromys* a *Conilurus*.



Pseudomys
division

Obr. 18d: Fylogenetický strom zkoumaných hlodavců s vizualizací apomorfii napříč liniemi – pokračování obr. 18a, pro popis viz legendu k obr. 18a kromě konstatování, že tato část obsahuje divizi *Pseudomys*.

Z výsledného fylogenetického stromu lze pozorovat, že jednotlivé skupiny novoguinejských hlodavců si pořídily nové znaky, které jsou zcela unikátní oproti svému společnému předkovi. Tohoto předka lze definovat prostřednictvím kombinací těchto stavů jednotlivých kvalitativních znaků: dorzální zářez málo vyvinutý [0(3)], chybí laterální zářezy [2(3)], vnější kráter částečně pokryt papilami [5(2)], chybí vnitřní papily [6(2)], dorzální část vnějšího kráteru je mírně vyšší než ventrální část [7(2)], vnitřní kráter je položen níže než vnější [8(1)], vnitřní kráter je na dorzální části středně silný [9(2)], obvod vnitřního kráteru je nepravidelně uspořádaný [10(2)], vnitřní kráter vůbec nepřekrývá bakulární výběžek [11(3)], mělká rýha mezi krátery [12(1)], je přítomna dorzální papila [13(1)], dorzální papila je na stejné úrovni jako bakulární výběžek [14(2)], dorzální papila asociována k vnějšímu kráteru [15(1)], urethrální výběžky jsou v horní polovině distálního bakula [16(2)], urethrální výběžky středních rozměrů [17(2)], bakulární výběžek je rozložen mezi vnitřním a vnějším kráterem [18(2)], špičky laterálních bakulárních výběžků směřují distálně [19(1)], laterální bakulární výběžky jsou stejně vysoko jako distální element bakula [20(2)], ventrální kýl distálního elementu je středně vyvinut [21(2)], chybí zářez v bázi proximálního bakula [23(3)], báze proximálního bakula je slabě konkávní [24(2)], proximální část mírně přechází do báze bakula [26(2)], proximální část je ventrálně slabě prohnuta [27(2)].

Oproti tomuto předkovi si hlodavci skupiny Rattini osvojili nové znaky, které zahrnují dvě zcela unikátní evoluční změny, které nejsou pozorované u žádné jiné skupiny zkoumané v této práci. První z těchto evolučních změn se podle kladogramu objevila již u společného předka všech pozorovaných hlodavců rodu *Rattus* a souvisí s přesunutím laterálních zářezů z dorsoventrální polohy do polohy mid-laterální, což se zásadním způsobem projevuje v konečném tvaru žaludu těchto hlodavců. Druhou unikátní synapomorfii lze pozorovat u druhu *Rattus rattus* a opět je tento znak vázán na laterální zářezy vyskytující se na vnějším kráteru. Tyto zářezy jsou velmi prodloužené a dosti nápadné, zatímco u ostatních druhů rodu *Rattus* jsou pozorovány pouze malé zářezy. Progresivní

vývoj tohoto znaku opět zásadně mění tvar distální oblasti penisu. Zajímavá je také úplná absence papilace na celém obvodu vnějšího kráteru, zanoření bakulárního vrcholku pod vnitřní kráter a také, že bakulum hlodavců rodu *Rattus* není ventrálně zahnuté, jak tomu, bývá u hlodavců tribu Hydromyini. Dalším významným rozdílem je zcela kostěné distální bakulum, které má u všech ostatních dále zmiňovaných rodů pouze chrupavčitou strukturu.

V rámci tribu Hydromyini a divize *Pogonomys* se lze setkat s jedinou unikátní evoluční změnou u rodu *Macruromys* a to sice s přesunutím krevních sinu do asociace s vnějším kráterem. Velkou diferenciaci znaků vidíme na větvi směřující k rodům *Hyomys* a *Pogonomys*. Penisy těchto zvířat mají papily na celém obvodu vnějšího kráteru čímž se vnější kráter zdá být složitější, zatímco vnitřní kráter je hladký a značně hladký. U těchto dvou rodů také zcela chybí dorsální papila, jejíž funkce se zdá být zatím nevyjasněna. Pokud molekulární data naznačují existenci několika silně podpořených linií v rodu *Lorentzimys*, peniální a bakulární kvalitativní znaky neposkytují pro tyto linie žádnou podporu.

Divize *Coccymys* zahrnuje v této práci pouze dva druhy, které ale dosáhly obrovské diferenciaci jednotlivých znaků včetně dvou zcela unikátních evolučních změn v rámci jediného rodu. Tuto akumulaci odvozených znaků lze vysvětlit tím, že je tato linie velice stará a delší evoluční čas umožnil takto rozsáhlou diferenciaci morfologických znaků. Žádná z Lidickerovo morfologických studií nezahrnovala druh *Coccymys shawmayeri*, ale na základě skórování ostatních druhů, lze říci, že vnější kráter není pokryt papilami. Dorzální zářezy jsou velké a z laterálního pohledu je nápadná nižší poloha části ventrální, zatímco dorzální část je vyšší. Dorzální papila byla přítomna u všech pozorovaných vzorků a byla umístěna výše, než tomu tak bylo u ostatních druhů novoguinejských hlodavců. Distální bakulum je tvořeno chrupavkou jako například u rodů *Lorentzimys* a *Anisomys* zatímco u rodu *Rattus* byla pozorována kostěná struktura tohoto bakulárního elementu. Unikátním znakem je také výrazně prohnutá část proximálního bakula a dorzální část je velmi konkávní, což dělá bakulum rodu *Coccymys* naprosto unikátním.

Ačkoliv jsou jednotlivé hlodavčí divize používané v této práci definované málo morfologickými znaky, vykazují hlodavčí rody velké rozdíly. Mezi rody, které podle analýzy potřebovaly změnit hodně kvalitativních znaků, jsou i rody

Pogonomelomys a *Mallomys*, spadající do divize pojmenované stejně jako druhý zmiňovaný rod. Podobně velká diference proběhla i u sesterské divize *Hydromys*, kde k nejvíce změnám došlo u rodu *Crossomys*. Nápadná je zejména ztráta papilace vnějšího kráteru, jak tomu bývá u rodu *Rattus* a také výrazné zúžení vnitřního kráteru. Společně s papilami na vnějším kráteru zcela chybí i dorsální papila. Bakulum rodu *Crossomys* je vybaveno nápadným ventrálním kýlem a distální bakulum není ani kostěné ani čistě chrupavčité, ale vytváří předěl mezi těmito obvyklými stavy ve formě kalcifikované chrupavky.

Další hlodavčí linií je divize *Uromys*, ve které došlo v jednom ze tří rodů k nápadné redukci dorzální papily u stejnojmenného rodu *Uromys*. Největší divizí je pak divize *Pseudomys*, která ačkoliv obsahuje 15 popisovaných druhů, tak se zde neseťkáme s žádným unikátním znakem. Tyto unikátní evoluční změny byly již popisovány výše v textu a jejich četnost je relativně malá. Celkem šest unikátních stavů znaků je rozloženo na bázi *Rattini* a na bázi *Hydromyini*. Z toho lze usoudit, že zkoumaná zvířata měnila opakovaně stejné znaky, a to nejvíce ty, které jsou vázány na dorzální zářez vnějšího kráteru, na vnitřní kráter a jeho překryv přes bakulární vrcholek, na prohlubeň mezi vnitřním a vnějším kráterem, na výšku dorzální papily, a nakonec pak na urethrální výběžky. Naopak nejvíce konzervativní je znak č. 6 určující přítomnost vnitřních papil a také znak č. 26 označující přechod proximální části do báze bakula.

Tab. IV: Výsledný soupis kvalitativních znaků společně s jejich délkou (počtem evolučních změn) a hodnotami konzistenčních a retenčních indexů. Původní i české názvy jednotlivých znaků jsou uvedeny v příloze č. 2.

Znak	Délka (L)	Konzistenční index (CI)	Retenční index (RI)
0	23	13	20
1	16	12	30
2	12	16	37
3	17	11	42
4	12	16	60
5	20	15	55
6	2	50	80
7	8	25	40
8	14	14	40
9	7	28	44
10	18	11	30
11	21	9	36
12	14	14	40
13	17	11	37
14	23	13	41
15	13	23	70
16	17	11	34
17	16	12	41
18	12	16	54
19	14	14	36
20	14	14	47
21	30	10	32
22	7	28	44
23	12	16	41
24	15	13	31
25	15	20	68
26	11	18	40
27	7	28	61
28	16	12	41
29	14	21	54

Zaměřme-li se na evoluci kvalitativních morfologických znaků v rámci všech zkoumaných druhů společně (viz Tab. V), lze říci, že u znaků vázaných na vnější kráter nedošlo v žádném případě k redukci znaku. Naopak jednotlivé druhy evolučně vzdálenější od společného hlodavčího předka mají tyto znaky mnohem vyvinutější a konkrétně se u nich vyskytuje větší a nápadnější zářez na dorzální straně vnějšího kráteru, prohlubují se laterální zářezy. Podle analýzy morfologických znaků lze říci, že během evoluce docházelo ke zvýšení počtu a pravidelnosti výskytu papil na obvodu vnějšího kráteru. Odvozenější stav vnitřního kráteru pak jeví známky vyzdvihování oproti původní zanořené poloze a také docházelo ke zvýšení celkové kompaktnosti této struktury. Ačkoliv se ostatní papily dočkaly zvýšení počtu, odvozenější stav dorsální papily dle našich výsledků znamená spíše redukci a zanoření této papily. Podobné redukce se v průběhu evoluce znaků dočkaly i urethrální výběžky, které jsou u odvozenějších druhů kratší a směřují distálně. Znaky vázané na bakulum jdou směrem zesilování, což lze dokázat prostřednictvím opakovaného výskytu výrazného ventrálního kýlu na distálním elementu bakula a za odvozený znak lze považovat i čím dál víc nápadnější zářez v bázi proximálního bakula.

Tab. V: Zdokumentovaná evoluce kvalitativních morfologických znaků pro všechny druhy zkoumané v této diplomové práci. Původní stav znaku představuje stav, který se objevoval u společného předka všech novoguinejských hlodavců. Dále je v tabulce uveden počet změn a směr, kterým konkrétní změna probíhala (redukce, či zesílení znaku). Původní i české názvy jednotlivých znaků jsou uvedeny v příloze č. 2.

Znak	Redukce znaku (počet změn)	Původní stav znaku < >	Zesílení znaku (počet změn)
0	4 změny	Doubtful (2)	5 změn
1	-	-	-
2	0 změn	Absent (3)	4 změny
3	-	-	-
4	-	-	-
5	3 změny	Partially papillate (2)	5 změn
6	0 změn	Absent (2)	2 změn
7	2 změny	Slightly higher dorsally (2)	2 změny
8	0 změn	Lower (1)	4 změny
9	3 změny	Moderate (2)	3 změny

10	6 změn	Irregular (2)	2 změny
11	0 změn	Not at all (3)	3 změny
12	0 změn	Shallow (1)	4 změny
13	7 změn	Present (1)	0 změn
14	-	Subequal (2)	-
15	3 změny	Outer (1)	1 změna
16	9 změn	More than half way but not taller than (2)	4 změny
17	8 změn	Moderate (2)	4 změny
18	5 změn	Above inner below outer (2)	2 změny
19	0 změn	Distal (1)	1 změna
20	2 změny	Subequal (2)	2 změny
21	3 změny	Moderate (2)	4 změny
22	-	-	-
23	0 změn	Absent (3)	6 změn
24	0 změn	Weakly (2)	1 změna
25	-	-	-
26	0 změn	Moderately (2)	1 změna
27	4 změny	Weakly (2)	1 změna
28	-	-	-
29	-	-	-

4.2. Fylogenetická analýza kvantitativních znaků

4.2.1. Různý taxa sampling ve fylogenetické matici

I v případě analýzy kvantitativních metrických znaků došlo k vyřazení stejných druhů jako u znaků kvalitativních. I u těchto zástupců je však důležité okomentovat jejich unikátní stavy kvantitativních znaků. Pro druh *Pseudohydromys occidentalis* potvrdila analýza krátké distální bakulum v poměru k proximálnímu bakulu a jeho procentuální zastoupení v celém bakulárním aparátu je více než 20 procent a méně než 25 procent. Procentuální poměr délek distálního a proximálního bakula u ostatních zástupců rodu *Pseudohydromys* se pohybuje v hodnotách 30-40 % a je tedy o poznání vyšší než u druhu, který byl nakonec z matice vyřazen. Taktéž vyřazené druhy z Lidickerovo prací – *Lorentzimys nouhuysi* a *Lorentzimys alticola* nevykazovaly žádné unikátní stavy kvantitativních znaků. Stejně jako v případě kvalitativních znaků byl i zde vyřazen Lidickerův zástupce *Legadina* smíšeného charakteru, který taktéž nevykazoval žádné unikátní stavy kvantitativních znaků.

4.2.2. Vnitrodruhová variabilita kvantitativních parametrů

Při pohledu na jednotlivé jedince před jejich sfúzováním do druhů vykazují zajímavé výsledky analýzy kvantitativních znaků rod *Rattus*. *Rattus exulans* se v jednom případě projevuje podstatně větší naměřenou kulatostí báze proximálního bakula a druhý jedinec (*Rattus exulans* MW1700_003) zase delším bakulem oproti délce těla tohoto zvířete. Velkou individuální diverzitu stavu metrických znaků ukazují i jednotliví zástupci druhu *Rattus steini*, u kterých dochází opakovaně ke zmenšování poměru délky proximálního bakula vztažené k délce těla. Zajímavá je také proměnlivá početnost papil mezi jedinci stejného druhu, která byla pozorována v rámci druhu *Rattus exulans* a *Rattus steini*. U prvního druhu výsledky potvrzují pravidelný výskyt menšího počtu papil a pouze u jednoho jedince (*Rattus exulans* MW2200_014) je pozorována úplná absence papil, což je stav typický především pro druh *Rattus rattus*. Opačně tomu tak bylo u jedinců druhu *Rattus steini*, kde z celkem sedmi studovaných jedinců vykazovali tři jedinci (*Rattus steini* MW1700_066, *Rattus steini* MW2200_147 a *Rattus steini* FR200_012) výrazné zmnožení papil, zatímco u zbylých jedinců žádné papily pozorované nebyly. V linii *Hydromyini* je pozorována výrazně větší vnitrodruhová variabilita, než tomu bylo v případě kvalitativních znaků. Tato variabilita je zcela logická, jelikož každý jedinec disponoval rozdílnou velikostí těla, bakula a dalších měřených rozměrů. Budeme-li se dále konkrétně bavit o jednotlivých stavech kvantitativních znaků, budou vztahovány na jednotlivé druhy, a nikoliv na jedince.

4.2.3. Rekonstrukce fylogeneze kvantitativních znaků

Společného předka lze definovat prostřednictvím kombinací těchto stavů jednotlivých kvantitativních znaků: Absence papil na vnitřní části vnějšího kráteru [30(0)], počet všech papil se pohyboval v rozmezí 5,1 až 10 papil [31(3)], hodnota indexu robustnosti se pohybovala v intervalu 71 až 80 [33(3)], hodnota štíhlosti bakula spadá do intervalu 4,1 až 8 [34(1)], hodnota kulatosti bakula spadá do intervalu 0,51 až 0,60 [35(3)] a nebo spadá do alternativního intervalu 0,31 až 0,6 [36(1)], hodnota robustnosti distální části bakula spadá do intervalu 0,41 až 0,50 [37(2)] a nebo do alternativního intervalu 0,3 až 0,5 [38(1)], procentuální zastoupení délky distálního bakula lze zařadit do intervalu 21-30% [39(1)] nebo do alternativního intervalu 26% a více [40(1)], u znaků 41-43 nelze určit původní stav předka, ale u posledního vypočteného znaku délky bakulárního

aparátu k délce těla zvířete spadala hodnota tohoto výpočtu mezi 4,1 až 6,5 tedy [44(1)].

