Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie

Lucie Pešová

Ochrana populací na okraji areálu
Conservation of populations on the edge of geographical distribution

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha, 2020

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli RNDr. Ondřeji Sedláčkovi, Ph.D. za jeho připomínky, trpělivost a cenné rady. Dále bych chtěla poděkovat všem mým blízkým, kteří mě podporovali při psaní této práce.

Prohlášení:

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

V Praze, 3. 6. 2020

Lucie Pešová

Abstrakt

Populace na okraji geografického areálu jsou často brány jako méně hodnotné z ochranářského hlediska oproti populacím nacházející se ve středu areálu rozšíření druhu. Mnohdy jsou tyto populace malé, izolované a vyznačující se nízkou genetickou variabilitou, tudíž jsou více náchylné k vyhynutí. Na druhou stanu existují i studie, které tvrdí, že některé populace na periferii mohou vlastnit i geneticky unikátní alely, které by jim mohly pomoci adaptovat se na měnící se environmentální podmínky. Mají tudíž značný speciační potenciál. Zároveň se okrajová populace druhu může nacházet za politickou hranicí státu, kde je chráněn i přesto, že ve zbytku svého areálu je běžným druhem. Periferní populace jsou díky tomuto rozporu ožehavým tématem vědecké komunity. V této práci jsem shrnula vlastnosti periferních populací a faktory, které je limitují. Dále je nastíněna populační dynamika těchto populací a shrnuty hlavní genetické procesy probíhající v malých populacích. Následují argumenty pro a proti ochraně periferních populací. V závěru uvádím modelové příklady periferních populací druhů, na kterých demonstruji jejich vlastnosti a důvody jejich možné ochrany.

Klíčová slova: populace, ochrana, okrajový, periferní, okraj areálu, genetický

Abstract

Populations on the edge of the range are often considered less valuable for conservation with regard to core populations of the species. These populations are often small, isolated and less genetically variable, and are therefore more prone to extinction. On the other hand, there are some studies claiming that some peripheral populations could have genetically unique allels which could help them adapt to changing environmental conditions. They thus have a big speciation potential. Peripheral populations could also occur behind state borders, where the species has conservation status, despite the fact that it is a common species somewhere else in its range. Due to this contradiction, peripheral populations are a delicate topic of discussion in the scientific community. In this paper I summarized the features of populations on the edge and also factors which limit them. Furthermore, population dynamics of these populations and summary of the main genetic processes taking place in small populations are outlined here. Next there are arguments for and against conservation of populations on the edge. In conclusion I give model examples of species on the periphery, demonstrating their features and reasons for their possible conservation.

Key words: population, conservation, peripheral, marginal, range edge, genetic

Obsah

1. Úvod 1

2. Okraj geografického areálu a jeho ekologické limity 2

2.1 Abiotické a biotické faktory 4

3. Populační dynamika 6

4. Genetika 8

5. Příklady druhů vyskytujících se na okraji areálu 11

5.1 Populace na okraji areálu s typickými znaky periferní populace 11

5.2 Populace na okraji areálu s odlišnými znaky 13

6. Ochrana druhů na okraji areálu 16

6.1 Unikátnost periferních populací a důvody jejich ochrany 17

6.1.1. Genetická a ekologická odlišnost periferních populací 17

6.1.2 Ekologické role okrajové populace 18

6.1.3 Lokální ochranářská hodnota okrajové populace 18

6.1.4 Okrajové populace v roli deštníkových a vlajkových druhů 18

6.1.5 Periferní druhy v roli náhradních druhů 19

6.1.6 Vyhnutí se ohroženému stavu 19

6.2 Argumenty proti ochraně periferních populací 19

7. Ochrana populací na okraji areálu ze středoevropské perspektivy 21

7.1 Klimatická změna 21

7.2 Homogenizace a fragmentace krajiny a intenzifikace zemědělství 23

8. Závěr 27

9. Použitá literatura 28

1. Úvod

Populace nacházející se na okraji geografického areálu bývají často předmětem vášnivých debat o smyslu jejich ochrany. Příkladem mohou být druhy, které dosahují okraje areálu na našem území a jsou zde považovány za kriticky ohrožené. Přitom jejich areál rozšíření může být obrovský a druh zde může být zcela běžný. Ochrana takovýchto druhů má často nejednoho odpůrce a jejich argumentem bývá, proč chránit u nás právě tento druh, který se jinde vyskytuje v hojné míře a kdykoliv bychom se na něj mohli zajet podívat. Mnohdy jsou tyto populace na okraji areálu brány jako bezcenné a nezasluhující si ochranářské snažení. Hlavním důvodem, proč si dle kritiků nezasluhují pozornost je asi to, že jsou mnohem více náchylné k vymření než populace vyskytující se ve středu svého areálu. Existuje mnoho vlivů, které mohou vést vývoj těchto populací až k těm nejčernějším scénářům. Nastává tedy otázka, proč bychom chtěli takové populace chránit?

Ale i přes tato negativní tvrzení se najdou taková, která právě tyto populace podávají v úplně jiném světle. Studií zabývající se ochranou populací na okraji areálu a jeho následným managementem existuje celá řada a mnohdy se opírají i o genetické studie.

Mým úkolem bude shrnout poznatky o okrajových populacích nacházející se v dostupné literatuře. Zaměřím se zejména na jejich ochranu a shrnutí argumentů jejich příznivců a odpůrců. Tyto argumenty bych chtěla podpořit příklady druhů vyskytujících se právě na periferii jejich areálu.

Specifické cíle mojí bakalářské práce jsou:

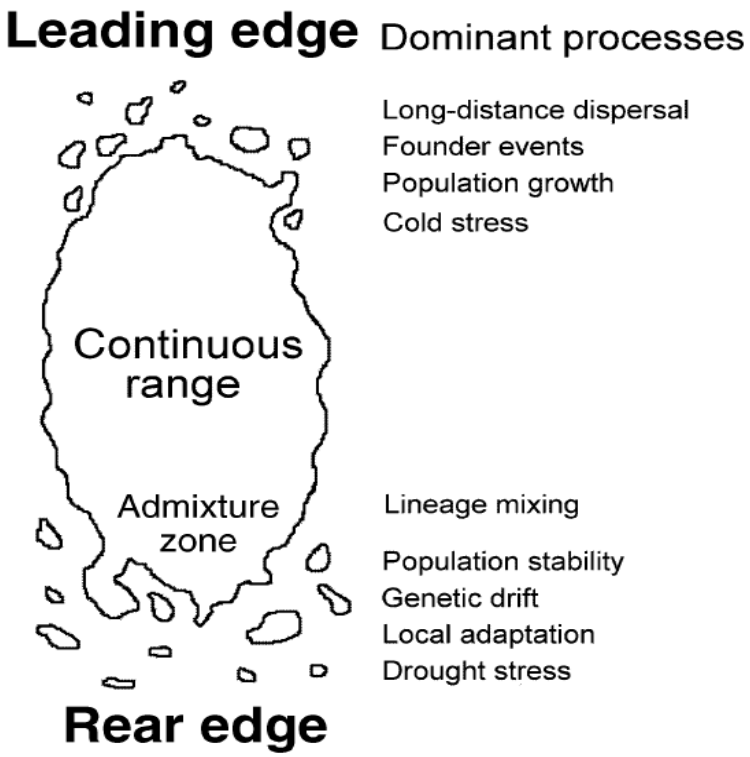
- charakterizovat periferní populace
- nastínit argumenty pro a proti ochraně periferních populací
- zhodnotit vhodnost periferních populací pro možnou ochranu

2. Okraj geografického areálu a jeho ekologické limity

Environmentální podmínky na okraji areálu mají tendenci být pro populace stresující nebo se při nejmenším liší od podmínek v jádrových oblastech geografického rozšíření druhu (Lesica and Allendorf 1995). Vhodné prostředí pro daný druh bývá na periferii areálu rovněž fragmentovanější, prostorově členitější a jeho kvalita časově nestabilní (Hardie and Hutchings 2010). Z hlediska biogeografického je hustota či početnost populací často nejvyšší v centru geografického areálu druhu a klesá směrem k okrajům (Sagarin and Gaines 2002). Tato hypotéza „střed-periferie" (*core-periphery hypothesis*) říká, že populační hustota je odrazem toho, v jakém rozsahu lokální stanoviště uspokojují požadavky druhu na niku (Brown 1984; Eckert et al. 2008). Z pohledu metapopulační dynamiky můžeme definovat centrální populace jako zdrojové (*source*), které se často nacházejí v relativně kvalitnějším prostředí a obvykle disponují vyšší hodnotou natality vůči mortalitě na jednotku plochy, než je tomu u okrajových populací. Okrajové populace můžeme tedy obvykle považovat za demografické propady (*sink*) (Peterson 2001). Populace nacházející se na geografickém okraji areálu druhu se často setkávají s nepříznivými ekologickými (abiotickými či biotickými) podmínkami, které vedou k poklesu populační hustoty a zdatnosti (Brown, 1984; Sexton et al. 2009). Čím více dosahuje druh svých ekologických limitů, tím se populace stávají menšími a více prostorově izolovanými, což vede ke ztrátě genetické variability (Kark et al. 2008). Jejich dlouhodobější přežití je tak nezřídka závislé na dotování jedinci z jádrových oblastí areálu (Kawecki 2004).

Práce zabývající se okrajem areálu rozlišují dva pojmy – geografický okraj areálu (*peripheral*), který popisuje geografickou polohu populace a ekologicky okrajový areál (*marginal*), který nejenže popisuje geografickou polohu, ale také velikost populace, imigraci do populace a ekologii dané populace. Tudíž ne všechny periferní populace jsou zároveň marginálními populacemi, ale často jimi jsou. To znamená, že ne každá populace na svém geografickém okraji dosahuje okraje i svých ekologických limitů (Soulé 1973). Geografický areál druhu má v modelovém stavu dva okraje – vedoucí (*leading*) a koncový (*rear*) (Obr. 1). Populace na koncovém okraji areálu jsou typicky omezeny na jednotlivé ostrůvky vhodného prostředí, které jsou obklopeny nepříznivým typem prostředí, které není druhem využito. Většinou jsou malé a natolik izolované, že regionální populační dynamika nemůže jednoduše vyrovnávat lokální

extinkční události. Jejich úspěch v dlouhodobém přežití navzdory malé velikosti populace (přinejmenším během období interglaciálu) naznačuje, že extinkce způsobené demografickou stochasticitou hrála relativně malou roli. Populace nacházející se na vedoucím okraji areálu jsou produktem kolonizace do nového prostředí a následným exponenciálním populačním růstem, což vyúsťuje v expanzi areálu. Tyto kolonizace jsou uskutečněny zejména díky vzácným disperzím jedinců na dlouhou vzdálenost (Hampe and Petit 2005).



Obr. 1: Typické vlastnosti populací a procesy v nich probíhající na vedoucím okraji areálu (*leading edge*) a na koncovém okraji areálu (*rear edge*) (převzato z Hampe and Petit 2005).

Environmentální podmínky, např. změna klimatu mohou být na koncovém kraji areálu méně příznivé a díky tomu zde převyšuje extinkce nad kolonizací, naopak je tomu u vedoucího konce areálu (Lennon et al. 1997; Parmesan et al. 1999). Posuny v geografické distribuci napříč gradienty enviromentálních podmínek mohou rozdílně ovlivnit prostorovou genetickou strukturu na vedoucím okraji areálu a jiným způsobem na okraji koncovém (Hampe and Petit 2005).

