

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Klára Pyšková

Psík mývalovitý (*Nyctereutes procyonides*) ve střední Evropě: historie šíření a stav znalostí

Raccoon dog (*Nyctereutes procyonides*) in central Europe:
history of invasion and current state of knowledge

Bakalářská práce

Školitel: Prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.
Konzultant: Prof. Ing. Jaroslav Červený, CSc.

Praha, 2014

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, 12. 5. 2014

Podpis

Poděkování

Mnohokrát děkuji školitelům/konzultantům prof. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc. a prof. Ing. Jaroslavu Červenému, CSc., za přátelský přístup, ochotu poradit a zodpovězené dotazy. Rodině děkuji za podporu a poskytnutí příjemného pracovního prostředí - zejména tatínkovi za stovky zodpovězených otázek, pomoc se sháněním literatury, korekturu textu, četné rady a celkové seznámení se světem vědy. Děkuji Ing. Janu Perglovi z BÚ AVČR za poskytnutí dat z databáze DAISIE. A v neposlední řadě děkuji svému příteli Ondřeji Kauzálovi za kresbu psíka, trpělivost a podporu během psaní práce.

Abstrakt

Práce pojednává o psovité šelmě, psíku mývalovitém (*Nyctereutes procyonoides*), zavlečené do velké části Evropy. Popisuje její rozšíření v původním a invadovaném areálu, historii zavlékání, ekologii a sociální chování a impakt v nepůvodní oblasti. Shrnuje současné dostupné poznatky s důrazem na oblast střední Evropy. Původní areál výskytu psíka mývalovitého je ve východní Asii. Zvířata začala být v první polovině 20. století dovážena na kožešinové farmy do evropské části tehdejšího Sovětského svazu a následně vypouštěna do přírody za účelem lovu; během následujících 50 let kolonizoval psík mývalovitý území o rozloze 1,4 milionu km². Dnes je v mnoha zemích Evropy běžnou zdomácnělou šelmou. K úspěchu v invadovaném areálu mu napomohlo mnoho faktorů, například oportunistická potravní strategie a schopnost přizpůsobit se různým habitatům, opakované a četné introdukce během dlouhého období, zajišťující vysokou genetickou variabilitu, schopnost zimovat, nízký počet predátorů, tendence kočovat, někdy na poměrně veliké vzdálenosti, a vysoká vnitrodruhová tolerance. Ekologický i ekonomický impakt psíka mývalovitého je pravděpodobně poměrně nízký, nejnebezpečnější je přenos infekčních onemocnění, zejména vztekliny.

Klíčová slova: *Nyctereutes*, střední Evropa, invazní dynamika, ekologie

Abstract

The thesis is about the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*), a canid invasive in a large part of Europe. It describes its distribution in native and invaded range, the history of colonisation, ecology and social behaviour, as well as its impact in the invaded range. Available knowledge is summarized, with main focus on central Europe. The native distribution range of the species is in eastern Asia. The animals were first brought to the European part of the former Soviet Union in the first half of 20th century for breeding at fur farms, and later being released into the wild for hunting. The raccoon dog colonised 1,4 million km² over the next 50 years, and became an established carnivore common in many European countries. A number of factors influenced the successful invasion; an opportunistic feeding strategy and high habitat adaptability; repeated and numerous introductions over a long period of time, resulting in a high genetic variability; the ability to hibernate; low numbers of predators; the tendency to wander, sometimes to quite distant areas; and high intraspecific tolerance. The environmental and economic impact of raccoon dog seems to be rather low, and the most dangerous aspect of its invasion is the transmission of infectious diseases, mainly rabies.

Keywords: *Nyctereutes*, central Europe, invasion dynamics, ecology

OBSAH

1. Úvod	1
2. Biologické znaky a taxonomické zařazení	2
3. Původní areál, stav populací a ohrožení	3
4. Historie invaze psíka mývalovitého do Evropy a současné rozšíření	4
5. Faktory bránící šíření: vliv predátorů a klimatická omezení	8
6. Biologické a ekologické faktory ovlivňující invazi psíka mývalovitého	8
6.1 Habitat	8
6.2 Jídelníček	9
6.3 Zimování a průběh sezónní a denní aktivity	11
6.4 Teritorium	13
6.5 Populační hustota	13
6.6 Rodičovská péče a sociální chování	14
6.7 Mortalita	15
6.8 Šíření	16
6.9 Genetická variabilita populací	17
7. Impakt	17
7.1 Impakt na biodiverzitu a populace původních živočichů	17
7.2 Přenos parazitů a infekčních onemocnění	18
7.3 Kompetice s evropskými druhy šelem	20
7.4 Kvantitativní hodnocení impaktu a srovnání s ostatními invazními savci	21
8. Psík mývalovitý v České republice	24
9. Závěr	26
10. Literatura	27

1. ÚVOD

Biologické invaze jsou jedním z významných projevů činnosti člověka. Zavlékání nepůvodních druhů člověkem do oblastí mimo jejich původní rozšíření, často jiné kontinenty, může mít obrovské negativní dopady na biologickou diverzitu, fungování ekosystémů i lidské zdraví (tyto důsledky se označují termínem „impakt“). Podle zprávy Millenium Ecosystem Assessment jsou biologické invaze spolu s přeměnou habitatů, změnou klimatu, nadměrnou exploatací a znečištěním jedním z faktorů, které nejvíce ohrožují biodiverzitu a ekosystémy obecně (Sarukhán & Whyte 2005). Mají také významný vliv na ekonomiku; v Evropě se škody související s biologickými invazemi odhadují na 12,7 miliard euro ročně. Tento odhad je navíc konzervativní, protože o impaktu mnoha druhů nemáme dostatečné informace, částka tak může být mnohem vyšší (Kettunen *et al.* 2008). V Evropě je v současné době registrováno téměř 12 000 nepůvodních druhů živočichů a rostlin (DAISIE 2009) a stále jich přibývá (Hulme *et al.* 2009).

Zavlečením do nového území překoná druh za pomoci člověka geografickou bariéru, tam však musí překonat řadu bariér ekologických a biologických. Druhy, které se v novém areálu začnou v přírodě pravidelně rozmnožovat, se označují jako zdomácnělé (naturalizované) a ty z nich, které se rozšíří na velké vzdálenosti od zdrojových populací, se považují za invazní (Blackburn *et al.* 2011). Jen malá část z celkového počtu zavlečených druhů se stane invazními.

I když jich co do počtu druhů ve srovnání s ostatními zavlečenými organismy není mnoho, tvoří nepůvodní savci významnou skupinu; v Evropě je registrováno 44 druhů, z nichž 33 je naturalizovaných (Genovesi *et al.* 2009). Impakt dvou z hlediska invazí nejvýznamnějších skupin suchozemských obratlovců, tedy savců a ptáků, je zhruba srovnatelný (Kumschick *et al.* 2011). Společně pak představují skupinu, která má ze všech organismů v Evropě největší impakt; z celkového počtu zaznamenaných savců a ptáků byl ekologický impakt zaznamenán u 30 % druhů a ekonomický 38 % (Vilá *et al.* 2010). Invazemi nejpostiženějšími oblastmi Evropy jsou ostrovy: Sardinie s 21 naturalizovanými druhy; Korsika s 19 druhy a Británie, kde je naturalizovaných druhů 18 – Anglie je zároveň zemí s nejvyšším počtem vymizelých invazních druhů, v důsledku úspěšných eradikací nebo neschopnosti zavlečeného druhu udržet dlouhodobě invazní populace. Nejnebezpečnějšími druhy (potlačujícími nejvíce původních a ohrožených druhů) v Evropě jsou norek americký (*Neovison vison*), kočka domácí (*Felis catus*) a koza domácí (*Capra hircus*) (Genovesi *et al.* 2012).

Invazní druhy mohou kompetovat s druhy původními, ohrožovat lokální populace predací, přenosem infekčních onemocnění či přetvářet habitat například vlivem herbivorie. Při vhodných podmínkách (vhodný habitat, dostatek potravních zdrojů, málo predátorů, absence parazitů) mohou vysoké populační hustoty „vetřelců“ způsobit i vyhynutí původních a endemických druhů, zejména na ostrovech (Sax & Gaines 2008). Jedním z příkladů nevratného poškození ekosystému je bojga hnědá (*Boiga irregularis*), která svou invazí na ostrově Guam zlikvidovala většinu z původních druhů ptáků a ještěrek. Králík divoký (*Oryctolagus cuniculus*) páchá obrovské škody v australské krajině. Veverka popelavá (*Sciurus carolinensis*) způsobuje v některých zemích Evropy lokální extinkce původní veverky obecné (*Sciurus vulgaris*). Ve většině případů je velmi obtížné či nemožné zdomácnělé druhy eradikovat.

Psík mývalovitý (*Nyctereutes procyonoides*) patří mezi nejproblematictější invazní druhy: jeho evropský areál je mimořádně rozsáhlý (DAISIE 2009), je řazen mezi deset evropských invazních druhů s největším environmentálním impaktem (Nentwig *et al.* 2009), současně však jde o druh, o němž víme jen velmi málo. Do Evropy se dostal z východní Asie v první polovině 20. století kvůli kožešině a rozšířil se do většiny evropských zemí (Lavrov 1971). Největší počet studií na psíka mývalovitého pochází se severovýchodních zemí, konkrétně z Finska, dále z Německa, Polska a v menší míře z dalších zemí. Cílem této práce je stručně (i) popsat průběh invaze druhu na území Evropy, (ii) shrnout dosavadní poznatky o jeho ekologii, způsobu života a důsledcích invaze, (iii) vyzdvihnout faktory a vlastnosti, které psíkovi umožnily tak úspěšnou a rychlou kolonizaci nového území; a v neposlední řadě (iv) poukázat na oblasti, kde jsou data nedostatečná a je nutný další výzkum.

Biologické invaze jsou velkým problémem dnešního světa a velkou kapitolou vědy; obrovské množství informací již máme, mnoho věcí ale stále nevíme a je nutné je dále zjišťovat. Téma invaze psíka mývalovitého jsem si vybrala především proto, že jde o významný zavlečený druh a o jeho ekologii v České republice se ví jen velmi málo.

2. BIOLOGICKÉ ZNAKY A TAXONOMICKÉ ZAŘAZENÍ

Psík mývalovitý je malá psovitá šelma podobná lišce, s lehce protáhlým tělem a krátkýma nohama i ocasem (obr. 1). Čumák na drobné hlavě je krátký a špičatý, uši malé a oblé. Obličejovou kresbou – světlým čumákem a tmavou maskou okolo očí – připomíná mývala (*Procyon lotor*), s nímž si jej lze snadno splést. Tělo je pokryté hustou, dlouhou srstí, většinou hnědožluté, šedé a černé barvy (Allen 1938). Nohy, tlapky a hrudník jsou tmavé. Na podzim je psík výrazně tlustší než po skončení zimy, kdy srst již není tak hustá a tukové zásoby jsou spotřebované. Líná jen jednou ročně na jaře. Délka těla se pohybuje od 65 do 80 cm, ocas je 15–25 cm dlouhý; v létě zvířata váží 4–6 kg, v zimě 6–10 kg (Novikov 1956; Kauhala & Saeki 2004).

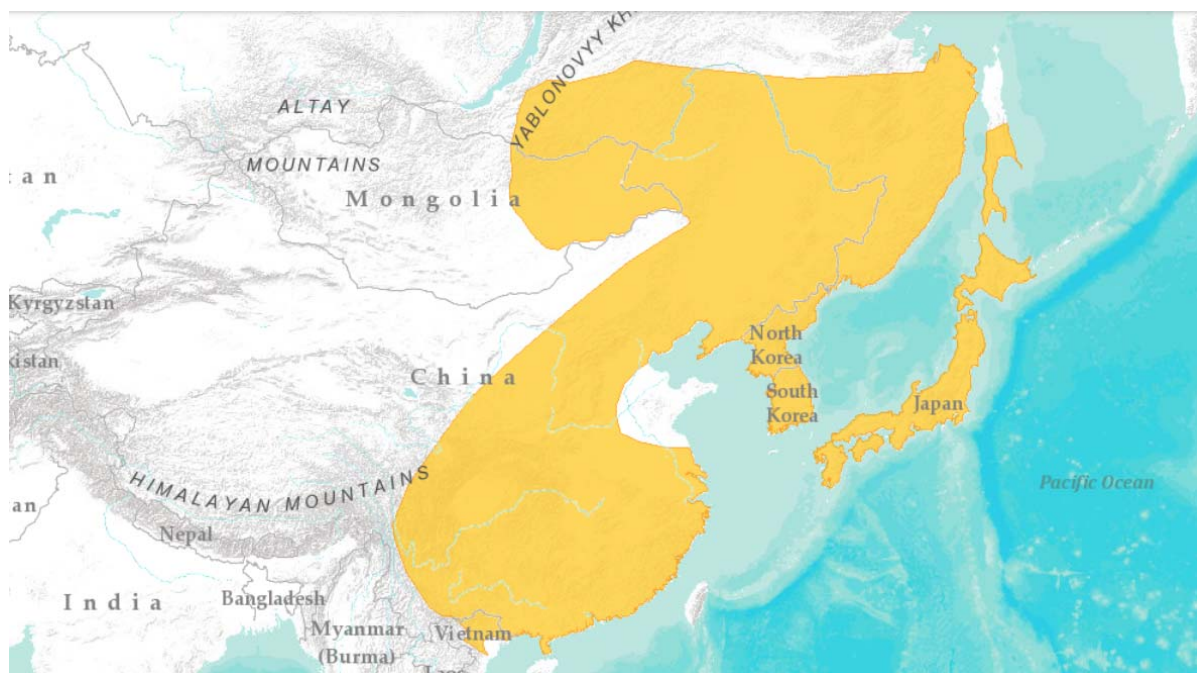


Obr. 1. Psík mývalovitý (*Nyctereutes procyonoides*). Orig. O. Kauzál

Do rodu *Nyctereutes* Temminck, 1838 spadá jediný druh *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834), psík mývalovitý. Rozlišuje se 5–6 následujících poddruhů: *N. p. procyonoides* (Gray, 1834); *N. p. orestes* Thomas, 1923; *N. p. koreensis* Mori, 1922; *N. p. ussuriensis* Matschie, 1907; *N. p. viverrinus* Temminck, 1838; a *N. p. albus* Beard, 1904 (Ward & Wurster-Hill 1990). Někteří autoři poslední dva poddruhy rozlišují (Kauhala & Saeki 2004), často jsou však považovány za jeden (Ellerman & Morrison-Scott 1966 cit. dle Ward & Wurster-Hill 1990). V Japonsku jsou *N. p. viverrinus* a *N. p. albus* označováni souhrnným názvem „tanuki“ a podle molekulárních dat pravděpodobně tvoří nejen jeden poddruh, ale dokonce odlišný druh. Tanuki, žijící v Japonsku a na okolních ostrovech, má méně chromozomů ($2n = 38$; (Wada *et al.* 1998)) než ostatní poddruhy, u nichž $2n = 54$ (Mäkinen *et al.* 1986). Redukce počtu chromozomů tanukiho v důsledku Robertsonovských translokací je chápána jako doklad zřejmých speciálních tendencí (Kauhala & Saeki 2004).

3. PŮVODNÍ AREÁL, STAV POPULACÍ A OHROŽENÍ

Původní oblastí výskytu psíka mývalovitého je východní Asie (obr. 2). Areál se táhne od Japonska a okolních ostrovů (vyjma jižních, tedy Nansei, Okinawa, Miyako a Ogasawara), kde se vyskytuje *N. p. viverrinus* (na sever až po Cugarský průliv) a *N. p. albus* (oblast Hokkaidó), přes Korejský poloostrov (*N. p. koreensis*), na jih až po severní Vietnam a čínské provincie Šan-si, S'-čchuan a Fu-ťien, na severu zasahuje areál od 60. let minulého století (Lever 1985) až do Mongolska (*N. p. procyonoides*). Podruh *N. p. orestes* obývá horskou oblast Jün-nan v Číně. Pro invazní biologie je však nejzajímavějším poddruhem *N. p. ussuriensis*, jehož původním areálem jsou oblasti řek Amur a Ussuri na Sibiři v Rusku a v severovýchodní Číně, až po pobřeží Japonského moře, dnes je však nežádoucím obyvatelem velké části Evropy (Novikov 1956; Ward & Wurster-Hill 1990; Kauhala & Saeki 2004; Wilson & Reeder 2005)



Obr. 2. Původní rozšíření psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonoides*). Podle (IUCN 2014)

O abundanci a stavech populací v oblasti původního výskytu, kromě Japonska, informace chybí (Kauhala & Saeki 2004). Podle červeného seznamu IUCN (International Union for Conservation of Nature) je druh málo dotčený a není nijak chráněný. V Japonsku je psík lovnou zvěří a od listopadu do února se smí chytat do pastí nebo střilet v souladu s Wildlife Protection and Hunting Law z roku 1918 (Saeki & Macdonald 2004). Ani z Japonska však neexistují kvantitativní studie o početnosti populací, pouze různé nepřímé doklady, jako například počty přejetých zvířat na dálnicích a rychlostních komunikacích a nalezených mrtvých zvířat v jednotlivých prefekturách; ty naznačují poměrně vysokou abundanci v jihovýchodních částech země a nízkou v oblastech Hokkaidó, Chubu a okolí velkých měst (Kauhala & Saeki 2004; Saeki & Macdonald 2004).

