



Petr Ráb, Ústav fyziologie a genetiky hospodářských zvířat ČSAV

## Některé obecné principy ochrany genofondu

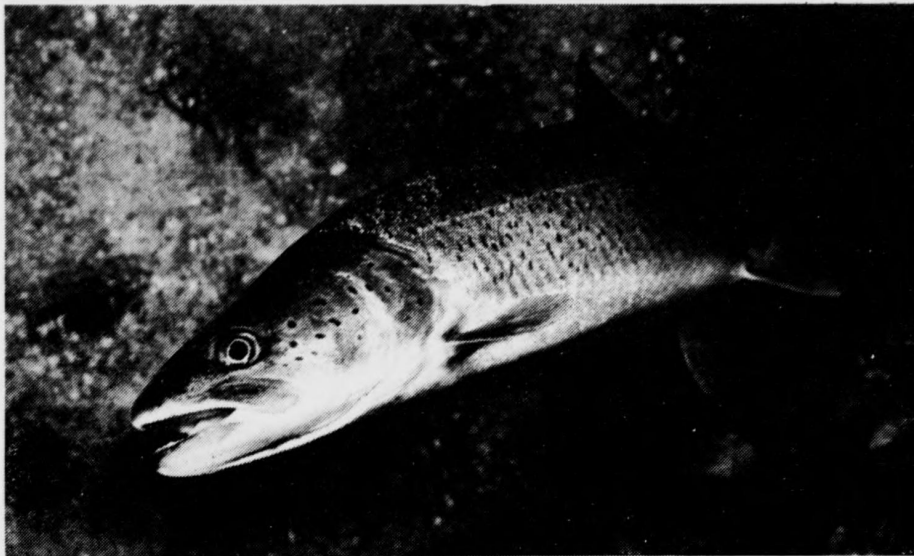
Obecné zásady ochrany genofondu jsou pro ryby odvozeny spíše než z experimentálního studia z chovu hospodářsky významných druhů ryb a živočišné výroby vůbec, ze zkušeností zoologických zahrad, všeobecných poznatků genetiky populací a jen v menší míře také ze zkušeností při záchraně některých ohrožených druhů ryb.

Genofond daného druhu (populace) je soubor genotypů jedinců, kteří tento druh (populaci) tvoří. Je výsledkem nezřídka mnoho miliónů let trvajícího evolučního vývoje (u domestikovaných forem pak mnoha generací selekce). **Genofond je tedy dynamický, v čase proměnlivý systém, adaptovaný na zcela určité fyzikální, chemické a biotické podmínky svého prostředí.** Z tohoto hlediska je možno základní cíle ochrany genofondu, vzájemně na sebe navazující, definovat takto:

1. Udržení životaschopné populace, to znamená nepřipustit vyhynutí druhu — jedinečné evoluční linie.
2. Udržení schopnosti neustále se přizpůsobovat měnícím se podmínkám prostředí, tj. udržet geneticky fixované adaptační schopnosti a celou populaci tak dlouhodobě uchovat geneticky „zdravou“.
3. Udržení schopnosti pro další případnou speciální, to je konečný, i když ve smíšené populaci cíl všech ochranných opatření snad přesahujících existenci lidského rodu.

Často se uvádí, že hlavním důvodem ochrany genofondu je to, že je rezervárem cenných vlastností (z nichž nám mnohé dosud nejsou známy), jejichž získání by bylo možno dosáhnout až po dlouhém období řízené selekce, často i s nejistým výsledkem. Z určitého, řekli bychom lidsky utilitárního hlediska je to jistě pravda. Velká rychlost růstu volchovského síha nebo rezistence divokých amurských kaprů proti bakteriálnímu červenkovému onemocnění kapra jsou typickými příklady takových výhodných vlastností. Nelze také zapomenout na to, že pro řešení řady důležitých teoretických problémů je možno nalézt přímo v přírodě modely, které by bylo jen velmi těžké nebo zcela nemožné sestavit experimentálně; komplikovaný mnohasložkový systém krevní bílkoviny transferinu parmy obecně může být takovým vynikajícím modelem pro studium evoluce a funkce transferinů obecně. Avšak domníváme se, že **stejně důležitá, ne-li důležitější, je „evoluční“ odpovědnost člověka za udržení kontinuity vývoje druhů, a tedy zprostředkovaně i života na Zemi vůbec.**

