

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Jana Štiková

Vznik druhů mezidruhovou hybridizací u živočichů
Origin of species by interspecific hybridization in animals

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Radka Reifová, PhD.

Praha 2015

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svojí školitelce RNDr. Radce Reifové, PhD. za trpělivost a cenné připomínky při psaní mé bakalářské práce.

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

V Praze 6. 5. 2015

Jana Štiková

Abstrakt

Vznik nových druhů probíhá převážně štěpnou speciací. Nicméně poslední dobou přibývají důkazy o přítomnosti hybridní speciace, tedy vzniku nového druhu zkřížením dvou odlišných rodičovských druhů a to nejen u rostlin, ale i u živočichů. Cílem této práce je shrnout poznatky o hybridní speciaci a popsat jednotlivé příklady výskytu hybridní speciace u živočichů. U živočichů se vyskytuje zejména homoploidní hybridní speciace, při které se nemění počet chromozomálních sad. Zjistila jsem 23 hybridních druhů živočichů vzniklých homoploidní hybridní speciací. Většinu z nich tvořili zástupci hmyzu a ryb, ale příklady se našly i u zástupců ptáků a ryb. Vznik druhů hybridní speciací u živočichů se zdá být častější, než se myslelo.

Klíčová slova: homoploidní hybridní speciace, polyploidní hybridní speciace, hybridogeneze, reprodukční izolace, živočichové.

Abstract

Speciation mostly occur by splitting an ancestral species into two daughter species. Alternatively, new species may arise by hybridization, a phenomenon known as hybrid speciation. This type of speciation is frequent especially in plants, but recently, a growing number of example has been described also in animals. The aim of this thesis is to summarize the current knowledge about hybrid speciation and describe known examples of hybrid speciation in animals. Hybrid speciation in animals is mostly homoploid, e.g. without the change of number of chromosomes. I found 23 homoploid hybrid species in animals. Most of them belong to insects and fishes, but know examples are also among birds and mammals. Origin of species in animals by hybrid speciation seems to be more commons than was previously thought.

Key words: homoploid hybrid speciation, polyploidy hybrid speciation, hybridogenesis, reproductive isolation, animals

1. Úvod	1
2. Hybridní speciace	2
2.1 Polyploidní hybridní speciace	2
2.2 Homoploidní hybridní speciace	3
2.3 Hybridogeneze	4
3. Příklady homoploidní hybridní speciace u živočichů	6
3.1 <i>Heliconius heurippa</i> , <i>Heliconius erato etylus</i> a <i>H. elevatus</i>	6
3.2 Otakárek apalačský (<i>Papilio appalachiensis</i>)	7
3.3 Modrásci rodu <i>Lycaeides</i>	7
3.4 Lonicera fly	8
3.5 <i>Gila seminuda</i>	8
3.6 Vranka (<i>Cottus sp.</i>)	9
3.7 Tlamovci (cichlidy)	10
3.8 Mečovky	12
3.9 Vrabec italský (<i>Passer italiae</i>)	14
3.10 <i>Dendroica auduboni</i>	15
3.11 <i>Artibeus schwarzi</i>	15
3.12 <i>Stenella clymene</i>	16
4. Závěr	17
Seznam použité literatury	21

1. Úvod

Mezidruhov \acute{a} hybridizace, neboli křížení mezi dvěma různými druhy, je v přírodě relativně běžný jev. Udává se, že v přírodě hybridizuje asi 25% rostlinných druhů a přibližně 10% živočišných druhů (Mallet 2005). Hybridní jedinci jsou často nežit \acute{a} schopní, neplodní a nebo špatně přizpůsobeni přírodním podmínkám. Z tohoto důvodu se dříve předpokládalo, že mezidruhov \acute{a} hybridizace nehraje v evoluci až tak důležitou roli. Dnes se však ukazuje, že tomu tak není a mezidruhov \acute{a} hybridizace může být velmi důležitým faktorem v evoluci (Mallet 2005). V některých případech, kdy jsou hybridi alespoň částečně plodní, mohou zprostředkovávat genový tok mezi druhy. K tomu dochází spíše u mladších druhů, které divergovaly v nedávné době a nejsou mezi nimi ještě vytvořeny dostatečně silné reprodukční bariéry. Mezidruhov \acute{y} genový tok může významně zvyšovat genetickou variabilitu populací a mohou se jím mezi druhy šířit i adaptivní vlastnosti (Mallet 2007). Mezidruhov $\acute{í}$ hybrid \acute{i} mohou také vykazovat vlastnosti, které se nevyskytují ani u jednoho z rodičovských druhů, které mohou být v přírodě za určitých podmínek výhodné a umožní hybridům například osídlit nový biotop (Gross et al. 2005). V některých případech může dojít i k tomu, že hybridní jedinci dají vznik samostatnému druhu, dojde k takzvané hybridní speciaci (Mallet 2005). Tomuto jevu se budu věnovat ve své bakalářské práci.

