

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Mariana Sýkorová

Význam genetické diverzity rostlinných populací a faktory, které ji určují

Importance of genetic diversity of plant populations and its determinants

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha 2017

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 dne 14. 5. 2017

Podpis

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	4
Poděkování	5
1 Úvod	6
2 Genetická diverzita	8
2.1.1 Ukazatele genetické diverzity	8
2.1.2 Hardyho-Weinbergova rovnováha	9
3 Faktory určující genetickou diverzitu populací	11
3.1 Přímé faktory	11
3.2 Nepřímé faktory	13
3.2.1 Velikost populace	13
3.2.2 Fragmentace habitatu	14
3.2.3 Šíření semen	16
3.2.4 Opylování	17
3.2.5 Kompetice	18
3.2.6 Historie krajinného hospodaření a jeho změny	19
4 Vliv genetické diverzity na fitness populací	23
5 Genetická diverzita v půdních semenných bankách	25
6 Závěr	27
7 Seznam použité literatury	29

Abstrakt

Tato práce je rešerší vědeckých článků a odborné literatury zabývající se genetickou diverzitou. V dnešní době dochází k rozsáhlým ztrátám genetické rozmanitosti, které jsou způsobené antropogenními vlivy. Projevují se zejména ztrátou adaptability populací ke změnám vnějšího prostředí a tím i sníženou schopností populací přežít ve svých přirozených habitatech, což může vést k vymírání těchto populací a nakonec i k riziku extinkce celého druhu. Cílem této bakalářské práce je shrnutí poznatků o problematice populační genetické diverzity rostlinných druhů, v neposlední řadě také v souvislosti se změnami hospodaření v krajině. Jsou zde vysvětleny základní ukazatele, které určují genetickou diverzitu a současně představeny faktory, které mohou potenciálně ovlivňovat genetickou diverzitu, zahrnující také faktory ovlivňující genetickou diverzitu ve vztahu k historickému stavu krajiny.

Klíčová slova: Genetická diverzita, historie managementu krajiny, populace, fitness, fragmentace habitatu, genetický drift

Abstract

This thesis is mainly a review of scientific papers and professional literature dealing with genetic diversity. Nowadays, there is an extensive loss of genetic diversity that is caused by anthropogenic influences. The loss of genetic diversity is reflected in show a loss of adaptability of populations to changes in the environment, and hence the lower ability of populations to survive in their natural habitat, which can lead to the extinction of these populations and eventually to of extinction of the whole species. The aim of this bachelor thesis is to summarize the knowledge about the genetic diversity of plant species, most of them also in the context of changes in landscape management. I describe the basic indicators that determine the genetic diversity and, at the same time, factors that may affect genetic diversity, including factors influencing genetic diversity in relation to the historical state of the landscapes.

Key words: Genetic diversity, history of landscape management, population, fitness, habitat fragmentation, genetic drift

Poděkování

Ráda bych poděkovala především své školitelce doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D. za cenné rady, trpělivost a motivaci, které pomohly vytvořit tuto bakalářskou práci. Děkuji také své rodině a blízkým za podporu při tvorbě této práce.

1 Úvod

Genetická diverzita je chápána jako geneticky fixovaná rozmanitost mezi živými organismy či jako genová variabilita v rámci populace či druhu. Jde o jeden z nejdůležitějších faktorů pro zachování ekologické stability. S rostoucí genetickou diverzitou v populaci roste i její odolnost vůči změnám způsobených vnějšími činiteli, což pomáhá udržet populace adaptabilními. Snížení genetické diverzity nemusí být nápadné, může však být v budoucnu z hlediska zachování druhu klíčové. Vede totiž ke ztrátě schopnosti adaptivní odpovědi a to může často vést až k vymření druhu. Pokud v systému se sníženou genetickou diverzitou dojde ke krizi (nastanou nepříznivé podmínky), může zkolabovat celý. V různorodém systému projdou krizí pouze některé z jeho částí. Jako celek pak může zůstat funkční a vzpamatuje se. Populace s vyšší genetickou variabilitou proto lépe přežívají. Ztráta genetické diverzity se považuje v dnešní době za jeden z nejzávažnějších ekologických problémů. Proč? Genetická diverzita je nenahraditelná a její ztráta je nevratná. Genetická různorodost zaručuje evoluční potenciál, je nutnou podmínkou života.

Genetická rozmanitost je jednou ze základních složek biodiverzity v přírodě. Přežití druhů, se kterým je genetická diverzita v úzkém vztahu, je pro udržení celkové biodiverzity v krajině naprosto zásadní. Abychom zachovali biologickou diverzitu, je potřeba všimnout si všech jejích složek, to znamená studovat a efektivně chránit i diverzitu genetickou.

V dřívějších dobách, kdy spojení mezi přírodou a člověkem bylo daleko těsnější než dnes, bylo zemědělství a způsoby obhospodařování krajiny ohleduplné k přírodě. Lidé svým citlivým přístupem dokonce napomáhali ke zvyšování biodiverzity v krajině. Nemuseli tudíž řešit problémy, se kterými se potýkáme dnes, kdy druhové bohatství rychle klesá a stále více druhů se stává vzácných či ohrožených. Proč tyto problémy vznikly? S rostoucí lidskou populací se zvýšily i nároky na její obživu. Prioritou při hospodaření se stala produktivita a citlivý vztah lidí k přírodě se postupně vytrácel, až se kontakt v určité chvíli téměř přerušil. Na našem území byla tato situace umocněna i politickou situací, kdy asi kritickým obdobím bylo období kolektivizace a desítky let, které následovaly. V této době bylo mnoho bohatých přirozených stanovišť zničeno a přeměněno na zemědělské plochy, přičemž přínos těchto ploch byl vzhledem ke způsobené ekologické katastrofě minimální. Původní plochy byly také často roztrženy na menší fragmenty, které ztratily vzájemnou konektivitu, což způsobilo celkový úbytek biodiverzity. K tomu se přidávají další negativní vlivy, jako realizace

průmyslových projektů a znečištění ovzduší, vody i půdy, které způsobují trvalé škody na životním prostředí.

Tato práce by měla přispět zejména k pochopení významu genetické diverzity, jako jednoho z nejdůležitějších aspektů pro zachování druhů, a tím i celkové biodiverzity. Pomocí studia odborné vědecké literatury se pokusím shrnout a vysvětlit faktory, které genetickou diverzitu ovlivňují, ukázat jejich negativní důsledky a objasnit i možné příčiny těchto vlivů. Práce by také měla pomoci porozumět vztahu genetické diverzity a přežívání druhů v historickém kontextu krajiny.

2 Genetická diverzita

Každý druh je adaptován k určitým podmínkám prostředí, aby dokázal přežít v konkurenci s ostatními druhy (Chloupek, 2008). Diverzita mezi druhy ovšem není konečným stupněm rozmanitosti, který můžeme pozorovat, lze jít mnohem hlouběji. Každý druh se skládá z jedné nebo několika víceméně oddělených populací (tj. skupin jedinců vyskytujících se na jednom místě v určitém čase, kteří se mohou vzájemně křížit) (Primack et al., 2011). Tyto populace žijí na různých lokalitách, jež jsou součástí areálu rozšíření daného druhu. Každá populace se tak může vyskytovat na jiném stanovišti a být adaptována na své prostředí (Chloupek, 2008). Rozdíly mezi druhy, mezi populacemi, ale i uvnitř populací – to jsou úrovně, na kterých lze studovat genetickou diverzitu (Albrecht et al., 2005). Nízká genetická diverzita snižuje přežívání a fitness, neboť poskytuje jen omezené množství genetického materiálu k selekci, takže snižuje schopnost přizpůsobit se jakýmkoliv změnám. Při prudkých a silných změnách, může pak populace snáze vyhynout. Je jasné, že pokud nastane více takových událostí, stoupá pravděpodobnost extinkce druhu. Genetická diverzita je tedy nezbytná k adaptaci na změny vnějšího prostředí – odráží evoluční potenciál populací (Frankham et al., 2002) i celých druhů. Ilustrujícím příkladem je *Agrostis tenuis* s genetickou diverzitou týkající se tolerance k těžkým kovům. Tento druh byl schopen kolonizovat výsypky v dolech ve Velké Británii. Populace bez požadované genetické diverzity si však nedokázaly vytvořit rezistenci a selhaly (Bradshaw, 1991).

