

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta tropického zemědělství



Česká zemědělská univerzita v Praze

**Fakulta tropického
zemědělství**

Genetické následky obnovování ostrovních ekosystémů

Bakalářská práce

Praha 2019

Vypracovala:

Petra Vlachová

Vedoucí práce:

Mgr. Barbora Černá Bolfíková, Ph. D.

Prohlášení

Čestně prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci na téma „Genetické následky obnovování ostrovních ekosystémů“ vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Barbory Černé Bolfíkové, PhD. a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, jež jsou řádně uvedeny v referencích vypracovaných podle pravidel Citační normy FTZ.

V Praze dne 19.04.2019

.....
Petra Vlachová

Poděkování

Tímto bych velice ráda poděkovala své vedoucí práce Mgr. Barboře Černé Bolfíkové, Ph.D. za neuvěřitelnou trpělivost, pevné nervy a vedení až do samého konce, kterého bych bez její pomoci nikdy nedosáhla.

Díky náleží také doc. Franciscovi Ceacerovi Herradorovi Ph.D. za pomoc při analytickém zpracování dat.

Poslední díky patří mé rodině a přátelům za veškerou psychickou podporu a víru ve zdárný konec, kterou ve mě po celou dobu studia vkládali.

Abstrakt

Genetické následky obnovování ostrovních ekosystémů.

Ostrovy jsou jedinečné ekosystémy, díky své poloze izolované od okolního světa, obývané endemickými či od kontinentálních druhů částečně geneticky odlišnými formami života. Právě tyto odlišnosti mnohokrát vedou k četným fenotypovým změnám, jež organismům dodávají jistou míru výjimečnosti. Organismy žijící na ostrovech se bok po boku vyvíjely po mnoha generacích, čímž si mezi sebou vyvinuly křehké vnitrodruhové, ale i mezidruhové vztahy, velice citlivé na změny v prostředí. Avšak i sebemenší narušení ekosystémů vede k ohrožení interakcí, ať se jedná o degradaci prostředí či úmyslné nebo neúmyslné introdukování nepůvodních druhů živočichů a rostlin. Cílem studie bylo shrnout vlastnosti ostrovních ekosystémů a zohlednit důsledky extinkce původní bioty spolu s představením možných způsobů navrácení stanovišť do původní podoby. V analytické části mezi sebou byly porovnány kategorie ostrovních a kontinentálních druhů ježků (*Erinaceus* sp.), přičemž se analýza zaměřila především na odlišnosti v míře heterozygoty, která poukázala na výraznou odlišnost genetické variability ostrovních populací oproti populacím kontinentálním.

Klíčová slova: invaze, extinkce, eradikace, reintrodukce, obnovování ekosystémů

Author's abstract

Genetic consequences of restoration of island

Islands are unique ecosystems, due to their location isolated from the outside world, inhabited by endemic species or forms of life partly genetically distinct from the continental ones. These differences often lead to numerous phenotypical changes which make the organisms anomalous. Organisms living on islands evolved side by side over many generations, evolving fragile intraspecific but also intraspecific relationships, highly sensitive to changes in the environment. However, even the slightest disruption of ecosystems can threaten these interactions, whether these threats are environmental degradation or deliberate or unintentional introduction of non-native animal and plant species. The aim of the study was to summarize the properties of island ecosystems and to take into account the consequences of extinction of the original biota along with the introduction of possible ways of restoring habitats. In the analytical part, the categories of island and continental species of hedgehogs (*Erinaceus* sp.) were compared, focusing mainly on differences in heterozygosity, which showed a significant difference in genetic variability of island populations compared to continental populations.

Key words: invasion, extinction, eradication, reintroduction, ecosystem restoration

Obsah

1. ÚVOD	- 1 -
2. Cíle literární rešerše	- 2 -
3. Ostrovní ekosystémy	- 3 -
3.1 Rostlinné a živočišné interakce.....	- 5 -
4. Vymírání původních druhů	- 7 -
4.1 Invaze nepůvodních druhů.....	- 8 -
4.1.1 Vlastnosti nepůvodních druhů	- 8 -
4.1.2 Dopady nepůvodních druhů	- 8 -
4.1.3 Nebezpečné nepůvodní druhy.....	- 9 -
5. Obnovování ekosystémů	- 10 -
5.1 Stanovení koncového bodu.....	- 12 -
5.1.1 Reintrodukce jako způsob obnovy.....	- 12 -
5.1.2 Kontrola nepůvodních druhů jinými nepůvodními druhy.....	- 14 -
5.1.3 Eradikace jako způsob obnovy	- 15 -
5.1.4 Trofická obnova	- 18 -
5.2 Obnovování v praxi	- 19 -
5.2.1 Genetické účinky reintrodukce chovu ptáků Nového Zélandu ...	- 19 -
5.2.2 Využívání exotických želv na Mauriciu	- 22 -
6. Cíle analytické části	- 24 -
7. Materiály a metody	- 25 -
7.1 Sběr dat	- 25 -
7.2 Analýza dat	- 26 -
7.2.1 Normální rozdělení	- 26 -
8. Výsledky	- 28 -
9. Diskuze	- 31 -
10. Závěry	- 33 -
11. Reference	- 35 -

Seznam obrázků a grafů

Obrázek č. 1: Diagram znázorňující vliv prostředí na herbivory a hojnost rostlin	6
Autor: Maron et al. 2014	
Obrázek č. 2: Základy obnovování ostrovních ekosystémů	11
Autor: Fund et al. 2017	
Obrázek č. 3: Eradikační diagram	16
Autor: Baker et al. 2015	
Obrázek č. 4: Mapa studijních stanovišť Nového Zélandu	20
Autor: Jamieson 2010	
Obrázek č. 5: Změny v úrovni inbreedingu a počet párů reprodukce v průběhu času ve čtyřech znovuzavedených populacích	21
Autor: Jamieson 2010	
Obrázek č. 6: Výsledky experimentu s želvami obrovskými	23
Autor: Moolna 2007	
Graf č. 1: Výsledný graf rozdělení veličiny H_0 při normálních parametrech.....	27
Graf č. 2: Frekvence pozorované heterozygoty u ostrovních a pevninských populací.....	30

Seznam tabulek:

Tabulka č. 1: Předpoklady genetické variability invazivních jedinců oproti jedincům z domovských stanovišť.....25

Tabulka č. 2: Stanovené nulové hypotézy normálního rozdělení u sledovaných veličin.....26

Tabulka č. 3: Veličiny s normálním rozdělením a jejich vypočítané parametry potřebné k dalšímu testování28

Tabulka č. 4: Výsledky jednotlivých testů: Lavenův test a T-test.....29

Tabulka č. 5: Stanovení nulové hypotézy, která předpokládá stejné hodnoty H_0 napříč kategoriemi.....29

1. ÚVOD

Lidská činnost má na ekosystémy téměř až devastující účinek, postihující jak říši rostlin, tak říši živočichů. Důsledkem expanze a rozvoje člověka, ekosystémy nyní prochází mnohem rychlejším procesem chátrání, nežli tomu bylo dříve (Crutzen 2002).

Největší dopady na rozmanitost druhů jsou patrné zejména u velkých zvířat, která ve svých řadách již v minulosti zažila rozsáhlá vymírání, kvůli nimž se z dříve početných skupin staly malé a ohrožené, jež přetrvávají až dodnes (Barnosky et al. 2004; Sandom et al. 2014). Současný rozsah vymírání druhů se oproti historickým extinkcím zvýšil až stokrát, což má na daná prostředí a jejich rozmanitost katastrofální vliv, a to častokrát v podobě úbytku vzácných druhů (Ceballos et al. 2015).

Právě vyšší zastoupení endemických živočichů dává ostrovům značnou míru výjimečnosti. Vyskytují se zde na úkor nižší druhové rozmanitosti, nežli tomu tak je na pevnině (Whittaker & Fernandez-Palacios 2007; Hansen & Galetti 2008; Kier et al. 2009, Whittaker et al. 2017). Bývá tomu tak zpravidla díky jejich izolovanosti od okolního světa, a také díky menší ploše, která je limitující zejména pro počet druhů a jejich jedince, což má nepřímý vliv také na vzájemné působení mezi jednotlivými taxony (MacArthur & Wilson 1967; Kaiser-Bonbury et al. 2010; Lomolino et al. 2010). I to jsou příklady důvodů, kvůli nimž jsou ostrovní ekosystémy tolik náchylné na globální změny, ať se jedná o změny klimatické či působení již zmíněného člověka (Whittaker & Fernandez-Palacios 2007).

Jedním z nejznámějších vztahů je interakce mezi plodožravými živočichy a rostlinami. Je velice důležitá především pro stálost a odolnost ekosystémů. Karpofágové po pozření a strávení potravy roznášejí rostlinná semena za pomoci svých exkrementů, čímž výrazně napomáhají při rozšiřování areálu dané rostliny (Nathan & Muller-Landau 2000; Nathan 2006; Pérez-Méndez et al. 2015, 2016). Ptáci, jako jsou holubi (Wotton & Kelly 2012), či plazi, především ještěrky a želvy, jsou zde hlavními zástupci při disperzi semen, a spolu se savci jsou na ostrovech nejdůležitější složkou udržování populace původní vegetace, což vede k celistvému a funkčnímu ekosystému (Olesen & Valido 2003; Blake et al. 2012; Hansen & Traveset 2012).

2. Cíle literární rešerše

Literární rešerše byla zaměřena na představení ostrovních ekosystémů a jejich vlastností, včetně mezidruhových rostlinných a živočišných interakcí, a také vymírání původních druhů, na které ostrovy trpí především v důsledku invazí nepůvodních organismů. Dále byly vytyčeny možné způsoby obnovování těchto ekosystémů spolu s konkrétním příkladem testování nenásilné metody reintrodukce v terénu.

3. Ostrovní ekosystémy

Ostrovní ekosystémy jsou mimořádné jak geologickým uspořádáním a pedologickou stavbou, tak svým osídlením. Jsou výjimečné tím, že poskytují domov zejména vzácným a často ohroženým taxonům, jež ve většině případů nikde jinde ve světě nenalezneme. Zpravidla to bývá díky stáří, geografické poloze a jejich izolovanosti od okolního světa, a také díky rozmanitosti prostředí (Whittaker et al. 2008; Kisel & Barraclough 2010; Rosindell & Phillimore 2011).

Zajímavostí je, že právě izolace je jeden z vlivů, jenž způsobuje zrychlený vývoj zde přítomných organismů. U spousty zdejších druhů tedy můžeme najít četné změny a odlišnosti fenotypového charakteru, které se u jejich kontinentálních příbuzných nemusí vyskytovat (Schoener 2011; Schoener et al. 2014). Jedná se například o rychlou změnu velikosti těl, v některých případech až do extrémních rozměrů. V této situaci hraje svou úlohu i rozloha daného ostrova. Dle výzkumů se na malé ploše malá zvířata zvětšují (například hmyz), zatímco velké organismy, především velcí savci, získávají rozměry menší (Foster 1964; Lomolino et al. 2013). Není to však pravidlem pro veškeré druhy považující ostrovní systémy za svůj domov (Meiri et al. 2008). Dalším faktorem ovlivňujícím zdejší organismy mohou také být nejrůznější přírodní katastrofy, mezi které se řadí sopečná aktivita, zemětřesení a hurikány (Crawford et al. 2013).

