

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Původ teplomilné ještěrky zední (Squamata:
Lacertidae) v kontextu středoevropské
temperátní fauny**

Diplomová práce

Barbora Pravdová

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie

Forma studia: Prezenční

Olomouc 2021

Vedoucí práce: RNDr. Milan Veselý, Ph.D.

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Milana Veselého, Ph.D., a s použitím uvedených literárních zdrojů.

V Olomouci dne:

Chtěla bych poděkovat mému vedoucímu diplomové práce, RNDr. Milanu Veselému, Ph.D. za čas a ochotu který mi věnoval během přípravy a psaní této diplomové práce. Rovněž mu děkuji za poskytnutí biologického materiálu, bez kterého by tato práce nemohla vzniknout. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a blízkým za podporu a pochopení. Tato práce byla podpořena z projektu IGA_PrF_2021_019.

Bibliografické identifikace:

Jméno autora: Bc. Barbora Pravdová

Název práce: Původ teplomilné ještěrky zední (Squamata: Lacertidae) v kontextu temperátní středoevropské fauny

Typ práce: diplomová

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř UP Olomouc

Vedoucí práce: RNDr. Milan Veselý, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2021

Abstrakt:

Cílem této práce bylo popsat haplotypovou diverzitu především českých populací ještěrky zední (*Podarcis muralis*) včetně dvou teprve recentně objevených populací v Krnově a Opavě. Ještěrky byly odchyceny pomocí prutu s očkem a byla jim odebrána špička ocasu. Z tkání byla izolována DNA pro následné sekvencování. Analýzou mitochondriální DNA, konkrétně genu pro cytochrom *b*, bylo získáno 66 sekvencí mtDNA ze čtyř lokalit v ČR, dvou lokalit jihozápadního Slovenska a jedné lokality z Maďarska. Alignment kompletního úseku genu pro cytochrom *b* v délce 1 143 bp odhalil při rekonstrukci haplotypové sítě mezi zkoumanými jedinci variabilitu v počtu 12 haplotypů. Z tohoto počtu tvořilo 10 haplotypů jednu haploskupinu nazvanou „naturální“. Charakteristická byla sdílením haplotypů napříč všemi zkoumanými lokalitami a dále s referenčními sekvencemi typickými pro tuto biogeografickou oblast. Lokalita Opava se vymykala pozorovanému vzoru, neboť většina jedinců právě odtud měla další dva haplotypy, silně divergované od haploskupiny naturální. Oba haplotypy tvořily společnou haploskupinu s invazivními ještěrkami z Německa a dalšími jedinci z Itálie, proto byla pojmenována jako haploskupina invazní. Biogeografie a možný původ studovaných populací jsou dále diskutovány.

Klíčová slova: ještěrka zední, *Podarcis muralis*, cytochrom *b*, Centrální Balkánský klád

Počet stran: 57

Počet příloh: 3

Jazyk: čeština

Bibliographical identification:

Author's first name and surname: Bc. Barbora Pravdová

Title of thesis: Origin of thermophilic Common Wall lizard (Squamata: Lacertidae) in context of temperate Central European fauna

Type of thesis: Diploma

Department: Department of Zoology and Ornithological laboratory

Supervisor: RNDr. Milan Veselý, Ph.D.

The year of presentation: 2021

Abstract:

The aim of this study was to check a haplotype diversity mostly in the Czech populations of the common wall lizard (*Podarcis muralis*), including two recently discovered populations from Krnov and Opava. Lizards were captured by looped rod and a tip of a tail was sampled. DNA was isolated from tissues and used to further sequencing. Analyzing the mitochondrial cytochrome *b* gene yielded 66 mtDNA sequences from four localities in the Czech Republic, two localities in the southwestern Slovakia and one locality in Hungary. The complete section of the cytochrom *b* alignment in a length of 1 143 bp revealed 12 haplotypes among studied individuals. Ten of these haplotypes shared a single haplogroup, here named „natural“. This haplogroup shared haplotypes throughout the studied localities together with only those reference sequences that were typical for a local biogeographic region. The Opava sampling site deviated of this pattern, having haplotypes considerably divergent from the „natural“ haplogroup in most individuals. This deviation represented by two haplotypes, shared a haplogroup with lizards from Italy. Because members of this haplogroup were introduced and subsequently became invasive in northern Germany, it is named here the „invasive“ haplogroup. A biogeography and origin of studied populations are discussed.

Key words: Common wall lizard, *Podarcis muralis*, cytochrom *b*, Central Balkan Clade

Number of pages: 57

Number of appendices: 3

Language: czech

OBSAH

1	OBECNÁ ČÁST.....	1
1.1	Taxonomické vymezení druhu <i>Podarcis muralis</i> (Laurenti, 1768).....	1
1.1	Morfologie.....	2
1.1.1	Anomálie ve folidóze.....	3
1.2	Rozšíření	4
1.3	Biotop.....	6
1.4	Chování	6
2	PŮVOD A FYLOGEOGRAFICKÉ VZTAHY UVNITŘ DRUHU	8
2.1	Fylogeografické vztahy mezi populacemi	9
2.1.1	Apeninský poloostrov	9
2.1.2	Evropa.....	10
2.2	Invazní populace a hybridizace.....	11
3	MATERIÁL A METODY.....	13
3.1	Přehled lokalit	13
3.2	Odběr vzorků.....	16
3.3	Molekulární metody	17
3.3.1	Izolace DNA	17
3.3.2	Polymerázová řetězová reakce.....	17
3.3.3	Sekvenování DNA	18
3.4	Analýza dat.....	18
3.4.1	Zpracování sekvencí a tvorba haplotypových sítí.....	18
4	VÝSLEDKY	19
4.1	Počet vzorků.....	19
4.2	Analýza genu pro cytochrom <i>b</i>	20
4.3	Haplotypová diverzita	20
5	DISKUZE	24
5.1	Biogeografie ještěrky zední na severním okraji rozšíření střední Evropy	24
5.2	Zastoupení jednotlivých haplotypů na českých lokalitách.....	25
6	ZÁVĚR	29

7	SEZNAM LITERATURY.....	30
8	SEZNAM OBRÁZKŮ	38
9	SEZNAM TABULEK.....	39
10	SEZNAM PŘÍLOH.....	40

ÚVOD

Ještěrka zední je polytypickým druhem obývajícím střední, a hlavně jižní části Evropy. Patří mezi teplomilnou faunu vázanou na vápencové lomy a skály. Vyskytuje se v západní části palearktické oblasti – od severní Afriky, přes střední Evropu až po Českou republiku, která tvoří severní hranici areálu rozšíření tohoto druhu (Moravec a Veselý, 2015).

Na mnoha lokalitách po celém světě byla ještěrka zední uměle introdukována, často z jihoevropských refugií – například z Apeninského poloostrova. Introdukce se týkají například Velké Británie (Schulte, 2012; Michaelides et al., 2013), Německa (Schulte et al., 2008), Polska (Kolenda et al., 2020), Ukrajiny (Oskyrko et al., 2020), a dokonce i státu Ohio v USA Hedeem (1984).

V ČR se ještěrka zední vyskytuje na pěti vzájemně izolovaných lokalitách, a to ve Štramberku (PR Kamenárka), Krčmani (Strejčkův lom), Brně (lom Hády), Krnově (zřícenina hradu Šelenburg) a Opavě (městský hřbitov Opava). Na základě morfologických dat byla zatím podpořena hypotéza autochtonnosti pouze u štramberské populace (Urban a Veselý, 2006). Klíčové pro sledování fylogeografie a z ní odvozeného původu populací jsou molekulární markery. U ještěrky zední se napříč Evropou využívá především mitochondriální gen pro cytochrom *b* (*cyt b*). Dosud zkoumané české populace jsou v tomto markeru podobné nebo totožné se vzorky z nejbližších oblastí kontinuálního výskytu druhu na Slovensku (Pováží), takže jejich původ může být autochtonní. Vzhledem k haplotypové variabilitě a poměrně malému vzorku však připadá u těchto populací v úvahu také hypotéza nedávné introdukce z nedalekých slovenských lokalit či jiných oblastí Evropy (Jablonski et al., 2019). K osvětlení tohoto problému by měla přispět i tato práce, která díky rozšířenému souboru dat objektivněji zmapuje vztahy mezi jednotlivými českými populacemi, včetně zahrnutí dvou nově objevených populací.

CÍLE PRÁCE

- 1) zmapování haplotypové struktury zkoumaných populací
- 2) vytvoření haplotypové mapy ukazující podobnost českých populací v kontextu geograficky nejbližších populací z oblasti kontinuálního rozšíření

1 OBECNÁ ČÁST

1.1 Taxonomické vymezení druhu *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768)

Ještěrky rodu *Podarcis* jsou drobní zástupci čeledi *Lacertidae*, která čítá přes 320 druhů (Gaisler a Zíma, 2018). Ještěrkovití jsou většinou denní karnivorní lovci, obvykle požírají drobné bezobratlé živočichy, jako jsou hmyz a pavoukovci. Obývají rozmanité biotopy, od mírného pásu po tropy a nalezneme je v Evropě, Asii, Africe a na přilehlých ostrovech (s výjimkou Madagaskaru). Tělo je pokryto drobnými šupinami, které se na jednotlivých částech těla znatelně liší. Šupiny na hlavě jsou podloženy osteodermou a jsou pravidelně uspořádány do štítků, oproti drobným, kulatým šupinám pokrývající tělo. Břišní kryt je uspořádán v řadách a tvoří jej hranaté, čtvercové, či obdélníkové šupiny. Šupiny na hranici krku a trupu tvoří kožní límec, tj. řadu větších šupin s volnou hranou. Přední i zadní končetiny jsou pětiprsté a jsou zakončeny drápkou. Na vnitřní straně stehen jsou přítomny femorální póry, které mohou sloužit jako determinační znak při určování pohlaví (u samců jsou výraznější). Dlouhý ocas disponuje schopností autotomie, která je důležitým antipredačním mechanismem (Moravec, 2015a; Gaisler a Zíma, 2018).

Rod *Podarcis* Wagler, 1830 se vyskytuje jen v západopalearktické oblasti a v současnosti je známo asi 25 druhů (Moravec, 2015b; Speybroeck et al., 2020). Obývají sušší a teplejší biotopy ve srovnání s jinými blízkými rody. Často jsou vázány na kamenité a skalnaté útvary, po kterých šplhají a využívají je jako refugia. Zbarvení je v odstínech hnědé a šedé, kresba je uspořádána do linií, pruhů nebo skvrnitých řad. Častá je tendence k síťovanému vzoru nebo ostrovnímu melanismu. Folidóza hlavy se oproti rodu *Lacerta* liší ve výrazně užších ale větších supratemporálních štítcích. Na hlavě mají pouze jeden postnazální štítek a maseterikum je zvětšené (Moravec, 2015b).

Ještěrka zední, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) je polytypický druh vyskytující se hojně v jižní a střední Evropě. Existuje okolo 44 různých poddruhů a forem z nichž většina je systematicky bezvýznamná (Moravec a Veselý, 2015). Vedle nominotypického poddruhu *Podarcis muralis muralis* (Laurenti, 1768) existuje množství dalších uznaných morfologicky odlišných poddruhů. Můžeme jmenovat například *Podarcis muralis nigriventris* Bonaparte, 1838; *Podarcis muralis maculiventris* (Werner, 1891); *Podarcis muralis breviceps*

(Boulenger, 1905); *Podarcis muralis brongniardii* (Daudin, 1802); *Podarcis muralis albanica* (Bolkay, 1919). Detailní přehled poddruhů podává například Uetz (2014).

1.1 Morfologie

Ještěrka zední je malá štíhlá ještěrka s plochou hlavou, protáhlým rostrem a dlouhým ocasem (dosahujícím až dvojnásobku délky těla). Končetiny jsou zakončeny dlouhými štíhlými prsty, chodidlo zadní končetiny je delší než hlava. V České republice dosahují ještěrky zední maximální celkové délky 196 mm. Zbarvení českých ještěrek je obecně v odstínech šedé, hnědé a červenohnědé. Mláďata se vyznačují světlým pruhem táhnoucím se dorzolaterálně od parietálního štítu na hlavě až po ocas. S postupem věku se pruh rozpadá na bílé skvrnky. Laterální část těla je obvykle tmavší než dorzální a u samců jsou přítomny po celou dobu jejich aktivity na ventrálních štítcích modré skvrny (viz Obrázek 1). Samice jsou obecně světlejší než samci a u obou pohlaví dochází k tmavnutí kresby s věkem. Pro staré samce jsou typické tmavě hnědé až černé skvrny na břiše. Jejich velikost, množství a intenzita zbarvení závisí na stáří jedince (Moravec a Veselý, 2015).

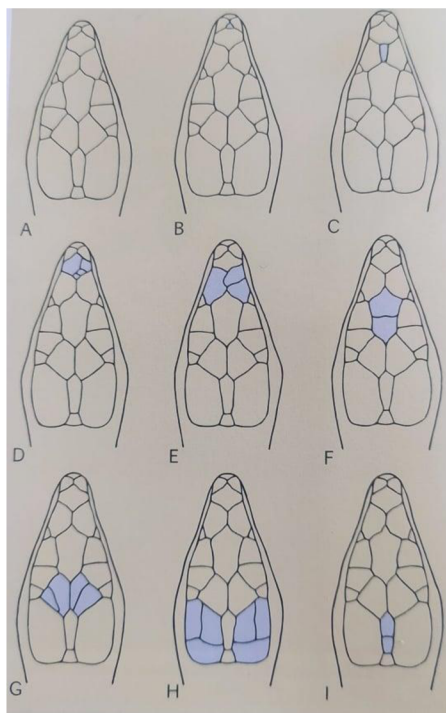


Obrázek 1 Adultní jedinec ještěrky zední s modrými laterálními skvrnkami – Opava (foto autorka)

1.1.1 Anomálie ve folidóze

Nejdéle známá a zkoumaná česká populace ze Štramberku vykazuje značné anomálie v uspořádání štítků pilea (viz Obrázek 2). Tyto štítky mohou být sice rozděleny na menší části i díky zraněním způsobeným souboji mezi samci nebo díky útokům predátorů (Urban a Veselý, 2006), většina anomálií na pileu má ale u této populace endogenní původ. Nejčastější pozorovanou anomálií štramberské populace je rozdělení prefrontálních štítků (obr.2, B), mezi které je vmezeřen malý štítek (52,4 % u samic, 30,5 % u samců a 41,7 % u juvenilů). Mezi další časté anomálie můžeme zmínit rozdělený frontální štítek (obr.2, F), rozdělený minimálně jeden frontoparietální štítek (obr.2, G) nebo parietální štítek (obr. 2, H). Jednotlivé anomálie jsou mezi sebou kombinovatelné. U každého jedince se projevuje minimálně jedna z výše zmíněných anomálií v průměru na jedince. Nejvíce jsou postiženy samice (1,7 anomálií na jednoho jedince), poté juvenilové (1,2) a nejmenší průměrný počet dělených štítků na jedince se objevuje u samců (1,0) (Moravec a Veselý, 2015). Kromě rozdělování štítků, kterým předchází vznik rýh na šupinách, se u této populace setkáváme také s méně častým splýváním štítků. Veselý et al. (2009) srovnal CMR studie (capture-mark recapture) se zjištěním, že jsou možné i několikanásobné změny ve folidóze během několika let (Pamrková, 2010).

