

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Rozšíření a početnost vrány černé a šedé

ve střední Evropě

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: prof. Mgr. Miroslav Šálek, Dr.

Bakalant: Klára Březíková

2012

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod vedením prof. Mgr. Miroslava Šálka, Dr. a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze, dne 30.4.2012

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému konzultantovi prof. Mgr. Miroslavu Šálkovi, za pomoc a čas, který mi věnoval při řešení zadané problematiky, a za jeho důležité připomínky. Poděkování dále patří Martinovi Tafatovi, za pomoc s korekturou textu a s cizojazyčnými překlady.

Abstrakt

V celé Evropě se hojně vyskytuje vrána obecná a to ve dvou poddruzích. Vrána černá obývá západní, jihozápadní a část střední Evropy, zatímco vrána šedá je rozšířena ve střední Evropě a dále směrem na východ. Na rozhraní výskytu se druhy potkávají a jejich pářením vzniká hybridní potomstvo. Těmto oblastem se říká hybridní zóny a staly se předmětem mnoha studií.

Tato práce se snaží podat přehled dosavadních poznatků o rozšíření vrány obecné a jejich kříženců. Po obecném úvodu, který objasňuje mechanismy stojící za vznikem druhů a bližším seznámením s hybridní zónou, navazuje popis vrány obecné a jejího výskytu a početnosti na území Evropy. Dále se práce zabývá srovnáním hybridních zón vran s hybridními zónami jiných známých druhů. Obsahem zbývající části práce je srovnání dosud publikovaných studií a navržení postupů možných pro lepší zmapování pohybu a chování vran v hybridních zónách a přilehlém okolí.

Klíčová slova: vrána obecná, hybridní zóna, rozšíření, preference prostředí, sexuální vtisk

Abstract

Crow abundantly appears in two different subspecies all over the Europe. Carrion crow inhabits western, south-western and part of Central Europe whereas hooded crow is widespread in Central Europe and toward the East. Both species meet each other at the borderline between two above mentioned areas and their mating give rise to the hybrid progeny. These areas are called hybrid zones and became the subject of many studies.

This thesis tries to give overview of current knowledge about distribution of carrion crow and her crossbreed. After general preface, which clarify mechanism causing genesis of species and by closer acquaintance of hybrid zone, general description, its occurrence and abundance of the carrion crow in Europe follows. The thesis deals with a comparison of crows' hybrid zones with hybrid zones of other known species. Remaining part of the thesis is devoted to the comparison of up to now published studies and to propose possible procedures for better mapping of the movement and behaviour of crows in hybrid zones and the surrounding area.

Key words: crow, hybrid zones, preference of environment, sexual imprinting

Obsah

1. Úvod	7
2. Speciace	8
2.1 Rozdělení speciací	9
3. Reprodukčně izolační mechanismy	10
3.1 Nekompatabilita na úrovni genů	12
3.2 Nekompatabilita na úrovni chromozomů	12
4. Hybridní zóna	13
5. Vrána obecná	15
5.1 Popis	15
5.1.1 Vrána obecná černá	16
5.1.2 Vrána obecná šedá	17
5.1.3 Kříženci	17
5.2 Areál	18
5.3 Početnost	21
5.3.1 Početnost v České republice	21
5.3.2 Početnost v Evropě	23
5.4 Migrace	23
6. Hybridizace druhů	26
6.1 Vrána obecná	29
6.1.1 Vyhodnocení rozšíření variant párů	30
7. Mechanizmy nenáhodného upřednostňování	33
7.1 Preference prostředí	33
7.2 Vliv imprintingu	37
8. Závěr	39
9. Literatura	41

1. Úvod

Charakteristickým rysem života na Zemi je biodiverzita. Zahrnuje variabilitu všech žijících organismů, jejich různorodost v rámci druhů i mezi druhy, i diverzitu ekosystémů (Flegr, 2007). Pravděpodobně nejrozšířenější koncepcí druhu je definice Ernesta Mayra (Mayr, 2009). Tato koncepce definuje druh jako skupinu aktuálně nebo potenciálně se křížících populací, které jsou reprodukčně izolovány od ostatních podobných skupin. Z toho vyplývá, že pokud jsou jedinci schopni se plodně rozmnožovat, je potřeba je považovat za příslušníky stejného druhu, bez ohledu na jejich možnou fenotypovou odlišnost. Tato definice je ale velmi striktní, obvykle se připouští, že i u jedinců dvou různých druhů může docházet ke křížení.

Mezidruhovú hybridizace se v průběhu posledních let dostává stále více do popředí zájmu mnoha evolučních biologů. Skutečnost, že mezi dvěma populacemi může docházet k vzájemnému toku genů, a i přesto si každá z populací uchovává svou genetickou identitu, je z pohledu evolučních biologů velmi zajímavá, i když z hlediska striktního pojetí biologického druhu poněkud nepatřičná (Frynta, Macholán, 1997). Během posledních let se objevuje řada zajímavých studií na toto téma.

Evoluční biologie zajímá hlavně podstatu bariéry mezi dvěma reprodukčně izolovanými populacemi. Lze si představit celou řadu mechanismů, od rozdílného upřednostnění partnerů stejného druhu, přes vliv imprintingu od rodičů až po prostorové oddělení (Macholán, Muclinger, 2007).

Tato práce se zabývá hybridní zónou mezi vránou černou, vránou šedou a jejich kříženci na území střední Evropy. Zůstává otázkou, jak je možné, že se druhy kříží pouze na styku jejich areálů. Vystávají i další otázky, třeba proč se postupem času hybridní zóna nerozšíří až po celé území obou areálů. Hypotézou je, že kříženci a další potomci kříženců bývají částečně znevýhodněni, mají nižší reprodukční zdatnost, bývají méně životaschopní, jsou více parazitováni a neobstojí tak v konkurenci s původními druhy (Storch, 1995).

Tato bakalářská práce na téma šíření a početnost vrány černé a vrány šedé na území střední Evropy vznikla na základě shrnutí poznatků z dostupné literatury na dané téma.

Cíle práce

- 1) Shromáždění literatury o rozšíření vrány obecné černé, vrány obecné šedé a kříženců na území střední Evropy a popsání jejich výskytu a četnosti
- 2) Charakteristika fenoménu hybridních zón, s využitím literatury o myších a obojživelnících
- 3) Vyhodnocení rozšíření variant čistých a hybridních párů
- 4) Zasazení zjištěných údajů do kontextů úvah o hybridní zóně tohoto pěvce ve střední Evropě

2. Speciace

Speciace je evoluční proces vzniku nových biologických druhů. Z hlediska biologického pojetí druhu je speciace proces, zahrnující štěpení linií a výsledkem je vznik dvou (či obecně několika) nových druhů z původního druhu jediného (Flegr, 2007). Druhem se v klasické taxonomii rozumí skupina jedinců, kteří se sobě navzájem podobají. Z pohledu evoluční biologie je druh skupina populací s jedinečným evolučním původem, se souborem specifických strukturálních, fyziologických, rozmnožovacích a genetických vlastností a s unikátním souborem nároků a tolerancí na biotické a abiotické prostředí (Štys, 1992). Je to kategorie vnímaná jako stálá v ekologickém čase, ale vyvíjející se v evolučním čase. To znamená, že v krátkodobém časovém horizontu je takřka nepostřehnutelná.

Proces, při kterém se jeden druh postupně anageneticky mění v druh jiný, je označován jako fyletická speciace. Touto speciací se však biodiverzita v přírodě v daný okamžik nemění, neboť jeden druh se pouze přemění v druh jiný. Tyto nově vzniklé druhy se označují jako chronospecies. Naproti tomu je štěpná speciace, kdy se kdy se kladogeneticky mateřský druh rozpadne na více druhů dceřiných a ty se dále anageneticky vyvíjí samostatně (Flegr, 2007).

Jeden z tvůrců nové neodarwinistické evoluční syntézy – Ernst Mayr, prosazoval myšlenku, že nejdůležitějším faktorem, ovlivňujícím vznik nových druhů, je geografická izolace (Mayr, 2009; Storch, 2000).

2.1 Rozdělení speciací

Speciacci můžeme rozlišit na alopatickou a sympatickou. Speciacci alopatickou vznikají nové druhy v odlišných oblastech, zatímco sympaticky vznikají druhy bez předchozí geografické izolace (Flegr, 2007).

Alopatická speciace popisuje situaci, kdy je původně souvislý areál druhu rozdělen geografickou bariérou. Jestliže geograficky izolovaná populace, která se odstěpila od populace původního druhu, zůstane reprodukčně izolována po dostatečně dlouhou dobu, mohou se v jejich genofondu nahromadit postupně genetické změny, které povedou až k fenotypovému a následně i k ekologickému rozrůznění obou populací. Jestliže se populace dostanou do kontaktu dříve, než se dostatečně diferencovaly, mohou druhy znovu splynout (Flegr, 2007), nebo se právě v místě setkání areálů obou populací vytvoří hybridní zóna.

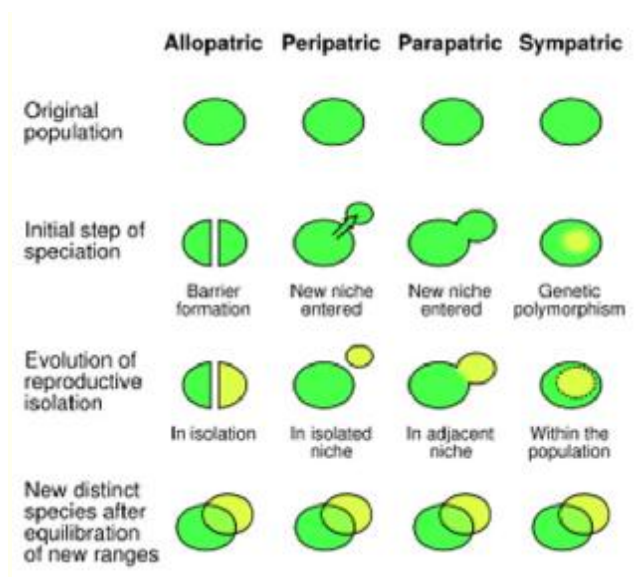
Peripatická speciace je zrychlená alopatická speciace. Může se prosadit v případech, kdy velikost hlavního areálu kolísá a vznikají reliktní izoláty. Dochází k rozštěpení původního areálu na více malých, izolovaných populací, které se velmi rychle mění. Tyto izoláty vznikají ve variabilních podmínkách okolo hranic areálu původního druhu (Štys, 1992). Zakladatelská populace bývá od hlavní populace oddělena geografickou bariérou, vyvíjí se zcela nezávisle a působí na ní vyšší selekční tlak nového biotického a abiotického prostředí (Mayr, 2009). Příkladem může být vznik několika set druhů octomilek (*Drosophila*) na Havajském souostroví, které patrně vznikly jen z několika původních druhů (Flegr, 2007).