Vývoj ostrovních druhů je možné pozorovat pomocí molekulárních markerů, díky kterým je možné sledovat a lépe pochopit genetické variace uvnitř populací a zároveň mezi více populacemi (Crawford et al. 2001; Emerson 2002; Sanmartín et al. 2008; Ronquist & Sanmartín 2001). Jejich prostřednictvím se dají odhadnout náhodné procesy, jako je třeba genetický drift. Avšak stále není dostatečně jasné, jak moc je malý počet testovaných vzorků reprezentativní pro rozmanitost genomu daného druhu (Kirk & Freeland 2011).

Ostrovní druhy jsou známé také tím, že oproti svým pevninským příbuzným vykazují nižší genovou variabilitu, a to kvůli tzv. efektu zakladatele. Jedná se o proces probíhající v době kolonizace nového prostředí, v tomto případě ostrovů, ve kterém dochází ke ztrátě genetické variability. Počet kolonizátorů a jejich genetická výbava tak určují vývoj budoucích populací. V případě malých velikostí populace se zvyšuje riziko inbreedingu, který výrazně zhoršuje účinky genetického driftu, na jehož základě je určováno, jaké alely jsou v nové populaci fixovány a jaké ztraceny. Některé znaky tak z

populací zcela vymizí (Frankham 1997; Whittaker & Frenández-Palacois 2007; Templeton 2008; Anderson et al. 2009).

Dle nedávných studií však bylo zjištěno, že u endemických druhů na oceánských ostrovech je téměř nemožné nalézt výrazné genetické stopy původních zakladatelů. Zpravidla tomu bývá proto, že tyto organismy žily po milionech let i na jiných ostrovech. Proto je z doby, kdy došlo ke speciaci druhů, možné pozorovat pouze malé stopy původních genetických údajů (Heaney 2007). Mnoho studií tuto nižší genovou variabilitu prokázalo, ačkoli s kontinentálními příbuznými bylo provedeno málo skutečných porovnání. Některá z populačních šetření dokonce ukázala obdobnou či vyšší genetickou variabilitu u ostrovních taxonů nežli jejich kontinentálních příbuzných (Ortega et al. 2000; Su et al. 2010). Genetickou variaci ostrovních organismů pomáhá vysvětlit spousta faktorů, jako je velikost populace, míra mutací nebo hybridizace (Hamrick & Godt).

Další důležitou složkou ostrovních ekosystémů je jejich struktura, jež často může být velice odlišná. Například Středomořské ostrovy jsou ve většině případů tzv. kontinentálními ostrovy, což znamená, že postupem času se pohybem a rozpadem tektonických desek oddělily od zbytku pevniny. Co se biodiverzity týče, bývají tyto ostrovy mnohem rozmanitější, nežli oceánské, ve kterých ale nalezneme především vzácné endemické druhy (Mansion et al. 2008). Díky všem těmto vlastnostem jsou tyto ekosystémy vhodným prostředím pro vyhodnocení dopadu invazivních druhů na vymírání druhů původních (Vitousek et al. 1989), a zároveň zjištění, jaké faktory ovlivňují tyto biologické procesy (Ewel et al. 1995).

Právě již zmíněný úhyn je jedním z největších problémů, se kterým se v těchto prostředích často setkáváme. Mnoho populací v dnešní době čelí vyhynutí převážně kvůli degradaci a celkovému mizení jejich přirozeného prostředí spolu s rozšiřováním jiné invazivní fauny a flóry (Bolger et al. 1991; Kier et al. 2009), také ale vinou jednoho z největších predátorů dnešní doby – člověka, využívajícího veškeré přírodní i nerostné suroviny ostrovů (Rainbird 2002). Druhovú diverzitu obzvláště endemických živočichů však utrpěla největší ztráty v období pleistocénu až holocénu (Simberloff & Boecklen 1991; Steadman 1995; Whittaker & Fernández-Palacois 2007), o čemž se hovoří zvláště v kapitole č. 1.2: Vymírání původních druhů.

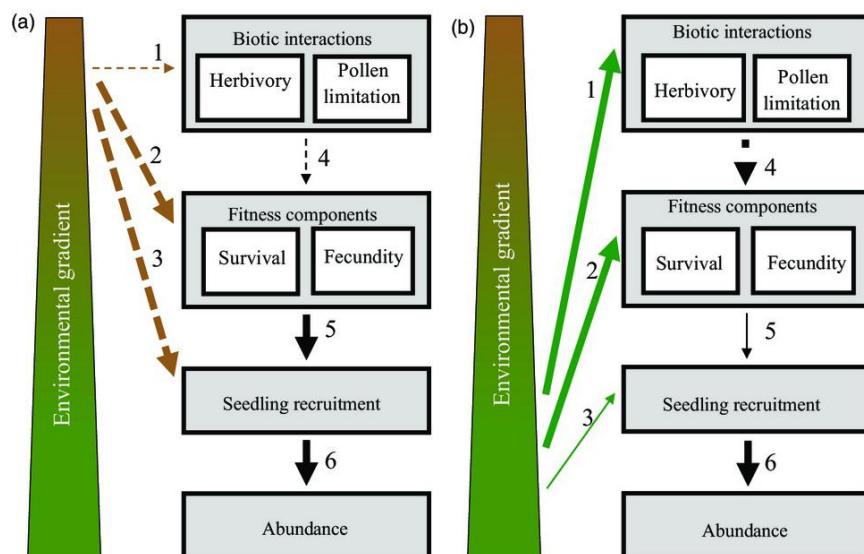
3.1 Rostlinné a živočišné interakce

Vzájemné působení vztahů mezi flórou a faunou má velký vliv především na různorodost jejich společenství, ale také na správné fungování celého daného ekosystému. Jako příklad můžeme uvést zejména nejdůležitější procesy v životním cyklu rostlin, a sice jejich rozmnožování, se kterým se pojí i geografické rozšiřování (Bersier et al. 1999; Dunne et al. 2002; Williams et al. 2002).

Mezi hlavní interakce patří zvláště spojitost potravinových sítí, jinak řečeno trofické vztahy a jejich účinky mezi jednotlivými organismy (Jordano 1987) hrající roli v evolučních procesech (Thompson 1999). Pokaždé se však nemusí nutně jednat o vztahy pozitivní, neboli synergické, častokrát jde i o antagonistické (Pielou 1972), které v celém koloběhu mohou také hrát významnou roli. Na organismy mají vliv i abiotické faktory, v dnešní době například fragmentace prostředí, ale také úhrn srážek, průměrná teplota prostředí a dostupnost jednotlivých živin v ekosystému, jež nemají účinek jen na počet a rozmanitost druhů, ale také narušují složité a mnohokrát velmi křehké navzájem se ovlivňující vztahy mezi rostlinnou a živočišnou říší (Didham et al. 2012).

Tyto interakce ovlivňují například počty jedinců daného druhu, ať se jedná o opylovače pomáhající rostlinám v reprodukčním cyklu, tak o herbivory požírající plody a roznášející semena, rozšiřující tak areál výskytu daného taxonu. V případě, že se sníží kvantita klíčových skupin býložravců, zmenší se také areál dané rostliny a s ním samozřejmě i počet jejích jedinců. Stejně procesy ale fungují i z druhé strany, rovněž mohou snižovat životaschopnost a plodnost rostlin, na kterých zajisté záleží i vlastní přežití fytofágních organismů, které jsou na rostlinách závislé z hlediska potravy. Avšak i sami býložravci jsou zdrojem potravy zvláště pro predátory, kteří jsou pro chod ekosystémů další důležitou součástí podílející se na základních interakcích, v tomto případě lovu býložravců. Také počty predátorů v prostředí jsou, i když jen nepřímo, ovlivňovány abiotickými faktory (Maron et al. 2012).

Obrázek č. 1 zobrazuje model vlivu pozitivních a negativních faktorů hojnost na rostlinných organismů.



Obrázek č. 1: Diagram odkazující na to, jak prostředí může nepřímo ovlivňovat reprodukci a hojnost rostlin. Šipky představují kauzální vztahy od jednoho faktoru ke druhému. Výraznější šipky vyznačují silnější vztahy, přerušované vztahy negativní a jednoduché vztahy pozitivní. První panel (a) označuje faktory negativní (chlad, sucho, nízký obsah živin), druhý panel (b) vyznačuje pravý opak (vhodná teplota, srážky, vysoký obsah živin). Autor: Maron et al. 2014

Rostlino-živočišné interakce ovlivňují i ostrovní ekosystémy, a to v případech, kdy se jejich vzájemné relace udržují ve stabilních hodnotách, ale i když jsou ovlivňovány faktory způsobujícími negativní dopady na jednu či obě ze skupin. V tomto případě je narušení interakcí ještě o něco závažnější, když se jedná o častokrát malé a geograficky uzavřené společenství rostlin i živočichů, kde i malá odchylka může znamenat veliké problémy v zaběhnutých a na sobě závislých procesech. Úlohu negativních prvků zde nemusejí hrát pouze prvky abiotické, ale také biotické jako například invaze cizích druhů, na jejichž záporné dopady jsou ostrovní ekosystémy vysoce náchylné (Kueffer et al. 2010).

Nezanedbatelnou roli zde mají frugivoři, neboli plodožraví živočichové, kteří požíváním plodů udržují a častokrát také rozšiřují areál výskytu daného rostlinného taxonu, a sice svými exkrementy. Semena jimi pozřená v podobě plodů se dostávají do živočišného trávicího traktu, kde je za pomoci trávicích tekutin a mechanických pohybů střev rozmělnována a měněna i jejich struktura. Právě tyto změny po vyloučení napomáhají lepší klíčivosti (Schupp et al. 2010). Jednou z výhod pro lepší klíčivost je odstranění ovocné dužiny trávením organismů, jelikož dužina má negativní vliv na proces vyklíčení rostliny. V některých případech může obsahovat substance inhibující schopnost

vyklíčení, nebo také látky přitahující hmyz, který by semena mohl zkonzumovat (Robertson et al. 2006). Další výhodou může být narušení semenného obalu neboli skarifikace, jež je procesem, který způsobuje lepší pronikání vody a potřebných plynů do semene a výrazně tak ovlivňuje jeho další vývoj. Posledním a neméně důležitým faktorem je přítomnost zmíněných výkalů herbivorů, bohatých na různé druhy živin, které slouží jako ideální prostředí pomáhající zárodkům rostlin vyklíčit a pokročit tak dál ve svém vývojovém cyklu (Traveset et al. 2008).

4. Vymírání původních druhů

Vymírání původních druhů, převážně způsobené antropogenními vlivy a mnohokrát i invazí zavlečených živočišných a rostlinných taxonů, je v současné době největší hrozbou pro ostrovní ekosystémy. Vyhnutí samo o sobě je přirozeným procesem. V dějinách se prozatím událo již pět velkých hromadných extinkcí, a sice na pomezí období ordoviku a siluru, v devonu, na rozhraní mezi permem a triasem, triasem a jurou, a v neposlední řadě samozřejmě nejznámější velké vymírání v období křídly až paleogénu, jenž se stalo osudným pro tehdejší velice početnou vládnoucí skupinu obrovitých ještěřů, dinosaurů. Poslední hromadné vymírání bylo datováno do pozdního pleistocénu, který je definován jako starší období čtvrtohor, a pokračuje až do dnešního holocénu (Eldredge 1999; Pimm & Brooks 2002). Tato éra měla hlavní dopad na živočichy, především na suchozemské veliké savce. Extinkce zvířat byla vázána na jejich velikost, jelikož většina vyhynulých druhů sestávala ze zvířat, především herbivorů s velkými tělesnými rozměry, také jinak známých pod pojmem megafauna (MacPhee 2009; Sandom et al. 2014).

