

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra zoologie



Inbreeding a jeho vliv na fitness zvířat držených v zajetí

Inbreeding and its influence on the fitness of animal bred in captivity

Bakalářská práce

Michala Králová

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Konzultantka: Mgr. Jitka Jančúchová Lásková

Praha 2010

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Doc. RNDr. Danielovi Fryntovi, Ph.D. za cenné informace a odbornou pomoc při vypracování mé bakalářské práce. Moje díky patří také mé konzultantce Mgr. Jitce Jančúchové Láskové, mým kamarádům zejména Kryštofovi Maternovi a celé své rodině.

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně, na základě uvedené literatury.

V Praze dne 13. 8. 2010

.....

Michala

Králová

Obsah

Abstrakt.....	3
1. Úvod.....	4
2.	
Inbreeding.....	4
2.1. Měření inbreedingu.....	7
3. Inbreeding a jeho vliv na fitness.....	8
3.1. Inbreeding a reprodukční úspěch.....	8
3.1.1. Inbreeding a počet potomků.....	8
3.1.2. Inbreeding a kvalita spermií u samců.....	9
3.2. Inbreeding a velikost těla.....	12
3.3. Inbreeding a tělesná hmostnost.....	12
3.4. Inbreeding a poměr pohlaví.....	12
3.5. Inbreeding a schopnost přežití.....	13
3.6. Inbreeding a imunita vůči patogenům.....	15
3.7. Inbreeding a deformace.....	16
3.8. Vliv inbreedingu na pohlavně selekční znaky.....	17
3.9. Další vlivy inbreedingu.....	19
4. Inbreeding ve velké přírodní populaci.....	19
5. Malé populace bez inbreedingové deprese.....	20
6. Vyhnutí se inbreedingu.....	21

7.	Aktivní
inbreeding.....	22
8.	
Diskuze.....	23
9.	
Závěr.....	24
Literatura.....	2
5	

Abstrakt

Ztráta habitatu a fragmentace je dnes aktuálním problémem, který vede k nevyhnutelné redukci efektivní velikosti populace u mnoha druhů. Negativní efekt redukce populací umocňují další procesy jako je genetický drift a inbreeding způsobující zhoršení fitness (tj.inbreedingová deprese). Inbreeding a příbuzné fenomény mohou být tedy hrozbou pro přežití zbytkových populací ohrožených druhů zvířat. Negativní vliv inbreedingu na populace držené v zajetí, které jsou součástí různých záchranných programů je ještě aktuálnější problémem (Frankham et al. 2002, O'Grady 2006). Cílem této práce bylo zhodnotit současnou odbornou literaturu o vlivech inbreedingu na populace ryb, plazů, ptáků a savců. Inbreeding ovlivňuje většinou negativně především vlastnosti spojené s fitness a dále pohlavně selekční znaky a chování.

Klíčová slova:

Příbuzenské křížení, inbreedingová deprese, fitness, přežívání, heterozygotnost

Abstract

Habitat loss and fragmentation is now the current problem, which leads to an inevitable reduction in the effective size of populations of many species. The negative effect of reduction further enhance processes such as genetic drift and inbreeding that causes deterioration of fitness (tj.inbreeding depression). Inbreeding and related phenomena

may therefore be a threat to the survival of remaining populations of endangered species. Negative effects of inbreeding on population held in captivity that are part of the various emergency programs is even more recent concern (Frankham et al. 2002, O'Grady 2006). The aim of this study was to evaluate the current literature on the effects of inbreeding on populations of fish, reptiles, birds and mammals. Inbreeding affects mainly qualities associated with fitness and sexual selection traits and behavior.

Key words:

Inbreeding, inbreeding depression, fitness, survival, heterozygoty

1. Úvod

V této práci se pokusím shrnout dosavadní poznatky o inbreedingu. Zaměřím se obecně na to, co je inbreeding a následně na jeho vliv na populace u ryb, plazů, ptáků a savců. U vybraných skupin porovnam rozdíly vlivu inbreedingu.

Inbreeding je křížení příbuzných jedinců (Frankham a kol. 2002). Vede ke snížení genetické diverzity (Houlden a kol. 2001), která způsobuje inbreedingovou depresi. Inbreedingová deprese se projevuje nejčastěji na fitness a s fitness souvisejícími vlastnostmi (Reed, Frankham 2003). Tyto genetické důsledky mohou vést až k vyhynutí druhu či populace (Frankham 1995, Saccheri a kol. 1998).

Tato problematika je důležitá pro zachování druhu nebo populace, zejména u zvířat chovaných v zajetí.

2. Inbreeding

Inbreeding je křížení příbuzných jedinců (Frankham a kol. 2002). Dochází k němu například při malém počtu jedinců ve skupině, která je izolovaná po delší dobu. Tato izolace může být způsobena například fragmentací prostředí (Saccheri a kol. 1998, Madsen a kol. 1999, Reed a kol. 2003), ztrátou habitatu, znečištěním, introdukcí nových druhů nebo chovem v zajetí. Na malou populaci více působí demografické, enviromentální, katastrofické a genetické faktory a populace je tak více ohrožena vyhynutím (Frankham 2003).

Například ostrovní populace jsou více náchylné k vyhynutí než populace na pevnině (Reed a kol. 2003). To je přisuzováno negenetickým faktorům, ale částečně by to mohlo být dáno i inbreedingem a ztrátou genetické diverzity. Ostrovní populace jsou více inbrední a mají nižší genetickou diverzitu (Frankham 1997, Frankham 1998). Inbreeding je v mnoha ostrovních populacích na úrovni, při níž populace v zajetí vykazují zvýšené riziko vyhynutí. Genetické faktory jsou pravděpodobně přinejmenším částečně zodpovědné za náchylnost k vyhynutí ostrovních populací (Frankham 2003).

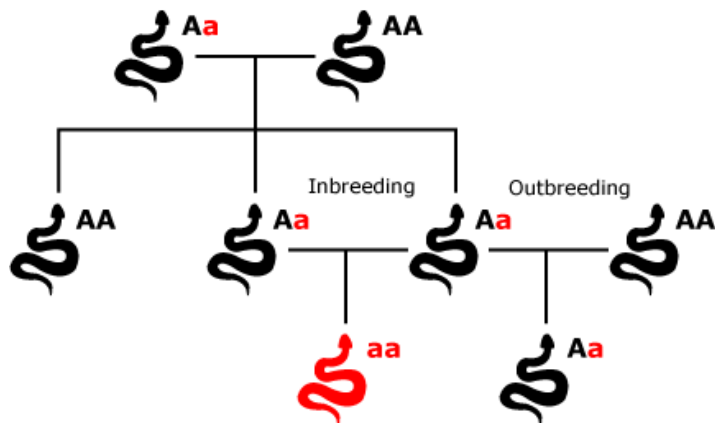
Jedním z důvodů ztráty genetické diverzity druhu je snížení heterozygotnosti jedinců způsobené příbuzenským křížením (Houlden a kol. 2001). V těchto inbredních populacích se často snižuje schopnost adaptace na měnící se prostředí, např. na nové nemoci, škodlivý hmyz, parazity, konkurenty, dravce, znečištění, změny podnebí a vliv člověka (Meagher 1999, Coltman a kol. 1999, Reed a kol. 2003).

Inbreeding způsobuje vyšší pravděpodobnost, že se na jednom lokusu sejdou dvě škodlivé recesivní alely. V heterozygotním stavu je například škodlivá recesivní alela „překryta“ neškodnou dominantní alelou (viz Obr. 1). Ve velkých populacích se recesivní alely sejdou na jednom lokusu jen vzácně. S vyšším výskytem recesivních homozygotů v malých populacích je úzce spojena i inbreedingová (resp. inbrední) deprese (Caldwell a kol. 2006 prostřednictvím <http://evolution.berkeley.edu/evosite/relevance/IIIA1Inbreeding.shtml>). Ta se nečastěji projevuje zhoršením fitness anebo s fitness souvisejícími vlastnostmi. Inbreedingová deprese se nejvíce projevuje na rozmnožovacích schopnostech (například na fertilitu, počet potomků, jejich přežívání a dlouhověkost) (Crnokrak, Roff 1999, Hedrick a Kalinowski 2000, Reed, Frankham 2003). Dále ovlivňuje velikost těla, hmotnost nebo schopnost konkurovat (Bolund 2007, 2010). V malých populacích dochází k potlačování přírodního výběru působením genetického driftu (Seddon a Baverstock 1998) a také dochází k akumulaci mírně škodlivých mutací (Reed 1998).

Genetické důsledky způsobené inbreedingem mohou vést až k vyhynutí druhu či populace (Frankham 1995, Saccheri a kol. 1998).

Obrázek 1: Schéma vzniku homozygota s recesivními škodlivými alelami (převzato z Caldwell a kol. 2006 prostřednictvím <http://evolution.berkeley.edu/evosite/relevance/IIIA1Inbreeding.shtml>)

A = Dominant allele **a** = Recessive deleterious allele



Vedou se diskuze, jestli za snížení životaschopnosti populace nemůžou spíše environmentální faktory. Toto vyvrací výzkum na volně žijící populaci motýlů ve Finsku, kde bylo dokázáno, že inbreeding a ztráta genetické diverzity vedou po odstranění všech dalších ekologických a demografických proměnných ke zvýšení rizika vyhynutí (Saccheri a kol. 1998). Také studie Madsena (1996) zkoumající izolovanou populaci zmijí obecných (*Vipera berus*) v jižním Švédsku prokázala, že inbrední deprese této populace nebyla způsobena environmentálními faktory. Míra znečištění životního prostředí kovy a pesticidy byla nízká a populace netrpěla ani nedostatkem potravy. Dospělé zmijsy byly v dobrém tělesném stavu a jejich novorozená mláďata byla stejně velká jako v jiných populacích. Také počítačové projekce zahrnující demografické, environmentální, katastrofické a genetické faktory ve volné přírodě podporují tvrzení, že inbreeding zvyšuje citlivost populace k vyhynutí (Mills a Smouse 1994).

Negativní vlivy inbreedingu mohou být z populace odstraněny, pokud se jejich genotyp obohatí novými alelami téhož genu od nepříbuzných jedinců z jiné populace (Westemeier a kol. 1998, Madsen 1999).

