

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana životního prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Klára Štěpánková

Ochranářské aspekty mezidruhové hybridizace u ptáků

(Interspecific hybridization in birds: lessons for conservation)

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce / Školitel: Mgr. Jiří Reif, Ph.D.

Praha, 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze.....

Podpis.....

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala všem, kteří mě podporovali při psaní mé bakalářské práce. Zvláště děkuji svému školiteli Mgr. Jiřímu Reifovi, Ph.D., za trpělivé vedení, cenné rady a připomínky.

Abstrakt

Mezidruhová hybridizace je v dnešní době poměrně častým jevem. Mezi faktory, které ji usnadňují, patří vzácnost jednoho druhu, omezený čas pro výběr vhodného partnera, špatná volba samice, upřednostnění samců, kteří mají výraznější znaky nebo větší velikost a poškození životního prostředí. Faktory, které poškozují životní prostředí a usnadňují mezidruhovou hybridizaci, zahrnují změnu původního habitatu například odlesňováním, fragmentací území, urbanizací, opouštěním zemědělských oblastí, a zvláště zavlečením nových druhů do oblastí, kde se dříve nenacházely. Tyto druhy se později mohou křížit s původními druhy, a pokud ty jsou vzácné a nové druhy agresivní, může docházet k velkému ohrožení původních populací až k jejich vyhynutí. Ve výjimečných případech může hybridizací dojít ke vzniku nového druhu, ale u živočichů není vznik nových druhů tímto způsobem častý. Přírodní hybridizace představuje přirozený proces, který má svůj evoluční význam, antropogenně podmíněná či usnadněná hybridizace však představuje problém pro zachování druhů. Řešení mezidruhové hybridizace je většinou velmi složité a nelze stanovit přesný návod, který by bylo možné obecně uplatňovat.

Klíčová slova: ptáci, mezidruhová hybridizace, poškození životního prostředí, ohrožení druhů.

Abstract

Interspecific hybridization is quite common in recent years. Favorable factors are rarity of a species, limited time for partner selection, misdirected preference in mating partner selection of females, preference for males with more pronounced sexually selected traits, greater body size and habitat destruction. Factors which lead to the artificially interspecific hybridization due to habitat destruction include deforestation, fragmentation of the territory, urbanization, abandoning agricultural areas, as well as translocation of species into the regions where they did not originally occur. These species can later interbreed with the native species and if the latter are rare and the former aggressive, it can result in increased threat potentially leading to extinction of indigenous populations. Exceptionally, interbreeding can lead to the emergence of a new species; however, this type of origination of a new species is not common in animals. Hybridization is a natural phenomenon important for the evolution. Nevertheless, anthropogenically induced or assisted hybridization represents a serious problem for the species conservation. Finding a solution to overcome the negative impacts of such interspecific hybridization is difficult and there is no exact and universally applied methodology to date.

Key words: birds, interspecific hybridization, habitat destruction, extinction risk.

Obsah

Úvod.....	6
1. Terminologie související s problematikou hybridizace	7
2. Četnost výskytu mezidruhové hybridizace v přírodě.....	9
3. Příčiny hybridizace u ptáků.....	10
3.1 Vzácnost	10
3.2 Špatná volba samice	10
3.3 Časové omezení.....	11
3.4 Upřednostnění výraznějších samců	11
3.5 Poškození životního prostředí	11
4. Důsledky mezidruhové hybridizace	12
4.1 Vznik nových druhů procesem speciace	12
4.1.1 Rekombinační speciace.....	13
4.2 Vymizení jednoho z původních druhů.....	13
5. Konkrétní ukázky ochránářsky problematických případů hybridizace u ptáků.....	14
5.1 Orel křiklavý (<i>Aquila pomarina</i>) a orel volavý (<i>Aquila clanga</i>).....	14
5.2 Lesňáček zlatokřídlý (<i>Vermivora chrysoptera</i>) a lesňáček modrokřídlý (<i>Vermivora pinus</i>).....	15
5.3 Pušтік karibský (<i>Strix occidentalis caurina</i>) a pušтік proužkovaný (<i>Strix varia</i>)	15
5.4 Křepelka polní (<i>Coturnix coturnix</i>) a křepelka japonská (<i>Coturnix japonica</i>)	16
5.5 Kachna divoká (<i>Anas platyrhynchos</i>) a kachna černá (<i>Anas rubripes</i>).....	16
5.6 Pisila černá (<i>Himantopus himantopus novaezelandiae</i>) a pisila bělohlavá (<i>Himantopus himantopus leucocephalus</i>)	17
5.7 Kachnice bělohlavá (<i>Oxyura leucocephala</i>) a kachnice kaštanová (<i>Oxyura jamaicensis</i>).....	17
5.8 Orebice rudá (<i>Alectoris rufa</i>) a orebice čukar (<i>Alectoris chuckar</i>)	18
5.9 Ohrožení rarocha velkého (<i>Falco cherrug</i>).....	18
5.10 Kakariki žlutočelý (<i>Cyanoramphus auriceps forbesi</i>) a kakariki rudočelý (<i>Cyanoramphus novaezelandinae chathamensis</i>)	19
5.11 Shrnutí	19
6. Možnosti řešení	20
Závěr.....	21
Seznam citované literatury	22

Úvod

Mezidruhov \acute{a} hybridizace je d \acute{u} ležit \acute{y} proces, p \acute{r} i kter \acute{e} m doch \acute{a} z \acute{i} k v \acute{y} m \acute{e} n \acute{e} genetick \acute{e} informace mezi dv \acute{e} ma ne zcela reproduk \acute{c} n \acute{e} izolovan \acute{y} mi taxony. M \acute{u} že b \acute{y} t spojena s morfologick \acute{y} mi, behavior \acute{a} ln \acute{i} mi a genetick \acute{y} mi zm \acute{e} nam \acute{i} hybridizuj \acute{i} c \acute{i} ch druh \acute{u} (Arnold, 2004). C $\acute{i$ lem t \acute{e} to p \acute{r} ace je prozkoumat hybridizaci u pt \acute{a} k \acute{u} z ochran \acute{a} řsk \acute{e} ho hlediska a zjistit jak \acute{e} jsou jej \acute{i} p \acute{r} ic \acute{i} ny a dopady na p \acute{r} rodu. Na ty lze nahl \acute{i} zet jak v pozitivn \acute{i} m, tak zejm \acute{e} na v negativn \acute{i} m smyslu. M \acute{u} že b \acute{y} t p \acute{r} ic $\acute{i$ nou vyhynut \acute{i} n \acute{e} kter \acute{y} ch vz \acute{a} cn \acute{y} ch druh \acute{u} (Rhymer & Symbberloff, 1996), ale na druhou stranu m \acute{u} že tak \acute{e} usnad \acute{n} ovat speciaci, tedy vznik nov \acute{y} ch druh \acute{u} z druh \acute{u} p \acute{v} odn \acute{i} ch, zejm \acute{e} na u rostlin (Mallet, 2007).