**Nejdůležitější vlastností genofondu je jeho proměnlivost a ústředním problémem genetiky při jeho ochraně je zachování a co možná největší šíře této proměnlivosti.** Hlavní snahou by tedy mělo být zachování alespoň její dosavadní míry, protože evoluční přizpůsobivost druhů, nutná pro jejich přežití, je právě funkcí genetické proměnlivosti. **Ztráta proměnlivosti má za následek ubývání —**



Mezi naše nejkrásnější a rybářsky nejatraktivnější ryby patří jistě hlavatka podunajská (*Hucho hucho*). Je proto o to větší škoda, že nedávno došlo k neuváženému smíšení její autochtonní populace s geneticky odlišnými jedinci z Jugoslávie

doslova se hovoří o erozi — **evoluční přizpůsobivosti a zvyšuje se tak pravděpodobnost vyhynutí druhu.** To je případ ohrožených druhů nebo populací, protože jejich současný genofond představuje zbytky dříve daleko většího a proměnlivějšího souboru. Naší snahou musí být tuo proměnlivost udržet i v podmínkách zhoršujícího se prostředí. **Zachování celkové genetické proměnlivosti je tedy nejdůležitějším úkolem, který je nutno sledovat v jakýchkoli záchraných programech.** Lze ji rozdělit přinejmenším na dvě složky: vnitropopulační a mezipopulační.

## Vnitropopulační proměnlivost

Ačkoli velikost populace ( $N$ ) je nejdůležitější faktor, udržující úroveň proměnlivosti, z genetického hlediska je důležitější geneticky efektivní velikost populace ( $N_e$ ), tj. pouze ten počet jedinců, kteří se podílejí na vzniku další generace. Hodnota  $N_e$  je téměř vždy menší než hodnota  $N$ , protože ji ovlivňují tři faktory — poměr pohlaví, rozdílný počet potomků od jednotlivých samic a kolísání velikosti populace. Určitá minimální efektivní velikost populace je důležitá jednak pro vlastní přežití, jednak pro další vývojovou perspektivu a je často diskutována v souvislosti s problémem minimální možné velikosti populace. U ryb není doposud známo, jaká je tato minimální velikost populace postačující k přežití druhu. Lze tak ale soudit z příkladů. Druh *Cyprinodon diabolis* obývá jedinou lokalitu, jeho početnost nikdy nepřesahovala přibližně 300 jedinců, a přece prokazatelně existuje již po několik tisíc generací. Podobně to platí pro některé druhy rodů *Poeciliopsis*, *Gambusia* a *Xiphophorus*. Naproti tomu problémy s chovem již zmíněné nelmy nebo některých druhů jeseterů nasvědčují tomu, že zde tato minimální velikost populace musí

být daleko vyšší. Je pravděpodobné, že tato minimální velikost populace souvisí s délkou generačního intervalu a velmi pravděpodobně se liší u jednotlivých skupin nejen ryb, ale i ostatních obratlovců v závislosti na počtu potomstva a celkové reprodukční strategii daných taxonů vůbec. U krátkověkých druhů (u nás např. blatňák tmavý — *Umbra krameri*) snad postačuje menší velikost, zatímco u dlouhověkých je tato velikost nepoměrně větší, a to i přes jejich vysokou plodnost. Význam hodnoty  $N_e$  pro úvahy o genetické struktuře populací vyvstane v souvislosti s těmi úzce souvisejícími procesy v malých nebo zmenšujících se populacích, které snižují (erodují) šíři genetické proměnlivosti:

— **náhlé a dramatické snížení početnosti populace** (např. po otrávení toku). Následkem je víceméně náhodný výběr zbývajících genotypů z rozsáhlého genofondu. Stupeň genetického ochuzení této zbytkové populace závisí na velikosti zmenšení početnosti, šíři původní genetické proměnlivosti a stupni náhodnosti při výběru;

— **náhodný genetický posun.** Tento posun bývá dlouhodobým výsledkem předcházejícího jevu, který má za následek náhodnou změnu genových frekvencí způsobenou efektem výběru z původní populace. Lze dokázat, že čím je delší období působení tohoto posunu a čím je menší populace, tím je větší ztráta genetické proměnlivosti. Působení tohoto procesu bylo prokázáno jak u divokých (*Astyanax*, *Poeciliopsis*), tak u domestikovaných (*Salmo salar*, *S. trutta*, *S. clarki*) populací.

— **úzká příbuzenská plemenitba.** Je nejdůležitějším problémem v malých populacích. Na rozdíl od výše zmíněných procesů sama o sobě nemá vliv na míru celkové genetické proměnlivosti, ale **zvyšuje míru homozygotnosti.** To má za následek výrazné kvalitativní ovlivnění

vlastností souvisejících s rozmnožováním (plodnost, oplozovací schopnost, nástup pohlavní dospelosti apod.). Přesné údaje o vivu blízké příbuzenské plemenitby jsou k dispozici jen u několika málo druhů ryb (*Cichlasoma nigrofasciatum*, *Cyprinus carpio*, *Brachydanio rerio*, *Salvelinus fontinalis*, *Salmo gairdneri*), ale různé růstové abnormality, snížení rychlosti růstu, změna chování a zejména poruchy plodnosti lze důvodně očekávat i u ostatních druhů ryb. Tak např. úzká příbuzenská plemenitba u pstruha duhového — *Salmo gairdneri* způsobuje mírnou, ale nezanedbatelnou růstovou depresi 7 % za generaci. Uvádí se, že krátkodobě (po několik generací) lze tolerovat 1% narůst míry blízké příbuzenské plemenitby pro hodnotu  $Ne = 50$ , ale pro udržení dlouhodobého genetického zdraví populace musí tato hodnota daleko přesahovat 500 jedinců.

Důležitým problémem a dalším možným zdrojem snížení míry genetické proměnlivosti populace v podmínkách chovu je záměrná selekce (např. na plodnost, určitý typ, zbarvení) vedoucí až k určitému stupni domestikace, ale také i na-prosto nechtěná selekce. Experimentálně bylo u lososa obecného — *Salmo salar* dokázáno, že již po třech generacích chovu s cílem neprovádět jakoukoli záměrnou selekci byla u samic prokazatelně vyšší plodnost a nižší agresivita samců (snazší manipulovatelnost). Výsledkem jsou získané vlastnosti vhodné pro umělé prostředí, které nemusí být výhodné v prostředí původním. Markantním příkladem je u nás běžná praxe vysazování již plně domestikovaného kapra do volných vod, třebaže ekologicky (a plně domyšleno ekonomicky) by bylo vhodnější vysazování jeho divoké formy.