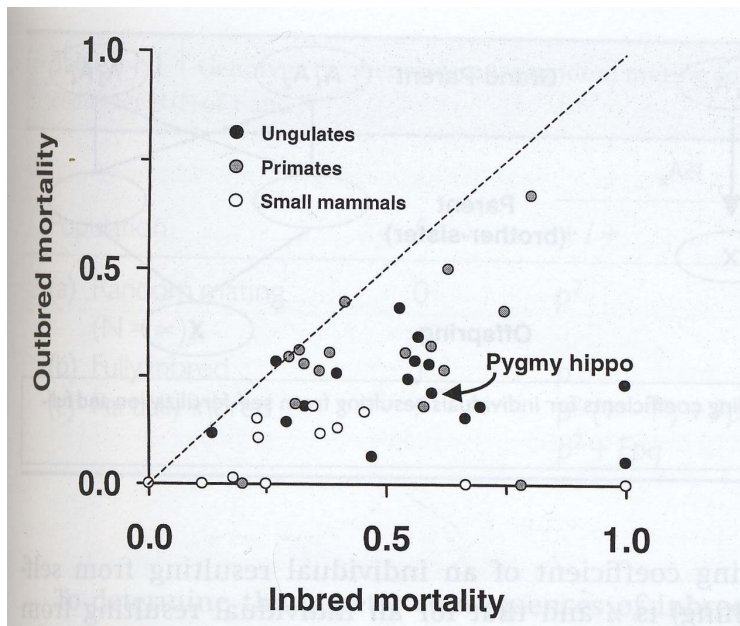
Jak je uvedeno výše, velikost populace úzce souvisí s inbreedingem. Podle Reed 2005 musí být nominální velikost populace (počet jedinců v populaci) musí být větší než řádově 5000, aby byla dlouhodobě životaschopná. Z hlediska přežití je však důležitější efektivní velikost populace, tedy „velikost ideální panmiktické populace, ve které by genetické procesy, jako např. změny ve frekvenci alel působením selekce či driftu, probíhaly stejnou rychlostí jako v reálné studované populaci. V panmiktické v čase

početně stabilní populaci, která obsahuje stejný počet samců a samic a v níž nedochází k překrývání generací či k dalším obdobným fenoménům, je tedy efektivní velikost populace rovna velikosti nominální, tj. skutečnému počtu jedinců v populaci. Jakmile některá z podmínek splněna není, je efektivní velikost populace jiná, zpravidla menší“ (Flegr 2005, podle Wrighta 1931). Pokud je efektivní velikost populace větší než 50 jedinců, populace může krátkodobě přežívat (Soulé 1980) a pokud je větší než asi 500, populace má evoluční potenciál (Reed et al. 2007). Například izolovaná populace zmije obecné (*Vipera berus*) v jižním Švédsku s vysokou hodnotou inbrední deprese má celkovou populaci méně než 40 jedinců a efektivní velikost populace méně než 15 jedinců (Madsen 1996).

2.1 Měření inbreedingu

Inbreeding lze měřit inbreedingovým koeficientem F (Falconer a MacKay 1996 podle Frankham a kol. 2002), udávající pravděpodobnost, že se dvě identické alely sejdou na jednom lokusu. Hodnoty koeficientu F se pohybují v rozmezí od 0 do 1 (0-outbrední, 1-inbrední) (Frankham a kol. 2002). Fitness inbrední populace je třeba srovnávat s outbrední populací ve stejných životních podmínkách. Například hrošící liberijští měli juvenilní mortalitu u outbrední populace 25 % a inbrední 55 % (viz Obrázek 2) (Ralls a Ballou 1983 podle Frankham a kol. 2002).

Obr. 2: Srovnání juvenilní mortality inbredních a outbredních populací



Zdroj: Ralls a Ballou 1983 podle Frankham a kol. 2002

Vzorec pro výpočet inbreedingového koeficientu je: $F = 1 - (\text{fitness inbrední populace} / \text{fitness outbrední populace})$.

Na příkladu porovnání outbrední a inbrední populace gazel (*Gazella dorcas*) se ukázalo, že inbreedingová deprese má podstatný vliv na přežívání jejich potomků. V outbrední populaci přežilo 72 % mláďat oproti 40,5 % v inbrední populaci. Inbreedingový koeficient je 0,44 ($1 - 0,405/0,720 = 0,44$) (Ralls a Ballou 1983 podle Frankham a kol. 2002).

3. Inbreeding a jeho vliv na fitness

3.1. Inbreeding a reprodukční úspěch

3.1.1. Inbreeding a počet potomků

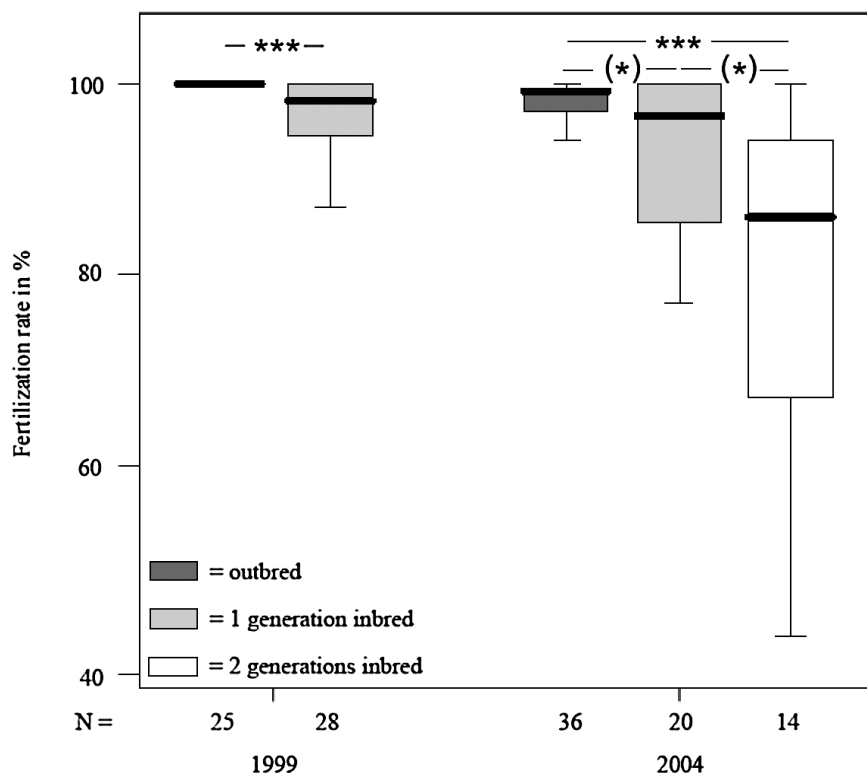
Rabonn a Waddell (2009) zjistili u vlků rudohnědých (*Canis rufus*), že inbreeding snižuje velikost vrhu. Naproti tomu Kalinowským a kol. (1999) ve své práci žádný vliv nezpozoroval. Pro tento rozpor existuje několik možných vysvětlení. Za prvé, používané datové sady mohli zahrnovat příliš málo generací k detekci inbreedingových účinků. Tato domněnka je podporována výsledky Lockyera (2006), který dodatečnými reprodukčními událostmi prokázal signifikantní pokles ve velikosti vrhu s rodičovským

inbreedingem. Druhé vysvětlení může být dáno používáním captive-breeding techniky (křížení jedinců s nejnižším koeficientem příbuznosti) k ochraně před inbreedingem v zajetí, což mohlo snížit statistickou průkaznost vlivu inbreedingu na velikost vrhu. Poslední vysvětlení je, že Kalinowski a kol. (1999) mohli zahrnout do svých výsledků i potencionální hybridy v rámci rodu *Canis*, kteří mohli ovlivnit míru inbreedingové deprese (Rabonn a Waddell 2009).

Podobný negativní efekt inbreedingu na počet potomků, líhnutí a přežívání mládat byl pozorován také u dalších skupin obratlovců: pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*) (Kincaid 1983), koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) (viz. obr.2) (Frommen 2008), zmijí obecných (*Vipera berus*) (Madsen 1996), kulohlavce černého (*Globicephala melas*), tuleně kuželozobého (*Halichocheilus grypus*) nebo albatrose stěhovavého (*Diomedea exulans*) (Amos 2001), rákosníkova velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) (Bensch a kol. 1994) a u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) (Fetherston a Burley 1990).

Spottiswoode, Miller (2004) uvedli, že ptačí druhy mají při křížení blízké příbuzných jedinců vyšší genetickou podobnost a zároveň se u nich snížilo procento úspěšně vylíhlých vajec. Na druhou stranu u hluba růžového (*Columba mayeri*) snížení líhivosti vajec nepotvrdilo ani u populace v zajetí ani u volně žijící populace, ale příbuzenské křížení snížilo celkovou plodnost (Swinnerton 2004). Podobně se u izolované populace tetřívka prériového (*Tympanuchus cupido*) významně snížila s poklesem populační velikosti i fertilita, tak i poměr úspěšně vylíhnutých vajec (Westemeier 1998).

Obr. 2: Snížení fertilizace v první a druhé generaci při inbreedingu u koljušky tříostné (Frommen 2008)



U pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*) má inbreeding vliv kromě počtu vajec a jejich líheň také na věk tření u samic, který se tímto opožďuje (Su a kol. 1996).

Reprodukční úspěch samic může záviset na maternální kondici (Cassinello a Gomendio 1996), která může být ovlivněna inbreedingem (Alados a Escos 1991). U samců je to dáno především kvalitou spermií.

3.1.2. Inbreeding a kvalita spermií u samců

Vlk obecný mexický (*Canis lupus baileyi*) je pravděpodobně ve volné přírodě vyhynulý a žije pouze v zajetí. Inbreední deprese byla měřena na reprodukčním úspěchu u samců na vzorcích spermatu. Byla signifikantně prokázána negativní korelace inbreedingu a kvality spermií (z hlediska pohyblivosti a morfologie). Jelikož kvalita spermatu pozitivně koreluje s reprodukčním úspěchem (fertilitou), jeho snížená kvalita může mít za následek zhoršený reprodukční úspěch (Asa a kol. 2007).