2.1 Abiotické a biotické faktory

Na geografické rozšíření druhu má zásadní vliv heterogenita krajiny, topografické bariéry a kvalita habitatu (Pearson and Dawson 2003). Velký efekt na distribuci terestrických druhů v nížinách mají pohoří (Smissen et al. 2013). Dále typicky říční toky mohou sloužit jako bariéry, které brání v rozšiřování areálu (Ćosić et al. 2013; Popova et al. 2019). Pokud se jedná o mořské systémy, zde hrají velkou roli oceánské proudy, které plní funkci fyzikální bariéry. Tyto proudy jsou obvykle složeny z vody o různých fyzikálních vlastnostech a zejména teplota může mít na rozmístění druhů výrazný vliv. Proudy tak často limitují mořské organismy v jejich rozšíření (Gaylord and Gaines 2000).

Abiotické i biotické faktory bývají zahrnuty do požadavků habitatu určitého druhu (Gaston 2003). Mnohé druhy na okraji areálu mají tendenci být omezeny jen do specifických typů prostředí a mikrohabitatů (Dumyahn et al. 2015). Stanoviště obsazená na okraji areálu mohou být atypická vůči těm, které jsou obsazeny jinde v geografickém areálu (Zigouris et al. 2012). Osídlení neobvyklých typů prostředí na okraji rozšíření může odrážet absenci typických či optimálních typů prostředí. K tomuto může dojít, pokud se změní podmínky habitatu a ty způsobí, že typičtější stanoviště lze jen obtížně obsadit nebo to není možné. Dále by se mohlo stát, že změnou podmínek se stane atypické stanoviště příznivějším (Gaston 2003).

Mezi limitující faktory rozšíření druhů můžeme zahrnout i absenci esenciálních zdrojů či klima (Gaston 2003). Klimatické podmínky mohou omezit distribuci druhů tím, že za určitou hranicí nejsou schopny úspěšné reprodukce či dokončit životní cyklus (Haftorn 1978). Předpokládá se, že druhy limitované klimatem budou posouvat svůj geografický areál právě díky probíhající změně klimatu (Parmesan et al. 2005). Probíhající klimatická změna produkuje posuny areálů směrem k pólům. Jedná se o nespočet druhů, společenství a ekosystémů. Nejen, že dochází k posunům směrem k pólům, ale také se projevují posuny areálů do vyšších nadmořských výšek (Shoo et al. 2005). Odpověď druhů na měnící se přírodní prostředí bude pravděpodobně určena z velké části odpověďmi populací na okraji areálu (Hampe and Petit 2005; Melles et al. 2011). Tato změna by mohla mít dopad na vhodný biotop druhu, který by se mohl stát ostrůvkovitým (Koen et al. 2015; Wasserman et al. 2012). Dále by následoval snížený reprodukční úspěch druhu a zvýšení mortality (Gaston 2009).

Dalšími faktory, které se podílejí na distribuci druhů na periferii jsou trofické interakce (např. predace, kompetice) či výskyt nemoci (Caughley et al., 1988). Predace může být hlavním faktorem při vymezení přítomnosti či absence druhu v lokálních společenstvech. Zároveň může silně ovlivnit distribuci druhu, tím že vytvoří demografický sink (Holt and Barfield 2009). Predátoři mohou mít různý dopad na rozdělení své kořisti, a tím nepřímo ovlivnit vlastní distribuci (Barbosa and Castellanos 2005). Například pokud jsou predátoři generalisté ve výběru své kořisti, tak mohou umožnit, aby kořist rozšířila svůj areál více než by tomu bylo bez predace. K takovému výsledku by mohlo dojít za předpokladu, že predátor útočí na jiné druhy kořisti, které mnohem více škodí kompeticí danému druhu než samotný predátor (Holt and Barfield 2009). Na druhou stranu se ukazuje, že predátoři specialisté ve srovnání s generalisty nemají tak velký vliv na rozdělení své kořisti na okraji areálu. Důvodem je, že predátoři specialisté nebo i patogen, který má hustotně závislý přenos, nemohou zmenšit velikost populace kořisti či hostitele natolik, aby jejich samotná existence byla ohrožena (Holt and Barfield 2009).

Okrajové populace jsou často malé, obývající fragmentovaný habitat. Na vymezení geografického areálu druhu má vliv mnoho faktorů, jak už abiotické (klima, habitat), fyzikální bariéry (pohoří, řeky) či biotické (kompetice, predace). Tyto environmentální vlivy se zdají být na okraji areálu více stresující či odlišné od vlivů na populace v jádrových oblastech, proto jsou často náchylné na různé katastrofické události, což by mohlo vést k prudkému snížení populace nebo i k extinkci. Na druhou stranu by periferní populace mohly být zdrojem adaptivních přizpůsobení právě na tyto atypické podmínky či na právě probíhající změnu klimatu.

3. Populační dynamika

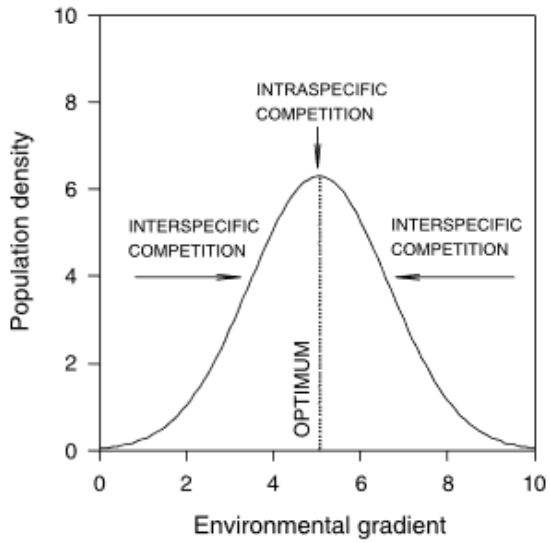
Populační dynamika na okraji areálu určuje, jakým způsobem se budou vyvíjet hranice areálu. Zda se budou posouvat, rozšiřovat, zmenšovat, pulzovat nebo fragmentovat. Mechanismy uplatňující se v populacích na okraji areálu se různí, jelikož tyto populace často čelí extrémům, které vytváří fyziologické limity a tím i snížení populačního růstu (Sexton et al. 2009). Okrajové populace jsou často o nízké populační hustotě (Brown 1984), tudíž je jejich dynamika zvláště citlivá na demografickou stochasticitu (Lande 1993). Demografická stochasticita je způsobená náhodnými událostmi, které jsou nezávislé na počtu narozených a počtu zemřelých. Způsobuje náhodné fluktuace přírůstku populace, jejichž dopad je nepřímo úměrný velikosti populace. Demografická stochasticita může být tedy hlavní příčinou vymírání malých populací, pokud je velikost populace v řádech stovek jedinců či méně (Lande 1993, 1998).

Faktory, které ovlivňují populační růst, mohou působit rozdílně ve středu a na okraji areálu (Sagarin et al. 2006). Protože dochází ke snížení populační hustoty od centra k okraji, tak může dojít ke změně regulace populační dynamiky z hustotně závislé na hustotně nezávislou. Hustotně nezávislá populační dynamika by byla určena imigrací, fyzickým stresem a výsledkem různých mezidruhových interakcí, například predací či kompeticí (Case and Taper 2000; Grant and Antonovics 1978). Při absenci mezidruhové kompetice by měl druh dosáhnout své maximální hustoty v centru jeho přirozeného prostředí a být limitován silnou vnitrodruhovou kompeticí (Obr. 2).

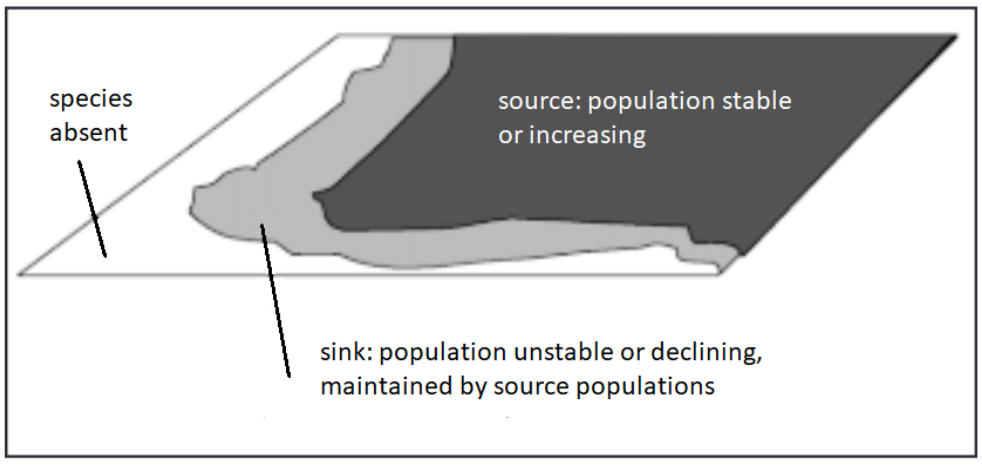
Pokud bychom chtěli předpovídat expanzi či kontrakci nebo směr migrace areálu, tak bychom museli vzít v úvahu čtyři parametry, které hrají důležité a rozdílné role v těchto procesech. Jedná se o počet narozených (B), počet zemřelých (D), počet imigrantů (I) a počet emigrantů (E) (Guo et al. 2005).

Zda populace roste či klesá je závislé na kombinaci právě těchto čtyř proměnných (Obr. 3). Pokud by se jedinci nepohnuli mezi jednotlivými oblastmi, tak by I a E byly nulové. Dále by tedy na obydlení této oblasti záleželo pouze na rovnováze B a D. Tmavé oblasti obrázku by měly $B \geq D$ a byly by stabilní nebo rostoucí. Světlé oblasti obrázku by nebyly obývány bez imigrace. Pokud se jednotlivci pohybují mezi populacemi dostatečně často, mohou oblasti sousedící s rostoucí populací přijímat více přistěhovalců, než je vysíláno emigrantů ($I > E$) a populace může být udržována po

dlouhou dobu jako sink. Proto se periferní populace druhů často ukazují jako neživotaschopné, pokud jsou odstraněny sousední populace (Peterson 2001).



Obr. 2: Hypotetická Gaussova distribuce a relativní úrovně vnitrodruhové a mezidruhové kompetice v centrální a okrajové oblasti. Optimální prostředí, maximální nosná kapacita prostředí a maximální populační hustota jsou umístěny v centru areálu druhu (svislá tečkovaná čára) (převzato z Guo et al. 2005).



Obr. 3: Diagram hypotetických limitů areálu druhu, ukazující neobývané oblasti (B + I < D + E), populační sinky (B + I > D + E, ale B < D) a zdrojové (source) populace (B > D) (převzato a upraveno z Peterson 2001).

4. Genetika

Populace blízko okraje geografického areálu jsou často malé, izolované a vyznačují se nedostatečnou genetickou variabilitou (Gaston 2003; Sjögren 1991). Příkladem malé a izolované populace o nízké genetické variabilitě může být poddruh tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus cantabricus*) vyskytujícího se na severozápadě Pyrenejského poloostrova (Alda et al. 2011; Rodríguez-Muñoz et al. 2007). Populace se zde snížila během 20—30 let o polovinu a čítá méně než 500 jedinců, a to hlavně díky ničení stanovišť a fragmentaci habitatu. Tento poddruh je izolován od své nejbližší sousední populace více než 300 km (Storch et al. 2006). Vyznačuje se nízkou genetickou variabilitou, ale je i zároveň nejvíce geneticky odlišnou populací v Evropě (Rodríguez-Muñoz et al. 2007).

Mohou se ale objevit i populace, které disponují vyšší genetickou variabilitou na periferii nebo alespoň stejnou jako uprostřed areálu (Safriel et al. 1994; Vucetich and Waite 2003). Tetřívek pelyňkový (*Centrocercus urophasianus*) vyskytující se na severním okraji svého areálu v USA ve státě Montana a v Kanadě v provinciích Alberta a Saskatchewan nevykazuje žádné známky izolace či nízké genetické variability navzdory velkému demografickému poklesu. Tento pokles byl v poslední polovině století způsoben fragmentací prostředí podél řeky Milk River. To je dáno možnou disperzí jedinců a udržitelností genetického toku z centra (Bush et al. 2011).