Parapatická speciace je typická pro druhy s velkým areálem rozšíření a tudíž s výrazně rozdílnými životními podmínkami. Dochází k ní tehdy, jestliže se na okraji areálu u jedné z populací vytvoří odlišnost, která se v dané populaci zafixuje. Po vzniku reprodukčně izolačních mechanismů dojde následně k odstěpení od původního druhu (Štys, 1992).

Další formou speciace je sympatická, kdy se nový druh formuje na stejném území, který obývá druh mateřský, tedy bez působení geografické bariéry (Flegr, 2007). V evoluci je známá například parazitů a parazitoidů.

Obr. 1: Graficky znázorněné jednotlivé typy speciací

(<http://en.wikipedia.org/wiki/Speciation>)



3. Reprodukčně izolační mechanismy

Reprodukčně izolační mechanismy zabraňují mezidruhovému křížení a umožňují tak zachovat jedinečnost a samostatnost jednotlivých druhů a jedinečnost jejich genofondu (Štys, 1992).

R. i. m. se rozdělují na vnější a vnitřní. Vnější bariéry se vyskytují v prostředí nezávisle na biologických vlastnostech organismů. Zahrnují rozdílné ekologické nároky druhů či odlišné chování příbuzných druhů. Tyto bariéry jsou závislé na prostředí a při změně podmínek mohou zmizet. Vnitřní bariéry vznikají či zanikají v důsledku genetických procesů. Projevují se sníženou reprodukční schopností hybridů nebo jejich neživotaschopností. Tyto bariéry jsou trvalé a nejsou závislé na vnějších podmínkách. Oddělení druhů může být následkem jednoho nebo více reprodukčně izolačních mechanismů (Flegr, 2007).

Vnitřní reprodukčně izolační mechanismy můžeme rozdělit na prezygotické a postzygotické. Prezygotické bariéry zahrnují jakýkoli ekologický, etologický, fyziologický či biochemický faktor. Následkem je upřednostnění páření mezi jedinci stejného druhu. Postzygotická bariéra je jakýkoli faktor, jenž snižuje

pravděpodobnost vývoje zygot v dospělého, produkce schopného jedince (Flegr, 2007).

Vznik reprodukčních bariér je možné studovat pomocí umělého křížení různých druhů, kdy jsou příslušníci populací zkříženi za jasně definovaných podmínek v laboratoři. V ideálním případě se podaří dospět až ke konkrétním genům, které mají na svědomí sterilitu nebo vývojové vady hybridů. Tyto geny jsou pak označovány jako „speciační“ a zatím se je podařilo identifikovat jen u velmi omezeného počtu organismů (Macholán, Muclinger, 2007). Poprvé byl genom identifikován u několika bakterií (eubakterie a archebakterie), včetně druhu *Escherichia coli*, kvasinek (*Saccharomyces cerevisiae*), rostliny huseníčku (*Arabidopsis thaliana*) a některých živočichů, například u hlístice (*Caenorhabditis elegans*) a mušky octomilky (*Drosophila melanogaster*) (Mayr, 2009).

Pravděpodobně nejznámější speciační gen byl objeven u octomilky (*Drosophila*). K laboratorním výzkumům se ideálně hodí, zejména pro nenáročnost chovu, vysoké množství potomků, krátkou regenerační dobu a především pro malý počet chromozomů a malý genom (asi 1/20 typického savčího genomu). Právě u těchto mušek byl objeven první a nejznámější gen Odysseus – sitehomeobox. Jakmile se zmíněný gen octne v cizím genomu, působí vážné problémy. Proto samci octomilek druhu *D. simulans*, kterým vědci pomocí křížení zabudovali do genomu variantu *Ods*, typickou pro příbuzný druh *D. mauriliana*, byli zcela sterilní (Macholán, Muclinger, 2007).

Oproti laboratorním pokusům mají hybridní zóny několik výhod. Kromě menší technické náročnosti a nižších finančních nákladů to je například skutečnost, že v přírodě probíhá hybridizace po mnoho generací a navíc vzešlé potomstvo z tohoto křížení podléhá přísnému přírodnímu výběru (Macholán, Muclinger, 2007).

Jestliže reprodukčně izolační mechanismy nejsou úplné, mezi druhy může docházet ke genovému toku.

3.1 Nekompatibilita na úrovni genů

Genová nekompatibilita vzniká v případech, nemohou-li správně spolupracovat produkty některých genů jednoho druhu s produkty genů jiného druhu. U potomků se pak objevují nefunkční molekulární komplexy a tím nefunkční orgány (Flegr, 2007).

Genovou nekompatibilitu dobře popisuje Dobzhanského-Mullerův model, podle nějž postzygotická reprodukční bariéra vzniká novými nekompatibilními alelami u původně stejného druhu vlivem prostorové izolace. Tyto interakce se projevují snížením biologické zdatnosti hybridů nebo snížením životaschopnosti potomstva vzniklého hybridizací (Flegr, 2007).

Haldaneovo pravidlo říká, že v hybridním potomstvu jsou snížením fertility nebo životaschopnosti více postiženi zástupci heterogametického pohlaví (Haldane, 1922). Častější sterilita hybridních samců u druhů se samci heterogametickými může být způsobena tím, že tvorba vajíček je odolnější vůči poruchám než tvorba spermií. To znamená, že u savců jsou více postižováni samci s pohlavními chromozomy XY než samice s chromozomy XX. Rozdíl je u ptáků, kde jsou samci homogametičtí, tam jsou naopak více postiženy samice s nepárovými pohlavními chromozomy ZW než samci s párovými chromozomy ZZ (Flegr, 2007).

3.2 Nekompatibilita na úrovni chromozomů

Nekompatibilita na úrovni chromozomů představuje významnou postzygotickou bariéru. Vzniká v důsledku změn v morfologii chromozomů, které se u všech zúčastněných druhů rychle fixovaly evoluční tahy po odštěpení od společného předka. Při chromozomové speciaci dochází vlivem mutací k vytvoření karyotypu, který bývá nekompatibilní s původním karyotypem. Na druhou stranu je potřeba připomenout, že jakmile je alespoň určitá část hybridního potomstva plodná, bude v jejím genomu docházet k rekombinacím. Prostřednictvím rekombinovaných chromozomů, které mají morfologii druhu A, ale nesou současně i geny druhu B, budou vnášeny cizorodé geny do genofondu obou druhů (Flegr, 2007).

I mezidruhová hybridizace se může stát příčinou chromozomové nekompatibility a vést tak ke vzniku nového druhu. První způsob hybridizační speciace je rekombinační speciace. Mezi druhy, pocházejícími z křížení hybridů F1 generace, se mohou vzácně najít plodní jedinci s odlišnými ekologickými nároky. Jestliže se mezi těmito jedinci a původními druhy vytvoří dostatečně silná izolační bariéra, může tak dojít ke vzniku nového druhu. Druhým způsobem je polyploidizace hybrida. K polyploidizaci dochází většinou tak, že při meióze neproběhne první redukční dělení, čímž vzniknou diploidní gamety (Flegr, 2007).

4. Hybridní zóna

K úspěšné mezidruhové hybridizaci dochází u druhů, jejichž reprodukčně izolační mechanismy nejsou dostatečně izolujícím činitelem a jejich genetická odlišnost není tak velká, aby narušila průběh mitózy a meiózy a regulaci ontogeneze hybridů. Existence hybridů nenarušuje integritu rodičovských druhů, avšak příležitostná hybridizace může zvyšovat jejich genetický variabilitu a vést k introgresi genů cizího druhu do genofondu (Štys, 1992).

Hybridní zóna je oblast, kde se překrývají geografické areály dvou druhů nebo poddruhů a právě v těchto místech dochází k jejich křížení. Hybridní zóna se může vytvořit kdekoli na styku obou areálů a je udržitelná díky dynamické rovnováze mezi stálým přírůstem kříženců a jejich postupným úbytkem díky snížené reprodukční schopnosti (Storch, 1995).

Genový obsah každé populace je výrazně ovlivňován imigrací genů do ostatních populací příslušného druhu a emigrací z nich. Tato výměna genů mezi sousedícími populacemi se nazývá tok genů. Je to faktor, zabraňující evolučnímu rozbíhání zčásti izolovaných populací a je hlavní příčinou stability rozšířených a hojných druhů (Mayr, 2009).

Primární hybridní zóny jsou místa, kde dochází ke styku areálů nově vznikajících druhů, aniž by došlo k přerušení kontaktu mezi nimi a kde tudíž dochází ke stálému toku genů. Naopak sekundární hybridní zóny jsou oblasti, kde se dva

taxony druhotně setkají a v místě styku obou areálů může docházet ke křížení příslušníků obou taxonů (Barton, Hewitt, 1985).

Hybridní zóny mohou být poměrně úzké pásy, které se však mohou táhnout několik stovek až tisíc kilometrů (Barton, Hewitt, 1985). Šířka hybridní zóny obvykle závisí na míře pohyblivosti příslušného druhu a na příkrostiti změn prostředí. Některé hybridní zóny zůstávají dlouhodobě na stejném místě, u jiných se poloha často mění (Štys, 1992). Pohyblivým hybridním zónám se říká tenzní zóny. Udržuje je napětí mezi dvěma protichůdnými jevy, tedy mezi migrací a přírodním výběrem. Pohybují se, dokud se nedostanou do oblasti s nízkou populační hustotou nebo do oblasti s geografickou bariérou. Jedna z forem obvykle bývá znevýhodněna v omezené šíři tenzní zóny (Barton, Hewitt, 1985).

Introgrese je vnesení a zabudování genů jednoho organismu do genomu jiného, například mezidruhovým a následným zpětným křížením. U kříženců některých druhů může hybridní generace F1 projevovat zvýšenou životaschopnost, avšak v generaci F2 a dalších generacích, a také při zpětném křížení, dochází k obratu (Mayr, 2009).