Snížení heterozygotnosti koreluje se špatnou kvalitou spermií i u floridské pumy (*Felis concolor coryi*), u níž byl měřen testikulární objem, vlastnosti spermatu a hypofyzo-gonadální hormony. Floridské pumy měly více kryptorchid (tj. na jedné straně

nesestouplé varle do šourku) než jiné populace (43.8 % oproti 3.9 %). Měly také nižší testikulární objem, objem spermatu, menší pohyblivost spermií, více morfologických abnormalit, včetně vyššího výskytu akrozomálních defektů a abnormální mitochondriální pouzdro. Nebyly nalezeny žádné rozdíly v průměrné cirkulaci folikulo-stimulačního a luteinizačního hormonu a testosteronu mezi floridskými pumami a jinými populacemi pum. Nebyly zjištěny ani žádné rozdíly v těchto hormonech mezi kryptorchydními a nekryptorchydními floridskými pumami. Floridské pumy byly rozděleny na skupiny podle genetické variability: A=nízká, B=střední, C =vysoká. Ve vzájemném srovnání měla skupina A nejnižší testikulární objem a pohyblivost spermií a byla to také jediná zvířata s kryptorchizmem (Barone a kol. 1994).

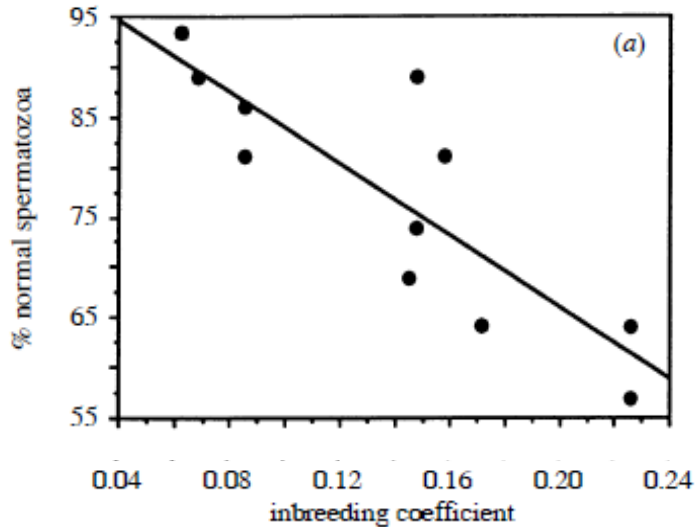
Struktura spermatu může ovlivnit parametry jako je rychlost a směr pohybu, a tak ovlivnit schopnost proniknout do vajíčka a to způsobí horší reprodukční schopnosti (Gomendio, Cassinello a Roldan 2000).

Vysoce inbrední populace finských vlků obecných (*Canis lupus*) držená v zajetí měla také nízké reprodukční úspěchy a sníženou délku života (Laikre a Ryman 1991), ale mechanismy snižující reprodukci (parametry spermatu) nebyly studované. Vila a kol. (2003) zaznamenali stejné snížení reprodukční úspěšnosti i u vysoce inbrední izolované populace volně žijících skandinávských vlků obecných (*Canis lupus*).

Podobně u divokého králíka (*Oryctolagus cuniculus*) byl nalezen pozitivní vztah mezi heterozygotností a produkcí normálních spermií a redukce heterozygotnosti byla také spojena se snížením velikosti testes u samců. Inbreeding u nich způsobil snížení kvality spermií a se zvyšujícím se inbreedingem se zvýšila abnormalita. To má přímou souvislost s celkovou fertilitou (Gage a kol. 2006).

U samců cuvierových gazel (*Gazella cuvieri*) se ukázal pro inbreedingový koeficient silný negativní vztah s ejakulační kvalitou. Míra fluktuální asymetrie spermií souvisí pozitivně s koeficientem inbreedingu a negativně s proporcí normálního spermatu (viz. obr. 3)(Roldan a kol. 1998).

Obr. 3: Korelace inbreedingového koeficientu a kvality spermií (Roldan a kol. 1998)



Jednotlivé linie šedých vlků mexických (*Canis lupus baileyi*) měly nižší procento normálních spermií než ostatní populace vlka obecného (*Canis lupus*) nebo kříženci těchto tří linií (McBride/Certified lineage: pochází ze čtyř zakladatelů- tři samci a jedna samice; Ghost Rance a Arago'n lineage: pochází ze dvou zakladatelů) (Hedrick 1997). Kvalita spermatu vzniklá křížením všech tří linií tak byla vylepšena snížením inbreedingového koeficientu v F1 generaci, ale v dalších generacích zpětného křížení se objevil vysokoprocenní výskyt recesivních škodlivých alel, tedy deformovaných buněk spermatu (Asa a kol. 2007). Jedna z hypotéz je, že škodlivá alela je skryta v rodiči z F1 generace v heterozygotním stavu a v dalších generacích potomků se projeví u homozygotů (Lynch 1991). Špatná kvalita spermatu tak může přetrvávat. Podobně Hedrick (1995) používal pro genetickou záchranu vysoce inbrední volně žijící floridské pumy (*P. concolor coryi*) introdukci nepříbuzných pum (*P. c. stanleyana*) z Texasu. Pokud není populace floridské pumy příliš malá, mělo by dojít k obnovení populace snížením stupně inbreedingu a zvýšením fitness.

Podobný problém se snížením genetické diverzity díky malému počtu zakladatelů (dva nebo tři jedinci) se objevil i v populaci koaly (*Phascolarctos cinereus*) v jihovýchodní Austrálii. To mělo opět za následek snížení kvality spermií a značné zvýšení testikulární aplazie (Houlden a kol. 2001).

3.2. Inbreeding a velikost těla

Inbreedingová deprese byla rovněž demonstrována na velikosti těla v populaci vlků obecných mexických (*Canis lupus baileyi*). Vlci žijící v zajetí s vyšším inbreedingem měli menší velikost těla než vlci s malým nebo žádným inbreedingem (Fredrickson a Hedrick 2002).

Bolund a kol. 2010 poukázal na stejný negativní účinek inbreedingu na velikost těla u obou pohlaví pěnkv zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*). Na druhou stranu v některých studiích se přiklání k tomu, že inbreeding má na velikost těla a tělesnou hmotnost spíše menší účinek oproti vlivu na vlastnosti související s fitness např. Lynch a Walsh (1998). Velký účinek na velikost těla ve studii Bolunda a kol. (2010) by mohl souviset s funkcí velikosti těla v sexuální selekci a s intersexuální konkurencí (Bolund a kol. 2007).

3.3. Inbreeding a tělesná hmotnost

Výzkum skandinávské populace vlka obecného v zajetí (*Canis lupus*) podpořil tvrzení, že inbreeding může mít za následek nižší tělesnou hmotnost u mláďat, vyplývající z inbreedingu mezi geny švédského původu (Laikre a Ryman 1991).

Tuto negativní korelaci potvrdila i studie na pstruhu duhovém (*Oncorhynchus mykiss*) z Kalifornie u dospělých jedinců ve vyšším věku (364 dní). U mladších jedinců nebyl tento vliv signifikantně prokázán (Su a kol. 1996). Stejně tak Su a kol. (1996), podle Gjerde a kol. (1983) nenašli žádnou signifikantní inbrední depresi v růstu ryb ani při vyšších úrovních inbreedingu ($F=0,25$). Předpokládali, že pozorovaná inbreedingová deprese v přežití působila proti inbreedingové depresi v tělesné hmotnosti, protože úmrtnost může prioritně působit na nejmenší jedince v populaci (Su a kol. 1996).

3.4. Inbreeding a poměr pohlaví

Nebyly nalezeny žádné významné vztahy mezi inbreedingem a poměrem pohlaví. U vlků rudohnědých (*Canis rufus*) se zdálo, že byl poměr pohlaví narušen směrem k samčímu pohlaví, ale nebyl objeven žádný vztah mezi inbreedingem a typem potomků (Rabonn a Waddell 2009). Jiná studie našla odchylku v poměru pohlaví u samic rudohnědých vlků, ale tento výsledek mohl být ovlivněn zařazením potencionálních

hybridů rodu *Canis*. Na základě dalších zkoumaných 25 taxonů obratlovců nelze s jistotou dokázat vliv inbreedingu na poměr pohlaví (Frankham a Wicken 2006).

Ve studii na malých populacích tří druhů gazel v zajetí byl zjištěn efekt inbreedingu na poměr pohlaví pouze u jedné z nich. Efektivní velikosti populací jsou malé, ale poměr pohlaví u *Gazella dorcas* a *Gazella cuvieri* je velmi blízký poměru 1:1, takže je neporušený. Pouze u *Gazella mhorr* je poměr pohlaví 3:9 (Cassinello 2004). U *G. Mhorr* se tedy nejspíše jedná o artefakt, protože nejvíce inbrední populace *G. cuvieri* měla poměr pohlaví neporušený.

3.5. Inbreeding a schopnost přežití

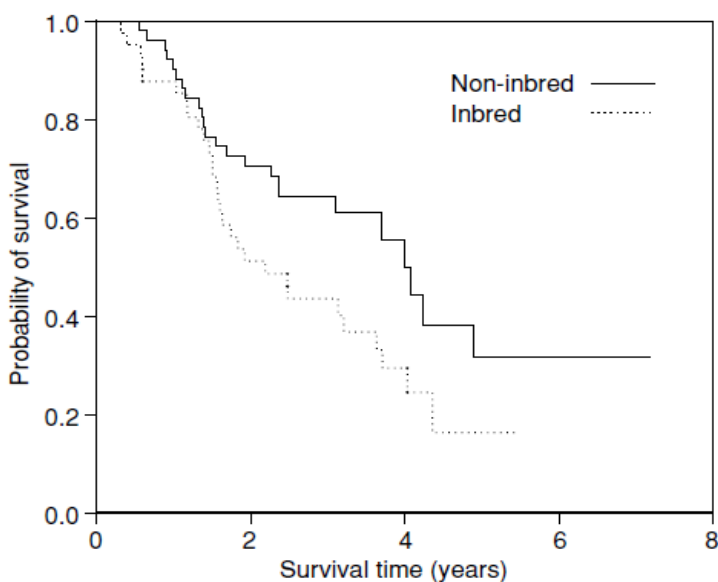
Inbrední jedinci vykazují nižší míru přežívání než outbrední (Ralls a Ballou 1983 podle Frankham a kol. 2002, Cassinello 2004). V případě vlků rudohnědých (*Canis rufus*) bylo zjištěno u inbrední populace žijící v zajetí zvýšené přežívání potomků. Zvýšení přežívání potomků mohlo být ovlivněno faktory, které nesouvisí s inbreedingem. Vlci se mohli do určité míry adaptovat na křížení v zajetí nebo se mohla zlepšit péče v chovu (například veterinární ochrana nebo lepší zdroje potravy). Je také důležité brát v úvahu, že úroveň inbreedingu v této vlčí populaci je relativně nízká v porovnání s ostatními inbredními populacemi rodu *Canis*, které vykazují nárůst juvenilní úmrtnosti (Rabonn a Waddell 2009).

