

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta tropického zemědělství



Česká zemědělská univerzita v Praze

**Fakulta tropického
zemědělství**

Kolonizace ostrovů insektivorními savci

Bakalářská práce

Praha 2016

Vedoucí bakalářské práce:
Mgr. Barbora Černá Bolfíková, Ph. D.

Vypracoval:
Petr Matějů

Čestně prohlašuji, že jsem tuto práci na téma „Kolonizace ostrovů insektivorními savci“ vypracoval samostatně a všechny použité literární prameny jsem řádně uvedl v referencích.

V Praze dne 15.4.2016

Petr Matějů

Poděkování

Rád bych poděkoval své školitelce Barboře Černé Bolfíkové za bezmeznou trpělivost. Dále bych rád poděkoval všem členům laboratorního týmu, kteří mi v nutných případech asistovali. Stejně díky si zaslouží i má rodina a přátelé, bez kterých bych se na státnice díval jen přes řeku z okna psychiatrické léčebny Bohnice. Na závěr bych chtěl poděkovat autorskému kolektivu Heavym et al. (1966 – 2015) za dlouhodobou podporu tou nejlepší muzikou i v nejtěžších chvílích.

Abstrakt

Biologické invaze jsou globálně velmi závažným problémem. Kromě přirozených kolonizací zprostředkovaných například pohybem tektonických desek či vytvořením pevninského mostu, existují i invaze artificiální. Člověk může nevědomě či vědomě přemísťovat druhy napříč ekosystémy. V poslední době se právě kvůli lidské činnosti - obchodnímu styku a turismu - drasticky zvýšila četnost biologických invazí. V minulosti se invazím věnovalo mnoho autorů, ale zabývali se převážně hlodavci. Téma insektivorních savců zůstává zatím relativně málo probádané, přestože tyto druhy mají velmi výrazný impakt na ekosystém. Tato práce se v praktické části zaměřila na ježka východního (*Erinaceus roumanicus*) a jeho distribuci na ostrovech ve Středozemním moři. Celkem bylo osekvenováno 28 vzorků na kontrolní oblasti mtDNA a porovnáváno s již publikovanými sekvencemi z genové banky. Za pomoci fylogenetických analýz bylo diskutováno: zda jsou invaze recentní a směr přenosu genetické informace. Většina vzorků vykazovala nejbližší haplotypovou příbuznost s jedinci nacházejícími se na nejbližší pevnině. Trendu neodpovídaly jediné vzorky z ostrova Skyros, které se jevíly velmi blízce příbuzné vzorkům z Kréty.

Klíčová slova: Erinaceus, ježek, invaze, ostrovy, středozeší, cytochrom *b*, mtDNA, původ

Abstract

Biological invasions are a serious problem worldwide. Besides the natural colonizations mediated by tectonic movements or formation of a land bridge connection, there are also the artificial ones. Humans can deliberately or undeliberately translocate species across ecosystems. Recently, mainly because of the business and tourism there is a dramatical increase in human-mediated biological invasions. Many authors, who discussed invasions in the past, were focused on rodents. Despite its severe impact on the ecosystems the topic of insectivorous mammals remains relatively untouched by scientists so far. Practical part of this thesis is focused on the Northern white-breasted hedgehog (*Erinaceus roumanicus*) and his dispersal in the Mediterranean area. Mitochondrial control region sequences of 28 samples were analyzed and compared to already published data from GenBank. Discussion was made through phylogenetical analysis. Main topics of discussion were focused on a possible contemporaneity and a course of transfer of the gene flow. Most of the samples showed haplotype similarity with individuals occupying the closest mainland. On the other hand samples from Skyros did not go with the trend. They matched with haplotype from Crete.

Key wods: Erinaceus, hedgehog, invasion, mediterranean, cytochrom b
mtDNA, origin

Obsah

1. ÚVOD	1
1.1 Ostrovy.....	2
1.2 Invaze	2
1.2.1 Introdukce (Introduction)	4
1.2.2 Usazení (Establishment)	4
1.2.3 Šíření (Spread)	5
1.2.4 dopad (Impact)	5
1.3 Náchylnost ostrovů k invazím.....	6
1.4 Jak ostrovy chránit.....	6
1.5 Savci v roli invazních druhů.....	7
1.6 Modelové invazní druhy	8
1.6.1 Bělozubka tmavá – <i>Crocidura russula</i>	8
1.6.2 Bělozubka hnědá – <i>Suncus murinus</i>	12
1.6.3 Bělozubka nejmenší - <i>Suncus etruscus</i>	15
1.6.4 Ježek alžírský - <i>Atelerix algirus</i>	16
1.6.5 Ježek západní - <i>Erinaceus Europaeus</i>	17
2 Cíle práce	22
3. Materiál a metody	23
3.1 Kontrolní úsek mitochondriální DNA.....	23
3.1.1 Sběr vzorků	23
3.1.2 Extrakce DNA	26
3.1.3 PCR.....	26
3.1.4 Purifikace amplifikovaného úseku.....	27
3.1.5 Sekvence	28
3.2 Analýza dat	29
4. Výsledky	30
5. Diskuze.....	33
6. Závěry	36
7. Reference.....	37

Seznam obrázků a tabulek

Obrázek 1: Zobrazení jednotlivých fází biologické invaze.....	3
zdroj: Levine (2008)	
Obrázek 2: Místa nálezů a areál rozšíření <i>C. russula</i> v jednotlivých letech.....	9
zdroj: McDevitt et al. (2014)	
Obrázek 3: Počty odchycených jedinců tří druhů (<i>C. russula</i> , <i>S. minutus</i> a <i>M. glareolus</i>) ve vztahu k vzdálenosti od centra invaze.....	10
zdroj: McDevitt et al. (2014)	
Obrázek 4: : Počet chycených bělozubek za jeden den.....	14
zdroj: Varnham et al. (2001)	
Obrázek 5: Výskyt ježků na Jižním Uistu, Severním Uistu a přilehlých ostrovech.....	18
zdroj: Jackson et al. (2004)	
Obrázek 6: Změna hustoty populací jednotlivých druhů bahňáků v porovnání pozorování z roků 1983 a 2000.....	19
zdroj: Jackson et al. (2004)	
Obrázek 7: Introdukce a směr expanze ježka západního (<i>Erinaceus europaeus</i>) na Novém Zélandu.....	21
zdroj: Bolfíková et al. (2013)	
Tabulka 1: 28 osekvenovaných vzorků z oblastí řecké pevniny, ostrovů Řecka a ostrova Mljet.....	24
Tabulka 2: Tabulka využitých dat z genové banky.....	25
Tabulka 3: Složení PCR směsi.....	27
Tabulka 4: Program PCR.....	27
Tabulka 5 Složení sekvenační směsi.....	28
Obrázek 8: Fylogenetický strom vytvořený metodou Neighbour-Joining.....	31
Obrázek 9: Mapa míst sběru jednotlivých vzorků.....	32
zdroj: ArcGIS	

1. ÚVOD

Biologické invaze ze všeho nejvíce ohrožují biodiverzitu (Levine, 2008). V dnešní době se s nimi setkáváme daleko častěji, než dříve. Velké procento těchto novodobých invazí má na svědomí právě člověk. Svou obchodní a cestovatelskou aktivitou tak přispívá vědomě (např. hospodářská zvířata, domácí mazlíčci) i nevědomky (náhodné introdukce) právě k tomuto biologickému znečištění (Levine, 2008).

Ostrovky jsou obzvláště křehké ekosystémy. Jejich náchylnost k biologickým invazím spočívá například ve velké izolovanosti a schopnosti poskytnout útočiště i méně úspěšným či adaptabilním druhům (Carlquist, 1974). Na některých ostrovech dokonce chybí i celé skupiny živočichů (např.: pozemní savci, vrcholový predátor) (Vitousek, 1988; Atkinson, 2001). Omezená rozloha ostrova způsobuje relativně nízký počet jedinců v celkové populaci. Toto má za následek relativně nízkou genetickou variabilitu populace (Vitousek, 1988). Následná biologická invaze do takto izolovaných ekosystémů může zapříčinit až hromadnou extinkci druhů (Vermeij, 1991; Blackburn et al., 2004; Clavero & García-Berthou, 2005).

Pro invazní druh je těžké se prosadit kvůli biotické a abiotické rezistenci (Levine, 2008). Zároveň jen malé procento z počtu usazených druhů způsobí zásadní ekologické změny (Levine, 2008). Uvádí se, že se ze všech introdukovaných druhů usadí jen 10 % a z tohoto zlomku pak 10 % má ekologický vliv na studovaný ekosystém (Williamson, 1996).

Ze všech obratlovců působí na ekosystémy nejničivěji právě invazní savci (Ebenhard, 1988; Lever, 1994). Vědeckých studií zaměřených na savčí invaze je mnoho, ale jen málo z nich se zabývá řádem Eulipotyphla a jejich vlivem na ostrovní ekosystémy. Negativní vliv tohoto řádu však může být stejně důležitý, jaký vědci popsali v případě nejprobádanějších hlodavců (Atkinson, 1985).

1.1 Ostrovy

Ostrovy jsou velmi unikátními ekosystémy. Vzhledem k tomu, že ostrovní druhová rozmanitost je omezená a dají se zde přesně určit geografické a ekologické dosahy druhů, poskytují ostrovy dokonalou půdu pro studie zaměřující se na původ druhů a biologickou rozmanitost (Paulay, 1994). Schopnost ostrovů poskytovat útočiště i pro reliktní druhy, může podpořit evoluci druhů s omezenou schopností kompetice či obrany (Carlquist, 1974). V některých případech to - při expozici ostrova invazím - může způsobit i masové vymírání (Vermeij, 1991, Blackburn et al., 2004; Clavero & García-Berthou, 2005).

Dalším specifikem ostrovů je, že velmi rychle může docházet ke změně fenotypu, jako je například změna tělesné velikosti (z evolučního hlediska) (Lister, 1989). U savců pozorujeme, že velké druhy mají na ostrovech tendenci tíhnout spíše k nanismu, zatímco druhy malé se zvětšují (Foster, 1964; Lomolino, 1985). Tento jev nazval VanValen (1973) ostrovním pravidlem.

Zákon, který popsal MacArthur & Wilson (1967), popisuje dynamiku ostrovních populací v závislosti na vzdálenosti ostrova od nejbližší pevniny a na rozloze ostrova. Na velkých a hodně izolovaných oceánských ostrovech dochází k velmi významné speciaci, zatímco u ostrovů, jež leží blízko pevniny, můžeme očekávat, že jej bude kontinent zásobit svými druhy. Endemických se zde vyvine jen málo (Vitousek, 1988).

1.2 Invaze

Biologické invaze znamenají celosvětově zásadní hrozbu pro biodiverzitu (Vitousek et al., 1997b; Levine 2008). Skrze kompetici a predaci dokáží invazivní druhy značně změnit jak druhové složení, tak i fungování celých ekosystémů. Invazí se myslí proces, který nastává, když jsou určité druhy záměrně či nezáměrně introdukovány mimo jejich historicky danou původní oblast výskytu a zde se úspěšně množí (Elton 1958; Levine, 2008).

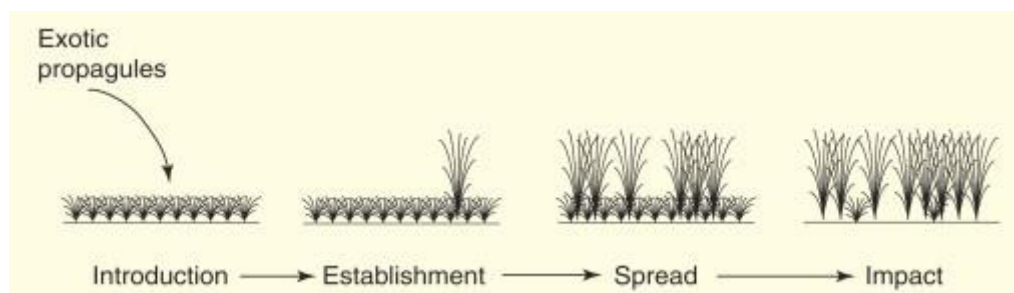
Ačkoli je aktuální míra introdukce cizích druhů nebývale velká, samotný proces není jen současným jevem. V minulosti, respektive po celou dobu zemské historie,

zprostředkovaně způsobily časté kolonizace – a to i na velké vzdálenosti - pohyby tektonických desek (Levine, 2008).

Dnes je však kvůli civilizaci a častému obchodnímu styku míra introdukce cizích druhů o několik řádů vyšší, než tomu bylo v dávné minulosti (Levine, 2008). Ačkoli se v budoucnu předpokládá rapidní nárůst obchodních aktivit, počet biologických invazí by měl růst výrazně pomaleji. Je to pravděpodobné, protože každý jeden obchod může přenést druhy, které již byly introdukovány v dřívějších dobách (Levine, 2008). Tyto novodobé invaze můžeme chápat i jako jakési biologické znečištění planety člověkem. Změny nastávající uvnitř ekosystémů zasažených biologickou invazí jsou pro vědce velmi důležité. Jde v první řadě o rozsáhlý přírodní experiment, jenž může vést k pochopení struktury a funkce celých ekologických společenstev. Zkoumání toho, jak ekosystémy reagují na adici nových druhů, poskytuje jedinečný pohled na to, jak tyto systémy fungují (Levine, 2008).