Z dlouhodobého hlediska (udržení evolučního potenciálu) i z hlediska krátkodobého (udržení reprodukční fitness) je genetická diverzita primárním tématem ochranné genetiky (Frankham et al., 2002).

2.1.1 Ukazatele genetické diverzity

Genetická diverzita představuje různorodost jedinců, populací či druhů ve všech genetických vlastnostech – odlišnost DNA, proteinů, ale i kvantitativních znaků. Odlišné sekvence nukleotidů v určitých segmentech (lokusech) na DNA molekule, znamenají vytvoření odlišných proteinů, které mají různou biochemickou nebo morfologickou funkci. Důsledkem toho je pak rozdílná reprodukční rychlost, přežívání a chování jedinců (Frankham et al., 2002).

Míra genetické diverzity je hodnocena nejčastěji pomocí těchto ukazatelů (Frankham et al., 2002):

(A) Procento polymorfních lokusů v populaci – *proportion of loci polymorphic (P)* – podíl počtu polymorfních lokusů (ty, které mají v populaci více než jednu alelu, tj. variantu genu) a celkového počtu lokusů

(B) Heterozygotnost – *Average heterozygosity (H)* – průměrná proporce heterozygotních jedinců (tj. mající dvě odlišné alely v lokusu) přes všechny lokusy; rozlišuje se:

- ***Observed heterozygosity (H_{obs})*** – „pozorovaná heterozygotnost“ – podíl počtu heterozygotů v určitém lokusu a celkového počtu jedinců. To znamená podíl jedinců, kteří jsou pro daný lokus heterozygotní.

- ***Expected heterozygosity (H_{exp})*** – „očekávaná heterozygotnost“

Pro jeden lokus se dvěma alelami s frekvencí p a q , je definován H_{exp} takto*:

$$H_{exp} = 2pq$$

Pokud obsahuje lokus více než dvě alely, je vzorec složitější*:

$$H_{exp} = 1 - \sum_{i=1}^{Počet\ alel} p_i^2, \text{ kde } p_i \text{ je frekvence } i\text{-té alely}$$

*podmínkou je Hardyho-Weinbergova rovnováha (viz kapitola 2.1.2)

(C) Alelická diverzita – *Allelic diversity (A)* – podíl celkového počtu alel ve všech lokusech a počtu lokusů, neboli průměrný počet alel na lokus.

2.1.2 Hardyho-Weinbergova rovnováha

Jde o zákon, pomocí něhož lze určit očekávané množství heterozygotů v populaci, neboli způsob rozložení alel v populaci mezi jednotlivými jedinci, na základě znalosti jejich frekvence (tj. poměrné zastoupení alel v populaci), pokud ovšem populace splňuje následující podmínky (Frankham et al., 2002):

- musí být dostatečně velká (nejlépe nekonečně velká)
- neprobíhají zde mutace, selekce, ani genový tok
- je panmiktická (zcela náhodné křížení mezi jedinci)
- probíhá zde Mendelovská segregace alel

- plodnost rodičovských genotypů je zde rovnoměrná, stejně jako plodnost gamet
- je zde rovnoměrné přežívání všech genotypů.

V takovém případě lze uplatnit Hardyho-Weinbergovu rovnováhu, která je popsána následovně (Allendorf et al., 2012):

- Mějme jeden lokus se dvěma různými alelami A_1 a A_2 vyskytujícími se v populaci s frekvencí p a q , pak:

$$p + q = 1$$

- Frekvence A_1A_1 homozygotů bude rovna p^2 : $p \times p = p^2$; frekvence A_2A_2 homozygotů bude rovna q^2 : $q \times q = q^2$; frekvence heterozygotů bude rovna $2pq$:

$$(p \times q) + (q \times p) = 2pq$$

- Platí, že součet všech homozygotů a heterozygotů je roven jedné:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Při splnění všech podmínek by se tedy relativní zastoupení alel v populaci mezi jednotlivými generacemi neměnilo (Briggs and Walters, 2001). Avšak těžko lze nalézt tak ideální populaci, která by splnila všechny výše zmíněné podmínky a nevychylovala se tak od zmíněné rovnováhy. Proč je tedy znalost této zákonitosti tak užitečná? S pomocí statistických metod lze totiž odhadnout vliv faktorů, které mohou způsobit odchylky populace od Hardyho-Weinbergovy rovnováhy. Těmito faktory jsou například mutační rychlost, vazba genů, výběrové párování, tok genů, vliv náhody a přirozený výběr (Briggs and Walters, 2001), což nepřímou vyplývá i z výše uvedených podmínek, které musí populace splňovat, aby se nevychýlila od Hardyho-Weinbergovy rovnováhy a nebyla tak ovlivněna žádnými faktory.

Dalším užitím Hardyho-Weinbergova zákona může být zjištění míry inbreedingu. Pokud populace ztrácí genetickou diverzitu (v důsledku genetického driftu), stává se současně inbrední. Tato ztráta heterozygotnosti může být popsána pomocí koeficientu inbreedingu F (Reed and Frankham, 2003).

Koeficient inbreedingu (F) je definován jako pravděpodobnost, s jakou jedinec zdědil obě alely téhož lokusu či genu od stejného předka (Falconer, 1960). Lze jej vypočítat pomocí očekávané heterozygotnosti H_{obs} a pozorované heterozygotnosti H_{exp} (která byla odvozena výše z Hardyho-Weinbergovy rovnováhy), podle vzorce:

$$F = (H_{exp} - H_{obs})/H_{exp}$$

3 Faktory určující genetickou diverzitu populací

Existují faktory, které genetickou diverzitu určují přímo a faktory, které ji ovlivňují nepřímo prostřednictvím přímých faktorů. V následujících kapitolách budou představeny tyto faktory včetně jejich důsledků na genetickou diverzitu a současně zde budou diskutovány jejich možné příčiny.

3.1 Přímé faktory

Mezi přímé faktory patří mutace, selekce, migrace (= genový tok), genetický drift, bottleneck (= efekt hrdla láhve), founder effect (= efekt zakladatele), inbreeding a reprodukční systém druhu. Následující text charakterizuje jednotlivé faktory, zejména ve vztahu ke genetické diverzitě populací.

Mutace je náhodný proces, při kterém se mění počet alel nebo vznikají alely nové. Mění se kvalita i kvantita genů. Zvyšuje genetickou diverzitu a zavádí nové varianty. Jde obvykle o slabou sílu, která nemá tendenci populace příliš vychýlit od Hardyho-Weinbergovy rovnováhy. V malých populacích je ale její vliv silnější (Falconer, 1960).

Selekce je evoluční síla, která ovlivňuje přizpůsobení se prostředí. Způsobuje rozdílné přežití a reprodukci fenotypů ve prospěch těch, které jsou výhodnější pro přežití v daném prostředí či pro dosažení úspěšné reprodukce. Selektuje genetickou diverzitu populací. Alely, které poskytují výhody pro přežití nebo při reprodukci, budou mít v příštích generacích větší zastoupení. Po mnoha generacích bude mít výhodná alela tendenci se šířit a fixovat v populaci (Falconer, 1960).

Migrace (Genový tok) je nepřetržitý pohyb genů z jedné populace do druhé. Vytváří a homogenizuje genetickou diverzitu. Migrace může obnovit genetické změny v izolovaných a diferencovaných populacích nebo snížit odchylky mezi populacemi, pokud se vyskytuje často. Posouzení struktury a významu genetické migrace je jedním z hlavních cílů populační genetiky (Falconer, 1960).

Genetický drift je náhodná změna frekvence alel v populaci. Genetický drift snižuje genetickou diverzitu v populacích a jeho účinek je nepřímo úměrný velikosti populace. Jak velikost populace klesá, síla driftu se zvyšuje a naopak. Genetický drift také ovlivňuje pravděpodobnost přežití nových mutací. Nové alely vzniklé mutací téměř vždy začínají

na nízkých frekvencích a mají tedy nízkou pravděpodobnost fixace. Genetický drift může vést ke ztrátě vzácných alel a fixaci běžných alel. Je-li populace velká, má genetický drift jen malý vliv (Frankham et al., 2002).

Bottleneck effect (efekt hrdla láhve) je prudký pokles počtu jedinců v populaci doprovázený snížením genetické diverzity. Jeho účinky jsou nevratné – ztracené alely se i po obnovení populace na původní velikost znovu neobnoví, takže genetická diverzita zůstává snížena. Efekt hrdla láhve navíc posiluje účinky genetického driftu (Frankham et al., 2002).

