

kvůli genetickým rozdílům mezi oběma rodiči je plodnost jejich potomků snížena, což neunikne přísnému oku přírodního výběru. Čím je tato porucha výraznější, tím je selekce neúspěšnější. To vede k eliminaci hybridů, a tím k postupnému zužování hybridní zóny. Dynamická rovnováha mezi migrací a selekcí proto udržuje zónu tohoto typu nezávisle na vnějších podmínkách.

V krátkodobém časovém horizontu je šířka tenzní hybridní zóny víceméně stabilní, to však neznamená, že tomu tak musí být i v dlouhodobé perspektivě. Jestliže je např. selekce proti hybridům ve srovnání s migrací o něco slabší, bude se hybridní zóna pomalu rozšiřovat, aniž bychom to mohli zaznamenat (naopak jestliže selekce převládá migraci, bude se zóna postupně zužovat). Naštěstí k vzájemnému kontaktu obou forem myši, a tím ke vzniku hybridní zóny došlo v jižních oblastech Evropy mnohem dříve než na severu, takže můžeme případnou změnu její šířky v čase přímo otestovat. Např. bude-li hybridní zóna ve střední Evropě průkazně širší než v Dánsku, můžeme se domnívat, že reprodukční bariéra mezi myši domácí a myši západoevropskou je příliš slabá, a genetické rozdíly mezi nimi se proto budou postupně rozmývat, až oba (pod)drůhy zcela splynou. Protože srovnání obou částí hybridní zóny neprokázalo významný rozdíl v její šířce, zdá se pravděpodobné, že tato zóna je alespoň v rozpětí několika tisíc let stabilní.

Pozorný čtenář teď může namítnout: jak to ale souvisí se vznikem nových druhů? Ukazuje se, že u myši nemůžeme očekávat existenci jediného „speciálního“ genu, který by sám dokázal způsobit reprodukční izolaci podobně jako gen *Odyseus*. Naopak, na snížení zdatnosti myších hybridů se může spolupodílet několik desítek genů s menšími účinky. Jak je však nalézt? Naštěstí dnes již víme, že hybridní zóna není pro všechny znaky stejně široká, např. průnik různých genetických variant (alel) přes zónu je u znaků nacházejících se na pohlavních chromozomech mnohem obtížnější než u znaků na ostatních chromozomech (tzv. autozomech). Obecně platí, že čím silnější je selekce proti danému znaku (nebo proti znaku, který je v jeho blízkosti), tím je jeho přechod od jedné alely (řekněme typické pro *domesticus*) ke druhé (typické pro *musculus*) náhlejší. Jestliže tedy použijeme dostatečně velké množství znaků rozmístěných víceméně pravidelně po celém myším genomu (tj. podél všech 19 párů autozomů a pohlavních chromozomů X a Y), můžeme teoreticky lokalizovat oblasti, které jsou vystaveny silné selekci a tudíž potenciálně odpovědné za vznik reprodukční bariéry.

Příklad tohoto postupu ukazuje obr. 3. Když si přechod studovaného znaku přes hybridní zónu od jedné varianty ke druhé znázorníme pomocí spojitě křivky, tzv. klíny (blíže samostatný doplňující text, viz dále), bude šířka této klíny pro znak výrazně negativně ovlivňovaný přírodním výběrem mnohem menší než šířka klíny pro znak z hlediska selekce neutrální (obr. 3a, 3b). Vyneseme-li pak šířky klín pro jednotlivé znaky proti jejich pozici na chromozomu a body vzájemně spojíme, bude výsledný graf vzdáleně připomínat průřez horskou krajinou, kde nám některá zvláště hluboká „údolí“ indikují ty části daného chromozomu, na které působí silná selekce znevýhodňující hybridní jedince (obr. 3c). Zde se

může opět projevit jedna z předností myši jakožto evolučního modelu. Můžeme se totiž podívat do bohaté databáze známých myších genů a máme poměrně vysokou šanci, že v inkriminované oblasti objevíme takové geny, které by mohly mít vztah ke vzniku reprodukční bariéry (mohou to být např. takové, které se podílejí na vývoji samčích spermií nebo samičích vajíček, v úvahy však přichází mnohem více možností).