Rozdělujeme dva zásadní typy invazí: invaze záměrné a invaze nezáměrné. Jaké druhy byly zavlečeny náhodou a jaké se záměrem, se dá hrubě odhadnout například podle taxonomického zařazení zkoumaného druhu. Hmyzí škůdci a patogeny patří spíše do první skupiny náhodných introdukcí. Často se na nová stanoviště dostanou v rámci obchodu s živým rostlinným materiálem, nebo jinými přírodními produkty. S napuštěnou vodou ve skeletu nákladních lodí dorazí většinou také náhodně do dané lokality vodní bezobratlí. Naproti tomu nepůvodní druhy z podkmene obratlovců se často ocitnou v nových nepřírozených habitatech cíleně, a to za účelem lovu, chovu zemědělských zvířat, nebo jako domácí mazlíčci. Rostliny zahrnují obě varianty, jak záměrné, tak náhodné zavlečení (Levine, 2008).

Obecné schéma průběhu biologické invaze můžeme zobrazit v následujících čtyřech etapách (viz obr1). Introdukce, usazení druhu, rozšíření a dopad (Levine, 2008).



Obrázek 1: Názorné zobrazení jednotlivých fází biologické invaze (Levine, 2008).

1.2.1 Introdukce (Introduction)

Fáze introdukce zahrnuje transport druhů z jejich přirozeného prostředí do nepůvodních oblastí (Mack et al., 2000; Levine, 2008). Ze všech fází invazního procesu, je právě tato část nejnáze popsitelná. Téměř všechny novodobé biologické invaze totiž odstartovaly náhodné introdukce v rámci obchodu, cestování, anebo jako záměrné introdukce, které se rozšířily daleko za hranice jejich plánovaného užití (Levine, 2008).

1.2.2 Usazení (Establishment)

Usazení popisuje děj, při kterém jedinci z introdukované populace nabývají na počtu a adaptují se na nové prostředí (Levine, 2008). Podaří se to ovšem jen malému množství ze všech introdukovaných druhů (Mack, 1995; Levine, 2008). Existuje pravidlo tzv. deseti procent (10's rule) kdy se jedné desetiny druhů se podaří usadit a z tohoto počtu, pak opět jen desetina ovlivní ekosystém (Williamson, 1996). Avšak mluvíme-li o ostrovech, je třeba zmínit, že ne vždy toto pravidlo platí. Například ze 150 druhů ptáků introdukovaných na Havaj a 145 introdukovaných na Nový Zéland se usadilo 30 druhů (Havaj) respektive 36 (Nový Zéland), což je přibližně dvojnásobek ve srovnání se zmíněným pravidlem. Tento efekt vyvolává malá odolnost insulárních ekosystémů vůči invazím (Vitousek, 1988).

Kromě toho schopnost invazního druhu usadit se, závisí také na složení původních společenstev a jejich rezistenci k invazím (Levine, 2008).

Existují dva typy rezistence. Abiotická rezistence snižuje úspěšnost invazivního druhu kvůli stresu, způsobeným abiotickými faktory, jako například teplota, vlhkost, nebo salinita. To znamená, že každý úspěšně usazený druh musí zvládnout tolerovat klimatické podmínky, které na daném stanovišti panují. Druhým typem rezistence je biotická, která snižuje úspěšnost invaze skrze interakce mezi vetřelcem a původními druhy. Jde hlavně o konkurenci v potravě, vzájemnou predaci či přenos patogenů (Levine, 2008).

Posledním faktorem ovlivňujícím usazení daného druhu v novém habitatu je počet introdukovaných jedinců (Levine, 2008).

1.2.3 Šíření (Spread)

Šíření popisuje proces pohybu invazivního druhu napříč teritoriem. Vědecké studie užívají pozorování nebo údajů zmíněných v muzeích, aby rekonstruovaly pohyb invazní populace skrze nově osídlovaná území. Zvláštností je, že některé druhy se šíří překvapivě rychle. Například špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) se rozšířil na celé území severní Ameriky za méně než sto let (Levine, 2008).

1.2.4 Dopad (Impact)

I přesto, že se druh úspěšně rozšíří, často nemusí mít žádný ekologický vliv na původní ekosystém. Existuje ale malý zlomek druhů, jejichž introdukce může způsobit až ekologickou katastrofu (Levine, 2008).

Nejčastěji se dopad invazních druhů projevuje skrze konkurenci o potravu s původními druhy, jejich predací a přenosem patogenů na místní endemity (Levine, 2008). Druhy nejvíce se podílející na extinkci endemických populací zahrnují býložravé savce, predátory, a to z podkmenu obratlovců i bezobratlých. Dále pak druhy, které mohou ovlivnit charakteristiku ekosystému v jeho základní úrovni (koloběh živin, primární produkce, hydrologické cykly, eroze) (Vitousek, 1988; Vitousek, 1990; Levine, 2008).

Jako obecné pravidlo můžeme zmínit, že velmi úspěšní vetřelci mívají vlastnosti, které původním kolonizátorům, nebo jejich potomkům, z části, nebo zcela chybí (Levine, 2008).

Invaze jsou celosvětový problém. Největší následky však zaznamenáváme na starých izolovaných hornatých tropických nebo subtropických ostrovech či souostrovích disponujících velkým počtem endemických druhů (Vitousek, 1988).

1.3 Náchylnost ostrovů k invazím

Ostrov nejčastěji kolonizuje jen malá skupina jedinců. Díky efektu zakladatele (founder effect) obsahuje genofond peripatrické populace jen zlomek diversity původního genofondu (Abdelkrim et al., 2005). Tím se může snížit fitness a konkurenceschopnost druhu. Některé ostrovy postrádají celé skupiny zvířat, jinde například chybí vrcholový predátor, nebo pozemní savci. Výsledkem je pak relativní nedostatek biodiverzity (Vitousek, 1988).

Dalším důvodem proč jsou insulární ekosystémy k invazím náchylné, je v ostrovu samotném. Kvůli jeho menší rozloze jsou zde poměrně malé populace, a tím pádem i omezená genetická variabilita. Následně postrádají druhy schopnosti adaptace a obranyschopnost. Například ptáci na ostrovech často přestávají létat (nelétavé labutě ve středomoří; Dronte mauricijský (*Didus ineptus*) na Mauriciu a další) (Courchamp et al., 2002).

Ekosystém ostrova také může destabilizovat ztráta organismů, které se vyvinuly s původními kolonisty a jsou pro jejich životy nepostradatelné (Vitousek, 1988).

Na závěr nesmíme také zapomenout, že v posledních stoletích jsou ostrovy vystaveny zvlášť intenzivnímu působení lidské populace (Vitousek, 1988).

1.4 Jak ostrovy chránit

Je lepší podniknout vždy preventivní kroky, aby k introdukci nepůvodních druhů vůbec nedošlo, než pak řešit následky invaze. Ochránit ostrovy před invazemi je těžký úkol. Nabízí se vymyslet propracovaný a efektivní systém, který by možným invazím úspěšně bránil. Ten by však brzdil turistický ruch a na něm je velké procento ostrovů ekonomicky závislé. Obyvatelé ostrovů se navíc nechtějí vzdát nepůvodních invazivních druhů, protože je využívají nejen jako hospodářská zvířata a domácí mazlíčky, ale loví je v lesích i ve vodě. Rostliny pak pěstují jako okrasné, či jako léčivé (Vitousek, 1988). Tyto ekonomické nebo kulturní vazby k invazivním druhům zabraňují vývoji plošné efektivní politiky restrikce invazivních druhů na ostrovech. Přesto existují určitá pravidla, jejichž dodržováním můžeme přispět k ochraně biodiverzity a do jisté míry i zmírnění dopadů biologických invazí na oceánské ostrovy (Vitousek, 1988).

Prvním pravidlem je určení a poznání invazivních druhů, které představují hrozbu pro endemické ekosystémy, a soustředit síly na kontrolu a eradikaci právě těchto druhů. Druhé pravidlo popisuje vymezení oblasti chráněného území, ze kterého jsou skoro všechny invazivní druhy odstraněny. Třetí pravidlo mluví o ochraně habitatů před dalším ničením a znečištěním invazivními druhy. A poslední pravidlo zahrnuje studium úspěšných invazí na ostrovy a jimi způsobené extinkce, abychom mohli v budoucnu podobné jevy předpovídat a lépe se jim bránit (Vitousek, 1988).

1.5 Savci v roli invazních druhů

Savci v roli invazních druhů způsobili, v porovnání s ostatními obratlovci, největší ekologické škody (Ebenhard, 1988; Lever, 1994). Příčinou tohoto trendu je s největší pravděpodobností fakt, že ostrovy daleko od pevniny obývá obecně velmi málo suchozemských nelétavých savců (Atkinson, 2001).

Vědci se přou o to, které invazivní druhy savců mají nejničivější dopad na ekosystémy. Dle některých to jsou jedinci rodu krysa (*Rattus*) (Atkinson, 1985), podle jiných například králík domácí (*Oryctolagus cuniculus*) (Frith, 1979). Existuje spousta dalších ekologicky disruptivních druhů, o jejichž invazích na ostrovy je napsána řada studií, např.: kočka domácí (*Felis catus*), koza domácí (*Capra hircus*), promyka zlatá (*Herpestes auropunctatus*) (Coblentz, 1978; Van Aarde, 1986; Lever, 1994) a další. Málo studií se však věnuje savčímu řádu Eulipotyphla čítající insektivory z čeledi ježků, rejsků, štětinatců a krtků a jejich případnému invaznímu vlivu na insulární ekosystémy. Jejich dopad na ostrovní ekosystémy však může být stejně zásadní jako v případě hlodavců.

1.6 Modelové invazní druhy

1.6.1 Bělozubka tmavá – *Crocidura russula*

1.6.1.1 Bělozubka tmavá v Irsku

Invaze jednoho insektivorního živočicha se odehrává právě v tuto chvíli na území Irska. Týká se bělozubky tmavé (*Crocidura russula*) a jde o jednu z nejmladších zaznamenaných invazí, která se řadí mezi ty pravděpodobně spuštěné náhodným zavlečením (Gargan et al. 2016).

Poprvé byla přítomnost tohoto druhu v Irsku zaznamenána z analýzy vývržků sov pálených (*Tyto alba*) a poštolek obecných (*Falco tinnunculus*) v roce 2007, o rok později byly nálezy potvrzeny pomocí pastí (Tosh et al., 2008). Ačkoli byl nález datován k roku 2007, fakt, že byla bělozubka tmavá nalezena jako potrava různých predátorů na velké ploše - a bereme-li v potaz dnešní rozlohu obývanou tímto druhem - můžeme se domnívat, že introdukce proběhla o několik let dříve (McDevitt et al., 2014; O'Meara et al., 2014).

Zpočátku se vědci domnívali, že introdukce bělozubky tmavé, jakožto nového druhu, bude mít pozitivní vliv na ekosystém Irska. Předpokládali, že zafunguje hlavně jako nový zdroj potravy pro sovy a jiné dravé ptáky (Tosh et al., 2008). Při pozorování pomocí pastí však přišel Montgomery et al. (2012) v zimě 2010/2011 na to, že na místech, kde se původně nacházel rejsek malý (*Sorex minutus*) - jediný původní irský insektivor - nechytla past ani jediného. Vznikly obavy, že za pokles populace původního rejska malého může právě introdukce bělozubky tmavé (Montgomery et al., 2012).