Hybridní zóny jsou charakterizovány změnou frekvence určité alely – klinou. Určitý znak (vlastnost, četnost alel atp.) se může v populacích jednoho druhu plynule měnit v určitém geografickém směru (velikost těla savce, délka končetin) (Štys, 1992). Podle klíny můžeme odhadovat sílu selekce, která v hybridní zóně působí (Barton, Hewitt, 1985).

Při zkoumání charakteru hybridní zóny se obvykle sleduje změna vybraných rozpoznávacích znaků odlišujících tyto dva taxony, podél transektu (kolmé roviny odhalující vertikální strukturu) vedoucího napříč touto zónou. Nejčastěji se používají autozomální enzymatické geny s fixovanými alternativními alelami (3-10 lokusů) a znaky morfologické (Frynta., Macholán, 1997).

5. Vrána obecná

5.1 Popis

Vrána obecná se vyskytuje hojně po celé Evropě a to ve dvou poddruzích. Vrána obecná černá (*Corvus corone corone*) a vrána obecná šedá (*Corvus corone cornix*). Vznik těchto dvou forem jednoho druhu se připisuje rozdělení původního areálu na dvě nezávislé geografické oblasti. Původní populace byla během doby ledové rozdělena ledovcem do dvou vzájemně izolovaných částí, kdy populace v každé z nich procházela dlouhodobým zcela nezávislým vývojem. Jedna populace vran obývala Balkánský poloostrov, druhá populace Pyrenejský poloostrov (Bejček, Šťastný, 2001). Vlivem biotických a abiotických vlivů se na obou stranách areálu objevují pomalé postupné změny, během dlouhého rozdělení dochází k rozdílnému vývoji. U druhů se vyvinuly rozdílné morfologické znaky, mezi které patří především změna zbarvení. Hlas a chování však zůstává stejný. Avšak populace nebyly odděleny dostatečně dlouhou dobu na to, aby vznikla reprodukční bariéra. Po ústupu pevninského ledovce ve střední Evropě se oba nově vytvořené poddruhy znovu setkaly a právě v těchto místech existuje dodnes hybridní zóna. Dodnes jsou oba poddruhy odděleny, kdežto způsob života se skoro neliší.

V poslední době se odborníci přiklánějí k názoru, že se nejedná o poddruhy, ale o samostatné druhy (Vašák, Dungel, 2005). Většina literatury ale zatím uvažuje o vráně šedé a vráně černé jako o zeměpisných formách jednoho druhu. V minulosti tomu tak vždy nebylo. Podle taxonomie Linnaeus z roku 1758 totiž byly původně popsány dva druhy. A i v současnosti existují systémy, které sdílí tento názor. Pokud tedy uvažujeme o dvou druzích, je správný název *Corvus corone* Linnaeus, 1758 pro vránu černou a *Corvus cornix* Linnaeus, 1758 pro vránu šedou. Pokud bychom naopak uvažovali tak, jak bylo ve dvacátém století obvyklé, potom *Corvus corone corone* je vrána obecná černá a *Corvus corone cornix* je vrána obecná šedá.

Vrány mají příbuzné druhy takřka po celé zeměkouli. Mají palearktický typ rozšíření, to znamená, že se vyskytují na většině území Evropy a Asie. Příbuzné druhy mají v Číně (*Corvus torquatus* Lesson, 1831), Severní Americe (*C. brachyrhynchus* Brehm, 1822) a v Africe (*C. albus* Müller, 1776) (ex. Hudec a kol., 1983).

Jsou nám známy 3 černé subspecie a 4 šedé subspecie. Mezi tzv. černé vrány patří vrána obecná černá *C. c. corone*, žijící převážně na západě Evropy, *C. c. orientalis*, vyskytující se ve východní Palearctidě a některé zdroje zařazují mezi černé subspecie i *C. c. moneduloides*, žijící východně od Austrálie na tichomořském ostrově Nová Kaledonie (Cepák a kol., 2008). Mezi šedé formy patří vrána obecná šedá *C. c. cornix*, dále pak *C. c. pallescens* z Kypru, jihovýchodního Turecka, Přední Asie a Egypta, *C. c. sharpii* ze západní Sibiře, Kavkazu a severního Íránu a *C. c. capellanus* z jižního Íránu a Iráku (Cepák a kol., 2008).

Velmi zajímavým poddruhem je vrána kaledonská (*Corvus moneduloides*), která je považována za nejchytřejšího ptáka. Je proslulá výrobou a důmyslným využíváním nástrojů. K vybírání larev ze štěrbin stromů vynalezla několik složitých nástrojů, taktéž dokáže promyšlet jednotlivé úkony několik kroků dopředu (Carwardine, 2010). Další zajímavostí je, že se vrány naučily pokládat ořechy pod kola aut a chápat smysl světelných semaforů (Sivák, 2009).

5.1.1 Vrána obecná černá

Mezi rozpoznávací znaky vrány obecné černé je černé zbarvení peří s kovově zeleným odleskem, zřetelným na příznivém světle (Šťastný a kol., 2006). Spodek těla zůstává bez lesku. Černý má i zobák a končetiny. Horní čelist zobáku má u kořene opeřenou štětičkovými pírky, ty zakrývají nozdry a kořen zobáku (Bejček a kol., 1995). Zobák má silný, na špičce zahnutý a dlouhý asi jako hlava. Špičky křídel nedosahují konce ocasu, samotný ocas má tvar mírně okrouhlý a nejdelší je 4. letka. Mláďata do prvního roku života mají neopotřebované špice per a červenavě hnědé letky. Duhovku mají tmavohnědou. Samec i samice jsou stejně zbarveni. Druh se často zaměňuje s havranem, rozpoznávacím znakem bývá, že vrána má oproti havranovi mohutnější a u špičky silnější zobák, má kovově zelený odlesk peří, nemá na bocích těla prodloužená pera a má kratší a tupější křídla. Oproti krkavci má naopak méně mohutný zobák a nemá klínovitý ocas. Vrána černá je o něco menší než vrána šedá, její rozpětí křídel se pohybuje okolo 95 cm (Wendler, 1995).

5.1.2 Vrána obecná šedá

Rozpoznávacími znaky vrány obecné šedé je především její šedé zbarvení s černou hlavou se zeleným odleskem a černým hrdlem. Křídla a ocas jsou také černá, zůstávají však bez odlesku. Celkově působí zavalitějším dojmem než vrána černá. Zobák, nohy a drápy má také černé. Duhovka je tmavohnědá, u mláďat šedá. Vrána šedá má rozpětí křídel až 1 m (Wendler, 1995).

Obr. 2: Vrána obecná černá (<http://ms-snezne.wbs.cz/zver/vrana2.jpg>)



Obr. 3: Vrána obecná šedá (<http://ms-snezne.wbs.cz/zver/vrana1.jpg>)



5.1.3 Kříženci

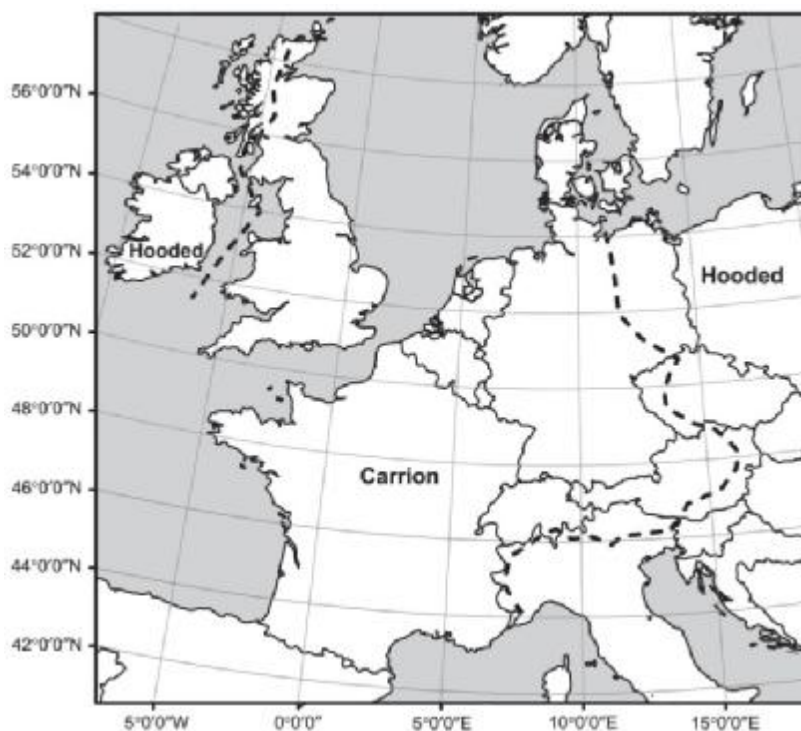
Kříženci těchto dvou poddruhů tvoří různé přechody v černé a šedé kresbě, mohou mít jen šedé břicho, šedé skvrny na těle a podobně (Šťastný a kol., 2006).

5.2 Areál

Vrána obecná černá se vyskytuje v západní a jihozápadní Evropě a části střední Evropy, zatímco vrána obecná šedá je rozšířena od jihovýchodu Evropy až po teplejší zóny západní Asie a v současnosti hnízdí na mnohem rozsáhlejším území než vrána černá (Vašák, Dungel, 2005; Felix, Hísek, 2011). Hranice mezi oblastmi výskytu se táhne od Irska přes jižní Skotsko, Dánsko, Německo, Švýcarsko, Česko, Slovensko, Rakousko, podél jižních svahů Alp, přes Itálii až k jižní Francii (obr. 4) (Šťastný a kol., 1987).

Obr. 4: Graficky znázorněná hranice mezi oblastmi výskytu v.o.černé a v.o. šedé

(Haas a kol., 2009)



LEGENDA: Carrion– vrána obecná černá

Hooded – vrána obecná šedá

Na území České republiky je vrána černá nejhojnější na západě území až po zhruba 15° v.d., zatímco vrána šedá je rozšířena ve východní části státu od 13° v.d. a pokračuje směrem na východ. V hybridní zóně dochází ke křížení obou forem a kříženci zůstávají plodní (Hudec a kol., 1983). Jsou však zřejmě méně životaschopní než původní druhy, jinak by hybridní zóna nezůstávala tak zřetelná (Šťastný a kol., 2006).