Zaměříme se opět na jednotlivé hlodavčí divize, které jsou znázorněné výše ve výsledném kladogramu (Obr. 21), tak jako první popisovanou skupinou je celá linie Rattini. Zde provedená fylogenetická analýza nepotvrdila u kvantitativních znaků žádný výskyt unikátních evolučních změn, avšak u této skupiny najdeme některé zajímavé stavy těchto znaků. Evoluce ukazuje, že rod *Rattus* přišel o veškeré papily již na své bázi a jednotlivý výskyt papil a jakýkoliv výskyt papil na obvodu vnějšího kráteru lze tedy považovat za sekundární záležitost. Na bázi této skupiny je také patrné relativně dlouhé distální bakulum, které je zcela jasně nejdelší u druhu *Rattus rattus* (41-60 % bakulárního aparátu). *Rattus norvegicus* se projevuje menšími hodnotami indexu robustnosti a také nízkými hodnotami poměrů délek bakula k velikosti těla zvířete, což celkově vypovídá o jak relativně krátkém proximálním bakulu, tak bakulárnímu aparátu celkově.

V rámci divize *Pogonomys* dochází k výraznému posunu znaků u druhu *Hyomys goliath*. Všechny kvantitativní charakteristiky vázané na tohoto jedince jsou zčásti vysvětlené celkově velkými tělesnými rozměry tohoto hlodavčího druhu. Distální bakulum zde dosahuje největší robustnosti napříč všemi studovanými druhy. Pokud ale umístíme velikost proximálního bakula a délku bakulárního aparátu do vztahu k délce těla, získáme stav znaku, který je definován malými hodnotami. Výše popsané kvalitativní znaky nedokázaly objasnit výrazné klastrování rodu *Lorentzimys*, ale tuto roli poměrně zastoupily znaky kvantitativní. Rod *Lorentzimys* ukázal velké hodnoty poměrů velikosti bakula a těla. U druhu *Lorentzimys* sp (LOW) MW700_052 došlo v velkém zmnožení papil (10 a více) a také k výrazně větší robustnosti distálního bakula. Zástupce *Lorentzimys* FR2200_012 se od ostatních odlišuje unikátní synapomorfii ve znaku kulatosti proximálního bakula a *Lorentzimys* MW2700 se pak vyznačuje nejmenší možnou robustností distálního bakula a zmenšením poměru délky proximálního bakula a délky bakulárního aparátu k délce těla.

Dva druhy rodu *Coccymys* sice dosáhly obrovské diferenciaci jednotlivých kvalitativních znaků, ale z pohledu kvantitativního skórování se tyto druhy odlišovali pouze v počtu papil, kdy druh *Coccymys reumleri* vykazuje až zdvojnásobení papil oproti druhu *Coccymys shawmayeri*. Stejně tomu tak je

i u divize *Mallomys*. Zde se zmnožení papil objevilo u druhu *Mallomys istapantap* (10-15 papil), zatímco ostatní druhy rodu *Mallomys* dosahují počtu pouze dvou papil.

Zbylé unikátní evoluční změny kvantitativních znaků jsou spojeny s divizí *Hydromys*. Obě dvě unikátnosti se týkají vnitřních papil, které nejsou pozorovány nikde jinde napříč námi studovaným hlodavčím systémem. Vznik výskytu těchto vnitřních papil lze pozorovat již na samotné bázi této linie a k vývoji progresivnějšího stavu tohoto znaku došlo ještě u společného předka rodů *Leptomys* a *Pseudohydromys*, kde se počet vnitřních papil pohybuje mezi dvěma až čtyřmi vnitřními papilami. V rámci této divize je zajímavý druh *Crossomys moncktoni*, který vykazuje redukci počtu papil, větší štíhlost proximálního bakula, větší kulatost báze proximálního bakula, vyšší procentuální zastoupení distálního bakula v rámci celého bakulárního aparátu (41-60 %), vyšší hodnotu poměru bakulárního aparátu k délce těla a na druhou stranu zmenšení robustnosti distálního bakula.

U divize *Uromys* pak stojí snad za zmínku pouze druh *Uromys caudimaculatus*, který se vyznačuje výrazným zmnožením papil po obvodu vnějšího kráteru. Největší ze studovaných hlodavčích divizí – divize *Pseudomys* vykazuje opět četné změny stavů kvalitativních znaků, avšak není zde pozorována žádná charakteristika, která by jasně definovala celou tuto hlodavčí divizi a ani žádná unikátní evoluční novinka, jako u některých divizí výše.

Tab. VI: Výsledný soupis kvantitativních znaků společně s jejich délkou (počtem evolučních změn) a hodnotami konzistenčních a retenčních indexů. Původní i české názvy jednotlivých znaků jsou uvedeny v příloze č. 2.

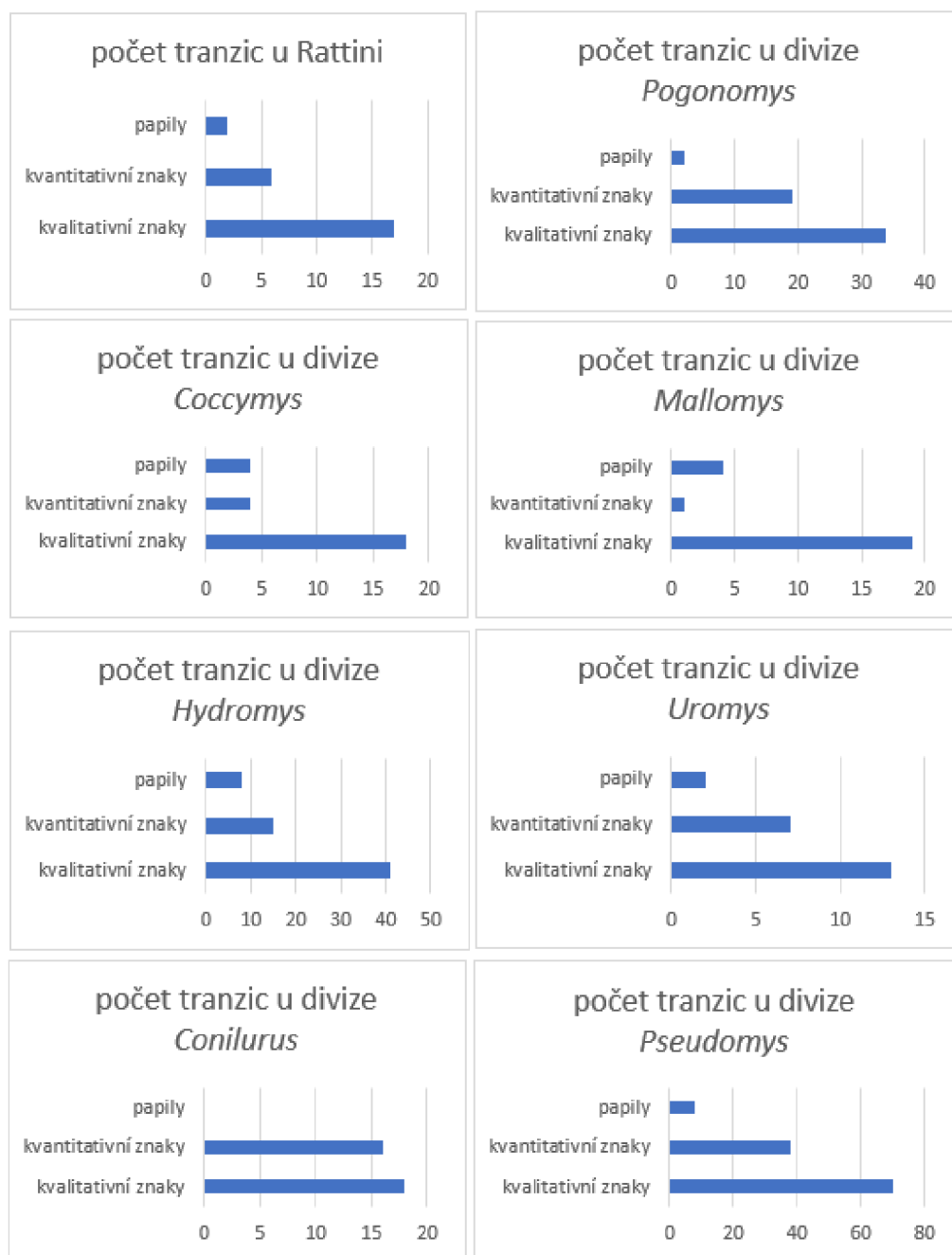
Znak	Délka (L)	Konzistenční index (CI)	Retenční index (RI)
30	2	100	100
31	25	20	35
32	19	15	36
33	21	19	45
34	11	18	35
35	19	21	48
36	5	40	25
37	31	12	34
38	15	13	13
39	13	23	37
40	5	20	20
41	18	16	44
42	11	18	47
43	30	13	29
44	11	18	10

Zaměřme-li se na evoluci kvantitativních morfologických znaků (Tab. VII), tak v rámci všech zkoumaných druhů lze říci, že dvakrát došlo ke vzniku vnitřních papil a spíše převažoval trend redukce papil vázaných na obvod vnějšího kráteru. Hodnoty indexu robustnosti se oproti předkovi dvakrát více zmenšovaly, než aby docházelo k jejich zvětšování. Výrazně častěji se evoluce přikláněla k užšímu proximálnímu bakulu, podobně jako k rostoucí robustnosti a délce distálního bakula, čímž se zmenšovala délka bakula proximálního vzhledem k velikosti těla živočicha. V příložených tabulkách jsou uvedeny alternativy pro některé měřené charakteristiky, ale pro popis evoluce byla využita úspornější alternativa s menším počtem evolučních změn a s čitelnější evolucí, ačkoliv v některých případech druhá varianta ukazovala lepší podporu pro některé rody. Tyto varianty se lišily jemností škálování, tedy použitím více intervalů při převádění naměřených hodnot do jednotlivých stavů znaků.

Tab. VII: Zdokumentovaná evoluce kvantitativních morfologických znaků pro všechny druhy zkoumané v této diplomové práci. Původní stav znaku představuje stav, který se objevoval u společného předka všech novoguinejských hlodavců. Dále je v tabulce uveden počet změn a směr, kterým konkrétní změna probíhala (redukce, či zesílení kvantitativního znaku). Původní i české názvy jednotlivých znaků jsou uvedeny v příloze č. 2.

Znak	Redukce znaku (počet změn)	Původní stav znaku < >	Zesílení znaku (počet změn)
30	0 změn	0 (0)	2 změny
31	7 změn	5,1-10 (3)	6 změn
32	7 změn	5,1-10 (3)	6 změn
33	5 změn	71-80 (3)	2 změny
34	1 změna	4,1-8 (1)	7 změn
35	-	0,51-0,60 (3)	-
36	0 změn	0,31-0,60 (1)	1 změna
37	6 změn	0,41-0,50 (2)	10 změn
38	5 změn	0,3-0,5 (1)	9 změn
39	4 změny	21-30 (1)	8 změn
40	3 změny	26 a více (1)	0 změn
41	-	-	-
42	8 změn	-	1 změna
43	-	-	-
44	5 změn	4,1-6,5 (1)	2 změny

V rámci výsledků byly spočteny i jednotlivé tranzice napříč stavy jednotlivých kvalitativních a kvantitativních znaků u všech zkoumaných divizí novoguinejských hlodavců viz obr. 19.



Obr. 19: Grafy znázorňující počet změn mezi jednotlivými stavy kvalitativních a kvantitativních znaků napříč všemi studovanými hlodavčími divizemi.

4.3. Statistická analýza

4.3.1. Normalita dat

Naprostá většina znaků byla odchylná od normality, výjimku tvoří tři indexy z nenormálních dat: procentuální zastoupení délky distálního bakula, délka proximálního bakula/délka těla zvířete, délka bakulárního aparátu/délka těla zvířete.

4.3.2. Prokorelovanost dílčích peniálních a bakulárních znaků

Při porovnání všech sledovaných znaků s pomocí Spermanova korelačního koeficientu prokázalo různou míru signifikantních korelací – viz Tab. VIII. Počet prokorelovaných znaků kolísá od 3 po 34 s průměrnou hodnotou 16,83. Nejvíce prokorelované jsou pak tyto morfologické znaky: Rozsah papil na obvodu vnějšího kráteru, výška vnitřního kráteru ke kráteru vnějšímu, velikost laterálních zářezů, umístění laterálních rýh, materiál distálního bakula, asociace krevních sinů ke kráterům a procentuální zastoupení délky distálního bakula.

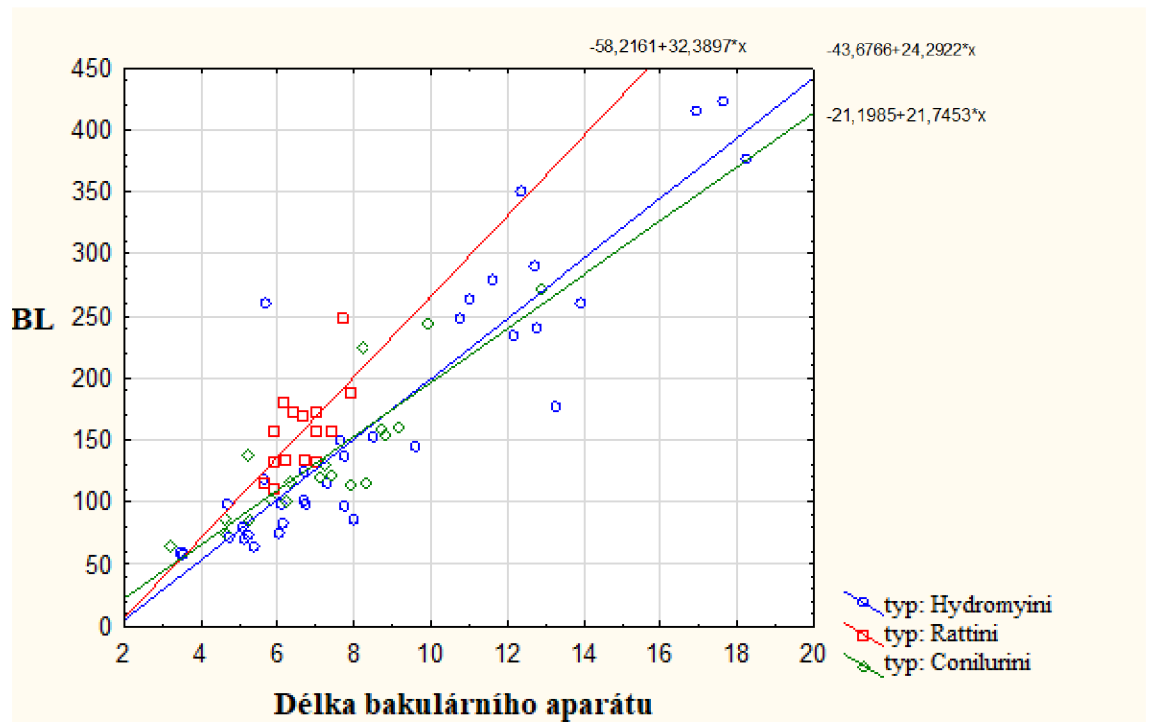
Tab. VIII: Počet signifikantních korelací pro jednotlivé kvalitativní a kvantitativní znaky peniální morfologie novoguinejských hlodavců.