Studium hybridních zón se proto stává významným pomocníkem při řešení otázky vzniku nových druhů, oné v záhlaví uvedené Herschelovy „záhady záhad“. [Pozn.: John F. W. Herschel (1792–1871) byl známý astronom a filozof; jeho zájmy však byly, jak bylo v té době zvykem, mnohem širší, kromě fyziky a geologie se věnoval i jiným

oborům, mj. stál u zrodu fotografie. S významným geologem a jedním z Darwinových inspirátorů, Charlesem Lyellem, se shodoval v názoru, že nové druhy vznikají přirozenou cestou.]

Pokud vyjdeme z představy hybridních zón jakožto přírodních laboratorí či oken do evoluce, můžeme tyto poněkud nadnesené metafory posunout kousek dál. Dosud jsme totiž byli při studiu hybridizace a vzniku druhů v pozici chlapce, který stojí před osvětleným oknem a snaží se alespoň koutkem oka nahlédnout dovnitř. Přes nesporný pokrok v posledním desetiletí se nedá říci, že bychom dnes do oné tajemné místnosti viděli o mnoho víc. Snad ale nebude příliš troufalé tvrdit, že si onen zvědavý chlapec alespoň dal pod nohy stoličku...

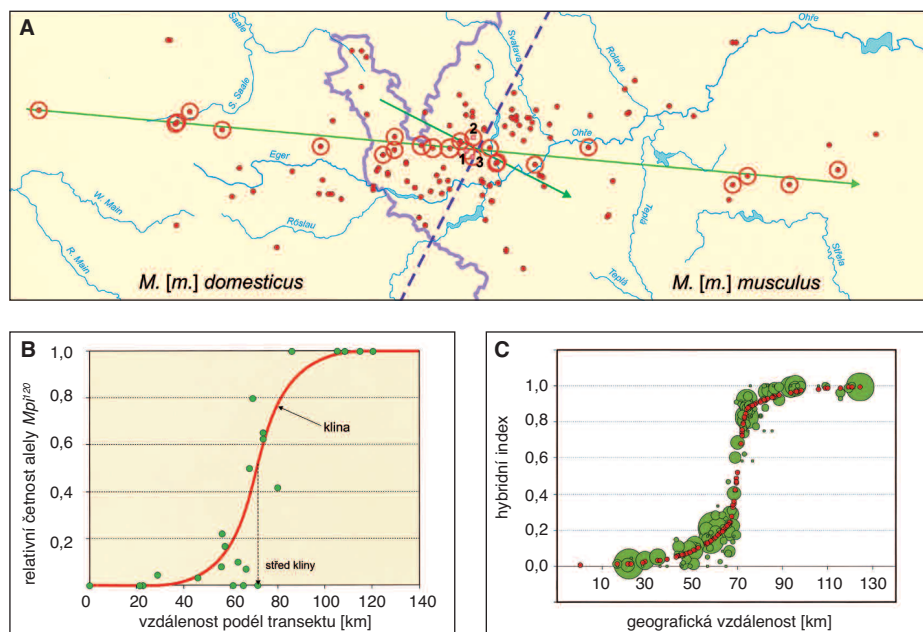
## Na návštěvě v přírodní laboratoři aneb kterak nahlížet do „oken evoluce“

Jak nám může analýza hybridní zóny pomoci nalézt odpovědi na otázky vzniku reprodukčních bariér? V typickém případě se snažíme shromáždit materiál podél tzv. transektu, což je linie vedoucí kolmo k hybridní zóně z areálu jednoho druhu do areálu druhého druhu (pojem „druh“ je zde míněn v poněkud volnějším významu, můžeme studovat hybridní zóny mezi poddruhy, populacemi nebo obecně jakýmkoli taxony). Jeden z možných transektů ukazuje

je obr. A: studijní materiál byl v tomto případě získán z červeně zakroužkovaných lokalit nacházejících se podél světle zelené linie vedoucí z areálu myši západoevropské — *Mus (musculus) domesticus* ve východním Bavorsku do areálu myši domácí — *M. (musculus) musculus* v západních Čechách.

