

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Miroslava Loudová

Genetická struktura invazních populací savců na ostrovech

Genetic structure of mammalian invasive populations on islands

Bakalářská práce

Školitelka: Mgr. Barbora Černá Bolfiková

Praha, 2013

Prohlášení

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

V Praze, 21. 8. 2013

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce Mgr. Barboře Černé Bolfikové za to, že se mě ujala, za trpělivost a cenné rady při psaní mé bakalářské práce. Dále děkuji své rodině, bez jejíž podpory by tato práce nemohla vzniknout.

Abstrakt

Biologickou invazi chápeme jako zavlečení (introduction), ustálení se (establishment) a rozšíření (spread) organismu do nové, pro druh nepůvodní oblasti. Jedná se o přirozený proces, který je výrazně znásoben činností člověka a je jedním z faktorů ohrožujících biologickou diverzitu a stabilitu přirozených ekosystémů. Porozumět vývoji i současnému stavu invazních populací je důležité zejména při plánování projektů na vyhubení invazních druhů z určité oblasti, aby se zabránilo jejich negativnímu vlivu na prostředí. Jednou z možností výzkumu současného stavu invazních populací i jejich historie je analýza genetického materiálu. Tato bakalářské práce shrnuje dosavadní poznatky o invazních populacích malých savců na ostrovech, se zaměřením právě na genetické studie. Konkrétně se jedná o studie potkanů obecných (*Rattus norvegicus*) na ostrově Moturemu a pěti souostroví u pobřeží Bretaně; krys obecných (*Rattus rattus*) na ostrově Guadeloupe, Congo Cay, Madagaskar, na souostroví Sainte Anne a Kanárských ostrovech; krys ostrovních (*Rattus exulans*) na ostrově Tatiaroa; myši domácích (*Mus musculus*) na ostrově Marion; myši západoevropských (*Mus musculus domesticus*) na Kerguelenových ostrovech; veverek obecných (*Sciurus vulgaris*) na ostrově Jersey; ježků západních (*Erinaceus europaeus*) na Novém Zélandu; rejsků malých (*Sorex minutus*) v Irsku a rejsků obecných (*Sorex araneus*) na dvou souostrovích u pobřeží Skotska.

Klíčová slova: populační genetika, invaze, demografie, ostrovní biologie, savci

Abstract

Biological invasion is understood as introduction, establishment and expansion of organisms into new, non-native area. This is a natural process that is significantly compounded by human activities and is one of the factors that threaten biological diversity and stability of natural ecosystems. Understanding to the evolution and current status of invasive populations is especially important for planning a project to eradicate invasive species from certain areas to avoid their negative impact on the environment. One option for the research of the invasive populations and their history is the analysis of genetic material. This thesis summarizes the current knowledge on invasive populations of small mammals on the islands, with the focus on genetic studies. Specifically, the study of Norway rats (*Rattus norvegicus*) on Moturemu island and five archipelagos off the coast of Brittany; black rats (*Rattus rattus*) on Congo Cay, Madagascar, Guadeloupe Archipelago, Sainte Anne Archipelago and Canary Islands; Pacific rats (*Rattus exulans*) on Tetiaroa Atoll; house mice (*Mus musculus*) on Marion Island; house mice (*Mus musculus domesticus*) on Kerguelen Archipelago; red squirrels (*Sciurus vulgaris*) on Jersey island, West European hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in New Zealand; pygmy shrews (*Sorex minutus*) in Ireland and common shrews (*Sorex araneus*) on two archipelagos off the coast of Scotland.

Keywords: population genetics, invasion, demography, island biology, mammals

Obsah

1. Úvod	7
2. Biologická invaze	8
3. Ostrovní biogeografie.....	10
4. Genetická analýza.....	11
5. Studie genetické struktury populací	12
5.1 Hlodavci (Rodentia).....	14
5.1.1 Ostrov Moturemu – <i>Rattus norvegicus</i>	14
5.1.2 Bretaňské ostrovy – <i>Rattus norvegicus</i>	15
5.1.3 Souostroví Guadeloupe – <i>Rattus rattus</i>	16
5.1.4 Congo Cay – <i>Rattus rattus</i>	17
5.1.5 Souostroví Sainte Anne – <i>Rattus rattus</i>	18
5.1.6 Kanárské ostrovy – <i>Rattus rattus</i>	19
5.1.7 Madagaskar – <i>Rattus rattus</i>	20
5.1.8 Ostrov Tetiaroa – <i>Rattus exulans</i>	20
5.1.9 Ostrov Marion – <i>Mus musculus</i>	21
5.1.10 Kerguelenovy ostrovy – <i>Mus musculus domesticus</i>	22
5.1.11 Ostrov Jersey – <i>Sciurus vulgaris</i>	23
5.2 Hmyzožravci (Eulipotyphla).....	24
5.2.1 Nový Zéland – <i>Erinaceus europaeus</i>	24
5.2.2 Irsko – <i>Sorex minutus</i>	25
5.2.3 Skotské ostrovy – <i>Sorex araneus</i>	26
6. Závěr.....	28
7. Přehled použité literatury	30

1. Úvod

Vymírání (extinkce) druhů, ať už na lokální nebo globální úrovni, je většinou způsobeno ničením původní krajiny (Tilman *et al.* 1994). Hned druhou nejčastější příčinou je pak biologická invaze, přičemž k oběma výrazně přispívá činnost člověka (Vitousek *et al.* 1996). Po rozpadu superkontinentu Pangea byly kontinenty po 10 milionů let odděleny moři a oceány a tato izolace umožnila výrazné rozrůznění jejich bioty (Holdgate 1986). Díky objevitelským a obchodním cestám lidí došlo k propojení dříve nezávislých oblastí a k mísení jejich flóry a fauny. Nejnáléhavěji se dnes pohlíží na zachování ekosystémů odlehlých, zejména těch na ostrovech. Vzhledem k dlouhému izolovanému vývoji původní fauny, jednoduššímu složení společenstev, časté absenci predátorů a naopak vysokému výskytu endemitů, jsou mnohem náchylnější k biologickým invazím (Lowe *et al.* 2000). Jejich výsledkem pak může být vymření druhů původních, a protože mnoho druhů je endemických, snižuje se tak biologická diverzita i z globálního hlediska (Stone *et al.* 1994). Projekty pro zachování biodiverzity jsou na ostrovech většinou lépe proveditelné než na kontinentu, především díky jejich uzavřenosti. Pokud je ostrov dostatečně odlehlý, je velmi nepravděpodobné, že by se na něj nepůvodní druhy samovolně znovu dostaly (Abdelkrim *et al.* 2005a).

Jedním z nástrojů, jak detekovat populační strukturu invazních druhů a určit historii kolonizace je genetická analýza. Nezřídka se stává, že taková podrobná studie zpracována není a projekt na vyhubení končí neúspěchem. Cílem této bakalářské práce je zmapování nejnovějších poznatků o genetické struktuře invazních populací a historii kolonizace invazních druhů z řádu hlodavců (Rodentia) a hmyzožravců (Eulipotyphla). Vzhledem k zajímavým specifikům ostrovních ekosystémů a směru mého budoucího studia je tato rešerše zaměřena na oblasti ostrovů.

2. Biologická invaze

Biologickou invazí rozumíme zavlečení organismů do nových oblastí, často vzdálených od místa původního výskytu. Abychom mohli mluvit o invazi, nestačí pouze transport na nové území, druh se zde musí také rozšířit a namnožit. I když se biologické invaze odehrávají také přirozeně, dnes je chápeme především jako důsledek lidské činnosti. Kvůli obživě s sebou lidé již odedávna brali na nově obývaná území zdomácnělá zvířata a oblíbené plodiny (de Vos & Petrides 1967). Intenzivně se však tento fenomén týká poslední poloviny tisíciletí, především pak posledních 150 let, kdy se zejména díky dopravě a obchodu v rámci celého světa počet invazí mnohonásobně zvýšil (Di Castri 1989; Levine 2008). A to přestože se většina pokusů o invazi nezdaří (de Vos & Petrides 1967). Nejenže lidé mnoho druhů na nová místa přímo dopravili, ale také umožnili šíření organismů narušením a zprůchodněním geografických bariér. Příkladem může být výstavba Suezského průplavu (Lodge 1993) a zavlečení mnoha druhů ryb z Rudého do Středozemního moře (Mavruk & Avsar 2008), např. čtverzubce nejtrnitějšího (*Tylerius spinosissimus*) (Corsini *et al.* 2005).

Proces invaze můžeme rozdělit do několika fází: zavlečení (introduction), ustálení (establishment), rozšíření (spread) a dopad (impact). Zavlečení chápeme právě jako transport do nové oblasti. Tato fáze je nejčastěji zprostředkovaná lidmi a dá se od ostatních většinou snadno rozeznat, zatímco ostatní fáze se více prolínají. K zavlečení může dojít záměrně, a to za účelem obživy, vysazením okrasných rostlin, vypuštěním exotických zvířat chovaných v zajetí, v rámci biologického boje proti škůdcům apod. (Levine 2008). Jako konkrétní příklady z mnoha uvedu vysazování asijského bolševníku velkolepého (*Heracleum mantegazzianum*) v evropských zahradách nebo zbavování se domácích mazlíčků původem z Ameriky, želv nádherných (*Trachemys scripta*), vypuštěním do volné přírody. Bolševník velkolepý je v Evropě již hojně rozšířen a u želv nádherných ve Francii byla nedávno prokázána schopnost rozmnožovat se v novém prostředí (Cadi *et al.* 2004; Global invasive species database). Náhodná introdukce je spojována spíše s bezobratlými (Levine 2008), případně s menšími obratlovci jako jsou myši domácí (*Mus musculus*). Dalším známým příkladem je výskyt evropské slávičky mnohotvárné (*Dreissena polymorpha*) v Severní Americe. Ta sem byla dopravena pravděpodobně v tzv. balastních nádržích, které se užívají k zátěži lodí a bývají naplněné vodou (Hebert *et al.* 1989). Náhodně bývají zavlečeni také škůdci jako bejlmorka *Procontarinia mangiferae*, která parazituje na mangovníku a nepůvodně se vyskytuje například na ostrově Réunion (Amouroux *et al.* 2013). K ustálení dojde, když druh přestává být na novém území vzácný. V této fázi se projeví schopnost druhu

