

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE



Institut tropů a subtropů



The Breeding Management of Small Captive Population of Ungulates: Is Inbreeding the Real Threat?

Bachelor Thesis

Supervisor: Ing. Radim Kotrba Ph.D.

Author: Pavel Faltus

Prague 2008

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: **The Breeding Management of Small Captive Population of Ungulates: Is Inbreeding the Real Threat?** vypracoval samostatně a použil jen pramenů, které cituji a uvádím v příložené bibliografii.

V Praze, dne

.....
Podpis studenta

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval vedoucímu bakalářské práce Ing. Radimu Kotrbovi Ph.D. za cenné rady a připomínky v průběhu zpracování této bakalářské práce a její závěrečnou korekci.

Autorský referát

Tato bakalářská práce se zabývá problémem inbrídingu v malých uzavřených populacích kopytníků. Přináší nejenom přehled teorie, ale zabývá se i konkrétními příklady druhů zvířat, u kterých proces inbrídingu nastal.

Na základě příbuznosti parentální generace může docházet v dalších generacích k inbrední depresi způsobující zhoršení natality, vitality, fertility, etc. Zde je sledována její intenzita, projevy i celkový dopad jak na postiženou populaci tak na jednotlivce. Projevy inbrední deprese jsou závislé nejen na intenzitě inbrídingu, ale také na živočišném druhu, nebo četnostech škodlivých alel inbrední deprese způsobujících.

Problematika inbrídingu je zde systematicky rozebrána s cílem poukázat na jeho možné využití jak v zoochovech, tak v reintrodukčních programech na záchranu ohrožených druhů. Fakt, že důsledek inbrídingu nemusí být vždy škodlivý, je demonstrován na řadě příkladů modelových živočichů, které tato tvrzení dokazují. Zde důsledkem bottlenecku došlo k následnému inbrídingu, který se v mnoha případech neprojevil negativní následky na těchto populacích. Je zde popsán i opačný efekt, kdy inbríding způsobil komplikace u postiženého jedince, či populace a důvody, jenž k tomu vedou. Dále jsou v práci popsány způsoby, kterými lze inbrední depresi zmírnit, nebo úplně odstranit.

Jako zdroje bylo použito především řady vědeckých článků a knižní literatury s cílem vytvořit přehledovou studii o problematice a vážnosti inbrídingu v uzavřených populacích exotických druhů zvířat.

Abstract

This bachelor thesis examines the breeding management of small captive populations of ungulates and problem of inbreeding in them. Breeding of animals, that are in close relationship, can evocate inbreeding depression, which could bring decrease of vitality, fertility, natality, etc. This focus on intensity, consequences and general effect on the population and also individuals. Effects of inbreeding depression depend not only on measure of inbreeding, but also on each species or frequency of deleterious alleles in genome and genetic pool.

Consequences of inbreeding are examines systematically in this study. Objectives of the work are to show possibilities of inbreeding use in Zoo-breeding and conservation programs. The fact, that effect of inbreeding doesn't mean real threat is demonstrated on a lot of examples from model species. There the inbreeding was acting in intensive bottleneck, which did not cause any complications in these populations. An opposite effects of inbreeding with lethal consequences in other populations and reasons why are mentioned too. Therefore methods reducing or clearing inbreeding depression are described.

There we used scientific articles, books to show and argue consequences dealing with inbreeding and its depression in small captive populations of ungulates in this bachelor thesis.

Obsah

1	Úvod	4
2	Cíl práce	5
3	Literární přehled	6
3.1	Výčet druhů, jimiž se tato práce zabývá	6
3.2	Populace, panmiktická populace a generační interval	6
3.3	Rovnováha v populacích	7
3.4	Změny rovnováhy v populacích	8
3.4.1	Vnitřní faktory	9
3.4.2	Bodové mutace	9
3.4.3	Chromosomové mutace	10
3.4.4	Genomové mutace	10
3.4.5	Závažnost mutací	11
3.4.6	Vnější faktory- migrace, selekce genů a izolace	11
3.5	Biologická příbuznost mezi zvířaty	12
3.5.1	Míra stupně biologické příbuznosti	13
3.5.2	Využití koeficientu příbuznosti	14
3.6	Inbríding	15
3.6.1	Koeficient inbrídingu	16
3.6.2	Genetické důsledky inbrídingu, inbrední deprese	18
3.7	Volně žijící populace	19
3.8	Náhodné změny v malých populacích- disperze	19
3.9	Bottleneck	20
3.9.1	Nosorožec indický	21
3.9.2	Bizoní stádo státu Texas	23
3.10	Očištění od inbrední deprese	24
3.11	Hospodářské chovy- Inbríding a jeho funkce	25
3.11.1	Starokladrubský kůň	27
3.12	Zoochovy	32
3.12.1	Kůň Převalského	33
3.12.2	Zubr evropský	35
3.13	Heterozygoti vs. Homozygoti ve vztahu k inbrední depresi	35
3.14	Outbríding	36
3.14.1	Důsledky outbrídingu u <i>Rhinoceros unicornis</i>	36
4	Závěr	38
5	Seznam literatury	40
6	Příloha	45

1 Úvod

Inbríding, neboli příbuzenská plemenitba je situace, kdy dochází k reprodukci zvířat s překrývajícími se rodokmeny. Důsledkem toho může být hromadění původem identických genů u inbredních zvířat. Situace není vážná, pokud se tyto geny nevyznačují letalitou, nebo negativně neovlivní vitalitu. Pokud ano, jsou důsledky inbrídingu komplikací pro úspěch chovu, označuje se tato situace jako inbrední deprese. Musí být v zájmu chovatelů tuto depresi potlačovat a udržovat tak vitalitu zvířat na co nejvyšší úrovni.

Problém uzavřených populací zvířat a jejich úzké genové základny se týká hlavně prostředí zoologických zahrad, některých plemen s uzavřenou plemennou knihou, nebo druhů, jenž se ve volné přírodě nacházejí již jen v malých počtech. Dnešní zoochovy a reintrodukční obnovovací programy na záchranu ohrožených druhů mají poměrně velký úspěch. Je tomu tak díky správnému managementu uvnitř těchto populací a ověřené zootechnické praxi. Pokud je jistý druh uznán za ohrožený, je to většinou díky malému a stále klesajícímu počtu jeho zástupců. Zatímco ve velkých skupinách zvířat ovlivňují genetickou rovnováhu genetický drift, migrace, mutace a selekce, v malých uzavřených populacích je to pak hlavně disperzní proces, jehož nedílnou součástí je právě inbríding.

Ve své bakalářské práci se snažím postihnout reakci jednotlivých druhů kopytníků na inbríding, projevy inbrední deprese a metody jejich odstranění z populací.

2 Cíl práce

Inbríding je velmi často mezi chovateli malých uzavřených populací zvířat do značné míry zaklínadlem jak v negativním tak pozitivním slova smyslu aniž by o tomto fenoménu byla hlubší znalost nebo souvislost s určitou populací zvířat. Proto jsem chtěl ve své práci přinést nejenom přehled teorie, která se problematiky malých populací týká, ale zároveň ukázat na několika vybraných příkladech principy, které vedly ke snížení rizik spojených s příbuzenskou plemenitbou. Inbríding byl v přeneseném slova smyslu přítomen při speciaci a mnoho druhů si prošlo během fylogeneze zúžením počtu zástupců v populaci, kdy muselo docházet k příbuzenskému páření. Navíc v populacích živočichů probíhají různé mechanismy zabraňující či snižující možnost příbuzenského páření.

Chovatelé zvířat se snaží udržet co největší genetickou diverzitu populace a co nejspolehlivěji zamezit páření příbuzných zvířat. Pravdou ovšem je, že to čeho se chovatelé v zoologických zahradách, či během reintrodukčních programů obávají je pro zootechnika běžnou praxí. V hospodářských chovech je inbrídingu úspěšně využíváno jak historicky při šlechtění plemen, tak při chovech rodičovských linií v masných produkcích například u prasat, či při šlechtění nových plemen. Proto cílem práce bylo popsat i tuto skutečnost.

Faktem zůstává, že budoucnost populace, která je dostatečně heterozygotní, není z genetického hlediska téměř vůbec ohrožena. Letální geny se zde sice vyskytují, ale jejich míra je povětšinou nízká a pakliže jsou vázány recesivně, není jim třeba přikládat zvláštní pozornost. Pokud je ovšem počet zvířat ve zúžené populaci opravdu nízký, nelze se inbrídingu téměř vyhnout. V tomto případě vede cesta zvětšení populace přes očišťovací program, v němž je inbrídingu spolu s důslednou selekcí využíváno s cílem odstranit co nejdokonaleji letální geny z populace. Této problematice se proto cíleně věnuji v několika kapitolách s konkrétními případy u několika druhů.

V některých případech nedošlo a nedochází k projevům inbrední deprese, v jiných jsou následky inbrídingu zřetelné. Někdy může jeho dopad být i dosti vážný, existují však i případy, kdy inbríding dává zasaženým zvířatům i větší vitalitu, v porovnání se zvířaty neinbredními. Hlavním cílem této práce je proto nastínit problematiku inbrídingu z více stran, než pouze z pohledu striktně kritického a ukázat tím i jeho pozitivní následky v některých inbredních populacích a zároveň upozornit ve kterých případech být velmi ostražitý.

3 Literární přehled

3.1 Výčet druhů, jimiž se tato práce zabývá

Tato práce není zaměřena na žádný konkrétní druh. Problematika inbrídingu je tu uvažována spíše komplexně a druhy zvířat, o kterých pojednává, jsou brány jako modelové případy. Ačkoliv je práce zaměřena na problém imbrídingu a předcházení důsledků inbrední deprese u kopytníků, mezi faunou sloužící jako reálný praktický model je možno nalézt i zástupce z říše hmyzu- rod *Drosophila*. Do skupiny velkých kopytníků, kteří jsou v práci konkrétně řešeni patří nosorožec indický (*Rhinoceros unicornis*, Linnaeus, 1758), bizon americký (*Bison bizon*, Linnaeus, 1758), kůň Převalského (*Eguus przewalskii*, Poliakov, 1881), plemeno starokladrubskeho koňe (*Equus caballus*), zubr evropský (*Bison bonasus*, Linnaeus, 1758), gazela atlaská (*Gazella cuvieri*, Ogilby, 1841), gazela dorcas (*Gazella dorcas neglecta*, Linnaeus, 1758), gazela tmavá (*Gazela dama mhorr*, Pallas, 1766), kamzík horský (*Rupicapra rupicapra*, Linnaeus, 1758), kamzík stredozemni *Rupicapra pyrenaica*, Bonaparte, 1845) a hyena skvrnitá *Crocuta crocuta*, Erxleben, 1777).

3.2 Populace, panmiktická populace a generační interval

Populace je z nejobecnějšího hlediska tvořena celým druhem. Ten tvoří soubor jedinců společného fylogenetického původu schopných se mezi sebou rozmnožovat a přivést na svět zdravé potomstvo schopné další reprodukce. Jinými slovy je to soubor jedinců všech věkových kategorií v rámci daného druhu obývajících v dané době určitý areál. Tito jedinci se od sebe liší genotypově a fenotypově. Tato genetická různorodost se nazývá polymorfismus populace. Ten je důsledkem neustálého mutačního procesu a křížení (*Hruban & Majzlik, 2004*).

Z hlediska Mendelismu je populace definována jako reprodukční společenství jedinců podílejících se na společném genofondu. Základní jednotkou je zde druh, u hospodářských zvířat pak formálně plemeno (*Hrubý, 1961*).

Jestliže v populaci dochází k náhodnému páření jedná se o populaci panmiktickou, ve které dochází se stejnou pravděpodobností k páření kteréhokoli jejího příslušníka s jiným příslušníkem opačného pohlaví. Při sledování změn v populaci je důležitá velikost populace, která je dána nejen četností členů populace, ale hlavně reprezentativností genofondu (*Hruban & Majzlík, 2004*). Tím rozumíme jeho barvitost a různorodost v rámci genotypů. V populaci čítající jen malý počet jedinců je pak jejich různorodost omezená. To může mít za určitých okolností negativní vliv na její celkovou životaschopnost.

Generační interval je v mendelovské populaci měřítkem času. Je to průměrné chovné období od narození parentální generace (P) po narození první generace filiální (F₁) (*Majzlík, 2006*).

3.3 Rovnováha v populacích

Podle způsobu množení se v každé populaci vytváří dříve, či později určitá genetická rovnováha (*Hrubý, 1961*). Tato práce bude brát v úvahu pouze pohlavní rozmnožování vyšších živočichů a rovnováhu v jejich populacích.

V diploidní, pohlavně se rozmnožující panmiktické populaci se její genetická struktura nemění. Četnosti alel i genotypů zůstávají stejné a dochází tak ke genetické rovnováze (*Falconer, 1976*). Tento princip je nazván Hardy-Weinbergovým zákonem. Ten je ve skutečnosti idealizovaným případem stavu panmiktické populace a v praxi je soustavně porušován vnějšími, nebo vnitřními činiteli. Podmínky jeho fungování jsou panmiktická populace s nepřekrývajícími se generacemi, stejná plodnost všech genotypů, nepřítomnost selekce, migrace ani mutace a minimální velikost populace rovná 1000 jedincům.