Nárůst juvenilní úmrtnosti dokazují také Likre a Ryman (1991) u vlka obecného mexického (*Canis lupus baileyi*), skandinávského vlka obecného (*Canis lupus lupus*) (Liberg a kol. 2005) nebo jihočínského tygra (*Pantera tigris amoyensis*) Xu a kol. (2007).

Se vzrůstajícím inbreedingovým koeficientem se snižuje schopnost přežití ptáků. Vysoce inbrední holubi (*Columba mayeri*) ($F = 0,25$) byli stejně oslabení jak v zajetí, tak ve volně žijící populaci. Ptáci žijící v zajetí však odolávali nízkým úrovním inbreedingu lépe než ptáci žijící v divoké přírodě (Swinerton 2004). V divoké populaci působí více environmentální faktory, které mohou zvyšovat mortalitu, například nemoci jako trichomoniáza, predace a variabilita prostředí (Swinerton 2001). Na rozdíl od inbrední populace v zajetí, kde může fitness vylepšovat buď adaptace na zajetí (Gilligan a Frankham 2003) nebo lepší management (Crnokrak a Roff 1999).

Výsledky Swinnertona (2004) ukázaly, že inbreeding negativně ovlivňuje schopnost přežití u neopeřených mláďat holuba (*Columba mayeri*) v zajetí i ve volné přírodě, zvláště pokud je úroveň inbreedingu vysoká (viz. Obr. 4). Například v zajetí pouze 16 % vysoce inbredních jedinců přežilo více než jeden rok života. Schopnost přežití neopeřených mláďat holubů v divoké přírodě byla celkově nižší než u populace v zajetí. Srovnatelná schopnost přežití jako u holuba růžového byla pozorována u holuba novozélandského (*Hemiphaga novaezeelandiae*) - 81 % ročně (Clout a kol. 1995).

Obr. 4: Efekt inbreedingu na schopnost přežití samic holuba růžového ve volné přírodě v 1987-98 (Swinnerton 2004)



U zakladatelů holubů růžových (*Columba mayeri*) byla nízká mitochondriální diverzita DNA, téměř dvakrát nižší než u běžných neinbredních populací ptáků (Swinnerton 2004) (například pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*) měla $h=0,89$ (Baker a Marshall 1977), husa sněžní (*Chen caerulescens caerulescens*) $h=0,82$ (Quinn a Wilson 1993), timálievec šedotemenný (*Pomatostomus temporalis*) $h=0,94$ (Edwards 1993) a dunlins jespák obecný (*Calidris alpina*) $h=0,88$ (Wenink a kol. 1993)). Podobně nízká diverzita mitochondriální DNA naznačující vyšší míru inbreedingové deprese, jako u holubů růžových, byla nalezena také například u orla skalního (*Aquila chrysaetos japonica*) $h=0,54$ (Masuda a kol. 1998), jaspáka rezavého (*Calidris canutus*) $h=0,44$

(Baker, Piersma a Rosenmeier 1994), u zakladatelů holuba *Columba inornatai wetmore* $h=0,49$ (Miyamoto, Allard a Moreno 1994) nebo u holuba *Columba i. inornata* $h=0,59$ (Young a Allard 1997).

Inbreedingová deprese se projevila i na snížení dlouhověkosti u samic tří druhů gazel (*G. dorcas*, *G. cuvieri* a *G. mhorr*) v zajetí. U samců byla korelace také negativní, ale ne signifikantně (Alados a Escon 1991). Tento rozdíl by mohl být vysvětlen malým počtem vzorků nebo tím, že nižší hodnoty dlouhověkosti u samců v inbredních populacích byla srovnatelná s outbredními (Cassinello 2004). Rozdíl v dlouhověkosti mezi pohlavími v outbredních populacích může být dána odlišnou life-history strategií. Další příklady snížení dlouhověkosti kvůli inbreedingu lze nalézt ve studii Lacy a kol. (1996).

3.6. Inbreeding a imunita vůči patogenům

Vliv inbreedingu na imunitu vůči patogenům byla zkoumán na několika druzích gazel (*G. cuvieri*, *G. dama* a *G. dorcas*, *G. mhorr*). U nejinbrednějšího druhu *Gazella cuvieri* byl největší výskyt gastrointestinálních parazitů. U gazel se střední a nízkou mírou inbreedingu (*G. dama* a *G. dorcas*) není tento výsledek signifikantní. Jedinci s vysokou mírou inbreedingu jsou citlivější k nákaze parazitů i v příznivých environmentálních podmínkách (Cassinello a kol. 2001).

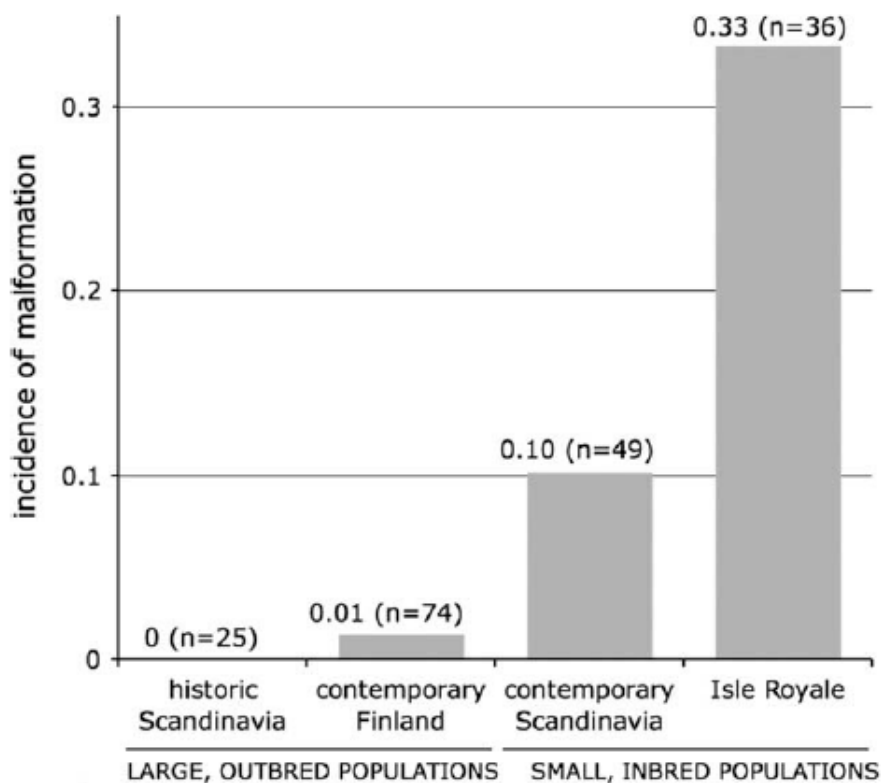
U inbredních samic a samců gazel *G. mhorr* docházelo k vyšší míře úmrtnosti díky patogenům oproti neinbredním samicím (Cassinello 2004). Tím lze vysvětlit, že inbreeding způsobuje snížení rezistence vůči patogenům a to dvěma možnými způsoby: 1. ztrátou heterozygotnosti v MHC genech (podstatný pro imunní funkce organismů) (Edwards a Hedrick 1998) nebo 2. zvýšením pravděpodobnosti výskytu škodlivých recesivních alel v homozygotním stavu (Ferguson a Draushchak 1990 podle Cassinello 2004).

Náchylnost k infekcím způsobenými hlísty u méně heterozygotních jedinců bylo prokázáno i u ovcí druhu *Ovis aries*. Větší úmrtnost byla zaznamenána především za nepříznivých podmínek během chladných zim (Coltman a kol. 1999).

3.7. Inbreeding a deformace

Populace vlků obecných (*Canis lupus*) na ostrovu Royale je extrémně inbrední. Výsledky ukázaly, že 58 % (při n=36) vlků na ostrově vykazovalo nějaký druh vrožené malformace v lumbosakrální oblasti páteře. Outbrední populace vlků obecných měly oproti tomu tuto malformaci pouze v 1 % případů (viz Obr. 5) (Räikönen 2009). U psů domácích (*Canis lupus familiaris*) jsou malformace v lumbosakrální oblasti páteře spojeny s lokomočními potížemi zadních nohou a ocasu a bolestí v zádech. Tyto malformace jsou u psů spojovány s inbreedingem (Morgan a kol. 1993). U vlků s touto poruchou klesá fitness a zvyšuje se genetická zátěž (Kirkpatrick a Jarne 2000).

Obr. 5: Výskyt lumbosakrálních malformací pro různé vzorky vlčích populací (Raikonen 2009)



Vysoký inbreedingový koeficient také koreluje s morfologickými abnormalitami v populacích jihoaustralských koal (*Phascolarctos cinereus*) (Seymour a kol. 2001), nebo s množstvím deformací u zmijí obecných (*Vipera berus*) (Madsen 1996).

3.8. Vliv inbreedingu na pohlavně selekční znaky

Pohlavně selekční znaky jsou ovlivněny inbreedingovou depresí podobně nebo ještě silněji než znaky morfologické (Cotton a kol. 2004). To bylo pozorováno například u živorodky *Poecilia reticulata* (Sheridan a Pomiankowski 1997). Také se očekávalo, že inbreedingová deprese je silnější u samců než u samic, protože na samce působí silnější pohlavní selekční tlaky (Cotton a kol. 2004), avšak studie zabývající se barvou zobáku Bolunda a kol. (2010) našla podobně velký účinek jak u samců, tak u samic.

