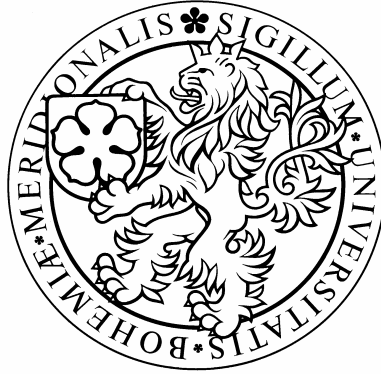


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Bakalářská práce:

**Izolované subpopulace u hlodavců se zaměřením na
hraboše mokřadního**

Vypracoval: Anna Leštinová
Školitel: Doc. RNDr. František Sedláček, CSc.

České Budějovice 2007

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě, elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 28. 4. 2007

.....
Anna Leštinová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli Doc. RNDr. Františku Sedláčkovi, CSc., za odborné vedení, ochotu, trpělivost a cenné rady, které mi pomohly při vypracování mé bakalářské práce.

Obsah:

1. Úvod.....	5
2. Fragmentace habitatu a izolace subpopulací.....	6
3. Vliv izolace na populačně-ekologické parametry.....	7
4. Vliv izolace na populačně-genetické parametry.....	12
5. Vliv izolace na somatické parametry.....	15
6. Cíle budoucí práce.....	16
7. Literatura.....	17
8. Obrazová příloha.....	22

1. Úvod

Hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*) je v České republice vázán na vlhká stanoviště se studeným mikroklimatem a hustou vegetací (Anděra & Beneš 2001). Jeho výskyt byl pravděpodobně vždy omezen na malé, relativně izolované plochy pravděpodobně i během pleistocénu (Anděra 1980, Fejfar & Horáček 1990, Horáček 1990, 2000). Tyto subpopulace hraboše mokřadního přežívají ve více méně stabilní početnosti. V současnosti v sekundárních habitatech (např. horské mýtiny po smrkových monokulturách) může však početnost kolísat v rozsahu několika řádů, od několika jedinců až do stovek jedinců na hektar (Bejček et al. 1999). Tento druh by tak mohl být velmi zajímavým objektem populačně genetických studií k problematice odlišnosti a inbrednosti izolovaných subpopulací ve fragmentovaných habitatech a současně také k problematice genetické struktury velkých populací procházejících výraznými změnami početnosti.

Hraboš mokřadní se v Evropě vyskytuje od Velké Británie (chybí v Irsku a na Islandu) a některých dalších ostrovů až po jezero Bajkal na střední Sibiři. Jižní hranice evropské části areálu probíhá horskými oblastmi Španělska, Itálie, Slovinska a Srbska, na severu sahá až k pobřeží Severního ledového oceánu (viz obr. 1). Zcela nově je rozlišována západní, východní a jižní fylogeografická skupina. Tyto skupiny měly poněkud jiný osud během a po ústupu pleistocenního zalednění (Jaarola & Searle 2002). Podle této studie naše populace náležejí k západní formě, která osídlila střed a západ evropy z balkánského refugia.

V ČR je hraboš mokřadní v makroměřítku hojný (viz obr. 2), avšak jeho výskyt je výrazně ostrůvkovitý zvláště v nižších polohách teplých oblastí středních Čech a jižní Moravy, kde izolovanost bývá zvýrazněna melioračními úpravami. Optimální podmínky nalézá na podmáčených (nekosených) loukách, rašeliništích, bažinách a jiných mokřadech. Ve vyšších, chladnějších polohách je hojný, zvláště pak na imisních holinách horských hřebenů (např. Krušné hory). Zde osidluje husté porosty třtiny a dalších travin (Anděra 1980, Anděra & Beneš 2001).

Hraboš mokřadní vykazuje v letním období noční aktivitu, v zimním období pak spíše denní. V husté vegetaci si staví hnízda i nad úrovní půdy. Rozmnožování začíná v březnu a může končit zhruba až v listopadu. Dokumentováno je i rozmnožování v zimním období pod sněhem. Samice jsou schopny vyprodukovat sezonně 3 až 5 vrhů o 3 až 8 mládětech. Samečkové jsou zhruba po 7 týdnech pohlavně zralí, samice poněkud dříve. Enormní nárůst

populační hustoty je pozorován většinou jednou za dva až tři roky (Anděra 1981, Niethammer & Krapp 1982).

2. Fragmentace habitatu a izolace subpopulací

V Norsku se vyskytují dvě geograficky oddělené populace hraboše hospodárného (*Microtus oeconomus*), jedna na severu, druhá na jihu země. Sociální organizace u těchto dvou forem je odlišná jak ve volné přírodě, tak za laboratorních podmínek. Severní forma vykazuje poměr pohlaví ve prospěch samic, jižní nikoliv. Tento poměr nemá žádný vztah k hmotnosti samic, velikosti vrhu ani počtu odchovaných generací (Ims 1994). Fragmentace nemá vliv na poměr pohlaví mláďat na úrovni populace, ale v rámci populace je produkce ovlivněna tím, zda se samice nacházejí ve fragmentu samy, potom je v jejich vrhu převaha samic, nebo ho obývají společně s jinými samicemi, pak je převaha samic ve vrhu menší. V jižní populaci rodí velké samice více samic než malé. Samice tedy upravují poměr pohlaví ve vrhu podle dostupnosti zdrojů a podle okolního sociálního prostředí (Aars 1995). Na severu jsou hraboši o 51 % těžší než na jihu. Severní hraboši se rodí větší a rostou rychleji, zatímco početnost i hmotnost vrhu je větší u jižní formy, což naznačuje vyšší prenatalní reprodukční náklady u jižních samic. Odlišnost v hmotnosti těla a rychlost růstu jsou genetického původu, situace samice (matky) na ně nemá vliv. Po zkřížení uvedených dvou forem byla hmotnost mláďat podobnější hmotnosti u jižní populace, což naznačuje jeho genetickou dominanci (Ims 1997).

Dopad fragmentace habitatu na disperzi je u obou forem podobný. Malé fragmenty zvyšují disperzi, ve větší míře však u jedné z forem. Způsob vyhýbání se inbreedingu je u těchto forem odlišný, čímž se vysvětlují jejich rozdílné výsledné hodnoty. Zvýšená míra fragmentace má za následek vyšší míru sdružování jedinců, přičemž samice se sdružují častěji než samci (Bjørnstad 1998).