Ačkoliv přesně nevíme, v jakém jsou asijské populace psíka mývalovitého stavu, existuje mnoho faktorů, které by mohly vést k lokálním poklesům jejich velikosti či druh celkově ohrozit. Jedním z nich je silniční doprava, jejíž vinou počty usmrčených zvířat stále narůstají. Psíci mají poměrně pomalé reakce a tak snadno skončí pod koly projíždějících automobilů (Kawabe & Tanaka 2003). Přemnožení jiných druhů zvířat může pro psíka mít také nežádoucí následky. Např. v Japonsku přemnožení jeleni sika požírají vegetaci a s ní po zemi lezoucí hmyz a žížaly, které tvoří důležitou složku potravy psíka mývalovitého, zejména od listopadu do května (Seki & Koganezawa 2013). Invazní mýval způsobuje poklesy populací původních šelem, včetně psíka nebo lišky (Ikeda *et al.* 2004). Dalším nepřítelem jsou různí parazité, jedním z nich je zákožka svrabová (*Sarcoptes scabiei*), způsobující u psů prašivinu kůže. V Japonsku byla tato nemoc v populacích psíků mývalovitých poprvé zaznamenána ve východní části země v roce 1975 (Saeki 2001) a naplno propukla a začala se šířit v roce 1993, zřejmě v důsledku tou dobou zvýšené populační hustoty (Kido *et al.* 2013). Onemocnění postihuje kůži a způsobuje vypadávání chlupů, může vést ke vzniku infekce (Ninomiya & Ogata 2005). Při vysokých populačních hustotách může nastat epizootie a způsobit fatální snížení hostitelských populací (Shibata & Kawamichi 1999). Zákožka byla u psíků mývalovitých zaznamenána i v Koreji (Eo *et al.* 2008).

4. HISTORIE INVAZE PSÍKA MÝVALOVITÉHO DO EVROPY A SOUČASNÉ ROZŠÍŘENÍ

Nyctereutes procyonoides subsp. *ussuriensis* se z Dálného východu poprvé do evropské části Ruska (bývalého Sovětského svazu) dostal v roce 1928 nebo 1929, kdy bylo vypuštěno 415 březích samiček do horských lesů Zakavkazska, Abcházie a Jižní Osetie. Tyto introdukce nebyly celkově nijak významně úspěšné, ačkoliv malé populace se uchytily v nížinných lesích mezi řekami Terek a Sulak v Dagestánu; dále se však nerozšířily. V polovině 30. let 20. století byla vypouštěna další zvířata v oblastech Leningradu, Novgorodu, v severním Kavkazu, v Kyrgyzstánu nebo na Ukrajině (Lever 1985). V letech 1929–1955 tak bylo celkově na území bývalého Sovětského svazu vypuštěno 9100 jedinců, kteří se rychle rozšířili do dalších částí Evropy (Lavrov 1971). Psíci mývalovití byli do evropské části Ruska původně dovezeni do kožešinových farem kvůli husté srsti a později byli vypouštěni, aby bylo možné zvíře lovit ve volné přírodě (Novikov 1956).

Na území bývalého Sovětského svazu nebyla zvířata vypouštěna pouze v Rusku, ale například i v Moldávii v letech 1949–1954, kde se zpočátku začala množit a šířit; v 80. letech však byly tamní populace poměrně malé (Lever 1985). K introdukcím docházelo v 50. letech v Estonsku a v roce 1953 v oblasti Karelské šíje mezi Ladožským jezerem a Finským zálivem poblíž finských hranic, někteří jedinci byli vypuštěni i v severních částech Sovětského svazu, na poloostrově Kola (1936) nebo v Archangelské oblasti (1950–1953) (Lavrov 1971). Zvířata se vypouštěla ještě v 60. letech, do Běloruska bylo v té době introdukováno 100 jedinců (Lever 1985). Mnohé z těchto introdukcí byly úspěšné a populace začaly rychle narůstat. Invadovaný areál se v bývalém SSSR zvětšoval v průměru o 40 km za rok, v některých letech dokonce až o 120 km (Lavrov 1971).

Evropská invaze mimo území dnešního Ruska má těžiště v Pobaltí a v severní části kontinentu a začala ve Finsku. Do této země se psík mývalovitý poprvé dostal roku 1935 z evropského Ruska (Lever 1985), zemi však začal intenzivně kolonizovat v polovině 50. let. Trvalo zhruba 10 let, než vypukla populační exploze, za dalších deset let se pak rozšířil téměř po celém jižním a středním Finsku. V polovině 70. let došlo k útlumu, který trval 10–15 let, poté začaly počty zvířat opět stoupat. Dnes je psík v této zemi nejrozšířenější středně velkou šelmou a populace stále rostou (Kauhala 2007 cit. dle Kauhala & Kowalczyk 2011). Ročně se uloví zhruba polovina finské populace psíků; počet úlovků vzrostl z 818 v letech 1970/71 na 172 000 v roce 2009 (Kauhala & Kowalczyk 2011). Finsko je jednou ze zemí, kde probíhá nejintenzivnější výzkum psíka mývalovitého, proto odtud máme velké množství informací.

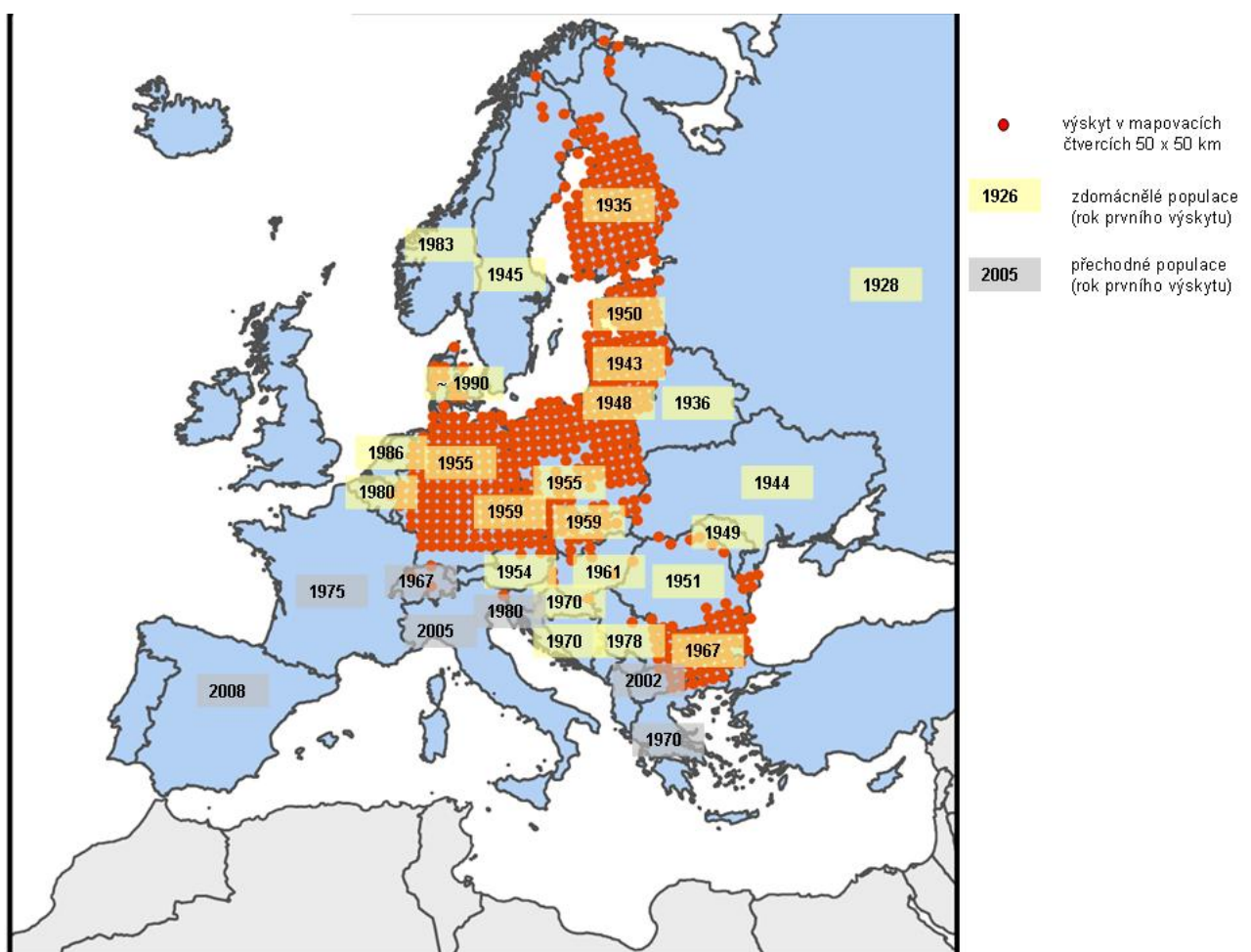
Po Finsku začal psík zdomácňovat v pobaltských státech (obr.3). V Estonsku byli psíci záměrně vypouštěni do přírody v 50. letech, vzhledem k početným tamním populacím vlků a rysů však populace psíka nijak výrazně nenarůstaly; přestože zůstaly malé, rozšířil se ale psík po celém území (obr. 3). V polovině 70. let se populace v Estonsku odhadovala na více než 7000 kusů (Lever 1985; Kauhala & Kowalczyk 2011). Litvu psík mývalovitý kolonizoval během pouhých deseti let; první údaj pochází z roku 1948 a koncem 50. let byla šelma rozšířena po celé zemi (Lavrov 1971). V Lotyšsku bylo k roku 1951 spatřeno nebo uloveno již 1000 zvířat (Kauhala & Kowalczyk 2011).

Ve Švédsku byli psíci poprvé spatřeni roku 1945 (Lever 1985), poté se však objevovali zřídka (DAISIE 2012 udává první záznam dokonce až z roku 1972). Před několika lety se začali opět šířit, příčina tohoto zpoždění však není známa (Kauhala & Kowalczyk 2011). První záznam z Norska pochází z roku 1983 z jižní části země (Wikan 1983 cit. dle Kauhala & Kowalczyk 2011); poté se psíci nikde neobjevovali, až v zimě roku 2007/08 bylo několik zvířat zastřeleno ve středním Norsku. Do země se pravděpodobně dostali ze sousedního Švédska (Kauhala & Kowalczyk 2011).

Do Polska psík pronikl v roce 1955 (Lever 1985), první záznam pochází z Bělověžského pralesa v severovýchodní části země (DAISIE 2012) a šířil se pozoruhodnou rychlostí v průměru 135 km (s maximem 300 km) za rok (Lever 1985). Koncem 60. let kolonizoval celou zemi kromě horských oblastí na jihu země ((Kauhala & Kowalczyk 2011); obr. 3). Dnes je v některých částech Polska nejrozšířenější šelmou (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998); ročně se uloví okolo 11 000 psíků a rok od roku se počet úlovků zvyšuje (Kauhala & Kowalczyk 2011).

První záznam z Německa pochází z roku 1961 (Lever 1985); (DAISIE 2012) sice uvádí dokonce 1955, nejnovejší shrnutí invaze psíka do Evropy (Kowalczyk 2014) se však přiklání k pozdějšímu datu, takže údaj z DAISIE (2012) je zřejmě nejistý. Do 90. let byly populace psíků malé, pak se ale začaly zvětšovat, a to zejména ve východní části země (Ansorge & Stiebling 2001 cit. dle Kauhala & Kowalczyk 2011). Od počátku 90. let exponenciálně narůstají počty úlovků (Drygala *et al.* 2008b; Drygala *et al.* 2008c), v Braniborsku jejich počet vzrostl z 395 v sezóně 1995/96 na 11 659 kusů v roce 2001/02, a na přelomu let 2008/09 bylo v Německu zastřeleno přes 30 000 psíků (Drygala *et al.* 2001).

Z Německa se druh rozšířil do Dánska, kde bylo v letech 1995–2003 pozorováno 25 psíků v Jutsku a na ostrově Fyn (Baagøe & Jensen 2007 cit. dle CABI 2014). Přesný údaj prvního pozorování pro Dánsko není známý; DAISIE (2012) uvádí 1930, ten je však nejspíš chybný (v té době se psíci teprve začínali šířit v Rusku); (Lever 1985) uvádí, že Dánsko v 70. letech ještě invadováno nebylo.

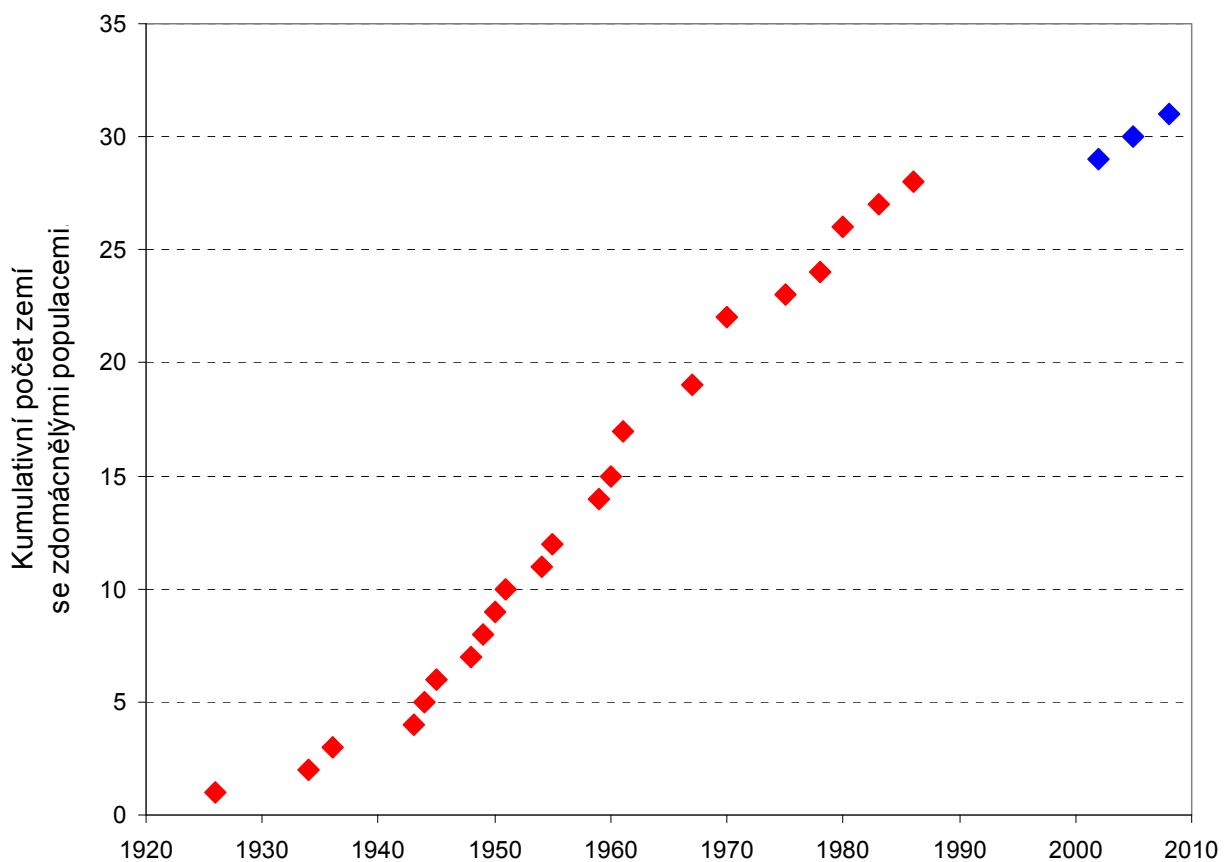


Obr. 3. Rozšíření psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonoides*) v Evropě. Kde jsou k dispozici data, je znázorněn výskyt v mapovacích čtvercích 50 × 50 km, v ostatních zemích je výskyt indikován rokem prvního nálezu. Jsou rozlišeny země, ze kterých se uvádí naturalizované populace a země, kde se pravděpodobně psík vyskytoval pouze přechodně. Sestaveno na základě DAISIE (2012), Lever (1985), CABI (2014) a dalších zdrojů (viz text).

Jihozápadním směrem se psík pravděpodobně šířil přes Moldávii (první údaj z roku 1949) a Rumunsko, kde byl poprvé zaznamenán roku 1951 (Lever 1985), první údaj z Maďarska se datuje o deset let později

(DAISIE 2012) a z Bulharska v roce 1967. Ve Švýcarsku se objevil v roce 1967 (Weber *et al.* 2004), ve Francii 1975 nebo 1979; první případ rozmnožení v této zemi pochází z roku 1988 (Léger & Ruetten 2005 cit. dle Kauhala & Kowalczyk 2011). V Makedonii byl v září 2002 nalezen psík přejetý autem; (Cirovic 2006) uvádí, že v té době to bylo nejnižnější místo dosavadního výskytu a znamenalo pravděpodobné šíření na Balkánský poloostrov (DAISIE 2012 ale uvádí první pozorování z Řecka v roce 1970). V roce 2005 byl psík spatřen a vyfotografován na severu Itálie, což znamená, že se zvířeti podařilo překročit Alpy (Kauhala & Kowalczyk 2011; DAISIE 2012). V severovýchodním Španělsku byl v roce 2008 nalezen psík, kterého přešlo auto (ANSE 2008).

Psík mývalovitý se vyskytuje i v dalších zemích Evropy (Holandsko, Slovinsko, Chorvatsko, Bosna a Hercegovina, Srbsko, Ukrajina, Rakousko), celkem jsou udávány výskyty z 31 zemí (obr. 3). V naprosté většině z nich se jedná o naturalizované populace, pouze v jižní části kontinentu jde spíše o přechodné výskyty. Obr. 4 dokládá, že od poloviny 40. let probíhalo šíření stálou rychlostí, nárůst v kumulativním počtu obsazených zemí v čase je pro následujících 50 let více méně lineární. Zpomalení invaze v posledních 20 letech je důsledkem toho, že psík pronikl prakticky do celé Evropy. Z časové posloupnosti invaze jednotlivých zemí (obr. 3) lze odvodit, že šíření ze zdroje, tedy evropské část Ruska, probíhalo na západ všemi směry, od Finska a Pobaltí na severu přes Bělorusko a Ukrajinu do jižněji položených oblastí Evropy.