Populace na periferii areálu často provází nízká populační hustota a s tím je spojena řada genetických procesů. Kromě samotného snížení genetické variability se na vývoji populace může zásadním způsobem projevit vliv inbreedingu. K tomuto jevu dochází v případě, pokud dojde ke snížení populační hustoty a nevyhnutelnému páření mezi blízce příbuznými jedinci. Toto párování v malých populacích může mít vliv na snížení zdatnosti a úspěšnost reprodukce, způsobené zvýšenou mírou fixace a homozygotnosti mírně škodlivých mutantů. Následně může dojít až k vymření dané inbrední populace (Frankham and Ralls 1998; Wang et al. 1999).

U okrajových, značně izolovaných populací může také často docházet k výskytu tzv. efektu hrdla láhve (*bottleneck effect*), který se nejčastěji projeví, pokud dojde k náhlé redukci populace po střetnutí s méně optimálními podmínkami prostředí. Pravděpodobnými důsledky populačního propadu jsou redukce genetické diverzity a zvyšující se genetická zátěž populace (Lynch et al. 1995; Neumann et al. 2004).

Zatímco snížení genetické diverzity populace vede k inbreedingu, genetická zátěž populace se projevuje ve snížení průměrné zdatnosti nositele díky účinku škodlivých alel (Crow 1970).

Při zvyšující se genetické zátěži populace má významný vliv genetický drift (Bataillon and Kirkpatrick 2000). Genetický drift má dopad na genetickou variabilitu a zároveň komplikuje organismům lokálně se přizpůsobit na environmentální podmínky a rozšířit svůj areál (Kirkpatrick and Barton 1997). Ukazuje se, že efektivní velikost populace (N_e) by mohla být 2—30 krát větší blízko centra areálu druhu než na okraji areálu, tudíž by rychlost genetického driftu mohla být 2—30 krát vyšší na okraji areálu než v centru (Vucetich and Waite 2003).

Efekt hrdla láhve může vést u periferních populací také k efektu zakladatele (*founder effect*) (Lesica and Allendorf 1995). K tomuto efektu dochází, pokud je populace složena pouze z malého počtu jedinců a působí na ní značný genetický drift. Výsledkem tohoto efektu může být redukce genetické variace a následné snížení zdatnosti, zvýšená pravděpodobnost vyhynutí či snížení možnosti se v budoucnu lépe adaptovat (Hedrick et al. 2001).

Nejen genetický drift, ale i genetické znečištění (*gene swamping*) z větších více centrálních populací má významný dopad na genetickou variabilitu u malých periferních populací. Následkem genetického znečištění jsou tyto populace ochuzeny o genetickou variabilitu, což může vést k fixaci lokálně maladaptovaných genotypů (Alleaume-Benharira et al. 2006). Při genetickém znečištění dochází ke změně lokálních genotypů na hybridy, kde je populační růst redukován díky outbrední depresi (*outbreeding depression*) (Ellstrand and Rieseberg 2016). K outbrední depresi dochází, pokud dojde k páření jedinců s adaptacemi na místní podmínky a imigrantů z jiných částí areálu, kteří mají dosti odlišné genetické i fenotypové vlastnosti. Vzniklí jedinci jsou tedy jakýmisi vnitrodruhovými hybridy, kteří mohou být hůře adaptováni na své prostředí než kterýkoli rodič v jeho vlastním prostředí (Shields 1982).

Lokální adaptace je proces, při kterém přirozený výběr zvyšuje frekvenci vlastností v populaci, které zvyšují přežití nebo reprodukční úspěch jedinců, kteří tuto adaptaci vyjadřují (Taylor 1991). A právě na okraji areálu by bylo výhodou tuto schopnost vlastnit a adaptovat se na extrémní environmentální podmínky, kterým tyto populace na periferii často čelí (Eckert et al. 2008). Faktor, který přispívá k znemožnění lokální adaptace je genový tok (Gomulkiewicz and Holt 1995). Genový tok je podstatný mechanismus zachovávání genetické a fenotypické homogenity v rámci druhu. Pokud je

přirozený výběr prostorově variabilní, tak genetická homogenita vyvolaná genovým tokem nastává za cenu vzniku lokální maladaptace. Přirozený výběr, který zvyšuje frekvenci lokálně adaptovaných genů, interaguje s genovým tokem, který se snaží zafixovat potenciálně maladaptované geny, které byly selektovány někde jinde (Lenormand 2002). Tok genů směřuje z míst s vyšší populační hustotou do míst s nižší populační hustotou, tudíž k zamezení lokálnímu přizpůsobení dochází v případě náhodné disperze jedince do oblasti periferie (Kirkpatrick and Barton 1997). Genový tok by mohl být příznivý z hlediska přirozeného výběru. Díky němu mohou být tyto lokální populace doplněny o nové geny, které by mohly být zvýhodněny či znevýhodněny při selekci (Lenormand 2002).

Při nízkých populačních hustotách se také projevuje Alleeho efekt (Rhainds et al. 2015). Alleeho efekt se týká snížené zdatnosti nebo snížení populačního růstu při malých velikostech populace nebo nízkých hustotách populace. Snížení populačního růstu může být zapříčiněno různými mechanismy, které poté vedou k Aleeho efektu (Allen et al. 2005). Možné mechanismy vzniku tohoto efektu může být např. znemožnění kooperativního chování při lovu potravy nebo obraně vůči predátorům, nedostatečné nasycení predátorů (Stephens and Sutherland 1999) či neschopnost vyvinout optimální párovací taktiku při nízké populační hustotě (Berec et al. 2018). Toto snižování populačního růstu a hustoty může vyústit v extinkci dané populace (Liebhold and Bascompte 2003).

Zároveň by tyto populace na periferii mohly být významné z evolučního hlediska, díky větší pravděpodobnosti vzniku speciačních událostí (Magurran et al. 1998). Tato větší pravděpodobnost vzniku nových druhů je dána zejména izolovaností malých populací na okraji areálu velkých populací. Populace na okraji areálu rychle diverzifikují, a tím pádem mohou proniknout do nových ekologických nik, které jim byly dříve nepřístupné. Jedinci, kteří se dostali do nových typů prostředí, podléhají další diverzifikaci. Tento způsob vzniku druhů se nazývá peripatrická speciace (Lawson et al. 2015).

Mnoho periferních populací se vyznačuje malou velikostí a nízkou populační hustotou. Tudíž jsou tyto populace náchylné na populačně-genetické procesy (inbreeding, efekt zakladatele, Aleeho efekt, efekt hrdla láhve atd.), které jsou spojeny s redukcí genetické variability či snížení zdatnosti jedinců. Efekt těchto genetických procesů na periferní populace může vést k jejich zániku. Na druhou stranu může u

dostatečně izolovaných populací dojít ke vzniku speciačních událostí, tudíž by mohly být důležité z hlediska evolučních procesů.

5. Příklady druhů vyskytujících se na okraji areálu

5.1 Populace na okraji areálu s typickými znaky periferní populace

Velký vliv na periferní populace může mít fragmentace krajiny, což mnohdy vede ke ztrátám přirozeného prostředí a jejich izolovanosti. Dále může následovat snížení velikosti populace a vlivem nedostatečného genového toku může dojít k snížení genetické variability.

Mezi příklady periferní populace s typickými znaky můžeme zahrnout populace mlokana temného (*Dicamptodon tenebrosus*). Na svém severním okraji areálu v Britské Kolumbii (Kanada) je řazen mezi ohrožené druhy. Genetická variabilita tohoto druhu byla ovlivněna především rozšiřováním areálu z postglaciálních refugií. S tímto je spojena snížená efektivní velikost populace (N_e) a nízká genetická diverzita na periferii. V současné době má na genetický tok výrazný vliv fragmentace krajiny vzniklá těžbou dřeva (Dudaniec et al. 2012).

Dalším příkladem může být skokan lesní (*Rana sylvatica*), který je v USA na svém okraji areálu ve státě Missouri. Tento druh skokana je zde chráněn z důvodu izolovanosti populací na periferii, způsobenou fragmentací krajiny. Tato izolovanost populací, podpořená nedostatečným množstvím vhodných biotopů bez výskytu ryb, vede k nedostatečnému genovému toku mezi jednotlivými periferními populacemi. Mezi třemi zkoumanými populacemi byly zjištěny výrazné rozdíly v početnosti alel a heterozygotnosti. Také zde byl patrný vliv izolace vzdáleností (*isolation by distance*) jako hnací mechanismus genetické diverzity mezi populacemi. V těchto periferních populacích byl znatelný úbytek alelické bohatosti (*allelic richness*) a pokles heterozygozity směrem k periferii, což je často typické pro periferní populace. Přítomnost recentních bottlenecků nebyla prokázána. Navrženým managementem pro tyto periferní populace skokanů je zajistit zakládaní dostatku vodních ploch bez ryb a zvýšení propojenosti v krajině (Peterman et al. 2013).

Dalším druhem potýkající se s fragmentací prostředí je periferní populace tetřívka pelyňkového (*Centrocercus urophasianus*) nacházející se na západním okraji severovýchodní Kalifornie. Jeho výskyt je úzce spjat s rozšířením pelyňku (*Artemisia*

spp.), který je dominantním druhem stepního ekosystému na západě Severní Ameriky (Schroeder et al. 2004). Degradace tohoto typu prostředí, zejména díky antropogenním vlivům, a následné fragmentaci krajiny a invazi nepůvodních druhů rostlin (Davis 2012) vedla k poklesu počtu populací. Navzdory snížení počtu periferních populací a ztrátě přirozeného prostředí je míra genetické variability srovnatelná s centrální populací. Není jasné, zda jsou populace tetřívka v severovýchodní Kalifornii propojeny dočasným genovým tokem nebo je jejich izolace od jádrové populace nedávného data, tudíž není vliv izolace na genetickou strukturu ještě patrný. Pokud by i nadále docházelo k narušování jejich přirozeného prostředí, tak by se populace stávaly více izolovanými, což by mělo negativní vliv na genový tok a genetickou diverzitu (Davis et al. 2015).

Další vliv na genetickou diverzitu mohou mít zalednění během Pleistocénu, kdy docházelo k fluktuacím hranic areálu. Tento příklad představuje i populace mlokana temného uvedeného výše. Dalším příkladem může být populace rosničky Blanchardovy (*Acris blanchardi)*. Ta je široce rozšířená a početná v centrální části USA, ale na jejím severním a západním okraji areálu početnost populací rosničky klesá. Periferní populace na severu se vyznačují nízkou genetickou diverzitou vzhledem k centrálním populacím, které jsou geneticky bohatší. Tato diskontinuita genetické diverzity mezi severními a centrálními populacemi je vysvětlována populačními expanzemi a kontrakcemi, právě jako odpověď na zalednění během Pleistocénu (Beauclerc et al. 2010).

Populace vyskytující se na okraji svého geografického areálu se často vyskytují v místech, kde se střetávají s ekologickými limity. Například lokální populace plcha lesního (*Dryomys nitedula*) vyskytujícího se na severozápadním okraji areálu v Litvě je v mnoha aspektech odlišná svou ekologií od populací vyskytujících se jižněji v Evropě. Tato populace se vyznačuje nejkratší aktivní sezónou, po které následuje dlouhá perioda hibernace. Toto krátké aktivní období vede k velmi krátké rozmnožovací sezóně a velikost vrhů je v porovnání s ostatními populacemi v areálu malá. Plch lesní se v Litvě vyskytuje vzácně a environmentální faktory limitující rozšíření tohoto druhu na okraji areálu nejsou známy (Juškaitis 2015). Domnívám se, že se pravděpodobně jedná o limitaci spojenou s nízkou průměrnou roční teplotou.