Genetická variabilita těchto dvou forem byla studována pomocí DNA fingerprintingu. Rozdíly, objevené mezi uvedenými populacemi, jasně diagnostikovaly, odkud zvířata pocházejí. Tyto rozdíly odrážejí izolaci a možná i oddělené osidlování oblasti ze dvou refugií. V rámci severní oblasti bylo několik subpopulací pozorováno nepřetržitě několik let. Srovnání zvířat ve třech místech vzdálených přibližně 10 km ukazuje gradient genetické podobnosti. Odchycení sourozenci byli také porovnáváni, přičemž jejich průměrné hodnoty byly podstatně vyšší než hodnoty ostatních zvířat ze stejné lokality (Stacy 1994). U uvedených dvou forem

hraboše hospodárného byl zjišťován také dopad inbreedingu na reprodukční parametry, velikost těla mladých a rodičovské chování. Obě pozorované formy obsahovaly inbrední a outbrední skupinu. Jižní forma vykazovala potlačenou míru reprodukce (velikostí vrhu a počtem gravidit), pravděpodobně způsobenou inbreedingem, zatímco u severní formy nebyl žádný vliv inbreedingu zaznamenán. Velikost těla a rodičovské chování se nijak významně nelišily u inbredních a outbredních hrabošů obou forem (Santos 1995).

3. Vliv izolace na populačně-ekologické parametry

Při pokusech zjišťujících vliv fragmentace na jedince byli hraboši hospodární (*Microtus oeconomus*) vypouštěni do tří typů fragmentovaných prostorů. Těmito prostory jsou nejčastěji: dva velké fragmenty, šest malých fragmentů a šest malých fragmentů propojených koridory. Nejvýraznější odezvy na fragmentaci se týkají počtu přesunů u obou pohlaví a míry sdílení prostoru mezi samicemi příbuznými a nepříbuznými v mateřské linii. V případě velkých fragmentů se teritoria překrývají více než v případě malých. Koridory zajišťují častější přesuny mezi (malými) fragmenty, ale nezvyšují frekvenci přesunů na úrovni populace. Samci se obecně přesunují častěji (Andreassen 1998). Přesuny jsou obecně častější mezi malými fragmenty než mezi velkými, což je pravděpodobně způsobeno proměnlivější hustotou a demografickým složením malých fragmentů ve srovnání s velkými. Disperze je závislá na hustotě jedinců, hlavně u nedospělých zvířat. Do oblastí s velkou hustotou přicházejí jedinci málokdy. Jedinci z malých fragmentů mizejí (vymírají?) kvůli častému odchodu z těchto oblastí (Andreassen 2001).

Fragmentace krajiny a struktura habitatu mohou mít odlišný vliv na hustotu populace u různých druhů. V experimentálně fragmentovaném prostoru se vliv koridorů na hustotu populace a využití habitatu lišil u tří druhů drobných savců, a to u křečka bavlníkového (*Sigmodon hispidus*), křečka bavlnového (*Peromyscus gossypinus*) a křečička bělonohého (*Peromyscus polionotus*). Přítomnost koridorů neměla statisticky prokazatelný vliv na hustotu populace u křečka bavlníkového nebo křečka bavlnového. Prokazatelný vliv byl však pozorován u křečička bělonohého. Křečkové bavlníkoví se v koridorech vyskytují častěji, než se očekávalo, zatímco křečičci bělonozí častěji – oproti předpokladům – uvnitř fragmentů. Křečičci bavlnoví vykazují uniformnější distribuci v různých typech habitatů (Mabry 2003).

Stálost populací ve fragmentovaném habitatu je ovlivněna sítěmi fragmentů i okolním

matrix. Hraboši Cabrerovi (*Microtus cabrerai*) obývají oddělené fragmenty vysokých bylin rozptýlených po zemědělské krajině, kde lokální vymírání a kolonizace skládají časoprostorovou mozaiku osídlení. Dynamika ve fragmentech určuje odchylky od klasických metapopulačních předpokladů, více než polovina extinkcí vyplývá z narušení způsobeného zemědělstvím, poté však rekolonizace často následuje sukcesí vegetace po obnovení podmínek v habitatu. Osídlení v nenarušených oblastech je stabilnější a zvyšuje se s velikostí fragmentu a s propojeností, ale vlastnosti fragmentu nepřispívají k vysvětlení proměnlivého výskytu hrabošů v takové míře jako vlastnosti matrix. Hraboši se vyskytují častěji ve fragmentech obklopených přírodní pastvinou a rozšíření se snižuje se zvyšujícím se pokrytím keří, borovými lesy, upravenými pastvinami a holou zemědělskou půdou. Charakter využití matrix může zvýšit skutečnou izolaci habitatových fragmentů kvůli zvýšení rizika predace šířících se hrabošů (Pita 2007).

Při testování, zda fragmentace habitatu a propojenost fragmentů ovlivňují podíl pohlavně zralých a poměr pohlaví a tím rychlost růstu populace, bylo zjištěno, že změny vlastností na úrovni jedinců a mateřských linií vyvolané fragmentací se nemusí nutně šířit na úroveň populace a že genetika populace je citlivější na fragmentaci a propojenost než demografie. V systémech propojených koridory se některé mateřské linie stávají početně dominantními, čímž je snížena jejich diverzita na rozdíl od situace v izolovaných fragmentech. Některé mateřské linie osidlují a zužitkovávají propojené fragmenty lépe než jiné. Vliv koridorů na diverzitu mateřské linie je tedy značný (Ims 1999).

Koridory přinášejí užitek populacím ve fragmentovaných habitatech tím, že podporují přesuny, které zvyšují hustotu populace, podporují tok genů a rekolonizaci vymřelých populací. Při studiu velikosti teritorií u tří druhů malých savců, křečka bavlnového (*Peromyscus gossypinus*), křečka *Peromyscus polionotus* a křečka bavlníkového (*Sigmodon hispidus*) v oblastech propojených a nepropojených koridory, které proběhlo v Jižní Karolíně (USA), neměla přítomnost koridorů statisticky průkazný vliv na průměrnou velikost teritoria. Habitatová specializace a pohlaví ovlivňují pravděpodobnost individuálních přesunů mezi dvěma fragmenty bez koridoru. Malí savci mohou být schopnější přesunovat se mezi fragmenty bez koridorů, než se často předpokládá (Marby 2002).

Kvalita habitatového fragmentu, ve kterém sídlí jedinci, může ovlivňovat demografické procesy, čili působit na sociální organizaci. Hraboši prérioví jsou monogamní, alespoň v části svého teritoria, a vykazují rozmanitou sociální organizaci v rámci populace, zahrnující skupiny (množící se páry a alespoň jeden dospělý od každého pohlaví navíc), páry samec–samice a samotné samice. Při studiu hypotéz, zda vysoká kvalita fragmentu snižuje

sklony k emigraci, zda zvyšuje pravděpodobnost, že se sociální jednotky spojí do skupin, a zda zvyšuje celkovou velikost skupiny, bylo zjištěno, že pravděpodobnost přesunů z vysoce kvalitních fragmentů je prokazatelně nižší než z méně kvalitních. Přesunující se jedinci se také s větší pravděpodobností usazovali v podobně kvalitních nebo kvalitnějších fragmentech než byly ty, které opustili. Kvalita fragmentu ovlivňuje šíření a velikost skupiny, ale ne tendenci skupiny vytvářet (Lin 2006).

