

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: BIOLOGIE

Studijní obor: EKOLOGICKÁ A EVOLUČNÍ BIOLOGIE



Jakub Mráz

*Geoinformativní přístupy v krajinné genetice
Geoinformatic applications in landscape genetics*

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Pavel Hulva, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, 9. 8. 2016

Podpis

Poděkování

Mnohokrát děkuji svým přátelům a rodině za širokou podporu při psaní této práce. Především děkuji svému spolubydlícímu za neustálou morální podporu.

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá základními metodami krajinné genetiky. Krajinná genetika je spojený obor populační genetiky a krajinné ekologie. Využívá geoinformativní a statistické metody a metody svých mateřských borů. Zde se metody genetické části oboru Krajinné genetiky, metody populační genetiky, řešit nebudou. Práce je věnovaná metodám zjišťující hranice populace a metody pro zjištění spojení mezi studovanými populacemi. Zmiňovaná je také historie, jak krajinné genetiky, tak geoinformativních metod a paradigma daných oborů, k lepší orientaci a kontextu. V neposlední řadě jsou u většiny metod jmenovány Geoinformativní systémy (GIS), počítačové programy, které tyto metody dokáží využít a aplikovat na potřebné projekty.

Klíčová slova: GIS, Krajinná genetika, Krajinná ekologie, Konektivita, Least-cost path, Circuit theory

Abstract

This Bachelor thesis shows elementary methods used in landscape genetics. Landscape genetics is a combine field of population genetics and landscape ecology. This field of study uses geoinformatic and statistic methods and methods of its mother fields. Here, the genetic methods from population genetics, will not be shown. This thesis is concern by the methods that are applied in study of the population boundaries and connectivity between populations. History and paradigm of both landscape genetics and Geoinformatic methods are also mentioned, for easier understanding of context. Lastly, most methods here are listed with Geoinformatic systems (GIS), which are computer programs, capable of using these methods and apply them on needed projects.

Keywords: GIS, Landscape Genetics, Landscape Ecology, Connectivity, Least-cost path,

Circuit theory

Obsah

1. Úvod.....	5
2. Krajinná genetik.....	6
2.1. Paradigma oboru	6
2.2. Historie oboru	6
2.3. Rozdíly mezi Krajinnou genetikou a Populační genetikou.....	7
2.4. Metodologie Krajinné genetiky	7
2.4.1 Genetická část	8
2.4.2 Korelace genetických modelů s krajinnými vlastnostmi	8
3. Geoinformatika	9
3.2. Paradigma Geoinformatiky	9
3.1. Historie Geoinformatiky	10
3.1.1. Open Geospatial Consortium	10
3.3. Mapy a statistická data.....	10
3.3.1. První korelace map a statistiky	11
3.3.2. Tvorba map	11
3.4. Statistické metody ke zjištění prostorových modelů.....	11
3.4.1. Bayesian clustering assignment	12
3.4.2. Monmonier a Wombling metody	12
3.4.3 Vybrané GIS programy	13
4. Konektivita.....	14
4.1. Izolace vzdáleností.....	14
4.2. Least-Cost path	14
4.3. Odpor krajiny	15
4.4. Isolation by resistance – Circuit Theory	15
4.5 Programy zaměřující se na konektivitu.....	16
4.5.1 Connectivity analysis toolkit (CAT)	16
4.5.2 Circuitscape project.....	16
5. Závěr	17
6. Ilustrace.....	18
Reference	22
GIS Programy	24

Úvod

Geoinformativní přístupy v krajinné genetice jsou korelací několika různých oblastí vědy, které se teprve v dnešní době začali rozvíjet. Rychlý vývoj počítačové techniky dovolil nejen práci s větším obsahem dat, ale také k přesnější, složitější práci a hlavně možnost modelování hypotetických situací a tím rychlejší vývoj nových metod.

V této práci bych prezentoval důležité metody k určení populací, konektivity mezi populacemi a prezentoval programy, které jednotlivé metody používají. Genetická část bude spíše jen příkladem použití daných metod a tedy část populační genetiky, což je důležitá část krajinné genetiky, bude jen zmíněna.

Větší část této práce bude spíše zaměřena na nejdůležitější geoinformativní metody používané v Krajinné genetice. Tyto přístupy se dají aplikovat nejen v Biologii, ale i v jiných oborech a v dnešní době se čím dál více využívají, ke tvorbě modelů složených ze složitějších statistických dat a většího počtu daných vlastností zkoumaného problému.

Snazší uživatelský přístup k těmto programům dovolil i možnost využití pro širokou veřejnost a některé funkce GIS programu je možné najít například ve virtuálních mapách, glóbech.

2. Krajinná genetika

2.1. Paradigma oboru

Konkrétněji je obor definovaný jako výzkum, který „*explicitně kvantifikuje efekty krajinné kompozice, konfigurace a kvality částí studované plochy na genetický tok a prostorovou genetickou variaci.*“ (Storfer et al. 2007) Cílem spojení těchto dvou biologických podoborů, krajinné ekologie a populační genetiky, je využít metody a paradigma genetiky na úrovni krajiny a jedince. Zaměřeno hlavně na fragmentaci území, což je jeden z problémů nejen krajinné genetiky, ale také ochrany životního prostředí. Dále také na genetický tok a migraci populací, ale i na selekci a genetický drift.

Najít nejen nejpravděpodobnější reálnou spojitost, ale také propojení nejvíce efektivní, dokáže právě krajinná genetika lépe než jiné obory (Joshi et al. 2013; Razgour et al. 2014)

Obor především porovná genetická data s geografickým prostředím, zjišťuje cesty mezi fragmentovanými stanovišti a jejich využití pro nejvhodnější metody ochrany přírody. Schopnost disperze daných organismů a to jak v terestrických krajinách, tak i v mořských biotopech (Saha et al. 2015).

Z pohledu populační genetiky jsou předmětem výzkumu genetického toku v krajinné genetice neutrální geny a z nich nelze zjistit adaptivní změnu k danému prostředí nebo k změně podnebí. Díky tvorbě obsáhlých datových souborů se však objevil nový směr, který právě studuje adaptivní geny, krajinná genomika (*Landscape genomics*). (Friedline et al. 2015)

2.2. Historie oboru

Náznaky práce krajinné genetiky mohou být nalezeny v práci Alfreda Russela Wallace (1823–1913) v jeho vytvoření Wallacovi hranice oddělující Australskou faunu od Asijské. Genetika se nachází prakticky v každé ekologické práci, pracující s oddělenými populacemi. Samotný obor krajinné genetiky se oddělil od krajinné ekologie ve chvíli, kdy metody k označení jedinců genetickými „markery“ (snadno identifikovatelné známé části DNA), byly dostatečně adekvátní a spojily se tak obory populační genetiky a krajinné ekologie (Stéphanie Manel et al. 2003)

2.3. Rozdíly mezi Krajinou genetikou a Populační genetikou.

Rozdíl mezi Krajinou genetikou a genetikou populační je hlavně ve využití krajinných prvků a u krajinné genetiky kladení většího důrazu na geografickou podstatu místa původu zkoumaného organismu a jeho ekologii. Například řeka je jednoznačná bariera zabraňující pohyb velkému množství druhů a však zvířata schopná letu ji tak nevnímají. (Razgour et al. 2014). Tato bariera snadno vysvětlí genetickou rozdílnost mezi populacemi na obou březích.

