

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Hybridizace krokodýlů z evolučního a ochranného hlediska

Bakalářská práce

Veronika Zajícová

Školitel: RNDr. Jan Robovský Ph.D.

Školitel specialista: Ing. Miroslav Procházka

České Budějovice 2016

Zajícová, V., 2016. Hybridizace krokodýlů z evolučního a ochranného hlediska. [Hybridization of crocodiles from the evolutionary and conservation perspective. Bc. Thesis, in Czech.] - 37 pp. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Interspecific hybridization is an interesting and important phenomenon from the scientific and conservation point of view. My thesis is focused on hybridization in Crocodylia based on literature review. In summary, interspecific hybridization is relatively common in this group either in the wild or captivity where it is much common. Maximum values of genetic distance between hybridizing species of crocodiles are around 32%.

Key words: Hybridization, evolution, Crocodylia, genetic distance

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval/a samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 13.12.2016

Podpis.....

Poděkování

Tímto bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Janu Robovskému Ph.D za ochotu pomoci, trpělivost a cenné rady, které mi věnoval při psaní této bakalářské práce. Ing. Miroslavu Procházkovi a zaměstnancům Krokodýlí ZOO Protivín za poskytnutí důležitých informací a části využité literatury. A v neposlední řadě i své rodině za podporu pocelou dobu studia.

Obsah

1. Úvod.....	6
1.1. Evoluce a hybridizace.....	6
1.2. Cíle práce.....	11
1.3. Materiál a metodika.....	11
2. Výsledky.....	12
2.1. Diverzita krokodýlů a ohrožení.....	12
2.2. Hybridizace u krokodýlů.....	13
3. Diskuze.....	17
4. Závěr.....	25

1. ÚVOD

1.1. Evoluce a hybridizace

Hybridizace, v českém ekvivalentu křížení, bývá používána a definována rozličným způsobem, např. od úrovně dvou jedinců po odlišné druhy (pro review např. Arnold 1997), nejčastěji je ale v odborné literatuře vnímána jako křížení mezi geneticky odlišnými jedinci náležející odlišným (chovným) liniím, poddruhům či druhům (Arnold 1997). Takto bude hybridizace používána v celé mé práci.

Hybridizace je v současné době často skloňované téma, jednak při definování druhů, dále pak v ochranářské praxi. Důvodem je definice tzv. biologického konceptu druhu, který pro druh vyžaduje plodnou vnitrodruhovou křížitelnost a neplodnou mezidruhovou křížitelnost, podle definice za přirozených podmínek (Mayr 1963), čímž by ze hry měly *de facto* vypadnout důkazy plodnosti konané v lidské péči, neboť zde prokázaná plodnost hybridů nemusí vypovídat realisticky o hybridizaci v přírodě (např. Groves & Robovský 2011).

Aktuálně je hybridizace velmi diskutována s ohledem k výsledkům molekulárně-fylogenetických zhodnocení, protože s jejich nástupem se začalo ukazovat, že některé druhy jsou hybridního původu (např. zubr coby kříženec pleistocenního stepního bizona z otcovské strany a pratura z mateřské strany, pro další příklady savců viz Groves & Robovský 2011). S nástupem genomických studií se ukázalo, že genomy řady taxonů bývají v menší či větší míře poskládány z genetické výbavy jinak dobře vymezených druhů (mediálně je třeba asi nejproslavenější kompozitní povaha našeho genomu s podílem neandertálců – např. Sankararaman *et al.* 2014, pro koňovité např. Jónsson *et al.* 2014, pro kočkovité šelmy např. Li *et al.* 2016). Tyto nové poznatky tak logicky otřásají zažitým pojetím biologického druhu.

Nejen v ochranářských kruzích je poddruhová a druhová hybridizace vnímána negativně jako proces vedoucí ke ztrátám osobitých vlastností populací-taxonů tzv. genetickou erozí včetně adaptací na lokální podmínky (pro review viz např. Frankham *et al.* Frankham *et al.* 2002, Allendorf & Luikard 2007, Carrol & Fox 2008 – spíše v teoretické rovině, v praxi Putman *et al.* 2011).

Nutno dodat, že takto to vnímá část ochránářské komunity, která klade velký důraz na předběžnou opatrnost v případě snah s dobrými úmysly křížit různé entity (chovná linie – druhy). Tito odborníci varují před outbrídingem, resp. outbrední depresí. Opačně polarizovaná část ochránářské komunity často ve prospěch hypotetického navýšení genetické variability u kombinovaných entit je ochotna upozadit až zapřít evoluční strukturaci uvažovaných taxonů. Obecně bývá zásadní posoudit klady a zápory inbredního a oubredního scénáře a samozřejmě odlišnost populací, pro které je křížení uvažováno (Young & Clark 2000, Frankham *et al.* 2002, Frankham *et al.* 2004, Allendorf & Luikard 2007, Carrol & Fox 2008, Rhymer 2008), přičemž v obou případech je žádoucí populace detailně monitorovat (Frankham *et al.* 2012). Při rozhodnutí o strategii záchrany taxonu je zásadní parametr efektivní velikost populace (např. Frankham *et al.* 2002, Flajšhans *et al.* 2013). Jako příkladové rozhodnutí, jak naložit s ohroženým taxonem na základě shromáždění značného množství vědeckých dat, lze uvést floridskou pumu (např. Frankham *et al.* 2004).

Dodejme, že ochránářsky kontroverzní jsou také již zmíněné hybridní druhy, tj. druhy vzniklé přirozenou hybridizací etablovaných druhů (viz Robovský 2007, Genovart 2009), částečně i pro negativní „pověst“ hybridů. Stejně tak hybridní status je ochránářsky velmi komplikované téma (Ouma *et al.* 2010).

Tématika hybridizací je velmi rozsáhlá, já se pokusím zaměřit na hlavní výzkumné aspekty hybridizace, v úvodu v obecnější rovině a často pro savce, kde je tato tematika asi nejlépe prostudovaná, v rešeršní části zacílené na samotné krokodýly. Jak jsem již zmínila, hybridizace je kombinace odlišných jedinců náležejících k odlišným (chovným) liniím, poddruhům či druhům. Hybridizaci tedy můžeme posuzovat z hlediska odlišností rodičovských taxonů. Tu je třeba samozřejmě kalibrovat fylogenezí skupiny a lze použít několik parametrů odlišnosti – např. pozice dílčích evolučních linií rodičovských taxonů, čas odštěpení nebo genetickou distanci, která zohledňuje i skupinově specifickou mutační rychlost (McCarthy 2006, Rhymer 2008, Jančúchová - Lásková *et al.* 2015). Od nepaměti byla mezidruhovú hybridizace centrem pozornosti, jak s ohledem k vzhledu hybridů, jejich plodnosti a v praktické rovině využitelnosti (lze zmínit známé houževnaté hybridy muly a mezka). Čím méně příbuzné druhy, tím méně hybridizaci intuitivně a empiricky (negativní korelace mezi pre- a postzygotickou kompatibilitou s divergencí a genetickými distancí – Rhymer 2008) předpokládáme (a mezirodoví kříženci jsou skutečně vzácnější než

vnitrorodoví – viz např. van Gelder 1977 u savců, McCarthy 2006 u ptáků, Jančúchová - Lásková *et al.* 2015 u ještěrů). Ovšem na druhou stranu méně příbuzné druhy mohou, pakliže jsou nějakým způsobem geneticky kompatibilní, nemít reprodukčně-izolační mechanismy, které u blízce příbuzných druhů nezřídka fungovaly či fungují (cf. Arnold 1997, Robovský 2007, van Gelder 1977). V tomto kontextu je nutné uvést, že známe některé evolučně mladé skupiny, kde tyto reprodukčně-izolační mechanismy moc nefungují (např. Ropiquet & Hassanin 2006).

Spektrum těchto mechanismů může být rozsáhlé, mohu uvést například odlišné načasování říje, velikostí rozdíly neumožňující páření, nekompatibilita spermií a vajíčka či posygotické disharmonie apod. (viz např. Robovský 2007, Jančúchová-Lásková *et al.* 2015). I v případě úspěšného narození hybrida může platit, že bude nezřídka neplodný a i kdyby plodný byl, nemusí být atraktivní ani pro jeden rodičovský taxon (mohl by ale i za tohoto scénáře být atraktivní pro jiného hybridního jedince, pakliže se v čase a místně protnou). I zde platí, že hybridizace odlišných taxonů a populací je velmi komplexní fenomén, takže některé dílčí body jsou spíše v této práci naznačeny než vyčerpávajícím stylem rozebírány. Plodnost je tradiční kritérium úspěšnosti mezidruhového křížení, přičemž je nutné zmínit, že i v případě přítomnosti sterility u kříženců platí nezřídka Haldanovo pravidlo (Haldane 1922, McCarthy 2006), kdy je sterilitou zatíženo heterogametní pohlaví (u savců samci), čímž vzniká potenciál šíření hybridní výbavy přes homogametní pohlaví (u savců samice).

Další parametr hybridizace je její povaha. Dnes již víme, že přirozená hybridizace byla vždy důležitým komponentem pro evoluci velkého množství taxonů (viz výše a níže). Konkrétně bývá dělena na tři typy – přirozeně vzniklý hybridní taxon, přirozená introgrese a hybridní zóna (Allendorf & Luikart 2007). S činností člověka vstupuje do hry hybridizace nepřirozená. Allendorf & Luikart (2007) pak rozlišují antropogenní hybridizaci na hybridizace bez introgrese, rozšířenou introgressi a kompletní „splynutí“ (complete admixture). V minulosti bylo mnoho druhů odděleno přírodními bariérami, které byly činností člověka postupně odstraňovány a dnes proto může docházet k propojování areálů, druhý zdroj nepřirozené hybridizace je chov v zajetí (Fitzimons *et al.* 2002).

K této problematice je vhodné zmínit termín hybridní zóna (pro detailní review viz např. McCarthy 2006). Primární nebo sekundární hybridní zóna je oblast, kde převažuje počet hybridních jedinců vůči rodičovským taxonům/populacím, které jsou na sebe

navázány parapatricky či v druhém případě jde o setkání původně alopatrických populací/taxonů (McCarthy 2006). Výzkum hybridních zón je nesmírně významný pro pochopení evolučních procesů obecně či pro dílčí taxony – v kontextu práce může být zajímavé vědět, zda jsou hybridní zóny známé pro krokodýly a jak jsou případně široké.

V tomto kontextu je také zajímavé znát např. typ výskytu (sympatrie-parapatrie-původní allopatrie) a geografické oblasti, kde dochází k hybridizaci v přírodě a frekvence hybridizace (McCarthy 2006). Dodejme, že přirozeně dochází k hybridizaci občas v podmínkách ekotonů, kde se jinak ekologicky oddělené druhy potkávají (např. Gligor *et al.* 2009 – u lemurů, Roca *et al.* 2015 – u slonů).