Hybridní speciace je známá a zkoumaná především u rostlin. V poslední době se objevují příklady výskytu hybridní speciace i u živočichů. Cílem této práce je shrnout poznatky o vzniku druhů mezidruhov \acute{ou} hybridizací, a to zejména o homoploidní hybridní speciaci, u živočichů a uvést důležité příklady.

2. Hybridní speciace

Speciace neboli vznik nových druhů probíhá převážně rozštěpením rodičovského druhu na dva dceřiné druhy, tzv. štěpná speciace. Naopak při hybridní speciaci vzniká nový druh hybridizací dvou rodičovských druhů. První zmínky o hybridní speciaci se objevily už u Carla Linne, který se domníval, že určitá forma druhu Lnice květel (*Linaria vulgaris*), pojmenovaná Peloria, vznikla hybridizací. Na základě tohoto zjištění navrhl teorii, že veškeré druhy vznikají hybridizací (Larson 1968). Charles Darwin se domníval, že druhy, které nemají jasnou hranici mezi příbuznými druhy, vznikly hybridizací (Darwin 1859). Mezi botaniky a zoology vznikaly rozpory o to, jak pravděpodobný je vznik nových druhů hybridizací. Podle biologické koncepce druhu (Mayr 1966) tvoří druh skupina jedinců, kteří se mohou mezi sebou volně křížit a zároveň jsou reprodukčně izolovaní od jedinců jiných druhů. Tento koncept přispěl k odklonění od myšlenky významu hybridizace a mezidruhového genového toku v evoluci. Nicméně v dnešní době lze druhy dobře geneticky definovat a objevují se příklady vzniku druhů mezidruhovou hybridizací nejen u rostlin, ale i u živočichů.

Důležité pro hybridní speciaci je vznik reprodukčních bariér, které izolují hybridy od rodičovských druhů a zamezují jejich splnutí. Taková reprodukční bariéra může vzniknout například polyploidizací genomu u hybridů (Baack 2007). Pokud jsou tyto bariéry silné, mohou hybridní druhy žít sympatricky s rodičovskými druhy (Hermansen et al. 2011). Pokud silné nejsou, musí hybridní druhy žít v jiných oblastech než rodičovské druhy, aby vzájemně nesplynuly (Nolte 2006). Je pak ale otázkou, zda takové hybridní populace považovat za samostatný druh či ne. Hermansen et al. (2011) navrhuje, že za samostatný hybridní druh by měla být považována taková populace, která si vyvinula alespoň částečně izolační bariéry vůči rodičovským druhům.

2.1 Polyploidní hybridní speciace

Pokud dochází při vzniku nového druhu ke zmnožení chromozomálních sad u hybridů, jedná se o polyploidní hybridní speciaci. U tohoto typu speciace není problém s vytvořením reprodukčních bariér mezi hybridním druhem a rodičovskými druhy, jelikož všichni nově vzniklí hybridní jedinci mají zmnožené genomy. Zpětným křížením s rodiči, pokud je to vůbec možné, vznikají sterilní gamety (Mallet 2007).

K polyploidní hybridní speciaci může dojít třemi způsoby: 1. Zdvojením somatických chromozomů diploidního hybrida (Ramsey 2002). 2. Fúzí dvou neredukovaných gamet. 3. Pomocí tzv. triploidního mostu. Zde splývají diploidní gamety s haploidními normálních jedinců. Častěji se jedná o neredukované oocyty, jelikož neredukované spermie jsou méně

úspěšné při oplodňování (Otto 2000). Vznikají triploidní jedinci, kteří jsou za normálních podmínek sterilní. Pokud dojde k tetraploidní formaci, tedy zkřížení jedinců s triploidními gametami a jedinců s haploidními gametami, vzniká tetraploidní hybrid (Husband 2000, Ramsey 2002).

Polyplloidní hybridní speciace je běžnější u rostlin než u živočichů. Je to způsobeno několika faktory: Rostliny mají neurčitý růst a neoddělenou somatickou a germinální linii. Dále je většina rostlin hermafroditická a dochází u nich k samooplození spojené v některých případech s produkcí polyplloidního potomstva. Přetrvávání hybridních buněčných linií umožňuje i to, že rostliny jsou buď dočasně, nebo trvale klonální (Otto 2000, Astaurov 1969).

Polyplloidní jedinci se vyvíjejí rychleji nebo v jiných směrech než jejich diploidní příbuzné druhy (Otto 2000). Některé genotypické změny mohou být adaptivní (Abbott 2013) a mohou například polyplloidním hybridním jedincům umožnit osídlit biotopy, které nejsou vyhovující pro jejich diploidní příbuzné (Brochmann 2004). To může také přispět k posílení reprodukční bariéry mezi rodičovskými druhy a nově vzniklými hybridními jedinci.

