

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Věra Burešová

**Změny hybridní zóny lejska bělokrkého
(*Ficedula albicolis*) a lejska černohlavého
(*Ficedula hypoleuca*)**

**Changes of hybrid zone of Collared
Flycatcher (*Ficedula albicolis*) and Pied
Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*)**

Diplomová práce

Obor: N 1501 zoologie

Vedoucí práce: prof. Ing. Stanislav Bureš, CSc.

Olomouc 2010

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci zpracovala samostatně pod vedením prof. Ing. Stanislava Bureše CSc. a s použitím citované literatury.

V Olomouci 3.5. 2010.....

Poděkování

Děkuji především mému školiteli, prof. Ing. Stanislavu Burešovi, CSc., za vedení mé diplomové práce, sběr dat, zapůjčení studijních materiálů, cenné rady, doporučení a korektury textu. Dále děkuji Miroslavu Chráskovi za technickou pomoc a řešení problémů s PC.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Věra Burešová

Název práce: Změny hybridní zóny lejska bělokrkého (*Ficedula albicolis*) a lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*)

Typ práce: diplomová

Pracoviště: Katedra zoologie, PřF UP, Olomouc

Vedoucí práce: prof. Ing. Stanislav Bureš, CSc.

Rok obhajoby práce: 2010

Souhrn

Ve své diplomové práci popisuji změny početnosti lejska bělokrkého a černohlavého v letech 1996-2009 na lokalitách v podhůří Jeseníků.

Zjistila jsem významný posun areálu lejska bělokrkého, který se, dle mých předpokladů, rozšiřuje do vyšších nadmořských výšek, kde se jeho areál výskytu ještě více překrývá s areálem výskytu lejska černohlavého.

Zdá se, že hybridní zóna se posouvá do vyšších nadmořských výšek. Na mnou sledovaných lokalitách však bylo nalezeno velmi málo hybridních párů z důvodu snižujícího se počtu lejska černohlavého v posledních letech a nízké kompetice o dutiny, kdy nedochází k nutnosti vytvářet smíšené páry z důvodu nenalezení nespárovaného samce.

Hnízdní úspěšnost na lokalitách byla zřejmě nejvíce ovlivněna predací. Na lokalitě Rabštejn je navíc patrný klesající trend hnízdní úspěšnosti lejska černohlavého a zároveň největší predace. Na lokalitě Karlova Studánka se predace nevyskytuje a hnízdní úspěšnost lejska černohlavého se zde zvyšuje.

Klíčová slova: lejsk bělokrký, lejsk černohlavý, početnost, klimatické změny, hybridní zóna

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Věra Burešová

Title: Changes of hybrid zone of Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) and Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*)

Type of thesis: diploma paper

Department: Department of zoology, Palacky University, Olomouc

Supervisor: prof. Ing. Stanislav Bureš, CSc.

The year of presentation: 2010

Summary

I have studied the changes in the abundance of Collared Flycatcher and Pied Flycatcher in 1996-2009 at sites in the foothills of the Jeseníky mountains.

I found an important shift in the area of Collared Flycatcher, which, according to my assumptions, extending to higher altitudes, where his area is more overlapping with the area of Pied Flycatcher.

It seems that the hybrid zone is shifted to higher altitudes. But on my sites, there were found very few hybrid pairs due to the declining number of Pied Flycatcher in recent years and low competition for cavities, where there is no need to create mixed couples when unpaired males aren't found.

Nesting success was affected by predation. On Rabštejn, there is a downward trend in breeding success of Pied Flycatcher and largest predation, too. Predation is absent in Karlova Studánka and nesting success of Pied Flycatcher increases here.

Key words: Collared Flycatcher, Pied Flycatcher, abundance, global climate changes, hybrid zone

Obsah

1.	Úvod.....	8
1.1	Evoluční historie rozšíření lejsků.....	8
1.2	Rozšíření lejska bělokrkého a lejska černo­hlavého v současné době.....	9
1.3	Trendy početnosti lejska bělokrkého a lejska černo­hlavého.....	11
1.4	Proč může docházet k ubývání lejsků?.....	13
1.4.1	Predace hnízd.....	13
1.4.2	Kompetice.....	15
1.4.3	Vliv počasí na zimovišti.....	16
1.4.4	Změny v načasování migrace.....	17
1.4.5	Jak odpovídají ostatní pěvci na změny klimatu?.....	19
1.4.6	Jak souvisí reprodukce lejsků se změnami klimatu na hnízdišti?.....	20
1.5	Hybridní zóna.....	22
1.5.1	Struktura hybridní zóny lejska bělokrkého a lejska černo­hlavého.....	22
1.6	Cíle diplomové práce.....	26
2.	Metodika.....	27
2.1	Charakteristika studijních ploch.....	27
2.2	Sběr dat.....	28
2.3	Vyhodnocení dat.....	28
3.	Výsledky.....	29
3.1	Dynamika početnosti.....	29
3.2	Reprodukční úspěšnost.....	31
4.	Diskuze.....	38
4.1	Změny početnosti lejska černo­hlavého a možné důvody.....	38
4.2	Změny v početnosti lejska bělokrkého a vztahy mezi oběma druhy lejsků.....	40
4.3	Změny v hybridní zóně v závislosti na změnách klimatu.....	42
5.	Seznam citované literatury.....	45

1. Úvod

V posledních přibližně dvaceti letech se mění početnost ptáků. Ubývá druhů hnízdících zejména v otevřené krajině, ale i některých lesních druhů (Hewson 2009, Goodenough 2009, Sanz 2003). Proto je důležité studium příčin úbytku ptáků. Jako modelový druh jsem si vybrala lejska černohlavého, jehož početnost ve velké části Evropy v posledních letech klesá (BirdLife International *in* Šťastný a kol. 2008).

Druhy lejsků vznikly nikoliv u ptáků známou ekologickou speciací jako „Darwinovy pěnkavy“, ale alopatickou speciací. Genetické rozdíly mezi současnými druhy lejsků byly vytvořeny v poslední době ledové, kdy pravděpodobně přežívali ve čtyřech oddělených refugiiích. Po oteplení klimatu se lejsků bělokrký a černohlavý rozšířili i do střední a východní Evropy, kde se setkali a vytvořili dnešní klinální hybridní zónu napříč Evropou (Saetre a kol. 2001). Nově se také setkali na ostrovech Gotland a Öland (Lundberg a Alatalo 1992). Díky dvěma typům hybridních zón jsou lejskové vhodnou skupinou pro studium speciace a hybridizace.

Úbytek lejska černohlavého v poslední době ve velké části jeho areálu, a zvláště v hybridních zónách, omezuje, někdy i znemožňuje tyto studia. Pochopení příčin změn je vedeno i z aspektu dynamiky hybridních zón.

,

1.1 Evoluční historie rozšíření lejsků

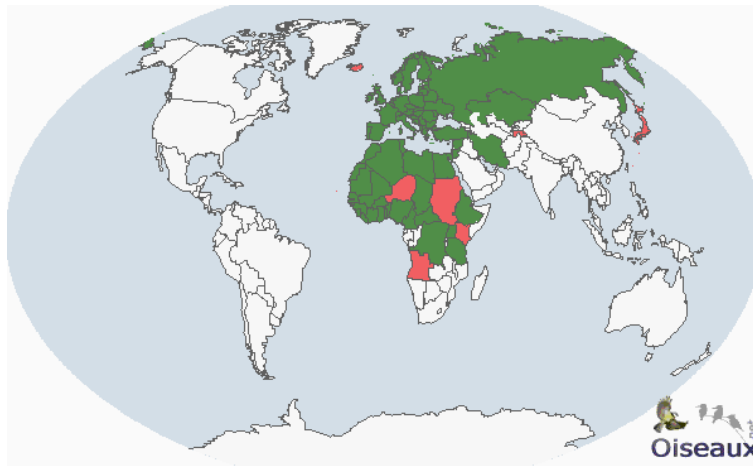
Ficedula genus (*Muscicapidae*) zahrnuje 31 druhů lesních pěvců, kteří žijí zejména v jihovýchodní Asii. Dnešní čtyři linie lejsků přežívaly poslední dobu ledovou pravděpodobně ve čtyřech oddělených refugiiích – v severní Africe (*Ficedula speculigera*), okolo Kavkazu (*Ficedula semitorquata*), v Itálii (*Ficedula albicollis*) a na Iberském poloostrově (*Ficedula hypoleuca*). Poslední dva druhy expandovaly po skončení glaciace na sever a východ, ve střední a východní Evropě pak vytvořily zónu sekundárního kontaktu (Saetre a Saether 2010). V poslední době se tato zóna vytvořila i na ostrovech Gotland a Öland. Lejsků bělokrký (*Ficedula albicollis*) kolonizoval Öland na konci padesátých let minulého století a Gotland o něco dříve, ale

pravděpodobně ne dřív než před 150 lety (Lundberg a Alatalo 1992 *in* Saetre a Saether 2010).

1.2 Rozšíření lejska bělokrkého a lejska černohlavého v současné době

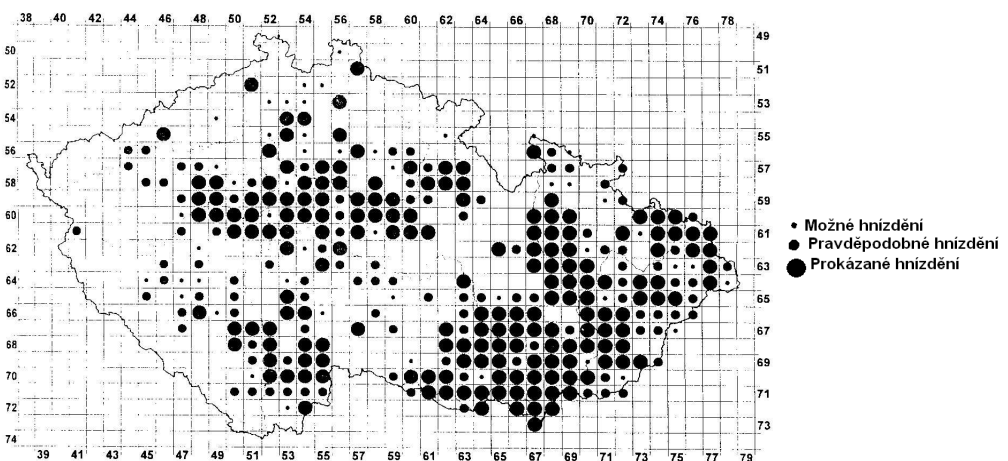
Lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*) obývá Evropu, nejpočetněji pak její centrální a východní část (Českou republiku, Slovensko, Maďarsko, Rumunsko a Ukrajinu). Okrajově je rozšířen ve východní Francii a jižním Německu, v Polsku, Bělorusku, jihozápadním Rusku a Chorvatsku. Izolované populace žijí v jižní Itálii a na ostrovech Gotland a Öland u pobřeží jižního Švédska. Tah lejska bělokrkého probíhá jižním a jihovýchodním směrem přes Středomoří do zimovišť ve východní a jižní Africe (Konžská Demokratická republika, Uganda, Zambie) (Hromádko *in* Cepák 2008).

Lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) hnízdí souvisle ve velké části Evropy. Chybí na jihu a jihovýchodě, na západě a jihozápadě je jeho výskyt ostrůvkovitý. Evropská část areálu tvoří více než 75% areálu celosvětového. Dále je rozšířen v západní Asii až po Altaj a v severní Africe (Šťastný a kol. 2006). V Evropě žije lejsek černohlavý evropský *F.h. hypoleuca*. Jeho tah probíhá téměř výhradně jihozápadním směrem, zimují v tropické části západní Afriky jižně od Sahary (na citrusových plantážích, galeriových lesích a lesnatých savanách). Nejdůležitější tahová zastávka je na západě Iberského poloostrova, kde ptáci odpočívají a doplňují energii před cestou přes Středozemní moře a Saharu (Hromádko *in* Cepák 2008).



Obr. 1: Mapa celosvětového rozšíření lejska černohlavého a bělokrkého. Zeleně je označeno místo pravidelného výskytu lejsků, červeně občasný výskyt (www.oiseaux.net). Rozšíření lejsků však ve skutečnosti není tak souvislé, jak zde vypadá (viz Obr. 2,3,4,5).

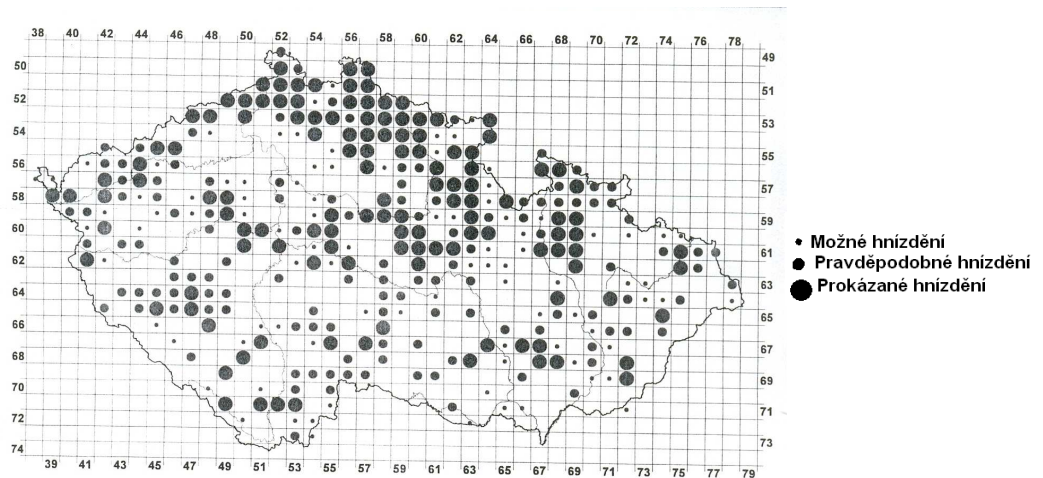
V Čechách je rozšíření lejska bělokrkého koncentrováno ve středu, na východě a jihu (viz Obr. 2). Na Moravě je patrný víceméně souvislý severojižní pruh (Šťastný a kol. 2006). Hnízdní denzita lejska bělokrkého je někdy vzhledem ke koloniálnímu způsobu hnízdění velmi vysoká (zejména v listnatých lesích na Rakovnicku, v údolí Berounky, na Pálavě a v Lánské oboře).



Obr. 2: Mapa hnízdního rozšíření lejska bělokrkého v ČR (Šťastný a kol. 2006).

Lejsek černohlavý se na našem území vyskytuje od středních poloh až po horní hranici lesa (v Krkonoších do 1200 m n. m., v Krušných Horách do 700 m n. m.), převážně v severní polovině České republiky (viz Obr. 3). Nejvyšší

prokázané zahníždění hlásil S. Bureš u Kurzovní chaty v Jeseníkách ve 1200 m n. m. (Šťastný a kol. 2006).