Anomálie v uspořádání štítku pilea byly nedávno zjištěny také u polských populací. U ještěrek z lokalit Przeworno, Stzelin a Gęsiniec se nejčastěji jednalo o přídavný štítek mezi prefrontálními štítky a přídavný štítek mezi interparietálním a okcipitálním štítkem. Rozdělení štítku nebo jejich fúze byla v tomto případě ojedinělou záležitostí (Kolenda et al., 2020).



Obrázek 2 Zobrazené změny folidózy dorzální strany hlavy u ještěrky zední (Moravec et al., 2015)

1.2 Rozšíření

Ještěrka zední obývá západní část palearktické oblasti, včetně přilehlých ostrovů. Vyskytuje se po celé jižní Evropě a většině střední části Evropy. Její výskyt se táhne od severní Afriky a Anatólie, přes Evropu, až po Španělsko. Populace ještěrek nalezneme v Německu, Rakousku, Slovensku, Srbsku, Maďarsku, Slovinsku, Chorvatsku, Řecku, Itálii a samozřejmě v České republice (Moravec a Veselý, 2015; Jablonski et al., 2019). Severní hranice rozšíření druhu je asi na 50° s. š. v nizozemském Maastrichtu (Strijbosch et al., 1980) a polských městech Przeworno a Strzelin (Wirga a Majtyka, 2013; Kolenda et al., 2020), zatímco štramberská populace se vyskytuje na úrovni 49°35' (Moravec a Veselý, 2015). Přesné vymezení hranic výskytu druhu komplikují nejasnosti o původu některých severních populací a také problematika rozlišení poddruhů. Největší diverzita poddruhů ještěrky zední je na Apeninském poloostrově, který sloužil jako hlavní refugium pro šíření fauny na sever (Bellati et al., 2011).

V posledních letech byl studován výskyt ještěrek také na evropských ostrovech v Atlantiku a ve Středomoří. Michaelides et al. (2015) potvrdil autochtonní výskyt na britském ostrově Jersey a francouzském souostroví Chausey. Vlivem dlouhodobé genetické izolace jsou tyto populace geneticky méně variabilní než na pevnině, ve Francii. Přítomnost

ještěrek byla potvrzena také na ostrově Samothraké v Egejském moři a některých ostrovech v Tyrhénském moři (Bellati et al., 2011).

Tento druh je často označován jako invazní, je schopen rychle obsazovat nová stanoviště a rozmnožovat se. V mnoha zemích byla ještěrka zední uměle introdukována, konkrétně v Ohio v USA (Hedeem, 1984), v Britské Kolumbii v Kanadě (Allan et al., 2006), v Německu, Rakousku (Schulte et al. 2008, 2012), ale také na některých místech na Slovinsku (Santos et al., 2019), Ukrajině (Oskyrko et al., 2020) a Polsku (Wirga a Majtyka, 2015; Kolenda et al., 2020).

Ještěrka zední je v České republice kriticky ohroženým druhem (Chobot a Němec, 2017) a vyskytuje se v současné době na pěti vzájemně izolovaných lokalitách (viz Obrázek 3) (Urban a Veselý, 2006; Zavadil et al., 2015; Vlček a Zavadil, 2019; Jablonski et al., 2019, Veselý in verb, vlastní pozorování). Populace ze Štramberského krasu je jediná česká populace, která by mohla být považována za autochtonní, ačkoliv tato hypotéza nebyla zatím potvrzena. Tato přirozeně se rozmnožující populace tvoří spolu s polskými populacemi severní hranici areálu rozšíření daného druhu (Zavadil et al., 2015; Wirga a Majtyka, 2015; Kolenda et al., 2020). Nejstarší informace o výskytu ještěrky zední na našem území pochází z padesátých let minulého století. V Míloticích nad Opavou byli nalezeni dva jedinci v žaludku káně lesní (Randík et al., 1957). V minulosti docházelo k ojedinělým objevům daného druhu na území České republiky, ale v dlouhodobém kontextu se nikde její trvalý výskyt nepotvrdil. Detailní přehled historie nálezů z území ČR podávají Moravec a Veselý (2015). Štramberská populace je známá oficiálně od 90. let minulého století, ale první zmínky o tomto druhu pocházejí již z 50. let 20. století. Herpetolog Otakar Štěpánek (Štěpánek, 1955) na tomto místě chybně určil pozorovaný druh a danou ještěrku označil za ještěrku živorodou. Dle popisu je ale jasné, že se jednalo o *P. muralis* (Urban et al., 2006). V Brně na lomu Hády se vyskytuje ještěrka zední, ale o její populaci na tomto území není mnoho informací (Jablonski et al., 2019). Mezi obcemi Krčmaň a Grygov na Olomoucku se nachází opuštěný lom (Strejčkův lom) na těžbu vápence, kde byla objevena v roce 2009 jedna samice ještěrky zední (Mačát a Veselý, 2009), nicméně dnes víme, že se zde ještěrky rozmnožují (Moravec a Veselý, 2015). Výskyt ještěrky zední ve Slezsku je zřejmě recentní záležitostí. Objevena zde byla rozmnožující se populace na zřícenině hradu Šelenburg. Vlček a Zavadil (2019) potvrdili, že se dle zbarvení jedná o nominotypický poddruh *P. m. muralis*, který se shoduje s poddruhem obývajícím štramberskou oblast. Je pravděpodobné, že se jedná o introdukovanou populaci, ale původ ještěrek na tomto území nebyl dosud blíže

studován. Populace ještěrek zedních ve slezském městě Opava pravděpodobně pochází z relativně recentní introdukce. Ještěrky zde obývají zeď městského hřbitova a aktivně se rozmnožují (Veselý in verb., vlastní pozorování).



Obrázek 3 Mapa výskytu ještěrky zední v ČR

1.3 Biotop

Ještěrka zední je saxikolním, tj. šplhavým druhem, který je vázán na vápencové a skalnaté útvary, které jí poskytují životní prostor a dostatek úkrytů. Preference vhodného stanoviště se různí se zeměpisnou šířkou. Jihoevropské populace ještěrek obývají skalnaté a kamenité svahy, ale také vlhké, stinné biotopy, zarostlé vegetací. Naopak severní populace preferují nízkou xerothermní vegetaci sušších a slunných vápenatých útvarů, které jsou často orientovány na jih (Moravec a Veselý, 2015). Mimo přirozená stanoviště se ještěrky nevyhýbají ani antropogenním stanovištím, jako jsou železniční násypy (Schulte et al., 2012), zdi (např. opavská populace) nebo zříceniny hradů (Vlček a Zavadil, 2019).

1.4 Chování

Ještěrky jsou během roku nejaktivnější od poloviny března do konce října, ale při příznivých klimatických podmínkách aktivují i mimo tyto měsíce. Aktivita během dne je jednovrcholová v chladnějších podmínkách a v letních měsících dvouvrcholová (Čupka a

Štefek, 2004). Vejcorodá ještěrka zední se rozmnožuje přibližně od dubna do července. Za sezónu může naklást až tři snůšky vajec, jejichž inkubace trvá 6-11 týdnů. Jedna snůška může obsahovat až 10 vajec. S každou další snůškou klesá počet vajec v ní obsažený (Moravec a Veselý, 2015).

Samci jsou silně teritoriální a dochází u nich k soubojům jejichž výsledkem jsou častá zranění hlavy a krku. Jejich domovské okrsky se nikdy nepřekrývají, na rozdíl od samic (Moravec a Veselý, 2015). Potravní preference u ještěrky zední je v ČR málo prozkoumaným aspektem jejich biologie. Dle zahraničních autorů Strijbosch et al. (1980) a Capula et al. (1993) potravní spektrum zahrnuje především bezobratlé: pavoukovce, stejnonožce, brouky, rovnokřídlé, blanokřídlé a dvoukřídlé. U populací s vysokou denzitou byl prokázán také kanibalismus mezi jedinci. Pravděpodobně jde o alternativní způsob získávání potravy, vzniklý velkou vnitrodruhovou konkurencí. Nejčastěji jsou požívání juvenilní jedinci dospělými samci (Žagar a Carretero, 2012).

2 PŮVOD A FYLOGEOGRAFICKÉ VZTAHY UVNITŘ DRUHU

Evropská teplomilná fauna byla během čtvrtohorních interglaciálů hojně rozšířená po centrální Evropě. Během Pleistocénu docházelo ke střídání dob ledových a meziledových (glaciálů a interglaciálů) (Hewitt, 1996; Sommer & Zachos, 2009). Vlivem glaciálních fází, kdy klima bylo v tomto období velmi chladné, byla fauna teplomilných druhů zatlačována do jihoevropských refugií. Spousta evropských druhů (včetně *P. muralis*) vykazuje největší genetickou diverzitu právě v místech glaciálních refugií (Hampe a Petit, 2005; Gómez a Lunt, 2006), kterými jsou především jihoevropské poloostrovy. Konkrétně se jedná o Balkánský poloostrov, Apeninský poloostrov, Pyrenejský poloostrov a Kavkazsko – Kaspický region (Hewitt, 2004). Tato teorie byla ale v posledních letech doplněna o další pleistocénní refugia v severnějších částech Evropy. Salvi et al. (2013) prokázala dlouhodobou perzistenci ještěrky zední ve Francii, severní části Itálie, na východě Alp a na středním Balkánu.

Živočišné druhy mohly kolonizovat Evropu z kteréhokoliv refugia, ale hlavním expanzním centrem byl Balkánský poloostrov. Až nástup interglaciální periody umožnil rozsáhlou expanzi druhů na sever (Hewitt, 2004). Tato situace se týkala, kromě ještěrky zední, také druhů *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) (Sommer et al., 2007), *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) (Musilová et al., 2010) a *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) (Böhme et al., 2007), které v období teplotního optima, Holocénu, kolonizovaly centrální a severní část Evropy. Tehdy byla průměrná teplota na severu Evropy až o 2,5 °C vyšší, než je dnes a druhy jako *E. orbicularis* a *Z. longissimus* se vyskytovaly mnohem severněji než v recentní době. Fosilní nálezy prokázaly perzistenci druhů ve Skandinávii (ve Švédsku a Dánsku) a Velké Británii. Po následném ochlazení tyto druhy na severu Evropy vymřely (Sommer et al., 2007; Musilová et al., 2010).

Oteplení umožnilo šíření teplomilné fauny po celé Evropě, ale díky dlouhodobé geografické separaci vlivem klimatických fluktuací docházelo k hybridizacím mezi již geneticky diferencovanými populacemi (Hewitt, 2000). Směrem z jihu na sever docházelo k postupným ztrátám alelické diverzity během kolonizace nového území. Důsledkem těchto událostí jsou populace především ze severních hranic druhových distribucí geneticky chudší, zato diferencovanější, vlivem efektu zakladatele (Hampe a Petit, 2005; Gassert et al., 2013).

Expanze temperátních druhů za severní hranice jejich rozšíření bude vlivem globálního oteplování v současné době pravděpodobně nadále pokračovat (Parmesan, 2006).

2.1 Fylogeografické vztahy mezi populacemi

Mitochondriální DNA je unikátní díky tomu, že je děděna vždy po mateřské linii. Pro studium genetické divergence druhů je oblíbeným a vhodným markerem gen pro *cyt b* (Poulakakis et al., 2003; Schulte et al., 2012; Gassert et al., 2013; Jablonski et al., 2019). Díky své konzervativní povaze umožňuje tento marker zviditelnit historické speciální události. Ještěrka zední je geneticky rozmanitý druh s významnou fylogeografickou strukturou. V současné době je známo osm až devět genetických linií. Největší genetická diverzita je na Apeninském poloostrově, kde se vyskytuje až pět linií (Giovannotti et al., 2010, Schulte, 2012; Michaelides et al., 2013).

V ostatních částech Evropy nalezneme tzv. Východofrancouzský klád (z angl. „Eastern France clade“), Západofrancouzský klád (Western France clade) a Centrální Balkánský klád (Central Balkan clade) (Schulte et al., 2012; Gassert et al., 2013; Jablonski et al., 2019). Východofrancouzský klád (Eastern France clade) byl objeven v Lucembursku, Belgii, Německu a Francii. Západofrancouzský klád je dále znám ze severu Španělska, západní Francie, Pyrenejí, francouzského souostroví Chausey a ostrova Jersey ve Velké Británii (Gassert et al., 2013). Centrální Balkánský klád je rozšířen od severního Bulharska, až po Maďarsko, Slovensko, Slovinsko, Českou republiku a severovýchodní Rakousko (Jablonski et al., 2019). Rozšíření Centrálního Balkánského kládu odpovídá rozšíření nominotypického poddruhu *P. m. muralis* (Moravec a Veselý, 2015).

2.1.1 Apeninský poloostrov

Apeninský poloostrov sloužil jako významné refugium během čtvrtohorních glaciálů a vyznačuje se vysokou genetickou diverzitou druhů na něm žijících. Vědecké výzkumy genu pro *cyt b* odhalily 5 genetických linií, dle kterých je možno rozlišit původní populace od populací introdukovaných (alochtonních).

Schulte (2012) člení linie na Benátský klád (Venetian clade) ze severovýchodní Itálie a severozápadního Chorvatska, Toskánský klád (Tuscany clade), který je rozšířen od Toskánska po severní Kampánii. Dále Jiho-alpský klád (Southern Alps clade) ze severozápadní Itálie, severu Alp a údolí řeky Inn. Marčský klád (Marche clade) známý ze

střední Itálie a západní Istriie a Římský klád (Romagna clade) ze severovýchodních Apenin. Detailní přehled podává Giovannotti et al. (2010) a Bellati et al. (2011).