V krajinné genetice je hlavní úrovní zkoumání jedinec a populace jsou, až sekundárním předmětem. Získávají se totiž samozřejmě genetická data z jednotlivců a populace se poté druhotně určují na základě příbuznosti.

Na rozdíl od populační genetiky dokáže Krajinná genetika pracovat i se diskrétními populacemi a pracuje také s jemnějšími prostorovými i časovými měřítky. (Stéphanie Manel et al. 2003) To je vlastně jedna z nejdůležitějších vlastností krajinné genetiky.

2.4. Metodologie Krajinné genetiky

Krajinná genetika využívá metodologické postupy z obou mateřských oborů, krajinné ekologie i populační genetiky. Dále také přebírá některé techniky z prostorové statistiky. Základní jednotkou studie jsou jedinci, jejichž geografická lokace je známá, popřípadě se dá použitím alelických frekvencí pracovat i s populacemi. Po získání vzorků jsou použity statistické metody korelující jejich genetická data s geografickými prvky oblasti.

Pokud jsou jedinci soustředěni do relativně ucelených celků, je možné použít assignment test (Paetkau, D, 1995), který označí jedince jako nedávného migranta dvou populací. Metoda potřebuje frekvenci alel v populacích a vědět populaci, ze které byli jedinci získáni. (Stephanie Manel, Gaggiotti, & Waples, 2005; Holderegger & Di Giulio, 2010)

Práce krajinné genetiky má několik specifických kroků, které se samozřejmě liší v určitých detailech podle ekologie zkoumaného organismu a to hlavně v testech používaných pro zjištění velikosti oblasti populace, získávání genetických dat a rozdílného hodnocení propustnosti krajiny.

2.4.1 Genetická část

Obecně jedním z prvních důležitých bodů práce v krajinné genetice je získání genetických dat, které spolehlivě označí jedince vně populace. To jsou právě metody přebrané z populační genetiky, jako je využití genetických markerů, částí mitochondriální DNA, mRNA a dalších široce využívaných genetických prostředků ke zjištění příbuznosti mezi jedinci, a jestli platí pro zkoumanou populaci jedno z obecných prostorových rozložení, například Matapopulace (Populace stejného druhu, oddělené prostorově, ale spojené migranty), izolace podle vzdálenosti (genetická rozdílnost z důvodu veliké vzdálenosti mezi populacemi), cline (gradient morphologické či fyziologické změny skupiny podél určitých linií, či ekotonů.) a další.

2.4.2 Korelace genetických modelů s krajinnými vlastnostmi

Hlavním metodickým krokem v krajinné genetice je porovnání genetických dat s geografickými. Je velice důležité hodnotit krajinu podle předem vybraných parametrů. Například nejčastějším hodnocením je možnost využití části krajiny pro spojení populací. Ve chvíli, kdy nejen přemýšlíme o typech habitatů, ale také o jejich možné změně v čase. Přinese přísnější hodnocení krajiny samozřejmě přesnější výsledky (Gustafson 1998; Li and Wu 2004; McGarigal 2002).

To platí nejen pro typy bariér, ale i pro jiné habitaty, které mohou pro určité organismy být prostupné jen z části. Tedy pokrytí daných oblastí, jejich nadmořská výška, historie habitatu, velikost habitatu a vzdálenost od okrajů, teplotní rozdíly mezi jednotlivými habitaty a podobně. (Marrotte, Gonzalez, and Millien 2014)

2.4.2.1 Mantel test a partial Mantel test

Jedná se o jednoduchý statistický test porovnávající dvě matice stejné hodnoty, který v roce 1967 odhalil Nathan Mantel. Partial Mantel test dokáže porovnat tři a více hodnot. (Mantel 1967)

Genetická data a data krajinné ekologie jsou porovnány partial Mantel testem, který zvýrazní krajinné prvky, které vysvětlují genetické vzdálenosti daných populací. Předpokládá se, že vzdálenost genetická je přímo úměrná se vzdáleností geografickou. Tato metoda byla napadena jako neadekvátní, kvůli neidentifikovatelnosti chyby prvního typu (Raufaste and

Rousset 2001). To však bylo vyřešeno. (Castellano and Balletto 2002)

Je však stále doporučeno využít více rozdílných statistických metod k přesnějšímu výsledku. (Balkenhol, Waits, and Dezzani 2009)

2.4.2.2 CCA a GLS a FRAGSTAT

Canonical correspondence analysis (CCA) se používá ke zjištění vztahu mezi krajinnými prvky a genetickou diverzitou, což Mantel test nedokáže. Může tedy testovat, které prvky genetickou diverzitu nejvíce ovlivňují. (Angers et al. 1999)

Genetic landscape shape (GLS) (Ilustrace 1.) je interpolačně založená geografická metoda používaná ke generování tří rozměrné genetické „krajiny“ pomocí *Alleles in space* programu (AIS) (MILLER 2005). Tato analýza přináší vizuální perspektivu prostorového genetického rozmístění skrz krajinu. Jedná se o grafické znázornění, ve kterém graf tvoří 3D model připomínající krajinu, jejíž vrcholy zvýrazňují vyšší genetickou vzdálenost a údolí naopak nižší. (x- a y- osy reprezentují zeměpisnou šířku a délku, kde z- osa reprezentuje genetické vzdálenosti.)

FRAGSTAT (v2) (McGarigal 2002) je obsáhlý počítačový program právě používaný k analýze prostorových vzorců pro kategorické mapy.

3. Geoinformatika

3.2. Paradigma Geoinformatiky

Geoinformatika je rozsáhlý obor, který využívá a vytváří infromatické metody k řešení problémů v oborech jakým je geografie, biogeografie a kartografie. Získává data o prostorových informacích, jejich rozmístění, velikost, kvalitu, klasifikaci, ale také jejich uchování, propojení a pohyb. Tento typ práce má uplatnění v širokém spektru oborů i mimo přírodní vědy, jakým je například plánování infrastruktury, programy pro navigační systémy, plánování transportu zboží nebo například modelování síly hlasitosti silnice na okolí.(Pamanikabud and Tansatcha 2009)

Důležitou součástí Geoinformatiky jsou geoinfromativní systémy, které právě pracují se získanými geografickými daty a analyzují je. Vybrané programy budou popsány v této práci.

3.1. Historie Geoinformatiky

Historie tohoto oboru zasahuje hlouběji do minulosti, nežli krajinná genetika. Důvodem je hlavně, že mezi Geoinformatické práce patří i relativně jednoduché prostorové analýzy, nevyžadující obsáhlé datové soubory a výkonné počítače. Mezi takové práce patří i jedna z prvních epidemiologických prací Charlese Picqueta 1832, který vytvořil mapu označující koncentrační místa úmrtí způsobených cholerou v Paříži.

Ve dvacátém století se obor více rozvinul, díky možnosti prokládat společně mapy a vytvářet více vrstvá díla, upřesňující dané práce a dovolující snadné porovnání map.