Ani ostrovní ekosystémy se vymizení rozsáhlých řad druhů nevyhnuly, zvláště v dnešní době, kdy činnosti člověka, mezi něž patří hlavně zahraniční turistika a téměř neomezené možnosti cestování, významně ovlivňují důležité procesy v koloběhu těchto relativně malých prostředích, která slouží jako významná stanoviště s výskytem endemických druhů, jež všude jinde na pevnině již dávno vymřely (Alcover et al. 1998). V ubývání rozmanitosti druhů je zásadní jak zvyšující se možnost výskytu inbrední deprese, tak stále častější přítomnost nepůvodních, lidmi zavlečených druhů živočichů. Řada zvířat, jako jsou savci, plazi a ptáci žijící na ostrovech, se po řadách generací vyvíjela bez svého přirozeného nepřítelů, a nevyvinula se u nich taková míra adaptací a

ostrážitosti jako u jejich příbuzných na souši, kteří s lovicími predátory koexistovaly po mnoho let (Blackburn et al. 2004; Walsh et al. 2012).

4.1 Invaze nepůvodních druhů

Biologická invaze nepůvodních druhů, rostlin, živočichů i mnohdy cizích patogenů, je v současné době jedním z největších problémů ostrovních ekosystémů, zejména těch oceánských, jež nikdy nebyly spojeny s pevninou a jsou tak druhově mnohem chudší, nežli například ostrovy Středomořské. Ovšem, i pro jejich společenstva je vniknutí cizích druhů velice rizikové, především pro endemicky se vyskytující druhy hmyzu, plazů a ptáků, ale zároveň i vzácných zástupců z rostlinné říše (Millenium Ecosystem Assesment 2005; Reaser et al. 2007). Nejčastějším faktorem způsobujícím zavádění nových druhů přímým (neboli úmyslným) i nepřímým (či neúmyslným) způsobem, je v současnosti samozřejmě nejčastěji se vyskytující živočišný druh – člověk. Největší roli hrají v tomto případě lidské aktivity, například stále se zvyšující možnost cestování, nebo také přeprava nákladu na dlouhé vzdálenosti, především transport po moři, který funguje již po několik staletí (Leadley et al. 2014; Westphal et al. 2007; Essl et al. 2015).

4.1.1 Vlastnosti nepůvodních druhů

Dle studií mají invazivní taxony odlišnější vlastnosti, nežli druhy původní, jako je rychlejší populační růst, větší přírůstek kořenů na rostlinu nebo nižší úroveň mortality, ale také daleko větší přizpůsobivost, častokrát díky úpravě samotného ekosystému člověkem, či u živočichů absencí přirozeného nepřítele v daném prostředí (Daehler 2003, Hawkes 2007, Ramula et al. 2008, van Kleunen et al. 2010, Ordonez et al. 2010, Davidoson et al. 2011).

4.1.2 Dopady nepůvodních druhů

Ačkoli se, jak již bylo zmíněno, invaze nepůvodních organismů považuje za jednu z největších možných hrozeb pro ostrovní ekosystémy a mnoho vědců se ve prospěch druhů původních tomuto jevu snaží zabránit, jsou důkazy o negativních vlivech

nepůvodních rostlin velice chabé (ačkoli je pro upřesnění vhodné podrobit rostlinné organismy dalším výzkumům), naproti velice výrazným dopadům zavlečených predátorů a patogenů způsobujících četná vyhnutí původní flóry a fauny (Gurevitch & Padilla 2004).

Doložení reálných dopadů v oblasti jiné, než je vymírání, je v tomto případě mnohem jednodušší. Analýzy z mnohých výzkumů doložily schopnost ovlivnění původního druhu organismem invazivním, například snížením jejich druhového bohatství a rozmanitostí, dále snížením rozmnožovacích parametrů a počtu jedinců. Neprvotní fauna ale také může ovlivňovat i zvířata a jejich fitness (Vilá et al. 2011), a samozřejmě i v tomto případě jejich kvantitu, zejména opylovače a herbivory, a to změnou mnoha mechanismů, jako je možná přeměna některých látek (jako je voda a dusík) v ekosystému, či změnou vztahů v potravinových sítích (Levine et al. 2003; Ehrenfeld 2010).

4.1.3 Nebezpečné nepůvodní druhy

Jednou z nejčastěji zmiňovaných skupin z kategorie invazivních živočichů jsou krysy (*Rattus* spp.), jež se na ostrovy dostaly jako nepůvodní druh ostrovních ekosystémů právně již zmíněnými mořeplavbami. Jedná se o celosvětově rozšířeného hlodavce, který se nalézá přibližně na 82 % všech světových ostrovních skupin (Atkinson 1985). Krysy kromě přenosu nebezpečných patogenů ohrožují původní taxony svou omnivorií, jelikož si nevybírají, jestli zkonzumují potravu rostlinného původu, či zaútočí na častokrát vzácné endemické druhy zdejších bezobratlých živočichů, což má za následek jejich částečný úpadek v počtu jedinců, či dokonce vyhlazení celých druhů. Za následek mimo jiné mají i pokles počtu druhů původních plazů a mnohokrát i ptáků. Za nejnebezpečnější druhy se považuje potkan obecný (*Rattus norvegicus*), krysa obecná (*Rattus rattus*) a krysa polynéská (*Rattus exulans*) (Towns et al. 2006; Gibbs 2009).

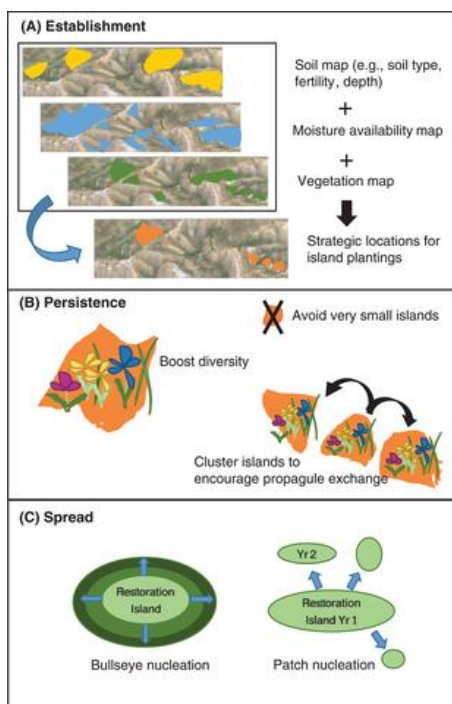
5. Obnovování ekosystémů

Z výše uvedených důvodů se vědci rozhodli těmto vzácným ekosystémům pomoci a pokusit se navrátit je do původního stavu. Vodní toky každým rokem přicházejí o prameny, na což jsou velice citlivé především semiaridní oblasti (Chabot 1985). Kvůli dalšímu důležitému faktoru, a sice náchylnosti na jakékoliv malé odchylky v prostředí, se aktivní obnova suchozemských ekosystémů stala kritičtější součástí snahy o omezení rozpadu biodiverzity a zvýšení prosperity pevninských ekosystémů (Beyers 2004; Harris et al. 2006; Heller & Zavaleta 2009).

I přes dosavadní snahy v úpravách prostředí, jako je druhotné zúrodňování a meliorace půd spolu s managementem úmyslného vysazování nepůvodních druhů, podložené vynaložením vysokých částek finančních prostředků, jsou veškeré snahy o zamezení extinkce rostlin a živočichů prozatím nedostatečné (Knutson et al. 2009; Moreno-Mateos et al. 2012). Právě proto je na obrodu pevnin, především těchto polopouštních prostředí, kladen veliký důraz. Suchozemské ekosystémy pokrývají ze 41 % celkovou rozlohu země, přičemž je z nich degradováno 10-20 % (Safriel & Adeel 2005; Reynolds et al. 2007).

Proces obnovy v těchto systémech je vzhledem k uvedeným faktům velice složitý, a tak je pro dosažení konečného cíle v podobě plně funkčních a bohatých ekosystémů klíčové, najít nové a úspěšnější metody, mezi které se mohou řadit například tzv. „restaurátorské ostrůvky“, neboli malá stanoviště s výsadbou žádoucích druhů na daném místě (Arkle et al. 2014; Hardegree et al. 2016).

Obrázek č. 2 odkazuje na postup při tvorbě těchto „ostrůvků“, při kterém je nutné zohlednit vlastnosti daného stanoviště, např. rozměry a okolní podmínky, za účelem zvýšení druhové bohatosti organismů a navrácení prostředí do původního stavu.



Obrázek č. 2 – Základy obnovování ekosystémů. První část (A) pokazuje na okolnost, jak je důležité vybrat správné strategické místo na úmyslnou introdukci nepůvodního organismu, v závislosti na okolních podmínkách (půda, vlhkost, vegetace). Část druhá (B) odkazuje na další vlastnosti prostředí, zejména je důležité vyhnout se extrémně malým ostrůvkům. Cílem je zvýšit druhovou rozmanitost zapojením více ostrůvků v systému. Poslední část (C) uvádí způsoby šíření vysázených rostlinných organismů. Autor: Fund et al. 2017

Důležitým základem pro správný postup v obnovování ekosystémů je stanovení cíle, takzvaného finálního bodu či bodů, jež zahrnuje souhrn podmínek, kterých je třeba při procesu obnovy dosáhnout. V případě vytyčení několika možných alternativních koncových bodů se poté hodnotí a předpovídá, který z nich je pro daný výzkum tím nejlepším a nejpravděpodobnějším (Svenning et al. 2015; Jepson 2016). Předpoklady mohou zahrnovat například snahy navrátit ekosystém do pleistocéní podoby, či podoby raného holocénu. Dalším úmyslem může být zavedení totální izolace oblasti od člověka, či zahrnutí jeho přítomnosti (Sinclair et al. 2017).

Avšak ani výběr cíle není vždy zcela přímočarý (Simberloff 1990). Zaprvé, v mnoha případech mohou chybět historická data o původním stavu ekosystému, což pokusy o jejich obnovení může svým způsobem značně ztížit. Druhou překážkou může být špatné pochopení a interpretování vzájemných vztahů a procesů v daném prostředí, následně stanovené cíle mohou tedy být nepřiměřené a nejasné. Následuje potíž spjatá s

deterministickými vlivy v daném ekosystému. Jakékoliv malé změny mohou mít zásadní vliv na změny v populacích, či mohou ovlivnit následnou úspěšnost při reintrodukcii nových druhů. Posledním problémem bývají okolní vlivy z vnějšího světa, které na proces obnovy mohou mít negativní účinky (Townes 2002).

5.1 Stanovení koncového bodu

Finální bod bývá určován především z oblastí, které v předešlé době nebyly žádným způsobem zasaženy ani degradovány. Bývá tak učiněno kvůli stanovení hypotéz, jak dané prostředí vypadalo a fungovalo před vniknutím nepůvodních druhů či degradací ekosystému vlivem člověka, a k němuž se vědci míní navrátit. Otázka, zdali jsou očekávané body uskutečnitelné, se posuzuje během celého procesu, jenž by k nim měl směřovat. Koncový bod se stanovuje na základě druhů rostlinných i živočišných, vyskytujících se na daném území, ale také na tamějších procesech, například koncentraci živin v půdě či znečištění vody. Bližší specifikace finálního bodu je založena na seznamu nepůvodních taxonů, jelikož tento parametr umožňuje pracovat s dříve cizími organismy, které se během dlouhých let do ekosystému úspěšně začlenily. Avšak druhy s negativními vlivy (predátoři, paraziti, invazivní rostliny) je třeba z oblastí odstranit, protože právě ti jsou zahrnuti do kategorie faktorů bránících dosažení stanovených cílů (Sinclair et al. 2017).