Mnoho příkladů druhů na periferii areálu vykazuje typické vlastnosti okrajových populací. Jedná se o sníženou genetickou diverzitu, klesající velikost populace, a to zejména díky fragmentaci krajiny vzniklé antropogenními vlivy. Zároveň jsou zde i příklady populací, které disponují vysokou genetickou variabilitou díky pravděpodobné propojenosti s centrálními populacemi, což svědčí o dostatečném genovém toku.

5.2 Populace na okraji areálu s odlišnými znaky

Některé populace na okraji areálu mohou obsahovat unikátní genetické variace či se mohou geneticky odlišovat od centrálních nebo sousedních populací svého druhu.

Mezi takový příklad populace na okraji areálu, která je pravděpodobně hodnotná z hlediska ochrany se řadí populace poddruhu želvy ozdobné *(Chrysemys picta bellii)* na severním okraji v Britské Kolumbii v Kanadě. Populace vykazují přítomnost nových mtDNA haplotypů, které naznačují, že tyto populace obsahují unikátní genetickou variaci. Právě díky této unikátnosti by mohlo být důležité tyto populace zachovat (Jensen et al. 2014).

Dalším příkladem, který se liší od typicky vypadající periferní populace je populace okáče hnědého (*Coenonympha hero*), kde byly porovnány vzorky z hlediska genetické variability ve středu areálu (Ural), na periferii (Estonsko) a v izolaci (Švédsko). Z výsledků vyplývá, že se všechny populace od sebe navzájem lišily svou genetickou diverzitou. Nejvyšší variabilita byla v centrální části areálu a nejnižší v izolované populaci ve Švédsku. Populace nacházející se na periferii areálu byly jasně geneticky odlišné od ostatních oblastí, tím pádem by tato populace mohla mít větší ochranářskou hodnotu (Cassel and Tammaru 2003).

U okrajové populace želvy ontarijské (*Emydoidea blandingii*) vyskytující se v Novém Skotsku v Kanadě se přepokládá, že byla izolována od hlavního areálu populace po 4000 až 8000 let. Tato periferní populace byla porovnána s několika populacemi v hlavním areálu. Její vnitrodruhová variabilita není nikterak nízká, což nasvědčuje postupnému zmenšování populace bez efektu zakladatele či efektu hrdla láhve. Populace v Novém Skotsku by mohla přispět k celkové variaci druhu, a tudíž by mohla být důležitou evoluční jednotkou tohoto druhu (Mockford et al. 1999).

Populace brouka *Gnathium minimum* na periferii areálu se nacházejí ve státě Wisconsin, USA. Výsledky genetické diverzity byly porovnány s centrálními populacemi Velké planiny (USA). Byla zde zjištěna genetická odlišnost mezi centrálními a periferními populacemi, ale genetická variace periferní populace byla nízká (Marschalek and Berres 2014).

Populace na periferii mohou obývat jiný typ prostředí, než je tomu v centrální části areálu. Například populace rosomáka sibiřského (*Gulo gulo*) v Kanadě jsou rozděleny do dvou geneticky odlišných klastrů, východní periferní populace a centrální. Periferní populace na východním okraji areálu se vyznačuje vyšší alelickou diverzitu ve

srovnání s centrální populací a zároveň tento periferní klastr obývá nížinné boreální lesy. Tento typ stanoviště je odlišný od zbytku populace, který obývá prostředí typu tajgy. Vzhledem k těmto skutečnostem by tato periferní populace mohla být zájmem ochrany přírody díky genetické odlišnosti od centrální populace a možné lepší adaptovatelnosti na jiný typ prostředí (Zigouris et al. 2012). Myslím si, že by se tyto populace, které obývají jiný typ prostředí a zároveň jsou i geneticky odlišné od centrální populace mohly při dalším vývoji stát v budoucnu samostatným druhem.

Populace na periferii mohou v některých případech disponovat i vyšší genetickou diverzitou než v centrálních populacích, jak už tomu bylo u periferních populací rosomáka sibiřského, viz výše. Dalším příkladem může být periferní populace křečíka krysího (*Tscherskia triton*) na jihovýchodě Ruska (Primorskij kraj), kde byly porovnány periferní populace s centrálními v Číně na základě mtDNA. Genetická diverzita populací křečíka krysího na periferii byla v porovnání s centrálními populacemi vysoká (Sheremetyeva et al. 2017). Výsledky této studie nepodporují hypotézu klesající genetické diverzity v periferních populacích.

Dalšími příklady jsou druhy, které na svém okraji areálu dosahují svých ekologických a fyziologických limitů. Populace paještěrky alžírské (*Psammodromus algirus*) na Pyrenejském poloostrově byly zkoumány pro reprodukční úspěšnost na severním okraji areálu a v jádrové populaci, která se nachází přibližně 200 km jižně. Následně byly tyto populace porovnány. Celková investice do reprodukce byla podobná pro obě populace, lišily se jen v rozdělení těchto investic v průběhu reprodukční sezóny. Periferní populace na severu vykazovala rozdílnou reprodukční strategii ve velikosti snůšky a velikostí vajec. Vejce byly menší a první snůšky byly početnější, než tomu bylo u centrální populace. Dále se mláďata z vajec periferní populace líhla přibližně o týden dříve než mláďata z centrální populace při stejné inkubační teplotě (Díaz et al. 2007). Předpokládá se, že dřívější líhnutí mláďat populací na severním okraji je výhodné kvůli kratšímu vegetačnímu období navzdory vlivu možného snížení zdatnosti (Olsson and Shine 1997). Tyto rozdíly mezi periferní a centrální populací ukazují na odlišné adaptivní přizpůsobení environmentálním podmínkám, kterým čelí periferní populace na okraji svého areálu. Domnívám se, že dřívější líhnutí mláďat periferních populací může být nějakým způsobem podmíněno geneticky.

Jiným příkladem může být populace perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*) na Pyrenejském poloostrově. Tyto populace mohou být považovány za periferní, protože se vyskytují na jihozápadním okraji evropského rozšíření druhu. Dále

jsou pravděpodobně blízko svému fyziologickému a reprodukčnímu limitu, díky jejich odlišným fenotypovým vlastnostem ve srovnání s centrálními a severními populacemi v Evropě. Tyto populace na Pyrenejském poloostrově mají nejkratší délku života, nejkratší maximální délku lastury a nejvyšší rychlost růstu (Miguel et al. 2004). Kvůli výraznému poklesu populací a role indikátoru, vlajkového, deštníkového a klíčového druhu se perlorodka říční stala významným druhem pro ochranu přírody (Geist 2010). Po srovnání genetické diverzity periferních populací s centrálními a severními populacemi v Evropě byla genetická diverzita nízká (Stoeckle et al. 2017), ale genetická diferenciace mezi populacemi byla naopak vysoká (Bouza et al. 2007). Nízká genetická variace v těchto populacích by mohla být zapříčiněna antropogenními vlivy, které vedou k fragmentaci prostředí (Bouza et al. 2007).

Příklady populací, které mají odlišné znaky od typicky vypadajících populací se na periferii vyznačují genetickou diferenciací mezi sousedními populacemi a také centrálními populacemi. Zároveň se u některých objevují adaptivní přizpůsobení k environmentálním podmínkám nebo jsou fenotypově odlišné od centrální populace.

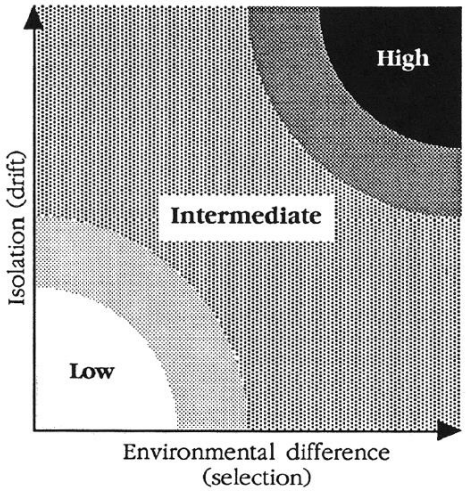
6. Ochrana druhů na okraji areálu

Populace na periferii geografického areálu jsou často pokládány za méně cenné pro ochranu biodiverzity (Channell 2004). Tento předpoklad vznikl z očekávání, že jsou tyto populace malé velikosti a více ohrožené extinkcí díky náhodným katastrofickým demografickým událostem na rozdíl od populací ve středu areálu (Rodríguez 2002). Také všeobecným předpokladem je, že genetická diverzita druhů je nejvyšší v centru geografického areálu a na periferii je nízká. Tato nízká ochranářská hodnota periferních populací byla začleněna i do metodiky ochrany biodiverzity, tudíž je zařazení těchto druhů na periferii do seznamu chráněných druhů často zpochybňováno (Channell 2004).

Navzdory přijetí nízké ochranářské hodnoty periferních populací nedávné výzkumy naznačují, že by periferní populace mohly hrát důležitou roli v ochraně ubývajících druhů (Channell 2004). Mohly by mít vysokou ochranářskou hodnotu, pokud jsou preadaptovány k stresovým biotickým, abiotickým či demografickým podmínkám (Hoffmann and Blows 1994). A to proto, že okrajové populace mají tendenci se vyskytovat v méně vhodných environmentálních podmínkách a jsou často izolovány od centrálních populací. Z ochranářského hlediska by izolovanost a odlišnost prostředí, ve kterém se periferní populace nacházejí, mohla mít vysokou hodnotu z evolučního hlediska oproti centrálním populacím (Obr. 4.) (Lesica and Allendorf 1995). Ochrana těchto populací by mohla příznivě chránit evoluční procesy a environmentální systémy, které budou pravděpodobně generovat budoucí evoluční diverzitu (Hardie and Hutchings 2010; Lesica and Allendorf 1995). Tudíž ochranářská hodnota těchto populací tedy závisí i na genetické odlišnosti od jiných populací téhož druhu.

Ochrana periferních populací je často spojena s politickými hranicemi, kdy na území jednoho státu je druh ohrožen a chráněn, na území sousedícího státu může být tento druh hojně se vyskytujícím druhem (Lesica and Allendorf 1995). Lze tedy říci, že se ochrana přírody často řídí hranicemi politickými a ne ekologickými (Hunter 1994).

Následující odstavce pojednávají o výjimečnostech, odlišnostech, rolích periferních populací a důvodech jejich ochrany a zároveň zde popisuji i argumenty vedoucí proti ochraně periferních populací.



Obr 4: Relativní ochranářská hodnota populací na periferii z evolučního hlediska (převzato z Lesica and Allendorf 1995).

6.1 Unikátnost periferních populací a důvody jejich ochrany

6.1.1. Genetická a ekologická odlišnost periferních populací

Zachování celého komplementu genetické diverzity každého druhu je hlavním důvodem pro ochranu druhů skrze celý geografický areál. Populace na okraji areálu jsou pravděpodobně geneticky odlišné od populací v centru areálu, protože vlastní unikátní alely nebo odlišné kombinace alel, které jsou široce distribuovány (Hunter 1994; Vucetich and Waite 2003). Ochránci přírody obvykle myslí na genetickou diverzitu v lokálním měřítku, zejména pokud jde o životaschopnost malých, izolovaných populací. Na okraji geografického areálu druhu je genetická diverzita důležitá především z toho důvodu, že jsou schopny se lépe adaptovat na environmentální změny (Alleaume-Benharira et al. 2006). Fenotypy, které jsou výhodné pro své nositele v centrální oblasti areálu nemusejí být optimálně přizpůsobeny ekologickým podmínkám na okraji areálu. Proto by se dalo očekávat, že na tyto okrajové populace působí selekční tlak, který by nechal vzniknout novým adaptivním fenotypům, což by mohlo vyústit i ve speciační událost (Gaston 2003). Pokud jsou populace geneticky adaptovány k podmínkám na okraji geografického areálu, mohou se lépe adaptovat na posuny areálů způsobené například změnou klimatu (Hunter 1994). Nebo by tyto okrajové populace

mohly být zdrojem migrantů a kolonizovat nová místa na expandujícím okraji (Alleaume-Benharira et al. 2006).