Matematické vyjádření Hardy-Weinbergova zákona vypadá takto:

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

(*Falconer, 1976*)

Kdy p^2 je relativní četnost dominantních homozygotů

$2pq$ je relativní četnost heterozygotů

q^2 pak relativní četnost recesivních homozygotů

Tyto relativní hodnoty jsou vyjádřeny v procentech a jejich součtem je vždy 1. Obměna této rovnice tak vypadá takto:

$$AA + Aa + aa = N$$

(Falconer, 1976)

Což jsou ty samé hodnoty vyjádřeny však v číslech absolutních. Součtem těchto hodnot dostáváme reálný počet jedinců zkoumané populace (N) (Hruban & Majzlík, 2004). Pokud složení populace v první parentální generaci bude vypadat například takto,

$$p^2 + 2pq + q^2 = AA : Aa : aa = 1 : 2 : 1$$

(Hrubý, 1961)

budou frekvenční poměry genotypů v první filiální generaci při ničím nerušené panmixii zcela totožné (Falconer, 1976). Pokud i nadále platí pravidla podmíněná principům Hardy-Weinbergova zákona a bude se tedy každý z potomků množit se stejnou pravděpodobností s kterýmkoli jiným možným potomkem opačného pohlaví, bude situace ve všech dalších filiálních generacích stejná a populace pak bude v genetické rovnováze (Hrubý, 1961).

3.4 Změny rovnováhy v populacích

Rovnováhou v populaci je myšleno udržení poměrů genotypů obsažených v dané populaci i do dalších generací. Genotypová rovnováha se udrží tak dlouho, dokud nezačnou působit síly, jež ji naruší (Majzlík, 2006). Ty se projeví tím víc, čím větší je jejich frekvence, nebo čím menší je počet příslušníků dané populace (Falconer, 1976). Jakákoliv větší a ustálená změna v rovnováze je evolučně významná jako důležitý prvek v procesu fylogeneze (Flegr, 2005). Z tohoto je dobře patrné, že změny rovnováhy hrají důležitou roli právě v malých populacích, kde každý jedinec představuje relativně velkou procentuální část populace a změny v četnosti genotypů v rámci genofondu se v tomto případě v budoucnu mnohem více projeví. Faktory ovlivňující rovnováhu se dělí na faktory vnitřní a vnější. Mezi rovnováhu měnící faktory vnitřní řadíme mutaci genů, mezi faktory vnější pak migraci a selekci genů.

3.4.1 Vnitřní faktory

V průběhu fylogenetického vývoje, neboli evoluce druhů, docházelo ke změnám v genotypch organismů a tím i k neustálému nabourávání genetické rovnováhy populace. Tyto změny přenosné na potomstvo se označují jako mutace, tedy jako dědičné změny genetického materiálu. Mutace jsou přímou příčinou genetické variability každé populace, které umožňují organismu přizpůsobovat se podmínkám prostředí (*Lerner, 1950*). Mutace můžeme dle jejich fyzické povahy rozdělit na mutace bodové, řetězcové, chromosomální a genomové (*Flegr, 2005*). Zmínka o této problematice bude pouze okrajová, jelikož není přímým předmětem studia této práce. Je však jedním z faktorů, jež mohou mít vliv jak na inbríding, tak na změnu četností genů.

3.4.2 Bodové mutace

Bodové mutace, též někdy označované jako genové, způsobují změny na úrovni genu. Bodové mutace se dále dělí dle typu změny v postiženém lokusu.

Při substituci dochází k záměně nukleotidu za jiný, případně je zařazen analog přirozeného nukleotidu. Při substituci tranzicí se mění purinová base za purinovou, nebo pyrimidinová za pyrimidinovou. Transverzní substituce je pak záměna base purinové za pyrimidinovou, nebo naopak (*Flegr, 2005*). Tyto mutace mohou proběhnout bez následků, neboť díky nadbytečnému genetickému kódu může dojít k zařazení stejné aminokyseliny, nebo protože zařazení jiné aminokyseliny nemusí znamenat funkční změnu vytvořeného proteinu. V opačném případě se může objevit snížená funkce, nebo úplná nefunkčnost polypeptidu a následky tím vzniklé mohou být dramatické.

Při delecí dochází k absenci určitého nukleotidu a takto vzniklá mutace mívá závažné následky projevující se ve fenotypu.

Adice je způsobena zařazením nadbytečného nukleotidu a má podobné následky jako dalece.

Dále sem náleží segmentové mutace, které jsou analogické již uvedeným případům, pouze postihují větší části chromozomu, takzvané segmenty (*Hruban & Majzlík, 2004*).

3.4.3 Chromosomové mutace

Tyto mutace nazývané též chromosomové aberace se týkají tvarových změn a přestaveb chromozomů. Vznikají během mitózy, meiózy, replikace i následkem poruch reparačních mechanismů opravy nové DNA. Dělí se na interchromosomové a intrachromosomové (Hruban & Majzlík, 2004). Dále pak na jednotlivé typy obou z nich. Dochází zde ke změně pořadí bazí díky přesmyku celých sekvencí jednoho, či více chromozomů a tím i ke změně chromosomální funkčnosti. Náleží sem dalece, duplikace, inverze v rámci interchromosomových aberací (uvnitř jednoho chromozomu). Ty mají pokaždé při svém výskytu i klinický projev. Způsobují tělesné malformace, sterilitu, často bývají i letální. Dále sem náleží různé typy translokace v rámci intrachromozomových aberací (mezi dvěma, či více chromozomy navzájem). Zde mohou nastat problémy se sterilitou. V některých případech jsou však tyto aberace problémem pouze při křížení postiženého zvířete se zvířetem nepozměněným, kdy se pak první z nich jeví jako sterilní. Pářením se zvířetem podobné genetické změny se zygota schopně dále rozvíjí a potomstvo se pak vyznačuje stejnou vlastností z hlediska genetické výbavy a plodnosti, jako parentální generace. Tento typ mutací je pak jedním z klíčových prvků, při vzniku nových druhů (Flegr, 2005).

3.4.4 Genomové mutace

Tyto mutace představují početní změny chromozomů v karyotypu. Postihují buď chromosomy, nebo dokonce celé chromosomové sady a vznikají v důsledku poruch v průběhu buněčného dělení.

První možností genomové mutace je aneuploidie, kdy je v chromosomové sadě jeden chromozom znásoben, nebo naopak chybí. Dle počtu exemplářů v nichž se daný chromozom v buňce vyskytuje se jedná o nuliosomika, monosomika, trisosomika, atd. Jedinci s aberantními poměry autozomů a pohlavních chromozomů mají přechodné pohlaví a nejsou schopni rozmnožování. Jedná se o takzvané intersexy (Flegr, 2005).

Dalším typem jsou pak polyploidizace, kdy dochází ke zmnožení celých chromosomových sad. Většina takto rozsáhlých genomových přestaveb způsobuje svým nositelům částečnou, nebo úplnou sterilitu, nebo vytváří alespoň velmi účinnou

mezidruhovou bariéru. Vznikají tak haploidi, triploidi, tetraploidi, atd. U živočichů mají tyto mutace pouze omezený evoluční význam (*Flegr, 2005*).

3.4.5 Závažnost mutací

Nejčastějším typem mutací jsou neutrální mutace, které nijak nezvýhodňují, ani nepoškozují svého nositele. Jsou dány nadbytečností genetického kódu, postradatelností záměny aminokyselin pro funkci polypeptidu, existencí genových rodin a proteinových izoform.

Škodlivé mutace jsou po neutrálních nejběžnější. Jejich následky mohou být velmi pestré. Lze je dělit na letální, které způsobují zánik embrya, zygoty, popřípadě plodu a subletální, které nezpůsobují přímo smrt jedince, ale nositelé mutace se často nedožijí schopnosti reprodukovat se.

Prospěšné mutace jsou svojí četností nejméně obvyklé. Jejich spontánní vznik a fixace se dějí v časové dimenzi evoluce a proto nemají pro nás okamžitý využitelný efekt (*Hruban & Majzlik, 2004*). Jsou však velice důležitým fylogenetickým faktorem.

3.4.6 Vnější faktory- migrace, selekce genů a izolace

Migraci genů dělíme na imigraci a emigraci. Imigrace je příliv genů do populace vzniknuvší příchodem jednoho, či více zástupců daného druhu do populace z populace jiné, jejich začleněním do reprodukce a následnou změnou genofondu v budoucích generacích. Emigrace je pak oddělení určité části populace a tím i zmenšení genofondu v dalších filiálních generacích zbylé populace. Pokud je pak tato populace složena z malého počtu jedinců, může emigrace vést k inbrídingu v této populaci (*Flegr, 2005*).

Selekce je nejdůležitějším a nejsnadněji aplikovatelným procesem narušujícím genetickou rovnováhu (*Majzlik, 2006*). Vzniká odstraněním části populace. Může být přirozená, nebo umělá. Umělá selekce je indukována lidskou volbou například v chovech hospodářských zvířat, šlechtění, atd., nebo v přírodě zajištěna predátory.

Umělá selekce se dále dělí na selekci pozitivní, kdy z celého kvanta jedinců vybíráme pro chov pouze nízké procento zvířat s nejlépe vyjádřenými znaky na něž selekci

provádíme a selekci negativní, kdy vyřazujeme pouze malou část zvířat, která jsou nevhodná.

Přírozená selekce je vlastně přírodní výběr, kdy je různě odstupňovaná schopnost rozmnožování, nebo životaschopnosti. Je dána různou životností, nebo plodností určitých genotypů, popřípadě syntézou obou faktorů současně. Značnou úlohu v těchto případech zastávají letální a subletální geny. Ty podmiňují nežádoucí znaky, nemoci, defekty dědičného charakteru, nebo smrt (*Majzlík, 2006*). Geny s tímto směrem účinku bývají nejčastěji kódovány na recesivní alele genu (a). Většinou se projevují pouze v případě recesivního homozygota (aa). Toto je vlastně princip fungování inbrední deprese, která má za následek snížení vitality postiženého zvířete. Je-li reprodukční schopnost, popřípadě vitalita snížena až na nulu jedná se o úplnou selekci proti tomuto genotypu a recesivní homozygoti pak vůbec nevzniknou, nebo jsou sterilní a k jejich reprodukci tedy nedochází. Přežívají pouze dominantní homozygoti (AA) a heterozygoti (Aa). Důsledkem toho pak v genetické základně populace recesivních alel selektivního genu ubývá. Jejich procento se s každou další filiální generací snižuje. Z tohoto dále vyplývá, že pokud se v populaci selektivní geny nevyskytují, nemusí při inbrídingu k obávané inbrední depresi vůbec dojít (*Falconer, 1976*). Pokud je selektivní gen kódován na dominantní alele (A) a pokud zde platí pravidlo dominance je z populace odstraněn ihned v další generaci. Letální a subletální geny a jimi podmíněná přírozená selekce jsou jedněmi z hlavních činitelů a možných ukazatelů inbrední deprese.

Isolace nějaké populace, nebo její části může mít také pronikavý vliv na její fenotypové složení, tedy na vzhledové odlišnosti. Tento vliv bude tím větší, čím menší populační jednotka, již bereme v úvahu bude izolována a čím úplnější izolace bude. To znamená bude-li zabráněno další genetické migraci (*Hrubý, 1961*). Takováto izolace vede nevyhnutelně k imbrídingu ve vzniklé populaci. Ten se však zdaleka nemusí projevovat negativně.

3.5 Biologická příbuznost mezi zvířaty

Jedinci jsou považováni za příbuzné, pokud mají jednoho, či více společných předků. Biologická příbuznost je důležitá při chovu a šlechtění, neboť čím větší je příbuznost, tím větší je pak procento genů převzatých od společného předka. Míra

příbuznosti je pak determinována třemi faktory. V jak vzdálené minulosti se společný předek vyskytoval, kolik společných předků oba jedinci mají a kolikrát se případný společný předek v rodokmenu vyskytl. Dále pak také možnou inbredností onoho společného předka, případně předků (*Vogt et al., 1993*).

3.5.1 Míra stupně biologické příbuznosti

Koeficient příbuznosti je jednoduchá numerická hodnota která vyjadřuje všechny tři zmíněné faktory. Je to míra shodnosti genotypů obou zvířat. Je vyjádřena vzorcem:

$$RBC = \sum [(1/2)^{n+n'}(1 + FA)] \div \sqrt{(1 + FB)(1 + FC)}$$

(*Wright, 1922*)

Kdy **RBC** je koeficient příbuznosti mezi zvířaty B a C které měříme

n je počet generací mezi zvířetem B a společným předkem

n' je počet generací mezi zvířetem C a společným předkem

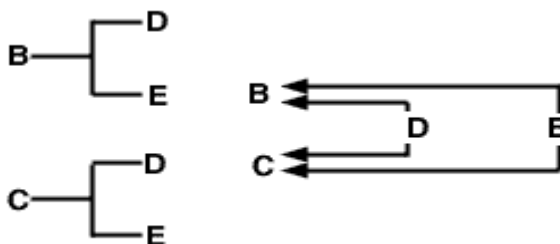
FA, FB, FC je koeficient inbrídingu společného předka a zvířete B a C navzájem

Pokud jsou jejich koeficienty inbrídingu rovny nule, pak vzorec vypadá takto:

$$RBC = \sum [(1/2)^{n + n'}]$$

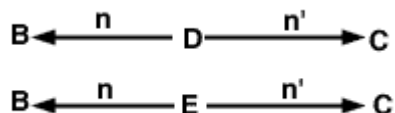
(*Wright, 1922*)

Použití tohoto vzorečku je demonstrováno na příkladu sourozeneckého množení a šipkovém diagramu, kde nikdo z parentální generace není sám produktem inbrídingu. Diagram vpravo ukazuje přenesení genů z každého ze společných předků (D, E) na zvířata, která zkoumáme (B, C).