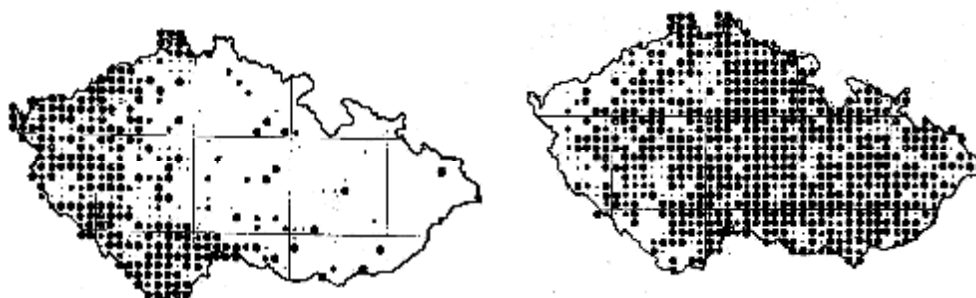
Za hranici byl v minulosti považován tok řek Vltavy a Labe, v současné době je překryv v rozšíření daleko širší, a to 300-500 km (Cepák a kol., 2008). Dá se vymezit hranicemi s Německem na západní straně a hranicemi se Slovenskem na straně východní, takže zabírá vlastně celou republiku (Šťastný a kol., 2006). Na našem území se hybridní zóny nejvyšší populační hustoty vran nachází především na jihu Čech a Moravy (Šťastný a kol., 2006).

Početnost černého poddruhu je nejvyšší na západě našeho území, směrem na východ významně ubývá (Šťastný a kol., 2006). Výsledky pozorování za poslední desetiletí naznačují, že zřejmě u nás dochází k posunu hranice, vesměs na úkor právě vrány černé. Zajímavé je postupné vyrovnání zastoupení druhů v průběhu 2. poloviny 20. století, kdy vrána šedá proniká v mimohnízdním období na území obývané vránou černou (Hudec a kol., 1983). Výsledky mapování však ukazují opačný trend, v letech 1973-1977 byla vrána obecná černá zjištěna v 39% kvadrátů a více rozšířený šedý poddruh v 85% kvadrátů (Šťastný a kol., 1987), v letech 1985-1989 vrána černá ve 43% a šedá v 83% kvadrátů (Šťastný a kol., 1996) a v letech 2001-2003 vrána černá ve 48% a šedá v 78% kvadrátů (Šťastný a kol., 2006). Při pohledu na obr. 5 je patrné, že se vrána černá stále více šíří na východ, nejzřetelněji na jihu Česka.

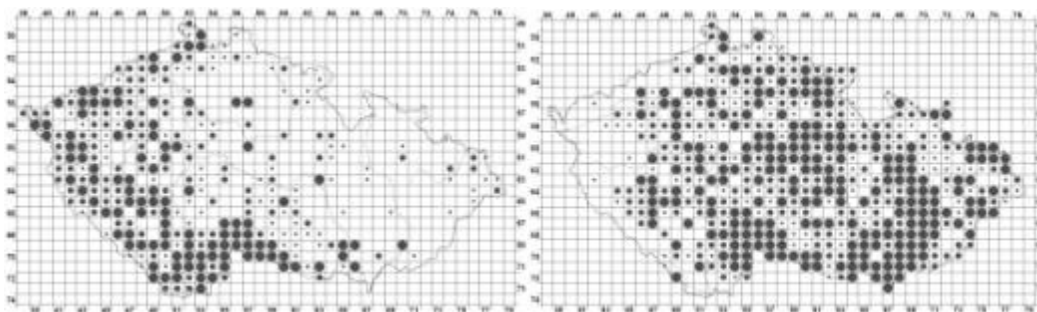
K rozšíření hybridní zóny na 100-150 km došlo též v Rakousku. Ve Švýcarsku je její šíře asi 90 km a ve Velké Británii 70-100 km (Šťastný a kol., 2006).

Obr. 5 Srovnání výskytu v.o.černé a v.o.šedé v letech 1973-1977 a 2001-2003

(Šťastný a kol., 1987)



(Šťastný a kol., 2006)



LEGENDA: mapy na pravé straně znázorňují výskyt černé vrány

 mapy na levé straně znázorňují výskyt šedé vrány

5.3 Početnost

5.3.1 Početnost v České republice

Během let 1970-1990 docházelo k poměrně vysokému populačnímu nárůstu vrány obecné. Bylo pozorováno více než 7 milionů páru na méně než polovině celosvětového areálu. Během posledních 20 let dochází naopak k mírnému poklesu stavů, který jsou však vyváženy přibýváním v jiných klíčových oblastech (Šťastný a kol., 2006).

V letech 1985-1989 hnízdilo na území ČR 3000-6000 párů vrány obecné černé a 9000-18000 párů vrány obecné šedé (Šťastný a kol., 1996).

Z výsledků Jednotného programu sčítání ptáků v ČR vyplývá, že v letech 1982-2003 se stavy vrány obecné snižovaly. Průměrný roční pokles početnosti, týkající se hlavně vrány černé, dle průzkumu činí 2,2% (Šťastný a kol., 2006). Výsledky novějších průzkumů před rokem 2003 dokazují, že hnízdní populace vrány obecné černé činí 3000-6000 párů a hnízdní populace vrány obecné šedé 9000-18000 (Mlíkovský, 2003). Výsledky jsou totožné s výsledky sčítání v 90. letech. Druh je tedy považován za zabezpečený se stabilní početností (Šťastný a kol., 2006). Zimní populace vrány obecné černé je pak 8000-16000 párů a vrány obecné šedé 15000-30000 (Mlíkovský, 2003).

V aktualizovaném Červeném seznamu ptáků ČR z počátku nového tisíciletí byl druh především kvůli nízkým stavům populací druhu vrány černé zařazen mezi téměř ohrožené (Šťastný a kol., 2006).

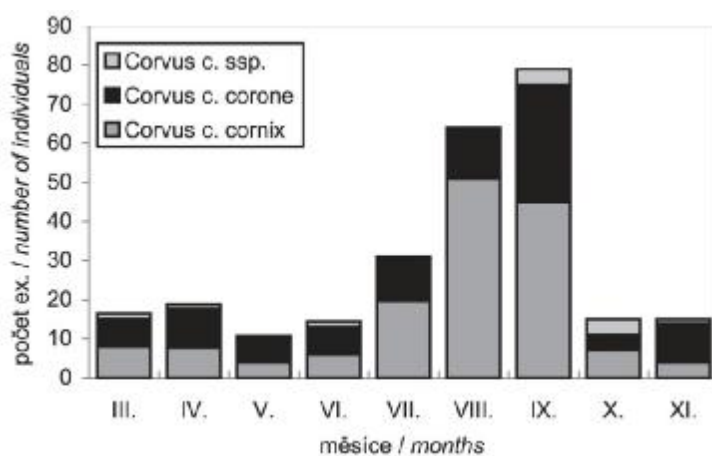
Konkrétních studií o dynamice početnosti místních populací je velmi málo a pocházejí hlavně z mimohnízdního období. Byla např. provedena studie z oblasti Třeboňska, kde bylo pozorováno kolísání početnosti obou poddruhů vran v závislosti na měsících v roce. Početnost vran v průběhu hnízdního období mírně poklesla, ale významně narostla v pohnízdni době, od července do září (obr. 6). V říjnu a listopadu pak byly počty výrazně nižší. V průběhu roku se poměr černé a šedé vrány měnil. V předhnízdním období bylo pozorováno 14 jedinců vrány černé a 16 jedinců vrány šedé, v hnízdním období celkově 92 černých vran a 71 šedých vran a v pohnízdni období 101 exemplářů černých vran a 184 šedých vran. Denzita vrány obecné

dosahovala 0,402 - 5,297 ex./km² (Kurz, Musil, 2008). Z toho je zřejmé, že během migrací může dojít k vzájemné komunikaci mezi různými populacemi a následnému vzniku smíšených párů či konkurenci.

Zaznamenaná nižší početnost vran v průběhu hnízdního období může být způsobena změnou chování. V předhnízdni době bývají ptáci více nápadní, vybírají si vhodná místa k hnízdění, staví hnízda a samci se v tuto dobu začínají hlasitě vokálně projevovat. Úbytek pozorovaných párů v dubnu lze spojovat s počátkem hnízdění. Početnost vran v pohnízdni období výrazně vzrostla. Obdobně se o nárůstu početnosti, zejména u vrány šedé, v pohnízdni období zmiňuje i Hudec (1983). Tento nárůst lze vysvětlit přesunem ptáků z okolního území a sdružováním ptáků do větších hejn (Kurz, Musil, 2008).

Obr. 6: Zaznamenaná početnost vran v závislosti ne měsících v roce na Třeboňsku

(Kurz, Musil, 2008)



5.3.2 Početnost v Evropě

V různých typech krajin České republiky byla při použití mapovací metody zaznamenána denzita 0,1 – 10 párů/100 ha (Šťastný a kol., 1996). Na území Rakouska se udává 0,04 – 9,3 párů/100 ha (Dvorak a kol., 1993). V Maďarsku byla zaznamenána denzita 0,28 – 2, 62 párů/100 ha (Kalotás, 1988 ex. Danko a kol., 2002). Na Slovensku se odhaduje počet hnízdních párů na 8000 – 15000 a zimujících párů 20000 - 40000 (Danko a kol., 2002).

Hnízdní hustota vrány šedé na Slovensku je v některých biotopech velmi vysoká. Na severovýchodě státu podél vodních toků dosahovala denzita 31,3 ex./100 ha a na ruderálních plochách 55,4 ex./100 ha (Randík, 1975 ex. Šťastný a kol., 1987).

Početnost vrány obecné v Evropě je velmi variabilní. Zdá se být docela nízká, což může souviset s velkým akčním radiem a s velkými okrsky, ačkoli někde může být koncentrace vyšší, například díky vhodnému biotopu nebo z důvodu, že výběr biotopu bývá založený na zkušenostech od rodičů.