Při porovnání pěti druhů hlodavců – křečka bavlníkového (*Sigmodon hispidus*), hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*), křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus*), křečka dlouhoocasého (*Peromyscus maniculatus*) a křečka *Reithrodontomys megalotis* – a jejich reakcí na pokosení habitatu bylo zjištěno, že při posekání 15 metrových pruhů se počty jedinců křečka bavlníkového (*Sigmodon hispidus*) a hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*) snížily jen dočasně v posekaných pruzích, zatímco počty křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus*), křečka dlouhoocasého (*Peromyscus maniculatus*) a křečka *Reithrodontomys megalotis* se průkazně nezměnily. Míra přesunů křečků bavlníkových, hrabošů prériových a křečků *R. megalotis* přes posekané pruhy byla snižená, zatímco přesuny v neposekaných pruzích byly relativně neovlivněny, snížené byly jen u křečků bělonohých a křečků *R. megalotis* při jednom ze dvou opakováních. Změny počtů a přesunů byly krátkodobé, proto má sekání úzkých pruhů, pokud se vegetace obnovuje rychle, malý dopad na komunity hlodavců (Slade 2006).

Studie provedená ve východním Kansasu se zabývala tím, v jaké míře je hraboš prériový (*Microtus ochrogaster*) schopen obývat matrix. Bylo zjištěno, že hraboši mohou značně využívat pokosený matrix a že se toto využívání se stupněm fragmentace habitatu. Využití je také závislé na ročním období. Hraboši mohou mít teritoria, která zahrnují četné malé fragmenty a také matrix (Cook 2004).

Fragmentace a destrukce přirozených habitatů jsou v současnosti považovány za hlavní hrozbu pro populace ve volné přírodě. Při porovnání dvou populací hraboše hospodářného, z nichž první byla založena v nepřerušném habitatu a druhá ve fragmentovaném, se rychlost růstu populace nelišila, ačkoliv velikost vrhu byla prokazatelně větší u nepřerušené populace. Po destrukci nepřerušného habitatu na stejné fragmenty, jako jsou u trvale fragmentovaného, se rychlost růstu zvyšuje u populace, která prodělala destrukci habitatu, což je výsledek nevýznamné odlišnosti v míře přežívání dospělých jedinců. Přesuny z habitatových oblastí jsou prokazatelně nižší v populacích, které prodělaly destrukci habitatu. Mortalita způsobená predací u zvířat přesunujících se z habitatových oblastí byla hlavním činitelem demografické proměnlivosti v tomto systému (Johannesen 2003).

Co se týče shánění potravy, v malých fragmentech ji jedinci shánějí při okrajích častěji, než by se očekávalo. Ve velkých fragmentech jsou okraje využívány podle dostupnosti. Čím větší je vzdálenost mezi fragmenty, tím méně je potrava sháněna v matrixu (mimo fragment) a také je v menší míře využíván více než jeden fragment. Reprodukčně neaktivní jedinci shánějí potravu častěji podél okrajů než ti reprodukčně aktivní, ale reprodukčně aktivní samice shánějí potravu výlučně v jednom fragmentu. Reprodukčně neaktivní samice a aktivní samci ji shánějí běžně ve více fragmentech. Destrukce habitatu má na shánění potravy jen jeden dopad, a tím je nižší míra shánění v matrixu v oblasti po destrukci oproti trvale fragmentované oblasti, což je nejspíše důsledek odlišné kvality matrixu (Hovland 1999).

Protože zvířata usilují o maximalizaci své fitness tím, že se snaží snížit pravděpodobnost zániku, musí se rozhodovat, v kterých oblastech budou shánět potravu, v jakou dobu a jak dlouho v každé z nich. Každé rozhodnutí je modifikované habitatem a jeho narušením. Narušení zvyšuje riziko predace nebo jiným způsobem pozměňuje výnosnost oblasti. Jedinci hledající potravu mohou reagovat změnou svého způsobu hledání nebo snížením aktivity. Při hodnocení dopadu narušení habitatu na potravní chování hrabošů pensylvánských (*Microtus pennsylvanicus*) byla použita metoda počátečně homogenního prostředí, které je přeměněno na oblasti o různých velikostech. Výzkum proběhl v Kanadě, a to v kruhových oblastech o čtyřech různých velikostech a v jejich okolí. Dopad na hustotu hrabošů nebyl žádný a nebyl prokázán ani vztah mezi aktivitou jedinců a vzdáleností fragmentů. Vedlejší predace na semenech slunečnic se snižovala lineárně se snižujícím se obvodem kruhu, čili snižující se délkou okraje (Moeting 2006).

Vliv fragmentace na fitnessové parametry samic nebyl prokázán. Předpokládalo se však, že destrukce způsobí nižší přežívání a nižší reprodukční úspěch. Vliv na využívání prostoru je takový, že jedinci mají rozsáhlejší teritoria v nepřerušené populaci před destrukcí než v trvale fragmentovaných oblastech. Po destrukci samice často svá teritoria zmenšují. Sdílení prostoru u příbuzných samic je pozorováno častěji u trvale fragmentovaných populací (kontrolních).

Predace ptáky je nejčastější mezi vzdálenějšími fragmenty. Čím dále je samice nucena přemístit své teritorium v důsledku destrukce, tím vyšší je riziko predace. Fragmentace tedy ovlivňuje demografii tím, že je příčinou přesunů na velké vzdálenosti, které jsou vzhledem k predaci nebezpečné (Andreassen 1998).

Pokud se zvýší množství nevhodných habitatů pro hraboše preriové (v experimentu dosaženo kosením), zatímco množství a velikost vhodných habitatů zůstanou stálé, zvýší se

zároveň vzdálenosti mezi vhodnými oblastmi. Výsledkem je snížení počtů úspěšných přesunů per capita (na hlavu), čili emigrace a imigrace, protože jedinci trpí zvýšeným vystavením predátorům. To platí především u samců, kteří emigrují s větší pravděpodobností než samice. Míra přesunů per capita je nepřímo úměrná hustotě hrabošů, protože zvýšená agrese při vysoké hustotě omezuje přesuny. Hraboši, kteří se stěhují, vykazují vyšší frekvenci zranění (což je známka častějších agresivních interakcí) než ti usazení. Množství zraněných se obecně nezvyšuje s hustotou, ale pokud se vzdálenost mezi oblastmi zvýší na 60 m, úspěšné přesuny jsou vzácné a nepravidelné (Smith 2006).