Protože hybridní jedinci mívají směsné charakteristiky fenotypu a genotypu, většinou bývají vůči svým rodičům, dokonale přizpůsobeným selekčním tlakům, znevýhodněni. Tento tradiční předpoklad, často pravdivý, patrně zažije přehodnocení s ohledem ke kompozitní povaze genomu – hybridizace tak začíná být vnímána jako zdroj rozšíření potenciálu genotypu (např. Barton 2001, Larsen *et al.* 2010; Sankararaman *et al.* 2014).

Antropogenní hybridizace mohou být úmyslné, z důvodu získání hybridů pro komerční využití nebo jako následek zavlečení nepůvodních druhů či změna biotopu (již zmíněná změna ekologických bariér). Neúmyslné hybridizace mohou být obvykle větší hrozbou, jelikož probíhají „skrytě“, zvláště u hybridů, kteří nemají specifické morfologické odlišnosti (Fitzimons *et al.* 2002).

Antropogenně zprostředkovaná hybridizace má po celém světě stupňující se tendenci a přispívá k vymírání, ale i vzniku druhů prostřednictvím přímých i nepřímých prostředků (Thomas 2013).

Systémově bývá hybridizace problém mezi domácími druhy a jejich divokými předky (např. Arnold 2004), je třeba mít na paměti, že domácí zvířata jsou často směsicí několika divokých předků (např. Randi 2008, Gentry *et al.* 2004). Mezi přirozeně sympatrickými druhy je mnohem méně častá, nicméně může docházet k jevu, kdy dojde ke křížení ohroženého druhu (často právě vlivem naší destruktivní činnosti) s běžně se vyskytujícím. Důvodem bývá nedostatek konspecifických jedinců (např. McCarthy 2006) a tento jev se označuje jako „Hubb’s principle“ (Pinto *et al.* 2016). Tato „nouze“ se patrně často projevuje v lidské péči nebo za přirozených podmínek s výrazným managementem

člověka ovlivňujícím poměr pohlaví (Cordingley *et al.* 2009) nebo při vymírání lokálních populací jednoho druhu (Lodé *et al.* 2005).

Z ochrannářského hlediska bývá u nežádoucí hybridizace aspekt eliminace hybridů, prakticky obtížný až nerealizovatelný, i proto je potřebný monitoring a případně včasné kroky (Allendorf & Luikart 2007).

Případy hybridizace se u amniotních obratlovců dočkaly několikrát několika review (např. van Gelder 1977 u savců, McCarthy 2006 u ptáků, Jančúchová - Lásková *et al.* 2015 u ještěrů) a kritických metaanalýz (např. Jančúchová - Lásková *et al.* 2015 u ještěrů a Aliabadian & Nijman 2007 u ptáků). Zhodnocení ptáků obsahuje i aspekt vývoje znalostí – konkrétně se výskyt hybridních jedinců pro rozlišované druhy v přírodě zvedl mezi léty 1992 a 2006 z 9 na 19% (Aliabadian & Nijman 2007). Tato studie též prokázala, že různé druhy, skupiny (v jejich pojetí řády) se liší mírou hybridizace (například jako skupina moc nehybridizují svišťouni, naopak výrazně hybridizují vrubozobí). Z hlediska míry hybridizace se na ní podílí z 85,8% druhy sympatrické, 3,6% druhy parametrické a disjunktní 3,9% a 3,6% druhů vykazuje hybridizaci v altitudiálním kontaktu.

Hybridní jedince lze identifikovat různými způsoby (pro review např. McCarthy 2006, Allendorf & Luikart 2007). Klasickým způsobem bylo porovnání negenetických charakteristik, jakými jsou například morfologické či behaviorální charakteristiky (např. Bartoš & Žirovnický 1981, 1982, Meijaard & Groves 2004, Preuss *et al.* 2009, Pinto *et al.* 2016). Pro hybridy jsou často typické intermediární parametry, ať třeba velikost nebo fenotyp (Bartoš *et al.* 1981, Bartoš & Žirovnický 1981). U lebečního materiálu platí ona intermediární povaha nebo často i zvýšený výskyt lebečních a dentálních disharmonií (např. Ackermann *et al.* 2010). U hybridů často nacházíme nezvykle kombinované znaky obou rodičů, ne zrovna intermediární povahy, občas i fenotyp mimo variační šíře rodičů (tzv. heteróza) (McCarthy 2006).

U některých druhů je ovšem projev některého rodičovského taxonu natolik dominantní (např. fenotypický projev koně Převalského u hybridů s domácím koněm – Balaschov 1961), že hybridní jedinec nelze rozeznat od čistokrevných jedinců.

To samozřejmě platí i pro zpětné křížence, kdy po mnoha generacích může být fenotypicky nerozpoznatelný.

K detekci hybridů se využívala před nástupem sekvenačních a mikrosatelitních studií i data chromozomální, založená převážně na počtu a tvaru chromozomů, (Arnold 1997). Hybridní původ bývá jednoznačně detekovatelný molekulárně-fylogenetickými metodami různých přístupů a algoritmů aplikovanými na rozličná a různě sensitivní genetická data (např. Arnold 1997, Trigo *et al.* 2013). Hybridní původ se u živočichů prokazuje nejčastěji s pomocí maternálně děděné mitochondriální DNA, jaderné DNA děděné po obou rodičích nebo jen po otci (např. geny na chromozomu Y u většiny savců) nebo mikrosatelitů, což jsou tandemové repetice DNA (délka přibližně 2-6 párů bází). U mikrosatelitů podle jejich délky rozeznáváme několik druhů (dinukleotidové, trinukleotidové a tetranukleotidové), přičemž v genomu obratlovců se v 30–60% objevují dinukleotidové repetice (Flajšhans *et al.* 2013). Zatímco pro mitochondriální a jaderné markery se používají nyní informativní sekvenační data, u fragmentační analýzy mikrosatelitů nás zajímá kvantita, velikost daného fragmentu a změna pohyblivosti při elektroforéze (Kandalcová 2008). V obou případech hybridní jedinec kombinuje genetické varianty (haplotypy/alely) různých rodičů (ve smyslu z rozdílných linií), což je patrné na proměnlivé pozici jedince v tzv. druhovém versus genovém stromě (např. Verkaar *et al.* 2004, Trigo *et al.* 2013), popř. kompozitní povahou (např. názorně vizualizovanou v programu STRUCTURE – Hubisz *et al.* 2009 nebo NEWHYBRIDS - Anderson & Thompson, 2002). V posledních letech bývají hybridizační události detekovatelné srovnáním celých genomů (např. Jónsson *et al.* 2014, Der Sarkissian *et al.* 2015, Li *et al.* 2016), popř. mitochondriálních genomů (např. Hassanin *et al.* 2012), kde je nutné samozřejmě mitochondriální data porovnávat s paternálně děděnými znaky. Kvalita prokázání hybridní události či přímo hybrida závisí na počtu a sensitivitě markerů.

1.2. Cíle práce

Cílem mé práce je předložit co nejkompletnější rešerši hybridizace u krokodýlů se zohledněním evolučního a ochranářského pozadí.

1.3. Materiál a metodika

Rešeršní práce se snažila podchytit ideálně všechny studie dokumentující hybridizaci krokodýlů na základě databází Web of Science a Zoological Record pro v nich dostupné časové intervaly (s dodatečným vyhledáváním starších studií). Protože tyto databáze mohou opomíjet neimpaktované časopisy (zvláště Web of Science), využívala jsem bohatý archiv literatury o krokodýlech asociovaný s oficiálními stránkami IUCN (<http://www.iucnscg.org/pages/Crocodylian-Species.html>). Tento přístup mi snad zajistil podchycení většiny popisovaných případů hybridizace u krokodýlů. Tyto případy byly zpracovány tabulárně (viz Tab. 1), kdy byly u hybridních jedinců/populací specifikovány rodičovské taxony; způsob detekce hybridizace; podmínky, kde k hybridizaci došlo (přirozená – příroda x zajetí); plodnost jedince; a asociovaná citace. Původní informace jsem doplnila o údaj genetická distance při použití HKY 85 modelu evoluce, což bylo inspirováno studií Jančúchová - Lásková *et al.* (2015). Toto použití stejného modelu genetických distancí pro stejný gen (mitochondriální cytochrome *b*) mi umožnilo výsledky krokodýlů konfrontovat právě s touto studií (Jančúchová - Lásková *et al.* 2015). Částečně je diskutován čas, který dělí rodiče hybridních jedinců, přičemž časové údaje čerpám z práce Oaks (2011).

Pro výpočet genetických distancí byl použit program PAUP verze 4.0b10 (Swofford, 2001). Sekvence a přímo alignment jsou navázány na genetickou revizi všech druhů krokodýlů Oaks (2011), pro výčet sekvencí s inventárními čísly z databáze GenBank viz tuto studii.

2. VÝSLEDKY

2.1. Diverzita krokodýlů a ohrožení

Krokodýli (*sensu* Crocodilia Owen, 1842) jsou poměrně starobyklou skupinou archosaurů s historií trvající přibližně 200 milionů let. Dříve se jednalo o velmi diverzifikovanou skupinu, dnes je reprezentována pouze několika čeleděmi: Alligatoridae s rody *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* a *Paleosuchus*) Crocodylidae (*Crocodylus*, *Osteolaemus*), Tomistomidae (*Tomistoma*) a Gavialidae (*Gavialis*) (Trutnau & Sommerlad *et al.* 2006), přičemž poslední dvě bývají poslední dobou slučovány k sobě a buď jsou vnímány jako samostatná čeleď nebo přiřazovány k čeledi Crocodylidae (Brochu 2003). Nejkomplexnějším zhodnocením vztahů a časové stránky diverzifikace všech krokodýlů je studie Oaks (2011). Zástupci dílčích linií se samozřejmě výrazně liší, ovšem v kontextu dochovaného fosilního záznamu krokodýlů lze konstatovat, že si jsou poměrně podobní (Zelinka & Voženílek 1997, Brochu 2003).

Navzdory evolučně prověřenému „designu“ řada zástupců patří mezi ohrožené druhy. K jejich úbytku vede lov, ničení biotopů, jako je vysušování mokřadů, odlesňování a znečištění související se zemědělstvím/průmyslem. Negativním faktorem bývají také přehrady, jak pro ničení původních stanovišť, tak pro kolísání hladiny, jak bylo prokázáno například v Hondurasu, Indii a Zimbabwe (Trutnau & Sommerlad 2006, Ross *et al.* 1998). Dalším negativním vlivem je stále intenzivní ilegální obchod (např. Trutnau & Sommerlad 2006). Antropogenní činnost nezdědka vede k odstraňování bariér mezi výskyty jednotlivých druhů a to usnadňuje jejich hybridizaci (pro review např. Straková 2014), která je dalším závažným ohrožujícím faktorem (pro citace viz níže).