Polyplloidní hybridní speciace je zkoumána především u rostlin. Příkladem u živočichů je tetraploidní rosnička měnivá (*Hyla versicolor*). Jedná se o první dokázaný příklad vzniku tetraploidního druhu ze tří diploidních předků. Jaderná i mitochondriální data dokazují, že rodičovské druhy jsou rosnička šedozelená (*Hyla chrysoscelis*) a další dva vyhynulé druhy. Hybridizací rodičovských druhů vznikli tetraploidní jedinci, kteří od rodičovských druhů byli reprodukčně izolovaní díky ploidii. Nicméně mezi sebou reprodukčně izolovaní nebyli a jejich hybridizací vznikla rosnička měnivá (Holloway et al. 2006).

V poslední době se zkoumalo vytváření umělých populací polyplloidních ryb např. Wu et al. (1993) získal allotetraploidní jedince hybridizací amura bílého (*Ctenopharyngodon idella*) a kapra obecného (*Cyprinus carpio*). Z potomstva byly plodné pouze samice. Další příklad je křížení karase *Carassius auratus* red var. a cejnovce čínského (*Megalobrama amblycephala*). Fertilní tetraploidní hybridi karase a cejnovce čínského byli dále kříženi mezi sebou. Jedinci ze vzniklé klonální linie byli zkříženi s diploidním karasem za vzniku nového triploidního hybrida. Oplodněním nového triploidního hybrida haploidními spermii karase a cejnovce čínského, vznikl nový pentaploidní druh (Song et al. 2012). V tomto případě se však nejedná o spontánně vzniklý druh v přírodě.

2.2 Homoploidní hybridní speciace

Pokud při křížení dvou odlišných linií vzniká třetí, zcela nová stabilní linie beze změny počtu chromosomů, mluvíme o tzv. homoploidní hybridní speciaci (Mallet 2007). Homoploidní

hybridní speciace je mnohem vzácnější než polyploidní hybridní speciace, protože při ní hůře vzniká reprodukční izolace mezi hybridními jedinci a rodičovskými druhy. Nicméně vznik reprodukční izolace je velmi důležitý, aby z hybridní populace mohl vzniknout nový druh. Na rozdíl od polyploidní hybridní speciace, při homoploidní hybridní speciaci dochází ke vzniku reprodukční izolace mezi hybridy a rodičovským druhem častěji na prezygotické úrovni. Hybridní jedinci mohou vykazovat jiný fenotyp než rodičovské druhy, který způsobí, že se s nimi rodičovské druhy příliš nekříží. Takovým příkladem může být asortativní neboli nenáhodné páření u motýlů rodu *Heliconius*, při kterém dochází k častějšímu páření jedinců s podobnými genotypy (Mavárez 2008). Jiný fenotyp hybridům může také usnadnit kolonizaci jiné ekologické niky, než jakou obývají rodičovské druhy, což také může přispět k reprodukční izolaci. Mezidruhovú hybridizace může také spustit vznik chromozomových přestaveb, které taktéž mohou přispět ke vzniku reprodukční izolace mezi hybridním druhem a rodičovskými druhy. Reprodukční izolace můžou být behaviorální, ekologické, geografické, ale i snížená fitness hybridů (Schumer et al. 2014).

Homoploidní druhy mohou být tvořeny F_1 generací hybridů, kde hybridní jedinec nese 50 % genomu z každého rodičovského druhu. Nicméně homoploidní hybridní druhy mohou tvořit i jedinci vzniklí zpětným křížením s rodičovskými druhy. Zde už je poměr přeneseného genomu rozdílný. V těchto případech je těžké odlišit, zda se jedná o homoploidní hybridní speciaci nebo o genovou introgresi mezi rodičovskými druhy. Podle Hermansena et al. (2011) by za hybridní druh měly být považovány jen takové populace hybridů, které mají vůči oběma rodičovským druhům vytvořeny reprodukční bariéry. Nicméně tyto bariéry nemusí být úplné a mezi hybridy a rodičovskými druhy k nějakému genovému toku může docházet (Baack 2007).

Jak častá je v přírodě homoploidní hybridní speciace, není zatím dobře známo, protože tento typ speciace je na rozdíl od polyploidní hybridní speciace těžko detekovatelný. Nicméně se začínají objevovat nové příklady hybridních druhů, jak u rostlin, tak u hub a živočichů. U živočichů bylo zjištěno 22 hybridních homoploidních druhů, u rostlin 13 a u hub 8 (Schumer et al. 2014).