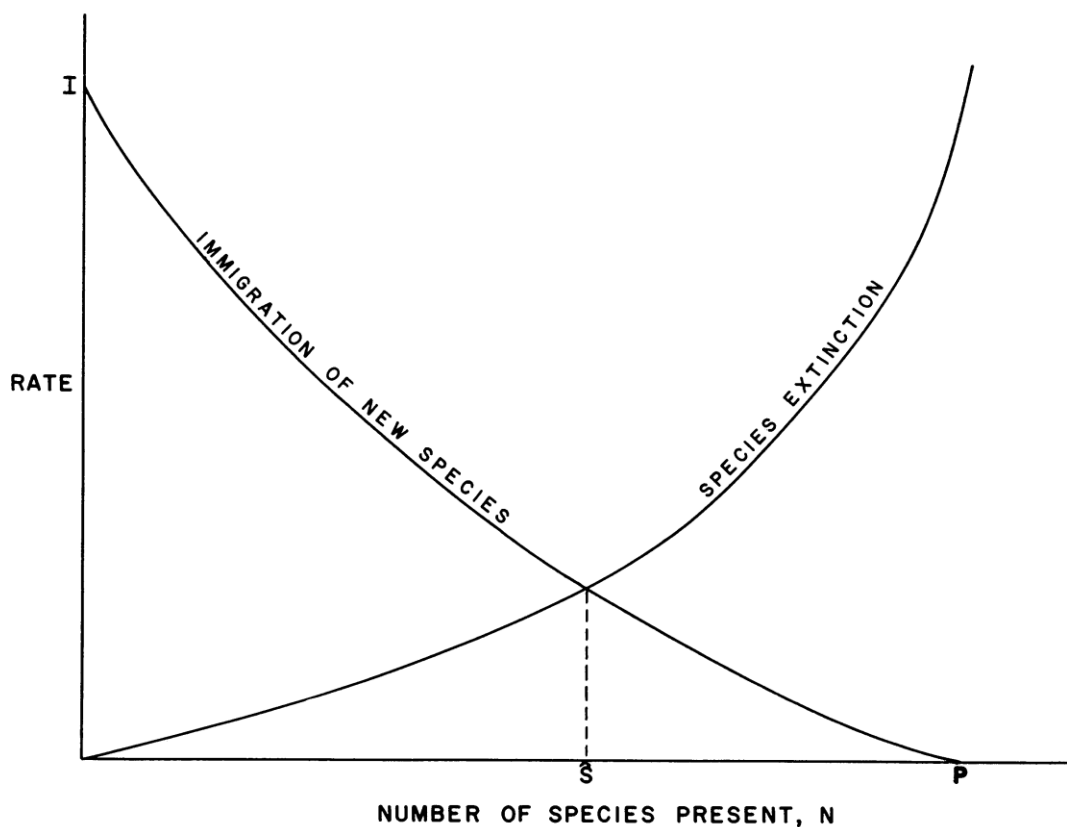
přežít v nových abiotických podmínkách a obstát mezi původními druhy v novém ekosystému. Výzkumy ukázali, že úspěšnějšími invazními druhy jsou tzv. r-stratégové, kteří rychle dospívají a plodí velké množství potomků (Holdgate 1986). Rozšíření, jak už napovídá název, se týká rozmístění druhu po krajině a šíření se v ní. Za úspěšné se považuje, pokud se druh dokáže rozšířit po volné krajině, které nedominuje člověk. Dopad invazi není ve všech případech stejný. Většina druhů, která úspěšně invaduje na nové území, má na tamní biotu pouze malý vliv (Levine 2008). I malé procento druhů může ale způsobit velké ekonomické škody, ohrozit zdraví lidí (přenašeči onemocnění) a v neposlední řadě také zavinit vyhynutí druhů původních. Invazní druhy ovlivňují původní druhy predací, kompeticí či zavlečením patogenů. Existují ale i méně zřejmé zásahy invazních druhů, které pomáhají změnit stavbu celého společenstva. Příkladem může být Havaj, kde je půda, vzniklá vulkanickou činností, chudá na dusík a původní rostliny jsou tomuto stavu přizpůsobené. Po zavlečení voskovníku makaronéského (*Myrica faya*), který umí dusík fixovat, se ovšem množství dusíku v půdě zvýšilo. Vzniklo tak nové prostředí, ve kterém se lépe daří druhům nepůvodním (Levine 2008; Vitousek *et al.* 1996).

Většina úspěšných invazí je způsobena náhodným zavlečením druhu (Lowe *et al.* 2000) a obecně se dá říct, že je více zavlečených druhů rostlin než živočichů (Vitousek *et al.* 1996). Některé druhy se v novém území rozmnoží extrémně rychle, jiným se to podaří až po desetiletích. Mezi jednotlivými fázemi totiž může existovat zpoždění. Například ve studii 184 druhů vysazených dřevin v Braniborsku byla průměrná doba zpoždění rozšíření stanovena na 147 let (Kowarik 1995). Prvním místem uchycení nepůvodních druhů jsou často městské parky. Díky všudypřítomné dopravě se sem druhy snadno dostanou a zároveň parky tvoří jakousi přechodovou zónu mezi městkou a přirozenou krajinou (Vitousek *et al.* 1996).

Nepůvodní druhy zaujímají v dané zemi od několika procent do více než dvaceti procent celkové bioty. U odlehlých ostrovů to může být až polovina všech druhů (Vitousek *et al.* 1996). Osmdesát procent všech zdokumentovaných introdukcí ptáků a savců proběhlo na ostrovech (Ebenhard 1988, podle Courchamp *et al.* 2003) a na více než osmdesát procent všech ostrovů byly zavlečeny krysy (*Rattus* sp.), konkrétně krysa obecná (*Rattus rattus*), krysa ostrovní (*Rattus exulans*) a potkan obecný (*Rattus norvegicus*) (Atkinson 1985, podle Courchamp *et al.* 2003).

3. Ostrovní biogeografie

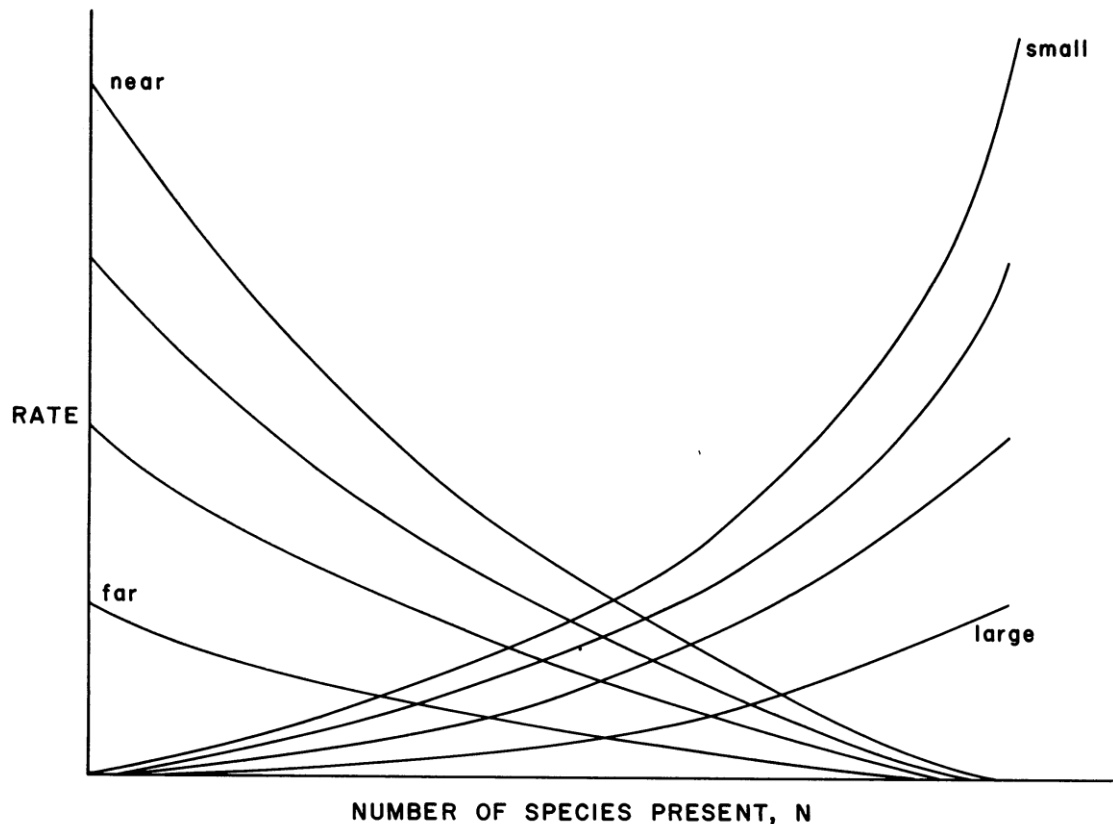
Pro ostrovní biogeografii je zásadní rovnovážná teorie ostrovní biogeografie, kterou v 60. letech 20. století vyslovil MacArthur a Wilson. Rovnovážený model (equilibrium model, Obr. 1) znázorňuje, že počet druhů na ostrově určuje rovnováha mezi mírou imigrace a extinkce. Míra imigrace klesá se zvyšujícím se počtem druhů na ostrově, protože pravděpodobnost, že nový imigrant bude reprezentovat druh, který na ostrově ještě není zastoupen, se zmenšuje. Míra extinkce naopak stoupá, protože se zvyšuje počet druhů a více druhů tak může vymizet. Dynamická rovnováha nastává v bodě, kde se obě křivky protínají. Potom je počet druhů na ostrově ustálen a rovná se hodnotě \hat{S} . Hodnota P představuje počet druhů nacházejících se ve zdrojové oblasti na pevnině (Macarthur & Wilson 1963).



Obr.1 Rovnovážený model vyjadřující závislost počtu druhů na ostrově vzhledem k rovnováze mezi mírou imigrace a extinkce (Macarthur & Wilson 1963).

Po rozšíření tohoto modelu na více ostrovů, různě velkých a různě vzdálených od pevniny, vznikla následující závislost (Obr. 2). Pro vzdálenější nebo hůře dosažitelný ostrov platí, že míra imigrace bude nižší, než u bližšího ostrova. U menšího ostrova nebo

ostrova s horšími podmínkami pro přežití můžeme pozorovat větší míru extinkce než u většího ostrova. Hodnota P se snižuje s klesajícím množstvím druhů ve zdrojové oblasti. Čím menší a vzdálenější ostrov je, tím méně druhů se na něm bude vyskytovat. Naopak větší ostrov bližší k pevnině bude mít druhů více (Macarthur & Wilson 1963).



Obr. 2 Znárodnění rovnovážné teorie v grafu (Macarthur & Wilson 1963).