5.4 Migrace

Vrána černá obývá západní část území České republiky. Přelety delší než 100 km bývají výjimečné. Byl evidován případ v Německu, kdy byla černá vrána nalezena 950 km jihozápadním směrem v březnu ve 3. roce života, ale tento případ je ojedinělý a je pravděpodobné, že přesídlila. Existuje velký počet nálezů černých vran v hnízdních oblastech vran šedých, např. v Bělorusku, na poloostově Kola, ze Smolenské oblasti v Rusku, ze severního Řecka atd. (Cepák a kol., 2008).

Vrána šedá je na území České republiky významně rozšířena směrem na východ, směrem na západ její populační hustota ubývá. Na západ se vrána šedá vyskytuje pouze v omezeném počtu jako zimní host. Ve střední Evropě patří ke stálým ptákům, v severní Evropě je částečně tažná a v Evropě východní je dokonce tažným ptákem. Její zimoviště se často kryjí s hnízdním areálem vrány černé (Cepák a kol., 2008).

Vrány, hnízdící na severu Evropy, se na zimu stěhují ve velkých hejnech na krátké vzdálenosti, především na území střední a západní Evropy, zatímco populace z jižnější části Evropy zůstávají stálé. Vraní populace z území Irska a Skotka jsou zřejmě stálé. Populace ze Skandinávie a západního Finska zimují od území jižní Skandinávie po Dánsko, Belgii a východ Anglie. Vrány z východu Finska a Pobaltí táhnou od Baltického moře až po severní část střední Evropy a jižní Dánsko. Populace z Běloruska zimují v jižních a středních částech Evropy (Hudec a kol., 1983).

Oproti tomu Cepák a kol., (2008) v posledních letech pozoroval populační nárůst druhu v zimním období v severní a severovýchodní Evropě. Oblíbenou destinací pro zimování se v současnosti stává i střední Švédsko a jihozápadní Norsko. Tah vrány šedé začíná od začátku září v oblasti Baltu, největší intenzita protahujících ptáků je pak na přelomu října a listopadu. Jarní tah vrcholí na přelomu března a dubna.

Během posledních deseti tisíciletí dochází i k dalším změnám zimovišť, kupříkladu byla vránami šedými opuštěna celá oblast Francie a západní část střední Evropy (Siefke, 1994 ex. Cepák a kol., 2008).

Byly zjištěny případy, kdy vrána obecná, relativně stálý pták, migrovala i několik set kilometrů od původního hnízdiště.

Nejdelší vzdálenost ulétla šedivka kroužkovaná u St.Petersburgu, která byla nalezena v Rusku v Komské oblasti, to znamená 1500 km severozápadně. Další extrémní vzdálenost urazila šedivka z Kurské kosy, která byla v listopadu 1906 zastížena v departementu Nord ve Francii ve vzdálenosti větší než 1300 km (Cepák a kol., 2008).

Velmi zajímavým výsledkem je nález vrány šedé, kroužkované jako mládě ve východních Čechách, po více jak 7 letech v prosinci na Chebsku (286 km), navíc v hnízdním areálu vrány černé (Cepák a kol., 2008).

Černá vrána kroužkovaná v Bavorsku byla v březnu dalšího roku zastížena na Domažlicku (106 km) a další, kroužkovaná v prosinci 1973 ve Švýcarsku, byla

v listopadu následujícího roku střelena v jižních Čechách (458 km) (Cepák a kol., 2008).

V databázi kroužkovací stanice existuje i jeden výsledek křížence vrány černé a šedé. Hybridní vrána kroužkovaná jako mládě na hnízdě v červnu 1951 na Karlovarsku byla téměř po 3 letech, v květnu 1964, střelena na Lounsku ve vzdálenosti 88 km (Cepák a kol., 2008).

Vrány černé se v současné době se už skoro nekroužkují (tab. 1). Průzkumy dokazují relativní stálost druhu, roční přesuny byly zaznamenány o vzdálenost maximálně 20 km od hnízdiště. Vrána šedá se kroužkuje častěji, je považována za částečně tažný druh, avšak výsledky z posledních let nalézají šedivku ve vzdálenosti kolem 10 km od místa kroužkování. Usidlování mladých ptáků bylo zjištěno do vzdálenosti 40 km od původního hnízdiště. V měsících prvního kalendářního roku mláďat byl zjištěn průměrný rozptyl 5,11 km, v následujících letech pak 10,92 km (Cepák a kol., 2008).

Tab. 1: Počty kroužkovaných a nalezených vran v průběhu let (Cepák a kol., 2008)

	<1960	60-69	70-79	80-89	90-02	Celkem Total		<1960	60-69	70-79	80-89	90-02	Celkem Total
Kroužkováno Ringed (%)	46	26	17	5	4	255	Kroužkováno Ringed (%)	12	16	17	24	11	1314
Nalezeno Recovered							Nalezeno Recovered						
Naši ptáci (%) CZP rings	48	26	26	0	0	5	Naši ptáci (%) CZP rings	49	17	17	11	5	75
Cizí ptáci (%) Foreign rings	50	0	50	0	0	2	Cizí ptáci (%) Foreign rings	100	0	0	0	0	2

LEGENDA: pravá tabulka znázorňuje počty kroužkovaných vran černých

levá tabulka znázorňuje počty kroužkovaných vran šedých

6. Hybridizace druhů

Hybridizace byla studována u celé řady organismů, od rostlin až po obratlovce.

Hybridní zóny lze chápat jako jakési přírodní laboratoře, poskytující experimentální materiál pro zkoumání podstaty rozdílů mezi vznikajícími druhy, mechanismů vzniku nových druhů a role, kterou při speciaci hrají náhodné genetické procesy a přírodní výběr (Frynta, Macholán, 1997).

Taxonomické hodnocení geograficky izolovaných populací bývá velmi problematické. Ve spoustě případů nelze jednoznačně rozhodnout, zda oba taxony klasifikovat jako poddruhy jednoho druhu či jako různé druhy. Nejednotné pojetí může být dáno odlišnými pohledy a přístupy, některé koncepce více zohledňují příbuzenské vztahy mezi druhy, jiné jejich ekologickou klasifikaci.

Jak již bylo uvedeno výše, nový druh se může vyvíjet buď alopatricky, nebo sympaticky, mimo kontakt, nebo v kontaktu s původním druhem. Nejsnáze může nový druh vzniknout postupným vývojem mimo přímý kontakt s mateřským druhem, tedy alopatricky.

Jedním z modelových druhů, který se pro studium hybridizace hodí, je myš domácí. Hybridní zóna domácích myší je jednou z nejlépe prozkoumaných hybridních zón a také jednou z výhod myši, jakožto modelového organismu, je znalost sekvence jejího genomu. Tato hybridní zóna vznikla sekundárním kontaktem mezi oběma poddruhy.

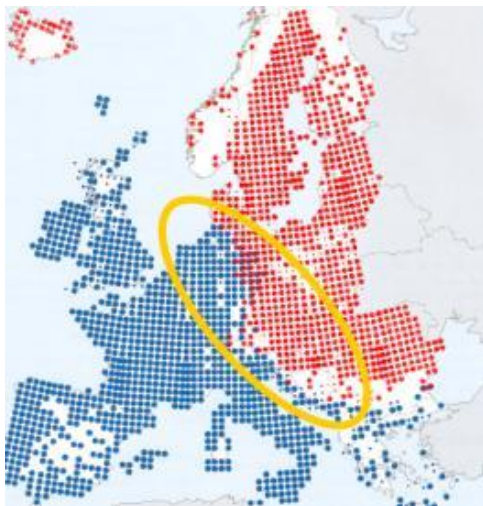
Jedna z myších hybridních zón se nachází v Evropě a protíná ve zhruba poledníkovém směru nejzápadnější cíp České republiky. Tento asi 2000 km dlouhý a přibližně 20 km široký pás hybridních populací protíná Jutský ostrov a od pobřeží Baltského moře prochází střední Evropou přes Balkán až k Černému moři (obr. 7). Pokračování této zóny se táhne přes Zakavkazí, tato oblast je však mnohem méně probádaná. Odděluje areály výskytu dvou poddruhů, ve východní a severní Evropě se vyskytuje myš domácí – *Mus musculus*, v západní a jižní Evropě myš západoevropská – *Mus domesticus* (Macholán, Muclinger, 2007).

Další hybridní zóna myši se vyskytuje na Dálném východě, kde se areály *M. musculus* a *M. castaneus* široce překrývají a mezi oběma taxony dochází

k hybridizaci, jejímž výsledkem je nová forma *Mus molossinus*, která se vyskytuje na japonském souostroví, v severovýchodní Číně a Koreji (Frynta, Macholán, 1997).

Obr. 7: Evropská hybridní zóna mezi myší domácí a myší západoevropskou

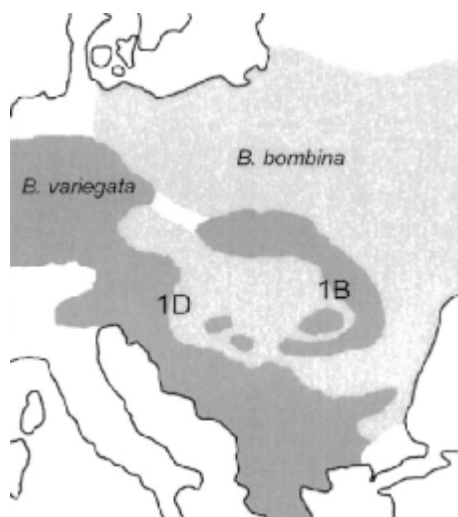
(http://etext.czu.cz/img/skripta/92/druh_speciace_evolve2-1.pdf)



Výlučný výskyt alopatrické speciace u savců a ptáků ovšem nevylučuje možnost sympatrické speciace u jiných skupin organismů (Flegr, 2007). Při sympatrické speciaci se formuje nový druh na území, které obývá druh mateřský. Probíhá zejména u rostlin, u hmyzu a u sladkovodních ryb. Modelovým druhem je kuňka. Byli popsáni kříženci kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*) s kuňkou obecnou (*Bombina bombina*) a to i z našeho území. Areály obou druhů kuněk se nepřekrývají, avšak v zóně dotyku areálů vzniká tzv. hybridní zóna, kde nalezneme prakticky výhradně křížence obou druhů. Ke křížení druhů dochází ve střední Evropě a hybridní zóna je popsána jako mozaiková, není to jednotná linie (obr. 8). Kuňky patří mezi taxony, mezi nimiž dochází k výměně genetického materiálu, aniž by se stírala jejich individualita, a které jsou všeobecně považovány za plnohodnotné druhy (Frynta, Macholán, 1997).