Číslo znaku	Počet signifikantních korelací s ostatními znaky
0	14
1	14
2	17
3	23
4	20
5	26
6	17
7	3
8	34
9	13
10	3
11	19
12	22
13	14
14	11
15	10
16	5
17	15
18	20
19	9
20	10
21	5
22	23

23	19
24	15
25	19
26	15
27	14
28	21
29	28
30	17
31	19
32	19
33	21
34	17
35	14
36	14
37	7
38	7
39	26
40	26
41	19
42	19
43	18
44	18

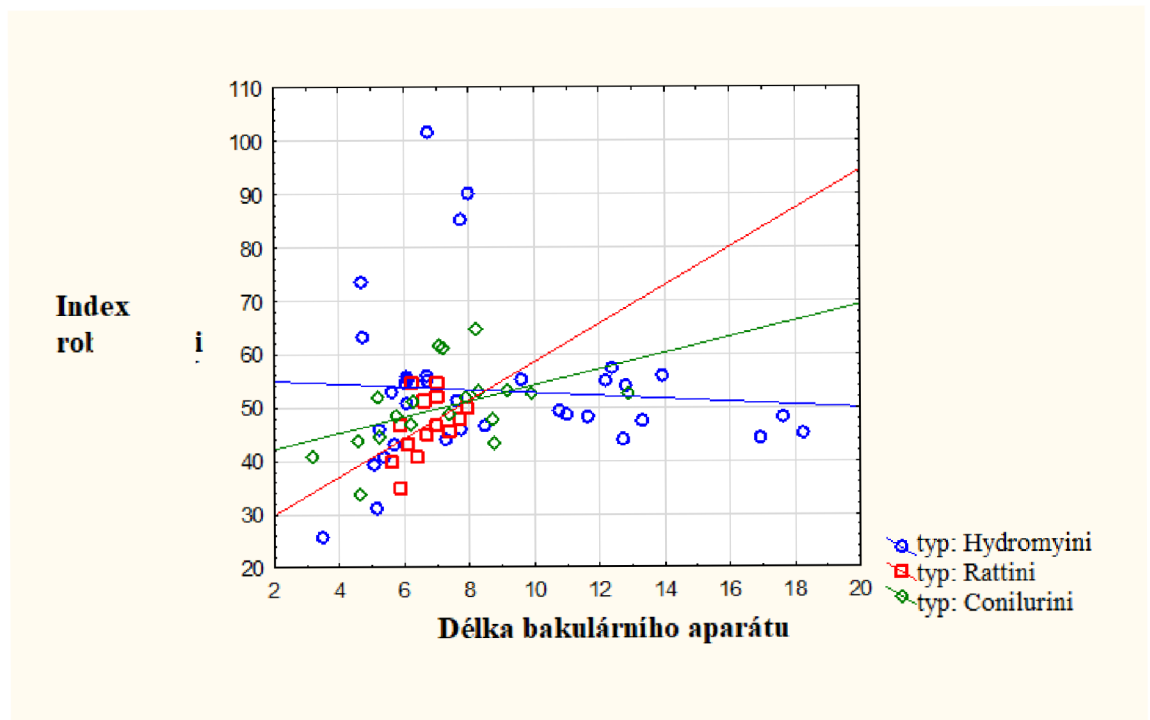
4.4. Bivariátní porovnání některých parametrů

První otázka, týkající se vztahů mezi naměřenými kvantitativními znaky, se zabývala tím, zda existuje nějaký vztah mezi velikostí bakula a velikostí těla. Výsledky pro větší vzorkování, než měl Lidicker jsou znázorněny na obr. 20. Jednotlivé sklony přímek ukazují podobnost a takřka isometrii u skupin Hydromyini a Conilurini (v pojetí Lidickera) a naopak strmější sklon u Rattini. Rozprostření taxonů v bivariátním prostoru pak ukazuje, že variabilita u typu Conilurini je omezená vůči novoguinejským hlodavcům podobná Rattini, ovšem zatímco Rattini zahrnovali jen jediný rod, Conilurini rodů více.

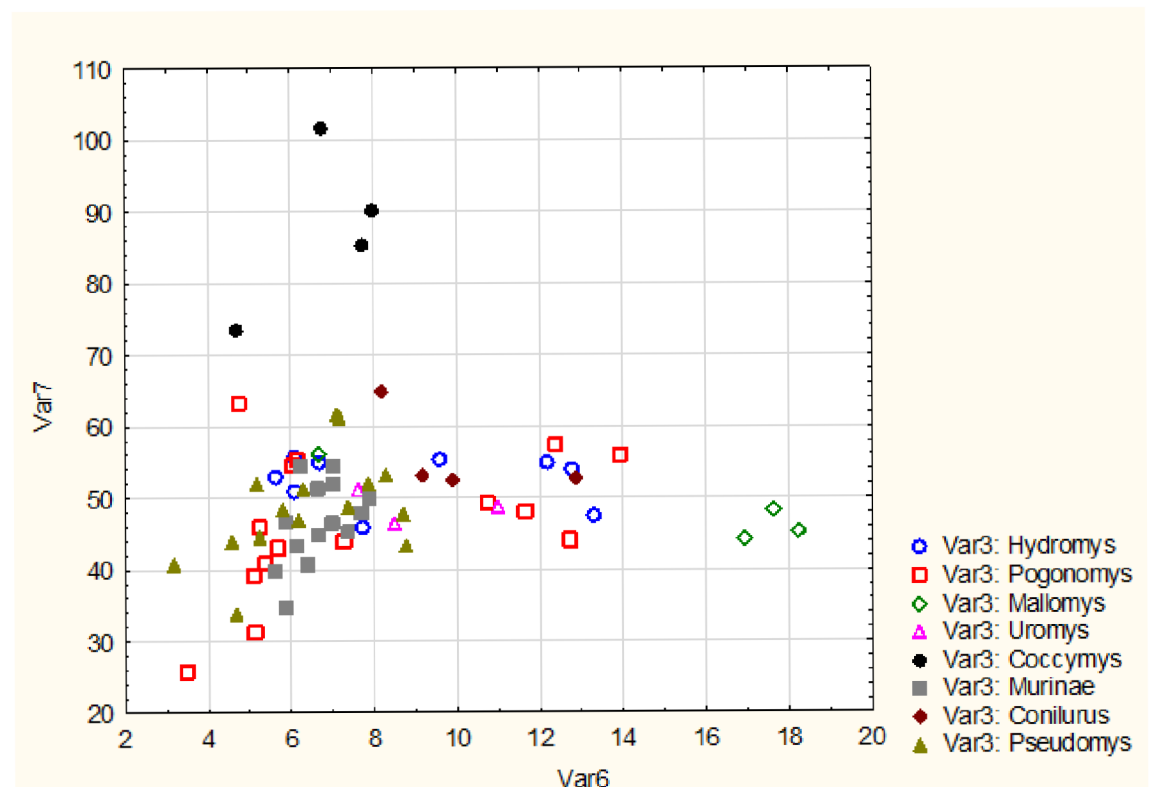


Obr. 20: Graf znázorňující lineární regresi délky těla zvířete (BL) a délky bakulárního aparátu (délka proximálního a distálního bakula + délka bakulárního vrcholku tvořeného měkkou tkání).

Poté byl zkoumán vztah šířky bakula oproti jeho délce. Jelikož délka bakula podle předchozích výsledků neneso mnoho taxonomických informací, tak lze předpokládat, že větší množství informací bude vázáno na tvar a robustnost bakula. Proto byl počítán index robustnosti, který je následujícím grafu (Obr. 21) vykreslen ve vztahu k délce bakula. Rozsáhlé mezidruhové rozdíly v robustnosti bakula pozorované uvnitř skupiny Hydromyini mohou nést taxonomické informace. To potvrzuje Obr. 22, který ukazuje především rozdílnost divizí *Coccymys* a *Mallomys*.



Obr. 21: Graf znázorňující regresi indexu robustnosti k délce bakulárního aparátu.



Obr. 22: Graf znázorňující variabilitu morfologických znaků napříč studovanými divizemi novoguinejských hlodavců.

Byla takéž použita PCA analýza k určení, kolik komponent potřebuji pro většinu variability – s pomocí Eigenvalue (s hodnotami nad 1) zmiňuji počet komponent a kumulativní vysvětlenou variabilitu. Následně určuji, které znaky jsou pro nejdůležitější.

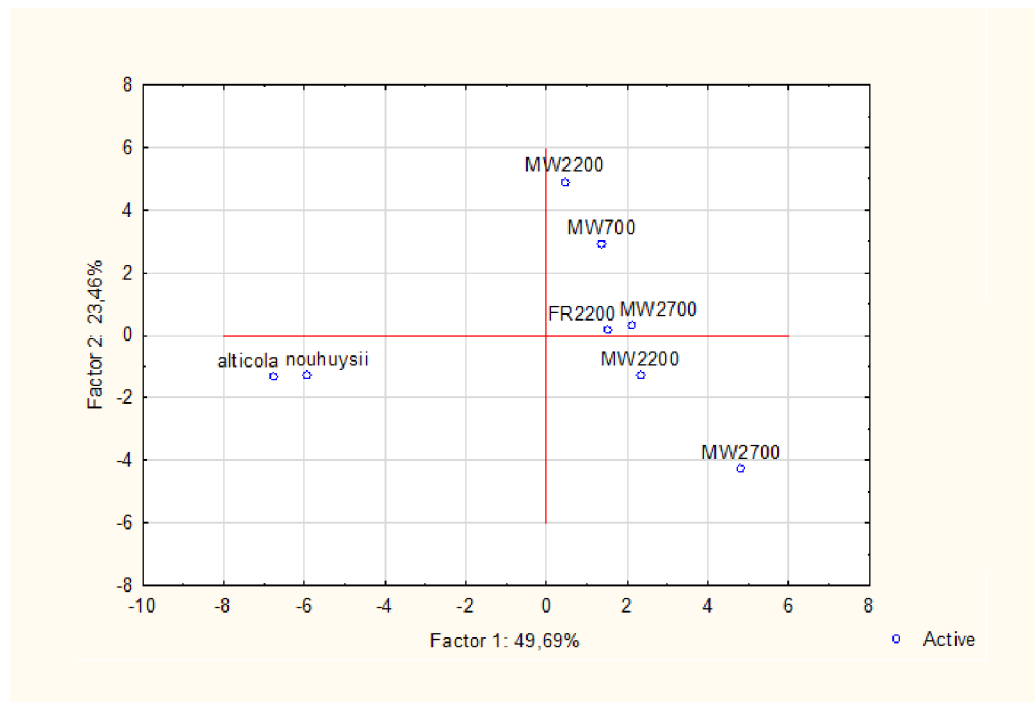
V případě kvalitativních peniálních znaků nabízí PCA analýza až 8 komponent s vysvětlením 83% variability. První osu definují především tyto znaky: Vnější kráter – umístění laterálních zářezů, krevní siny – jejich umístění vůči urethrálním výběžkům, vnější kráter – velikost laterálních rýh, vnější kráter – rozsah papil po obvodu, vnější kráter – velikost laterálních zářezů, krevní siny – asociace ke kráterům a celkový počet papil. Druhou osu definují především znak přítomnosti vnitřních papil a také počty papil na ventrální a dorzální straně obvodu vnějšího kráteru. Třetí osa je pak definována tím, na jaký ze dvou kráterů je vázána dorzální papila a čtvrtá osa je spojena s tloušťkou dorzální strany vnitřního kráteru (viz příloha č. 7.).

V případě kvalitativních znaků bakula nabízí PCA analýza 4 komponenty s vysvětlením 73% variability. První osu definuje především tvar zúžené části proximálního bakula, směr bakulárních laterálních výběžků, konkávnost zúžené části proximálního bakula a zářez v bázi proximálního bakula. Druhou osu pak především zahnutí zúžené části proximálního bakula a materiál, ze kterého je tvořeno distální bakulum. Třetí osu definoval ventrální kýl distálního bakula a výška bakulárních laterálních výběžků (viz příloha č. 8.).

V případě kvantitativních znaků bakula nabízí PCA analýza jednu hlavní osu y s vysvětlením 83% variability. První osu definuje především délka bakulárního aparátu, šířka báze proximálního bakula, délka proximálního bakula, šířka báze distálního bakula, délka distálního bakula a šířka zúžené části proximálního bakula (viz příloha č. 9).

V případě indexů nabízí PCA analýza 4 komponenty s vysvětlením 92% variability. První osu definuje především délka proximálního bakula/délka těla zvířete a délka bakulárního aparátu/délka těla zvířete. Druhou osu pak štíhlost proximálního bakula a robustnost proximálního bakula. Třetí osa je definována robustností distálního bakula a čtvrtá kulatostí báze proximálního bakula (viz příloha č. 10).

V rámci taxonomického porovnání jsme kvůli omezenému počtu vzorků jsme nemohli provést diskriminační analýzu, ale proběhla PCA analýza. Obr. 23 pak znázorňuje tuto analýzu pro rod *Lorentzimys*. Výše zmiňované rozměry bakula a indexy nám neumožňují rozlišit vůči sobě jednotlivé druhy a jednotlivé morfologické znaky tedy neumožňují specifické rozlišení linií, které detekovala molekulární data.



Obr. 23: Graf analýzy hlavních komponent pro rod *Lorentzimys*.

5. Diskuse

5.1. Celkové zhodnocení výzkumného potenciálu studovaných parametrů

Od dob vědeckého působení Williama Z. Lidickera, Jr. nespátřily světlo světa detailnější studie založené na peniálních a bakulárních morfologických znacích hlodavčích či jiných savčích skupin. Lidickerovy studie (Lidicker, 1968, Lidicker, Lidicker, 1973, Lidicker & Brylski, 1987) překonávají ostatní skupiny, kterým byla věnována z hlediska peniální a bakulární detailní pozornost (např. hrabošoviti – Hooper a Hart 1962), počtem taxonů a i znaků. Jak jsem již zmiňoval v úvodní rešerši, Lidickerovy studie jsou limitované absencí nezávislých znaků pro posouzení fylogeneze a u první studie též absence fylogenetické analýzy. Tato magisterská diplomová práce tedy představuje unikátní kombinaci nesmírně cenných poznatků tohoto vynikajícího zoologa s novými fylogenetickými postupy, a hlavně s nejnovějšími informacemi o fylogenezi novoguinejských savců, navázané na multilokusová data pro velmi detailní taxonomické vzorkování (Roycroft et al., 2022, Rowe et al., 2019, Smissen & Rowe 2018).

Shrneme-li rešeršní úvod, tak by se takto podrobný dataset mohl hodit k detailnímu popisu evoluce peniálního a bakulárního aparátu, a to pro progresivní linii hlodavců, jakož i zdroj dalších fylogeneticky hodnotných dat. V případě prvního bodu takový popis práce obsahuje, v případě zdroje fylogeneticky hodnotných dat se očekávání nenaplnila. Znaků je sice poměrně mnoho, ale jeví se býti hodně homoplastické a sami o sobě nenabízí robustní topologii. Tento dataset by mohl sloužit k odhalení kryptické diverzity (Rocha et al., 2018). Můj pokus o analýzu r. *Lorenzimus* poukázal na určitou míru konzervatismu, a tudíž tyto znaky k definování morfologických znaků geneticky odlišných linií u tohoto rodu zřejmě moc nepomohou. A poslední hlavní potenciál souvisí s odhalením biologie studovaných druhů. Dosavadní práce například ukázaly, obrovskou morfologickou diverzitu penisů a bakula. Bohužel tento potenciál u studovaných skupin naráží jednak na podobnosti peniální morfologie, ale třeba i podobnosti reprodukčních a sociální biologie (Denys et al., 2017). Další komplikací je absence dat pro novoguinejské Hydromini (Denys et al., 2017). Z tohoto hlediska jsou perspektivnější třeba hrabošoviti (Hooper & Hart 1962, Denys et al., 2017).