K hybridizaci lidsk \acute{y} m p \acute{r} ic \acute{i} n \acute{e} n \acute{i} m mo \acute{z} n \acute{a} doch \acute{a} z \acute{i} v dnešn \acute{i} dob \acute{e} c \acute{i} m d \acute{a} l \acute{c} ast \acute{e} ji, proto \acute{z} e lid \acute{e} c $\acute{i$ len \acute{e} i nevd \acute{e} dom \acute{e} p \acute{r} esouvaj \acute{i} druhy do oblast \acute{i} , kter \acute{e} p \acute{r} edt \acute{i} m neob \acute{y} valy, a d \acute{a} le proto, \acute{z} e zm \acute{e} nou p \acute{r} ost \acute{r} ed \acute{i} mohou vytvo \acute{r} it podm \acute{i} nky pro k \acute{r} ic \acute{e} n \acute{i} i v p \acute{r} irozen \acute{y} ch druhov \acute{y} ch are \acute{a} lech. C $\acute{i$ lem t \acute{e} to bakal \acute{a} řsk \acute{e} p \acute{r} ace je zjistit, jak \acute{y} je sou \acute{c} asn \acute{y} stav znalost \acute{i} tohoto fenom \acute{e} nu, zda existuj \acute{i} n \acute{e} jak \acute{e} p \acute{r} ic \acute{i} klady ochran \acute{a} řsky problematick \acute{e} hybridizace u pt \acute{a} k \acute{u} , jak \acute{e} obecn \acute{e} pou \acute{c} en \acute{i} z nich vypl \acute{y} v \acute{a} a tak \acute{e} jak \acute{y} mi zp \acute{u} soby je s t \acute{i} mto p \acute{r} obl $\acute{e$ m \acute{e} m mo \acute{z} n \acute{e} bojovat.

1. Terminologie související s problematikou hybridizace

Pro vysvětlení pojmu mezidruhová hybridizace je důležité nejprve stanovit, co je to druh. Existují různá pojetí pro tento pojem. Mayr (1992) stanovil jako evoluční vysvětlení tzv. biologickou koncepci druhu, podle které je druh: „*Skupina jedinců, kteří se spolu kříží a jsou reprodukčně izolované od jiných takových skupin.*“ Tato koncepce platí pouze pro pohlavně se rozmnožující organismy a v současné době je nejčastěji používaným vysvětlením pojmu druh. Avšak existují i další koncepce, například kladistická koncepce druhu. Jak tvrdí Flegr (2007): „*Přestože jednotlivé druhy jsou většinou vymezeny právě izolovaností svých genofondů, u některých z nich dochází alespoň k omezenému toku genů z cizích genofondů prostřednictvím mezidruhově hybridizace, případně, patrně především u jednobuněčných organismů, horizontálním přenosem genů zprostředkovaným viry.*“ Mezidruhová kříženci bývají většinou později vyloučeni z populace přirozeným výběrem a také mají nižší biologickou zdatnost než ostatní členové populace. Některé geny v populaci zůstanou a mohou se stát důležitým zdrojem mikroevoluční plasticity příslušného druhu (Flegr, 2007).

Při hybridizaci dochází k výměně genů mezi dvěma populacemi, tedy ke genovému toku. Pokud jsou alespoň někteří kříženci plodní, dochází ke genové introgresi a geny jedné populace jsou přeneseny do jiné populace. K hybridizaci často dochází při sekundárním kontaktu dvou evolučně v nedávné době oddělených druhů (Flegr, 2007).

K výměně genů dochází v hybridních zónách. Ty se dělí na primární a sekundární. Obvykle je složité určit, ke kterému typu zkoumaná hybridní zóna patří.

Primární hybridní zóny jsou oblasti, u nichž dochází ke genovému toku a dotýkání po celém areálu rozšíření hybridizujících druhů (Jiggins & Mallet, 2000). V primárních hybridních zónách ještě nejsou vytvořené reprodukčně izolační mechanismy. Sekundární hybridní zóny jsou charakterizovány tím, že u nich dochází ke kontaktu v krajních bodech hybridní zóny. Setkávají se zde již vytvořené druhy s příbuznými druhy. Reprodukčně izolační bariéry jsou zde již vytvořené, ale jsou neúplné (Coyne & Orr, 2004).

Při mezidruhovém křížení dochází k přerušení reprodukčně izolačních bariér, které zabraňují genovému toku mezi populacemi a mají tak významný vliv při procesu speciace. Tyto bariéry se dělí na prezygotické a postzygotické, a na vnější a vnitřní.

Vnější reprodukčně izolační bariéry jsou součástí prostředí nezávisle na existenci a biologických vlastnostech organismů. Patří mezi ně například geografická nebo časová izolace (Flegr, 2007).

Při geografické izolaci jsou druhy oddělené zeměpisnou překážkou, například jezerem nebo pohořím, a tím, že se vůbec nesečkají, u nich nedochází ke spáření.

„Mezi vnitřní reprodukčně izolační bariéry patří specifické vzorce chování, jejichž prostřednictvím mezi sebou komunikují zástupci stejného druhu před vlastním rozmnožováním i v jeho průběhu. I velmi blízké druhy se mohou lišit a může to zabránit mezidruhovému křížení.“
Vnitřní reprodukčně izolační bariéry se dále dělí na prezygotické a postzygotické (Flegr, 2007).

Prezygotické izolační bariéry zabraňují splynutí samčích a samičích pohlavních buněk, a jsou důvodem, proč vůbec nedojde k oplození. Jejich detekce je složitější než u postzygotických izolačních bariér. Patří sem morfologická a etologická izolace. Konkrétním příkladem prezygotických izolačních bariér je druhově specifický zpěv, rozmnožování v odlišnou denní nebo roční dobu, či morfologická nekompatibilita pohlavních orgánů (Flegr, 2007).

Postzygotické izolační bariéry jsou mechanismy, ke kterým dojde až po oplození. Tyto izolační bariéry sice nezabraňují samotnému páření, ale dochází kvůli nim k poklesu rozmnožovací schopnosti nebo ke snižování životaschopnosti hybridů. Mezi postzygotické izolační bariéry patří například sterilita hybridů, mortalita zygot, neživotaschopnost či zpomalený vývoj hybridů (Flegr, 2007).

Speciace je evoluční proces, při kterém vznikají nové druhy štěpením evolučních linií. Dělí se na alopatickou, peripatickou a sympatickou speciaci. Opakem tohoto procesu je proces extinkce, při kterém druhy naopak zanikají (Flegr, 2007).

Při alopatické speciaci dochází ke vzniku druhů oddělením fyzickou bariérou (například pohořím, vodní plochou nebo jinou přírodní překážkou) na delší čas (přibližně desítky či stovky tisíc až miliony let), dochází k izolaci, po odstranění bariéry se již druhy neidentifikují jako jedinci stejného druhu, protože se u nich postupně hromadí genetické rozdíly, které časem vedou k fenotypovému rozrůznění zástupců obou populací a u sexuálně se rozmnožujících druhů ke vzniku reprodukčně izolační bariéry. Pokud překážka zanikne dříve, než se tato bariéra vytvoří, jedinci zůstávají stále stejným druhem (Flegr, 2007).

Peripatická speciace - Při tomto typu speciace dochází k oddělení malých populací na okraji areálu původního druhu např. vlivem krátkodobých změn klimatu. Izolované populace pak buď vyhynou, nebo žijí izolovaně do té doby, než se spojí, nebo dojde k vytvoření účinných reprodukčních bariér. Pokud se druhy dostanou do kontaktu, již se nepovažují navzájem za stejný druh (Flegr, 2007).

K sympatrické speciaci dochází například tak, že část jedinců určitého druhu přechází z původního typu potravy na jiný a při tom může dojít k oddělení odlišných druhů, které splňují biologickou koncepci druhu. Tento druh speciace je těžko zjištělný a v některých případech nejednoznačný. Druh se formuje na stejném místě jako druh mateřský. Hlavní rozdíl oproti alopatrické speciaci je ten, že při vzniku nového druhu chybí vnější prostorová reprodukčně izolační bariéra (Flegr, 2007).

2. Četnost výskytu mezidruhovému hybridizace v přírodě

Podle Arnolda (1997) je hybridizace běžnější a častější u rostlin než u živočichů, dochází k ní u zhruba 25 % druhů cévnatých rostlin (Mallet, 2005). V současné době se hybridizace popisuje i u mnoha druhů živočichů, přibližně u 10% z celkového počtu druhů (Mallet, 2008). Vyskytuje se jak u bezobratlých, kde byla zjištěna u octomilek (1%) nebo u evropských motýlů (12,4%) (Mallet, 2005), tak u obratlovců, kde byl potvrzen výskyt 38% hybridních druhů sladkovodních ryb v Severní Americe (Wilson, 1992 cit in Wolf et al., 2001), ale byla také zjištěna u ptáků (9,2%) (Grant & Grant, 1992) a u 6 % evropských savců (Mallet, 2005).