4. Genetická analýza

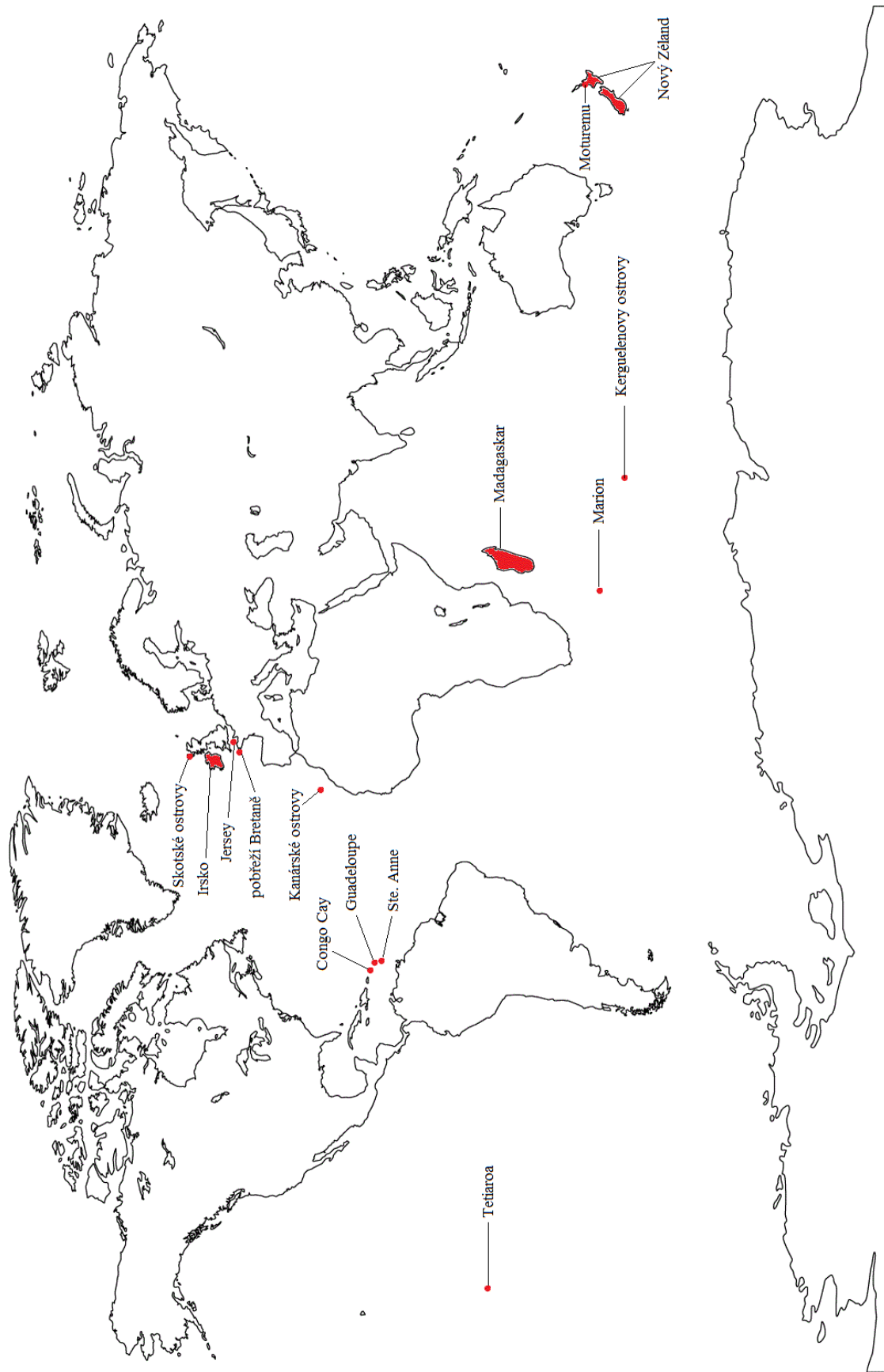
Pro interpretaci distribuce genetické variability je důležité určit, zda je sdílený polymorfismus výsledkem společného původu nebo probíhajícího genového toku mezi populacemi. Zejména při pokusech o vymýcení zvířat z určité oblasti je rozhodující, aby nedocházelo ke genovému toku mezi cílovou populací a populacemi sousedními (Abdelkrim *et al.* 2005a). Pokud ale ke genovému toku dochází, je třeba do projektu zahrnout všechna taková místa současně, aby nebylo území brzy rekolonizováno (Courchamp *et al.* 2003).

Obecně se dá říct, že vzácné alely mohou poskytovat cestu, jak odhadnout význam genového toku v přirozených populacích. Tato metoda ovšem funguje pouze za určitých předpokladů, např. když se populace nachází v demografické rovnováze (Slatkin 1985).

Nepostradatelným pomocníkem pro výzkumy prováděné analýzou genetické informace je GenBank. Jedná se o databázi nukleotidových sekvencí, která je volně dostupná na <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>. Data do databáze poskytují jednotlivé laboratoře i sekvenační centra (Benson *et al.* 2013). Jednotná databáze umožňuje například porovnávání genetických informací stejného druhu v různých částech světa nebo určení fylogenetických vztahů druhů různých (např. Foronda *et al.* 2011; Lack *et al.* 2012; van Vuuren & Chown 2007).

5. Studie genetické struktury populací

V této části bych chtěla uvést konkrétní studie genetické struktury invazních populací malých savců na ostrovech (Obr. 3).



Obr. 3 Mapa zobrazující ostrovy zahrnuté v této bakalářské práci (http://www.mapysveta.eu/slepa_mapa_sveta.php).

5.1 Hlodavci (Rodentia)

5.1.1 Ostrov Moturemu – *Rattus norvegicus*

Zatímco na pevnině se můžeme mnohem častěji setkat s krysou obecnou (*Rattus rattus*), na ostrovech je nejhojnějším invazním druhem potkan obecný (*Rattus norvegicus*), který je schopen uplavat i více než 2 km od pobřeží (Clout & Russell 2006). Potkani výrazně ovlivňují strukturu a funkci původních ekosystémů, a proto bylo na mnoha ostrovech přistoupeno k jejich hubení. Například u severního pobřeží Severního ostrova Nového Zélandu (ostrovy Moutohora a Moturemu), kde hnízdí buňáci (*Pterodroma macroptera gouldi*) (Fukami *et al.* 2006; Imber *et al.* 2000). Uvádí se, že téměř polovina ze tří set ostrovů ležících nedaleko Nového Zélandu a větších než 5 ha byla kolonizována zavlečenými druhy savců (Atkinson 2001).

Deset let po prvním pokusu o vyhubení potkanů na ostrově Moturemu (5 ha) došlo k jejich reinvazi a o dva roky později proběhl následující výzkum. Na ostrově bylo odchyceno 27 jedinců a poté byla použita analýza osmi mikrosatelitních markerů. Genetické analýzy nasvědčují tomu, že se v nové populaci výrazně uplatnil efekt zakladatele. Efekt hrdla láhve bohužel nebyl potvrzen, protože nebylo k dispozici srovnání se zdrojovou populací na pevnině (tu se nepodařilo identifikovat) (Russell *et al.* 2009).

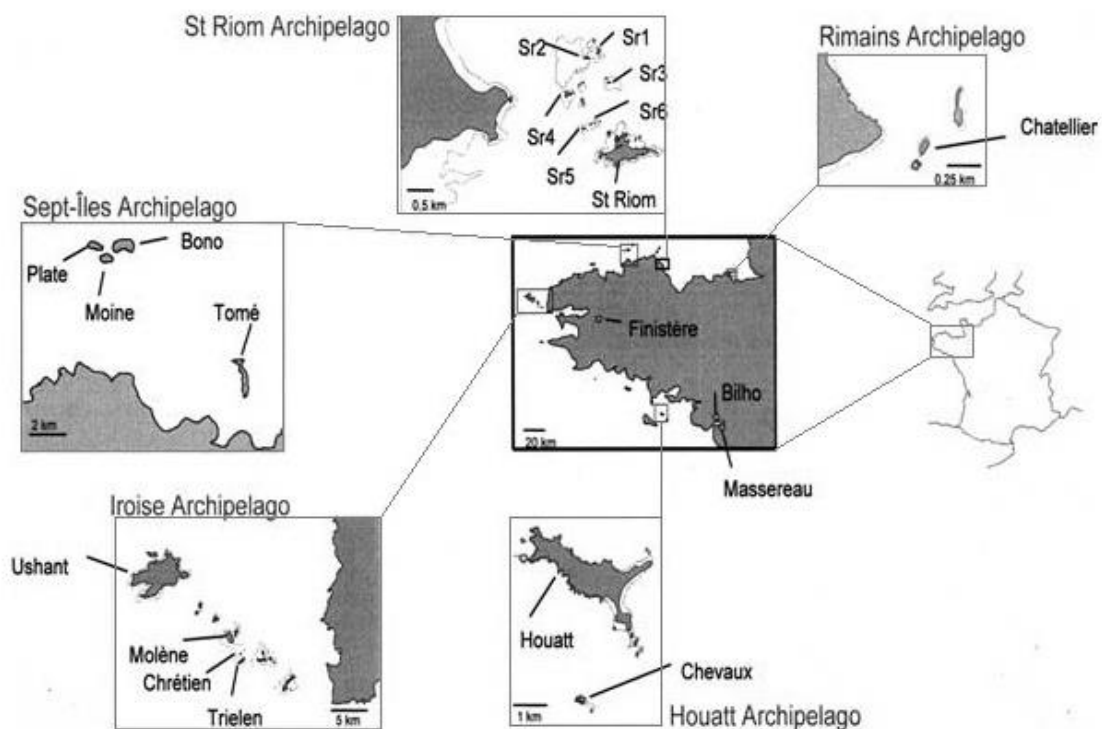
Na každém lokusu se vyskytovaly 2-4 různé alely. Takto nízká míra polymorfismu odpovídá omezenému počtu zakladatelů populace, mohlo se jednat dokonce jen o jednu březí samici. Při použití analýzy stejných osmi mikrosatelitních markerů na populacích potkanů u francouzského pobřeží byla zjištěna podobná, i vyšší diverzita. Např. na ostrovech Molène a Trielen (45,3 ha a 14,5 ha) činil průměrný počet alel na lokus 3,63; resp. 2,13. Naopak ostrov Chatelier o menší rozloze (1,5 ha) vykazoval v průměru 4,5 alel na lokus (Abdelkrim *et al.* 2005a; Russell *et al.* 2009).

Analýza příbuznosti potkanů naznačuje, že u nich dochází k promiskuitnímu chování a dominanci několika jedinců. Tvrzení, že pouze malá část dospělých zvířat plodí potomky, uvádí také například Heiberg (Heiberg *et al.* 2006). Dle odhadu reprodukčního úspěchu se dá říct, že populace byla stabilní nebo klesající. Vzhledem k absenci predátorů mohl být pokles počtu jedinců způsoben dosažením nosné kapacity prostředí. Dva roky po odhalení invaze se populace skládala převážně z dospělých jedinců. Demografická a genetická struktura populace se podobala ostatním delší dobu ustáleným populacím na jiných ostrovech. Zdá se

tedy, že i malý počet potkanů je schopný založit fungující populaci, i přes zvyšující se stupeň inbreedingu. To může částečně vysvětlit fakt, že potkani dokázali úspěšně kolonizovat mnoho ostrovů (Russell *et al.* 2009).

5.1.2 Bretaňské ostrovy – *Rattus norvegicus*

Pro výzkum populační struktury potkanů obecných (*Rattus norvegicus*) v Bretani bylo na osmnácti ostrovech (souostroví Iroise, Rimains, Sept-Iles, St. Riom, Houatt) a třech místech na pevnině odchyceno 510 zvířat (Obr. 4). K určení genetické variability bylo užito osm mikrosatelitních markerů. Populace pěti geograficky izolovaných ostrovů vykazovaly velkou genetickou vzdálenost od populací ostatních ostrovů. Zároveň byla všechna zvířata těchto populací jednoznačně přiřazena k ostrovu, kde byla chycena. U ostatních ostrovů nebylo jednoznačné určení původu možné, například kvůli sdílení všech alel mezi jednotlivými ostrovy. Variabilita v rámci populace byla u ostrovů nižší než u populací na pevnině. To je způsobeno malou velikostí populace a předpokládaným efektem hrdla láhve během zakládání populace (Abdelkrim *et al.* 2005a).



Obr.4 Mapa pobřeží Bretaně zobrazující lokality zahrnuté do výzkumu populační struktury potkanů obecných (*Rattus norvegicus*) (Abdelkrim *et al.* 2005a).