2.3 Hybridogeneze

Za zvláštní případ speciace pomocí hybridizace lze považovat hybridogenezi, kdy každý nový jedinec hybridního taxonu vzniká de novo zkřížením dvou rodičovských druhů nebo hybridního jedince s jedním z rodičovských druhů (Schmidt 1993). Hybrid před meiózou eliminuje jeden z rodičovských genomů a duplikuje genom od druhého rodiče, tím pádem se

v gametických buňkách vyskytuje jen genom od jednoho z rodičů na rozdíl od somatických buněk. Křížením F_1 hybrida s rodičovským druhem, jehož genom byl při gametogenezi eliminován, tak vznikne opět F_1 hybrid. Známým případem hybridogeneze je skokan zelený (*Pelophylax esculentus*), který vzniká zkřížením skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*) a skokana krátkonohého (*Pelophylax lessonae*). V této práci se ale nebudu hybridogenezí zabývat, jelikož by práce byla příliš obsáhlá. Stejně tak se nebudu zabývat hybridními druhy/liniemi, které se množí nepohlavně, jako jsou například hybridní asexuální linie sekavců (*Cobitis*) (Janko et al. 2012).

3. Příklady homoploidní hybridní speciace u živočichů

V následující kapitole představím známé příklady homoploidní hybridní speciace u živočichů. Zaměřím se pouze na příklady, kdy pomocí hybridizace dvou či více taxonů vznikne nový, pohlavně se množící druh. Takových příkladů stále přibývá díky sekvenaci a zkoumání i nemodelových druhů.

3.1 *Heliconius heurippa*, *Heliconius erato etylus* a *H. elevatus*

Motýli rodu *Heliconius* jsou druhově bohatou skupinou obývající hlavně jižní Ameriku. Jsou zkoumáni zejména pro zajímavou evoluci barevných vzorů na křídlech a Müllerovských mimikry. Pozorování, že některé druhy vykazují zbarvení, které je známé u mezidruhových hybridů vzniklých v laboratoři vedlo k myšlence, že některé druhy motýlů rodu *Heliconius* by mohly vzniknout pomocí hybridní speciace (Jiggins 2008).

Příkladem druhu vzniklého hybridní speciací je *Heliconuus heurippa*. Tento druh vznikl zkřížením *Heliconius cydno* a *Heliconius melpomene*. K myšlence, že se jedná o hybridní druh, vedla skutečnost, že tento druh má intermediální fenotyp mezi oběma rodičovskými druhy. Původ *Heliconius heurippa* se zkoumal biogeografickým rozložením vzorů na křídlech a pravděpodobností vzniku zbarvení hybridní speciací v porovnání se vznikem mutacemi. Teorie vzniku mutacemi je ale oproti hybridizaci velmi nepravděpodobná tím, že relativní četnost hybridů je mnohem vyšší než relativní četnost mutantů (Mavárez et al. 2006). Mallet (2007) tvrdí, že většina zvláštních fenotypů lze nejsnadněji vysvětlit jako hybridní jedince.

Tím, že *H. cydno* a *H. melpomene* žijí sympatricky ve střední Americe a Andách a dochází u nich často k hybridizaci ve volné přírodě, dochází mezi těmito druhy ke genové introgresi. Ta je částečně znemožněna sterilitou hybridních samic v F_1 generaci v jednom směru křížení. Nicméně hybridní samci jsou zcela fertillní (Jiggins 2008). Dochází také k četným zpětným křížením, které jsou opět doprovázeny částečnou sterilitou (Salazar 2005).

Přítomnost sterility při zpětném křížení *H. heurippa* s rodičovskými druhy v laboratorních podmínkách i v přírodě je jedním druhem reprodukční izolace (Mallet 2007). Dalším pak je přítomnost samotného vzoru na křídlech. Napomáhá totiž asortativnímu páření (Jiggins 2008). F_1 hybridi *H. melpomene* a *H. cydno* se raději kříží mezi sebou než s rodičovskými druhy (Naisbit 2001).

Dalším druhem vzniklým hybridní speciací v komplexu *Heliconius* je *H. erato etylus*, který vznikl zkřížením *H. erato notabilis* a amazonskou formou *H. erato lativitta*. Na hybridní původ *H. erato etylus* navedlo homologní umístění bílé skvrny, jejíž umístění je podmíněno

stejným lokusem u *H erato notabilis* a *H erato lativitta*. Křížení v laboratorních podmínkách podpořilo hypotézu hybridního původu *H. erato etylus* (Papa et al. 2008).

Dle Dasmahapatra et al. (2012) homoploidním hybridním druhem je i *Heliconius elevatus*, jehož většina signálů genomu je neblíže *H. pardalinus butleri*. Nicméně signály podmiňující vzory na křídlech jsou blíže *H. melpomene*. Tyto dva druhy lze tedy považovat za rodičovské druhy *H. elevatus* (Dasmahapatra et al. 2012).

3.2 Otakárek apalačský (*Papilio appalachiensis*)

Další příkladem druhu vzniklého hybridní speciací je motýl otakárek apalačský (*Papilio appalachiensis*) žijící v severní Americe. Tento druh vykazuje mozaikový fenotyp kombinující pohlavně vázané znaky rodičovských druhů, otakárka východního (*Papilio glaucus*) a otakárka kanadského (*Papilio canadensis*). Jedná se především o preferenci chladnějších teplot spojenou s geny na Z chromosomu původem od otakárka kanadského a mimikry a mtDNA od otakárka východního.