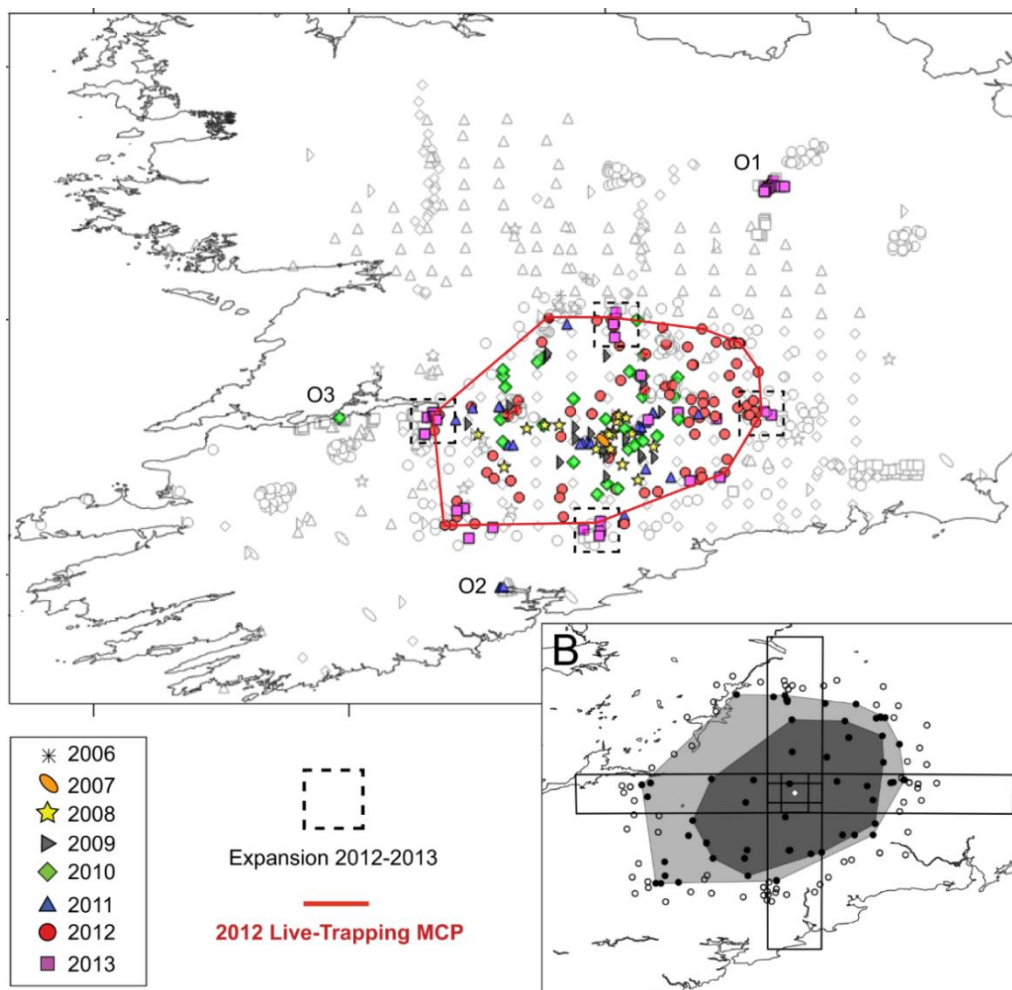
Rozdíl mezi oběma druhy je přitom značný. Bělozubka tmavá dosahuje až třikrát větší velikosti než rejsek malý a na rozdíl od teritoriálního a samotářského rejska je bělozubka tvorem, který může tvořit společenstva (Michielsen, 1966; Churchfield, 2008; Cantoni & Vogel, 1989).

Původně se bělozubka tmavá vyskytovala pouze na území severní Afriky a západní Evropy. Na britských ostrovech nežila, na rozdíl od rejska malého. Ten se kromě Evropy usadil díky člověku na ostrovech už v období neolitu. (McDevitt et al., 2009; McDevitt

et al., 2011). V Evropě spolu oba druhy dokáží žít vedle sebe a sdílet svá teritoria. Je však potvrzeno, že kde je přítomna bělozubka tmavá, denzita rejska malého bývá obecně nižší (McDevitt et al., 2014).

Obavy z negativní interakce zmíněných druhů potvrdila studie, kterou prezentoval McDevitt et al. (2014). Ve svém výzkumu zhodnotili areál výskytu bělozubky tmavé, odhadli rychlost expanze a vysledovali její soužití s dalšími malými savci, kteří Irsko obývají, jmenovitě s rejskem malým, norníkem rudým (*Myodes glareolus*) a myšicí křovinnou (*Apodemus sylvaticus*). Ke sběru dat použili pasti s návnadou a na larvy do nich chytali čtyři výše zmíněné druhy (McDevitt et al., 2014)

Zásadní vztah zaznamenali právě zejména mezi bělozubkou tmavou a rejskem malým.

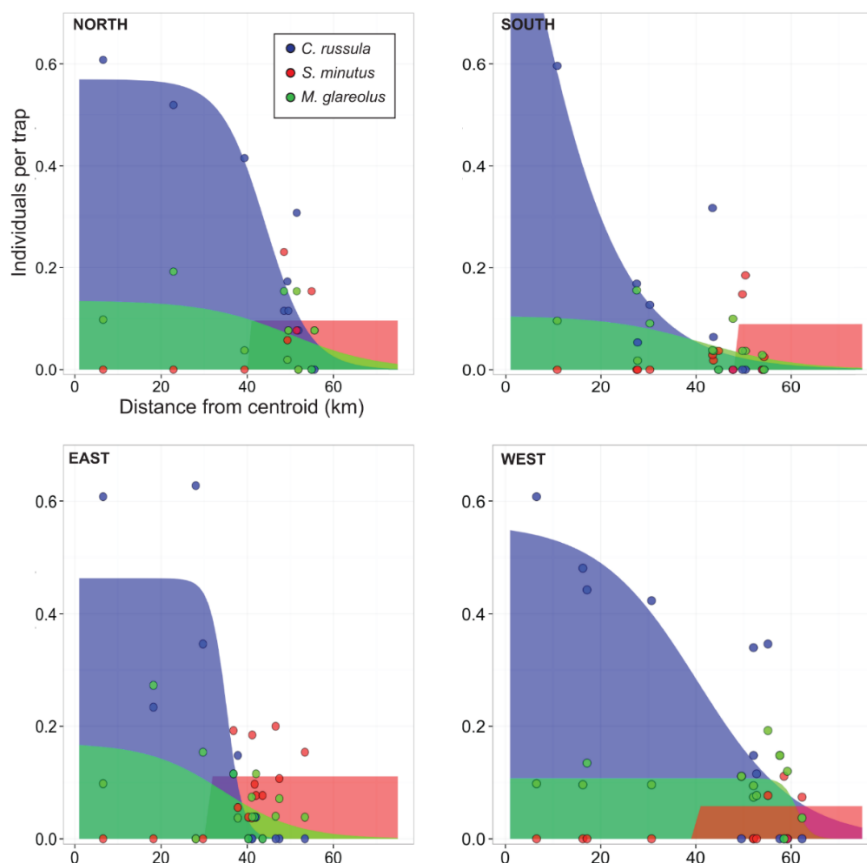


Obrázek 2: Místa nálezů a areál rozšíření *C. russula* v jednotlivých letech. Zmenšenina B vyobrazuje centrum invaze tohoto druhu. (McDevitt et al., 2014).

Na obrázku číslo 2 je možné sledovat vývoj a expanzi druhu bělozubka tmavá po irském území. Na třetím obrázku je vidět zastoupení druhů v pastích ve vztahu k vzdálenosti od centra invaze viditelného na obrázku číslo 2(B) (McDevitt et al., 2014).

Hypotéza, která předpokládala negativní vliv výskytu bělozubky tmavé na populaci rejseka malého, se potvrdila. Dokonce tak výrazně, že první známky přítomnosti rejseka malého se našly až na koncových okrajích invazivního rozšíření bělozubky tmavé (McDevitt et al. 2014).

Výsledky svědčí o tom, že invaze a nahrazování druhu rejsek malý úspěšnějším druhem bělozubka tmavá postupuje velmi rychle (McDevitt et al. 2014). Vzhledem k rozloze ostrova (cca 85 000km²) a rychlosti jejího šíření - což je 5,5km/rok (McDevitt et al., 2014) - osídlí bělozubka celé Irsko do roku 2050 (McDevitt et al., 2014).



Obrázek 3: Počty odchycených jedinců tří druhů (*C. russula*, *S. minutus* a *M. glareolus*,) ve vztahu k vzdálenosti od centra invaze (McDevitt et al., 2014).

Pevninskou Evropu obývají oba druhy současně, ale v Irsku byl rejsek malý po dobu tisíců let jediným rejskovitým obyvatel (McDevitt et al., 2009). Jenže rychlost, jakou se bělozubka šíří územím a vytlačuje tak původní druh, dává rejskovi jen málo času na

případnou adaptaci. Jeho šancí by mohla být specializace na specifické prostředí, například rašelinišť nebo lesů (McDevitt et al., 2014).

Bělozubka již dnes žije na tak rozsáhlém území, že nepřichází ani v úvahu její cílené zneškodnění. A tak irskému rejskovi zřejmě časem nezbyde nic jiného, než přežít pouze na ostrovech poblíž irského pobřeží, které tento druh také obývá (Churchfield, 2008).

Vědci si také položili otázku: Odkud se v Irsku bělozubka tmavá vůbec vzala (Gargan et al., 2016)? Pomocí genetického markeru cytochromu *b* a morfologických znaků nalezených na spodní čelisti porovnávali Irskou populaci bělozubky tmavé s populací žijící mimo Irsko. Do pokusu zahrnuli 143 exemplářů, z čehož 24 bylo z Irska. Zbylí jedinci pocházeli z oblasti na jih od Pyrenejí (40), na sever od Pyrenejí (59), z Maroka (15) a Tuniska (5) (Gargan et al., 2016)

Populace irských bělozubek vykazovala znaky malé diverzity svědčící o nedávné minulosti této introdukce (Stuart et al., 2007; Gray et al., 2014). McDevitt et al. (2014) při zkoumání rozšíření bělozubky tmavé v roce 2013 objevili dvě nezávislá místa výskytu (viz O1 a O2 na obr. 1). Tyto oblasti vznikly podle autora druhotným rozšířením, kterému na irském území nejspíše napomohl člověk. Tuto hypotézu potvrdili Gargan et al. (2016).

Fylogenetické analýzy rozštěpily všechny populace bělozubky tmavé na dvě linie. Ukázalo se, že jen jedna z nich je příbuzná s irskou populací. Druhou linii zahrnující jedince z Maroka, Tuniska a italských ostrovů Sardinie a Pantellerie vědci zamítli (Gargan et al., 2016).

Z genetických korelací vyšla podobnost s haplotypy ze Španělska i z Francie, a proto bylo pro přesnější určení nutné použít morfologickou analýzu dolní čelisti, která zaznamenala významné rozdíly mezi irskou populací ve srovnání se španělskou, severofrancouzskou a tou z francouzských ostrovů. Naopak irská byla podobná populacím v jihovýchodních oblastech Francie, Belgie a Švýcarska (Gargan et al., 2016).

Vezmeme-li v úvahu všechny studované parametry, můžeme předpokládat, že invaze probíhala z jednoho místa, pravděpodobně z Francie, Belgie či Švýcarska (Gargan et al., 2016).

1.6.1.2 Bělozubka tmavá na Kanárských ostrovech

Bělozubka tmavá byla introdukována na ostrov Gran Canaria kolem patnáctého století (Nogales et al. 2006). Druh obývá zemědělské plochy a lesy na severu ostrova. Ještě na konci osmdesátých let byl považován za samostatný poddruh „*Crocidura osorio*“ (Molina & Hutterer, 1989), avšak pozdější molekulárně-biologické studie (Molina et al., 2003) a nedostatek fosilních nálezů z tohoto období, tuto teorii vyvrátily. Potravu bělozubky tmavé tvoří hlavně hmyz (Churchfield, 1984), ale je možné, že by mohla mít skrze potravní kompetici negativní vliv na endemické druhy ostrovních ještěrek (Rodda & Fritts 1992; Fritts & Rodda 1998; Jones 1988, 1993).

1.6.2 Bělozubka hnědá – *Suncus murinus*

1.6.2.1 Bělozubka hnědá na ostrovech Ile aux Aigrettes a Île de la Passe

Bělozubka hnědá je jeden z největších druhů čeledi rejskovití (Soricidae) pocházející původem ze subkontinentu Indie (Yosida, 1982). Její areál původního výskytu se táhne od Afghanistánu přes Indii, ostrovy v jihovýchodní Asii až na jih Japonska. Na mnoho míst planety - jmenovitě východní pobřeží afrického kontinentu či oblast blízkého východu - byl však tento druh introdukovan (Ruedi et al., 1996).

Habitatem tohoto druhu mohou být lesy, ale i zemědělské oblasti či okolí lidských obydlí. Člověk tak bělozubku hnědou nevědomky snáze zavleče do oblastí, kde dříve nikdy nežila. Popsané byly invaze na ostrovy nacházející se v Indickém oceánu Guam (Peterson, 1956), Madagaskar, Maledivy či Mauricius (Wilson & Reeder, 1993).

Vzhledem k velmi rychlé reprodukci je bělozubka hnědá velmi úspěšný invazivní druh (Varnham et al., 2001). Je však také i druhem velmi nebezpečným, a to z důvodu potravní kompetice s ostatními druhy, které se specializují na stejný typ potravy - například pro druhy endemických plazů žijících na Mauriciu, Reunionu, či menších ostrovech rozestých v této oblasti (Jones, 1988, 1993).