### Mezipopulační proměnlivost

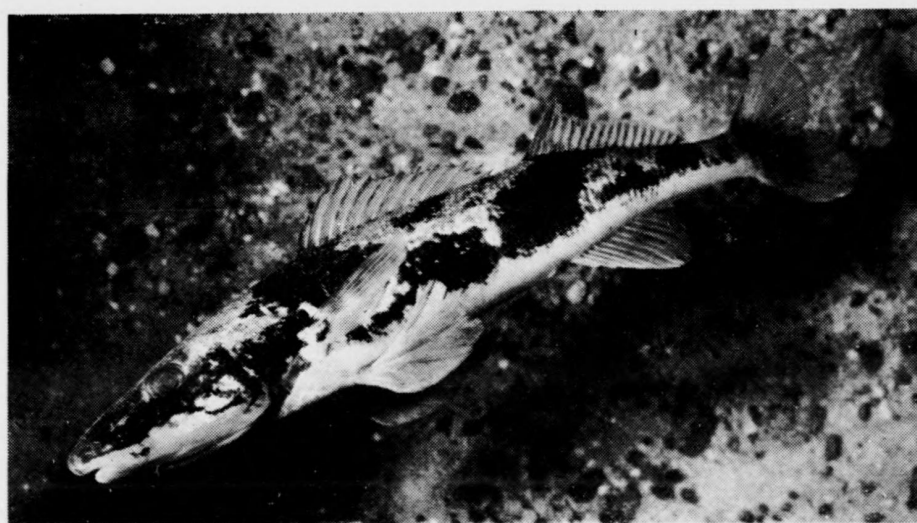
Prostorově izolované populace téhož druhu, mezi nimiž je malá nebo dokonce žádná genová výměna, mají tendenci geneticky se rozrůžňovat; ve své extrémní formě vede tento proces k formování nového druhu. Jakákoli izolovaná rybí populace je jedinečným genofondem, který se může (ale nemusí) odlišovat od genofondu jiných populací, a je dlouhodobým vývojem adaptována ke zcela specifickým podmínkám svého prostředí. Jedinečný příklad tohoto tvrzení poskytují lososovití, kteří jsou v tomto ohledu výjimečně dobře prostudováni. Až na jedinou výjimku (siven americký — *Salvelinus fontinalis*) všechny ostatní druhy vytvářejí složité populační struktury uvnitř druhu — jsou známy tažné, polotažné, jezerní, podzimní, jarní a další ekologické formy, které jsou většinou navzájem téměř úplně reprodukčně izolovány. Hlavním problémem je tedy, zda v záchranných programech mísit tyto geneticky izolované nebo téměř izolované populace, či nikoli. Smíšením takovýchto izolovaných jednotek dochází k jevu, nazývanému outbreední deprese, který je způsoben narušením koadaptovaných genových souborů, jež jsou svou funkcí přizpůsobené zcela specifickým podmínkám prostředí dané populace. První generace je sice obvykle působením heterozyze robustnější, má větší plodnost apod., ale v následujících generacích dochází k prudkému snížení reprodukčních vlastností právě porušením funkce



Drsek menší (*Zingel streber*) — tento druh je vázán svým výskytem na čisté proudící vody se šterkovitým dnem; takovýchto míst však stále ubývá a jeho původní areál se proto drobí na mnoho enkláv. Zde se pak mnohé populace tohoto druhu mohou setkávat s problémy eroze šíře genetické proměnlivosti malých populací



Kapr obecný — divoká forma, sazan (*Cyprinus carpio carpio*) — z dunajského sazana vznikly dnešní evropské domestikované formy kapra. Vedle své kulturní hodnoty jako předka těchto forem je po ekologické stránce daleko vhodnější pro vysazování do volných vod a našimi rybářskými svazy by mu měla být věnována mnohem větší pozornost



Drsek větší (*Zingel zingel*) je druhem, který byl u nás vždy nehojný až vzácný. Je vázán na tažné úseky větších toků a jeho osud je po vybudování vodních děl na Dunaji v ČSSR nejasný



Hrouzek obecný (*Gobio gobio*) je příkladem ještě nedávno obecného druhu v téměř všech našich vodách a tedy důležitého článku mnoha vodních cenóz. Jeho úbytek na četných místech, podobně jako u jiných benticky žijících živočichů, vzbuzuje obavy. Je pravděpodobné, že v blízké budoucnosti bude nutno přikročit k umělému nebo poloumělému chovu. Všechny snímky J. Rysa

zmíněných genových komplexů. U ryb byl tento jev prokázán u lososa obecného — *Salmo salar* a u nás je pravděpodobně, spolu s mezidruhovou hybridizací, příčinou prudce snížené plodnosti u nás chovaných populací siha severního — *Coregonus lavaretus* a siha peledě — *C. peled*. Stejný jev lze v budoucnosti očekávat i v našem chovu hlavatky podunajské — *Hucho hucho*, protože v nedávné době došlo ke smíšení autochtonní populace v řece Revúcej s geneticky odlišnými jugoslávskými hlavatkami z povodí řeky Sávy.