První Geoinformativní program (GIS) (Tomilnson 1962) byl vytvořen v Kanadě pod názvem CGIS a mapoval informace o vegetaci, klimatu, divoké zvěři a půdě k hodnocení kvality venkovské Kanady. Tento typ systému využívá určité metody, které budou popsány v této práci.

3.1.1. Open Geospatial Consortium

Open Geospatial Consortium (OGC) je dobrovolná organizace spojených skupin uživatelů používající GIS programy, určující standarty právě v distribuci, využití, vývoji, sdílení dat a metod. GeoTools (Coyne and Henson 1995) je program schopný uskutečnit tato nová specifika, která OGC vytvoří, obsahuje totiž specifické prostorové, časové a atributové filtry pro OGC potřeby. Má také rozhraní pro prostorové a datové soubory, dokáže pracovat jak s rastrovými tak s vektorovými obrazy.

GeoServer (Giannecchini and Aime 2013) poskytuje snazší přístup k uživatelským datům, možností sdílet, zpracovat a editovat geografická prostorová data. Nyní dokáže spojit nové informace i pro virtuální glóbusy, například Google Earth, NASA World Wind či internetové mapy.

3.3. Mapy a statistická data

Důvodem vytvoření prvního Geoinformativního systému bylo využití schopností počítačů k uskladnění, třídění a porovnání statistických a geografických dat.

Obecně mapy určují rozmístění konkrétních míst oddělené hranicemi. Většinou mají rozdílná

měřítka, avšak mají přiřazené geografické nebo arbitrární souřadnice na okrajích. Dříve byly samozřejmě zobrazeny na papíru, tudíž zde byla šance na určité nepřesnosti, které většinou byly opraveny při transformaci dat do počítačů. (Tomlinson 1962)

Statistická data se dají vložit do stejného systému jako geografické mapy s tím, že jsou u nich dané okrajové geografické souřadnice, či jiné označení, kterým by bylo možné zařadit tyto dva sety dat dohromady. (Tomlinson 1962)

3.3.1. První korelace map a statistiky

Jednoznačně první úkonem je statistické posouzení všech dat v jakékoliv dané oblasti či měřítku. Tímto by se daly určit procentuální hodnoty jednotlivých faktorů nebo měřených aspektů. Tato data by se dále mohla porovnat za použití poměru všech daných faktorů a jejich vhodností, k určení celkové vhodnosti dané oblasti. Poměr jednotlivých oblastí by poté mohl snadno určit vhodnost celkové studované plochy. Tímto jednoduchým postupem by se mohli porovnávat i oblasti s velkými rozměry. (Tomlinson 1962)

Dalším možným úkonem je ohraničení oblastí s určitými vlastnostmi, které jsou ve studovaném vzorku dostupné. Tento postup by mohl také ukázat, pokud to daná vlastnost dovoluje, oblasti splňující potřebnou charakteristiku jen částečně. To samé platí, pokud bychom hledali více vlastností na jednou, určité oblasti by pak sdělili, jaké vlastnosti jim chybí. (Tomlinson 1962)

3.3.2. Tvorba map

Účelem MapGuide Open Source (Argus Technologies, 1995), Mapnik (Artem Pavlenko, 2005), MapServer (Stephen Lime, 1994) je tvorba internetových map a geografických prostorových aplikací a jejich možné sdílení. Využívají také standarty vydané od OGC.

FalconView (Georgia Tech Research Institute, 1994) je také program pracující s mapami, jedná se však hlavně o mapy satelitních snímků, letecké mapy a výškové mapy. Tento program je hlavně určen pro vojenské/letecké účely.

3.4. Statistické metody ke zjištění prostorových modelů

Po zjištění genetické příbuznosti mezi jedinci a jejich prostorové rozložení, se použijí metody ke tvorbě grafických obrazů znázorňující celkovou populaci, její hranice, hustotu a další

vlastnosti. Ty samy o sobě už dokáží určit některé evoluční, genetické či ekologické fenomény, nýbrž v krajinné genetice se zde nekončí a jedná se o důležitý krok ke končenému srovnání s geografickým pozadím.

3.4.1. Bayesian clustering assignment

Jak už jméno napovídá, jedná se o metodu, která vychází z assignment testu. Bayesian clustering testy (Wilson and Rannala 2003) dokáží identifikovat populace jen s minimálním předpokladem o pozici jejich hranic. Nejprve jsou jedinci přiděleni do náhodně se množících skupin, což minimalizuje Hardy–Weinberg (HW) a gametic disequilibrium (GD) a vede ke tvorbě subpopulací. Podle této metody je možno zjistit nejpravděpodobnější populaci, do které patří jakýkoliv jedinec ze vzorkované oblasti.

Tato metoda je však omezená na sexuálně se rozmnožují organismy a GD může být způsobena i dalšími procesy, jakými jsou například *inbreeding*, *bottleneck efekt*, malá velikost populace apod.

3.4.2. Monmonier a Wombling metody

Cíl Monmonier algoritmu (BARBUJANI 2000; Monmonier 1973) je zvýraznit genetická data na geografické mapě a identifikovat hranice. Jedinci jsou lokalizováni na mapě podle jejich relativních geografických pozic. Pomocí Delaunay triangulace (Delaunay 1934) jsou všechny blízké pozice spojeny a vytvoří se propojená síť všech jedinců. Spočítají se genetické vzdálenosti mezi sousedními jedinci a jsou přiděleny ke každému spojení. *Monmonier's maximum – difference* algoritmus je poté použit na určení hranic. Spojení s přidělenou největší genetickou vzdáleností je vybráno a slouží jako začátek rostoucí hranice kolmo na jeho okraj. Okraj přímo přilehlý k rostoucí hranici s největší genetickou vzdáleností je vybrán k zvětšení hranice. Tyto dva kroky jsou opakovány, dokud se nepotkají dvě hranice nebo okraj zkoumané oblasti. (Ilustrace 2.)

Womble approach lokalizuje hranice podle povrchu frekvence alel. Podle nich se spočítají gradienty pro každou alelu a tyto gradienty jsou poté zprůměrovány pro všechny alely a vytvoří nový pokryv, který identifikuje hranice. (BARBUJANI and SOKAL 1989).

Systematická funkce, která vytvoří danou mřížku, potřebuje čtyři základní parametry. Prvním

je rozlišení daného povrchu, druhým je uživatelem definovaná šířka použitých přímků, což je typicky medián disperze druhu (pokud je znám). Tyto dva parametry vytvoří Systematickou funkci pro každý pixel. Třetím parametrem je percentil pro Systematickou funkci (p), který vytvoří body na místech, kde jsou možné hranice a to podle toho, jestli systematická funkce je větší než daný percentil. Posledním parametrem je *significance level* a pro každý bod na mřížce je testováno, jestli sleduje *binomial distribution* $[B(n,p)]$, kde n je počet všech testovaných alel. Podle toho lze zjistit hranice, které jsou důležité podle velikosti *significance level*. (Ilustrace 3.)