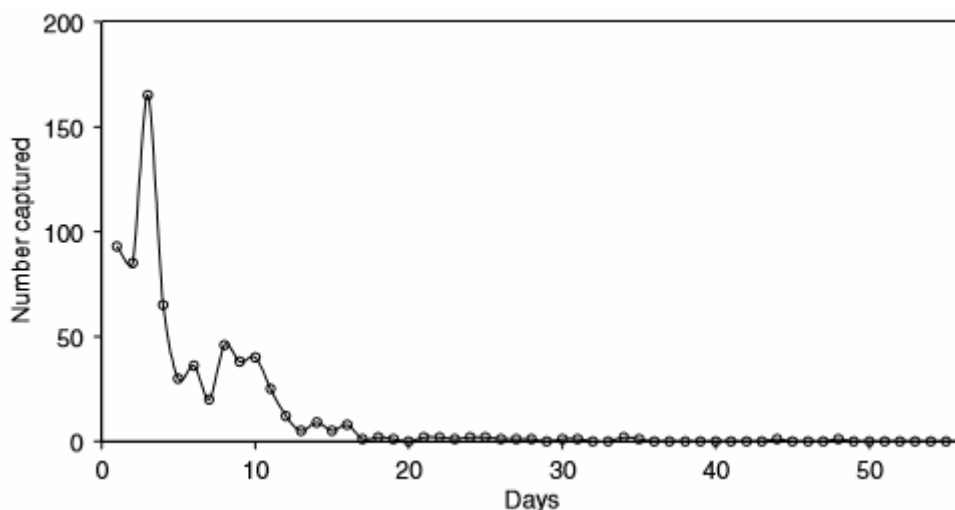
Příkladem negativního působení tohoto druhu je expanze bělozubky hnědé na úkor populace endemického gekona (*Nactus pelagicus*) na ostrově Guam (Rodda & Fritts, 1992; Fritts & Rodda, 1998). Dále je také hrozbou pro endemické ostrovní druhy hmyzu, jímž se živí (Varnham et al., 2001).

Bělozubku hnědou lze v poslední době označit za globálního škůdce, který ničí křehké ekosystémy zejména malých ostrovů, a proto je potřeba přistoupit na co nejrychlejší vymýcení tohoto druhu z ohrožených oblastí (Varnham et al., 2001). Problém však nastává v tom, jak bělozubku hnědou přesně eradikovat. Jednou z možností je pesticid, který se nejčastěji využívá například při hubení druhů z řádu hlodavců (brodifakum). Bělozubka hnědá je však vůči tomuto jedu nezvykle odolná. Morris & Morris (1991) ukázali, že LD₅₀ na tělesnou hmotnost je pro bělozubku hnědou nepoměrně vyšší než u krys. Navíc pro vývoj účinné látky mířené proti řádu Eulipotyphla není dostatečný obchodní tlak (Varnham et al., 2001). Další problém tohoto jedu jsou i vedlejší ztráty na životech, například ohrožených endemických ptáků (Seymour et al., 2005).

Varnham et al. (2001) se ve svém projektu, který zahrnoval vymýcení bělozubky hnědé z dvou ostrovů (Ile aux Aigrettes, Île de la Passe) v blízkosti ostrova Mauricius, rozhodli použít pasti, do nich jedince lákali na návnadu. Projekt na větším ostrově Ile aux Aigrettes s rozlohou 25 hektarů v první fázi ztroskotal na tom, že tým neměl dostatek pracovníků i materiálu, takže nemohli bělozubky hnědé hubit na celém ostrově najednou. Pasti umísťovali po ostrově postupně od západu k východu v šesti cyklech. První pasti byly spuštěny v červenci 1999. Zprvu se zdálo, že je program úspěšný, ale po šesti týdnech se bělozubky přestaly v pastích objevovat (Obr. 4). Problém nastal v listopadu, kdy vědci postupně začaly opět bělozubky v pastích nalézat. Poté se v pastích až do února roku 2000 objevovali jedinci bělozubky hnědé v nižších, ale konstatních počtech. Tehdy vyšlo najevo, že množství nástrah nestačí pokrýt celý ostrov, a tak je kompletní eradikace tohoto druhu v tuto chvíli nemožná. Po ukončení programu se hustota výskytu bělozubek vrátila během pár měsíců zpět na původní úroveň (Varnham et al., 2001).

Druhý experiment se odehrál na mnohem menším ostrově Île de la Passe nacházejícím se severovýchodně od Ile aux Aigrettes. Použity byly stejné pasti a pokus

začal v červnu roku 2000. Celkem bylo v průběhu 20 dnů chyceno 40 bělozubek. V pozdějším sledování v říjnu 2000 se nechytil ani jediný exemplář, zato na ostrově došlo k některým malým ekologickým změnám - například se zvýšila četnost švábů. Ačkoli se ve studii uvádí, že další kontroly - zda je bělozubka hnědá zcela z ostrova vyhubena - budou třeba, na webových stránkách Mauritian Wildlife Foundation (MWF) oznamují, že se bělozubka na ostrově Île de la Passe již nevyskytuje.



Obrázek 4: Počet chycených bělozubek za jeden den od prvního dne až do konce 4tého pročesání (sweep) ostrova (Varnham et al., 2001).

V následujícím období se Varnham et al. (2001) a Seymour et al. (2005) snažili přijít na to, proč eradikace bělozubky tmavé na Ile aux Aigrettes nevyšla. V uzavřených prostorách zkoušeli například nechat bělozubky přes noc bez jídla, a poté je umístili k pastím s návnadou. Autoři uvádí, že 34,1 procent bělozubek vniklo do pasti, avšak nesežralo žádnou návnadu. Další testy v pokusných chovech zjistily, že bělozubky vstupují do pastí spíše ze zvědavosti, než za potravou.

Nejefektivnější návnadou v pastech byl při experimentech šnek rodu *Achatina*. Vzhledem k tomu, že i oblovka žravá (*Achatina fulica*) není na ostrově původním druhem, zahrnuje se rovněž do plánu pro budoucí eradikaci z ostrova. Nabízí se tedy vyhubení obou druhů z ostrova Ile aux Aigrettes zároveň. Další teorie navrhuje využít silné pyžmo bělozubky hnědé jako atraktant v pastích - například ve formě vypreparovaných žláz (Varnham et al. 2001).

Seymour et al. (2005) popsali tři možné modely, proč vyhubení bělozubky hnědé na ostrově Ile aux Aigrettes nevyšlo. První předpokládala, že pasti nebyly dost účinné.

Druhý model zvažoval, zda se spolehlivost pastí nelišila v závislosti na tom, ve které oblasti byla umístěna. Třetí model počítal s možností, že se někteří jedinci pastí báli. Po důkladném zpracování dat byly první dva modely zamítnuty. Populaci bělozubky hnědé před vyhubením zachránili pravděpodobně plaší jedinci, kteří se do pastí báli vejít. I když tuto hypotézu nelze nijak vyvrátit ani potvrdit, doporučují Seymour et al. (2005) při dalších pokusech o vyhubení tohoto druhu z ostrovů použít více druhů pastí.

1.6.3 Bělozubka nejmenší - *Suncus etruscus*

1.6.3.1 Bělozubka nejmenší na Kanárských ostrovech

Bělozubka nejmenší (*Suncus etruscus*) je jedním z nejmenších savců - o prvenství se dělí s netopýrkem thajským (*Craseonycteris thonglongyai*) (Vogel, 2012). Původní areál výskytu se nachází přes celý mediterán až do Asie. V literatuře je poprvé zmíněna v souvislosti s Kanárskými ostrovy v roce 1984. Byla lokalizována v severní část ostrova Tenerife (Martín et al., 1984). Přesný čas introdukce není známý, ale zdá se být velmi recentní, protože výskyt ostatků bělozubky nejmenší se nenašel ve 2058 vzorků sovích vývržků nasbíraných v jižní oblasti ostrova Tenerife (Martín et al., 1984).

Nogales et al. (2006) odhadují introdukci tohoto druhu na ostrov někdy mezi roky 1970-1980. Podstatné je, že oblast na severu, kterou tento druh obývá, je bohatá na endemické druhy hmyzu. Právě ten je přímo ohrožen invazí insektivorní bělozubky (Nogales et al. 2006).

1.6.3.2 Bělozubka nejmenší na Maltě

Bělozubka nejmenší byla objevena na Maltě v roce 2005 (Borg 2005). Její význam na tamější ekosystém zatím nebyl studován.

1.6.4 Ježek alžírský - *Atelerix algirus*

1.6.4.1 Ježek alžírský na Kanárských ostrovech

Ježek alžírský (*Atelerix algirus*) je jediným původním druhem ježka severní Afriky. Jeho dnešní areál výskytu zahrnuje oblasti Alžírska, Maroka, Tuniska a severu Libye. Z Evropy obývá jih Španělska, Baleárské ostrovy, Kanárské ostrovy a Maltu (Hutterer, 2005; Borg, 2005; Masseti, 2010). Na severu Afriky je endemický, avšak vzhledem k nedostatku archeologických ostatků ježka alžírského na území Evropy, Baleár či Kanár, se nabízí hypotéza, že byl introdukovan člověkem (Lapini, 1999; Borg, 2005; Hutterer, 2005). Důkazem je například nález zubu ježka alžírského, který našli Morales & Rofes (2007) na ostrově Minorca, a jeho stáří odhadli na 13. století našeho letopočtu.

Introdukce na Kanárské ostrovy mohla proběhnout v roce 1892, kdy byl pár ježků dovezen z Cap Juby v dnešním Maroku na ostrov Fuerteventura a posléze s pomocí lidí nejspíše osídlil i některé další ostrovy (Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife) (Hutterer, 1983). K tomuto tvrzení se přiklonili Khaldi et al. (2015), když zjistili shodný haplotyp mitochondriální DNA ve všech vzorcích ježka alžírského z Kanárských ostrovů.

Ježek alžírský se na Kanárských ostrovech živí hlavně brouky. V jeho trusu se však našla i semena rostlin, která se mohou díky ježkovi usadit na nových místech. To může způsobit změnu ekosystému už od základu - od primárních producentů (Nogales et al., 2006). Další pozorování zase ukazují, že ježek nepohrdne malým ptákem, savcem, mladým hadem či gekonem (Alcover 2002; Borg 2005). Je tedy třeba brát na vědomí i nebezpečí spojené s možnou likvidací malých plazů, nebo požíváním vajec ptáků, jaké známe u ježka západního (*Erinaceus europaeus*) (Jackson & Green, 2000; Jackson, 2001, Jackson et al., 2004; Sanders & Maloney, 2002). Nejvíc ze všeho však ježek alžírský v dané lokalitě ohrožuje endemické populace bezobratlých (Nogales et al., 2006).

1.6.4.2 Ježek alžírský na Maltě

Ježek alžírský je na Maltě a sousedních ostrovech Gozo od dob Féničanů, tj. cca. 1000 let před Kristem. Pravděpodobně byl introdukován jako zbraň v boji proti škůdcům (Borg, 2005). Na sousední ostrov Comino ho převezl v 19. století Antonio Schembri právě kvůli značnému přemnožení švábů na ostrově (Borg, 2005).

1.6.5 Ježek západní - *Erinaceus Europaeus*

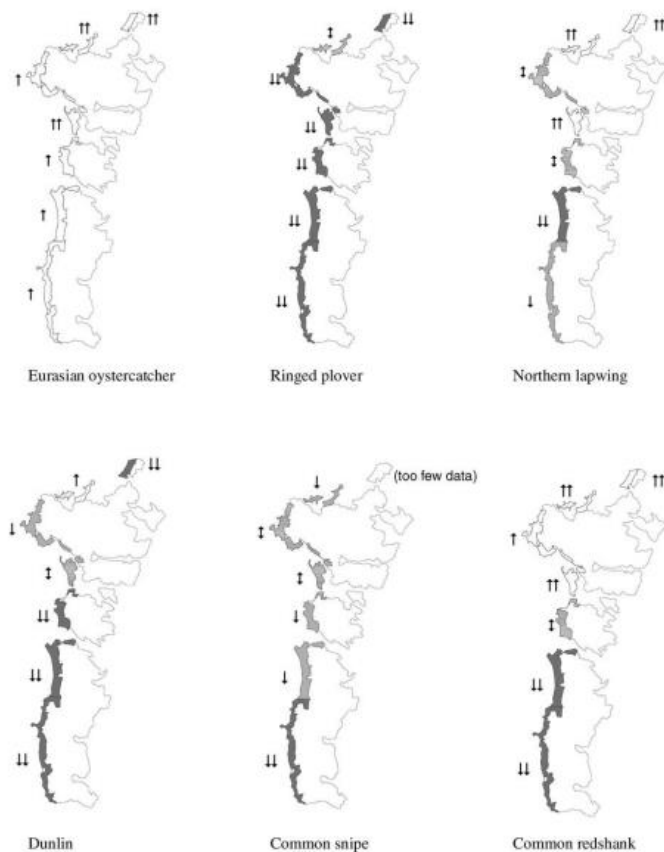
1.6.5.1 Ježek západní na souostroví Vnější Hebridy

Ježek západní (*Erinaceus europaeus*) se hojně vyskytuje nejen na evropské pevnině, ale i na anglických ostrovech (Harris et al., 1995). Na souostroví Vnější Hebridy byl však introdukován v roce 1974, kdy byli na jih ostrova South Uist přivezeni čtyři jedinci (Morton, 1982). Od té doby se začal ježek šířit nejprve malou rychlostí 1 km/rok, poté však v osmdesátých letech minulého století nabrala expanze dvojnásobnou rychlost, až ježci osídlili celý ostrov South Uist (Jackson, 2003). Na obrázku 5 je zobrazeno rozšíření ježka na souostroví (Jackson et al., 2004) Následné rozšíření na další ostrovy souostroví Vnějších Hebrid - North Uist, Benbecula, Grimsay (Angus, 1993; Jackson et al., 2004) - vypovídá vzhledem k místní geografii o přímé pomoci člověka (Jackson, 2003). Absence přirozených predátorů ježka západního - v podobě například jezevce lesního (*Meles meles*) - přispěla k usazení a stále napomáhá vyšší vitalitě jedinců na těchto ostrovech (Jackson, 2001; 2006).