Dva ostrovy ze souostroví Iroise jsou částečně propojeny odlivem. Všechny ostatní ostrovy souostroví jsou geneticky velmi odlišné a objevují se u nich privátní alely, tj. alely jedinečné pro každý ostrov. Je tedy pravděpodobné, že byl každý ostrov kolonizován nezávisle. U souostroví Sept-Iles je tomu naopak. Všechny ostrovy, vyjma jednoho, jsou si geograficky i geneticky velmi blízké. To může způsobit jen homogenizace pravidelnými migracemi. A konečně na souostroví Houatt vykazuje ostrov Cheveaux menší genetickou diverzitu oproti ostrovu Houatt, zároveň je ale většina alel vyskytující se na prvním ostrově přítomna i na druhém. Tady se předpokládá kolonizace „krok za krokem“ – nejprve na Houatt a poté na Cheveaux. Populace mají tedy společný původ a neprobíhá mezi nimi genový tok (Abdelkrim *et al.* 2005a).

5.1.3 Souostroví Guadeloupe – *Rattus rattus*

V důsledku negativního vlivu invazní krysy obecné (*Rattus rattus*) na původní biotu na ostrově Fajou bylo rozhodnuto o jejím odstranění z ostrova. Už jeden rok po provedení pokusu o vyhubení bylo však jasné, že projekt nebyl úspěšný: krysy se na Fajou stále vyskytovaly (Lorvelec & Pascal 2005). Proběhl tedy další výzkum, který měl určit, zda se jedná o jedince přeživší pokusu o vyhubení, nebo zda jde o nové kolonizátory (např. z blízkého ostrova Guadeloupe). Sběr vzorků byl proveden na ostrovech Guadeloupe, Fajou a Petite Terre. Následně byla provedena analýza osmi mikrosatelitních markerů (Abdelkrim *et al.* 2005b).

Mezi jednotlivými populacemi existuje výrazná hierarchická distribuce genetické diverzity. Ostrov Guadeloupe vykazuje dvojnásobnou genetickou diverzitu než oba menší ostrovy, jejichž populace lze od sebe jasně rozlišit díky složení alel. Podle získaných výsledků byl nejpravděpodobněji osídlen nejprve ostrov Guadeloupe a z něj byly následně nezávisle kolonizovány ostrovy Fajou a Petite Terre. Dále bylo zjištěno, že po pokusu o vyhubení krys na ostrově Fajou vymizely z populace tři alely, zatímco se objevila pouze jedna alela nová. Díky výrazné rozdílnosti populací mezi ostrovy bychom v případě nové kolonizace předpokládali vyšší výskyt nových alel. Z toho lze usuzovat, že k nové kolonizaci ostrova nedošlo, ale někteří jedinci přežili pokus o vymýcení a založili populaci novou. Díky lokální reprodukci izolovaných skupin přeživších jedinců a následnému efektu zakladatele během zotavování populace bylo možné identifikovat slabou genetickou strukturu populace. Ta před pokusem o vyhubení, kvůli vysoké populační hustotě a značnému genovému toku po celém ostrově, zcela chyběla (Abdelkrim *et al.* 2005b).

K odhalení efektu hrdla láhve byly použity různé statistické metody, které využívají různá časová měřítka. Všechny metody tento efekt prokázaly pouze na ostrově Petite Terre. Z toho vyplývá, že na Petite Terre byly krysy zavlečeny nejpozději. Efekt hrdla láhve na ostrově Guadeloupe potvrdila pouze metoda „M ratio“, u které předpokládáme, že určuje starší události než ostatní metody (Garza & Williamson 2001). Můžeme se tedy domnívat, že kolonizace započala na Guadeloupe, pokračovala na Fajou a až poté na vzdálenější ostrov Petite Terre (Abdelkrim *et al.* 2005b).

5.1.4 Congo Cay – *Rattus rattus*

Congo Cay je malý ostrov (10,6 ha), který náleží k Britským Panenským ostrovům ležících v Karibském moři. Poskytuje útočiště mnoha druhům mořských ptáků, přičemž někteří z nich jsou ohrožení (Dewey & Nellis 1980, podle Savidge *et al.* 2012). Aby nedocházelo ke snížení stavů těchto druhů, bylo rozhodnuto o vymýcení invazních krys obecných z ostrova. O to se v rozmezí let 1990 až 2006 třikrát pokoušely různé organizace, ovšem bez úspěchu. Jak již bylo zmíněno v některých předchozích případech, vyvstala otázka, zda došlo k reinvazi nebo někteří původní jedinci přežili pokus o vyhubení. Kvůli objasnění této otázky byly do výzkumu zahrnuty i další 3 ostrovy v okolí. Ostrov Congo Cay je neobydlený, ovšem mezi ním a Lovango Cay (230 m vzdáleným ostrovem) leží oblíbená oblast pro potápění. Proto nelze vyloučit ovlivnění ostrova lidmi nebo lodní dopravou (Savidge *et al.* 2012).

Žádné vzorky ani studie genetické struktury populací krys z dané oblasti, z doby před pokusy o jejich vyhubení, nejsou známy. Veškerá následující data pochází tedy pouze z období po roce 2008, kdy proběhla analýza mikrosatelitních markerů a sekvencí mitochondriální DNA celkem 163 jedinců. Populace na Congo Cay disponovala nejnižší genetickou diverzitou a zároveň nejvyšším počtem fixovaných lokusů ze všech čtyř ostrovů. Většina alel na Congo Cay byla běžná nebo privátní pro Lovango Cay, jedna byla nalezena na Mingo Cay a pouze tři alely se na Lovango Cay vyskytovaly v nízké frekvenci. Genový tok byl detekován mezi dvojicemi ostrovů Congo a Lovango Cay a mezi Mingo a Grass Cay. Vzdálenost 260 m mezi Lovango a Mingo Cay se tedy zdá být dostatečnou bariérou zabraňující genovému toku. V úvahu připadá také jiná orientace ostrovů vůči sobě a tím pádem i jiný směr proudu vody. Vyjma dvou alel je alelická diverzita Congo Cay podmnožinou diverzity na Lovango Cay. Zdá se také, že privátní alela společná pro Congo a Mingo Cay je pozůstatkem po společném předkovi, nikoli důsledkem recentní imigrace.

Z těchto výsledků vyplývá, že alespoň z části došlo k rekolonizaci ostrova, i když nelze vyloučit, že nějací jednotlivci přežili pokusy o vyhubení. Vzhledem k omezenému přístupu na Congo Cay, je pravděpodobné, že na něj krysy doplávaly z Lovango Cay a nebyly zavlčeny člověkem. Analýza mitochondriální DNA detekovala na všech čtyřech ostrovech pouze jeden haplotyp. To se dá vysvětlit dvěma způsoby: buď došlo pouze k jedné invazi, nebo k více invazím z jednoho zdroje s omezenou haplotypovou diverzitou. Díky existenci pěti privátních alel na Mingo Cay se můžeme domnívat, že právě tento ostrov byl tím, kde započala kolonizace. A konečně praktickým závěrem této studie je informace o tom, že k úspěšnému vymýcení krys z Congo Cay je potřeba zahrnout do projektu i ostrov Lovango Cay (Savidge *et al.* 2012).

5.1.5 Souostroví Sainte Anne – *Rattus rattus*

Souostroví Sainte Anne leží u jihovýchodního pobřeží ostrova Martinik v Karibském moři. Souostroví je významným hnízdištěm mořských ptáků a v roce 1995 zde byla zřízena přírodní rezervace. Celkem se jedná o čtyři ostrůvky: Hardy (2,6 ha), Poirier (2,1 ha), Percé (0,5 ha) a Burgeaux (0,5 ha). I sem byla, pravděpodobně v letech 1996 až 1997, zavlčena krysa obecná (*Rattus rattus*) a roku 1999 bylo přistoupeno k jejímu hubení. Při kontrole v letech 2001 a 2002 byly krysy znovu nalezeny na všech ostrovech, mimo ostrov Percé. Výrazný pokles počtu hlodavců měl však příznivý vliv např. na reprodukční úspěch mořských ptáků a počet suchozemských krabů, a to i na ostrovech, kde se nepodařilo krysy zcela vyhubit (Pascal *et al.* 2004).

U 167 jedinců krys obecné odchycených, během let 1999 – 2002, na souostroví Ste. Anne a u 20 jedinců z ostrova Martinik, byla provedena analýza sedmi mikrosatelitních markerů. V rámci populací na souostroví Ste. Anne se v roce 1999 pohyboval průměrný počet alel na lokus v rozmezí 2,29 – 2,71. V roce 2002, tedy po pokusu o vymýcení krys ze souostroví, byl průměrný počet alel 2,00 – 3,57 na lokus. Dvě populace vykazovaly nedostatek heterozygotů, a to na ostrově Martinik a Hardy v roce 2002. Naopak přebytek heterozygotů byl identifikován na ostrově Poirier v roce 2002. Bylo zjištěno, že v populaci na ostrově Hardy se po pokusu o vyhubení vyskytlo deset nových alel v rámci pěti mikrosatelitních markerů. Oproti roku 1999 stoupla v populaci alelická bohatost (allelic richness) a je tedy pravděpodobné, že na ostrov invadovali noví jedinci. Vzhledem k tomu, že se většina nových alel vyskytovala i v populaci ostrova Martinik, je možné, že kolonizátoři pochází právě odsud. Část genetické diverzity zaznamenaná na ostrově Hardy v roce 1999,

se ovšem objevila i v roce 2002, a tak je možné, že někteří jedinci hubení přežili. Populace roku 2002 byla tedy nejspíše směsí přeživších jedinců a nových kolonizátorů. V populaci na ostrově Poirier byla v roce 2002 objevena pouze jedna nová alela a došlo k celkovému snížení genetické diverzity. Navíc byla tato populace z genetického hlediska shledána „podmnožinou“ populace, která se na ostrově vyskytovala v roce 1999. Dle těchto údajů lze tedy soudit, že novou populaci vytvořili jedinci přeživší pokus o vymýcení. Do analýzy byly z ostrova Burgeaux zahrnuty pouze jedinci odchycení v roce 1999, proto nebylo možné srovnání populací před a po pokusu o vyhubení krys (Abdelkrim *et al.* 2007).

5.1.6 Kanárské ostrovy – *Rattus rattus*

Kanárské ostrovy se nachází asi 100 km od severozápadního pobřeží Afriky. Souostroví se skládá ze sedmi ostrovů a několika menších ostrůvků. Lidé osídlili ostrovy v prvním tisíciletí př. n. l. (Onrubia-Pintado 1987, podle Fregel *et al.* 2009). Původní obyvatelé pocházeli ze severní Afriky, v 15. století n. l. pak území ovládli Španělé (Rando *et al.* 1999). Z introdukovaných hlodavců se na všech hlavních ostrovech nyní vyskytuje myš západoevropská (*Mus musculus domesticus*), krysa obecná (*Rattus rattus*) a potkan obecný (*Rattus norvegicus*). Na souostroví byli zavlečeni v různou dobu: v 18. – 11. století př. n. l. myš západoevropská, v 15. století n. l. krysa obecná a v 18. století n. l. potkan obecný (Carrascosa & López-Martínez 1988; Nogales *et al.* 2006). Dle Castilla (Castillo *et al.* 2001) byla myš západoevropská na jednom z ostrovů přítomna již před příchodem lidí, a to nejspíše 5000 let př. n. l.