Při studiu reakcí drobných savců na změny v zemědělských systémech v krajině v západní Francii bylo prokázáno, že bohatost a specifické složení společenstev drobných savců nejsou ovlivněny stupněm obdělávání, ale odchylky ve frekvenci druhů se mohou objevit. Zintenzivnění zemědělství má negativní dopad na hustotu vzácných a habitatově specializovaných druhů, protože upřednostňuje habitatové generalisty (Peña 2003).

Silnice a dálnice představují jeden z nejdůležitějších antropogenních vlivů na přírodní oblasti a přispívají k habitatové fragmentaci. Při pokusu, jakou bariéru představuje úzká a široká dálnice pro dva druhy: norníka rudého (*Clethrionomys glareolus*) a myšici lesní (*Apodemus flavicollis*), a zda jsou přemístění hlodavci schopni se vrátit přes cestu rozdílné šířky, byla zvířata chycena poblíž silnic a vypuštěna na opačné straně. Úzká silnice nezabránila přesunům ani jednomu z druhů, ačkoliv hraboši ji přecházeli pouze v případě, že za ni byli přesunuti. Široká silnice zabránila v šíření oběma druhům úplně, hraje tedy roli na úrovni populací (Rico 2007).

V parcích střední Pensylvánie je bohatost druhů a diverzita nižší v těch parcích, které obsahují šlechtěné habitaty a jsou obklopeny krajinou upravenou člověkem. Přesto parky zřízené pro pasivní rekreaci podporují shromažďování savců, které se bohatostí a diverzitou podobá přirozenému prostředí. Oproti tomu parky s výrazněji městským charakterem a složené především z posekaných habitatů obsahují jen jeden nebo dva druhy malých savců. Parkům u potoků nebo u jiných přirozených koridorů se doporučuje nechávat neposekané „ochranné“ zóny (10–15 m) podél potoků a pěstovat původní stromy podél koridorů, aby se podpořila diverzita malých savců v městských a předměstských parcích (Mahan 2005).

4. Vliv izolace na populačně-genetické parametry

Jedinci mohou opouštět svá rodiště předtím, než se rozmnoží, nebo mohou odložit svou reprodukci kvůli tomu, že jim hrozí inbrední spojení s jejich blízkce příbuzným nebo protože jsou vystaveni kritické kompetici o zdroje nebo partnery. Snaha vyhnout se inbreedingu u hraboše Townsendova (*Microtus townsendii*) ovlivňuje filopatii a disperzní tendenci dospívajících samic. Filopatrie samic je ovlivněna kompeticí o zdroje. Sklon zůstat blízko rodiště se projevuje více u samic. Samci hraboše Townsendova se usazují dál od rodiště než samice. Pokud je matka samic nebo jejich sestra ze stejného vrhu přítomna ve stejném teritoriu v době samcova pohlavního dozrání, samci se potom méně často připojují k reprodukcí se populaci, než když se v jejich teritoriu žádná blízkce příbuzná samice nenachází. Pokud je matka samce naživu v době jeho pohlavního dozrání, samec se usazuje dále než ti, jejichž matka v době jejich pohlavního dozrání zmizela. (Lambin 1994).

Vyhýbání se inbreedingu má vliv na přesuny hraboše pensylvánského a může být zodpovědné za sexuálně zaujaté šíření (u kterého je poměr pohlaví nevyrovnaný) alespoň u některých savců. Hraboši pensylvánští, kteří sdílejí stejnou oblast se svými sourozenci, se přesouvají z těchto oblastí s větší pravděpodobností než hraboši obývající oblast bez svých sourozenců. Navíc hraboši ze skupin obsahujících jejich sourozence se stěhují dříve než hraboši ze skupin bez sourozenců. Samci zůstávají uvnitř políček kratší dobu než samice, tento rozdíl je výraznější u sourozenců (Bolinger 1993).

Podle klasického modelu polygynního systému je šíření, které převažuje u samic, důsledek vyhýbání se inbreedingu a sexuální asymetrii v kompetici. Avšak sourozenecká kooperace může změnit náklady a zisky ze šíření u každého pohlaví a může také selektovat filopatii u samic.

Při studiu vlivu kompetice, kooperace a vyhýbání se inbreedingu na rozptyl u mladých hrabošů hospodárných (*Microtus oeconomus*) bylo manipulováno s přítomností sourozenců opačného pohlaví a testováno, jak interakce mezi sourozenci ovlivňuje šíření a pohlavní dozrávání. Také bylo manipulováno s poměrem pohlaví u mladých, aby se porovnal síla kompetice v rámci jednoho pohlaví a mezi pohlavími. Rozptyl nebyl ve vztahu k poměru pohlaví mladých, samice se shromažďovaly a byl tu pevný prostorový překryv u sester. Samci se šířili více, jestliže jejich sestry nebyly přítomny, z čehož vyplynulo výraznější prostorové oddělení pohlaví. Rozptyl nesnižuje riziko interakcí mezi sourozenci a kompetici v rámci jednoho pohlaví. Shluky sourozenců u samic mohou fungovat jako obrana proti agresivnímu

nebo infanticidnímu chování ze strany neznámých samců (Le Galliard 2006).

Vnesení nepříbuzných jedinců (migrantů) do inbrední linie může mít pozitivní účinek na přežití volně žijících savců. Přežívání jedinců křečička bělonohého je nejvyšší u potomků nepříbuzných jedinců, střední u inbredních zvířat a nejnižší u potomků první generace nepříbuzných jedinců. Příchod migrantů může tedy snížit inbrední tlak. Také bylo dokázáno v omezené míře očištění od škodlivých recesivních alel, které mohou způsobovat inbrední tlak. I když se očištění může objevit, demografické náklady nejsou bezvýznamné, protože během inbredního procesu 5 z 8 linií inbredních křečičků vyhynulo (Schwartz 2005).

Podezření na vliv inbrední deprese byl vysloven také na základě analýzy mikrosatelitů u sysla obecného (*Spermophilus citellus*). Výsledky ukazují silnou genetickou diferenciaci mezi sledovanými subpopulacemi a vysokou hladinu inbreedingu. Jedním z nedůležitějších faktorů v tomto ohledu je nemožnost migrace mezi subpopulacemi způsobená velkými vzdálenostmi a výskyt výrazných migračních bariér antropogenních i přirozených. Důsledkem je nezadržitelný setrvalý pokles početnosti a nebezpečí úplného vymizení sysla z území ČR (Hulová & Sedláček 2007).