6.1.2 Ekologické role okrajové populace

Druh v ekosystému zastává určitou ekologickou funkci, která může být nenahraditelná. Jeho vymizením by došlo ke ztrátě funkčnosti ekosystému (Hunter 1994). Takové změny by mohly vyvolat kaskádu následných vymírání druhů. V takových situacích by mohly být periferní populace nezbytné pro zachování funkce ekosystému a dalších druhů (Channell 2004).

6.1.3 Lokální ochranářská hodnota okrajové populace

Ochrana lokálně ohrožených druhů může být důležitá pro místní obyvatelstvo, které s velkým nadšením chrání druh, který se na jiných místech, kontinentech vyskytuje v hojném množství. Lidé jsou částečně subjektivní, ale nikdy ne objektivní a mají cit pro věci, které jsou jim blízké a které mohou prožít (Hunter 1994). Zároveň může být lokální ochrana druhu výhodná pro místní obyvatele z hlediska příjmu financí z ekoturismu. Ekoturismus nabízí místním komunitám příležitost, jak vylepšit finančně své živobytí. Vliv ekoturismu může některé jedince povzbuzovat k ochraně volně žijících druhů (Stem et al. 2003).

6.1.4 Okrajové populace v roli deštníkových a vlajkových druhů

Populace na okraji areálu by mohly plnit roli deštníkového druhu (*umbrella species*) (Hunter 1994). Tento koncept deštníkových druhů byl navržen jako způsob, jak využít požadavky druhů k řízení managementu v ekosystému. Hlavním úkolem tohoto konceptu je, že druhy, které jsou více náročné na požadavky týkající se ochrany, zastřešují i požadavky méně náročných druhů vyskytujících se současně na jedné lokalitě (Lambeck 1997). Ochranářské snahy jsou mnohem více zaujaté směrem k obratlovcům, zvláště pak na ptáky a savce, zejména díky větší informovanosti o těchto druzích. Právě obratlovci jsou často v pozici zastřešujícího druhu. Jakýkoliv druh, který vyvolá ochranářskou aktivitu, může plnit roli deštníku a nezáleží na tom, zda je globálně ohrožený, lokálně ohrožený či není ohrožený vůbec (Hunter 1994). Některé druhy přetrvávající na okraji areálu se mohou stát též druhem vlajkovým (*flagship species*) (Channell and Lomolino 2000). Vlajkový druh slouží ochráncům přírody

zejména pro zisk finančních prostředků, zvýšení povědomí veřejnosti ohledně ochranářských problémů a k ochraně životního prostředí daného druhu. Vlajkovým druhem často bývá nějaký charismatický druh, který je atraktivní a snadno zapamatovatelný. Nejčastěji to bývají druhy homoiotermní, velcí a ohrožení savci či ptáci. Tyto vlajkové druhy pomocí efektu deštníku mohou být nápomocné k ochraně i dalších druhů na lokalitě (Caro 2010).

6.1.5 Periferní druhy v roli náhradních druhů

Ačkoliv je klíčem k uchování ohroženého druhu obvykle zachování jeho habitatu, tak ochranáři často přistoupí na více proaktivní způsob, jako je například kontrola exotických kompetitorů nebo translokace populací do nového prostředí. Tyto techniky jsou často drahé a riskantní, proto má smysl je zdokonalovat a rozvíjet pomocí druhů, která nejsou na pokraji globálního zániku. Lokálně ohrožené druhy jsou často vyhovující pro tuto roli (Hunter 1994).

6.1.6 Vyhnutí se ohroženému stavu

Nejvíce přesvědčivými argumenty pro ochranu populací, které nejsou nyní ohroženy vyhubením je, že mnohem jednodušší je zachovat zdravé populace než zachránit jednu na okraji vyhynutí. Nicméně dávat nejvyšší prioritu druhům, které jsou globálně ohrožené neznamená, že bychom měli opomíjet lokálně ohrožené druhy (Hunter 1994).

6.2 Argumenty proti ochraně periferních populací

Prací, které by se zabývaly jen důvody, proč nechránit tyto populace není mnoho, ale přeci jen se nějaké argumenty najdou. Nejčastějším argumentem proti ochraně periferních populací, který je použit ve většině vědeckých pracích je ten, že tyto populace disponují nízkou genetikou diverzitou (Channell 2004), a tudíž časové i finanční investice do těchto populací jsou plýtváním (Lesica and Allendorf 1995), zvláště pokud není vysoká pravděpodobnost, že budou úspěšně chráněny. Tyto finanční investice by byly mnohem lépe využity na zlepšení stanoviště či k ochraně populací

druhů, které mají větší ochranářskou hodnotu. Například oddělené periferní populace a populace globálně ohrožených druhů (Hunter 1994).

Dalším významným důvodem může být, že se často na ochranu druhů či jednotlivých populací pohlíží z lokálního hlediska a ztrácí se globální perspektiva. Mnohdy jsou ochránci přírody omezeni politickými hranicemi států, které jsou často menší, než je geografický areál mnoha druhů. U některých druhů se stává, že jsou brány jako chráněné jen proto, že se vyskytují v blízkosti okraje jejich geografického areálu a tudíž by si tyto populace neměly zasluhovat pozornost ochránců přírody (Channell 2004). Dalším charakteristickým nedostatkem pohledu na ochranu druhů z lokálního hlediska je zkreslené přerozdělení fondů ochrany přírody. Bohaté země přidělují velké sumy na ochranu druhů, které jsou jen lokálně vzácné, zatímco chudší státy dostávají mnohem méně finančních prostředků pro druhy globálně ohrožené (Hunter 1994).

Závěrem bychom tedy měli pohlížet na lokální biotu v širším kontextu, jinak by mohlo dojít ke krátkozrakému managementu. Vzhledem k tomu, že se geografické hranice areálů posouvají kvůli změně klimatu, tak snaha o zachování periferních populací je v konečném důsledku marná zhruba v padesáti procentech případů, kdykoliv se areál posouvá směrem od lokálního výskytu (Hunter 1994).

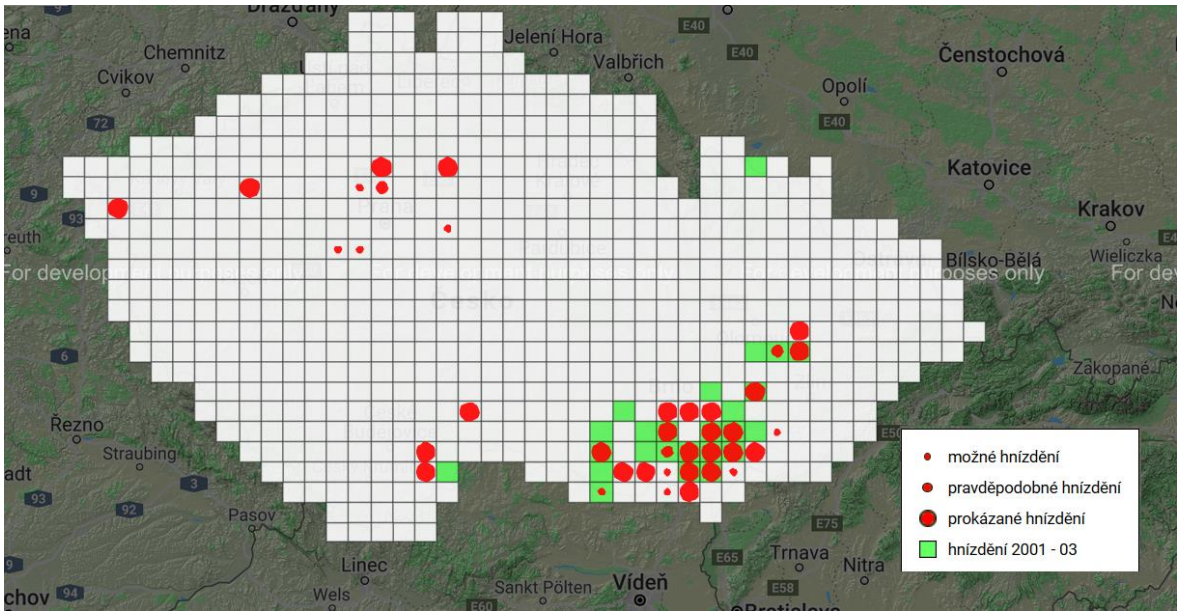
7. Ochrana populací na okraji areálu ze středoevropské perspektivy

7.1 Klimatická změna

Klimatická změna představuje hrozbu pro celosvětovou diverzitu. Existují rozsáhlé důkazy, že nedávné klimatické změny postihly populace zvířat i rostlin (Root et al. 2003). Populační trendy evropských druhů ptáků významně korelují s modelovými projekcemi změn v potenciálním areálu rozšíření druhů spojených s budoucí změnou klimatu (Gregory et al. 2009). Ve střední Evropě se nachází mnoho druhů ptáků, kteří mají svůj hnízdní výskyt spojen s jižními částmi kontinentu a mají své limity na severu geografického areálu (Storch and Šizling 2002). Právě u těchto druhů ptáků by mohlo dojít k posunu jejich areálových limitů směrem na sever a podle predikcí již došlo v České republice ke zvýšenému počtu lokálních výskytů těchto druhů za poslední desetiletí (Reif et al. 2010).

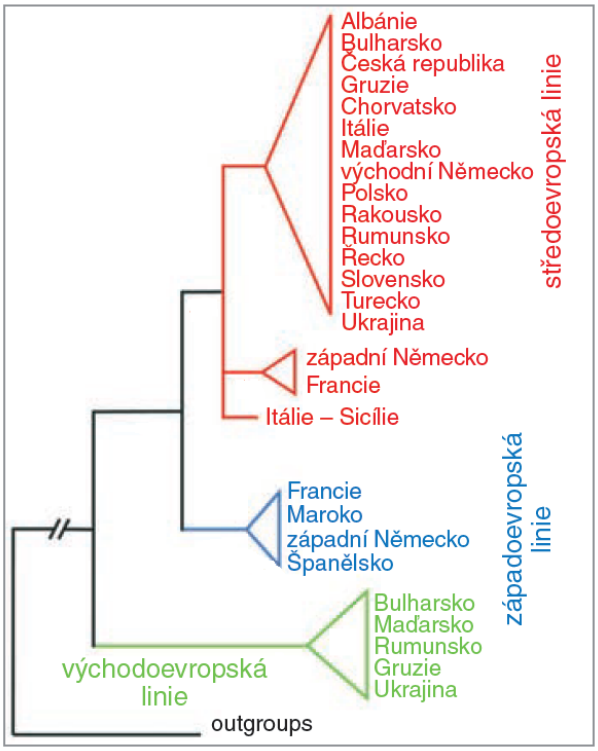
Takovým názorným příkladem může být vlha pestrá (*Merops apister*), která má rozlehlý areál od jihozápadní Evropy až po střední Asii (del Hoyo et al. 2001). Její severní hranice dosahovala ještě v polovině 20. století na úroveň jižního Slovenska, dnes už jsou hlášeny pozorování i ve Skandinávii (Günther 2018). U nás v České republice hnízdí především na jižní Moravě (Hudec and Šťastný 2005), což můžeme považovat za periferní rozšíření. Celková populace v ČR se odhaduje na 690-720 párů (Šťastný et al. 2017). V posledních letech se tento druh rozšířil i do různých částí Čech, kde bylo pozorováno i hnízdění. Počty tohoto druhu se v ČR stále zvyšují (Obr. 5) (Hudec and Šťastný 2005). Vlha pestrá je v ČR chráněným druhem a podle Červeného seznamu ohrožených druhů České republiky je vedena jako druh ohrožený (Chobot and Němec 2017).