Tyto znaky mohou hrát významnou roli u zvířecích druhů, kde i blízké příbuzní jedinci, kteří nevykazují žádné velké morfologické rozdíly, mohou být bezpečně rozlišeny. Právě morfologické znaky vázané na vnější genitál od sebe významně odlišují tyto na první pohled nerozlišitelné druhy. Právě proto v této práci bylo použito tak mnoho peniálních a bakulárních charakteristik, které zajistily provázanost se staršími morfologickými studiemi (Lidicker, 1968, Lidicker, 1987). Hlavním cílem této magisterské diplomové práce byla detailní dokumentace těchto morfologických znaků společně s mapováním jejich plasticity a evoluce u významných rodů novoguinejských hlodavců. I přes početnost a unikátnost vzorků zkoumaných, bylo možné úspěšně použít všechny Lidickerovy charakteristiky bez velkých obtíží. Jen u jednoho jedince (*Lorentzimys* FR2200_031) nebylo možné tyto charakteristiky aplikovat z důvodu jejich poškození, či neúplného vyvinutí struktur, na které byl pozorovaný znak vázán. Tento vzorek však nebyl z datasetu vyřazen, jelikož pokročilé metody dokumentace v podobě mikro CT dokázaly zobrazit a zkoumat alespoň bakulum tohoto jedince a bylo tak umožněno využít tento vzácný vzorek na maximum, i když by byl v předešlých Lidickerových pracích z datasetu vyřazen. U několika kvantitativních znaků užívaných Lidickerem v pracích z roku 1968 a 1987 mohlo dojít k nepatrné odchylce způsobené nedostatečným popisem Lidickerových sekundárních kvantitativních veličin a také použitím odlišných přístrojů, kterými byly hodnoty měřeny. Tato odchylka však nehrála důležitou roli při dalších fylogenetických analýzách a nijak zásadně tyto analýzy neovlivnila. Dalším důležitým rozdílem oproti době, ve které Lidicker publikoval své vědecké práce je ten, že pro všechny zkoumané druhy je dnes již známá ověřená fylogeneze a také, že v současnosti známe mnohem více informací o zkoumaných druzích, ať už se jedná o jejich ekologii, biologii (Denys et al., 2017) anebo biogeografii (Lavery & Flannery, 2023).

5.2. Kvalitativní morfologické znaky

Podle námi získaných výsledků lze říci, že všech pět zástupců rodu *Rattus* vykazuje vůči sobě homogenní charakter, avšak jako celek jsou poměrně odlišní od zbylých novoguinejských hlodavců. Stejně jako v práci Lidickera (1968) byla pozorována unikátnost v podobě dvou dorzálních štítů, které vznikly přesunem laterálních zářezů do unikátní polohy na povrchu žaludu. Stejně jako v Lidickerově pozorování ukázalo i to naše absenci papil na okraji vnějšího

kráteru a významně odlišné znaky vázané na bakulum, jakožto kostěně distální bakulum, rovné proximální bakulum bez jakéhokoliv zahnutí. U druhu *Rattus rattus* jsou rovněž pozorovány unikátně velké laterální zářezy, z čehož lze ve shrnutí prohlásit, že skórování kvalitativních znaků u zástupců tribu Rattini přesně odpovídá výsledkům, ke kterým došel William Z. Lidicker v minulém století.

V případě tribu Hydromyini jsou má pozorování ve shodě s Lidickerovými studii, lze asi podtrhnout, že molekulární genotypizace potvrdila unikátnost rodu *Coccyzomys*, která oproti jiným rodům se vyznačuje například tím, že vnější kráter není pokryt papilami. Dorzální zářezy jsou velké a z laterálního pohledu je nápadná nižší poloha části ventrální, zatímco dorzální část je vyšší. Dorzální papila byla přítomna u všech pozorovaných vzorků a byla umístěna výše, než tomu tak bylo u ostatních druhů novoguinejských hlodavců. Distální bakulum je tvořeno chrupavkou a došlo ke znásobení počtu papil na vnějším kráteru.

Poznatky o druhu *Pseudohydromys occidentalis* z hlodavčí divize *Hydromys* zjištěné v této diplomové práci se shodují s těmi, ke kterým došel Lidicker již ve své práci roku 1968. Jelikož byl však tento druh vyřazen z finální fylogenetické analýzy z důvodu absence genetických dat, zasloužil by si v budoucnu tento druh větší badatelskou pozornost a s tím také lokalita Mt. Wilhelmina (3225 m n. m.), kde byl vzorek tohoto druhu v minulosti získán. Podobné doporučení se týká i druhů *Lorentzimys*, jejichž data byla získána z Lidickerových publikací a nevstupovaly dále do fylogenetických analýz, a to konkrétně *Lorentzimys alticola* (lokalita Idenburg River), která je v současnosti vnímána pouze jakožto vysokohorská varianta *Lorentzimys nouhuysi*.

Z výše uvedeného fylogenetického stromu a popsání výsledků je patrné, že rody *Hyomys* a *Pogonomys* se dočkaly velkého rozvoje znaků, který na první pohled není v předešlých vědeckých publikacích patrný, což je staví do pozice rodů vyžadujících v budoucnu další zkoumání podobně jako rod *Lorentzimys*, u kterého se bohužel nepodařilo podpořit zajímavé klastrování námi zkoumanými morfologickými znaky. U rodů *Hyomys* a *Pogonomys* byla morfologická data získána pouze z literárních zdrojů a z důvodu časové náročnosti nedošlo tedy k zahrnutí jejich vzorků do dalších analýz, což by mohly

zahrnovat kvůli unikátnímu materiálu právě práce, které by na tuto magisterskou diplomovou práci navazovaly.

Z mapování evoluce velkého počtu užívaných kvantitativních znaků je na první pohled patrné, že jejich evoluce byla poměrně komplexní a řada znaků byla značně homoplastická. Progresivní vývoj papil, zvětšování dorzálního zářezu, prohlubování laterálních zářezů může být vysvětleno tlakem reprodukčního výběru a snahou jednotlivých druhů vytvořit co možná nejodvozenější a tvarově odlišnou terminální část samčího reprodukčního ústrojí, která pak může sloužit jako prostředek vymezující reprodukční bariéru, která je ve vyšších druhových hustotách nezbytná pro zachování nehybridní hlodavčí linie. Funkce dorsální papily je nejasná, ale z našich výsledků je patrný její vliv na bakulární vrcholek (bacular mound). Odvozenější podoba dorsální papily znamená zmenšení jejích rozměrů, a malá až nepatrná papila se vyskytuje u druhů, u kterých došlo k opět odvozenějšímu vyzdvihnutí bakulárního vrcholku. Funkce a význam vyzdvihování tohoto vrcholku často až nad samotný vnější kráter může být stimulační. Dorzální papila je pak nejspíše druhotně zmenšena, aby ušetřila místo zvyšujícímu se vrcholku bakulárního aparátu.

V rámci výsledků byl doplněn i počet tranzic napříč stavy jednotlivých kvalitativních znaků u všech zkoumaných divizí novoguinejských hlodavců. Výsledky těchto tranzic ukazují, že nejvíce evolučních změn proběhlo u divize *Pseudomys*, následované divizemi *Hydromys* a *Pogonomys*. Naše srovnání počtu tranzic u peniálních a bakulárních znaků s ohledem k počtu druhů a počtu sympatrických druhů v divizích značí, že divize s největším počtem tranzic jsou zároveň ty s největším počtem druhů. S počtem tranzic, počtem druhů bylo navíc spočteno jak jednotlivé rody sympatrizují. Z divize *Pseudomys* 5 námi studovaných druhů žije v sympatrii, z divize *Coccymys* žije 0 druhů sympatricky, z divize *Mallomys* žijí 4 druhy sympatricky, z divize *Hydromys* 5 druhů, z divize *Uromys* 3 druhy, z divize *Conilurus* 2 druhy a z divize *Pseudomys* pak žije sympatricky 6 námi studovaných druhů.

5.3. Kvantitativní morfologické znaky

Podle našich výsledků fylogenetické analýzy kvantitativních charakteristik, lze říct, že na první pohled studované rody vykazovaly změny spíše v rámci kvalitativních znaků. První hlavní skupina *Rattini* při své evoluci měnila

hlavně počet papil na obvodu vnějšího kráteru. Druhotně vzniklé papily u jednotlivých druhů, které společný předek zcela postrádal, mohou představovat evoluční novinku zajišťující opět unikátnost hlodavčího penisu jednotlivých druhů. Nejdleší prokázané distální bakulum u druhu *Rattus rattus* pak nejspíše výrazně zvyšuje efektivnost kopulace, což může být jedna z mnoha výhod, která stojí za úspěšností tohoto celosvětového druhu. V rámci tribu Hydromyini kvantitativní znaky částečně objasnily klastrování rodu *Lorentzimys*, které ačkoliv se od sebe neodlišují prostřednictvím znaků kvalitativních, ty kvantitativní nejspíše umožnily rozrůznění tohoto rodu do nižších taxonomických jednotek. Z výsledků fylogenetické analýzy kvantitativních znaků byla opět potvrzena dlouho probíhající evoluce rodu *Coccymys*, kde diverzifikace rodů započala mnohem dříve než u ostatních hlodavčích skupin, což umožňovalo větší akumulaci různých kvantitativních znaků rozdílných pro dva blízce příbuzné druhy.

Shrneme-li evoluci kvantitativních znaků napříč všemi zkoumanými divizemi a rody, získáme opět podobný výsledek jako u výše zmíněných kvalitativních znaků. Nejen že tedy docházelo k progresivnímu vývoji přítomnosti papil, ale docházelo i k jejich četnému znásobení, čímž vzniká komplexnější a odvozenější samčí reprodukční orgán.

Tranzice stavů kvantitativních znaků a počtu papil taktéž umístily na první příčku divizi *Pseudomys*, ve které proběhlo nejvíce evolučních změn v rámci námi pozorovaných znaků a po ní následovaly divize *Pogonomys*, *Conilurus* a *Hydromys*. Naše srovnání počtu tranzicí u peniálních a bakulárních znaků s ohledem k počtu druhů a počtu sympatrických druhů v divizích značí, že divize s největším počtem tranzicí jsou taktéž ty s největším počtem druhů.

5.4. Metodické aspekty dokumentace peniální a bakulární morfologie

Historicky se vědci zkoumající morfologii museli spoléhat pouze na destruktivní postupy k dokumentování a vizualizaci zvířecí anatomie v prostoru. Dnes se však do popředí dostávají nedestruktivní techniky, do kterých patří hlavně rentgenová počítačová tomografie (CT), která se nejčastěji používá k dokumentaci tvrdých tkání. MikroCT s názvem Skyscan 1272 používaný k vizualizaci měkkých i tvrdých tkání vzorků v této magisterské diplomové práci se ukázal jako výborné řešení tohoto úkolu. Počáteční problémem byla hlavně

nedostupnost tohoto zařízení a poměrně dlouhé zaškolení k práci. Tyto počáteční problémy se však ukázaly malé v porovnání s výsledky, kterých se nám při práci s mikroCT dostávalo.

K zajištění dostatečného kontrastu měkkých tkání bylo potřeba využít Lugolův roztok (Gignac, et al., 2016) a PTA. Tyto použité chemikálie umožnily získání optimálního kontrastu měkkých tkání a zejména pak chrupavčitého distálního bakula, avšak u některých vzorků se nepodařilo dosáhnout dostatečného kontrastu. Zvolená doba barvení vzorků v Lugolově roztoku, včetně jeho zvolených koncentrací uvedených v metodické části, se jevila jako dostačující a bylo tedy dosaženo kvalitního kontrastu pozorovaných měkkých tkání. Další metoda barvení pomocí PTA (phosphotungstic acid) však nejspíš vyžaduje zdokonalení. Metoda barvení PTA se ukázala být dosti individuální vůči jednotlivým vzorkům, a to hlavně v závislosti na jejich velikosti. Penetrace touto kyselinou dosahuje jednoho milimetru tkáně za 24 hodin (Jehoon et al., 2021) a každý vzorek by měl tedy být v PTA ponořen rozdílnou dobu k vytvoření co možná nejoptimálnějšího kontrastu chrupavky oproti kostěným strukturám, který byl u některých vzorků ne úplně patrný. Kromě výhod, které mikroCT nabízí v oborech deskriptivní anatomie umožňuje tento přístup právě kvantifikaci morfologie měkkých tkání, včetně lineárních rozměrů a objemových dat. Trojrozměrné vykreslování pomocí mikroCT umožňuje přesné měření sledovaných rozměrů pyjové kosti. Možná nevýhoda je časově poměrně náročná příprava vzorků pro skenování, která by měla probíhat individuálně pro každý jeden vzorek, ale oproti tomu je opět výhodou, že u žádné přípravy vzorku nedojde ke znehodnocení zkoumaných vzorků. I z recentních studií zabývajících se využitím mikroCT jakožto nejvýhodnější zobrazovací metody je patrné, že mnoho funkcí tohoto přístroje vyžaduje neustálé zdokonalování a optimalizaci parametrů využívaných pro různé obory bádání.

5.5. Perspektivy

K lepšímu popisu vnitrodruhové variability by v budoucnu bylo lepší rozšířit taxonomické vzorkování z hlediska dalších taxonů, ale i skórování více jedinců v rámci aktuálně studovaných druhů. Další studium může taktéž posloužit k testování objemu bakula s dalšími parametry bakula nebo morfologie a biologie druhů.

Poznatky o druhu *Pseudohydromys occidentalis* z hlodavčí divize *Hydromys* zjištěné v této diplomové práci se shodují s těmi, ke kterým došel Lidicker již ve své práci roku 1968. Jelikož byl však tento druh vyřazen z finální fylogenetické analýzy z důvodu absence genetických dat, zasloužil by si v budoucnu tento druh větší badatelskou pozornost a s tím také lokalita Mt. Wilhelmina (3225 m n. m.), kde byl vzorek tohoto druhu v minulosti získán. Podobné doporučení se týká i druhů *Lorentzimys*, jejichž data byla získána z Lidickerových publikací a nevstupovaly dále do fylogenetických analýz, a to konkrétně *Lorentzimys alticola* (lokalita Idenburg River), která je v současnosti vnímána pouze jakožto vysokohorská varianta *Lorentzimys nouhuysi*.

Z výše uvedeného fylogenetického stromu a popsáných výsledků je patrné, že rody *Hyomys* a *Pogonomys* se dočkaly velkého rozvoje znaků, který na první pohled není v předešlých vědeckých publikacích patrný, což je staví do pozice rodů vyžadujících v budoucnu další zkoumání podobně jako rod *Lorentzimys*, u kterého se bohužel nepodařilo podpořit zajímavé klastrování námi zkoumanými morfologickými znaky. U rodů *Hyomys* a *Pogonomys* byla morfologická data získána pouze z literárních zdrojů a z důvodu časové náročnosti nedošlo tedy k zahrnutí jejich vzorků do dalších analýz, což by mohly zahrnovat kvůli unikátnímu materiálu právě práce, které by na tuto magisterskou diplomovou práci navazovaly.

Na základě poznatků získaných v této diplomové práci se pro další studium vybízí zejména australská hlodavčí skupina Conilurini a to z hlediska korelátů bakulárních a peniálních znaků s jejich reprodukčními a systémy. O biologii této skupiny je známo mnohem více než o námi studovaných hlodavců skupiny Hydromyini a prováděné analýzy peniální morfologie pak lze lépe spojit s biologii a ekologií jednotlivých druhů.