5.1.1 Reintrodukce jako způsob obnovy

Za populární způsob pro obnovování ostrovních ekosystémů a jejich interakcí se v současné době považuje znovuzavádění druhů do daných prostředí. Tyto organismy jsou mnohdy geneticky podobné druhům, které tyto oblasti dříve obývaly, avšak z nějakého důvodu již vyhynuly. Ačkoli je počet selhání těchto výzkumů veliký, i tak je znovuzavádění pro vědce stále populární, a to především do doby, dokud bude aktivní řízení populace součástí obnovy ohrožených a endemických druhů (Fischer & Lindenmayer 2000; Armstrong & Seddon 2008).

Cílem reintrodukcí je vytvoření vitálních a početných volně žijících populací (IUCN 1998). Studie se zaměřují především na stanovení nejvhodnějšího počtu jedinců,

který je ke znovuzavedení druhu potřeba, aby se v pozdějších generacích neobjevily silné účinky genetických procesů, jako je ztráta genetické variability či inbrední deprese, které by v pozdějších dobách mohly vést až k možnosti vyhynutí daných populací (Saccheri et al. 1998; Biljsma et al. 2000; Keller & Waller 2002; Frankham 2005).

Zaváděná populace má nízkou četnost jedinců především z důvodu, že je introdukována do prostředí o malé rozloze. Genetické vlivy založené na efektu zakladatele, jako je výše zmíněná ztráta genetické variability či inbrední deprese, jsou podporovány právě izolovaností ostrovů od jiných populací. Zabraňuje se tak imigraci a s ní spojenému toku genů, bez kterého se úroveň inbreedingu časem zvýší a způsobí tak ztrátu genů a populační způsobilosti druhů (Frankham et al. 2002). Dle výzkumů jen malý zlomek ze zavedených jedinců přežije a rozmnoží se, čímž svými geny přispěje k bohatosti další generace (Jamieson 2011).

Existuje několik možných způsobů, jak se pokusit zabránit ztrátě genetické rozmanitosti. Zaprvé, v pokusech by se měli využívat jedinci z geneticky odlišných populací. Dále by se mělo zvolit stanoviště s dostatečně velkou kapacitou. Neméně důležité je také stanovení většího počtu zakladatelů (Allendorf & Luikart 2007). Biologové například doporučili, aby 20 genetických zakladatelů byl přiměřený počet pro stanovení populace ohrožených druhů chovaných v zajetí, jelikož by měli obsahovat 97,5 % genetické variability měřené heterozygotitou či genovou diverzitou měřenou v divokých populacích (Foose et al. 1986; Lacy 1989; Willis & Wiese 1993).

Avšak plány pro chov v zajetí nejsou přímo adekvátní pro znovuzavádění v divokých populacích. Ty se zaměřují se na heterozygotnost jako na měřítko genetické variability, ačkoli se s její ztrátou již předem počítá (Allendorf 1986). Vhodnějším měřítkem pro stanovení genové rozmanitosti je zde ztráta alel, jelikož má větší vliv na budoucí adaptabilitu a přežití druhů v divočině (Allendorf & Luikart 2007). Dalším faktorem je již zmíněná možná mortalita vyskytující se téměř ihned po vypuštění do daného stanoviště (Armstrong et al. 1999; Fischer & Lindenmayer 2000).

Dle analýz bylo zjištěno, že 30 genetických zakladatelů by stačilo k udržení současných úrovní alelické diverzity pro reintrodukcii laločníka sedlatého (*Philesturnus carunculatus*) (Taylor & Jamieson 2008). V jiném průzkumu biologové na základě testů stanovili, že navýšení počtu genetických zakladatelů pištce žlutého (*Mohoua ochrocephala*) z 30 jedinců na 60 zvyšuje pravděpodobnost zachování alel až o 31 % (Tracy et al. 2011).

5.1.2 Kontrola nepůvodních druhů jinými nepůvodními druhy

Jako zajímavý způsob obnovy se ukázalo úmyslné vysazování cizích, častokrát původním (a třeba již vyhynulým) populacím geneticky podobných druhů, za účelem podpory fungování celistvého ekosystému (Corbin & Holl 2012; Rayburn & Laca 2013).

Právě druhotně zavedené druhy jsou v současné době jedním z největších problémů ostrovních ekosystémů, jelikož velmi často zvyšují počty svých populací, čímž drasticky snižují stav původních druhů. Problémem může být například i snaha o kontrolu nepůvodních živočichů jinými nepůvodními živočichy (Mooney & Hobbs 2000), jako je introdukce kočky domácí (*Felis catus*) a druhů z čeledi promykovitých (Herpestidae), které v současné době patří mezi nejškodlivější zavedené predátory, kteří byli introdukováni pro řízenou kontrolu nejznámějších nepůvodních živočichů - krys a myši. Avšak i tyto šelmy po úspěšném zavedení mnohokrát napadaly původní druhy daných ostrovních ekosystémů, které po vývoji v daném stanovišti neoplývaly žádným strachem z přirozeného nepřítelů (Moors & Atkinson 1984; Case et al. 1992; Diamond 1989).

Tato situace nastává například na ostrovech, kde lidé během let druhotně introdukovali známé druhy domácích savců, a sice králíky (*Oryctolagus cuniculus*) a kozy (*Capra aegagrus hircus*), aby je mohli využívat pro své hospodářství a obživu. Oba dva druhy jsou však známé svou schopností spásat spoustu druhů rostlin, zejména těch endemických, čímž způsobují úplné zmizení četných rostlinných taxonů. Avšak kvůli mnohým mezidruhovým interakcím nepřímo způsobují také snížení reprodukční schopnosti mořských ptáků, kteří jsou závislí na již zmíněném rostlinném porostu. Mezi lety 1903 a 1923 tak způsobili vyhynutí 23 druhů rostlin jen na Lisianjského ostrově (Atkinson 1989).

V ten okamžik nastupuje přítomnost již zmíněné kočky domácí (*Felis catus*). Pokud je na daném ostrově populace králíků zastoupena ve větší míře, než původní ptáci či plazi, zaměřuje se dravec primárně na nepůvodní králíky. Například na Prasečím ostrově, jenž leží poblíž bahamského pobřeží, jsou králíci pouze druhotnou kořistí, jelikož zde mořští ptáci nedokáží odolávat dravcům a jsou snadnější kořistí. Pouze v zimě, kdy jsou ptáci mimo ostrov, se potrava šelem zaměřuje právě na králíky (Smith & Quin 1996).

Tento program kontroly nad introdukovanými predátory je v současné době nejlepší strategií před zničením daných ekosystémů. Kočky i králíci jsou přítomni na mnoha ostrovech. Na nesčetných místech se nyní dává přednost řízené kontrole koček před králíky. Právě řízení počtu jedinců koček je pro endemické obyvatele ostrova mnohem výhodnější, nežli kdyby se predátor zcela eradikoval. Úplné vyhlazení divokých koček by na původní taxony mohlo mít vážné negativní dopady. Jejich zmizení by mohlo způsobit rychlý populační vzestup tzv. mesopredátorů, což se stalo například na ostrově Nový Amsterdám, kde redukce koček způsobila nárůst krys a myší, a tak bylo od teorie eradikace superpredátorů upuštěno (Holdgate & Wace 1961). V této situaci je však důležité myslet i na opačnou možnost, a sice úplné vyhlazení hlodavců. To by za následek naopak mohlo mít změnu kořisti v potravním žebříčku koček, které by se začaly živit výhradně endemickými druhy (Murphy & Bradfield 1992).

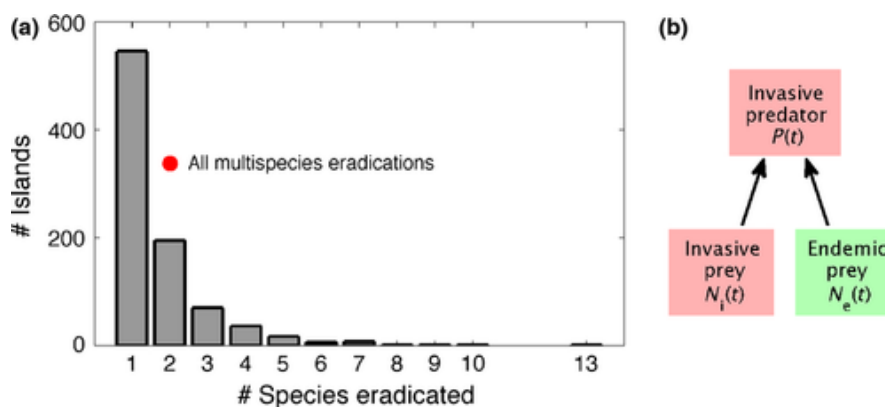
5.1.3 Eradikace jako způsob obnovy

Jednou z možností, jak ostrovům v současné době pomoci ve zlepšení ekosystémů, je řízené odstranění nepůvodních, člověkem zavlečených druhů, jako jsou lišky (*Vulpes* sp.), kočky (*Felis* sp.), hlodavci (Rodentia) a kopytníci (Ungulata), které dané prostředí ohrožují především z hlediska predace, potravní konkurence, ztráty původních druhů a samotného ničení biotopů (Blackburn et al. 2004; Vié et al. 2009; Nogales et al. 2013). Eradikace ostrovních ekosystémů slibuje velké úspěchy, jelikož úspěšnost procesů zvyšují poměrně malé rozměry daného stanoviště. Úlohu zde hraje také izolace od pevniny, díky níž je proces zpětné introdukce velice vzácný, téměř až nepravděpodobný (Harris et al. 2011).

Jelikož větší množství ostrovů napadl více než jeden druh, zaměřují se vědci na mnohonásobnou eradikaci. Na ostrovech, kde k procesu odstranění došlo, se 39 % zabývalo více taxony. Mnoho z případů úspěšné eradikace (kolem 54 %) proběhlo právě na ostrovech zaměřených na více skupin (DIISE 2015). Avšak s výjimkou případů, kdy se všechny nepůvodní druhy řídí stejnou metodou (například návnadami napuštěnými jedem, jež se využívají na kontrolu hlodavců) se většina hromadných odstranění provádí eradikací za sebou. Přesněji řečeno se vědci nejdříve zaměří na jeden druh a hned poté na druh další, a tak několikrát za sebou, než se proces dostane až ke zdárnému konci v

podobě odstranění všech nepůvodních živočichů. Tento způsob může být velice účinný, avšak zároveň může mít negativní účinky na všechny biologické interakce v ekosystému. Příkladem je například kompletní vyhlazení invazivních predátorů, které může směřovat ke scénáři, kdy se masivně přemnoží herbivoři a ohrozí tak populace místních rostlinných druhů. Zároveň eradikace nepůvodních býložravců může způsobit přemnožení introdukované vegetace, jež v mnohých případech potlačuje vegetaci původní (Courchamp et al. 2003; Innes & Saunders 2011).

Obrázek č. 3 odkazuje na četnost zmíněného postupu vícedruhové eradikace spolu s diagramem znázorňujícím vztahy v systému endemická kořist – invazivní kořist – invazivní predátor.