Obr. 4. Šíření psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonoides*) v Evropě. Vynesen je kumulativní počet zemí, ve kterých byl psík zaznamenán, proti času (na základě prvního uváděného výskytu, viz obr. 3). Země, ve kterých psík nevytváří zdomácnělé (naturalizované) populace (podle DAISIE 2012), jsou vyznačeny modrými symboly.

5. FAKTORY BRÁNÍCÍ ŠÍŘENÍ: VLIV PREDÁTORŮ A KLIMATICKÁ OMEZENÍ

Psík mývalovitý má v invadovaném areálu několik nepřátel, mezi které patří vlk obecný (*Canis lupus*) (Kowalczyk *et al.* 2009), rys (*Lynx lynx*), medvěd hnědý (*Ursus arctos*) (Sutor & Schwarz 2013), liška obecná (*Vulpes vulpes*), pes (*Canis familiaris*), výr velký (*Bubo bubo*), orel mořský (*Haliaeetus albicilla*), nebezpečný zejména pro mláďata (Novikov 1956; Drygala *et al.* 2008a), v původním areálu pak rosomák sibiřský (*Gulo gulo*) či kuna charza (*Martes flavigula*). Psík nedokáže příliš rychle běžet, proto je pro tyto dravce snadnou kořistí (Novikov 1956). Při vysokých populačních hustotách mohou predátoři populacím psíků zabránit ve větším šíření a naopak, např. ve Finsku v 60. a 70. letech pokles populací vlků a rysů umožnil v té době populační explozi psíka (Ermala 2003 cit. dle Kauhala & Kowalczyk 2011).

Dalším faktorem omezujícím velikost areálu invazních druhů jsou klimatické podmínky; do určité míry to platí i pro psíka mývalovitého. V původním areálu obývá území sahající od subtropického podnebí (severní Vietnam, jižní Čína, Japonsko) až po kontinentální klima jihovýchodní Sibíře a Mongolska, kde jsou zimy dlouhé a studené. V invadovaném areálu je tudíž směrem na sever limitován klimatem – je schopen přežít jen v oblastech, kde průměrná roční teplota převyšuje 0°C, sněhová pokrývka nepřesahuje 80 cm a sníh leží méně než 175 dní v roce, což mu zajišťuje dostatečně dlouhé vegetační období rostlin, kterými se krmí (Lavrov 1971). V současné době tuto hranici tvoří polární kruh (Kauhala & Helle 1991). Globální změna klimatu by tedy psíkům mohla prospět a podpořit jejich další šíření severním směrem, zvýšené množství sněhových srážek ve vyšších polohách v jarním období by však mělo působit proti tomuto scénáři a zabránit masovějšímu šíření (Melis *et al.* 2010).

Psík mývalovitý v původním areálu přežívá v nadmořských výškách téměř od hladiny moře až po horské oblasti v nadmořské výšce přes 3000 m (Allen 1938) a vzhledem k úspěšnému překročení Alp se zdá, že v tomto ohledu Evropa příliš mnoho překážek nepřináší.

6. BIOLOGICKÉ A EKOLOGICKÉ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ INVAZI PSÍKA MÝVALOVITÉHO

Během 50 let se psíkovi podařilo úspěšně kolonizovat území o rozloze 1,4 milionů km² (Nowak 1993 cit. dle Drygala *et al.* 2010) a proniknul do většiny evropských zemí (obr. 3), což dokazuje, jak je druh přizpůsobivý. V následující části se budu zabývat ekologií a chováním psíka a tam, kde jsou k dispozici data, také srovnáním podobností a rozdílů toho, jak tyto faktory působí v původním a invadovaném areálu.

6.1 Habitat

Invadovaný areál. Široké spektrum využívaných habitatů jak v přírodě, tak v člověkem využívané krajině, je dalším klíčovým faktorem úspěchu osídlení hustě obydlené západní a střední Evropy. Pokud má v dosahu dostatek potravy, vodu, místo, kde se skrýt přes den, doupe pro výchovu mláďat a koridory spojující jednotlivé habitaty, může žít prakticky kdekoliv (Drygala *et al.* 2008a).

Ve Finsku psík mývalovitý preferuje pobřežní oblasti a stará vlhká vřesoviště s hustým podrostem, kde je dostatek jídla (Kauhala 1996 cit. dle Drygala *et al.* 2008b). Celá střední Evropa poskytuje psíkovi dostatek vhodných habitatů (Drygala *et al.* 2008a), díky dlouhé vegetační sezóně, která znamená dostatek potravy po celý rok (Drygala *et al.* 2008b). Na jaře a v létě se zdržuje především v blízkosti vody, na podzim – v době zvětšování tukových zásob – na psíka spíše narazíme v lese, kde se vykrmuje borůvkami, malinami a dalšími bobulemi. Vyhýbají se bukovým a jehličnatým lesům s řídkým podrostem (Osten-Sacken 2011). Podle studie ze severovýchodního Německa (Drygala *et al.* 2008a) psík nijak zvlášť neupřednostňuje konkrétní habitat, během roku využívá to, co je dostupné, ať už jsou to lesy, rákosiny, křoviny, remízky či kukuřičná pole. Zemědělská krajina psíkům poskytuje potřebnou ochranu a dostatek potravy, častěji si však vybírají oblasti s menším podílem farmářské půdy a větším zastoupením pastvin a luk, kde žije hodně myši, rejšků, obojživelníků a hmyzu. Jsou však schopni dobře přežívat i v zemědělsky obhospodařované krajině – v takovém prostředí upřednostňují remízky, křoviny a vzrostlé plodiny, například kukuřičná pole, kde najdou na podzim a v zimě snadno potravu. Přes den často odpočívají nebo se krmí na klidných loukách (Drygala *et al.* 2008a).

Teritoria psíků, kteří obývají spíše otevřenější krajinu, bývají menší než teritoria psíků v zalesněnějších oblastech, neboť pastviny a louky jim poskytují bohatší zdroje potravy. Oportunistická potravní strategie psíkům zajišťuje, že zdroje jejich potravy jsou po většinu roku dostatečné a rovnoměrně rozložené v prostředí. Struktura obývaných habitatů tedy nejspíš nemá vliv na abundanci druhu (Drygala *et al.* 2008a).

Původní areál. V původním areálu psík upřednostňuje krajinu s hustým porostem, který mu poskytuje ochranu a hojnost potravy – malých obratlovců a bezobratlých a dostatek ovoce, ořechů, bobulí a jiných plodů. Obvykle se nachází v blízkosti vod – řek, jezer, potoků a bažin. Vyskytuje se od mořského pobřeží až po horské oblasti nad 3000 m. Na Sibiři žije v listnatých lesích, houštinách a křovinách, na planinách, loukách a v bažinatých oblastech, také přímo v blízkosti vody, vyhýbá se jehličnaté tajze, kde není dostatečně hustý podrost a nenachází zde tudíž bohaté zdroje potravy (Novikov 1956; Ward & Wurster-Hill 1990). V Japonsku psík žije ve smíšených lesích poblíž jezer a řek, nebo upřednostňuje mořské pobřeží (Ikeda 1982 cit. dle Ward & Wurster-Hill 1990). Na rozdíl od střední Evropy, kde se zvířata vyhýbají vesnicím a lidským obydlím, se v Japonsku objevují i v městských oblastech (Saeki 2001).

6.2 Jídelníček

Schopnost přizpůsobit jídelníček místním podmínkám je nezbytným klíčem k úspěchu invazních predátorů (Caut *et al.* 2008). Psík mývalovitý se nesespecializuje na konkrétní druh potravy, a pokud mají zvířata dostatek jídla, rodí se jim hodně mláďat, která dobře přežívají (nejnižší úmrtnost mláďat bývá v letech, kdy je dobrá úroda bobulí) (Kauhala *et al.* 1993b). Psík mývalovitý je oportunistický všežravec a generalista (Sidorovich *et al.* 2008) a je spíše sběračem, než predátorem (Kauhala *et al.* 1993b). Většinu potravy tvoří drobní živočichové, velký podíl má rostlinná složka (Kauhala *et al.* 1993b; Drygala *et al.* 2001). Psík mývalovitý se živí opravdu čímkoliv, co najde nebo uloví, a stravu dokáže přizpůsobit ročnímu období

(Kauhala *et al.* 1993b; Sutor *et al.* 2010). Obvykle se pomalu toulá a potravu hledá blízko při zemi, často podél pobřeží (Kauhala & Saeki 2004). Při hledání jídla urazí průměrně zhruba 2–7 m/min (Saeki 2001).

Invadovaný areál. V evropské části Ruska (bývalého Sovětského svazu) tvoří podle Novikova (1956) jídelníček zejména malí obratlovci (žáby, hlodavci), měkkýši, hmyz, plody dřevin (ovoce, žaludy) a keřů, bobule (jahody, klikva, brusinky), různé kořinky, oddenky a obiloviny, ale i ptáci. Při mořském pobřeží se psík živí leklými rybami, kraby, mršinami zvířat i ježovkami. Na podzim tvoří nejvýznamnější složku potravy ovoce a obilí, v jižnějších oblastech pak psík požívá více hmyzu, je schopen si ulovit i větší štika, vykrádá hnízda ptáků a výjimečně napadá i domácí drůbež.

V chladnějších pobaltských zemích je psíkův jídelníček během roku velmi variabilní. V severním Bělorusku jsou hlavním zdrojem v zimních měsících mršiny jiných zvířat, na konci léta bobule, kterými se vykrmuje před nehostinným chladným obdobím. Sezónní jídelníček se liší podle habitatů, v teplejších měsících dostupnost živin zřejmě ovlivňují faktory prostředí, jako jsou typ půdy a vegetace, frekvence jezer a otevřených podmáčených luk – psík se zkrátka živí tím, k čemu se dostane, nejvíce žábami, hmyzem, rostlinami, malými savci a ptáky (Sidorovich *et al.* 2008). V Litvě tvoří v období od listopadu do března nejdůležitější složku potravy malí savci a mršiny kopytníků a v teplejších měsících rostliny, malí savci a bezobratlí a také mršiny (Baltrūnaite 2002).

Jídelníček ve Finsku se příliš neliší od Pobaltí. Na podzim se vykrmuje především bobulemi, během celého roku požívá drobné savce, žáby a ještěrky, rostliny, mršiny a občas i ptáky, zejména nemocné nebo zraněné myslivci. Brzy na jaře a na podzim žere také hodně ryb, zjara zejména zbytky po rybářích, které najde na ledu. Rozdílné složení potravy v různých oblastech a během roku nejspíše ovlivňuje dostupnost malých hlodavců (Kauhala *et al.* 1993b). Na pevnině se psík živí také plazy, zejména zmijemi, většina zbytků nalezených v žaludcích mrtvých šelem však pravděpodobně pochází z přejetých hadů, které psíci sežrali jako mršinu. Na ostrovech při finském pobřeží, kde nejsou silnice (ale hadi ano), se v útrokách žádné zbytky plazů nenašly, zřejmě kvůli neschopnosti psíka živého hada ulovit. V žaludcích psíků žijících na ostrovech se také našly skořápky vajec, s největší pravděpodobností však pocházejí z opuštěných hnízd, vejce mohla být zkažená, anebo psíci sežrali pouhé skořápky (Kauhala & Auniola 2001). V zimě tvoří hlavní složku potravy mršiny (Sutor *et al.* 2010). Zimujícím psíkům k přežití pomáhají do určité míry také lidé. Kromě v přírodě dostupné potravy jsou dobrým zdrojem potravy rybáři vyhozené ryby nebo jejich vnitřnosti, kompost (slupky brambor, mrkve, banánů, semínka hrušek, atd.), krmivo pro ptáky nebo zemědělské produkty (Mustonen *et al.* 2012) a psík nepohrdne ani odpadky (Kauhala *et al.* 1993b).

Ve střední Evropě má psík celoročně potravu dostatek. Údaje z Německa dokládají, že se živí trvale dostupnými zdroji (Drygala *et al.* 2001), zejména drobnými savci (hraboši a rejsci), bezobratlými (nejvíce hmyz, a to hlavně brouci, kobylinky a cvrčci, dále pak žížaly a plži) a rostlinnou potravou (jablka, hrušky, v zimě pak zejména kukuřice, kterou občas kradou z otrávených návnad na hlodavce) (Sutor *et al.* 2010; Drygala *et al.* 2013). Skokani jsou preferovanou stravou v létě, kdy dosahují populačního maxima (Bellmann 1993 cit. dle Sutor *et al.* 2010). Ptáků požívají psíci minimum, pravděpodobně ve formě mršin. Často požívají vnitřnosti, které zbyly po vykuchání lovců (Sutor *et al.* 2010). V žaludcích psíků byly nalezeny larvy bzučivky a hrobařici, což dokazuje požívání mršin (Drygala *et al.* 2013). Na podzim se psíci živí především

rostlinnou stravou různorodého složení: jablky, švestkami, ořechy a dalšími zbytky a plody (Osten-Sacken & Rychlik 2011). V zimním období v Polsku jsou, stejně jako v Pobaltí, nejdůležitější složkou mršiny kopytníků (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998; Sidorovich *et al.* 2000). Co se týče České republiky, je jídelníček pravděpodobně stejný, jako v sousedních zemích, vzhledem k podobným podmínkám a dostupnosti zdrojů.

Obecně platí, že čím různorodější jsou habitaty psíků, tím pestřejší je skladba potravy. V zahradách a sadech se zvyšuje podíl ptáků a žab, ve smrkových lesích a na loukách zastoupení malých savců a v listnatých lesích tvoří větší složku potravy žáby (Kauhala & Ihalainen 2014). V přímořských oblastech jsou významným zdrojem potravy mršiny mořských ptáků (Novikov 1956).

Původní areál. V Japonsku je psík také všežravý, v jídelníčku převládá rostlinná (listy, plody, semena) a živočišná složka (obojživelníci, hmyz, žížaly, malí savci, ryby, krabi) (Sasaki & Kawabata 2007; Mutsuo & Ochiai 2009). Na jaře se živí zejména listy a květy, přes léto hmyzem, na podzim semeny a v zimě ptáky, savci a zbytky lidské stravy, na které ale příliš nezávisí. Důležitou složku tvoří ovoce, oříšky, jinan dvoulaločný a kaki, plody tomelu japonského (Hirasawa *et al.* 2006). Stejně jako v invadovaném areálu, i zde jídelníček efektivně přizpůsobuje prostředí a dostupným zdrojům. Na Dálném východě, zejména na pobřeží v Primorském kraji, se ryby na skladbě potravy podílejí více, než v jiných oblastech (Sutor *et al.* 2010).

V souvislosti se skladbou potravy psíka mývalovitého je třeba zmínit studie, které se zabývaly morfologickými rozdíly mezi původními a invazními populacemi. Vysoký podíl rostlinné stravy je u psovitých šelem výjimkou a projevuje se na morfologii lebky a zubů (Kauhala *et al.* 1998c). Obecně však platí, že rozdíly, které tyto studie zjistily, jsou spíše drobné a jejich vztah k rozdílům v jídelníčku do značné míry spekulativní. (Kauhala *et al.* 1998c) srovnávali lebky původních populací japonského poddruhu *N.p. viverrinus* a invazního *N. p. ussuriensis* ve Finsku a zjistili, že invazní psíci mají oproti japonskému poddruhu větší lebku (celkově i v poměru k tělu). Japonský psík má slabší čelisti, ale větší stoličky; větší drtící plochu tyto autoři interpretují jako uzpůsobení mírnějšímu klimatu a jídelníčku, obsahujícímu zejména tvrdý rostlinný materiál a bezobratlé živočichy, a celkově méně masité potravy. *N. p. ussuriensis* v nepůvodním areálu má také větší lebku, než *N. p. ussuriensis* v areálu původním (Korablev & Szuma 2014). Japonští psíci mají také menší žaludky než finští, pravděpodobně proto, že dostupnost jídla se během ročních období příliš nemění a psík se po celý rok stravuje v podstatě rovnoměrně. Díky teplému klimatu se navíc nepotřebuje vykrmovat na zimu; ze stejného důvodu nepotřebuje tak hustou srst (Korhonen *et al.* 1991). První a poslední studie spíše dokazují, že japonský poddruh psíka je pravděpodobně samostatný druh (viz kapitola 2).

6.3 Zimování a průběh sezónní a denní aktivity

Invadovaný areál. Jedna z věcí, které této šelmě v invazním úspěchu pomáhají, je schopnost zimovat v chladnějších oblastech Evropy (Asikainen *et al.* 2002; Mustonen *et al.* 2007) – psík mývalovitý je jediná psovitá šelma, která hibernuje (CABI 2014). Neukládá se však k dlouhodobému hlubokému spánku a i v severských oblastech je během zimy více či méně aktivní (Kauhala *et al.* 1993a). Ve střední Evropě zvířata

nezimují (Drygala *et al.* 2008b), pouze omezují aktivitu a na krátkou dobu se přestávají krmit, pokud teplota klesne pod 5°C (Zoller & Drygala 2013). Před zimním obdobím se psi vykrmují a výrazně zvětšují tukové zásoby (Kauhala & Saeki 2004); zvířata zastřelená v Německu na podzim a začátkem zimy jsou obvykle velmi tlustá (Sutor *et al.* 2010). Přes zimu je potravy obvykle méně, a tak čerpají z vytvořených zásob tuku (Asikainen *et al.* 2004); přesto jsou i zimující psi aktivními účastníky potravního řetězce (Mustonen *et al.* 2012). Od prosince do dubna ztratí v průměru 43 % tělesné hmotnosti (Mustonen *et al.* 2007).