6. Závěr

Naše studium 51 taxonů pro 44 peniálních a bakulárních znaků ukázalo, že:

- Tyto charakteristiky bohužel nenabízí robustní topologii fylogenetického stromu.
- Mapování těchto znaků na robustní fylogenetický strom ukázalo komplexnost evoluce těchto znaků, jakož i výraznou homoplasii znaků, nehomoplastické byly pouze tyto znaky – 4(1), 2(1), 29(4), 22(3), 27(1), 34(0), 25(1), 30(1), 30(2).
- Nejvíce tranzicí sledovaných parametrů bylo rozpoznáno u těchto divizí – *Pseudomys*, *Hydromys*, *Pogonomys* a nejméně u těchto divizí – *Mallomys*, *Coccymys*, *Rattini*.
- Z hlediska posunů znaků formou zmenšování (zjednodušování) vůči zvětšování (zesložit'ování) znaků byly tyto posuny vcelku rovnoměrně zastoupené.
- Práce doporučuje zaměřit pozornost na tyto rody z hlediska doladění sledovaných parametrů – *Lorentzimys*, *Pseudohydromys*, *Conilurus*.
- Zvláštní pozornost si zaslouhuje výzkum vnitrodruhové variability (při rozšíření taxa samplingu).
- Z hlediska provázanost sledovaných parametrů s biologií druhů je perspektivnější se zaměřit pouze na podskupinu *Conilurus* a skupinu *Rattus*, u které je jejich biologie více známá.
- Z hlediska nedestruktivní dokumentace je výzvou detekce cévních sinů.

7. Seznam použité literatury

- Ali, J. R., & Heaney, L. R. (2021). Wallace's line, Wallacea, and Associated Divides and Areas: History of a Tortuous Tangle of Ideas and Labels. *Biological Reviews*, 96(3), 922–942 pp. <https://doi.org/10.1111/brv.12683>
- Allison, A. (2011). Introduction to the Fauna of Papua. *The Ecology of Papua, the Ecology of Indonesia Series, Vol. IX*: in press.
- Aplin, K. P. (2006). Evolution and Biogeography of Australasian Vertebrates, první vydání, Auscipub Pty Ltd, 942 pp.
- Archer, M., Hand, S., Long, J., Worthy, T., & Schouten, P. (2023). Prehistoric Australasia. In *Prehistoric Australasia*. <https://doi.org/10.1071/9780643108066>
- Balakirev, A. E., & Rozhnov, V. V. (2012). Contribution to the Species Composition and Taxonomic Status of Some *Rattus* Inhabiting Southern Vietnam and Sundaland. *Russian Journal of Theriology*, 11(1), 33–45 pp. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.11.1.03>
- Breed, W. G., & Aplin, K. P. (1995). Sperm Morphology of Murid Rodents from New-Guinea and the Solomon-Islands: Phylogenetic implications. *Australian Journal of Zoology*, 43(1), 17–30 pp. <https://doi.org/10.1071/ZO9950017>
- Breed, W. G., Leigh, C. M., & Peirce, E. J. (2020). Reproductive Biology of the Mice and Rats (Family Muridae) in New Guinea — Diversity and Evolution. *Records of the Australian Museum*, 72(5), 303-316 pp.
- Denys, C., Taylor, P., Aplin, K. (2017). Family Muridae, pp. 536-887. In: Wilson, D. E. & Mittermeier, R. A. (eds.): Handbook of the Mammals of the World, Vol. 7 - Rodents II, Lynx, 1008 pp.

- Fabre, P. H., Herrel, A., Fitriana, Y., Meslin, L., & Hautier, L. (2017). Masticatory Muscle Architecture in a Water-rat from Australasia (Murinae, *Hydromys*) and its Implication for the Evolution of Carnivory in Rodents. *Journal of Anatomy*, 231(3), 380–397 pp. <https://doi.org/10.1111/joa.12639>
- Flannery, T. F. (1988). *Pogonomys championi n.sp.*, a New Murid (Rodentia) from Montane Western Papua New Guinea. *Records of the Australian Museum*, 40(6), 333–341 pp. <https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.40.1988.159>
- Flannery, T. F., Aplin, K., Groves, C. P., & Adams, M. (1989). Revision of the New Guinean Genus *Mallomys* (Muridae: Rodentia), with Descriptions of Two New Species from Subalpine Habitats. *Records of the Australian Museum*, 41(1), 83–105 pp. <https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.41.1989.137>
- Gignac, P. M., Kley, N. J., Clarke, J. A., Colbert, M. W., Morhardt, A. C., Cerio, D., Cost, I. N., Cox, P. G., Daza, J. D., Early, C. M., Echols, M. S., Henkelman, R. M., Herdina, A. N., Holliday, C. M., Li, Z., Mahlow, K., Merchant, S., Müller, J., Orsbon, C. P., ... Witmer, L. M. (2016). Diffusible Iodine-based Contrast-enhanced Computed Tomography (diceCT): An Emerging Tool for Rapid, High-resolution, 3-D Imaging of Metazoan Soft Tissues. *Journal of Anatomy*, 228(6), 889–909 pp. <https://doi.org/10.1111/joa.12449>
- Groves, C. P., & Flannery, T. F. (1994). A Revision of the Genus *Uromys Peters*, 1867 (Muridae: Mammalia) with Descriptions of Two New Species. *Records of the Australian Museum*, 46(2), 145–169 pp. <https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.46.1994.12>
- Helgen, K. M. (2005). The Amphibious Murines of New Guinea (Rodentia, Muridae): The generic Status of *Baiyankamys* and Description of a New Species of *Hydromys*. *Zootaxa*, 20(913), 1–20 pp. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.913.1.1>

- Helgen, K. M., & Helgen, L. E. (2009). Chapter 8. Biodiversity and Biogeography of the Moss-mice of New Guinea: A Taxonomic Revision of *Pseudohydromys* (Muridae: Murinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 331, 230–313 pp. <https://doi.org/10.1206/582-8.1>
- Hooper, E. T. (1958). The Male Phallus in Mice of the Genus *Peromyscus*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 105(105), 1–24 pp.
- Hooper, E. T., & Hart, B. S. (1962). A Synopsis of Recent North American Microtine Rodents. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 120(120), 1–68 pp.
- Jehoon, O., Kwon, H. J., Cho, T. H., Woo, S. H., Rhee, Y. H., & Yang, H. M. (2021). Micro-computed Tomography with Contrast Enhancement: An Excellent Technique for Soft Tissue Examination in Humans. *PLoS ONE*, 16 (7 July), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254264>
- Kitchener, D. J. (1989). Taxonomix Apraisal of *Zyzomys* (Rodentia, Muridae) with Description of Two New Species from the Northern Territory, Australia. *Records of the Western Australian Museum* 14(3), 331–373 pp. In *Records of the Western Australian Museum* (Roč. 14, Číslo 3, s. 331–373 pp).
- Lavery, T., Flannery, T. (2023). *Mammals of the South-west Pacific*, první vydání, CRC Press, 504 pp.
- Lesciotto, K. M., Motch Perrine, S. M., Kawasaki, M., Stecko, T., Ryan, T. M., Kawasaki, K., & Richtsmeier, J. T. (2020). Phosphotungstic Acid-enhanced MicroCT: Optimized Protocols for Embryonic and Early Postnatal Mice. *Developmental Dynamics*, 249(4), 573–585 pp. <https://doi.org/10.1002/dvdy.136>
- Lidicker, W. Z. (1968). A Phylogeny of New Guinea Rodent Genera Based on Phallic Morphology. *Journal of Mammalogy*, 49(4), 609–643 pp.

- Lidicker, W. Z. (1973). A Phenetic Analysis of Some New Guinea Rodents. *Systematic Zoology*, 22(1), 36–45. <https://doi.org/10.2307/2412376>
- Lidicker, W. Z., & Brylski, P. V. (1987). The Conilurine Rodent Radiation of Australia, Analyzed on the Basis of Phallic Morphology. *Journal of Mammalogy*, 68(3), 617–641 pp. <https://doi.org/10.2307/1381596>
- Lidicker, W. Z., & Yang, A. (1983). Morphology of the Penis in the Taiga Vole (*Microtus xanthognathus*). *Journal of Mammalogy*, 64(2), 337–341 pp.
- Long, A. J., Archer, M., Flannery, T., Hand, S. (2003). Prehistoric Mammals of Australia and New Guinea: One Hundred Million Years of Evolution, John Hopkins University Press, 240 pp.
- Matocq, M. D., Shurtliff, Q. R., & Feldman, C. R. (2007). Phylogenetics of the Woodrat genus *Neotoma* (Rodentia: Muridae): Implications for the Evolution of Phenotypic Variation in Male External Genitalia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(3), 637–652 pp.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.08.011>
- Menzies, J. I. (1996). A Systematic Revision of *Melomys* (Rodentia: Muridae) of New Guinea. *Australian Journal of Zoology*, 44(4), 367–426 pp.
<https://doi.org/10.1071/ZO9960367>
- O'Neill, M., Huang, G. O., & Lamb, D. J. (2017). Novel Application of Micro-Computerized Tomography for Morphologic Characterization of the Murine Penis. *Journal of Sexual Medicine*, 14(12), 1533–1539 pp.
<https://doi.org/10.1016/j.jsxm.2017.10.065>
- Orr, T. J., & Brennan, P. L. R. (2016). All Features Great and Small – The Potential Roles of the Baculum and Penile Spines in Mammals. *Integrative and Comparative Biology*, 56(4), 635–643 pp.
<https://doi.org/10.1093/icb/icw057>

- Rodriguez, E., Weiss, D. A., Yang, J. H., Menshenina, J., Ferretti, M., Cunha, T. J., Barcellos, D., Chan, L. Y., Risbridger, G., Cunha, G. R., & Baskin, L. S. (2011). New Insights on the Morphology of Adult Mouse Penis. *Biology of Reproduction*, *85*(6), 1216–1221 pp.
<https://doi.org/10.1095/biolreprod.111.091504>
- Rocha, R. G., Duda, R., Flores, T., Rossi, R., Sampaio, I., Mendes-Oliveira, A. C., Leite, Y. L. R., & Costa, L. P. (2018). Cryptic Diversity in the *Oecomys roberti* Complex: Revalidation of *Oecomys tapajinus* (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, *99*(1), 174–186.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx149>
- Rowe, K. C., Achmadi, A. S., Fabre, P. H., Schenk, J. J., Stepan, S. J., & Esselstyn, J. A. (2019). Oceanic Islands of Wallacea as a Source for Dispersal and Diversification of Murine Rodents. *Journal of Biogeography*, *46*(12), 2752–2768 pp. <https://doi.org/10.1111/jbi.13720>
- Rowe, K. C., Aplin, K. P., Baverstock, P. R., & Moritz, C. (2011). Recent and Rapid Speciation with Limited Morphological Disparity in the Genus *Rattus*. *Systematic Biology*, *60*(2), 188–203 pp.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syq092>
- Rowe, K. C., Reno, M. L., Richmond, D. M., Adkins, R. M., & Stepan, S. J. (2008). Pliocene Colonization and Adaptive Radiations in Australia and New Guinea (Sahul): Multilocus Systematics of the Old Endemic Rodents (Muroidea: Murinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *47*(1), 84–101 pp. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.001>

- Rowsey, D. M., Keenan, R. M., & Jansa, S. A. (2020). Dietary Morphology of Two Island-endemic Murid Rodent Clades is Consistent with Persistent, Incumbent-imposed Competitive Interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1921).
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2746>
- Roycroft, E. J., Moussalli, A., & Rowe, K. C. (2020). Phylogenomics Uncovers Confidence and Conflict in the Rapid Radiation of Australo-Papuan Rodents. *Systematic Biology*, 69(3), 431–444 pp.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syz044>
- Roycroft, E., Fabre, P. H., MacDonald, A. J., Moritz, C., Moussalli, A., & Rowe, K. C. (2022). New Guinea Uplift Opens Ecological Opportunity Across a Continent. *Current Biology*, 32(19), 4215–4224.e3.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.08.021>
- Sharir, A., Israeli, D., Milgram, J., Currey, J. D., Monsonego-Ornan, E., & Shahar, R. (2011). The Canine Baculum: The Structure and Mechanical Properties of an Unusual Bone. *Journal of Structural Biology*, 175(3), 451–456 pp. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2011.06.006>
- Schuh, R. T. (1982). Biogeography and Ecology of New Guinea. *Systematic Zoology*, 31(2), 222–225. <https://doi.org/10.2307/2413043>
- Schultz, N. G., Ingels, J., Hillhouse, A., Wardwell, K., Chang, P. L., Cheverud, J. M., Lutz, C., Lu, L., Williams, R. W., & Dean, M. D. (2016). The genetic Basis of Baculum Size and Shape Variation in Mice. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 6(5), 1141–1151 pp. <https://doi.org/10.1534/g3.116.027888>
- Smitsen, P. J., & Rowe, K. C. (2018). Repeated Biome Transitions in the Evolution of Australian Rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 128(July), 182–191 pp. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.07.015>
- Sovová, J. (2009). Ontogenetický vývoj os penis a přítomnost os clitoridis u vybraných druhů hlodavců. Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity, Katedra zoologie. Diplomová práce. 34 pp.

Zima, J., Macholán, M. (2021). Systém a fylogeneze savců, první vydání,
Praha: Academia, 572 pp.

Internetové zdroje

<https://web.archive.org/web/20070317030114/http://nmnhgoph.si.edu/msw/about.html> (26. 10. 2023)

8. Seznam příloh

Příloha č. 1a: Detailněji zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Uromys* (Roycroft et al., 2022).

Příloha č. 1b: Detailněji zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Conilurus* (Roycroft et al., 2022).

Příloha č. 1c: Detailněji zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Pseudomys* division (Roycroft et al., 2022).

Příloha č. 1d: Detailněji zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Hydromys* division (Roycroft et al., 2022).

Příloha č. 1e: Detailněji zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Malomys*, *Coccymys* a *Pogonomys* (Roycroft et al., 2022).

Příloha č. 2: Seznam používaných kvalitativních a kvantitativních znaků v původním znění, společně s jejich českým překladem, užívaným v textu diplomové práce a číselným označení znaku.

Příloha č. 3 Kvalitativní znaky peniální morfologie novoguinejských hlodavců zkoumaných v této diplomové práci. Otazníky symbolizují stav, kdy nebylo možné konkrétní znak pozorovat, -> pak symbolizuje stav, kdy nebylo možné přesně skórovat stav znaku s tím, že červeně zbarvené číslo je ten stav znaku, ke kterému jsme se spíše přikláněli.

Příloha č. 4 (a-d): Kvantitativní znaky peniální morfologie novoguinejských hlodavců, zahrnující jak primárně měřitelné, tak sekundární vypočítané indexy.

Příloha č. 5: Počty lobulárních papil na ventrální a dorzální straně vnějšího a vnitřního kráteru vzorků penisů druhů zkoumaných v této diplomové práci.

Příloha č. 6: Matice použita k rekonstrukci fylogenetické analýzy.

Příloha č. 7: Tabulka k PCA analýze kvalitativních peniálních znaků. Hlavní osy podle eigenvalues jsou zvýrazněny žlutě. Červeně označené jsou pak silně korelované charakteristiky (korelace nad 60%).