Obr. 3: Mapa hnízdního rozšíření lejska černohlavého v ČR (Šťastný a kol. 2006).

1.3 Trendy početnosti lejska bělokrkého a lejska černohlavého

V letech 1970-90 byly stavy obou druhů lejsků v Evropě víceméně stabilní, teprve v posledním desetiletí minulého století došlo k jejich zřetelnému poklesu ve velké části západní Evropy a ve Skandinávii. Na východě, v klíčových oblastech výskytu, zůstaly stavy stabilní nebo dokonce rostly (Cepák a kol. 2008, Šťastný a kol. 2006).

Lejsek bělokrký se během minulého století šířil na sever a západ. Avšak na západním okraji areálu – ve Francii a Švýcarsku, došlo v posledních patnácti letech k poklesu početnosti. Klíčové oblasti výskytu lejska bělokrkého jsou v Rumunsku, v Rusku a na Ukrajině, kde jsou jeho stavy stabilní nebo rostoucí. Celá evropská populace byla odhadnuta na více než 1,4 milionu hnízdicích párů a populační trend byl v roce 2004 hodnocen jako mírně rostoucí (BirdLife International *in* Šťastný a kol. 2006).

Z map hnízdního rozšíření lejska bělokrkého v ČR je patrné, že od jihovýchodu na severozápad počet obsazených kvadrátů klesá a totéž platí i pro početnost. Celkově se však počet obsazených kvadrátů v posledních třiceti letech zvýšil ze 37% na 48% a na 53% v letech 2001-03. Pro období

1985 až 1989 byl stav v ČR odhadnut na 25 000-50 000 hnízdících párů, v letech 2001-03 na 35 000-70 000 párů. Vzrůstající trend je potvrzen výsledky Jednotného programu sčítání ptáků v ČR v letech 1982-2003, které rovněž prokázaly rostoucí početnost s průměrným navýšením 4,16% (Šťastný a kol. 2006).

Početnost **lejska černohlavého** klesla v posledním desetiletí minulého století v celé Skandinávii a velké části západní Evropy (Šťastný a kol. 2006). V některých částech areálu klesá početnost populace lejska černohlavého v posledních letech velmi dramaticky - například ve Velké Británii klesla během let 1990-2004 o 43% (Goodenough a kol. 2009). V Srbsku a na Ukrajině zůstaly stavy početnosti stabilní. Hnízdní stavy lejska černohlavého v Evropě jsou odhadovány na více než 14 milionů párů a populační trend jako mírně klesající (BirdLife International *in* Šťastný a kol. 2006).

Početnost hnízdních populací lejska černohlavého v ČR byla v letech 1985-89 stanovena na 10 000-20 000 párů (Šťastný a Bejček *in* Šťastný a kol. 2006). V období mapování v letech 2001-03 byla odhadnuta na 12 000-24 000 párů. S růstem ploch s výskytem lejska černohlavého se zároveň zvyšuje i početnost. V letech 1973-77 bylo obsazených kvadrátů v ČR 34%, v letech 1985-89 52%, 2001-03 54%. Výsledky Jednotného programu sčítání ptáků v ČR od r.1982 ukazují stabilní stavy populací lejska černohlavého (Šťastný a kol. 2006). V současné době je zaznamenáváno snižování početnosti na více moravských lokalitách (Bureš *in verb.*).

1.4 Proč může docházet k ubývání lejsků?

Během 20. století dochází ke změnám klimatu, zejména k růstu teplot vzduchu a změnám v rozložení srážek na Zemi. V suchých oblastech množství srážek klesá, v mírném pásu se celkový objem srážek zvyšuje (IPPC 2007 *in* Koschová 2008). V mírném pásu nastávají dříve jarní vysoké teploty. S těmito změnami souvisí i následující faktory, které ovlivňují početnost populace lejsků:

- Neúspěšnost hnízdění vlivem predace (Adamík a Král 2008) a kompetice (Goodenough 2009).
- Vliv počasí na zimovišti způsobený severoatlantickou oscilací (NAO) v prosinci až březnu (Weidinger a Král 2007, Goodenough 2009) a z toho vyplývající možnost mortality pěvců na zimovišti a tahu (Hubálek a Čapek 2008).
- Možný vliv klimatických změn na jarní teploty během hnízdění (Weidinger a Král 2007, Goodenough 2009) a z toho vyplývající možný nedostatek potravy v době nejintenzivnějšího krmení mláďat (Laaksonen a kol. 2006).

V následujících kapitolách se pokusím objasnit tyto faktory podrobněji.

1.4.1 Predace hnízd

Hnízdní dutiny a budky lejska bělokrkého i černošedého jsou predovány strakapoudem velkým, kunou lesní, myšicí a dalšími predátory, kteří mohou v krajních situacích způsobit úhyn mláďat i častým rušením hnízda s mláďaty, přičemž ovlivňují denní aktivitu pleněného druhu (Bureš 1983).

Vzrůstající početnost plchů a s ní související nárůst predace je novým nebezpečím pro reprodukci lejsků. Ačkoliv se plši běžně živí plody, po skončení hibernace často predují v hnízdních dutinách ptáků. Početnost plchů má vyšší vliv na úmrtnost mláďat (predace je nejčastějším důvodem úmrtí mláďat) než načasování jejich hnízdění v roce. V souvislosti s dřívějším nástupem vyšších jarních teplot posouvá sice lejsk bělokrký dobu hnízdění o 4 dny za 10 let (Weidinger a Král 2007), avšak tento posun je malý a nesníží predaci hnízd plchy (Adamík a Král 2008). Adamík a Král

(2008) popsali výrazné posuny v jarní fenologii plchů a lejsků, ve smyslu časnější reprodukce, které souvisejí s jarními teplotami.

Byl nalezen významný přírůstek v počtu plchů závislý na příznivém počasí a bohaté úrodě semen (Adamík a Král 2008): Mírné počasí může snížit energetické výdaje plcha a uspišit začátek olisťování rostlin a rašení pupenů, které jsou hlavní složkou potravy v jarním období, což má příznivý vliv na rozmnožování a přežívání plchů a způsobuje tak růst početnosti jejich populace.

Dlouhodobým sledováním v Dlouhé Loučce bylo zjištěno, že nejběžnější predátor, plch velký (*Glis glis*), preduje stejně vejce a mláďata, zatímco plšík lískový (*Muscardinus avellanarius*) a plch lesní (*Dryomys nitedula*) především vejce před a v době inkubace (Adamík a Král 2008). Oproti tomu v Litvě je nejběžnějším predátorem hnízd lejska černošedého (20,5% hnízd) plch lesní. Živí se zde vejci, mláďaty i dospělými ptáky, stejně jako plch velký, který zničil 14,6% hnízd. Plšík lískový i zde preduje, stejně jako v ČR, zejména vejce (zničil 6,6% hnízd), nenapadá mláďata ani dospělé (Juškaitis 2006).

Po srovnání četnosti predace hnízd lejska černošedého v Litvě, Německu a České republice je patrné, že v Litvě, a zejména v Německu má lejska černošedá mnohem větší ztráty mláďat vlivem predace než v České republice (Adamík a Král 2008).

V Dlouhé loučce je nejvíce poškozen predací všech tří druhů plchů lejska bělokřký - má největší ztráty mláďat ve srovnání s ostatními druhy hnízdícími v Dlouhé Loučce (lejskem černošedým, sýkorou modřinkou, sýkorou koňadrou, sýkorou babkou, sýkorou uhelníčkem a brhlíkem lesním) (Adamík a Král 2008). Sýkora koňadra je predována méně než lejsci, a to pouze plchem velkým a plchem lesním (Juškaitis 2006).

Také v Německu (Koppmann-Rumpf a kol. 2003 in Adamík a Král 2008) a Litvě (Juškaitis 2006) trpí lejsci, nejpozději hnízdící ptáci, největší ztrátou mláďat vlivem predace (29 a 17%), zatímco sýkora koňadra je predována mnohem méně (8 a 10%) (Adamík a Král 2008).

Možné důvody:

- 1) Lejsek černohlavý začíná hnízdění později než sýkorky. Hnízdní období lejska se překrývá s obdobím aktivity plšíka lískového (Juškaitis 1995, Vaughan 2001 *in* Juškaitis 2006). Mezidruhové rozdíly v úmrtnosti mláďat jsou zřejmě důsledkem načasování hnízdní periody ptáků (Adamík a Král 2008).
- 2) Sýkorky jsou mnohem agresivnější a schopné hájit svá hnízda před plšíkem lískovým (Lozan 1970, Juškaitis 1995, Gatter *et* Schütt 1999 *in* Juškaitis 2006)
- 3) Lejscí a plšík lískový používají stejný rostlinný materiál ke stavbě hnízd, zatímco sýkorky používají zbytky srsti a vlny, která může obsahovat mnoho parazitů, například blechy. Plšík lískový si v pozdějším jaru vybírá více hnízda lejsků než sýkorek (Vaughan 2001 *in* Juškaitis 2006).

1.4.2 Kompetice

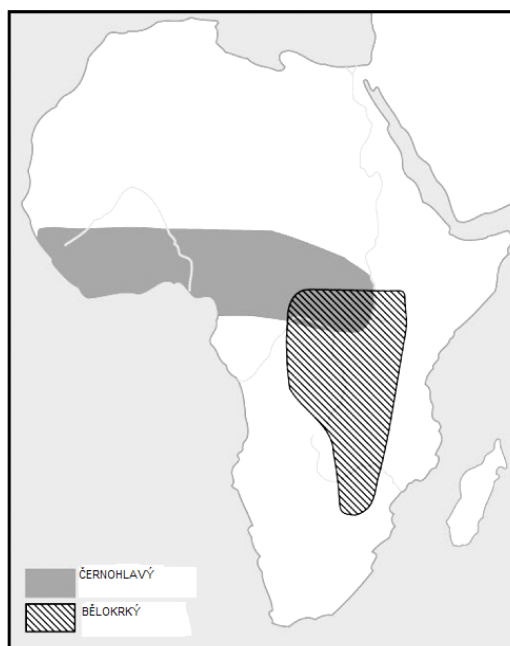
Nárůst zimních teplot se pozitivně odráží na velikosti populace rezidentních druhů a se vzrůstem početnosti populací i k nárůstu kompetičního chování. Sýkory začínají hnízdit dříve než lejscí, vybírají si své teritorium a hnízdní dutiny (Sanz a kol. 2003, Ahola a kol. 2007).

Přestože je lejsek podstatně slabší než sýkora, snaží se zabrat dutiny a vypudit z nich sýkoru. Někdy se mu to podaří, často však zahyne. Dá se předpokládat, že pokud se interval mezi kladením vajec obou druhů sníží, zvýší se šance lejska na zabránění hnízdních dutin. Sýkory, které se totiž ještě nedostaly do inkubační fáze, při napadení spíše hnízdo opustí (Ahola a kol. 2007).

Na mých studijních plochách se kompeticí nezabývám, protože je zde hodně volných budek, o které lejscí nemusejí bojovat.

1.4.3 Vliv počasí na zimovišti

Ke změně početnosti lejsků přispívají významněji faktory na zimovištích (Obr. 4) a během migrace než v hnízdním areálu (Goodenough a kol. 2009). Hewson a Noble (2009) tvrdí, že migranti na dlouhou vzdálenost vykazují úbytek z důvodu klimatických změn na jejich zimovišti. Množství potravy na zimovišti ovlivňuje dobu návratu jedince na hnízdiště (tukové zásoby, a tedy rychlost a úspěšnost migrace) a tím i jeho reprodukční úspěšnost.



Obr. 4: Zimoviště lejska černohlavého a bělokrkého (Veen a kol. 2007)

Robinson (2007) prokázal, že přežívání pěti z deseti druhů pěvců hnízdících v Británii, souvisí se silou severoatlantické oscilace. Zimní index severoatlantické oscilace¹ je důležitý ukazatel velikosti hnízdní populace, pravděpodobně proto, že ovlivňuje nabídku potravy v Africe a na migračních zastávkách (Goodenough 2009). Korelace mezi hodnotou zimního indexu NAO a velikostí hnízdní populace je u migrantů na dlouhou vzdálenost negativní. Více hnízd je obsazeno v roce s nízkým indexem NAO než v roce

¹ Severoatlantická oscilace (NAO – North Atlantic Oscillation) je klimatický jev, pozorovaný na severu Atlantického oceánu a spojený se změnami tlaku mezi tlakovou níží nad Islandem a tlakovou výší u Azorských ostrovů. Negativní severoatlantická oscilace představuje situaci se slabším západním prouděním, kdy je sušší a teplejší počasí nad střední a severní Evropou a více bouřlivé nad jihem Evropy a severní Afrikou. Při pozitivní severoatlantické oscilaci přináší silné západní proudění vlhčí vzduch nad severní Evropou a sucho do oblasti Středomoří.

s vysokým indexem NAO. Nízká – negativní hodnota NAO je totiž spojena s vyššími srážkami v oblasti Sahelu a v jižní Evropě, které způsobí větší nárůst vegetace a vyšší abundanci hmyzu (Rodó a kol. 1997, Gemmill 2005, Chen a Wang 2007 *in* Goodenough a kol. 2009), která má významný vliv na přežívání na zimovištích i na tahu (Bibby a Green 1980, Newton 2006 *in* Goodenough 2009). Také Laaksonen a kol. (2006) popsal závislost úhrnu srážek v oblasti Sahelu a velikost snůšky finské populace lejsků. Ačkoliv velikost snůšky závisí na více faktorech, vzrůstající srážky na zimovišti v létě před příletem lejsků predikují lepší kondici ptáků v následující hnízdní sezóně (Laaksonen 2006). Jestliže podmínky na zimovištích jsou příznivé, velikost snůšky roste (Laaksonen a kol. 2006).

1.4.4 Změny v načasování a v rychlosti migrace

Nejdůležitější odezvou migrujících ptáků na změnu klimatu je posun doby příletu na hnízdiště (Gordo 2007). Dřívější přílet na hnízdiště umožní časnější vybudování lepšího hnízdního teritoria, dřívější započení snášení vajec a krmění mláďat v době vrcholu potravní nabídky. Existuje tedy silná selekce na změny v načasování migrace a hnízdění, které reflektují adaptivní odpovědi na globální změny klimatu (Cotton 2003). Oteplování v Africe se zrychluje, takže je stále více pravděpodobné, že změny fenologie na hnízdišti nebudou hrát takovou roli jako změny na zimovišti (Cotton 2003).