Mohli bychom si tedy položit otázku, proč tento ptačí druh chráníme, když se v hojném počtu vyskytuje například na Balkáně. Navíc se tento druh šíří na sever zcela nezávisle či navzdory ochraně přírody. Domnívám se, že je tomu tak z velké části i proto, že se jedná o pěkný pestrobarevný druh, který ocení nejen ornitolog. Díky tomu, že u nás existuje tak velká komunita zapálených ornitologů, se vlha dostala do povědomí široké veřejnosti a je brána jako unikátní prvek naší krajiny.



Obr. 5: Rozšíření vlhy pestré v ČR v roce 2017 (červeně) (převzato a upraveno z Atlas hnízdního rozšíření ptáků ČR 2014—2017, 2014).

Dalším příkladem druhu, který se svižně šíří z jihu na sever je kudlanka nábožná (*Mantis religiosa*). Jedná se o jediný druh z řádu Mantodea vyskytující se na území České republiky (Hejda et al. 2017). V ČR byl dlouho tento druh omezen jen na nejteplejší místa jižní Moravy (Čaputa 1992). V posledních letech se šíří dál na sever Moravy a Slezska, dále i do nejteplejších míst Čech. Osídlila například i některá místa v Polabí (Janšta et al. 2008). Její rozšíření je zde ostrůvkovité, vázané na příhodné stepní biotopy (Vitáček and Janšta 2016). V Evropě je hojně rozšířena ve Středomoří a její severní hranice rozšíření dosahuje 53° s. š. (Vitáček and Janšta 2016). Z fylogenetických analýz vyplývá, že kudlanka nábožná má 3 geograficky dobře odlišitelné genetické linie, které jsou výsledkem opětovného rozšíření z postglaciálních refugií v Evropě. Kudlanka vyskytující se v České republice patří do tzv. středoevropské genetické line (Obr. 6), jejíž areál rozšíření se táhne od západního Turecka po jihozápadní Německo (Vitáček and Janšta 2016).



Obr. 6: Schematizovaný fylogenetický strom dokládající příbuznost evropských linií (západní, střední a východní) kudlanky nábožné (převzato a upraveno z Vitáček and Janšta 2016).

U nás se jedná o chráněný druh, řazený do kategorie zranitelný (Hejda et al. 2017). Proč by ale měl patřit do této kategorie, když se jinde jedná o tak hojně rozšířený druh. Dle mého názoru je tento druh zajímavý a hodný ochrany už tím, že je to enigmatický a všeobecně známý druh hmyzu, navíc jediný zástupce řádu Mantodea vyskytující se u nás.

7.2 Homogenizace a fragmentace krajiny a intenzifikace zemědělství

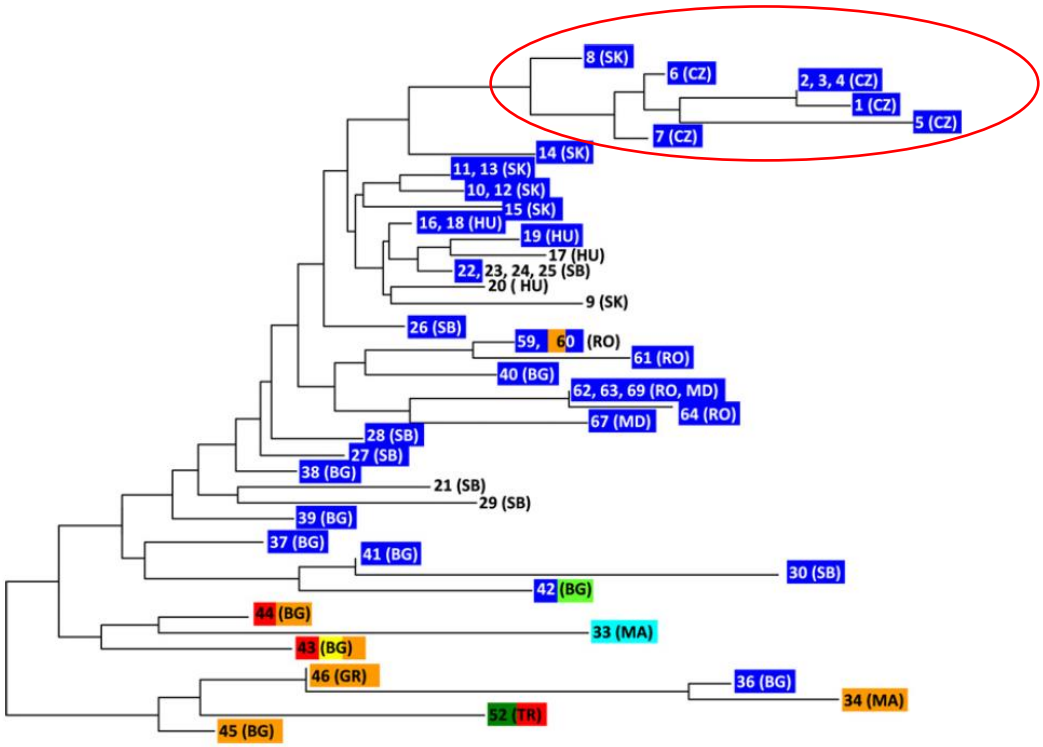
Sysel obecný (*Spermophilus citellus*) patří k nejohroženějším druhům České republiky. Podle Červeného seznamu ohrožených druhů je řazen mezi kriticky ohrožené (Chobot and Němec 2017). Zároveň je na něj v ČR veden i záchranný program (Matějů et al. 2007). Česká republika je nyní nejzápadnějším okrajem jeho výskytu. Historicky jeho výskyt zasahoval i do Německa a Polska (Wilson 2009). V ČR je díky fragmentaci krajiny omezen pouze na několik izolovaných lokalit, kde často dochází k lokálnímu

vyhynutí (Anděra and Horáček 2005). Centrem výskytu tohoto druhu je jihovýchod Evropy (Wilson 2009). Expanze sysla do centrální Evropy byla postupná s přispěním odlesňování, které změnilo krajinu na krajinu otevřenou, tzv. kulturní step (Ložek 1973).

Sysel obecný je vázán na habitaty podobné stepím, jako jsou pastviny, často sečené či pasené okraje cest, travnaté meze a stráně či drobná políčka (Anděra and Horáček 2005). V České republice měl dříve téměř nepřerušený výskyt a byl považován za škůdce v zemědělství (Anděra and Horáček 2005). Největší negativní dopad na početnost syslů měla přeměna krajiny a změna hospodaření v 50. letech 20. století – nástup intenzifikace, scelování polí, zarůstání nebo rušení mezí a nadměrné používání chemických látek. To způsobilo, že se populace posupně rozpadly do izolovaných lokalit a sysel se stal vzácným (Matějů et al. 2010). Na tyto lokality mají tudíž nyní větší vliv náhodné faktory, jako je nepříznivé počasí či predace. Takto oddělné populace nemají dostatek imigrantů z ostatních kolonií, a tudíž jsou náchylné ke snižovaní genetické variability. Zároveň jsou tyto populace ohroženy nedostatečným managementem lokalit.

Říčanová et al. (2011) provedli genetickou analýzu 16 středoevropských populací z České republiky, Slovenska a Maďarska, což pokrývá přibližně polovinu areálu výskytu. Z výsledků vyplývá, že lze tyto populace rozdělit do dvou skupin - „západní“ a „východní“, kde populace z ČR jsou řazeny do západního klastru spolu s jednou slovenskou populací. U těchto západních populací je znatelný vliv fragmentace jejich přirozeného prostředí. Mají nižší genetickou diverzitu oproti východnímu klastru (zbylé slovenské populace a populace maďarské). Zároveň i koeficient inbreedingu byl vyšší u západní populace (Říčanová et al. 2011).

Říčanová et al. (2013) provedli fylogeografickou studii mtDNA syslů obecných celého areálu, ze které vyplývá, že jsou rozděleni do dvou hlavních skupin - „severní“ a „jižní“. Syslí populace z České republiky patří do severního klastru. Při rozdělení do více než dvou skupin jsou populace z České republiky a jednou nejzápadnější populací ze Slovenska samostatným klastrem (Obr. 7) (Říčanová et al. 2013).



Obr. 7: Rozdělení populací sysla obecného do 41 klastrů. Červeně jsou vyznačeny populace z ČR a 1 SR (převzato a upraveno z Říčanová et al. 2013).

Za centrum původního výskytu je považováno Bulharsko, které se vyznačuje nejvyšší genetickou diverzitou v rámci druhu. V období střídání dob ledových a meziledových se populace syslů, vyskytující se v nejsevernější části stahovala do jižní části Panonie, kde přežila. Panonské stepi a stepi jihovýchodního Balkánu jsou považovány za kryptická refugia kontinentálního klimatu během dob meziledových v Pleistocénu (Říčanová et al. 2013).

Hulová a Sedláček (2008) provedli genetickou analýzu vzorků ze 7 lokalit, z toho 6 z nich bylo z České republiky a jedna ze Slovenska. Sysli z České republiky ve srovnání se Slovenskem vykazují nižší genetickou diverzitu. To nasvědčuje tomu, že pravděpodobně prošli několika bottlenecky. Genetická diferenciace mezi populacemi je mírná. Výsledky jsou překvapující, a to z toho důvodu, že izolace těchto populací netrvá ani 50 let. Vysvětlením této genetické odlišnosti může být to, že habitat nikdy nebyl nepřerušený a všechno tyto populace jsou pozůstatky oddělných kolonizací v minulosti. V tom případě bychom mohli předpokládat, že genetická odlišnost by byla přítomna díky geografické vzdálenosti. Nízká genetická diverzita českých populací vzhledem

ke slovenským a přítomnost genetické odlišnosti nasvědčuje, že je mezi těmito populacemi malý nebo žádný genetický tok (Hulová and Sedláček 2008).

Zase zde vyvstává otázka, proč se snažíme zachránit tyto malé a izolované populace, které často vyústí extinkcí? Například na Balkáně se nachází stále ještě početné populace, proč tedy chránit ty naše ostrůvkovité na okraji areálu? Jedním z důvodů, proč je chránit může být, že sysel hraje důležitou roli v potravním řetězci a jeho zmizení by negativně ovlivnilo další druhy. Příkladem může být tchoř stepní (*Mustela eversmannii*), jehož početnost razantně klesla s úbytkem počtů syslů, kteří tvoří hlavní složku jeho potravy (Šálek et al. 2013). Sysli jsou také významnou složkou potravy raroha velkého (*Falco cherrug*), jehož úbytky populací také mohou odrážet pokles syslích populací. Dalším argumentem pro ochranu těchto populací by mohla být vazba vrubounovitých brouků lejnožroutů *Onthophagus semicornis*, *Onthophagus vitulus* či hnojníka *Aphodius citellorum*, kteří využívají syslí trus ke svému vývoji. Takže pokud by došlo k vymizení sysla, tak by byla naše příroda ochuzena o další druhy (Matějů et al. 2007; Uhlíková et al. 2009)

Jedním z nejdůležitějších opatření pro záchranu sysla je udržování nízko sečených travních porostů, protože se sysli orientují v prostoru především vizuálně. Tudíž je potřeba časté a pravidelné kosení či sečení nebo pastva hospodářskými zvířaty (Matějů et al. 2007). Tento management vyžaduje také finanční prostředky na jeho uskutečnění. Např. v roce 2015 proběhl projekt AOPK ČR s názvem „Péče o vybrané lokality výskytu sysla obecného v ČR v roce 2015“, na jehož plnění bylo použilo 1 527 894,- Kč vč. DPH. Projekt mimo jiné zahrnoval výrobu propagačních materiálů a osvětu veřejnosti prostřednictvím různých seminářů (MGSII-53 Sysel obecný, péče o lokality 2015, 2015).