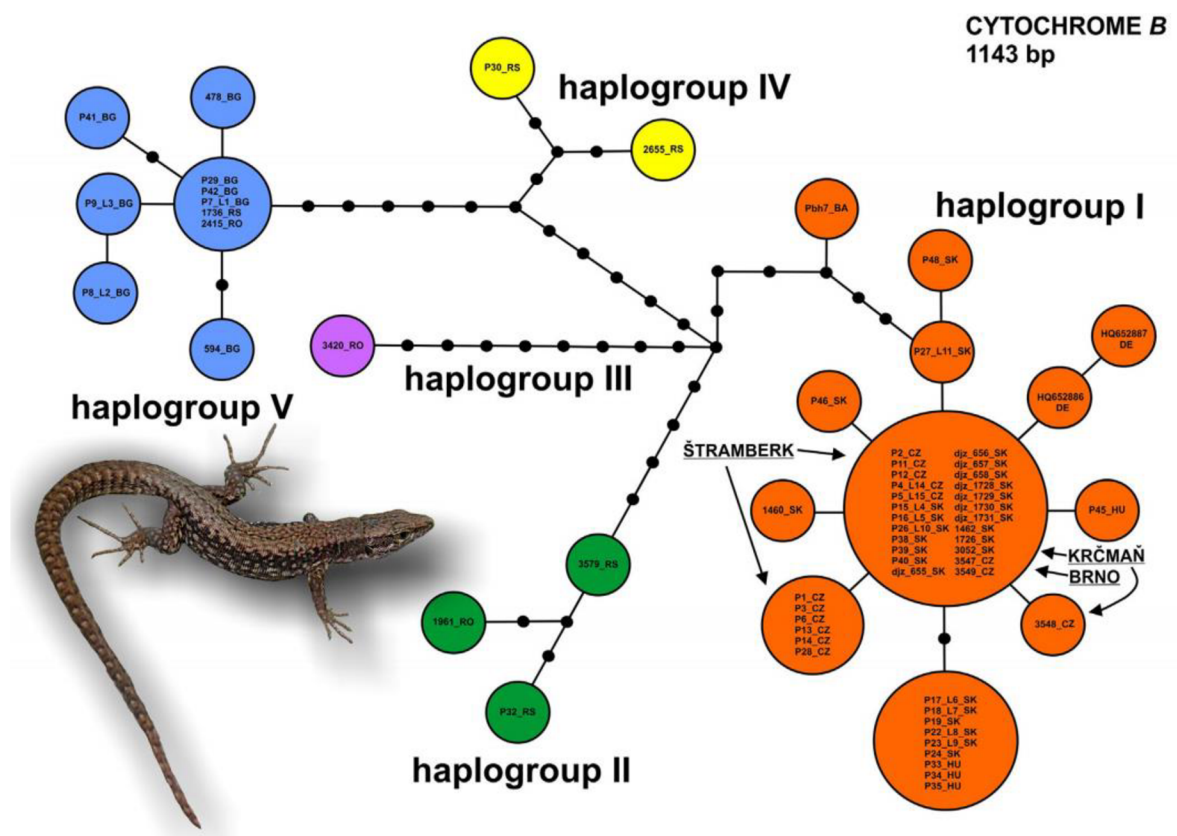
2.1.2 Evropa

Ve střední a jihovýchodní Evropě je rozšířen Centrální Balkánský klád, divergující do 5 haploskupin. Haploskupina I je rozšířena od východního Německa, přes ČR, Slovensko, Maďarsko až po severní Bosnu a Hercegovinu. Ostatní čtyři skupiny (označovány Balkánské skupiny II – V) nalezneme na Balkánském poloostrově, kde největší haplotypová diverzita je v balkánských horách – v jižních Karpatech, východních Dinaridech a v okolí pohoří Stara Planina. Haploskupina II byla objevena v Srbsku a západním Rumunsku, haploskupina III v Rumunsku poblíž Dunaje, haploskupina IV v Srbsku a haploskupina V v západním Rumunsku, východním Srbsku, a severním Bulharsku (Jablonski et al., 2019).

Fylogenetickou strukturu českých populací publikoval Jablonski et al. (2019) (viz Obrázek 4). Pomocí *cyt b* byly vzorkovány v té době známé populace v ČR, a to populace ze Štramberku (viz Obrázek 5), Strejčkova lomu (viz Obrázek 6) a Hádů (viz Obrázek 7). Výsledkem práce byla haplotypová síť, která prokázala, že populace ze Štramberku, Krčmaně a Brna přísluší k Centrálnímu Balkánskému kládu, haploskupině I. Tuto haploskupinu nalezneme také ve východním Německu (Schulte et al., 2008), na Slovensku a v severní části Bosny a Hercegoviny. Všechny tři české populace sdílí nejběžnější haplotyp v rámci haploskupiny I, rozšířený po Česku a na Slovensku. U populací z Krčmaně a Štramberku byly objeveny také unikátní haplotypy, které se lišily jedním mutačním krokem od dominantního haplotypu. Tato skutečnost vyvolává otázku, zda jsou populace ze Štramberku a Krčmaně autochtonní. Vzhledem k tomu, že české populace jsou úzce geneticky příbuzné se slovenskými (sdílí haploskupinu I), je také možné, že jejich původ je invazní a byly zde uměle zavlečeny ze Slovenska. Unikátní stavba štítků pilea u štramberské populace by mohla být výsledkem efektu hrdla lahve (bottleneck effect), pozorovaném u spousty introdukovaných druhů (Moravec a Veselý, 2015).

Na druhou stranu haplotypová podobnost a blízkost mezi českými a slovenskými populacemi podporuje také původnost českých populací. Je možné, že ještěrky kolonizovaly české lokality během teplotního optima v holocénu a projevil se u nich efekt hrdla lahve způsobený nižší genetickou diverzitou zakládající málopočetné populace. Vlivem dlouhodobé separace jsou proto geneticky unikátní.

Nicméně skutečný původ ještěrky zední na území ČR je stále nejasný, protože unikátní haplotypy objeveny na našem území nemají dostatečnou vypovídající hodnotu díky relativně malému počtu vzorků z oblasti kontinuálního výskytu. Je možné, že tyto unikátní haplotypy jsou v rámci Centrálního Balkánského kládu běžné, ale nebyly dosud odhaleny. V mé práci bylo použito větší množství vzorků s cílem přiblížit se k poznání původu ještěrek na našem území.



Obrázek 4 Haploskupiny (I-V) Centrálního Balkánského kládu. Oranžově zbarvená haploskupina I reprezentuje české ještěrky, uprostřed něhož je nejběžnější haplotyp. Unikátní haplotypy ze Štramberku a Strejčkova lomu (Krčmaň) jsou vyznačeny dlouhými šipkami (Jablonski et al., 2019).

2.2 Invazní populace a hybridizace

Na Ukrajině žijí alochtonní populace ještěrek zedních jihozápadně od oděského regionu, v blízkosti hranic s Rumunskem. Jejich příslušnost k Centrálnímu Balkánskému kládu naznačuje původ jejich introdukce z okolních zemí, které tvoří severovýchodní hranici souvislého rozšíření druhu. MtDNA odhalila původ ukrajinských populací v rámci tohoto kládu (viz Jablonski et al., 2019); ty spadají pod haploskupinu II nalezenou v Srbsku, Bulharsku a Rumunsku a haploskupinu V z Rumunska. V rámci haploskupiny II byly tři vzorky původem z města Bjala v Bulharsku. Vzhledem k tomu, že ještěrky byly nalezeny

v blízkosti přístavu Reni na řece Dunaj, je diskutováno jejich zavlečení prostřednictvím dopravních lodí z Rumunska (Oskyrko et al., 2020).

Velká Británie je jednou z dalších zemí, kde se ještěrky zední vyskytují pouze jako nepůvodní/invazivní druh. V jižní části zmiňovaného souostroví se prokázala příslušnost ještěrek k pěti známým mtDNA kládům (Toskánský, Benátský, Římský, Východofrancouzský, Západofrancouzský), z nichž většina se přirozeně vyskytuje hlavně na Apeninském poloostrově (Schulte, 2012). Nejpočetnější linií v jižní Anglii je Benátský klád, naopak nejméně zastoupenou linií je Římský klád a Východofrancouzský klád (Michaelides et al., 2013). V kontextu klimatu jednotlivých stanovišť je zajímavé, že teplomilná ještěrka původem z Itálie je tolerantní k poměrně chladnému počasí v Anglii. Taktéž překvapivou skutečností je malá početnost ještěrek původem z Východofrancouzské linie, která se nejvíce blíží klimatu britského souostroví. Schulte (2012) popsal mizivou spojitost mezi podmínkami přirozeného prostředí a aktuálního stanoviště, kde jsou ještěrky zavlečeny. Tato skutečnost činí z ještěrky zední potenciaální hrozbu jakožto euryekního invazního druhu, který může prosperovat na široké škále nepůvodních stanovišť. Problematiku invazních druhů doplňují důkazy o vnitrodruhové hybridizaci mezi jednotlivými liniemi (Yang et al., 2020; Yang et al., 2021). Ve Velké Británii bylo prokázáno až 40 % hybridních haplotypů, které jsou kombinovány ze dvou nebo více linií a představují riziko další hybridizace v blízké budoucnosti. Tito vícenásobní vnitrodruhovní hybridní mohou v budoucnu negativně ovlivnit přirozenou faunu v daném prostředí (Schulte, 2012).

3 MATERIÁL A METODY

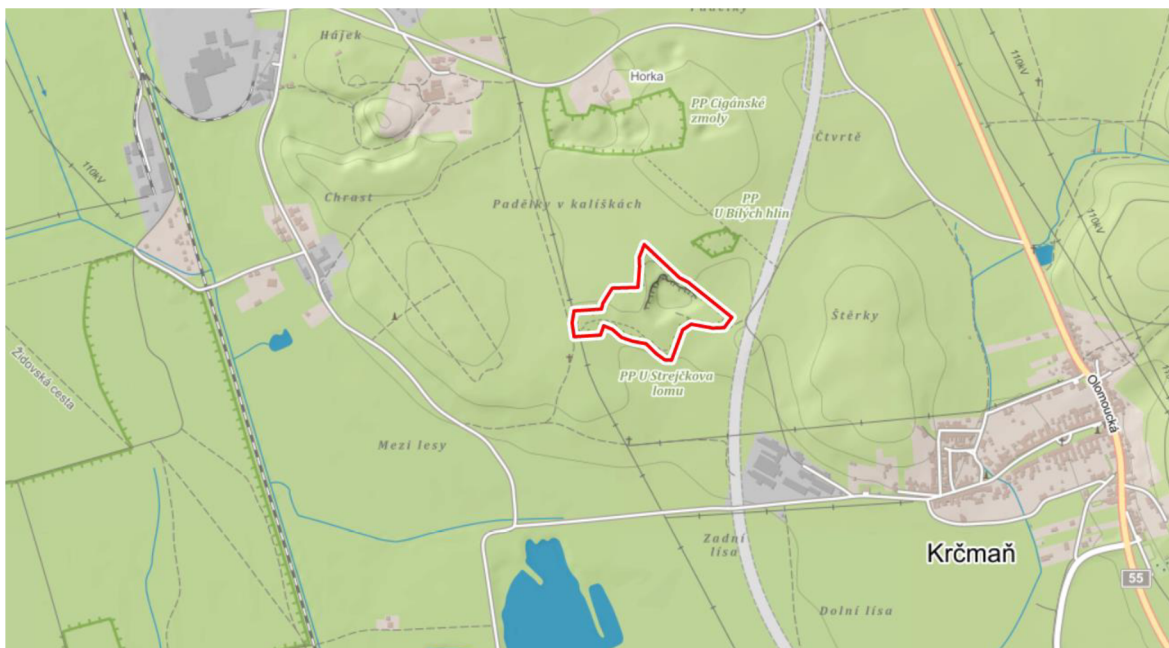
3.1 Přehled lokalit

Štramberk – město se nachází v Moravskoslezském kraji, okres Nový Jičín. Obec leží v předhůří Beskyd na svazích Bílé hory, Kotouče a Zámeckého kopce v nadmořské výšce 415 m. n. m. Ještěrka zední se ve Štramberku vyskytuje na 6 lokalitách jižního úpatí Bílé hory – v okolí Trúby, Kotouče a na dalších izolovaných lomech Nejpočetnější jsou skupiny žijící na části Horní a Dolní Kamenárka (viz Obrázek 5) (Zavadil et al., 2015). Vegetaci tvoří často xerothermní rozchodníky, sleziníky, z dřevin růže, svída, ptačí zob. Podle katalogu biotopů ČR (Chytrý et al., 2001) se jedná o štěrbinové vegetace vápnitých skal a drolin (S1.1) a pohyblivé sutě (S2). Průměrná teplota v lednu se pohybuje mezi -3 až -4 °C, v červenci mezi 17-18 °C (Quitt, 1971).



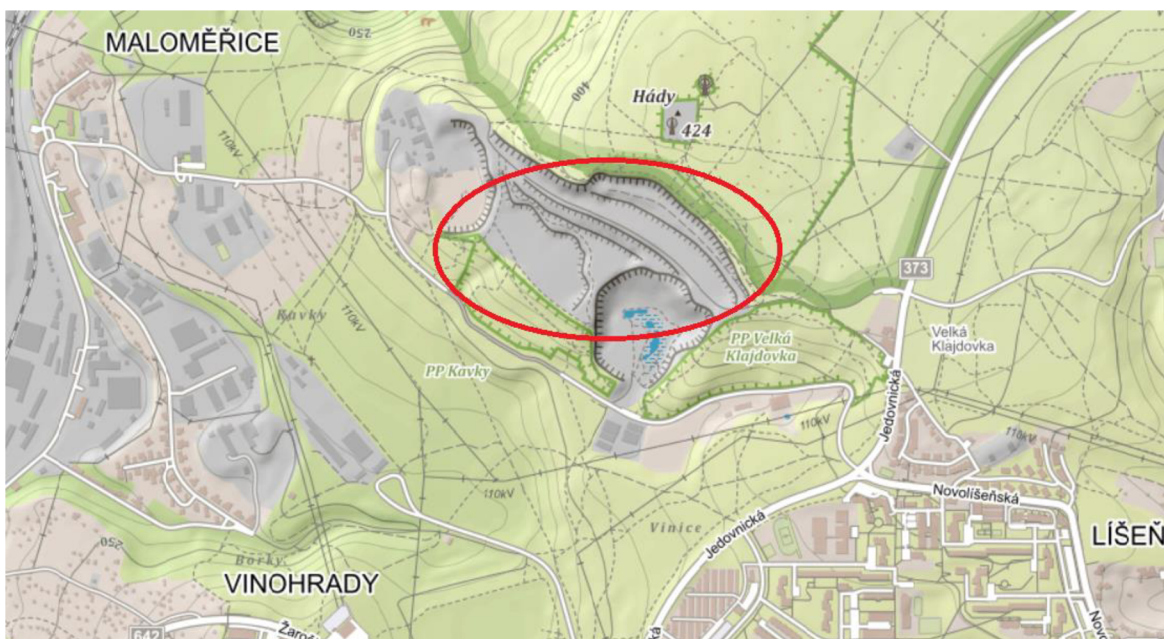
Obrázek 5 Mapa výskytu ještěrky zední na lomech Horní a Dolní Kamenárka – Štramberk (Mapy.cz)

Strejčkův lom – mezi obcemi Grygov a Krčmaň v okrese Olomouc se nachází bývalý lom na těžbu vápence (viz Obrázek 6) tvořen travnatou stepí o nadmořské výšce 200-250 m. n. m. Průměrná teplota v lednu kolísá okolo -2, -3 °C a v červenci 18 a 19 °C (Quitt, 1971). Na devonském vápencovém podloží vyrůstají společenstva *Bromion erecti*, dále je znám výskyt koniklece velkokvětého (*Pulsatilla grandis*), hvězdnice zlatovlásek (*Aster linosyris*), lnu žlutého (*Linum flavum*), vstavače trojzubého (*Orchis tridentata*) a růže galské (*Rosa gallica*).



Obrázek 6 Mapa výskytu ještěrky zední na Strejčkově lomu – Krčmaň (Mapy.cz)

Hády – jsou soubor několika vápencových lomů Moravského krasu (Drahanská vrchovina) na území jihomoravského města Brna o nadmořské výšce 423 m. n. m (viz Obrázek 7). Průměrná teplota v lednu je okolo -2, -3 °C a v červenci okolo 18 a 19 °C (Quitt, 1971). Tvoří jej Růženin lom, Etážový lom a lom Džungle. Růženin lom je evropsky významnou lokalitou, vyskytuje se zde až 50 druhů ohrožených rostlin a živočichů z nichž můžeme zmínit růži galskou (*Rosa gallica*), kosatec různobarvý (*Iris variegata*) nebo saranči modrokřídlo (*Oedipoda caerulea*) (Moravec a Tichý, 2016).