3.4.3 Vybrané GIS programy

Geoinformativních programů je několik druhů, ať už jsou zdarma nebo placené, napsané v Java či Python jazyce. Programy pracující jen s mapami, či programy používající je některé z konkrétních metod zmíněných v této práci; v neposlední řadě také větší programy schopné většího množství úkonů, jak s rastrovými tak vektorovými daty.

PostGis (Refractions Research, 2001) přidává nové funkce k PostgreSQL objekt-relace databázi (hybridní databáze založená jak na objektech, což jsou v tomto případě určité kombinace funkcí, proměnných a datových struktur, tak podporuje rozšiřování modelu uživatelskými metodami.) (PostgreSQL Global Development Group, 1996)

Tento program obsahuje možnosti tvorby bodů, polygonů, linií a další geometrických typů. Lze s ním tvořit prostorové předpovědi, interakce mezi geometrickými útvary a prostorové úkony pro zjištění oblasti, perimetru, vzdálenosti a délky. Podporuje i rastrová data a dokáže zjistit vlastnosti oblastí. Například rozdíl, symetrické rozdíly, spojení a překážky (buffers).

GRASS GIS (GRASS Development Team, 1984) je program, který dokáže spravovat a zobrazit mnoho druhů dat, jak data rastrová, tak i data vektorových sítí. Tvořit prostorové modely, graficky znázornit modely a zpracovat obrazy. Má mnoho možností transformace dat, vektorové na rastrové a podobně.

Integrované jsou i analýzy vztahu mezi body: Delaunay triangulace (Delaunay 1934), topografická analýza, Thiessenovy polygony (Voronoi, 1908). Dále také Cost-path analýza a Slope-aspect analýza.

Samotný program má ještě širší spektrum aplikací a také možnost spojení s R statistickým programem.

QGIS Program (QGIS Development Team, 2002) má integrované vlastnosti GRASS GIS a více. Vytváří několika vrstvé mapy jak rastrové, tak vektorové. Dokáže pracovat s mnoha uživatelskými pluginy a knihovnamy.

4. Konektivita

Důležitou funkcí GIS programů v Krajině genetice, ale i v ochraně životního prostředí, je zjištění propojení jednotlivých populací, nalezení koridorů migrací, vyznačení bariér a určení méně průchozích oblastí. Konektivita populací je důležitá k přesnějšimu modelu dané krajiny a ochrana nejdůležitějších spojení dostávají poté přednost při určování chráněných úseků.

4.1. Izolace vzdáleností

Izolace vzdáleností (WRIGHT 1943) je jeden z nejjednodušších modelů k ustanovení důvodů genetických rozdílů, vypočítá genetickou distribuci v dané oblasti za pomoci F-statistického vzorečku:

$$F_{ST} = \text{Var}(q_{ST}) / q_T(1 - q_T)$$

(Rozdíl v distribuci (Var), frekvence alel vně populace (q_T), frekvence alel v subpopulaci (q_{ST}). (F_{ST}) lokální genetická rozdílnost.)

Modely izolace vzdáleností předpokládají homogenitu, což většina reálných populací nemá a ignorují efekty hranic oblastí. Pokud se míra migrací a hustota populací liší skrz studovaný prostor, mohou tyto modely trpět nepřesností. (Slatkin 1985) (Ilustrace 5., 6., 7.)

4.2. Least-Cost path

Přesnější metoda *Least-cost path* dokáže, určením úrovně propustnosti krajiny, použít algoritmy, které vypočítají spojení mezi dvěma oblastmi (populacemi) a najdou cestu nejmenších ztrát, nebo lépe řečeno cestu pro daný organismus nejvýhodnější. (Adriaensen et al. 2003; Singleton and Gaines 2002)

Tyto koridory samozřejmě nejsou nejrychlejším spojením mezi dvěma body, nemusí být ani reálné, i když se předpokládá, že z veliké části jsou. Jedná se prostě o matematicky vypočítané cesty, podle námi nastavených parametrů. K tomu je zapotřebí vědět jak moc je

daný organismus ovlivněn určitými vlastnostmi a podle toho tyto parametry nastavit. Například ježci (Driezen et al. 2007) nebo větší masožraví savci (Singleton and Gaines 2002) mají jiné hodnocení pro odlišné části krajiny.

Tento postup nahrazuje základní Euclideanovu vzdálenost i v modelech izolace vzdáleností. (Ilustrace 5., 6., 7.)

4.3. Odpor krajiny

Právě relativně jednoduchý postup zmíněný v kapitole 3.3.1 se dá aplikovat v krajinné ekologii na hypotézy *Landscape resistance* (Krajinná odolnost/Odpor krajiny). (McRae 2006)

Obecně je krajina heterogenní, složená z více menších oblastí s odlišnými vlastnostmi, mezi nimiž je i úroveň vhodnosti/propustnosti pro různé organismy. Tyto oblasti jsou více méně propojeny určitými koridory, které jsou nejvýhodnější pro cestování mezi oblastmi a odděleny bariérami, které naopak zabraňují průchodu mezi oblastmi jimi obklopenými. Zajisté pro každý organismus jsou tyto údaje odlišné a právě to se za použití korelace statistických a geografických map dá určit.

Samotná propustnost krajiny závisí na velkém množství faktorů, mezi nimi je například sklon stoupání, druh vegetace, půdy, dostupnost vody, vzdálenost od civilizace a další více či méně důležité vlastnosti oblasti. (Cushman et al. 2013) (Ilustrace 4.)

4.4. Isolation by resistance – Circuit Theory

Least-cost path modely nedokáží určit podrobnou síť koridorů a hledají jen ty nejvýhodnější, což právě metoda „izolace odporem“ dokáže.

Model, který upřesňuje míru heterogenity v krajině tím, že využívá pozitivní korelaci mezi genetickou rozdílností a síly odporu vzdáleností, tedy podobností mezi elektrickým obvodem a sítí koridorů spojující populace. Síla odporu vzdáleností je vypočítána pomocí vztahu efektivního odporu v elektrických sítích a pravděpodobnosti náhodných cest (*Random walk times*) (Doyle and Snell 2006).

Dva paralelně spojené rezistory mají menší efektivní odpor nežli jeden, podobně bude mít menší odpor širší vodivý materiál než úzký, obě tyto vlastnosti sdílí genetický tok v krajině. (H. MCRAE et al. 2008; McRae and Beier 2007; Urban and Keitt 2001) (Ilustrace 5., 6., 7.)

4.5 Programy zaměřující se na konektivitu

Jak už bylo řečeno, konektivita populací je velice důležitým tématem jak v biologii, tak v OŽP, proto bylo vyvinuto několik programů pracujících konkrétně s tímto problémem.

4.5.1 Connectivity analysis toolkit (CAT)

Program CAT (2010), který se soustředí na modelování konektivity mezi jednotlivými populacemi za pomoci „Centrality“ v analýze síti. Tato metoda ohodnocuje cesty mezi všemi možnými párovými kombinacemi všech bodů a určí tak nakolik jaký bod ovlivňuje genetický tok. Tímto postupem vzniká gradient postupné kvality habitatů. (Bodin and Ernesto 2008)

4.5.2 Circuitscape project

Také se jedná o konkrétně zaměřený program, který se zabývá tvorbou cest mezi jednotlivými body za pomoci teorie obvodu (*Circuit theory*) (H. MCRAE et al. 2008). Je potřeba mít nejen genetická data, ale také ohodnocená území, známou heterogenitu a vlastně vše, co z těchto dat lze získat krom přesně známé konektivity.