Krysy obecné (*Rattus rattus*) na souostroví byly podrobeny analýze mitochondriální DNA, konkrétně sekvence cytochromu b. Bylo nalezeno pět haplotypů, přičemž haplotypová i nukleotidová diverzita byla shledána velmi nízkou. Dle metody Median-joining (Bandelt *et al.* 1999) můžeme hovořit o „star-like“ fylogenezi, kdy centrálním haplotypem byl haplotyp Rr1. Tento haplotyp byl nalezen u mnoha jedinců ze šesti ostrovů, což jej činí nejčastěji zastoupeným na souostroví. Byl také nejčastěji nalezeným haplotypem mezi jedinci z Evropy a Afriky, jejichž genetický rozbor byl přidružen k této studii kvůli zmapování historie kolonizace. Pouze dva haplotypy byly unikátní pro oblast Kanárských ostrovů, tj. zatím nebyly nalezeny jinde ve světě. Dle výsledků studie se zdá, že souostroví bylo kolonizováno jedinci z oblasti Středozemního moře (López *et al.* 2013).

5.1.7 Madagaskar – *Rattus rattus*

Madagaskar je čtvrtým největším ostrovem světa (587 041 km²) a je vzdálen asi 400 km jihovýchodně od Afriky. Ostrov je řazen mezi 25 míst s extrémně vysokým počtem endemitů, která jsou zároveň ohrožena ztrátou přirozeného prostředí a tím i ztrátou druhové diverzity (Myers *et al.* 2000).

Genetickou analýzou krys obecných (*Rattus rattus*) na Madagaskaru se zabývají dvě studie. V první z nich bylo zkoumáno 93 jedinců odchycených v jižní části ostrova v letech 1998 až 2001. Byla zde provedena analýza sekvence kontrolní oblasti mitochondriální DNA (Hingston *et al.* 2005). Do druhé studie byly zahrnuty výsledky z první a byla přidána analýza dalších 97 jedinců ze zbývajících částí ostrova, celkem bylo do výzkumu zařazeno 15 lokalit (Tollenaere *et al.* 2010). Pro vytvoření fylogenetického stromu byla použita i data z Evropy, Afriky a Asie. Na šesti lokalitách na jihu ostrova bylo nalezeno 13 haplotypů, dohromady na patnácti lokalitách z celého ostrova bylo nalezeno 29 haplotypů. Haplotyp H1 se vyskytoval na všech lokalitách a pouze na jedné z nich nebyl dominantním. Naprostá převaha tohoto haplotypu mohla být způsobena například zavlečením krys z jedné lokality, přičemž mezi jedinci byla nízká genetická diverzita. První důkaz o výskytu lidí na Madagaskaru je datován asi 350 let př. n. l. (Burney *et al.* 2004). Toto období zhruba odpovídá i příchodu krys (kolem 1000 let př. n. l.) a je tedy nanejvýš pravděpodobné, že sem přišli společně. Autoři obou výzkumů dospěli k závěru, že se krysy obecné dostali na Madagaskar z Indie, tedy z oblasti jejich přirozeného rozšíření. Tollenaere uvádí i možnost kolonizace z Arabského poloostrova, který krysy osídlily již v dávných dobách. V čem si studie odporují, je místo, kam byly krysy zavlečeny nejdříve. Hingston navrhoval jižní pobřeží, Tollenaere východní pobřeží. Hlavním důvodem jejich tvrzení byla vysoká haplotypová diverzita v daných oblastech. Vzhledem k tomu, že do druhé studie bylo zahrnuto více krys obecných z většího počtu lokalit, je zřejmě výsledek této studie pravděpodobnější (Hingston *et al.* 2005; Tollenaere *et al.* 2010).

5.1.8 Ostrov Tetiaroa – *Rattus exulans*

Tetiaroa (3366 ha) je atol patřící k Francouzské Polynésii. Již před 3500 lety byly do oblasti Pacifiku introdukovány krysy ostrovní (*Rattus exulans*), které připluly na kánoích s Polynésany z jihovýchodní Asie (Matisoo-Smith *et al.* 1998). Globálně rozšířené invazní druhy krysa obecná (*Rattus rattus*) a potkan obecný (*Rattus norvegicus*) byly zavlečeny až Evropany, a to během posledních 300 let (Atkinson 1985, podle Russell *et al.* 2011). Studie

z oblasti Nového Zélandu poukazuje na kompetici těchto tří druhů. Nejdominantnější je krysa obecná, o něco méně potkan obecný. Oba tyto druhy pak negativně ovlivňují distribuci krysy ostrovní (Russell & Clout 2004). Pro určení populační struktury krys na atolu Tetiaroa byla použita analýza šesti mikrosatelitních markerů. Z dvanácti korálových ostrůvků atolu byly do analýzy zahrnuty pouze ty, na kterých byly chyceny alespoň dvě krysy. Celkem bylo započteno 35 krys ostrovních a 36 krys obecných (Russell *et al.* 2011).

U krysy ostrovní připadalo průměrně 9,2 alel na lokus, v rozmezí od čtyř do šestnácti. Naopak krysa obecná, vykazovala nižší alelickou diverzitu – průměrně 4,4 alel na lokus. Z výsledků výzkumu vyplývá, že krysa ostrovní disponovala velkou diverzifikovanou populací, a to již před příchodem na atol Tetiaroa nebo až po něm, ale za účasti genového toku mezi ostrůvky. Později byly populace na jednotlivých ostrůvcích izolovány a zjištěný stav alelické diverzity je výsledkem genetického driftu a malé velikosti studovaného vzorku. Omezená alelická diverzita u krysy obecné poukazuje na malý počet zakladatelů. Je pravděpodobné, že se jedná o metapopulaci, spojenou genovým tokem mezi jednotlivými ostrůvky. I když je nyní atol neobydlený, původní ekosystém je ničen introdukovanými druhy. Krysa ostrovní má mnohem méně devastující vliv na kolonie mořských ptáků než krysa obecná. Malí mořští ptáci (např. rybák černohřbetý *Onychoprion fuscatus*) přežijí pouze na menších ostrovech, kde je jedinou vyskytující se krysou krysa ostrovní (Russell *et al.* 2011).

5.1.9 Ostrov Marion – *Mus musculus*

Ostrovy prince Edwarda leží v Indickém oceánu, přibližně 1800 km od Jihoafrické republiky. Jedná se o dva subantarktické ostrovy: ostrov Marion (290 km²) a Ostrov prince Edwarda (45 km²). Již kolem roku 1802 začaly být ostrovy využívány pro lov tuleňů. Díky lodní dopravě se pak na ostrov Marion dostaly myši domácí (*Mus musculus*). Z důvodu jejich přemnožení bylo roku 1949 na ostrov dovezeno pět koček domácích (*Felis catus*), jejichž počet ovšem také enormně vzrostl a začaly ohrožovat populaci mořských ptáků, konkrétně je jim připisováno vyhubení buňníků obecných (*Pelecanoides urinatrix*). V roce 1977 čítala populace koček na ostrově 3405 jedinců a bylo přistoupeno k jejímu hubení (Hänel & Chown 1999; van Aarde 1978). V letech 1992 – 2000 již nebyl žádný výskyt koček na ostrově zaznamenán a proto byly prohlášeny za vyhubené (Bester *et al.* 2000). Naopak myši se na ostrově stále vyskytovaly a v roce 2004 byl proveden výzkum na zjištění jejich původu (van Vuuren & Chown 2007).

Celkem bylo na dvou lokalitách odchyceno deset myší domácích a byla provedena analýza jejich mitochondriální DNA. Analýzou byly rozlišeny dva haplotypy. První haplotyp neslo osm jedinců z východní části a dva ze západní části ostrova. Zbývající dva jedinci z východní části ostrova měli haplotyp jiný. Po porovnání haplotypů s databází byl původ myši přiřazen do severní Evropy a haplotypy jsou nejpodobnější těm ze souostroví Madeira (van Vuuren & Chown 2007). Populace myší domácích na souostroví Madeira pochází právě ze Skandinávie a severního Německa. Dle autorů výzkumu mohly být myši na souostroví zavlečeny Vikingy, důkazy o vylodění Vikingů na Madeiře ovšem chybí (Gunduz *et al.* 2001).

5.1.10 Kerguelenovy ostrovy – *Mus musculus domesticus*

Dalším subantarktickým souostrovím jsou Kerguelenovy ostrovy (7215 km²), které se nachází asi 5300 km jihovýchodně od Afriky. Naprostou většinu rozlohy zaujímá ostrov Grande Terre, zbytek tvoří malé ostrůvky rozesté kolem něj. I zde se vyskytují myši, a to myši západoevropské (*Mus musculus domesticus*). Analýza sekvence kontrolní oblasti mitochondriální DNA, osmnácti autosomálních a šesti Y-chromozomálních mikrosatelitních markerů a byla provedena u 534 jedinců, převážně z Kerguelenových ostrovů a několika dalších subantarktických ostrovů. Na Kerguelenových ostrovech byly nalezeny dva hlavní haplotypy, které už byly známy z jiných oblastí, a osm haplotypů nových. První z „hlavních“ haplotypů je ve světě častý, vyskytuje se mimo jiné v západní Evropě, USA a Kamerunu. Druhý a značně odlišný haplotyp byl objeven pouze u dvou ostrůvků ze souostroví, dále například v USA a Portugalsku. Zbývajících osm haplotypů se od prvního lišilo naopak velmi málo a je pravděpodobné, že z něj vznikly. Za nejpravděpodobnější zdrojovou oblast populací na ostrovech byla určena západní Evropa. Oproti populacím v Evropě byl u populací Kerguelenových ostrovů nalezen nižší průměrný počet alel, vzhledem k velmi malé rozloze některých ostrůvků v porovnání s pevninou se ovšem tyto hodnoty nedají jednoduše srovnávat. Výsledky analýzy Y-chromozomálních mikrosatelitů naznačují, že v průběhu kolonizace byl na souostroví zavlečen pouze jeden Y-chromozomální haplotyp. Souostroví bylo tedy pravděpodobně úspěšně kolonizováno dvakrát a ze dvou geneticky blízkých populací (Hardouin *et al.* 2010).

5.1.11 Ostrov Jersey – *Sciurus vulgaris*

Jersey (116 km²) je největším z Normandských ostrovů, nacházejícími se mezi pobřežím Velké Británie a Francie. Uvádí se, že právě z těchto dvou zemí byla na ostrov Jersey koncem 19. Století dovezena veverka obecná (*Sciurus vulgaris*), ale je velmi pravděpodobné, že se zde vyskytovala přirozeně před tím, než se ostrov oddělil od pevniny (States of Jersey 2005; Le Sueur 1976, podle Simpson *et al.* 2013). Pro ověření této informace byla provedena genetická analýza 169 jedinců z ostrova Jersey, 34 jedinců z ostrova Wight a 110 jedinců ze severní a západní Francie. Konkrétně se jednalo o analýzu patnácti mikrosatelitních markerů a sekvence mitochondriální DNA (Simpson *et al.* 2013).