Zkoumání celogenomových markerů odhalilo stejné příspěvky od obou rodičovských druhů, což naznačuje, že po hybridizaci došlo k málo častému zpětnému křížení (Kunte 2011). Tento poměr však může být pozměněn ve prospěch otakárka východního díky oteplování planety a tudíž vyšší introgresi z otakárka východního do otakárka apalačského (Scriber 2011).

Otakárek apalačský žije sympatricky s rodičovskými druhy, přesto je přítomná reprodukční izolace. Zejména se na ní podílí výskyt asortativního páření (Deering et al. 2002), odlišné tepelné preference stanoviště (Mercader et al. 2008) a larvální doba rozvoje spojená se Z chromosomem (Mercader et al. 2007). Je však hypotéza, že otakárek apalačský je nedávná hybridní populace, ve které stále pokračuje hybridizace mezi rodičovskými druhy (Kunte 2011).

3.3 Modrásci rodu *Lycaeides*

Dalším příkladem homoploidní hybridní speciace u motýlů jsou modrásci v západní části USA. Zde vznikly tři hybridní linie zkřížením modráška mellisa (*Lycaeides mellisa*), druhu vyskytujícího se v pohoří Sierra Nevada, jižní Kanadě a centrální USA, a modráška obecného (*Lycaeides idas anna*), vyskytujícího se na loukách střední nadmořské výšky západního svahu hor (Nice et al. 1999). Hybridní linie mají smíšený genom z alel rodičovských druhů, jedinečné ekologické a morfologické variace. Každá z těchto linií osidluje jinou nadmořskou výšku přílehlých pohoří.

U jako prvních domnělých hybridních linií byla použita sekvenace celého genomu, která potvrdila, že 3 druhy, a sice druhy obývající pohoří Sierra Nevada, Warner mountain a White mountains, mají v genomu směs alel modráška obecného a modráška mellisa. Podobnost mezi liniemi však končí tím, že vznikly hybridizací společných rodičovských druhů. Jednotlivé linie nejsou homogenní a liší se morfologicky a geneticky (Nice et al. 2013).

Obývání vysokých nadmořských výšek může být zapříčiněno únikem hybridů z vlivu rodičovských druhů (Buerkle 2000). Nicméně tyto linie nejsou dokonale reprodukčně izolované. Existuje malý genový tok mezi hybridními druhy. Dochází k němu buď v závislosti na geografické izolaci, nebo silnými selekčními tlaky v jednotlivých pohořích (Nice et al. 2013).

3.4 Lonicera fly

Přizpůsobení se nové ekologické nice je jeden ze způsobů vzniku reprodukční izolace mezi hybridními a rodičovskými druhy (Berlocher et al. 2002). Jednou z možností je změna hostitele u parazitických živočichů jako je tomu u tzv. ovocných mušek rodu *Rhagoletis*, které napadají zimolez (*Lonicera spp*) a parazitují na specifických druzích ovoce (Berlocher 2000). Schwarz et al. (2005) předpokládá, že k dosud nepopsané populaci zimolezu přiřadí známý druh rodu *Rhagoletis*. Nicméně mušky napadající tuto populaci zimolezu, nazývané v literatuře jako Lonicera fly, mají jedinečnou směs druhově specifických alel. To naznačuje, že Lonicera fly vznikl hybridizací mezi rodičovskými druhy *R. mendl* a *R. zephyria*. Teorii hybridního původu podporuje i mitochondriální studie a allozymální markery (Schwarz et al. 2005).

Otázkou je, když došlo k hostitelskému posunu, zda existuje ještě hybridní zóna. Pokud ano, pak by existovalo hodně F₁ hybridů a docházelo by k odchýlkám od Hardy-Weinbergovy rovnováhy (Barton et al. 1985). V práci Schwarze et al. (2005) neobjevili žádného F₁ hybridu ani žádný výrazný posun od Hardy-Weinbergovy rovnováhy. Usoudili tedy, že hybridní druhy jsou zcela izolovány od rodičovských druhů a nedochází ke zpětnému křížení.

3.5 Gila seminuda

V Nevadě v řece Virgin byl objeven homoploidní hybridní druh kaprovitých ryb rodu *Gila*, *Gila seminuda* obývající menší přítoky této řeky. DeMarais (1992) dokazuje, že *G. seminuda* vznikla hybridizací mezi druhy *G. elegans* a *G. robusta*. Dalším hybridním druhem odvozeným od stejných rodičovských druhů se zdá být populace v řece Moapa v Nevadě.

Hybridní původ byl zkoumán na základě morfologických znaků, allozymů a mtDNA haplotypů.