Founder effect (efekt zakladatele) je založený na stejném principu a má stejné účinky jako efekt hrdla láhve, ale má odlišný způsob vzniku. K efektu zakladatele dochází při založení nové populace, kterou tvoří velmi malý počet jedinců, pocházejících původně z větší populace (Frankham et al., 2002).

Inbreeding je křížení příbuzných jedinců. Inbreeding způsobuje snížení heterozygotnosti v populacích (bez ovlivnění alel), čímž snižuje genetickou diverzitu. Projevuje se hlavně v malých, izolovaných populacích, kde může vyústit v inbrední depresi. Je často doprovázen efektem hrdla láhve, efektem zakladatele a genetickým driftem (Falconer, 1960).

Reprodukční systém druhu – u rostlin existují tři základní způsoby rozmnožování – allogamie (cizosprašnost), autogamie (samosprašnost) a apomixie (způsob nepohlavního rozmnožování; vývoj jedinců z neoplozených vajíček) (Briggs and Walters, 2001).

Autogamie vede k rychlé segregaci letálních a subletálních alel, neboť při něm vznikají recesivně homozygotní jedinci. Pokud neproběhne selekce ve prospěch heterozygotních jedinců, vyústí opakovaná autogamie během několika generací do úplné homozygotnosti. Populace pak ztratí vitalitu a sníží se jejich genetická diverzita (Briggs and Walters, 2001). Například Wolff et al. (1994) zkoumali genetickou diverzitu u populací dvou druhů jitrocelů. Běžně samosprašný *Plantago major* vykazoval v rámci populací malou proměnlivost. Samosprašné druhy se totiž vyznačují nižším průměrným počtem polymorfních lokusů, nižším počtem alel připadajících na polymorfní lokus i průměrně nižší mírou heterozygotnosti, čímž se snižuje genetická diverzita. Naopak populace cizosprašného *Plantago lanceolata* byly vysoce variabilní, což potvrzuje, že naopak cizosprašnost genetickou diverzitu zvyšuje.

3.2 Nepřímé faktory

V následující kapitole budou představeny nepřímé faktory, které působí na genetickou diverzitu populací prostřednictvím přímých faktorů. Jde o velikost populace, fragmentaci habitatu, opylování, šíření semen, kompetici, historii krajinného hospodaření a jeho změny. Bude zde vysvětlen jejich účinek na genetickou diverzitu, zejména na jednotlivých příkladech.

3.2.1 Velikost populace

Nejvýraznějším rysem populace, který ovlivňuje její přežívání, je její prostá velikost. Existuje hned několik vysvětlení. Ze všeho nejdříve je však potřeba vymezit „velikost populace,“ se kterou jsme schopni pracovat. Nejedná se totiž o samotný počet jedinců, který je dán především velikostí dostupného habitatu (Peterson et al., 2008). Musíme brát v úvahu počet jedinců, kteří se skutečně účastní rozmnožování – to znamená tzv. „**efektivní velikost populace (N_e)**“ (Frankham et al., 2002). Je logické, že efektivní velikost populace bude zpravidla nižší než skutečný počet jedinců v populaci. V ideálním případě – kde se bude (1) počet samičího pohlaví rovnat počtu samčího; (2) všichni jedinci budou mít stejnou pravděpodobnost, že budou mít v příští generaci potomky; (3) velikost populace bude konstantní; (4) a generace se nebudou překrývat – bude v populaci $N_e = N/2$ (Allendorf et al., 2012). Nicméně N_e je teoretický koncept – terénní studie pracují s N (Hensen et al., 2005).

Faktory, jejichž vliv závisí na velikosti populace, jsou mutace, selekce, migrace a náhoda. To jsou prvky zodpovědné za změny genetické diverzity ve všech populacích. Role náhody (genetický drift) se uplatňuje zejména v malých populacích, naopak selekce je zde méně efektivní. Nicméně snížení velikosti populace (prudký pokles; bottleneck) doprovází typicky ztráta genetické diverzity, což vede k redukci evolučního potenciálu. Navíc inbreeding je v takto malých populacích nevyhnutelný a tak je snížena i reprodukční zdatnost a schopnost přežívání (Frankham et al., 2002).

Ve velkých populacích bývá genetická diverzita vysoká, v malých populacích, ostrovních populacích a u ohrožených druhů bývá genetická diverzita naopak snížena (Frankham et al., 2002). Pokles genetické diverzity je tedy nejvíce očekáván v malých a izolovaných populacích jako důsledek efektu hrdla láhve, efektu zakladatele, inbreedingu a genetického driftu (Lammi et al., 1999). Kromě toho, jak už bylo jednou řečeno, snížená genetická diverzita v malých populacích může vést k redukci fitness. A to z více důvodů. Za prvé v důsledku inbreedingu, zvýšené homozygotnosti a tím i vyšší pravděpodobnosti vlivu

škodlivých recesivních alel a také nižší schopnosti přizpůsobit se variabilním podmínkám. Za druhé vyšším fixováním mutací, které může rovněž snížit fitness v malých populacích (Leimu et al., 2006).

Vztah velikosti populace a genetické diverzity ilustrují následující příklady. Příklad, kdy genetická diverzita pozitivně korelovala s velikostí populace, byl nalezen u *Pulsatilla vulgaris* (Hensen et al., 2005), *Anthericum liliago* (Peterson et al., 2008), *Dianthus seguieri ssp. glaber* (Busch and Reisch, 2016), *Trillium grandiflorum* (Vellend, 2004). I když spolu velikost populace a genetická diverzita obvykle kolerují, existují případy, kdy tomu tak není. Například genetická diverzita *Campanula glomerata* nebyla v menších populacích nižší. Toto zjištění je v rozporu s výsledky rozmanitých studií o efektu velikosti populace na vzácné či ohrožené rostlinné druhy, ale podporuje předpoklad, že malé populace *Campanula glomerata* nejsou ovlivněny genetickými faktory, jako je genetický drift či inbreeding. Tyto malé populace jsou pravděpodobně pozůstatky větších populací s relativně vyšší genetickou diverzitou a snížení velikosti populace a izolace jsou události vyskytující se příliš nedávno, aby tak výrazně ovlivnily genetickou rozmanitost těchto dlouhověkých trvalek (Bachmann and Hensen, 2007).

Je také nutné podotknout, že snížení genetické diverzity v malých populacích nemusí ještě nutně znamenat i snížení jejich vitality. Přestože malé a periferní populace zkoumaného druhu *Lychnis viscaria* měly nižší stupeň genetické diverzity – pravděpodobně kvůli genetickému driftu, efektu zakladatele i bottlenecku – byly stejně životaschopné jako velké populace, což podtrhuje jejich potenciální hodnotu pro ochranu. To je důvod, proč tato studie zdůrazňuje důležitost ochrany malých populací, neboť je často podceňena. Obzvláště, když je u těchto populací objeven nedostatek genetické diverzity a nezkoumá se dál, zdali mají jedinci v populaci i sníženou fitness (Lammi et al., 1999). Existuje ještě další argument pro poskytnutí vyšší pozornosti a péče malým populacím. Ochrana celé populační sítě, bez ohledu na velikost populací či jejich izolaci od velkých populací, může totiž zaručit tok genů v regionálním měřítku a v důsledku toho zabránit (z důvodu genetického driftu a inbreedingu) genetické erozi. (Jacquemyn et al., 2003).

3.2.2 Fragmentace habitatu

Důležitým faktorem, který ovlivňuje genetickou diverzitu populací, je fragmentace habitatu. Fragmentace habitatu zahrnuje dva procesy: zmenšení celkové rozlohy habitatu a vytvoření

oddělených izolovaných území, které již nejsou součástí spojitého celku (Frankham et al., 2002). Populace, která se vyskytovala na původním stanovišti, se tak rozdělí na více menších částí, které jsou od sebe v různé míře izolované. Důsledkem fragmentace habitatu je tedy zákonitě i fragmentace populace, která s sebou nese nepříznivé genetické důsledky – jednak dochází ke snížení relativní velikosti populace, (jejíž možné nepříznivé důsledky jsou již popsány v předchozí kapitole) a jednak ke snížení migrace (genového toku) mezi zbývajícími izolovanými částmi původního habitatu (Briggs and Walters, 2001). Omezení genového toku vede pak ke zvýšení inbreedingu a ztrátě genetické diverzity v rámci fragmentů (Allendorf et al., 2012). Genový tok je ovlivněn jak počtem fragmentů, tak vzdáleností mezi fragmenty, efektivní velikostí populace i disperzními vlastnostmi druhu (Frankham et al., 2002). Je tedy jasné, že čím více jsou populace izolované, tím nižší mezi nimi probíhá migrace. Navíc zde probíhá genetická diferenciace mezi populacemi, jejíž hlavní příčinou je genetický drift (Peterson et al., 2008).