V oblastech, kde zimují, nespí psi celou dobu v úkrytu, ale jsou občas aktivní. Ke spánku se většinou ukládají od konce října do prosince, v závislosti na počasí, nejmenší aktivitu vykazují od prosince do února a od března hibernovat přestávají (Kauhala *et al.* 2007). Když se na podzim začnou zkracovat dny, změní se jejich metabolismus, tloustnou, a když mají dostatečné zásoby tuku, uloží se ke spánku (Korhonen 1988). Rádi přes zimu osidlují zahrady, mořské pobřeží, smíšené lesy či řídké zalesněné oblasti, k přemísťování využívají silnice a koleje. Míra fyzické aktivity v průběhu zimy závisí na hloubce sněhu, délce dne a teplotě vzduchu, která ovlivňuje tělesnou teplotu. Lze očekávat, že zvyšující se teploty v důsledku změny klimatu povedou ke zkracování období hibernace a vyšší aktivitě zvířat v průběhu zimních měsíců (Mustonen *et al.* 2012). V nejchladnějších měsících uprostřed zimy, kdy je teplota nižší než -10 °C, den kratší než 7 hodin a sněhová pokrývka vyšší než 35 cm, obvykle zůstávají v norách. Mohou krátce upadnout do poměrně hlubokého spánku, kdy tělesná teplota klesne o několik stupňů a metabolismus se sníží o 25 % (Cerkasskij 1980 cit. dle Kauhala *et al.* 2007), obvykle se ale v doupeti pohybují a chodí ven kontrolovat počasí. Někdy i přes nepříznivé podmínky vylezou, toulají se po okolí a několikrát během zimy mohou i změnit doupe. Delší vzdálenosti jsou schopni urazit, pokud je sníh tvrdý, nebo jsou v něm třeba lyžařské stopy a teploty nejsou příliš nízké. V hlubokém měkkém sněhu je pro psy pohyb náročný, protože mají malé tlapky náchylné k omrzlinám (Korhonen & Harri 1989 cit. dle Kauhala *et al.* 2007). Když se oteplí nad 0 °C, sníh roztaje a den má více než 10 hodin, doupe opouštějí a aktivují venku. V Polsku, kde jsou zimy chladnější, jsou psi méně aktivní než v Německu a do zimního letargického stavu upadají od prosince do února nebo března v závislosti na počasí (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). K úkrytu před zimou využívají většinou duté kmeny a doupata jiných zvířat, například jezevců (Kowalczyk & Zalewski 2011).

Dlouhé období půstu v chladnějších oblastech psíkům zdravotně nijak neublíží, ba naopak. Samice, které přes zimu téměř nejedí, mají na jaře o něco více mláďat než ty, které měly potravu k dispozici více (Asikainen *et al.* 2002).

Psík mývalovitý je převážně noční zvíře, poměrně aktivní je ale i ve dne (Drygala *et al.* 2001). Nejaktivnější jsou psi koncem zimy, když se probouzejí z hibernace, minimální aktivitu pak vykazují na podzim, než se ke spánku uloží v doupatech. V březnu se samci pohybují více než samice. V noci nejraději z úkrytů vylézají, když svítí měsíc, vyhýbají se však příliš jasnému světlu; protože se často stávají obětí velkých predátorů, upřednostňují slabší svit, v příliš velké tmě se ale nejspíš také necítí v bezpečí. Přes den se většinou pohybují v husté vegetaci, která jim poskytuje úkryt a potravu (Kauhala *et al.* 2007).

Původní areál. V původním areálu v Japonsku jsou psi přes den také aktivní, zejména ráno a pozdě odpoledne (Ward & Wurster-Hill 1990).

6.4 Teritorium

Psík mývalovitý své teritorium příliš často neopouští a obývá ho celoživotně. Protože je monogamní, žije v něm společně se svým partnerem po celý rok a většinu času – kromě období výchovy mláďat, kdy samec hlídá mláďata, zatímco samice se krmí – tráví pár spolu (Drygala *et al.* 2008b). Teritoria psíků se překrývají, zvířata stejného pohlaví se však vzájemně ignorují, což svědčí o vysoké vnitrodruhové toleranci (Kauhala & Holmala 2006; Drygala *et al.* 2008b), a opačná pohlaví se ani nevyhýbají, ani neprojevují zájem. Psík mývalovitý tedy není teritoriální šelma (Drygala *et al.* 2008b). Jediné období, kdy se psíci trochu teritoriálně projevují, je po narození mláďat a během jejich výchovy, protože se v této době teritoria příliš nepřekrývají a psíci se navzájem pravděpodobně vyhýbají (Kauhala *et al.* 1993a; Kauhala & Holmala 2006; Drygala *et al.* 2008b). Zvířata žijící v páru obývají zhruba stejně velké území, jako samci nebo samice žijící o samotě a mezi velikostí teritorií jednotlivých pohlaví nejsou rozdíly. V Německu obývaly samice v průměru území o velikosti 382 ha a samci 352 ha, z čehož 81,2 % připadalo na tzv. „core area“, takže zvířata využívají celé teritorium rovnoměrně. Nejmenší území psíci obývají v době páření, v zimě jsou teritoria větší – psík mývalovitý sice ve střední Evropě vzhledem k mírnému podnebí nezimuje, pokud je však chladné počasí, mohou zvířata při hledání vhodného úkrytu urazit delší vzdálenosti (Drygala *et al.* 2008b). (Sutor *et al.* 2010) naopak uvádí, že v zimě jsou teritoria psíků menší a zvířata jsou víceméně neaktivní, i když zima je mírná. Domnívám se, že oba způsoby chování se nevyklučují, zřejmě záleží na tom, jak vhodný úkryt se podaří zvířatům nalézt. Od srpna do října pak psíci v Německu svá teritoria zvětšovali v souvislosti s vytvářením tukových zásob, zejména v kukuřičných polích. Někdy si zvířata každý rok k výchově mláďat najdou nové doupě (Drygala *et al.* 2008b).

V oblastech, kde je hojnost potravy (včetně antropogenních zdrojů), např. kompostů, ovoce, bobulí, psíkovi stačí menší území. Taková oblast tudíž pojme více teritorií a populace může být větší. Velikost domovského teritoria ovlivňuje i nabídka a struktura habitatů – v mozaikovitě, fragmentované krajině s maloplošnými loukami a zahradami jsou teritoria obecně malá. Vysoké populační hustoty však zvyšují riziko různých nákaz (Kauhala *et al.* 2010).

Rozloha teritorií se pohybuje od 177,2 ha v Japonsku (Saeki 2001) až po 700 ha plochy v jižním Finsku (Kauhala *et al.* 1993a). Z Braniborska je udávána průměrná hodnota 183 ha. Sousední areály se mohou překrývat až do 67 % (Sutor & Schwarz 2012).

6.5 Populační hustota

Invadovaný areál. V severovýchodním Polsku v krajinném parku Suwalki byla na jaře 1999 zjištěna populační hustota 0,37 jedinců psíka mývalovitého na km², což je v porovnání se zbytkem Polska jedna z nejvyšších zaznamenaných hustot a mnohem vyšší, než odhadovalo vedení parku. V průměru zde měli psíci 5,7 mláďat (Goszczyński 1999). Ve východním Polsku se populační hustoty ve vhodných biotopech pohybují od 0 do 5 jedinců na 10 km² (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). (Drygala *et al.* 2008b) udává v severovýchodním Německu průměrně 0,95 dospělých jedinců na km², což jsou výsledky srovnatelné se

studií v jihovýchodním Finsku, kde minimální počet dospělců na km² je v průměru 0,38, maximální zaznamenaná hodnota 0,77 (Kauhala *et al.* 2006).

Letní populační hustoty, do kterých se započítávají i na jaře narození mladí psíci, jsou výrazně vyšší – ve stejné oblasti v Německu na km² připadá 3,4 jedince (Zoller 2009 cit. dle Schwarz *et al.* 2011), v jižním Braniborsku bylo zaznamenáno dokonce 4,9 psíků na km² (Sutor & Schwarz 2012). V zimě je pochopitelně kvůli vysoké úmrtnosti mladých zvířat psíků podstatně méně, populační hustota klesne na 1,1 jedinců na km² (Sutor & Schwarz 2012).

Původní areál. Jediný dostupný údaj z původního areálu naznačuje, že průměrné hustoty populací psíka mývalovitého jsou zde výrazně nižší. Na Dálném Východě dosahují 1,5 jedince na 10 km² (Yudin 1977 cit. dle Korablev & Szuma 2014).

6.6 Rodičovská péče a sociální chování

Psík mývalovitý je monogamní a o potomky se starají oba dva rodiče (Drygala *et al.* 2008c); páry se vytvářejí na podzim a poté spolu nejspíš zůstávají celý život (Drygala *et al.* 2008b). Monogamie je sice nejběžnější formou sociální organizace u psovitých šelem (Kleiman 1977 cit. dle Drygala *et al.* 2008c), ale nízká teritorialita a výchova mláďat oběma rodiči u psovitých šelem běžná není (Drygala *et al.* 2008b).

Invadovaný areál. K ochraně před nepříznivým zimním počasím, predátory v době výchovy mláďat i během dne využívají různé úkryty. Například v Rusku psík hrabe vlastní nory, ale často se také usazuje v doupatech jiných zvířat, v rozsedlinách skal, pod terénními převisy nebo kořeny stromů, najít ho můžeme i ve stohu slámy nebo sena a v opuštěných zemljankách (Novikov 1956). Podle studie z polské Bělověže (Kowalczyk & Zalewski 2011) se psíci skrývají v hustém podrostu nebo v úkrytech z kmenů, větví či kořenů padlých stromů, zejména ve starých lesích s dostatkem mrtvého dřeva. Během zimy a v období rozmnožování a výchovy mláďat upřednostňují doupata (často jezevčí), dutiny stromů nebo hustou vegetaci (Kowalczyk & Zalewski 2011). V severovýchodním Německu psíci doupata používají jen během výchovy mladých, nebo když je velká zima a roli hustého lesního podrostu k ukrytí během dne zde plní louky, na kterých odpočívají (Drygala *et al.* 2008a)

Psík mývalovitý má v průměru 9 mláďat (Helle & Kauhala 1995), která se v Evropě rodí od dubna do června (Nowak 1993 cit. dle Drygala *et al.* 2010) (Kauhala & Saeki 2004), ve střední Evropě pak obvykle začátkem května (Drygala *et al.* 2008c). Sexuální dospělost nastává kolem 9. až 11. měsíce věku (Kauhala & Saeki 2004). Ve střední Evropě samice mláďata kojí většinou až do 6. týdne (Drygala *et al.* 2008c). Psíci mají jasně rozdělené rodičovské role: samec většinu času hlídá mláďata v noře nebo její blízkosti, zatímco samice chodí po okolí a krmí se, aby doplnila energii ztracenou kojením (Drygala *et al.* 2008c; Zoller & Drygala 2013). Sledováním tří rodičovských párů se v Německu zjistilo, že samice využívají výrazně větší území (v průměru 98,2 ha) než samci (14,7 ha) a denně při hledání potravy urazí mnohem delší vzdálenosti. V prvních týdnech po narození jsou mláďata zřídka bez dohledu rodičů, kteří je (často oba naráz) chrání před predátory (zejména liškou a jezevcem) a možná i podchlazením, protože i v květnu může být poměrně chladno. V pátém týdnu už bývají mladí psíci bez dozoru i několik hodin a v posledním, šestém týdnu jsou už většinu času pryč oba rodiče. V těchto posledních týdnech samice v doupěti netráví téměř žádný čas, jen

občas mlád'ata nakojí. Po 6 týdnech mladí psíci doupě opouštějí. Výživu potomků nezajišťuje pouze matka kojením, ale nepřímo někdy i otec, který nosí do doupěte drobné úlovky, aby nakrmil samici a v pozdějších týdnech i mlád'ata, která jsou již okolo 20. dne věku schopna žvýkat tuhou potravu. Předávání natrávené potravy mlád'atům do krku nebylo zaznamenáno, psíci zřejmě tento způsob krmení nepoužívají. První 4 týdny nosí rodiče zvědavá mlád'ata zpátky do nory, v dalších týdnech už mohou pod dozorem prozkoumávat okolní svět (Drygala *et al.* 2008c).

V severní Evropě, ve Finsku, probíhá výchova prakticky stejně; první měsíc jsou mlád'ata téměř neustále hlídána rodiči, především otcem, zatímco matka shání potravu (Kauhala *et al.* 1998a). Z nory začínají vylézat ve 3–4 týdnech a kojení ustává ve 4–5 týdnech věku (Kauhala & Saeki 2004). Doupě opouštějí 5–6 týdnů po narození (Kauhala & Helle 1994 cit. dle Drygala *et al.* 2008c).

Poměr pohlaví psíků mývalovitých je nejspíše 1:1 (Helle & Kauhala 1993), jelikož jsou monogamní a nemají žádné pomocníky při výchově (Drygala *et al.* 2008c). Vyrovnaný poměr pohlaví je udáván také z bývalého SSSR (Nasimovic & Isakov 1985 cit. dle Helle & Kauhala 1993) a poměr pohlaví u zárodků je taktéž 1:1. Vyrovnanému poměru samců a samic nasvědčuje také skutečnost, že věková struktura jednotlivých pohlaví se neliší (Helle & Kauhala 1993).

Původní areál. Také v Japonsku mlád'ata matka kojí a krmí je i otec (Saeki 2001). Mezi sociálními psovitými šelmami je současné poskytování rodičovské péče nepřímo (nošením potravy kojící samici) i přímo (nošením jídla mlád'atům) pravidlem (Kleiman & Eisenberg 1973 cit. dle Drygala *et al.* 2008c).

6.7 Mortalita

Invadovaný areál. Reprodukční potenciál psíka mývalovitého je poměrně vysoký, stejně tak ale i mortalita. Nejnáchylnější k úmrtí jsou mladí psíci do jednoho roku věku. Nejčastějším důvodem smrti zvířat je lov (Helle & Kauhala 1993; Drygala *et al.* 2010). Začátkem podzimu je mortalita výrazně vyšší u mladých psíků než u dospělých, na jaře se počty vyrovnávají, protože mlád'ata, která přežila, jsou už dospělá a zkušená. V jižním Finsku dosahuje roční mortalita vztažená na celou populaci ~80 %; pohled na jednotlivé věkové kategorie pak ukazuje, že mladých psíků během prvního roku života zemře 88 %, zatímco v reprodukčním věku se mortalita pohybuje v rozmezí 51–54 % za rok. Vysoká mortalita mladých poukazuje na vysoký podíl mlád'at v populaci, který je primárně důsledkem vysokého reprodukčního potenciálu šelmy, hodnoty však mohou být nepřímo ovlivněny myslivostí – pokud hustota populace klesne pod úroveň, na jaké by se pohybovala bez regulace lovem, má každá samice k dispozici více potravních zdrojů, což jí umožňuje vrhnout více mlád'at (Helle & Kauhala 1993). To je v souladu se závěry, které učinil Obara (1983) v Japonsku, kde velký počet odchycených mlád'at připisuje stejné příčině, tedy tlaku, kterému jsou populace vystaveny v důsledku lovu (Helle & Kauhala 1993).

Během studie v severovýchodním Německu (Drygala *et al.* 2010) se pouhých 18 štěňat z 59 dožilo více než roku života (mortalita 69,5 %). Většinu psíků zastřelili lovci (55 %) nebo je přejela auta (27 %), 8 % zabili psi (Drygala *et al.* 2010). V polské Bělověži mají psíci v průměru 8,4 mlád'at, mortalita v prvních třech měsících je 61 %. Více než polovinu (55 %) úmrtí v letech 1996–2006 tam měla na svědomí příroda (největší predátoři jsou vlk a pes), 40 % lidé (lov, pytláci) a u 5 % se nepodařilo zjistit příčinu smrti.

Nejvyšší přežívání bylo zaznamenáno v zimním období, kdy jsou zvířata v norách, chráněna před predátory. Nejvíce zvířat zemřelo v prvním roce života, v následujících letech úmrtnost klesala, v prvních třech letech však zemřelo 98 % všech psíků. Maximální délka života byla 7 let, střední délka života při narození je 0,8 let (Kowalczyk *et al.* 2009).

Zvýšená mortalita je většinou spojená s šířením do nového neznámého areálu s neprozkoumanými a tedy méně bezpečnými habitaty (Knowlton *et al.* 1999). Více přežívají a lépe se množí ti psíci, kteří se nešíří na velké vzdálenosti, protože při dálkových migracích je riziko smrti vyšší (Drygala *et al.* 2010), ať už při přecházení silnice či při setkání s predátorem.

6.8 Šíření

Invadovaný areál. Ve střední Evropě mláďata zhruba v polovině nebo koncem června opouštějí doupě a nějakou dobu bloudí po okolí společně, někdy hledá jídlo celá rodina i s rodiči (Drygala *et al.* 2008c; Sutor 2008). Ve Finsku se začínají potulovat o něco později (protože se později rodí), obvykle v průběhu srpna (Kauhala *et al.* 1998a). Obecně psíci v Evropě ze svého rodného teritoria odcházejí ve věku 3–5 měsíců, tedy několik měsíců před dosažením reprodukčního věku (Sutor 2008; Drygala *et al.* 2010). Co vede zvířata k vyhledávání nových teritorií, není jasné (Pulliainen 1985 cit. dle Drygala *et al.* 2010); většina psovitých šelem rodné teritorium opouští až v reprodukčním věku (Macdonald & Sillero-Zubiri 2004).