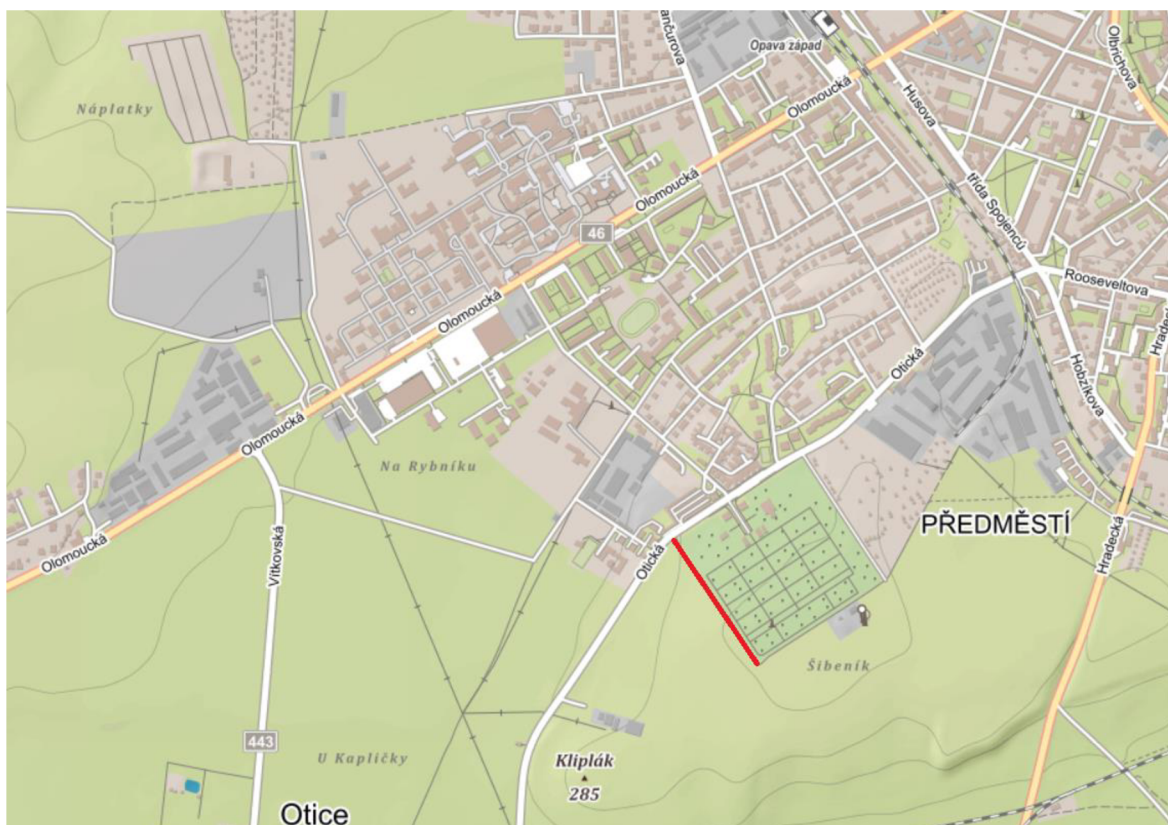
Obrázek 7 Mapa výskytu ještěrky zední na lomu Hády v Brně (Mapy.cz)

Šelenburg – je zřícenina hradu v Krmově v okrese Bruntál (viz Obrázek 8), Zlatohorská vrchovina (Západní Karpaty) ve výšce 423 m. n. m. (Vlček a Zavadil, 2019). Průměrná teplota v lednu se pohybuje mezi -3 až -4 °C, v červenci mezi 17-18 °C (Quitt, 1971).



Obrázek 8 Mapa výskytu ještěrky zední na Krmovské zřícenině hradu Šelenburg (Mapy.cz)

Opava – město se nachází v Moravskoslezském kraji, na severovýchodě České republiky na hranicích s Polskem. Biotop ještěrek se nachází na zdi městského hřbitova (viz Obrázek 9).



Obrázek 9 Mapa výskytu ještěrky zední v Opavě (Mapy.cz)

3.2 Odběr vzorků

Mezi lety 2019-2020 jsem odchytila jedince ještěrky zední (*Podarcis muralis*) na lokalitách Štramberk – PR Horní a Dolní Kamenárka a Opava – Městský hřbitov pomocí prutu vytvořeného z dlouhé větve zakončené tenkým drátkem s očkem. Ještěrce jsem toto očko opatrně navlékla na hlavu a prudce zatáhla za prut. Odchycenému jedinci jsem poté smyčku opatrně sejmula z krku, a odebrala tkáň – špičku ocasu (přibližně 2 cm) pomocí vydesinfikovaných ostrých nůžek. Tkáň jsem uložila do 1,5 µl lahvíček značky Eppendorf obsahující čistý 96% ethanol. Jednotlivé vzorky tkání jsem označila čísly s názvem lokality a případně uvedla pohlaví jedince.

Na lokalitě Opava jsem chytala ještěrky 9. 6. 2020. Vzhledem ke krotkému chování místní populace jsem ještěrky chytala do ruky, pouze jeden jedinec byl odchyten pomocí prutu M. Veselým. Ještěrky z PR Kamenárka jsem chytala v nepravidelných intervalech od dubna do září 2019-2020, dle aktuálních klimatických podmínek. Jedinci z této populace jsou extrémně plaší, navíc vzhledem k velikosti PR Kamenárka bylo chytání ještěrek obtížné.

3.3 Molekulární metody

3.3.1 Izolace DNA

Pro izolaci DNA jsem použila DNA Isolation Kit (Geneaid Biotech Ltd., Taiwan) se kterým jsem zizolovala nově získané vzorky ze Slovenska (S1-S2, S21-S26), Maďarska (S3-S20), Strejčkova lomu (SL1-SL18, SL10-SL12), Štramberku (ST1-ST3, ŠT01-ŠT08), Krnova (KR01, KR02) a Opavy (OP01-OP15) Postupovala jsem dle přiloženého protokolu. Odpovídající část tkáně jsem odebrala z ependorfky se vzorkem fixovaném v 96% etanolu a nůžkami ji rozmělnila v ependorfce a poté nechala v termo bloku odpařit ethanol. Přidala jsem buněčný lyzát (600 µl) a proteinkinázu K (3 µl). Vzorky jsem poté promíchala ve vortexu. Tkáň jsem nechala lyzovat přes noc na 60 °C v termo bloku. Druhý den jsem vzorky znovu promíchala ve vortexu a vložila je do centrifugy, aby se vytvořil pelet ze zbytků nerozložené tkáně. Centrifugu jsem nastavila na 15 000 otáček po dobu 10 minut. Poté jsem přenesla lyzát s DNA (supernatant) do čisté 1,5 ml ependorfky a přidala 600µl izopropanolu. Promíchala jsem ve vortexu a vložila do centrifugy (15 000 otáček, 20 minut). Následně jsem vyjmula přebytečnou tekutinu a pelet s DNA promyla 600 µl 70% ethanolem. Opět jsem vzorky vložila do centrifugy (15 000 otáček, 10 minut), následně odstranila supernatant a pelet s DNA jsem nechala vysušit na vzduchu po dobu asi 10 minut. Nakonec jsem pelet hydratovala 100 µl hydratačním bufrem, promíchala ve vortexu a uložila vzorky do termo bloku na 60 °C po dobu 1 hodiny, aby se pelet s DNA rozpustil. Pro zjištění integrity DNA ve vzorcích jsem použila NanoDrop™ 1000 Spectrophotometer.

3.3.2 Polymerázová řetězová reakce

V této práci byly použity dva primery pro *cyt b* mtDNA gen, a to jmenovitě primer L14910 (5'-GAC CTG TGA TMT GAA AAC CAY CGT TGT-3') a H16064 (5'-CTT TGG TTT ACA AGA ACA ATG CTT TA-3') (Burbrink et al., 2000). Mitochondriální DNA byla amplifikována z templátové DNA v 25 µl reakci 2x PPP Master Mixu (TOP-BIO, Česká republika) v termocykleru s protokolem, kdy byla denaturovaná po dobu 7 minut při 94°C. Následovalo 40 cyklů denaturace po dobu 40 sekund při 94°C. Primer byl temperován po dobu 30 sekund na 46 °C, a prodlužován po dobu 1 minuty při 72 °C s konečným 7 minutovým prodlužováním při 72 °C.

Amplifikace probíhala v termo cyklu C1000 Touch™ Thermal Cycler (BIO RAD). Výsledný PCR produkt byl zkontrolován gelovou elektroforézou za použití fluorescenční barvičky Gel Logic 112 (Herolab).

3.3.3 Sekvenování DNA

PCR produkty byly spolu s primery zaslány k přečištění a komerčnímu Sanger sekvenování na genetických analyzátoch Applied Biosystems® 3130 nebo 3130xl do firmy SEQme s.r.o. (Česká republika). Výsledné .abi soubory jsem dále analyzovala příslušnými programy, viz dále.

3.4 Analýza dat

3.4.1 Zpracování sekvencí a tvorba haplotypových sítí

Chromatogramy sekvencí kompletního genu pro *cyt b* o délce 1 143 bp byly vizuálně kontrolovány programem Chromas verze 2.6.6. Sekvence byly editovány v programu BioEdit 7.2.5 a alignovány s referenčními sekvencemi taxonu *Podarcis muralis*, které jsem získala z databáze GenBank (dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Taxonomická příslušnost vlastních sekvencí k druhu *P. muralis* byla dále ověřena funkcí „blast search“ v databázi GenBank. Pro konstrukci haplotypových sítí byl použit program PopArt 1.7 s využitím metod Median Joining. Sekvenční variabilita byla dále analyzována v programu DnaSP 5.10 (Librado a Rozas, 2009).

4 VÝSLEDKY

4.1 Počet vzorků

Celkem jsem pro svou práci použila 66 nových vzorků tkání ze sedmi lokalit a tří střeoevropských zemí, konkrétně České republiky, Slovenska a Maďarska. Na rozsáhlé lokalitě PR Kamenárka jsem odchytila mezi lety 2019-2020 11 exemplářů. Na lokalitě Opava jsem během jednoho dne 9. června 2020 odchytila 15 jedinců. Kromě vlastních vzorků tkání jsem pro tuto práci využila další nové dosud nepublikované vzorky, které mi byly zprostředkovány mým školitelem RNDr. Milanem Veselým, Ph.D. Jedná se o vzorky tkání z ČR z lokality Strejčkův lom u obce Krčmaň (SL1-8, SL10-12), Šelenburg v Krnově (KR01, KR02), Plavecký hrad na Slovensku (S1, S2), Šášovský hrad na Slovensku (S21-S26) a Ostřihom v Maďarsku (S3-S12, S14-S20, MA01-MA03). Celkem bylo odchyceno v České republice 11 jedinců ze Štramberku (ST1-ST3; ST01-ST08), 11 z Krčmaně (SL1-8; SL10-12), dva jedinci z Krnova (KR01, KR02) a 15 z Opavy (OP01-OP15). Na Slovensku bylo odchyceno osm jedinců, dva z Plaveckého hradu (S1, S2) a šest z Šášovského hradu (S21-S26). V Maďarsku bylo odchyceno 19 jedinců z Ostřihomi (S3-S12, S14-S20, MA01-MA03) (viz Příloha III).

V práci byly dále zahrnuté publikované sekvence DNA. Ze studie Jablonski et al. (2019) se jedná se o referenční sekvence z nukleotidové databáze GenBank, „Accession Numbers (Acc. Nos.)“: PR Kamenárka Štramberk: MG851924, MG851932, MG851940, MG851947, MG851948, MG851949, MG851915, MG851916, MG851917, MG851918, MG851930. Brno: MG851976. Krčmaň: MG851974, MG851975. Slovensko: MG851919, MG851920, MG851921, MG851922, MG851923, MG851925, MG851926, MG851927, MG851928, MG851929, MG851938, MG851939, MG851941, MG851946, MG851945, MG851953, MG851954, MG851955, MG851956, MG851957, MG851958, MG851959, MG851960, MG851965, MG851966, MG851967, MG851972. Maďarsko: MG851935, MG851936, MG851937, MG851944. Bulharsko: MG851950, MG851951, MG851952, MG851931, MG851942, MG851943, MG851961, MG851962, MG851963, MG851964. Srbsko: MG851933, MG851934, MG851968, MG851971, MG851977. Rumunsko: MG851969, MG851970, MG851973. Itálie: MG851981, MG851982, MG851983. Albánie: MG851980. Bosna a Hercegovina: MG851979 a MG851978. Z prací Schulte et al. (2008) a Schulte (2012) jsem dále vybrala referenční sekvence z nukleotidové databáze GenBank původem

z Německa, Acc. Nos.: HQ652874, HQ652875, HQ652876, HQ652880, HQ652886-HQ652892, HQ652898, HQ652900, HQ652902-HQ652904, HQ652907-HQ652914, HQ652916-HQ652922, HQ652925, HQ685929, HQ652930, HQ652932. Nakonec jsem vybrala referenční sekvence recentní práce autorů Kolenda et al. (2020) z Polska, Acc. Nos.: MT027220, MT027211 a MT027218.

4.2 Analýza genu pro cytochrom *b*

Celkem jsem získala 66 kompletních sekvencí mtDNA, konkrétně kompletního genu pro *cyt b*, čtyři vzorky z lokality Opava nemohly být do dalších analýz zahrnuty pro zhoršenou čitelnost sekvencí. Do finálního datasetu jsem dále zahrnula 34 sekvencí publikovaných v pracích Schulte et al. (2008; 2012), 69 sekvencí publikovaných v práci Jablonski et al. (2019) a tři sekvence publikované Kolenda et al. (2020) (viz kapitola 4.1). Pro další analýzy jsem použila 62 vlastních sekvencí 62 jedinců a 106 referenčních sekvencí, celkem tedy 168 sekvencí mtDNA (viz Příloha III).

4.3 Haplotypová diverzita

Analýza haplotypové sítě v délce 1143 bp genu pro *cyt b* odhalila distribuci jedinců do 12 haplotypů (viz Obrázek 10-12), viz dále. Procentuální zastoupení haplotypů na jednotlivých studovaných lokalitách ukazuje Tabulka 1. Jedná se o všechny lokality z ČR, Slovenska a Maďarska. V tabulce jsou zahrnuty také referenční sekvence z daných lokalit, publikované v práci Jablonski et al. (2019). Z této práce je zahrnuto 11 sekvencí z lokality Štramberk, dvě sekvence z lokality Strejčkův lom, jedna sekvence z Brna, dále jedna sekvence z Plaveckého hradu, dvě sekvence z Šášovského hradu (Slovensko) a čtyři sekvence z Ostřihomi (Maďarsko).