(*Vogt et al., 1993*)

Nyní je problém v nalezení všech možností u zvířat B a C, kterými mohlo dojít k přenesení genů společného předka. Jsou zde u každého zvířete dvě možnosti.



(Vogt et al., 1993)

V případě nulového inbrídingu obou předků vypadá výpočet takto:

$$\text{RBC} = \sum [(1/2)n + n'] = (1/2)1 + 1 + (1/2)1 + 1 = (1/2)^2 + (1/2)^2 = 0.50$$

(Vogt et al., 1993)

Z výsledku příkladu i grafu je patrné, že zvířata B a C jsou sourozenci. Míra příbuznosti potenciálních rodičů má přímou souvislost s koeficientem inbrídingu případného potomstva.

3.5.2 Využití koeficientu příbuznosti

V chovu skotu může mít hodnota koeficientu příbuznosti mnoho využití. Pokud například chovatel prodal v minulosti chovného jedince s vysokým stupněm užitkových vlastností, je prodej jiného zvířete s vysokým koeficientem příbuznosti k prvnímu zvířeti dobrým kritériem k nastavení jeho ceny. Nebo se může při nákupu zvířat, která mají vysoký koeficient příbuznosti rozhodnout pro levnější, neboť lze předpokládat, že jejich plemenná hodnota bude díky jejich příbuznosti podobná. Dalším praktickým využitím je odhad výkonné hodnoty jedince, který nebyl testován. K odhadnutí hodnoty je třeba znát výkon otestovaného příbuzného zvířete, koeficient příbuznosti mezi oběma zvířaty a průměrný výkon plemene, stáda, nebo skupiny, do které zvířata náleží *(Vogt et al., 1993)*. Jelikož je příbuznost a její koeficient v úzkém matematickém vztahu s inbrídingem, je také možným ukazatelem na míru inbrídingu filiální generace příbuzných jedinců.

3.6 Inbríding

Definice inbrídingu říká, že je to páření dvou jedinců, kteří mají vyšší stupeň příbuznosti, než je průměrná příbuznost populace, z níž pocházejí (Vogt et al., 1993). Pokud dva jedinci nemají společného předka do páté až šesté generace nazpět, jsou pak obecně považováni za nepříbuzné (Hrubý, 1961). V pohlavně se rozmnožující populaci má každý jedinec dva rodiče, čtyři prarodiče, osm praparodičů atd., v generaci t pak bude mít 2^t předků.

Na základě tohoto není možné, aby všichni jedinci v populaci měli zcela rozdílný původ. Téměř každý má pak s jiným společného jednoho, či více předků v bližší, či vzdálenější minulosti. Při jejich množení lze tedy uvažovat jistou příbuznost (Falconer, 1976). Podle toho v kolikáté generaci na zpět se společný předek vyskytuje dělíme příbuzenskou plemenitbu na pokrevní, neboli incest (1. generace), blízkou (2. generace), mírnou (3. generace) a vzdálenou (4. až 6. generace). Pokud má populace dostatečnou velikost je pak inbríding prvkem zcela náhodným, zřídka se vyskytujícím a to pouze v individuálním měřítku, nikoliv v rozsahu celé populace. Situace je odlišná, pokud je velikost populace zmenšena. Dochází zde k okamžité změně četností genotypů a následně i ke zvýšení frekvence inbrídingu (Fu et al., 1998). To je zvláště patrné v menších, nebo malých uzavřených populacích, které jsou pak vždy do jisté míry inbrední. Následkem toho pak může nastat inbrední deprese v rozsahu celé touto cestou vzniklé populace. Základní důsledek toho, že dva spolu se pářící jedinci mají společného předka, je možné přenesení téže formy genu pocházejícího z onoho předka na jejich potomstvo. Takto vzniklá filiální generace je potom inbrední. Ve skutečnosti mohou vznikat dva druhy shodnosti genových alel a též dva druhy homozygotů. První z nich je funkční identita, kdy jsou dva geny považovány za identické, pokud je shodný jejich fenotypový efekt, nebo jejich funkční kritérium. V tomto případě se jedná o homozygota nezávislého. Pokud jsou oba geny replikou od společného předka, jedná se o geny původem identické. Jedinec nesoucí tuto kombinaci je pak označován jako identický homozygot (Falconer, 1976). Právě identický homozygot je pak přímým produktem inbrídingu.

3.6.1 Koeficient inbrídingu

Matematickým vyjádřením míry příbuznosti je Koeficient inbrídingu označený F_x (*Wright, 1921*). Udává míru pravděpodobnosti, zda jsou obě alely v lokusu původem identické a vyjadřuje stupeň příbuznosti obou rodičů (*Malécot, 1948*). To, že jsou obě alely původem identické znamená, že jsou vytvořeny replikací téže alely pocházející ze společného předka. Je-li F_x rovno 0, jedná se o zcela neinbredního jedince. Jestliže je hodnota F_x rovna 1 je takový jedinec zcela inbrední, je označován jako původem identický homozygot (*Crow & Kimura, 1970*). Pokud dochází k náhodnému páření je F_x potomstva vyjádřen jako pravděpodobnost, že obě splývající gamety nesou v lokusu původem identické geny (*Falconer, 1976*).

V populaci o známe struktuře a se k vypočtení koeficientu inbrídingu používá vzorců.

$$F_x = \sum (1/2)^{n+n'+1} \cdot (1 + F_A)$$

(*Falconer, 1976*)

Kdy F_x je koeficient inbrídingu jedince X
 n je počet generací do společného předka ze strany matky
 n' je počet generací do společného předka ze strany otce
 F_A je koeficient inbrídingu společného předka, pokud sám pocházel z příbuzenského páření.....

...pokud ne potom vzorec vypadá takto:

$$F_x = \sum (1/2)^{n+n'+1}$$

(*Falconer, 1976*)

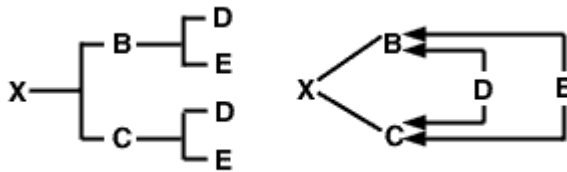
Tyto vzorce lze použít u populací, u nichž je znám rodokmen a lze jimi spočítat pravděpodobnost, s jakou jsou geny jedince původem identické. Pro výpočty v populaci neznámého složení pak slouží odlišné vzorce. Ty nevycházejí ze znalosti struktury populace, ale z pravděpodobnosti setkání se původem identických alel na základě kombinatoriky. Tato pravděpodobnost je nepřímo úměrná velikosti dané populace.

Jestliže rodiče nejsou inbrední a jsou-li příbuzní, koeficient inbrídingu jejich potomstva se pak bude rovnat jedné polovině jejich koeficientu příbuznosti.

$$F_X = 1/2 R_{BC}$$

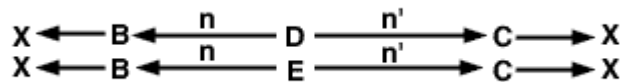
(Vogt et al., 1993)

Takto vypadá výpočet koeficient inbrídingu a šipkový diagram u sourozeneckého množení.



(Vogt et al., 1993)

Nyní je předmětem určit všechny možnosti přenosu genů ze společných předků (D,E) skrz rodiče (B,C) na potomstvo (X). Stejně jako u koeficientu příbuznosti jsou zde dvě možnosti.



(Vogt et al., 1993)

Pokud nikdo ze společných předků nebyl inbrední, koeficient inbrídingu jedince X bude vypočten takto:

$$F_X = \sum [(1/2)^n + (1/2)^{n'} + 1] = (1/2)^1 + 1 + 1 + (1/2)^1 + 1 + 1 = (1/2)^3 + (1/2)^3 = 0.25$$

(Vogt et al., 1993)

Vzhledem ke shodnosti parentální generace s předchozím případem je zde také potvrzena pravdivost rovnice $F_X = 1/2 R_{BC}$.

3.6.2 Genetické důsledky inbrídingu, inbrední deprese

Základním znakem inbrídingu je zvyšování homozygotnosti populace (*Fu et al. 1998*). Tím roste poměr jedinců nesoucích v lokusu dva stejné geny- dominantních (AA), nebo recesivních (aa) homozygotů. Negativní efekt inbrídingu je výsledkem hromadění recesivních škodlivých alel, které se v inbredních zvířatech spojují v podobě recesivního homozygota (aa) (*Charlesworth & Charlesworth, 1987*). Takto vzniklý jedinec pak trpí jejich fenotypovým projevem. Inbríding je znám jako činitel redukcující vitalitu a to zvláště ve stresových podmínkách (*Hedrick & Kalinowski, 2000*) a je obecně považován za důvod snižování vitality v divokých i v zajetí chovaných populacích (*Ralls et al., 1988*). Důsledkem příbuzenské plemenitby může nastat inbrední deprese. Může se projevit mnoha způsoby. Nejčastěji zde ale dochází ke snižování reprodukčních schopností a užitkových vlastností, vyšší úmrtnosti plodu a mláďat, snížení rychlosti růstu a vyšší frekvencí dědičných genetických abnormalit (*Vogt et al., 1993*). Dále pak poruchy srdeční činnosti, tvarové deformace a rozštěpy, nízká porodní hmotnost, zhoršená funkce imunitního systému atd. Míra snížení produktivity je přímo úměrná velikosti koeficientu inbrídingu. Liší se však v závislosti na druhu, plemeni i zkoumané vlastnosti. Některé vlastnosti, jako například kvalita masa, jsou inbrídingem málo ovlivnitelné, jiné jako fertilita, vitalita, atd. jsou pak mnohem vnímavější a jsou jím ovlivněny zásadněji (*Vogt et al., 1993*). Efekt inbrídingu se často mnohem méně projevuje na jedincích, jejichž rodiče jsou sami inbrední (*Templeton & Read, 1984*).

Absence negativního efektu inbrídingu u druhu nosorožec indický (*Rhinoceros unicornis* L., 1758) naznačuje, že není bezpodmínečně nutné se mu vyhýbat (*Zschokke & Baur, 2002*). U druhu *Rhinoceros unicornis* nezpůsobil inbríding zvýšení úmrtnosti mláďat (*Wirz-Hlavacek et al, 2001*), ani snížení vitality populace. U druhu zubr evropský (*Bison bonasus*) téměř nedochází prostřednictvím inbrídingu ke snižování plodnosti (*Slatis, 1959*). Inbrední matky dosahovaly průměrných hodnot 0.4623 porodu za rok, neinbrední pak 0.4638 porodu za rok (*Slatis, 1959*). Dokonce se zde projevila větší vitalita mláďat inbredních matek (*Slatis, 1959*). To svědčí o faktu, že ne vždy musí inbríding způsobovat obávanou inbrední depresi.

3.7 Volně žijící populace

Ve volně žijících populacích je inbríding prvkem náhodným. Jeho míra a četnost jsou podmíněny velikostí populace, její izolovaností, možným přílivem genů při migraci, případně selekci v rámci oddělených populací, atd. Dále zde existují přirozené mechanismy, jež v přírodě zabraňují inbrídingu a fungují díky sociálnímu chování. U některých druhů vyhnání matka své dospělé potomstvo, čímž je zabráněno jejich zpětnému rozmnožení v F_1 , případně F_2 generaci. U druhů jiných je to harémové chování samců, kdy jsou ze stáda vyhnáni pouze dospívající samci, samice však s matkami ve stádě zůstávají. Zde je pak výskyt inbrídingu zřetelně pravděpodobnější. Skutečnost, že člověk do těchto systémů nezasahuje, nebo pokud ano, pak jen velice okrajově se mění ve chvíli, kdy se velikost populace sníží z nějakého důvodu pod určitou minimální hranici a druh se tak stane ohroženým. V takovém případě, kdy bottleneck zúží efektivní velikost populace až na kritické hodnoty, pak často nestává umělý obnovovací program vedený člověkem s cílem zvětšit populaci a reintrodukovat ji bez následného snížení životaschopnosti a genetické variability zpět do volné přírody. Stejně cíle jako v obnovovacích programech pak platí i v zoochovech.

3.8 Náhodné změny v malých populacích- disperze

Zatím co systematický proces ve velkých populacích je ovlivňován hlavně selekcí, mutací a migrací genů, malé populace podléhají takzvanému disperznímu procesu, neboli disperzi. Ta je ovlivňována hlavně samplingem a inbrídingem (*Jakubec et al., 2004*).

Disperze má tři důležité důsledky. Jsou to vzrůstající rozdílnost mezi subpopulacemi, redukce genetické variability uvnitř malých populací (genetická uniformita) a zvyšování frekvence homozygotů na úkor heterozygotnosti populace (*Jakubec et al., 2004*). Rozdílnost mezi subpopulacemi je demonstrována na příkladu outbredního křížení nosorožce indického, další dva body jsou pak zmiňovány a řešeny na celé řadě příkladů. Disperze je tedy vlastně důvodem možného inbrídingu v malých uzavřených populacích a ten je její nedílnou součástí a podstatou.