Psíci jsou schopni urazit v případě potřeby opravdu velké vzdálenosti. Existuje záznam o jedinci, který byl označen štítkem na uchu a vypuštěn v západní Ukrajině, a o 3 roky později zaznamenán o 500 km dále v Polsku (Nowak 1973 cit. dle Drygala *et al.* 2010). Na dlouhé vzdálenosti psíci pravděpodobně putují při hledání partnerů (Drygala *et al.* 2010). Protože nejsou teritoriální (Drygala *et al.* 2008b), je nepravděpodobné, že by je z jejich rodných teritorií ostatní vyháněli, a vzhledem ke své přizpůsobivosti nejspíš nemusí putovat daleko za potravou či vhodným habitatem. Předpokládá se, že odchod z domácího teritoria je vrozenou vlastností a mladí psíci nezůstávají s rodiči, protože by pouze spotřebovávali zdroje, aniž by přispívali k reprodukci rodičovského páru – vzhledem k tomu, že na výchově mláďat se podílejí pouze rodiče bez pomoci ostatních zvířat (Drygala *et al.* 2010).

Obvykle rodné teritorium opustí všechna mláďata. Při studii v severovýchodním Německu (Drygala *et al.* 2010) se jen 8,5 % psíků usadilo dále než 50 km od rodného doupěte; v jižním Finsku odešlo dále než 40 km od domova 17 % zvířat (Kauhala & Helle 1994 cit. dle Drygala *et al.* 2010). Tito „toulaví“ psíci jsou obecně v Evropě odpovědní za rychlou invazi do nových území. Většina psíků (asi 56 %) však při stejné studii v Německu neodešla dál než 5 km od domova (Drygala *et al.* 2010), podobně jako v jiné studii z Finska, kde takových zvířat byla přesně polovina (Kauhala *et al.* 1993a). V Braniborsku byli po roce sledování 4 psíci dále než 40 km od domova, 3 jedinci setrvali poblíž. To, že se někteří jedinci šíří na tyto poměrně velké vzdálenosti, svědčí o tom, že německé populace jsou stále v procesu kolonizace (Sutor 2008).

Samci a samice se šíří na stejné vzdálenosti, což je důležitým faktorem úspěchu invaze (v nově obsazeném areálu se tudíž jedinci mohou rozmnožit). Sourozenci se někdy vydávají stejným směrem nebo dokonce spolu. Celkově se však psíci šíří všemi směry a postupně zaplňují celá rozsáhlá území (Drygala *et al.* 2010). Pravděpodobně migrují zejména podél vodních toků (Sutor 2008; Sutor & Schwarz 2011).

Dočasná teritoria jsou obvykle velká a hodně se překrývají, psíci se občas někde na chvíli zdrží, toulají se po okolí a prozkoumávají nová místa, než se někde usadí natrvalo a teritorium se zmenší (Drygala *et al.* 2010). Po období zimní deprivace ve Finsku mají psíci největší areály a nejrychleji se pohybují, protože hledají jídlo a nastává období rozmnožování (Kauhala *et al.* 2007).

Stále rostoucí počty ulovených psíků naznačují, že populace ve střední Evropě ještě nedosáhla nosné kapacity prostředí. Údaje o populační dynamice ve Finsku naznačují, že počty psíků budou ještě narůstat (Drygala *et al.* 2010). Tento předpoklad navíc podporuje i fakt, že kromě přírodních habitatů psíkovi nedělá problémy dobře přežít i v intenzivně využívané zemědělské krajině (Drygala *et al.* 2008a), které tvoří velkou část střední Evropy.

Invadovaný areál. V Japonsku psíci opouštějí rodné teritorium v říjnu a až do února se potulují, než se někde usadí (Saeki 2001) a nešíří se na tak velké vzdálenosti, jako evropští psíci (Drygala *et al.* 2010).

6.9 Genetická variabilita populací

Psík mývalovitý byl do Evropy zavlečen ve velkých počtech na rozsáhlém území. Společně s masovými introdukcemi během poměrně dlouhého období, které vytvořily silný „propagule pressure“ (Lockwood *et al.* 2009; Simberloff 2009), přispívá k úspěšné invazi skutečnost, že zavlekané populace byly geneticky velmi variabilní. Fylogenetické analýzy evropských psíků odhalily přítomnost dvou hlavních linií, které se oddělily přibližně před necelým půl milionem let. Hlavními zdroji genetické variability psíků v Evropě jsou mnohonásobné introdukce zvířat ze vzdálených oblastí původního geografického areálu a jejich následný kontakt v areálu sekundárním, který vedl k míšení dvou oddělených mateřských linií s rozdílnou evoluční historií (Pitra *et al.* 2010). Evropské populace po zavlečení nestrádaly v důsledku efektu zakladatele či inbreedingu, genetická variabilita je zde totiž na stejné úrovni, jako u původních populací; vysoká genetická variabilita je jedním z faktorů usnadňujících invazi (Simberloff 2009). Molekulární analýzy dále odhalily, že šíření psíků do střední Evropy probíhalo rozdílnými invazními koridory (Ansorge *et al.* 2009) a významná sekundární kontaktní zóna spadá do oblasti Německa (Pitra *et al.* 2010).

Epigenetická variabilita (odrážejících míru dědičných změn bez změny ve struktuře DNA) evropských populací psíka se lišila od variability populací z Dálného východu, v důsledku šedesátileté izolace (Ansorge *et al.* 2009). Mnohonásobné introdukce a různé migrační cesty v průběhu invaze ale dokládá i to, že ale byly odhaleny rozdíly mezi populacemi z různých částí Evropy; zvířata ve Finsku a východním Polsku tvoří skupinu, která je odlišná od populací německých. To mimo jiné naznačuje, že k invazi do Německa pravděpodobně nedošlo migrací zvířat z východního Polska (CABI 2014).

7. IMPAKT

7.1 Impakt na biodiverzitu a populace původních živočichů

Řada studií se zaměřuje na dopad psíka mývalovitého na ekosystémy či na člověka. Spíše starší studie uvádějí, že psík přírodě v nepůvodním areálu znatelně škodí. Například Naaber (1971) tvrdí, že v Estonsku

psík způsobil poměrně velké lokální škody na vodním ptactvu (Kauhala & Auniola 2001; Sutor *et al.* 2010). (Kauhala *et al.* 1993b) předpokládá, že by psík mohl ohrožovat hrabavé a vodní ptactvo požíráním vajec a ochmýřených mláďat, ačkoliv pro dospělé vodní ptáky a tetřevy je neškodný.

Novější studie už jsou k psíkovi shovívavější. Při zkoumání zbytků potravy v exkrementech psíků na ostrovech mezi Finskem a Švédskem se našly zbytky vodních ptáků, zejména samic kajek, častěji na neobydlených ostrovech, méně na ostrovech obydlených a jen občas na pevnině. Mnoho kajčích samic však v létě 1998 a 1999 zemřelo v důsledku nemoci, navíc jsou kajky kořistí orla mořského; je tedy pravděpodobné, že psíci spíše žrali zbytky nalezených zvířat a ptáky sami nezabíjeli. Navíc, i kdyby ptáky byli schopni úspěšně lovit, šlo by pouze o malé množství, které by nemělo nijak ohrozit velikost ptačích populací. Na finských ostrovech nebyly v exkrementech nalezeny žádné zbytky žab, které na pevnině tvoří významnou složku potravy a pro psíka jsou snadnou kořistí. Vysvětlit se to dá tak, že psíci se k žábám buď nedostali, nebo preferovali jinou potravu. Další možností však je, že psíci populace žab na ostrovech za dobou, co je obývají, zdecimovali; tuto teorii však nelze nijak doložit (Kauhala & Auniola 2001).

V Braniborsku (Sutor 2005) zkoumala obsahy žaludků a jen ve 4,8 % byly nalezeny zbytky ptačích těl a vajec (schořápky vajec pěvců, ptáčata skřivanů, jeden drozd). V létě totiž u psíka převládá z 30–40 % rostlinná strava a psík je spíše sběrač než aktivní lovec. Predační impakt ale nelze ani tak vyloučit, protože psík je všežravý a obývá habitaty v blízkosti vody a mohl by tak napadat hnízda ptáků hnízdících na zemi poblíž vody, jako jsou kachny či bahňáci. (Sutor *et al.* 2010) uvádí, že by mohl ovlivňovat populace ptáků a obojživelníků především v disturbovaných biotopech a způsobit tak vážné problémy v managementu ochrany. Na druhou stranu se ale, díky nižší aktivitě v zimě, nešikovnosti při lovu a spíše sběračské potravní strategii, dá považovat za méně škodlivého pro divokou zvěř a ptáky, než jsou původní predátoři, jako například liška, která je výrazně lepším lovcem a je aktivní po celý rok (Sutor *et al.* 2010). Je také pravděpodobné, že lišky ptáky hnízdící na zemi loví výrazně více a psíci pak požírají na místě zanechané mršiny, které pak lze identifikovat v jejich žaludcích (Drygala *et al.* 2013). K nevýznamnému impaktu se přiklání i studie biosférické rezervace Prioksko-Terrasnyj v Rusku (Bobrov *et al.* 2008).

Určit přesnou míru dopadu psíka mývalovitého na původní zvěř nebo ptáky je každopádně velmi obtížné, protože nelze zjistit, jestli daná zvířata psíci sami ulovili, nebo sežrali jedince již uhynulé.

7.2 Přenos parazitů a infekčních onemocnění

Zřejmě větším problémem, než ekologický dopad psíka na místní faunu, je však skutečnost, že psík mývalovitý je přenašečem velkého množství parazitárních a infekčních chorob, z nichž některé mohou být nebezpečné i pro člověka.

Psík mývalovitý se šíří na velké vzdálenosti, a může tak potenciálně urychlovat přenos vztekliny a jiných nemocí a parazitů (Drygala *et al.* 2010). Ve Finsku byla zvířata během epizootie vztekliny na konci 80. let (1988–89) hlavními přenašeči a zároveň i oběťmi (Westerling 1991 cit. dle Drygala *et al.* 2010). Hlavním vektorem vztekliny je často právě psík mývalovitý (Singer *et al.* 2009). V národním parku Bělověž v Polsku je vzteklina nejvýznamnějším onemocněním psíků (Kowalczyk *et al.* 2009). Ve Finsku hrozí riziko přenosu vztekliny nejen v rámci druhu přímým kontaktem mezi psíky (Kauhala *et al.* 2007), ale i mezi psíky

a jinými šelmami (především jezevci). Podle studie (Kauhala & Holmala 2006) mezi psy a jezevci dochází k poměrně častému kontaktu. Navíc riziko šíření vztekliny zvyšuje změna klimatu, protože zvyšování teploty v zimních měsících podporuje aktivitu psů, což umožňuje snadnější přenos parazita i v zimním období. Co se děje s virem vztekliny při zimním spánku není známo, existuje ale podezření, že dokáže zimu přežít v latentní fázi (Cerkasskij 1980). Při tuhé zimě nicméně zvířata tráví většinu času v doupěti a míra kontaktu (definovaná jako počet zdravých zvířat, která infikované zvíře nakazí) nejspíš klesne pod kritickou hodnotu a epizootie vztekliny ustane. V případě zvýšené aktivity během zimních měsíců a kontaktu mezi zvířaty se zřejmě epizootii podaří přetrvat (Kauhala *et al.* 2007). Psíci mývalovití navíc nory někdy sdílí s jezevci (Kowalczyk *et al.* 2000; Kauhala & Holmala 2006), čímž se nemoc může přenášet do populací jiných šelem (Kauhala *et al.* 2007).

Proti vzteklině lze zvířata očkovat návnadami s vakcínou. Návnady se vyhazují dvakrát ročně z letadel, ve Finsku je ale problém, že se nesmí shazovat nad vesnicemi, a tak většina vakcín dopadne do jehličnatých lesů, které pro psíka nepředstavují ideální habitat. Účinnost očkování by se mohla zvýšit, pokud by lidé návnady kladli poblíž vesnic manuálně (Kauhala *et al.* 2010). V Litvě se stejným způsobem, vyhozením 12,5 milionů návnad z letadel, podařilo v letech 2006–2010 zamoření vzteklinou u psů snížit z 60,7 % na pouhých 6,5 % (Zienius 2011).

Ve střední Evropě se díky eliminaci vztekliny nejeví její přenášení psy jako problém. V Německu nebyl díky očkování od roku 2005 zaznamenán žádný případ vztekliny (vyjma netopýrů). V České republice není vzteklina dokonce od roku 2001, na Slovensku od roku 2007, stejně tak v Rakousku (WHO 2012). Při postupující invazi však nelze tuto možnost, tedy zavlečení infikovaných zvířat psíka, v budoucnosti zcela vyloučit.

Dalším nebezpečným parazitem, kterého psík přenáší, je tasemnice měchožil bublinatý (*Echinococcus multilocularis*). Pro střední Evropu představuje hrozbu, protože populace psů jím napadené již jsou (Tackmann *et al.* 2005). Měchožil je nebezpečný parazit přenosný na člověka, který může způsobit až smrt, pokud se neléčí, a mezi psy se snadno přenáší (Drygala *et al.* 2010). K přenosu dochází přes vajíčka vyloučená z těla šelem ve výkalech. Mezihostiteli jsou hlodavci, kteří vajíčka tasemnice pozřou a mohou tak přenést nákazu na lišky nebo psy, kteří hlodavce loví. Nebezpečí přenosu parazita umocňuje skutečnost, že psíci při šíření putují podél vodních toků a vajíčka měchožila, vyloučená s exkrementy nakažených zvířat, ve vlhkém prostředí přežívají déle (Sutor 2008). Při studených zimách upadají psíci do stavu letargie, příliš nejedí a nevyměšují. Změna klimatu však opět, jako u vztekliny, zvyšuje riziko přenosu parazita i v zimním období (Kauhala *et al.* 2007). Riziko přenosu parazitárních onemocnění může stoupat i díky tomu, že se psíci vyskytují v podobných habitatech jako lišky (Kauhala & Holmala 2006). Zatím však není jasné, zda přítomnost psíka mývalovitého zvyšuje výskyt měchožila a riziko alveolární echinokokózy u lidí (Schwarz *et al.* 2011).

Mezi další parazity, které může psík přenášet, patří hlístice *Trichinella nativa* (Bruzinskaite-Schmidhalter *et al.* 2012), která napadá i původní druhy predátorů, například lišku nebo kunu lesní. V Rusku bylo u psů nalezeno více larev hlístice než u lišek a kun a je možné, že v invadovaném areálu v evropské části Ruska tento parazit reguluje velikost populací psů (Romashov *et al.* 2011). V Litvě bylo z 99

studovaných psíků nakažených 96,5 % motolicí *Alaria alata* (Bruzinskaite-Schmidhalter *et al.* 2012). U dvou psíků mývalovitých se v Čechách a na Moravě našla všenska psí (*Trichodectes canis*), parazitující na domácích psech i divokých šelmách, která nebyla v České republice v několika posledních desetiletích zaznamenána (Badr *et al.* 2005). V původním areálu v Číně našli u psíka virus H5N1 ptačí chřipky; pro genotyp V tohoto viru to představuje první doložený nález u savce (Qi *et al.* 2009). Nelze tedy vyloučit, že i v nepůvodní oblasti výskytu by mohl psík přenášet nemoci a parazity, které u něho dosud nebyly zaznamenány.

Psík mývalovitý jako vektor infekčních a parazitárních onemocnění zvyšuje zdravotní rizika jak pro lidi, tak i divoká zvířata a dobytek. Eradikace psíka z oblastí, které v posledních desetiletích obsadil, je však nemožná (Sutor *et al.* 2014).

7.3 Kompetice s evropskými druhy šelem

Liška obecná a psík mývalovitý mají poměrně výrazně rozdílné habitatové preference. Zatímco psík upřednostňuje hustší vegetaci a otevřeným prostorům se spíše vyhýbá, liška má raději otevřenou krajinu, kde se krmí malými hlodavci; obecně ale její habitatové preference nejsou nijak výrazné. Psíci se vyhýbají lidským sídlům, vesnicím a městům (Drygala *et al.* 2008a; Kauhala & Salonen 2012), lišky naopak urbánní oblasti často využívají. Obě šelmy mají podobně velká teritoria, která se do značné míry překrývají (Sutor & Schwarz 2012) z 26,4 %, navzájem se však ignorují a pravděpodobnost kontaktu mezi sousedícími liškami a psíky je nízká (Kauhala & Holmala 2006). V severovýchodním Německu poskytují habitaty obývané těmito dvěma šelmami dostatek potravních zdrojů a díky rozdílnému využívání prostoru mezi nimi ke kompetici pravděpodobně nedochází; pokud ano, je slabá a není pravděpodobné, že by vedla k populačnímu poklesu jednoho z druhů. V místech, kde je vysoká populační denzita psíků, však přichází v úvahu kompetice o habitat i potravu, a proto jsou na toto téma nutné další studie (Drygala & Zoller 2013).

Co se týče jídelníčku lišky a psíka, do velké míry se překrývá. Obě šelmy jsou všežravci s oportunistickou potravní strategií. Hlavními složkami potravy psíka i lišky jsou rostliny, malí savci a hmyz. Obě šelmy se živí také mršinami, o které by mohly kompetovat. (Drygala *et al.* 2013) našel v žaludcích dvou lišek zbytky psíků a naopak – lišky nejspíš sežraly mláďata psíků a psíci mrtvá těla lišek. Kompetice mezi šelmami ve střední Evropě je pravděpodobně pouze slabá, vzhledem k existujícím rozdílům v potravních preferencích a dostatku potravy. Lišky obecně žerou více malých savců a méně rostlin, než psík. Tyto všežravé šelmy se naučily využívat jiné potravní niky a koexistovat. Ve střední Evropě by tedy psíkova přítomnost neměla vést k výraznému poklesu liščích populací; impakt na lišku obecnou je tedy pravděpodobně minimální (Drygala *et al.* 2013).