Obr. 8: Mozaikovitá hybridní zóna kuňky žlutobřiché a kuňky obecné

(http://etext.czu.cz/img/skripta/92/druh_speciace_evolve2-1.pdf)



Některé druhy vznikají a dlouhodobě existují díky hybridogenezi, opakovanému mezidruhovému křížení (Flegr, 2007). Známým příkladem je skokan zelený. Je hybridní formou schopnou samostatného rozmnožování, označujíc se jako klepton. Vznikl křížením skokana skřehotavého (*Rana ridibunda*) a skokana krátkonohého (*Rana lessonae*). Skokan zelený není druh, nýbrž tzv. hybridogenní hybrid, protože se díky zvláštnímu typu tvorby pohlavních buněk udržuje stále v první filiiální generaci. Při této hybridizaci nedochází k předání dědičných znaků do příští mladé generace rovnoměrně, ale jsou předávány velmi složitým mechanismem, při kterém dochází i ke vzniku triploidních forem (Wendler, 1997). Skokani zelení mají v somatických tkáních geny obou rodičů, v pohlavních buňkách mají však chromozomy pouze skokana skřehotavého (Flegr, 2007). Takové druhy se nazývají kleptospecies a tvoří komplex zvaný synklepton. Patří mezi silně ohrožené druhy (Štys, 1992; Flegr, 2007).

6.1 Vrána obecná

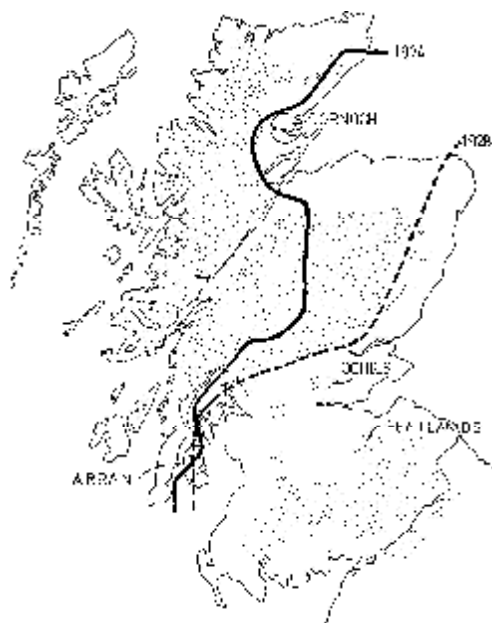
Vraní hybridní zóna je vhodná k testování modelů hned z několika důvodů. Prvním důvodem je, že data se dobře sbírají, protože vrány jsou dobře známí, velcí ptáci, žijící na otevřených prostorech. Za druhé, rozpoznání fenotypu je očividné i na velkou vzdálenost. Za třetí, historie šíření vran je detailně známá minimálně 100 let z výzkumů zón publikovaných již v roce 1928 Wilhelmem Meise (Haas a kol., 2010).

Italští zoologové prováděli studie, kde srovnávali reprodukční úspěšnost párů vran složených pouze z příslušníků jednoho poddruhu, párů složených pouze z hybridů a párů různým způsobem smíšených na hybridní zóně mezi vránou obecnou černou a vránou obecnou šedou. Na základě toho, že hybridí mají v této oblasti podobnou hnízdní úspěšnost jako ostatní typy párů, usuzují, že hybridní zóna se udržuje na ekotonu, tj. rozhraní mezi dvěma typy prostředí. Na tomto rozhraní jsou takové podmínky, že hybridí nejsou hůře přizpůsobeni svému prostředí než rodičovské druhy, zatímco všude jinde, tedy v obou hlavních typech prostředí, dominuje jen jeden, tomuto typu prostředí dokonale přizpůsobený rodičovský poddruh (Storch, 1995).

Vrány mají sekundární hybridní zónu, tzn. že se druhotně setkaly dva taxony oddělené geografickou bariérou.

I hybridní zóny, které se zdají být dnes stabilní, mohou mít dynamické změny průběhu evoluce (Brodin, Haas, 2009). Studie Cook (1975) se věnovala tématu možného vlivu klimatu na hybridní zónu vran. Studie zkoumala situaci ve Skotsku, kde se střed pásma přesunul významně na severozápad, v porovnání s výsledky Wilhelma Meise z roku 1928. Toto tvrzení je ale sekundární povahy, není zde přímá souvislost mezi pozicí zóny a klimatickými faktory.

Obr. 9: Posun hybridní zóny ve Skotsku (Cook, 1975)



LEGENDA: přerušovaná čára – hybridní zóna vran r. 1928 (Meise)

plná čára – hybridní zóna vran r. 1974 (Cook)

6.1.1 Vyhodnocení rozšíření variant párů

Symetrické párování uvnitř hybridní zóny může být důležité pro její udržení a stabilitu. Teorie navrhuje, že hybridní zóny jsou stabilní díky druhovému párování vně zóny, které zabraňuje jejímu rozšíření (Randler, 2007).

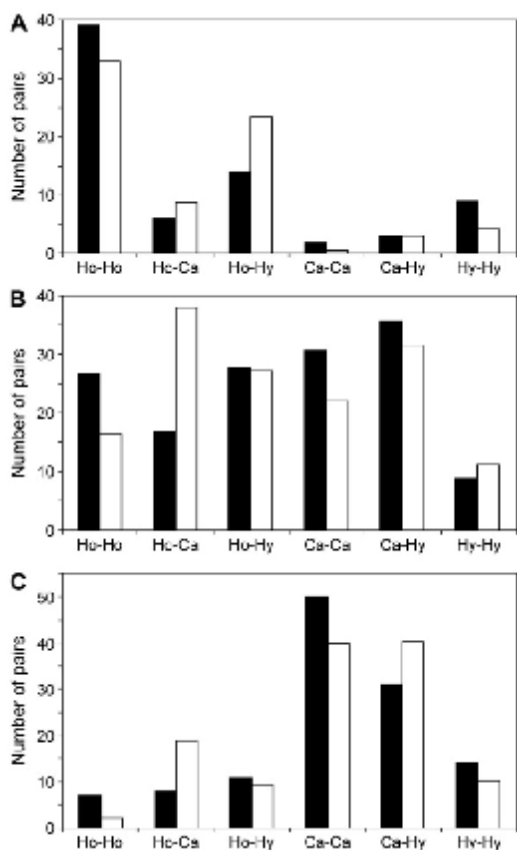
Studie Haas a kol., (2010) byla provedena na německo-dánské části hybridní zóny, v jižním Jutsku a severním Německu. Šířka nyní studované hybridní zóny je 50-67 km a centrum zóny se táhne po rovnoběžce od východu na západ.

Celkový počet párů, zahrnutých v analýze, byl 342. Sektor byl rozdělen do tří podsektorů, kdy centrální se táhne podél linie, kde byl pozorován počet černých a šedých vran v poměru 50:50. Zeměpisná šířka jednotlivých úseků je zaznamenána v legendě pod obr. 10. V analýze byl porovnáván očekávaný počet párů s pozorovaným počtem. Ukázalo se, že totožné páry byly nadměrně zastoupeny ve všech třech sektorech, zatímco odlišné páry se vyskytovali méně oproti očekávání.

Dokonce čisté černé a šedé páry byly zhruba ve stejném počtu, tudíž jejich preference pro druhové páření se zdají být symetrické (Haas a kol., 2010).

Obr. 10: Srovnání pozorovaného a očekávaného počtu párů vran ve zkoumané oblasti

(Haas a kol., 2010)



LEGENDA: vyplněné sloupce – pozorovaná hodnota

prázdné sloupce – očekávaná hodnota

Ca - černá vrána

A: 55° 05' – 55° 15' N

Ho - šedá vrána

B: 54° 55' – 55° 05' N

Hy – hybridní forma

C: 54° 45' – 54° 55' N

Studie Randler (2007) zase zkoumala druhové páření vrány černé a vrány šedé v hybridní zóně ve východním Německu, mezi Magdeburgem a Drážďany.

Očekávané složení párů se opět významně odchýlilo od pozorovaného. Totožné páry byly pozorovány více, než bylo očekáváno, odlišné páry byly pozorovány méně. Tyto výsledky byly porovnávány s pěti jinými, nedávno zpracovanými studii (tab. 2). U čtyř z nich (tab. 2, 3) byla zjištěna náklonnost k druhovému páření, kdy pozorovaná hodnota přesáhla očekávanou. A u jedné ze studií Picozzi (1976) ze Skotska byla objevena naopak náklonnost k mezidruhovému páření. Tento výsledek může však být ovlivněn omezeným vzorkem velikosti zkoumaného území a také tím, že se v dané oblasti nevyskytovaly šedé vrány.

Tab. 2: Pět nedávno zpracovaných studií (Randler, 2007)

Study	
1	Hienzl (1976), NE Scotland; no ecological segregation, width of the zone: no details given, no pure Hooded Crows present.
2	Risch & Andersen (1998), Amrum, Wadden Sea, Germany; no ecological segregation, no pure Hooded Crows present, width of zone not reported.
3	Randler (present study), eastern Germany, arable land, no sharp ecological transitions, no ecological segregation, width of the zone: 50–100 km.
4	Holande (1993), Northern Italy, Alpine valley; altitudinal segregation of Crow species, ecotone, width of the zone: less than 50 km.
5	Saino & Villa (1994), Northern Italy, Alpine Valley and intensively cultivated plains; differences in habitat use, width of the zone: 10–13 km.
6	Kryukov & Blinov (1994), Siberia; assortative mating occurs, Hooded and Carrion crow <i>C. c. orientalis</i> differ in migration behaviour and Carrion Crows start nesting earlier; width of the zone: 150 km, no details about pairings given. Share of hybrids up to 32% in the centre.