Za přispění člověka, populace veverky obecné na ostrově vzrostla. Záchraný program (počínající rokem 1998) zahrnoval vysazení stromů za účelem propojení fragmentovaných částí lesa a také dokrmování (States of Jersey 2005). Díky absenci invazní veverky popelavé (*Sciurus carolinensis*), je zde také populace veverky obecné ušetřena kompetice (Simpson *et al.* 2013). Usuzuje se, že právě kompetice obou druhů a poxvirus SQPV, zavlečený veverkou popelavou, je příčinou snížení početnosti původní veverky obecné ve Velké Británii (Rushton *et al.* 2006). Populace veverky obecné na ostrově Jersey naopak trpí častým výskytem amyloidózy (Simpson *et al.* 2013).

Pomocí mitochondriální DNA byly na ostrově Jersey rozlišeny dva haplotypy. Vzhledem k tomu, že se liší v celkem osmi nukleotidech, je tento rozdíl pravděpodobněji výsledkem dvou různých introdukcí než důsledkem mutací po založení populace. Při porovnání haplotypů s databází bylo zjištěno, že první haplotyp, vyskytující se převážně na západě ostrova, je britského původu. Naopak haplotyp, vyskytující se ve východní části ostrova, pochází z kontinentální Evropy. Výzkum tedy prokázal, že populace veverek obecných na ostrově Jersey má původ ve Francii a Velké Británii. Rovněž datování příchodu na ostrov souhlasí s písemnými prameny, které uvádějí období kolem roku 1894 (Le Sueur 1976, podle Simpson *et al.* 2013). Autoři výzkumu usuzují, že genetické pozůstatky po introdukci na ostrov Jersey ještě zcela nevymizely díky nedostatečnému přesunu jedinců po ostrově, a tím pádem nízkému genovému toku. Tento nemusel být způsoben obecnou neschopností veverek šířit se, ale spíše kulturním rázem krajiny, kde chybělo spojení mezi fragmentovanými lesními porosty. Stupeň inbreedingu na ostrovech Jersey a Isle of Wight byl podle očekávání signifikantně vyšší než na pevnině, ve Francii. Na ostrově Jersey se,

za použití analýzy patnácti mikrosatelitních markerů, nepodařilo prokázat spojení mezi vyšším stupněm inbreedingu a vyšší prevalencí k amyloidóze. Většina z 34 jedinců, kteří onemocněli amyloidózou, se však vyskytovala na stejném území. Jednalo se o oblast středu ostrova a dále směrem k jihu. Právě v těchto místech se potkávají potomci jedinců dovezených z Anglie s potomky francouzských veverek. Existence hybridní zóny ovšem nebyla geneticky prokázána (Simpson *et al.* 2013).

5.2 Hmyzožravci (Eulipotyphla)

5.2.1 Nový Zéland – *Erinaceus europaeus*

Stát Nový Zéland se nachází na jihovýchod od Austrálie. Jeho hlavní část tvoří Severní (114 597 km₂) a Jižní ostrov (151 215 km₂), dále k němu patří značné množství ostrůvků. Nový Zéland je proslulý velkým počtem endemických druhů, například haterie novozélandské (*Sphenodon punctatus*) (Daugherty *et al.* 1990). Na ostrovech se původně nevyskytovali žádní savci, mimo mořských savců (Baker *et al.* 2010) a několik druhů netopýrů (Clout & Russell 2006). I to může být důvodem, proč znamenalo zavlečení invazních druhů savců velký zásah do původních ekosystémů (Atkinson 2001).

První záznam o dovezení jednoho páru ježků západních (*Erinaceus europaeus*) z Velké Británie na Nový Zéland pochází z roku 1869 (Thomson 1922). Lidé tak nejprve činili údajně pouze ze sentimentu, později kvůli likvidaci škůdců (slimáků a hlemýžďů), které sem zavlekli dříve. Kolem roku 1915 byli ježci místy již velmi hojní a zdá se, že Nový Zéland je zemí, kam se ježky podařilo úspěšně introdukovat (Brockie 1975, Thomson 1922). Ježek západní není striktním hmyzožravcem, jak napovídá český název řádu. Hlavní složku jeho potravy tvoří bezobratlí, nepohrdne ale ani obratlovci, mršinami a někdy dokonce rostlinnou potravou (Reeve 1994). Jako většina invazních druhů tak může v novém areálu způsobit značné problémy původním druhům.

Pro výzkum genetické struktury populací a historie invaze ježků západních na Nový Zéland bylo použito 9 mikrosatelitních markerů u 189 jedinců z Nového Zélandu (z celkem pěti lokalit), dále 23 jedinců z Velké Británie a genetická data 33 jedinců z Velké Británie, která byla převzata z předchozí studie Seddon *et al.* (Seddon *et al.* 2001). Analýza mitochondriální DNA byla zhotovena u 102 jedinců z Nového Zélandu a u všech jedinců z Velké Británie. Ve vzorku populace ježků z Nového Zélandu bylo nalezeno pět haplotypů. Dva haplotypy se vyskytovaly u naprosté většiny ježků, zbývající tři haplotypy pouze

u jednoho až dvou jedinců. Porovnáním s databází pak byla jako zdrojová oblast populací ježků na Novém Zélandu určena Velká Británie, což odpovídá historickým záznamům (Bolfiková *et al.* 2013). Na Novém Zélandu byly v Hardy-Weinbergově rovnováze pouze dvě z pěti zkoumaných populací. Zbývající tři populace vykazovaly nedostatek heterozygotů. Dle výsledků studie došlo k introdukci několikrát, což podporují i historické prameny (viz výše). Největší podobnost s populací ze zdrojové oblasti, co se týče mikrosatelitních dat, byla nalezena u populace ze Severního ostrova nového Zélandu. Tato populace také vykazuje nejnižší alelickou bohatost. Podle genetické analýzy tedy dala (domnělá) původní populace vzniknout populacím na Severním ostrově, až poté se ježci rozšířili na ostrov Jižní (Bolfiková *et al.* 2013). Dle historických záznamů tomu ale bylo naopak (Brockie 1975). Tento rozdíl může být způsoben různým zkreslením a vypovídací hodnotou obou metod, kdy každá z nich popisuje jiné aspekty invaze.

5.2.2 Irsko – *Sorex minutus*

Jedna z hlavních otázek týkajících se rejska malého (*Sorex minutus*) v Irsku zní: zda se zde vyskytuje přirozeně nebo byl introdukován. Možnost, že by do Irska přišel sám po pevninském mostu z Velké Británie, se zdá být nepravděpodobná. Pevninský most mohl existovat před 14 000 lety př. n. l. a nejspíše byl stále pokryt ledem. Z toho důvodu by byla migrace druhů netolerujících nízké teploty takřka nemožná (Edwards & Brooks 2008). Také absence jiných druhů rejsků a hrabošů, běžných ve Velké Británii, vnáší pochybnosti o existenci pevninského mostu. Pro určení období, kdy se rejsci objevili v Irsku, bylo analyzováno 247 jedinců z 20 lokalit, a to užitím mitochondriálních sekvencí DNA a 5 mikrosatelitních markerů. Byla objevena „star-like“ fylogeneze s dvěma hlavními centry, haplotypy Ire1 a Ire2. Ze 44 haplotypů se 6 vyskytovalo na více místech a 38 bylo unikátních pro určitou lokalitu. To poukazuje na velmi rychlou populační expanzi z malého počtu zakladatelů (McDevitt *et al.* 2009).

Rejsci v Irsku vykazují poměrně nízkou genetickou (nukleotidovou) diverzitu, podobná byla naměřena např. v populaci rejska *Sorex antinorii* ve Švýcarských Alpách nebo *Sorex unguiculatus* na malých japonských ostrovech (Naitoh & Ohdachi 2006; Yannic *et al.* 2008). Irsko je sice ostrov, ale s velkou rozlohou. Proto se na snížení genetické diverzity nepodílí omezený prostor, nýbrž pouze efekt zakladatele. Ani inbreeding nebyl v tomto výzkumu prokázán. Doba příchodu rejsků do Irska byla odhadnuta na 16 671 – 7 028 př.n.l., tento údaj ale možná počítá s podhodnocenou evoluční rychlostí (Rogers 1995). Dle jiných

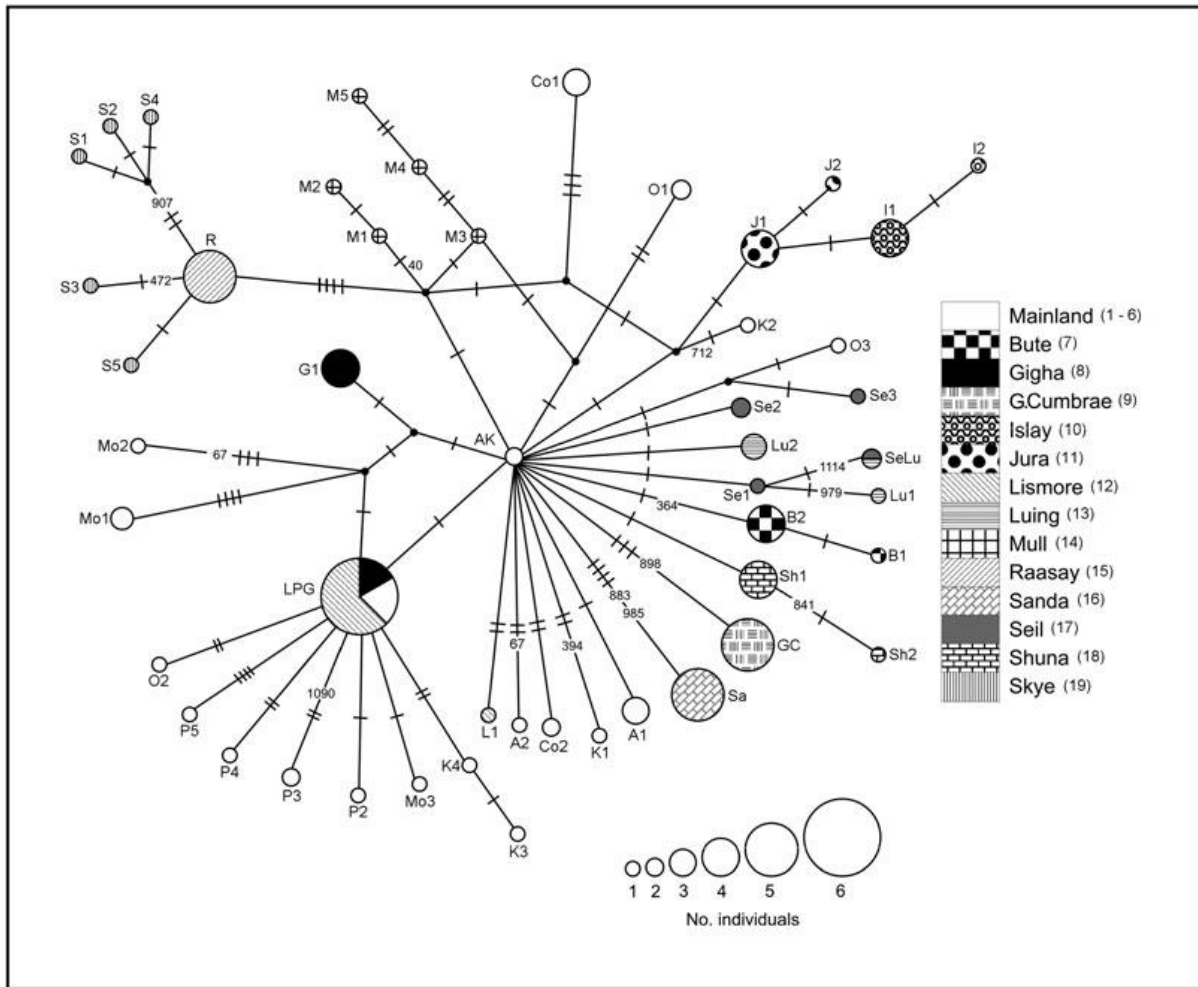
výpočtů by rejsci mohli do Irska dorazit až před 6 341 lety. Oba údaje se shodují na tom, že žijí již několik tisíc let a zároveň se tu nevyškytovali v době ledové (McDevitt *et al.* 2009).