Ptáci mohou uspíšit dobu příletu na hnízdiště buď dřívějším odletem ze zimoviště nebo rychlejší migrací. Načasování začátku migrace se řídí fotoperiodou, stavem tukových zásob a teplotami v subsaharských zimovištích (Gordo 2007, Cotton 2003). Jestliže mají ptáci dost tukových rezerv, nemusí při migraci dělat tolik zastávek, nemusí se tolik dokrmovat a migrace proběhne rychleji (Gordo 2007). Rychlost migrace a frekvenci zastávek určují kromě fyzického stavu ptáků také povětrnostní podmínky. Intenzita a rychlost jižních větrů totiž za posledních 40 let ve střední Evropě vzrostla (IPPC 2007 *in* Koschová 2008). Doba trvání migrace závisí i na

teplotách v místech, kudy ptáci migrují. Hüppop a Winkel (2006) předpokládají, že lejscí migrující „západní cestou“ podél Atlantiku jsou zvýhodněni rostoucími teplotami podél jejich migrační cesty, zatímco lejscí migrující „východní cestou“ musejí překonat „klimatickou bariéru“ ve střední Evropě (Hüppop a Winkel 2006).

Dobu začátku migrace ovlivňuje také pelichání. Ptáci většinou mění své peří v období před tahem na hnízdiště nebo na zimoviště. Tato výměna bývá ovlivněna dostupností potravních zdrojů, které jsou, jak již bylo zmíněno, ovlivněny klimatem. Například Van den Brink (2000) poukazuje na to, že výměna ocasního peří vlaštovek obecných (*Hirundio rustica*) úzce souvisí s podmínkami, které panují v zimovišti v Africe. Rychlost přepeřování byla vyšší v letech, kdy byly vyšší srážkové úhrny a tím pádem vzrostla i abundance hmyzu, coby potravy vlaštovek (Koschová 2008).

Datum každoročního návratu 45 druhů stěhovavých ptáků na Moravu (během let 1881-2007) vykazuje korelaci se severoatlantickou oscilací (NAO) v předcházející zimě. Ptáci přiletěli signifikantně dřív po zimě s vysokým indexem NAO (to znamená teplejší jaro než jsou průměry ve střední Evropě) ze všech zimovišť v Evropě a severní Africe. Avšak vliv NAO na dobu návratu nebyl prokázán u migrantů na dlouhou vzdálenost (například lejsků) zimujících v subsaharské Africe (Hubálek a Čapek 2007). Zřejmě jen ve Velké Británii je zimní NAO index signifikantní prediktor velikosti hnízdní populace lejska černohlavého v následujícím roce (Goonedough a kol. 2009). Je možné, že mnoho migrantů na dlouhé vzdálenosti bude negativně ovlivněno změnou klimatu.

Populace lejska černohlavého v jihozápadním Švédsku prodloužila interval mezi dobou přiletu a začátkem hnízdění (Ahola a kol. 2004). Tento posun je vysvětlen tím, že jarní teploty rostou (oproti dlouhodobému průměru) pouze v krátkém období jenž se shoduje s dobou tahu nad severní částí centrální Evropy (Ahola a kol. 2004). Dále také víme, že větší množství jarních srážek vede k dřívějšímu zahnízdění (je dříve vrchol potravní hojnosti). Intenzita srážek se ale liší mezi různými oblastmi.

1.4.5 Jak odpovídají ostatní pěvci na změny klimatu?

Pouze někteří migranti na velkou vzdálenost odpovídají na změny klimatu odlišnostmi v chování na zimovišti i hnízdišti. Dálkoví migranti totiž regulují dobu odletu zejména endogenními procesy a dle fotoperiody. Klima na hnízdišti a na zimovišti se mění s různou rychlostí, což brání tomu, aby se mohli ptáci na změny efektivně adaptovat. Migranti na krátkou vzdálenost jsou mnohem flexibilnější (Both a Visser 2001).

Hlavní selekční tlak při načasování reprodukce (ultimátní faktor) je na synchronizaci mezi reprodukcí a dostupností potravy. Reprodukce začíná mnohem dříve, než je největší nabídka potravy. Proto mohou jedinci začít reprodukci jako odpověď na náznaky v prostředí (proximátní faktor), které předpovídají pozdější potravní nabídku.

Rostoucí jarní teploty v oblastech mírného pásu během posledních tří desetiletí (zvýšení o 0,2°C za rok) vedly k posunu jarní fenologie a mnoho stálých druhů ptáků na ni odpovědělo změnou doby hnízdění (Crick 2004 *in* Weindinger a Král 2007). U drozdů se vyskytuje tendence k dřívějšímu hnízdění. Avšak je zde kontrastní pattern mezi samostatně a skupinově hnízdícími druhy. Všechny tři druhy drozdů posunuli během let 1964-2006 načasování své hnízdní periody. Mnoho druhů začalo snášet vejce dříve v roce s vyšší jarní teplotou (Najmanová a Adamík 2009). Rostoucí teploty v květnu způsobily také posun hnízdění ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) (Hušek a Adamík 2008). Doba mezi prvním a druhým hnízděním vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) a rozpětí této doby mezi jednotlivými páry roste s rapidně se oteplujícím jarem v letech 1971-2005 (Møller 2007). Oproti tomu, u sýkory koňadry se datum snášení vajec během let 1973-1995 nezměnilo, ale selekce na dřívější snášení je intenzivní (Visser a kol. 1998).

1.4.6 Jak souvisí reprodukce lejsků se změnami klimatu na hnízdišti?

Lejsek černohlavý migruje na velkou vzdálenost a hnízdit začíná mezi posledními (v květnu až červnu). Ačkoliv doba přiletu lejsků na hnízdiště se nemění (Weidinger a Král 2007), byl zjištěn posun data snůšky lejsků, který skutečně souvisí s globálním oteplováním (Both a kol. 2004). Například nizozemská populace posunula během posledních třiceti let dobu hnízdění o více než týden dopředu (doba přiletu se nezměnila) (Both a Visser 2005). Doba mezi přiletem a hnízděním se zkracuje a ptáci hnízdí krátce po přiletu. Načasování přiletu ze zimovišť je tedy pravděpodobně pod evolučním tlakem k adaptaci na změny klimatu (Both a kol. 2004).

Rok od roku klesající jarní teploty před rokem 1980 byly asociovány s trendem k pozdější snůšce. Postupné změny klimatických faktorů, zejména oteplování (0,2°C za rok) vyvolalo opačný trend - časnější hnízdění (o 0,4 dne každý rok) (Weidinger a Král 2007). Tento posun je ale příliš malý, doba snůšky přichází stále později v poměru s fenologií prostředí. Lejsek černohlavý v mírném pásu není schopen více uspišit dobu hnízdění. Pravděpodobně proto, že je omezen poměrně velkou nadmořskou výškou svého hnízdního areálu, a zejména datem svého pozdního přiletu (Sanz a kol. 2003). FAD (first arrival dates – doba přiletu prvního jedince) se totiž během let nemění a nekoreluje s lokální jarní teplotou (Weidinger a Král 2007). Ze záznamů lze však usuzovat na pozdější odlet ze zimovišť a v teplejších podmínkách rychlejší migraci na hnízdiště. Dle Weidingera a Krále (2007) je čas přiletu je pravděpodobně určen nízkými lokálními teplotami v časném jaru těsně před přiletem, které se během let nemění. Vliv lokálních jarních teplot v době snůšky lejska bělokrkého je poměrně silnější než vliv severoatlantické oscilace (NAO), která jen slabě koreluje s lokálními teplotami během periody kladení vajec (Weidinger a Král 2007).

V mírném pásu nebyla v populaci lejska černohlavého během posledních 18. let významně ovlivněna doba snůšky a hnízdění vzrůstajícími jarními teplotami. Avšak tento růst teplot se zdá být nepříznivý pro úspěšnost reprodukce, protože mezi dobou nejvyšší nabídky potravy a dobou krmení

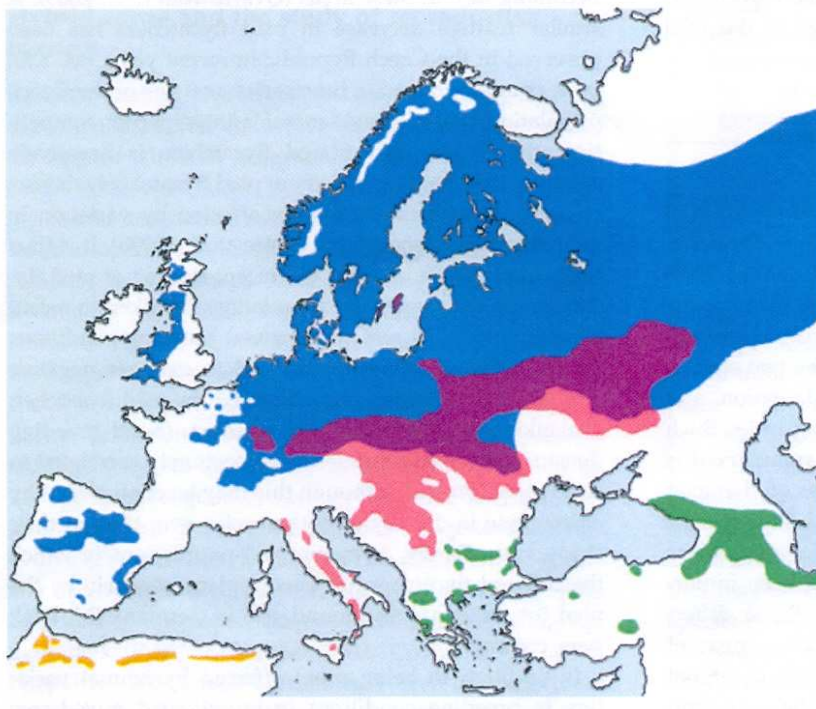
je nesoulad, což má za následek redukci růstu mláďat a sníženou míru přežívání vyvedených mláďat (Sanz a kol. 2003). Úspěšnost hnízdění je závislá na potravní nabídce po příletu na hnízdiště. Posun jarní fenologie změnil potravní nabídku potřebnou pro naklazení vajec, což vede k pozdější a menší snůšce u finské populace lejska černošedého, zřejmě proto, že se vrací ze zimovišť v horší kondici (Laaksonen 2006). U nás se interval mezi příletem na hnízdiště a naklazením prvního vejce u lejska bělokřehého zkracuje, jak již bylo zmíněno, od roku 1980 přibližně o 0,4 dne každý rok, rostoucí teplota v době klazení vajec může udržovat potravní nabídku přibližně beze změn (Weidinger a Král 2007). Soulad mezi odpovědí populace a jedinců při načasování hnízdní periody v závislosti na změnách klimatu nasvědčuje tomu, že posun v klazení vajec je součástí fenotypové plasticity. Zahájení snůšky v daný den je víceméně způsobeno teplotami ve třech předchozích dnech (Weidinger a Král 2007). Velikost snůšky je nejvíce ovlivněna jejím správným načasováním, avšak klesající velikost snůšky nelze vysvětlit pouze zpožděním data snůšky nebo klimatickými změnami (Laaksonen 2006). Sanz (2003) popsal jak velikost snůšky lejska černošedého klesá napříč Evropou. Tento jev zdůvodňuje změnou potravní nabídky v celém hnízdním areálu a pozdním příletem lejsků. Například populace lejska černošedého ve Španělsku nemění dobu snůšky, avšak změna fenologie vegetace, a tím pádem snížená nabídka potravy, vede ke snižování reprodukčního úspěchu španělských populací lejsků (Sanz a kol. 2003). Stejně tak klesá reprodukční úspěšnost lejska černošedého na ostrově Gotland (Merila a kol. 2001 *in* Sanz a kol. 2003). Populace lejska černošedého v severní Evropě a ve středomoří nemění dobu snůšky zřejmě proto, že teploty zde rostou až těsně před zahájením snůšky, zatímco ve střední Evropě se teploty zvyšují již při příletu lejsků ze zimovišť. Dalším důvodem vysvětlujícím pozdní hnízdění mohou být studené vlny v horských lesích během pozdního jara. Pro samice je tedy riskantní hnízdit dříve (Sanz a kol. 2003).

1.5 Hybridní zóna

Hybridní zóna je geografická oblast, kde se setkávají a kříží dvě geneticky odlišné populace a vzniká hybridní potomstvo (Macholán a Munclinger 2007). Hybridní zóny se často nacházejí v oblastech kde se střetávají environmentální charakteristiky prostředí obou rodičovských druhů (Harrison 1990). Jedním z možných mechanismů, který udržuje hybridní zóny, je existence druhově specifických preferencí pro svoje rodné prostředí (Adamík a Bureš 2007).

1.5.1 Struktura hybridní zóny lejska bělokrkého a lejska černohlavého

Hybridní zóna lejska bělokrkého a černohlavého je vymezena poměrně úzkou latitudinální klinou skrz střední a východní Evropu. Izolované hybridní zóny se nacházejí na ostrovech Gotland a Öland v Baltském moři (Obr. 5).



Obr. 5.: Hnízdní areál černobílých druhů lejsků (Saetre a Saether 2010). Hnízdní areál lejska atlaského (*Ficedula speculigera*) je označen žlutou barvou, lejska černokrkého (*Ficedula semitorquata*) zeleně. Hnízdní areál lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) je označen růžovou barvou, hnízdní areál lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) modrou. Areály, kde se vyskytují oba poslední zmíněné druhy, jsou označeny fialově.

Lejsek černošavý a běloškrý mají rozdílnou distribuci, která do značné míry kopíruje charakteristiky prostředí. Oba tyto druhy se odlišují svými potravními nikami a mají výrazné rozdíly v preferencích na úrovni mikro- a makrohabitatu. Lejsek černošavý preferuje jehličnaté prostředí, kdežto lejsek běloškrý listnaté stromy. Na úrovni mikrohabitatu lejsek černošavý vyhledává potravu zejména na zemi, zatímco lejsek běloškrý mnohem více v korunách stromů (Adamík a Bureš 2007). Lejsek běloškrý je dominantní v teplejších habitatech (Saetre a kol. 1999) a nenachází potřebnou potravu v chladném prostředí, které obývá lejsek černošavý. Ze srovnání potravy mláďat vyplývá, že lejsek běloškrý je více závislý na pohybuující se potravě než lejsek černošavý (Bureš 1995). Ekologicky jsou tedy oba druhy částečně oddělené, přesto se za určitých podmínek kříží. Ve smíšených populacích má lejsek černošavý menší mortalitu mláďat než lejsek běloškrý (Bureš 1995; Bureš a Král 1995). Podívejme se nyní podrobněji na reprodukčně-izolační bariéry mezi těmito dvěma druhy.

Obecně se reprodukčně-izolační bariéry dělí na vnitřní a vnější. Vnější bariéry existují v prostředí nezávisle na existenci a biologických vlastnostech organismů. Jedná se o geografickou a časovou izolaci (Flegr 2009). U lejska běloškrého a černošavého můžeme uvažovat pouze o geografické izolaci, která se odehrávala během posledního glaciálu. Při ní se vytvořily genetické rozdíly mezi lejsky (Saetre a Saether 2010).