Genetická diferenciace určuje míru rozrůznění ve frekvenci alel (poměrné zastoupení alel v populaci) mezi dvěma populacemi nebo dvěma druhy, jinými slovy určuje jejich „genetickou vzdálenost“ (Frankham et al., 2002). Vzhledem k tomu, že míra genetické diferenciace mezi populacemi závisí i na geografické vzdálenosti, která je separuje, je diferenciace ve vzdálenějších populacích vyšší. Naopak mezi populacemi, které nejsou dělené příliš velkou vzdáleností a kde je účinnější i genový tok, nedochází k takové míře diferenciace (Hensen et al., 2005). Z toho lze usoudit, že genetická vzdálenost přímo souvisí s geografickou vzdáleností. Dokazuje to několik studií, kde měla geografická vzdálenost silný (pozitivní) vliv na genetickou diferenciaci. Např. genetická diferenciace, která byla nalezena mezi studovanými populacemi *Campanula glomerata* byla nápadnější u populací s vyšší geografickou vzdáleností. To bylo očekáváno, neboť studované regiony byly separovány několika stovkami kilometrů (Bachmann and Hensen, 2007). Podobný efekt byl nalezen například u *Athericum liliago* (Peterson et al., 2008), *Pulsatilla vulgaris* (Hensen et al., 2005), *Trillium grandiflorum* (Vellend, 2004).

Tento prostorový model může být zapříčiněn fragmentací dříve velké populace a doprovázen genetickým driftem mezi zbývajícími reliktními populacemi. Může to také indikovat, že současný genový tok spojuje bližší populace navzájem více efektivně – možná skrze genový tok zprostředkovaný nezkoumanými populacemi vyskytujícími se mezi populacemi zkoumanými – než populace rozdělené velkými vzdálenostmi (Peterson et al., 2008). Nicméně pohyb genů může být omezován ve velké míře také fyzickými bariérami v krajině,

jako jsou například nevhodné habitaty, a ne jen samotnou vzdáleností (Bachmann and Hensen, 2007).

Ne každá fragmentační událost však vede ke snížení genetické diverzity (Young et al., 1996). Například některé malé populace *Eucalyptus albens*, které byly pod vlivem fragmentace, měly mnohem vyšší genetickou diverzitu, než by se dalo očekávat vzhledem k jejich malé velikosti populace a rozsahu fragmentace (Prober and Brown, 1994). Tento případ naznačuje, že efekty fragmentace mohou být místně a druhově specifické (Jacquemyn et al., 2003).

3.2.3 Šíření semen

Šíření semen má velký význam při migraci genů mezi populacemi – zejména ve fragmentované krajině, neboť pomáhá udržovat genetickou diverzitu populací. Nedostatečné šíření semen může přispět k vysokému stupni diferenciaci mezi populacemi (Peterson et al., 2008) a mít nepříznivé důsledky pro genetickou diverzitu.

Semena rostlin se šíří hlavně větrem (anemochorie) nebo prostřednictvím živočichů (zoochorie). Jak daleko se mohou dostat anemochorní semena od mateřské rostliny, o tom rozhoduje jejich váha, výška, ze které se semena z rostliny uvolňují a počasí (proudění větru, déšť, atp.) (Tackenberg et al., 2003). Většina větrem roznášených semen (včetně těch, které jsou na první pohled dobře adaptované pro přenos větrem – okřídlená či ochmýřená semena) se ovšem nedostane dál, než do bezprostředního okolí mateřské rostliny a jen málo z nich se šíří do velkých vzdáleností (Nathan and Muller-Landau, 2000, Tackenberg et al., 2003). Pokud se však semena dostanou do vzestupných větrných proudů, mohou se naopak šířit i na kilometrové vzdálenosti (Jongejans and Schippers, 1999).

Šíření semen v peří ptáků a srsti savců (epizoochorie) může hrát pro genový tok mezi populacemi zásadní roli, neboť se takto často šíří i do velkých vzdáleností. Do jaké vzdálenosti z původního místa se semeno dostane, to je podmíněno morfologií semene (např. velikost, tvar, hmotnost, přichycovací struktury), vlastnostmi zvířete (např. velikost, druh srsti, chování) a také strukturou krajiny – to všechno jsou aspekty rozhodující o adhezi a disperzi semene v srsti zvířat (Tackenberg et al., 2006). Je jasné, že čím lépe se semeno v srsti uchytí, tím déle se může v srsti udržet a pravděpodobněji se tak přeneso do větší vzdálenosti. Například v srsti ovcí se semena lépe uchytí než v srsti skotu (Tackenberg et al., 2006). Bylo zjištěno, že například v srsti ovcí se diasporu udrží až sedm měsíců (Fischer et al., 1996) a to je dostatečně dlouhá doba k přenosu diaspor na několikakilometrové vzdálenosti. Nicméně

disperzi může ovlivňovat i chování zvířete, terén kudy se pohybuje apod. Neméně důležité, v kontextu genového toku mezi populacemi, je šíření semen prostřednictvím trávicího ústrojí zvířat (endozoochorie). Například (Pakeman et al., 2002) studovali endozoochorii na herbivorech ve Velké Británii a zjistili, že v pasených ekosystémech je tímto způsobem šířeno značné množství druhů.

3.2.4 Opylování

Pro tok genů mezi populacemi je kromě šíření semen minimálně stejně důležité – ne-li důležitější – také opylování. Opylování rostlin je základní podmínkou pro jejich oplození a tudíž pro pohlavní rozmnožování, které je hlavním zdrojem variability v rámci populací. Ačkoliv je mnoho rostlin polykarpických, takže mají mnoho příležitostí k sexuálnímu rozmnožování, rozšiřují se klonálně nebo jinými asexuálními prostředky nebo mají stagnující semennou fázi, tyto životní strategie nemohou dlouhodobě kompenzovat ztrátu opylování (Bond, 1994).

Opylení krytosemenných rostlin je zprostředkováno nejčastěji opylovači (zoogamie) – ptáky (ornitogamie) nebo hmyzem (entomogamie), méně často větrem (anemogamie). Uvádí se, že až téměř 90 % kvetoucích rostlin z taxonu Angiospermae jsou zoogamní (Ollerton et al., 2011). Tato skutečnost je logická, vzhledem k historickému vývoji těchto taxonů, neboť se vyvíjely ve vzájemné závislosti. Adaptace kvetoucích rostlin jsou v přímé vazbě s adaptacemi opylovačů.

Chování opylovačů se často studuje z pohledu rozboru zisků a nákladů („cost-benefit analysis“). Shánění potravy je totiž spojeno se spotřebou energie při jejím hledání – chování opylovače je tedy podmíněno úsilím, které je potřeba vynaložit k získání množství potravy, které kompenzuje ztrátu při jeho hledání. Je tak donucen k tzv. „optimálnímu potravnímu chování.“ To znamená, že navštěvuje květy, které mu v nejlepším případě nabízejí maximální odměnu za minimální úsilí – jinými slovy dělá to, co je pro něj energeticky nejvýhodnější (Briggs and Walters, 2001). Rostliny si proto mohou konkurovat o opylovače (Arroyo and Dafni, 1992). Existuje několik faktorů, které ovlivňují úspěšnost přenosu pylu. Jde hlavně o věrnost opylovačů určitému rostlinnému druhu, roční období, velikost kvetoucích porostů, prostorové rozmístění, vliv hustoty porostu a heterogenita lokality (Briggs and Walters, 2001).