Disperze má zásadní vliv na úspěch reprodukce populace a často je více ovlivněna jedním z pohlaví. U některých savců žijících ve skupinách je disperze ovlivněna samci. To může být způsobeno reakcí na lepší fenotypové vlastnosti některých samic a

eliminací vlastních dcer při výběru. Tak je tomu například u hyen (*Crocuta crocuta*) (Höner et al., 2007). V populacích kopytníků je disperze podmíněna spíše samičím pohlavím. Lze to demonstrovat na příkladu kamzíka. Je tomu tak kvůli volbě samice, která se na základě nejlépe vyjádřeného fenotypu rozhoduje pro páření s určitým samcem (Loison et al., 1999). Pochopitelně zde pak dochází k větší četnosti páření samečů s nejlépe vyjádřenými fenotypovými znaky a tím i větší míře předávání právě jeho genetických vlastností (Loison et al., 1999).

3.9 Bottleneck

Bottleneck, neboli zúžení je situace, kdy dochází působením určitého faktoru k prudkému snížení počtu jedinců v populaci (Carson, 1990). Je to vlastně velice masivní, většinou náhodná selekce, jejíž příčiny mohou být například intenzivní lov určitého druhu, přírodní nebo ekologická katastrofa s následkem nízkého procenta přežití postižené populace, pandemie uvnitř určitého druhu, jež způsobí vysokou úmrtnost, atd. Pokud populace prošla silným bottleneckem, kdy se zúžila až na pouhých pár jedinců, disperzní proces a náhodný genetický drift zde přivodí ztrátu genetické variability v populaci vzniklé (Carson, 1990). Toto tvrzení je ovšem relativní. Ve skutečnosti záleží na poměru průměrné heterozygotnosti mateřské populace a přeživších jedinců. Nei et al. (1975) zkoumal efekt rozdílných intenzit bottlenecku na modelech *Drosophila pseudoobscura*. V Neiově modelu činí elektroforézou zjištěná průměrná individuální heterozygotnost v severoamerické populaci *Drosophila pseudoobscura* 13,8 %. Extrémně silný bottleneck vzniklý oddělením jediné gravidní samičky tohoto druhu vedl v budoucnu k rychlému zotavení a nárůstu vzniklé populace. Heterozygotnost této populace se oproti původní populaci po bottlenecku snížila pouze na 8,9 %. To činí přibližně 65% původní variability. Jestliže je průměrný člen populace vysoce heterozygotní, prochází většina genetické variability populace bottleneckem bez problémů. Dochází zde k vyřazení pouze některých alel, jež byly v předchozí populaci řídce zastoupeny (Carson, 1990). Jednorázový bottleneck s následným rychlým znovuoobením velikosti populace nezpůsobí vážnou redukci heterozygotnosti populace, dokonce ani je-li počet jedinců prošlých bottleneckem velmi malý (Nei et al., 1975). Po bottlenecku může v některých případech dokonce dojít ke zvýšení fenotypové variability. Carson and Wisotzkey (1989) zkoumali vzrůstající genetickou variabilitu po předchozím bottlenecku u druhu *Drosophila silvestris*. Zde se

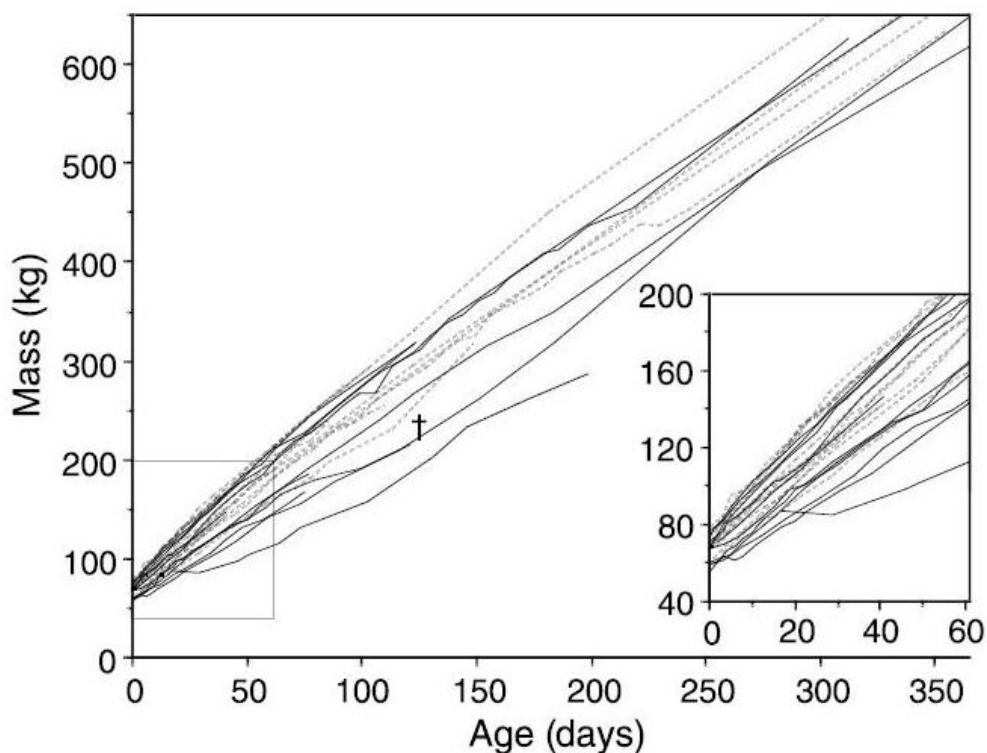
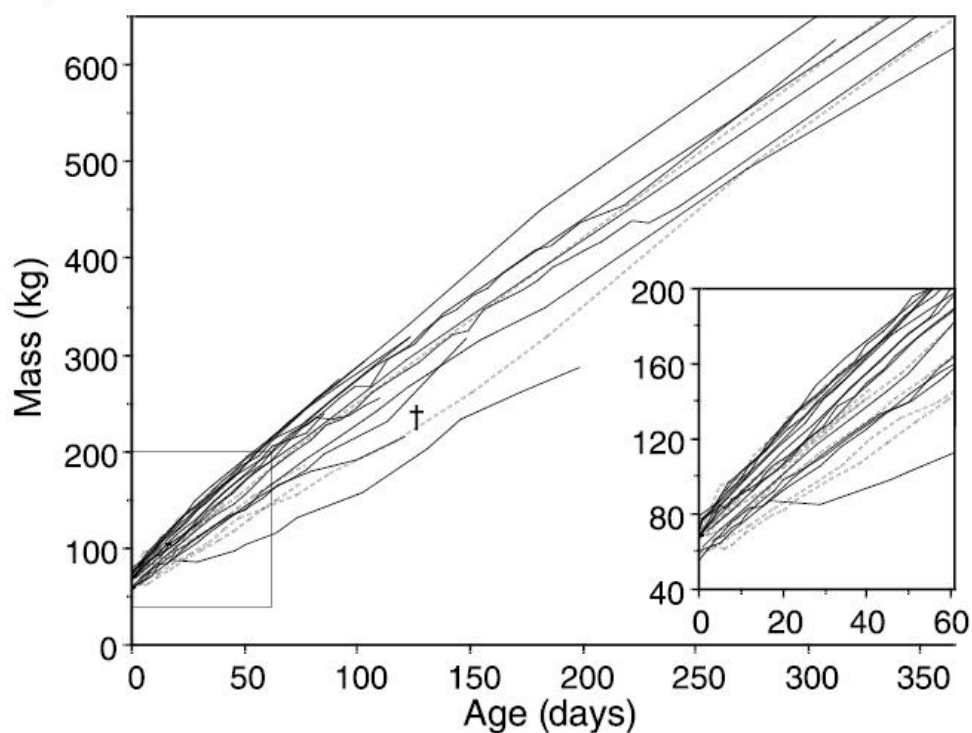
následný efekt projevil zvýšením různorodosti fenotypu, která vznikla náhodnou změnou v organizaci chromosomů při rekombinaci, čili mutací zakotvenou díky bottlenecku do vzniklé populace.

Pokud je bottleneckem vytvořená dceřiná populace zcela izolována neprobíhá zde genetický drift (*Nei et al., 1975*). Následkem toho zde pak dochází k příbuzenské plemenitbě a stoupající inbrednosti populace. To se může, ale také nemusí projevit na vitalitě postižené populace.

3.9.1 Nosorožec indický

V roce 1908 byl zakázán lov nosorožce indického (*Rhinoceros unicornis* L., 1758). V této době čítala populace žijící na území dnešního parku Kaziranga pouhých 20 jedinců (*Ryhiner, 1961*). V roce 1962 se jiná populace v údolí Chitwan zmenšila na 60-80 jedinců (*Laurie, 1979*). Obě tyto populace prošly silným bottleneckem, ze kterého se spontánně a bez následků zotavily. Populace z Kazirangy dnes čítá kolem 1770 jedinců, populace z Chitwan kolem 600 jedinců. Jelikož takto silný bottleneck má za následek inbrednost vzniklé populace, je zřejmé, že v případě nosorožce indického inbrední deprese nenastala. Dokonce zde došlo ke zvýšení vitality mláďat vzniklých pářením příbuzných rodičů. U 170 mláďat nosorožce indického byla sledována novorozenecká úmrtnost. Dosahovala průměrných hodnot 20%. Inbrední vykazovala mortalitu 14 % v počtu 44 kusů, neinbrední telata pak 22 % v počtu 126 kusů. Inbrední mláďata rostla pomaleji, ale měla menší míru úmrtnosti, než neinbrední (*Zschokke & Baur, 2002*).

Následující graf ukazuje průběh růstu 22 v zajetí chovaných mláďat v prvním roce jejich života. Menší graf napravo uvnitř velkých grafů je detail růstu v prvních dvou měsících života. Růst inbredních mláďat je znázorněn čerchovanou čarou, růst telat neinbredních pak čarou plnou.



(Zschokke & Baur, 2002)

Inbrídíng je obecně považován za důvod snižování vitality volně žijících i v zajetí chovaných populací zvířat (Ralls et al., 1988). U druhu *Rhinoceros unicornis* však neovlivňuje negativně dobu těhotenství, porodní hmotnost mláďat, ani novorozeneckou úmrtnost (Wirz-Hlavacek et al., 2001).

V populacích, které projdou bottleneckem, dochází k vyššímu stupni inbrídingu. Následkem toho může být očištění populace od recesivních škodlivých alel (*Barrett & Charlesworth, 1991*).

3.9.2 Bizoní stádo státu Texas

Roku 1880 bylo Charlesem Goodnightem založeno z 5 odchycených divokých bizonů v zajetí chované stádo bizona amerického (*Bison bison L., 1758*) (*Coder, 1975*). Ve 20. letech 20. století čítalo již mezi 200 a 250 jedinci (*Haley, 1949*). V 70. letech se velikost populace snížila asi na 100 kusů. V roce 1997 bylo 36 kusů z tehdejšího stáda převezeno do Caprock Canyons State Park a použito zde k založení dnešního texaského stáda. Toto stádo bizonů vykazuje ve srovnání s bizony z Yellowstonekého Národního Parku a Národního Parku Theodora Roosevelta malou genetickou diverzitu a míru heterozygotnosti. Bylo dále zjištěno, že relativně nízké procento dospělých jedinců zplodilo v posledních pěti letech potomstvo. To vede ke snižování velikosti populace a rapidnímu vzrůstu průměrného věku stáda (*Halbert et al., 2004*). Nízký počet zakládajících zvířat, silná reprodukční izolace trvající 120 let (*Halbert et al., 2004*) a chronicky malá velikost populace spojená s genetickým driftem a inbrídingem mají za následek nebezpečně nízkou genetickou diverzitu v tomto stádě. V důsledku toho vzrostla velikost populace za prvních 6 let z počtu 36 jedinců pouze o 4 kusy (*Halbert et al., 2004*). Stádo je každý rok vakcinováno, a téměř denně pozorováno biology. Je známo, že netrpí žádnou běžnou chorobou postihující kopytníky (*Sweepston, 2001*). To ve spojitosti s nízkou natalitou a vysokou mortalitou telat poukazuje na fakt, že v tomto případě došlo prostřednictvím bottlenecku a silného inbrídingu ke snížení vitality stáda. Genetický drift je považován za prvek snižující genetickou diverzitu a efektivní velikost populace (*Lacy, 1987*). Ztráta genetické diverzity je v texaském bizoním stádě demonstrována 6,8 % rozdílností v celkovém množství alel mezi telaty a dospělými jedinci (*Halbert et al., 2004*). Tento genetický drift zde bude pokračovat tak dlouho, dokud se velikost populace nezmenší na kritickou hranici. Senner (1980) publikoval, že vzrůst výchozí populace stávající se z 5 jedinců má při vyšší míře růstu jen malý efekt na dlouhodobé přežití této populace v budoucnu. Pokud je ovšem její růst velice pozvolný, je pak vliv na přežití populace velmi vážný. To je podloženo historickými fakty ve srovnání texaského stáda se stády jinými. Populace Yellowstonekého Národního Parku byla v roce 1902 založena z počátečního stáda čítajícího mezi 30 a 50 jedinci (*Coder, 1975*). Dnes obsahuje mezi 2500

a 3000 jedinci. Populace v Národním Parku Theodora Roosevelta byla v roce 1956 založena z 29 zvířat, dnes čítá kolem 750 kusů. Texaské stádo však bylo založeno z pouhých 5 jedinců a to v kombinaci s dlouhou generační dobou velkých kopytníků zřejmě zapříčinilo dnešní problémy. V texaské populaci došlo pravděpodobně k vázání škodlivých recesivních alel. Inbrední deprese se zde projevila nízkou plodností, vysokou úmrtností telat (*Halbert et al., 2004*), u některých dospělců byly zjištěny chromosomové aberace. Tři z testovaných samců, kteří měli výbornou motilitu a životaschopnost spermií a neměli žádné morfologické abnormality, přesto nezpłodili za poslední 4 roky žádné potomstvo. Analýza variability populace ukázala, že toto stádo s 99% pravděpodobností do 41 let vyhyne (*Halbert et al., 2004*).