Sysel ze státu Idaho rodu *Spermophilus* má dva poddruhy, z nichž severní je veden jako ohrožený a jižní skupina syslů je kandidátem na tuto pozici. Jejich populace jsou malé a často izolované, takže jsou vystaveny inbreedingu a ztrátě genetické diverzity. Hodnocení hladiny genetické diverzity ukázalo proti očekávání, že jižní populace vykazuje trvale nižší hladinu mikrosatelitní diverzity a navíc je v rámci populace velmi rozmanitá ve srovnání se severní populací, která vykazuje jen mírnou odlišnost. Předběžné ohodnocení diverzity a struktury mitochondriální DNA odhalilo nižší diverzitu u severní skupiny (Garner 2005).

Genetická struktura populace poskytuje kritický vhled do problematiky modelů příbuznosti a rozšíření. Ačkoliv genetický důkaz příbuzenské struktury byl získán u mnoha druhů sociálních obratlovců, byl tento aspekt populační biologie zkoumán s mnohem nižší pozorností u soliterních taxonů, u kterých je nepravděpodobné, že by prostorové a sociální vztahy byly ovlivněny příbuzenskou selekcí. I při absenci sociality a příbuzenské selekce mohou prostorová distribuce a přesuny jedinců významně ovlivnit modely genetické diverzity mezi jedinci stejného druhu. U dvou demograficky odlišných populací tukotuko talarského (*Ctenomys talarum*), soliterního podzemního hlodavce z Argentiny, jsou populace charakteristické příbuzenskou strukturou. Analýza dvanácti mikrosatelitních lokusů odhalila, že u obou odlišných populací je příbuzenská struktura patrnější mezi samicemi než mezi samci (Cutrera 2005).

Vlivy přirozené selekce jsou obecně lokus-specifické, zatímco u migrace, driftu

a inbreedingu se předpokládá, že mají relativně jednotný vliv v celém genomu. U křečků rodu *Peromyscus* pozorované F_{ST} hodnoty pozoruhodně odpovídají očekávaným přirozeným distribucím, což naznačuje, že většina lokusů prostě sleduje náhodné demografické procesy. Menší počet lokusů vykazuje vysoce významné odchylky od očekávaných hodnot, a proto se zdá, že sledují přímé nebo nepřímé vlivy selekce. Většina odchylek od neutrálního stavu byla charakterizována hodnotami F_{ST} , které daleko převyšovaly neutrální předpoklady a které lze proto přičíst prostorově se lišící selekci (Storz 2003).

Při studiu vymírání malých izolovaných populací se uvažují dva faktory, a to jsou genetické poškození a časová proměnlivost v kvalitě prostředí. Tyto dva faktory byly přísně oddělovány, ale mnoho studií naznačuje, že by tomu tak být nemělo. Hlavní dopad inbredního tlaku totiž spočívá v jeho tendenci zhoršit škodlivé důsledky tlaku prostředí (Robert 2006).

Při porovnání čtyř skupin hrabošů prériových (*Microtus ochrogaster*) bylo zjištěno, že neinbrední rodiče produkují více vrhů a že mezi vrhy jsou kratší intervaly než u inbredních rodičů. Inbrední potomstvo váží méně při narození i při odstavení. Nebyl nalezen žádný významný rozdíl v rodičovském chování mezi skupinami. Výsledky ukazují, že se u těchto hrabošů objevuje inbrední tlak a že může být ovlivněn spíše fyziologickými změnami v inbredních rodičích nebo v mladých než rozdíly v chování u inbredních rodičů (Bixler 2006).

Mikrosatelity se obvykle objevují v nekódujících částech jaderné DNA. Nepodléhají selekčnímu tlaku, takže všechny mutace zůstávají s velkou pravděpodobností zachované a alely se dědí podle Mendelových zákonů. Proto je analýza mikrosatelitů považována za velmi užitečný prostředek a je velmi populární při studiích na úrovních populací s použitím jejich velké variability například namísto alozymů (viz Mossman & Waser 2001 vs. Smith 1979, McCullough & Chesser 1987, Calhoun & Greenbaum 1991 nebo Van de Zande et al. 2000 vs. Leijns et al. 1999).

Populace se sníženým počtem jedinců, s omezeným nebo fragmentovaným rozšířením často vykazují nižší genetickou variabilitu ve srovnání se široce rozšířeným druhem ve velkých nepřerušovaných habitatech, protože je u nich větší pravděpodobnost výskytu genetického driftu a inbreedingu (např. Brewer et al. 1990). Následně může být snížena jejich adaptabilita k měnícím se podmínkám prostředí. To se může odrazit ve snížené odolnosti vůči patogenům a parazitům nebo ve snížení fertility (Brewer et al. 1990, Lacy 1997). U obratlovců nacházíme stále více důkazů o tom, že tato genetická diverzita je obzvláště důležitá, pokud jde o MHC (major histocompatibility complex). Geny MHC kódují molekuly zodpovědné za rozeznání cizích antigenů v genomech obratlovců, a hrají tedy důležitou roli

v imunitním systému. Variabilita MHC genů je indikátorem odolnosti vůči parazitům a patogenům, která potom může ovlivnit pravděpodobnost dlouhodobého přežití populace (e.g. Paterson et al. 1998, Hedrick et al. 2001a, b, Langerfors et al. 2001). Navíc současná zjištění poskytují důkazy o tom, že existuje preference pro MHC při páření a že jsou MHC alely používány při rozpoznání příbuznosti na základě čichu, aby tak jedinci zvýšili svou reprodukční výkonnost a vyhnuli se inbreedingu (Potts & Wakeland 1993, Hedrick 1994, Edwards & Potts 1996). V této souvislosti je v centru pozornosti exon 2 genu MHC-DRB (Hughes & Yeager 1998). Části tohoto exonu kódují rozpoznání antigenu a párovací místa (ABS). Vykazují vysokou úroveň odchylek, a to nejen v počtu alel, ale i v rozsahu odchylek sekvence mezi alelami (Hughes & Yeager 1998). Zvláště místa ABS vykazují více neshodných než shodných záměn, které mění sekvenci aminokyselin peptidu a tím umožňují navázání odlišné skupiny antigenů (Brown et al. 1988, 1993). Tato pozorování podporují domněnku, že diverzita MHC lokusu je zachovávána selekčními procesy. Proto geny MHC patří mezi nejlepší kandidáty pro molekulární adaptaci u obratlovců (Hedrick 1994). Ačkoliv jsou vysoké úrovně variability MHC běžným znakem většiny současných studií zabývajících se savčími druhy (Klein 1986), existují druhy, u kterých byl zaznamenán nízký stupeň polymorfismu MHC, jako například křeček zlatý (*Mesocricetus auratus*) (Kelsoe & Schulze 1987), gepard štihlý (*Acinonyx jubatus*) (O'Brien et al. 1985) a možná některé druhy velryb (Trowsdale et al. 1989). Populační „hrdla láhve“ nezastavují evoluci a nemusí nutně znamenat zánik populace (Frankham et al. 2002). Dokonce jednopárové zúžení u outbredního druhu snižuje heterozygotnost jen o 25 %. Inbreedingový vliv takového „hrdla láhve“ u přirozeného outbredního druhu asi způsobí snížení rychlosti růstu populace, ale pokud zůstane pozitivní, populace stále poroste.