Oproti tomu vnitřní bariéry jsou přímo nebo nepřímou určeny genotypem organismů (Flegr 2009). Tyto vnitřní reprodukčně-izolační mechanismy se dále dělí na prezygotické a postzygotické. Na prezygotické izolační mechanismy vydává organismus méně energie, a jsou tedy pro organismus výhodnější. Z praktického hlediska je běžně u ptáků dělíme na prekopulační a postkopulační.

Prekopulační bariéry mezi lejskem běloškrým a černošavým jsou: **behaviorální izolace** - rozpoznávání samců samicemi dle jejich druhově specifického znaku kresby na křídlech a druhově charakterický zpěv. Gen pro rozpoznávání druhu je umístěn na Z-chromozomu, ten může být „hotspotem“ adaptivní speciace (Saether a kol. 2007). V České Republice bylo prokázáno, že výběrem samic se selektuje změna barevných znaků na peří samců, což napomáhá rozpoznávání druhu, a tedy nižšímu počtu

hybridních párů (Saetre a kol. 1997). Dalšími znaky posilujícími reprodukční bariéru jsou rozdíly ve frekvenci a intenzitě zpěvu. Druhou prekopulační bariérou je **ekologická izolace** (habitatová izolace – částečná segregace prostředí v sympatrii, již popsáno výše, a časová izolace – lejsk bělokrký začíná hnízdit dříve než černohlavý) (Saetre a Saether 2010). Studie Veena a kol. (2001), uvádí, že samice lejska bělokrkého spárované se samcem lejska černohlavého hnízdí později než průměrně hnízdí páry lejska bělokrkého (o 2,6 dne ve Švédsku a o 3,5 dne v České republice).

Postkopulační prezygotické bariéry byly u lejsků prokázány pouze dvě: **gametická izolace** (preferenci spermií stejného druhu) a „**copulatory behavioural isolation**“ – samice v heterospecifickém páru má extrapárové kopulace se samcem stejného druhu. Selektce pro konspecifické extrapárové kopulace v sympatrické populaci se může stát důležitým prvním krokem v evoluci extrapárového kopulačního chování (Veen a kol 2001). Jedinci se páří s partnerem jiného druhu při nedostatku partnerů stejného druhu. Náklady spojené s pářením se samcem jiného druhu jsou zmírněny extrapárovou kopulací samic se samcem stejného druhu. Extrapárová kopulace je u lejsků běžná – až 56% mláďat heterospecifického páru není hybridních (Veen a kol. 2001).

K postzygotickým bariérám patří zygotická mortalita, embryonální až juvenilní mortalita, neživotaschopnost, snížená fitness nebo sterilita hybridů v první nebo druhé generaci potomků (Flegr 2009), ale také ekologické a behaviorální bariéry, které se projeví až u hybridních potomků (Price a Bouvier 2002). Tyto bariéry zatím nejsou u lejsků dostatečně prozkoumány. Zjistilo se pouze, že u hybridních mláďat je větší zastoupení samců (kteří jsou na rozdíl od hybridních samic plodní) (Veen a kol. 2001). Podobné charakteristiky hybridní populace s větším zastoupením samců se vyskytuje také v severovýchodním pacifiku v hybridní zóně pěnice poustevník (*Dendroica occidentalis*) a pěnice townsedovy (*Dendroica townsendi*) (Pearson 2000). I když jsou hybridní samci plodní, mají nižší úspěch při páření i nižší fertilitu, stejně tak první i druhá generace hybridů (Saetre a Saether 2010). Nebyla však provedena žádná větší studie zabývající se přežíváním úspěšně vyvedených hybridních mláďat lejsků. Předběžné studie Bureše vysvětlují možné nižší přežívání hybridních mláďat

z důvodu jejich kardiovaskulárních chorob, srdečních defektů a zpomalení osifikace.

V kombinaci s časovou variabilitou v úspěchu líhnutí a snižováním reprodukční úspěšností později během hnízdění tyto náklady umožňují kvantitativně předpovědět za jakých podmínek samice lejska bělokrkého akceptuje jako partnera k páření samce lejska černostravého. Empirická data souhlasí s tímto předpokladem. Zdánlivě může hybridizace reprezentovat adaptivní výběr partnera za různých okolností (Veen a kol. 2001). Zisk z hybridního párování má samice, která si vybere samce s lepším teritoriem, kde je nižší predace, vyšší nabídka potravy apod. Heterospecifické páry obývají většinou teritorium více stabilní vůči sezónnímu poklesu nabídky potravy (Wiley a kol. 2007).

Srovnání obou typů hybridních zón lejsků nasvědčuje tomu, že v klinální hybridní zóně střední Evropy se líhne méně hybridů než v izolovaných hybridních zónách na ostrovech v Baltském moři a fertilita hybridů je vyšší v ostrovní než v klinální zóně (Saetre a kol. 1999). Na ostrově Gotland je 2,6% párů čistě hybridních, 1,6% párů tvoří F1 hybridní samec a samice lejska bělokrkého (Veen a kol. 2001), fenotypicky však tyto hybridní samci většinou vypadají jako lejska bělokrký (Merila a kol. 2003). Důsledkem rozsáhlé introgrese lejsků na izolované ostrovy je zvýšení fitness kříženců. Fertilní jedinci hybridního původu tak tvoří most při výměně genů. Rozdíly v dynamice zmíněných dvou druhů hybridních zón, zejména v modelu toku genů, mohou vysvětlit rozdíly v početnosti a plodnosti hybridů (Saetre a kol. 1999). Heterozní efekt (větší životaschopnost jedinců s vysokým stupněm heterozygotnosti) se vyskytuje pouze u samců lejska bělokrkého a byl studován zatím pouze na ostrově Gotland. Samci s polymorfním lokusem FhU4 měli větší tělesné parametry (délka tarsu apod.) a větší počet úspěšně vyvedených mláďat hnízdících v dalším roce. Tento lokus je druhově specifický. Je možné, že zmíněný heterozní efekt vznikl následkem introgrese a následné hybridizace s lejskem černostravým. Mezi velikostí heterozního efektu a proporcí druhově specifických znaků je negativní závislost (Merila a kol. 2003).

Relativní fitness hybridů na ostrově Gotland je 92% z fitness „čisté linie“ lejska černohlavého (Veen a kol. 2001), v hybridní zóně střední Evropy je pouze 48% (Saetre a kol. 1999 in Borge a kol. 2005).

Rozdíly mezi populacemi v ostrovní a klinální hybridní zóně našli i Borge a kol. (2005), kteří předpokládají, že bariéry genového toku se v ostrovní zóně budou zmenšovat, zatímco se ve střední Evropě prezygotické i postzygotické bariéry posilují.

1.6 Cíle diplomové práce

Cílem této diplomové práce bylo popsat současný stav změn početnosti lejska černohlavého a lejska bělokrkého a nalézt příčiny jak změny početnosti, tak prostorového posunu jejich hybridní zóny. Předpokládala jsem, že s rostoucími jarními teplotami se hnízdní areál lejska černohlavého i bělokrkého bude posouvat do vyšších nadmořských výšek z důvodu posunu jarní fenologie a současně vyšší predaci hnízd lejsků. Očekávala jsem také uspíšení snůšky prvního vejce.

2. Metodika

2.1 Charakteristika studijních ploch

Sběr dat probíhal na třech lokalitách na severní Moravě: Malá Morávka, Rabštejn a Karlova Studánka.

První studijní plocha leží v údolí řeky Moravice na území katastru obce Malá Morávka, 50° 1' 0" s. š., 17° 19' 0" v. d., v nadmořské výšce 600 – 700 m. Plocha je tvořena fragmenty smíšených lesů (bučiny, březové porosty a druhotné monokultury smrku) a luk. Tato lokalita se nachází pod hřebenem Hrubého Jeseníku, klima je zde tedy již horské - vlhčí a chladnější než v Dlouhé Loučce (Bureš a Horáčková 1998), která je také významnou studijní lokalitou zmiňovanou v jiných studiích, se kterými jsem své výsledky srovnávala. (Např. Adamík a Král 2008, Adamík a Bureš 2007, Bureš a Horáčková 1998).

Druhá lokalita, Rabštejn, je vymezena zeměpisnými souřadnicemi 49°57'9.39" s. š., 17°9'13.48" v. d., nadmořská výška v této oblasti je 677 m n. m. u Rabštejnského potoka a 803 m n. m. u odbočky na zřícenině Rabštejn. PP Rabštejn je skalní útvar jižní až jihovýchodní expozice se smíšeným lesním porostem s přirozenou druhovou skladbou – bučinou s jilmem drsným, jasanem ztepilým. V nižší části se vyskytují bukové kmenoviny s vtroušenými modřínou, jasanem a smrkem. Ve vyšších částech se nalézá společenstvo suťových a roklinových lesů, kam patří javor klen, javor mléč, jasan ztepilý, buk lesní, keřové patro reprezentují zimolez černý a růže alpská (Míček 2002).

Třetí studijní plocha, Karlova Studánka, se rozkládá na východní straně Pradědu, 50°4'27" s. š., 17°18'10" v. d., v nadmořské výšce 800 m n. m., převážně v lesoparku kolem lázní a přilehlých bučinách s příměsí smrku a olše.

2.2 Sběr dat

Zpracovala jsem dlouhodobě získaná data z moravských lokalit Malá Morávka, Rabštejn a Karlova Studánka během let 1996-2009. Data sbíral prof. Ing. Stanislav Bureš, CSc s mou pomocí.

Budky typu sýkorníků s plochou dna 160-200 cm² byly rozvěšeny celoplošně na různé dřeviny ve vzdálenosti cca 50 m od sebe. Na lokalitě Rabštejn bylo vyvěšeno a kontrolováno celkem 75 budek, na lokalitě Malá Morávka 64 budek a v Karlově Studánce 33 budek.

Lejscí byli determinováni vizuálně pomocí dalekohledu a sluchově dle zpěvu. Při pravidelných kontrolách byl zapisován den snůšky prvního vejce, počet vajec, počet mláďat a úspěšnost jejich přežití do doby vyvedení a pokud byla známa, tak příčina úhynu. Kontroly budek byly prováděny minimálně jednou týdně, v době kladení vajec tak, aby bylo možné vypočítat datum snesení prvního vejce.

Meteorologická data o úhrnu srážek a o teplotách v dubnu, květnu a červnu v letech 1889 až 2006 v Olomouckém kraji jsem získala z internetových stránek ČHMÚ.

2.3 Vyhodnocení dat

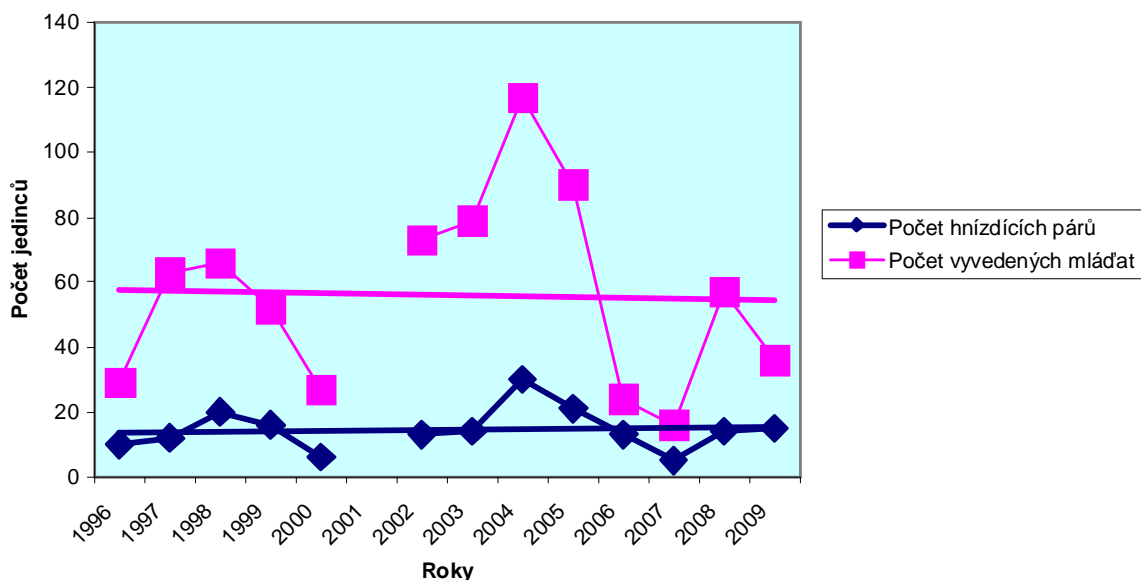
Data jsem vyhodnocovala pomocí počítačového programu Microsoft Excel. Z důvodu krátké časové řady a malého počtu neúplných dat jsem nepoužila statistický program. Tato práce je tedy předběžnou studií k dalšímu výzkumu.

3. Výsledky

3.1 Dynamika početnosti

U lejska černošavlého jsem na mnou sledovaných lokalitách nezaznamenala na první pohled žádný trend v početnosti (Obr. 6). Počet hnízdících párů i počet vyvedených mláďat ukazuje stabilní stav, avšak se zřetelným úbytkem v posledních letech. Navíc, vzhledem k malému množství dat a krátké časové řadě nemohu posuzovat změnu početnosti lejska černošavlého (první roky po vyvěšení budek nejsou směrodatné, viz. kap. diskuze). Lze jen konstatovat, že dynamika jeho početnosti závisí na mnoha faktorech zmiňovaných v úvodu a v diskuzi.