Tyto skutečnosti poukazují na fakt, že inbríding může, ale tak nemusí být hrozbou pro přežití populace. Následky jsou rozdílné nejen mezi určitými druhy, ale dokonce i v rámci nich. Záleží především na možných četnostech letálních alel a jejich případného odstranění ze vzniklé populace.

3.10 Očištění od inbrední deprese

Inbrední deprese je jedním z hlavních činitelů ovlivňujících evoluci a životaschopnost malých populací v uzavřených chovech a obnovovacích programech. Inbríding odkrývá škodlivé recesivní alely díky zvyšování homozygotnosti. Recesivní alely, které jsou letální, nebo silně škodlivé by měly být právě z malých populací rychle odstraněny (*Fu et al. 1998*). V procesu zvaném očištění se selekcí snižuje četnost těchto recesivních alel v populaci. Dochází tak k redukci výskytu inbrední deprese v budoucnu (*Leberg & Firmin, 2007*).

Populace, která vykazuje malou velikost může být v budoucnu méně vnímavá k inbrední depresi, jelikož mohla být v průběhu bottlenecku očištěna od recesivních alel. V malých populacích je vysoká neurčitost týkající se úspěchu jednotlivých výsledků očištění v eliminaci inbrední deprese. Je zde však vysoká pravděpodobnost snížení vitality populace, při špatném provedení a fixaci škodlivých alel v genofondu. Očištění je důležitým procesem v mnoha malých populacích, literatura uvádí rozmanité reakce na očištění (*Leberg & Firmin, 2007*). Protože dobře provedené očištěná populace vykazuje snížení míry inbrední deprese, je vhodným prostředkem v managementu uzavřených

programů ohrožených druhů (*Templeton & Read 1983*) a jejich obnovovacích programů, kde malá velikost populace může být následně možná (*Leberg & Firmin, 2007*).

Jak již bylo řečeno, očištění může snáze nastat po bottlenecku, kdy je velikost populace zmenšená. V případě, že se z výchozí populace podaří negativní selektivní geny odstranit je očištění pozitivní a tedy účinné (viz. *Rhinoceros unicornis* L., 1758). Malé populace vykazují vysokou míru inbrídingu a může zde také dojít k fixaci škodlivých alel (*Hedrick, 1994*), což efekt očištění zvrátí na přesně opačnou stranu. Pokud při bottlenecku nedojde k odstranění recesivních alel, nebo dokonce k jejich hromadění může mít takovýto bottleneck pro vzniklou populaci katastrofální následky z hlediska přežití populace v budoucnu (viz. texaské stádo bizona amerického).

Jakmile se populace hodně zmenší, dochází pouze k očištění velmi škodlivých a letálních alel (*Fu et al., 1998*). Pomalejší inbríding probíhající uvnitř větších populací po delší dobu má za následek efektivnější očištění od selektivních alel, než rychlý inbríding uvnitř malých populací (*Latter et al. 1985; Ehiobu et al., 1989*).

Jestliže k inbrídingu dochází při zmenšení populace, nebo systematickým inbrídingem, nastávají změny ve frekvencích genů a následuje očištění za účelem odstranění indretní deprese (*Leberg & Firmin, 2007*). To je pak tím pravděpodobnější čím důkladnější a delší proces očištění je a čím důsledněji k němu chovatel provádějící tuto činnost přistupuje. U systematického inbrídingu je očištění efektivnější ve velkých populacích, než v malých.

3.11 Hospodářské chovy- Inbríding a jeho funkce

Velcí savci se dají rozdělit do dvou kategorií. Jednou je domestikovaná forma, v jejíž historii šlechtění byl inbríding spolu s umělou selekcí velmi častým jevem a vlastně jediným ze šlechtitelských principů, druhou pak je divoká forma, která byla předmětem selekce v počátcích šlechtitelského procesu formy zdomácnělé (*Slatis, 1959*). Domestikace je proces, kterým si zvířata pocházející z volné přírody přivyknou na člověka a prostředí, které je jim nově poskytnuto (*Price, 1984*). V procesu domestikace a šlechtění nových plemen je využíváno třech základních metod. Jsou to inbríding, genetický drift a selekce (*Ollivier, 1981*). Umělou selekci provádí šlechtitel a je typická pro domestikované druhy živočichů. Díky ní vlastně vznikají rozdíly mezi genetickým potenciálem různých chovů

(Beaumont et al., 2002). Kulturní plemena u nichž nebylo v průběhu plemenitby užíváno inbrídingu a selekce mohou ve svém genomu vázat recesivní letální geny (*Slatis, 1959*), jež nebyly v průběhu šlechtění inbrídingem odstraněny.

Protože inbríding způsobuje vzrůst homozygotnosti dochází ke kumulaci jak genů recesivních, tak těž genů dominantních, gamety inbredních zvířat jsou pak vybaveny podobnou sérií genů. Jestliže se tedy v parentální generaci vyskytuje vysoké procento dominantních homozygotů, bude většina jejich gamet obsahovat dominantní formu genu a též i potomstvo bude uniformě projevovat dominantní charakter jeho rodičů (*Vogt, 1993*). Inbríding je základem pro reprodukci geneticky siných jedinců, zvířat která uniformě vtisknou ceněné vlastnosti do svého potomstva (*Vogt, 1993*).

Inbrídingu lze využít při objevování genu, které mají za následek abnormality, nebo smrt. Tedy geny, které jsou v outbrední populaci obecně zastoupeny v malých frekvencích. Tyto škodlivé geny jsou téměř vždy ve své genetické povaze recesivní a jejich účinek je skryt působením dominantní alely a to v heterozygotních jedincích (Aa) (*Falconer, 1976*). To platí vždy, kromě genů lokalizovaných na heterologních částech pohlavních chromozomů (X,Y), kde chybí párová struktura genetické informace (*Vogt, 1993*). Aby tedy byly vyjádřeny ve fenotypu musí být zastoupeny v podobě recesivního homozygota (*Falconer, 1976*). Jelikož inbríding vede k homozygotnosti populace, pravděpodobnost že budou takto vyjádřeny se vzrůstajícím stupněm inbrídingu roste. Pokud jsou tyto geny odkryty, chovatel může z populace separovat jak postižené potomstvo, tak i jeho rodiče, kteří jsou nositeli a tím tyto geny eliminovat z dalšího šlechtění bez použití genetických testů (*Vogt, 1993*). Takto je vlastně systematicky prováděn proces očištění.

Chovatel může použít inbríding testu k odhalení nositelů škodlivých recesivních genů lokalizovaných na autozomech, například kryptorchysmu u ovcí. Inbríding testem lze zjistit pouze recesivní geny, které rodiče nesou (*Vogt, 1993*). Tento test je založený na zpětném křížení, nebo páření blízce příbuzných jedinců mezi sebou. Tím se zvyšuje inbrednost a tedy i homozygotnost jejich potomků a pokud jsou přítomny škodlivé alely dochází tak k jejich odkrytí.

Další důležitou funkcí inbrídingu je vytvoření specificky odlišných rodin, nebo inbredních linií. Lze tak dle fenotypových vlastností vyčlenit z populace řadu linií kdy bude každá geneticky odlišná od jiné. Pokračující inbríding uvnitř těchto linií vede ke změně frekvence některých genů obsažených ve výchozí populaci. Například pokud konkrétní gen je obsažen ve výchozí populaci pouze v malém procentu všech zvířat lze

inbrídingem a vytvořením inbredních linií tento gen převést v určitou linii. Zde je obsažen ve všech zvířatech, nebo v převážné většině, v ostatních liniích není pak zastoupen vůbec, nebo jen minimálně (*Vogt, 1993*). Tyto inbrední linie lze užit různými způsoby, nejčastěji je jich však využíváno jako rodičovských linií. Zde je jak otcovská, tak mateřská linie šlechtěna na specifické vlastnosti a u jejich potomstva se zde pak projeven také heterózní efekt (*Říha et al., 2001*). Důležitá role a vlastně i základ úspěchu je též na pozičním efektu obou plemen. Lze to demonstrovat na příkladu chovu prasat na masnou produkci. Mateřská linie je šlechtěna na plodnost a kvalitu mateřských vlastností. Tyto matky mají například větší počet mláďat narozených v jednom vrhu, více párů vemínek, nebo jsou jejich mláďata životaschopnější. Otcovská linie má zase výborné užitkové vlastnosti a vysokou produktivitu (*Říha et al., 2001*). Výsledkem tohoto procesu je F₁ generace, kde přijde v jednom vrhu na svět vysoký počet selat, která jsou životaschopná, mají vysoký denní přírůstek a dobře vyjádřené užitkové vlastnosti, které zdědily po svém otci. Rodičovské inbrední linie mají relativně vysoký koeficient inbrídingu a stupeň homozygotnosti (*Říha et al., 2001*). Také v chovech rodičovských linií jsou inbríding a selekce hlavními metodami jejich plemenitby (*Říha et al., 2001*).

V jiných chovech však může být přítomnost inbrídingu nežádoucí. Může zde pochopitelně také docházet k projevům inbrední deprese. Jak již bylo zmíněno dříve, míra projevu inbrední deprese je závislá na genetické struktuře populace a výskytu letálních alel. A může se projevovat různě u různých živočišných druhů. Například skupina koňovitých je k inbrídingu málo vnímavá a k projevu deprese u nich téměř nedochází. U jiných živočišných druhů však mohou být jeho následky vážné.

Přesto, že je inbríding využíván jako účinný prostředek šlechtitelského procesu (*Warwick, 1958*), může mít v hospodářských chovech i negativní účinky. Smith et al. (1998) sledovali účinek inbrídingu na mléčnou užitkovost u plemene Holštýnského skotu. Vyšší stupeň inbrídingu u sledovaných krav o 1 % snížil množství vyprodukovaného mléka a jeho obsah tuků i bílkovin (*Smith et al. 1998*).

3.11.1 Starokladrubský kůň

Chov Starokladrubského koně je dnes rozdělen do 5 šedých a 5 černých otcovských linií (*Jakubec et al., 2004*). Starokladrubský kůň je odvozen od hřebců zakladatelů, kteří

poskytli názvy dnešním otcovským liniím. Pět šedivým liniím (GENERALE, GENERALISSIMUS, SACRAMOSO, FAVORY, RUDOLFO) a pět černým liniím (SACRAMOSO, SOLO, SIGLAVY PAKRA, ROMKE, GENERALISSIMUS). V roce 2003 se chov skládal ze 39 plemenných hřebců a 350 plemenných klisen. V roce 1992 bylo plemeno uzavřeno proti imigraci jiných zvířat do chovu. Tento chov je příliš adaptovaný na specifické environmentální podmínky a má vysokou kulturní a historickou hodnotu (*Jakubec et al., 2004*). Koeficient inbrídingu zde byl stanoven pro všechny jedince v chovu a byl vypočten na základě známých rodokmenů jednotlivých zvířat. Koeficienty inbrídingu jednotlivců byly dále použity k určení celkové inbrednosti této populace i jednotlivých jejich linií (*Jakubec et al., 2004*). V následujících tabulkách jsou znázorněny koeficienty inbrídingu jednotlivých linií v roce 1993 a 2003 a jejich srovnání. V první tabulce jsou záznamy hřebců, ve druhé pak klisen. V letech 1993 až 2003 klesl koeficient inbrídingu v plemeni pro hřebce z 5,65 % na 5,52 % a pro klisny z 7,75 % na 4,88 %. (*Jakubec et al., 2004*).