Pro poznání rozsahu/frekvence hybridizace je zásadní mít představu o druhové rozmanitosti a „hranicích druhů“, zvláště při vědomí toho, že s rozvojem molekulárních a fylogenetických metod se často zvyšuje počet rozeznávaných druhů. To je i případ krokodýlů, byť prozatímni rozsah absolutních změn nepůsobí impozantně, ale je dobré jej zrelativizovat k druhovému „bohatství“ této skupiny. Zatímco v roce 1997 (Zelinka & Voženílek 1997) se uvádělo 22 uznávaných druhů, aktuálně IUCN uznává 23 druhů s tím, že se na jejich webových stránkách (Dostupné z: <http://www.iucncsg.org>) zmiňují nové studie naznačující navýšení počtu o dalších 5 (*Crocodylus suchus*, *Osteolaemus osborni*, *Osteolaemus* sp. nov., *Mecisops* sp. (Central Africa) a *Mecisops* sp. (West Africa) (Eaton 2009, Hekkala *et al.* 2011, Shirley *et al.* 2013). Změna z 22 na 28

druhů by představovalo 27 % nárůstu druhové diversity za necelých 20 let. Nicméně má srovnání jsou vázány na Studii Oaks (2011), která uvádí 25 druhů (obr. 1).

2.2. Hybridizace u krokodýlů

Tato podkapitola se podrobněji věnuje již jen hybridizaci krokodýlů, kdy pro názornost a úvodní přehled přikládám tabulku, která zaznamenává známé případy hybridizací této skupiny plazů.

Tab. I: Přehled hybridizujících druhů

Otec	Matka	Způsob identifikace	K hybridizaci došlo	Plodnost	Genetická distance (%)		Divergence	Zdroj dat
					HKY85	uncorrected		
<i>Caiman crocodylus</i>	<i>Caiman yacare</i>	MOL	WL	?	3,2 – 3,9	3,1 - 3,8	3,05 – 3,28	Campos 2009
<i>Caiman crocodylus</i>	<i>C. rhombifer</i>	MOL	WL	?	31,7 – 32	25,6 – 25,8	87,14 – 98,33	Targarona 2013
<i>C. acutus</i>	<i>C. niloticus</i> ¹	-	C	?	5,8 – 11,6	5,5 – 10,4	6,82 – 7,35	Trutnau 2006
<i>C. acutus</i>	<i>C. moreletii</i> *	MOL, MORF	WL	+	5,0 – 6,1	5,4 - 5,5	4,08 – 4,61	Cedeño 2008, Hekkala 2015
<i>C. acutus</i>	<i>C. intermedius</i>	?	C	?	1,5 – 1,7	1,5	1,79 – 1,89	Thorbjarnson 1992
<i>C. mindorensis</i>	<i>C. porosus</i>	MOL, MORF	C, WL	+	12,2 – 12,4	11,0	10,21 – 10,78	Hinlo 2014, Rodriguez 2008
<i>C. porosus</i>	<i>C. rhombifer</i>	MOL	C	?	11,9	10,7	10,21 – 10,78	Simpson 2009
<i>C. rhombifer</i>	<i>C. palustris</i>	MOL	C	?	11,2 – 11,4	10,2 – 10,3	10,21 – 10,78	Akkaraju 1996
<i>C. rhombifer</i> *	<i>C. acutus</i>	MOL, MORF	WL, C	+	5,2 - 5,8	5,4 - 5,5	4,08 – 4,61	Milián–García 2015, Targarona 2013
<i>C. rhombifer</i>	<i>C. siamensis</i>	MOL, MORF	C	+	11,7	10,5	10,21 – 10,78	Fitzsimmons 2002, Weawer 2008, Brazaitis 1973
<i>C. rhombifer</i>	<i>C. niloticus</i>	MOL	C	+	7,2 – 8,0	6,8 – 7,4	6,82 – 7,32	Akkaraju 1996
<i>C. siamensis</i>	<i>C. rhombifer</i>	MOL, MORF	C	?	11,7	10,5	10,21 – 10,78	Targarona 2013, Brazaitis 1973
<i>C. siamensis</i> *	<i>C. porosus</i> ²	MOL, MORF	C, WL	+	10,5	9,5	8,82 – 9,60	Thorbjarnson 1998, Brazaitis 1973

Otec	Matka	Způsob identifikace	K hybridizaci došlo	Plodnost	Genetická distance (%)		Divergence	Zdroj dat
					HKY85	uncorrected		
<i>O. sp. nov. cf. tetraspis</i>	<i>O. tetraspis</i>	MOL	C	?	10,4 – 10,5	9,5	6,21 – 7,60	Eaton 2009
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	MORF	WL	?	10,0	8,6 – 9,0	9,53 – 9,57	Trutnau 2006

MOL – molekulární metody, MORF – morfologie, C– odchov v zajetí, WL – volná příroda, ? – není uvedeno, + ano, - ne, * a naopak

Z tabulky vyplývá, že z 25 (23 uznávaných druhů podle IUCN a dvojice nových druhů z r. *Osteolaemus*) v současné době uznávaných druhů je hybridizace prokázána u 16, což představuje 64%. Přičemž hybridizace je nejlépe popsána u druhů střední Ameriky a jihovýchodní Asie a to často kvůli kriticky ohroženým druhům krokodýlů – *Crocodylus siamensis*, *Crocodylus mindorensis*, *Crocodylus rhombifer*. V minulosti spočívala detekce hybridů na základě morfologických znaků, dnes však většina autorů volí genetický screening, případně kombinovaný přístup. Pokud porovnáme četnost případů v zajetí a ve volné přírodě, převládá hybridizace v zajetí. Maximální hodnota genetických distancí u hybridů dosahuje 32 %, kromě tohoto výjimečného mezirodového křížení bývají hodnoty v rámci rodů cca max. kolem 12%. Hodnotu genetických distancí v závislosti na odhadu časové divergence lze dobře demonstrovat na příkladu mezirodové hybridizace *Caiman crocodylus* x *Crocodylus rhombifer*, kdy v tomto případě genetická distance dosahuje 32,0% a tomu odpovídá časový odhad divergencí linií s rodičovskými druhy na 87 – 98 miliony let. Oproti tomu, *Crocodylus acutus* x *Crocodylus moreletii*, kdy časový odhad divergence se pohybuje přibližně v období před 4 miliony let je genetická distance 5,0 – 6,1.

3. DISKUZE

Jak již bylo zmíněno ve výsledcích, hybridizace u krokodýlů je vázána k 64% druhové diverzity krokodýlů, tj. 16 krokodýlích druhům. Jančúchová-Lásková *et al.* (2015) zaznamenala 94 párů hybridizujících ještěřů, což by při cca 6000 druhů ještěřů představovalo nějaká 3% druhové diverzity této skupiny. Ptáci na úrovni řádů v hybridizaci velmi kolísají, úrovně krokodýlů dosahují dvě nejvíce hybridizující skupiny (s 60%) Upupiformes a Anseriformes (Aliabadian & Nijman 2007). Lze tedy shrnout, že popsaná míra hybridizace u krokodýlů je relativně vysoká.

Hybridizace byly zaznamenány převážně mezi zástupci rodu *Crocodylus* a dále uvnitř rodů *Caiman*, *Paleosuchus*, *Osteolaemus*, v jednom případě šlo o mezirodovou hybridizaci. Hybridizace v rámci rodu vůči mezirodovému křížení očekávatelně převládá i u šupinatých plazů (Jančúchová-Lásková *et al.* 2015), jakož i ptáků (McCarthy 2006) a savců (van Gelder 1977).

Zajímavé zjištění je, že u šupinatých plazů, které mají teplotou-určené pohlaví, není hybridizace známa. U želv a krokodýlů s teplotně-určeným pohlavím je to ovšem běžné (a je to i očekávatelné oproti pohlaví určovaným pohlavními chromosomy) (Jančúchová-Lásková *et al.* 2015).

V rámci tzv. reprodukčně-izolačních mechanismů lze uvažovat, že budou lépe vyvinuty u sesterských nebo sympatrických druhů. Na základě tabulky lze konstatovat s použitím fylogeneze Oaks (2011), že při porovnání všech v tabulce zmíněných hybridních případů se hybridizace ve 4 případech týkala sesterských druhů a ve 12 případech nesesterských druhů. U případů hybridizací v přírodě je poměr stejný, neboť ve 2 případech hybridizují sesterské druhy a v 6 případech druhy nesesterské.

Z hlediska sympatrického výskytu si dovolím specifikovat dílčí geografické oblasti a sympatricky žijící druhy (na základě map z červeného seznamu IUCN) a s použitím rešeršní tabulky zmíním, zda tyto druhy hybridizují (v lidské péči či v přírodě): V Severní Americe se na Floridě potkávají *Crocodylus acutus* a *Alligator mississippiensis*, avšak nehybridizují. V Africe se překrývají areály *Crocodylus niloticus*, *Mecisops cataphractus* a *Osteolaemus tetraspis*, přičemž nehybridizují. Na Indickém subkontinentu se překrývají areály *Crocodylus palustris*, *C. porosus* a *Gavialis gangeticus*, ale nehybridizují. V Indočíně se potkávají a hybridizují *Crocodylus porosus* a *Crocodylus*

siamensis, přičemž hybridizují, stejně tak na Filipínách *Crocodylus porosus* a *Crocodylus mindorensis*. Na Sundách se areály setkávají u *Crocodylus siamensis*, *Crocodylus porosus* a *Tomistoma schlegelii*, přičemž první dva druhy hybridizují. V jihovýchodní Asii značně rozšířený a několikrát zmíněný *Crocodylus porosus* zasahuje i na Novou Guineu a do Austrálie, kde se setkává s konkrétně s *Crocodylus novaeguineae* a *Crocodylus johnstoni*, s nimiž nehybridizuje. Na Antilách se setkávají a hybridizují dva krokodýlové, *Crocodylus acutus* a *Crocodylus rhombifer*. Ve střední Americe se areály překrývají u *Caiman crocodylus*, *Crocodylus moreletii* a *Crocodylus acutus*, přičemž poslední dva hybridizují. V jižní polovině Jižní Ameriky se setkávají, ale nehybridizují *Caiman latirostris* a *Caiman yacare*, v severní polovině Jižní Ameriky *Paleosuchus palpebrosus* a *Paleosuchus trigonatus*, *Melanosuchus niger*, *Caiman crocodylus*, *Caiman latirostris*, *Caiman yakare* a také *Crocodylus intermedius* a *Crocodylus acutus*, přičemž hybridizují oba druhy rodu *Paleosuchus*, *Crocodylus* a *Caiman crocodylus* s *Caiman yakare*. Celkově v těchto dílčích regionech můžeme narazit na 34 sympatrických výskytů, u nichž se 16 druhů se sympatrickým výskytem kříží, jak v zajetí, tak v přírodě, čistě v přírodě je hybridizace u sympatrických krokodýlů v nějakých 12 případech. Toto porovnání naznačují, že sympatrický výskyt mohl mít určitý vliv na formování reprodukčně-izolačních mechanismů.