5.2.3 Skotské ostrovy – *Sorex araneus*

Vnitřní Hebridy a souostroví Clyde Islands leží u západního pobřeží Skotska. Jsou to jediné ostrovy u Skotska, kde se vyskytuje rejsek obecný (*Sorex araneus*). Vzhledem k tomu, že se vhodné ekologické podmínky pro rejška nachází i na jiných ostrovech, je pravděpodobné, že jeho výskyt ovlivňuje především blízkost k pevnině (White & Searle 2008). V tomto případě je pevninou myšlen výrazně větší ostrov Velká Británie, kde se rejsek běžně vyskytuje (Anděra & Gaisler 2012). Rejsci obecní jsou schopni plavat a tímto způsobem se šířit (Hanski *et al.* 1991). Autoři se studie domnívají, že se mohli dostat na ostrovy sami, bez lidského přičinění. Jelikož pobřeží ale omývají silné mořské proudy, přichází v úvahu hypotéza o přechodu přes pevninský most, spíše než o přeplavání (White & Searle 2008).

V letech 2004 a 2005 zde bylo pro genetickou analýzu odchyceno 497 jedinců, a to ze třinácti ostrovů Vnitřních Hebrid a Clyde Islands a šesti lokalit ve Skotsku. U všech jedinců byla provedena analýza osmi mikrosatelitních markerů a u reprezentativního vzorku (tj. u pěti) z každé populace pak mitochondriální DNA, a to sekvence cytochromu b. V rámci mitochondriální DNA bylo nalezeno celkem 49 haplotypů, přičemž 19 z nich bylo unikátních pro pevninu a 28 pro ostrovy. Na každém ostrově se vyskytovalo od jednoho do pěti haplotypů a na pevnině se na každé lokalitě vyskytovalo dva až pět haplotypů. Pro rekonstrukci vnitrodruhové fylogeneze (Obr. 5) byla užita metoda Median-joining (Bandelt *et al.* 1999). Na grafu jsou znázorněny evoluční vztahy mezi jednotlivými haplotypy. Například většina ostrovních haplotypů pochází z jediného pevninského haplotypu. Je zde vidět ale i případ, kdy ostrovní haplotyp, z ostrova Islay, vznikl z jiného ostrovního haplotypu, z ostrova Jura. Dle mikrosatelitních dat si byly tyto dvě populace také nejpodobnější. Autoři usuzují, že tzv. „star-like“ fylogeneze může být v tomto případě důsledkem izolovanosti populací na ostrovech, kdy se haplotypy mohli vyvíjet nezávisle na pevnině. A tak, i když většina z nich pochází z jediného pevninského haplotypu, mohly se výrazně rozrůznit (White & Searle 2008). Pouze dvě populace, z ostrovů Skye a Seil, byly shledány geneticky blízkými k populacím pevninským, což může být způsobeno jednoduše malou vzdáleností těchto ostrovů od pevniny a tím pádem i probíhajícím genovým tokem. I proto byla na těchto dvou ostrovech a na pevnině nalezena nejvyšší diverzita, co se týče

mikrosatelitů (White & Searle 2007). Obecně se dá říct, že mezi mikrosatelitními daty pevninských populací byly nalezeny menší rozdíly, než mezi populacemi ostrovními. To se dá vysvětlit omezenou migrací rejsků mezi ostrovy, díky které docházelo k výměně genetické informace ve výrazně menší míře než na pevnině. Ke kolonizaci ostrovů došlo pravděpodobně na konci poslední doby ledové, tj. před 11 000 lety. Není ovšem zcela jasné, zda sem rejsky zavlekli lidé, nebo přišli sami (White & Searle 2008).



Obr. 5 Haplotypová síť vytvořená metodou Median-joining zobrazující vztahy mezi haplotypy rejsků obecných (*Sorex araneus*) pocházejících z ostrovů Vnitřních Hebrid, Clyde Islands a blízkých lokalit ve Skotsku (White & Searle 2008).

6. Závěr

Důvodem pro vypracování analýzy struktury invazních populací je většinou jejich negativní vliv na původní biotu a tedy potřeba se těchto „vetřelců“ zbavit. Nežádka je poptávka po takových studiích až v momentě, kdy hubení invazních druhů proběhlo, ovšem neúspěšně. Pak je potřeba zjistit příčinu nezdaru a navrhnout postup, který by mu příště zamezil.

Pro zjištění historie kolonizace se tradičně používají historické záznamy. Dobře zpracované údaje jsou k dispozici hlavně v případě záměrného vysazení (Kowarik 1995). Nevýhodou takto získaných informací ale nemusí být jen nekompletně zachovaná dokumentace. Je například těžké určit, kteří jednotlivci, zavlečení do nového areálu, dají skutečně vzniknout nové populaci. Invaze navíc často začíná zavlečením malého počtu zvířat, která nemusí být vůbec spatřena a jejich výskyt zaznamenán (Bolfiková *et al.* 2013). Existují ale i události, které genetickými metodami prokázat nelze. Pokud například došlo k introdukci zvířat z více lokalit, ale v nových podmínkách přežili jen zvířata z jedné lokality (geneticky odlišní od ostatních), kteří dali vzniknout celé nové populaci, chybí genetické důkazy o zavlečení z různých zdrojových populací. Také když je původně ustálená populace zcela nahrazena populací novou, nelze tuto skutečnost vyčíst z genetické informace recentní populace.

Další možností určení doby počátku a okolností invaze je použití poznatků z geologie nebo paleontologie. Například při srovnání kolonizace lidmi a hlodavci dle stáří nalezených kostí apod. Vhodné nálezy tohoto druhu jsou ovšem vzácné, a tak se hlavně pro recentnější invaze více hodí genetická analýza.

Pro správné zhodnocení výsledků genetických studií zaměřených na invazní populace je potřeba znát hodnoty v populacích přirozených. Pro to, abychom mohli říct, že je někde nízká nebo vysoká genetická diverzita, je důležité porovnání. Skutečnost, že u tzv. invazních druhů neexistuje dostatečný počet prací zaměřených na jejich přirozené populace, uvádí například u krysy obecné (*Rattus rattus*) Abdelkrim (Abdelkrim *et al.* 2005b).

Původ populací invazních savců může potvrdit nebo naopak vyvrátit také genetická analýza parazitů specializovaných na daný druh. Tímto způsobem byla potvrzena například hypotéza o mnohonásobné kolonizaci Kanárských ostrovů krysou obecnou (*Rattus rattus*), za použití jejího patogena tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta*). Haplotypy obou druhů

nalezené ve východní části souostroví se výrazně lišily od haplotypů ze střední a západní části. Hypotéza, že kolonizace souostroví krysami proběhla dvakrát (jednou do východní části a podruhé na zbytek území) má tak větší podporu, než kdyby tuto skutečnost nastínila data získaná pouze od jednoho z těchto druhů (Foronda *et al.* 2011; López *et al.* 2013).

Výraznou roli při vypracování analýzy hraje počet vzorků, tedy počet zkoumaných jednotlivců. Příliš malý soubor vzorků si vědci mohou špatným odhadem zvolit sami, nebo nemají jinou možnost z důvodu jejich špatné dostupnosti. Může se jednat o neprostupný terén, nedostatek času, malou četnost zkoumaného druhu atd. Ve vybraném souboru pak mohou chybět například i relativně často zastoupené haplotypy, výsledky nedávají jednoznačný smysl a autoři situaci pouze odhadují (např. (White & Searle 2008). Vzhledem k finanční a časové nákladnosti zpracování vzorků si ovšem vědci nemohou dovolit analyzovat ani příliš velké soubory vzorků.

7. Přehled použité literatury

- Abdelkrim J, Pascal M, Calmet C, Samadi S (2005a) Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: Examples from insular Norway rat populations. *Conservation Biology* **19**, 1509-1518.
- Abdelkrim J, Pascal M, Samadi S (2005b) Island colonization and founder effects: the invasion of the Guadeloupe islands by ship rats (*Rattus rattus*). *Molecular Ecology* **14**, 2923-2931.
- Abdelkrim J, Pascal M, Samadi S (2007) Establishing causes of eradication failure based on genetics: Case study of ship rat eradication in Ste. Anne archipelago. *Conservation Biology* **21**, 719-730.
- Amouroux P, Normand F, Nibouche S, Delatte H (2013) Invasive mango blossom gall midge, *Procontarinia mangiferae* (Felt) (Diptera: Cecidomyiidae) in Reunion Island: ecological plasticity, permanent and structured populations. *Biological Invasions* **15**, 1677-1693.
- Anděra M, Gaisler J (2012) Savci České republiky, *Academia*, Praha, 38.
- Atkinson IAE (1985) The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. In: Conservation of island birds (ed Icbp), *International Council for Bird Preservation*, 35–81.*
- Atkinson IAE (2001) Introduced mammals and models for restoration. *Biological Conservation* **99**, 81-96.
- Baker CS, Chilvers BL, Constantine R, *et al.* (2010) Conservation status of New Zealand marine mammals (suborders Cetacea and Pinnipedia), 2009. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **44**, 101-115.
- Bandelt HJ, Forster P, Rohlf A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* **16**, 37-48.
- Benson DA, Cavanaugh M, Clark K, *et al.* (2013) GenBank. *Nucleic Acids Res* **41**, D36-42.
- Bester MN, Bloomer JP, Bartlett PA, *et al.* (2000) Final eradication of feral cats from sub-Antarctic Marion Island, southern Indian Ocean. *South African Journal of Wildlife Research* **30**, 53-57.
- Bolfíková B, Konečný A, Pfüffle M, Skuballa J, Hulva P (2013) Population biology of establishment in New Zealand hedgehogs inferred from genetic and historical data: conflict or compromise? *Molecular Ecology* **22**, 3709-3720.
- Brockie RE (1975) Distribution and abundance of the hedgehog (*Erinaceus europaeus*) in New Zealand 1869, 1973. *New Zealand Journal of Zoology* **2**, 445–462.
- Burney DA, Burney LP, Godfrey LR, *et al.* (2004) A chronology for late prehistoric Madagascar. *Journal of Human Evolution* **47**, 25-63.
- Cadi A, Delmas V, Prevot-Julliard AC, *et al.* (2004) Successful reproduction of the introduced slider turtle (*Trachemys scripta elegans*) in the South of France. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* **14**, 237-246.
- Carrascosa MC, López-Martínez N (1988) The house mouse from a prehistoric site in Fuerteventura (Canary Islands, Spain). *Bonner zoologische Beiträge* **39**, 237–256.
- Castillo C, Martin-Gonzalez E, Coello JJ (2001) Small vertebrate taphonomy of La Cueva Del Llano, a volcanic cave on Fuerteventura (Canary Islands, Spain). Palaeoecological implications. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **166**, 277-291.
- Clout MN, Russell JC (2006) The eradication of mammals from New Zealand islands. In: Koike F, Clout MN, Kawamichi M, De Poorter M, Iwatsuki K (eds.) (2006) Assessment and control of biological invasion risks. *SHOUKADOH Book Sellers, Kyoto & IUCN, Gland*, 127-141.
- Corsini M, Margies P, Kondilatos G, Economidis PS (2005) Lessepsian migration of fishes to the Aegean Sea: First record of *Tylerius spinosissimus* (Tetraodontidae) from the Mediterranean, and six more fish records from Rhodes. *Cybium* **29**, 347-354.
- Courchamp F, Chapuis JL, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* **78**, 347-383.
- Daugherty CH, Cree A, Hay JM, Thompson MB (1990) Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*). *Nature* **347**, 177-179.