Toto je v rozporu s předchozím nálezem, kde samice s červenějšími zobáky měly nižší schopnost přežití a také nižší reprodukční hodnoty, zatímco samci s červenějšími zobáky měli vyšší reprodukční hodnoty bez účinku na schopnost přežití (Price a Burley 1994). Existuje důkaz, že samci dávají přednost samicím se středním zbarvením zobáku (Burley a Coopersmith 1987). Sekundární pohlavní znaky (zpěv a barva zobáku) jsou považovány za nejdůležitější při výběru partnera (Houtman 1992, Zann 1996). Samice upřednostňují červenější barvu zobáku a vyšší zpěvní aktivitu (song rates). Toto tvrzení se neshoduje se studií Bolunda a kol. (2010), kde samice přednost samcům s vyšší zpěvní aktivitou (song rates) nedávají a tento rozpor je proto potřeba více prozkoumat. Struktura zpěvu a ornamenty na peří jsou také navrhovány jako pohlavně selektované, avšak výsledky jsou nejednoznačné (Zann 1996).

Inbreeding negativně koreluje se samčí atraktivitou pro samice a tím může zhoršit fitness, například u živorodky *Poecilia reticulata* (Mariette a kol. 2006, van Oosterhout a kol. 2003).

Inbrední samci při **námluvním zpěvu** zpívali v přímém kontaktu samicím mnohem méně než neinbrední, zatímco všechny ostatní (jiné než námluvní) zpěvy inbreedingem ovlivněny nebyly. Většinu energie samci spotřebují na „ostatní“ zpěv, tkaže inbreeding by se v tomto ohledu na kondici projevit neměl (Bolund a kol. 2010).

Inbrední samice ve výběru samců byly signifikantně méně aktivní a strávily více času s jedním ze samců. Tato změna v chování může souviset s kvalitativními rozdíly mezi samicemi. Samice s nižší kvalitou (inbrední) mohou investovat do páření méně a proto jsou méně vybíravé než kvalitnější samice. Tyto výsledky jsou významné ve volbě druha nebo v kompetici. Bylo prokázáno, že výběr sexuálního partnera je ovlivněn inbreedingem (Bolund a kol. 2010).

U živorodky duhové (*Poecilia reticulata*) z Trinidadu byla prokázána inbreedingová deprese na barevném vzoru samců a na sexuálním chování tří generací plně sourozeneckého páření v přírodní populaci. Až 25 % změny barevného vzoru bylo vysvětleno inbreedingem pomocí značného množství škodlivých mutací, které se však neprojeví v první generaci. Přítomnost a nepřítomnost oranžových a černých skvrn je způsobena velkým množstvím letálních alel pro černé a oranžové skvrny. Inbreedingová deprese byla dále nalezena u samčího chování během námluv (Oosterhout 2003). Samčí barevný vzor a chování během námluv koreluje s fitness (Houde a Torio 1992 podle Oosterhout 2003) a jsou důležité pro samičí volbu partnera (Kodric a Brown 1989). Studie Oosterhouta (2003) ukazuje, že mutační zátěž v přírodní populaci by mohla hrát důležitou roli v sexuálním a přirozeném výběru. Aktuální nálezy ukazují, že barevný vzor a námluvné chování odrážející genetickou kvalitu a zdraví samců, mohou poskytovat informace pro samice při volbě sexuálního partnera. Byl nalezen signifikantní pokles v četnosti páření a barevných skvrn. Tato samičí selekce očišťuje populaci od škodlivých recesivních mutací.

Při předchozím studiu živorodek (*Poecilia reticulata*) ovlivňoval inbreeding sexuální vlastnosti ve dvou populacích z Aripo a Paria v Trinidadu, ačkoli tato analýza byla založena na malém vzorku. Inbrední samci také měli méně skvrn (Sheridan, Pomiankowski 1997).

Na jiné populaci živorodky duhové (*Poecilia reticulata*) při plně sourozeneckém páření v první generaci nebyla též prokázána inbreedingová deprese na zbarvení. Tato deprese ale měla za následek silný pokles v samčí sexuální motivaci (intenzita námluv a následné chování) a v pářicím úspěchu (odhadovaný počtem úspěšných páření a úspěchem inseminace) již v první generaci plně sourozeneckého páření. Rozdílný efekt inbreedingové deprese na zbarvení a sexuální chování je zřejmě způsoben rozdílným genetickým základem (Mariette a kol. 2006).

V jiné studii na živorodkách duhových (*Poecilia reticulata*) Oosterhout a kol. (2003) odhalili inbreedingovou depresi ve zbarvení až po několika generacích. Ve studii o koljuškách tříostných (*Gasterosteus aculeatus*) bylo zkoumáno příliš málo generací na to, aby se projevila změna zbarvení. Zjištění, že za jednu generaci dojde pouze k mírnému snížení ve schopnosti přežívání inbredních jedinců u dospělé populace a

k žádné redukci zbarvení u samců, má několik vysvětlení. Koljušky byli chyceny z velké a heterogenní populace, a tak jedna generace plně sourozeneckého páření nemusela stačit k dostatečnému snížení heterozygotnosti a k odhalení všech škodlivých recesivních alel (Frommen 2008).

3.9. Další vlivy inbreedingu

Frommen a kol. (2007) ukázal efekt inbreedingu na **poznávacích schopnostech** koljušky tříostné. Outbrední jedinec preferoval nepříbuzného jedince, zatímco inbrední jedinec tuto vlastnost ztratil.

Jiná studie na šesti populacích ještěrky obecné (*Lacerta agilis*) a pěti populacích zmijí obecných (*Vipera berus*) lišících se velikostí a mírou izolace odhalila signifikantní korelaci mezi velikostí populace a MHC polymorfismu u ještěrky i u zmije. Neizolovaná větší populace vykazuje vyšší genetickou **diverzitu v MHC polymorfismu** než malá izolovaná populace (Madsen a kol. 2000).

4. Inbreeding ve velké přírodní populaci

Studie inbreedingové deprese v přírodních populacích jsou vzácné, protože jsou komplikovány faktory určujícími inbreeding ve volné přírodě. Například ustanovení příbuznosti mezi jedinci v pářící se dvojici vyžaduje spolehlivou znalost rodokmenu nebo určování genetické informace, zvláště úrovně heterozygotnosti (Slate a kol. 2000). Typické rozsahy výběru pro studie přírodní populace nemusí být dostatečně statisticky průkazné k zjištění účinku (Amos a kol. 2001).

Na příkladu švédské populace lejska bělokrkého (*Felicuda Albicollis*) na ostrovu Gotland byl uveden vliv inbreedingu na velkou populaci u řady vlastností spojených s fitness. Za 18 let pozorování objevili pouze 1,04 % z 2139 páření, které mělo za následek nenulový inbreedingový koeficient ($F > 0$). Z toho vyplývá, že inbreeding ve velké populaci je zřejmě vzácný a pokud se vyskytl, způsobil signifikantní snížení v líhnutí vajec, přežití již opeřených mláďat a velikosti kostí (délka tarzu). Pravděpodobnost páření mezi příbuznými se postupem času zvyšuje, protože se zvyšuje i cena vyhnutí se inbreedingu (Kruuk 2002).

Dalším příkladem může být jelen lesní (*Cervus elaphus*) na ostrově Rum ve Skotsku. Pouze 14 z 231 jedinců (6,1 %) mělo nenulový inbreedingový koeficient. Nebyla zde nalezena souvislost mezi inbreedingovým koeficientem ani heterozygotností s populačním fitness. Inbreedingová deprese v porodní váze nebo schopnosti přežít byla nesignifikantní. Pravděpodobné je, že číslo studovaných inbredních jedinců bylo příliš malé. Pokud byla u některých jedinců heterozygotnost nižší, projevilo se to především ve velikosti narozených mláďat, což má vliv na další přežívání (Coulson a kol 1998). Navíc Slate a kol. (2000) v této populaci prokázal signifikantně pozitivní korelaci heterozygotnosti s reprodukčním úspěchem.

Vliv rodičovské příbuznosti negativě koreluje také s reprodukčním úspěchem v divoké populaci, například u kulohlavce černého (*Globicephala melas*), tuleně kuželozobého (*Halichocheilus grypus*) a albatrose stěhovavého (*Diomedea exulans*). Heterozygotnější samci měli více potomků než homozygotnější samci. U samic toto prokázáno nebylo nejspíše proto, že výsledky byly dosaženy pouze na základě pozorování a nikoliv pomocí genetických testů (Amos 2001). Ve studii Slate a kol. (2000) bylo u jelena lesního (*Servus elaphus*) na ostrovu Rum prokázána pozitivně signifikantní korelace heterozygotnosti s reprodukčním úspěchem jak u samců, tak i u samic. Dále koreluje s juvenilním přežíváním.

Vliv inbreedingové deprese v přírodních populacích mohou zvyšovat přírodní podmínky (Keller 2002).

5. Malé populace bez inbreedingové deprese

Na druhou stranu i v malých populacích nemusí mít snížení heterozygotnosti výrazný vliv na přežívání druhu. Vincenzi a kol. (2009) uvedl, že mnoho lososovitých ryb s malou velikostí populace a s nízkou genetickou variabilitou, například pstruh mramorový (*Salmo marmoratus*) Fumagalliho a kol. (2002) podle Vincenzi a kol. (2009), dokáže být životaschopný a dobře přizpůsobený ke svému životnímu prostředí a žádný důkaz o inbreedingové depresi nebyl nalezen (Vincenzi a kol. 2009). V tomto smyslu může být nízká heterozygotnost uvnitř populace lososovitých ryb primárně viděna spíše jako adaptace na lokální ekologické omezení než jako eroze adaptivního potenciálu. Za vyhynutí tohoto pstruha mohou spíše exogenní události. Valiente a kol. (2007) též

uvádí, že nízká variabilita nevedla v adaptaci lososa atlantského (*Salmo salar*), pstruha obecného (*Salmo trutta*) a pstruha amerického (*Oncorhynchus mykiss*).