5. Vliv izolace na somatické parametry

Fragmentace habitatu může být jako selektivní síla vysledována ve změnách v délce těl savců. U dánských savců se za dobu 175 let měnila, možná jako odezva na postupnou fragmentaci habitatu. Nejméně se změny projeví u středně velkých savců, více u malých a velkých. Délka těla se u malých savců obecně prodloužila, zatímco u velkých savců se zkrátila (Schmidt & Jensen 2003).

6. Cíle budoucí práce

Z výše uvedeného přehledu je možno sestavit následující pracovní hypotézu:

Hraboš mokřadní vykazuje zúženou genetickou variabilitu (počet alel na lokus), která již neohrožuje vitalitu inbrední depresí a umožňuje hraboši existovat za nízké celkové početnosti v izolované populaci i překonávat populační pesimum (nízkou populační hustotu) ve velkých cyklujících populacích.

Z této hypotézy byly odvozeny následující cíle:

- 1) Stanovit u hraboše mokřadního využití matrix a přesuny mezi fragmenty bez koridorů a s koridory.
- 2) Stanovit rozdíly v populačně-ekologických a somatických parametrech mezi velkými populacemi (Krušné hory, Šumava, Třeboňsko) a izolovanými malými subpopulacemi ve středních Čechách. Porovnat případně starší data se současnými.
- 3) Stanovit pomocí analýzy mikrosatelitních lokusů v obou typech populací počet allel a další populačně genetické parametry (F_{ST} , F_{IS}).

7. Literatura

- Aars, J., Andreassen, H. P., Ims, R. A., 1995: Root voles: litter sex variation in fragmented habitat. *Journal of Animal Ecology* 64, 459–472.
- Anděra, M., 1980: Distribution of the field vole, *Microtus agrestis*, in Czechoslovakia (Mammalia: Rodentia). *Věstník Československé společnosti zoologické* 44, 241–259.
- Anděra, M., 1981: Reproduction of *Microtus agrestis* in Czechoslovakia. *Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum bohemoslovacae – Brno*. 15 (5), 1–38.
- Anděra, M., Beneš, B., 2001: Atlas of the mammals of the Czech Republic IV. Part 1. National Museum, Prague, 156 pp. (in Czech).
- Andreassen, H. P., Hertzberg, K., Ims, R. A., 1998: Space-use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus*. *Ecology* 79, 1223–1235.
- Andreassen, H. P., Ims, R. A., 1998: The effects of experimental habitat destruction and patch isolation on space use and fitness parameters in female root vole *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology* 67, 941–952.
- Andreassen, H. P., Ims, R. A., 2001: Dispersal in patchy vole population: Role of patch configuration, density dependence, and demography. *Ecology* 82, 2911–2926.
- Bejček, V., Sedláček, F., Šťastný, K., Zima, J. 1999: Drobní savci v imisních oblastech Krušných hor, monitorování stavu prostředí a škody v porostech náhradních dřevin. In: Sborník konference „Problematika zachování porostů náhradních dřevin v imisní oblasti Krušných hor“, Most, 18.–19.5.1999, pp. 83–88.
- Bixler, A., Tang-Martinez, Z., 2006: Reproductive performance as a function of inbreeding in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Mammalogy* 87, 944–949.
- Bjørnstad, O. N., Andreassen, H. P., Ims, R. A., 1998: Effects of habitat patchiness and connectivity on the spatial ecology of the root vole *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology* 67, 127–140.
- Bollinger, E. K., Harper, S. J., Barrett, G. W., 1993: Inbreeding avoidance increases dispersal movements of the meadow vole. *Ecology* 74, 1153–1156.
- Brewer, B. A., Lacy, R. C., Foster, M. L., Alaks, G., 1990: Inbreeding depression in insular and central populations of *Peromyscus* mice. *J. Hered.*, 81, 257–266.
- Brown, J. H., Jardetzky, T. S., Gorga, J. C., Stern, L. J., Urban, R. G., Strominger, J. L., Wiley, D. C., 1993: Three-dimensional structure of the human class II histocompatibility antigen HLA-DR1. *Nature*, 364, 33–39.
- Brown, J. H., Jardetzky, T. S., Saper, M. A., Samraoui, B., Bjorkman, P. J., Wiley, D. C., 1988: A hypothetical model of foreign antigen binding site of class II histocompatibility molecules. *Nature*, 332, 845–850.

- Calhoun, S., Greenbaum, I., 1991: Evolutionary implications of genetic variation among insular populations of *Peromyscus maniculatus* and *Peromyscus oreas*. *Journal of Mammalogy* 72, 248–262.
- Cook, W. M., Anderson, R. M., Schweiger, E. W., 2004: Is the matrix really inhospitable? Vole runway distribution in an experimentally fragmented landscape. *OIKOS* 104, 5–14.
- Cutrer, A. P., Lacey, E. A., Busch, C., 2005: Genetic structure in a solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal. *Molecular Ecology* 14, 2511–2523.
- Edwards, S. V., Potts, W. K., 1996: Polymorphism of genes in the major histocompatibility complex (MHC): Implications for conservation genetics. In: Smith T.B., Wayne R.K. (eds). *Molecular Genetic Approaches in Conservation*, Oxford University Press, New York, pp. 214–237.
- Fejfar, O., Horáček, I., 1990: Review of fossil arvicolids (Mammalia, Rodentia) of the Pliocene and Quaternary of Czechoslovakia. In: *Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arviculids, Praha*, pp. 125–132.
- Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A., 2002: *Introduction to Conservation Genetics*. CUP, Cambridge.
- Le Galliard, J. F., Gundersen, G., Andreassen, H. P. and Stenseth, N. C., 2006: Natal dispersal, interactions among siblings and intrasexual competition. *Behavioral Ecology* 17, 733–740.
- Garner, A., Rachlow, J. N., Waits, L. P., 2005: Genetic diversity and population divergence in fragmented habitats: Conservation of Idaho ground squirrels. *Conservation Genetics* 6, 759–774.
- Hedrick, P. W., 1994: Evolutionary genetics at the major histocompatibility complex. *American Naturalist* 143, 945–964.
- Hedrick, P. W., Parker, K. M., Lee, R. N., 2001: Using microsatellite and MHC variation to identify species, ESUs, and MUs in the endangered Sonoran topminnow. *Mol. Ecol.*, 10, 1399–1412.
- Horáček, I., 1990: On the community context of the arvicolid Quaternary evolution. In: *Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arviculids, Praha*, pp. 201–222.
- Horáček, I., 2000: Glacial Cycles and Mammalian Biodiversity of Central Europe: Large Scale Migrations or Vicariance Dynamics? *Geolines* 11, 103–107.
- Hovland, N., Andreassen, H. P., Ims, R. A., 1999: Foraging behaviour of the root vole *Microtus oeconomus* in fragmented habitats. *Oecologia* 121, 236–244.
- Hughes, A. L., Yeager, M., 1998: Natural selection at major histocompatibility complex loci of vertebrates. *Ann. Rev. Genet.*, 32, 415–434.