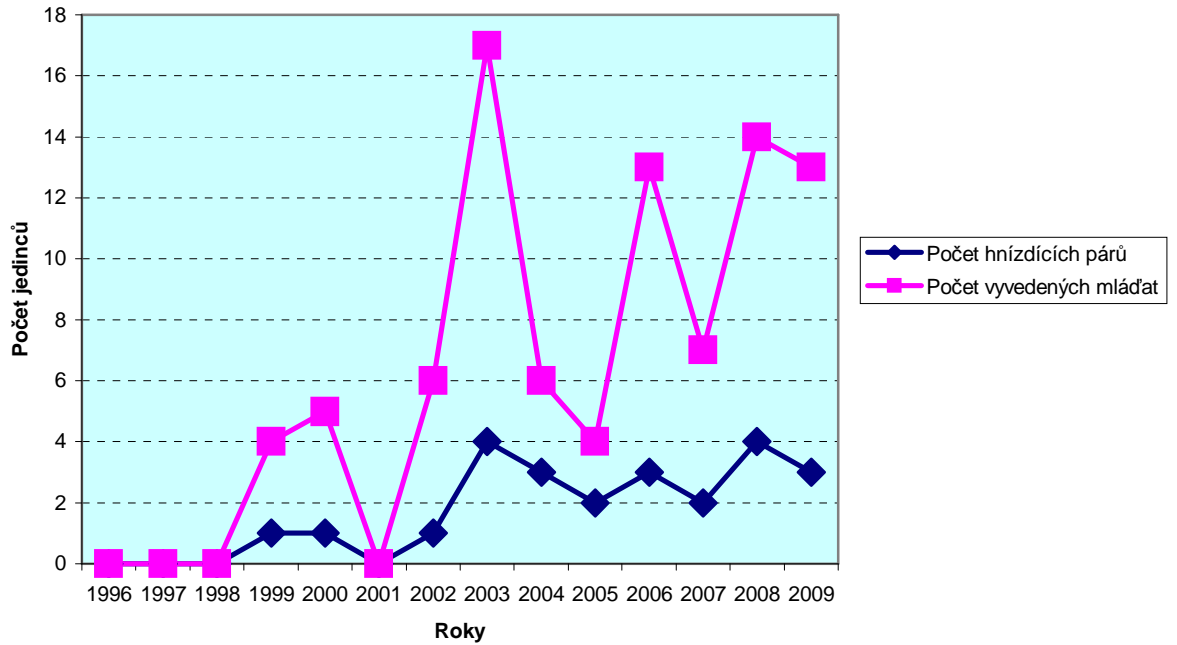
Obr. 6: Dynamika početnosti lejska černošavlého



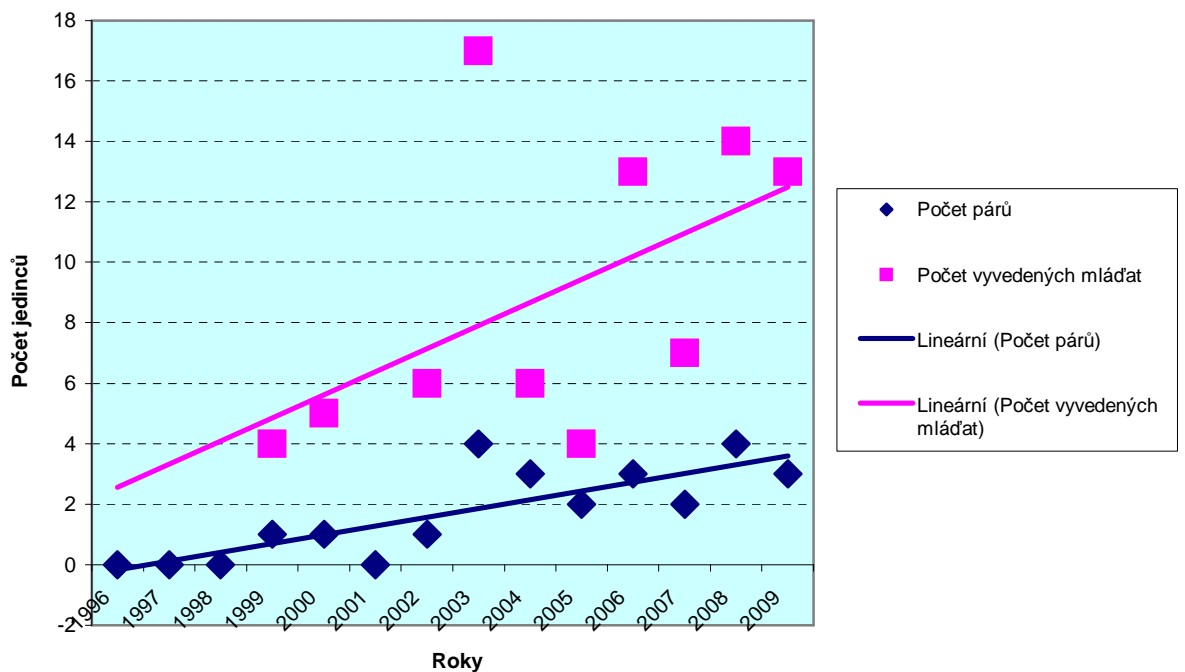
Na lokalitě Rabštějn jsem pozorovala nárůst početnosti lejska bělošavlého. Z Obr. 7a je patrný zvyšující se počet hnízdících párů. Pouze v roce 2000 hnízdil jeden pár lejska bělošavlého také v Malé Morávce. Je zařazen do grafu. Přidáme-li lineární spojnicí trendu (Obr. 7b), vidíme, že početnost lejska bělošavlého skutečně roste. Změna početnosti lejska bělošavlého v horských oblastech dokladuje posun z nížin do hor, což může souviset

s teplejšími jary po přeletu a dostupností potravy ve vyšších nadmořských výškách. Ovšem, jak je vidět z Obr. 11, ještě se zřejmě plně neadaptoval na toto své nové stanoviště.

Obr.7a : Dynamika početnosti lejska bělokrkého

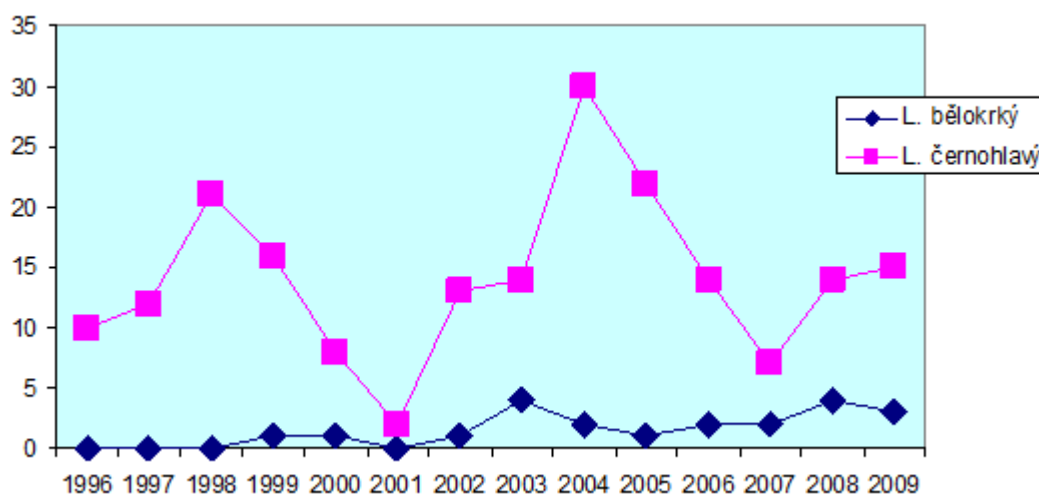


Obr. 7b: Dynamika početnosti lejska bělokrkého



Na Obr. 8 je znázorněn počet hnízd lejska bělokrkého a černohlavého na sledovaných lokalitách. Pokles počtu hnízd v grafu v roce 2001 je způsoben ztrátou zapsaných dat. Proto nemohl být rok 2001 do hodnocení početnosti a reprodukční úspěšnosti lejsků zařazen. Z grafu je patrný nárůst hnízdících párů lejska černohlavého v roce 1998, který je způsoben zřejmě adaptací na budky (Král 1993). Z dlouhodobých výzkumů na lokalitě Dlouhá Loučka víme, že početnost lejska černohlavého přirozeně kolísá (Bureš *in verb.*). V poslední době však jeho početnost rapidně ubývá (Bureš *in verb.*) a tento úbytek nelze vysvětlit přirozenou dynamikou početnosti druhu.

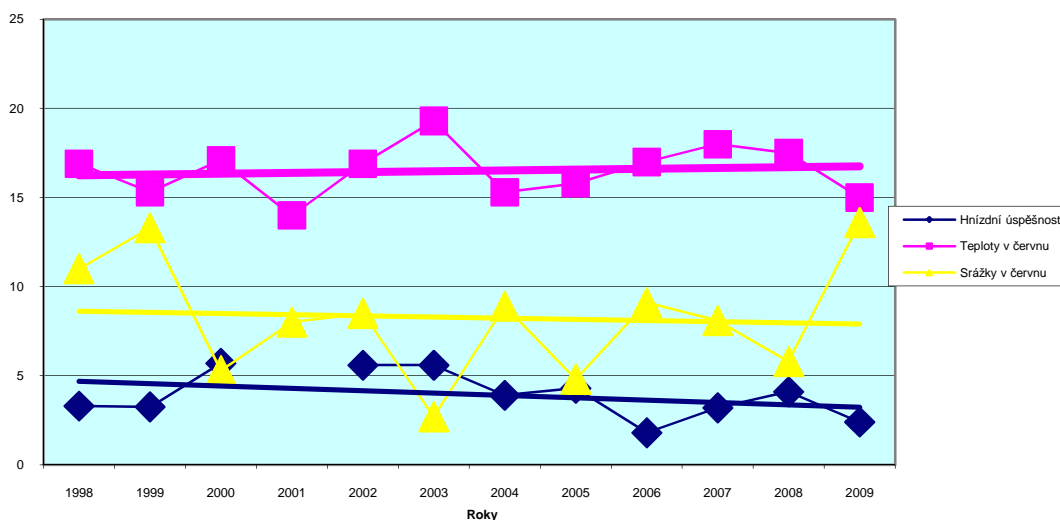
Obr. 8: Celkový počet hnízd na všech lokalitách



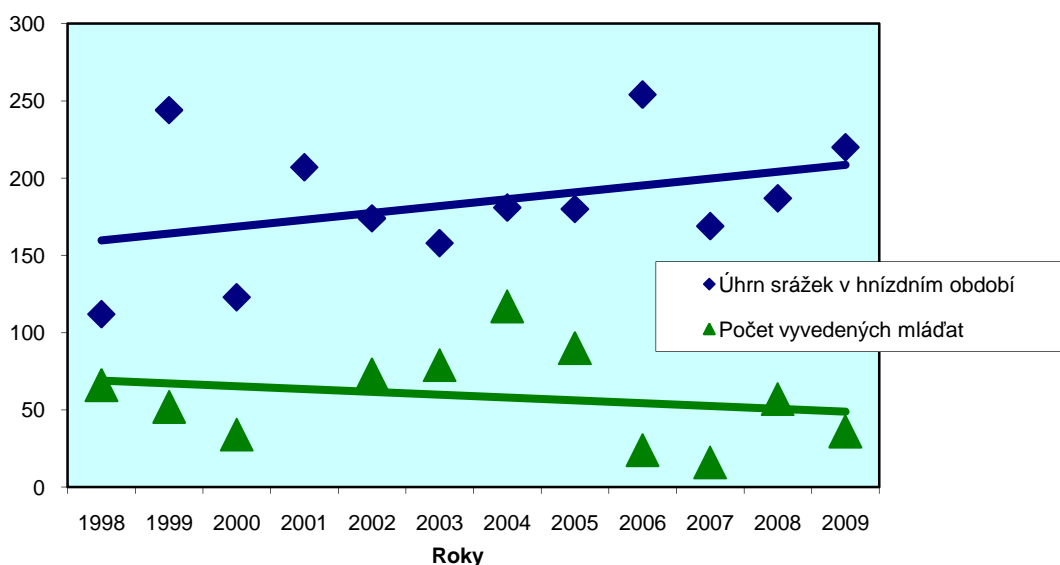
3.2 Reprodukční úspěšnost

V Obr. 9 jsou zaznamenány změny teplot a srážek v červnu v jednotlivých letech. (Úhrn srážek za měsíc v daném roce je vydělený deseti, aby byl v grafu zřetelný.) V grafu jsou patrné dva píky nejvyšších srážek - v letech 1999 a 2009. Ve stejných letech je zaznamenán pokles počtu úspěšně vyvedených mláďat. V Karlově Studánce dokonce napadl v červnu roku 1999 sníh a způsobil úhyn mláďat. Reprodukční úspěšnost tedy nebyla limitována predací či faktory na zimovišti nebo během tahu, ale zejména lokálním počasím v době hnízdění. V roce 2000 je v grafu Obr. 8 také zřetelný pokles počtu hnízdících párů. Je možné, že jej ovlivnila nepřízeň počasí v předchozím roce.

Obr. 9a: Závislost hnízdní úspěšnosti lejska černohlavého na počasí



Obr. 9b: Závislost hnízdní úspěšnosti lejska černohlavého na úhrnu srážek

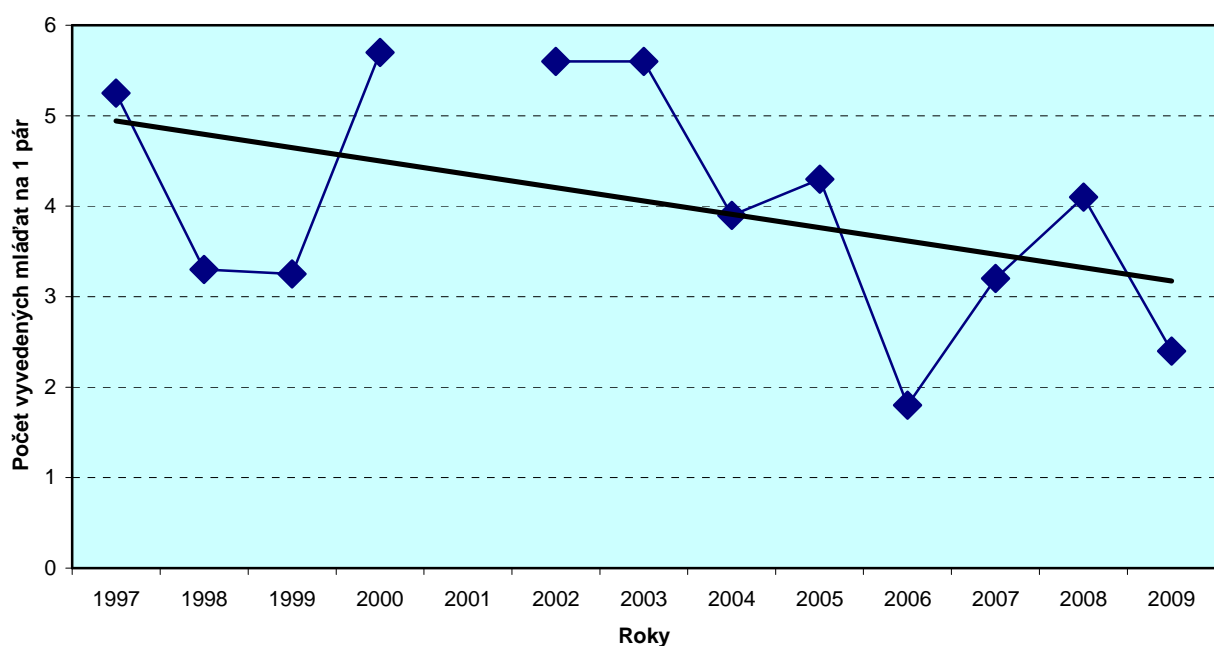


Z Obr. 9b je patrný nárůst srážek v jarních měsících a zároveň klesající reprodukční úspěšnost lejska černohlavého.