ve velmi důležitým problémem, v našich podmínkách pravděpodobně nejdůležitějším, je skutečnost, že dnes je většina dříve široce rozšířených druhů uměle izolována civilizačními vlivy (např. otrávené úseky řek, vodní díla apod.) a trosky jejich původních populací se tak náhle setkávají s problémy eroze genetické proměnlivosti malých populací. V těchto případech není izolace žádoucí, v ochranných programech se musí proto uvažovat s dříve existujícím pohybem genů v populaci a je nutné nahradit ho uměle, ale pouze v hranicích dřívější populace nebo skupiny dřívějších populací. Klasickým příkladem je záchrana a navrácení (reintrodukce) některých populací druhu *Poeciliopsis occidentalis*. U tohoto druhu bylo zjištěno, že celková genetická proměnlivost je složena z 21 % rozdílů mezi lokalitami, 23 % rozdílů mezi jednotlivými povodími, které druh obývá, a 53 % rozdílů mezi třemi hlavními genetickými skupinami (pravděpodobně poddruhy) uvnitř druhu. Návrat vymizelých a posilování žijících populací je pak prováděno tak, že se vysazují původně autochtonní nebo alespoň nejbližší příbuzné linie. V našich podmínkách se velmi pravděpodobně původní rozšíření příbuzných skupin populací kryje s úmořmi jednotlivých moří a rozšíření příbuzných populací s povodími větších řek. Nehledě na veterinárně preventivní aspekty, z hlediska dlouhodobého udržení genetického zdraví je u nás rozšířená praxe převážení a vysazování některých druhů (např. pstruha obecného — *Salmo trutta*) bez důkladného vyšetření genetického „pozadí“ populace vysloveně škodlivá.

**Bez znalosti celkové genetické proměn-**

**livosti nelze odpovědně hovořit o ochra-**  
**ně genofondu.** Je proto prvním, nejdůležitějším krokem všech zachranných programů shromáždit údaje o genetické proměnlivosti daného druhu. Dosud se ve většině případů používaly tradičně metody morfologické (hodnocení znaků meristických, piastických, zbarvení apod.). Z hlediska studia populační struktury je však ve většině případů jejich užití vyloučeno. Morfologické znaky totiž charakterizují fenotyp jedince; s výjimkou vývojově stabilních druhů se u různých taxonů často i plynule překrývají, rozdílly jimi vyjádřené jsou výhradně statistické povahy a bez významu není ani to, že téměř vždy je nutno vyšetřované jedince usmrtit. Užitečné a použitelné informace o genetické struktuře populace je možno odvodit především z chromozómových analýz a z elektroforetické analýzy polymorfních variant enzymových i neenzymových bílkovin. Chromozómové vyšetření je výhodné u druhů s více navzájem od sebe odlišitelnými variantami modálního (výchozího) karyotypu. To je typické například pro lososovité ryby. Tak kupříkladu všech 5 ekologických forem endemického pstruha jezera Sevan — *Salmo ischan* je možno takto jasně odlišit. Také pstruh duhový — *Salmo gairdneri* vytváří v areálu svého rozšíření 4 základní typy karyotypu: nejběžnější s  $2n = 58$  chromozómy, „jižní“ a „severní“ typy s  $2n = 60$  chromozómy a kalifornský typ s  $2n = 64$  chromozómy. Většina domestikovaných forem má vzhledem ke svému původu v řece McCloud „jižní“ typ karyotypu  $2n = 60$ , avšak forma „kamioops“ z Britské Kolumbie, která je dnes u nás nejvíce rozšířena, má „severní“ typ s  $2n = 60$ ; cytologické vyšetření skutečně potvrdilo udávaný původ této formy u nás. Podobně hlavatky podunajské — *Hucho hucho* ze Slovenska a z Jugoslávie, tj. ze skupin populací, které v historicky doložené době spolu nikdy pesouvisely, mají poněkud odlišný charakter karyotypu.