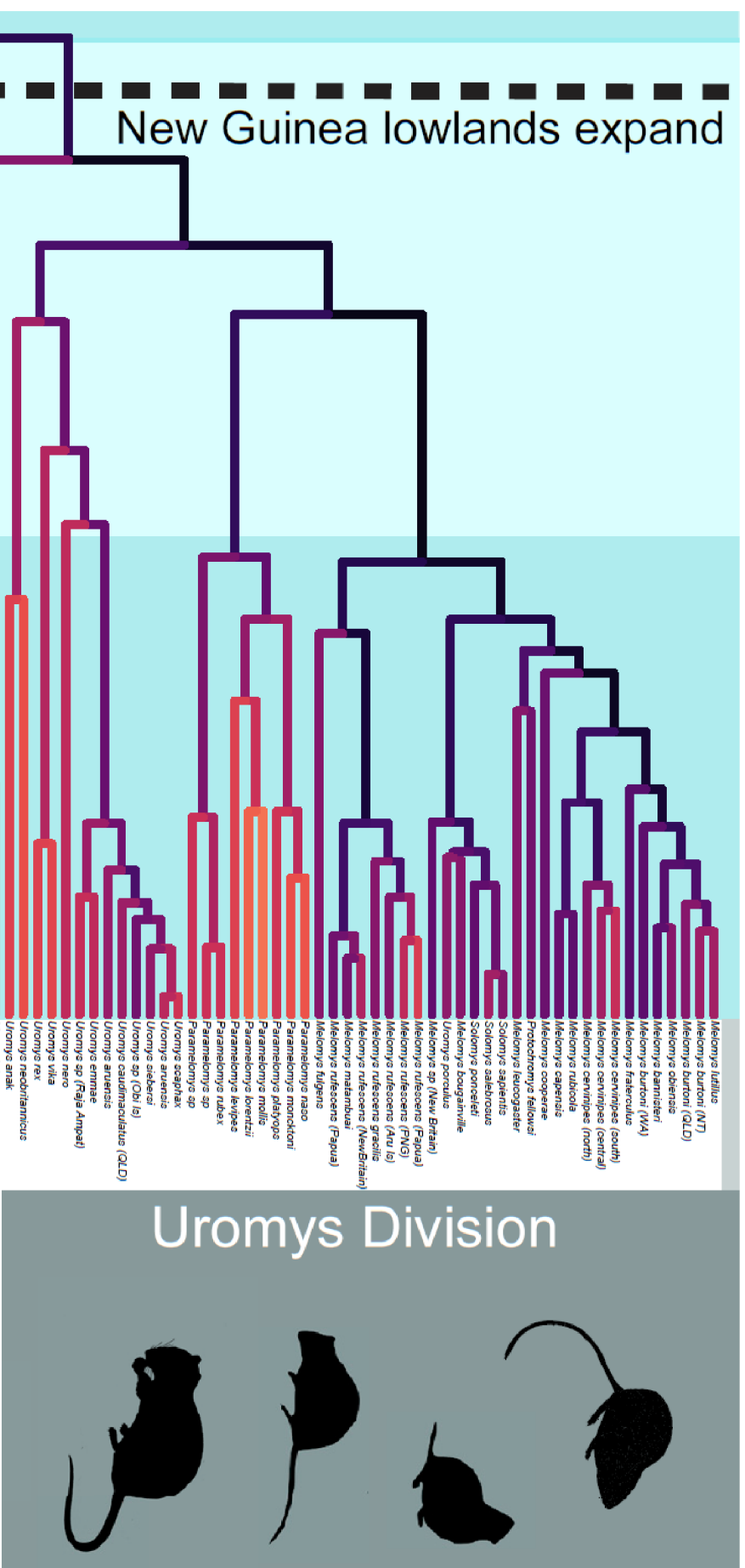
Příloha č. 8: Tabulka k PCA analýze kvalitativních bakulárních znaků. Hlavní osy podle eigenvalues jsou zvýrazněny žlutě. Červeně označené jsou pak silně korelované charakteristiky (korelace nad 60%).

Příloha č. 9: Tabulka k PCA analýze kvantitativních bakulárních znaků. Hlavní osy podle eigenvalues jsou zvýrazněny žlutě. Červeně označené jsou pak silně korelované charakteristiky (korelace nad 60%).

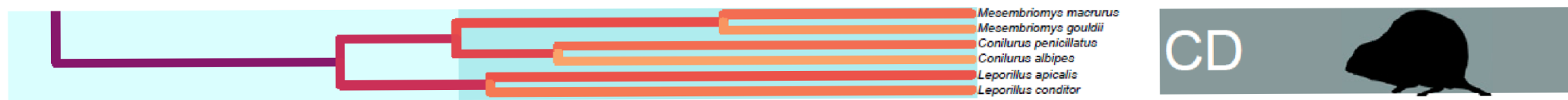
Příloha č. 10: Tabulka k PCA analýze počítaných indexů. Hlavní osy podle eigenvalues jsou zvýrazněny žlutě. Červeně označené jsou pak silně korelované charakteristiky (korelace nad 60%).

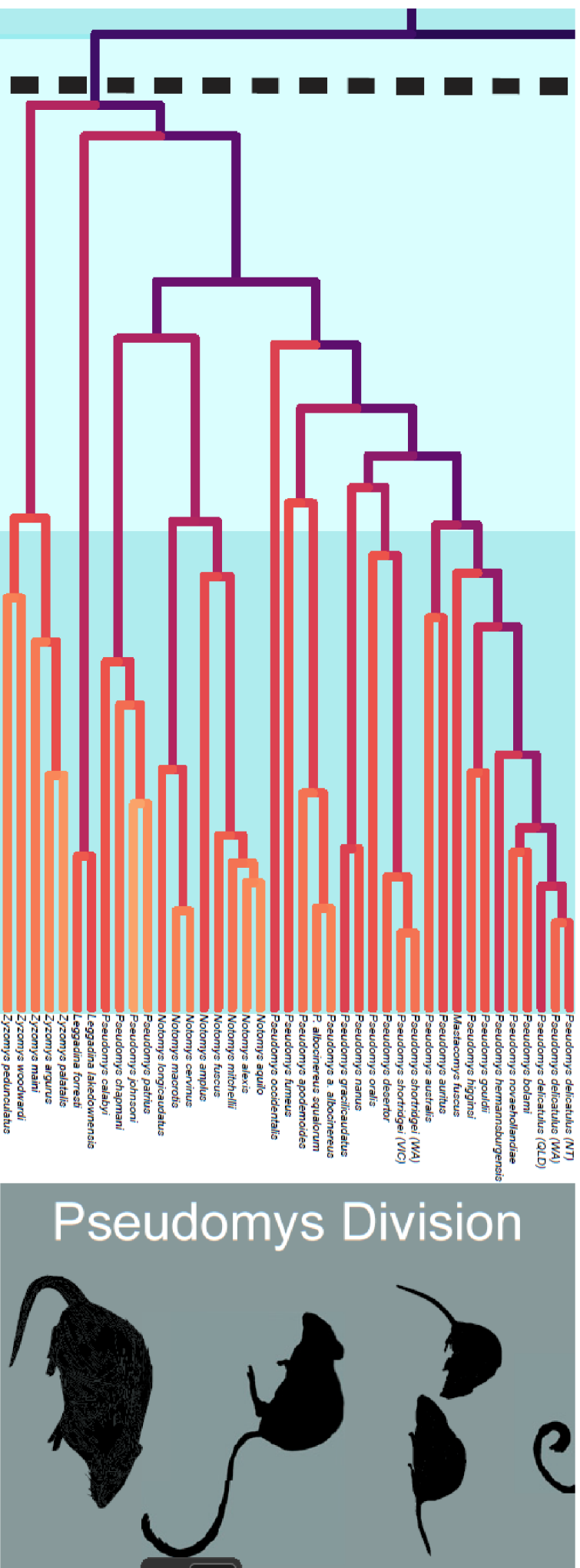
9. Přílohy

Příloha č. 1a: Detailnější zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Uromys* (Roycroft et al., 2022).



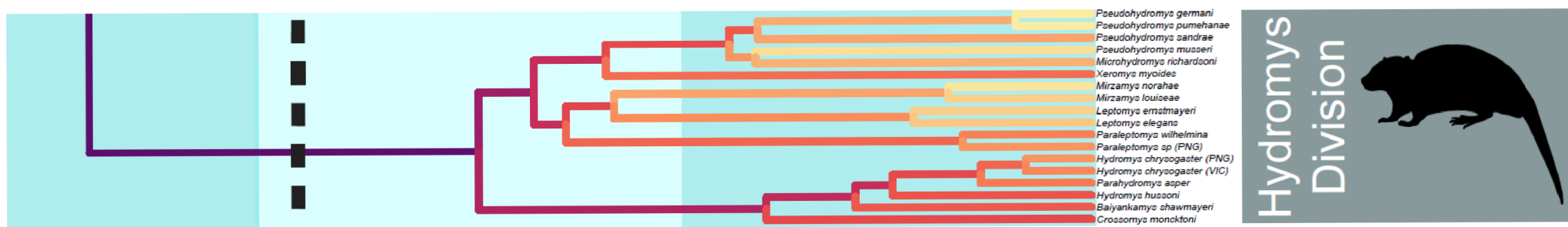
Příloha č. 1b: Detailněji zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Conilurus* (Roycroft et al., 2022).



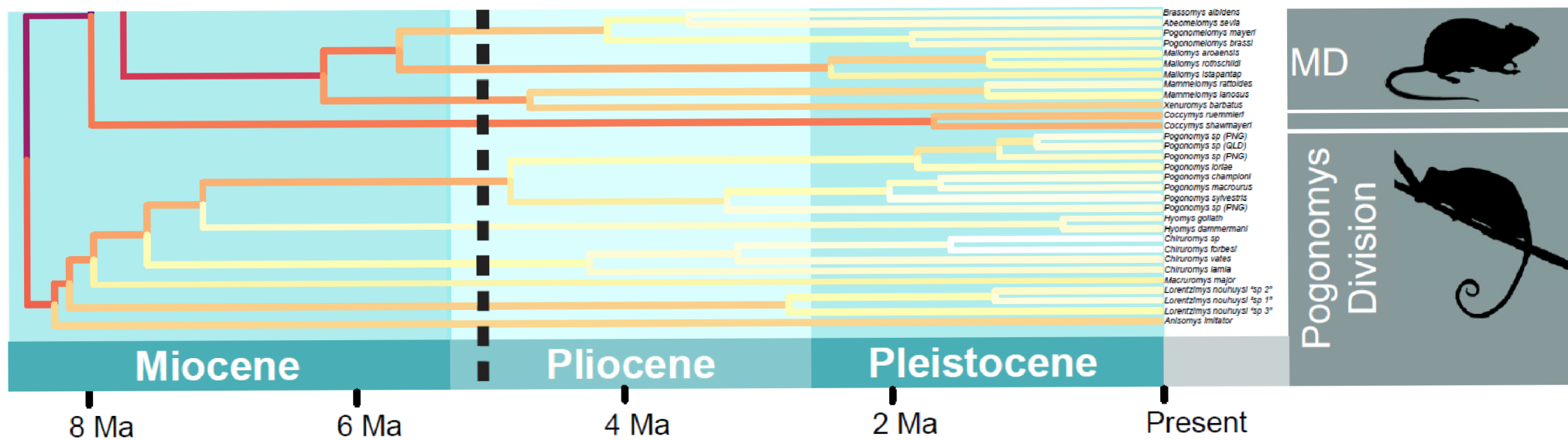


Příloha č. 1c: Detailnější zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Pseudomys* (Roycroft et al., 2022).

Příloha č. 1d: Detailněji zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Hydromys* (Roycroft et al., 2022).



Příloha č. 1e: Detailněji zobrazená časově kalibrovaná fylogeneze a míra diverzifikace napříč Sahulem spojená s orogenezí Nové Guineje pro Hydromyini – divize *Malomys*, *Coccymys* a *Pogonomys* (Roycroft et al., 2022).



Příloha č. 2: Seznam používaných kvalitativních a kvantitativních znaků v původním znění, společně s jejich českým překladem, užívaným v textu diplomové práce a číselným označení znaku.

Původní název znaku	Český překlad	Číselné označení znaku
Outer crater, dorsal notch	Vnější kráter, dorzální zářez	0
Outer crater, dorsal groove	Vnější kráter, dorzální rýha	1
Outer crater, lateral notches	Vnější kráter, laterální zářet	2
Outer crater, size of lateral grooves	Vnějš kráter, velikost laterálních rýh	3
Outer crater, location of lateral notches	Vnější kráter, místo výskytu laterálních zářezů	4
Outer crater, extent of rim papillae	Vnější kráter, rozsah papil na vnějším kráteru	5
Outer crater, inner wall papillae	Vnější kráter, vnitřní papily	6
Outer crater, distal extent of dorsal versus ventral parts	Vnější kráter, rozsah dorzální části oproti ventrální části	7
Inner crater, height relative to outer crater	Vnitřní kráter, výška oproti vnějšimu kráteru	8
Inner crater, thickness dorsally	Vnitřní kráter, tloušťka dorzálně	9
Inner crater, rim configuration	Vnitřní kráter, konfigurace lemu	10
Inner crater, fold over bac. mound	Vnitřní kráter, překryv bakulárního vrcholku	11

Inncer crater, depth of valley between craters	Vnitřní kráter, hloubka mezery mezi krátery	12
Dorsal papilla, presence	Dorzální papila, přítomnost	13
Dorsal papilla, height relative to bac. mound	Dorzální papila, výška k bakulárnímu vrcholku	14
Dorsal papilla, crater association	Dorzální papila, asociace ke kráterům	15
Urinary lappets, height relative to tip of distal bac.	Uretrální výběžky, výška ke špičce distálního bakula.	16
Urinary lappets, length terminal flap	Uretrální výběžky, délka terminálních výběžků	17
Bac. apparatus, height of bac. mound relative to craters	Bakulární aparát, výška bakulárního vrcholku ke kráterům	18
Bac. apparatus, direction of tip of lateral bac. processes	Bakulární aparát, směr špičky laterálních bakulárních výběžků	19
Bac. apparatus, height of lateral bac. processes relative to tip of distal element	Bakulární aparát, výška laterálních bakulárních výběžků ke špičce distálního bakula	20
Bac. apparatus, ventral keel on distal element	Bakulární aparát, ventrální kýl distálního bakula	21
Bac. apparatus, distal baculum	Bakulární aparát, distální bakulum	22
Bac. apparatus, notch in base of proximal baculum	Bakulární aparát, zářez v bázi proximálního bakula	23
Bac. apparatus, proximal base concave dorsally	Bakulární aparát, konkávnost báze proximálního bakula dorzálně	24

Bac. apparatus, proximal shaft concave dorsally	Bakulární aparát, konkávnost osy proximálního bakula dorzálně	25
Bac. apparatus, proximal shaft widening to base	Bakulární aparát, proximální osa rozšiřující se do báze bakula	26
Bac. apparatus, proximal shaft bowed ventrally	Bakulární aparát, proximální osa ventrálně zahnutá	27
Blood sinuses, accesory sinus with urinary lappets	Krevní siný, připojení krevních sinů k urethrálním výběžkům	28
Blood sinuses, main sinus primarily associated with	Krevní siný, hlavní sinus je primárně asociován s	29
Number of inner papillae	Počet vnitřních papil	30
Number of all papillae	Počet všech papil	31
Number of all papillae (alternative scoring)	Počet všech papil (alternativní skórování)	32
Index of robustnes	Index robustnosti	33
Slenderness of proximal baculum	Štíhlost proximálního bakula	34
Roundness of proximal bacular base	Kulatost báze proximálního bakula	35
Roundness of proximal bacular base (alternative scoring)	Kulatost báze proximálního bakula (alternativní skórování)	36
Robustness of distal baculum	Robustnost distálního bakula	37

Robustness of distal baculum (alternative scoring)	Robustnost distálního bakula (alternativní skórování)	38
Percent distal bacular length	Procentuální část délky distálního bakula	39
Percent distal bacular length (alternative scoring)	Procentuální část délky distálního bakula (alternativní skórování)	40
Proximal bacular length/BL	Délka proximálního bakula/délka těla	41
Proximal bacular length/BL (alternative scoring)	Délka proximálního bakula/délka těla (alternativní skórování)	42
Bacular apparatus length/BL	Délka bakulárního aparátu/délka těla	43
Bacular apparatus length/BL (alternative scoring)	Délka bakulárního aparátu/délka těla (alternativní skórování)	44

Příloha č. 3: Kvalitativní znaky peniální morfologie novoguinejských hlodavců zkoumaných v této diplomové práci. Otazníky symbolizují stav, kdy nebylo možné konkrétní znak pozorovat, -> pak symbolizuje stav, kdy nebylo možné přesně skórovat stav znaku s tím, že červeně zbarvené číslo je ten stav znaku, ke kterému jsme se spíše přikláněli.