V severních oblastech Evropy je potravní kompetice mezi liškou a psíkem nepravděpodobná, protože psíci zimují a jsou dobře adaptovaní na dlouhé období potravní deprivace (Asikainen *et al.* 2002). Liška je aktivní po celý rok, je lepší lovec a konzumuje více savců a ptáků, psík naopak hodně mršin, bezobratlých, rostlinné stravy a rejšků (Kauhala *et al.* 1998b). Na druhou stranu je doloženo, že populace lišek začaly vzrůstat, když populace psíků poklesly v důsledku lovu (Kauhala 2004), a samice lišek začaly požírat více

masa, když se objevil psík (Viranta & Kauhala 2011); to lze považovat za nepřímou indikaci potenciální kompetice.

V jihovýchodní Ukrajině se trofická kompetice psíka s liškou projevuje zejména v lesních biotopech, psíkův jídelníček je ale různorodější, ačkoliv se skladba potravy obou šelem částečně překrývá (oba druhy se v této oblasti živí hlavně savci, plazy, ptáky a rostlinami, zejména dužnatými plody). Celkově spolu ale psík a liška v Ukrajině dobře koexistují (Mikheyev 2011).

V Bělorusku se jídelníček psíka částečně shoduje s jídelníčkem kuny lesní, neexistuje ale dost důkazů pro potravní kompetici; (Sidorovich *et al.* 2000) však uvádí, že v úvahu přichází kompetice s tchořem tmavým (*Mustela putorius*). Při vysokých populačních hustotách psíků začínají klesat populace původních predátorů-generalistů (tchoře a v menší míře lišky), zřejmě kvůli kompetici o mršiny. K té dochází v zimě, kdy obtížný a energeticky náročný pohyb ve sněhu nutí všechny tyto druhy požírat mršiny; v teplých obdobích je důkazů pro kompetici minimum (Sidorovich *et al.* 2000). Také v Litvě tvoří v zimním období mršiny kopytníků hlavní složku potravy psíka, lišky a kuny lesní (Baltrūnaite 2002).

Jezevec a psík mají zčásti odlišné nároky na prostředí a jsou schopni spolu sdílet zdroje. Jezevec na rozdíl od psíků upřednostňuje jehličnaté, smíšené i listnaté lesy s hustým korunovým zápojem, ale řídkým podrostem. Oba druhy žijí v jižním Finsku sympatricky déle než 50 let a jejich populace za toto období vzrostly (Kauhala & Auttila 2010). Podle (Kauhala 1995) nemá zvýšená populační hustota psíka mývalovitěho na jezevce ve Finsku vliv, jiná tamní studie však možnou kompetici o prostor nevyloučila (Kauhala & Salonen 2012).

Psík mývalovitý často obývá doupata jiných zvířat, zejména jezevců a lišek (Osten-Sacken 2011), nepředpokládá se ale, že by se oba druhy vzájemně příliš negativně ovlivňovaly (Kowalczyk & Zalewski 2011), a to i přesto, že používání týchž nor v období rozmnožování může vést k tomu, že v noci, kdy samice jezevce vyhledává potravu a nehlídá mláďata, je psík sežere (Kowalczyk 2014).

Vyjma samotného jezevce sdílí psík doupata výjimečně také naráz s jezevcem i liškou; kvantitativní údaje z Polska dokládají, že v zimě bylo 88 % jezevčích doupat obsazeno zároveň i psíkem, 4 % jezevcem a liškou a 4 % obývaly všechny tři druhy. Při sdílení doupěte obvykle psík a jezevec obývají jiné části nory. Jezevec tak psíkovi usnadňuje přežití v nepůvodním areálu, zejména v zimních měsících (Kowalczyk *et al.* 2008). Doupata jezevců ale psík využívá po celý rok (Sutor & Schwarz 2012).

V České republice je psík v porovnání s jezevcem o něco více omnivorní, jídelníčky se však do velké míry překrývají, takže potravní kompetici nelze úplně vyloučit, ačkoliv nejvíce preferované zdroje potravy se odlišují (Šuláková 2004).

7.4 Kvantitativní hodnocení impaktu a srovnání s ostatními invazními savci

(Nentwig *et al.* 2009) vytvořili systém kvantitativního vyhodnocení impaktu invazních druhů v Evropě, vypracovaný pro savce a později rozšířený také na ptáky (Kumschick & Nentwig 2010). Impakt je rozdělen na environmentální (ekologický) a ekonomický. Každá z těchto dvou kategorií je pak rozdělena na pět dílčích podkategorií, v nichž je druh ohodnocen na stupnici 0–5 podle závažnosti impaktu, který působí. Nula znamená žádný nebo minimální dopad na prostředí nebo ekonomiku, číslo pět maximální možný

impakt v dané lokalitě. Podkategorie ekologického impaktu zahrnují predaci, kompetici, přenos chorob, hybridizaci a vliv herbivorie. Ekonomický impakt se dělí podle vlivu na zemědělství, hospodářská zvířata, lesnictví, lidské zdraví a infrastrukturu. V práci jsou pak na základě studia literatury přiděleny hodnoty 34 druhům savců, považovaných v Evropě za invazní (Nentwig *et al.* 2009).

Psík mývalovitý má podle zmíněných kritérií nulový dopad na přírodu v důsledku herbivorie a hybridizace. Střední impakt stupně 3 v kategorii kompetice znamená podle tabulkové definice prostorovou, případně i potravní kompetici s několika druhy, v jejímž důsledku populace alespoň jednoho původního druhu poklesnou. Stejným stupněm 3 je psík ohodnocen i v případě predace, což znamená pokles populací jednoho až několika původních druhů a žádné významné změny v potravním řetězci. Nejvyšší ekologický impakt má psík kvůli přenosu chorob; stupeň 4 znamená přenos škodlivých nemocí na několik původních druhů nebo více či méně škodlivých onemocnění na endemické druhy či druhy zranitelné, ohrožené nebo kriticky ohrožené podle seznamu IUCN; v důsledku toho může docházet k mírnému poklesu populací původních druhů. Ekonomický dopad psíka není příliš vysoký, žádné škody nepůsobí oblasti zemědělství, lesnictví a infrastruktury. Na úrovni 3. stupně ohrožuje hospodářskou zvěř (v definici kategorie je uvedena kompetice s několika druhy hospodářských zvířat, zaznamenaný přenos nemocí, ale s nízkou mírou nakažlivosti, predace na lovné zvěři nebo jinak ekonomicky významných zvířatech). Stejným stupněm ohrožuje lidské zdraví, tedy přímou infekcí jednou nebo více škodlivými nemocemi, občasné ohrožení zdraví kousnutím nebo jinými útoky (tab. 1) (Nentwig *et al.* 2009).

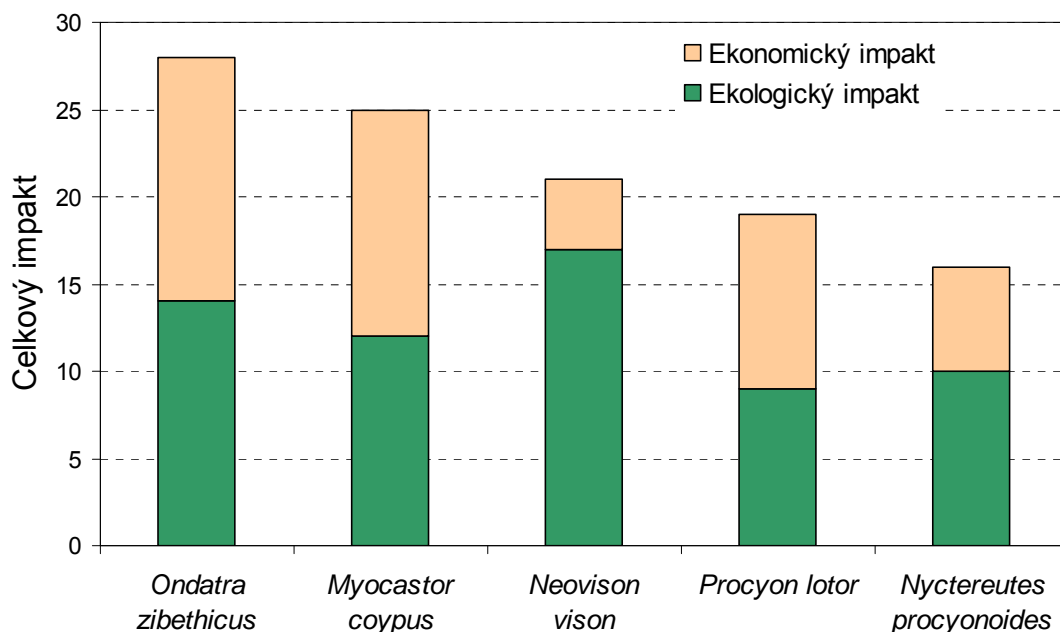
Vyčíslený impakt nemusí nutně znamenat, že daný druh v konkrétní míře škodí v celém areálu, jedná se totiž o impakt potenciální. Pokud je v literatuře doloženo, že druh působí v určité lokalitě nějakou škodu, například dočasný pokles původního druhu, je klasifikován v dané kategorii příslušným stupněm, ačkoliv na jiných místech jeho dopad může být minimální nebo žádný. Výhodou systému je, že číselné hodnocení ekonomického a ekologického dopadu posouvá pohled na invazní druhy do jiné perspektivy, usnadňuje porovnání impaktu mezi jednotlivými druhy a je lépe vidět, na které z nich soustředit snahy a prostředky na management či eradikaci. Kromě potenciálního impaktu, vycházejícího z číselného ohodnocení maximálního impaktu v jednotlivých kategoriích, vyhodnotili autoři ještě impakt aktuální, který zahrnuje, jak je druh v Evropě rozšířen (vynásobením potenciálního impaktu procentem obsazených mapovacích čtverců).

V porovnání s několika vybranými běžnými invazními živočichy na našem území (ondatra, norek americký, nutrie říční a mýval) patří psík mývalovitý mezi druhy se spíše mírnějším impaktem (tab. 1, obr. 5). Jeho celkové skóre je 16 bodů (z maximální možného počtu 50). Druh s nejvyšším a v obou kategoriích, ekologické i ekonomické, vyrovnaným dopadem je ondatra (*Ondatra zibethicus*) se skóre 28. Největší hrozba ondatry spočívá v šíření nemocí a herbivorii (spásání v oblastech nepřizpůsobených velkým býložravcům a ohrožení původních druhů vedoucích až k lokální extinkci nebo trvalým změnám ve společenstvech), největší ekonomický dopad má na infrastrukturu (škody na protipovodňových systémech) nulový impakt pak na lesnictví a hybridizaci. Norek americký (*Neovison vison*) představuje největší ekologickou hrozbu v kategorii kompetice, predace a přenosu nemocí, nemá však, kromě ohrožování hospodářských zvířat, velký dopad na ekonomiku. Nutrie říční (*Myocastor coypus*) působí škody především prostřednictvím herbivorie, škodí na hospodářských zvířatech a infrastruktuře a po ondatře je ohodnocena

nejvyšším skóre 25 bodů. I mýval severní (*Procyon lotor*) představuje v invadovaném areálu větší hrozbu než psík, zejména pro ekonomiku (hospodářská zvířata a lidské zdraví) a kvůli přenosu nemocí (tab. 1, obr. 5).

Tab. 1. Srovnání potenciálního ekologického a ekonomického impactu vybraných invazních savců v Evropě. (podle Nentwig et al. 2009). Barevně je označeno, kdy dochází k silnému impactu úrovně 4–5 (definice viz text).

Ekologický impact	Kompetice	Predace	Hybridizace	Přenos chorob	Herbivorie	Celkem
<i>Neovison vison</i>	5	5	2	5	0	17
<i>Ondatra zibethicus</i>	2	3	0	4	5	14
<i>Myocastor coypus</i>	3	1	0	3	5	12
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	3	3	0	4	0	10
<i>Procyon lotor</i>	2	3	0	4	0	9
Ekonomický impact	Zemědělství	Hospodářská zvířata	Lesnictví	Lidské zdraví	Infrastruktura	Celkem
<i>Ondatra zibethicus</i>	3	3	0	3	5	14
<i>Myocastor coypus</i>	3	4	0	2	4	13
<i>Procyon lotor</i>	2	4	0	4	0	10
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	0	3	0	3	0	6
<i>Neovison vison</i>	0	4	0	0	0	4



Obr. 5. Pořadí vybraných evropských invazních savců podle celkového impactu (podle Nentwig et al. 2009). Celkové skóre pro ekologický a ekonomický impact je vyznačeno odlišnou barvou. Podrobnosti viz text.

Na podchycení rozdílů v impactu savců mezi původním a invadovaným areálem se v další práci zaměřili (Kumschick *et al.* 2011), kteří použili stejný klasifikační systém. Psík má podle této práce v invadovaném

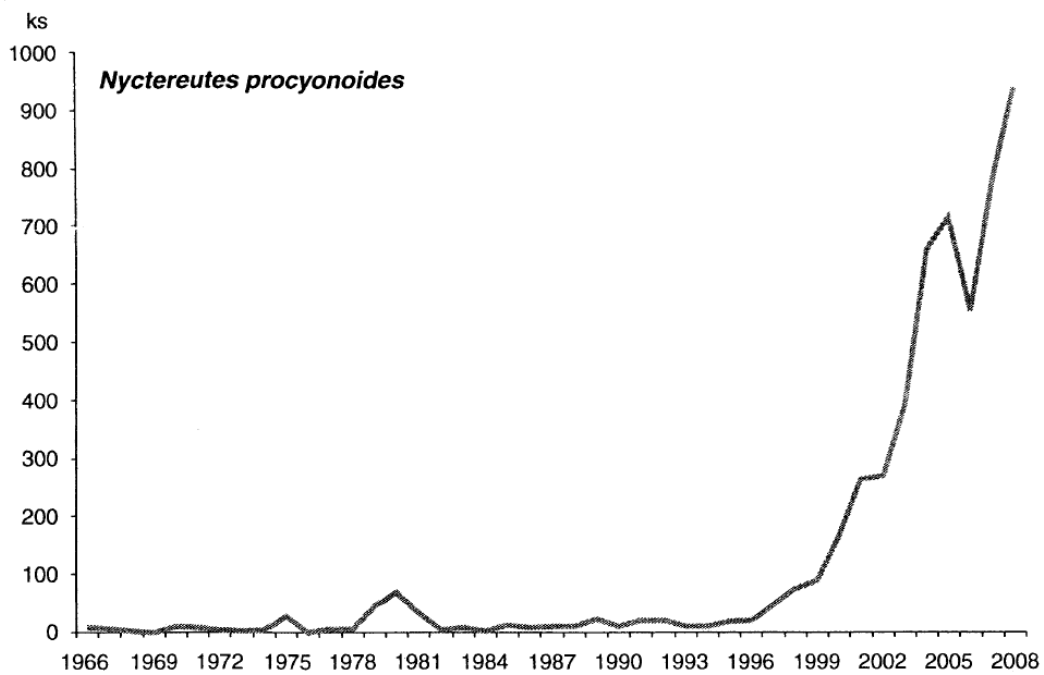
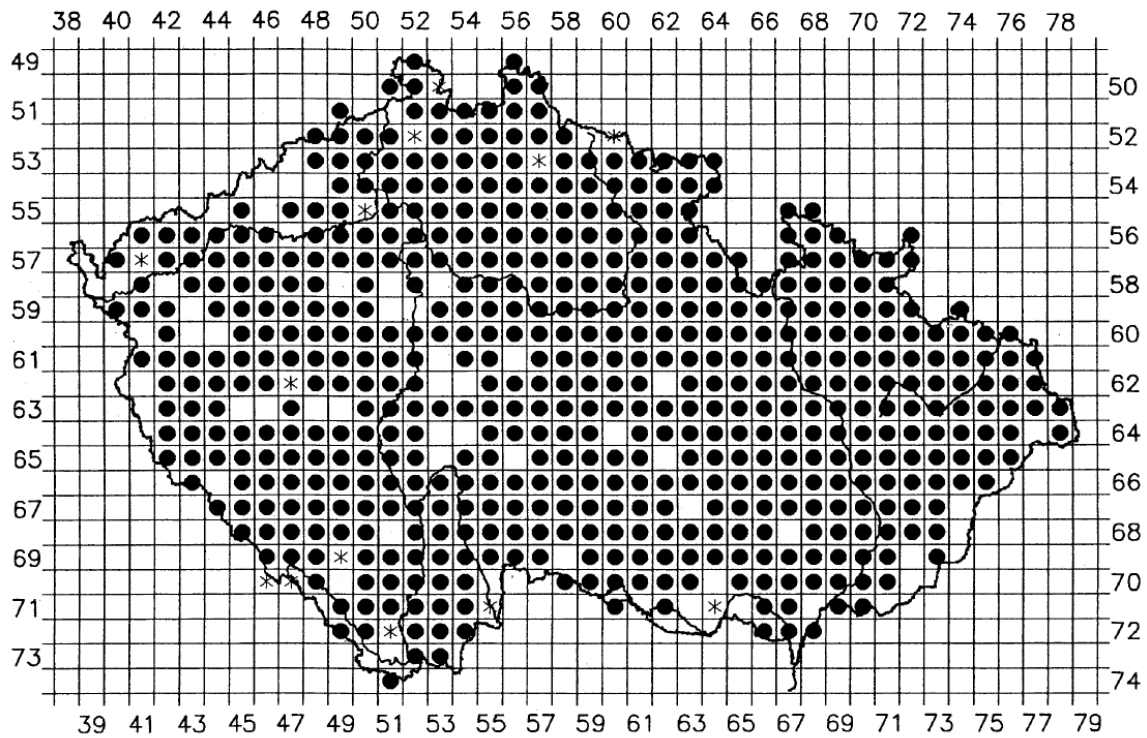
areálu zhruba stejný ekologický impakt jako v areálu původním; ekonomický impakt je v původním areálu dokonce silnější, protože tam má podle autorů vliv na infrastrukturu. Autoři na základě rozdílů mezi oběma areály provedli rozdělení na „silné“ a „slabé“ invazní druhy, přičemž za silný je považován druh, jehož impakt se po invazi do nového území zvyšuje (působí větší škody než v areálu původním) a za slabý druh, u něhož je stejný nebo menší. Přestože podle této definice je 80 % z analyzovaných savců považováno za silné invazní druhy, psík spadá spíše mezi druhy slabé, v průměru se jeho impakt v obou areálech neliší (Kumschick *et al.* 2011).