Lok. Hapl.	Štramberk (n=22)	Strejčkův lom (n=13)	Brno (n=1)	Krnov (n=2)	Opava (n=11)	Slovensko Plavecký hrad (n=3)	Slovensko Šášovský hrad* (n=8)	Maďarsko Ostřihom (n=23)
H1	45,454 %	23,07 %	100 %	50 %		100 %	87,5 %	4,347 %
H2								56,521 %
H3		76,92 %						
H4	22,727 %							
H5								17,391 %
H6								13,043 %
H7								8,695 %
H8	27,272 %				9,090 %			
H9	4,545 %							
H10				50 %				
H11					81,818 %			
H12					9,090 %			
MG851965							12,5 %	

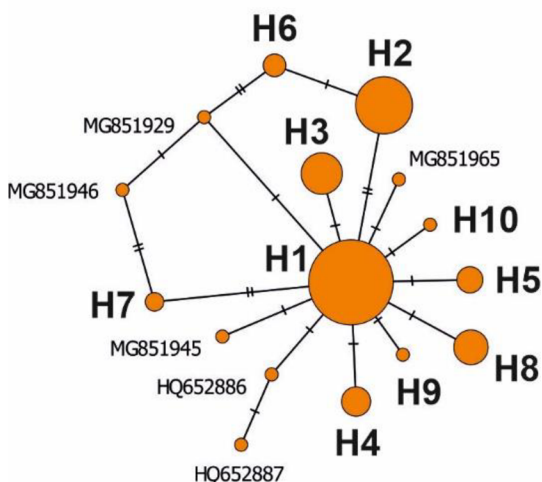
Tabulka 1 Procentuální zastoupení příslušnosti odchycených jedinců na lokalitách ve vztahu k identifikovaným haplotypům ve vzorcích ze studovaných lokalit včetně referenčních sekvencí (n= celkový počet jedinců včetně referenčních).

Většina haplotypů (H1-H10) tvořila jednu společnou haploskupinu, pojmenovanou jako „haploskupina naturální“ (viz Obrázek 10, Tabulka 1). Dominantním zde byl haplotyp H1 zahrnující 44 jedinců, z toho pět ze Štramberku, dva ze Strejčkova lomu, jeden z Krnova (ČR), šest z Šášovského hradu, dva z Plaveckého hradu (Slovensko) a jeden z Ostřihomi (Maďarsko). Dále sem spadalo pět referenčních haplotypů ze Štramberku, jeden ze Strejčkova lomu, jeden z Brna (ČR), jeden ze Strzelinu, jeden z lokality Przeworno, jeden z lokality Gęsiniec (Polsko), jeden z Kováčova, jeden z Plaveckého hradu, jeden z Šášovského hradu, osm z Ihráče, tři z Kečova, jeden z Trubárky, jeden z Bojnice a jeden z Temešské skály (Slovensko).

Haplotyp H2 zahrnoval 10 jedinců Ostřihomi (Maďarsko) a devět referenčních jedinců z Bratislavy (Slovensko). Haplotyp H3 zahrnoval devět jedinců ze Strejčkova lomu a jednoho referenčního jedince z téže lokality (ČR). Haplotyp H4 zahrnoval pět jedinců ze Štramberku (ČR). Haplotyp H5 zahrnoval tři jedince z Ostřihomi (Maďarsko) a jednoho referenčního jedince z téže lokality. Haplotyp H6 zahrnoval tři jedince z Ostřihomi (Maďarsko). Haplotyp H7 zahrnoval dva jedince z Ostřihomi (Maďarsko). Haplotyp H8 zahrnoval jednoho jedince z Opavy (ČR) a šest referenčních jedinců ze Štramberku (ČR). Haplotyp H9 zahrnoval jednoho jedince ze Štramberku (ČR). Haplotyp H10 zahrnoval jednoho jedince z Krnova (ČR). Samostatnými haplotypy náležícími do této haploskupiny

byly MG851965 z Šášovského hradu, MG851946 z Nižné Kamenice, MG851929 z Trubárky, MG851945 z Višňové (Slovensko), HQ652887 a HQ652886 z lokality Altenhein (Německo).

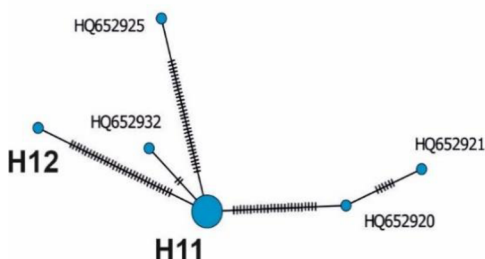
Haploskupina naturální



Obrázek 10 Haplotypová síť s pozicí kompletních sekvencí pro cytochrom b jedinců ještěrky zední (*Podarcis muralis*) analyzovaných v rámci této práce (haplotypy H1 – H10), kteří náleží do haploskupiny naturální, geograficky přirozeně se vyskytujících haplotypů v oblasti. Jedinci pochází z České republiky, Slovenska, Maďarska a doplnění jsou referenčními sekvencemi z databáze GenBank. Velikost kruhu odpovídá poměrnému zastoupení sekvencí pro určitý haplotyp. Kódy odpovídají přehledu jedinců a jejich lokalit v Tabulce 2 (viz Tabulka 2, Příloha III).

Zbylé dva haplotypy (H11-H12) tvořily společně s jinými referenčními sekvencemi samostatnou nepříbuznou haploskupinu, zde pojmenovanou jako „haploskupina invazní“ (viz Obrázek 11, Tabulka 1). Haplotyp H11 zahrnoval celkem devět jedinců z lokality Opava (ČR), jako haplotyp H12 zastupoval jeden jedinec rovněž z Opavy. Žádný z těchto haplotypů nebyl sdílen s dosud známým referenčním haplotypem z databáze GenBank. Čtyři nejbližší referenční haplotypy, které byly do haploskupiny invazní zahrnuty, pocházely z německého Loerrachu (HQ652920, HQ652921), (HQ652925) a z Aschafenburgu (HQ652932) v Německu. Zmíněné referenční sekvence mají svůj nativní původ v Itálii (viz Tabulka 2, Příloha III).

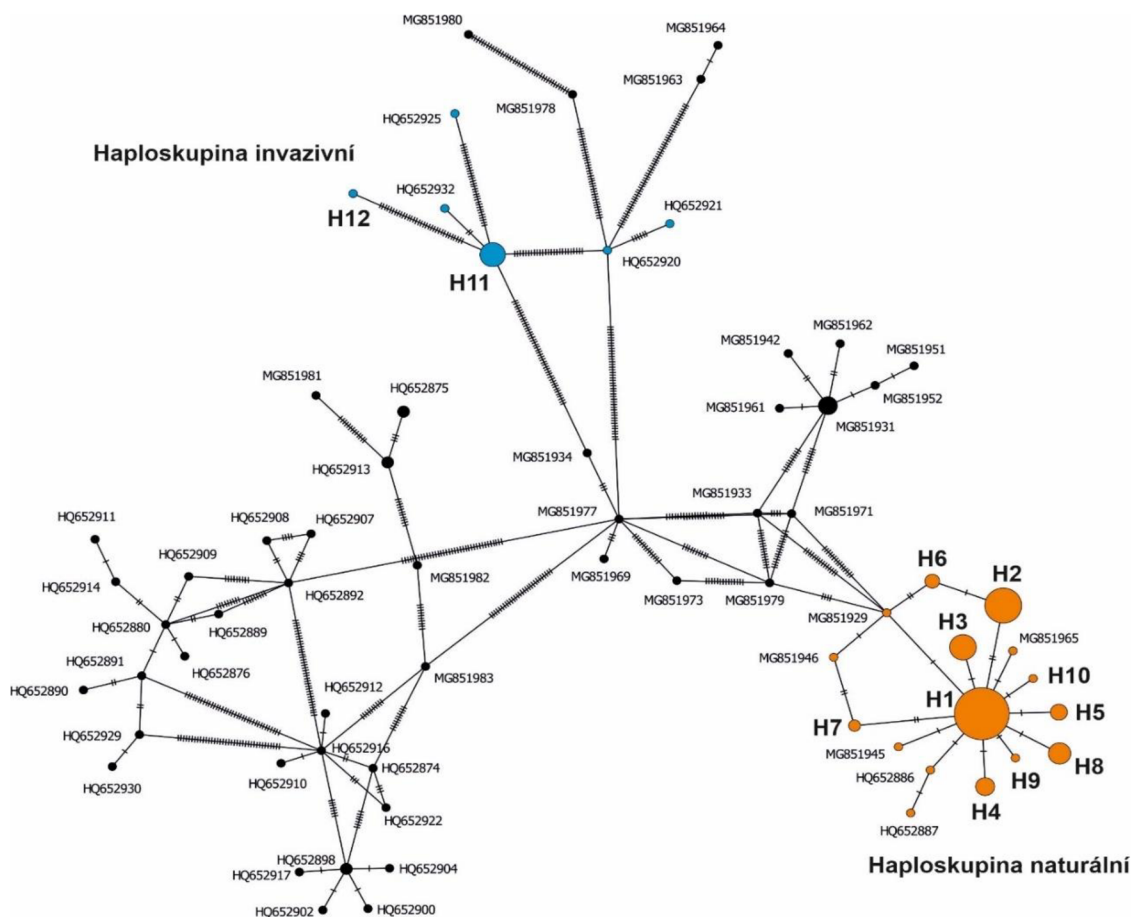
Haploskupina invazivní



Obrázek 11 Haplotypová síť s pozicí kompletních sekvencí pro cytochrom b jedinců ještěrky zední (*Podarcis muralis*) analyzovaných v rámci této práce (haplotypy H11 – H12), kteří náleží do haploskupiny invazivní, geograficky nepůvodních

haplotypů v oblasti. Jedinci pochází z jedné lokality v České republice a doplnění jsou referenčními sekvencemi z databáze GenBank. Velikost kruhu odpovídá poměrnému zastoupení sekvencí pro určitý haplotyp. Kódy odpovídají přehledu jedinců a jejich lokalit v Tabulce 2 (viz Tabulka 2, Příloha III).

Globální haplotypová síť všech vlastních sekvencí a všech zahrnutých referenčních sekvencí z 11 států Evropy (viz Obrázek 12; Tabulka 1, 2) poskytuje geografické ukotvení studovaných jedinců v evropském kontextu. Haploskupinu naturální (oranžová) a haploskupinu invazní (modrá) odděluje výrazná skupina s referenčními haplotypy z Balkánského poloostrova MG851979 (Bosna a Hercegovina), MG851931, MG851942, MG851951-2, MG851961-2 (Bulharsko), MG851969 a MG851973 (Rumunsko), a MG851933-4, MG851971, MG851977 (Srbsko). Poblíž haploskupiny invazní se nacházely haplotypy MG851980 z Albánie, MG851978 z Bosny a Hercegoviny, MG851963-4 z Bulharska a HQ652920-1 Německa (původem z Itálie). Nalevo od balkánského kládu se dále nacházela velká skupina 28 výhradně referenčních haplotypů z Německa (původem z Itálie a východní Francie).



Obrázek 12 Haplotypová síť s pozicí všech kompletních sekvencí pro cytochrom b jedinců ještěrky zední (*Podarcis muralis*) analyzovaných v rámci této práce (haplotypy H1 – H12). Studovaná haploskupina naturální (oranžová) a haploskupina invazní (modrá) je zde zasazena do kontextu sekvencí jedinců z různých oblastí Evropy. Jedinci z této práce pochází z České republiky, Slovenska, Maďarska a doplnění jsou referenčními sekvencemi z databáze GenBank. Velikost kruhu odpovídá poměrnému zastoupení sekvencí pro určitý haplotyp. Kódy odpovídají přehledu jedinců a jejich lokalit v Tabulce 2 (viz Příloha III).

5 DISKUZE

5.1 Biogeografie ještěrky zední na severním okraji rozšíření střední Evropy

Na území střední Evropy došlo v posledních letech k nárůstu počtu populací ještěrek zedních (Jablonski et al., 2019; Vlček a Zavadil, 2019; Kolenda et al., 2020; Oskyrko et al., 2020). V České republice byly dosud známy čtyři geograficky oddělené populace. Nejdéle známá populace ze Štramberku (PR Kamenárka, viz Obrázek 5, 13) je jediná, u níž byla podpořena již dřívějšími pracemi hypotéza autochtonnosti (Moravec a Veselý, 2015; Zavadil, 2015; Jablonski et al., 2019). Dále je známa populace ze Strejčkova lomu u obce Krčmaň (viz Obrázek 6, 14) (Mačát a Veselý, 2009) a populace z lomu Hády (viz Obrázek 7, 15) v jihomoravském Brně (Jablonski et al., 2019). Recentně byl v regionu střední Evropy dále prokázán výskyt ještěrek na zřícenině hradu Šelenburg v Krnově (viz Obrázek 8, 16) (Vlček a Zavadil, 2019), na třech lokalitách v Polsku (Wirga a Majtyka, 2013; Kolenda et al., 2020) a dále například na Ukrajině (Oskyrko et al., 2020). Příčina rozrůstajících se populací je zatím neznámá. Vzhledem k schopnosti ještěrek obývat široké spektrum stanovišť připadají ve všech zmíněných lokalitách (včetně nových) vedle kryptického přirozeného šíření druhu v úvahu mnohačetné introdukce, jež jsou v Evropě běžnou záležitostí (Schulte et al., 2012; Michaelides et al., 2013; Michaelides et al., 2015; Santos et al., 2019), viz dále. Krnovská populace ještěrek zedních je považována za alochtonní, vzhledem k recentnímu výskytu ještěrek na této lokalitě, ačkoliv do současnosti nebyla geneticky blíže studována (Vlček a Zavadil, 2019), viz dále. Polské lokality Przeworno, Strzelin a Gięsniec byly v minulosti pravidelně navštěvovány místními herpetology. Populace ještěrek zedních byly objeveny ale až v posledním desetiletí. Díky tomuto zjištění se Kolenda et al. (2020) přiklání k hypotéze invazního původu ještěrek na území Polska. Další vysvětlení může být introdukce českých lokalit v posledních letech, které jsou od polských populací vzdáleny okolo 100 km.

V tomto kontextu jsou opavské ještěrky zední (viz Obrázek 9, 17) obývající zed' městského hřbitova nejnověji objevenou populací pro Českou republiku, podporující recentní trend šíření druhu (ať přirozeně, či introdukcí). Předchozím ojedinělým záznamem v oblasti byl nález ještěrek zedních v žaludku káně lesní (*Buteo buteo*) v Miloticích nad Opavou (Randík, 1957), který spíše není relevantní k současnému nálezu vzhledem k velikosti domovského okrsku káněte. Není tedy zcela průkazně doloženo, že ještěrky byly

predovány v Opavě či přilehlém okolí. Před rokem prvního pozorování této populace (2020) nebyl tento druh ve městě Opava pozorován. Osobně pocházím z města Opava a mnoho let jsem bydlela v blízkosti lokality městský hřbitov. Tato lokalita byla častým místem mých terénních pochůzek od raného dětství až do roku 2012, dokdy jsem lokalitu navštěvovala. Je proto pravděpodobné, že založení této populace je záležitost posledního desetiletí, tak jako u populací z Polska (Kolenda et al., 2020) a Krnova (Vlček a Zavadil, 2019), viz dále. Navíc opavské ještěrky byly zbarveny šedě až hnědě (viz Obrázek 18), některé s černými tečkami a fleky, které kontrastovaly ze zelenými a žlutými plochami na dorzální straně těla (viz Obrázek 19, Obrázek 20, Obrázek 1). Taktéž někteří jedinci měli zřetelné černé skvrny na dorzální straně hlavy. Takovéto zbarvení je z pohledu kontextu střední Evropy spíše typické pro exotičtější poddruhy z jižní části Evropy (Deichsel et al., 2015, Veselý in verb).