Rešerše očekávatelně ukázala, že hybridní jedinci jsou převážně popisováni ze zájmových chovů, ovšem v několika případech i z přírody. Jednou z hlavních příčin, proč dochází k hybridizaci ve volné přírodě, je fragmentace biotopu (např. stavba vodních elektráren a to i na území chráněných oblastí) a fragmentace samotných populací, které snižují možnost rozmnožování zástupců stejného druhu a dává značný prostor pro hybridizaci, kdy hybridy mohou být silní reprodukční kompetitoři pro své nezřídka ohrožené rodičovské taxony (Jančúchová-Lásková *et al.* 2015). Dalším důvodem vzniku hybridů může být přirozené nebo člověkem zprostředkované spojení do té doby izolovaných areálů (Simpson *et al.* 2009). Třetím zdrojem hybridizace v přírodě je člověkem způsobené dovezení nepůvodních druhů (Targarona *et al.* 2013). V otázce ochrany druhů před hybridizací jsou v současné době zásadní geneticky prověřené oblasti bez hybridních jedinců (Rodriguez *et al.* 2008). Problémem je i útěk hybridních jedinců z farem, tak jak tomu je na příklad u *Crocodylus siamensis* x *Crocodylus porosus*, řešením v tomto případě, ale i v obecné rovině, by mohla být eliminace hybridů nebo vysazení velkého množství čistokrevných jedinců (Mahood 2015).

Protože jsou krokodýli oblíbenou skupinou chovaných plazů, kdy je chovaná většina druhů, zaznamenaná procenta jsou patrně vychýlená právě touto jejich relativní oblíbeností. Z případů hybridizace (16 druhů) v se přírodě děje u 7 druhů, z nichž 6 druhů hybridizuje patrně přirozeně (v místech přirozeného setkávání se druhů). Konkrétně jde o tyto druhy: *Crocodylus rhombifer* + *Crocodylus acutus*, *Paleosuchus trigonatus* + *Paleosuchus palpebrosus*, *Crocodylus moreletii* + *Crocodylus acutus*, *Crocodylus siamensis* + *Crocodylus porosus* a *Caiman crocodylus* + *Caiman yacare*, u kterého byla na Río Madeira detekována hybridní zóna, jediná hybridní zóna zmiňovaná u krokodýlů (Campos *et al.* 2009). S ohledem k obecné zajímavosti bych ráda zmínila známé okolnosti spojené s hybridizací těchto druhů.

Jak v práci zmiňuji, údaje o dílčích hybridech kolísají kvalitou a komplexitou – přičemž asi nejvíce informací nyní máme o dvojici druhů *Crocodylus moreletii* x *Crocodylus acutus* (Cedeño-Vázquez *et al.* 2006), u kterých byla míra hybridizace ve volné přírodě odhadnuta na 38,6 % (z 83 testovaných jedinců) (Rodriguez 2008). Je zde dokonce podezření na hybridní zónu (Hekkala *et al.* 2015). Oba druhy se setkávají v ekotonu – *Crocodylus moreletii* je primárně sladkovodní, ale jeho výskyt zasahuje až k pobřeží, kde se setkává s primárně mořským *Crocodylus acutus*. Mezi důvody, proč k hybridizaci dochází, patří: *Crocodylus moreletii* expanduje (a expandující populace má poměr pohlaví vychýlený ve prospěch samců); pláže bývají využívány na rekreační účely, což znamená úbytek míst pro kladení *Crocodylus acutus*, tudíž si samice *Crocodylus acutus* musí hledat jiná vhodná místa, často dále od pláží. Je zajímavé, že hybridní páry mají obvykle větší snůšky, vejce jsou větší a na základě hybridů *in situ* zařízení dále víme, že dobře prospívají a více rostou (což platí i u některých ostatních druhů). Zajímavé dále je, že fitness přežívání hybridů je větší (díky větší velikosti vajec, které tak díky většímu obsahu vody ve vejci zabraňuje jejich vysychání). V důsledku jen 5% vajec hybridů je neživatoschopných, kdežto u čistokrevných *Crocodylus acutus* je to 8-10 % a čistých *Crocodylus moreletii* 8%. Hybridi jsou každopádně prosperující, plodní a schopni aktivní reprodukce. U hybridizace těchto dvou druhů je ještě zajímavý fakt, že v Belize probíhá jednosměrná hybridizace (samci *Crocodylus moreletii* a samice *Crocodylus acutus*), oproti tomu v Mexiku se jedná o hybridizaci obousměrnou a rovnoměrnou (Hekkala 2015). Tento rozdíl může být ovlivněn asynchronitou námluv a páření v Belize, kdy *Crocodylus acutus* má období rozmnožování únor–březen a *Crocodylus moreletii* duben–květen (Hekkala *et al.* 2015). Samci *Crocodylus moreletii* se patrně při hledání teritorií, v době, kdy samice

Crocodylus moreletii ještě nejsou receptivní, občas páří se samicemi *Crocodylus acutus*. Dalším faktorem by mohla být preference větších samců při námluvách (Trutnau & Sommerlad 2006).

Interspecifická hybridizace u volně žijících populací může být obzvláště nežádoucí, pokud je jeden druh kriticky ohrožený a druhý běžně se vyskytující. S tímto aspektem se potýká ochrana pro Kubu endemického a kriticky ohroženého krokodýla kubánského (*Crocodylus rhombifer*) (Milián-García *et al.* 2015), jehož výskyt je omezen na areál o přibližné velikosti 300 km² (lokality Lanier Svamp a Zapata Svamp) (Targarona *et al.* 2013). Nicméně z historického hlediska měl mnohem větší rozšíření, což dokazují subfossilní pozůstatky z Baham (holocén) a Kuby (svrchní pleistocén). Na úbytku *Crocodylus rhombifer* nejspíše nemá podíl *Caiman crocodylus fuscus*, který byl vysazen až po výrazném úbytku populace *Crocodylus rhombifer*. Rapidní snížení počtu tohoto druhu zřejmě ovlivnila kromě úbytku prostředí a lovu pro maso hybridizace s *Crocodylus acutus*, který je na lokalitě Zapata sympatricky rozšířen (Weaver *et al.* 2008). Jeho výskyt je primárně spojen se slanou či brakickou vodou, nicméně nezřídka se vyskytuje i ve sladkých vodách a tam může docházet k hybridizaci (Targarona *et al.* 2013). Alopatricky žije *Crocodylus acutus* s *Crocodylus rhombifer* v Birama Svamp. U této problematiky nutno podotknout, že u *Crocodylus rhombifer* jsou známy dva haplotypy - α a β . Přičemž β linie vykazuje znaky podobnější *Crocodylus acutus* jelikož vznikla přirozenou hybridizací datovanou přibližně před 220 tisíci lety (Milián – García *et al.* 2015). Nicméně je prokázáno, že *Crocodylus acutus* aktuálně častěji hybridizuje s haplotypem α (výskyt jedinců daných haplotypů obr. 2) (Weaver *et al.* 2008). Odhadovaná míra hybridizace ve volné přírodě je 49,1% a v zajetí 16,1% (Weyne 1992), nicméně nebyly charakterizovány zákonitosti, z jakého důvodu dochází v tak velké míře k hybridizaci ve volné přírodě (Milián–García *et al.* 2015). Dle dostupných informací se však domnívám, že procento hybridizace se mohlo ve volné přírodě zvýšit v důsledku úniku hybridů z chovných farem. Z procentuálního vyjádření však plyne, že v zoologických zahradách je snaha držení čistokrevné linie *Crocodylus rhombifer*. Kriticky ohrožený *Crocodylus rhombifer* dále ve volné přírodě hybridizuje s *Caiman crocodylus*. Jedná se o případ, kdy hybridizaci ve volné přírodě napomohl člověk, jelikož hybridizace dvou výše zmiňovaných druhů probíhá pouze v rámci lokality Lanier Svamp, kde byl *Caiman crocodylus* introdukován (Targarona *et al.* 2013).

K sympatrickým druhům, mezi nimiž dochází k hybridizaci, patří i *Crocodylus porosus* x *Crocodylus mindorensis*. Nicméně v tomto případě hybridizaci z velké části zprostředkovává člověk, přičemž její míra dosahuje nějakých 11% (Rodriguez 2008). U dalších druhů bohužel chybí dílčí údaje o hybridizaci ve volné přírodě.

Je známo, že krokodýli mají poměrně rozmanité behaviorální projevy včetně námluv a péče o mláďata. Způsoby námluv by měly být jedním z prekopulačních mechanismů zabraňujících páření různých druhů. Před spářením probíhají souboje mezi samci, které mohou být druhově odlišné. Například u *Crocodylus niloticus* mezi sebou bojují dva dominantní samci, kteří bučením zahájí boj a poté se polootevřenými tlamami přetlačují, oproti tomu se samci *Crocodylus porosus* spíše zastrašují bezkontaktním soubojem, který spočívá převážně v úderech hlavy o vodní hladinu (Trutnau & Sommerlad 2006). U některých druhů je odlišná i doba rozmnožování, kladení vajec a inkubace, nicméně jak dokládají hybridní jedinci, nejedná se o dostatečně účinné způsoby, jak hybridizaci zabránit (Trutnau & Sommerlad 2006).

V zajetí dochází k hybridizaci i mezi druhy, které jsou morfologicky výrazně odlišné (Trutnau & Sommerlad 2006). Z hybridních spojení uvedených v tabulce lze uvést spojení *Crocodylus porosus* x *Crocodylus rhombifer*, jelikož se jedná o druhy velikostně zcela odlišné. Samci *C. porosus* obvykle dosahují délek okolo šesti metrů (v některých případech i více), zatímco u samic *Crocodylus rhombifer* se průměrná délka uvádí cca 2 metry (Hekkala 2015). Jančúchová-Lásková *et al.* (2015) udává obecně délku jako prekopulační, ale také jako postzygotický mechanismus, ovšem u šupinatých se ukázalo, že velikostní rozdíly u hybridizujících rodičů jsou typicky malé (u 90% bisexuálních hybridů platí, že menší rodičovský taxon bývá na více než 75% velikosti většího rodiče). Tato hodnota je blízko kolem 74% (u šupinatých plazů), což je hodnota udávaná jako typický poměr velikosti těla v dospělosti vůči maximální velikosti těla (kolem 70% u jiných plazů).