Obrázek č. 3: Eradikační diagram. První graf (a) odkazuje na frekvenční rozdělení počtu eradikovaných druhů z 844 zdokumentovaných ostrovů. Červená značka zobrazuje množství ostrovů, na kterých vědci eradikovali více než jeden invazivní druh. Druhý diagram (b) zobrazuje obecnou interakční strukturu napadeného třídruhového ekosystému. Šipky označují vzájemné vztahy. Kořist endemického druhu je konzumována invazivním predátorem, který zároveň konzumuje i samotný endemický druh. Autor: Baker et al. 2015

Tyto účinky jsou samozřejmě nežádoucí (Courchamp et al. 2003). Biologové původně navrhovali, aby odstraňování více druhů probíhalo simultánně v případě, že by se ustoupilo od procesu eradikace jednoho invazivního druhu jiným nepůvodním taxonem (Zavaleta et al. 2001; Caut et al. 2007; Griffiths 2011; Innes & Saunders 2011; Glen et al. 2013). Nejnovější předpoklady zahrnují tzv. troficky strategický přístup, ve kterém jsou eradikace realizovány v určitém pořadí, jež by mělo snižovat potenciaální negativní dopady (Morrison 2007, 2011; Innes & Saunders 2011; Glen et al. 2013). Ve prospěch této strategie hovoří spousta argumentů. První z nich je samozřejmě finanční stránka. Za druhý je považován fakt, že žádná z analýz nezahrnuje zlatou střední cestu ve vícedruhové

kontrole, například, že přidělování zdrojů potravy jednomu invazivnímu druhu ponechává méně zdrojů pro ostatní. Na základě toho se nedá s jistotou říci, že přeđešlé navrhované postupy byly optimální (Bode et al. 2015).

Mnoho z moderních studií se zabývá především kontrolou nepůvodních druhů savců, ryb a hmyzu, či v případě rostlin invazivními taxony, avšak například výzkum plazů nebo obojživelníků je daleko méně častý (Pitt et al. 2005; Fisher 2011; Kraus 2015; McCleery et al. 2015). Stejně jako ostatní skupiny jsou tyto dva řády příčinou úhynu původní bioty a způsobují četné škody (Monzon-Arguello et al. 2015). Vědci a biologové se touto herpetofaunou začínají zabývat až v několika posledních letech. Ve výzkumech využívají mnoho laboratorních i terénních postupů, jež jsou v první řadě zaměřené na detekci daného invazivního druhu, poté na jejich odchyt a nakonec na finální odstranění z určitého prostředí. K tomu se využívá například radio-telemetrie – postup na lokalizaci organismu, založený na vysílači připevněnému k tělu živočicha, vysílajícímu rádiové vlny. Dále se k odstranění používají různé chemikáliemi naplněné návnady, či přímo aplikace toxických látek, mezi které se řadí kofein, kyselina citronová či acetaminofen (Savarie et al. 2001; Tuttle et al. 2008; Mauldin & Savarie 2010; Smith et al. 2016).

Příkladem může být pokus o eradikaci chameleona třírohého na Havaii (*Trioceros jacksonii xanhtolophus*), jenž výrazně decimuje populace zdejších stromových hlemýžďů (Chiaverano et al. 2014). Pro kontrolu chameleonů se v současné době využívá postup nočního vizuálního vyhledávání a detekce za pomoci světlometů s následným snímáním. Tato metoda se osvědčila především poté, co byl na ostrově Maui objeven jiný druh, a sice chameleon jemenský (*Chamaeleo calyptratus*), který byl oficiálně zcela eradikován v roce 2008 (Hawaii Invasive Species Council 2009). Avšak pro management chameleona třírohého je tato technika spíše neefektivní, a to kvůli mnoha aspektům, jako je jeho rozšíření po více Havajských ostrovech, chování a výskyt ve vysokých polohách stromů, a také zabarvení kůže (Kleeck & Holland 2017). Pro jeho eradikaci byla použita látka acetaminofen v různých koncentracích (Kleeck & Holland 2017). Studie se prozatím ukázala být poměrně úspěšná, ačkoli je nutné podrobit proces chemické eradikace dalším testům, zejména aby se zabránilo nechtěné otravě necílových živočichů (Kleeck & Holland 2017).

5.1.4 Trofická obnova

Dalším ze způsobů, jak dosáhnout zlepšení prostředí ostrovních ekosystémů je obnova trofické struktury na daném stanovišti. Tyto potravinové vztahy jsou základním kamenem k pochopení celkové organizace a chodu ekosystémů (Polis & Winemiller 1996). Trofické interakce musejí být obnoveny z vyšších příček potravinového řetězce po příčky nižší, a sice od superpredátorů, přes mesopredátory, jejich kořist herbivory, omnivory a další živočichy s různými potravními specializacemi, po producenty. Toho se může dosáhnout za opětovné introdukce původních, avšak vyhynulých druhů, šelem i býložravců, a podpořit tak obnovu samoregulačních, biologicky rozmanitých ekosystémů (Svenning et al. 2016), což se může stát buď vlivem člověka a jeho snahy druhotně introdukovat daný druh, nebo zcela samovolně, kdy taxony spontánně rekolonizují dané stanoviště, ze kterého byly dříve odstraněny. Jako příklad mohou sloužit druhy pevninských ekosystémů ve střední Evropě, vlk obecný (*Canis lupus*) či bobr evropský (*Castor fiber*), spadající pod proces pasivního trofického přetváření (Navarro & Pereira 2012; Svenning et al 2016).

Předpokládá se, že megafauna, obvykle zahrnující živočichy s vyšší hmotností než 45 kilogramů, má významný vliv na rozmanitost a funkčnost ekosystémů (Malhi et al. 2016; Smith et al. 2016; Fernández et al. 2017). Je-li to naléhavé, může být introdukce většího množství velkých herbivorů doplněna o zavádění šelem v případě pravděpodobnosti jejich negativních dopadů na zaváděné býložravce. Pokud je kontrola býložravců přece jen potřebná, avšak jejich řízení velkými šelmami není příliš účinné, je třeba podílet se na aktivním řízení jejich populace a přímo tak zasáhnout do procesu obnovování. Stává se tak například u savců, kteří mají na sestupnou kontrolu v potravinovém řetězci moc veliké rozměry, či v silně zalidněných oblastech (Boulangeat et al. 2018).

V rámci trofické obnovy však existuje ještě jeden pohled, a sice obnova vzestupná, čili „zdola nahoru“. Tato teorie pojednává o faktu, že dostupnost všech živin v ekosystému je právě to rozhodující, co ovlivňuje veškeré trofické vztahy. V tomto předpokladu mají živiny pozitivní dopad na nejnižší příčku v potravinovém řetězci, producenty, což má kladný účinek na býložravce i masožravce (Hunter & Price 1992). Doplnění živin do ekosystémů však nemusí mít pokaždé pouze pozitivní důsledky. Zahrnují sice zvýšenou biomasu rostlinných druhů a rozmanitost ve složení komunity,

ale také mohou mít negativní účinky na množství taxonů členovců. Výzkumy ve vzestupné trofické kaskádě jsou však stále omezené, a tak je k vynášení závěrů nutné provést další studie a získat více informací (Larsen et al. 1996).

5.2 Obnovování v praxi

5.2.1 Genetické účinky reintrodukce chovu ptáků Nového Zélandu

Zajímavým příkladem v rámci reintrodukce může být porovnání genetické variability u čtyř druhotně introdukovaných druhů ptáků, mezi které se řadí slípka takahe (*Porphyrio hochstetteri*), lejsčík dlouhonohý severní (*Petroica longipes*), laločník sedlatý (*Philesturnus carunculatus*) a lejsčík dlouhonohý jižní (*Petroica australis*) (Jamieson 2010). Podobně jako ostatní endemické druhy byly i tyto před příchodem člověka a jím zavlečených organismů běžně rozšířené na severních i jižních ostrovech Nového Zélandu (Innes et al. 2010).

Studie probíhala na dvou ostrovních chráněných územích – ostrovech Tiritiri Matangi a Ulva (Obrázek č. 5). Po eradikaci nepůvodních predátorů, která proběhla mezi lety 1993 a 1996, zde bylo zavedeno několik skupin těchto původních druhů (Armstrong & Ewen 2002). Jedinci byli během přemístování vystaveni krátkodobému stresu, míra přežití však byla vysoká a chování po introdukci typické pro studijní druhy (Armstrong 1995; Armstrong & Craig 1995; Jamieson & Wilson 2003).



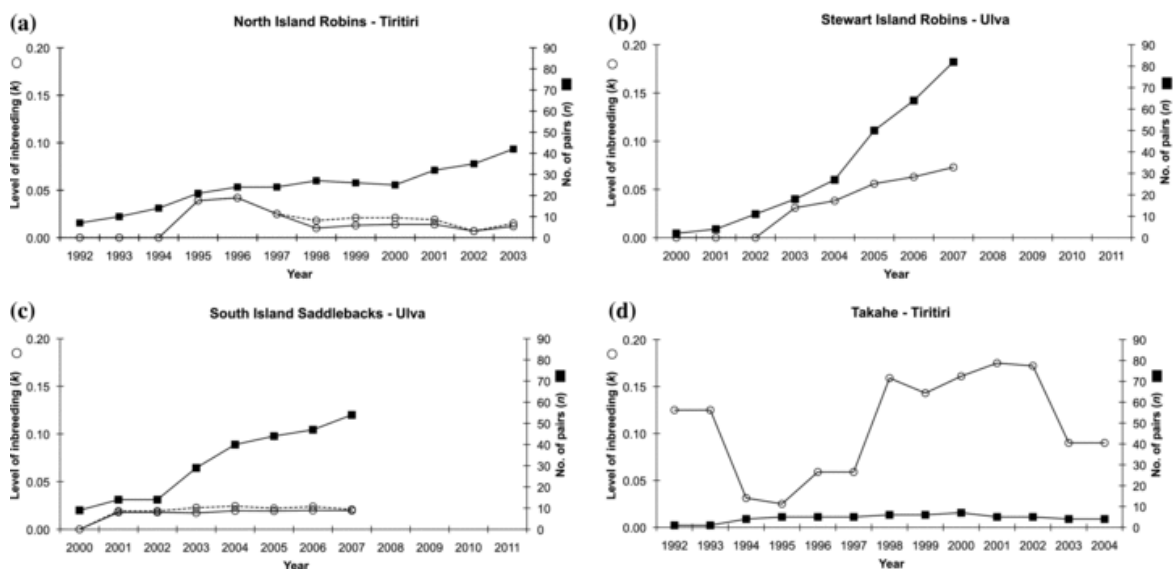
Obrázek č. 4: Mapa studijních stanovišť Nového Zélandu. Autor: Jamieson 2010

Čtyřicet čtyři zástupců lejsčíka dlouhonohého severního (*Petroica longipes*) bylo v dubnu 1992 přesunuto na ostrov Tiritiri z lesů severního ostrova poblíž města Rotorua, z nichž přežilo třicet tři jedinců. Dalších čtrnáct bylo vypuštěno v červnu 1993 (Armstrong 1995). Z celkového počtu padesáti osmi jedinců přežilo dvacet pět, kteří se v následujících letech úspěšně rozmnožili. Jelikož bylo původní prostředí studie u tohoto druhu malé, stabilizoval se počet na třicet dva chovných párů. Průměrná hodnota inbreedingu (Obrázek č. 5a) byla původně poměrně vysoká, ačkoli se poté začala snižovat po jednom členovi každého ze tří úzce příbuzných párů, který zemřel v následujících letech (Jamieson 2010).