Obrázek 5: Výskyt ježků na Jižním Uistu, Severním Uistu a ostrovech přilehlých. Tmavě šedá barva značí vysokou četnost, šedá značí nízkou četnost a bílá místa, kde ježek nebyl zaznamenán; hvězda značí přibližné místo introdukce na toto souostroví (Jackson et al., 2004).

V devadesátých letech si vědci všimli klesajícího počtu bahňáků (Charadrii) právě v jižní části ostrova South Uist (Fuller & Jackson, 1999). Jackson & Green (2000) přišli na to, že za úbytek populace bahňáků může právě ježek západní, kterému chutnají jejich vejce. Jejich tezi potvrdila o čtyři roky později další studie (Jackson, 2004), podle které ježek západní znemožní 28 % bahňáků vyvést mláďata. Počet bahňáků se snížil o 23% v porovnání s rokem 1983. Všeobecně pak platilo, že ptáci na ostrově North Uist a přilehlých malých ostrovech žili v hojném počtu, avšak na ostrově South Uist – kde je denzita ježků nejvyšší - docházelo k výrazným ztrátám - viz obrázek číslo 6 (Jackson et al., 2004).



Obrázek 6: Změna hustoty populací jednotlivých druhů bahňáků v porovnání pozorování z roků 1983 a 2000. ↓ mírný pokles -16 % až -41 %, ↓↓ výrazný pokles < -41 % populace, ↑ mírný nárůst +16 % až + 41 %, ↑↑ vysoký nárůst > 41 %, ⇕ značí stabilitu do výkyvu max. 15% oběma směry (Jackson et al., 2004).

Bahňáci se neumějí útokům ježka efektivně bránit. Jedinou výjimkou je úštrichník velký (*Haematopus ostralegus*). Jedna teorie tvrdí, že dokáže ježka od hnízda odehnat díky své velikosti, druhá říká, že jeho vejce jsou pro ježky moc velká a ti mají problém se do nich zakousnout (Jackson et al., 2004). Kromě zmíněného, způsobuje ježek západní bezpochyby také škodu místním bezobratlým, avšak žádná studie se tímto tématem v lokalitě Vnějších Hebrid zatím nezabývala.

Programy na kontrolu invazivních druhů fungují lépe, pokud důkladně známe biologii eradikovaného druhu (Gosling et al., 1988). Vzhledem k faktu, že bahňáci hnízdí od poloviny dubna do poloviny června a většina ježků se z hibernace probouzí v polovině dubna, není možné zaměřit se na eradikaci ježků před začátkem hnízdění zmíněných ptáků. Dále se také nevyplatí investovat do redukce či sterilizace samců, neboť samice ježka západního jsou promiskuitní a mohou se pářit i s více samci (Jackson, 2006). Z jednoho vrhu se reprodukčního věku dožije průměrně 2,85 mladých,

což je na ostrovech Uist ročně přibližně 4000 nových jedinců (Jackson, 2006). Jestli tedy chceme nějak omezit počet ježků na Vnějších Hebridách, je třeba se soustředit na samice a jejich odstraněním zabránit produkci nových generací (Jackson, 2006). Ze stránek Scottish Natural Heritage (SNH) je možno zjistit, že plánují eradikovat ježky z Vnějších Hebrid v horizontu deseti až dvanácti let (<http://www.snh.gov.uk>, 2016).

1.6.5.2 Ježek západní na Novém Zélandu

Známý je také případ invaze ježka západního na Nový Zéland. Z historických údajů vyplývá, že první doložený dovoz ježka západního se uskutečnil v roce 1869, kdy byl na Jižní Ostrov z Velké Británie převezen jeden pár. Další zaznamenané introdukce probíhaly v pozdějších letech (1871, 24 exemplářů z čehož 1 cestu přežil; 1885, 100 exemplářů z čehož přežili dva samci a jedna samice; 1892, 12 ježků) (Brockie, 1975). Brockie (1975) popsal následné rozšíření z jižní části Jižního Ostrova na sever a poté na Severní Ostrov.

Bolfíková et al. (2013) tuto invazi studovali z molekulárně-genetického pohledu. Ve své práci porovnávali populace z jednotlivých oblastí Nového Zélandu s jedinci z Velké Británie pomocí genetických markerů - kontrolního úseku mitochondriální DNA a 11 lokusů mikrosatelitů. Výsledky jejich studie ukázaly, že populace geneticky nejpodobnější té britské se nachází u města Palmerston North na Severním ostrově (Bolfíková et al. 2013). Autoři testovali všechny možnosti invazních scénářů, nejvíce podporovaný však ukázal opačný směr invaze, než předpovídaly historické údaje (obr. 7). Z toho vyplývá, že fáze usazení (establishment) ježka západního proběhla na Severním ostrově, odkud se poté ježek rozšířil na ostatní území Nového Zélandu a zpětně rekolonizoval i Jižní ostrov. Ježci se mezi ostrovy šířili i díky lidem, kteří je úmyslně převáželi z jednoho přístavu do druhého (Brockie, 1975). Data podpořila možnost vyhynutí linie ježků na Jižním ostrově a její nahrazení jedinci šířícími se ze severu. Dále se potvrdil předpoklad, že populace ježků obývajících Nový Zéland je čistě britská (Bolfíková et al., 2013).



Obrázek 7: Introdukce a směr expanze ježka západního (*Erinaceus europaeus*) na Novém Zélandu. Šedé šipky znázorňují historicky popsanou kolonizaci, černé značí geneticky prokázaný směr kolonizace a následné expanze po ostrovech (Bolfíková et al., 2013)

Ježci ve svém novém prostředí prodělali jisté morfologické změny. Velikostně se od původní britské populace velmi liší. Jedinci na Novém Zélandu mají v průměru o polovinu nižší hmotnost, viditelně změněný chrup a odlišné potravní návyky a jsou prosti některých parazitů - například blech (Parkes, 1975). Tyto změny mohl způsobit tzv. genetický drift, nebo efekt zakladatele (founder effect) (Berry, 1986).

Výrazný dopad má ježek západní také na celý ekosystém Nového Zélandu. Nemá na ostrovech žádného přirozeného predátora, vyjma domestikovaných psů a prasat. V boji o potravu lze také jen stěží hledat jeho konkurenta – v úvahu přichází snad jen myš domácí (*Mus musculus*), potkan (*Rattus norvegicus*), či krysa (*Rattus rattus*) (Brockie, 1975). O možné konkurenci mezi ježkem západním a členy rodu kivi (*Apteryx*) není dostatek informací. Vzhledem k jejich podobnému jídelníčku je nutné je za kompetitory považovat (Berry, 1999). Opět je třeba připomenout ohrožení bezobratlých, i snůšek ptáků hnízdících na zemi (Jackson & Green, 2000; Jackson, 2001, 2004; Sanders & Maloney, 2002).

2 Cíle práce

Cílem práce bylo shrnutí literárních poznatků o invazních populacích insektivorních živočichů a jejich případném dopadu na ekosystémy. Úkolem praktické části bylo zmapovat ježky druhů *Erinaceus roumanicus* a *Erinaceus concolor* pomocí molekulárních metod a vyhodnotit možný původ linií ježků na různých ostrovech středomoří.

3. Materiál a metody

3.1 Kontrolní úsek mitochondriální DNA

3.1.1 Sběr vzorků

Vzorky shromažďovali dobrovolníci ve spolupráci s institucemi, jako jsou National History Museum of Crete v oblasti Řecka a řeckých ostrovů, či Slovenian Museum of Natural History. Vzorky tkání odebraných z přejetých zvířat (sval, pokožka, prst, etc.) byly fixovány v 96% etanolu a u každého bylo zaznamenáno datum, lokalita a autor, který vzorky pořídil. Celkem bylo prozkoumáno 28 vzorků z oblastí řecké pevniny, ostrovů a chorvatského ostrova Mljet (viz tabulka 1). Tato data byla doplněna o 42 vzorků z genové banky (viz tabulka 2).

Tabulka 1: 28 osekvenovaných vzorků z oblastí řecké pevniny, ostrovů řecka a ostrova Mljet

Původ	Souřadnice sběru (ve stupních)	Označení jedince	Autor sběru
Chorvatsko - Mljet	N42,74 E17,54	CR15	Kryštufek Boris
Chorvatsko - Mljet	N42,74 E17,54	CR16	Kryštufek Boris
Řecko - Centr. Makedonie	N41,09 E22,32	GR18	Šťáhlavský, Hynková
Řecko - Euboia	N39,00 E23,20	NHMC.80.5.26.48	NHMC Crete
Řecko - Korfu	N39,43 E19,94	GR3	excursion
Řecko - Korfu	N39,47 E19,90	GR4	excursion
Řecko - Kréta	N35,05 E25,06	NHMC.80.5.26.19	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,33 E25,26	NHMC.80.5.26.20	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,34 E25,08	NHMC.80.5.26.23	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,24 E24,81	NHMC.80.5.26.26	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,56 E24,06	NHMC.80.5.26.27	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,12 E25,88	NHMC.80.5.26.30	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,45 E24,17	NHMC.80.5.26.32	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,19 E25,25	NHMC.80.5.26.33	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,58 E24,14	NHMC.80.5.26.34	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,27 E25,11	NHMC.80.5.26.37	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N41,13 E26,23	NHMC.80.5.26.39	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N41,13 E26,23	NHMC.80.5.26.41	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,19 E25,25	NHMC.80.5.26.42	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,30 E25,52	NHMC.80.5.26.46	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,33 E25,26	NHMC.80.5.26.47	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,12 E25,34	NHMC.80.5.26.50	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N38,48 E22,58	NHMC.80.5.26.55	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,34 E25,12	NHMC.80.5.26.58	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N39,29 E22,17	NHMC.80.5.26.59	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,33 E25,10	GR42	NHMC Crete
Řecko - Kréta	N35,31 E25,15	NHMC.80.5.26.77	NHMC Crete
Řecko - Peloponés	N38,15 E21,62	NHMC.80.5.26.45	NHMC Crete
Řecko - Skyros	N38,91 E24,57	NHMC.80.5.26.73	NHMC Crete
Řecko - Skyros	N38,78 E24,55	NHMC.80.5.26.74	NHMC Crete
Řecko - Soufli	N35,34 E25,13	NHMC.80.5.26.61	NHMC Crete

Tabulka 2: Tabulka využitých dat z genové banky

Původ	Kód v genové bance	Označení jedince	Autor sběru
Arménie - Khosrov	af481514	concolor14	Seddon et al., 2002
Azerbajdžán - Karabach	af481515	concolor15	Seddon et al., 2002
Česká republika	HM462030	er07	Bolfíková & Hulva, 2012
Česká republika	HM462029	er06	Bolfíková & Hulva, 2012
Česká republika	HM462028	er05	Bolfíková & Hulva, 2012
Česká republika	HM462027	er04	Bolfíková & Hulva, 2012
Česká republika	HM462024	er01	Bolfíková & Hulva, 2012
Česká republika	HM462025	er02	Bolfíková & Hulva, 2012
Česká republika	HM462026	er03	Bolfíková & Hulva, 2012
Gruzie - Abcházie	af481512	concolor12	Seddon et al., 2002
Gruzie - Abcházie	af481510	concolor10	Seddon et al., 2002
Gruzie - Abcházie	af481511	concolor11	Seddon et al., 2002
Gruzie - Abcházie	af481513	concolor13	Seddon et al., 2002
Israel	af379766	c2-04	Seddon et al., 2001
Israel	af379765	c2-03	Seddon et al., 2001
Israel	af379764	c2-02	Seddon et al., 2001
Itálie	af379752	c1-03	Seddon et al., 2001
Itálie	af379750	c1-01	Seddon et al., 2001
Itálie	af379753	c1-04	Seddon et al., 2001
Itálie	af379751	c1-02	Seddon et al., 2001
Maďarsko	af379761	c1-12	Seddon et al., 2001
Polsko	AF379758	c1-09	Seddon et al., 2001
Rakousko/Maďarsko	af379757	c1-08	Seddon et al., 2001
Rakousko/Maďarsko	af379756	c1-07	Seddon et al., 2001
Rusko - Borisovka	af481505	concolor5	Seddon et al., 2002
Rusko - Borisovka	af481504	concolor4	Seddon et al., 2002
Rusko - Briansk	af481503	concolor3	Seddon et al., 2002
Rusko - Dagestan	af481509	concolor9	Seddon et al., 2002
Rusko - Moskva	af481501	concolor1	Seddon et al., 2002
Rusko - Riazan	af481502	concolor2	Seddon et al., 2002
Rusko - Stavropol	af481507	concolor7	Seddon et al., 2002
Rusko - Stavropol	af481508	concolor8	Seddon et al., 2002
Řecko - Athény	af379755	c1-06	Seddon et al., 2001
Řecko - Kréta	af379762	c1-13	Seddon et al., 2001
Srbsko	af379759	c1-10	Seddon et al., 2001
Turecko	af379760	c1-11	Seddon et al., 2001
Turecko - západ	af379763	c2-01	Seddon et al., 2001
Ukrajina - Kherson	af481506	concolor6	Seddon et al., 2002
Východní a střední Evropa	af379754	c1-05	Seddon et al., 2001

3.1.2 Extrakce DNA

DNA byla vyizolována kitem QIAamp DNA minikit (QIAGEN) popřípadě Genomic DNA Minikit (tissue) (Geneaid) podle protokolů výrobců. V posledním kroku byla DNA z membrány vymyta 100 μ l pufru AE (QIAGEN) nebo 100 μ l Elution pufru TE předeřátého na 60°C (Geneaid). Následně se pro kontrolu množství získané DNA a její čistoty provedla spektrofotometrická analýza při $\lambda=240-300\text{nm}$ na spektrofotometru Nanodrop 2000. Z grafu spektrofotometru se poté dalo vyčíst, jak je DNA koncentrovaná a jestli není znečištěna. Extrahovaná DNA byla uchovávána při teplotě -20°C.