G. seminuda vykazoval intermediální morfologii vzhledem k rodičovským druhům stejně jako uměle vyšlechtění hybridní jedinci. Naopak hybridi v řece Moapa morfologicky spíše inklinovali ke *G. robusta*. Analýza mtDNA vykazuje téměř totožnost s *G. elegans* (divergence mezi *G. elegans* a *G. robusta* byla 8x vyšší než mezi *G. seminuda* a *G. elegans*). Lze usuzovat, že *G. seminuda* a hybridi v řece Moapa a *G. elegans* sdílí mtDNA předchůdce, který se nevyskytuje u *G. robusta* (DeMarais et al. 1992).

G. seminuda obývá jako jediný druh menší přítoky v řece Virgin, tudíž je izolován od rodičovských druhů. Nicméně během třetihor docházelo k dramatickým změnám prostředí a tím i cyklickým izolacím a sympatrického výskytu *G. elegans* a *G. robusta* (Axelrod 1979).

Zásadní rozdíl, na který poukazuje DeMarise (1992), je ochrana těchto hybridních druhů. *G. seminuda* je veden jako ohrožený druh, na rozdíl od hybridů v řece Moapa, kteří jsou považováni za nepopsaný poddruh *G. robusta* a tedy se na něj ochrana nevztahuje. Nicméně jak DeMarais (1992) naznačil, měli by být hybridi v řece Moapa zařazeni do druhu *G. seminuda* a tedy také chráněni.

3.6 Vranka (*Cottus sp.*)

Hybridní druh byl objeven i ve skupině vranky obecné (*Cottus gobio*). Rodičovské linie jsou obyvatelé malých, dobře okysličených vod, především pramenů či přítoků Rýna v případě *Cottus rhenanus* a Šeldy u druhu *Cottus perifretum*. Tyto dva druhy byly geograficky odděleny, nicméně budováním kanálů před 200 lety došlo ke vzniku sekundárního kontaktu a hybridizaci *C. rhenanus* a *C. perifretum* (Renaut 2011). Vznikl hybridní jedinci se adaptovali na velké stojaté vody Rýna, čímž se geograficky izolovali od svých rodičů (Nolte 2005). Stemshorn (2011) se domníval, že hybridizace přispěla ke vzniku reprodukční izolace mezi jedinci adaptovanými na různé ekologické podmínky.

Na základě SNP analýz Stemshorn et al. (2011) zjistil, že hybridní druh se skládá ze 3 linií, které nejsou v sekundárním kontaktu s rodičovskými druhy. Nicméně mezi těmito liniemi dochází ke genovému toku. Některé genetické změny jsou základem divergence hybridních linií a udržuje se integrita linie i přes probíhající genový tok, což dokazuje odchylka dvou SNP markerů od neutrálního modelu divergence. U vranky byly objeveny důkazy o paralelismu na genetické úrovni, které podporují nezávislý vývoj různých hybridních linií (Nolte et al. 2009).

Stemshorn et al. (2005) odmítli výskyt velkých chromozomálních přesmyků jako způsobu snížení toku genů mezi liniemi na základě genetické mapy shodujících se 49 mikrosatelitních markerů hybridních linií a čisté *C. rhenanus*.

3.7 Tlamovci (cichlidy)

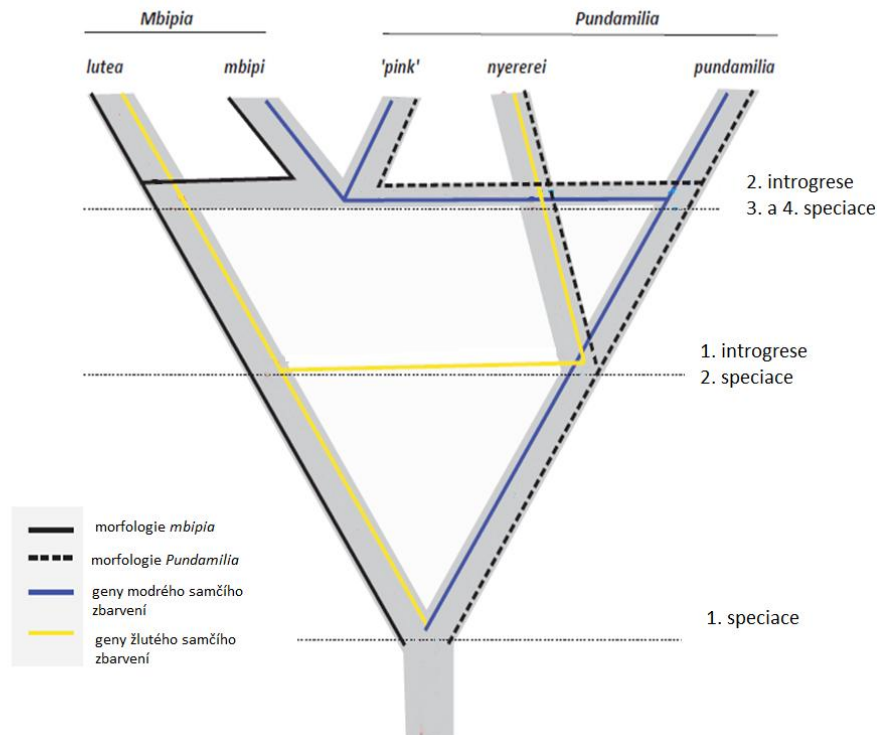
Cichlidní ryby jsou známé svou velkou druhovou radiací a diverzifikací. Bylo zaznamenáno 6 druhů vzniklých homoploidní hybridní speciací.