U ptáků byla hybridizace zaznamenána zhruba u desetiny druhů, konkrétně u 895 druhů z celkového počtu 9672 (Grant & Grant, 1992). Podle Meise (1975 cit in Grant & Grant, 1992) dochází k hybridizaci pravidelně zhruba u 2 % druhů a 3 % ptačích druhů se kříží příležitostně. Obecně se hybridizace vyskytuje častěji v mírném pásmu než v tropech, častěji u suchozemských ptáků než u mořských, důvodem by mohla být geograficky nerovná znalost ptáků (Grant & Grant, 1992). Ptáci byli z hlediska hybridizace prozkoumáni nejpodrobněji ze všech obratlovců. Existují řády ptáků, u kterých se hybridizace vyskytuje hojně, například Anseriformes (vrubozobí - 41,6%), Trochilliformes (kolibříci - 19,1%), Galiformes (hrabaví - 21,5%), Coliiformes (myšáci - 16,7%) a Piciformes (šplhavci - 13,5%). Mezi řády, kde naopak k hybridizaci dochází méně nebo téměř vůbec, patří například Strigiformes (sovy - 0,7 %) z důvodu dobře vyvinutých reprodukčně izolačních mechanismů a také Apodiformes (svišťouni - 0%), zřejmě proto, že se obtížně studují. I některé další řády nebyly podrobně studovány, například Tinamiformes (tinamy). Je pravděpodobné, že četnost druhů, které hybridizují, je mnohem vyšší, než bylo zatím zjištěno (Grant & Grant, 1992).

3. Příčiny hybridizace u ptáků

Hybridizace u ptáků může mít více příčin, které spolu mohou vzájemně souviset nebo se doplňovat.

3.1 Vzácnost

V oblastech, kde k hybridizaci dochází, bývá jeden z druhů, které se kříží, vzácný. Proto dochází k omezenému výběru partnera a kvůli časovému tlaku v reprodukčním období samice zvolí raději partnera jiného druhu, než aby se v dané sezóně nerozmnožila vůbec. Hybridizace je tedy podporována omezeným výběrem partnera (Hubbs, 1955 cit in Randler, 2002). Ve větším počtu případů k tomuto způsobu hybridizace dochází, pokud je vzácným druhem samice a ne naopak, protože samice si většinou vybírá partnera z důvodu její vyšší rodičovské investice (Wirtz 1999). Konkrétním příkladem může být hybridizace mezi vránou obecnou černou (*Corvus corone corone*) a vránou obecnou šedou (*Corvus corone cornix*), které si vybírají konspecifické partnery a pokud nejsou k dispozici, volí raději heterospecifické partnery než žádné (Risch & Andersen, 1998 cit in Randler, 2002). Nedostatek samic svého druhu usnadnil hybridizaci také mezi slavíkem tmavým (*Luscinia luscinia*) a slavíkem obecným (*Luscinia megarhynchos*), v Německu, v okolí Frankfurtu nad Odrou (Becker, 1995 cit in Randler, 2002). Taková volba se může vyplatit za předpokladu, že jsou kříženci plodní (Baker, 1996). Hypotéza vzácnosti nevysvětluje všechny případy hybridizace u ptáků, u kterých dochází ke křížení i v případě, že ani jeden z druhů, které se kříží, není vzácný (Randler, 2002).

3.2 Špatná volba samice

Samice nepozná samce vlastního druhu a nedopatřením potom dojde k páření s jedincem, který nepochází z jejího vlastního druhu. Některé blízké příbuzné ptačí druhy si jsou svým vzhledem a chováním velmi podobné, a proto v případě, že se jejich jedinci v přírodě příliš často nesetkávají (tj. jejich populace jsou prostorově oddělené), může při občasném výskytu jedince v areálu druhého druhu dojít k záměně vedoucí k hybridizaci. Toto vysvětlení nepočítá s žádnou adaptivní výhodou mezidruhového zkrížení (Gowaty, 1997). Příkladem této hybridizace může být papežík indigový (*Passerina cyanea*) a papežík lazurový (*Passerina amoena*). K výběru správného partnera samicím těchto druhů slouží jako hlavní rozpoznávací znak barva peří a pokud samice udělá chybu, dochází k hybridizaci (Baker & Boylan, 1999).

3.3 Časové omezení

Tato hypotéza může souviset s výše uvedenou hypotézou vzácnosti, ale je v ní více zdůrazněno časové hledisko a nedostatek jedinců vlastního druhu zde nehraje až tak významnou roli. Pokud daný jedinec nemá možnost spářit se s jedinci stejného druhu, může se v některých případech pářit s jedinci rozdílného druhu. Zde časový tlak v reprodukčním období, které je v mírném pásu dosti krátké a doba k získání partnera velmi omezená, způsobuje, že samec či samice v případě absence pohlavních partnerů dá raději přednost partnerovi pocházejícímu z cizího druhu, než aby se v dané sezóně nerozmnožil vůbec. I přes sníženou fitness hybridů se takováto volba může vyplatit, pokud se alespoň část potomků dokáže zapojit do reprodukce (Randler 2002). Například podíl hybridů mezi kachnou černou (*Anas rubripes*) a kachnou divokou (*Anas platyrhynchos*) byl nejvyšší, když byl počet obou druhů přibližně stejný a ani jeden z nich nebyl vzácný. Usnadnit hybridizaci proto v tomto případě mohlo časové omezení, kvůli kterému samice kachen byly méně vybíravé při výběru vhodného partnera (Ankney et al., 1987).

3.4 Upřednostnění výraznějších samců

V některých případech samice upřednostňují výraznější samce například zbarvením, velikostí, sociální dominancí nebo složitou písní. Samice některých druhů preferují samce, kteří jsou barevnější nebo mají výraznější znaky (Ligon, 1999 cit in Randler, 2002). Je pro ně výhodnější výběr samce, u kterého předpokládají dobré geny. Přítomnost těchto znaků tedy pomáhá samicím určit kvalitu samce. Samec s výraznějším opeřením nebo složitější písní je u některých druhů samic považován za vitálnějšího, lépe se starajícího o své potomstvo, je menší pravděpodobnost, že nakazí samici parazity a případně může svou vitalitu předat mláďatům, a to i negenetickou cestou nebo prostřednictvím kulturní evoluce (Flegr, 2007). Tato hypotéza souvisí s výše uvedenými, může být např. ovlivněna vzácností. Samice si vybírá samce, kterého upřednostňuje podle určitého znaku. Například u *A. clanga* a *A. pomarina* může hrát roli při hybridizaci obrácený pohlavní dimorfismus, kdy samci jsou menší než samice. V případě této dvojice druhů samci *A. pomarina* soupeří o samice *A. clanga*, které jsou větší než samice jeho vlastního druhu, kvůli fitness výhodě související s větší velikostí těla (Helbig et al., 2005).

3.5 Poškození životního prostředí

U mnoha zaznamenaných případů hybridizace, které vedly k negativním důsledkům pro postižené taxony, se jako hlavní příčina usnadňující mezidruhové křížení ukázala antropogenní devastace a změna životního prostředí. Nejde samozřejmě o alternativu k výše uvedeným

evolučním mechanismům, ale o vliv, který k uplatnění některých z těchto mechanismů napomáhá. Změna původních stanovišť ptáků vlivem člověka (např. kácení lesů, urbanizace, fragmentace původního území, opouštění zemědělských oblastí) může vést ke snížení početnosti některých z potenciálně hybridizujících druhů, což usnadní křížení vlivem nedostatku jedinců vlastního druhu pro rozmnožování (Rhymer & Symberloff, 1996). Kromě toho dochází lidským působením k přesídlování jedinců mimo jejich původní areál, což může dopomáhat k mezidruhovému křížení dříve izolovaných taxonů. Konkrétní případy, kdy člověkem způsobená změna prostředí vedla ke zvýšené frekvenci hybridizace s vážnými ochrannými důsledky, rozebírá kapitola 5.