Table 2. Average inbreeding coefficients of stallions within sire lines and both varieties in 1993 and 2003

Year		1993		2003		Difference	Min.	Max.
Variety	Sire line	<i>n</i>	$F_{\bar{x}}$ (%)	<i>n</i>	$F_{\bar{x}}$ (%)	$F_{\bar{x}}$ (%)	* $F_{\bar{x}}$ (%)	* $F_{\bar{x}}$ (%)
Grey	Generale	2	11.25	5	7.03	-4.22	0.00	9.57
	Generalissimus	3	8.23	4	3.86	-4.37	1.95	5.86
	Favory	6	2.42	6	4.82	2.40	1.56	7.23
	Rudolfo	2	7.25	2	2.64	-4.61	2.53	2.73
	Sacramoso	3	6.93	5	5.47	-1.46	3.32	7.23
	Average	16	6.06	22	5.20	-1.06	0.00	9.57
Black	Sacramoso	5	1.06	6	9.44	8.38	4.69	11.72
	Solo	6	7.83	7	5.08	-2.75	2.34	8.98
	Siglavy Pakra	3	4.50	2	3.61	-0.89	2.73	8.98
	Romke	3	7.90	1	0.00	-7.90	0.00	0.00
	Generalissimus	-	-	1	1.56	1.56	1.56	1.56
Average	17	5.26	17	5.94	0.68	0.00	11.72	
Total	Generale	2	11.25	5	7.03	-4.22	0.00	9.57
	Generalissimus	3	8.23	4	3.86	-4.37	1.95	5.86
	Favory	6	2.42	6	4.82	2.40	1.56	7.23
	Rudolfo	2	7.25	2	2.64	-4.61	2.53	2.73
	Sacramoso	8	3.26	11	7.64	4.38	3.32	11.72
	Solo	6	7.83	7	5.08	-2.75	2.34	8.98
	Siglavy Pakra	3	4.50	2	3.61	-0.89	2.73	8.98
	Romke	3	7.90	1	0.00	-7.90	0.00	0.00
	Average	33	5.65	39	5.52	-0.13	0.00	11.72

* - the minimal and maximal $F_{\bar{x}}$ refer to values in 2003

(Jakubec et al., 2004)

Table 3. Average inbreeding coefficients of mares within sire lines and both varieties in 1993 and 2003

Variety	Sire line	1993			2003			Difference F_T (%)	Min. * F_T (%)	Max. * F_T (%)
		Sires	Dams	F_T	Sires	Dams	F_T			
		<i>n</i>	<i>n</i>	(%)	<i>n</i>	<i>n</i>	(%)			
Grey	Generale	2	10	8.59	2	21	6.32	-2.27	2.34	10.55
	Generalissimus	3	28	9.84	1	17	5.89	-3.95	2.54	10.74
	Favory	6	30	4.19	3	77	3.48	-0.71	0.39	13.48
	Rudolfo	2	8	7.29	1	15	1.75	-5.54	0.39	5.66
	Sacramoso	3	19	9.96	3	33	4.24	5.72	0.39	12.11
	Solo	-	-	-	2	3	2.21	2.21	0.00	6.64
	Siglavy Pakra	-	-	-	1	1	0.20	0.20	0.20	0.20
	Romke	-	-	-	1	2	0.00	0.00	0.00	0.00
	Average	16	95	7.29	14	169	3.99	-3.30	0.00	13.48
Black	Sacramoso	5	24	11.31	3	63	7.26	-4.05	2.34	17.58
	Solo	6	48	8.38	2	66	5.45	-2.93	1.37	17.97
	Siglavy Pakra	3	14	9.21	1	14	6.33	-2.88	2.34	15.82
	Romke	3	28	4.48	1	33	4.49	0.01	2.93	10.55
	Generalissimus	-	-	-	1	5	1.29	1.29	1.95	4.10
	Average	17	114	8.40	8	181	5.86	-2.54	1.37	17.97
Total	Generale	2	10	8.59	2	21	6.32	-2.27	2.34	10.55
	Generalissimus	3	28	9.84	2	17	5.89	-3.95	2.54	10.74
	Favory	6	30	4.19	4	82	3.35	-0.84	0.39	13.48
	Rudolfo	2	8	7.29	1	15	1.75	-5.54	0.39	5.66
	Sacramoso	8	43	10.71	6	99	6.03	-4.68	0.39	17.58
	Solo	6	48	8.38	4	66	5.55	-2.83	0.00	17.97
	Siglavy Pakra	3	14	9.21	2	15	5.91	-3.30	0.20	15.82
	Romke	3	28	4.48	2	35	4.23	-0.25	0.00	10.55
	Average	33	209	7.75	22	350	4.88	-2.87	0.00	17.97

* - the minimal and maximal F_T refer to values in 2003

(Jakubec et al., 2004)

U tohoto plemene nebyl zjištěn negativní vliv inbrídingu na tendenci oplození klisen v letech 1995 až 2003 (Jakubec et al., 2004). Z následujících tabulek vyplývá, že u šedivých linií se snížení koeficientu inbrídingu projevilo na celkovou fertilitu pozitivně, zatímco u černých linií byla tendence snížení fertility lehce negativní. Za tuto dobu se jejich počet zvýšil o 141 kusů z počtu 209 na 350, což činí celých 67,5 % (Jakubec et al., 2004). V první tabulce je znázorněna situace v šedých liniích, ve druhé v liniích černých.

Table 4. Fertility of the grey mares in the National stud at Kladruhy and private studs

Year	National stud			Private studs			Total		
	Number of mated mares	Number of born foals	Fertility rate (%)	Number of mated mares	Number of born foals	Fertility rate (%)	Number of mated mares	Number of born foals	Fertility rate (%)
1995	65	44	67.69	35	18	51.43	100	62	62.00
1996	50	31	62.00	38	22	57.89	88	53	60.23
1997	59	44	74.58	40	25	62.50	99	69	69.70
1998	61	40	65.57	44	21	47.73	105	61	58.10
1999	67	48	71.64	40	26	65.00	107	74	69.16
2000	45	30	66.67	49	32	65.31	94	62	65.96
2001	62	41	66.13	47	29	61.70	109	70	64.22
2002	61	36	59.02	50	31	62.00	111	67	60.36
2003	50	35	70.00	59	35	59.32	109	70	64.22
Average	57.78	38.78	67.12	44.67	26.56	59.45	102.44	65.33	63.77

(Jakubec et al., 2004)

Table 5. Fertility of the black mares within the National stud at Kladruhy and private studs

Year	National stud			Private studs			Total		
	Number of mated mares	Number of born foals	Fertility rate (%)	Number of mated mares	Number of born foals	Fertility rate (%)	Number of mated mares	Number of born foals	Fertility rate (%)
1995	49	32	65.30	73	51	69.86	122	83	68.03
1996	33	23	69.70	55	30	54.55	88	53	60.23
1997	46	33	71.74	61	46	75.41	107	79	73.83
1998	40	28	70.00	71	44	61.97	111	72	64.86
1999	37	24	64.86	62	40	64.52	99	64	64.65
2000	38	24	63.16	62	40	64.52	100	64	64.00
2001	43	28	65.12	53	41	77.36	96	69	71.88
2002	56	43	76.79	70	51	72.86	126	94	74.60
2003	33	16	48.48	60	36	60.00	93	52	55.91
Average	41.67	27.88	66.93	63	42.11	66.84	104.67	70	66.88

(Jakubec et al., 2004)

V poslední tabulce jsou ještě hodnoty heterozygotnosti a koeficientů inbrídingu obou barevných variet.

Table 7. The average heterozygosity and coefficient of inbreeding for sire lines and both varieties

Variety	Sire line	n	H	F _x
Grey	Generalissimus	34	32.8	6.2
	Favory	14	31.0	5.7
	Rudolfo	5	25.1	0.0
	Sacramoso	20	30.2	8.4
	Total H/F _x	73	31.2	6.3
Black	Sacramoso	25	34.9	9.5
	Solo	48	36.4	7.1
	Siglavi Pakra	15	34.3	6.8
	Ronke	21	37.2	3.8
	Total H/F _x	109	36.0	7.0
Total	Total H/F _x	182	34.1	6.7

(Jakubec et al., 2004)

3.12 Zoochovy

Stoupající mortalita vzniklá inbrední depresí může být největší hrozbou pro dlouhodobou životaschopnost populací v programech chovu exotických druhů zvířat. Udržení genetické rozmanitosti populace je dnes jedním z hlavních cílů těchto chovatelských programů. Proto jsou významné metody redukující míru inbrední deprese beze ztrát genetické variability (Willis & Wiese, 1997).

Byly navrženy dva mechanismy pro redukci míry inbrídingu v populacích. Prvním je redukce počtu recesivních škodlivých alel v genofondu (Willis & Wiese, 1997), což bylo řešeno v kapitole 3.10 Očištění od inbrední deprese. Druhým je vytvoření originálních alelických kombinací, které by zvýšily životaschopnost i přes možný inbríding (Willis & Wiese, 1997). V udržovacích a reintrodukčních programech ohrožených druhů, jsou pak tato pravidla dodržována se značnou striktností. Důvodem k tomu je cíl vrátit ohrožený druh do přírody se stejnou životaschopností a natalitou jako tomu bylo před probíhajícím bottleneckem.

Pokud se počet zástupců určitého druhu sníží až na kritickou hranici, stává se tento druh ohroženým a je tak zařazen do červené knihy ohrožených druhů. V takovéto situaci pak následuje ve většině případů reintrodukční program. Je to program, který má za cíl rozšířit bottleneckem zmenšenou populaci celého druhu. Jak již bylo řečeno, bottleneck má za následek zmenšení populace a dále zvyšování inbrednosti v ní. S inbrídingem se zvyšuje

homozygotnost populace. Při člověkem řízeném obnovovacím procesu, je ale jedním z hlavních cílů inbrídingu zamezit a udržet tak co největší variabilitu genofondu. Reintrodukce by měla počítat s budoucí evolucí druhu skrze přírodní selekci (*Seal et al., 1990*) i jiné faktory. Ztráta celkové variability uvnitř genofondu vzniklá inbrídingem může snížit potenciál populace adaptovat se v budoucnu měnícím se klimatickým podmínkám (*Leberg & Firmin, 2007*). Je možné říct, že čím větší bude genetická diverzita v obnovené populaci, tím vyšší by pak měla být šance na její přežití v budoucnu bez dalších nutných vstupů ze strany člověka. Pochopitelný respekt z inbrídingu není však nutný pokud v průběhu bottlenecku došlo k očištění této populace. To, že je genetická diverzita ve vzniklé populaci jedním z hlavních cílů, je však v rozporu s podmínkami, za nichž očištění probíhá. Z tohoto je zřejmé, že obnovovací program se může ubírat dvěma směry. Buď cestou udržení co největší genetické diverzity, kdy populace obsahuje recesivní alely, avšak znevýhodnění jsou pouze recesivní homozygoti (aa), heterozygoti (Aa) jsou pak přenašeči recesivně vázané letality, nebo cestou očištění, při němž ovšem dochází ke snižování různorodosti genofondu (*Leberg & Firmin, 2007*). To, že správně provedená reintrodukce pomocí očištění je bez následků možná, lze v historii obnovovacích programů demonstrovat na příkladu zebra evropského, nebo koně převalského. Ne vždy však proběhne inbríding bez následků a negativních efektů. Například u druhů gazela atlaská (*Gazella cuvieri*), gazela dorcas (*Gazella dorcas neglecta*), gazela tmavá (*Gazella dama mhorrPallas*) došlo prostřednictvím inbrídingu ke zhoršení vlastností spermatu a tím i ke snížení jejich fertility (*Roldan et al., 2006*).

3.12.1 Kůň Převalského

Kůň Převalského (*Eguus ferus przewalskii*) je nejlepším příkladem druhu, který byl úspěšně zachráněn před vyhynutím díky chovům v zajetí (*Dierendonck & de Vries, 2005*). Vyhynutí koně Převalského ve volné přírodě bylo následkem mnoha faktorů. Patří mezi ně odchyt hříbat a jejich převoz na západ za účelem zoochovů, které velké množství zvířat nepřežilo (*Bouman & Bouman, 1994*), vojenská aktivita v jejich prostředí (Ryder, 1993), změny klimatu, konkurence s hospodářským dobytkem z hlediska potravy a kombinace těchto faktorů s krutými zimami v letech 1945 a 1956 (*Bouman & Bouman, 1994*). Ke snížení genetické základny tohoto druhu přispěla také špatná hospodářská praxe uvnitř zoochovů v prvních dekádách 20. století (*Bouman & Bouman, 1994*), dále

nedostatek vody v konkurenčním boji s dobyt看em a člověkem (*Dierendonck & de Vries, 2005*). Poslední volně žijící zvířata byla viděna v poušti Dzungarian Gobi v Mongolsku v 60. letech 20. století (*Bouman & Bouman, 1994*).



Figure 1. Map of Mongolia, with main vegetation zones. The Dzungarian Gobi (X) is the area of the last confirmed sighting of takbi in the wild. Hustain Nuruu (HN) and Takhiin Tal (TT) are areas where takbi reintroduction projects have reached the stage of adaptation at the release site.

(Bouman & Bouman, 1994)

V dnešní době probíhá sedm reintrodukčních programů z toho tři z nich v Mongolsku. Nejúspěšnější z nich je program v Hustein Nuruu. Do lokality Hustein Nuruu bylo v červnu roku 1992 přivezeno 16 jedinců z rozdílných zahrad s relativně nízkým koeficientem inbrídingu. V červenci roku 1994 tam bylo posláno dalších 16 zvířat týchž vlastností (*Dierendonck & de Vries, 2005*). V roce 1992 se narodilo první mládě, v roce 1993 následovalo dalších 9. Toto stádo se i nadále úspěšně rozrůstá a odolává bez potíží silným mongolským zimám (*Dierendonck & de Vries, 2005*). I přes relativně úzkou genovou základnu a vysokou homozygotnost populace nevykazují zvířata sníženou vitalitu ani zhoršení reprodukčních schopností.