Pokud vypočítám tento poměr (průměrná délka menšího druhu vůči průměrné délce většího druhu) pro druhy uvedené v Tabulce 1, pak je vidět (Tab. 2), že více hybridů nevykazuje při použití stejného parametru markantní velikostní rozdíly rodičů, konkrétně pod 70% je celkem 7 druhů, nad 70% 9 druhových porovnání, což ovšem činí % hodnotu, kdy menší rodičovský taxon bývá na více než 75% velikosti většího rodiče u krokodýlů nižší, než u šupinatých (56% oproti 90%). Je ovšem známo, že řada krokodýlích druhů je sexuálně dimorfní (Trutnau & Sommerlad 2006), a proto je vhodné v rámci této diskuse

pro hybridy uvedené v Tabulce I zohlednit u uvedených rodičovských taxonů průměrné hodnoty konkrétních pohlaví. Při tomto srovnání mi vyplývá (s použitím publikace Procházka 2009), že z uvedených 16 hybridních párů, pro které bylo možné dohledat údaje, platilo, že u 10 párů šlo o spojení velikostně srovnatelné, v zbývajících 7 případech byl samec větší.

Tab. I. Porovnání průměrných velikostí rodičovských druhů z hybridních spojení uvedených v Tabulce I. Zdroj údajů - Zelinka & Voženílek (1997).

Otec	Průměrná velikost druhu (m)	Matka	Průměrná velikost druhu (m)	% menšího druhu k většímu
<i>Caiman crocodylus</i>	2	<i>Caiman yacare</i>	1,8	90
<i>Caiman crocodylus</i>	2	<i>C. rhombifer</i>	2,5	80
<i>C. acutus</i>	3,8	<i>C. niloticus</i>	4	95
<i>C. acutus</i>	3,8	<i>C. moreletii</i>	2	53
<i>C. acutus</i>	3,8	<i>C. intermedius</i>	4	95
<i>C. mindorensis</i>	2	<i>C. porosus</i>	5,5	36
<i>C. porosus</i>	5,5	<i>C. rhombifer</i>	2,5	45
<i>C. rhombifer</i>	2,5	<i>C. palustris</i>	4	63
<i>C. rhombifer</i>	2,5	<i>C. acutus</i>	3,8	66
<i>C. rhombifer</i>	2,5	<i>C. siamensis</i>	3	83
<i>C. rhombifer</i>	2,5	<i>C. niloticus</i>	4	63
<i>C. siamensis</i>	3	<i>C. rhombifer</i>	2,5	83
<i>C. siamensis</i>	3	<i>C. porosus</i>	5,5	55
<i>C. siamensis</i>	3	<i>C. novaeguineae</i>	3	100
<i>O. sp. nov. cf. tetraspis</i>	1,3	<i>O. tetraspis</i>	1,5	87
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	1,4	<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	1,4	100

Je asi možné dodat, že v případě chovu v lidské péči/zajetí nemusí být hybridizace (viz např. Milián–García *et al.* 2015) příliš informativní, neboť mohou být usnadněny nedostatkem přirozených partnerů (viz výše zmiňovaný Hubbsův princip), chovány jsou druhy oblíbené nebo logisticky sehnatelné. V souvislosti s komerčními chovy se někdy hovoří o dihybridních jedincích (hybridi dvou druhů) nebo triple hybridech (např. *Crocodylus siamensis* x *Crocodylus porosus* x *Crocodylus rhombifer*¹). Důvodem, proč se k chovu triple hybridů přistupuje, je nadměrná velikost a rychlost růstu, a to i v porovnání s dihybridními jedinci (Trutnau & Sommerlad 2006).

Pro chov v zajetí s úmyslem reintrodukce je vhodné vyloučit mezidruhové hybridy, což je zvláště problém u rodu *Crocodylus*, kde je hybridizace v zajetí celkem běžná (Hauswaldt *et al.* 2013). Ochranařsky je toto téma nejnaléhavější u kriticky ohrožených (klasifikace IUCN) druhů *Crocodylus siamensis*, *Crocodylus rhombifer* a *Crocodylus mindorensis*. Tyto druhy čelí převážně těmto hrozbám – lov pro komerční využití, nadměrný rybolov, ztráta lokality a fragmentace biotopu - z nichž je pro hybridizaci zásadní zvláště ztráta či narušení biotopů, díky níž je hybridizace usnadněna (Hinlo 2014).

Z hlediska identifikace hybridů samozřejmě platí, že před nástupem karyologických a genetických studií se prováděla na základě fenotypu/dílčí morfologie. Nejčastější identifikační znaky se nachází na hlavě, kdy se jedná o různé asymetrie, interorbitální rýhy, podle kterých lze například odlišit *Crocodylus siamensis* (Brazaitis 1973) (obr. 3) nebo poměr parametrů lebky – šířka lebky x délka lebky, šířka hlavy x šířka čumáku apod., kdy tyto morfologické znaky je možné využít při identifikaci *Crocodylus moreletii* nebo *Crocodylus acutus* (Rodriguez *et al.* 2008). Druhy lze sice odlišit při porovnání průměrů (tedy lze identifikovat hybridní populace), ale pro odlišení jedinců se tyto rozměry nehodí, neboť hybridy zaujímají celé rozpětí hodnot svých rodičů (Hekkala 2015). Dalšími přístupy, jak lze druh identifikovat, bývá druhově specifické uspořádání šupin, kdy v tomto případě se znak nejčastěji nachází v kaudální části (obr. 4, 5). Tento znak lze například aplikovat při rozlišení *Crocodylus moreletii*, *Crocodylus acutus* nebo *Crocodylus siamensis* (Cedeño 2008, Brazaitis 1973). Nicméně mnoho autorů tento způsob zpochybňuje a uvádí jako nepřesný (například Cedeño *et al.*, Hinlo 2014). Je nutné mít na paměti, že někteří hybridy jsou morfologicky neidentifikovatelní, což je příklad *Crocodylus mindorensis* x *Crocodylus porosus* (Hauswaldt *et al.* 2013), jelikož zde

platí, že druhově typická šupinatost v post-occipitálních oblastech je dominantní u hybridů, hybridy tedy nelze podle fenotypu odlišit (Hinlo 2014). Špatně rozpoznatelní jsou i *Crocodylus acutus* x *Crocodylus moreletii*, kde je dominantní v projevu *Crocodylus acutus* (Rodriguez *et al.* 2008), nicméně další autor (Hekkala *et al.* 2015) uvádí, že tyto hybridy díky fenotypovým odlišnostem identifikovat lze (ne však se 100% určitostí). Zde pro představu účinnosti morfologického určení uvádím příklad morfologické identifikace čistokrevných jedinců *Crocodylus acutus* a *Crocodylus moreletii*, kdy nejprve došlo ke studiu morfologie a poté byla data ověřena genetickou analýzou (Hekkala *et al.* 2015): u *Crocodylus acutus* byla identifikace 100%, u *Crocodylus moreletii* byla chybovost přibližně 18 % (Hekkala *et al.* 2015). Také při identifikaci hybridů *Crocodylus rhombifer* x *Crocodylus acutus* se názory jednotlivých autorů značně liší. Zatímco Trutnau & Sommerlad (2006) uvádí že, hybridy měli viditelně smíšené vlastnosti (rozsah zbarvení, velikost, délka a tvar hlavy), Straková (2014) uvádí hybridy *Crocodylus acutus* x *Crocodylus rhombifer* jako morfologicky nerozpoznatelné, což potvrzuje i Milián-García *et al.* (2015), který u morfologické identifikace uvádí 58% chybovost. Důvodem malé účinnosti může být opět setření znaků v důsledku dominance diagnostického znaku (Hinlo *et al.* 2014). Proto se většina autorů shoduje na tom, že jediným možným spolehlivým způsobem, jak určit hybridy x čisté jedince je genetický screening populací (Hauswaldt *et al.* 2013). Zde nutno podotknout, že slovo „čistou“ je třeba vnímat jako relativní pojem, jelikož mnoho jedinců může nést stopy dávných hybridizačních událostí, nicméně pro zachování druhů je důležité se vyvarovat nově vzniklým hybridům, kteří mohli vzniknout i antropogenně (Hauswaldt *et al.* 2013).

Fitzimons (2002) uvádí, že čistokrevní jedinci *Crocodylus siamensis* a *Crocodylus porosus* mají odlišné karyotypy, proto lze dobře odlišit jejich hybridy v F1 a F2 generaci. Je pravda, že řada krokodýlů má odlišné počty chromosomů či jiné odlišné parametry karyotypů, tato porovnání byla ale překonána citlivějšími molekulárně-fylogenetickými metodami.

Molekulárně genetické metody se také velmi osvědčily při řešení dalších důležitých aspektů - taxonomických problémů, posuzování genetické variability a míry příbuzenského křížení nebo sledování toku genů (Hinlo *et al.* 2014, Eaton *et al.* 2009, Akkaraju *et al.* 1996).

Pro detekci hybridizace platí, že její míra určení závisí na použití markerů (jaderné x mitochondriální) v kombinaci s tím, které pohlaví odchází po odstavu mimo svou skupinu/rodinu. U druhů se samičí disperzí je větší míra introgrese pro jaderné markery, naopak u disperze samců je větší míra introgrese pro mitochondriální geny (Petit & Excoffier 2009). Pro detekci hybridních jedinců bývají využívány například: tzv. inter simple sequence repeat ISSR markers (Machkour – M'Rabet *et al.* 2009), mitochondriální DNA s nejčastěji užívanými geny cytochrome *b* a control-region (např. Franke *et al.* 2013, Ray *et al.* 2004), jaderné geny (např. C-mos, CmosF, CmosR, LDH-A – Franke *et al.* 2013, Straková 2014, Hekala *et al.* 2015, Rodriguez 2008, Hauswaldt *et al.* 2013) a samozřejmě mikrosatelity, kdy většina studií používá cca kolem desítky mikrosatelitních lokusů (Weaver 2008). Například Fitzsimmons *et al.* (2002) uvádí použití 8 mikrosatelitních lokusů, Milián-García *et al.* (2015) 9, Weaver *et al.* (2008) či Hekkala *et al.* (2015) 18 mikrosatelitních lokusů. Je vhodné dodat, že cyt *b* bývá používán pro odhad speciací a divergencí (např. Jančúchová-Lásková *et al.* 2015). Jinak u krokodýlů platí, že poměrně brzy byly pro ně připraveny mikrosatelitní panely (např. Miles *et al.* 2009a využíval 82 mikrosatelitních lokusů, Miles *et al.* 2009b dokonce 253) užitečné pro všechny možné výzkumné otázky od paternity po detekci hybridizace (Fitzsimmons 2002, Miles *et al.* 2009a,b).