- de Vos A, Petrides GA (1967) Biological effects caused by Terrestrial Vertebrates Introduced into Non-native Environments. *IUCN Publication, New Series* **9**, 113-119.
- Dewey RA, Nellis DW (1980) Seabird research in the U.S. Virgin Islands. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* **45**, 445–452.*
- Di Castri F (1989) History of biological invasions with special emphasis on the oldworld. In: Drake JA (eds.) *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley & Sons, New York, 30.
- Ebenhard T (1988) Introduced birds and mammals and their ecological effects. *Swedish Wildlife Research* **13**, 1–107.*
- Foronda P, Lopez-Gonzalez M, Hernandez M, Haukialmi V, Feliu C (2011) Distribution and genetic variation of hymenolepidid cestodes in murid rodents on the Canary Islands (Spain). *Parasites & Vectors* **4**, 9.
- Fregel R, Gomes V, Gusmao L, et al. (2009) Demographic history of Canary Islands male gene-pool: replacement of native lineages by European. *Bmc Evolutionary Biology* **9**, 14.
- Fukami T, Wardle DA, Bellingham PJ, et al. (2006) Above- and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. *Ecology Letters* **9**, 1299-1307.
- Garza JC, Williamson EG (2001) Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology* **10**, 305-318.
- Global invasive species database
<http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=418&fr=1&sts=sss&lang=EN>
- Gunduz I, Auffray JC, Britton-Davidian J, et al. (2001) Molecular studies on the colonization of the Madeiran archipelago by house mice. *Molecular Ecology* **10**, 2023-2029.
- Hänel C, Chown SL (1999) An introductory guide to the Marion and Prince Edward Island Special Nature Reserves. Fifty years after annexation. *Department of Environmental Affairs and Tourism*, Pretoria, 13.
- Hanski I, Peltonen A, Kaski L (1991) Natal dispersal and social dominance in the common shrew *Sorex araneus*. *Oikos* **62**, 48-58.
- Hardouin EA, Chapuis JL, Stevens MI, et al. (2010) House mouse colonization patterns on the sub-Antarctic Kerguelen Archipelago suggest singular primary invasions and resilience against re-invasion. *Bmc Evolutionary Biology* **10**.
- Hebert PDN, Muncaster BW, Mackie GL (1989) Ecological and Genetic Studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a New Mollusk in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**, 1587-1591.
- Heiberg AC, Leirs H, Siegismund HR (2006) Reproductive success of bromadiolone-resistant rats in absence of anticoagulant pressure. *Pest Management Science* **62**, 862-871.
- Hingston M, Goodman SM, Ganzhorn JU, Sommer S (2005) Reconstruction of the colonization of southern Madagascar by introduced *Rattus rattus*. *Journal of Biogeography* **32**, 1549-1559.
- Holdgate MW (1986) Summary and Conclusions: Characteristics and Consequences of Biological Invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **314**, 733-742.
- Imber M, Harrison M, Harrison J (2000) Interactions between petrels, rats and rabbits on Whale Island, and effects of rat and rabbit eradication. *New Zealand Journal of Ecology* **24**, 153-160.
- Kowarik I (1995) Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, 15-38.
- Lack JB, Greene DU, Conroy CJ, et al. (2012) Invasion facilitates hybridization with introgression in the *Rattus rattus* species complex. *Molecular Ecology* **21**, 3545-3561.
- Le Sueur F (1976) A natural history of Jersey. *Phillimore & Co, Ltd, London and Chichester*.*
- Levine JM (2008) Biological invasions. *Current Biology* **18**, R57-R60.
- Lodge DM (1993) Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **8**, 133-137.
- Lorvelec O, Pascal M (2005) French attempts to eradicate non-indigenous mammals and their consequences for native biota. *Biological Invasions* **7**, 135-140.
- López M, Foronda P, Feliu C, Hernández M (2013) Genetic characterization of black rat (*Rattus rattus*) of the Canary Islands: origin and colonization. *Biological Invasions* **5**, 1573-1464.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the World's Worst Invasive Alien

- Species: A selection from the Global Invasive Species Database. *The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN)*.
- MacArthur RH, Wilson EO (1963) Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution* **17**, 373-387.
- Matisoo-Smith E, Roberts RM, Irwin GJ, *et al.* (1998) Patterns of prehistoric human mobility in Polynesia indicated by mtDNA from the Pacific rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**, 15145-15150.
- Mavruk S, Avsar D (2008) Non-native fishes in the Mediterranean from the Red Sea, by way of the Suez Canal. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**, 251-262.
- McDevitt AD, Rambau RV, O'Brien J, *et al.* (2009) Genetic variation in Irish pygmy shrews *Sorex minutus* (Soricomorpha: Soricidae): implications for colonization history. *Biological Journal of the Linnean Society* **97**, 918-927.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853-858.
- Naitoh Y, Ohdachi SD (2006) Population genetic structure of *Sorex unguiculatus* and *Sorex caecutiens* (Soricidae, Mammalia) in Hokkaido, based on microsatellite DNA polymorphism. *Ecological Research* **21**, 586-596.
- Nogales M, Rodriguez-Luengo JL, Marrero P (2006) Ecological effects and distribution of invasive non-native mammals on the Canary Islands. *Mammal Review* **36**, 49-65.
- Pascal M, Brithmer R, Lorvelec O, Venumiere N (2004) Consequences of the Ship Rat (*Rattus rattus*) recent invasion on the breeding avifauna of Sainte-Anne Islets Natural Reserve (Martinique, French West Indies), established after an eradication attempt. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* **59**, 309-318.
- Onrubia-Pintado J (1987) Les cultures préhistoriques des Îles Canaries, état de la question. *L'Anthropologie* **91**, 653-678.*
- Rando JC, Cabrera VM, Larruga JM, *et al.* (1999) Phylogeographic patterns of mtDNA reflecting the colonization of the Canary Islands. *Annals of Human Genetics* **63**, 413-428.
- Reeve N (1994) *Hedgehogs*. T & AD Poyser, London, 53.
- Rogers AR (1995) Genetic Evidence for a Pleistocene Population Explosion. *Evolution* **49**, 608-615.
- Rushton SP, Lurz PWW, Gurnell J, *et al.* (2006) Disease threats posed by alien species: the role of a poxvirus in the decline of the native red squirrel in Britain. *Epidemiology and Infection* **134**, 521-533.
- Russell JC, Abdelkrim J, Fewster RM (2009) Early colonisation population structure of a Norway rat island invasion. *Biological Invasions* **11**, 1557-1567.
- Russell JC, Clout MN (2004) Modelling the distribution and interaction of introduced rodents on New Zealand offshore islands. *Global Ecology and Biogeography* **13**, 497-507.
- Russell JC, Faulquier L, Tonione MA (2011) Rat invasion on Tetiaroa Atoll, French Polynesia. In: Veitch CR, Clout MN, Towns DR (eds.) (2011) *Island invasives: eradication and management*. IUCN, Gland, 118-123.
- Savidge JA, Hopken MW, Witmer GW, *et al.* (2012) Genetic evaluation of an attempted *Rattus rattus* eradication on Congo Cay, U.S. Virgin Islands, identifies importance of eradication units. *Biological Invasions* **14**, 2343-2354.
- Seddon JM, Santucci F, Reeve NJ, Hewitt GM (2001) DNA footprints of European hedgehogs, *Erinaceus europaeus* and *E-concolor*. Pleistocene refugia, postglacial expansion and colonization routes. *Molecular Ecology* **10**, 2187-2198.
- Simpson S, Blampied N, Peniche G, *et al.* (2013) Genetic structure of introduced populations: 120-year-old DNA footprint of historic introduction in an insular small mammal population. *Ecology and Evolution* **3**, 614-628.
- Slatkin M (1985) Rare Alleles as Indicator of Gene Flow. *Evolution* **39**, 53-65.
- States of Jersey (2005) A report on the condition of Jersey's environment. *States of Jersey*, Jersey, UK.
<http://www.gov.je/SiteCollectionDocuments/Industry%20and%20finance/R%20Condition%20of%20Jersey%27s%20Environment%2020050101%20SW.pdf>
- Stone PA, Snell HL, Snell HM (1994) Behavioral Diversity as Biological Diversity: Introduced Cats

- and Lava Lizard Wariness. *Conservation Biology* **8**, 569-573.
- Thomson, GB (1922) The Naturalisation of Animals and Plants in New Zealand. *Cambridge University Press*, London, 96-97.
- Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat Destruction and the Extinction Debt. *Nature* **371**, 65-66.
- Tollenaere C, Brouat C, Duplantier JM, *et al.* (2010) Phylogeography of the introduced species *Rattus rattus* in the western Indian Ocean, with special emphasis on the colonization history of Madagascar. *Journal of Biogeography* **37**, 398-410.
- van Aarde RJ (1978) Reproduction and population ecology in the feral house cat, *Felis catus*. On Marion Island. *Carnivore Genetics Newsletter* **3**, 288-316.
- van Vuuren BJ, Chown SL (2007) Genetic evidence confirms the origin of the house mouse on sub Antarctic Marion Island. *Polar Biology* **30**, 327-332.
- Vitousek PM, Dantonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**, 468-478.
- White TA, Searle JB (2007) Genetic diversity and population size: island populations of the common shrew, *Sorex araneus*. *Molecular Ecology* **16**, 2005-2016.
- White TA, Searle JB (2008) The colonization of Scottish islands by the common shrew, *Sorex araneus* (Eulipotyphla : Soricidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **94**, 797-808.
- Yannic G, Basset P, Hausser J (2008) Phylogeography and recolonization of the Swiss Alps by the Valais shrew (*Sorex antinorii*), inferred with autosomal and sex-specific markers. *Molecular Ecology* **17**, 4118-4133.

* sekundární citace