3.12.2 Zubr evropský

Celosvětová populace zubra evropského (*Bison bonasus*) dnes čítá kolem 3200 jedinců, kteří pocházejí ze 17 členného zakládajícího stáda prošlého bottleneckem (Slatis, 1959). V tomto případě byla genetická variabilita v průběhu bottlenecku značně zredukována. Pucek (1989) zkoumal 35 z 240 zubrů evropských náležících do populace z pralesa Bialowieza. Průměrná heterozygotnost těchto jedinců činila 1,2 % (Hartl & Pucek, 1994). Jak již bylo řečeno, jednorázový bottleneck s následným rychlým znovuoobením velikosti populace nezpůsobí vážnou redukci heterozygotnosti populace, dokonce ani je-li počet jedinců prošlých bottleneckem velmi malý (Nei et al., 1975). To, že u tohoto druhu došlo k redukci heterozygotnosti může být následkem relativně dlouhého generačního intervalu velkých kopytníků (Allendorf et al., 1979), což způsobuje pomalý nárůst velikosti populace a podmínka rychlého znovuoobnovení četnosti populace tím není splněna. I přes to, že dnešní populace zubra evropského je jen málo heterozygotní a je do značné míry inbrední, neprojeví se tyto její vlastnosti ani na fertilitě, ani na vitalitě populace (Slatis, 1959).

3.13 Heterozygoti vs. Homozygoti ve vztahu k inbrední depresi

Zubr evropský, nebo kůň Převalského zde demonstrují případy, kdy i přes probíhající inbríding nedošlo k projevům inbrední deprese. To jaká bude reakce populace nebo jedince na inbríding může být do značné míry ovlivněno strukturou genomu v případě jedince, nebo genofondu v případě populace. Homozygotní populace jsou k inbrední depresi méně vnímavé, než heterozygotní (Vogt et al, 1993). Pokud je populace silně homozygotní je pravděpodobné, že u ní v minulosti došlo k bottlenecku. V rámci něj pak k disperzi a tudíž je možné uvažovat i jistou inbrednost takovéto populace. Jelikož inbríding vede ke zvyšování homozygotnosti populace (Fu et al., 1998) uzavírá se tak pomyslné kolo souvislostí. Pokud je populace do značné míry homozygotní zřejmě došlo v průběhu jejího vývoje k inbrídingu a jejímu očištění, což se projevilo nepřítomností, nebo jen malým výskytem geneticky vázané letality. Fakt, že inbríding se mnohem závažněji projevuje v populacích s vyšším stupněm heterozygotnosti pak svědčí o tom, že v těchto populacích se vyskytují letální geny, které jsou inbrídingem vyneseny na povrch.

Populace nosorožců indických pocházející z Kazirangy a též i většina zástupců tohoto druhu chovaných v zajetí prošla počátkem minulého století bottleneckem a je vysoce homozygotní (Zschokke & Baur, 2002). Vzhledem k tomu, že zde při příbuzenském křížení nedochází k projevům inbrední deprese je zřejmé, že homozygotní populace, které jsou životaschopné reagují na inbríding bez projevů ve fenotypu.

Mnohdy je situace mnohem horší při pokusech o rozšíření genofondu v populaci například přilitím krve, než při akceptování jistého stupně inbrednosti.

3.14 Outbríding

Outbríding je množení zástupců náležících do jednoho druhu, kteří pocházejí ze dvou různých populací (Donald, 1955). Jindy může být definováno jako plemenitba dvou jedinců, kteří jsou vzájemně méně příbuzní, než je průměrná příbuznost uvnitř stáda, nebo populace odkud pocházejí (Vogt, 1993).

Pakliže tyto populace, nebo jen jedna z nich prošla bottleneckem jsou geneticky odlišné (Zschokke & Baur, 2002). Tato diverzita dvou různých populací v rámci jednoho druhu je výsledkem disperzního procesu působícího v průběhu zúžení kdy se změnila povaha genofondu. Negativní efekt outbrídingu je považován za důsledek přerušení komplexů interaktivních genů, které se v evoluci populace vyvíjely společně a míšení genomů adaptovaných na odlišné prostředí (Templeton, 1986). Dalším důvodem může být fyzická, nebo fyziologická inkompatibilita mezi matkou a potomkem v průběhu těhotenství a porodu. Outbrední deprese se nejčastěji vyskytuje při množení jedinců z geneticky vzdálených populací (Zschokke & Baur, 2002). Pravděpodobnost, že nastane je však ověřitelná pouze v praxi a projevit se při množení vůbec nemusí.

3.14.1 Důsledky outbrídingu u *Rhinoceros unicornis*

Outbrední potomstvo vzniklé křížením jedinců z Kaziranžské a Chitwanské populace u druhu nosorožec indický vykazuje vyšší novorozeneckou úmrtnost (Zschokke & Baur, 2002). Byla zkompletována data délek těhotenství u 106 samic, data porodních hmotností 62 mláďat a u 64 případů obě tyto hodnoty. Dále pak byla definována novorozenecká úmrtnost jako smrt mláděte ve věku 0-6 měsíců (Zschokke & Baur, 2002).

Průměrná doba těhotenství byla 479.1 ± 9.9 dne u 106 zvířat v rozmezí 425-496 dní. Outbrední telata měla dobu těhotenství změněnou na 471.5 ± 18.5 dne u 10 zvířat, neoutbrední pak 479.9 ± 8.3 dne u 96 zvířat. U telat, která byla outbrední a primiparní pak byla doba těhotenství pouhých 425 dní (Zschokke & Baur, 2002).

Průměrná porodní hmotnost byla u 82 mláďat stanovena na 64.5 ± 9.7 kg v rozmezí 44-91 kg. Outbrední telata dosahovala průměrných hmotností 61.8 ± 10.7 kg v počtu 21 zvířat, neoutbrední pak průměrných hmotností 65.5 ± 9.3 kg v počtu 61 zvířat (Zschokke & Baur, 2002). Nebyla nalezena přímá korelace mezi dobou těhotenství a porodní hmotností telat. Průměrné hodnoty však poukazují na lepší vlastnosti u neoutbredních zvířat. Outbrední telata měla vyšší míru kojenecké úmrtnosti a kratší dobu těhotenství, než neoutbrední telata (Zschokke & Baur, 2002).

Novorozenecká úmrtnost byla sledována u 170 telat. Dosahovala průměrných hodnot 20 %. Outbrední telata dosahovala hodnoty 42 % v počtu 12 kusů, neoutbrední pak 18 % v počtu 158 kusů. Tyto hodnoty se různily dle jednotlivých zoologických zahrad, kde byla zvířata situována (Zschokke & Baur, 2002). Vyšší novorozenecká úmrtnost byla způsobena genetickou nekompatibilitou mezi populacemi z Kazirangy a Chitwanu.

Nejvyšší novorozenecká úmrtnost byla spojena s nízkou porodní hmotností, kdy zemřelo 58 % mláďat majících porodní hmotnost menší než 60 kg v počtu 24 kusů (Zschokke & Baur, 2002). V následující tabulce jsou srovnány míry úmrtnosti (%) telat mladších 6 měsíců v závislosti na jejich váze.

Table 4. Percentage of newborn Indian rhinoceroses of different mass classes that died during the first 6 months.

Birth mass (kg)	<i>n</i>	Mortality (%)
<50.0	7	57.1
50.0–59.9	17	58.8
60.0–69.9	31	16.1
70.0–79.9	23	13.0
≥80.0	2	0.0

(Zschokke & Baur, 2002)

4 Závěr

V hospodářských chovech je inbrídingu využíváno jak ve šlechtění nových plemen, tak k možnému zlepšení užitkových vlastností plemen stávajících. Lze jím produkovat inbrední rodičovské linie, které jsou výchozí parentální generací pro výsledné F₁ hybridy. Ti jsou pak hlavním předmětem cílů hospodářských chovů pro expresi výtečných užitkových vlastností zděděných po parentální generaci umocněných heterózním efektem.

Příbuzenská plemenitba není příliš častým postupem používaným v chovech exotických, velmi často ohrožených druhů zvířat. Pokud se jí lze vyhnout není většinou využívána ani v reintrodukčních programech ohrožených druhů. Fakt, že její důsledek se může projevit negativně je pravdivý a zcela reálný.

Bottleneck je v chovech kopytníků téměř vždy spojen s následně probíhajícím inbrídingem. To, že zde inbríding působí, ještě neznamena rapidní nárůst homozygotnosti. Záleží na stupni heterozygotnosti počáteční populace bottleneckem procházející, na počtu jejich jedinců, délce generačního intervalu a množství jedinců, jenž z jednoho vrhu vzejdou. V případě velkých kopytníků je ovšem téměř vždy jeho projevem silná tendence vzestupu homozygotnosti. Je to způsobeno relativně dlouhým generačním intervalem a nízkým počtem mláďat ve vrhu. U některých druhů nedošlo ani přes malou velikost počáteční populace k projevům inbrední deprese. Tento fakt svědčí o tom, že se v jejich genofondu nevyskytovaly téměř žádné letální ani subletální geny. V tomto případě, by byl strach ze snížení vitality populace tedy zcela bezpředmětný.

Pokud je inbríding použit správně lze jím v kombinaci s přísnou selekcí dosáhnout dlouhodobých úspěchů a dokonce zlepšit fitness populace. Příbuzenská plemenitba díky zvyšování homozygotnosti odkrývá recesivní alely. Pokud jsou tyto geny odkryty, chovatel může z populace selektovat jak postižené potomstvo, tak i jeho rodiče, kteří jsou nositeli dané letality a tím je eliminovat z dalšího šlechtění bez použití genetických testů. V procesu očištění je vlastně inbríding účinnou zbraní proti projevům inbrední deprese v budoucnu. Pokud jsou letální alely z genofondu populace důkladně odstraněny není inbríding v následujících generacích žádnou hrozbou. To tedy svědčí o tom, že inbríding, pokud je ho využito s důkladnou přesností, se může v důsledku projevit jako vítaná metoda plemenářské praxe.

Jedním z cílů reintrodukčních programů je udržení co nejvyšší variability v genofondu daného druhu. Reintrodukce by měla počítat s budoucí evolucí. Ztráta celkové

variability uvnitř genofondu vzniklá inbrídingem může snížit potenciál populace adaptovat se klimatickým podmínkám měnícím se v budoucnu. Inbríding je tedy z tohoto pohledu cestou, která je ne zcela vyhovující, avšak jeho pozitivní dopad při očištění v případě některých populací je účinný a zcela nepopíratelný.

Pokusy o dosažení co největší heterozygotnosti populace se mohou projevit i negativně. Může se tak stát v důsledku plemenitby zástupců populací, které se po delší dobu vyvíjely zcela odděleně. Pokud je outbrídingu použito, můžou pak být jeho projevy podobného charakteru, jako při inbrední depresi. Tendence o dosažení maximální rozmanitosti genofondu tedy také nemusejí být v souladu s dosažením žádaného úspěchu.

Při vyřčení slova inbríding často dochází k milné záměně, kdy bývá v přímém kontextu spojeno se snížením fertility, natality, nebo vitality. To jsou však projevy inbrední deprese, která v mnohých případech nemusí po příbuzenské plemenitbě vůbec nastat. Inbríding může mít následky různého rozsahu a vážnosti. Jeho účinek může být pro jednu populaci naprosto katastrofální, jiné může naopak přinést očistu od škodlivých genů. Je však pravdou, že pokud není známa struktura genofondu populace, nebo není-li pečlivě využíváno inbrídingu v kombinaci se selekcí, jsou jeho následky zcela náhodné a často negativní.

Bylo by bez pochyby možné jmenovat mnohem větší množství příkladů kdy se inbríding projevil kladným, či záporným účinkem. Zrovna tak by mohly být jednotlivé zde zmíněné příklady sledovány ještě více do hloubky až do všech možných detailů. To by ovšem přesáhlo požadovaný rámec a rozsah této práce. Pokud je inbríding vyhnutelný, bude bez pochyby i nadále obcházen a nebude ho v zoochovech cíleně využíváno. Disperze působící v malých populacích je pro ně však nevyhnutelná a inbríding je její nedílnou součástí.