Přenos pylu však obstarává tok genů jak v rámci populace, tak i mezi jednotlivými populacemi. Při fragmentaci přirozeného habitatu je tok genů tedy nezbytný k udržení genetické diverzity mezi fragmenty (viz kapitola 3.2.2). Hlavním zdrojem migrace mezi populacemi je tedy, vedle přenosu semen, přenos pylu. Činnost opylovačů je proto nezbytná pro genový tok mezi populacemi a zejména důležitá ve fragmentované krajině. Všechny dostupné důkazy ukazují, že početnost opylovačů a jejich rozmanitost s fragmentací stanoviště klesají (Rathcke and Jules, 1993). Opylovací systémy jsou stále častěji ohrožovány antropogenními vlivy, včetně fragmentace stanovišť, ale také změnami ve využívání půdy, moderními zemědělskými postupy, používáním chemických látek, jako jsou pesticidy a herbicidy a invazemi jiných rostlin a živočichů (Kearns et al., 1998). Pokud je izolace mezi fragmentovanými populacemi větší, než spásací dosah opylovačů, pokud jsou místní populace opylovačů kriticky malé nebo pokud se majoritní opylovači vyhýbají malým populacím, výsledkem může být snížení opylení (Kearns et al., 1998). Navíc Steffan-Dewenter a Tschamntke (1999) přišli na to, že existuje pozitivní vztah mezi spásací vzdáleností a velikostí těla opylovače. Důležitými opylovači ve fragmentované krajině proto mohou být například čmeláci, kteří jsou schopni překonávat velké vzdálenosti při pasení – i několik kilometrů (Walther-Hellwig and Frankl, 2000) – pravděpodobně díky své tělesné velikosti.

Příkladem vlivu interakce hmyzích opylovačů a rostlin na genetickou diverzitu, je německá studie, kde se zkoumal stupeň genetické diferenciacce mezi malými a izolovanými populacemi *Anthericum liliago*, které postrádaly hlavní opylovače. Byla zde nalezena vysoká míra diferenciacce, jejíž příčinou byl genetický drift. Jedním z dalších faktorů, které mohly přispět k vysokému stupni diferenciacce ve zkoumaných populacích (mimo omezený pohyb opylovačů) byl i nedostatek šíření semen (Peterson et al., 2008).

3.2.5 Kompetice

Mezidruhovú kompetice je jeden z dalších potenciálních faktorů, které mohou ovlivňovat genetickou diverzitu populací jednotlivých druhů. Tento vztah ilustrují následující příklady. První z nich je německá studie, v níž se studovaly primárně efekty velikosti populace a způsobu obhospodařování krajiny na genetickou diverzitu ohroženého druhu *Dianthus seguieri ssp. glaber* (Busch and Reisch, 2016). Busch and Reisch (2016) přišli navíc na to, že genetická diverzita negativně koreluje s výškou a hustotou (pokryvností) vegetace. Menší, více konsolidované a geneticky méně rozmanité populace *Dianthus seguieri ssp. glaber* se vyskytovaly na místech s vyšší a hustší vegetací. Navíc čím více travinných druhů

se na stanovišti vyskytovalo, tím méně květů *Dianthus seguieri ssp. glaber* bylo v populaci nalezeno. Naproti tomu počet tobolek stoupal s počtem bylinných druhů na stanovišti (Busch and Reisch, 2016).

Kompetice může být spojena i s genovým tokem, který je důležitý pro zachování genetické variability, zajištěným prostřednictvím šíření semen. Příkladem je šíření anemochorních semen, které může být výrazně ztíženo přítomností okolních rostlin. Mohou totiž zachytávat semena a fungovat tak jako pasti (Bullock and Moy, 2004). Lapená semena se pak hromadí u těchto rostlin, semena se dále nemohou šířit nebo nemohou vůbec vyklíčit, protože se nedostanou do kontaktu s půdou. Výsledkem tedy je, že okolní vegetace brání toku genů rostlin s anemochorními semeny, čímž se může snižovat i jejich genetická diverzita.

Dalším příkladem, kde můžeme nalézt spojitost mezidruhovú kompetice a genetické diverzity je opět německá studie, která byla prováděna na populacích *Campanula glomerata*. Bachmann et al. (2005) zde poukazuje na mezidruhovú kompetici v opuštěných krajinách, která může mít negativní vliv na klíčení a kolonizaci nových stanovišť populací *C. glomerata*. Přítomnost okolních druhů na stanovišti může mít tedy opět negativní dopad na genový tok těchto populací. Autor vyslovuje názor, že této kompetici může zabránit pastva nebo manuální sečení a extrakce biomasy (Bachmann et al., 2005).

Na vztah kompetice a genetické diverzity se můžeme dívat i z jiného hlediska. Populace s nižší genetickou diverzitou může obsahovat jedince s nižší fitness, kteří pak budou mít horší kompetiční schopnosti. Slabá schopnost jedinců určitého druhu na daném stanovišti konkurovat ostatním druhům snižuje vitalitu celé populace, což může vést až k jejímu vymření. To způsobí změnu vztahů a interakcí na stanovišti i změnu druhového složení. V případě, že se přeruší některé důležité vazby, je možné, že tyto změny ohrozí celkovou biologickou rozmanitost na stanovišti (Vellend, 2006).

3.2.6 Historie krajinného hospodaření a jeho změny

Genetická diverzita populací je determinována nejen současnými faktory (některými z nich jsme se zabývali v minulých kapitolách), ale i tím, co se dělo v minulosti. Historie krajiny a její vliv na genetickou diverzitu je zatím málo studovaná oblast. Přesto však dnes už existuje několik studií, které se touto problematikou zabývají. Při utváření genetické rozmanitosti rostlinných populací mohou být historické změny struktury krajiny velmi důležité, a proto by měly být do studií zkoumajících genetickou strukturu populací v krajině začleněny

(Jacquemyn et al., 2004) Následující příklady ilustrují vztah genetické diverzity a (1) historie kontinuity habitatu (stáří habitatu a jeho propojenost v minulosti), (2) antropogenních vlivů včetně změn krajinného managementu.

Vůbec první studie, která se zabývala vlivem stáří populace na genetickou diverzitu, byla studie lesních bylin *Primula elatior* v Belgii (Jacquemyn et al., 2004). Lesní populace *Primula elatior* byly rozděleny na mladé (mladší než 35 let) a staré (starší než 35 let). Vyšší genetická diverzita (v rámci populace i celková) byla nalezena ve starších populacích. Staré populace byly od sebe navzájem i více diferencované než mladé populace. Pozorovanou nižší genetickou diferenciací u mladších populací mohou vysvětlit i nižší vzdálenosti mezi jednotlivými existujícími populacemi a tím pádem vyšší genový tok. Tato studie opět poukazuje na důležitost údajů o historických změnách krajiny v genetickém výzkumu populace na krajinné úrovni (Jacquemyn et al., 2004).

Další studie, která zkoumala asociaci stáří populace a genetické diverzity, byla studie prováděná na lučních fragmentech mozaikovitě zemědělské krajiny na baltském ostrově Öland (Prentice et al., 2006). Modelová rostlina, která byla použita pro tuto studii, byla *Briza media* – charakteristický druh starých pastvin, ale i časný kolonizátor mladých luk vytvořených po dřívějším lese nebo orné půdě. Výsledky ukázaly, že genetická struktura a úroveň vnitrodruhové rozmanitosti byly ovlivněny velikostí luk, druhem biotopu obklopujícího louky, velikostí populací, geografickou polohou populací a také historickou kontinuitou krajiny – stářím luk a způsobem jejich využívání. Prentice et al. (2006) přišli také na to, že v severních oblastech byla genetická diverzita nižší než v jižních. Rozložení travních porostů ve zkoumané oblasti v různých obdobích během posledních 300 let totiž naznačuje, že pastviny v zalesněných oblastech na severu měly delší historii fragmentace a izolace než jižní pastviny. Snížené hodnoty genetické diverzity pro sever jsou tudíž v souladu s očekáváním, že u populací, které mají delší historii izolace, byla genetická rozmanitost výrazněji snížena (a nikoli následně doplněna), než u habitatových fragmentů, které byly navzájem propojeny méně než před 50 lety (Prentice et al., 2006).