- Hulová, Š., Sedláček, F., 2007: Population genetic structure of the European ground squirrel in the Czech Republic. *Conservation Genetics*. (in press).
- Ims, R. A., 1997: Determinants of geographic variation in growth and reproductive traits in the root vole. *Ecology* 78, 461–470.
- Ims, R. A., 1994: Litter sex ratio variation in laboratory colonies of two geographically distinct strains of the root vole *Microtus oeconomus*. *Ecography* 17, 141–146.
- Ims, R. A., Andreassen, H. P., 1999: Effects of experimental habitat fragmentation and connectivity on root vole demography. *Journal of Animal Ecology* 68, 839–852.
- Jaarola, M., Searle, J.B., 2002: Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Ecol.* 11 (12), 2613–2621.
- Johannesen, E., Aars, J., Andreassen, H. and Ims, R., 2003: Demography in relation to fragmentation and destruction of habitat in experimental populations of root voles. *Res. Pop. Ecol.* 45, 47–58.
- Kelsoe, G., Schulze, D.H., 1987: *Evolution and Vertebrate Immunity*, Univ. of Texas Press, Austin.
- Klein, J., 1986: *Natural History of the Major Histocompatibility Complex*. Wiley, New York.
- Lacy, R. C., 1997: Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *J. Mamm.*, 78, 320–335.
- Lambin, X., 1994: Natal philopatry, competition for resources, and inbreeding avoidance in Townsend's voles (*Microtus townsendii*). *Ecology* 75, 224–235.
- Langerfors, A., Lohm, J., Grahn, M., Andersen, O., von Schantz, T., 2001: Association between major histocompatibility complex class IIB alleles and resistance to *Aeromonas salmonicida* in Atlantic salmon. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 268, 479–485.
- Leijds, R., Van Apledoorn, R. C., Bijlsma, R., 1999: Low genetic differentiation in north-west European populations of the locally endangered root vole, *Microtus oeconomus*. *Biological Conservation* 87, 43–48.
- Lin Y. K., Keane B., Isenhour, A., Solomon, N. G., 2006: Effects of patch quality on dispersal and social organization of prairie voles: An experimental approach. *Journal of Mammalogy* 87, 446–453.
- Mabry, K. E., Barrett, G. W., 2002: Effects of corridors on home range sizes and interpatch movements of three small mammal species. *Landscape Ecology* 17, 629–636.
- Mabry, K. E., Dreelin, E. A., Barrett, G. W., 2003: Influence of landscape elements on population densities and habitat use of three small-mammal species. *Journal of Mammalogy* 84, 20–25.

- Mahan, C. G., O'Connell, T. J., 2005: Small mammal use of suburban and urban parks in central Pennsylvania. *Northeastern Naturalist* 12, 307–314.
- McCullough, D. A., Chesser, R. K., 1987: Genetic variation among populations of the Mexican prairie dog. *J. Mamm.* 68 (3), 555–560.
- Mitchel-Jones A.J., 1999: The atlas of European mammals. Academic Press, London, UK.
- Moenting, A. E., Morris, D. W., 2006: Disturbance and habitat use: is edge more important than area? *Oikos* 115, 23–32.
- Mossman, C. A., Waser, M., 2001: Effect of habitat fragmentation on population structure in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*). *Can. J. Zool.* 79, 285–295.
- Niethammer, J., Krapp, F., 1982: Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/I, Rodentia I. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- O'Brien, S. J., Roelke, M. E., Marker, L., Newman, A., Winkler, C. A., Meltzer, D., Colly, L., Evermann, J. F., Bush, M. and Wildt, D. E., 1985: Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science* 227, 1428–1434.
- de la Peña, N. M., Butet, A., Delettre, Y., Pailla, G., Morant, P., Le Du, L. and Burel, F., 2003: Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18, 265–278.
- Paterson, S., Wilson, K., Pemberton, J. M., 1998: Major histocompatibility complex variation associated with juvenile survival and parasite resistance in a large unmanaged ungulate population (*Ovis aries* L.). *Evolution*, 95, 3714–3719.
- Pita, R., Beja, P., Mira, A., 2007: Spatial population structure of the Cabrera vole in Mediterranean farmland: The relative role of patch and matrix effects. *Biological Conservation* 134, 383–392.
- Potts, W. K., Wakeland, E. K., 1993: Evolution of MHC genetic diversity: A tale of incest, pestilence and sexual preference. *Trends Genet.*, 9, 408–412.
- Rico, A., Kindlmann, P., Sedláček, F., 2007: Road crossing in bank voles and wellow-necked mice. *Acta Theriologica* 52, 85–94.
- Robert, A., 2006: Negative environmental perturbations may improve species persistence. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 2501–2506.
- dos Santos, E. M., Andreassen, H. P., Ims, R. A., 1995: Differential inbreeding tolerance in two geographically distinct strains of root voles *Microtus oeconomus*. *Ecography* 18, 238–247.
- Schmidt, N. M., Jensen, P. M., 2003: Changes in mammalian body length over 175 years – Adaptations to a fragmented landscape? *Conservation Ecology* 7(2): 6.

Schwartz, M. K., Mills, L. S., 2005: Gene flow after inbreeding leads to higher survival in deer mice. *Biological Conservation* 123, 413–420.

Slade, N. A., Crain, S., 2006: Impact on rodents of mowing strips in old fields of eastern Kansas. *Journal of Mammalogy* 87, 97–101.

Smith, J. E., Batzli, G. O., 2006: Dispersal and mortality of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in fragmented landscapes: a field experiment. *Oikos* 112, 209–217.

Smith, M. F., 1979: Geographic variation in genic and morphological characters in *Peromyscus californicus*. *J. Mamm.* 60, 705–722.

Stacy, J. E., Refseth, U. H., Thorensen, M., Ims, R. A., Stenseth, N. C., Jakobsen, K. S., 1994: Genetic variability among root voles (*Microtus oeconomus*) from different geographic regions: populations can be distinguished by DNA fingerprinting. *Biological Journal of the Linnean Society* 52, 273–286.

Storz, J. F., Nachmann, M. W., 2003: Natural selection on protein polymorphism in the rodent genus *Peromyscus*: Evidence from interlocus contrasts. *Evolution* 57, 2628–2635.