Ke genetické analýze použijeme pokud možno takové znaky, které se u zkoumaných druhů vyskytují v odlišných formách

*Obr. A* Mapa východního Bavorska a západních Čech s vyznačenými lokalitami odchytu domácích myši (červené body). Tradičním postupem při studiu hybridní zóny je shromáždění vzorků podél lineárního transektu, který vede napříč zónou, pokud možno k jejímu předpokládanému směru. Jeden z takových transektů je znázorněn světle zelenou šipkou, přičemž příslušné lokality jsou označeny červenými kroužky. Jestliže však budeme odchyt provádět na rozsáhlejší území, ve dvourozměrném prostoru, pak ze získaných dat zjistíme, že zóna (přerušovaná čára) je ve skutečnosti více skloněná ve směru hodinových ručiček a náš lineární transekt by měl být správně veden ve směru naznačeném tmavě zelenou šipkou. Chybně vedený transekt může negativně ovlivnit pořadí jednotlivých lokalit, jako je tomu např. u tří lokalit označených čísly 1 až 3, a tím vést i k nesprávným výsledkům ♦ *Obr. B* Relativní četnosti alely genu pro enzym manózofozfát izomerázu  $Mpi^{20}$ , typické pro *Mus (musculus) musculus* v jednotlivých populacích podél světle zeleného lineárního transektu na obr. A. Zelenými body je proložena křivka, tzv. klína, která v tomto případě vychází z jednoduchého sigmoidního modelu založeného na hyperbolické tangenciální funkci ♦ *Obr. C* Podobný graf jako na obr. B, v tomto případě však bylo použito celkem 6 enzymatických genů a vzorky ze všech 126 lokalit na obr. A. Velikost „bublin“ je proporční vzhledem k velikosti vzorků z jednotlivých populací. Červené kroužky označují předpokládané četnosti — protože použitý model obsahuje více parametrů než jednoduchý sigmoidní model z obr. B (a také díky většímu množství), je proložení získaných dat na první pohled lepší než v předchozím případě. Orig. M. Macholána



neboli alelách (k analýze můžeme použít jakýkoli znak, my se zde ale zaměříme pouze na znaky genetické). Např. v genu pro enzym manózo-fosfát izomerázu (*Mpi*) se u myši západoevropské vyskytuje pouze alela *Mpi*<sup>100</sup>, zatímco pro myš domácí je typická pouze alela *Mpi*<sup>120</sup>. Takové alely označujeme jako diagnostické. Výskyt těchto znaků z jednoho konce transektu na druhý má zpravidla typický průběh, např. budeme-li sledovat výskyt alely *Mpi*<sup>120</sup> v jednotlivých populacích myši od východního Bavorska až po střední Čechy, bude se její relativní četnost postupně zvyšovat z nuly až na 100 %. Jestliže si relativní četnosti uvedené alely vyneseme do grafu, kde na ose x je pozice jednotlivých populací podél transektu, vidíme, že tento růst není lineární, ale více či méně esovitě zakřivený neboli sigmoidní (obr. B).

Protože naše lokality neleží přesně na přímce, velikost jednotlivých vzorků je omezená a navíc do hry vstupují další vlivy jako náhodné genetické procesy, pasivní transport myši člověkem apod., jsou body v grafu poměrně rozptýlené. Proto, abychom mohli lépe sledovat charakter přechodu studované alely přes zónu, proložíme těmito body křivku — klinu (obr. B), která na základě určitého teoretického modelu co nejlépe vystihuje získaná data, podobně jako u obyčejné regrese. Výběr modelu samozřejmě není zcela subjektivní, ale měl by být založen na příslušném testu.