Na baltském ostrově Öland byla zkoumána i genetická diverzita mechu *Homalothecium lutescens* ve vápenitých travních porostech a její vztah ke stáří a struktuře krajiny (Rosengren et al., 2013). Populace ve starých travních porostech (280 let a více) byly geneticky mnohem variabilnější než populace v mladších loukách. Současně byly úrovně genetické diverzity

v populacích na mladších loukách zvýšeny, pokud byly tyto pastviny obklopené starými travnatými porosty s různorodými rezervami genetické variability – dochází k toku genů ze starých populací do přilehlých mladších populací. To znamená, že blízkost velkých ploch starých travních porostů může v mladších loukách genetickou variabilitu podporovat. Množství starých travních porostů v okolí bylo dokonce důležitější než věk skutečného místa odběru vzorku. Zachování genetické diverzity populací ve starších loukách pravděpodobně podporovala také dlouhá kontinuita managementu pastvy. Avšak stáří habitatu (určeno na základě údajů z historických map a leteckých snímků) pravděpodobně neposkytne jednoduchý odraz stáří populací *H. lutescens*. Mechové populace mohly být vytlačeny cévnatými rostlinami v obdobích s nízkým nebo žádným spásacím režimem a následně nahrazeny novými populacemi. Nicméně se předpokládá, že populace *H. lutescens*, které se nacházejí na starších pastvinách, jsou i přesto starší než populace v mladých loukách. Nejdůležitějším faktorem vysvětlujícím genetickou rozmanitost byl však v této studii současný krajinný kontext (Rosengren et al., 2013). Podobný vztah byl nalezen ve studii na druhu *Briza media* ve fragmentovaných vápenitých travních porostech, kde současný model struktury krajiny vysvětloval genetickou diverzitu lépe, než historické aspekty (Helm et al., 2009).

Münzbergová et al., (2013) studovali poprvé na druhu *Succisa pratensis* mimo stáří habitatu další historický aspekt mající vliv na genetickou diverzitu, který v předchozích studiích nebyl zohledňován – účinky konektivity habitatů v minulosti. Dokázali, že oba historické aspekty – jak stáří stanovišť, tak spojitost stanovišť – se na distribuci genetické diverzity podílí. Populace, které byly v minulosti více propojeny, měly vyšší genetickou diverzitu. Zároveň si byly tyto populace geneticky více podobné než populace, které byly vždy odděleny. Populace, které měly kontakt s jinými stanovišti, vykazovaly nadbytek heterozygotů, zatímco malé, po celou dobu izolované populace vykazovaly známky inbreedingu. Výsledky této studie ukázaly, že struktura krajiny před 150 lety (v roce 1850) je silnějším prediktorem rozložení genů v krajině než krajinná struktura v následujících časových obdobích (v letech 1900 a 1945). Genetické vlastnosti populací jsou tedy poměrně konzervované a nemůžeme zcela pochopit, aniž bychom zohlednili historickou strukturu krajiny. Historie krajiny proto výrazně přispívá k pochopení distribuce současné genetické struktury v rámci druhu a genetická struktura může být využita k lepšímu pochopení historie krajiny.

Historie nám však ukazuje i další aspekty, které mohou přispívat k ovlivnění stávající genetické diverzity populací. Mluvíme zde o změnách v krajinném managementu neboli o změnách v obhospodařování krajiny. Změny prováděné v krajinném hospodaření mohou vést ke fragmentaci přirozených habitatů či jejich destrukci. Mnoho rostlinných druhů se pak potýká s genetickými, demografickými a environmentálními problémy a stávají se čím dál více vzácnými. Jejich zbývající populace jsou příliš malé a izolované, než aby byly schopny vytrvat v průběhu času – čelí velkému riziku extinkce (Bachmann and Hensen, 2007). Lidský vliv (hospodaření na pastvinách, přeprava osiva, sena a domácí zvířata) v předchozích stoletích zjevně pomohl vybudovat vysokou genetickou rozmanitost. Naproti tomu přerušení starého způsobu hospodaření a vznik intenzivního zemědělství je důvodem nepříznivého antropogenního vlivu na současnou genetickou rozmanitost. Tradiční využití půdy tedy podporuje rozmanitost jak genetickou, tak i druhovou (Helm et al., 2009).

Příklad důsledků takových změn v krajinném managementu nacházíme v německé studii bavorských lučních populací hvozdíků druhu *Dianthus seguieri ssp. glaber*, kde bylo prokázáno, že nejsilnější dopad na genetickou diverzitu a zdatnost tohoto druhu má fragmentace habitatu a opuštění využívání půdy – zejména chybějící kosící režim (Busch and Reisch, 2016).

Na populacích rostlin druhu *Trillium grandiflorum* v USA (druh reprezentující naopak lesní bylinu) byl studován vliv historie využívání půdy, krajinného kontextu a environmentálních podmínek na diverzitu a divergenci v populacích. Zde bylo zjištěno, že sekundární lesy (70-100 let staré; vzniklé na opuštěné zemědělské půdě) ve srovnání s primárními lesy (porosty, které nebyly nikdy vykáceny) měly sníženou jak genetickou, tak i druhovou diverzitu. V sekundárních lesích v severní temperátní zóně se navíc drasticky snižují velikosti populací lesních bylin vlivem zemědělského využívání půdy (Vellend, 2004).

Helm et al. (2009) studovali genetickou diverzitu *Briza media* na fragmentovaných vápnitých loukách. Genetická diverzita populací *Briza media* ve fragmentovaných komunitách rychle reaguje na změny struktury krajiny a antropogenní tlaku. Výsledky této studie potvrzují, že fragmentace stanovišť a negativní antropogenní vliv zvyšuje náchylnost rostlinných druhů ke genetickému poškození. Dále se ukázalo, že hustota lidské populace před sto lety měla na genetickou rozmanitost pozitivní vliv, zatímco současné rozložení a hustota obyvatelstva má vliv negativní.

4 Vliv genetické diverzity na fitness

V této kapitole se dotýkáme významného tématu ochránářské genetiky a to, zda má pokles genetické diverzity vliv na fitness. Protože ztráta genetické diverzity souvisí s inbreedingem a inbreeding snižuje reprodukční zdatnost, předpokládá se, že heterozygotnost a fitness jedinců spolu tedy budou korelovat. Efektivní velikost populace, která určuje míru inbreedingu, by současně měla korelovat s fitness (Reed and Frankham, 2003). Existuje řada studií, ve kterých nízké hodnoty genetické diverzity korelovaly s nízkými hodnotami fitness. Například Hensen et al. (2005) zjistili, že genetická diverzita a velikost populace výrazně ovlivňují fitness parametry (produkce a kvalita semen) populací *Pulsatilla vulgaris*. Podobné korelace ukázala i studie na vzácné rostlině *Gentianella germanica* (Fischer and Matthies, 1998).

Byla také provedena metaanalýza, která se snaží mimo jiné objasnit, zda genetická diverzita koreluje s fitness a jaké údaje využívané pro měření genetické diverzity fitness nejlépe odhadují. Tato studie se také zabývá tím, do jaké míry spolu korelují molekulární data, kvantitativní genetická data a velikost populace ve vztahu k fitness. Rozhodnutí o ochraně se totiž provádějí na základě testů pomocí molekulárních markerů, bez jasného důkazu o korelaci mezi fitness a těmito markery. Na základě této metaanalýzy bylo zjištěno, že běžně užívané ukazatele fitness – heterozygotnost, velikost populace a kvantitativní genetická variace – silně a pozitivně korelovaly s fitness jedinců v populaci. Vysvětlovaly 15–20 % variability ve fitness. Tato korelace je v souladu s teorií. Pokud je inbreeding a drift složkami stávající fitness, pak heterozygotnost a velikost populace by měla s fitness pozitivně korelovat. Výsledky korelace byly překvapivě vysoké. Leimu et al., (2006) provedli další metaanalýzu, která prověřovala tento vztah na studiích publikovaných v letech 1987 až 2005. Výsledky ukázaly výrazný obecně pozitivní vztah fitness a genetické diverzity.

Existují i zajímavé výjimky. Některá empirická pozorování naznačují, že korelace mezi fitness a heterozygotností je slabá nebo žádná neexistuje. To může být zapříčiněno například neutralitou molekulárních markerů, které byly použity pro měření heterozygotnosti či zvýšenou selekcí proti homozygotům, která odstraňuje škodlivé alely (Reed and Frankham, 2003). Například Lamni et al. (1999) neprokázali ve své studii na populacích vzácného druhu *Lychnis viscaria* žádný vliv nízké genetické diverzity a velikosti populace na fitness parametry (jako je produkce semen, jejich hmotnost či klíčivost). I přesto, že byly u malých a okrajových populací zkoumaného druhu naměřeny nižší hodnoty genetické diverzity, byly

tyto populace stejně životaschopné jako větší populace s vyšší genetickou diverzitou. Dalším takovým příkladem je studie na populacích *Anthericum liliago* (Peterson et al., 2008), kde nebyla nalezena signifikantní korelace genetické diverzity a fitness. Tyto výsledky mohou být také v souladu s tvrzením, že ztráta molekulární variability – měřena molekulárními markery, které jsou používány ve studiích k hodnocení genetické diverzity – nemusí nutně znamenat snížení fitness nebo adaptivního potenciálu (Reed and Frankham, 2003), neboť ne všechny úseky genomu mají na fitness vliv. Na druhou stranu měření genetické diverzity pomocí molekulárních markerů nemusí vždy odhalit genetickou diverzitu kvantitativních znaků, které často fitness ovlivňují.