5 Seznam literatury

- [1] Allendorf F.W., Christiansen F.B., Dobson T., Eanes W.F., Frydenberg O., 1979, Electrophoretic Variation in Large Mammals.I, The Polar Bear *Thalarctos maritimus*. HEREDITAS, 91, pg:19-22
- [2] Barrett S.C.H., Charlesworth D., 1991, Effects of a Change in the Level of Inbreeding on the Genetic Load. NATURE, 352, pg: 522–524
- [3] Beaumont C., Roussot O., Marissal-Avry N., Morme`de P., Prunet P.,Roubertoux P., 2002, Genetics in Adaptation of Animals to Breed: Introduction. INRA PROD. ANIM., 15, pg: 343–348
- [4] Bouman D.T., Bouman J.G., 1994, The History of Przewalski Horse. THE HISTORY OF BIOLOGY OF ENDANGERED SPECIES, Pg: 5-38
- [5] Carson H.L., 1990, Increased Genetic Variance after a Population Bottleneck. TREE, 5, pg: 228-230
- [6] Carson H.L., Wisotzkey R.G., 1989, Increase Geneti Variance after Population Bottleneck. TREE, 5, pg: 228-230
- [7] Coder G. D., 1975, The National Movement to Preserve the American Buffalo in the United States and Canada between 1880 and 1920. Ph.D. dissertation, The Ohio State University
- [8] Crow, J.K., Kimura M., 1970, An Introduction to Population Genetic Theory, Harper and Row, New York
- [9] Dierendonck M.C., de Vries M.F.W, 2005, Ungulate Reintroduction: Experience with the Takhi or Przewalski Horse (*Eguus ferus przewalskii*) in Mongolia. CONSERVATION BIOLOGY, 10, pg: 728-740
- [10] Donald H. P., 1955, Controlled Heterozygosity in Livestock. BIOLOGICAL SCIENCES, 144, pg: 192-203
- [11] Ehiobu N.G., Goddard M.E., Taylor J.F., 1989, Effect of Rate of Inbreeding on Inbreeding Depression in *Drosophila melanogaster*. THEORETICAL AND APPLIED GENETICS, 77, pg: 123–127
- [12] Falconer D.S., 1976, Introduction to Quantitative Genetics, Agricultural Research Council's Unit of Animal Genetics, University of Edinburg, Ciencia Técnica
- [13] Flegr J., 2005, Evoluční biologie, Academia, Praha

- [14] Fu Y.B., Namkoong G., Carlson J.E., 1998, Comparison of Breeding Strategies for Purging Inbreeding Depression via Simulation. CONSERVATION BIOLOGY, 12, pg: 856-864
- [15] Halbert N.J., Raudsepp T., Chowdhary B.P., Derr J.N., 2004, Conservation Genetic Analysis of the Texas Bizon Herd. JOURNAL OF MAMMALOGY, 85, pg: 924–931
- [16] Haley J. E., 1949, Charles Goodnight: Cowman and Plainsman, University of Oklahoma Press, Norman.
- [17] Hartl G. B., Pucek Z., 1994, Genetic Depletion in the European Bison (*Bison bonasus*) and the Significance of Electrophoretic Heterozygosity for Conservation. CONSERVATION BIOLOGY, 8, pg: 167-174
- [18] Hedrick P.W., 1994, Purging Inbreeding Depression and Theprobability of Extinction: Full-sib Mating. HEREDITY, 73, pg:363–372
- [19] Hedrick P.W., Kalinowski S.T., 2000, Inbreeding Depression in Conservation Biology. ANNU. REV. ECOL. SYST., 31, pg: 139- 162
- [20] Höner O.P., Wachter B., East M.L., Streich W.J., Wilhelm K., Burke T., Hofer H., 2007, Female Mate-choice Drives the Evolution of Male-biased Dispersal in a Social Mammal. NATURE, 448, pg: 798-803
- [21] Hruban V., Majzlík I., 2004, Obecná genetika, ČZU, Praha
- [22] Hrubý K., 1961, Genetika, ČZU, Praha
- [23] Charlesworth D., and Charlesworth B., 1987, Inbreeding Depression and its Evolutionary Consequences. ANNU. REV. ECOL. SYST.,18, pg: 237–268
- [24] Jakubec V., Volenec J., Majzlík I., Schlote W., 2004, Structure and Development of the Genetic Resources of the “Old Kladrub Horse“ within the Period from 1993 to 2003. SCIENTIA AGRICULTURAE BOHEMICA, 35, pg: 147-153
- [25] Lacy R.C., 1987, Loss of Genetic Diversity from Managed Populations: Interacting Effects of Drift, Mutation, Immigration, Selection, and Population Subdivision. CONSERVATION BIOLOGY, 1,pg: 143–158
- [26] Latter B.D.H., Mulley J.C., Reid D., Pascoe L., 1985, Reduced Genetic Load Revealed by Slow Inbreeding in *Drosophila melanogaster*. GENETICS, 139, pg: 287–297
- [27] Laurie W.A., 1979, The Ecology of the Greater One-horned Rhinoceros. Ph.D. thesis, University of Cambridge, Cambridge

- [28] Leberg P.L., Firmin B.D., 2007, Role of Inbreeding Depression and Purging in Captive Breeding and Restoration Programmes. *MOLECULAR ECOLOGY*, pg: 1-10
- [29] Lerner A., 1950, Population Genetics and Animal Improvement
- [30] Loison A., Jullien J.M., Menaut P., 1999, Subpopulation Structure and Dispersal in of Two Populations of Chamois. *JOURNAL OF MAMMOLOGY*, 80, pg: 620-632
- [31] Majzlík I., 2006, Chov zvířat 1, ČZU, Praha
- [32] Nei M., Maruyama T., Chakraborty R., 1975, The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *EVOLUTION*, 29, pg: 1-10
- [33] Ollivier L., 1981, Elements of Quantitative Genetics, Masson, Paris
- [34] Price E.O., 1984, Behavioral Aspects of Animal Domestication. *Q. REV. BIOL.*, 59, pg: 1–32
- [35] Pucek Z., 1989, Die Rettung des Wisents-Probleme der Erhaltung einer Art., Pg: 249-268, Die Illusion der Arche Noah, Germany
- [36] Ralls K., Ballou J.D., and Templeton A., 1988, Estimates of Lethal Equivalents and the Cost of Inbreeding. *CONSERVATION BIOLOGY*, 2, pg: 185– 193
- [37] Roldan E., Gomendio M., Garde J.J., Espeso G., Ledda S., Berlinguer F., del Olmo A., Soler A.J., Arregui L., Crespo C., Gonza' lez R., 2006, Inbreeding and Reproduction in Endangered Ungulates: Preservation of Genetic Variation through the Organization of Genetic Resource Banks. *REPRODUCTION IN DOMESTIC ANIMALS*, 41, pg: 82–92
- [38] Ryder O.A., 1993, Przewalski Horse: Prospekt for Reintroduction into the Wild. *CONSERVATION BIOLOGY*, 7, pg: 13-15
- [39] Ryhiner P., 1961, Auf Tierfang durch die Welt. Horst Erdmann, Herrenalb, Germany.
- [40] Říha J., Čerovský J., Matoušek V., Jakubec V., Kvapilík J., Pražák Č., 2001, Produkce v procesu šlechtění prasat, ČZU, Praha, pg: 63-84
- [41] Seal U.S., Foose T., Lacy R.C., Zimmerman W., Ryder O., Prince F., 1990, Przewalski Horse Global Conservation Plan, Captive Breeding Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland
- [42] Senner J.W., 1980, Inbreeding Depression and the Survival of Zoo Populations. *CONSERVATION BIOLOGY*, 2, pg: 209–224
- [43] Slatis M.A., 1959, An Analysis of Inbreeding in the European Bizon. *DIVISION OF BIOLOGICAL AND MEDICAL RESEARCH*, pg: 275- 287

- [44] Smith L.A., Cassell B.G., Pearson R.E., 1998, The Effects of Inbreeding on the Lifetime Performance of Dairy Cattle. *JOURNAL OF DIARY SCIENCE*, 81, pg: 2729-2737
- [45] Sweptson D. A., 2001, Texas State Bison Herd 2nd Annual Report. *TEXAS PARKS AND WILDLIFE*, pg: 924–931
- [46] Templeton A.R., 1986, Coadaptation and Outbreeding Depression. *CONSERVATION BIOLOGY*, pp: 105–116
- [47] Templeton A.R., Read B., 1983, The Elimination of Inbreeding Depression in a Captive Herd of Speke's Gazelle. *GENETICS AND CONSERVATION*, pg: 241–261
- [48] Vogt D., Swartz H.A., Massey J., 1993, Inbreeding: Its Meaning, Uses and Efekt on Farm Animals, Department of Animal Sciences, University of Missouri, Columbia
- [49] Warwick E.J., 1958, Fifty Years of Progress in Breeding Beef Cattle. *JOURNAL OF ANIMAL SCIENCE*, 17, pg: 922-943
- [50] Willis K., Wiese R.J., 1997, Elimination of Inbreeding Depression From Captive Populations, Speke's Gazelle Revisited. *ZOO BIOLOGY*, 16, pg: 9-16
- [51] Wirz-Hlavacek G., Zschokke S., Studer P., 2001, International Studbook for the Greater one-horned rhinoceros *Rhinoceros unicornis* (Linné, 1758), 11th ed. Basel Zoo, Basel, Switzerland.
- [52] Wright S. , 1921, Systems of mating. I. The Biometric Relations Between Parent and Offspring. *GENETICS*, 6, pg: 111-123
- [53] Wright S., 1922, Coeficients of Inbreeding and Relationship. *AMERICAN NATURALIST*, 56, pg: 330-338
- [54] Zschokke1 S. , Baur B., 2002 , Section of Conservation Biology, University of Basel, Basel, Switzerland

Internetové zdroje

http://en.wikipedia.org/wiki/Image:EyeColors.jpg	Wikipedia, 8.5.2008
http://www.biolib.cz/IMG/GAL/BIG/26800.jpg	biolib, 8.5.2008
http://www.biolib.cz/IMG/GAL/BIG/26749.jpg	biolib, 8.5.2008
http://en.wikipedia.org/wiki/Image:Przewalskis-horse-036437.jpg	Wikipedia, 12.5.2008
http://www.calvero.cz/fotka/1087-neapolitano-iv-cz/	Calvero, 6.5.2008
http://www.calvero.cz/fotka/2355-neapolitano-malaga/	Calvero, 6.5.2008
http://www.priroda.cz/detail_foto.php?id1=124&id2=107	příroda.cz, 12.5.2008
http://www.biolib.cz/IMG/GAL/BIG/26772.jpg	biolib, 8.5.2008
http://reactor-core.org/inbreeding.html	reactro-core, 6.2.2008
http://books.google.com/books?hl=cs&lr=&id=Bvg99Qq54nUC&oi=fnd&pg=PR9&dq=The+History+of+Przewalski+Horse&ots=lp9kEHkpqX&sig=gZmTQTFz3qaksixE0VB1e91Ekes#PPP1,M1	books.google.com, 8.3.2008
http://extension.missouri.edu/xplor/agguides/ansci/index.htm	University of Misoury Extension, 19.3.2008
www.savci.upol.cz	SAVCI upol.cz, 8.5.2008

6 Příloha

I. Rod *Drosophilla*



<http://en.wikipedia.org/wiki/Image:EyeColors.jpg>

II. Nosorožec indický (*Rhinoceros unicornis*)



autor: Marek Velechovský

<http://www.biolib.cz/IMG/GAL/BIG/26800.jpg>

III. Bison americký (*Bison bison*)



autor: Marek Velechovský

<http://www.biolib.cz/IMG/GAL/BIG/26749.jpg>

IV. Kůň Převalského (*Eguus ferus przewalskii*)



<http://en.wikipedia.org/wiki/Image:Przewalskis-horse-036437.jpg>

V. Starokladrubský kůň



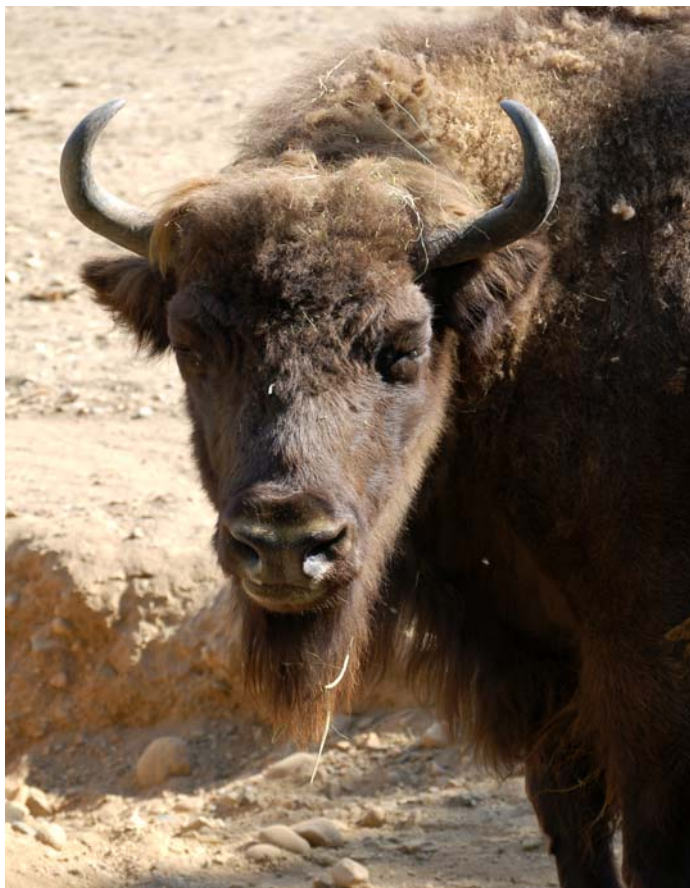
<http://www.calvero.cz/fotka/2355-neapolitano-malaga/>

VI. Starokladrubský kůň



<http://www.calvero.cz/fotka/1087-neapolitano-iv-cz/>

VII. Zubr evropský (*Bison bonasus*)



autor: Marek Velechovský

<http://www.biolib.cz/IMG/GAL/BIG/26772.jpg>

VIII. Zubr evropský (*Bison bonasus*)



http://www.priroda.cz/detail_foto.php?id1=124&id2=107

IX. Gazela atlaská (*Gazella cuvieri*)



(Roldan et al.,2006)

X. Gazela dorcas (*Gazella dorcas neglecta*)



(Roldan et al.,2006)

XI. Gazela tmavá (*Gazela dama mhorri*)



(Roldan et al.,2006)