Ve Viktoriinské jezeře byla zaznamenána velká diverzifikace cichlidních ryb rodů *Pundamilia* a *Mbipi*, která je spjata se speciací (Bezault 2011) a jasnou hybridizací mezi druhy (Seehausen 2008). Pozorována byla opakující se divergence samčího svatebního zbarvení (Allender 2003), které hraje důležitou roli ve speciaci a reprodukční izolaci (Seehausen et al. 2004). Keller et al. (2012) předpokládá, že fenotypy mladých druhů mají stejnou genetickou podstatu a alely byly opakovaně vybírány přírodním a pohlavním výběrem či hybridizací s více vzdálenými příbuznými druhy.

Z rodů *Pundamilia* a *Mbipi* žije ve Viktoriinské jezeře sympatricky pět druhů: modře zbarvený *pundamilia* se zástupci *P. pundamilia*, *P. nyererei* a *P. „pink“* a žlutě zbarvený *mbipia* s druhy *M. mbipi* a *M. lutea* (Seehausen 1998).

Na základě morfologických molekulárních dat vytvořil Keller et al. (2012) scénář vývoje 5 druhů cichlidních ryb ve Viktoriinské jezeře (obr.2), z kterého lze vyvozovat hybridní původ *P. nyererei*, *P. „pink“* a *M. lutea*. *M. mbipia* a *P. „pink“* jsou pravděpodobně odvozeny od stejné hybridizace druhů *M. lutea* a *P. pundamilia*, jelikož tyto druhy jsou těžko odlišitelné od sebe ve většině genomu. SNP analýzy navíc naznačují významné příspěvky obou rodičovských druhů.

Na základě molekulárních dat Keller et al. (2012) došel k závěru, že opakovaná hybridizace, přeskupování komplexu genů spojených s adaptací a asortativním pářením vedlo k adaptivní radiaci cichlidních ryb ve Viktoriinské jezeře.



Obrázek 1

Divergence pěti zkoumanými druhy:

Fenotypově i dle SNP analýz naznačuje rozštěpení na rody *Mbipia* a *Pundamilia* (1. speciace). Následně došlo k hybridizaci mezi taxony spojené s přenosem alelických variant z *Mbipia* do *Pundamilia*, odchýlením ve zbarvení a následnou speciací na *P. pundamilia* a *P. nyererei*. (2. speciace)

3. a 4. speciace vzniku *P. „pink“* a *M. mbipi* hybridizací *P. pundamilia* a *M. lutea*. Přenos modrého zbarvení do *M. mbipi*.

(Keller 2012 et al., upraveno)

V jezeře Malawi byl navržen také příklad hybridní speciace u cichlidních ryb. *Metriaclima pseudotropheus* (*zebra*) je komplex ryb lišících se vzájemně barvou hřbetní ploutve (Stauffer et al. 1997). Rozlišují se dvě varianty: červený vršek s modročerným hřbetem u *Metriacklia thapsinogen* vyskytující se v Eccles reef a modré zbarvení s pruhy *Metriacklia zebra* v Chiofu bay. Makanjilská populace rodu *Metriaclima* na východním pobřeží Malawi vykazuje mozaiku fenotypů těchto dvou variant. Rodičovské druhy žijí v alopatrii. Udržování různých fenotypů a neutrální genetické diference naznačují i nepřítomnost toku genů mezi rodičovskými druhy (Smith et al. 2002).

Právě střední zbarvení a zeměpisná poloha mezi *M. zebra* v Chinu bay a *M. thapsinogen* poukázal na hybridní původ Makanjilské populace *Metriaclima*, který také potvrdily i mikrosatelitní analýzy. Nicméně dokazují také, že hybridní *Metriaclima* nevznikla jednoduchou hybridizací mezi *M. thapsinogen* a *M. zebra* z Chiofu bay. V genomu Makanjilské populace *Metriaclima* je vysoká frekvence jedinečných alel, které se nevyskytují

ani u jednoho rodičovského druhu. Pravděpodobně jeden rodičovský druh je z jiné populace než testovaní jedinci nebo již vyhynulá populace (Smith et al. 2003).

V jezeře Marombi Mbo v Kamerunu byl navržen výskyt hybridní speciace u cichlidy *Pungu maclareni*. V tomto jezeře žije jedenáct taxonů vyvinutých z původních čtyř linií *Stomatepia*, *Sarotherodon*, *Myaka* a *Pungu*, které vznikly radiací před 1 mil. let. Tyto linie byly reprodukčně izolovány, jak usuzuje Schliewen et al. (2004) dle apomorfních znaků. Nicméně po čase byly tyto reprodukční izolace narušeny částečnou hybridizací. Alespoň jedna z těchto hybridizací vedla ke speciaci, jak je tomu u druhu *Pungu maclareni*. Vodítkem pro hypotézu hybridního původu byl nesouhlas jaderného a mitochondriálního genomu, který může vysvětlit sekundární hybridizace mezi liniemi.