V rešeršní tabulce některé údaje chybí, jedná se především o údaje udávající plodnost, jelikož některé studie tento fakt neuvádějí. Někteří autoři uvádí, že u hybridů je nižší procento líhnutí mláďat, jelikož počet oplodněných vajec je nižší než u nehybridních jedinců (Dacey 2012). Ale výše jsem zmiňovala, že některá hybridní spojení produkují hybridům i výhody (např. větší vejce, která méně vysychají). Údaje o hybridech jsou spíše útržkovité a často určené molekulárně – např. u hybridních jedinců *Crocodylus siamensis* x *Crocodylus rhombifer* byly zaznamenáni i plodní hybridi a zpětné křížení v F2 generaci (Hekkala 2015). U hybridizace *Crocodylus acutus* x *Crocodylus moreletii* byli detekováni F1, F2 hybridi a také zpětní hybridi F1 x *Crocodylus acutus*, F1 x *Crocodylus moreletii* (Hekkala 2015).

V některých studiích je určen hybrid v čistě hypotetické rovině, aniž by byla provedena jakákoli bližší dokumentace a analýza. Tak jako tomu je u potencionálního hybrida *Crocodylus acutus* x *Crocodylus niloticus*². Konkrétně se jedná o případ, kdy v Hagenbeck Animal Park měli dva jedince *Aligator mississippiensis*, dva *Crocodylus*

niloticus (kdy samec tohoto druhu uhynul), dva *Crocodylus rhombifer* a samce *Crocodylus acutus*. Po úhynu samce *Crocodylus niloticus* samice nakladla vejce, z nichž se vylíhlo jedno mládě. Páření *Crocodylus acutus* x *Crocodylus niloticus* není prokázáno. Je tedy možnost, že se pár *Crocodylus niloticus* před úhynem samce spáčil a samice si sperma „uložila“ (Trutnau & Sommerlad 2006).

V tabulce uvádím hodnotu genetických distancí, která v maximu dosahuje až 32 %, čemuž by odpovídala divergence 87-98 mil. let. U šupinatých plazů je tato hodnota 21% (Jančúchová-Lásková *et al.* 2015). Při záznamu genetických distancí byly vyloučeny nekorektní hodnoty, které vypovídaly o zařazení hybridních jedinců. Nicméně u *Crocodylus rhombifer* x *Crocodylus niloticus* jsou hodnoty ve velkém rozpětí, jelikož *Crocodylus niloticus* je komplex druhů (Oaks 2011, Zelinka & Voženílek 1997).

Z mého srovnání je zřejmé, že životaschopní hybridy mohou vzniknout hybridizací velmi vzdálených linií (pro porovnání s dalšími skupinami obratlovců viz Jančúchová-Lásková *et al.*). Z této studie dále vyplývá, že míra formování reprodukčně - izolačních mechanismů se odvíjí od mutační rychlosti specifické pro dílčí evoluční linie. Jestliže savci ztrácejí schopnost vytvářet F1 hybridů po dvou miliónech let, u ptáků, želv nebo ryb to bývají i desítky milionů let (Jančúchová-Lásková *et al.* 2015).

Doufám, že má práce naznačila, že hybridizace krokodýlů je fenomén hodný další pozornosti. I kvůli ochrannářským účelům lze doporučit publikování dalších případů hybridních jedinců se specifikací co nejvíce dílčích údajů (včetně plodnosti vztažené ke generaci, neboť tyto údaje většinou chybí).

4. ZÁVĚR

Na základě rešerše literatury lze shrnout publikovaná sdělení o krokodýlech do několika bodů:

1. Krokodýli lze označit jako dobře prozkoumanou skupinu živočichů, přesto řada údajů o hybridizacích chybí (například explicitní vyjádření k plodnosti hybridů).
2. Hybridizaci se podařilo prokázat u 64 % druhů této skupiny, kdy nejčastěji hybridizují zástupci rodu *Crocodylus*. V menší míře byla hybridizace prokázána u rodů *Caiman*, *Osteolaemus* a *Paleosuchus*. Lze ji tedy vnímat jako relativně běžný, ochranářsky významný fenomén.
3. Maximální genetická distance asociovaná s hybridy krokodýlů je vyšší než u šupinatých plazů (32% x 21 %), ale většina vnitrodruhových případů je do cca 12% genetické distance.
4. Ačkoliv morfologické určování hybridů je tradičně u krokodýlů používáno, není spolehlivé, na rozdíl od genetických metod, které jsou schopny hybridní povahu jedinců detekovat detailně a spolehlivě, z čehož plyne jejich dominantní použití.
5. Většina hybridů je vázána na zájmový chov v lidské péči. V případě hybridizace ve volné přírodě jde většinou o fenomén způsobený-posílený vypuštěním nepůvodních druhů nebo odstraněním biologických bariér, případně fragmentací biotopu.
6. V některých případech se ukazuje, že fitness hybridních jedinců může být vyšší než u čistokrevných rodičovských taxonů, což činí rodičovské taxony zranitelnějšími.
7. Publikovaná zjištění komentují plodnost hybridních jedinců bohužel jen minimálně. I kvůli ochranářským účelům lze doporučit publikování dalších případů hybridních jedinců se specifikací co nejvíce dílčích údajů (včetně právě plodnosti vztahované ke generaci).

Reference

- Ackermann R. R., Brink J. S., Vrahimis S. & Klerk B., 2010. Hybrid Wildebeest (Artiodactyla: Bovidae) provide further evidence for shared signatures of admixture in mammalian crania. *South African Journal of Science* 106(11/12): 5.
- Akkaraju S. R., Ahlquist J. E., McMahan W. ; Parkinson C. L & Perlin M. H. 1996. Confirmation of Cuba crocodile hybrids using DNA thermal profiling. *Biotechnología Aplicada* 13(1):53.
- Allendorf F. W. & Luikart G. H., 2007. *Conservation and the Genetics of Populations*. Blackwell Publishing, Malden, xix + 642 pp.
- Aliabadian M. & Nijman V., 2007. Avian hybrids: incidence and geographic distribution of hybridisation in birds. *Contributions to Zoology* 76(1): 59 – 61.
- Anderson E. C. & Thompson E. A., 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160(3): 1217–1229.
- Arnold M. L., 2004. Natural hybridization and the evolution of domesticated, pest and disease organisms. *Molecular Ecology* 13(5): 997–1007.
- Arnold M. L., 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, New York, xix + 215 pp.
- Balaschov N. T., 1961. Die Zucht der Przewalski-Pferde in Askania Nova. *Equus*: 59-84.
- Barton N. H., 2001. The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology* 10(3): 551–568.
- Bartoš L., Hyánek J. & Žirovnický J., 1981. Hybridization between Red and Sika deer. I. Craniological Analysis. *Zool. Anz.* 207(5/6): 260 – 270.
- Bartoš L., Hyánek J. & Žirovnický J., 1981. Hybridization between Red and Sika deer II. Phenotype Analysis. *Zool. Anz.* 207(5/6): 271–287.
- Brazaitis P., 1973. The identification of *Crocodylus siamensis* Schneider. *Zoologica* 58: 43–45.
- Carroll S. P & Fox C. W., 2008. *Conservation Biology, Evolution in Action*. Oxford University Press, New York, 380 pp.
- Campos Z., Llobet A. Q., Piña C. I. & Magnusson W. E., 2010. Yacare Caiman (*Caiman yacare*), IUCN web pages - <http://www.iucncsg.org/pages/Crocodylian-Species.html>
- McCarthy E. M., 2006. *Handbook of Avian Hybrids of the world*. Oxford University press, New York, xix + 583 pp.

- Cedeño-Vázquez J. R., Ross J. P. & Calmé S., 2006. Population status and distribution of *Crocodylus acutus* and *C. moreletii* in southeastern Quintana Roo, Mexico. *Herpetological Natural History* 10(1): 53–66.
- Cedeño-Vázquez J. R., Rodríguez D., Calmé S., Ross J. P., Densmore L. D. & Thorbjarnarson J. B., 2008. Hybridization Between *Crocodylus acutus* and *Crocodylus moreletii* in the Yucatan Peninsula: I. Evidence from mitochondrial DNA and morphology. *Journal of Experimental Zoology* 309A:661–673
- Cordingley J. E., Sundaresan S. R., Fischhoff I. R., Shapiro B., Ruskey J. & Rubenstein D. I., 2009. Is the endangered Grevy's zebra threatened by hybridization? *Animal Conservation* 12(6): 505–513.
- Dacey T., 2012. Summary Report on Visit to Lao PDR. Crocodile Specialist Group Newsletter 31(4): 6–8.
- Eaton M. J., Martin A., Thorbjarnarson J. & Amato G., 2009. Species-level diversification of African dwarf crocodile (genus *Osteolaemus*): A geographic and phylogenetic perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50(3): 496–506.
- Fitzsimmons N. N., Buchan J. C., Lam P. V., Polet G., Hung T. T., Thang N. Q. & Gratten J., 2002. Identification of purebred *Crocodylus siamensis* for reintroduction in Vietnam. *Journal of Experimental Zoology* 294(4): 373–381.
- Frankham R., Ballou J. D. & Briscoe D. A., 2004. *A Primer of Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, xix + 220 pp.
- Flajšhans M., Kocour M., Ráb P., Hulák M., Petr J., Bohlen Šlechtová V., Šlechta V., Havelka M., Kašpar V. & Linhart O., 2013. *Genetika a šlechtění ryb*. Fakulta rybářství a ochrany vod, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Vodňany, xix + 305 pp.
- Franke F. A., Schmidt F., Borgwardt C., Bernhard D., Bleidorn C., Engelmann W.-E. & Schlegel M., 2013. Genetic differentiation of the African dwarf crocodile *Osteolaemus tetraspis* Cope, 1861 (Crocodylia: Crocodylidae) and consequences for European zoos. *Organism Diversity & Evolution* 13(2): 255–266.
- Frankham R., Ballou J. D. & Briscoe D. A., 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, 617 pp.
- Frankham R., Ballou J. D. & Briscoe D. A., 2004. *A Primer of Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, xix + 220 pp.
- Frankham R., Ballou J. D., Dudash M. R., Eldridge M. D. B., Fenster C. B., Lacy R. C., Mendelson J. R., Porton I. J., Ralls K. & Ryder O. A., 2012. Implication of different species concepts for conserving biodiversity. *Biological Conservation* 153: 25 – 31.
- Fukuda Y., Saalfeld K., Lindner G. & Nichols T., 2013. Estimation of total length from head length of Saltwater Crocodiles (*Crocodylus porosus*) in the Northern Territory, Australia. *Journal of Herpetology* 47(1): 34–40

Genovart M., 2009. Natural hybridization and conservation. *Biodiversity and Conservation* 18: 1435.

Gligor M., Ganzhorn J. U., Rakotondravony D., Ramilijaona O. R., Razafimahatratra E., Zichler H. & Hapke A., 2009. Hybridization between mouse lemurs in an ecological transition zone in southern Madagascar. *Molecular Ecology* 18(3): 520–533.