5.2 Zastoupení jednotlivých haplotypů na českých lokalitách

V rámci haploskupiny naturální, která je homologní s dříve publikovaným Centrálním Balkánským kládem autorů Jablonski et al. (2019), se vyskytoval dominantní haplotyp H1 u jedinců ze Štramberku, Strejčkova lomu, Brna a Krnova, dále u jedinců z 10 lokalit ze Slovenska (Jablonski et al., 2019), 3 lokalit z Polska (Kolenda et al., 2020) a také u jednoho nově vzorkovaného jedince z Maďarska. Haplotyp H8 již dříve známý výhradně ve štramberské populaci, který byl vzdálen od běžného haplotypu jeden mutační krok, sdílel nově jeden jedinec z Opavy. V této práci byly detekovány dva dosud neznámé štramberské unikátní haplotypy, H9 vyskytující se u jednoho nově vzorkovaného jedince a H4 u pěti nově vzorkovaných jedinců. Oba byly vzdáleny 1 mutační krok od dominantního haplotypu. Dříve unikátní haplotyp (Jablonski et al., 2019) ze Strejčkova lomu, zde pojmenován H3, byl detekován u devíti dalších nově vzorkovaných jedinců z dané lokality.

Ve světle těchto skutečností stále vyvstává otázka, zda jsou populace ze Štramberku a Krčmaně původními druhy na našem území. České populace (vyjma 10 jedinců z Opavy) jsou úzce geneticky příbuzné s populacemi z kontinuálního rozšíření druhu napříč Slovenskem a v Maďarsku (Jablonski et al., 2019), což naznačuje, že by mohlo jít o přirozenou kolonizaci populací ze Slovenska, které v minulosti kolonizovaly Štramberk a Strejčkův lom. Tato hypotéza byla dříve podpořena doklady o unikátní stavbě štítků pilea (Veselý a Urban, 2006; Veselý et al., 2007; Moravec a Veselý, 2015) u štramberské populace, jež by mohla být vysvětlením pro genetický bottleneck (efekt hrdla lahve) zakládající málopočetné populace. Nicméně ve štramberské populaci byly detekovány dva

nové unikátní haplotypy (H4, H9), jež rozšiřují dosavadní znalosti o genetické diverzitě studované populace. Haplotyp H9 byl prokázán pouze u jednoho jedince, tudíž nemá dostatečnou vypovídací hodnotu, naopak haplotyp H4 sdílí pět nově vzorkovaných jedinců. Vzhledem ke zvyšující se haplotypové diverzitě je nyní pravděpodobnější, že ještěrky zední ze Štramberku jsou glaciálními relikty z holocénu, tj. období teplotního optima (Hewitt, 2004), což bylo zdokumentováno u dalších druhů plazů, např. *Lacerta viridis* (Böhme, 2006) nebo *Zamenis longissimus* (Musilová, 2010). Dále, dříve známý unikátní haplotyp ze Štramberku byl nově objeven u jednoho jedince v Opavě (zde nazýván jako H8). Jedná se s největší pravděpodobností o introdukovaného jedince vzhledem k recentnímu výskytu ještěrek na této lokalitě a původu ostatních jedinců, viz dále.

Co se týče populace ze Strejčkova lomu mezi obcemi Grygov a Krčmaň, aktuálně jsou tři jedinci součástí haplotypu H1, včetně jednoho referenčního (Jablonski et al., 2019). Dříve objevený unikátní haplotyp v práci Jablonski et al. (2019), zde pojmenován jako H3 byl obohacen o devět nově získaných jedinců. Pouze dva dosud známé haplotypy z této lokality naznačují spíše nepůvodní výskyt ještěrek zedních. Vzhledem k nyní většímu počtu analyzovaných vzorků se zjistilo, že haplotyp H3 je v populaci hojněji zastoupen, než bylo dosud známo. Tyto výsledky tedy vedou k hypotéze, že lokalita byla v minulosti kolonizována nízkým počtem jedinců, pravděpodobně dvěma samicemi, což by nahrávalo hypotéze poměrně recentní introdukce. Tato hypotéza má také podporu v historických záznamech, neboť lom byl pravidelně navštěvován zoology dávno předtím, než zde byla v roce 2009 objevena jedna samice ještěrky zední. Tato lokalita byla již v 60. letech minulého století označena za MZCHÚ díky xerothermním společenstvům (Dolníček et al., 2008) a probíhá zde pravidelný monitoring pracovníky AOPK (Mačát a Veselý, 2009).

Krnovská populace s pouze dvěma odchycenými jedinci vykazovala dva haplotypy. Jeden jedinec sdílel dominantní haplotyp haploskupiny naturální, hojně rozšířen po čtyřech českých lokalitách a na Slovensku (Jablonski et al., 2019). U druhého jedince byl objeven nový unikátní haplotyp, lišící se jedním mutačním krokem od výše uvedeného dominantního haplotypu. Vzhledem k nízkému počtu vzorků nelze nyní věrohodně původ ještěrek na lokalitě testovat. Vzhledem k poměrně nedávnému nálezu ještěrek na tomto území je pravděpodobné, že mohlo dojít k recentní introdukci ještěrek z nejbližších lokalit – Štramberk, Strejčkův lom nebo také z Polska (Kolenda et al., 2020), viz dále. Výskyt ještěrek na tomto území je totiž znám až od roku 2019. Hypotézu podporuje skutečnost, že lokalita Šelenburg byla v minulosti pravidelně kontrolována členem České Herpetologické

Společnosti a expertem na místní faunu F. Šiffnerem, který výskyt ještěrek na území Krnova do roku 2014 nepotvrdil (Vlček a Zavadil, 2019). Na druhou stranu, objevení unikátního haplotypu by mohlo být důkazem přirozené kolonizace daného území. V úvahu přichází také možnost, že unikátní haplotyp pochází z doposud neznámé zdrojové populace nebo například z nejbližších polských lokalit Strzelin a Przeworno (Kolenda et al., 2020). Tyto populace jsou známy z posledního desetiletí (Wirga a Majtyka, 2013) a ačkoliv dosud známé vzorky spadají do nejběžnějšího haplotypu, taktéž byly nedostatečně vzorkovány. Početnější vzorkování krnovské populace v budoucnu by mohlo pomoci objasnit genetickou variabilitu dané populace a přiblížit její původ.

Haplotypová příslušnost polských ještěrek k nejběžnějšímu haplotypu v rámci haploskupiny naturální naznačuje, že by polské ještěrky mohly být glaciálními relikty z období teplotního optima, holocénu (Joger et al., 2010). Taková původnost byla v minulosti zdokumentovaná u mnoha druhů, např. *Zamenis longissimus* (Musilová et al., 2010) a *Lacerta viridis* (Böhme et al., 2007), *Emys orbicularis* (Sommer et al., 2007) a taktéž u *P. muralis* (Michaelides et al., 2015a). Dále, u polských ještěrek se vyskytují anomálie štítků pilea (Kolenda et al., 2020), jež byly zdokumentovány u populace ze Štramberku. Na druhou stranu, poměrně krátkodobě známý výskyt polských populací naznačuje přirozené šíření z nejbližších lokalit kontinuálního rozšíření ještěrek zedních v Evropě. Pravděpodobně došlo k introdukci populací pocházející ze Slovenska, nebo jiných, dosud neznámých zdrojových lokalit. Zavlečení ještěrek z České republiky je nepravděpodobným jevem vzhledem ke značnému polymorfismu ve zbarvení jedinců objevených v Polsku (Kolenda et al., 2020). V českých populacích tyto barevné varianty nevyskytují (Moravec a Veselý, 2015).

Nově objevená populace v Opavě sdílí haplotypy, které dosud nebyly na území České republiky detekovány. Jedná se o devět jedinců (H11) a jednoho jedince (H12), kteří se již zbarvením vymykají rozpětí barevné variability známé ze střeoevropských populací a připomínají spíše jedince poddruhu *P. m. maculiventris*. Uvedené haplotypy opravdu kladují s haplotypy typickými pro poddruh *P. m. maculiventris*, který se přirozeně vyskytuje v severní Itálii, jižním Švýcarsku, západním Slovinsku a severozápadním Chorvatsku (Uetz, 2014). Není proto překvapením, že nejpodobnější vzorek (především haplotypu H11) pochází z německého Aschafenburgu, kde byly tyto ještěrky (z tzv. Venetian clade) taktéž introdukovány v nedávné minulosti (Schulte, 2012; Schulte et al., 2012). Ve světle těchto informací připadají v úvahu tři možná vysvětlení výskytu ještěrek

v Opavě: a) záměrná introdukce z Německa, b) záměrná introdukce z míst původního areálu poddruhu *P. m. maculiventris*, c) neúmyslné zavlečení prostřednictvím místních zahrádkářů s nakoupenými rostlinami, naproti západní zdi městského hřbitova Opava se nachází zahrádkářská kolonie, jež je vzdálená asi 700 m od místa výskytu ještěrek. Je tedy možné že ještěrky mohly být zavlečeny do Opavy spolu se stromy, keři nebo bylinami, importovanými do České republiky a poté zakoupenými místními zahrádkáři. Výsledky také prokázaly příslušnost jednoho jedince z Opavy k haplotypu H8 ze Štramberku. Vzhledem k tomu, že haplotyp H8 nebyl doposud detekován na žádné jiné lokalitě než na Štramberku, jde zde pravděpodobně o introdukci ještěrky ze štramberského krasu na území Opavy. Proto se z výše uvedených vysvětlení výskytu *P. muralis* v Opavě jeví jako nejpravděpodobnější hypotéza záměrné introdukce, neboť není těžké si představit, že „laickému“ vysazovateli bez bližších znalostí populační genetiky bude jedno, odkud ještěrky přiveze. Je možné, že část výsadku pocházela ze Štramberku a později „pachatel“ posílil populaci o ještěrky exotičtějšího původu. Každopádně tato populace představuje na území ČR riziko hybridizace mezi liniemi a riziko zavlečení „italských“ linií například na Štramberk nebo na Strejčkův lom.

6 ZÁVĚR

Analýzou mitochondriálního genu pro cytochrom *b* byla zjištěna příslušnost zkoumaných ještěrek ke dvěma haplotypovým skupinám. K dominantní skupině nazývané naturální patřily ještěrky ze všech lokalit v České republice (ačkoliv jen jedna z lokality Opava), Polska, Slovenska a Maďarska. Zde byly současně dva unikátní haplotypy na lokalitě Štramberk a jeden v Krnově, lišící se jedním mutačním krokem od dominantního haplotypu. Opavská populace spadala převážně do divergované haploskupiny, která byla nazvána invazní. Příbuznost ještěrek této haploskupiny se severoitalskými populacemi a těmi považovanými za introdukované v Německu otevírá hypotézu introdukce na území České republiky. Dle těchto informací lze shledat opavskou populaci jako potenciálně introdukovanou, jež byla založena ještěrkami různého původu. U štramberské populace je díky objevení dvou nových unikátních haplotypů podpořena hypotéza o autochtonním původu ještěrek v tomto lomu, zatímco populace ze Strejčkova lomu vykazuje nízkou genetickou variabilitu a pravděpodobně nepatří mezi původní populace na našem území. Krnovská populace je s českými a slovenskými populacemi sice úzce geneticky příbuzná (mtDNA), avšak až recentní objev této populace naznačuje spíše alochtonní původ introdukcí z neblížších lokalit. Detailnější vzorkování krnovské lokality by mohlo objasnit původ a genetickou variabilitu dané populace. Výzkum na českých lokalitách bude nadále probíhat.

7 SEZNAM LITERATURY

Allan, G. M., Prelypchan, C. J., Gregory, P. T. (2006): Population profile of an introduced species, the common wall lizard (*Podarcis muralis*), on Vancouver Island, Canada. Canadian Journal of Zoology 84: 51-57.

Bellati, A., Pellitteri-Rosa, D., Sacchi, R., Nistri, A., Galimberti, A., Casiraghi, M., Fasola, M., Galeotti, P. (2011): Molecular survey of morphological subspecies reveals new mitochondrial lineages in *Podarcis muralis* (Squamata: Lacertidae) from the Tuscan Archipelago (Italy). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 49: 240-250.

Böhme, M.U, Fritz, U., Kotenko, T., Gžukič, G., Ljubisavljevič, K., Tzanov, N., Berendonk, T.U. (2007): Phylogeography and cryptic variation within the *Lacerta viridis* complex (Lacertidae, Reptilia). Zoologica scripta, 36: 119-131.

Burbrink, F. T., Lawson, R., Slowinski, J. B. (2000): Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic north American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. Evolution 54: 2107-2118.

Capula, M., Luiselli, L., Rugiero, L. (1993): Comparative ecology in sympatric *Podarcis muralis* and *P. sicula* (Reptilia: Lacertidae) from the historical centre of Rome: What about competition and niche segregation in an urban habitat? Italian Journal of Zoology 60: 287-291.

Capula M., Corti, C. (2010): Genetic variability in mainland and insular populations of *Podarcis muralis* (Reptilia: Lacertidae). Bonn zoological Bulletin 57: 189-196.

Čupka, R., Štefek, J. (2004): Čaosovo-priestorový aspekt *Podarcis muralis* na území Banskej Štiavnice. Naturae tutela, Liptovský Mikuláš 8: 83-98.

Deichsel, G., Schulte, U., Beninde, J. (2015): Phenotypes of Hybrids of Alien and Native Common Wall Lizards *Podarcis muralis* from Mannheim, Germany. *Lacertidae* 20(7): 144-159.

Dolníček, Z., Zapletal, J., Lehotský, T., Zimák, J. (2008): Geologická exkurze po Olomoucku. Katedra Geologie PřF UP Olomouc. Olomouc.

Gaisler, J., Zima, J. (2018): Zoologie obratlovců. Praha Academia, 693pp. ISBN: 978-80-200-2702-3.

Gassert, F., Schulte, U., Husemann, M. (2013): From southern refugia to the northern range margin: genetic population structure of the common wall lizard, *Podarcis muralis*. *Journal of Biogeography* 40: 1475-1489.

Giovannotti, M., Nisi-Cerioni, P., Caputo, V. (2010): Mitochondrial DNA sequence analysis reveals multiple Pleistocene glacial refugia for *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) in the Italian Peninsula, *Italian Journal of Zoology* 77(3): 277-288.

Gómez, A., Lunt, D.H. (2007): Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: Weiss, Ferrand, N. (ed.): *Phylogeography of southern European refugia*. Springer, Dordrecht, pp. 155-188.

Hampe, A., Petit, R.J. (2005): Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467.

Hedeen, S. E. (1984): The establishment of *Podarcis muralis* in Cincinnati, Ohio. *Herpetological Review* 15: 70-71.

Hewitt, G. M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.

Hewitt, G.M. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.

Hewitt, G.M. (2004): Genetic consequences of climatic oscillations in the quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359(1442):183-195.

Chobot, K., Němec, M. (2017): Příroda – Červený seznam ohrožených druhů České republiky, Obratlovci. *AOPK ČR, Praha* 34: 8-35. ISBN: 978-80-88076-46-9.

Chytrý, M., Kučera, T., Kočí, M. (2001): Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 304pp.

Jablonski, D., Gvoždík, V., Choleva, L., Jandzik, D., Moravec, J., Mačát, Z., Veselý, M. (2019): Tracing the maternal origin of the common wall lizard (*Podarcis muralis*) on the northern range margin in Central Europe. *Mitochondrion* 46: 149-157.