4. Důsledky mezidruhové hybridizace

Mezidruhová hybridizace může potenciálně vést k řadě různých situací. Může dojít k vytvoření hybridní zóny (místa kde dochází ke styku dvou odlišných populací, které se spolu kříží a tvoří hybridní jedince), která může být úzká nebo široká, stabilní po mnoho desetiletí, nebo se jednosměrně posunovat (Grant & Grant, 1992).

Při antropogenní hybridizaci dochází ke třem možným výsledkům (Allendorf et al., 2001)

- 1) Hybridizace bez introgrese
- 2) Hybridizace s rozšířenou introgresí
- 3) Kompletní promíchání

Obecně může hybridizace vést ke třem možným důsledkům (Mallet, 2007)

- 1) Vytvoření stabilní a lokalizované hybridní zóny, která nevede k vymizení původních druhů.
- 2) Vznik nových druhů procesem speciace.
- 3) Vymizení jednoho z původních druhů.

4.1 Vznik nových druhů procesem speciace

Důsledky hybridizace mohou být rozsáhlé, protože hybridizace v některých případech může ovlivnit celé evoluční linie druhů (Schwenk et al., 2008). Role hybridizace může být v některých případech v ochranném smyslu pozitivní, protože mohou vzniknout nové druhy (Hermansen et al., 2011). Hybridizace tak může hrát evoluční roli hlavně při vzniku nových druhů rostlin, ale i při vzniku a formování některých druhů živočichů (Mallet, 2007), může být příčinou

chromozomové inkompatibility (chromozomové speciace). Vlivem hybridizace mohou někdy vzniknout druhy, které jsou fenotypově odlišné od původních druhů a které v některých habitatech vykazují lepší životaschopnost. Při opakovaném křížení mohou mít kříženci velký význam. V dalších filiálních generacích nebo při zpětném křížení u nich však dochází ke snížení viability a fertility z důvodu nepravidelností při rozchodu chromozomů pocházejících ze dvou různých druhů. Existují dva základní způsoby, jak může hybridizace vést ke vzniku nového druhu (Flegr, 2007), druhý však není typický pro ptáky, proto ho zde neuvádím:

4.1.1 Rekombinační speciace

Mezi jednotlivými rekombinanty, které pochází z křížení hybridů F1 generace, se mohou vzácně najít jedinci, kteří jsou normálně plodní a mají jiné ekologické nároky než původní druhy. Jestliže se kromě toho vytvoří mezi původními druhy a těmito jedinci dostatečně silné reprodukční bariéry, mohou tvořit základ pro vznik nového druhu (Flegr, 2007). Tento způsob vzniku nového druhu byl u ptáků v poslední době popsán na příkladu vrabce italského (*Passer italiane*), který vznikl zkřížením vrabce domácího (*Passer domesticus*) a vrabce pokřovního (*Passer hispaniolensis*) (Hermansen et al., 2011).

4.2 Vymizení jednoho z původních druhů

V mnoha případech hybridizace představuje nebezpečí zániku druhů, protože dochází ke stírání rozdílů mezi druhy. Hybridizace je vždy důvodem ke zvýšené pozornosti zvláště tehdy, když se zdá, že reprodukčně izolační mechanismy nepůsobí dostatečně, zejména v případech, kdy jsou hybridy plodné, mají vyšší fitness nebo je hybridizace adaptivní. Hybridizace, kterou způsobuje člověk svou činností, ať už s introgresí či bez ní, často ohrožuje rostlinné i živočišné druhy, avšak jak bylo již výše zmíněno, u rostlin má častěji evoluční roli, která vede ke vzniku nových druhů. Zjištěná introgrese nemusí být vždy důvodem k obavám. Introgrese může v některých případech představovat problém, avšak ochránci nemusí situaci řešit vždy, když k ní dojde, protože určitá míra genového toku je normální, nepředstavuje nebezpečí a dokonce může být důležitým evolučním procesem (Allendorf et al., 2001). Řešit každý případ introgrese by bylo nákladné a v některých případech nemožné. Těmto případům by se měla však věnovat zvýšená pozornost zejména tehdy, jedná-li se o ohrožené druhy, protože hybridizace může způsobit jejich vyhynutí nebo početní pokles, jehož vinou bude druh vystaven vyššímu riziku dalších ohrožujících faktorů (Rhymer & Symblerloff, 1996).

Z hlediska ochrany přírody mezidruhov^á hybridizace představuje problém kvůli míchání genofondu u dvou odlišných druhů. Ochranařsky nejproblematictější je hybridizace za současného působení dalšího negativního faktoru (například pokud je druh vzácný), pak je riziko vyhynutí postiženého taxonu zvlášt' vysoké, avšak hybridizace může představovat riziko i u běžného druhu, který není ohrožený (Rhymer & Symbberloff, 1996).

5. Konkrétní ukázky ochranařsky problematických případů hybridizace u ptáků

Ačkoliv je hybridizace mezi ptačími druhy poměrně rozšířeným jevem (viz kapitola 2.), ochranařsky problematických případů se naštěstí zatím vyskytlo poměrně málo. Níže rozebírám ty, o nichž se mi podařilo nalézt informace v odborné literatuře.

5.1 Orel křiklavý (*Aquila pomarina*) a orel volavý (*Aquila clanga*)

Aquila clanga je v Evropě vzácnější a dvakrát méně početný než *Aquila pomarina* a proto může mezidruhov^á hybridizace představovat vážné ohrožení tohoto druhu nebo dokonce vést k jeho vyhynutí. Pokles početnosti *A. clanga* je zvlášt' dramatický, protože je celosvětově ohrožený a jeho počty se odhadují na méně než tisíc párů (Birdlife International, 2004). Významnou roli zde zřejmě hraje úbytek vhodných stanovišť (Hagemeijer & Blair, 1997 cit in Vali et al., 2010). Hybridní zóna mezi *A. clanga* a *A. pomarina* je velmi široká, uvádí se až 1700 km. Ve většině zkoumaných regionů hybridizace probíhala mezi samci *A. pomarina* a samicemi *A. clanga* (86% případů), pouze v několika málo regionech, kde byl *A. clanga* početnější, nebyl tento poměr zjištěn (Vali et al., 2010). Pro uvedenou asymetrii zatím neexistuje vysvětlení, autory uváděné příčiny, jako je selektivita samic *A. clanga* nebo obrácený pohlavní dimorfismus u orlů, nejsou příliš přesvědčivé, nevyvěrá z nich žádná adaptivní výhoda. Svoji roli může hrát zničení příznivého prostředí, kdy samci *A. clanga* zůstávají nespárovaní, protože nemohou najít vhodné prostředí pro obhajobu teritoria a samice tohoto druhu musí vzít za vděk teritorii, která nabízejí samci *A. pomarina*. Každopádně platí, že čím více ubývají *A. clanga*, tím větší je pravděpodobnost hybridizace mezi oběma druhy, protože podle Wirtze (1999) může být spouštěčem hybridizace vzácnost jednoho z křížících se druhů. Hybridizace tedy může představovat jakýsi mezistupeň pro vymizení *A. clanga*. Po vymizení *A. clanga* je území buď opuštěné, nebo obsazené *A. pomarina*. Značným problémem je plodnost hybridních jedinců (Price & Bouvier, 2002), kteří tak dále přispívají k oslabování genofondu čisté populace *A. clanga* (Vali et al., 2010).