Lejsčík dlouhonohý jižní (*Petroica australis*) byl na tentýž ostrov přesunut v roce 2000 z Freshwater Flats. Jeho populace čítala šestnáct dospělých ptáků. Pět z nich se vrátilo do své domovské oblasti, šest jedinců zmizelo a pravděpodobně zahynulo. Další čtyři mladí jedinci byli vypuštěni v lednu roku 2001 a pět v listopadu 2001, z nichž se dva opět ztratili. Z celkového počtu přežilo celkem dvanáct jedinců, kteří se v následujících letech pokoušeli rozmnožovat. I když byl počet příbuzenských párů relativně nízký, časem se průměrná hladina inbreedingu navyšovala (Obrázek č. 5b) a postupem času došla k trojnásobné hladině oproti populaci lejsčíka dlouhonohého severního (Jamieson 2010).

Třicet studijních zástupců laločníka sedlatého (*Philesturnus carunculatus*) bylo v dubnu 2000 přemístěno z Big Island na ostrov Ulva, z nichž do prvního období rozmnožování přežilo dvacet tři jedinců. V tomto roce nedošlo k výraznému monitoringu hnízd. Později bylo zjištěno, že z celkového počtu introdukovaných zástupců osmnáct z nich odchovalo potomstvo, přičemž průměrná míra inbreedingu zůstala poměrně nízká (Obrázek č. 5c), pouze dva chovné páry byly úzce příbuzné (Jamieson 2010).

Tři zástupci slípky takahe (*Porphyrio hochstetteri*), dva samci a jedna samice, byli roku 1992 introdukováni na ostrov Tiritiri z Maus Island. Chovný (avšak příbuzenský) pár se rozmnožoval následující rok a po dobu šesti let odchoval čtyři potomky, kteří se zároveň stali chovnými subjekty, jež se množili mezi sebou, což vysvětluje relativně rychlý nárůst průměrné úrovně inbreedingu (Obrázek 5d). Introdukce dalších chovných jedinců měla za následek pokles této hodnoty v roce 1994 a 1995 (Jamieson 2010).



Obrázek č. 5: Změny v úrovni inbreedingu a počet párů reprodukce v průběhu času ve čtyřech znovuzavedených populacích. Lejsčik dlouhonohý severní (a), lejsčik dlouhonohý jižní (b), laločník sedlatý (c), slípka takahe (d). Parametry: příbuzenský koeficient (kolečko), počet párů plemene (čtverec), odhadovaná úroveň inbreedingu (přerušovaná čára). Autor: Jamieson 2010

Nárůst inbreedingu v porovnání mezi čtyřmi zkoumanými druhy mezi sebou se lišil, především kvůli rozdílnému množství genetických zakladatelů jednotlivých testovacích skupin. Zároveň byl zkreslený poměr pohlaví (někteří mladí samci byli zbarveni jako samice) a šlechtitelská úspěšnost (Jamieson 2010).

5.2.2 Využívání exotických želv na Mauriciu

Vhodným způsobem k obnově ostrovních ekosystémů je již zmíněné vysazování druhotných, avšak původním organismům geneticky příbuzných druhů. Jedním z příkladů může být poměrně úspěšný pokus na souostroví Maskarén, a sice na Mauriciu. Zdejší prostředí bylo notně degradováno a rozděleno na menší fragmenty, čímž utrpěly zejména lesy spolu se vzácnými endemickými druhy tamějších rostlin, podporované zhoršenou klíčivostí semen těchto taxonů (Page & D'Argent 1997; Safford 1997; Nygahen et al. 2005). Ty se evolučně vyvíjely spolu s nyní již vymřelými druhy, jako je například pták dodo, neboli dronte mauricijský (*Raphus cucullatus*), a dále dva zástupci vyhynulých želv - želva nejapná (*Geochelone inepta* Gunther) a želva Gadowova (*Geochelone triserrata* Gunther). Pro dobrou klíčivost rostlin je nutné, aby semena prošla trávicím traktem plodožravých živočichů, z důvodů, které již byly uvedeny v kapitole 1.1.1. Rostlinné a živočišné interakce (Temple 1977).

Vědci zkoumali účinky požití a průchod trávicím traktem na klíčivost zdejšího endemického stromu tomelu (*Diospyros egyptarum*) nepůvodními želvami obrovskými (*Geochelone gigantea*). Zralé plody náhodně vybraných jedinců byly roku 2004 shromážděny na sousedním ostrůvku Ile-aux Aigrettes, následně na to rozdrčeny a použity jako kontrolní vzorky. Zbytek plodů bylo poskytnuto želvě o hmotnosti 130 kg jako potrava. Trvalo 18 dní, než se strava dostala skrz celý trávicí systém. Semena po vyloučení byla ihned odebrána. Další plody byly poskytnuty jiným želvám, které se jimi živily zcela přirozeně. Semena byla též odebrána z jejich exkrementů a použita ke kontrole ve snaze prokázat, zdali se klíčivost při umělém dodání potravy přiblíží výsledkům z přirozené konzumace. Druhotným činitelem po požití obří želvou by mělo být ukládání hnoje spolu se semeny. Při testování účinků želvího hnoje byla semena uložena do dvou substrátů, a sice do půdy či směsi půdy a želvího trusu (50/50). V každém ze substrátů bylo zaseto 100 semen všech tří kategorií (nepožita, použita po dodání, požita samovolně) jednotlivě do zásobníků. Prostor bylo mírně stíněno a každý se vzorků byl denně zavlažován. Klíčení u každé sazenice bylo zaznamenáno od chvíle, kdy se z půdy vynořila první část rostliny (Moolna 2007).

Statisticky významné hodnoty rozdílů v úspěšnosti vyklíčení (% vysázených semen) a zpoždění klíčení (čas nutný pro polovinu konečného klíčení) byly vypočteny pomocí chí-kvadrát testu. Ve výsledcích (obrázek č. 4) měla kontrolní nespotřebovaná semena 12 % úspěšnost v klíčení, a to jak v klasické půdě (zpoždění klíčení 61 dnů), tak

v půdě s přidavkem želvího hnoje (zpoždění klíčení 77 dnů). Požití kontrolních vzorků želvou zvýšilo klíčivost na 42 % v půdě a 44% ve směsném substrátu, přičemž se zpoždění klíčení zpozdilo téměř o jednu třetinu prvotní uvedené doby (Moolna 2007).

	Klíčivost (%)		Zpoždění (dny)	
	Půda	Hnůj	Půda	Hnůj
Řízení (CE)	12	12	61	77
Experimentální (TE)	42	44	44	53
Přírodní (TN)	46	40	37	56

Obrázek č. 6: Výsledky experimentu s želvami obrovskými. Vzorky CE odkazují na výsledky u nepozřených a nenatrávených sazenic. Vzorky TE odpovídají řízenému krmení jedné želvy obrovské chované v zajetí. TN vyjadřuje výsledky volně žijících želv. Autor: Moolna 2007

Tento experiment prozradil, že požití semen želvami má na klíčivost doopravdy pozitivní účinek. V exkrementech jiných želv na tomto ostrově se také našli stopy semen tomelu, a to až 25 metrů od nejbližše rostoucích stromů tohoto druhu, z čehož vyplývá, že se tomel řadí mezi přirozenou potravu želv, které těmto rostlinným organismům pomáhají roznášet semena a zvyšovat tak jejich populaci a rozšiřovat areál výskytu (Venkatasamy et al. 2006).

Avšak i tato studie má značná omezení, mezi něž patří zejména počet kontrolních vzorků. Jedna želva je dle vědců velmi malý vzorek. V pokusu zároveň nebyly testovány žádné metody za použití syntetických sloučenin (kyselina chlorovodíková), které by semena například štěpily. I tak jsou biologové rozhodnutí pokračovat s testy, jelikož tento pokus velice podporuje myšlenku, že na Mauriciu a přilehlých ostrovech existují původní rostliny, které si během evoluce vyvinuly jistou závislost na konkrétních živočišných druzích. Lepší porozumění těmto vzájemným vztahům a jejich možné oživení geneticky podobnými druhy by mohlo napomoci k lepšímu porozumění interakci a celkové obnově ostrovů (Moolna 2007).

6. Cíle analytické části

Analytická část zahrnovala porovnání genetických údajů invazivních druhů ježka západního (*Erinaceus europaeus*) a ježka východního (*Erinaceus roumanicus*) z ostrovních populací oproti populacím kontinentálních stanovišť. Ostrovní populace zahrnovaly jak lokality invazivního areálu (Nový Zéland), tak i lokality, kde je původ nejasný a zřejmě se jedná o dřívější introdukci starou stovky let (Velká Británie, Kréta).

7. Materiály a metody

7.1 Sběr dat

Vzhledem k tématu a obsahu práce bylo zamýšleno porovnání dat genetické variability původních ostrovních organismů před obnovením určitého stanoviště s daty po dokončení obnovovacího procesu. Avšak z důvodu nedostatku záznamů byla použita genetickou laboratoří zpracovaná data ježků (*Erinaceus* sp.) získaných z odborných publikací (Becher & Griffiths 1998; Bolfíková et al. 2013; Černá-Bolfíková et al. 2017; Braaker et al. 2017). Ježci byli rozděleni na ostrovní jedince a jedince z pevniny. Data byla znázorněna v tabulce (Tabulka č. 1), načež byla dle statických analýz porovnána jejich genetická variabilita.

Stanoviště	N	AR	H _E	H _O	F _{IS}
Kréta	24	4.944	0.5243	0.4292	0.167
Auckland (Nový Zéland)	27	3.17	0.5683	0.4209	0.270
Macraes Flat (Nový Zéland)	41	3.91	0.5212	0.4713	0.109
Twizel (Nový Zéland)	56	3.88	0.5737	0.4937	0.141
Palmerston North (Nový Zéland)	37	3.02	0.5471	0.5244	0.053
Velká Británie	23	4.34	0.4761	0.4209	0.116
Slovinsko	44	6.317	0.6844	0.6071	0.102
Rumunsko	43	6.575	0.7521	0.6171	0.242
Slovensko, Maďarsko	35	7.318	0.7032	0.6291	0.097
Chorvatsko, Bosna a Hercegovina	45	7.045	0.7125	0.6442	0.114
Česká republika	49	6.187	0.7120	0.6151	0.134
Švýcarsko (sever)	100	4.91	0.605	0.6	0.003
Švýcarsko (jihovýchod)	11	4.52	0.569	0.523	0.070
Švýcarsko (severovýchod)	36	4.71	0.627	0.631	- 0.006

Tabulka č. 1: Předpoklady genetické variability invazivních jedinců (před čarou) oproti jedincům z domovských stanovišť (pod čarou). Sledované parametry: počet jedinců (N), alelická bohatost (AR), koeficient inbreedingu (F_{IS}), očekávaná heterozygotita H_E, sledovaná heterozygotita H_O.