3.1.3 PCR

Vzhledem k rozsahu studie byla jako vhodný marker, pro zodpovězení cílů, zvolena část kontrolního úseku mitochondriální DNA s nejvyšší mutační rychlostí, přesněji levá část hypervariabilní domény obsahující D smyčku (D-loop). K namnožení 5' části této sekvence byl použit primer ProL-He (5'-ATACTCCTACCATCAACACCCAAAG-3'), lokalizovaný v oblasti genu tRNAPro a DLH-He (5'-TCCTGAAGAAAGAACCAGATGTC-3'), umístěný v oblasti konzervativního sekvenčního bloku E (Seddon et al., 2001). Složení reakční směsi je uvedeno v tabulce 3 a teplotní a časový cyklus PCR reakce v tabulce 4. V PCR reakci byl použit předpřipravený PCR Master Mix „1.25 mL PCR Master Mix (2X)“ (ThermoFisher Scientific). Složení komponentů PCR master mixu je uvedeno níže v bodech. Vlastní PCR probíhala v termocyklerech BIO RAD T-100 thermo cycler. Po PCR se vždy úspěšnost amplifikace daného úseku ověřila pomocí gelové elektroforézy (1% či 2% agarový gel v 10 \times naředěném TBE pufru) puštěné na 120V 400mA po dobu 45 minut. K elektroforéze byl použit přístroj BIO RAD PowerPac Basic.

Složení PCR Mastermix (ThermoFisher): 1) Taq DNA polymeráza (0.05 U/ μ L)

2) Reakční pufr

3) 4 mM MgCl₂

4) 0.4 mM každé dNTP

Tabulka 4: Složení PCR směsi

H₂O- nuclease free	8,5μl
PCR Mastermix	12,5μl
Primer ProL-He	1μl
Primer DLH-He	1μl
DNA	2μl

Tabulka 5: Program PCR

cyklus	krok	T	t (min)
1(1×)	1	94	3
2(30×)	1	94	1
	2	56	1
	3	72	1
3(1×)	1	72	1
4(1×)	1	12	∞

3.1.4 Purifikace amplifikovaného úseku

Úspěšně amplifikované PCR produkty byly přečištěny kitem QIAquick PCR purification kit (QIAGEN) popřípadě kitem Gel/PCR DNA fragments extraction kit (Geneaid), postup se řídil protokoly výrobců. V posledním kroku byl namnožený úsek mtDNA z membrány kolonky vymyt 30 μl pufru AE. Čistý produkt byl skladován v teplotě -20°C. Koncentrace čistého PCR produktu byla změřena na spektrofotometru Nanodrop 2000.

3.1.5 Sekvence

Sekvenační analýza byla provedena jednosměrně s primerem DLH-He či ProL-HE. Sekvenační reakce byla provedena v laboratoři sekvenace DNA na PŘF UK na přístroji 3100 Avant Genetic Analyzer. Složení sekvenační směsi je zobrazeno v tabulce 3.

Tabulka 6: Složení sekvenační směsi

Purifikovaná DNA	1-3 μl
Primer DLH-He nebo ProL-He	0,5 μl
H₂O- nuclease free	Doplnění objemu do 8 μl

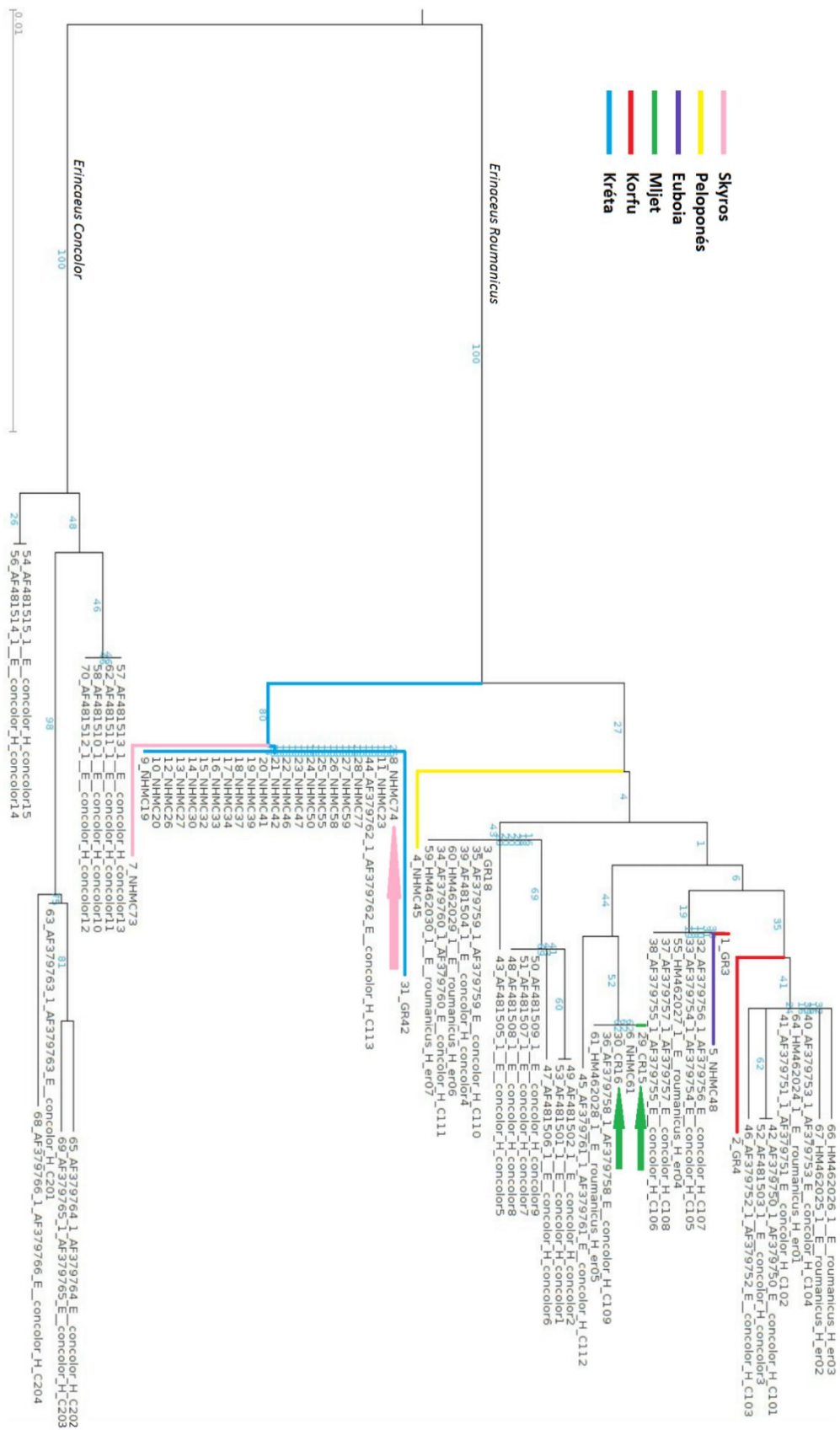
Poznámka: 1 μ l DNA se použil v případě, když koncentrace již přečištěné DNA po PCR přesahovala 15ng/ μ l. 2 μ l DNA se použily, pokud se koncentrace DNA po PCR nacházela v rozmezí od 5ng/ μ l až 15ng/ μ l. 3 μ l DNA se použily v případě, kdy koncentrace DNA po PCR nedosahovala 5ng/ μ l.

3.2 Analýza dat

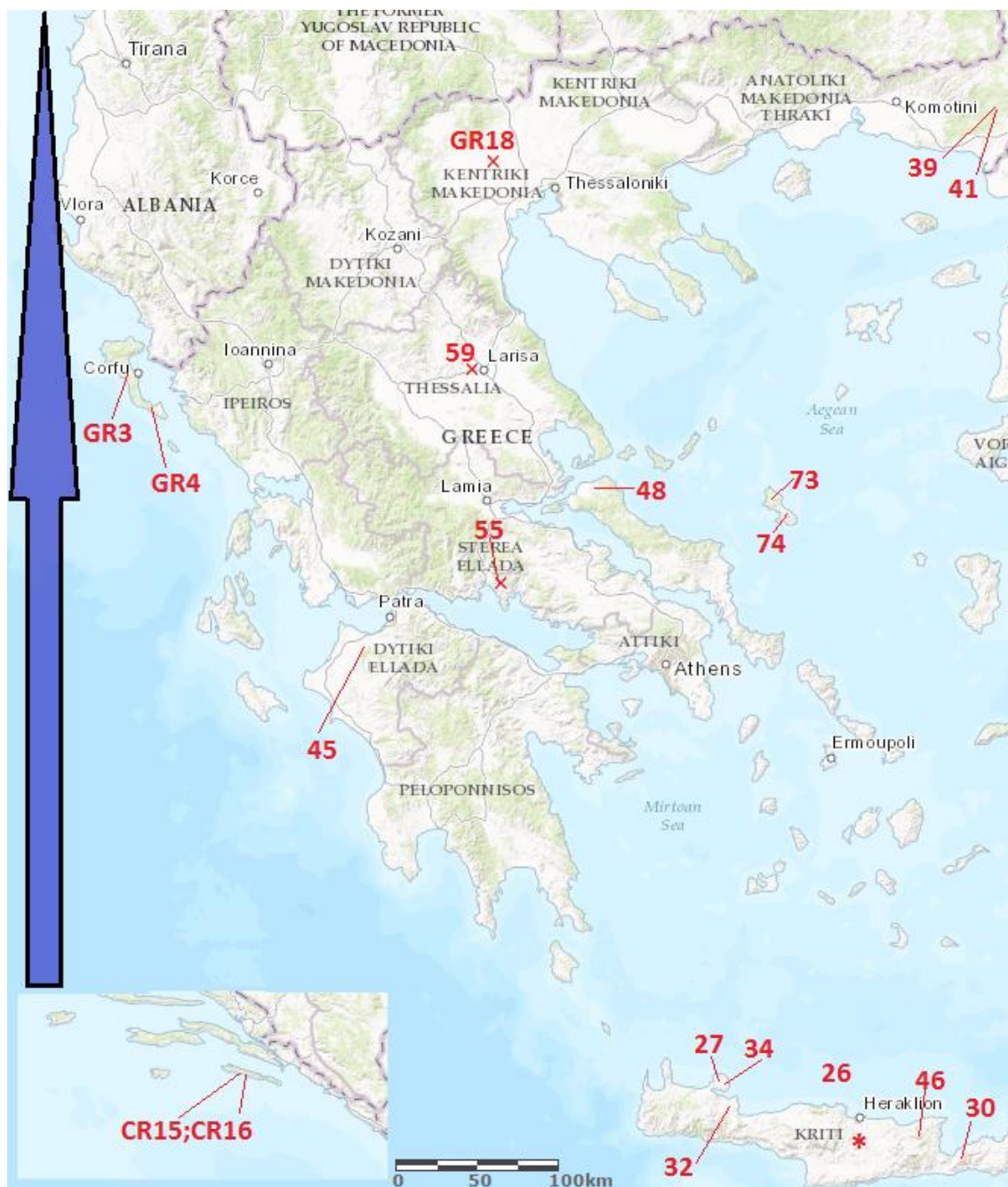
Experiment zahrnoval analýzu 70 sekvencí. Osekvenované úseky mitochondriálního genomu byly editovány v programu SeqMan 5.05 (Swindell & Plasterer 1996) a všechny sekvence byly zkráceny na stejnou délku a to 399 bazí. Upravené sekvence byly vyjmuty a alignovány v programu BioEdit v7.2.5 (Hall, 1999) metodou ClustalW (Thompson at al., 1994). Základní fylogenetická hypotéza byla vytvořena metodou Neighbour-Joining s použitím p-distancí (Saitou & Nei, 1987) v programu MEGA7 (Kumar et al., 2015), zároveň byly zaznamenány p-distance mezi všemi zkoumanými jedinci. Podpora topologie fylogenetického stromu byla testována metodou bootstrap s 500 opakováním.