Tab. 3: Porovnání očekávaného a pozorovaného složení párů, v porovnání s pěti nedávno zpracovanými studii (Randler, 2007)

		Carrion x Carrion	Hybrid x Hybrid	Hooded x Hooded	Carrion x Hybrid	Carrion x Hooded	Hooded x Hybrid
1	Expected*	20.8	4.8	-	20.2	-	-
	Observed	19	3	-	24	-	-
2	Expected	26.63	2.63		16.74	-	-
	Observed	30	6		10	-	-
3	Expected	102.95	9.06	41.71	37.69	31.39	19.17
	Observed	110	13	49	34	21	15
4	Expected	42.15	3.26	42.28	11.18	27.28	15.65
	Observed	51	1	41	9	16	24
5	Expected	15.1	2.9	54.7	11.1	42.1	25.1
	Observed	35	6	70	3	0	27

Není zcela jisté, zda druhové páření je výsledkem jen preference při výběru partnera. Může to být i následek nerovnoměrného prostorového nebo časového rozložení jednotlivých fenotypů. Například v případě, že jeden druh přiletí dříve na jaře. Také na každé ze stran hybridní zóny je jeden druh více rozšířený, což znovu vede ke zvýšené pravděpodobnosti výběru partnera v rámci skupiny (Rander, 2007).

7. Mechanizmy nenáhodného upřednostňování

U všech druhů s pohlavním výběrem se může projevit upřednostnění jednoho z pohlavních partnerů. V případě že jde o konkrétní fenotyp druhého partnera, se kterým se má pářit, vede to k nenáhodnému upřednostňování určitých genotypů (Mayr, 2009). Není-li tomu tak, dá se to vysvětlit tím, že tito jedinci nenašli partnera stejného druhu (Darwin, 2005), avšak nemusí to být pravda.

Nabízí se několik alternativ nabízejících vysvětlení nenáhodného párování:

1. Dva poddruhy mají odlišné preference prostředí
2. Vrány se vyhýbají hybridizaci a upřednostnění určitého partnera závisí na sexuálním vtisku

Bylo napsáno několik studií, zabývajících se těmito tématy.

7.1 Preference prostředí

V posledních desetiletích bylo zpracováno několik studií, zkoumajících roli výběru biotopu pro druhové páření a tím udržení konkrétní části hybridní zóny. Vybrala jsem čtyři nejzajímavější studie a jejich výsledky porovнала.

1.

Saino (1992) provedl studii v severozápadní Itálii, v provincii Cuneo, v oblasti Piedmont.

Byl zaznamenán rozdíl v upřednostnění prostředí mezi černou a šedou vranou během zimního období. Tato studie zjistila, že černé vrány významně upřednostňují pastviny, zatímco šedé vrány kukuřičná pole.

Jiná studie Saino and Villa (1992) zjistila, že páry s hybridními samičkami produkují méně mláďat než páry s černými nebo šedými samičkami.

2.

Druhý průzkum z oblasti italských Alp realizovali Rolando and Laiolo (1994). Studie byla provedena v údolí Susa. Jedná se o 70 km dlouhé území, zahrnující pouze pole, louky a roztroušené lesy.

Bylo zjištěno, že na tomto území všechny fenotypy vran významně upřednostňovaly louky nad ostatními biotopy. Prostředí využívané oběma typy vran se významně nelišilo během podzimu a zimy, zatímco během jara a léta ano. Šedé vrány upřednostňovaly během jara a léta znovu louky, v porovnání s černou vranou, která kromě preference luk, ukázala upřednostnění i pro hnojené louky a kukuřičná strniště. Nicméně jestliže podobná kategorie prostředí (jako je louka a hnojená louka, kukuřice a kukuřičné strniště) byla zkombinována, rozdíly nebyly statisticky významné.

Analýzy chování hejn v Rolando a Laiolo (1994) studii odhalily jasné tendence k vyhýbání se heterotypickým – různorodým hejnům. Homogenní hejna byla početnější, než se očekávalo podle náhodného poměru. Odlišnost mezi získanými a očekávanými daty byla dokonce statisticky vysoce významná.

3.

Výzkum početnosti a preference prostředí vrány obecné a jejich sezónních změn byl prováděn na 19 bodech na Třeboňsku, v letech 2001 a 2002, v průběhu měsíců března až listopadu.

Menšími skupinami vran (1-6 exemplářů) obou poddruhů byly nejvíce upřednostňovány biotopy se zastoupením vodních ploch a lesa. Otevřenou krajinu pak preferovala hejna vran (skupiny vran s více jak 6 exempláři) (Kurz, Musil, 2008).

Početnost vrány obecné se na sledovaném území v průběhu roku výrazně měnila a analýza prokázala i značné rozdíly v preferenci prostředí v průběhu roku. Byl testován vztah charakteristik prostředí a výskytu vran s různou aktivitou. Ukázalo se, že vrány sbíraly potravu na místech s vyšším zastoupením otevřené krajiny a jinak se vyskytovaly spíše v mozaikovitém prostředí poblíž vodních ploch. U hnízdících vran byla zaznamenána preference vodních ploch a lesů a negativní souvislost se zemědělsky obhospodařovanými biotopy. V srpnu byla zjištěna preference otevřené zemědělské krajiny. A za zajímavé lze považovat zjištění preference lesních ploch v říjnu a urbánních biotopů (zástavba) v listopadu (Kurz, Musil, 2008).

4.

Studie Haas a kol. (2010) zkoumala území jižního Jutska a severního Německa. Tato část zóny se zdá být nezměněna během posledních 80 let, množí se zde oba poddruhy a je pravděpodobné, že se nachází uvnitř území v průběhu celého roku.

Černé vrány významně upřednostňovaly nejrozsáhlejší biotop – nezavlažovanou ornou půdou. Tento biotop byl preferován všemi třemi fenotypy a stejné tři biotopy byly postaveny na předních třech příčkách u všech fenotypů. Jednalo se o nezavlažovanou ornou půdu, zemědělské půdy a kultivovanou krajinu. Naopak se zdá, že se všechny tři fenotypy snaží vyvarovat jehličnatým lesům (Haas a kol, 2010).

V souhrnu této kapitoly lze říci následující. Je patrné, že výsledky Haas a kol. (2010) jsou v rozporu s výsledky Saino (1992) a Rolando and Laiolo (1994), kteří pozorovali odlišné preference v italské části hybridní zóny. Saino (1992) zjistil, že černé vrány během zimy upřednostňují pastviny a šedé vrány kukuřičná pole. Rolando and Laiolo (1994) nenašli rozdíl během zimy, zjistili ale, že černé vrány během léta upřednostňují kromě luk i hnojené louky a kukuřičná strniště. Šedé vrány pak preferovaly, stejně jako v zimě, výhradně louky. Avšak ani v jedné ze studií nebyla nalezena opravdu významná upřednostnění pro žádné z prostředí. Z těchto tvrzení vyplývá, že upřednostňovaný biotop hraje jen malou, nebo vůbec žádnou, roli v zachování vraních hybridních zón.

Saino (1992) zjistil, že upřednostňovaná lokalita uvnitř zóny odráží potravní biotop, dostupný pro všechny rodičovské populace v širokém okolí. Je tedy logické, proč byl ve studii Haas a kol. (2010) upřednostňován nejběžnější biotop, nezavlažovaná orná půda. Ta je rozsáhlá po celé části zóny a upřednostňování lokalit určitým fenotypem se zdá být založené na zkušenostech od rodičů. Lišící se preference mohou nastat buď místním přizpůsobením, nebo naučením. To znamená, že stravovací návyky vrány jsou ovlivňovány kulturním přenosem (tj. učení se od rodičů).

Vzhledem k faktu, že vrána je pták schopný adaptovat se na takřka každé prostředí a protože si výsledky jednotlivých studií často odporují, nelze jednoznačně určit, který biotop je ve skutečnosti upřednostňovaný. Obecně lze však říci, že všechny fenotypy preferují otevřená prostranství se snadným přístupem k potravě. Vrány chybí pouze v oblastech se souvislými lesními celky (Cepák a kol., 2008). Hnízda si pak budují ukrytá v korunách stromů, ale v blízkosti těchto zdrojů potravy.

Výsledky těchto studií naznačují, že zachování hybridní zóny nezávisí na upřednostňovaném prostředí. Pozorované druhové páření musí být vysvětleno jiným faktorem. Jestliže hybridní trpí sníženou životaschopností a neplodností, je zde možnost, že z důvodu přirozeného výběru se snižuje riziko hybridizace.

7.2 Vliv imprintingu

Dále se nabízí hypotéza, že preference při volbě partnera závisí na sexuálním vtišnění. Vtisk je odpověď na krátkodobý podnět z raného mládí, kdy dojde ke vštěpení a uchování důležitých poznatků v paměti.

Rekombinace DNA (výměna úseků sesterských chromatid) v hybridní zóně může narušit vazbu mezi biotopovými preferencemi a dalšími genetickými znaky, ústící v selhání zóny, zejména je-li genetický tok mezi populacemi podstatný. Nabízejí se dvě věrohodné alternativy, buď dvoualelický mechanismus s těsným propojením mezi znakem a preferencí pro znak, nebo jednoalelický mechanismus ve formě sexuálního vtisku. Ten je zahrnut v partnerském výběru ve více než u 100 ptačích druhů, představujících více než 50% ptačích řádů. V tomto mechanismu, jestliže nějaká alela je přítomna u obou populací, výběr partnera neselže kvůli rekombinaci. V jednoalelickém procesu náhrada samotné alely přes dvě hybridizované populace, může omezit mimodruhové páření.

Z hlediska evoluční biologie je zajímavým problémem mechanismus vzniku samičí preference pro určitý druhotný pohlavní znak. Existuje řada teorií. Nejstarší teorie je založena na fisherovském modelu koevoluce samčího znaku a samičí preference, přičemž tyto geny se šíří v populaci současně (efekt spirály či pozitivní zpětné vazby vysvětlující např. hypotézu handicapu). Tento mechanismus se nazývá autolexe, neboli česky evoluční výťah. Jestliže samice začnou preferovat samce s určitým druhotným pohlavním znakem, je tento samec zvýhodněn mezi ostatními, má více potomků a gen s preferencí pro daný znak se v populaci postupně šíří (Flegr, 2007). Další je model, kdy za fixaci genů pro určitý typ pohlavních preferencí může být odpovědný smyslový tah. Ten může rozhodnout o tom, které znaky budou nakonec fixovány pohlavním výběrem.