Circuitscape projekt (Brad McRae, Viral Shah, Tanmay Mohapatra, 2008) dokáže přečíst dva typy dat. Síť spojených uzlů rezistory nebo rastrovanou mapou, kde mají jednotlivé rastry přidanou hodnotu odporu. Program také dovoluje určit cíle a zdroje genetického/elektrického toku.

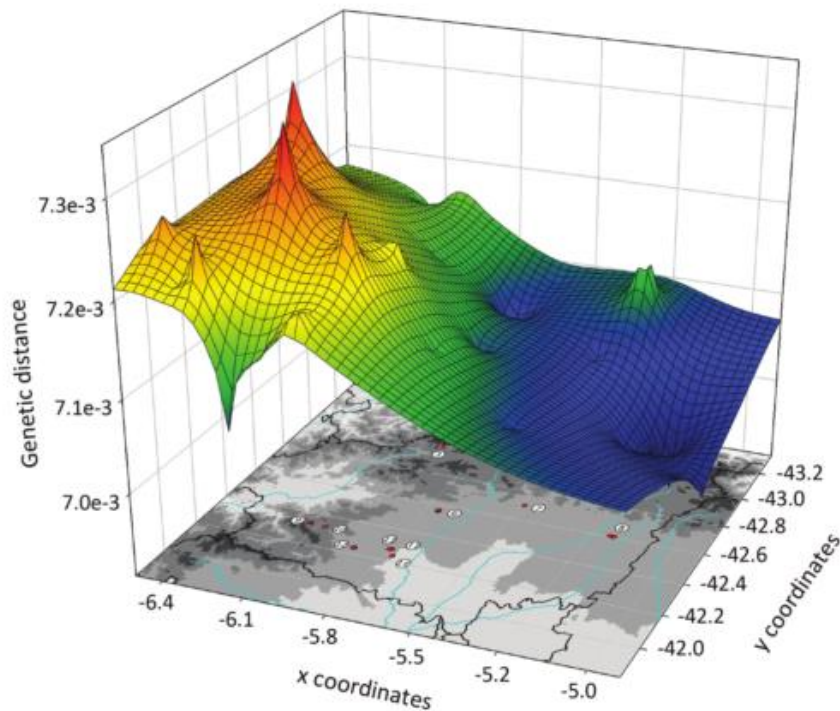
5. Závěr

Konektivita mezi populacemi se ukázala jako jeden z nejdůležitějších směrů vývoje geoinformativních metod v Krajinné genetice, ale i obecně v OŽP a Biologii, proto jsem jí v práci věnoval celý úsek, který popisoval její vývoj. Důvodem je čím dál vyšší potřeba zjištění efektivního modelu k tvorbě Chráněných krajinných oblastí a zkoumání genetického driftu, speciace a evoluce obecně. Zjištění tohoto propojení ukazuje jak moc „malé“ zasažení do habitatu postavením cesty, ničí přirozené propojení a tím ubližuje populacím více, nežli hypotetická větší stavba, která tuto cestu neblokuje.

Dále jsem zmínil některé metody ke zjištění velikosti populace (Womble method, Monmonier) a odkazoval se nejen na metodicky založené články, ale i články využívající dané metody.

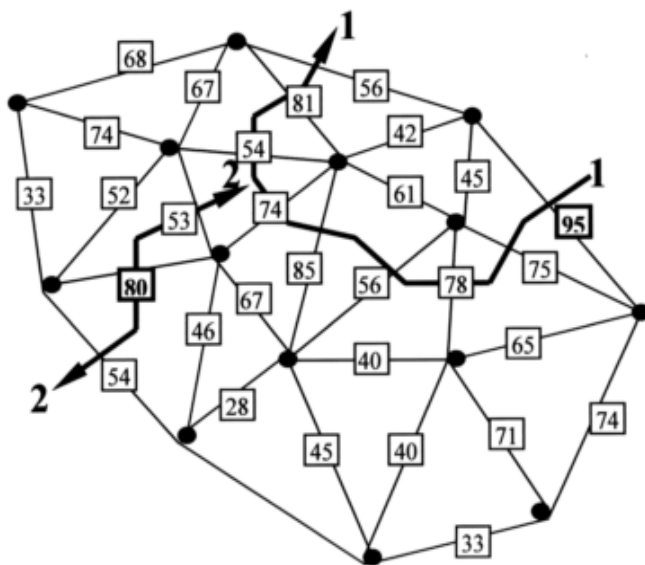
Programy, které jsem zde popisoval, nejsou jediné, ale jedná se o reprezentativní výběr, jehož seznam bude v oddílu Reference a to i s odkazy na oficiální webové stránky. Ilustrace jsou převzaty z daných zdrojů s tím, že jejich popis je volný překlad z originálu, ke snazšímu přístupu.

6. Ilustrace



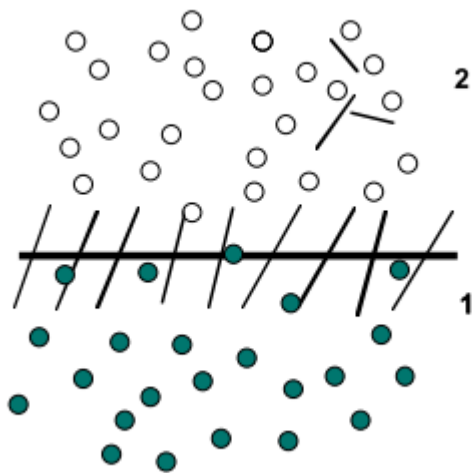
Ilustrace 1: Příklad Genetické krajiny

GLS interpolace založena na 50x50 síti a distance weighting value (vážená hodnota vzdálenosti) (a) 0.2. Výšky grafického povrchu odpovídají genetickým vzdálenostem. Ilustrace převzata z (Alda et al. 2013).



Ilustrace 2: Příklad kalkulace bariery za použití Monmonier's algoritmu.