Křeček zlatý (*Mesocricetus auratus*) je laboratorní zvíře, které vzniklo z pouze jednoho sourozeneckého páru v roce 1930. Ani v tomto extrémním případě nevykazovali žádnou zřejmou inbreedingovou depresi. Teprve nedávná studie Fritzsche a kol. 2006 dokázala snížený reprodukční úspěch křečka v laboratoři ($H = 0,007 \pm 0,007$) oproti outbreední divoké populaci ($H = 0,712 \pm 0,062$).

6. Vyhnutí se inbreedingu

Výrazný pokles ve fitness potomků v důsledku inbreedingové deprese by mohl vysvětlit preferenci samců a samic pro páření s neznámým a možná i nepříbuzným jedincem (Hughes a kol. 1999, Kelley a kol. 1999).

Experimentů potvrzujících vyhýbání se inbreedingu pomocí nenáhodného páření u obratlovců je nedostatek. Například samice koljušky (*Gasterosteus aculeatus*) si vybírá raději nepříbuzného samce na základě tělesné velikosti samců a jejich intenzity červeného svatebního zbarvení (Frommen 2006). Podobně samice myši *Mus spicilegus* a *Mus musculus domesticus* upřednostnili kopulaci s nepříbuznými samci, pokud si měli vybrat (Patris a Baudoin 1998).

V populaci, kde je páření s příbuznými jedinci nevyhnutelné, může být vyhnutí se inbreedingu zabezpečeno pomocí postkopulačně izolačních bariér (například samičí selekce spermií na základě MHC genů), které upřednostňují genotypy nepříbuzných samců (Firman a Simson 2008).

Stockley 2003 ve studii na savcích naznačila, že polyandrie by mohla umožnit otcovství s kompatibilními nebo nepříbuznými samčími genotypy a tím zvýšení schopnosti přežití embrya během vývinu. Například u myši (*Mus musculus*) dokázali vyšší úspěch u oplodnění při polyandrii. Prokázali však, že záleží na pořadí samců při páření. Samice spárené se sourozencem a nesourozencem měly vyšší mortalitu mláďat, jestliže první samec k páření byl sourozenec. Nepříbuzní samci dosahovali výrazně vyššího úspěchu v paternitě než příbuzní, i když se pářili jako druzí po příbuzných samích. Nepříbuzní samci zplodili většinu z generace potomků, když se pářili se samicí první a po druhé s příbuznými (NP) a téměř polovinu potomků, pokud

bylo pořadí páření obrácené (PN). Samice, které kopulovaly s oběma druhy samců prokázali schopnost odlišit samce podle příbuznosti (Firman a Simson 2008).

Lynch 1977 u myši domácí (*Mus musculus*) zjistil, že pokud koeficient příbuzenského křížení překročil hodnotu 0,5, došlo ke zmenšení velikosti a ovlivnění dalších fyzických znaků. Tyto výsledky ukázaly, že inbreeding může mít u myši malý vliv. Naproti tomu práce Jiménez a kol. 1994, který křížil příbuzné myši chované v laboratoři, byla pozorována ztráta tělesné kondice a pokles schopnosti přežít v přírodě v porovnání s jedinci, kteří byli kříženi nepříbuzně. Podobně příbuzensky křížené myši disponovaly poklesem reprodukční úspěšnosti v porovnání s nepříbuzensky kříženými jedinci drženými v přirozených podmínkách (Meagher et al. 2000). Studie Firman a Simson (2008) poskytuje statisticky významný vliv způsobu páření na přežití mláďat po narození. Mortalita mláďat však byla obecně nízká u všech způsobů páření samic.

Výsledky poukazují, že samci myši domácích mohou přizpůsobovat jejich kopulační chování a měnit ejakulační aktivitu podle okolností, ale že nepřizpůsobují jejich kopulační strategii podle příbuzenského vztahu k samici (Firman a Simson 2008). Samčí a samičí zájem o příbuzenské křížení se může lišit a samci jsou více nakloněni k příbuzenskému křížení, než samice (Parker 2006, Kokko a Ots 2006).

7. Aktivní inbreeding

U některých živočichů může existovat v páření aktivní selekce příbuzných (Shields 1993). Například u cichlid pestřence zlatového (*Pelvicachromis taeniatus*) s rovnoměrnou rodičovskou péčí u obou pohlaví, upřednostňují páření s cizími jedinci, ale víc příbuznými než nepříbuznými (se vzálenými příbuznými). Zřejmě z důvodů výhodných znaků fitness jedinců pocházejících z příbuzenského křížení. Podílení se obou pohlaví na rodičovské péči vyžaduje synchronní způsob chování mezi rodiči (Thunken a kol. 2007). Konflikt v rodičovské péči mezi rodiči může způsobit pokles tělesné kondice potomků (Royle a kol. 2002) a o příbuzenství se předpokládá, že vylepšuje spolupráci mezi jedinci (Hamilton 1964). Porovnání rodičovského chování páru z příbuzenského a nepříbuzenského křížení poukazuje, že příbuzné páry spolupracovali víc a vynaložili na rodičovskou péči víc úsilí, než páry nepříbuzné.

Neobjevili žádný důkaz inbreedingové deprese, jejich výsledky naznačují, že pro *P. teaniatus* je příbuzenské křížení výhodná strategie (Thunken a kol. 2007).

8. Diskuze

Nejvíce prací o inbreedingu je u obratlovců. Má vliv na savce, ptáky, ryby i plazi.

U ryb a u ptáků se inbreedingová deprese projevuje nejvíce na velikosti těla, zbarvení, a u ptáků i na zpěvu (např. Sheridan, Pomiankowski 1997, van Oosterhout a kol. 2003, Mariette a kol. 2006, Bolunda a kol. 2010). U ptáků je zbarvení a zpěv důležitý pro výběr vhodného sexuálního partnera. Narozdíl od ptáků se savci a plazi při výběru partnera řídí především čichem. U nich by bylo klíčové rozpoznávat vhodného partnera na základě pachu, např. pomocí MHC genů (Wedekind a kol. 1996). U plazů je zatím málo studií o vlivu inbreedingové deprese.

Se zvyšujícím se inbreedingovým koeficientem se především snižují jednotlivé koreláty fitness, jako velikost vrhu, počet a velikost potomků a jejich schopnost přežívání (např. Kincaid 1983, Madsen 1996).

Na druhou stranu populace se sníženou heterozygotností dokážou být životaschopné. U jednotlivých druhů či populací záleží na populační dynamice. Druhy s rychlým rozmnožováním „r-strategové“ např. hlodavci nebo ryby (Lynch 1977, Fritzsche a kol. 2006, Valiente a kol. 2007, Vincenzi a kol. 2009) se nejspíš mohou se škodlivými alelami lépe vypořádat.

V některých případech může inbreedingový koeficient růst, aniž by se inbreedingová deprese projevovala (Fritzsche a kol. 2006). Někdy může poměrně dlouho trvat než se inbreedingová deprese dostatečně projeví. Pokud se na riziko inbreedingu nebere zřetel hned od začátku při držení populace s omezenou velikostí, pak může hrozit nevyhnutelná degenerace či extinkce (Hedrick 1995). Proto může být inbreeding tak nebezpečný a je třeba zkoumat jeho vliv.

9. Závěr

Tato práce shrnuje především vliv inbreedingu jak u volně žijících zvířat, tak zvířat žijících v zajetí. Když už se inbreedingová deprese projeví, tak má ve většině případů negativní vliv. Snižuje reprodukční schopnost (počet potomků, kvalitu spermií), velikost těla, tělesnou hmotnost, schopnost přežití, imunitu vůči patogenům, způsobuje deformace nebo ovlivňuje pohlavně selekční znaky a chování.

Pro přežívání druhů je důležité věnovat se této problematice, zejména v chovech. Vyvarování se inbreedingové depresi pomůže například vedení rodokmenů a udržování toku genů od nepříbuzných jedinců.

Jelikož v odborné literatuře je nedostatek prací na vliv inbreedingu u plazů, je potřeba se tímto jevem u nich v budoucnu zabývat.

Literatura:

- Alados C.L., Esco's J.** (1991). Phenotypic and genetic characteristics affecting lifetime reproductive success in female Cuvier's, dama and dorcas gazelles (*Gazella cuvieri*, *G. dama* and *G. dorcas*). *Journal of Zoology, London* **223**, 307-321.
- Amos W., Worthington Wilmer J., Fullard K., Burg T.M., Croxall J.P & Bloch D. et al.** (2001). The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* **268**, 2021-2027.
- Asa C., Miller P., Agnew M., Rebolledo J.A.R., Lindsey S.L., Callahan M. & Bauman K.** (2007). Relationship of inbreeding with sperm quality and reproductive success in Mexican gray wolves. *Anim. Conserv.* **10**, 326-331.
- Baker A. J. & Marshall H. D.** (1997). Mitochondrial control region sequences as tools for understanding evolution. In *Avian molecular evolution and systematics*: 51-79. Mindell, D. P. (Ed.). London: Academic Press.
- Baker A. J., Piersma T. & Rosenmeier L.** (1994). Unravelling the intraspecific phylogeography of knots *Calidris canutus*: a progress report on the search for genetic markers. *J. Ornithol.* **135**, 599-608.
- Barone M.A., Roelke M.E., Howard J.G., Brown J.L., Anderson A.E. & Wildt D.E.** (1994). Reproductive characteristics of male Florida panthers: comparative studies from Florida, Texas, Colorado, Latin America and North American zoos. *J. Mammal.* **75**, 150-162
- Bensch S., Hasselquist D., von Schantz T.** (1994) Genetic similarity between parents predicts hatching failure: nonincestuous inbreeding in the great reed warbler? *Evolution.* **48**, 317-326.
- Bolund E., Martin K., Kempnaers B. & Forstmeier W.** (2010). Inbreeding depression of sexually selected traits and attractiveness in the zebra finch. *Animal Behaviour.* **79**, 947-955.
- Bolund E., Schielzeth H. & Forstmeier W.** (2007). Intrasexual competition in zebra finches, the role of beak colour and body size. *Animal Behaviour.* **74**, 715-724.
- Burley N. & Coopersmith C. B.** (1987). Bill color preferences of zebra finches. *Ethology.* **76**, 133-151.
- Caldwel R., Collins J., Frankel J., Glihlick A.D., Heys S., Huffard. C., Janulaw A., Lee A., Lidberg D.R., Meikle E., Monk A., Sheen J., Scotchmoor J., Scott.E.C., Smith D., Stefanski M., Stromberg C.A.E., Terry M., Thanukos A., Whitney C., Zimmer C.** (2006). <http://evolution.berkeley.edu/evosite/relevance/IIIA1Inbreeding.shtml>