7.2 Analýza dat

7.2.1 Normální rozdělení

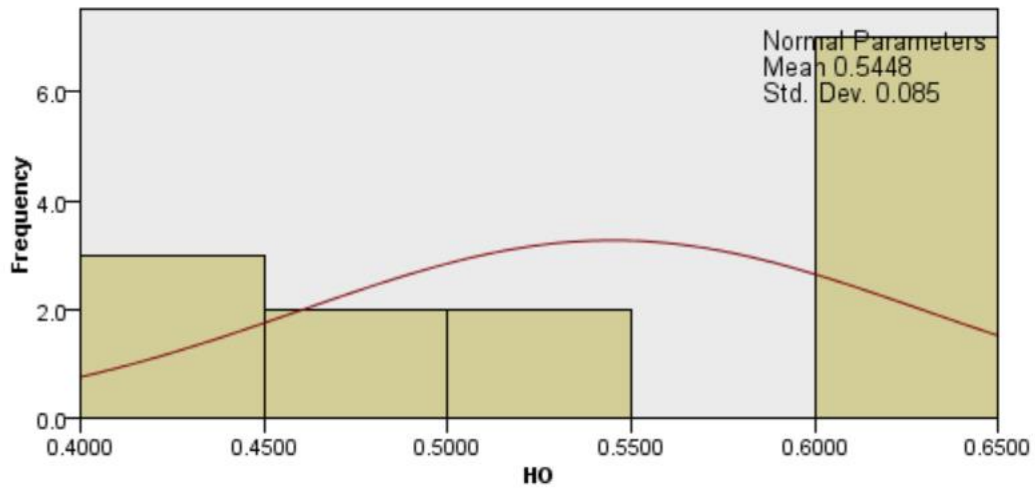
V programu Statistica byly testovány čtyři parametry alelická bohatost (A_R), očekávaná heterozygotita (H_E), sledovaná heterozygotita (H_O) a koeficient inbreedingu (F_{IS}), aby se zjistilo, zdali tyto veličiny mají normální rozdělení. V nulových hypotézách se předpokládalo, že rozdělení daného parametru je normální při uvedeném průměru a směrodatné odchylce a při statistické významnosti 0.05. Pro výpočet byl použit jednovýběrový Kolmogorovův-Smirnovův test (tabulka č. 2).

Tabulka č. 2: Stanovené nulové hypotézy normálního rozdělení u sledovaných veličin.

Nulová hypotéza	Test	Hladina významnosti	Výsledek
Rozdělení A_R je normální s průměrem 5.060428571428570 a směrodatnou odchylkou 1.403	Jednovýběrový Kolmogorovův-Smirnovův test	0.200	Nulová hypotéza se potvrzuje
Rozdělení H_E je normální s průměrem 0.6126 a směrodatnou odchylkou 0.087	Jednovýběrový Kolmogorovův-Smirnovův test	0.200	Nulová hypotéza se potvrzuje
Rozdělení H_O je normální s průměrem 0.5448 a směrodatnou odchylkou 0.085	Jednovýběrový Kolmogorovův-Smirnovův test	0.026	Nulová hypotéza se zamítá
Rozdělení F_{IS} je normální s průměrem 0.115 a směrodatnou odchylkou 0.077	Jednovýběrový Kolmogorovův-Smirnovův test	0.200	Nulová hypotéza se potvrzuje

Nulové hypotézy stanovené u alelické bohatosti, očekávané heterozygotity a koeficientu inbreedingu byly potvrzeny. Nulová hypotéza sledované heterozygotity

nesplnila parametry normálního rozdělení, a proto byla testem zamítnuta. Na grafu č. 1 je pro bližší představu uveden graf výsledku parametrů H_0 .



Graf č. 1: Výsledný graf rozdělení veličiny (H_0) při normálních parametrech. Průměr (0.5448), směrodatná odchylka (0.085). Již podle rozložení neodpovídá Gaussově křivce.

8. Výsledky

Celkem mezi sebou byly porovnány dvě kategorie na sobě nezávislých populací, a sice kontinentálních a ostrovních ježků. Všechny testované parametry vyšly až na sledovanou heterozygotitu poměrně podobné u obou skupin. Veličiny s normálním rozdělením bylo třeba otestovat, zdali se od sebe svými parametry statisticky významně liší, či nikoliv. Pro parametry populací pevninských jedinců a populací introdukovaných byl vypočítán průměr, směrodatná odchylka a střední chyba průměru. Tyto údaje byly spolu s počtem stanovišť zapsány do tabulky č. 3.

		N	Průměr	Směrodatná odchylka	Střední chyba průměru
A _R	Ostrov	6	3.877333333	0.7194794414	0.2937262520
	Pevnina	8	5.947750000	1.089953570	0.3853567804
H _E	Ostrov	6	0.535117	0.0361305	0.147502
	Pevnina	8	0.670650	0.0631233	0.0223175
F _{IS}	Ostrov	6	0.14267	0.073066	0.029829
	Pevnina	8	0.09450	0.078233	0.027656

Tabulka č. 3: Veličiny s normálním rozdělením a jejich vypočítané parametry potřebné k dalšímu testování.

Na uvedené hodnoty byl dále použit Lavenův test shody rozptylu a T-test pro shodu průměrů, jehož výsledky jsou uvedené v tabulce č. 4.

		Lavenův test shody rozptylů		T-test pro shodu průměrů		Interval spolehlivosti rozdílů				
		F	Sig.	t	df	Sig.(2-tailed)	Rozdíl průměrů	Standartní chyba	Horní regulační mez	Dolní regulační mez
A _R	PRO	2.784	0.121	-4.022	12	0.002	-2.07041667	0.5148142661	-3.19210059	-0.948732739
	NRO			-4.0273	11.882	0.001	-2.07041667	0.4845358184	-3.12729618	-1.01353716
H _E	PRO	3.383	0.091	-4.686	12	0.001	-0.1355333	0.0289235	-0.1985523	-0.0725144
	NRO			-5.066	11.405	0.000	-0.1355333	0.0267514	-0.1941589	-0.0769077
F _{IS}	PRO	0.17	0.898	1.172	12	0.264	0.048167	0.041108	-0.041108	0.137733
	NRO			1.184	11.317	0.261	0.048167	0.040677	-0.041058	0.137391

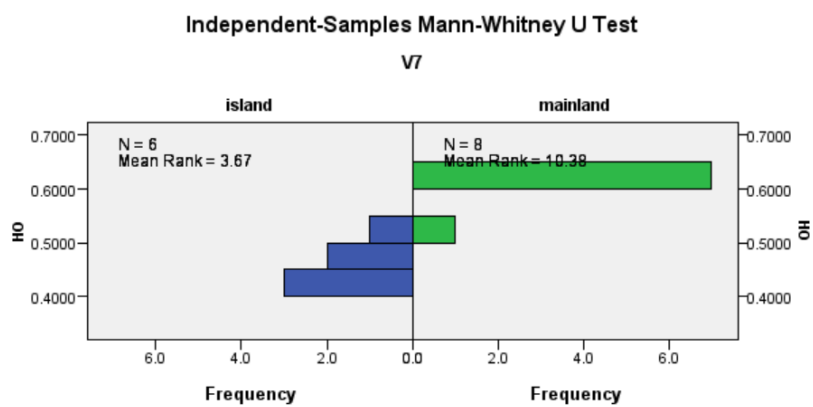
Tabulka č. 4: Výsledky jednotlivých testů. Lavenův test a T-test. (PRO) předpokládané rovné odchytky. (NRO) nepředpokládané rovné odchytky.

Pro sledovanou heterozygotitu bylo nutné provést další analýzu. Protentokrát se testovala hypotéza, ve které se předpokládalo, že veličina (sledovaná heterozygotita) je stejná napříč kategoriemi. Pro porovnání byl zvolen neparametrický Whitney-U test, na jehož základě byla nulová hypotéza opět zamítnuta, což lze pozorovat v tabulce č. 5.

Nulová hypotéza	Test	Hladina významnosti	Výsledek
Distribuce parametru H _O je stejná napříč testovanými kategoriemi	Neparametrický Mann-Whitney U test	0.001	Nulová hypotéza se zamítá

Obrázek č. 5 : Stanovení nulové hypotézy, která předpokládá stejné hodnoty H₀ napříč kategoriemi.

Dle vyhotovených testů lze vidět, že sledovaná heterozygotita ve vybraných kategoriích (pevninské populace vs. ostrovní) není stejná, čemuž odpovídá i graf č. 2. Na tomto grafu je ukázáno, že u vzorků kontinentálních jedinců se ukázala vyšší míra heterozygotity, nežli u jedinců ostrovních.



Graf č. 2: Frekvence pozorované heterozygosity u ostrovních (vlevo) a pevninských (vpravo) populací. (N) počet sledovaných populací, (Mean rank) průměrná hodnota.

9. Diskuze

Porovnávány mezi sebou byly dvě skupiny zástupců ježků (*Erinaceus* sp.) z ostrovních systémů a pevniny. Ostrovních oblastí bylo celkem šest, přičemž se jednalo o Krétu, Nový Zéland a Velkou Británii. Kontinentálních oblastí bylo osm a jednalo se výhradně o Evropské státy.

Mezi testovanými parametry byla nejdůležitější sledovaná (reálná) heterozygotita organismů na daných stanovištích, sloužící pro tuto studii jako důkaz o ztrátě genetické variability u organismů introdukovaných do prostředí o malých rozměrech. Právě tento parametr se u testovaných skupin ukázal být významně rozdílný a bylo nutné jej podrobit dalším analýzám, ze kterých se poté potvrdily signifikantní rozdíly mezi ostrovními a kontinentálními populacemi.

Ačkoli se porovnávaly kategorie o rozdílném počtu jednotlivců, frekvence pozorované heterozygotity vyšla u kontinentálních populací mnohem vyšší, nežli u kategorie druhé, přičemž nejvyšší údaj byl 0.6442 oproti ostrovním 0.52440, což ohledně heterozygotity hovoří ve prospěch kontinentálních jedinců. U většiny těchto stanovišť byl zároveň menší koeficient inbreedingu, a v jedné oblasti byl zaznamenán dokonce negativní (- 0.006), což svědčí o neexistující reprodukci mezi příbuznými jedinci. Jednalo se o oblast severovýchodního Švýcarska.

Údaje byly vloženy do grafu č. 2, ze kterého je patrné, že ostrovní populace ježků vykazují sníženou genetickou variabilitu, projevující se ztrátou heterozygotity doprovázené zvýšeným koeficientem inbreedingu, který se projevuje při zvýšené frekvenci příbuzenského křížení, a jež může vést k inbrední depresi, na jejíž následky mohou celé populace vymřít. Tyto děje jsou obvykle výsledkem efektu zakladatele, efektu hrdla lahve a genetického driftu, které se výrazně uplatňují u malých populací, a díky kterým u nich dochází ke snížení genetické diverzity, jelikož právě tyto procesy mají za následek fixaci či totální ztrátu některých alel, což u populací může vést k oslabení na základě geneticky dědičných chorob přenášených přes homozygotní alely. Tyto provedené analýzy tedy potvrzují teze uvedené v literární rešerši.

Aby k těmto genetickým procesům při záměrné introdukci do ostrovních oblastí nedocházelo, je třeba zohlednit parametry, které mají vliv na genetickou variabilitu. Vhodné je vysazování populací o dostatečném počtu jedinců, či kombinace zástupců z více geneticky rozdílných skupin. Pro úspěšnost procesu druhotné introdukce je

příhodné studijní místa pravidelně monitorovat a sledovat důsledky příbuzenského křížení. Pokud se genetická variabilita populací po řadách generací výrazně sníží, je vhodné promyslet možnost pravidelného dodávání nových genů v podobě pravidelné introdukce studijního druhu.