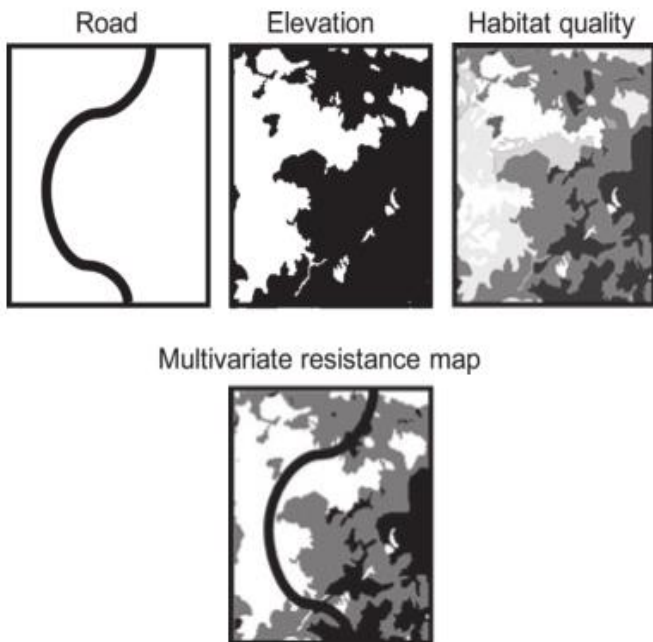
Jakmile je triangulace mezi populacemi (plné kruhy) vytvořena (pevné linky), jsou okraje spojeny s párovým vzdálenostním měřením, podle zvoleného typu zjištění vzdáleností (genetické, morfologické, apod.) Nejvyšší naměřená vzdálenost (95 na ilustraci) je spojena s triangulací a vzata jako startovní okraj první počítané bariery. Bariera je vždy rozšířena skrz okraj s vypočítanou nejvyšší vzdáleností, 75 namísto 45, 78 namísto 65, 56 namísto 40 atd. Postup se opakuje, dokud nově se tvořící hranice dosáhne hranici triangulace, nebo se uzavře sama na sebe a vytvoří tak kruh kolem populace. Pro více bariery, které jsou tvořeny jedna po druhé v hierarchickém pořadí podle uživatelského nastavení, proces končí ve chvíli, kde je dosažena předem vytvořená bariera (bariera 2 na ilustraci). Startovní okraj může být, buď na kraji triangulace, nebo vevnitř (bariera 2). V prvním případě se rozšíření koná jen jedním směrem; v druhém se rozšiřuje více směry, jak znázorňují šipky. Ilustrace převzata z (Manni, Guerard, and Heyer 2004)



TRENDS in Ecology & Evolution

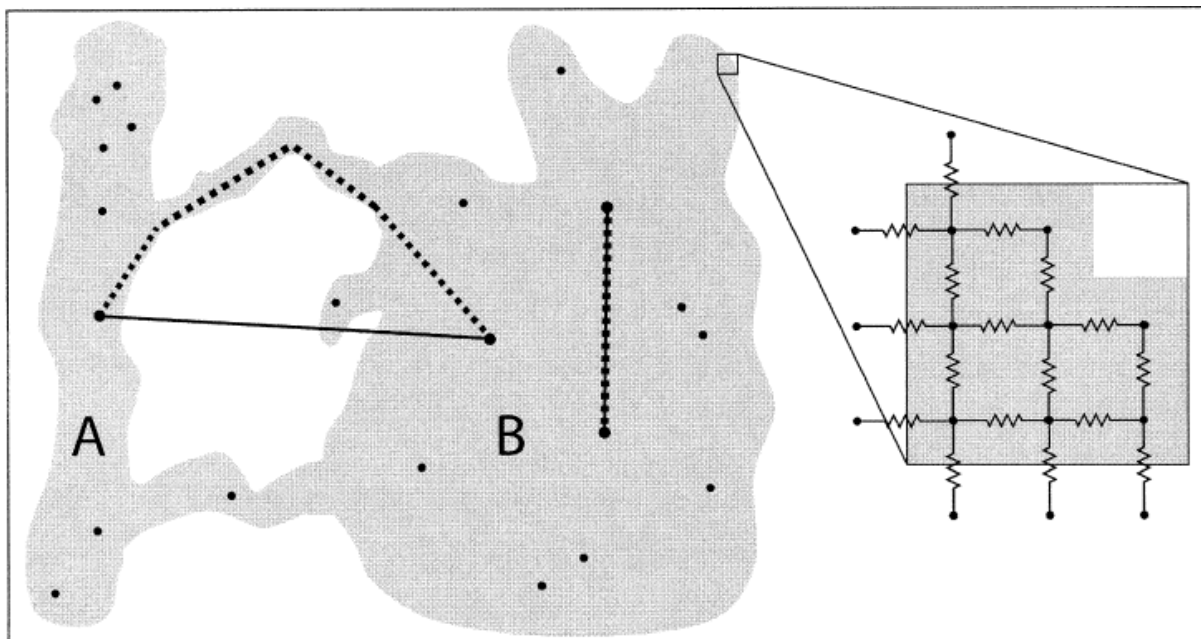
Ilustrace 3: Příklad hypotetického použití Womble approach.

Data (Bílé a tmavé kruhy) se skládají z alelických frekvencí (například na jednom lokusu). Jsou vypočítány v rozdílných lokalitách (nejméně 20 jedinců pro každou lokalitu). Alelické frekvence byly změněny interpolací (není ukázána) a na interpolovaný povrch byl poté použit Womble approach. Částečný derivát alelických frekvencí je vypočítán (na každý bod v mřížce) a rozsah výsledného sklonu je úměrný k délce úseček na ilustraci. Ukázány jsou jen rozsahy o významnosti 5 %. Směr sklonu je ukázán směrem úseček. Číslo jedna ukazuje úsečky, které by mohly být spojeny genetickou nesouvislostí mezi zelenými a býlími lokalitami (veliká úsečka), protože jejich směr se nemění o $>30^\circ$. Číslo 3 odpovídá šumu na pozadí. Ilustrace převzata z (Stéphanie Manel et al. 2003)



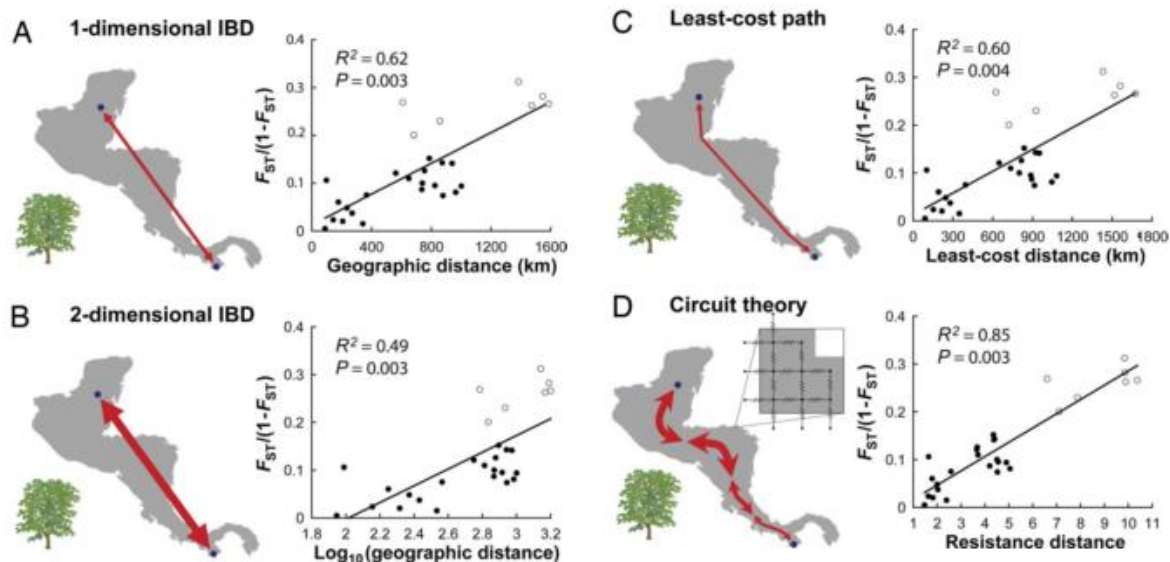
Ilustrace 4: Příklad hodnocení propustnosti krajiny.