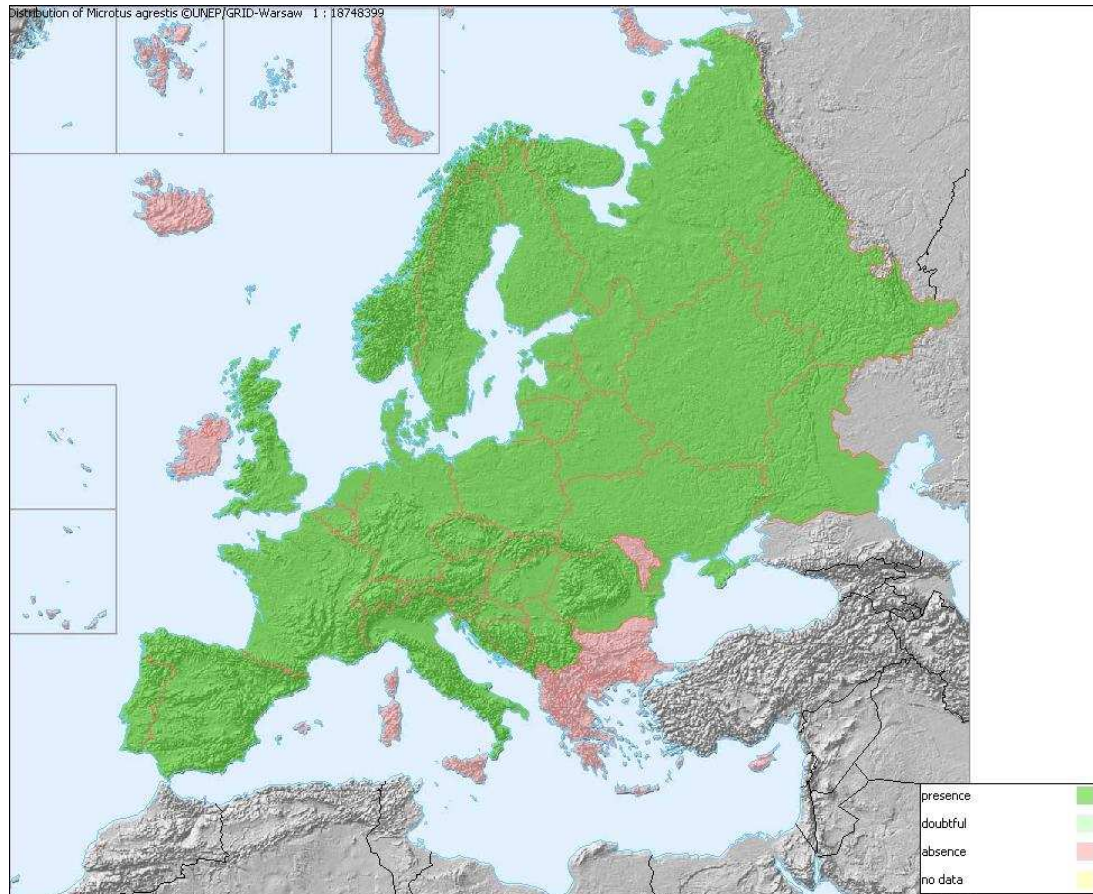
Trowsdale, J., Groves, V., Arnason, A., 1989: Limited MHC polymorphism in whales. *Immunogenetics* 29, 19–24.

Van de Zande, L., Van Apeldoorn, R. C., Blijdenstein, A. F., de Jong, D., 2000: Microsatellite analysis of population structure and genetic differentiation within and between populations of the root vole, *Microtus oeconomus*, in Netherlands. *Molecular Ecology* 9, 1651–1656.

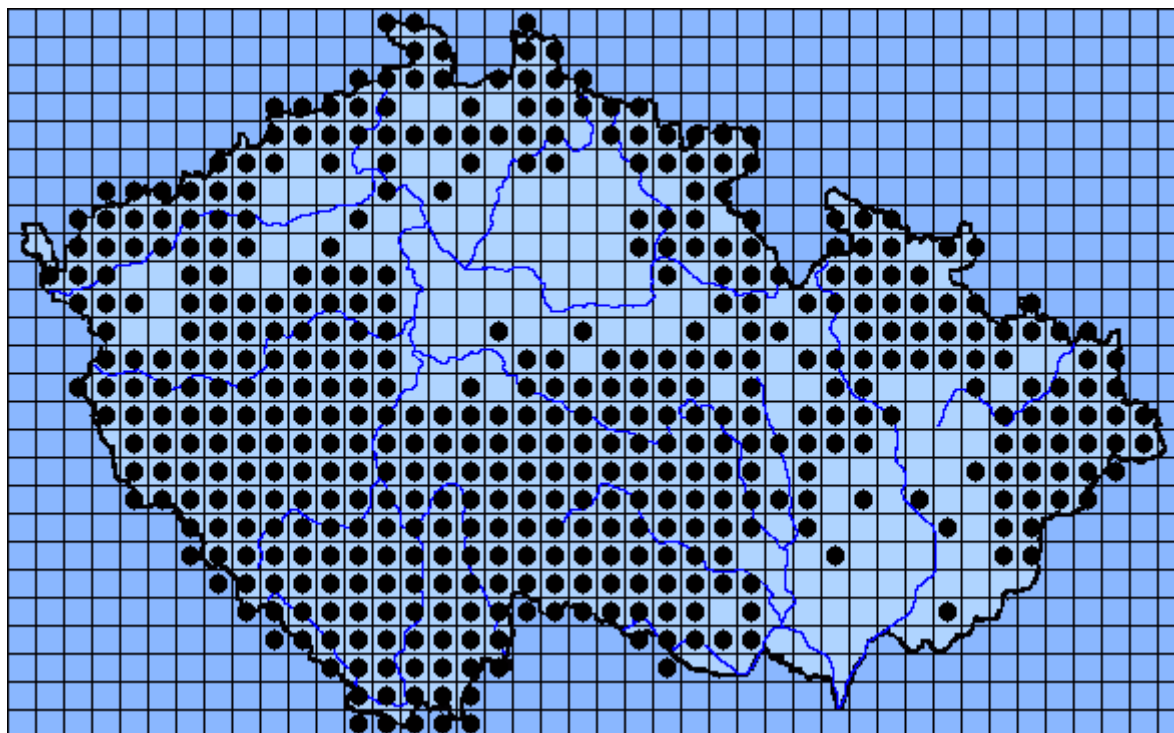
8. Obrazová příloha

Obr.1 Rozšíření hraboše mokřadního v Evropě

www.faunaeur.org – podle Atlasu evropských savců (Mitchel-Jones 1999)



Obr. 2 Výsledky mapování výskytu hraboše mokřadního v České republice (Anděra & Beneš 2001)



Pokrytí sítě (stálý výskyt): 74 %