5.2 Lesňáček zlatokřídlý (*Vermivora chrysoptera*) a lesňáček modrokřídlý (*Vermivora pinus*)

K hybridizaci došlo v původním areálu výskytu *Vermivora chrysoptera*. *V. chrysoptera* byl z tohoto důvodu označen jako nejvíce co do početnosti klesající taxon v Severní Americe (úbytek 15-18% za rok) (Sauer et al., 2005 cit in Vallender et al., 2007). Jako příčina této hybridizace se ukázalo opuštění zemědělských oblastí ve východní části Severní Ameriky. Z tohoto důvodu vznikla stanoviště s pokročilejšími sukcesními stádii a taxon *V. pinus* se začal šířit do oblastí, kde se nacházel *V. chrysoptera*. Vlivem těchto událostí se vytvořila zóna styku obou druhů a začalo docházet k hybridizaci (Gill, 1980 cit in Vallender et al., 2007). Počet jedinců *V. chrysoptera* se snižuje přímo úměrně tomu, jak roste počet jedinců *V. pinus*. Oba druhy vykazují velkou genetickou podobnost. Vyhlídky na záchranu geneticky čisté populace *V. chrysoptera* jsou špatné. Druhy jsou velice geneticky podobné a to pomáhá vysvětlit snadné křížení a vysokou fitness jejich hybridů. Snadné křížení mezi nimi je vysvětlováno také tím, že samci *V. pinus* bojují o kvalitnější území a agresivně vytlačují *V. chrysoptera* (Will, 1986 cit in Vallender et al., 2007). Při záchraně tohoto taxonu by se měla věnovat pozornost geneticky čistým populacím, které jsou co nejvíce izolované od populací *V. pinus* (Vallender et al., 2007).

5.3 Puštík karibský (*Strix occidentalis caurina*) a puštík proužkovaný (*Strix varia*)

Ke vzniku mezidruhového křížení dochází také u některých druhů sov i přes jejich velice účinné přirozené izolační mechanismy, kvůli kterým je u nich výskyt hybridizace nejnižší ze všech ptáků (Mikkola, 1983 cit in Yosef et al., 2011). Hybridizace se vyskytuje u *Strix occidentalis caurina* a *Strix varia*. *S. occidentalis caurina* se vyskytuje v Severní Americe, *S. varia* se postupně rozšiřoval z jižní části centrálního Mexika, přes východní Ameriku a východní Kanadu na jih od boreálních lesů do Washingtonu, Oregonu a severní Kalifornie (Kelly et al., 2003). *S. occidentalis caurina* velice rychle klesá vlivem úbytku pozdně sukcesních lesů v Severní Americe (Gutierrez et al., 1995 cit in Haig et al., 2004), následkem toho u obou druhů pravděpodobně dochází k překrývání areálů a vzniku mezidruhové hybridizace z důvodu invaze *S. varia* do oblastí s výskytem *S. occidentalis caurina*. Ukázalo se, že hybridní jedinci jsou v tomto případě plodní, což představuje z ochránářského hlediska problém, protože dochází ke zpětnému křížení a vzniku životaschopných hybridů. Situace se může zhoršovat. Z ochránářského hlediska je hybridizace u těchto druhů problematická, protože se zdá, že bude

v budoucnu pokračovat a bude ubývat *S. occidentalis caurina* (Haig et al., 2004). Při řešení hybridizace mezi puštíky je třeba nejprve obnovit původní biotop, pouze tak se odstraní původní příčina hybridizace a bude mít smysl pokračovat v dalších opatřeních (Genovart, 2009).

5.4 Křepelka polní (*Coturnix coturnix*) a křepelka japonská (*Coturnix japonica*)

Coturnix coturnix se nachází v Západní Palearktidě a *Coturnix japonica* pochází z východní části Palearktické oblasti (Japonsko, Mongolsko, východní Sibiř, severní Čína, Korea) (Del Hoyo et al., 1992 cit in Chazara et al., 2010). Obě křepelky přišly do kontaktu uměle v domácím chovu. Hybridní jedinci byli nalezeni ve volné přírodě ve Francii, Itálii a Španělsku. Došlo ke vzniku plodných hybridů, u kterých pravděpodobně dochází ke zpětnému křížení (Chazara et al., 2010). Byla zjištěna nízká úroveň introgrese, přesto by se tomuto případu měla věnovat zvýšená pozornost a přijmout vhodná opatření, protože by hybridizace mohla mít následky v podobě rozšíření hybridní sedentární populace místo migrujících *C. coturnix*. V současných podmínkách oteplujícího se klimatu může být totiž ztráta migračního chování konkurenční výhodou (Bearhop et al., 2005) a sedentární jedinci by tak mohli v populaci převládnout. Studium komplikuje vysoká míra disperze u stěhovavých *C. coturnix*, které během roku mění hnízdiště i o stovky kilometrů. Je tedy zapotřebí mezinárodní spolupráce při ochraně a genetická analýza pro posouzení míry introgrese (Chazara et al., 2010).

5.5 Kachna divoká (*Anas platyrhynchos*) a kachna černá (*Anas rubripes*)

Proces hybridizace je také dobře známý u *Anas rubripes* a *Anas platyrhynchos*, u kterých dochází k překryvu jejich areálů rozšíření. Tyto druhy byly původně alopatrické. U *A. platyrhynchos* došlo vlivem změny habitatu, zejména kácením lesů během 20. století, k jejímu rozšíření po Severní Americe, včetně území Apalačských hor, kde byla dříve vzácná (Johnsgard, 1959). *A. rubripes* žije ve východní části Severní Ameriky a z důvodu přesunutí *A. platyrhynchos* se oba druhy začaly setkávat a hybridizovat. U kachen dochází ke zpětnému křížení s rodičovskými druhy (Johnsgard, 1967). Ochranařské dopady jsou rozsáhlé, u druhů došlo k velkému stírání genetických rozdílů mezi populacemi. Hybridní jedinci bez ohledu na to, kde se nachází, jsou schopni migrace na území *A. rubripes* a to ochranu těchto druhů komplikuje (Nichols et al., 1987 cit in Mank et al., 2004). Bude-li hybridizace pokračovat, bude vlivem introgrese docházet ke snížení fitness a k dalšímu snižování genetické a fenotypové integrity *A. rubripes* (Mank et al., 2004).

5.6 Pisila černá (*Himantopus himantopus novaezelandiae*) a pisila bělohlavá (*Himantopus himantopus leucocephalus*)

Pisila *Himantopus himantopus leucocephalus* pochází z Austrálie. Úprava habitatu umožnila její rozšíření na Novém Zélandu, kde přišla do kontaktu s populacemi endemického poddruhu pisily *Himantopus himantopus novaezelandiae* a přitom došlo k hybridizaci mezi těmito poddruhy. Početnost *H. himantopus novaezelandiae* v roce 2010 byla pouhých 98 jedinců (Bird et al., 2009 cit in Brumfield, 2010), proto hrozí velké riziko vyhynutí poddruhu genetickou asimilací. Je známo, že u těchto poddruhů se hybridizace vyskytuje zhruba 50 let, což představuje zhruba 15 generací. Pokud mají hybridní jedinci sníženou fitness, tento efekt je silnější u heterogametického pohlaví (Haldane, 1922 cit in Brumfield 2010). Protože populace *H. himantopus novaezelandiae* jsou malé, z důvodu plodnosti hybridních jedinců, kteří se dále rozmnožují, dochází ke zpětnému křížení, rychlému snížení fitness zejména u samic a velkému genetickému promíchávání. V minulosti byla malá velikost populací u pisil příčinou jejich vysoké úmrtnosti. Úsilí při ochraně těchto druhů bylo věnováno hlavně reprodukčnímu úspěchu čistokrevných plemenných párů (Brumfield, 2010). V současné době (Stevens et al., 2010 cit in Brumfield, 2010) se prokázalo zvýšení počtu *H. himantopus novaezelandiae*, ale situace je stále kritická. Je zapotřebí rozsáhlejší výzkum hybridizace u těchto druhů.