Souhrnná mapa odporu s hodnotami u různých vlastností krajiny. Světlejší barvy mají menší hodnotu odporu (tj. jednodušší pohyb mezi obsazenými oblastmi) a tmavší barvy mají vyšší hodnotu odporu. Ilustrace převzata z (SPEAR et al. 2010)



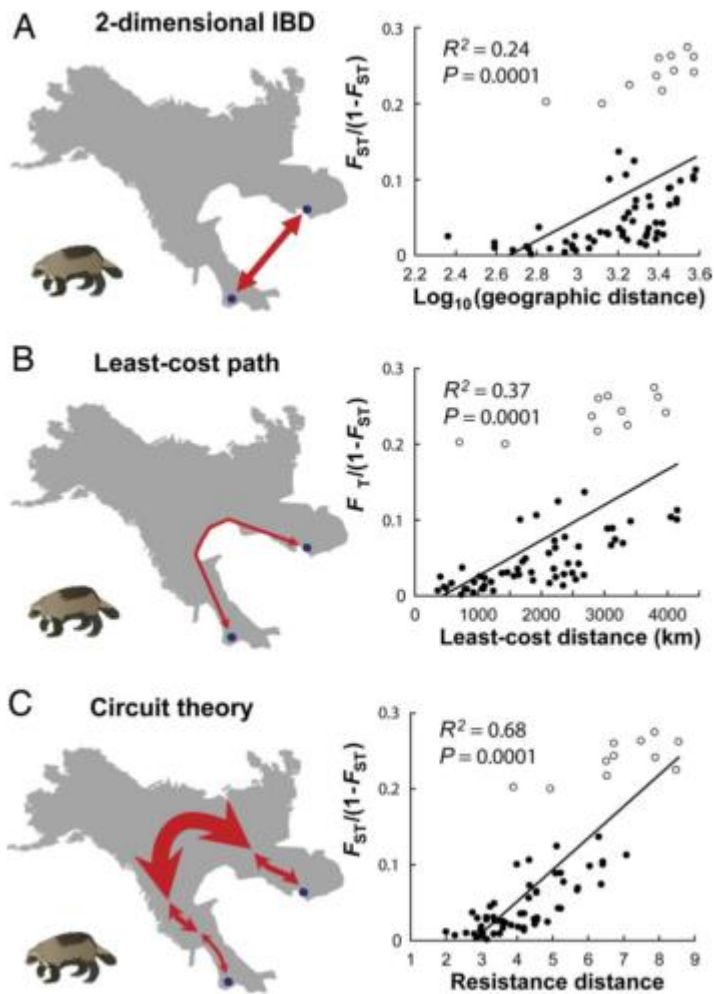
Ilustrace 5: Porovnání LCP, IBD a Circuit theory.

Oblast nebo mapa habitatu pro hypotetický druh s vhodným habitatem ukázaný šedivě. Předpokládá, že druh je nepřetržitě distribuován skrz habitat a má limitovanou schopnost disperze. Body indikují lokace 21 vzorků jednotlivců nebo lokální populace. Dva běžné vzdálenosti modely mezi páry vzorků jsou ukázány. Euclideanova vzdálenost (pevná linie), a vzdálenosti založené na ceně z *least cost path* (prerušovaná linie). Detail ukazující habitat reprezentovaný jako síť uzlů spojených se sousedními rezistory. Diagonální spojení nebo spojení mezi nesousedními uzly mohou být tak zapojené. Podle odporu vypočítaná vzdálenost s použitím této sítě, by obsáhla všechny možné cesty spojující páry vzorků. Ilustrace převzata z (McRae 2006)



Ilustrace 6: Porovnání metod u populace mahagonu (*Swietenia macrophylla*)

Circuit theory překonává standardní modely genetického odlišení mezi populacemi mahagonu. Mapy regionu ilustrují, jak párové izolace jsou měřeny u konkrétních modelů mezi dvěma příklady populací. (Nuevo Becal a Tonosi), scatterplotové grafy ukazují výkony modelů pro všechny páry populací. Modely srovnávané jsou jedno-dimensionální IBD (A), které předpokládají, že habitaty jsou poskládány v lineární řadě; dvoudimensionální IBD (B), které předpokládají, že genetické odlišení, se liší ve vzdálenosti, měřenu podél jedné optimální cesty; IBR (D), které předpokládá vyšší genetický tok a méně genetické odlišnosti s větším počtem cest a širším habitatovým spojení mezi populacemi. (D) Habitat modelovány jako vodivý povrch. Prázdné kruhy indikují porovnání obsahující Tonosi; plné kruhy indikují porovnání mezi zbylými sedmi populacemi. Lineární regresní přímky obsahující všechny populace. Ilustrace převzata z (McRae and Beier 2007)



Ilustrace 7: Porovnání metod u populace rosomáka. (*Gulo gulo*)

Circuit theory překonává standartní modely genetické odlišnosti mezi populacemi rosomáka. Mapy regionu ilustrují, jak párové izolace jsou měřeny u konkurenčních modelů mezi dvěma příklady populací rosomáka (Idaho a Manitoba). Modely porovnány jsou dvoudimenzionální IBD (A), LCP (B) a IBR (C). Prázdné kruhy indikují párové porovnání včetně Idaho. Lineární regresní přímky obsahují všechny populace. Ilustrace převzata z (McRae and Beier 2007)