Brodin and Haas (2006) napodobili ve své studii sexuální vtisk u mládřat vran pomocí systému, který používal výukový proces simulující optické vjemy. Mládřata byla trénována na 700 obrázcích pro rozpoznání buď černého, šedého nebo hybridního fenotypu vrány jako svůj vlastní. Po tréninku bylo vranám ukázáno 300 nových doposud neviděných obrázků vran. Ty vrány, které byly trénovány pro čistý poddruh, pak silně inklinovaly k obrázkům s trénovaným poddruhem. Ty, které byly

trénovány pro hybridní druh, pak poukázali slabší preferenci pro svůj vlastní druh. Dále byly modelovány situace, ve kterých byly hnízdícím ptákům vtištěny sexuální znaky jak čistých vraních rodičů, tak rodičů hybridních. Vrány se naučily rozpoznat obrázky čistých rodičů dříve, než obrázky s hybridními rodiči. Také vrány, trénované na čisté rodiče, se dopustily méně omylů, když byly vystaveny směsi neznámých obrázků. Sexuální vtištění, jak bylo modelováno, může být viděno jako průměrný vizuální vjem. To znamená, že může také existovat mezi zvířaty s velmi jednoduchým nervovým systémem.

Ukázalo se, že stabilní hybridní zóna dokáže být zachována díky jednoduchému výukovému mechanismu ovlivňujícímu preference při volbě partnera. Tento mechanismus sexuálního vtisku je velmi dobře znám mezi ptáky a různými dalšími taxami (Brodin, Haas, 2009).

Praktická pozorování množství hybridů v zóně však neodpovídají modelům studie Brodin and Haas (2009), která se opírá o data z výše zmíněné studie Brodin and Haas (2006), v níž se snažili pomocí počítačové simulace aplikovat pravděpodobnost výběru partnera dle sexuálního vtisku. V praxi bylo pozorováno ve sledované části hybridní zóny menší množství hybridů, než bylo předpovězeno modelem. Nedokážeme proto určit, do jaké míry je sexuální vtisk odpovědný za udržení hybridní zóny.

8. Závěr

Vrána obecná černá a vrána obecná šedá jsou dva poddruhy, které se stýkají na území střední Evropy. V oblasti překryvu jejich areálů vznikla hybridní zóna, kde dochází ke křížení poddruhů. Hybridní zóna vrány je často zkoumaným fenoménem, zejména díky snadnému rozpoznání fenotypu, i na větší vzdálenost. Oba poddruhy a hybridy odlišujeme hlavně podle barevné rozdílnosti, žádná podrobná genetická zkoumání jsem nezaznamenala. Zdá se, že vzhledem k opatrnosti druhu při hnízdění a obtížné dostupnosti hnízd, je neskutčné získat adekvátní vzorky pro důkladný genetický výzkum. Hybridní zóna se táhne v poledníkovém směru celou Evropou a některé zdroje uvádějí, že je široká až 500 km. Zdá se být poměrně stabilní v průběhu dlouhého časového období.

Dlouhodobým početním trendem se zdá být úbytek černé formy na úkor šedé. Zimoviště vrány šedé se často kryjí s hnízdním areálem vrány černé. Zajímavé je však zjištění z 2. poloviny 20. století, kdy se ukázalo, že vrána šedá proniká na území vrány černé i v mimohnízdním období. I výsledky pozorování za poslední desetiletí naznačují, že zřejmě dochází k posunu hranice, vesměs na úkor právě vrány černé.

V porovnání s hybridní zónou myši, která se také táhne celou Evropou od severu k jihu a je široká jen okolo 20 km, je hybridní zóna vran velmi rozsáhlá. V hybridní zóně myši je genom zmapován takřka kompletně, zatímco vraní hybridní zóna je lépe zmapována dosud pouze z hlediska preferenčních mechanismů.

Výsledky studií, které se zabývají hybridní zónou vran, ukázaly, že upřednostňované prostředí nevysvětluje prioritu ve výběru partnera a za upřednostnění je pravděpodobně zodpovědný výběr s ohledem na fenotyp. Dosud však nebylo zjišťováno, zda se černé a šedé vrány neliší v některém z redukčních parametrů v závislosti na různých klimatických podmínkách. Avšak budování hnízd u černých a šedých vran zdá se být ve shodě z hlediska načasování během hnízdního období (Haas a kol., 2010). Tato problematika byla ale zkoumána u myši. Současné výzkumy potvrdily, že hybridní zóna myši není závislá na vnějších klimatických podmínkách (Macholán, Muclinger, 2007).

Data vzešlá z jednotlivých studií jsou snadno zpochybnitelná vzhledem k používaným metodám sběru dat. Každá metoda může být nepřesná. Abychom

docílili nezpochybnitelných výsledků, musela by se pozorování uskutečnit ve všech částech hybridní zóny současně. Další, i když mnohem nákladnější variantou, by mohlo být sčítání vran ze snímků pořízených družicí.

Dosavadní převážně behaviorální studie a práce založené na sledování vnějších znaků zatím nevyřešily status hybridů vran a jejich rodičovských linií. Nyní je potřeba, aby nastoupily moderní genetické metody, které mohou vnést více světla do našich znalostí o mechanismech udržování poměrně stabilní a široké hybridní zóny u vran a prokážou, zda za mizení černých vran a naopak šíření šedé formy není zodpovědná třeba nesymetrie v genetické výbavě obou poddruhů.

9. Literatura

- BARTON N. H., HEWITT G. M., 1985: Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 113-148
- BEJČEK V., ŠŤASTNÝ K., 2001: Encyklopedie ptáků. Rebo production, Praha: 288 s.
- BEJČEK, V., ŠŤASTNÝ, K., HUDEC, K. 1995: Atlas zimního rozšíření ptáků v České republice 1982–1985. H&H, Jinočany: 270 s.
- BRODIN A., HAAS F., 2006: Speciation by perception. *Anim. Behav.* 72: 139-146
- BRODIN A., HAAS F., 2009: Studie Hybrid zone by non-adaptive mate choice. *Evol. Ecol.* 23: 17-29
- CARWARDINE M., 2010: Rekordy ze světa zvířat. Slovart, Praha: 256 s.
- CEPÁK J., KLVAŇA P., ŠKOPEK J., SCHOEPFER L., JELÍNEK M., HOŘÁK D., FORMÁNEK J., ZÁRYBNICKÝ J., 2008: Atlas migrace ptáků české a slovenské republiky. Aventium, Praha: 607 s.
- COOK A., 1975: Changes in the Carrion / Hooded Crow hybrid zone and the possible importace of climate. *Bird Study* 22: 165-168
- ed. DANKO Štefan, 2002: Rozšírenie vtákov na Slovensku. Veda, Bratislava: 686 s.
- DARWIN CH., 2005: O pohlavním výběru. Academia, Praha: 470 s.
- DVORAK M., RANNER A., BERG H. M., 1993: Atlas der Brutvögel Österreichs. Umweltbundesamt, Wien: 526 s.
- FELIX J., HÍSEK K., 2011: Ptáci. Aventium, Praha: 223 s.
- FLEGR J., 2007: Úvod do evoluční biologie. Academia, Praha: 544 s.
- FRYNTA D., MACHOLÁN M., 1997: Myš domácí. *Vesmír* 76: 145-148
- HAAS F., POINTER M. A., SAINO N., BRODIN A., MUNDY N. I., HANSSON B., 2009: An analysis of population genetic differentiation and genotype-phenotype

- association across the hybrid zone of carrion and hooded crow using microsatellites and MC1R. *Molecular Ecology* 18: 294-305
- HAAS F., KNAPE J., BRODIN A., 2010: Habitat preferences and positive assortative mating in avian hybrid zone. *Journal of Avian Biology* 41: 234-247
- HALDANE J. B. S., 1922: Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *J. Genet.* 12: 101-109
- HUDEC K. a kol., 1983: Fauna ČSSR Ptáci 3/II. Academia, Praha: 1236 s.
- KURZ A., MUSIL P., 2008: Početnost a preference prostředí vrány obecné (*Corvus corone*) a straky obecné (*Pica pica*) na Třeboňsku. *Sylvia*: 119-131
- MACHOLÁN M., MUNCLINGER P., 2007: Hybridní zóny a „záhada záhad“. *Živa* 3: 134-137
- MAYR E., 2009: Co je evoluce. Academia, Praha: 354 s.
- MLÍKOVSKÝ J., 2003: Ornitologické tabulky. Český svaz ochránců přírody, Vlašim: 48 s.
- RANDLER CH., 2007: Assortative mating of Carrion *Corvus corone* and Hooded Crows *C. cornix* in the hybrid zone in eastern Germany. *Ardea* 95: 143-149
- ROLANDO A., LAIOLO P., 1994: Habitat selection of hooded and carrion crows in the alpine hybrid zone. *Ardea* 82: 193-200
- SAINO N., 1992: Selecting for foraging habitat and flocking by crow *Corvus corone* phenotypes in a hybrid zone. *Ornis Scand.* 23: 111-120
- SAINO N., VILLA S., 1992: Pair composition and reproductive success across a hybrid zone of Carrion Crows and Hooded Crows. *Auk* 109: 543 – 555
- SIVÁK M., 2009: Chytráci ve zvířecí říši: říši: Vyrobí si zbraň a jdou na lov!. *Epocha* 16: 31
- STORCH D., 1995: Hybridní zóna a vrány. *Vesmír* 74: 451
- STORCH D., 2000: O vzniku druhů přirozeným výběrem. *Vesmír* 79: stran: 550-552
- ŠTYS P., 1992: Zákonitosti evoluce organismů. In: ROZSYPAL S.[ed.]: *Fylogeneze, systém a biologie organismů*. SPN, Praha: 643-689 s.

ŠŤASTNÝ, K., RANDÍK, A., HUDEC K. 1987: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČSSR 1973/77. Academia, Praha: 484 s.

ŠŤASTNÝ, K., BEJČEK, V., HUDEC, K. 1996. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 1985–1989. H&H, Jinočany: 457 s.

ŠŤASTNÝ, K., BEJČEK, V., HUDEC, K. 2006: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001–2003. Aventinum, Praha: 464 s.

VAŠÁK P., DUNGEL J., 2005: Lesní ptáci. Aventinum, Praha: 223 s.

WENDLER F., 1995: Ptáci lesů, luk a polí. Ikar, Praha: 286 s.

WENDLER F., 1997: Obojživelníci a plazi. Ikar, Praha: 287 s.