5.7 Kachnice bělohlavá (*Oxyura leucocephala*) a kachnice kaštanová (*Oxyura jamaicensis*)

Ochranařsky problematická hybridizace je známá u kachnic *Oxyura leucocephala* a *Oxyura jamaicensis*. K ní došlo vlivem úniku amerických *O. jamaicensis* ze zajetí ve Velké Británii. Odtud se *O. jamaicensis* dostala do Středomoří, kde se začala křížit s původní kachnou *O. leucocephala*. *O. leucocephala* je vedena v červeném seznamu IUCN jako ohrožený druh. U *O. jamaicensis* zůstává početnost populace stejná nebo dochází k jejímu zvětšování (Brua, 2001 cit in Munoz-Fuentez et al., 2006). *O. jamaicensis* se stala se hlavní hrozbou pro ohroženou *O. leucocephala* z důvodu kompetice o potravu a hnízdní lokality (Green & Hughes, 2001 cit in Munoz-Fuentez et al., 2006). Kvůli ochraně *O. leucocephala* došlo k pokusu o vymýcení populací *O. jamaicensis* v Portugalsku, Velké Británii, Španělsku a ve Francii. Jak tvrdí (Munoz-Fuentez et al., 2006) přirozené zavlečení *O. jamaicensis* z Ameriky může být vyloučeno. Pro záchranu ohroženého taxonu *O. leucocephala* by mělo pokračovat odstraňování *O. jamaicensis* z Evropy (Hughes et al., 2004 cit in Munoz-Fuentez et al., 2006).

5.8 Orebice rudá (*Alectoris rufa*) a orebice čukar (*Alectoris chukar*)

Dalším ochranným problematickým případem je *Alectoris chukar* a *Alectoris rufa*. *A. rufa* se nachází v oblasti Středomoří (Španělsko, Portugalsko, Francie, severovýchodní Itálie, italské ostrovy Elba a Korsika), ale byly rozšířeny do Velké Británie na některé Atlantské ostrovy (Azory, Kanárské ostrovy, Madeira), již méně se vyskytují v USA, na Novém Zélandu a ve střední Evropě. *A. chukar* jsou dováženy z Turecka do Číny, jsou známy také populace v Kanadě, USA, na Havaji, Novém Zélandu a v Austrálii (Del Hoyo et al., 2004 cit in Casas et al., 2011). V druhé polovině minulého století došlo k poklesu *A. rufa* ve velké části areálu výskytu v důsledku změny původních stanovišť a nadměrného lovu, které vedly k zániku v některých částech Alp, Apeninském poloostrově a v Řecku. *A. chukar* začal ve velkém měřítku unikat ze zajetí a klesající počet *A. rufa* při setkání s *A. chukar* způsobil hybridní introgresi na Iberském poloostrově, ve Francii a v některých částech Itálie a Řecka. Terénní pozorování ukázala, že hybridy jsou plodné a proto dochází ke zpětnému křížení (Bernard-Laurent, 1990 cit in Casas et al., 2011). Zjištěná hybridizace může být problematická, zejména proto, že jsou si rodičovské druhy morfologicky podobné. Při ochraně by měly být použity analýzy na zmapování čistých přírodních populací a měly by se využít na ochranu geneticky čistých druhů ve volné přírodě. Na farmách by se provádět přísné kontroly, genetické analýzy a monitoring, který by zajišťoval zachování čistých populací v Evropě (Casas et al., 2011).

5.9 Ohrožení rarioha velkého (*Falco cherrug*)

U sokolů dochází vlivem mezidruhové hybridizace k riziku vzniku genetické introgrese, které není zanedbatelné. Sokolníci je mezi sebou uměle kříží a v případě, že dojde k uniknutí těchto jedinců do přírody, se dále kříží. Hybridní sokoli vznikají zejména zkřížením *Falco peregrinus* (sokol stěhovavý) se čtyřmi druhy sokolů hlavně *Falco rusticolus* (raroň lovecký), *Falco cherrug* (raroň velký), ale také *Falco biarmicus* (raroň jižní) a *Falco jugger* (raroň lagar) nebo také s ostatními sokoly jako například s *Falco pelegrinoides* (sokol šahin), *Falco columbarius* (dřemlík tundrový), *Falco tinnunculus* (poštolka obecná), americkým *Falco mexicanus* (raroň preriový) a novozélandským *Falco novaeselandiae* (ostříž novozélandský). Vzniklé kříženci pak ohrožují celosvětově ohroženého *F. cherrug* dalším křížením. Podle průzkumu ORNIS (Kenward & Larson, 2006 cit in Birdlife International, 2008) v Německu, Švédsku, Rakousku a na Slovensku, byly v těchto zemích zaznamenány problémy s mezidruhovou hybridizací. Stejně problémy jsou pravděpodobné i ve Velké Británii, Maďarsku a také v Norsku. V Německu, Maďarsku, Slovensku, Švédsku, Slovinsku a Nizozemí bylo rozhodnuto o zákazu

používání hybridních jedinců pro sokolnictví (Kenward & Larson, 2006 cit in Birdlife International, 2008). K rozšíření hybridních jedinců většinou dochází tak, že utečou do volné přírody ze zajetí. Pro záchranu ohroženého *F. cherrug* byla zavedena opatření jako například posouzení míry introgrese, přijetí vhodných postupů, které by zabránily zavlečení nepůvodních druhů dravců včetně kříženců a větší monitoring v přírodě (Birdlife International, 2008).

5.10 Kakariki žlutočelý (*Cyanoramphus auriceps forbesi*) a kakariki rudočelý (*Cyanoramphus novaezelandinae chathamensis*)

Cyanoramphus auriceps forbesi je vysoce ohrožený papoušek žijící na ostrově Mangrere na Novém Zélandu. *Cyanoramphus novaezelandinae chathamensis* je blízce příbuzný druh, který je podle IUCN klasifikován jako zranitelný. Tyto druhy jsou si velice podobné a dochází u nich ve velkém měřítku k hybridizaci. Přestože existuje několik hypotéz, které vysvětlují usnadnění hybridizace mezi těmito druhy, nejdůležitější je zřejmě člověkem ovlivněná modifikace stanoviště části Auklandských ostrovů, zejména pak odlesnění části Mangrere, kde se vyskytuje *C. auriceps forbesi* a použití těchto odlesněných oblastí pro hospodářské účely (Taylor, 1975 cit in Chan et al., 2006). Hybridizaci mezi těmito druhy pravděpodobně zjednodušuje také početní nerovnováha a z toho vyplývající omezený výběr partnera u *C. auriceps forbesi*, kterých je méně. Mezidruhové křížení těchto papoušků může významně narušit genetickou integritu obou druhů, hlavně ohroženého *C. auriceps forbesi*. Hrozí vymizení původních čistých populací papoušků z Nového Zélandu (Chan et al., 2006).

5.11 Shrnutí

Je zjevné, že ve většině případů jde o problémy vzniklé umělým přesídlením, dříve geograficky izolovaných druhů, které se dostaly do kontaktu, a ukázalo se, že jejich genetické oddělení je nedostatečné. V menšině případů je problém dán přeměnou biotopu jednoho z druhů, vedoucí k jeho vzácnosti, kdy hybridizace, která probíhala již dříve, ale díky hojnosti čistých jedinců nebyla závadná, se nyní stává ohrožující. Výjimečný případ jsou sokoli, kde uměle vzniklí hybridní unikají ze zajetí a způsobují v přírodě problémy. Z výše uvedených studií vyplývá, že ještě žádný druh kvůli hybridizaci nevyhynul, ale u některých (lesňáčků a pisil) by k vyhynutí mohlo dojít.