Taxa	ID	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Anisomys imitator</i>	FR1200_043	4	3	3	2-	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	3	1	3	3	1	1	3	3	2,5	2	4	2	2	1	2
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_035	2	2	2	2	2	3	2	2	3	2	1	1	2	1	1	3	1	1	3	1	1	3	3	3	2	4	1,5	2	1	2
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_036	4	3	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	3	1	3	3	1	1	3	3	3	2	4	2	2	1	2
<i>Rattus exulans</i>	Bai_003	3	3	1	1	1	2	2	1	3	3	2	2,5	2	3	2,5	1	1	3	3	1	1	4	1	3	2	4	2	3	1	1
<i>Rattus exulans</i>	MW1700_003	2	3	2	1	1	4	2	2	1,5	2,5	1-	2	2	3	0	0	1	3	1,5	1	1	4	1	3	2	4	2	3	1	1
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_014	2	3	1	1,5	1	4	2	1	2	2,5	2	2-	2	3	0	0	1	3	1	1	1	4	1	3	2	4	2	3	1	1
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_015	2	2	2	1	1	4	2	1	3	2,5	2	3	2	3	0	0	1	3	3	1	1	4	2,5	3	2	4	1	3	1	1
<i>Rattus steini</i>	FR1200_041	3-	3	2	2	1	4	2	2	3	2	2-	3	1	1	1	3	1	3	3	1	2	2	2	3	2	3	1	3	1	1
<i>Rattus steini</i>	MW1700_066	2,5	3	2	1	1	4	2	2	3	2	2-	2	2	1	1	3	1	3	3	1	2	2	1	3	2	3	1	3	1	1
<i>Rattus steini</i>	MW2200_012	2	2	1	1	1	4	2	2	2	2	2	3	2	1	1	3	1	3	1	1	2	2	1	3	2	3	1,5	3	1	1
<i>Rattus steiny</i>	MW2200_147	2,5	3	2	1-	1	3	2	2,5	2	2	2	3	2	1	2	3	1	3	1	1	2	2	1	3	2	3	1	3	1	1
<i>Rattus steini</i>	FR200_012	3,5	3	2	2	1	2	2	2	3	2	2	2	1	1	1	3	1	3	3	1	1	2	3	3	2	4	1,5	3	1	1
<i>Rattus steini</i>	FR1200_032	2	3	2	2	1	4	2	2	2-	2	2-	3	1	1	3	3	1	3	1	1	1	2	2	3	2	4	1	3	1	1
<i>Lorentzimys sp (FR2200)</i>	FR2200_012	2	2	3	3	3	2	2	3	2	1	3	3	1,5	1	1	1	1	2,5	3	1	2	4	3	3	1	3	2	2	2,5	2
<i>Lorentzimys sp (LOW)</i>	MW700_052	2	2	3	3	3	2	2	2	3	1	3	3	1,5	1	1	1	1	3	3	1	2	4	3	3	1	3	1,5	2,5	2,5	2

<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_050	4	3	3	3	3	2	2	3	2	1	3	3	1,5	1	1	1	1	3	3	1	2	4	3	3	1	3	1,5	2,5	2,5	2	2
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_144	2	2	2- >3	3	3	2	2	1,5	2	1	3	3	1,5	1	1	1	1	2	3	1	2	4	3	3	1	3	2	2,5	2,5	2	2
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_031	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_042	2	2	3	3	3	2	2	3	2	1	3	3	1,5	1	1	1	3	2	3	1	2	4	3	3	1	3	2	2	2,5	2	
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_054	2	2	3	3	3	2	2	1,5	2	1	3	3	1,5	1	1	1	1	2,5	3	1	2	4	3	3	1	3	2	2	2,5	2	
<i>Mallomys istapantap</i>	MW3200_074	2	3	3	2	2	2	2	3	2	2	1,5	2	3	2	1	1	1	3	3	1,5	1	2,5	2,5	3	1	2	2	2,5	1	2	
<i>Mallomys istapantap</i>	MW3700_046	2	3	3	2	2	2	2	3	2	1,5	2,5	2	2,5	2	1	1	1	3	3	1,5	1	2,5	2,5	3	1	2	2	2,5	1	2	
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW2700_122	1	1	3	1	2	4	2	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	2	2	1	1	1	3	3	1	1	1	1	1	1	2?
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3200_001	2	1	2	1	2	3	2	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	2	2	1	1	1	3	3	1	1	1	1	1	1	2?
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3700_026	2	1	3	1	2	4	2	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	2	2	1	1	1	3	3	1	1	1	1	1	1	2?

Příloha č. 4a: Kvantitativní znaky peniální morfologie novoguinejských hlodavců, zahrnující jak primárně měřitelné, tak sekundární vypočítané indexy.

Taxa	ID	Proximal baculum length	Lateral width of base*	Lateral width mid-shaft*	Dorso-ventral height of base*
<i>Anisomys imitator</i>	FR1200_043	8,60	3,35	1,15	1,75
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_035	3,25	1,50	0,40	0,45
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_036	7,60	3,00	1,25	1,60
<i>Rattus exulans</i>	Bai_003	3,30	1,30	0,40	0,90
<i>Rattus exulans</i>	MW1700_003	3,45	1,55	0,40	0,90
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_014	3,45	1,70	0,45	0,90
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_015	3,35	1,20	0,35	0,70
<i>Rattus steini</i>	FR1200_041	4,35	1,75	0,35	0,70
<i>Rattus steini</i>	MW1700_066	4,30	1,95	0,50	0,80
<i>Rattus steini</i>	MW2200_012	3,70	1,80	0,60	0,85
<i>Rattus steiny</i>	MW2200_147	3,80	1,75	0,50	0,85
<i>Rattus steini</i>	FR200_012	3,90	1,60	0,45	0,85
<i>Rattus steini</i>	FR1200_032	4,05	2,05	0,65	1,05
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_012	3,45	1,40	0,35	0,40
<i>Lorentzimys</i> sp (LOW)	MW700_052	3,45	1,40	0,45	0,45
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_050	3,20	1,80	0,50	0,45
<i>Lorentzimys</i> sp MW2200	MW2200_144	3,10	0,95	0,30	0,35
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_031	no data	no data	no data	no data
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_042	2,30	0,45	0,25	0,25
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_054	2,95	1,35	0,35	0,45
<i>Mallomys istapantap</i>	MW3200_074	9,75	5,35	1,35	2,60

<i>Mallomys istapantap</i>	MW3700_046	9,70	4,95	1,10	1,95
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW2700_122	5,00	2,95	2,20	1,10
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3200_001	5,55	3,40	2,45	1,45
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3700_026	3,15	1,80	1,10	0,75

*proximal baculum

Příloha č. 4b: Kvantitativní znaky peniální morfologie novoguinejských hlodavců, zahrnující jak primárně měřitelné, tak sekundární vypočítané indexy.

Taxa	ID	Distal baculum length	Lateral width of base**	Proximal and distal bacula length	Bacular apparatus length
<i>Anisomys imitator</i>	FR1200_043	2,00	1,10	10,60	11,65
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_035	1,80	0,55	5,05	5,70
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_036	2,55	1,35	10,15	12,75
<i>Rattus exulans</i>	Bai_003	1,80	0,55	5,10	5,65
<i>Rattus exulans</i>	MW1700_003	1,85	0,80	5,30	5,90
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_014	1,90	0,60	5,35	5,90
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_015	1,75	0,50	5,10	5,90
<i>Rattus steini</i>	FR1200_041	1,45	0,50	5,80	6,40
<i>Rattus steini</i>	MW1700_066	2,35	0,90	6,65	7,40
<i>Rattus steini</i>	MW2200_012	2,00	0,85	5,70	7,00
<i>Rattus steiny</i>	MW2200_147	1,75	0,75	5,55	6,70
<i>Rattus steini</i>	FR200_012	1,50	0,60	5,40	6,15
<i>Rattus steini</i>	FR1200_032	1,90	0,70	5,95	6,65
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_012	1,00	0,45	4,45	5,40
<i>Lorentzimys</i> sp (LOW)	MW700_052	1,05	0,55	4,50	5,25
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_050	1,20	0,70	4,40	4,75
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_144	1,30	0,35	4,40	5,15
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_031	no data	no data	no data	3,54
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_042	0,70	0,20	3,00	3,50
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_054	1,30	0,30	4,25	5,10
<i>Mallomys istapantap</i>	MW3200_074	4,60	1,80	11,55	17,65

<i>Mallomys istapantap</i>	MW3700_046	3,35	1,44	15,05	16,95
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW2700_122	2,05	1,45	7,05	7,75
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3200_001	1,85	1,35	7,40	8,00
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3700_026	0,80	0,55	3,95	4,70

**distal baculum

Příloha č. 4c: Kvantitativní znaky peniální morfologie novoguinejských hlodavců, zahrnující jak primárně měřitelné, tak sekundární vypočítané indexy.

Taxa	ID	Index of robustness*	Slenderness of proximal baculum	Roundness of prox bacular base	Robustness of distal baculum
<i>Anisomys imitator</i>	FR1200_043	59,30	7,48	0,52	0,55
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_035	60,00	8,13	0,30	0,31
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_036	60,53	6,08	0,53	0,53
<i>Rattus exulans</i>	Bai_003	66,67	8,25	0,69	0,31
<i>Rattus exulans</i>	MW1700_003	71,01	8,63	0,58	0,43
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_014	75,36	7,67	0,53	0,32
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_015	56,72	9,57	0,58	0,29
<i>Rattus steini</i>	FR1200_041	56,32	12,43	0,40	0,34
<i>Rattus steini</i>	MW1700_066	63,95	8,60	0,41	0,38
<i>Rattus steini</i>	MW2200_012	71,62	6,17	0,47	0,43
<i>Rattus steiny</i>	MW2200_147	68,42	7,60	0,49	0,43
<i>Rattus steini</i>	FR200_012	62,82	8,67	0,53	0,4
<i>Rattus steini</i>	FR1200_032	76,54	6,23	0,51	0,37
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_012	52,17	9,86	0,29	0,45
<i>Lorentzimys</i> sp (LOW)	MW700_052	53,62	7,67	0,32	0,52
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_050	70,31	6,40	0,25	0,58
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_144	41,94	10,33	0,37	0,27
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_031	no data	no data	no data	no data
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_042	30,43	9,20	0,56	0,29
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_054	61,02	8,43	0,33	0,23
<i>Mallomys istapantap</i>	MW3200_074	81,54	7,22	0,49	0,39

<i>Mallomys istapantap</i>	MW3700_046	71,13	8,82	0,39	0,43
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW2700_122	81,00	2,27	0,37	0,71
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3200_001	87,39	2,27	0,43	0,73
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3700_026	80,95	2,86	0,42	0,69

Příloha č. 4d: Kvantitativní znaky peniální morfologie novoguinejských hlodavců, zahrnující jak primárně měřitelné, tak sekundární vypočítané indexy.

Taxa	ID	Percent distal bacular length	Proximal bacular length/BL	Bacular apparatus length/BL	BL
<i>Anisomys imitator</i>	FR1200_043	18,87	3,09	4,19	278,00
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_035	35,64	1,25	2,19	260,00
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_036	25,12	2,62	4,40	290,00
<i>Rattus exulans</i>	Bai_003	35,29	2,90	4,96	113,80
<i>Rattus exulans</i>	MW1700_003	34,91	3,16	5,40	109,20
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_014	35,51	2,62	4,48	131,60
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_015	34,31	2,14	3,77	156,60
<i>Rattus steini</i>	FR1200_041	25,00	2,53	3,72	172,00
<i>Rattus steini</i>	MW1700_066	35,34	2,74	4,72	156,90
<i>Rattus steini</i>	MW2200_012	35,09	2,36	4,47	156,60
<i>Rattus steiny</i>	MW2200_147	31,53	2,85	5,03	133,10
<i>Rattus steini</i>	FR200_012	27,78	2,17	3,42	180
<i>Rattus steini</i>	FR1200_032	31,93	2,40	3,93	169,00
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_012	22,47	5,47	8,56	63,10
<i>Lorentzimys</i> sp (LOW)	MW700_052	23,33	4,79	7,28	72,10
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_050	27,27	4,49	6,66	71,30
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_144	29,55	4,42	7,35	70,10
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_031	no data	no data	6,14	57,70
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_042	23,33	3,92	5,96	58,70
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_054	30,59	3,73	6,46	79,00
<i>Mallomys istapantap</i>	MW3200_074	39,83	2,31	4,18	422,00

<i>Mallomys istapantap</i>	MW3700_046	22,26	2,34	4,08	415,00
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW2700_122	29,08	5,18	8,03	96,50
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3200_001	25,00	6,57	9,47	84,50
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3700_026	20,25	3,25	4,85	97,00

Příloha č. 5: Počty lobulárních a dentikulárních papil na ventrální a dorzální straně vnějšího a vnitřního kráteru vzorků penisů druhů zkoumaných v této diplomové práci.

Taxa	ID	Dorsally*	Ventrally*	Total*	Dorsally**	Ventrally**	Total**	Inner papillae	Total all papillae
<i>Anisomys imitator</i>	FR1200_043	6	12	18	0	0	0	0	18
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_035	5	0	5	0	0	0	0	5
<i>Anisomys imitator</i>	FR2200_036	14	10	24	0	0	0	0	24
<i>Rattus exulans</i>	Bai_003	5	0	5	0	0	0	0	5
<i>Rattus exulans</i>	MW1700_003	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rattus exulans</i>	MW2200_015	2	1	3	0	0	0	0	3
<i>Rattus steini</i>	FR1200_041	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rattus steini</i>	MW1700_066	2	2	4	0	0	0	0	4
<i>Rattus steini</i>	MW2200_012	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rattus steiny</i>	MW2200_147	3	8	11	0	0	0	0	11
<i>Rattus steini</i>	FR200_012	5	9	14	0	0	0	0	14
<i>Rattus steini</i>	FR1200_032	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_012	6	1	7	0	0	0	0	7
<i>Lorentzimys</i> sp (LOW)	MW700_052	7	4	11	0	0	0	0	11
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_050	6	6	12	0	0	0	0	12
<i>Lorentzimys</i> sp (MW2200)	MW2200_144	4	4	8	0	0	0	0	8
<i>Lorentzimys</i> sp (FR2200)	FR2200_031	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_042	4	2	6	0	0	0	0	6
<i>Lorentzimys</i> sp (highMW)	MW2700_054	6	4	10	0	0	0	0	10
<i>Mallomys istapantap</i>	MW3200_074	13	0	13	0	0	0	0	13

<i>Mallomys istapantap</i>	(MW3700_046	11	2	13	0	0	0	0	13
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW2700_122	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3200_001	4	0	4	0	0	0	0	4
<i>Coccymys shawmayeri</i>	MW3700_026	0	0	0	0	0	0	0	0

*Lobulate papillae

**Denticulate papillae

Příloha č. 6: Matice použita k rekonstrukci fylogenetické analýzy.

xread

"45 51

outgroup_Arvicolinae_Microtus_californicus 4333312212131121122121132222??0534?313211????

Lorentzimys_nouhuysi_sp_low_MW700_052 223332223133[12]1111331243313[12][23][23]2043111132103142

Lorentzimys_nouhuysi_FR2200_012 223332232133[12]1111[23]3124331322[23]2032120021103142

Macruromys_major 433332221231213122112333222234032111121111111

Hyomys_goliath 43333122321213002[12]212112[12]22232043121142211000

Pogonomys_macrourus 2233312212[12]2330013213233222231043212100212131

Pogonomys_sylvestris 223331221212330013213233222231032????????????