- Cassinello, J., Gomendio, M., (1996). Adaptive variation in litter size and sex ratio at birth in a sexually dimorphic ungulate. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* **263**, 1461-1466.
- Cassinello J., Gomendio M., Roldan E.R.S. (2001). The relationship between coefficient of inbreeding and parasite burden in endangered gazelles. *Conserv. Biol.* **15**, 1171-1174.
- Cassinello J. (2005). Inbreeding depression on reproductive performance and survival in captive gazelles of great conservation value. *Biol Conserv.* **122**, 453-464.
- Clout M. N., Karl B. J., Pierce R. J. & Robertson H. A. (1995). Breeding and survival of New Zealand pigeons *Hemiphaga novaeseelandiae*. *Ibis.* **137**, 264-271.
- Coltman D.W., Pilkington J.G., Smith J.A. and Pemberton J.M. (1999). Parasite-mediated selection against inbred soay sheep in a free-living island population. *Evolution.* **53**, 1259-1267
- Cotton S., Fowler K. & Pomiankowski A. (2004). Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proceedings of the Royal Society B.* **271**, 771-783.
- Coulson T.N., Pemberton J.M., Albon S.D., Beaumont M., Marshall T.C. and Slate J. *et al.* (1998). Microsatellites reveal heterosis in red deer. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences.* **265** (1395), 489-495.
- Crnokrak, P., and D. A. Roff. (1999). Inbreeding depression in the wild. *Heredity.* 1009-1018
- Croxall J. P., Bloch D. & Coulson T. (2001). The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proc. R. Soc. Lond. B* **268**, 2021-2027. (DOI 10.1098/rspb.2001.1751.)
- Edwards S. V. (1993). Mitochondrial gene genealogy and gene flow among island and mainland populations of a sedentary songbird, the grey-crowned babbler. *Pomatostomus temporalis*. *Evolution.* **47**, 1118-1137.
- Fetherston I. A. & Burley N. T. (1990). Do zebra finches prefer to mate with close relatives? *Behavioral Ecology and Sociobiology.* **27**, 411-414.
- Firman R.C., Simmons L.W. (2008) Polyandry facilitates postcopulatory inbreeding avoidance in house mice. *Evolution.* **62**, 603- 611.
- Flegr J. (2005). *Evoluční biologie*. Academia, Praha
- Frankham R. (1995). Inbreeding and extinction: a threshold effect. *Conserv. Biol.* **15**, 287-289.
- Frankham R. (1997). Do island populations have lower genetic variation than mainland populations? *Heredity* **.78**, 311-327.
- Frankham R. (1998). Inbreeding and extinction: Island populations. *Conserv. Biol.* **12**, 665-675.

- Frankham R. (2003). Genetics and conservation biology. Key Centre for Biodiversity and Bioresources, Department of Biological Sciences, Macquarie University, NSW 2109, Australia
- Frankham R., Ballou J.D. and Briscoe D.A. (2002). Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Frankham R., Wilcken J. (2006). Does inbreeding distort sex ratios? *Conserv. Genet.* **7**, 879-893.
- Fredrickson R. and Hedrick P. (2002). Body size in endangered Mexican wolves: effects of inbreeding and crosslineage matings. *Anim. Conserv.* **5**, 39-43.
- Fritzsche P, Neumann K, Nasdal K, Gattermann R (2006) Differences in reproductive success between laboratory and wild-derived golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) as a consequence of inbreeding. *Behav Ecol Sociobiol.* **60**, 220-226.
- Frommen J.G., Bakker T.C.M. (2006). Inbreeding avoidance through nonrandom mating in sticklebacks. *Biol Lett* **2**, 232-235.
- Frommen J.G., Luz C., Mazzi D., Bakker T.C.M. (2008). Inbreeding depression affects fertilization success and survival but not breeding coloration in threespine sticklebacks. *Behaviour.* **145**, 425-441.
- Frommen J.G., Mehlis M., Brendler C. & Bakker T.C.M. (2007). Shoaling decisions in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) – familiarity, kinship and inbreeding. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**, 533-539.
- Fumagalli, L., Snoj, A., Jesenský, D., Balloux, F., Jug, T., Duron, O., Brossier, F., Crivelli, A.J. & Berrebi, P. (2002). Extreme genetic differentiation among the remnant populations of marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Mol. Ecol.* **11**, 2711-2716.
- Gage M.J.G., Surridge A.K., Tomkins J.L., Green E., Wiskin L., Bell D.J. and Hewitt G.M. (2006). Reduced heterozygosity depresses sperm quality in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus*. *Curr. Biol.* **16**, 612-617
- Gilligan D.M. & Frankham R. (2003). Dynamics of genetic adaptation to captivity. *Conserv. Genet.* **4**, 189-197.
- Gomendio, M., Cassinello, J. & Roldan, E.R.S. (2000). A comparative study of ejaculate traits in three endangered ungulates with different levels of inbreeding: fluctuating asymmetry as an indicator of reproductive and genetic stress. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* **267**, 875-882.
- Hamilton, W.D. (1964). Genetical evolution of social behaviour I. *J. Theor. Biol.* **7**, 1-16.
- Hedrick P.W. (1995). Gene flow and genetic restoration: the Florida panther as a case study. *Conserv. Biol.* **9**, 996-1007.

- Hedrick P. W. and Kalinowski S. T. (2000). Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **31**, 139-162.
- Hedrick P.W., Miller P.S., Geffen E. and Wayne R. (1997). Genetic evaluation of the three captive Mexican wolf lineages. *Zoo Biol.* **16**, 47-69.
- Houlden B.A., England P.R., Taylor A.C., Greville W.D. and Sherwin W.B. (1996). Low genetic variability of the koala *Phascolarctos cinereus* in southeastern Australia. *Mol. Ecol.* **5**, 269-281.
- Houlden B.A, High effective inbreeding coefficients correlate with morphological abnormalities in populations of South Australian koalas (*Phascolarctos cinereus*). *Anim. Conserv.* **4** (2001), 211-219.
- Houtman A. M. (1992). Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society B*, **249**, 3-6.
- Hughes K.A., Du L., Rodd F.H. & Reznick D.N. (1999). Familiarity leads to female mate preference for novel males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Anim. Behav.* **58**, 907-916.
- Jiménez, J. A., K. A. Hughes, G. Alaks, L. Graham, and R. C. Lacy. (1994). An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science*. **266**, 271-273.
- Kalinowski S.T., Hedrick P.W., Miller P.S. (1999). No inbreeding depression observed in Mexican and red wolf captive breeding programs. *Conserv. Biol.* **13**, 1371-1377.
- L.F. Keller, P.R. Grant, B.R. Grant and K. Petren (2002). Environmental conditions affect the magnitude of inbreeding depression in survival of Darwin's finches. *Evolution* **56**, 1229-1239.
- Kelley J.L., Graves J.A. & Magurran A.E. (1999). Familiarity breeds contempt in guppies. *Nature*. **401**, 661.
- Kincaid H.L. (1983). Inbreeding in fish populations used for aquaculture. *Aquaculture* **3**, 215-227.
- Kirkpatrick M., Jarne P. (2000). The Effects of a Bottleneck on Inbreeding Depression and the Genetic Load. *The American Naturalist*. **155**, 154-167.
- Kodric-Brown A. (1989). Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **25**, 393-401.
- Kruuk L.E.B., Sheldon B.C. and Merilä J. (2002). Severe inbreeding depression in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*), *Proceedings of the Royal Society B* **269**, 1581-1589.
- Lacy, R.C., Alaks, G., Walsh, A., 1996. Hierarchical analysis of inbreeding depression in *Peromyscus polionotus*. *Evolution* **50**, 2187-2200.
- Laikre L., Ryman N. (1991). Inbreeding depression in a captive wolf (*Canis lupus*) population.

Conserv. Biol. **5**, 33-40

Latter B.D.H. and Mulley J.C. (1995). Genetic adaptation to captivity and inbreeding depression in small laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*. **139**, 255-266

Liberg O., Andre´ n H., Pederson H.C., Sand H., Sejbeg D., Wabakken P., A’ kesson M, Bensch S. (2005). Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biol Lett.* **1**, 17-20.

Lockyear K.M. (2006). An exploration of fecundity in captive red wolves (*Canis rufus*): implications for population management. [Dissertation]. Toronto: York University.

Lynch C. B. (1977). Inbreeding effects upon animals derived from a wild population of *Mus musculus*. *Evolution*. **31**, 526-537.

Lynch M. (1991). The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution*. **45**, 622-629.

Lynch M. & Walsh B. (1998). *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA, USA.

Lynch M. & Walsh B. (1998). *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.

Madsen T., Olsson M., Wittzell H. et. Al. (2000) Population size and genetic diversity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adders (*Vipera berus*). *Biol. Conserv.* **94**, 257-262.

Madsen T., Shine R., Olsson M. and Wittzell H. (1999). Restoration of an inbred adder population. *Nature*. **402**, 34-35.

Madsen T., Stille B. & Shine R. (1996). Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. *Biol. Conserv.* **75**, 113-118.

Margulis, S. W. 1998. Differential effects of inbreeding at juvenile and adult life-history stages in *Peromyscus polionotus*. *J. Mammal.* **79**:326-336.

Mariette M., Kelley J.L., Brooks R. & Evans J.P. (2006). The effects of inbreeding on male courtship behaviour and coloration in guppies. *Ethology*. **112**, 807-814.