5 Genetická diverzita v půdních semenných bankách

Důležitou vlastností rostlin pro uchování genetické diverzity může být schopnost tvořit půdní semennou banku. Půdní semenná banka je charakterizována jako soubor semen, která se nacházejí v půdě. Pokud rostlinný druh tvoří půdní semennou banku, může tak zabezpečit své přežívání v podobě semen v půdě v obdobích nepříznivých podmínek prostředí na stanovišti (Fenner and Thompson, 2005). Například pokud je stanoviště postiženo náhlou disturbancí či je kompetice druhů na stanovišti příliš vysoká, takže brání přežívání populací daného druhu nebo jen zrovna nejsou optimální klimatické podmínky pro klíčení a přežívání druhu, může být pro zachování těchto populací na daném stanovišti přítomnost semenné banky v půdě klíčová. Navíc, jak již bylo zmíněno, může být důležitá i pro zachování genetické diverzity populací. Do půdní semenné banky se totiž ukládají v průběhu let různé genotypy. Tím se potenciálně tvoří rozsáhlá genetická rezerva, která může obnovovat genetickou diverzitu stávajících populací rostlin na stanovišti. Příkladem, který ilustruje tento jev, je studie ohrožené vodní rostliny *Nymphoides peltata* v Japonsku, která potvrdila potenciál semenných bank pro obnovu jejich genetické diverzity (Uesugi et al., 2007).

Na druhou stranu, hromadění genetických rezerv v podobě semenné banky v půdě není pro obnovu populací a stanovišť spolehlivým a univerzálním řešením. Ačkoli se zdá, že přetrvávající semenná banka může takto chránit malé a izolované populace dokonce před místním vyhynutím, je velmi pravděpodobné, že tomu tak být nemusí. Semena se mohou brzy stát nedostupnými pro klíčení, protože se například dostanou příliš hluboko do půdního profilu nebo prostě jen proto, že ztratí klíčivost. Navíc nadzemní dospělé populace rostlin nemusí být geneticky nijak výrazně odlišné od semenných bank, například proto, že z ní vyklíčily (Honnay et al., 2008). Je evidentní, že v takovém případě půdní semenná banka stávající genetickou diverzitu populace nijak neobohatí. Tuto teorii podporuje například studie na populacích *Atriplex tatarica*, kde nebyl nalezen rozdíl v genetické diverzitě semen v půdě a nadzemních části i přesto, že *A. tatarica* tvoří semennou banku poměrně rozsáhlou (Mandak et al., 2006). Podobným příkladem je *Betula maximowicziana*, u níž dospělé populace udržovaly stejnou úroveň genetické diverzity jako semenné banky (Uchiyama et al., 2006).

Honnay et al. (2008) provedli metaanalýzu, aby našli důkazy o vztahu mezi genetickou diverzitou a půdní semennou bankou. Žádné důkazy o vysoké úrovni genetické diverzity, která se hromadí v půdních semenných bankách, však nenašli. Pokud existují genetické rozdíly mezi stávajícími populacemi a semennou bankou, jsou pravděpodobně výsledkem spíše

lokální selekce, která na alely přítomné v semenných bankách působí přímo nebo nepřímo jako filtr. Výsledky také ukázaly, že diference mezi fragmentovanými populacemi rostlinných druhů, které jsou schopny vytvářet vytrvávající semennou banku je nižší než u druhů, které semennou banku netvoří. Přetrvávající semenná banka může zpomalovat i genetický drift v populacích. Tvorba semenné banky může tedy skutečně zmírnit důsledky fragmentace stanovišť a chránit populace před aspekty genetického driftu a genetické diference (Honnay et al., 2008). V budoucnu, by mělo být srovnávání genetické rozmanitosti mezi semennou bankou a nadzemní genetickou rozmanitostí rostlin prováděno zejména v různých podmínkách, aby bylo možné zjistit míru selekce při klíčení ze semenné banky (Uchiyama et al., 2006). Ve studiích fragmentace habitatů by role semenných bank neměla být podceňena a její vliv na genetickou diverzitu by měl být v těchto studiích zohledněn (Honnay et al., 2008).

6 Závěr

Světová unie pro ochranu přírody (IUCN) vyzývá chránit genetickou diverzitu, neboť je jedním ze základních pilířů biologické rozmanitosti (McNeely et al., 1990). Existují dva důvody pro toto doporučení (Reed and Frankham, 2003): (1) genetická diverzita je nutná pro to, aby se populace vyvíjely v reakci na změny životního prostředí a (2) nižší úroveň heterozygotnosti je přímo spojena se sníženou fitness jedinců prostřednictvím inbrední deprese. To znamená, že genetická diverzita může ovlivňovat přežívání populací.

Populačně genetický výzkum je základní a nezbytný pro stanovení ochranných opatření potřebných k dlouhodobému přežití rostlinných druhů (Jacquemyn et al., 2003). Ztráta rostlinných druhů, způsobená nepříznivým lidským vlivem a fragmentací biotopů může mít, v důsledku pomalé odezvy na změněné podmínky prostředí, zpoždění. Tento jev je známý jako "extinction debt" a může vést k podcenění skutečného ohrožení biologické rozmanitosti. Aby bylo možné dostatečně odhadnout stav rostlinných populací na nedávno fragmentovaných stanovištích a vyhnout se budoucím ztrátám druhů, je zapotřebí mít dobré ukazatele nadcházejícího zániku (Helm et al., 2009). Klíčovým ukazatelem v takových případech může být právě genetická diverzita. Ačkoli ne všechny vzácné druhy jsou v genetickém riziku, i změny faktorů jako jsou velikost populace, stupeň izolace a fitness jsou varovnými signály, že jsou populace zranitelné (Ellstrand and Elam, 1993).

I když jsou některá ochranná managementová opatření jako je pastva nebo kosení travních porostů ekonomicky nákladné, měly by být velmi zváženy, neboť abychom zabránili vzniku škodlivých efektů na fitness a udrželi evoluční potenciál populací, je nutné efektivně chránit genetickou diverzitu (Hensen et al., 2005).

Ukázkovou oblastí, kde se udržuje biodiverzita ochranou i prostřednictvím takových opatření jako jsou pastva či pravidelné sečení, je CHKO Bílé Karpaty. Jedním z hlavních důvodů vyhlášení Bílých Karpat za Chráněnou krajinnou oblast jsou jejich druhově velmi bohaté louky. Bělokarpatské louky patří k druhově nejbohatším v Evropě (až 75 druhů cévnatých rostlin na 1 čtvereční metr). Současně jsou to jedny z nejrozsáhlejších evropských travních porostů (4 000 ha). Vznikly díky uchování zdejší přírody před negativními vlivy a díky šetrnému využívání krajiny zdejšími lidmi v minulosti (Jongepierová, 2008).

Právě v této oblasti bude probíhat budoucí terénní výzkum, který bude zaměřený na genetickou diverzitu rostlin a bude sloužit jako podklad k diplomové práci. Práce by měla být užitečná při tvorbě projektů na ochranu přírody v Bílých Karpatech, ale přispět také k obohacení dosavadního vědění o genetické rozmanitosti. Zvláště ohleduplnost k přírodě, která je zakotvená v kultuře místních lidí a jejich úzké soužití s přírodou, pomohly vytvořit tuto nesmírnou rozmanitost, kterou stojí za to studovat a chránit.