Coccymys_ruemleri 32222122123221313[12]112223121132043301142103132

Mallomys_rothschildi 43[23]33222122232311221223322222021213111211011

Mallomys_aroaensis 42[23]33222122232311221223322222021213111211011

Pogonomelomys_mayeri 33333122121[23][23]30021212232122232032213111211011

Crossomys_moncktoni	12333412113123001121142322222111423100312142
Baiyankamys_habbema	[12]1222112[12]23131212221233322222132412111212132
Parahydromys_asper	2?3????2121333??1323123322222??412111212021
Hydromys_chrysogaster	11222112123131311211123322222132412111311021
Paraleptomys_wilhelmini	23322221213113122111[23]3222231111412111210011
Leptomys_ernstmayri	32223121221213122112[23]331423[23]2243222111212121
Pseudohydromys_ellermani	22222121222113133112133222231232221121213131
Pseudohydromys_fuscus	2233321212213122121122332222232321121213131
Zyzomys_woodwardi	3333312[12]2221[23]113122212332432[23]1032??00212121
Zyzomys_argurus	232331221[12]113113222111333432[23]1032?1??21212121
Leggadina_forresti_lakedownensis	[234][23]33312[23][123]3[23]2211[12]22[23]31133142211032114211212131
Notomys_cervinus	43[23]3322[23]21132112[23]1312133233231032122132003131
Pseudomys_fumeus	1233321222311[12]223[12][12]1333243211032114221213132
Pseudomys_apodemoides	2[23]3[23][123]42231131113[23]33[12][12]1331[34][23]?11000011142003121

Pseudomys_albocinereus	433333212[12]231112332[12]113334[23]311032124221103121
Pseudomys_nanus	[12]121212212[12]3212[23]12[23]12433343[23]21043?1??42212221
Pseudomys_shotridgei	22222223223230323331133342311032314221211000
Pseudomys_australis	2?[23]??1221221[23]11[23]13[23]2[12]431242221032?2??21212131
Mastacomys_fuscus	22222122121[12]211223[23]3[12]33[12]242222032?1??11212021
Pseudomys_higginsi	2333312[23]1222[23]113122214313333[23]3032?1??21212121
Pseudomys_gouldii	2321212[12]12[23]2[23]11[23]13311432343222032?2??32212121
Leggadina_hermannsburgensis	4333332[23]3311[12]223223[12]1133[12]422[123]1000223121212131
Leggadina_delicatula	43333423331211133[23]32[12]133??3?1[12]021024211112111
Leporillus_conditor	1221212113312113[23]2222131143321032?1??42211000
Conilurus_albipes	132121211223211323[23]31131343321032?1??11311000
Conilurus_penicillatus	22[23]221211222211323[23]32232243323032212132212121
Mesembriomys_gouldii	[12]1[23]221211222113322232231143322032311121211011
Uromys_caudimaculatus	22333122123133003111223[12]122231043312100211111

Paramelomys_platyops 223331221[23]33223122[12]11133232212032212111311111

Melomys_rufescens 2233312212[23]3211223[12]31131223212032311111211021

Rattus_rattus 2211142[23][12]22313[23]1231[12]1[12]13241311000313111311011

Rattus_norvegicus 32221423?222122123111113242311000213111210000

Rattus_niobe [23]322142322[12]3112123113323231311000313121212021

Rattus_steini [234][23][12][12]1[234]2[23][23]2[23][23][12]1[123][13][12]3[13]1[12]2[123]32[34][12]3110[024][013][123][12][1234][12][12]1[12][01]1[01][01][01]

Rattus_exulans [23][23][12][12]1[24]2[123][123][23][12][23]23[023][01][12]3[123]114[123]324[12]3110[012][01][123][12][34][12][12][01]21[12]0[012][01]

Anisomys_imitator [24][23][23]22[13]2[23][123][23][123]1[23]11[13][12][13][13]1133[23]24[12]2120[245][13][12][12][023][01][03][12][012][01][012][02][012][01]

Lorentzimys_nouhuysi_MW2200 [24][23]33322[123]2133[12]1111[23]31243313[12][23][23]20[34][23][02][12][01][01][03][02]1131[34]2

Lorentzimys_nouhuysi_MW2700_ 2233322[123]2133[12]111[13][23]3124331322[23]2032[02]2[13]1001[01]21[23]1

Coccyms_shawmayeri [12]1[23]12[34]2112112121122111331111120[02][01]40[12]142[01][01][23][013][14][12]

Mallomys_istapantap_ 23322232[12][123]2[23]211133[12]1[23][23]3122[23]12043[34][12][12]1[12]1[12][01]1[01]1[01]

;

cc + 0.44;

proc /;

optcode u 0.44;

#

\$

;

cn {0 outer_crater_dorsal_notch / conspicuous small doubtful absent;

{1 outer_crater_dorsal_groove / large small absent;

{2 outer_crater_lateral_notches / large small absent;

{3 outer_crater_size_of_lateral_grooves / large small absent;

{4 outer_crater_location_of_lateral_notches / mid-lateral closer_to_mid-dorsal absent;

{5 outer_crater_extent_of_rim_papillae / completely_papillate partially_papillate dentate_or_irregular no_papillae;

{6 outer_crater_inner_wall_papillae / present absent;

{7 outer_crater_distal_extent_of_dorsal_versus_ventral_parts / clearly_highest_dorsally slightly_higher_dorsally subequal_or_higher_ventrally;

{8 inner_crater_height_relative_to_outer_crater / lower equal higher;

{9 inner_crater_thickness_dorsally / filamentous moderate thick;

{10 inner_crater_rim_configuration / nearly_smooth irregular dissected;

{11 inner_crater_folds_over_bacular_mound / completely partially not_at_all;

{12 inner_crater_depth_of_valley_between_craters / shallow moderate deep;

{13 dorsal_papilla_presence / present imbedded_in_outer_crater_wall absent;

{14 dorsal_papilla_height_relative_to_bacular_mound absent shorter subequal taller;

{15 dorsal_papilla_crater_association absent outer neither inner;

{16 urinary_lappets_height_relative_to_tip_of_distal_baculum / less_than_midway more_than_half_way_but_not_taller_than equal_to_or_taller_than;

{17 urinary_lappets_length_terminal_flap / elongate moderate short;

{18 bacular_apparatus_height_of_bacular_mound_relative_to_craters / below_both above_inner_below_outer above_outer;

{19 bacular_apparatus_direction_of_tip_of_lateral_bacular_processes / distal lateral_or_intermediate ventral;

{20 bacular_apparatus_height_of_lateral_bacular_processes_relative_to_tip_of_distal_element / lower subequal higher;

{21 bacular_apparatus_ventral_keel_on_distal_element / absent moderate sharp prominent_with_flattened_surface;

{22 bacular_apparatus_distal_baculum / bone calcified_cartilage cartilage;

{23 bacular_apparatus_notch_in_base_of_proximal_baculum / strong weak absent;

{24 bacular_apparatus_proximal_base_concave_dorsally / markedly weakly not;

{25 bacular_apparatus_proximal_shaft_concave_dorsally / markedly moderately weakly not;

{26 bacular_apparatus_proximl_shaft_widening_to_base / abruptly moderately gradually;

{27 bacular_apparatus_proximal_shaft_bowed_ventrally / strongly weakly not;

{28 blood_sinuses_accesory_sinus_with_urinary_lappets / absent present_but_not_extedind_into_lappet extending_into_lappet;

{29 blood_sinuses_main_sinus_primarily_associated_with / inner_crater between_craters both_craters outer_crater;

{30 number_of_inner_papillae 0 1-2 2,1-4,5;

{31 number_of_all_papillae 0 1-2,5 2,6-5 5,1-10 10,1-15 15,1-_and_more;

{32 number_of_all_papillae 0 1-5 5,1-10 10.1--and_more;

{33 index_of_robustness_(of_baculum) less_than_50 51-60 61-70 71-80 81_and_more;

{34 slenderness_of_proximal_baculum 1-4 4,1-8 8,1-and_more;

{35 roundness_of_proximal_bacular_base 0,2-0,3 0,31-0,4 0,41-0,5 0,51-0,6 0,61_and_more;

{36 roundness_of_proximal_bacular_base 0,2-0,3 0,31-0,6 0,61_and_more;

{37 robustness_of_distal_baculum 0-0,3 0,31-0,4 0,41-0,5 0,51-0,6 0,61_and_more;

{38 robustness_of_distal_baculum 0-0,3 0,3-0,5 0,51_and_more;

{39 percent_distal_bacular_length 0-20 21-30 31-40 41-60;

{40 percent_distal_bacular_length 0-25 26_and_more;

{41 proximal_bacular_length/BL 1-2 2,1-3 3,1-4 4,1_and_more;

{42 proximal_bacular_length/BL 1-3,25 3,26_and_more;

{43 bacular_apparatus_length/BL 1-4 4,1-5 5,1-6 6,1-7 7_and_more;

{44 bacular_apparatus_length/BL 1-4 4,1-6,5 6,6_and_more;

;

Příloha č. 7: Tabulka k PCA analýze kvalitativních peniálních znaků. Halvní osy podle eigenvalues jsou zvýrazněny žlutě. Červeně označené jsou pak silně korelované charakteristiky (korelace nad 60%).

Variable	Factor coordinates of the variables, based on correlations (statistika_PNG_rodents)							
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8
OC dorsal notch	#####	#####	#####	#####	#####	0,053792	0,079648	0,265368
OC dorsal groove	0,306349	#####	#####	0,063021	#####	#####	0,297223	0,287292
OC lateral notches	#####	#####	0,270626	0,078277	0,202415	0,244436	0,012499	0,027734
OC lat_groove size	#####	#####	0,168363	0,363701	#####	#####	0,088039	0,119872
OC lat_notch location	#####	#####	0,292215	0,140105	0,094373	0,163615	#####	0,059771
OC rim papillae	0,724769	0,406676	0,048629	0,224325	0,074250	0,240115	0,097721	0,159721
OC inner_wall papillae	0,396589	#####	0,279761	0,140655	#####	0,227103	#####	#####
OC dorsal extension	#####	#####	#####	0,463298	#####	#####	0,217056	#####
IC rel_height	0,548883	#####	#####	0,088030	0,144674	#####	0,164614	0,391632
IC thickness_dors	0,396879	0,199371	#####	#####	#####	#####	#####	#####
IC rim configuration	#####	#####	#####	0,434982	0,183096	#####	0,146223	#####
IC folds over bac_mound	0,350063	#####	0,191736	0,707990	#####	#####	#####	#####
DP rel_height	#####	0,411959	#####	0,225014	#####	0,064348	#####	#####
DP presence	0,135482	0,007145	0,712373	#####	#####	#####	0,119297	0,085232
IC depth between craters	#####	0,046636	0,262795	#####	0,109785	#####	0,331100	#####
DP crater association	0,334100	#####	#####	0,016297	0,306450	0,067337	0,062393	0,034579
UL rel_height	#####	0,176104	#####	0,216728	#####	#####	#####	#####
UL flap length	0,522357	#####	#####	0,106746	0,056334	#####	0,458017	#####
BS within lappets	#####	0,042733	0,206532	0,283867	#####	#####	#####	0,242683
BS crater association	#####	#####	#####	#####	#####	0,615257	0,050098	#####
PAP LOB dorsally	#####	#####	0,060040	#####	0,164332	#####	0,157154	0,049604
PAP LOB ventrally	#####	#####	#####	#####	0,006084	#####	#####	#####
PAP LOB total	#####	#####	#####	#####	0,100102	#####	#####	#####
PAP DENT dorsally	#####	0,033380	#####	0,117020	#####	0,585454	0,337592	#####
PAP DENT ventrally	#####	0,570460	#####	#####	0,073509	#####	0,203864	0,054822
PAP DENT total	#####	0,527507	#####	#####	#####	#####	0,357612	#####
PAP inner	#####	0,646144	#####	#####	0,139070	#####	0,038932	0,351990
PAP total	#####	#####	#####	#####	0,025333	#####	0,033165	0,055866

Příloha č. 8: Tabulka k PCA analýze kvalitativních bakulárních znaků. Hlavní osy podle eigenvalues jsou zvýrazněny žlutě. Červeně označené jsou pak silně korelované charakteristiky (korelace nad 60%).

Variable	Factor coordinates of the variables, based on correlations (statistika_PNG_rodents)								
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9
BAC lat_processes direction	#####	0,322937	#####	#####	0,302444	#####	0,190066	#####	0,070982
BAC lat_processes rel_height	0,374367	0,058047	0,690222	#####	#####	#####	0,012154	#####	0,156653
BAC vent_keel	0,043317	#####	0,614126	0,534193	0,211926	0,249326	0,116762	#####	0,023107
BAC dist_element makeup	#####	0,714351	0,204775	0,412826	0,016439	#####	0,251749	0,160264	#####
BAC notch_base	0,627932	#####	#####	0,309417	#####	#####	#####	#####	#####
BAC prox_base concavity	#####	#####	#####	0,161737	#####	0,082710	0,268485	#####	0,078196
BAC prox_shaft concavity	#####	#####	#####	0,164373	0,247908	#####	#####	0,183836	0,262501
BAC prox_shaft shape	#####	0,269870	0,207209	0,187682	#####	#####	#####	#####	#####
BAC prox_shaft bowing	#####	#####	0,191558	#####	0,055213	#####	0,086149	0,052656	#####

Příloha č. 9: Tabulka k PCA analýze kvantitativních bakulárních znaků. Hlavní osy podle eigenvalues jsou zvýrazněny žlutě. Červeně označené jsou pak silně korelované charakteristiky (korelace nad 60%).

Variable	Factor coordinates of the variables, based on correlations (statistika_PNG_rodents)							
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8
PROX_BAC length	#####	0,028251	0,217576	0,191661	0,011635	0,064841	0,037455	#####
PROX_BAC lat_width of base	#####	#####	0,115454	#####	#####	#####	#####	#####
PROX_BAC lat_width mid_shaft	#####	#####	#####	#####	#####	0,043128	0,008225	0,004205
PROX_BAC dors_ventr_height of base	#####	0,083021	0,103531	#####	0,215328	0,053892	#####	0,009831
DIST_BAC length	#####	0,316394	#####	#####	#####	0,024672	0,028713	#####
DIST_BAC lat_width of base	#####	#####	#####	0,211398	0,132955	#####	#####	0,009780
PROX_DIST_BAC length	#####	0,138375	0,059530	0,082437	#####	0,055898	#####	0,022303
bacular apparatus length	#####	0,139755	0,125455	0,066256	#####	#####	0,065432	0,085278

Příloha č. 10: Tabulka k PCA analýze počítaných indexů. Hlavní osy podle eigenvalues jsou zvýrazněny žlutě. Červeně označené jsou pak silně korelované charakteristiky (korelace nad 60%).

Variable	Factor coordinates of the variables, based on correlations (statistika_PNG_rc						
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7
PROX_BAC robustness	0,420047	0,797903	#####	0,221397	0,294992	#####	#####
PROX_BAC slenderness	#####	#####	#####	0,378424	0,346987	0,046777	0,009391
PROX_BAC roundness of base	0,344453	0,263238	#####	0,860365	#####	0,225336	0,010294
DIST_BAC robustness	#####	0,356457	0,710488	#####	0,192967	0,259969	0,020297
percent DIST_BAC length	0,556549	0,209536	#####	#####	0,104302	0,304159	#####
BAC_PROX length/body length	#####	0,226016	#####	0,144246	#####	0,041392	#####
Bacular apparatus length/BL	#####	0,375914	#####	0,032900	#####	#####	0,102413