Ve skutečnosti jsou podobné výzkumy zpravidla složitější. Na obr. C vidíme výsledky jedné z takových studií. V tomto případě bylo analyzováno 6 genů u více než 2 000 myši odchycených na všech lokalitách zobrazených na obr. A. Průměrné relativní četnosti alel na těchto 6 genech nám poslouží jako jednoduchý hybridní index, vyjadřující míru zastoupení variant typic-

kých pro jeden z myších druhů (v tomto případě myši domácí). Velikost „bublín“ je úměrná počtu zkoumaných jedinců na každé lokalitě. Zkoumané body znázorňují teoretické hodnoty hybridního indexu odvozené z použitého modelu. Ten se v tomto případě skládá ze tří matematických funkcí, a proto má křivka charakteristický schodovitý tvar. Z parametrů této klíny i z některých dalších parametrů lze dále odvodit klíčové evoluční ukazatele, např. sílu reprodukční bariéry, míru selekce proti hybridním jedincům a reprodukční zdatnost (fitness) hybridů.

Jak je popsáno v předchozím textu, jestliže tento přístup použijeme na dostatečně velké množství molekulárních znaků rozmístěných víceméně pravidelně podél všech chromozomů, můžeme nakonec lokalizovat oblasti genomu (v ideálním případě i konkrétní geny) odpovědné za vznik reprodukční bariéry. I přes bouřlivý vývoj molekulárně-genetických metod vedoucí ke stále větší automatizaci a tím i snižování nákladů není tento postup finančně ani technicky snadný, jeho teoretický základ je však až překvapivě přímočarý. Ale jak už to v životě chodí, nic není tak jednoznačné, jak to na první pohled vypadá, o čemž svědčí i námi získaná data.

Jestliže se znovu podíváme na obr. A, neunikne nám, že náš jednoduchý lineární transekt není kolmý ke směru hybridní zóny, jak by měl teoreticky být. Není obtížné prokázat, že chybně vedený transekt může vést k nežádoucímu zkreslení výsledků, což lze ilustrovat i na obr. A: podíváme-li se blíže na tři lokality označené čísly 1 až 3, vidíme, že jejich pořadí podél světla zelené linie je 1 → 2 → 3. Pokud bychom však tyto lokality správně seřadili podle tmavě zeleného transektu kolmého na skutečný směr zóny vyznačené přerušova-

nou fialovou čarou, pořadí by se změnilo na 2 → 1 → 3. Protože zřídka budeme průběh hybridní zóny předem znát, je nutné provádět sběr materiálu na větší ploše, nikoli podél lineárního transektu. Navíc zóna nemusí tvořit přímku, ale může se více či méně klikatit v závislosti na geografických či jiných podmínkách.

Ale vraťme se zpět k myším. Je sice pravda, že myši hybridní zóna není ovlivněna klimatem, jak se ještě před několika lety spekulovalo, to ale neznamená, že je nutně zcela nezávislá na vnějších podmínkách. Zóny tenzního typu, ovlivňované pouze migrací a selekcí proti hybridům a nikoli vnějšími podmínkami, se totiž volně pohybují až do stadia, kdy jsou „lapy“ buď v oblasti nejnižší populační hustoty, nebo v místě nějaké geografické bariéry, přičemž mohou platit obě možnosti (např. uprostřed Labe bude logicky populační hustota myši nulová). Krom toho může být lokální situace v oblasti hybridní zóny poměrně složitá. Je např. známo, že myš jen nerada plave (voda v ní dokonce vyvolává stres), na rozdíl od potkana, pro něhož není problém proplavat záchodovým sifonem. Není proto divu, že i relativně nevelké vodní toky mohou strukturu myši hybridní zóny citelně ovlivnit. Jak naznačují současné poznatky z Dánska i střední Evropy, v lokálním měřítku může být tato zóna spíše mozaikou menších či větších částí se složitou vnitřní dynamikou. Ukazuje se, že některé vžité představy a z nich vycházející evoluční modely nemusí být přinejmenším pro hybridní zónu mezi myši západoevropskou a myši domácí v Evropě zcela adekvátní. To s sebou přináší nutnost shromáždění většího množství studijního materiálu i použití nových metod statistického zpracování dat. Ale to už by bylo téma na další článek.