Joger, U., Fritz, U., Guicking, D., Kalyabina-Hauf, S., Nagy, Z.T., Wink, M. (2010): Relict populations and endemic clades in Palearctic reptiles: evolutionary history and implications for conservation. In: Habel, J.C., Assmann, T. (ed.): *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. Springer-Verlag Heidelberg pp. 119-143.

Kolenda, K., Skawinski, T., Majtyka, T., Majtyka, M., Kusmierek, N., Starzecka, A., Jablonski, D. (2020): Biology and origin of isolated north-easternmost populations of the common wall lizard, *Podarcis muralis*. *Amphibia-Reptilia* 41: 429-443.

Lác, J. (1968): Plazy – Reptilia. In: Oliva, O., Hrabě, S., Lác, J. (ed.): *Stavovce Slovenska*. 1. Ryby, obojživelníky a plazy. SAV, Bratislava, 389 pp.

Librado, P., Rozas, J. (2009): DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.

Mačát, Z., Veselý, M. (2009): Nové nálezy vzácných plazů v České republice. *Herpetologické Informace* 8: 10-11.

Michaelides, S., While, G. M., Bell, C., Uller, T. (2013): Human introduction create opportunities for intra-specific hybridization in an alien lizard. *Biological Invasions* 15(5): 1101-1112.

Michaelides, S.N., Cornish, N., Griffiths, R., Groombridge, J., Zajac, N., Walters, G.J., Aubret, F., While, G.M., Uller, T. (2015a): Phylogeography and conservation genetics of the common wall lizard, *Podarcis muralis*, on islands at its northern range. *Plos One* 10: e0117113.

Michaelides, S., While, G. M., Zajac, N., Uller, T. (2015): Widespread primary, but geographically restricted secondary, human introductions of wall lizards, *Podarcis muralis*. *Molecular Ecology* 24(11): 2702-2714.

Motyčková, K., Šír, J. (2015): Foto – U Strejčkova lomu. In: Fotoarchiv České geologické služby [online]. Praha, Česká geologická služba. Navštíveno dne: 5. 7. 2021. Dostupné z: <http://www.geology.cz/foto/2363>.

Moravec, J. (2015a): Čeleď *Lacertidae* – ještěrkovití. In: Moravec, J. (ed.): Fauna ČR – Plazi / Reptilia. – Academia, Praha, pp. 115-117.

Moravec, J. (2015b): Rod *Podarcis* Wagler, 1830 – ještěrka. In: Moravec, J. (ed.): Fauna ČR – Plazi / Reptilia. – Academia, Praha, pp. 178-179.

Moravec, J., Veselý, M. (2015): *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) – ještěrka zední. In: Moravec, J. (ed.): Fauna ČR – Plazi / Reptilia. – Academia, Praha, pp. 180-200.

Moravec, J., Berc, M., Brejcha, J., Fric, Z. F., Gvoždík, V., Ivanov, M., Jeřábková, L., Jirků, M., Kotlík, P., Musilová, R., Široký, P., Veselý, M., Zavadil, V. (2015): Plazi-Reptilia. Fauna ČR. Academia, Praha, 532 pp.

Moravec, J., Tichý, L. (2015): Hádecké lomy – 15 let záchrany. *Ochrana přírody* 6: 13-17.

Musilová, R., Zavadil, V., Marková, S., Kotlík, P., (2010): Relics of the Europe's warm past:

phylogeography of the Aesculapian snake. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 1245-1252.

Oskyrko, O., Laakkonen, H., Silva-Rocha, I., Jablonski, D., Marushchak, O., Uller, T., Carretero, M. A. (2020): The possible origin of the common wall lizard, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) in Ukraine. *Herpetozoa* 33: 87-93.

Pamrová, S. (2010): Ontogenetické změny folidózy u ještěrky zední. Bakalářská práce. Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého, Olomouc.

Parnesan, C. (2006): Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.

Poulakakis, N., Lymberakis, P., Antoniou, A., Chalkia, D., Zouros, E., Mylonas, M., Valakos, E. (2003): Molecular phylogeny and biogeography of the wall-lizard *Podarcis erhardii* (Squamata: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 38–46.

Quitt, E. (1971): Mapa klimatických oblastí ČSSR. – Geografický ústav ČSAV Brno, Kartografie, Praha, 73 pp.

Randík, A. (1957): Príspevok k výskytu a ochrane jašterice múrovej (*Lacerta muralis* Laur.) na Slovensku. – *Ochrana prírody*, Bratislava 12: 208-210.

Salvi, D., Harris, D. J., Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Pinho, C. (2013): Persistence across Pleistocene ice ages in Mediterranean and extra-Mediterranean refugia: phylogeographic insights from the common wall lizard. *BMC Evolutionary Biology* 13:147.

Santos, J. L., Žagar, A., Drašler, K., Rato, C., Ayres, C., Harris, D. J., Carretero, M. A., Salvi, D. (2019): Phylogeographic evidence for multiple long-distance introductions of the common wall lizard associated with human trade and transport. *Amphibia-Reptilia* 40: 121-127.

Schulte, U., Thiesmeier, B.U., Mayer, W.E., Schweiger, S.I. (2008): Allochthone Vorkommen der Mauereidechse (*Podarcis muralis*) in Deutschland. Zeitschrift für Feldherpetologie 15:138-56.

Schulte, U., Hochkirch, A., Lötters, S., Rödder, D., Schweiger, S., Weimann, T. & M. Veith (2012): Cryptic niche conservatism among evolutionary lineages of an invasive lizard. Global Ecology and Biogeography 21: 198-211.

Schulte, U. (2012): Origin, climate niche, population genetics and intraspecific hybridization of introduced wall lizard populations in Central Europe. Dissertation. Universität Trier.

Sommer, R.S., Persson, A., Wieseke, N., Fritz, U. (2007): Holocene recolonization and extinction of the pond turtle, *Emys orbicularis* (L., 1758), in Europe Quaternary Science Reviews 26: 3099-3107.

Sommer, R.S., Zachos, F.E. (2009): Fossil evidence and phylogeography of temperate species: 'glacial refugia' and post-glacial recolonization. Journal of Biogeography 36: 2013-2020.

Speybroeck, J., Beukema, W., Dufresnes, Ch., Fritz, U., Jablonski, D., Lymberakis, D., Martínez-Solano, I., Razzetti, E., Vamberger, M., Vences, M., Vörös, J., Crocher, P. A. (2020): Species list of the European herpetofauna – 2020 update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica. Amphibia-Reptilia 41: 139-189.

Strijbosch, H., Bonnemayer, J.J.A.M., Dietvorst, P.J.M. (1980): The Northernmost population of *Podarcis muralis* (Lacertilia, Lacertidae). Amphibia-Reptilia 1: 161-172.

Šafář, J. a kol. (2003): Olomoucko. In: Mackovčín P., Sedláček M. (ed.): Chráněná území ČR, Svazek VI. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha, 148 pp.

Uetz, P. (2014): *Podarcis muralis*. The reptile database [online]. Navštíveno dne 20. 7. 2021. Dostupné z: <https://reptile->

database.reptarium.cz/species?genus=Podarcis&species=muralis&search_param=%28%28reference%3D%27ann+mag+nat+hist%27%29%29.

Urban, P., Kopecký, O., Veselý, M. (2006): Početnost populace ještěrky zední ve Štramberku. Navštíveno dne 20. 6. 2021. Dostupné z: <http://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/pocetnost-populace-jesterky-zedni-ve-stramberku.pdf>.

Veselý, M., Pamřoková, S., Pavlík, P. (2009): Traumatické změny folidózy u ještěrky zední (*Podarcis muralis*). Herpetologické informace 8(1): 12-13.

Veselý, M., Urban., P. (2006): Nové poznatky o populaci ještěrky zední *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) na Štramberku, Herpetologické informace 5: 11-13.

Veselý, M., Urban., P., Moravec, J. (2007): Poznámky k morfologii ještěrky zední (*Podarcis muralis*) ze Štramberku, Herpetologické informace 6: 11-12.

Vlček, P., Zavadil, V., (2019): Recently documented occurrence of the Common Wall Lizard (*Podarcis muralis*) in the Czech part of Silesia. Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales 68: 249-255.

Wirga, M., Majtyka, T. (2013): Records of the Common Wall Lizard *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) (Squamata: Lacertidae) from Poland, Herpetology Notes 6: 421-423.

Wirga, M., Majtyka, T. (2015): Do climatic requirements explain the northern range of European reptiles? Common wall lizard *Podarcis muralis* (Laur.) (Squamata, Lacertidae) as an example. North-Western Journal of Zoology 11 (2): 296-303.

Yang, W., Feiner, N., Laakkonen, H., Sacchi, R., Zuffi, M.A., Scali, S., While, G.M., Uller, T. (2020): Spatial variation in gene flow across a hybrid zone reveals causes of reproductive isolation and asymmetric introgression in wall lizards. Evolution 74:1289-300.

Yang, W., Feiner, N., Salvi, D., Laakkonen, H., Jablonski, D., Pinho, C., Carretero, M. A., Sacchi, R., Zuffi, M. A., Scali, S., Plavos, K., Pafilis, P., Poulakakis, N., Lymberakis, P.,

Jandzik, D., Schulte, U., Aubret, F., Badiane, A., Perez i de Lanuza, G., Abalos, J., While, G. M., Uller, T. (2021): Population genomics of wall lizards reflects the dynamic history of the Mediterranean Basin. Navštíveno dne: 10. 7. 2021. Dostupné z: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.05.26.445763v1.full.pdf>.

Zavadil V., Moravec J., Veselý M., Jeřábková L. (2015): Ještěrka zední – výskyt v České republice. In: Moravec, J. (ed.): Fauna ČR – Plazi / Reptilia. – Academia, Praha, pp. 200-202.

Žagar, A., Carretero, M. A. (2012): A record of cannibalism in *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) (Reptilia, Lacertidae) from Slovenia. Herpetology Notes 5: 211-213.

8 SEZNAM OBRÁZKŮ

<i>Obrázek 1</i> Adultní jedinec ještěrky zední s modrými laterálními skvrnkami – Opava (foto autorka).....	2
<i>Obrázek 2</i> Zobrazené změny folidózy dorzální strany hlavy u ještěrky zední (Moravec et al., 2015).....	4
<i>Obrázek 3</i> Mapa výskytu ještěrky zední v ČR.....	6
<i>Obrázek 4</i> Haploskupiny (I-V) Centrálního Balkánského kládu. Oranžově zbarvená haploskupina I reprezentuje české ještěrky, uprostřed něhož je nejběžnější haplotyp. Unikátní haplotypy ze Štramberku a Strejčkova lomu (Krčmaň) jsou vyznačeny dlouhými šipkami (Jablonski et al., 2019).	11
<i>Obrázek 5</i> Mapa výskytu ještěrky zední na lomech Horní a Dolní Kamenárka – Štramberk (Mapy.cz)	13
<i>Obrázek 6</i> Mapa výskytu ještěrky zední na Strejčkově lomu – Krčmaň (Mapy.cz)	14
<i>Obrázek 7</i> Mapa výskytu ještěrky zední na lomu Hády v Brně (Mapy.cz).....	14
<i>Obrázek 8</i> Mapa výskytu ještěrky zední na Krnovské zřícenině hradu Šelenburk (Mapy.cz)	15
<i>Obrázek 9</i> Mapa výskytu ještěrky zední v Opavě (Mapy.cz).....	16
<i>Obrázek 10</i> Haplotypová síť s pozicí kompletních sekvencí pro cytochrom b jedinců ještěrky zední (<i>Podarcis muralis</i>) analyzovaných v rámci této práce (haplotypy H1 – H10), kteří náleží do haploskupiny naturální, geograficky přirozeně se vyskytujících haplotypů v oblasti. Jedinci pochází z České republiky, Slovenska, Maďarska a doplnění jsou referenčními sekvencemi z databáze GenBank. Velikost kruhu odpovídá poměrnému zastoupení sekvencí pro určitý haplotyp. Kódy odpovídají přehledu jedinců a jejich lokalit v Tabulce 2 (viz Tabulka 2, Příloha III).	22
<i>Obrázek 11</i> Haplotypová síť s pozicí kompletních sekvencí pro cytochrom b jedinců ještěrky zední (<i>Podarcis muralis</i>) analyzovaných v rámci této práce (haplotypy H11 – H12), kteří náleží do haploskupiny invazní, geograficky nepůvodních haplotypů v oblasti. Jedinci pochází z jedné lokality v České republice a doplnění jsou referenčními sekvencemi z databáze GenBank. Velikost kruhu odpovídá poměrnému zastoupení sekvencí pro určitý haplotyp. Kódy odpovídají přehledu jedinců a jejich lokalit v Tabulce 2 (viz Tabulka 2, Příloha III).	22
<i>Obrázek 12</i> Haplotypová síť s pozicí všech kompletních sekvencí pro cytochrom b jedinců ještěrky zední (<i>Podarcis muralis</i>) analyzovaných v rámci této práce (haplotypy H1 – H12). Studovaná haploskupina naturální (oranžová) a haploskupina invazní (modrá) je zde zasazena do kontextu sekvencí jedinců z různých oblastí Evropy. Jedinci z této práce pochází z České republiky, Slovenska, Maďarska a doplnění jsou referenčními sekvencemi z databáze GenBank. Velikost kruhu odpovídá poměrnému zastoupení sekvencí pro určitý haplotyp. Kódy odpovídají přehledu jedinců a jejich lokalit v Tabulce 2 (viz Příloha III).	23
<i>Obrázek 13</i> PR Horní a Dolní Kamenárka – Štramberk (foto autorka).....	40
<i>Obrázek 14</i> Strejčkův lom – Grygov (Motyčková a Šír, 2015)	40
<i>Obrázek 15</i> Lom Hády – Brno (foto autorka).....	41
<i>Obrázek 16</i> Šelenburg – Krnov (Vlček a Zavadil, 2019)	41
<i>Obrázek 17</i> Zeď městského hřbitova – Opava (foto autorka)	42
<i>Obrázek 18</i> Vyhřívající se mláďata ještěrky zední – Opava (foto autorka)	43
<i>Obrázek 19</i> Jedinec ještěrky zední se žlutozelenými skvrnkami a černými tečkami na dorzální straně hlavy	43
<i>Obrázek 20</i> Kontrastně zbarvený jedinec ještěrky zední – Opava.....	44

9 SEZNAM TABULEK

<i>Tabulka 1 Procentuální zastoupení příslušnosti odchycených jedinců na lokalitách ve vztahu k identifikovaným haplotypům ve vzorcích ze studovaných lokalit včetně referenčních sekvencí (n= celkový počet jedinců včetně referenčních).</i>	<i>21</i>
<i>Tabulka 2 Všechny použité tkáně a referenční sekvence</i>	<i>49</i>

10 SEZNAM PŘÍLOH

Příloha I: České lokality výskytu ještěrky zední



Obrázek 13 PR Horní a Dolní Kamenárka – Štramberk (foto autorka)



Obrázek 14 Strejčkův lom – Grygov (Motyčková a Šír, 2015)



Obrázek 15 Lom Hády – Brno (foto autorka)



Obrázek 16 Šelenburg – Krnov (Vlček a Zavadil, 2019)