7 Seznam použité literatury

- Albrecht, T., Bryja, J., Hájková, P., Mikulíček, P., Zima, J., 2005. Genetická diverzita a metodické aspekty jejího výzkumu, in: Ukazatele Změn Biodiverzity. Academia.
- Allendorf, F.W., Luikart, G.H., Aitken, S.N., 2012. Conservation and the Genetics of Populations, 2nd ed. Wiley.
- Arroyo, J., Dafni, A., 1992. Interspecific Pollen Transfer Among Cooccurring Heteromorphic and Homomorphic Species. *Isr. J. Bot.* 41, 225–232.
- Bachmann, U., Hensen, I., 2007. Is declining *Campanula glomerata* threatened by genetic factors? *Plant Species Biol.* 22, 1–10. doi:10.1111/j.1442-1984.2007.00170.x
- Bachmann, U., Hensen, I., Partzsch, M., 2005. Is *Campanula glomerata* threatened by competition of expanding grasses? *Plant Ecol.* 180, 257–265. doi:10.1007/s11258-005-3788-0
- Bond, W., 1994. Do Mutualisms Matter - Assessing the Impact of Pollinator and Disperser Disruption on Plant Extinction. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 344, 83–90. doi:10.1098/rstb.1994.0055
- Bradshaw, A., 1991. The Croonian Lecture, 1991 - Genostasis and the Limits to Evolution. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 333, 289–305. doi:10.1098/rstb.1991.0079
- Briggs, D., Walters, S.M., 2001. Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého v Olomouci.
- Bullock, J.M., Moy, I.L., 2004. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica-Int. J. Ecol.* 25, 35–41. doi:10.1016/j.actao.2003.10.005
- Busch, V., Reisch, C., 2016. Population size and land use affect the genetic variation and performance of the endangered plant species *Dianthus seguieri* ssp *glaber*. *Conserv. Genet.* 17, 425–436. doi:10.1007/s10592-015-0794-1
- Chloupek, O., 2008. Genetická diverzita, šlechtění a semenářství, Česká matice technická. ed. Academia, Praha.
- Ellstrand, N., Elam, D., 1993. Population Genetic Consequences of Small Population-Size - Implications for Plant Conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24, 217–242. doi:10.1146/annurev.es.24.110193.001245
- Falconer, D.S., 1960. Introduction to quantitative genetics. New York,; Ronald Press Co.
- Fenner, M., Thompson, K., 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge University Press, New York.
- Fischer, M., Matthies, D., 1998. RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *Am. J. Bot.* 85, 811–819. doi:10.2307/2446416
- Fischer, S.F., Poschlod, P., Beinlich, B., 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *J. Appl. Ecol.* 33, 1206–1222. doi:10.2307/2404699
- Frankham, R., Briscoe, D.A., Ballou, J.D., 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press.
- Helm, A., Oja, T., Saar, L., Takkis, K., Talve, T., Paertel, M., 2009. Human influence lowers plant genetic diversity in communities with extinction debt. *J. Ecol.* 97, 1329–1336. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01572.x
- Hensen, I., Oberprieler, C., Wesche, K., 2005. Genetic structure, population size, and seed production of *Pulsatilla vulgaris* Mill. (Ranunculaceae) in Central Germany. *Flora* 200, 3–14. doi:10.1016/j.flora.2004.05.00

- Honnay, O., Bossuyt, B., Jacquemyn, H., Shimono, A., Uchiyama, K., 2008. Can a seed bank maintain the genetic variation in the above ground plant population? *Oikos* 117, 1–5. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.16188.x
- Jacquemyn, H., Honnay, O., Galbusera, P., Roldan-Ruiz, I., 2004. Genetic structure of the forest herb *Primula elatior* in a changing landscape. *Mol. Ecol.* 13, 211–219. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.02033.x
- Jacquemyn, H., Van Rossum, F., Brys, R., Endels, P., Hermy, M., Triest, L., De Blust, G., 2003. Effects of agricultural land use and fragmentation on genetics, demography and population persistence of the rare *Primula vulgaris*, and implications for conservation. *Belg. J. Bot.* 136, 5–22.
- Jongejans, E., Schippers, P., 1999. Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. *Oikos* 87, 362–372. doi:10.2307/3546752
- Jongepierová, I., 2008. Louky Bílých Karpat, Ivana Jongepierová. ed. Český svaz ochránců přírody (ČSOP) Bílé Karpaty.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M., 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 83–112. doi:10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83
- Lammi, A., Siikamäki, P., Mustajärvi, K., 1999. Genetic diversity, population size, and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria*. *Conserv. Biol.* 13, 1069–1078. doi:10.1046/j.1523-1739.1999.98278.x
- Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J., Fischer, M., 2006. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *J. Ecol.* 94, 942–952. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01150.x
- Mandák, B., Bímová, K., Mahelka, V., Plačková, I., 2006. How much genetic variation is stored in the seed bank? A study of *Atriplex tatarica* (Chenopodiaceae). *Mol. Ecol.* 15, 2653–2663. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.02953.x
- McNeely, J., Miller, K., Reid, W., Mittermeier, R., Werner, T., 1990. Strategies for Conserving Biodiversity. *Environment* 32, 16–.
- Münzbergová, Z., Cousins, S. a. O., Herben, T., Plačková, I., Milden, M., Ehrlén, J., 2013. Historical habitat connectivity affects current genetic structure in a grassland species. *Plant Biol.* 15, 195–202. doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00601.x
- Nathan, R., Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15, 278–285. doi:10.1016/S0169-5347(00)01874-7
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Pakeman, R.J., Digneffe, G., Small, J.L., 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Funct. Ecol.* 16, 296–304. doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00625.x
- Peterson, A., Bartish, I.V., Peterson, J., 2008. Effects of population size on genetic diversity, fitness and pollinator community composition in fragmented populations of *Anthericum liliago* L. *Plant Ecol.* 198, 101–110. doi:10.1007/s11258-007-9388-4
- Prentice, H.C., Lonn, M., Rosquist, G., Ihse, M., Kindstrom, M., 2006. Gene diversity in a fragmented population of *Briza media*: grassland continuity in a landscape context. *J. Ecol.* 94, 87–97. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.01054.x
- Primack, R.B., Kindlmann, P., Jersáková, J., 2011. Úvod do biologie ochrany přírody. Portál.
- Prober, S., Brown, A., 1994. Conservation of the Grassy White Box Woodlands - Population-Genetics and Fragmentation of *Eucalyptus-Albens*. *Conserv. Biol.* 8, 1003–1013. doi:10.1046/j.1523-1739.1994.08041003.x
- Rathcke, B., Jules, E., 1993. Habitat Fragmentation and Plant Pollinator Interactions. *Curr. Sci.* 65, 273–277.

- Reed, D.H., Frankham, R., 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conserv. Biol.* 17, 230–237. doi:10.1046/j.1523-1739.2003.01236.x
- Rosengren, F., Cronberg, N., Reitalu, T., Prentice, H.C., 2013. Genetic variation in the moss *Homalothecium lutescens* in relation to habitat age and structure. *Bot.-Bot.* 91, 431–441. doi:10.1139/cjb-2012-0258
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121, 432–440. doi:10.1007/s004420050949
- Tackenberg, O., Poschlod, P., Bonn, S., 2003. Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecol. Monogr.* 73, 191–205. doi:10.1890/0012-9615(2003)073[0191:AOWDPI]2.0.CO;2
- Tackenberg, O., Romermann, C., Thompson, K., Poschlod, P., 2006. What does diaspore morphology tell us about external animal dispersal? Evidence from standardized experiments measuring seed retention on animal-coats. *Basic Appl. Ecol.* 7, 45–58. doi:10.1016/j.baae.2005.05.001
- Uchiyama, K., Goto, S., Tsuda, Y., Takahashi, Y., Ide, Y., 2006. Genetic diversity and genetic structure of adult and buried seed populations of *Betula maximowicziana* in mixed and post-fire stands. *For. Ecol. Manag.* 237, 119–126. doi:10.1016/j.foreco.2006.09.037
- Uesugi, R., Nishihiro, J., Tsumura, Y., Washitani, I., 2007. Restoration of genetic diversity from soil seed banks in a threatened aquatic plant, *Nymphoides peltata*. *Conserv. Genet.* 8, 111–121. doi:10.1007/s10592-006-9153-6
- Vellend, M., 2006. The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* 87, 304–311. doi:10.1890/05-0173
- Vellend, M., 2004. Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs. *Ecology* 85, 3043–3055. doi:10.1890/04-0435
- Walther-Hellwig, K., Frankl, R., 2000. Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., apidae), in an agricultural landscape. *J. Appl. Entomol.* 124, 299–306. doi:10.1046/j.1439-0418.2000.00484.x
- Wolff, K., Rogstad, S., Schaal, B., 1994. Population and Species Variation of Minisatellite Dna in *Plantago*. *Theor. Appl. Genet.* 87, 733–740.
- Young, A., Boyle, T., Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11, 413–418. doi:10.1016/0169-5347(96)10045-8