6. Možnosti řešení

Jak tvrdí Genovart (2009), při posuzování hybridizace je nejdůležitější identifikace hybridů a zhodnocení rozsahu tohoto jevu. U každého případu je třeba postupovat individuálně, protože neexistuje univerzální řešení pro všechny případy hybridizace a ochranná řešení by měla být flexibilní. Při řešení by se měla odstranit původní příčina problému, pokud byla odhalena. Teprve poté je možné oddělit nebo přemístit hybridní jedince, protože je třeba zamezit dalšímu křížení. Důležitým cílem pro řešení je získat co nejvíce informací, protože čím více poznatků bude získáno, tím detailněji bude problematika prozkoumána a bude možno lépe odhadnout, jak budou strategie pro záchranu druhů účinné a také jaké by mohly být u konkrétních případů důsledky. Pokud je hybridizace rozsáhlá, je řešení složité (Genovart, 2009). Je třeba zjistit jaký podíl „příměsí“ hybridních genů je v populaci. Je však těžké stanovit kdy lze populaci považovat ještě za „čistou“ a kdy už ne, zejména z důvodu nedostatku diagnostických markerů. Jak tvrdí Allendorf et al., (2001), všeobecně je za hranici se udáváno 5%, ale u jednotlivých druhů se může tato hranice lišit, a proto je nejlepší u každého případu vyzkoumat, zda daná míra hybridizace skutečně představuje hrozbu pro konkrétní hybridizující druhy. I pokud se taková hrozba neodhalí, je přesto třeba zvýšená pozornost a pozorování hybridních zón, aby se předešlo možným následkům. Dalším možným řešením, je použít jedince z čisté populace pro založení nových populací nebo pro chov v zajetí v případech, ve kterých je to možné. Hybridní taxony vznikající antropogenní hybridizací by měly být chráněny pouze ve výjimečných případech (Allendorf et al., 2001).

Závěr

Přirozená hybridizace hraje důležitou roli při formování mnoha druhů rostlin a některých druhů živočichů. Hybridizace způsobená antropogenním narušením může naopak negativně působit na ohrožené taxony a přispívat k jejich zániku. Antropogenní hybridizaci u ptáků by se mělo ve většině vzniklých případů zamezit, protože vede spíše k zániku druhů než k tvoření nových. K hybridizaci může docházet z mnoha důvodů, zejména při špatné volbě samice, nedostatku času při výběru vhodného partnera, upřednostnění samců s výraznějšími znaky, kopírováním samic navzájem nebo ovlivňováním životního prostředí člověkem, které může vést k celé řadě následků. Z tohoto důvodu je třeba přijmout opatření, která nejsou vždy jednoduchá a jednoznačná. Studium této problematiky je obtížné, protože pro seriózní důkazy je třeba dlouhodobé pozorování hybridních zón a molekulární data, která poskytnou přesvědčivé důkazy pro monitoring hybridních zón. Některé hybridní zóny mohou mít rozlohu stovky až tisíce kilometrů a některé jedince je složité detekovat například kvůli nevýraznému zbarvení. Na druhou stranu se v posledních desetiletích zlepšily metody pro výzkum hybridizace, zejména molekulární studie. Přesto neexistuje jednoduchý a univerzální návod k řešení. Ve své bakalářské práci jsem prostudovala deset ochránářsky problematických případů hybridizace u ptáků, přičemž u některých z nich je jeden z hybridizujících taxonů již na pokraji vyhynutí, ale zatím u žádného taxonu k vyhynutí nedošlo. Ke křížení dochází nejčastěji vlivem přemístění druhu mimo areál, ale nezdědka i změnou prostředí umožňující šíření jednoho z druhů a/ nebo omezující populaci druhého druhu. Problém je často z ochránářského hlediska podceňován, přitom existují důkazy, že se situace bude zhoršovat.

Seznam citované literatury

- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P., Wenburg, J. K.** (2001). The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in ecology and evolution*, 16 (11), 613-622.
- Ankney, C. D., Bailey, R. B., Dennis, D. G.** (1987). Increasing mallards and decreasing black ducks: coincidence or cause and effect? *Journal of Wildlife Management*, 51 (3), 523-529.
- Arnold, M. L.** (1997). Natural hybridization and evolution. Oxford University Press: Oxford.
- Arnold, M. L.** (2004). Natural hybridization and the evolution of domesticated, pest and disease organisms. *Molecular ecology*, 13, 997-1007.
- Baker, M. C.** (1996). Female buntings from hybridizing populations prefer conspecific males. *The Wilson Bulletin*, 13, 997-1007.
- Baker, M. C., & Boylan, T.** (1999). Singing behavior, mating association and reproductive success in a population of hybridizing lazuli and indigo buntings. *Condor*, 101, 493-504.
- Bearhop, S., Fiedler, W., Furness, R. W., Votier, S. C., Waldron, S., Newton, J., Bowen, G. J., Berthold, P., Farnsworth, K.** (2005). Assortative Mating as a Mechanism for Rapid Evolution of a Migratory Divide. *Science*, 310, 502-504.
- Becker, J.** (1995). Sympatrisches Vorkommen und Hybridisierung von Sprosser *Luscinia luscinia* und Nachtigall *Luscinia megarhynchos* bei Frankfurt (Oder), Brandenburg. *Vogelwelt*, 116, 109-118.
- Bernard-Laurent, A.** (1990). Biologie de reproduction d'une population de Perdrix rochassière *Alectoris graeca saxatilis*. *Alectoris rufa rufa* dans les Alpes méridionales. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 45, 321-344.
- Bird, J., Butchart, S., Symes, A.** (2009). *Himantopus novaezelandiae* In: IUCN Red List of Threatened Species.
- Birdlife International.** (2004). Birds in european union: a status assesment.
- Birdlife International.** (2008). Birds in european union: a status assesment., (50 pp.).
- Brua, R. B.** (2001). Ruddy Duck (*Oxyura jamaicensis*). In: Birds of North America. No. 696 (eds Poole, A., Gill, A.). Philadelphia: The Birds of North America.
- Brumfield, R. T.** (2010). Speciation genetics of biological invasions with hybridization. *Molecular ecology*, 19, 5079-5083.
- Casas, F., Mougeot, F., Sánchez- Barbudo, I., Dávila, J. A., Vinuela, J.** (2011). Fitness consequences of antropogenetic hybridization in wild red-legged patrige (*Alectoris rufa*, Phasianidae) populations. *Biological invasions*, 14, 295-305.
- Coyne, J. A., & Orr, H. A.** (2004). *Speciation*. Massachusetts: Sinauer, Sunderland.
- Del Hoyo, J., Elliot, A., Sargatal, J.** (2004). *Handbook of the Birds of the World vol. 2*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J.** (1992). *Handbook of the Birds of the World vol. 2: New World Vultures to Guinea Fowl*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Descimon, H., & Mallet, J.** (2010). *Bad species*. Cambridge University Press.
- Flegr, J.** (2007). *Úvod do evoluční biologie*. Praha: Nakladatelství Academia.
- Genovart, M.** (2009). Natural hybridization and conservation. *Biodiversity Conservation*, 18, 1435-1439.
- Gill, F. B.** (1980). Historical aspects of hybridization between blue-winged and golden-winged warblers. *Auk*, 97, 1-18.
- Gowaty, P. A.** (1997). Principles of females perspectives in avian behavioral ecology. *Journal of Avian Biology*, 28, 95-102.
- Grant, P. R., & Grant, R. B.** (1992). Hybridization of bird species. *Science*, 256, 193-197.
- Green, A. J., & Hughes, B.** (2001). *Oxyura leucocephala*. White headed duck. BMP Update. 3, 79-90.