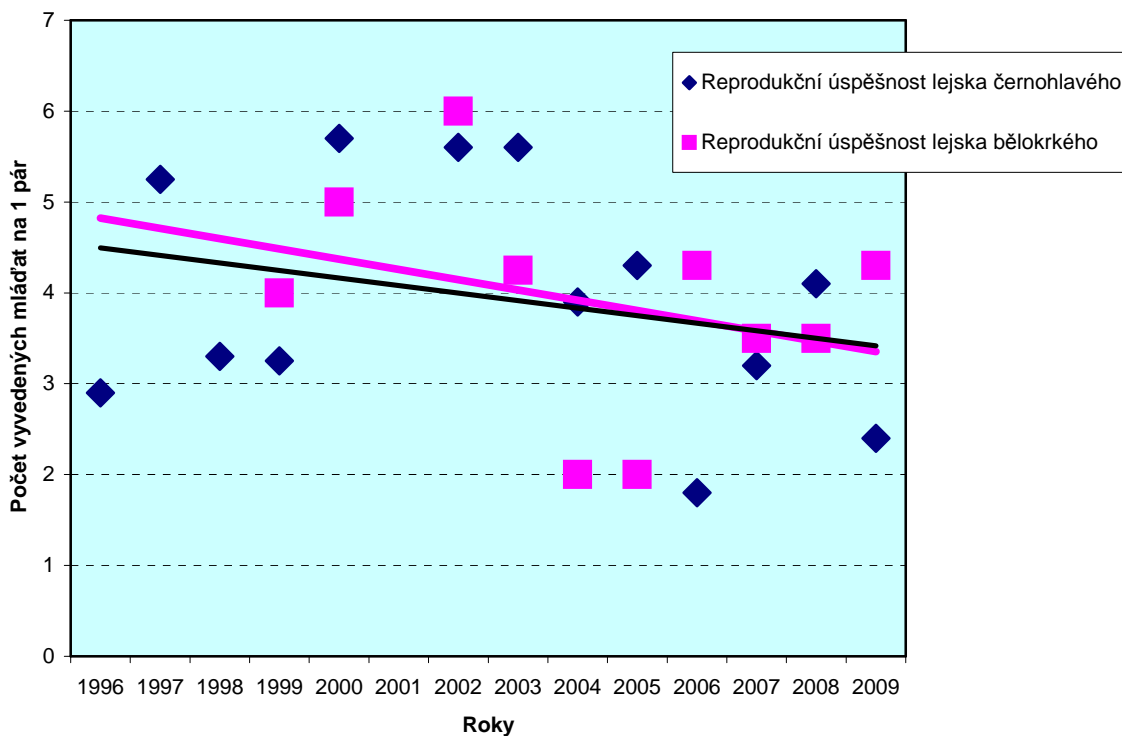
Zřetelněji znázorňuje reprodukční úspěšnost lejska bělokrkého Obr. 10. Zde se také nezávisle na počtu hnízdicích párů zohledňuje skutečná úspěšnost hnízdění –průměrný počet úspěšně vyvedených mláďat na jeden hnízdní pár. Lejsek snáší většinou 6-7 vajec. Jaké faktory způsobovali, že mláďata nebyla úspěšně vyvedena? V roce 1998 byla třetina hnízd v Malé

Morávce predována myšicí lesní (5 z 15 zaznamenaných snůšek). Ve stejném roce v Karlově Studánce uhynulo 12 mláďat z 30 kvůli chladnému počasí. V roce 1999 nastaly již zmíněné srážky. Další roky ukazují poměrně stabilní stav reprodukční úspěšnosti. Ale od roku 2004 je zaznamenán úbytek. Pokud bychom odfiltrovali rapidní snížení úspěšnosti hnízdění z důvodu vyšších srážek v letech 2006 a 2009, stále nám zůstává nevysvětlený pokles hnízdní úspěšnosti lejska černohlavého. Zároveň stoupá výskyt lejska bělokrkého. Hnízdění hybridního páru však bylo zaznamenáno pouze v jednom případě na Rabštejně v roce 2004. Samice lejska bělokrkého a samec lejska černohlavého, ze 7 vajec se vylíhla pouze 4 mláďata, vyvedena byla 2. Reprodukční úspěšnost hybridního páru není do dat v tomto grafu započítána. Reprodukční úspěšnost lejska bělokrkého je srovnána s reprodukční úspěšností lejska černohlavého v Obr. 11. Lejsek bělokrký tak vykazuje na mnou sledovaných lokalitách přinejmenším stejně mírně klesající trend v úspěšnosti hnízdění jako lejsek černohlavý. Nezdá se tedy, že by lejsek bělokrký začal být v horách úspěšnější natolik, aby lejska černohlavého vytlačili. Tento fakt je zřejmý již ze studií jejich rozdílných potravních a ekologických preferencí (Bureš 1995, Bureš a Horáčková 1998, Adamík a Bureš 2007).

Obr. 10: Reprodukční úspěšnost lejska černohlavého

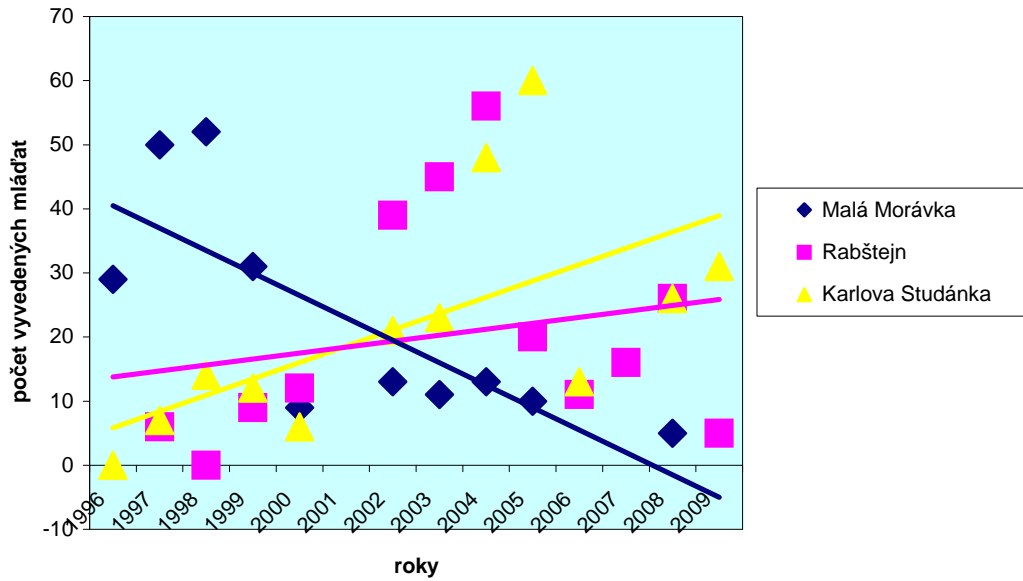


Obr. 11: Reprodukční úspěšnost lejska černošedého a bělošedého

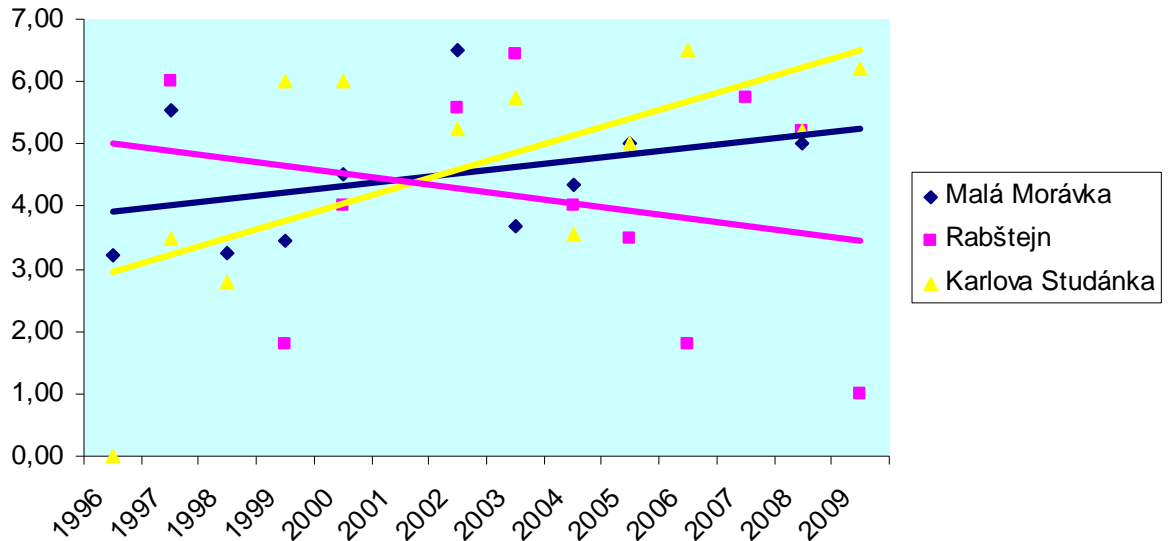


Budeme-li se dívat na početnost lejska černošedého a na počet vyvedených mláďat jako na potenciální hnízdicí páry v dalším roce a předvídat z nich abundanci lejsků na jednotlivých lokalitách, můžeme z Obr. 12a vyčíst, že z lokality Malá Morávka budou lejscí zřejmě ubývat, zatímco v Karlově Studánce se jim daří. Pokud se podíváme na hnízdní úspěšnost v obr. 12b, zjistíme, že nejvíce klesající trend vykazuje populace lejsků na Rabštejně. Jeden z možných důvodů pro tyto rozdíly mezi jednotlivými lokalitami můžeme vyčíst tentokrát z Tab 1.

Obr. 12a: Počet vyvedených mlád'at na jednotlivých lokalitách



Obr.12b: Průměrný počet vyvedených mlád'at na jednotlivých lokalitách – hnízdní úspěšnost



Tab. 1: Ztráty kvůli predaci	Malá Morávka	Karlova Studánka	Rabštejn	Ztráty kvůli predaci hlodavci v ČR (Adamík a Král 2008)
Lejsek bělokřký	-	-	25%	18,44%
Lejsek černohlavý	13,80%	-	16,10%	15,24%

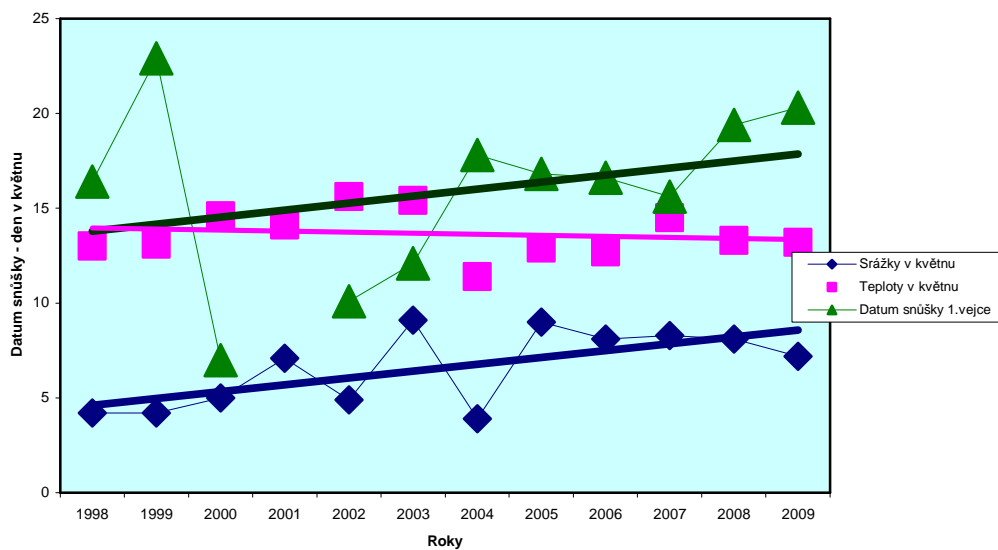
Z tabulky vyplývá, že hnízdní areál lejska černohlavého v Karlově Studánce není ohrožen predací. Během kontrol budek jsme zde nenalezli známky predace lejsků. Nízký stav predátorů může napomáhat, nebo

dokonce zapříčiňovat rostoucí reprodukční úspěšnost lejska černohlavého na této lokalitě. V Karlově Studánce jsme nepozorovali opuštění hnízda, vylíhla se většinou všechna vejce a úhyn mláďat se vyskytoval méně, jen při chladném počasí v některých letech.

V Malé Morávce je lejsek černohlavý predován o něco méně než je dlouhodobý průměr hnízdních ztrát uváděný Adamíkem a Králem (2008). Ale zde navíc dalších 23% mláďat uhynie zřejmě díky následkům predace - většinou z důvodu opuštění hnízda rodiči. Ojedinele bylo opuštění hnízda zaznamenáno i na Rabštejně (zejména v nepříznivém počasí v roce 2009. Opuštění činilo ztrátu jen 4,3% mláďat z celkového počtu úspěšně vylíhnutých). Populace na Rabštejně je ale celkově početnější než v Malé Morávce. V roce 2009 zde bylo zaznamenáno celkem 10 hnízdních párů lejsků, v Malé Morávce 1.