4. Výsledky

Celkem bylo osekvenováno 28 jedinců ježků v kontrolní části mitochondriální DNA o délce 399 párů bazí. Tato data se doplnila o 42 sekvencí z genové banky. Dohromady z těchto 70 vzorků byl poté pomocí p-distancí a metody Neighbour-Joining utvořen fylogenetický strom (obr.8). V našich datech byli identifikováni pouze jedinci druhu *Erinaceus roumanicus*. Celkem bylo rozpoznáno 20 haplotypů. Největší počet jedinců byl zaznamenán u haplotypu, který byl nalezen u 21 jedinců z Kréty. Naopak po jednom jedinci vykazovaly haplotypy (od spoda:NHMC73; GR42; NHMC45; NHMC48; GR4). Celková mapa míst sběru vzorků je zobrazena na obrázku číslo 9.



Obrázek 8: Fylogenetický strom vytvořený metodou Neighbour-Joining zahrnující 28 zkoumaných vzorků a 42srovnávacích sekvencí z genové banky. Barevně jsou odlišeny lokality zkoumaných jedinců. Zobrazeny jsou hodnoty bootstrap.



Obrázek 9: Mapa míst sběru jednotlivých vzorků. Vzorky označené jen čísly mají celkový název NHMC.80.5.26.X. *zahrnuje vzorky: 4, 19, 20, 23, 33, GR42, 47, 50, 58, 61, 77. V levo dole je poté výřez oblasti mimo mapu, znázorňující jih Chorvatska s ostrovem Mljet.

5. Diskuze

Fylogenetická analýza potvrdila přítomnost dvou druhů rodu *Erinaceus* ve zkoumaných datech a rozštěpila rod *Erinaceus* na *Erinaceus concolor* a *Erinaceus roumanicus* se 100% podporou, což s koresponduje literaturou (Seddon et al., 2001; Seddon et al., 2002).

Velmi patrné je pak odštěpení haplotypů nalezených na Krétě a ostrově Skyros v části fylogenetického stromu, která zahrnuje druh *Erinaceus roumanicus*. Umístění rozštěpení mezi Krétskými vzorky a zbytkem značí, že společný předek se rozdělil na dvě linie. Jedna mohl osídlit Krétu a okolní ostrovy a zbytek pokračoval v kolonizaci směrem na sever. Ačkoli je to zřejmě nejhlubší odštěpení, pořád se jedná o událost, která se pravděpodobně odehrála teprve nedávno (Schaschl et al., 2002). Průměrná p-distance mezi nejčtetnějším haplotypem z Kréty a zbytkem větve *E. roumanicus* je 0,0088. Kréta byla naposledy spojena s pevninou před přibližně 5 miliony let v miocénu. Chybějící důkazy přítomnosti jakýchkoli fosilních nálezů značí, že se na ostrově druh objevil pravděpodobně až později (Sondaar et al., 1986). I vzhledem ke karyotypové identitě krétských a pevninských ježků, můžeme vyvrátit předpoklad, že se na Krétě vyvíjel samostatný druh (Schaschl et al., 2002).

Další možností je případné zavlečení druhu na Krétu vědomě či nevědomky člověkem na lodích s prvními osadníky, či později (Schaschl et al., 2002). Odlišnost ostrovní populace od pevninské však může být způsobena i vlivem genetického driftu, nebo efektem zakladatele během importů. Podobná situace byla zaznamenána při importech ježů na Nový Zéland (Bolfíková et al. 2013), kde invazní populace vykazovala nízkou haplotypovou variabilitu a odlišnost od zakládající populace. Původ ježků na Krétě bude zřejmě starší, než například na Novém Zélandu, kde se jedná o zhruba sto let starou introdukci. Avšak pravděpodobnost kolonizace přes pevninské mosty je malá. Nicméně nemůžeme vyvrátit přirozenou kolonizaci z Peloponésu přes ostrovy Kithéra a Antikithéra (Dermitzakis & Sondaar, 1978).

Sekvence z ostrova Skyros vykazují velkou příbuznost se vzorky z Kréty. Vzorek 8_NHMC74 nese stejný haplotyp jako naprostá většina vzorků z Kréty. Vzorek 7_NHMC73 se zase štěpí ze stromu těsně před tímto haplotypem. Ačkoli u tohoto štěpení není zcela ideální podpora (jen 45 %), i tak to můžeme brát jako relevantní.

Tento jev může být zapříčiněn recentním převozem jedinců z Kréty na Skyros. Je nutné však zdůraznit, že ostrovy od sebe dělí 350 kilometrů a nachází se mezi nimi jen menší ostrovy a jižní cíp ostrova Euboia.

Druhá hypotéza spočívá ve výskytu mutací ve stejných částech mtDNA u obou populací zároveň. Avšak tyto mutace jsou náhodné a pravděpodobnost, že by se udály najednou ve stejném místě u dvou rozdílných populací v různých areálech, je téměř nulová. V literatuře nejsou záznamy o studiu původu ježků na tomto ostrově. Pokud se po testech dalších vzorků z ostrova Skyros tato haplotypová příbuznost potvrdí, vznikne potenciál pro podrobnější výzkum.

Vzorky z ostrova Korfu se nachází ve dvou sesterských větvích. Jedinec 1_GR3 nese stejný haplotyp, jaký byl dříve nalezen v Řecku, Rakousku/Maďarsku, východní Evropě (Seddon et al., 2001), či České republice (Bolfíková & Hulva, 2011). Jedinec 2_GR4 je však na jiné větvi fylogenetického stromu a štěpí se od vzorků z Itálie a České republiky. Dva takto odlišné haplotypy na jednom ostrově, na kterém v dohledné době nebyly pozorovány žádné geografické bariéry (vysoké pohoří, mořská hladina), značí možnost nového genového toku, recentní převoz, či zavlečení. Je třeba důkladněji prostudovat další možné haplotypy na Korfu. Pokud se hypotéza potvrdí, a skutečně se nalezne více nepřímých příbuzných haplotypů, naskytne se možnost bližšího studia původu tohoto druhu na Korfu.

Haplotyp jedince nalezeného na ostrově Euboia vychází z haplotypu, který můžeme hledat u vzorků z Řecka, střední Evropy a východní Evropy. Při pátrání po původu ježků na tomto ostrově je důležitý haplotyp nalezený mimo jiné i u vzorku C1-06. Ten pochází přímo z okolí Athén a leží v blízkosti ostrova Euboia. Je tedy vysoce pravděpodobné, že distribuce probíhala z nejbližší pevniny.

Vzorek z poloostrova Peloponés 4_NHMC45 se odděluje ze sesterské linie vzorků z Kréty. Tato pozice může znamenat blízkost společného předka obou větví. Hodnota p-distance mezi linií z Kréty a Peloponésu je 0,0051 což značí odlišnost 0,5%. Samotná linie na poloostrově Peloponés je přes 120 let izolovaná a oddělená od pevniny Korintským průplavem (vystavěn 1893). Tento průplav znemožňuje přirozený genový tok z pevniny na Peloponés a naopak. Z toho důvodu se místní populace stala víceméně insulární. Avšak za dobu 123 let izolace na poloostrově (s poměrně

velkou rozlohou - 21,549 km²) je nepravděpodobné, aby docházelo k výrazným genetickým mutacím a také i odlišnostem od pevninských jedinců. Navíc rychlost genetického driftu je úměrná velikosti populace. Proto na Peloponésu nepřevažuje její vliv nad vlivem selekce. V budoucnu však můžeme očekávat narůstající odlišnost této populace od pevninské.

Na ostrově Mljet byl nalezen jeden haplotyp u dvou jedinců (CR15; CR16). Stejný haplotyp byl zaznamenán u jedinců ve střední Evropě (Seddon et al., 2001; Bolfíková & Hulva, 2011). V této práci jsem prokázal tento haplotyp i v oblasti severovýchodního Řecka (6_NHMC61). Vzhledem k postavení těchto vzorků ve fylogenetickém stromě, můžeme uvažovat o nedávné introdukci na ostrov Mljet a vzhledem k rozšíření stejného haplotypu napříč střední Evropou, došlo ke kolonizaci pravděpodobně z nejbližší pevniny.

6. Závěry

V literární rešerši se podařilo shrnout průběh biologických invazí. Důležitá se ukázala fáze usazení (establishment), kdy pouze malé procento zvádllo čelit biotickým a abiotickým nástrahám nového prostředí (Levine, 2008). Ukázala se výjimečnost insulárních ekosystémů v souvislosti s biologickou invazí: jejich náchylnost z důvodu nepřítomnosti celých skupin zvířat (Vitousek, 1988), nebo zeslabení obranyschopnosti původních druhů v důsledku efektu zakladatele (Abdelkrim et al., 2005).

Podařilo se obsáhnout důsledky invazí inaktivních živočichů, jako například vytlačování rejska malého větší a úspěšnější bělozoukou tmavou (Montgomery et al., 2012; McDevitt et al., 2014). Popsal jsem drastický úpadek populace bahňáků na souostroví Uist, který je zaviněn požíráním vajec ptáků ježkem západním (Jackson & Green 2000; Jackson, 2004) a upozornil na ohrožení drobných endemických plazů – to bylo zdokumentováno v interakci bělozubky hnědé a gekona na ostrově Guam (Rodda and Fritts 1992; Fritts and Rodda 1998) - na ostrovech přilehlých k Mauriciu.

U výzkumu Gargan et al. (2016) se kombinací dvou metod podařilo přibližně stanovit místo, ze kterého proběhla distribuce předků invazní populace bělozubky tmavé na území Irska. Tímto místem byla označena jihovýchodní část Francie, Belgie nebo Švýcarsko. Bolfíková et al. (2013) zase přesněji určili genový tok a distribuci invazní populace ježků západních na Novém Zélandu.

V praktické části se podařilo pomocí molekulárního markeru kontrolního úseku mtDNA porovnat vzorky z ostrovů se vzorky z pevniny. Ve většině případů distribuce odpovídala geografickému rozložení tak, že kolonizace na ostrovy probíhala z nejbližší pevniny. Vzhledem k novodobému charakteru kolonizací ostrovů můžeme uvažovat o přímé pomoci lidí (Schaschl et al., 2002). Zjistilo se, že linie krétských ježků se od zbytku haplotypů oddělila nejdříve. Zároveň jeden stejný a jeden Krétě velmi příbuzný haplotyp se osekvenoval ze vzorku pocházejícího z ostrova Skyros. Vzdálenost a okolní topografie napovídá, že se jedná pravděpodobně o nedávné zavlečení, ke kterému nejspíš pomohl člověk. Zde doporučuji osekvenovat více vzorků a provést detailnější studii, která by se zabývala historií a původem invaze *E. roumanicus* na řecký ostrov Skyros.

7. Reference

- Abdelkrim J, Pascal M, Samadi S. 2005. Island colonization and founder effects: the invasion of the Guadeloupe islands by ship rats (*Rattus rattus*). *Molecular Ecology* 14: 2923-2931.
- Alcover JA. 2002. *Atelerix algirus* (Lereboullet, 1842). Palomo LJ, Gisbert IJ. editors. Atlas de los Mamíferos terrestres de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Madrid: SECEM – SECUM p58–61.
- Angus S. 1993. Hedgehogs in the Western Isles in 1991. *Hebridean Naturalist*. 11: 135-141.
- Atkinson IAE. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effect on island avifaunas. Moors PJ. editors. *Conservation of Island Birds* vol. 3 p35–81. ICBP Technical Publication No. 3.
- Atkinson IAE. 2001. Introduced mammals and models for restoration. *Biological Conservation* 99: 81–96.
- Berry CJ. 1999. Potential interactions of hedgehogs with North Island brown kiwi at Boundary Stream Mainland Island. Wellington: Department of Conservation.
- Berry RJ. 1986. Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 205-230.
- Blackburn TM, Cassey P, Duncan RP, Evans KL, Gaston KJ. 2004. Avian extinctions and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* 305: 1955-1958.
- Bolfíková B, Hulva P. 2011. Microevolution of sympatry: landscape genetics of hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus* in Central Europe. *Heredity* 108: 248-255.
- Borg, JJ. 2005. Technical Appendix 7: Mammalia baseline survey on the Xaghra I-Hamra Golf Course Proposal. Malta Tourism Authority 40p.
- Brockie RE. 1975. Distribution and abundance of the hedgehog (*Erinaceus europaeus*) in New Zealand 1869-1973. *New Zealand Journal of Zoology* 2: 445–462.
- Cantoni D, Vogel P. 1989. Social organization and mating system of free-ranging, greater white-toothed shrews, *Crocidura russula*. *Animal Behaviour* 38: 205–214.
- Carlquist SJ. 1974. *Island biology*. New York: Columbia University Press 660p.