10. Závěry

Ostrovní ekosystémy jsou dle vědců skvělým prostředím pro analýzu studií, pro něž je třeba užití uzavřeného studijního prostředí. Mimo jiné jsou sami zdrojem mnoha potencionálních příležitostí testování a porozumění fungování vnitrodruhových a mezidruhových vztahů (Vitousek et al. 1989).

Nejdůležitější jsou právě trofické rostlinno-živočišné interakce, pod jejichž záštitou se organismy tisíce let vyvíjely a vytvářely si mezi sebou složité vztahy, které může ohrozit i sebemenší odchylka v ekosystému. Nepůvodní organismy, které se do jejich stanovišť dostaly vlivem člověka, jsou hrozbou pro stále více ostrovních oblastí (Levine et al. 2003; Ehrenfeld 2010).

Právě proto se biologové v posledních letech stále častěji zabývají možnostmi obnovování těchto zajímavých ekosystémů, mezi které se řadí několik v rešerši zmíněných způsobů. Po prostudování a představení těchto metod je jisté, že pro úspěšné obnovování je třeba vybrat takovou metodu, která bude mít na původní biotu ostrovů pokud možno malý či žádný negativní vliv. Eradikace a kontrola zavlečených taxonů jinými zavlečenými taxony se prozatím jeví jako vcelku úspěšné postupy, ačkoli jsou oproti způsobům trofické obnovy či reintrodukce poměrně agresivní.

Právě introdukce se zatím zdá být nejlepším způsobem pro obnovování ekosystémů, ačkoli je stejně jako u ostatních metod nutné provést ještě mnoho testů a opatření. U introdukce se jedná především o zamezení homogenizace zaváděných druhů, o čemž se hovořilo v kapitole Genetické účinky reintrodukce ptáků na Novém Zélandu, ve kterých se při analýzách genetických parametrů potvrdilo, že pokud se do cílových skupin nedodají zástupci z jiných geneticky odlišných populací, většina introdukovaných jedinců časem podlehne vlivům inbreedingu.

S tím souvisela i analytická část této studie. Pro završení práce bylo původně plánováno prověřit genetickou diverzitu ostrovních populací před obnovením jejich přirozeného prostředí a po dokončení tohoto procesu, aby se zjistilo, zdali má zásah do ekosystému za účelem jeho navrácení do původního prostředí nějaké zaznamatelné genetické vlivy. Žádná dostupná data však nebyla dohledána.

Pro bližší představu byla porovnána získaná genetická data ježků ostrovních populací s populacemi kontinentálními, aby se ověřil zmíněný důsledek života a

reprodukce v uzavřených ostrovních oblastech. Podle výsledků analýz dostupných dat se zjistilo, že ostrovní populace se významně liší v míře reálné sledované heterozygoty. Genetická struktura těchto organismů časem prochází procesem homogenizace, a to především z důsledku téměř neexistujícího průtoku toku genů z jiných oblastí. Genová výbava zakladatelských jedinců nestačí na dlouhodobé udržení variability, populace o ni po řadách generací a reprodukcích tedy přicházejí. Mimo jiné se u nich objevují následky příbuzenského křížení, jako je ztráta některých genetických znaků či úplné vymření populace.

V budoucnu by bylo vhodné se na parametr důsledků obnovování ekosystémů blíže zaměřit a pro lepší prozkoumání provést řadu výzkumů a dokumentací o genetických následcích, jelikož se jedná o velice důležitý parametr, na jehož základě si dále můžeme být jisti představou úspěšnosti obnovování ostrovních ekosystémů a jeho pozitivními či negativními vlivy na původní biotu.

11. Reference

Becher SA, Griffiths R. 1998. Genetic differentiation among local populations of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) in mosaic habitats. *Molecular Ecology* **7**: 1599-1604.

Bode M, Baker CM, Plein M. 2015. Eradicating down the food chain: optimal multispecies eradication schedules for a commonly encountered invaded island ekosystém. *Journal of Applied Ecology* **52**: 571-579.

Bolfíková B, Konečný A, Pfäffle M, Skuballa J, Hulva P. 2013. Population biology of establishment in New Zealand hedgehogs inferred from genetic and historical data: conflict or compromise? *Molecular Ecology* **22**: 3709-3720.

Bristol RM, Tucker R, Dawson DA, Horsburgh G, Prys-Jones RP, Frantz AC, Krupa A, Shah NJ, Burke T, Groombridge JJ. 2013. Comparison of historical bottleneck effects and genetic consequences of re-introduction in a critically endangered island passerine. *Molecular ecology* **22**: 4644-4662.

Braaker S, Kormann U, Bontadina F, Obrist MK. 2017. Prediction of genetic connectivity in urban ecosystems by combining detailed movement data, genetic data and multi-path modelling. *Landscape and Urban Planning* **160**: 107-114.

Brudvig LA, Damschen EI, Haddad NM, Levey DJ, Tewksbury JJ. 2015. The influence of habitat fragmentation on multiple plant-animal interactions and plant reproduction. *Ecology* **96**: 2669-2678.

Cabral JS, Wiegand K, Kreft H. 2017. Interactions between ecological, evolutionary, and environmental processes unveil complex dynamics of island biodiversity. *BioRxiv*. Available from www.biorxiv.org (accessed January 2017).

Černá Bolfíková B, Eliášová K, Loudová M, Kryštůfek B, Lymberakis P, Sándor AD, Hulva P. 2017. Glacial allopatry vs. postglacial parapatry and peripatry: the case of hedgehogs. *PeerJ* 5 (e3163) DOI: 10.7717/peerj.3163.

Dawes-Gromadzki TZ. 2002. Trophic trickles rather than cascades: Conditional top-down and bottom-up dynamics in an Australian chenopod shrubland. *Austral Ecology* 27: 490-508.

Hanna E, Cardillo M. 2013. Island mammals extinctions are determined by interactive effects of life history, island biogeography and mesopredator suppression. *Global Ecology and Biogeography* 23: 395-404.

Heinen JH, Van Loon EE, Hansen DM, Kissling WD. 2018. Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic island. *Ecography* 41: 1245-1255.

Hulvey KB, Leger EA, Porensky LM, Roche LM, Veblen KE, Fund A, Shaw J, Gornish ES. 2017. Restoration islands: a tool for efficiently restoring dryland ecosystems? *Restoration Ecology* 25: S124-S134.

Jamieson IG. 2010. Founder Effect, Inbreeding, and Loss of Genetic Diversity in Four Avian Reintroduction Programs. *Conservation Biology* 25: 115-123.

Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2002. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.

Kaiser-Bunbury CHN, Traveset A, Hansen DM. 2010. Conservation and restoration of plant-animal mutualisms on oceanic island. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 145-161.

Khan QJA, Al-Lawatia M. 2011. Restoring oceanic Islands Ecosystems by Controlling Introduced Predator Species. *International Journal of Modelling and Simulation* 31: 14-24.

Kouviri M, Van der Geer AAE. 2008. Biogeography of extinction: The demise of insular mammals from the Late Pleistocene till today. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **505**: 295-304.

Lewinsohn TM, Prado PI, Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* **113**: 174-184.

Maron JL, Baer KC, Angert AL. 2014. Disentangling the drivers of context-dependent plant-animal interactions. *Journal of Ecology* **102**: 1485-1496.

Moles AT, Flores-Moreno H, Bonser SP, Warton DI, Helm A, Warman L, Eldrige DJ, Jurado E, Hemmings FA, Reich PB, Cavander-Bares J, Seabloom EW, Mayfield MM, Sheil D, Djietror JC, Peri PL, Enrico L, Cabido MR, Setterfield SA, Lehmann CER, Thomson SJ. 2011. Invasions: the trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *Journal of Ecology* **100**: 116-127.

Molleman F, Depoilly A, Vernon P, Müller J, Bailey R, Jarzabek-Müller A, Prinzing A. 2016. The island rule of body size demonstrated on individual hosts: phytophagous click beetle species grow larger and predators smaller on phylogenetically isolated trees. *Journal of Biogeography* **43**: 1388-1399.

Moolna A. 2007. Preliminary observations indicate that giant tortoise ingestion improves seed germination for an endemic ebony species in Mauritius. *African Journal of Ecology* **46**: 217-219.

Ohgushi T. 2008. Herbivore-induced indirect interaction webs on terrestrial plants: the importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **128**: 217-229.

Russel JC, Sataruddin NS, Heard AD. 2014. Over-invasion by functionally equivalent invasive species. *Ecology* **95**: 2268-2276.

Schweiger AH, Boulangeat I, Conradi T, Davis M, Svenning JC. 2018. The importance of ecological memory for trophic rewilding as an ekosystém restoration approach. *Biological Reviews* **94**: 1-15.

Sinclair ARE, Pech RP, Fryxell JM, McCann K, Byrom AE, Savory CJ, Brashares J, Arthur AD, Catling CP, Triska MD, Craig MD, Sinclair TJE, McLaren JR, Turkington R, Beyers RL, Harrower WL. 2017. Predicting and Assessing Progress in the Restoration of ecosystems. *Conservation letters* (e12390) DOI: 10.1111/conl.12390.

St. Clair JJH, Poncet S, Sheehan DK, Székely T, Hilton GM. 2010. Responses of an island endemic invertebrate to rodent invasion and eradication. *Animal conservation* **14**: 66-73.

Stuessy TF, Takayama K, López-Sepúlveda P, Crawford DJ. 2013. Interpretation of patterns of genetic variation in endemic plant species of oceanic islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* **174**: 276-288.

Svenning JCH, Pederson PB, Donlan CJ, Ejrnæs R, Faurby S, Galetti M, Hansen DM, Sandel B, Sandom CHJ, Terborgh JW, Vera FWM. 2016. Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *PNAS* **113**: 898-906.

Toral-Granda MV, Causton CE, Jäger H, Treuman M, Izurieta JC, Araujo E, Cruz M, Zander KK, Izurieta A, Garnett ST. 2017. Alien species pathways to the Galapagos Islands, Ecuador. *PLoS ONE* 12 (9) (e0184379) DOI: 10.1371/journal.pone.0184379.

Towns DR. 2002. Korapuki Island as a case study for restoration of insular ecosystems in New Zealand. *Journal of Biogeography* **29**: 593-607.

Tracy LN, Wallis GP, Efford MG, Jamieson IG. 2011. Preserving genetic diversity in threatened species reintroductions: how many individuals should be released?. *Animal conservation* **14**: 439-446.

Travest A, Kueffer Ch, Daehler CC. 2013. Global and regional nested patterns of non-native invasive floras on tropical island. *Journal of biogeography* **41**: 823-832.

Van Kleeck M, Holland BS. 2017. Chemical control of the invasive Jackson's chameleon (*Trioceros jacksonii xantholopus*) in Hawaii. *International Journal of Pest Management* **64**: 236-242.

Warren BH, Simberloff D, Ricklefs RE, Aguilée R, Condamine FL, Gravel D, Morlon H, Mouquet N, Rosindell J, Casquet J, Conti E, Cornuault J, Fernández-Palacios JM, Hengl T, Norder SJ, Rijdsdijk KF, Sanmartín I, Strasberg D, Triantis KA, Valente LM, Whittaker RJ, Gillespie RG, Emerson BC, Thébaud C. 2015. Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters* **18**: 200-217.

Zuel N, Griffiths CJ, Hector A, Hansen DM, Jones CG, Albrecht M. 2012. Ingestion by an endemic frugivore enhances seed germination of endemic plant species but decreases seedling survival of exotics. *Journal of Biogeography* **39**: 2021-2030.