Masuda, R., Noro, M., Kurose, N., Nishida-Umehara, C., Takechi, H., Yamazaki, T., Kosuge, M. & Yoshida, M. C. (1998). Genetic characteristics of endangered Japanese golden eagles (*Aquila chrysaetos japonica*) based on mitochondrial DNAD-loop sequences and karyotypes. *Zoo Biol.* **17**, 111-121.

Meagher S. (1999), Genetic diversity and *Capillaria hepatica* (Nematoda) prevalence in Michigan deer mouse populations. *Evolution*. **53**, 1318-1324

Meagher, S., D. J. Penn, and W. K. Potts. (2000). Male-male competition magnifies inbreeding depression in wild house mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **97**, 3324-3329.

Mills L.S. and Smouse P.E. (1994), Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *Amer. Natur.* **144**, 412-431.

Miyamoto M.M., Allard M.W. & Moreno J. A. (1994). Conservation genetics of the plain pigeon (*Columba inornata*) in Puerto Rico. *Auk*. **111**, 910-916.

Moore J. a Ali (1984). Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Anim. Nebav.* **32**, 94-112.

Morgan J.P., Bahr A., Franti C.E., Bailey C.S., (1993). Lumbosacral transitional vertebrae as a predisposing cause of cauda equina syndrome in German shepherd dogs: 161 cases (1987-1990). *Journal of the American Veterinary Medical Association.* **202**, 1877-1882

Murton R. K. (1965). The wood pigeon. London: *New Naturalist Monograph Series, Collins*.

Murton R. K. (1966). A statistical evaluation of the effect of wood pigeon shooting as evidenced by the recoveries of ringed birds. *Statistician.* **16**, 183-202.

O'Brien S. J. (1985). Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science N. Y.* **227**, 1428.

O'Grady J. J., Brook B. W., Reed D. H., Ballou J.D., Tonkyn D. W., Frankham R. (2006). Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biological Conservation.* **133**(1), 42-51.

Parker G. A. (2006). Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **361**, 235-259.

Price D. K. & Burley N. T. (1994). Constraints on the evolution of attractive traits: selection in male and female zebra finches. *American Naturalist.* **144**, 908-934.

Pukazhenti B.S., Wildt D.E. and Howard J.G. (2001). The phenomenon and significance of teratospermia in felids. *J. Reprod. Fert.* **57** (Suppl.), 423-433.

Quinn T.W. & Wilson A. C. (1993). Sequence evolution in and around the mitochondrial control region in birds. *J. Mol. Evol.* **37**, 417-425.

Räikkönen J., Vucetich J.A., Petersosn R.O., Nelson M.P. (2009). Congenital bone deformities and the inbred wolves (*Canis lupus*) of Isle Royale. *Conserv. Biol.* **142**, 1025-1031

Rabon D.R. & Waddell W. (2009). Effects of Inbreeding on Reproductive Success, Performance, Litter Size, and Survival in Captive Red Wolves (*Canis rufus*). *Zoo Biology.* **29**, 36-49.

Reed D.H. (1998). Population size, selection, and mutation accumulation Ph.D. dissertation. University of Houston, Houston, Texas.

[Reed D.H. \(2005\)](#). Relationship between population size and fitness, *Conserv. Biol.* **19**, 563-568.

Reed D.H, Frankham R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conserv Biol.* **17**, 230-237

Reed D.H., Lowe E., Briscoe D.A. and Frankham R. (2003). Inbreeding and extinction: Effects of rate of inbreeding. *Conserv. Genet.*

Reed, D. H. & Nicholas, A. C. & Stratton, G. E. (2007). Genetic quality of individuals impacts population dynamics. *Animal Conservation*, **10**, 275-283.

Roldan E.R.S., Cassinello J., Abaigar T. and Gomendio M. (1998). Inbreeding, fluctuating asymmetry, and ejaculate quality in an endangered ungulate. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* **265**, 243-248

Royle, N.J., Hartley, I.R., and Parker, G.A. (2002). Sexual conflict reduces offspring fitness in zebra finches. *Nature.* **416**, 733-736.

Saccheri I., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W. and Hanski I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**, 491-494

Seddon J.M. and Baverstock P.R. (1998). Variation on islands: Major histocompatibility complex (*Mhc*) polymorphism in populations of the Australian bush rat. *Mol. Ecol.* **8**, 2071-2079.

Seymour A.M, Montgomery M.E., Costello B.H., Ihle S., Johnsson G., St John B., Taggart D. and

Sheridan L. & Pomiankowski A. (1997). Fluctuating asymmetry, spot asymmetry and inbreeding depression in the sexual coloration of male guppy fish. *Heredity.* **79**, 515-523.

Shields, W.M. (1993). The natural and unnatural history of inbreeding and outbreeding. In *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding*, N.W. Thornhill, ed. (Chicago: *University of Chicago Press*), 143-169.

Slate J., Kruuk L. E. B., Clutton-Brock T. H. & Pemberton J. M. (2002) Inbreeding depression and fitness in a wild mammal. *Proc. R. Soc. Lond. B* (Submitted.)

Soulé M. E. (1980). Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: Soulé, .E. & Wilcox, B. A. (Eds.), *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective*, 151-169. Sunderland, MA: Sinauer.

Spottiswoode C. & Mřller A. P. (2004). Genetic similarity and hatching success in birds. *Proceedings of the Royal Society B.* **271**, 267-272.

- Stockley P.** (2003). Female multiple mating behaviour, early reproductive failure and litter size variation in mammals. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **270**, 271- 278.
- Su G.S., Liljedahl L.E., Gall G.A.E.** (1996) Effects of inbreeding on growth and reproductive traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture.* **142**, 139-148.
- Swinerton K.J. a kol.** (2004). Inbreeding depression and founder diversity among captive and free-living populations of the endangered pink pigeon *Columba mayeri*. *Anim. conv.* **7**, 352-364
- Swinerton K. J.** (2001). *Ecology and conservation of the pink pigeon Columba mayeri in Mauritius*. Ph.D. thesis: *Durrell Institute of Conservation and Ecology, University of Kent, Canterbury, Kent.*
- Thünken T., T.C.M. Bakker, S.A. Baldauf and H. Kullmann.** (2007) Active inbreeding in a cichlid fish and its adaptive significance, *Current Biology.* **17**, 225-229
- Valiente A.G., Juanes F., Nunez P. & Garcia-Vazquez E.** (2007). Is genetic variability so important? Non-native salmonids in South America. *J. Fish Biol.* **71**, 136-147.
- van Oosterhout C.** (2000). Captive Metapopulations of the Butterfly Bicyclus Anynana. PhD Thesis, Leiden University, The Netherlands.
- van Oosterhout C., Trigg R.E., Carvalho G.R., Magurran A.E., Hauser L., Shaw P.W.** (2003) Inbreeding depression and genetic load of sexually selected traits: how the guppy lost its spots. *J Evol. Biol.* **16**, 273-281.
- Vila, C., Sundqvist, A.-K., Flagstad, O., Seddon, J., Bjornerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken, P. & Ellegren, H.** (2003). Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* **270**, 91-97.
- Vincenzi, S., Crivelli, A., Jesenský, D. & De leoa, G.A.** (2009). The management of small, isolated salmonid populations: do we have to fix it if it ain't broken? *Anim. Conserv.*, doi: 10.1111/j.1469-1795.2009.00292.x
- Wedekind, C., M. Chapuisat, E. Macas, and T.R`ulicke.** (1996). Non-random fertilisation in mice correlates with the MHC and something else. *Heredity.* **77**, 400-409.
- Wenink P. W., Baker A. J. & Tilanus M. G. J.** (1993). Hypervariable control-region sequences reveal global population structuring in a long-distance migrant shorebird, the dunlin (*Calidris alpina*). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **90**, 94-98.
- Westemeier R.L.** (1998). Tracking long-term decline and recovery of an isolated population. *Science.* **282**, 1695-1698.

Wildt D.E., Bush M., Goodrowe K.L., Packer C., Pusey A.E., Brown J.L., Joslin P. and O'Brien S.J. (1987). Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations. *Nature*. **329**, 328-331.

Xu Y.C., Fang S.G., Li Z.K. (2007). Sustainability of the South China tiger: implications of inbreeding depression and introgression. *Conserv. Genet.* **8**, 1199-1207.

Yoshida M. C. (1998). Genetic characteristics of endangered Japanese golden eagles (*Aquila chrysaetos japonica*) based on mitochondrial DNA D-loop sequences and karyotypes. *Zoo Biol.* **17**, 111-121.

Young D. L. & Allard M. W. (1997). Conservation genetics of the plain pigeon *Columba inornata* in Puerto Rico and the Dominican Republic. *Mol. Ecol.* **6**: 877-879.

Zann R. (1996). The Zebra Finch: a Synthesis of Field and Laboratory Studies. New York: *Oxford University Press*.

Sekundárni citace

Falconer D.S., MacKay T.F.C. (1996). Introduction to quantitative genetics. 4th edition. Longman Scientific & Technical, Burnt Mill, Harlow, United Kingdom. 549-558. Ferguson, M.M., Drahuschak, L.R., 1990. Disease resistance and enzyme heterozygosity in rainbow trout. *Heredity* **64**, 413-417.

Ferguson M.M., Drahuschak L.R. (1990). Disease resistance and enzyme heterozygosity in rainbow trout. *Heredity* **64**, 413-417.

Fumagalli L., Snoj A., Jesens'ek D., Balloux F., Jug T., Duron O., Brossier F., Crivelli A.J. & Berrebi P. (2002). Extreme genetic differentiation among the remnant populations of marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Mol. Ecol.* **11**, 2711-2716.

Gjerde B., Gunnes K., Gjedrem T. (1983) Efekt of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. *Aquaculture*. **34**, 327-332

Houde A.E. & Torio A.J. (1992). Effect of parasitic infection on male color pattern and female choice in guppies. *Behav. Ecol.* **3**, 346-351.

Ralls K. and Ballou J. (1983). Extinction: lesson from zoo. 164-184 in C.M. Schonewald-Cox, hambers B, MacBryde and Thomas L., eds. Genetics and Conservation: A Reference for anaging Wild Animal and Plant Population. *Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA*.

Wright S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. **16**, 97-159.