## Národní parky na Kurské kose

Jan Čerovský

Autor věnuje honorář Nadaci Živa

Jedním z nepochybně nejznamenitějších geomorfologických přírodních útvarů pobřeží Baltského moře je Kurská (nebo také Kuršská) kosa na pomezí Litvy a ruské enklávy Kaliningradské oblasti. Je to úzký pás pevniny při jihovýchodním okraji Baltského moře, srpovitě zakřivený písčiny val oddělující otevřené moře od téměř uzavřeného Kurského zálivu. Kosa je dlouhá celkem 97 km, v nejširším místě 3,8 km, v nejúžším jen 0,35 km široká.

Vznik a utváření Kurské kose jsou těsně spojeny s vývojem Baltského moře. Před 12–14 tisíci let se po ústupu posledního ledovce v místech dnešního písčitého valu rozprostírala mírně zvlhčená morénoval planina s hřebenem pahorků. Kotlina dnešního moře se začala naplňovat vodami několika jezer, před 6 000 lety ji celou zaplnilo Litorinové moře. Mořský příboj vymýval jeho břehy, vlny a mořské proudy unášely jemný písek a ukládaly ho blízko pobřeží kolem malých ostrůvků ledovcového půvo-

du, které se pak spojily do přírodní hráze, obrovského přesypu.

Na Kurské kose lze rozlišit v západovýchodním směru, tj. od otevřeného moře po Kurský záliv několik pásem:

1. mořská pláž široká 15–50 m, tvořená většinou světlými křemitými písky, místy s miniaturními pohyblivými dunami vytvářenými větrem;

2. písčinná duna široká 10–70 m: umělé vytvořený útvar vybudovaný v 19. stol. převrstvením plážových dun, který slouží

jako ochranný val před mořskými bouřemi;

3. vnitřní mírně členitá plošina s řadami nízkých dun a mělkých prohlubní mezi nimi (celkově dosti monotónní);

4. řada nejvyšších přirozených písčinych přesypů v šířce 0,1–0,8 km; v ní jsou nejvyšší body kose — až přes 60 m n. m. (Vecekrugo kopa 67,2 m n. m.);

5. pobřeží Kurského zálivu, které je na rozdíl od přímé linie baltské pláže tvořeno četnými výběžky a mělkými zátokami. Pás písčinné pláže je tu velmi úzký, místy úplně chybí, nejvyšší duny spadají přímo do vod zálivu.

V průběhu posledních 150–200 let byla značná část písčiny přesypů na kose zpevněna, především výsadbami dřevin. V původním stavu se dodnes zachovala zhruba polovina dun nejvyšší zóny. Přesypy se stále pohybují (rychlostí 0,5–5 m za rok) hnány západními větry směrem ke Kurskému zálivu. Během postupu se přitom mění — snižuje se jejich výška a materiál, jímž jsou tvořeny, postupně mizí ve vodách Kurského zálivu a zazemňuje ho.

Kurská kosa je dnes chráněna jako národní park a vzhledem k tomu, že leží na území dvou států, jde vlastně o národní parky dva — litevský na severu a ruský na jihu (nebo chceme-li, národní park bilaterální, přeshraniční). Vzdor značným lidským zásahům, poměrně hustému osídlení s jeho