- Gutierrez, R. J., Franklin, A., LaHaye, W. S.** (1995). The birds in North America. No. 179. Philadelphia, and The American Ornithologists Union, Washington, D. C. The Academy of Natural Sciences.
- Hagemeijer, E., & Blair, M. J.** (1997). *The EBCC atlas of European breeding birds*. London: Poyser.
- Haig, S. M., Mullins, T. D., Forsman, E. D., Trail, P. W., Wennerberg, A. L.** (2004). Genetic identification of Spotted Owls, Barred Owls, and Their Hybrids: Legal implications of Hybrid Identity. *Conservation biology*, 18, 1347-1357.
- Haldane, J. B. S.** (1922) Sex ratio and unisexual sterility in animal hybrids. *Journal of genetics*. 12, 101-109.
- Helbig, A. J., Seibold, I., Kocum, A., Liebers, D., Irwin, J., Bergmanis, U., Meyburg, B. U., Scheller, W., Stubbe, M., Bensch, S.** (2005). Genetic differentiation and hybridization between greater and lesser spotted eagles (Accipitiformes: *Aquila clanga*, *A. pomarina*). *Journal Ornithology*, 146, 226-234.
- Hermansen, J. S., Saether, S. A., Elgvin, T. O., Borge, T., Hjelle, E., Saetre, G. P.** (2011). Hybrid speciation in sparrows I: phenotypic intermediacy, genetic admixture and barriers to gene flow. *Molecular ecology*, 20, 3812:3822.
- Hubbs, C. L.** (1955). Hybridization between fish species in nature. *Systematic zoology*, 4, 1-20.
- Hughes, B., Robinson, J. A., Green, A. J., Li, Z. W., Mundkur, T.** (2004). International Single Species Action Plan for the White headed Duck *Oxyura leucocephala*. Slimbridge, U. K.: The Wildfowl and Wetlands Trust.
- Chan, C., Ballantyne, K. N., Aikman, H., Fastier, D., Daugherty, C. H., Chambers, G. K.** (2006). Genetic analysis of interspecific hybridization in the world's only Forbes' parakeet (*Cyanoramphus forbesi*) natural population. *Conservation genetics*, 7, 493-506.
- Chazara, O., Miniville, F., Roux, F., Bedhom, B., Feve, K., Coville, J. L., Kayang, B. B., Lumineau, S., Vignal, A., Boutin, J. M.** (2010). Evidence for introgressive hybridization of wild common quail (*Coturnix coturnix*) by domesticated Japanese quail (*Coturnix japonica*) in France. *Conservation genetics*, 11, 1051-1062.
- Jiggins, C. D., & Mallet, J.** (2000). Bimodal hybrid zones and speciation. *Tree*, 6, 250-255.
- Johnsgard, P. A.** (1959). Evolutionary Relationships among the North American Mallards (PhD thesis). Ithaca, New York: Cornell University.
- Johnsgard, P. A.** (1967). Sympatry changes and hybridization incidence in mallards and black ducks. *American Midland Naturalist*, 77, 51-63.
- Kelly, E. G., Forsman, E. D., Anthony, R. G.** (2003). A survey of falconry in European union in the context of the wild bird directive. ORNIS comitee.
- Kenward, R., & Larson, T.** (2006). A survey of falconry in the European union in the context of the wild bird directive. ORNIS comitee.
- Ligon, J. D.** (1999). *The Evolution of Avian Breeding Systems*. Oxford: Oxford University Press.
- Mallet, J.** (2008). Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *The Royal society*, 363, 2971-2986.
- Mallet, J.** (2007). Hybrid speciation. *Nature*, 279-283.
- Mallet, J.** (2005). Hybridization as a invasion of the genome. *Trends in ecology and evolution*, 5, 229-237.
- Mank, J. E., Carlson, J. E., Brittingham, M. C.** (2004). A century of hybridization: Decreasing genetic distance between American black ducks and Mallards. *Conservation genetics*, 5, 395-403.
- Mayr, E.** (1992). A local flora and the biological species concept. *American journal of botany*, 79 (2), 222-238.
- Meise, W.** (1975). Natürliche Bastardpopulationen und Speziationprobleme bei Vögeln. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 18-19, 187-254.
- Mikkola, H.** (1983). *Owls in Europe*. T. and A. D. Poyser, U. K.

- Munoz-Fuentez, V. M., Green, A. J., Sorenson, M. D., Negro, J. J., Vilá, C.** (2006). The ruddy duck *Oxyura jamaicensis* in Europe: natural colonization or human introduction? *Molecular ecology*, 15, 1441-1453.
- Nichols, J. D., Obrecht, H. H., Hines, J. E.** (1987). Survival and band recovery rates of sympatric American black ducks and mallards. *J. Wildlife manage*, 51, 700-710.
- Price, T. D., & Bouvier, M. M.** (2002). The evolution of F-1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution*, 56, 2083-2089.
- Randler, C.** (2002). Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Animal Behaviour*, 63, 103-119.
- Rhymer, J. M., & Symberloff, D.** (1996). Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review Ecology*, 27, 83-109.
- Risch, M., & Andersen, L.** (1998). Selektive Partnerwahl der Aaskrahe (*Corvus corone*) in der Hybridisierungszone von Rabenkrahe (*C. c. corone*) und Nebelkrahe (*C. c. cornix*). *Journal fur Ornitologie*, 139, 173-177.
- Sauer, J. R., Hines, J. E., Fallon, J.** (2005). The North American Breeding Bird Survey, Results and Analysis 1966-2003.
- Schwenk, K., Brede, N., Streit, B.** (2008). Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical transactions of the royal society*, 363, 2805-2811.
- Steevens, T. E., Malloney, R. F., Hale, M. L., Tylianakis, J. M., Gemmell, N. J.** (2010). Genetic analyses reveal hybridization but no hybrid swarm in one of the world's rarest birds. *Molecular Ecology*, 19, 5090-5100.
- Taylor, R. H.** (1975). Some ideas on speciation in New Zealand Parakeets. *Notornis*, 22, 110-121.
- Vali, U., Dombrowski, V., Treinys, R., Bergmanis, U., Daróczy, S. J., Dravecky, M., Ivanovski, V., Lontkowski, J., Maciorowski, G., Meyburg, B. U., Mizera T., Zeitz, R., Elegreen, H.** (2010). Widespread hybridization between the Greater Spotted Eagle *Aquila clanga* and the Lesser Spotted Eagle *Aquila pomarina* (Aves: Accipitriformes) in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 725-736.
- Vallender, R., Robertson, R. J., Friesen, V. L., Lovette, I. J.** (2007). Complex hybridization between golden winged and blue winged warblers (*Vermivora chrysoptera* and *Vermivora pinus*) revealed by AFLP, microsatellite, intron and mtDNA markers. *Molecular ecology*, 16, 2017-2029.
- Will, T. C.** (1986). The behavioral ecology of species replacement: blue-winged and golden-winged warblers in Michigan (PhD) Dissertation. Michigan: University of Michigan.
- Wilson, E. O.** (1992). *The diversity of life*. Cambridge, Massachusetts. Harvard University Press.
- Wirtz, P.** (1999). Mother species- father species: Unidirectional hybridization in animals with female choice. *Animal Behaviour*, 58, 1-12.
- Wolf, D. E., Takebayashi, N., Reiseberg, L. H.** (2001). Predicting the Risk of Extinction through Hybridization. *Conservation biology*, 15, 1039-1053.
- Yosef, R., Pande, S. A., Pawashe, A. P., Kasambe, R.** (2011). Discovery of possible hybrid of the Critically Endangered Forest Owlet *Athene blewitti* and Spotted Owlet *Athene brama* (Aves: Strigiformes) from northern Maharashtra, India. *Journal of Threatened Taxa*, 3 (4), 1727-1730.