8. Závěr

Populace na geografickém okraji areálu jsou o různé genetické kvalitě. Existují populace jak geneticky málo variabilní, tak i populace ve kterých se nacházejí unikátní alely, které se jinde v areálu nevyskytují.

Ochrana populací vyskytujících se na okraji svého geografického areálu má své příznivce a odpůrce. Dobrat se nějakého konsenzu v této práci není snadné, už jen proto, že každá populace je odlišná a nelze je v žádném případě generalizovat. Periferní populace, v níž se nacházejí geneticky unikátní alely mohou být potenciálně hodnotné z evolučního hlediska, ale posoudit tento předpoklad v malém časovém horizontu je obtížné. V případě populací, které by byly geneticky méně hodnotné (malá genetická diverzita) je významná, byť jen ochrana jejich stanovišť. Ochrana druhu, který má svou populaci na okraji areálu může být velkým přínosem pro druhy obývající stejný biotop, a to například v roli deštníkového druhu či v roli druhu vlajkového. Například u kulturní stepi, které v České republice ubývají, je management jediným řešením pro jejich zachování. Pokud by došlo ke ztrátě těchto stepních biotopů, nedošlo by jen k vymření jednoho druhu, ale celková biodiverzita by byla ochuzena o mnohé další. Význam těchto populací může být i v rámci ekoturismu, což může pozitivně ovlivnit lokální ekonomiku, ale zároveň může vzbudit zájem o přírodu a její ochranu, příkladem může být syslí kolonie na Radouči v Mladé Boleslavi.

Prací, které se zabývají genetickou diverzitou populací na okraji areálu existuje celá řada, což umožňuje jejich validaci při stanovení ochranářského statutu. Žádná z nich ale netvrdí, že by se tyto populace neměly chránit vůbec, naopak řada z nich doporučuje vhodný management či navrhuje nějakým způsobem propojit sousední populace na periferii, aby docházelo k dostatečnému genovému toku.

Navrhuji tedy, aby se k ochraně těchto populací přistupovalo individuálně, to znamená podrobit všechny druhy genetické analýze, zhodnotit kvalitu habitatu, posoudit jejich roli v ekosystému, a to vše v rámci historického kontextu celého areálu.

9. Použitá literatura

Alda, F., Sastre, P., De La Cruz-Cardiel, P. J., & Doadrio, I. (2011). Population genetics of the endangered Cantabrian capercaillie in northern Spain. *Animal Conservation*, *14*, 249–260.

Alleaume-Benharira, M., Pen, I. R., & Ronce, O. (2006). Geographical patterns of adaptation within a species' range: interactions between drift and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, *19*, 203–215.

Allen, L. J. S., Fagan, J. F., Högnäs, G., & Fagerholm, H. (2005). Population extinction in discrete-time stochastic population models with an Allee effect. *Journal of Difference Equations and Applications*, *11*, 273–293.

Anděra, M., & Horáček, I. (2005). *Poznáváme naše savce.* Praha: Sobotáles.

Atlas hnízdního rozšíření ptáků ČR 2014—2017. (2014). Retrieved May 23, 2020, from https://birds.cz/avif/atlas_nest_map.php?rok=2017&druh=Merops_apiaster

Barbosa, P., & Castellanos, I. (2005). *Ecology of predator-prey interactions*. Oxford University Press.

Bataillon, T., & Kirkpatrick, M. (2000). Inbreeding depression due to mildly deleterious mutations in finite populations: size does matter. *Genetical Research*, *75*, 75–81.

Beauclerc, K. B., Johnson, B., & White, B. N. (2010). Distinctiveness of declining northern populations of Blanchard's cricket frog (*Acris blanchardi*) justifies recovery efforts. *Canadian Journal of Zoology*, *88*, 553–566.

Berec, L., Kramer, A. M., Bernhauerová, V., & Drake, J. M. (2018). Density-dependent selection on mate search and evolution of Allee effects. *Journal of Animal Ecology*, *87*, 24–35.

Bouza, C., Castro, J., Martínez, P., Amaro, R., Fernández, C., Ondina, P., … San Miguel, E. (2007). Threatened freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in NW Spain: low and very structured genetic variation in southern peripheral populations assessed using microsatellite markers. *Conservation Genetics*, *8*, 937–948.

Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, *124*, 255–279.

Bush, K. L., Dyte, C. K., Moynahan, B. J., Aldridge, C. L., Sauls, H. S., Battazzo, A. M., … Coltman, D. W. (2011). Population structure and genetic diversity of greater sage-grouse (*Centrocercus urophasianus*) in fragmented landscapes at the northern edge of their range. *Conservation Genetics*, *12*, 527–542.

Caro, T. (2010). *Conservation by proxy: indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate species*. Island Press.

Case, T. J., & Taper, M. L. (2000). Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. *The American Naturalist*, *155*, 583–605.

Cassel, A., & Tammaru, T. (2003). Allozyme variability in central, peripheral and

isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*: Lepidoptera, Nymphalidae); implications for conservation. *Conservation Genetics*, *4*, 83–93.

Caughley, G., Grice, D., Barker, R., & Brown, B. (1988). The edge of the range. *Journal of Animal Ecology*, *57*, 771–785.

Channell, R. (2004). The conservation value of peripheral populations: the supporting science. In *Proceedings of the species at risk 2004 pathways to recovery conference* (pp. 1–17).

Channell, R., & Lomolino, M. V. (2000). Dynamic biogeography and conservation of endangered species, *403*, 1998–2000.

Chobot, K., & Němec, M. (2017). Červený seznam ohrožených druhů České republiky - obratlovci. *Příroda*, *34*.

Ćosić, N., Říčanová, Š., Bryja, J., Penezić, A., & Ćirović, D. (2013). Do rivers and human-induced habitat fragmentation affect genetic diversity and population structure of the European ground squirrel at the edge of its Pannonian range? *Conservation Genetics*, *14*, 345–354.

Crow, J. F. (1970). Genetic loads and the cost of natural selection BT - Mathematical topics in population genetics. In K. Kojima (Ed.) (pp. 128–177). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Čaputa, A. (1992). Kudlanka nábožná--Modlivka zelená--*Mantis religiosa* (Linné, 1758). In *Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČSFR* (Vol. 3, pp. 69–70).

Davis, D. M. (2012). *Population structure of Greater sage-grouse in northeastern California: Implications for conservation in a declining peripheral population*. Ph.D. dissertation, University of Idaho Moscow, ID, USA.

Davis, D. M., Reese, K. P., Gardner, S. C., & Bird, K. L. (2015). Genetic structure of Greater sage-grouse (*Centrocercus urophasianus*) in a declining, peripheral population. *The Condor*, *117*, 530–544.

Del Hoyo, J. Elliot, A. and Sargatal, J. eds. (2001). *Handbook of the Birds of the World. Volume 6. Mousebirds to Hornbills* (Lynx).

Díaz, J. A., Pérez-Tris, J., Bauwens, D., Diana, P.-A., Carbonell, R., Santos, T., & Tellería, J. L. (2007). Reproductive performance of a lacertid lizard at the core and the periphery of the species' range. *Biological Journal of the Linnean Society*, *92*, 87–96.

Dudaniec, R. Y., Spear, S. F., Richardson, J. S., & Storfer, A. (2012). Current and historical drivers of landscape genetic structure differ in core and peripheral salamander populations. *PloS One*, *7*, e36769.

Dumyahn, J. B., Zollner, P. A., & Smith, W. P. (2015). Microhabitat comparison of swamp rabbit sites between periphery and core of the species range. *The Journal of Wildlife Management*, *79*, 1199–1206.

Eckert, C. G., Samis, K. E., & Lougheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, *17*, 1170–1188.

Ellstrand, N. C., & Rieseberg, L. H. (2016). When gene flow really matters: gene flow in applied evolutionary biology. *Evolutionary Applications*, *9*, 833–836.

Frankham, R., & Ralls, K. (1998). Inbreeding leads to extinction. *Nature*, *392*, 441–442.

Gaston, K. J. (2003). *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press.

Gaston, K. J. (2009). Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*, 1395–1406.

Gaylord, B., & Gaines, S. D. (2000). Temperature or transport? Range limits in Marine Species mediated solely by flow. *The American Naturalist*, *155*, 769–789.

Geist, J. (2010). Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): A synthesis of conservation genetics and ecology. *Hydrobiologia*, *644*, 69–88.

Gomulkiewicz, R., & Holt, R. D. (1995). When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution*, *49*, 201–207.

Grant, M. C., & Antonovics, J. (1978). Biology of ecologically marginal populations of *Anthoxantum odoratum*. I. phenetics and dynamics. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, *32*, 822–838.

Gregory, R. D., Willis, S. G., Jiguet, F., Vorísek, P., Klvanová, A., van Strien, A., … Green, R. E. (2009). An indicator of the impact of climatic change on European bird populations. *PloS One*, *4*, e4678–e4678.

Günther, M. (2018). Norwegian Birds-Checklist in seven languages. *NIBIO Bok*.

Guo, Q., Taper, M., Schoenberger, M., & Brandle, J. (2005). Spatial-temporal population dynamics across species range: From centre to margin. *Oikos*, *108*, 47–57.

Haftorn, S. (1978). Energetics of incubation by the Goldcrest *Regulus regulus* in relation to ambient air temperatures and the geographical distribution of the species. *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)*, *9*, 22–30.

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

Hardie, D. C., & Hutchings, J. A. (2010). Evolutionary ecology at the extremes of species ' ranges, *20*, 1–20.

Hedrick, P. W., Gutierrez-Espeleta, G. A., & Lee, R. N. (2001). Founder effect in an island population of bighorn sheep. *Molecular Ecology*, *10*, 851–857.

Hejda, R., Farkač, J., & Chobot, K. (2017). Red List of threatened species of the Czech Republic, Invertebrates. *Příroda, Praha*, *36*, 206–212.

Hoffmann, A. A., & Blows, M. W. (1994). Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, *9*, 223–227.

Holt, R. D., & Barfield, M. (2009). Trophic interactions and range limits: the diverse roles of predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*, 1435–1442.

Hudec, K., & Št'astný, K. et al. (2005). *Fauna ČR, Ptáci 2/II. Academia, Praha*.

Hulová, Š., & Sedláček, F. (2008). Population genetic structure of the European ground squirrel in the Czech Republic. *Conservation Genetics*, *9*, 615–625.

Hunter, M. L. (1994). The virtues and shortcomings of parochialism : Conserving species that are locally rare , but globally common, *8*, 1163–1165.

Janšta, P, Vrabec V, S. J. et al. (2008). The occurence of the praying mantis (*Mantis religiosa*) (Mantodea: Mantidae) in central Bohemia and its distribution in the Czech Republic: Výskyt kudlanky nábožné (*Mantis religiosa*) (Mantodea: Mantidae). *Klapalekiana*, *44*, 6100.

Jensen, E. L., Govindarajulu, P., & Russello, M. A. (2014). When the shoe doesn't fit: applying conservation unit concepts to western painted turtles at their northern periphery. *Conservation Genetics*, *15*, 261–274.