- Clavero M, García-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in ecology & evolution* 20: 110-110.
- Coblentz BE. 1978. The effect of feral goats (*Capra hircus*) on island ecosystems. *Biological Conservation* 13: 279–286.
- Courchamp F, Chapuis J, Pascal M. 2002. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78: 347-383.
- Dermitzakis MD, Sondaar PY. 1978. The importance of fossil mammals in reconstructing paleogeography with special reference to the Pleistocene Aegean archipelago *Ann. Géol. des pays helléniques* 29: 808–840.
- Dowding JE, Murphy EC. 2001. The impact of predation by introduced mammals on endemic shorebirds in New Zealand: a conservation perspective. *Biological Conservation* 99: 47–64.
- Ebenhard T. 1988. Introduced birds and mammals and their ecological effects. *Swedish Wildlife Research* 13: 1–107.
- Elton CS. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK. p143-153
- Foster JB. 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature* 202: 234-&.
- Frith HJ. 1979. *Wildlife Conservation*. Sydney: Angus & Robertson. 416p.
- Fritts TH, Rodda GH. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 113-140.
- Gargan LM, Cornette R, Yearsley JM, Montgomery WI, Paupério J, Alves PC, Butler F, Pascal M, Tresset A, Herrel A, Lusby J, Tosh DG, Searle JB, McDevitt AD. 2016. Molecular and morphological insights into the origin of the invasive greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) in Ireland. *Biological Invasions* 18: 857–871.
- Gosling LM, Baker SJ, Clarke CN. 1988. An attempt to remove coypus (*Myocastor coypus*) from a wetland habitat in East Anglia. *Journal of Applied Ecology* 25: 49–62.
- Gray MM, Wegmann D, Haasl RJ, White MA, Gabriel SI, Searle JB, Cuthbert RJ, Ryan PG, Payseur BA. 2014. Demographic history of a recent invasion of house mice on the isolated Island of Gough. *Molecular Ecology* 23: 1923–1939.
- Hall TA. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.

Hall TA. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analyses program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41: 95-98.

Harris S, Morris P, Wray S, Yalden D. 1995. Review of British mammals: population estimates and conservation status of British mammals other than cetaceans. Peterborough: Joint Nature Conservation Committee 183p.

<http://www.snh.gov.uk>, 2016

Hutterer R. 1983. Über den Igel (*Erinaceus algirus*) der Kanarischen Inseln. Zeitschrift für Säugetierkunde 48 : 257–265.

Hutterer R. 2005. Order Erinaceomorpha. Wilson DE and Reeder DM editors. Mammal species of the world: a taxonomical and geographical reference. 3rd edition. Baltimore, MD: The John Hopkins University Press, p212–219.

Churchfield S. 1984. Dietary separation in three species of shrew inhabiting water-cross beds. Journal of Zoology London 204: 211-228.

Churchfield S. 2008. Greater white-toothed shrew. Harris S, Yalden DW editors. Mammals of the British Isles handbook, 4th edition. Southampton: The Mammal Society, p280–283.

Jackson DB, Fuller RJ, Campbell ST. 2004. Long-term population changes among breeding shorebirds in the Outer Hebrides, Scotland, in relation to an introduced mammalian predator. Biological Conservation 117:151–166.

Jackson DB, Green RE. 2000. The importance of the introduced hedgehog (*Erinaceus europaeus*) as a predator of the eggs of waders (*Charadrii*) on the machair in South Uist, Scotland. Biological Conservation 93: 333–348.

Jackson DB. 2001. Experimental removal of introduced hedgehogs improves wader nest success in the Western Isles, Scotland. Journal of Applied Ecology 38: 802–812.

Jackson DB. 2003. Waders, hedgehogs and machair: research and conservation lessons from the Outer Hebrides. Wader Study Group Bull 100: 14-19.

Jackson DB. 2006. The breeding biology of introduced hedgehogs *Erinaceus europaeus* on a Scottish island: lessons for population control and bird conservation. Journal of Zoology 268: 303–314.

- Jones CG. 1988. A note on the Macchabée Skink with a record of predation by the Lesser Indian Mongoose. *Proceedings of the Royal Society of Arts and Science of Mauritius* 5: 131-134.
- Jones CG. 1993. The ecology and conservation of Mauritian skinks. *Proceedings of the Royal Society of Arts and Science of Mauritius* 5: 71-95.
- Khaldi M, Ribas A, Barech G, Hugot J, Benyettou M, Albane L, Arrizabalaga A. 2015. Molecular evidence supports recent anthropogenic introduction of the Algerian hedgehog *Atelerix algirus* in Spain, Balearic and Canary islands from North Africa. *Mammalia* 79: 1864-1547.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2015. MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* (submitted). 11p.
- Lapini, L. 1999. *Atelerix algirus* (Lereboullet, 1842). Mitchell-Jones AJ, Amori G, Bogdanowicz W, Kryštufek B, Reijnders PJH, Spitzenberger F, Stubbe M, Thissen J, Vohralík BMV, Zima J editors. *The atlas of European mammals*. London: T & AD Poyser Natural History, p34–35.
- Lever C. 1994. *Naturalized Animals: The Ecology of Successfully Introduced Species*. London: T & AD Poyser, xiii + 354p.
- Levine ML. 2008. Biological invasions. *Current Biology* 18: R57–R60.
- Lister AM. 1989. Rapid dwarfing of red deer on Jersey in the last interglacial. *Nature* 342: 539-542.
- Lomolino MV. 1985. Body size of mammals on islands – the island rule reexamined. *American Naturalist* 125: 310-316.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 224 p.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale MW, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689–710.
- Mack RN. 1995. Understanding the processes of weed invasions: the influence of environmental stochasticity. Stirton C editor. *Weeds in a changing world*. British Crop Protection Council. Brighton: Symposium Proceedings No. 64, p65–74.

- Martín A, Hutterer R, Corbet, GB. 1984. On the presence of shrews (Soricidae) in the Canary Islands. *Bonner zoologische Beiträge* 35: 1–3.
- Masseti M. 2010. Mammals of the Macaronesian islands (the Azores, Madeira, the Canary and Cape Verde islands): redefinition of the ecological equilibrium. *Mammalia* 74: 3–34.
- McDevitt AD, Montgomery WI, Tosh DG, Lusby J, Reid N, White TA, McDevitt CD, O'Halloran J, Searle JB, Yearsley JM. 2014. Invading and expanding: range dynamics and ecological consequences of the greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) invasion in Ireland. *PLoS ONE* 6: e100403.
- McDevitt AD, Rambau RV, O'Brien J, McDevitt CD, Hayden TJ, Searle JB. 2009. Genetic variation in Irish pygmy shrews *Sorex minutus* (Soricomorpha: Soricidae): implications for colonisation history. *Biological Journal of Linnean Society* 97: 918–927.
- McDevitt AD, Vega R, Rambau RV, Yannic G, Herman JS, Hayden TJ, Searle JB. 2011. Colonisation of Ireland: revisiting 'the pygmy shrew syndrome' using mitochondrial, Y chromosomal and microsatellite markers. *Heredity* 107: 548–557.
- Michielsen MC. 1966. Intraspecific and interspecific competition in shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 17: 73-174.
- Molina OM, Hutterer R. 1989. A cryptic new species of *Crocidura* from Gran Canaria and Tenerife, Canary Islands (Mammalia: Soricidae). *Bonn zoological Bulletin* 40: 85-97.
- Molina OM. 2003. The origin of the Osorian shrew (*Crocidura osorio*) from Gran Canaria resolved using mtDNA. *Italian Journal of Zoology* 70: 179-181.
- Montgomery WI, Lundy MG, Reid N. 2012. 'Invasional meltdown': evidence for unexpected consequences and cumulative impacts of multispecies invasions. *Biological Invasions* 14: 1111–1125.
- Morales A, Rofes J. 2008. Early evidence for the Algerian hedgehog in *European Journal of Zoology* 274: 9–12.
- Morris PA, Morris MJ. 1991. Removal of shrews from the Ile aux Aigrettes. Unpublished report to the Mauritian Wildlife Appeal Fund.
- Morton E. 1982. Hedgehogs in South Uist. *Hebridean Naturalist* 6:46–47.
- Nogales M, Rodríguez-Luengo JL, Marrero P. 2006. *Mammal Review* 36: 49-65.

- O'Meara DB, Sheehy E, Turner PD, O'Mahoney D, Harrington AP, Denman H, Lawton C, MacPherson J, O'Reilly C. 2014. Non-invasive multi-species monitoring: real-time PCR detection of small mammal and squirrel prey DNA in pine marten (*Martes martes*) scats. *Acta Theriol* 59: 111–117.
- Parkes JP. 1975. Some aspects of the biology of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) in the Manawatu, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 2: 463–472.
- Paulay G. 1994. Biodiversity on oceanic islands – its origin and extinction. *American Zoologist*. 34: 134-144.
- Peterson GD. 1956. *Suncus murinus*, a recent introduction to Guam. *Journal of Mammalogy* 37: 278-279.
- Rodda GH, Fritts TH. 1992. The impact of the introduction of the colubrid snake *Boiga irregularis* on Guam's lizards. *Journal of Herpetology* 26: 166-174.
- Ruedi M, Courvoisier C, Vogel P, Catzeflis FM. 1996. Genetic differentiation and zoogeography of the Asian house shrew *Suncus murinus* (Mammalia: Soricidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 57: 307-316.
- Saitou N, Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406–425.
- Sanders MD, Maloney RF 2002. Causes of mortality at nests of ground-nesting birds in the Upper Waitaki Basin, South Island, New Zealand: a 5-year video study. *Biological Conservation* 106: 225–236.
- Seddon JM, Santucci F, Reeve N, Hewitt GM. 2001. DNA footprints of European hedgehogs, *Erinaceus europaeus* and *E. concolor*: Pleistocene refugia, postglacial expansion and colonization routes. *Molecular Ecology* 10: 2187-2198.
- Seddon JM, Santucci F, Reeve N. 2002. Caucasus Mountains divide postulated postglacial colonization routes in the white-breasted hedgehog, *Erinaceus concolor*. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 463-467.
- Seymour A, Varnham K, Roy S, Harris S, Bhageerutty L, Church S, Harris A, Jennings NV, Jones C, Khadun A, Mauremootoo J, Newman T, Tatayah V, Webbon C, Wilson G. 2005. Mechanisms underlying the failure of an attempt to eradicate the invasive Asian musk shrew *Suncus murinus* from an island nature reserve. *Biological Conservation* 125: 23-35.

- Schaschl H, Lymberakis P, Suchentrunk F. 2002. On allozyme and cyt-b gene characteristics of Cretan hedgehogs, *Erinaceus concolor nesiotus* Bate, 1906. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 67: 257–267.
- Sondaar PY, De Vos J, Dermitzakis MD. 1986. Late Cenozoic faunal evolution and Palaeogeography of the South Aegean island arc. *Modern geology* 10: 249-259.
- Stuart P, Mirimin L, Cross TF, Sleeman DP, Buckley NJ, Telfer S, Birtles RJ, Kotlík P, Searle JB. 2007. The origin of Irish bank voles *Clethrionomys glareolus* assessed by mitochondrial DNA analysis. *Irish Naturalist Journal* 28: 440–446.
- Swindell SR, Plasterer TN 1996. SEQMAN: Contig Assembly. *Methods in Molecular Biology*, 70: 75–89.
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Reserch* 22: 4673-4680
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673–4680.
- Tosh DG, Lusby J, Montgomery WI, O'Halloran J (2008) First record of greater white-toothed shrew in Ireland. *Mammal Review* 38: 321–326.
- Van Aarde RJ. 1986. A case study of an alien predator (*Felis catus*) introduced on Marion Island: selective advantages. *South African Antarctic Research* 16: 113–114.
- VanValen L. 1973. Body size and numbers of plants and animals. *Evolution* 27: 27-35.
- Varnham KJ, Roy SS, Seymour A, Mauremootoo J, Jones CG, Harris S. 2002. Turning the tide: The eradication of invasive species. *Gland: IUCN SSC Invasive Species Specialist Group* p342-349.
- Vermeij GJ. 1991. Anatomy of an invasion – the trans-arctic interchange. *Paleobiology* 17: 281-307.
- Vitousek PM. 1988. Diversity and biological invasions of oceanic islands. Wilson EO edotor. *BioDiversity*. Washington, DC: National Academy Press. p181-189.
- Vitousek PM. 1990. Biological invasions and ecosystem proces - towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7–13.

Vogel P. 2012. New trapping method to survey for presence of the Etruscan shrew *Suncus etruscus*, the smallest mammal. *Mammal review* 42: 314-318.

Williamson M. 1996. *Biological Invasions*. New York: Chapman and Hall. 244 p.

Wilson DE, Reeder DM. 2007. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. *Journal of Mammalogy* 88: 824p

Yosida TH. 1982. Cytogenetical studies on Insectivora, 2. Geographical variation of chromosomes in the house shrew, *Suncus murinus* (Soricidae), in east, southeast and southwest Asia, with a note on the karyotype, evolution and distribution. *Japanese Journal of Genetics* 57: 101-111.