Biochemické vyšetření umožňuje geneticky charakterizovat jednotlivé populace. Takto byly „zmapovány“ populace důležitých lovných druhů, např. tresek, sledů, platýžů a zejména lososovitých (*Salmo salar*, *S. trutta*, *Oncorhynchus* ssp.),

protože udržení početních stavů a skutečně odborně prováděné obhospodarování těchto druhů je nemyslitelné bez přesné charakterizace příslušné populace a její struktury. U nás byl takto např. prostudován výskyt jednotlivých variant bílkoviny transferinu u kapra v různých chovech Státního rybářství. Při analýze dostatečně velkého souboru enzymů i dalších bílkovin je také možno velmi přesně stanovit a matematicky vyjádřit vzájemnou příbuznost jednotlivých populací. Tak bylo například zjištěno, že tažné formy pstruha duhového jsou daleko příbuznější kamčatskému pstruhovi — *Salmo mykiss* než netažným formám pstruha duhového. Z rozboru zastoupení různých elektroforetických variant bílkovin je možno posuzovat jednak pohyb genů v populaci nebo mezi populacemi, jednak původ i další vývoj populace; například z naprosto nerovnovážného zastoupení variant enzymu laktátdehydrogenázy v populaci ježdika obecného — *Gymnocephalus cernuus* v Klíčavské nádrži lze bezpečně soudit, že vznikla z jediného páru, tedy náhodným zavlečením. Protože tyto elektroforetické varianty bílkovin bývají jednoduše mendelisticky děděny, je možno je použít nejen pro identifikaci potomků po různých rodičovských párech, což je velmi výhodné ve šlechtitelských programech důležitých druhů ryb, ale i k „označování“ celé populace. Vzácnou variantou enzymu fosfoglukomutázy je značena linie pstruha obecného, produkovaná jistým chovatelským svazem v Anglii; takto je potom možno sledovat úspěch vysazování, tj. růst, přežití atd. při srovnání původních a vysazovaných ryb, jejich případnou hybridizaci i osud vysazené linie v dalších generacích. Podobných příkladů by bylo možné uvést celou řadu; důležité je, že odpovídající metody, kterými lze studovat genetickou strukturu populací a jejich genetickou proměnlivost, existují.

Na základě výše uvedeného přehledu problémů v ochraně genofondu ryb je možné stanovit prozatímní obecné schéma jeho aktivní ochrany takto:

1. Monitorování genetické proměnlivosti a struktury populací příslušnými genetickými metodami.
2. Zajištění největší možné geneticky efektivní velikosti populace udržovatelné v chovu.
3. Snížení příbuzenské plemenitby na co nejnižší úroveň.
4. Udržování populací v chovu v co nejmenším počtu generací (nejlépe uměle vytírat jedince z přírodní populace a po výtěru je ihned vrátit zpět), odchovanými jedinci posilovat původní populaci.
5. Udržovat nepřibuzné populace odděleně a nemísit, nepřevážet a nevysazovat žádné jedince (násady) bez znalosti genetického „pozadí“ populace a naopak udržovat původní šíři genetické proměnlivosti uvnitř populace uměle izolované na menší jednoíky, subpopulace, vysazováním násad z ostatních oblastí původního rozšíření populace.

Uvedením těchto obecných pravidel ochrany genofondu ryb vycházíme z přesvědčení, že **minula doba pouhého pasivního konstatování negativních změn v naší fauně vlivem zhoršování životního prostředí. Řešením je aktivní přístup;** znamená to nalézt nejvhodnější způsoby ochrany genofondu při překonávání současného nepříznivého období.