Reference

- Adriaensen, F et al. 2003. "The Application of 'Least-Cost' Modelling as a Functional Landscape Model." *Landscape and Urban Planning* 64: 233–47.
- Alda, Fernando, et al 2012. "Local genetic structure on breeding grounds of a long-distance migrant passerine: the bluethroat (*Luscinia svecica*) in Spain." *Journal of Heredity* 103: 707–11.
- Angers, Benard, Pierre Magnan, Michel Plante, and Louis Bernatchez. 1999. "Canonical Correspondence Analysis for Estimating Spatial and Environmental Effects on Microsatellite Gene Diversity in Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*)." *Molecular Ecology* 8: 1043–53.
- Balkenhol, Niko, Lisette P. Waits, and Raymond J. Dezzani. 2009. "Statistical Approaches in Landscape Genetics: An Evaluation of Methods for Linking Landscape and Genetic Data." *Ecography* 32(5): 818–30.
- Barbujani, Guido. "Geographic patterns: How to identify them and why." *Human Biology* 72, 1; 133-153
- Barbujani, G. and Sokal, R. (1989) Zones of sharp genetic change in Europe are also linguistic boundaries. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 87, 1816–1819
- Bodin, Örjan, and Estrada Ernesto. 2008. "Using Network Centrality Measures to Manage Landscape Connectivity." *Ecological Applications* 18(7).
- Castellano, Sergio, and Emilio Balletto. 2002. "IS THE PARTIAL MANTEL TEST INADEQUATE?" *Evolution* 56(9): 1871–73.
- Charles Picquet v práci: Rapport sur la marche et les effets du choléra-morbus dans Paris et les communes rurales du département de la Seine / par la commission nommée, avec l'approbation de M. le ministre du commerce et des travaux publics, par MM. les préfets de la Seine et de police; année 1832
- Coyne, John, and Ivan Henson. 1995. "Geotool Sourcebook: User's Manual."
- Cushman, Samuel A et al. 2013. "Biological Corridors and Connectivity." *Key Topics in Conservation Biology 2 First Edition.* 385-404.
- Delaunay, Boris. 1934. "Sur La Sphere Vide." *Otdelenie Matematicheskikh i Estestvennykh Nauk*, 7, pp. 793–800
- Doyle, Peter G, and J Laurie Snell. 2006. "Random Walks and Electric Networks." GNU FDL.
- Driezen, Cassandra et al. 2007. "Evaluating Least-Cost Model Predictions with Empirical Dispersal Data: A Case-Study Using Radiotracking Data of Hedgehogs (*Erinaceus europaeus*)." *Ecological Modelling* 209(2-4): 314–22.
- Friedline, Christopher J et al. 2015. "The Genetic Architecture of Local Adaptation I: The Genomic Landscape of Foxtail Pine (*Pinus balfouriana* Grev. & Balf.) as Revealed from a High-Density Linkage Map." *Tree Genetics & Genomes* 11, 1–15.
- Giannecchini, Simone, and Andrea Aime. 2013. Conference paper.
- Gustafson, Eric J. 1998. "Quantifying Landscape Spatial Pattern: What Is the State of the

- Art.” *Ecosystems* 1(2): 143–56.
- H. MCRAE, BRAD, BRETT G. DICKSON, TIMOTHY H. KEITT, and B. SHAH VIRAL. 2008. “Using Circuit Theory to Model Connectivity in Ecology, Evolution and Conservation.” 89(10): *Ecology*, 2712–24.
- Holderegger, Rolf, and Manuela Di Giulio. 2010. “The Genetic Effects of Roads: A Review of Empirical Evidence.” *Basic and Applied Ecology* 11(6): 522–31.
- Joshi, Aditya et al. 2013. “Connectivity of Tiger (*Panthera Tigris*) Populations in the Human-Influenced Forest Mosaic of Central India.” *PLoS ONE* 8(11): e77980.
- Li, Harbin, and Jianguo Wu. 2004. “Use and Misuse of Landscape Indices.” *Landscape Ecology* 19, 389–99.
- Manel, Stephanie, Oscar E Gaggiotti, and Robin S Waples. 2005. “Assignment Methods : Matching Biological Questions with Appropriate Techniques.” *TRENDS in Ecology and Evolution* 20(3). 136-142
- Manel, Stéphanie, Michael K. Schwartz, Gordon Luikart, and Pierre Taberlet. 2003. “Landscape Genetics: Combining Landscape Ecology and Population Genetics.” *Trends in Ecology & Evolution* 18(4): 189–97.
- Manni, F, E Guerard, and E Heyer. 2004. “Geographic Patterns of (Genetic, Morphologic, Linguistic) Variation: How Barriers Can Be Detected by Using Monmonier’s Algorithm.” *Human Biology* 76(2): 173–90.
- Mantel, Nathan. 1967. “The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach.” *CANCER RESEARCH* 27(February): 209–20.
- Marrotte, R R, a Gonzalez, and V Millien. 2014. “Landscape Resistance and Habitat Combine to Provide an Optimal Model of Genetic Structure and Connectivity at the Range Margin of a Small Mammal.” *Molecular ecology* 23(16): 3983–98.
- McGarigal, Kevin. 2002. “Landscape Pattern Metrics.” *Encyclopedia of Environmetrics* 3.
- McRae, Brad H. 2006. “Isolation by Resistance.” *Evolution* 60(8): 1551–61.
- McRae, Brad H, and Paul Beier. 2007. “Circuit Theory Predicts Gene Flow in Plant and Animal Populations.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(50): 19885–90
- Monmonier, M. (1973) Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method. *Geog. Anal.* 3, 245–261
- PAETKAU, D., CALVERT, W., STIRLING, I. and STROBECK, C. (1995), Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology*, 4: 347–354.
- Pamanikabud, Pichai, and Marupong Tansatcha. 2009. “Geoinformatic Prediction of Motorway Noise on Buildings in 3D GIS.” *Elsevier* 14(5): 367–72.
- Raufaste, Nathalie, and François Rousset. 2001. “ARE PARTIAL MANTEL TESTS ADEQUATE ?” *Evolution* 55(8): 1703–5.
- Razgour, Orly et al. 2014. “Scale-Dependent Effects of Landscape Variables on Gene Flow and Population Structure in Bats.” *Diversity and Distributions* 20(10): 1173–85.
- Saha, Atal et al. 2015. “Seascape Genetics of Saithe (*Pollachius Virens*) across the North Atlantic Using Single Nucleotide Polymorphisms.” *ICES Journal of Marine Science*, 72:

275–83.

- Singleton, Peter H, and William L Gaines. 2002. “Landscape Permeability for Large Carnivores in Washington : A Geographic Information System Weighted-Distance and Least-Cost Corridor Assessment.” Research Paper PNW-RP-549
- Slatkin, Montgomery. 1985. “Gene Flow in Natural Populations :” *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 393–430.
- SPEAR, STEPHEN F. et al. 2010. “Use of Resistance Surfaces for Landscape Genetic Studies: Considerations for Parameterization and Analysis.” *Molecular Ecology* 19(17):
- Storfer, a et al. 2007. “Putting The ‘landscape’ in Landscape Genetics.” *Heredity* 98(3): 128–42.
- Tomlinson, R. F. 1962. “An Introduction to the Use of Electronic Computers In the Storage, Compilation and Assessment of Natural and Economic Data for the Evaluation of Marginal Lands.”
- Urban, D, and T H Keitt. 2001. “Landscape Connectivity: A Graph-Theoretic Perspective.” *Ecology* 82(5): 1205–18.
- Voronoi G. F. 1908 "Nouvelles applications des paramètres continus à la théorie de formes quadratiques". *Journal für die reine und angewandte Mathematik*. 134: 198–287.
- Wilson, Gregory A, and Bruce Rannala. 2003. “Bayesian Inference of Recent Migration Rates Using Multilocus Genotypes.” *Genetics* 163(3): 1177–91.
- WRIGHT, SEWALL. 1943. “Isolation by Distance*. *Genetics*. 28 (2) 114-138

GIS Programy

Geotools – www.geotools.org/
GRASSGIS – <https://grass.osgeo.org/>
QGIS – www.qgis.org
PostGis – postgis.net/
Circuitscape – www.circuitscape.org/
CAT – http://www.klamathconservation.org/science_blog/software/
Geoserver – geoserver.org/
MapGuide Open Source – <https://mapguide.osgeo.org>
Mapnik – mapnik.org/
MapServer – mapserver.org/
FalconView – <https://www.falconview.org/>