Groves C. & Robovský J., 2011. African rhinos and elephants: biodiversity and its preservation. *Pachyderm* 50: 69–71.

Haldane J. B. S., 1922. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *Journal of Genetic* 12: 101.

Hauswaldt J. S., Vences M., Louis E., Brennemann R. & Ziegler T., 2013. Genetic screening of captive Philippine crocodile (*Crocodylus mindorensis*) as prerequisite for starting conservation breeding program in Europe. *Herpetological Conservation and Biology* 8(1):75–87.

Hassanin A., An J., Ropiquet A., Nguyen T. T. & Couloux A., 2013. Combining multiple autosomal introns for studying shallow phylogeny and taxonomy of Laurasiatherian mammals: Application to the tribe Bovini (Cetartiodactyla, Bovidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66(3): 766–775.

Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A., Hammer C., Vuuren B. J., Matthee C., Ruiz–Garcia M., Catzeflis F., Areskoug V., Nguyen T. T. & Couloux A., 2011. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genome. *C. R. Biologies* 335(1): 32–50.

Hekkala E. R., Platt S. G., Thorbjarnarson J. B., Rainwater T. R., Tessler M., Cunningham S. V., Twomey C. & Amato G., 2015. Integrating molecular, phenotypic and environmental data to elucidate patterns of crocodile hybridization in Belize. *Royal Society Open Science* 2(9): 150409.

Hinlo M. R. P., Tabora J. A. G, Bailey C. A., Trewick S., Rebong G., Weerd M., Pomares C. C., Engberg S. E., Brenneman R. A. & Louis E. E. Jr., 2014. Population genetics implications of the Philippine Crocodile *Crocodylus mindorensis* Schmidt, 1935 (Crocodylia: Crocodylidae). *Journal of Threatened taxa* 6(3): 5513–5533.

Hubisz M. J., Falush D., Stephens M. & Pritchard J. K., 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9(5): 1322–1332.

Jančúchová-Lásková J., LandováE., & Frynta D. 2015. Are genetically distinct lizard species able to hybridize? A review. *Current Zoology* 61 (1): 155–180.

Jónsson H., Schubert M., Seguin–Orlando A., Ginolhac A., Petersen L., Fumagalli M., Albrechtsen A., Petersen B., Korneliussen T. S., Vilstrup J. T., Lear T., Myka J. L., Lundquist J., Miller D. C., Alfarhan A. H., Alquraish S. A., Al–Rasheid K. A. S.,

Kandalcová J., Analýza polymorfizmů DNA pomocí sady mikrosatelitů pro určování rodičovství u prasat. Diplomová práce, Ústav morfologie, fyziologie a genetiky zvířat, Agronomická fakulta Mendelovy zemědělské a lesnické univerzity, 51atr.

Larsen A. P., Marchán–Rivadeneira M. & Baker R. J., 2010. Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *PNAS* 107(25): 11447–11452.

Li G., Davis B. V., Eizirik E. & Murphy W. J., 2016. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome Research* 26(11): 1–11.

Lodé T., Guiral G. & Peltier D., 2005. European mink-polecat hybridization events: hazards from natural process? *Journal of Heredity* 96(2): 89–96.

Machkour–M'Rabet S., Hénaut Y., Charrau P., Gevrey M., Winterton P. & Legal L., 2009. Between introgression events and fragmentation, islands are the last refuge for the American crocodile in Caribbean Mexico. *Marin Biology* 56(6):1321–1333.

Mahood S., 2015. Regional Reports – East and Southeast Asia: Cambodia. *Crocodile Specialis group Newsletter*34(2): 25– 29.

Meijaard E. & Groves C. P., 2004. Morphometrical relationships between South-east Asian deer (Cervidae, tribe Cervini): evolutionary and biogeographic implications. *Journal of Zoology* 263(2): 179–196.

Miles L. G., Lance S. L., Isberg S. R., Moran C. & Glenn T. C., 2009. 253 Novel polymorphic icrosatellites for the saltwater crocodile (*Crocodylus porosus*). *Conservation Biology* 10: 963–980.

Miles L. G., Lance S. L., Isberg S. R., Moran C. & Glenn T. C., 2009. Cross-species amplification of microsatellites in crocodylians: assessment and application for the future. *Conservation Biology* 10: 935–954.

Milián-García Y., Ramos-Targarona R., Pérez-Fleitas E., Sosa-Rodríguez G., Guerra-Manchena L., Alonso-Tabet M., Espinosa-López G. & Russello M. A., 2015. Genetic evidence of hybridization between the critically endangered Cuban crocodile and the American crocodile: implications for population history and in situ/ex situ conservation. *Heredity* 114(3): 272–280.

Oaks J. R., 2011. A time–calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. *Evolution* 64(11):3285–3297.

Ouma C., Roca A. L., Were T., Raballah E. O., Oguge N. O., Jura W. G. Z. O., Ochieng J. W., Hanotte O. & Georgiadis N., 2010. Genetic structure of Hartebeest populations straddling a transition zone between morphotypes. *Journal of Basic and Applied Scientific Research* 1(3): 131–149.

Petit R. J. & Excoffier L., 2009. Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology and Evolution* 24(7): 368–393.

PintoP. V., Beja P., Ferrand N. & Godinho R., 2016., Hybridization following population

collapse in a critically endangered antelope. Scientific report (6): 1 – 9.

Platt S. G., Holloway R. H. P., Evans P. T., Paudyal K., Piron H. & Rainwater T. R., 2006. Evidence for the historic occurrence of *Crocodylus porosus* Schneider, 1801 in Tonle Sap, Cambodia. *Hamadryad* 30(1/2): 206–209.

Preuß A., Gansloßer U., Günter P. & Magiera U., 2009. Bear – hybrids: behaviour and phenotype. *Der Zoologische Garten* 78(4): 204–220.

Procházka M., 2009. Malý obrazový atlas krokodýlů. Timostoma, České Budějovice, 45 str.

Putman R., Appollonio M., Andersen R., 2011. Ungulate Management in Europe. Problems and Practices. Cambridge University Press, Cambridge, xix + 398 pp.

Randi E., 2008. Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Molecular Ecology* 17(1): 285–293.

Ray D. A., Dever J. A., Platt S. G., Rainwater T. R., Finger A. G., McMurry S. T., Batzer M. A., Barr B., Stafford P. J., McKnight J. & Densmore L. D., 2004. Low levels of nucleotide diversity in *Crocodylus moreletii* and evidence of hybridization with *C. acutus*. *Conservation Genetics* 5: 449–462.

Robovský J., 2007. Druhy, které jsou mezidruhovými kříženci - chránit je či nikoliv? *Gazella* 34: 51–66.

Roca A. L., Ishida Y., Brandt A. L., Benjamin N. R., Zhao K. & Georgiadis N. J., 2015. Elephant natural history: A genomic perspective. *Annual Review of Animal Biosciences* 3: 139–167.

Rodriguez D., Cedeño-Vázquez J. R., Forstner M. R. J. & Densmore L. D., 2008. Hybridization between *Crocodylus acutus* and *Crocodylus moreletii* in the Yucatan Peninsula: I. Evidence from mitochondrial DNA and morphology. *Journal of Experimental Zoology A (Ecol. Genet. Physiol.)* 309A(10): 661–673.

Rodriguez D., Cedeño-Vázquez J. R., Forstner M. R. J. & Densmore L. D., 2008. Hybridization between *Crocodylus acutus* and *Crocodylus moreletii* in the Yucatan Peninsula: II. Evidence From Microsatellites. *Journal of Experimental Zoology A (Ecol. Genet. Physiol.)* 309A(10): 674–686.

Rhymer J. M., 2008. Hybridization, Introgression, and the Evolutionary Management of Threatened Species, pp. 130 – 140. In: Carroll S. P. & Fox C. W., 2008. *Conservation Biology, Evolution in action*. Oxford University press, New York, iii+379

Ropiquet A. & Hassanin A., 2006. Hybrid origin Pliocene ancestor of wild goats. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41(2): 395–404.

Sankararaman S., Mallick S. D. M., Prüfer K., Kelso J., Pääbo S., Patterson N. & Reich D., 2014. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature* 507: 354–357.

Der Sarkissian C., Ermini L., Schubert M., Yang M. A., Librado P., Fumagalli M., Jonsson H., Bar-Gal G.K., Albrechtsen A., Vieira F.G., Petersen B., Ginolhac A., Seguin-Orlando A., Magnussen K., Fages A., Gamba C., Lorente-Galdos B., Polani S., Steiner C., Neuditschko M., Jagannathan V., Feh C., Greenblatt C. L., Ludwig A., Abramson N. I., Zimmermann W., Schafberg R., Tikhonov A., Sicheritz-Ponten T., Willerslev E., Marques-Bonet T., Ryder O.A., McCue M., Rieder S., Leeb T., Slatkin M. & Orlando L., 2015. Evolutionary genomics and conservation of the endangered Przewalski's Horse. *Current Biology*

25(19): 1–7. Simpson B. K. & Bezuijen M.R., 2009. Siamese Crocodile (*Crocodylus siamensis*). IUCN. <http://www.iucncsg.org/pages/Crocodylian-Species.html>

Simpson B. K. & Bezuijen M. R., 2009. Siamese Crocodile (*Crocodylus siamensis*). IUCN web pages - <http://www.iucncsg.org/pages/Crocodylian-Species.html>

Starr A., Daltry J. C. & Nhek R., 2010. DNA study reveals *C. siamensis* at the Phnom Tamao Wildlife Rescue Centre, Cambodia. *Crocodile Specialist Group Newsletter* 28: 5–7.

Stagegaard J., Stauss G., Bertelsen M. F., Sicheritz-Ponten T., Antczak D. F., Bailey E., Nielsen R., Willerslev E. & Orlando L., 2014. Speciation with gene flow in equids despite extensive chromosomal plasticity. *PNAS* 111(52): 18655–18660.

Straková H., 2014. Molecular identification of purebredness and kinship of the Philippine crocodile (*Crocodylus mindorensis*) and Cuban crocodile (*C. rhombifer*) for *ex situ* conservation management. Diplomová práce, Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity, 57 str.

Swofford D. L. & Sunderland, M. A., 2001. PAUP : Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), ver. 4.0b8.

Tabora J. A. G., Hinlo M. R. P., Bailey C. A., Lei R., Pomares C. C., Rebong G., Van Weerd M., Engberg S. E., Brennan R. A. & Louis E. E. Jr., 2012. Detection of *Crocodylus mindorensis* x *Crocodylus porosus* (Crocodylidae) hybrids in a Philippine crocodile systematics analysis. *Zootaxa* 3560: 1–31.