Juškaitis, R. (2015). Ecology of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas 1778) on the north-western edge of its distributional range. *Mammalia*, *79*, 33–41.

Kark, S., Hadany, L., Safriel, U. N., Noy-meir, I., Eldredge, N., Tabarroni, C., & Randi, E. (2008). How does genetic diversity change towards the range periphery ? An empirical and theoretical test, 391–414.

Kawecki, T. J. (2004). 16 - Ecological and evolutionary consequences of source-sink population dynamics. In *Genetics and Evolution of Metapopulations* (pp. 387–414). Burlington: Academic Press.

Kirkpatrick, M., & Barton, N. H. (1997). Evolution of a species' range. *The American Naturalist*, *150*, 1–23.

Koen, E. L., Bowman, J., & Wilson, P. J. (2015). Isolation of peripheral populations of Canada lynx (*Lynx canadensis*). *Canadian Journal of Zoology*, *93*, 521–530.

Lambeck, R. J. (1997). Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, *11*, 849–856.

Lande, R. (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, *142*, 911–927.

Lande, R. (1998). Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotropic noise. *Oikos*, *83*, 353–358.

Lawson, L. P., Bates, J. M., Menegon, M., & Loader, S. P. (2015). Divergence at the edges: peripatric isolation in the montane spiny throated reed frog complex. *BMC Evolutionary Biology*, *15*, 128.

Lennon, J. J., Turner, J. R. G., & Connell, D. (1997). A metapopulation model of species boundaries. *Oikos*, *78*, 486–502.

Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*, 183–189.

Lesica, P., & Allendorf, F. W. (1995). When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, *9*, 753–760.

Liebhold, A., & Bascompte, J. (2003). The Allee effect, stochastic dynamics and the

eradication of alien species. *Ecology Letters*, *6*, 133–140.

Ložek, V. (1973). *Příroda ve čtvrtohorách*. Academia.

Lynch, M., Conery, J., & Bürger, R. (1995). Mutational meltdowns in sexual populations. *Evolution*, *49*, 1067–1080.

Magurran, A. E., May, R. M., & Gaston, K. J. (1998). Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *353*, 219–230.

Marschalek, D. A., & Berres, M. E. (2014). Genetic population structure of the Blister beetle, *Gnathium minimum*: Core and peripheral populations. *Journal of Heredity*, *105*, 878–886.

Matějů, J., Hulová, Š., Nová, P., Cepáková, E., Marhoul, P., & Uhlíková, J. (2007). Záchranný program sysla obecného (*Spermophilus citellus*) v České republice. *Ministerstvo Životního Prostředí ČR, Praha*.

Matějů, J., Říčanová, Š., Ambros, M., Kala, B., Hapl, E., & Matějů, K. (2010). Reintroductions of the European Ground Squirrel (*Spermophilus citellus*) in Central Europe (Rodentia: Sciuridae). *Lynx, Series Nova*, *41*.

Melles, S. J., Fortin, M.-J., Lindsay, K., & Badzinski, D. (2011). Expanding northward: influence of climate change, forest connectivity, and population processes on a threatened species' range shift. *Global Change Biology*, *17*, 17–31.

MGSII-53 Sysel obecný, péče o lokality. (2015). Retrieved May 24, 2020, from http://www.ochranaprirody.cz/druhova-ochrana/ehp-fondy/mgsii-53-sysel-obecny-pece-o-lokality/

Miguel, E. S., Monserrat, S., Fernández, C., Amaro, R., Hermida, M., Ondina, P., & Altaba, C. R. (2004). Growth models and longevity of freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*) in Spain. *Canadian Journal of Zoology*, *82*, 1370–1379.

Mockford, S. W., Snyder, M., & Herman, T. B. (1999). A preliminary examination of genetic variation in a peripheral population of Blanding's turtle, *Emydoidea blandingii*. *Molecular Ecology*, *8*, 323–327.

Neumann, K., Jansman, H., Kayser, A., Maak, S., Gattermann, R., & Saale, D.-H. (2004). Multiple bottlenecks in threatened western European populations of the common hamster *Cricetus cricetus* (L .), 181–193.

Olsson, M., & Shine, R. (1997). The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): Why early clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology*, *10*, 369–381.

Parmesan, C., Gaines, S., Gonzalez, L., Kaufman, D. M., Kingsolver, J., Townsend Peterson, A., & Sagarin, R. (2005). Empirical perspectives on species borders: From traditional biogeography to global change. *Oikos*, *108*, 58–75.

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., … Warren, M. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, *399*, 579–583.

Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on

the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, *12*, 361–371.

Peterman, W. E., Feist, S. M., Semlitsch, R. D., & Eggert, L. S. (2013). Conservation and management of peripheral populations: Spatial and temporal influences on the genetic structure of wood frog (*Rana sylvatica*) populations. *Biological Conservation*, *158*, 351–358.

Peterson, A. T. (2001). Endangered species and peripheral populations: Cause for reflection. *Endangered Species Update*, *18*, 30–31.

Popova, L. V, Maul, L. C., Zagorodniuk, I. V, Veklych, Y. M., Shydlovskiy, P. S., Pogodina, N. V, … Parfitt, S. A. (2019). 'Good fences make good neighbours': Concepts and records of range dynamics in ground squirrels and geographical barriers in the Pleistocene of the Circum-Black Sea area. *Quaternary International*, *509*, 103–120.

Reif, J., Šťastný, K., & Bejček, V. (2010). Contrasting effects of climatic and habitat changes on birds with northern range limits in central Europe as revealed by an analysis of breeding bird distribution in the Czech Republic. *Acta Ornithologica*, *45*, 83–90.

Rhainds, M., Heard, S. B., Hughes, C., Mackinnon, W., Porter, K., Sweeney, J., … others. (2015). Evidence for mate-encounter Allee effect in an invasive longhorn beetle (Coleoptera: Cerambycidae). *Ecological Entomology*, *40*, 829–832.

Rodríguez-Muñoz, R., Mirol, P. M., Segelbacher, G., Fernández, A., & Tregenza, T. (2007). Genetic differentiation of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) population at the Southern edge of the species range. *Conservation Genetics*, *8*, 659–670.

Rodríguez, J. P. (2002). Range contraction in declining north American bird populations. *Ecological Applications*, *12*, 238–248.

Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., & Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, *421*, 57–60.

Říčanová, Š., Bryja, J., Cosson, J.-F., Gedeon, C., Choleva, L., Ambros, M., & Sedláček, F. (2011). Depleted genetic variation of the European ground squirrel in Central Europe in both microsatellites and the major histocompatibility complex gene: implications for conservation. *Conservation Genetics*, *12*, 1115–1129.

Říčanová, Š., Koshev, Y., Říčan, O., Ćosić, N., Ćirović, D., Sedláček, F., & Bryja, J. (2013). Multilocus phylogeography of the European ground squirrel: Cryptic interglacial refugia of continental climate in Europe. *Molecular Ecology*, *22*, 4256–4269.

Safriel, U. N., Volis, S., & Kark, S. (1994). Core and peripheral populations and global climate change. *Israel Journal of Plant Sciences*, *42*, 331–345.

Sagarin, R. D., & Gaines, S. D. (2002). The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, *5*, 137–147.

Sagarin, R. D., Gaines, S. D., & Gaylord, B. (2006). Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology*

& Evolution, *21*, 524–530.

Schroeder, M. A., Aldridge, C. L., Apa, A. D., Bohne, J. R., Braun, C. E., Bunnell, S. D., … Stiver, S. J. (2004). Distribution of Sage-grouse in North America. *The Condor*, *106*, 363–376.

Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L., & Rice, K. J. (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*, 415–436.

Sheremetyeva, I. N., Kartavtseva, I. V, Pavlenko, M. V, Vasiljeva, T. V, & Korablev, V. P. (2017). Genetic variability of the peripheral population of the greater long-tailed hamster *Tscherskia triton* (De Winton 1899) in the northeastern part of the distribution range based on sequencing data of the control region of mitochondrial DNA. *Biology Bulletin*, *44*, 391–400.

Shields, W. M. (1982). *Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex*. SUNY press.

Shoo, L. P., Williams, S. E., & Hero, J.-M. (2005). Potential decoupling of trends in distribution area and population size of species with climate change. *Global Change Biology*, *11*, 1469–1476.

Sjögren, P. (1991). Genetic variation in relation to demography of peripheral pool frog populations (*Rana lessonae*). *Evolutionary Ecology*, *5*, 248–271.

Smissen, P. J., Melville, J., Sumner, J., & Jessop, T. S. (2013). Mountain barriers and river conduits: phylogeographical structure in a large, mobile lizard (Varanidae: *Varanus varius*) from eastern Australia. *Journal of Biogeography*, *40*, 1729–1740.

Soulé, M. (1973). The epistasis cycle: a theory of marginal populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *4*, 165–187.

Stem, C. J., Lassoie, J. P., Lee, D. R., Deschler, D. D., & Schelhas, J. W. (2003). Community participation in ecotourism benefits: The link to conservation practices and perspectives. *Society & Natural Resources*, *16*, 387–413.

Stephens, P. A., & Sutherland, W. J. (1999). Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*, 401–405.

Stoeckle, B. C., Araujo, R., Geist, J., Kuehn, R., Toledo, C., & Machordom, A. (2017). Strong genetic differentiation and low genetic diversity of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) in the southwestern European distribution range. *Conservation Genetics*, *18*, 147–157.

Storch, D., & Šizling, A. L. (2002). Patterns of commonness and rarity in central European birds: reliability of the core-satellite hypothesis within a large scale. *Ecography*, *25*, 405–416.

Storch, I., Bañuelos, M. J., Fernández-Gil, A., Obeso, J. R., Quevedo, M., & Rodríguez-Muñoz, R. (2006). Subspecies Cantabrian capercaillie *Tetrao urogallus cantabricus* endangered according to IUCN criteria. *Journal of Ornithology*, *147*, 653–655.

Šálek, M., Spassov, N., Anděra, M., Enzinger, K., Ottlecz, B., & Hegyeli, Z. (2013). Population status, habitat associations, and distribution of the steppe polecat

Mustela eversmanii in Europe. *Acta Theriologica*, *58*, 233–244.

Šťastný, K., Bejček, V., & Němec, M. (2017). Červený seznam ptáků České republiky (The Red List of birds of the Czech Republic). In *Příroda (Praha)* (Vol. 34, pp. 107–154).

Taylor, E. B. (1991). A review of local adaptation in Salmonidac, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture*, *98*, 185–207.

Uhlíková, J., Matějů, J., Nová, P., & Vohralík, V. (2009). *Sysel obecný – hlodavec, který nesyslí*. *Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky*.

Vitáček, J., & Janšta, P. (2016). Biogeografie a šíření kudlanky nábožné v Evropě. *Živa*, 84–86.

Vucetich, J. A., & Waite, T. A. (2003). Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, *4*, 639–645.

Wang, J., Hill, W. G., Charlesworth, D., & Charlesworth, B. (1999). Dynamics of inbreeding depression due to deleterious mutations in small populations: Mutation parameters and inbreeding rate. *Genetical Research*, *74*, 165–178.

Wasserman, T. N., Cushman, S. A., Shirk, A. S., Landguth, E. L., & Littell, J. S. (2012). Simulating the effects of climate change on population connectivity of American marten (*Martes americana*) in the northern Rocky Mountains, USA. *Landscape Ecology*, *27*, 211–225.

Wilson, D. E. (2009). *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I*. Lynx.

Zigouris, J., Neil Dawson, F., Bowman, J., Gillett, R. M., Schaefer, J. A., & Kyle, C. J. (2012). Genetic isolation of wolverine (*Gulo gulo*) populations at the eastern periphery of their North American distribution. *Conservation Genetics*, *13*, 1543–1559.