Změny v načasování hnízdění

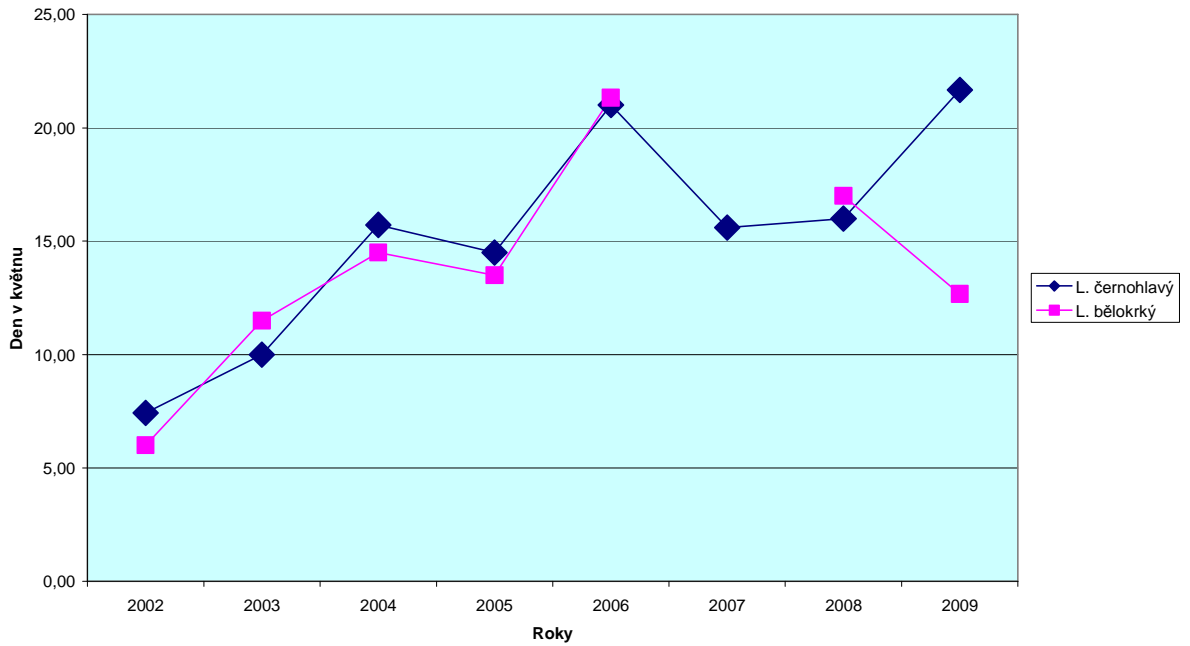
Obr. 13a: Datum zahájení snůšky v závislosti na počasí



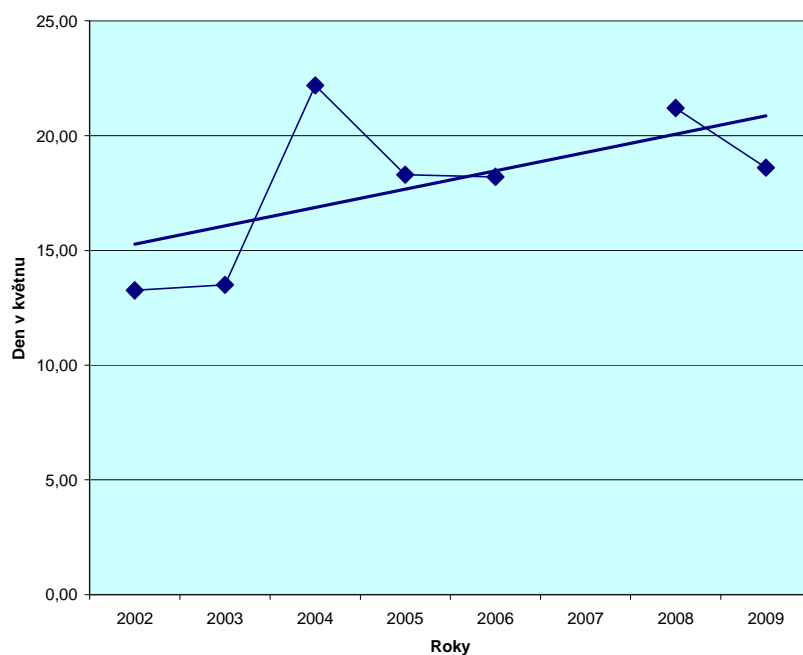
Datum snůšky prvního vejce je velmi variabilní jak v jednotlivých letech, tak mezi jednotlivými lokalitami i jedinci. Dat pro vytvoření statistické analýzy mám málo. Přesto je překvapivé, že lineární regrese ukazuje tendenci lejsků k pozdější snůšce na všech lokalitách (Obr. 13a, b, c) ačkoliv Weidinger a Král (2007) zjistili, že lejsci urychlují dobu snůšky přibližně o 0,4 dne každý

rok. Na mnou sledovaných lokalitách se však mění množství srážek (Obr. 13a), a společně se zvyšujícími se srážkami v podhůří Jeseníků se posouvá i zahájení snůšky lejsků. Křivky na Obr. 13a ukazují zdá se přesnou lineární závislost. Jak změny srážek, tak posun v začátku snůšky však nejsou kvůli malému počtu dat signifikantní.

Obr. 13b: Průměrné datum snůšky 1.vejce na Rabštejně



Obr. 13c: Průměrné datum snůšky 1.vejce lejska černohlavého v Karlově Studánce



4. Diskuze

4.1 Změny početnosti lejska černošavlého a možné důvody

Uvedené výsledky potvrzují zpočátku stabilní stav lejska černošavlého v ČR dle dat získaných z jednotného sčítání ptáků (Šťastný a kol. 2004), avšak v následujících letech zaznamenávají pokles, stejně jako na jiných moravských lokalitách (Bureš *in verb.*). Možný důvod je ten, že lejsk není schopen dostatečně uspišit dobu hnízdění, aby optimalizoval svou reprodukční úspěšnost (Sanz a kol. 2003), nenachází tedy dostatek potravy v době největší potřeby – během snůšky vajec a krmení mláďat.

Početnost lejska černošavlého klesala nejvíce v Malé Morávce, jeho reprodukční úspěšnost zejména na Rabštejně, zvláště od roku 2004. Na této lokalitě jsem zaznamenala mírně nadprůměrnou predaci hnízd ve srovnání s výzkumem Adamíka a Krále (2008). Vyšší predace hnízd v posledních letech koreluje s dřívějším nástupem jarních teplot. Potvrdila jsem tak svou hypotézu, že predace na lokalitách bude narůstat. Plši zřejmě dřívě ukončují hibernaci a na ptačí budku si mohou vytvořit „search image“. Budky jsou totiž predovány signifikantně více než přirozené dutiny (Czeslewik 2004). I když Mitrus (2003) na stejné lokalitě jako Czeslewik (v Bielowiežském pralese) zjistil, že predace je vyšší v přirozených dutinách, protože predátoři mají s dutinami více předchozích zkušeností. Na lokalitě Rabštejn jsme predaci zaznamenali třetí rok po vyvěšení budek, zároveň s vyšším osídlením budek lejsky. Počet hnízdících samic lejska černošavlého totiž významně vzrůstá v závislosti na délce vyvěšení hnízdních budek (Král 1993). V mých výsledcích je patrný nárůst početnosti lejsků v prvních dvou letech po vyvěšení. Proto nebyly první dva roky zařazeny do výsledných grafů, ale analyzuji až další roky, kdy jsou lejsci i predátoři na hnízdní budky zvyklí.

V Malé Morávce byl lejsk černošavlý predován o něco méně než je dlouhodobý průměr hnízdních ztrát uváděný Adamíkem a Králem (2008). Ale zde navíc dalších 23% mláďat uhynulo zřejmě díky

následkům predace - většinou z důvodu opuštění hnízda rodiči. Počet hnízdních párů zde významně klesal.

Na lokalitě v Karlově Studánce nebyla zaznamenána během našeho výzkumu predace. Nízký stav predátorů může napomáhat, nebo dokonce zapříčinit rostoucí reprodukční úspěšnost lejska černohlavého na této lokalitě.

Kromě predace však přežívání mláďat ovlivňují i jiné faktory, například teplota vzduchu během června. Moje sledování souhlasí se studií Robinsona (2007), který tvrdí, že v prvním roce života pěvce je jeho přežití nejvíce ovlivněno počasím. Pozorovala jsem snížení hnízdní úspěšnosti v deštivých letech - reprodukční úspěšnost na mnou sledovaných lokalitách byla závislá na lokálních srážkách v daném roce. Snižování početnosti a hnízdní úspěšnosti lejska černohlavého tak lze vysvětlit stále se zvyšujícím úhrnem jarních srážek v jednotlivých letech. Období červnových dešťů může v našich podmínkách zvýšit úhyn mláďat především ve vyšších vegetačních stupních, kde mláďata nejsou ještě vyvedena (Bureš 1983). Zejména mláďata do 7 dnů jsou náchylnější na působení nepříznivých faktorů (Bureš 1983). V chladných obdobích není k dispozici dostatek potravy, kterou mláďata právě tehdy nutně potřebují ve zvýšení míře pro vyrovnání své tělesné teploty pro vlastní vývin. Zeslabením mláďat se zvyšuje i působení parazitů (Bureš 1983). Nejdůležitějším mikroklimatickým faktorem se jeví stok srážek po kmeni, který je příčinou provlhčování budek a u buku může způsobit i vyplavení hnízdní budky (Bureš 1983). Dle Bureše (1983) však dobře umístěná odizolovaná hnízdní budka omezuje nepříznivý vliv klimatických faktorů.

I když na mých lokalitách vykazují populace lejsků různé trendy v početnosti a mohlo by se zdát, že počet úspěšně vyvedených mláďat na určité lokalitě v daném roce bude korelovat s počtem hnízdních párů na dané lokalitě v roce následujícím, dle výzkumu Krále (1993) tvoří převážnou část (54%) samic budníkové populace lejska černohlavého imigranti, a naopak někteří jedinci, kteří se vylíhli na dané lokalitě, obsazují v dalším roce jiná stanoviště (Král 1993). Je tedy

možné, že největší úbytek lejsků v Malé Morávce souvisí částečně i se změnou jejich hnízdiště.

Pokud odhlédneme od rozdílů na jednotlivých lokalitách, celkově jsem zhodnotila početnost populace lejska černošavlého jako klesající. Tento stav souhlasí s výzkumem Reifa a kol. (2008), kteří analyzovali současné trendy v početnosti ptáků pro Českou republiku. Druhy hnízdící na severu a v horách, kam patří i lejsk černošavlý, byly jedinou skupinou ptáků, která vykazovala signifikantní (negativní) korelaci sdruženého indexu početnosti s teplotou a zřetelný úbytek početnosti. Můžeme tedy spekulovat, že teplota samotná ovlivňuje nejvíce právě tyto druhy. Podobný výsledek publikovali i němečtí ornitologové, kteří na základě dlouhodobého monitorování u Bodamského jezera také zaznamenali úbytek početnosti ptáků v severněji položených evropských areálech (Lemoine a kol. l.c. in Reif a kol. 2008). Kromě toho i samotné nároky druhů na prostředí mohou ovlivňovat to, jak citlivě reagují na klimatické změny. Potravní specialisté typu lejska černošavlého jsou navíc velmi zřetelně zasaženi změnou vrcholu potravní nabídky prostředí než potravní generalisté jako např. ťuhýk obecný (Hušek a Adamík 2008, Both a kol. 2006). Dále můžeme předpokládat, že druhy, které využívají jeden typ prostředí, budou obecně méně odolné vůči následkům klimatických změn (Reif a kol. 2008).

4.2 Změny v početnosti lejska bělokrkého a vztahy mezi oběma druhy lejsků

Narozdíl od klesajícího trendu početnosti lejska černošavlého, v početnosti lejska bělokrkého jsem na mnou sledované lokalitě Rabštejn zaznamenala nárůst. I když je lejsk bělokrký predován více než lejsk černošavlý (Adamík a Král 2008, tato studie) početnost lejska bělokrkého je rok od roku vyšší. Se vzrůstajícími teplotami zřejmě nachází lejsk bělokrký víc pohybující se potravy, kterou vyžaduje (Bureš 1995), v místech, která dříve obýval pouze lejsk černošavlý. Lejsk černošavlý je v této situaci kompetičně slabší

a mohl by se přesouvat do míst s chladnějším klimatem, kde lejsek bělokrký nepřežívá, a pokud ano, má větší mortalitu (Bureš 1995; Bureš a Král 1995). Tam, kde jsou vyvěšeny budky, z nichž zůstává hodně volných, k tomu však docházet nemůže. To je případ i této studie. Lejsek bělokrký tedy přestal být znevýhodněn prostředím a oba druhy si konkurují na jedné lokalitě. Jako kompetičně silnější se prosazuje lejsek bělokrký. Jedním z možných důvodů je fakt, že lejsek bělokrký začíná v průměru hnízdit dříve než lejsek černohlavý (Saetre a Saether 2010). Z tohoto důvodu by mohlo, v přirozených podmínkách, dojít k vytlačování lejska černohlavého z jeho původních lokalit. Děje se tak zřejmě v nížinách, kde je lejsek černohlavý vytlačován při obsazování dutin dominantním lejskem bělokrkým (Bureš 1998).

Na lokalitě Karlova Studánka jsem sice nezaznamenala hnízdění lejska bělokrkého, avšak v roce 1995 zde byl odchycen leucistický samec lejska bělokrkého, který obhajoval budku v nadmořské výšce 850m. Jednalo se o první zaznamenané hnízdění v tak velké nadmořské výšce (Bureš a kol. 1995). Dnes již není hnízdění lejska bělokrkého v tak vysoké nadmořské výšce výjimkou. V Bílých Karpatech se vyskytuje na Velké Javorině do 940m n. m. (Horal, Jagoš *in* Šťastný a kol. 2006), v Moravskoslezských Beskydech do 900 m n. m. (Čapek 1994 *in* Šťastný a kol. 2006).

Jestli bude lejsek černohlavý v konkurenci s lejskem bělokrkým ze svých původních lokalit ustupovat a zda bude hybridní zóna u nás postupovat výše do hor nebo ve Skandinávii na sever, se teprve ukáže. Je možné, že lejsek bělokrký, který osídlil v nedávné době ostrovy v Baltském moři, se bude šířit i dál na sever. V těchto nových hybridních zónách nepůsobí tak silně reprodukčně-izolační mechanismy jako v klinální hybridní zóně v Evropě (Saetre a kol.1999). Mohou se tak prosazovat mechanismy vedoucí ke splývání rozdílů mezi lejskem bělokrkým a černohlavým.

4.3 Změny v hybridní zóně v závislosti na změnách klimatu

Potvrdila jsem závislost průměrné doby snůšky prvního vejce na teplotách v květnu – v letech s větší průměrnou teplotou v květnu bylo průměrné datum snůšky prvního vejce dříve. Weidinger a Král (2007) zjistili, že lejscí urychlují dobu snůšky přibližně o 0,4 dne každý rok v souvislosti s dřívějším nástupem vyšších jarních teplot. Na Rabštejně a v Karlově Studánce se však ukazuje tendence lejsků k pozdější snůšce. V Malé Morávce je málo hnízdních párů k výpočtu průměrného dne snůšky prvního vejce. Možným vysvětlením neobvyklého trendu ke zpoždování snůšky je pozdější načasování potravní nabídky na lokalitách a tamní mikroklimatické podmínky.

Úhrn srážek v Olomouckém kraji v jarních měsících během let roste, stejně jako v celé Evropě (IPCC 2007 *in* Koschová 2008). Větší množství srážek však obecně vede k dřívějšimu zahrnutí, protože nastane dříve vrchol potravní hojnosti (Reif 2008). V horách a na mnou sledovaných lokalitách nastávají jarní srážky později než v nížinách, vrchol potravní hojnosti je tedy později a samice začnou snášet až když mají dostatek potravy.