8. PSÍK MÝVALOVITÝ V ČESKÉ REPUBLICE

Na našem území byl psík poprvé zaznamenán v roce 1959, šířil se k nám zejména ze severu z Polska a pravděpodobně i z jihovýchodu z Rumunska (Lever 1985). První záznamy pochází z oblasti severní Moravy a východočeských hranic s Polskem. Z let 1959–1965 pochází řada nálezů: Slezské Rudoltice 1959 a 1964, Hoštejn 1960, Osoblaha, Dolní Moravice, Karlov 1963, Hejtmánkovice 1962, Pec pod Sněžkou 1963, Česká Metuje 1964 nebo 1965, Šilheřovice 1964, Nová Paka 1965, aj.) (Kratochvíl 1964; Nesvadbová 1984; Anděra & Hanzal 1996). Psík byl na našem území pozorován již dříve na jižní Moravě (Koryčany na Kroměřížsku 1954–1955, Ořechov u Brna 1958), záznamy však nejsou doložené, naznačují nicméně druhou cestu šíření z jihovýchodního směru (Anděra & Červený 2009). Psík mývalovitý byl ale, jako kožešinový druh, chován i na farmách, odkud mohl občas uniknout a usadit se v přírodě – tak tomu s největší pravděpodobností bylo u zvířat nalezených v Pošumaví, na Karlovarsku, Křivoklátsku a Pardubicku v 50. a 60. letech minulého století (Anděra & Hanzal 1996). V následujících 2–3 desetiletích šelma osídlila celé území naší republiky a vytvořila stabilní, rozmnožující se populaci. Údaje z roku 2009 hlásí, že psík mývalovitý obývá 81,9 % území České republiky (555 mapovacích čtverců), ve skutečnosti bude procento ještě vyšší, protože neobsazené čtverce pravděpodobně neznamenají absenci psíka, ale chybějící data. Počty úlovků se od poloviny 90. let vyšplhaly exponenciálním růstem na zhruba 900 zvířat za rok (obr. 6) (Anděra & Červený 2009).

V posledním, a vlastně jediném kompletním přehledu nepůvodních živočichů České republiky je psík mývalovitý považován za invazní druh, který byl na naše území introdukovan úmyslně (Šefrová & Laštůvka 2005). Ekologie psíka mývalovitého v České republice se nespíš nijak výrazně neliší od sousedních zemí střední Evropy. Podle výsledků z dotazníkové akce (Mrštíný 2005) psík na našem území upřednostňuje zejména kukuřičná pole a biotopy v blízkosti vod, Šefferová a Laštůvka (2005) však uvádějí, že těžiště výskytu je v přirozených a polopřirozených habitatech. Nejvíce se vyskytuje ve středních nadmořských výškách, nejvýše byl pozorován v cca 1000 m. n. m (Mrštíný 2005; Anděra & Červený 2009).

V myslivecké legislativě je psík mývalovitý veden jako zavlečený, v přírodě nežádoucí druh, který lze lovit jen za určitých podmínek – to znamená, že jej smí lovit jen myslivecká stráž. Legislativa však u tohoto zvířete podle statistických údajů o odstřelu a počtech úlovků není dodržována a psíky loví i jiní myslivci, než myslivecká stráž (Saeki 2001).



Obr. 6. Současné rozšíření psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonoides*) v ČR (horní panel) a počet úlovků (dolní panel). Převzato z (Anděra & Červený 2009).

9. ZÁVĚR

Moje práce ukázala, že vysoká úspěšnost psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonoides*) při invazi Evropy je kombinací několika faktorů, které se zde pokusím shrnout:

- Prvním z nich je obrovská přizpůsobivost; ať už jde o schopnost přizpůsobit se a prosperovat v prostředí s rozmanitými habitaty (včetně intenzivně lidmi využívané krajiny) nebo o oportunistickou potravní strategii, při které využívá i lidí či jiných zvířat (zbytky těl po jiných predátorech, lovcích či rybářích, vykrádání hnízd, lidský kompost, odpadky – skutečně cokoliv, na co při hledání narazí).
- Velmi důležitým faktorem, který invazi usnadnil, byly samotné introdukce, prováděné opakovaně a na mnoha místech. Pomoc člověka při introdukcích byla velmi významná, psík byl jednoduše vypouštěn do přírody myslivci jako lovné zvíře, případně unikl z kožešinových farem, zakládaných v různých zemích Evropy; to vytvářelo značný tlak propagulí (propagule pressure), který je pro úspěšnou invazi klíčovým faktorem.
- Dalším faktorem, díky kterému psík dokázal rychle obsadit tak veliký invadovaný areál, je – mezi psovitými šelmami ojedinělá – schopnost zimovat a přečkat tak nepříznivé období v severnějších oblastech Evropy, kde jsou zimy chladné, dlouhé a se sněhovou pokrývkou.
- Psík nemá na našem území mnoho predátorů, kteří by dospělé jedince ohrožovali, jelikož populace vlků a rysů jsou, v České republice obzvláště, bohužel poměrně nízké. S ostatními druhy původních savců, s nimiž využívá podobnou potravní a prostorovou niku, je pak psík schopen dobře koexistovat; zejména jezevec úspěchu jeho invaze napomáhá tím, že psík často využívá jeho noru a nemusí se tak zatěžovat vyhrabáním vlastní.
- Vysoké populační hustoty psíka umožňuje nízká až nulová teritorialita, kdy se teritoria zvířat často do velké míry překrývají a psíci si navzájem nijak nevadí.
- Životní strategie psíka mývalovitého připomíná R-strategii vysokou mortalitou a reprodukčním potenciálem. Ačkoliv většina mláďat nepřežije, mají tendenci kočovat, rodné teritorium opouštějí ještě před dosažením dospělosti a občas doputují až stovky kilometrů daleko, kde se usadí a sami zplodí potomky. Samci a samice putují průměrně na stejné vzdálenosti, což zajišťuje velkou šanci na nalezení partnera a reprodukci.
- Díky masovým opakovaným introdukcím se v Evropě do kontaktu opakovaně dostávali jedinci z různých geografických oblastí původního areálu a docházelo k tomu v různé době, po několik desetiletí. Genetická variabilita invazních populací je tak v podstatě oproti původnímu areálu nezmenšená, v introdukovaných populacích nedošlo k efektu zakladatele ani k efektu hrdla lahve.

Zdá se, že ekologický impakt psíka mývalovitého je jen slabý; zvíře se do evropské přírody úspěšně začlenilo a je schopno poklidné koexistence s původní faunou. Jediným opravdu významným impaktem je však přenos parazitárních nákaz a chorob, zejména vztekliny a měchožila zhoubného, které mohou být pro

člověka až smrtelně nebezpečné. Vzteklna se u nás a v sousedních státech díky návnadám s vakcínami nevyskytuje, těžko však lze odhadnout, jaký vliv by na výskyt mohl mít psík mývalovitý.

Eradikace psíka mývalovitého je, jako u mnoha invazních druhů, velmi obtížná, spíše nemožná. Úsilí a prostředky by se proto měly zaměřit především na prevenci onemocnění, která zvíře může přenášet. V České republice je lov psíka omezen na mysliveckou stráž, ačkoliv se jedná o nepůvodní invazní druh v naší přírodě nežádoucí; proto by se měla v legislativě možnost lovu rozšířit na běžné myslivce. Těžko však lze usoudit, zda intenzivnější lov bude mít na eradikaci druhu nějaký pozitivní vliv, vzhledem k tomu, že psíci na snížené populační hustoty odpovídají vyšším počtem mláďat.

Po prostudování velkého množství literatury mohu v závěru říci, že z původního areálu výskytu data v podstatě chybí; jediná země, která se výzkumu psíka věnuje trochu intenzivněji, je Japonsko (mnohé články jsou však bohužel v japonštině), kde se však s největší pravděpodobností jedná o jiný druh. V České republice je dobře zpracováno rozšíření druhu a historie invaze, chybí však ekologické studie zaměřené na habitatové preference, jídelníček, kompetici s jinými šelmami a zejména impakt. Podle dostupných dat psík mývalovitý v současnosti obývá území celé republiky. Pravděpodobně se tedy už nešíří do nových území, ale zvyšují se populační hustoty (o čemž svědčí zvyšující se počet ulovených zvířat); stejně tak osídlil již v podstatě celou Evropu, kromě jižních států. Do budoucnosti lze očekávat, že se psíkovi bude nadále dařit dobře a změna klimatu by mu dokonce mohla napomoci k osídlování chladnějších oblastí.

10. LITERATURA

- Allen G.M. (1938). *The mammals of China and Mongolia*. American Museum of Natural History, New York.
- Anděra M. & Červený J. (2009). *Velcí savci v České republice. Rozšíření, historie a ochrana. 2. Šelmy (Carnivora)*. Národní muzeum, Praha.
- Anděra M. & Hanzal V. (1996). *Atlas rozšíření savců v České republice. Předběžná verze. II. Šelmy (Carnivora)*. Národní muzeum, Praha.
- ANSE (2008). Perro mapache en Murcia. URL <http://anseblog.blogspot.cz/2008/06/perro-mapache-en-murcia.html>
- Ansorge H., Ranyuk M., Kauhala K., Kowalczyk R. & Stier N. (2009). Raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, populations in the area of origin and in colonised regions: the epigenetic variability of an immigrant. *Annales Zoologici Fennici*, **46**, 51–62.
- Ansorge H. & Stiebling U. (2001). Population biology of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in eastern Germany: immigration strategy of an alien species? *Beiträge zur Jagd und Wildforschung*, **26**, 247–254.
- Asikainen J., Mustonen A.M., Hyvärinen H. & Nieminen P. (2004). Seasonal physiology of the wild raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). *Zoological Science*, **21**, 385–91.

- Asikainen J., Mustonen A.M., Nieminen P., Pasanen S., Araja-Matilainen H. & Hyvarinen H. (2002). Reproduction of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) after feeding or food deprivation in winter. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, **86**, 367–375.
- Baagøe H.J. & Jensen T.S. (2007). *Atlas of Danish mammals*. Gyldendal, Copenhagen.
- Badr V., Stefan P. & Preisler J. (2005). *Trichodectes canis* (De Geer, 1778) (Phthiraptera, Ischnocera), a new ectoparasite of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in the Czech Republic. *European Journal of Wildlife Research*, **51**, 133–135.
- Baltrūnaite L. (2002). Diet composition of the red fox (*Vulpes vulpes* L.), pine marten (*Martes martes* L.) and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray) in clay plain landscape, Lithuania. *Acta Zoologica Lithuanica*, **12**, 362–368.
- Bellmann H. (1993). *Heuschrecken beobachten und bestimmen*. Naturbuch Verlag, Augsburg.
- Blackburn T.M., Pyšek P., Bacher S.C., J. T., Duncan R.P., Jarošík V., Wilson J.R.U. & Richardson D.M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 333–339.
- Bobrov V.V., Al'bov S.A. & Khlyap L.A. (2008). Impact of invasive mammal species on natural ecosystems: an example of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. *Russian Journal of Ecology*, **39**, 292–298.
- Bruzinskaite-Schmidhalter R., Sarkunas M., Malakauskas A., Mathis A., Torgerson P.R. & Deplazes P. (2012). Helminths of red foxes (*Vulpes vulpes*) and raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in Lithuania. *Parasitology*, **139**, 120–127.
- CABI (2014). Datasheet: *Nyctereutes procyonoides*. In: *Invasive species compendium*. URL <http://www.cabi.org/isc/datasheet/72656>
- Caut S., Angulo E. & Courchamp F. (2008). Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 428–437.
- Cerkasskij V.L. (1980). The role of the raccoon dog in the epizootiology of rabies. *Rabies Bulletin Europe*, **3**, 11–12.
- Cirovic D. (2006). First record of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834) in the former Yugoslav Republic of Macedonia. *European Journal of Wildlife Research*, **52**, 136–137.
- DAISIE (2009). *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Berlin.
- DAISIE (2012). *Nyctereutes procyonoides*. URL <http://www.europe-aliens.org>
- Drygala F., Mix H.M., Stier N. & Roth M. (2001). Preliminary findings from ecological studies of the racoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in eastern Germany. *Zeitschrift fuer Oekologie und Naturschutz*, **9**, 147–152.
- Drygala F., Stier N., Zoller H., Boegelsack K., Mix H.M. & Roth M. (2008a). Habitat use of the racoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in north-eastern Germany. *Mammalian Biology*, **73**, 371–378.
- Drygala F., Stier N., Zoller H., Mix H.M., Boegelsack K. & Roth M. (2008b). Spatial organisation and intra-specific relationship of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Central Europe. *Wildlife Biology*, **14**, 457–466.

- Drygala F., Werner U. & Zoller H. (2013). Diet composition of the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and the native red fox (*Vulpes vulpes*) in north-east Germany. *Hystrix – Italian Journal of Mammalogy*, **24**, 190–194.
- Drygala F. & Zoller H. (2013). Spatial use and interaction of the invasive raccoon dog and the native red fox in Central Europe: competition or coexistence? *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 683–691.
- Drygala F., Zoller H., Stier N., Mix H. & Roth M. (2008c). Ranging and parental care of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* during pup rearing. *Acta Theriologica*, **53**, 111–119.
- Drygala F., Zoller H., Stier N. & Roth M. (2010). Dispersal of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* into a newly invaded area in Central Europe. *Wildlife Biology*, **16**, 150–161.
- Ellerman J.R. & Morrison-Scott T.C.S. (1966). *Checklist of Palearctic and Indian mammals 1758 to 1946*. 2nd edn. British Museum of Natural History, London.
- Eo K.Y., Kwon O.D., Shin N.S., Shin T. & Kwak D. (2008). Sarcoptic mange in wild raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in Korea. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **39**, 671–673.
- Ermala A. (2003). A survey of large predators in Finland during the 19th–20th centuries. *Acta Zoologica Lithuanica*, **13**, 15–19.
- Genovesi P., Bacher S., Kobelt M., Pascal M. & Scalera R. (2009). Alien mammals in Europe. In: DAISIE, *Handbook of alien species in Europe*. Springer Dordrecht, pp. 119–128.
- Genovesi P., Carnevali L., Alonzi A. & Scalera R. (2012). Alien mammals in Europe: updated numbers and trends, and assessment of the effects on biodiversity. *Integrative Zoology*, **7**, 247–253.
- Goszczyński J. (1999). Fox, raccoon dog and badger densities in North Eastern Poland. *Acta Theriologica*, **44**, 413–420.
- Helle E. & Kauhala K. (1993). Age structure, mortality, and sex-ratio of the raccoon dog in Finland. *Journal of Mammalogy*, **74**, 936–942.
- Helle E. & Kauhala K. (1995). Reproduction in the raccoon dog in Finland. *Journal of Mammalogy*, **76**, 1036–1046.
- Hirasawa M., Kanda E. & Takatsuki S. (2006). Seasonal food habits of the raccoon dog at a western suburb of Tokyo. *Mammal Study*, **31**, 9–14.
- Hulme P., Pyšek P., Nentwig W. & Vilá M. (2009). Will threat of biological invasions unite the European Union? *Science*, **324**, 40–41.
- Ikeda T. (1982). Socio-ecological study on the raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides viverrinus*, with reference to the habitat utilization pattern. Thesis, Kyushu University, Hakata.
- Ikeda T., Asano M., Matoba Y. & Abe G. (2004). Present status of invasive alien raccoon and its impact in Japan. *Global Environmental Research*, **8**, 125–131.
- IUCN (2014). The IUCN Red List of threatened species. *Nyctereutes procyonoides*. URL <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=14925>
- Jedrzejewska B. & Jedrzejewski W. (1998). *Predation in vertebrate communities: The Białowieża Primeval Forest as a case study*. Springer-Verlag, Berlin etc.