Targarona R. R., Soberón R. R., Tabet M. A. & Thorbjarnarson J. B., 2013. Cuban Crocodile (*Crocodylus rhombifer*). IUCN web pages - <http://www.iucncsg.org/pages/Crocodylian-Species.html>

Thomas C. D. 2013. The Anthropocene could raise biological diversity. *Nature* 502(7469): 7.

Thorbjarnarson J., Messel H., Wayne K. & Ross J. P., 1992. Crocodiles. An Action Plan for their Conservation. IUCN, Gland, xix +136 pp.

Trigo T. C., Schneider A., Oliveira T. G., Lehugeur L. M., Silveira L., Freitas T. R. O. & Eizirik E., 2013. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of Neotropical wild cat. *Current Biology* 23(24): 1–6.

Trutnau L. & Sommerlad R. 2006. Crocodylians - Their Natural History & Captive Husbandry. Edition Chimaira, Frankfurt, xix + 643 pp

Van Gelder R. G., 1977. Mammalian hybrids and generic limits. American Museum Novitates 2635: 1–25.

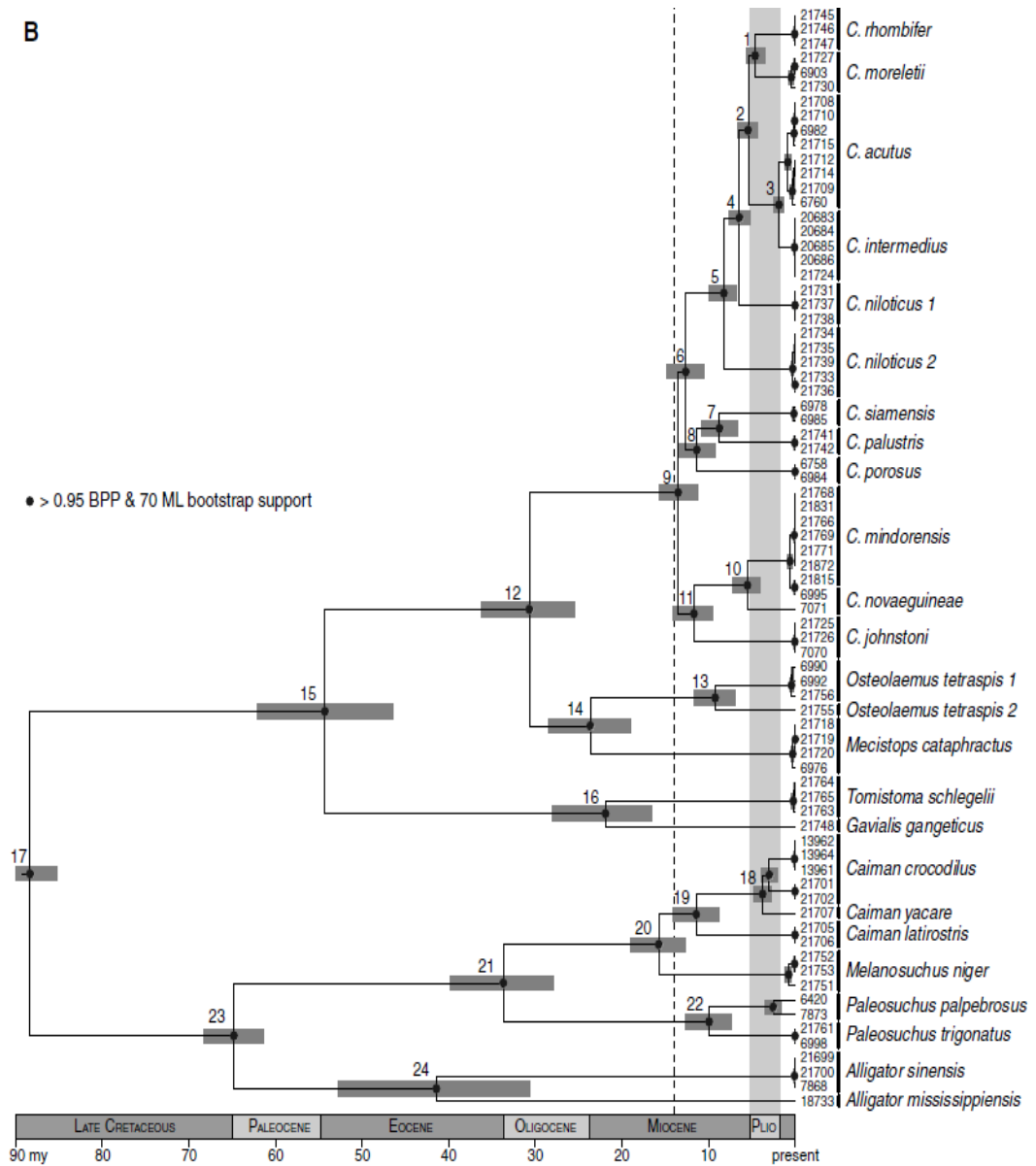
Verkaar E. L. C., Nijman I. J., Beeke M., Hanekamp E. & Lenstra J. A., 2004. Maternal and paternal lineages in cross-breeding bovine species. Has Wisent a hybrid origin? Molecular Biology and Evolution 21(7): 1165–1170.

Weaver J. P., Rodriguez D., Venegas–Anaya M., Cedeño–Vaquez J. R., Forstner M. R. J. & Densmore L., 2008. Genetic characterization of captive Cuban crocodiles (*Crocodylus rhombifer*) and evidence of hybridization with the American crocodile (*Crocodylus acutus*). Journal of Experimental Zoology A (Ecol. Genet. Physiol.) 309A(10): 649–660.

Young A. G. & Clarke G. M., 2000. Genetics, Demography and Viability of Fragmented Population. Cambridge University Press, Cambridge, xix + 438pp.

Zelinka J. & Voženílek P., 1997. Krokodýlové – přežívající současníci dinosaurů. Ratio, Třebestovice, xix + 153 pp

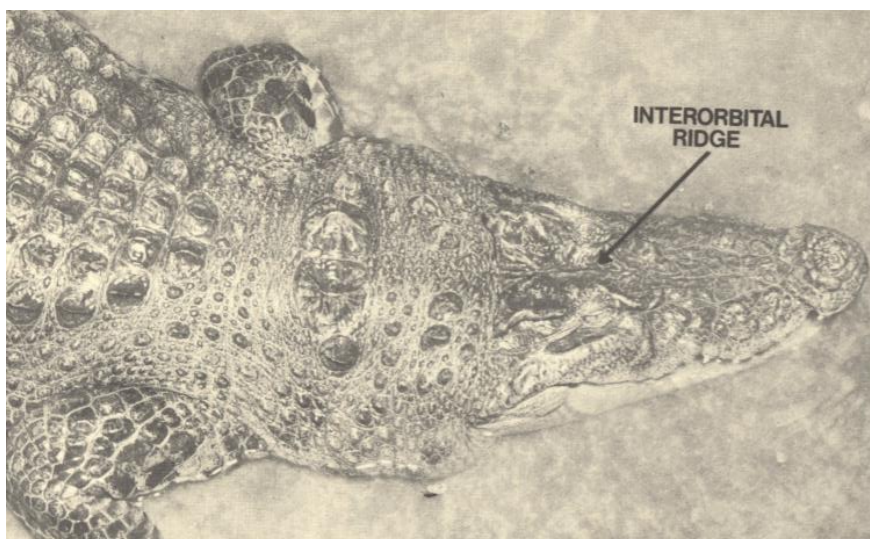
Přílohy



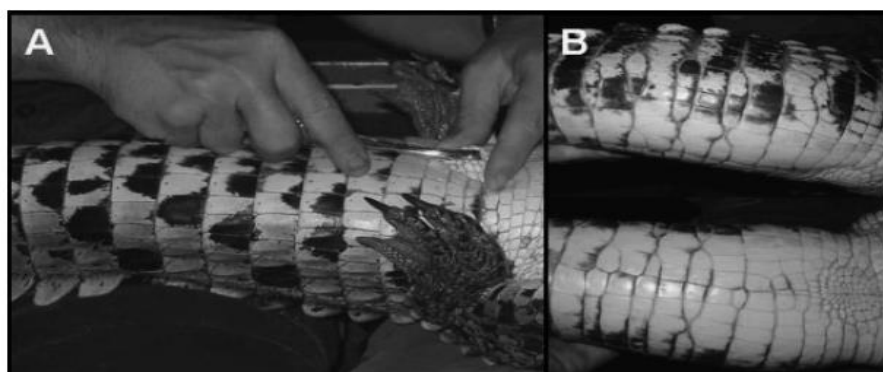
Obr. 1. Konsenzuální majoritní fylogenetický strom krokodýlů z práce Oaks (2011), černé tečky značí podporu větví větší než 95%, šedý pruh značí období po miocénním klimatickém optimu, kdy docházelo k vymírání krokodýlů. Číslo u uzlů se vztahují k tabulce s daty (které jsou v článku uvedeny pod Tab. 1).



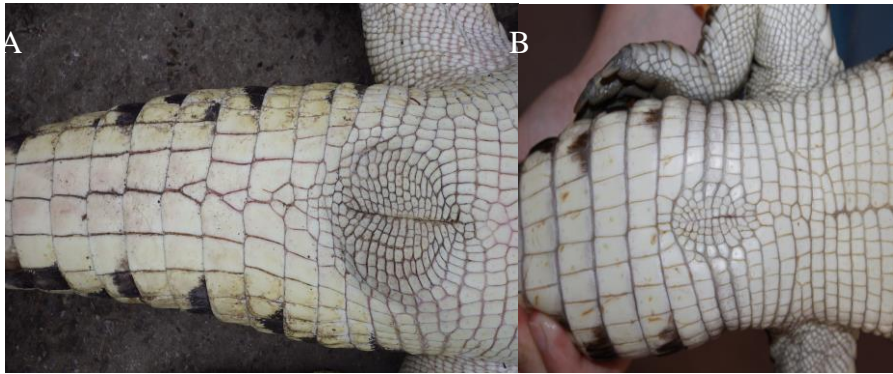
Obr. 2: Výskyt jedinců *C. rhombifer* s rozlišovanými mitochondriálními haplotypy α a β .



Obr. 3. Interorbitální rýha by podle některých autorů měla být typická pro druh *C. siamensis* (Brazaitis, 1973)



Obr. 4. Druhově specifické uspořádání štítků u *C. acutus* (A) a *C. moreletii* (B) v kaudální části. U *C. moreletii* jsou viditelné disharmonie oproti relativně pravidelnému uspořádání štítků u *C. acutus*. (Cedeño, 2008)



Obr. 5. Druhově specifické uspořádání štítků u *C. siamensis* (A) a *C. palustris* (B). U *C. siamensis* je patrná řada štítků navíc. (Brazaitis 1973, foto Zajícová 2014)