Obrázek 17 Zed' městského hřbitova – Opava (foto autorka)

Příloha II: Fotografie ještěrek zedních z českých lokalit



Obrázek 18 Vyhřívající se mláďata ještěrky zední – Opava (foto autorka)



Obrázek 19 Jedinec ještěrky zední se žlutozelenými skvrnkami a černými tečkami na dorzální straně hlavy – Opava (foto autorka)



Obrázek 20 Kontrastně zbarvený jedinec ještěrky zední – Opava

Příloha III: Tabulka všech použitých tkání s koordinátami

Kód tkáně	Země	Lokalita	Datum odběru	Pohlaví	N	E	Tkáň	Haplotyp	Klád, haploskupina	GenBank cyt b *
OP01	ČR	Opava	09.06.2020	M	49.92	17.88	ocas	H8		Nové
OP03	ČR	Opava	09.06.2020	F	49.92	17.88	ocas	H11		Nové
OP07	ČR	Opava	09.06.2020	M	49.92	17.88	ocas	H11		Nové
OP08	ČR	Opava	09.06.2020		49.92	17.88	ocas	H11		Nové
OP09	ČR	Opava	09.06.2020	F	49.92	17.88	ocas	H11		Nové
OP10	ČR	Opava	09.06.2020	M	49.92	17.88	ocas	H11		Nové
OP11	ČR	Opava	09.06.2020	F	49.92	17.88	ocas	H11		Nové
OP12	ČR	Opava	09.06.2020	M	49.92	17.88	ocas	H11		Nové
OP13	ČR	Opava	09.06.2020	F	49.92	17.88	ocas	H11		Nové
OP14	ČR	Opava	09.06.2020	F	49.92	17.88	ocas	H12		Nové
OP15	ČR	Opava	09.06.2020	M	49.92	17.88	ocas	H1		Nové
KR01	ČR	Krnov	2021		50.10	17.71	ocas	H2		Nové
KR02	ČR	Krnov	2021	F	50.10	17.71	ocas	H10		Nové
ŠT01	ČR	Štramberk			49.60	18.10	ocas	H9		Nové
ŠT02	ČR	Štramberk			49.60	18.10	ocas	H1		Nové
ŠT03	ČR	Štramberk			49.60	18.10	ocas	H1		Nové
ŠT04	ČR	Štramberk			49.60	18.10	ocas	H4		Nové
ŠT05	ČR	Štramberk			49.60	18.10	ocas	H4		Nové
ŠT06	ČR	Štramberk			49.60	18.10	ocas	H4		Nové
ŠT07	ČR	Štramberk			49.60	18.10	ocas	H4		Nové
ŠT08	ČR	Štramberk			49.60	18.10	ocas	H4		Nové
ST1	ČR	Štramberk	07.04.2019	M	49.60	18.10	ocas	H1		Nové
ST2	ČR	Štramberk	07.04.2019	F	49.60	18.10	ocas	H1		Nové
ST3	ČR	Štramberk	20.06.2019		49.60	18.10	ocas	H1		Nové
P01	ČR	Štramberk	16.09.2005		49.60	18.10	ocas	H8		MG851924
P02	ČR	Štramberk	24.07.2005		49.60	18.10	ocas	H1		MG851932
P03	ČR	Štramberk	27.03.2005		49.60	18.10	ocas	H8		MG851940
P04	ČR	Štramberk	24.07.2005		49.60	18.10	ocas	H1		MG851947
P05	ČR	Štramberk	03.07.2005		49.60	18.10	ocas	H1		MG851948
P06	ČR	Štramberk	24.07.2005		49.60	18.10	ocas	H8		MG851949
P11	ČR	Štramberk	6.2006		49.60	18.10	ocas	H1		MG851915
P12	ČR	Štramberk	6.2006		49.60	18.10	ocas	H1		MG851916
P13	ČR	Štramberk	6.2006		49.60	18.10	ocas	H8		MG851917
P14a,b	ČR	Štramberk	6.2006		49.60	18.10	ocas	H8		MG851918
P28	ČR	Štramberk	2006		49.60	18.10	ocas	H8		MG851930
SL1	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové
SL2	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové
SL3	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H1		Nové
SL4	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové
SL5	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové
SL6	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové
SL7	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové
SL8	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové

SL10	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H1		Nové
SL11	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové
SL12	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		Nové
CZ3547	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H1		MG851974
CZ3548	ČR	Strejčkův I.			49.52	17.32	ocas	H3		MG851975
CZ3549	ČR	Brno			49.22	16.67	ocas	H1		MG851976
J9051	Polsko	Strzelin			50.81	17.07		H1		MT027220
DJ9042	Polsko	Przeworno			50.68	17.16		H1		MT027211
DJ9049	Polsko	Gesiniec			50.76	17.06		H1		MT027218
P15	Slovensko	Temešská skala	16.7.2006	F	48.87	18.48	ocas	H1		MG851919
P16	Slovensko	Bojnice	16.7.2006		48.78	18.58	ocas	H1		MG851920
P17	Slovensko	Bratislava I.	6.10.2006	F	48.15	17.12	ocas + prst	H2		MG851921
P18	Slovensko	Bratislava I.	6.10.2006	F	48.15	17.12	ocas + prst	H2		MG851922
P19	Slovensko	Bratislava I.	6.10.2006		48.15	17.12	ocas	H2		MG851923
P22	Slovensko	Bratislava II.	11.10.2006	F	48.14	17.09	ocas	H2		MG851925
P23	Slovensko	Bratislava II.	11.10.2006	F	48.14	17.09	ocas	H2		MG851926
P24	Slovensko	Bratislava II.	11.10.2006	M	48.14	17.09	ocas	H2		MG851927
P26	Slovensko	Trubárka	12.10.2006		48.88	18.10	ocas	H1		MG851928
P27	Slovensko	Trubárka	12.10.2006		48.88	18.10	ocas	MG851929		MG851929
P38	Slovensko	Zádielská dolina	2007		48.62	20.83	ocas	H1		MG851938
P39	Slovensko	Plešivecká planina	2007		48.55	20.47	dráp	H1		MG851939
P40	Slovensko	Kečovské škrapy	2007		48.48	20.50	dráp	H1		MG851941
P48	Slovensko	Slánské vrchy	2008		48.77	21.53	ocas	MG851946		MG851946
P46	Slovensko	Višňové	29.07.2008		49.17	18.78	ocas	MG851945		MG851945
dj655	Slovensko	Vlchy	31.3.2007		49.10	19.48	ocas	H1		MG851953
dj656	Slovensko	Vlchy	31.3.2007		49.10	19.48	ocas	H1		MG851954
dj657	Slovensko	Vlchy	31.3.2007		49.10	19.48	ocas	H1		MG851955
dj658	Slovensko	Vlchy	31.3.2007		49.10	19.48	ocas	H1		MG851956
dj1728	Slovensko	Ihráč	2008		48.63	18.95	ocas	H1		MG851957
dj1729	Slovensko	Ihráč	2008		48.63	18.95	ocas	H1		MG851958
dj1730	Slovensko	Ihráč	2008		48.63	18.95	ocas	H1		MG851959
dj1731	Slovensko	Ihráč	2008		48.63	18.95	ocas	H1		MG851960
SK1726	Slovensko	Plavecké podhradí			48.49	17.26	ocas	H1		MG851967
S1	Slovensko	Plavecký hrad	06.08.2019	M	48.49	17.26	ocas	H1		Nové
S2	Slovensko	Plavecký hrad	06.08.2019	M	48.49	17.26	ocas	H1		Nové
S21	Slovensko	Šášovský hrad	8.-9.8.2019	F	48.57	18.89	ocas	H1		Nové
S22	Slovensko	Šášovský hrad	8.-9.8.2019	M	48.57	18.89	ocas	H1		Nové
S23	Slovensko	Šášovský hrad	8.-9.8.2019	M	48.57	18.89	ocas	H1		Nové
S24	Slovensko	Šášovský hrad	8.-9.8.2019	F	48.57	18.89	ocas	H1		Nové
S25	Slovensko	Šášovský hrad	8.-9.8.2019	M	48.57	18.89	ocas	H1		Nové
S26	Slovensko	Šášovský hrad	8.-9.8.2019	M	48.57	18.89	ocas	H1		Nové
SK1460	Slovensko	Šášovské podhradí			48.57	18.90	ocas	MG851965		MG851965

SK1462	Slovensko	Šášovské podhradí			48.57	18.90	ocas	H1		MG951966
SK3052	Slovensko	Kováčov			47.82	18.77	ocas	H1		MG851972
UU97	Německo	Bramsche-Ueffeln						HQ652874	J. Alpský	HQ652874
UU91	Německo	Bielfeld						HQ652975	J. Alpský	HQ652875
UU92	Německo	Schloss Holte-Stukenbrock						HQ652876	V. francouzský	HQ652876
UU60	Německo	Duisburg-Huettenheim						HQ652880	V. francouzský	HQ652880
UU89	Německo	Altenhein						HQ652886	C. Balkánský	HQ652886
UU90	Německo	Altenhein						HQ652887	C. Balkánský	HQ652887
UU112	Německo	Darmstadt						HQ652889	V. francouzský	HQ652889
UU113	Německo	Darmstadt						HQ652890	V. francouzský	HQ652890
UU114	Německo	Darmstadt						HQ652891	V. francouzský	HQ652891
UU115	Německo	Darmstadt						HQ652892	V. francouzský	HQ652892
UU77	Německo	Stuttgart						HQ652898	J. Alpský	HQ652898
UU79	Německo	Stuttgart						HQ652900	J. Alpský	HQ652900
UU87	Německo	Stuttgart						HQ652916	J. Alpský	HQ652916
UU88	Německo	Stuttgart						HQ652917	J. Alpský	HQ652917
UU93	Německo	Luzlingen						HQ652975	J. Alpský	HQ652918
UU132	Německo	Luzlingen						HQ652913	J. Alpský	HQ652919
UU127	Německo	Loerrach						HQ652920	Římský	HQ652920
UU127	Německo	Loerrach						HQ652921	Římský	HQ652921
UU93	Německo	Augsburg						HQ652922	J. Alpský	HQ652922
UU59	Německo	Aschafenburg						HQ652932	Benátský	HQ652932
UU107	Německo							HQ652902	J. Alpský	HQ652902
UU108	Německo							HQ652898	J. Alpský	HQ652903
UU109	Německo							HQ652904	J. Alpský	HQ652904
UU133	Německo							HQ652907	V. francouzský	HQ652907
UU134	Německo							HQ652908	V. francouzský	HQ652908
UU135	Německo							HQ652909	V. francouzský	HQ652909
UU136	Německo							HQ652910	J. Alpský	HQ652910
UU137	Německo							HQ652911	V. francouzský	HQ652911
UU138	Německo							HQ652912	J. Alpský	HQ652912
UU102	Německo							HQ652913	J. Alpský	HQ652913
UU104	Německo							HQ652914	V. francouzský	HQ652914
UU101	Německo							HQ652925	Marčský	HQ652925

UU143	Německo							HQ652929	V. francouzský	HQ652929
UU144	Německo							HQ652930	V. francouzský	HQ652930
P33	Maďarsko	Ostřihom	2007		47.80	18.75	ocas	H2		MG851935
P34	Maďarsko	Ostřihom	2007		47.80	18.75	ocas	H2		MG851936
P35	Maďarsko	Ostřihom	2007		47.80	18.75	ocas	H2		MG851937
P45	Maďarsko	Ostřihom	2007		47.80	18.75	ocas	H5		MG851944
S3	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	J	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S4	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	F	47.79	18.73	ocas	H6		Nové
S5	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	F	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S6	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	M	47.79	18.73	ocas	H5		Nové
S7	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	M	47.79	18.73	ocas	H5		Nové
S8	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	M	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S9	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	J	47.79	18.73	ocas	H6		Nové
S10	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019		47.79	18.73	ocas	H6		Nové
S11	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	F	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S12	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	F	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S14	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	M	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S15	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	J	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S16	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	J	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S17	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019		47.79	18.73	ocas	H2		Nové
S19	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	M	47.79	18.73	ocas	H5		Nové
S20	Maďarsko	Ostřihom II.	07.08.2019	J	47.79	18.73	ocas	H2		Nové
MA01	Maďarsko	Ostřihom II.			47.79	18.73	ocas	H7		Nové
MA02	Maďarsko	Ostřihom II.			47.79	18.73	ocas	H7		Nové
MA03	Maďarsko	Ostřihom II.			47.79	18.73	ocas	H1		Nové
P07	Bulharsko	Vračská planina	10.-12.8.2005		43.90	23.53	ocas	MG851931		MG851950
P08	Bulharsko	Vračská planina	10.-12.8.2005		43.90	23.53	ocas	MG851951		MG851951
P09	Bulharsko	Vračská planina	10.-12.8.2005		43.90	23.53	ocas	MG851952		MG851952
P29	Bulharsko	Vraca	5.2006		43.24	23.55	ocas	MG851931		MG851931
P41	Bulharsko	Bjala	8.2005		42.90	27.87	ocas	MG851942		MG851942
P42	Bulharsko	Ruse	8.2005		43.87	25.98	ocas	MG851931		MG851943
BG478	Bulharsko	Kralovo			42.65	24.81	ocas	MG851961		MG851961
BG594	Bulharsko	Shumen			43.26	26.89	ocas	MG851962		MG851962
BG612	Bulharsko							MG851963		MG851963
BG838	Bulharsko							MG851964		MG851964
Pbh07	Bosna a Hercegovina	Kozara Mts.	30.08.2010		45.04	16.97	ocas	MG851979		MG851979
Pbh36	Bosna a Hercegovina	Šume	02.09.2010		43.20	18.45		MG851978		MG851978
Pit01	Itálie	Riomaggiore	28.9.2008		44.09	9.74	noha	MG851982		MG851982
Pit02	Itálie	Manarola	28.9.2008		44.10	9.73	ocas	MG851983		MG851983
P47	Itálie	Ceresole d'Alba, Torino	01.10.2008		44.83	7.76	ocas	MG851981		MG851981
P30	Srbsko	Podujevace, Davolja Varos	21.06.2007		43.01	21.40	ocas	MG851933		MG851933

P32	Srbsko	Sokolské Hory	11.06.2007		42.26	19.43	stěr	MG851934		MG851934
RS1736	Srbsko	Sopotnica			43.15	22.13	ocas	MG951931		MG851968
RS2655	Srbsko	Maglič			43.61	20.54	ocas	MG851971		MG851971
RS3579	Srbsko	Bukovi			44.15	19.91	ocas	MG851977		MG851977
RO1961	Rumunsko	Sf. Elena			44.67	21.71	ocas	MG851969		MG851969
RO2415	Rumunsko	Soimos			46.10	21.72	ocas	MG851931		MG851970
RO3420	Rumunsko	Svinita			44.50	22.08	ocas	MG851973		MG851973
P31	Albánie	Llogare	14.06.2007		40.21	19.56	stěr	MG851980		MG851980

Tabulka 2 Všechny použité tkáně a referenční sekvence

Pozn.:

*Čísla z gene bank (MG-) publikovaná Jablonski et al. (2019)

**Čísla z GeneBank (HQ-) publikovaná Schulte et al. (2008), Schulte (2012)

***Čísla z Genank (MT-) publikovaná Kolenda et al. (2020)