- Kauhala K. (1995). Changes in distribution of the European badger *Meles meles* in Finland during therapid colonization of the raccoon dog. *Annales Zoologici Fennici*, **32**, 183–191.
- Kauhala K. (1996). Habitat use of raccoon dogs, *Nyctereutes procyonoides*, in southern Finland. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **6**, 269–275.
- Kauhala K. (2004). Removal of medium-sized predators and the breeding success of ducks in Finland. *Folia Zoologica*, **53**, 367–378.
- Kauhala K. (2007). The numbers of medium-sized predators and the breeding success of ducks in Finland. *Riista-ja kalatalous-Selvityksiä*, **1**, 1–18.
- Kauhala K. & Auniola M. (2001). Diet of raccoon dogs in summer in the Finnish archipelago. *Ecography*, **24**, 151–156.
- Kauhala K. & Auttila M. (2010). Habitat preferences of the native badger and the invasive raccoon dog in southern Finland. *Acta Theriologica*, **55**, 231–240.
- Kauhala K. & Helle E. (1991). Distribution history and present status of the raccoon dog in Finland. *Ecography*, **14**, 278–286.
- Kauhala K. & Helle E. (1994). Home ranges and monogamy of the raccoon dog in southern Finland. *Suomen Riista*, **40**, 32–41.
- Kauhala K., Helle E. & Pietilä H. (1998a). Time allocation of male and female raccoon dogs to pup rearing at the den. *Acta Theriologica*, **43**, 301–310.
- Kauhala K., Helle E. & Taskinen K. (1993a). Home range of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in southern Finland. *Journal of Zoology*, **231**, 95–106.
- Kauhala K. & Holmala K. (2006). Contact rate and risk of rabies spread between medium-sized carnivores in southeast Finland. *Annales Zoologici Fennici*, **43**, 348–357.
- Kauhala K., Holmala K., Lammers W. & Schregel J. (2006). Home range and densities of medium-sized carnivores in south-east Finland, with special reference to rabies spread. *Acta Theriologica*, **51**, 1–13.
- Kauhala K., Holmala K. & Schregel J. (2007). Seasonal activity patterns and movements of the raccoon dog, a vector of diseases and parasites, in southern Finland. *Mammalian Biology*, **72**, 342–353.
- Kauhala K. & Ihalainen A. (2014). Impact of landscape and habitat diversity on the diversity of diets of two omnivorous carnivores. *Acta Theriologica*, **59**, 1–12.
- Kauhala K., Kaunisto M. & Helle E. (1993b). Diet of the raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, in Finland. *Zeitschrift für Säugetierkunde – International Journal of Mammalian Biology*, **58**, 129–136.
- Kauhala K. & Kowalczyk R. (2011). Invasion of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe: History of colonization, features behind its success, and threats to native fauna. *Current Zoology*, **57**, 584–598.
- Kauhala K., P. L. & von Rége I. (1998b). Summer food composition and food niche overlap of the raccoon dog, red fox and badger in Finland. *Ecography*, **21**, 457–463.

- Kauhala K. & Saeki M. (2004). Raccoon dog *Nyctereutes procyonoides*. In: *Canids: Foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan* (eds. Sillero-Zubiri C, Hoffmann M & Macdonald DW). IUCN Publication Services Cambridge, pp. 136–142.
- Kauhala K. & Salonen L. (2012). Does a non-invasive method – latrine surveys – reveal habitat preferences of raccoon dogs and badgers? *Mammalian Biology*, **77**, 264–270.
- Kauhala K., Schregel J. & Auttila M. (2010). Habitat impact on raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* home range size in southern Finland. *Acta Theriologica*, **55**, 371–380.
- Kauhala K., Viranta S., Kishimoto M., Helle E. & Obara I. (1998c). Skull and tooth morphology of Finnish and Japanese raccoon dogs. *Annales Zoologici Fennici*, **35**, 1–16.
- Kawabe M. & Tanaka Y. (2003). *Nyctereutes procyonoides albus* killed by motor vehicles in upper reaches of the Otofuke River, Taisetsuzan (Daisetsuzan) National Park, Hokkaido. *Bulletin of the Higashi Taisetsu Museum of Natural History*, **25**, 53–56.
- Kettunen M., Genovesi P., Gollasch S., Pagad S., Starfinger U., ten Brink P. & Shine C. (2008). Technical support to EU strategy on invasive species (IAS) – Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU (final module report for the European Commission). Institute for European Environmental Policy, Brussels, 44 pp.
- Kido N., Itabashi M., Takahashi M. & Futami M. (2013). Epidemiology of sarcoptic mange in free-ranging raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in Yokohama, Japan. *Veterinary Parasitology*, **191**, 102–107.
- Kleiman D.G. (1977). Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, **52**, 39–69.
- Kleiman D.G. & Eisenberg J.F. (1973). Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behaviour*, **21**, 637–659.
- Knowlton F.F., Gese E.M. & Jaeger M.M. (1999). Coyote depredation control: an interface between biology and management. *Journal of Range Management*, **52**, 398–412.
- Korablev N.P. & Szuma E. (2014). Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: looking at translocation from a morphological point of view. *Acta Theriologica*, **59**, 61–79.
- Korhonen H. (1988). Voluntary regulation of energy balance in farmed raccoon dogs. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **89**, 219–222.
- Korhonen H. & Harri M. (1989). Wintering strategy of the raccoon dog as judged from its thermoregulatory properties. *Aquilo, ser. Zoologica*, **24**, 29–36.
- Korhonen H., Mononen J. & Harri M. (1991). Evolutionary comparisons of energy economy between Finnish and Japanese raccoon dogs. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **100**, 293–295.
- Kowalczyk R. (2014). Druh předurčený k úspěchu – psík mývalovitý. In: *Nevítaní vetřelci* (ed. Nentwig W). Academia Praha, pp. 187–194.
- Kowalczyk R., Bunevich A.N. & Jedrzejewska B. (2000). Badger density and distribution of setts in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) compared to other European populations. *Acta Theriologica*, **45**, 395–408.

- Kowalczyk R., Jedrzejewska B., Zalewski A. & Jedrzejewski W. (2008). Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 1389–1396.
- Kowalczyk R. & Zalewski A. (2011). Adaptation to cold and predation-shelter use by invasive raccoon dogs *Nyctereutes procyonoides* in Biaowieza Primeval Forest (Poland). *European Journal of Wildlife Research*, **57**, 133–142.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jedrzejewska B., Ansorge H. & Bunevich A.N. (2009). Reproduction and mortality of invasive raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in the Bialowieza Primeval Forest (eastern Poland). *Annales Zoologici Fennici*, **46**, 291–301.
- Kratochvíl J. (1964). Prvé zprávy o výskytu mývalovce kuniho (*Nyctereutes procyonoides*) v ČSSR. *Zoologické listy*, **13**, 174–175.
- Kumschick S., Alba C., Hufbauer R.A. & Nentwig W. (2011). Weak or strong invaders? A comparison of impact between the native and invaded ranges of mammals and birds alien to Europe. *Diversity and Distributions*, **17**, 663–672.
- Kumschick S. & Nentwig W. (2010). Some alien birds have as severe an impact as the most effectual alien mammals in Europe. *Biological Conservation*, **134**, 2757–2762.
- Lavrov N.P. (1971). Results of raccoon dog introductions in different parts of the Soviet Union. *Trudy Kafedry Biologii MGZPI*, **29**, 101–160.
- Léger F. & Ruelle S. (2005). Raccoon dog in France. *Faune Sauvage*, **269**, 4–13.
- Lever C. (1985). *Naturalized mammals of the world*. Longman, New York.
- Lockwood J.L., Cassey P. & Blackburn T. (2009). The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, **15**, 904–910.
- Macdonald D. & Sillero-Zubiri C. (2004). *The biology and conservation of wild canids*. 1 edn. Oxford University Press, Oxford.
- Mäkinen A., Kuokkanen M.-T. & Valtonen M. (1986). A chromosome-banding study in the Finnish and the Japanese raccoon dog. *Hereditas*, **105**, 97–105.
- Melis C., Herfindal I., Kauhala K., Andersen R. & Hogda K.A. (2010). Predicting animal performance through climatic and plant phenology variables: The case of an omnivore hibernating species in Finland. *Mammalian Biology*, **75**, 151–159.
- Mikheyev A.V. (2011). The comparative characteristics of red fox (*Vulpes vulpes*) and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) feeding habits in forest ecosystems of southeastern Ukraine. *Zoologičeskij Žurnal*, **90**, 595–602.
- Mrštný L. (2005). *Charakteristika populace psíka mývalovitého (Nyctereutes procyonoides) v České republice*. Diplomová práce, Fakulta lesnická a environmentální, Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha.

- Mustonen A.M., Asikainen J., Kauhala K., Paakkonen T. & Nieminen P. (2007). Seasonal rhythms of body temperature in the free-ranging raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) with special emphasis on winter sleep. *Chronobiology International*, **24**, 1095–1107.
- Mustonen A.M., Lempiäinen T., Aspelund M., Hellstedt P., Ikonen K., Itamies J., Vaha V., Erkinaro J., Asikainen J., Kunnasranta M., Niemela P., Aho J. & Nieminen P. (2012). Application of change-point analysis to determine winter sleep patterns of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) from body temperature recordings and a multi-faceted dietary and behavioral study of wintering. *BMC Ecology*, **12**, 27.
- Mutsuo R. & Ochiai K. (2009). Dietary overlap among two introduced and one native sympatric carnivore species, the raccoon, the masked palm civet, and the raccoon dog, in Chiba Prefecture, Japan. *Mammal Study*, **34**, 187–194.
- Naaber J. (1971). Kährikkoer. *Eesti Lodus*, **14**, 449–455.
- Nasimovic A.A. & Isakov Y.A. (1985). *The Arctic fox, the red fox, and the raccoon dog: distribution, ecology, exploitation and conservation*. Nauka, Moskva.
- Nentwig W., Kühnel E. & Bacher S. (2009). A generic impact-scoring system applied to alien mammals in Europe. *Conservation Biology*, **24**, 302–211.
- Nesvadbová J. (1984). Occurrence of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Bohemia and Moravia (CSSR). *Folia Zoologica*, **33**, 315–325.
- Ninomiya H. & Ogata M. (2005). Sarcoptic mange in free-ranging raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in Japan. *Veterinary Dermatology*, **16**, 177–182.
- Novikov G.A. (1956). *Chiščnyje mlekopitajuščije fauny SSSR*. Izdatělstvo Akademii Nauk SSSR, Moskva, Leningrad.
- Nowak E. (1973). Settlement and propagation of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray) in Europe. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*, **8**, 351–384.
- Nowak E. (1993). *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) Marderhund. In: *Handbuch der Säugetiere Europas* (eds. Stubbe M & Krapp F). Aula Verlag, Wiesbaden, Germany, pp. 215–248.
- Obara I. (1983). Age structure of *Nyctereutes procyonoides viverrinus* from the central and north regions of Okayama Prefecture. *The Journal of the Mammalogical Society of Japan*, **9**, 204–207.
- Osten-Sacken N. (2011). First results of radiotelemetric investigations on spatial behaviour of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in western Poland. *Beitraege zur Jagd- und Wildforschung*, **36**, 181–189.
- Osten-Sacken N. & Rychlik L. (2011). Diet of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in western Poland. *Beitraege zur Jagd- und Wildforschung*, **36**, 171–180.
- Pitra C., Schwarz S. & Fickel J. (2010). Going west: invasion genetics of the alien raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe. *European Journal of Wildlife Research*, **56**, 117–129.
- Pulliainen E. (1985). The expansion mechanism of the wolf (*Canis lupus*) in northern Europe. *Revue Ecologie (Terre et la Vie)*, **40**, 157–162.

- Qi X., Li X., Rider P., Fan W., Gu H., Xu L., Yang Y., Lu S., Wang H. & Liu F. (2009). Molecular characterization of highly pathogenic H5N1 avian influenza A viruses isolated from raccoon dogs in China. *PLoS One*, **4**, e4682.
- Romashov B.V., Romashova N.B. & Rogov M.V. (2011). Influence of parasites on the process of naturalization of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in European Russia. *Beitraege zur Jagd- und Wildforschung*, **36**, 191–199.
- Saeki M. (2001). Ecology and conservation of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Japan. Thesis, University of Oxford, Oxford, 294 pp.
- Saeki M. & Macdonald D.W. (2004). The effects of traffic on the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides viverrinus*) and other mammals in Japan. *Biological Conservation*, **118**, 559–571.
- Sarukhán J. & Whyte A. (2005). Ecosystems and human well-being: synthesis. In: *Millenium Ecosystems Assessment*. Island Press Washington, DC.
- Sasaki H. & Kawabata M. (2007). Food habits of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides viverrinus* in a Mountainous Area of Japan. *Journal of the Mammalogical Society of Japan*, **19**, 1–8.
- Sax D.F. & Gaines S.D. (2008). Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of the USA*, **105**, 11490–11497.
- Seki Y. & Koganezawa M. (2013). Does sika deer overabundance exert cascading effects on the raccoon dog population? *Journal of Forest Research*, **18**, 121–127.
- Shibata F. & Kawamichi T. (1999). Decline of raccoon dog populations resulting from sarcoptic mange epizootics. *Mammalia*, **63**, 281–290.
- Schwarz S., Sutor A., Staubach C., Mattis R., Tackmann K. & Conraths F.J. (2011). Estimated prevalence of *Echinococcus multilocularis* in raccoon dogs *Nyctereutes procyonoides* in northern Brandenburg, Germany. *Current Zoology*, **57**, 655–661.
- Sidorovich V.E., Polozov A.G., Lauzhel G.O. & Krasko D.A. (2000). Dietary overlap among generalist carnivores in relation to the impact of the introduced raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* on native predators in northern Belarus. *Zeitschrift für Säugetierkunde – International Journal of Mammalian Biology*, **65**, 271–285.
- Sidorovich V.E., Solovej I.A., Sidorovich A.A. & Dyman A.A. (2008). Seasonal and annual variation in the diet of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in northern Belarus: the role of habitat type and family group. *Acta Theriologica*, **53**, 27–38.
- Simberloff D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 81–102.
- Singer A., Kauhala K., Holmala K. & Smith G.C. (2009). Rabies in northeastern Europe: the threat from invasive raccoon dogs. *Journal of Wildlife Diseases*, **45**, 1121–1137.
- Šuláková H. (2004). Diet composition of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and badger (*Meles meles*) in Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, **52**, 81–89.

- Sutor A. (2005). Raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* as a predator on ground nesting birds? Some results from Brandenburg. *Vogelwelt*, **126**, 376–378.
- Sutor A. (2008). Dispersal of the alien raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Southern Brandenburg, Germany. *European Journal of Wildlife Research*, **54**, 321–326.
- Sutor A., Kauhala K. & Ansorge H. (2010). Diet of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides*: a canid with an opportunistic foraging strategy. *Acta Theriologica*, **55**, 165–176.
- Sutor A. & Schwarz S. (2011). Dispersal and home range shifting of adult raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*): observations in Brandenburg, Germany. *Beitraege zur Jagd- und Wildforschung*, **36**, 217–223.
- Sutor A. & Schwarz S. (2012). Home ranges of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*, Gray, 1834) in Southern Brandenburg, Germany. *European Journal of Wildlife Research*, **58**, 85–97.
- Sutor A. & Schwarz S. (2013). Seasonal habitat selection of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in Southern Brandenburg, Germany. *Folia Zoologica*, **62**, 235–243.
- Sutor A., Schwarz S. & Conraths F.J. (2014). The biological potential of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*, Gray 1834) as an invasive species in Europe-new risks for disease spread? *Acta Theriologica*, **59**, 49–59.
- Šefrová H. & Laštůvka Z. (2005). Catalogue of alien animal species in the Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, **53**, 151–170.
- Tackmann K., Goretzki J., Schwarz S., Sutor A. & Conraths F.J. (2005). The raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) as a new definitive host for *Echinococcus multilocularis* in eastern Germany – preliminary results of a study in Brandenburg. *Beitraege zur Jagd- und Wildforschung*, **30**, 323–330.
- Vilá M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., Hulme P.E. & DAISIE partners (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **8**, 135–144.
- Viranta S. & Kauhala K. (2011). Increased carnivory in Finnish red fox females: adaptation to a new competitor? *Annales Zoologici Fennici*, **48**, 17–28.
- Wada M.Y., Suzuki T. & Tsuchiya K. (1998). Re-examination of the chromosome homology between two subspecies of Japanese raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides albus* and *N. p. viverrinus*). *Caryologia*, **51**, 13–18.
- Ward O.G. & Wurster-Hill D.H. (1990). *Nyctereutes procyonoides*. *Mammalian Species*, **358**, 1–5.
- Weber J.M., Fresard D., Capt S. & Noel C. (2004). First records of raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834), in Switzerland. *Revue Suisse de Zoologie*, **111**, 935–940.
- Westerling B. (1991). Rabies in Finland and its control 1988–90. *Suomen Riista*, **37**, 93–100.
- WHO (2012). Rabies Bulletin Europe. WHO Collaboration Centre for Rabies Surveillance and Research, Friedrich-Loeffler-Institut, Bundesforschungsinstitut für Tiergesundheit.
- Wikan S. (1983). Raccoon dog found dead in Sör-Varanger: a new Norwegian mammal. *Fauna*, **36**, 103.

- Wilson D.E. & Reeder D.M. (eds.) (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Yudin V.G. (1977). *Raccoon dog in Primorje and Priamurye*. Nauka, Moscow.
- Zienius D. (2011). Raccoon dog rabies surveillance and post-vaccination monitoring in Lithuania 2006 to 2010. *Acta Veterinaria Scandinavica*, **53**, 58.
- Zoller H. (2009). Comparative study between red fox (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*, Gray 1834) in an agricultural landscape in Mecklenburg-Western Pomerania. In: *16th Hunting Report of Mecklenburg-Western Pomerania for the Hunting Year 2007/08* (ed. Ministry of Agriculture EaCP-WP). Druckhaus Panzig Schwerin, pp. 21–24.
- Zoller H. & Drygala F. (2013). Activity patterns of the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in North East Germany. *Folia Zoologica*, **62**, 290–296.