Dalším důvodem k opoždění snůšky může být vliv fytoceenózy. Weidinger a Král (2007) prováděli svůj dlouhodobý výzkum v nadmořské výšce 300-480 m n. m. v prostředí s větším zastoupením dubů (40%). V dubových porostech je úhyn lejska černoohlavého 1,6%, ve smrkových 11,9% (Inozemcev 1963 *in* Bureš 1983). U dubu se stářím stromu snižuje stok srážek po kmeni. Na mých lokalitách se vyskytuje nejvíce buk. Stok srážek po kmeni nezávisí na stáří buku a dosahuje asi 13,5% celkového srážkového úhrnu za letní období, na rozdíl od dubu, jehož stok dosahuje 0,6-1,0% (Mitscherlich 1971 *in* Bureš 1983). Nižší intercepce u buku lesního (18%) oproti dubům (24%) (Mitscherlich 1971 *in* Bureš 1983) způsobuje vyšší dopad srážek do porostů a tím jejich provlhčování. Zvyšuje se množství srážek dopadajících až k půdě a tím větší provlhčování budek. Při plném zápoji navíc trvá déle jejich vysychání (Bureš 1983). Je tedy možné, že existuje selekce k pozdějšimu hnízdění z důvodu nepříznivého jarního

počasí. Protože, jak již bylo zmíněno, období červnových dešťů může zvýšit úhyn ještě nevyvedených mláďat ve vyšších vegetačních stupních (Bureš 1983). K podrobnější diskuzi však nemám k dispozici data přímo z mnou sledované lokality a v konkrétní dny, kdy lejsek hnízdil. Z celkového průměrného měsíčního úhrnu srážek nemohu zjistit podmínky na daných stanovištích.

Lejsek bělokrký hnízdí v průměru dříve, tendence k pozdějšímu hnízdění se u něj projevuje méně. Kromě nízké kompetice o dostatek hnízdnic dutin je to další důvod k možné absenci hybridů ve sledovaných lokalitách – posiluje se časová izolace, jeden z prekopulačních reprodukčně-izolačních mechanismů mezi lejsky.

Dalším faktorem způsobujícím změny v početnosti i v chování lejsků jsou faktory na zimovišti. Jak již bylo v úvodu zmíněno, oteplování v Africe se zrychluje, takže je stále více pravděpodobné, že změny fenologie na hnízdišti nebudou hrát takovou roli jako změny na zimovišti (Cotton 2003). Možné rozdíly mezi úspěšností a změnách v početnosti lejska bělokrkého a černohlavého tedy nemusí mít příčinu pouze v nám známých faktorech na hnízdišti. Je totiž možné, že lejscí černohlaví přilétají na hnízdiště v horší kondici, protože nemají na zimovišti tolik potravy jako lejscí bělokrčí zimující jižněji, od rovníku až ke 20° jižní šířky, zejména v deštných lesích (Obr. 4). V rovníkovém pásmu padají srážky každý den odpoledne, srážky jsou větší než výpary a během roku se množství srážek nemění. Lejsek bělokrký zde tedy má stabilní nabídku potravy. V oblasti monzunového podnebí, kde zimuje lejsek černohlavý, se během roku střídají dvě období dešťů a dvě období sucha. Srážky zde bývají dokonce ještě vydatnější než v rovníkovém pásmu díky vlhkému jihozápadnímu monzunu, ale v některých letech jej vystřídá zimní suchý severovýchodní pasát. Období sucha trvá od listopadu/prosince do března/května (dle území) a pak během léta (červenec-září). Je možné, že lejsek černohlavý zde nachází kvůli zimnímu období sucha méně potravy než lejsek bělokrký ve svém zimovišti.

Na populace zimující v různých částech Sahelu působí odlišné vlivy (Both a kol. 2006). Jestliže vegetace na jihu Sahelu skutečně urychluje

svůj vývoj, jak předpokládá Both (2006), zatímco vegetace v severním Sahelu inklinuje ke zpoždování, mohlo by se zdát, že lejscí zimující více na jihu začnou migraci na hnízdiště dříve. To se ale nestává, protože jiné faktory působící na lejsky jsou zcela opačné (Both a kol. 2006). Otázka jak se konkrétně mění potravní nabídka lejsků na zimovištích v souvislosti s měnícím se klimatem může být tématem dalšího výzkumu.

5. Seznam citované literatury

Anonymous 2009: Průměrné srážky ve srovnání s dlouhodobým normálem 1961–1990. www.chmi.cz/meteo/ok/okdat099.html. *published online*

Adamík, P. a Bureš, S. 2007: Experimental evidence for species-specific habitat preferences in two flycatcher species in their hybrid zone. *Naturwissenschaften* 94: 859-863.

Adamík, P. a Král, M. 2008: Climate- and resource-driven long-term changes in dormice population negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology* 275: 209-215.

Adamík, P. a Král, M. 2008: Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). *Acta Theriologica* 53: 185-192.

Ahola M., Laaksonen T., Eeva T. a Lehikoinen E. 2007: Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 76: 1045 – 1052.

Ahola M., Laaksonen T., Sippola K., Eeva T. a Rainio K. 2004: Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding date. *Global Change Biology* 10: 1610 – 1617.

Barton, N. H. a Hewitt, G. M. 1985: Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 113-48.

Borge, T., Lindroos, K., Nádvorník, P., Syvänen, A. C. a Sætre, G.-P. 2005: Amount of introgression in flycatcher hybrid zones reflects regional differences in pre and post-zygotic barriers to gene exchange. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1416 – 1424.

Both, C. a Visser, M. E. 2001: Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411:269-298.

Both, Ch., Artemyev, A.V., Blaauw, B., Cowie, R.J., Dekhuijzen, A.J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E.V., Järvinen, A., Metcalfe, N. B., Nyholm, E. I., Potti, J., Ravussin P.-A., Sanz, J. J., Silverin, B., Slater, F. M., Sokolov, L.V., Török, J., Winkel, W., Wright, J., Zang, H. a Visser M. E. 2004: Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceeding of the Royal Society Series B: Biological Sciences* 271:1657-1662.

Both, C., Sanz, J.J., Artemyev, A.A., Blaauw, B., Cowie, R. J., Dekhuijzen, A.J., Enemar, A., Järvinen, A., Nyholm, N.E.I., Potti, J., Ravussin, P.-A., Silverin, B., Slater F.M., Sokolov, L.V., Visser, M.E., Winkel, W., Wright, J. a Zang, H. 2006: Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* travelling from Africa to breed in Europe: differential effects of winter and migration conditions on breeding date. *Ardea* 94(3): 511–525.

Bureš, S. 1983: Vliv některých faktorů na úhyn mláďat lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis* Temm.). *Sylvia* – XXII: 27-38.

- Bureš, S.** 1995: Comparison of diet in collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) and pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) nestlings in a hybrid zone. *Folia Zoologica* 44: 247-253.
- Bureš, S. a Horáčková, K.** 1998: Potrava mláďat lejska černošavlého (*Ficedula hypoleuca*) v oblasti hybridní zóny s lejskem bělokrkým (*Ficedula albicollis*) na Moravě. *Zprávy MOS* 56: 91-98.
- Bureš, S., Saetre, G-P. a Král, M.** 1995: Příklad leucismu u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*). *Zprávy MOS* 53: 107.
- Cepák, J. a kol.** 2008: Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. Aventinum, Praha: 452-456.
- Cotton P.A.** 2003: Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(21): 12219–12222.
- Flegr, J.** 2009: Evoluční biologie. Academia, Praha.
- Czeszczewik, D.** 2004: Breeding success and timing of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* nesting in natural holes and nest-boxes in the Białowieża Forest, Poland. *Acta Ornithologica* 39 (1): 15-20(6).
- Goodenough, A.E., Elliot, S.L. a Hart, A.G.** 2009: The challenges of conservation for declining migrants: are reserve-based initiatives during the breeding season appropriate for the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*? *Ibis* 151: 429-439.
- Gordo, O.** 2007: Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research* 35: 37 – 58.
- Harrison, R.G.** 1990: Hybrid zones: windows on evolutionary process. *In: Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Vol 7 (eds. D. J. Futuyma et J. Antonovics), pp. 69-128. Oxford University Press, Oxford.
- Hewson, CH.M. a Noble, D.G.** 2009: Population trends of breeding birds in British woodlands over a 32-year period: relationships with food, habitat use and migratory behaviour. *Ibis* 151:464-486.
- Hubálek, Z. a Čapek, M.** 2008: Migration distance and the effect of North Atlantic Oscillation on the spring arrival birds in Central Europe. *Folia Zoologica* 57(3): 212-220.
- Hušek, J. a Adamík, P.** 2008: Long-term trends in the timing of breeding and brood size in the Red-Backed Shrike *Lanius sollaris* in the Czech Republic. *Journal of Ornithology* 149:97-103.
- Hüppop, O. a Winkel, W.** 2006: Climate change and timing of spring migration in the long-distance migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe: the role of spatially different temperature changes along migration routes. *Journal of Ornithology* 147: 344–353.
- Juškaitis, R.** 2006: Interaction between dormice (Gliridae) and hole-nesting birds in nestboxes. *Folia Zoologica* 55(3): 225-236.

- Koschová, M.** 2008: Vliv globálních klimatických změn na ptačí druhy a společenstva (literární rešerše), Bakalářská práce. Přírodovědecká fakulta, katedra ekologie, UK v Praze
- Král, M.** 1993: Morfologie a hnízdní binomie lejska černočelého (*Ficedula hypoleuca* Pall.) v Nížkém Jeseníku. Čas. Slez. Muz. Opava (A) 42: 43-55
- Laaksonen, T., Ahola, M., Eeva, T., Väisänen, R. A. a Lehikoinen, E.** 2006: Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the pied flycatcher. *Oikos* 114:277-290.
- Macholán, M. a Munclinger, P.** 2007: Hybridní zóny a „záhada záhad“ Studium hybridních zón a otázka vzniku druhů. *Živa* 3/2007:134-137.
- Merila, J., Sheldon, B. C. a Griffith, S. C.** 2003: Heterotic effects on fitness in a wild bird population. *Annales Zoologici Fennici* 40: 269-280.
- Míček, M.** 2002: Analýza vlivu lesního hospodaření na lesní ekosystémy v CHKO Jeseníky. Hnutí Duha a Přátelé Jeseníků – SOJKA.
- Mitrus, C.** 2003: A comparison of the breeding ecology of Collared Flycatchers nesting in boxes and natural cavities. *Journal of Field Ornithology* 74(3):293-299.
- Møller, A. P.** 2007: Interval between clutches, fitness, and climate change. *Behavioral Ecology* 18:26-70.
- Najmanová, L. a Adamík, P.** 2009: Effect of climatic change on the duration of the breeding season in three European thrushes. *Bird Study* 56:349-356.
- Pearson, S. F.** 2000: Behavioral asymmetries in a moving hybrid zone. *Behavioral Ecology* 11: 84-92.
- Pearson, S. F. a Rohwer, S.** 2000: Asymmetries in male aggression across an avian hybrid zone. *Behavioral Ecology* 11(1): 93-101.
- Price, T. D. a Bouvier, M. M.** 2002: The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* 56(10): 2083-2089
- Qvarnström, A., Wiley, C., Svedin, N. a Vallin, N.** 2009: Life-history divergence facilitates regional coexistence of competing *Ficedula* flycatchers. *Ecology* 90: 1948-1957.
- Reif, J., Voříšek, P., Šťastný, K., Koschová, M. a Bejček, V.** 2008: The impact of climate change on long-term population trends of birds in a central European country. *Animal Conservation* 11: 412–421.
- Robinson, R. A., Baillie, S. R. a Crick, H. Q. P.** 2007: Weather-dependent survival: implications of climate change for passerine population processes. *Ibis* 149: 357-367.
- Saether, S. A., Saetre, G.-P., Borge, T., Wiley, Ch., Svedin, N., Andersson, G., Veen, T., Haavie, J., Servedio, M. R., Bureš, S., Král, M., Hjernquist, M. B., Gustafsson, L., Träff, J. a Qvarnström, A.** 2007: Sex Chromosome-Linked Species Recognition and Evolution of Reproductive Isolation in Flycatchers. *Science* 318: 95-97.

- Saetre, G-P., Král, M., Bureš, S. a Ims, R. A.** 1999: Dynamics of a clinal hybrid zone and a comparison with island hybrid zones of flycatchers (*Ficedula hypoleuca* and *F. albicollis*). *Journal of Zoology*, London. 247: 53-64.
- Saetre, G-P., Moum, T., Bureš, S., Král, M., Adamjan, M. a Moreno, J.** 1997: A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces pre-mating isolation. *Nature* 387: 589-592.
- Saetre, G-P a Saether, S. A.** 2010: Ecology and genetics of speciation in *Ficedula* flycatchers. *Molecular ecology* 19: 1091-1106.
- Sanz, J. S., Potti, J., Moreno, J., Merino, S. a Frías, O.** 2003: Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9:461-472.
- Šťastný, K., Bejček, V. a Hudec, K.** 2006: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice, Aventinum, Praha: 340-343.
- Veen, T., Borge, T., Griffith, S.C., Saetre, G-P., Bureš, S., Gustafsson, L. a Sheldon, B.C.** 2001: Hybridization and adaptive mate choice in flycatchers. *Nature* 411: 45-50.
- Veen, T., Svedin, N., Forsman, J. T., Hjernquist, M.B., Qvarnstrom, A., Thuman Hjernquist, K. A., Traff, J. a Klaassen, M.** 2007: Does migration of hybrids contribute to post-zygotic isolation in flycatchers? *Proceeding of the Royal Society Series B: Biological Sciences*. 7; 274(1610): 707–712.
- Visser, M. E. a Both, C.** 2005: Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceeding of the Royal Society Series B: Biological Sciences*. 272: 2561-2569.
- Visser, M. E., Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M. a Lessels, C. M.** 1998: Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceeding of the Royal Society Series B: Biological Sciences*. 265: 1867-1870.
- Weidinger, K. a Král, M.** 2007: Climatic effects on arrival and laying dates in a long-distance migrant, the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 149: 836-847.
- Wiley, C., Fogelberg, N., Sæther, S. A., Veen, T., Svedin, N., Vogel, J., Kehlenbeck, J. V. a Qvarnström, A.** 2007: Direct benefits and costs for hybridizing *Ficedula* flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 854-864.
- Wiley, C., L. Gustafsson a A. Qvarnström.** 2009. Effects of hybridization on the immunity of collared *Ficedula albicollis* and pied flycatchers *F. hypoleuca*, and their infection by haemosporidians. *Journal of Avian Biology* 40, 352-357.
- Wiley, C., Qvarnström, A., Andersson, G., Borge, T. a Saetre, G.-P.** 2009: Postzygotic isolation over multiple generations of hybrid descendants in a natural hybrid zone: How well do single-generation estimates reflect reproductive isolation? *Evolution* 63:1731-1739.