Pungu maclareni má velmi specializovaný ekotyp. Zejména se jedná o zvláštní chrup a hypretrofitickou čelist jedinečnou jak v tomto jezeře, tak u cichlid vůbec (Dominey 1987). To umožňuje tomuto druhu obývat i extrémní niky a tím se reprodukčně izolovat od ostatních druhů.

V jezeře Tanganika byl navržen hybridní druh cichlidních ryb: *Neolamprologus marunguensis*. Tento druh vznikl zkřížením druhů z linií *heliantus* a *olivaceous*. Přesné druhy se Salzburgerovi et al. (2002) nepodařilo najít. Jako důkaz hybridního původu dokládá nesoulad mezi mitochondriální a jadernou DNA. Předpokládá, že prvotní F₁ hybridy vznikli zkřížením samce linie *olivaceous* a samice linie *heliantus*. Tento F₁ hybrid tak měl heterozygotní jadernou DNA a mtDNA linie *heliantus*. F₁ hybridy s mtDNA linie *olivaceous* vznikli křížením samce *halinatus* a matky *olivaceous*. Zpětným křížením F₁ hybridů s rodičovskými druhy umožnilo prostoupení mtDNA druhé rodičovské linie.

Reprodukční izolace u těchto živočichů je prezygotická. Cichlidy obývají hluboké vody jezera ohraničené skalnatými oblastmi (Markert 1999). Kolísáním hladiny jezera může však dojít ke slučování stanovišť a následnému křížení (Sturmbauer 2001).

3.8 Mečovky

V rodu *Xiphophorus* je spousta hypotéz o vytvoření fylogenetického stromu. Z původního monofyla byla skupina rozdělena na 3 podtypy: severní, jižní a platy (Schumer et al. 2013). Nicméně i mezi těmito podtypy jsou nejasnosti v taxonomii díky vysoké míře hybridizace jednotlivých druhů. Cui et al. (2013) vysvětluje velký tok genů mezi druhy zejména slabou postzygotickou reprodukční izolací mezi druhy (Schartl 2008, Rosenthal et al. 2011). K udržení reprodukční izolace přispívá zejména asortativní páření čili prezygotická izolace (Schartl 2008, Rosenthal et al. 2011), což je důvod poklesu četnosti hybridizace.

Z dat získaných z mtDNA vznikají rozpory s jaderným fylogenetickým stromem. Zejména u mečovky červenětečkované (*X. nezahualcoyotl*), platy mečíkaté (*X. xiphidium*) je úroveň nesouladu mezi 19 % až 42 % (Cui et al. 2013).

Na základě vysoké četnosti příměsí cca 30 % Cui et al. (2013) předpokládá, že mečovka červenětečkovaná (*X. nezahualcoyotl*) vznikla hybridní specií ze sesterských druhů mečovky Cortezovy (*X. cortezi*) a mečovky Montezumovy (*X. montezumae*). Genovou analýzu podporuje i sdílená morfologie mečovky červenětečkované s rodičovskými druhy, pigmentované vzory mečovky Cortezovy a boční pruhy mečovky Montezumovy (Cui et al. 2013).

Další druh mečovek, který vznikl hybridizací je mečovka páskovaná (*X. clemenciae*). Rodičovské druhy mečovky páskované jsou plata skvrnitá (*X. maculatus*) a mečovka zelená (*X. hellerii*) (Meyer et al. 2006; Jones et al. 2012). K hypotéze hybridního původu vedla neshoda jaderného a mitochondriálního genomu (Meyer 2006).

Hybridní původ byl dokázán i u mečovky horské (*X. monticolus*) zrekonstruováním fylogenetických vztahů z jedenácti jaderných lokusů a dvou mitochondriálních lokusů. Tento druh pravděpodobně vznikl hybridizací mezi linií jižních plat a jižních mečovek. Plata skvrnitá či její předchůdce byl označen za mateřský druh a mečovka zelená (*X. hellerii*) či mečovka mixijská (*X. mixei*) nebo jejich předchůdci za otcovský druh. Platě skvrnité jsou blízko příbuzné i jiné druhy plat, nicméně kvůli širšímu geografickému rozložení byla za mateřský druh určena spíše plata skvrnitá či její předek. Z morfologického hlediska odpovídá mečovka horská hybridnímu druhu. Jedná se především o podobnost délky meče a gonopodia k rodičovským druhům (Kang et al. 2013). Kang et al. (2013) také navrhuje, že mečovka horská vznikla tzv. místní hybridizací v důsledku toho, že je tento druh geograficky omezen na prameny Rio Jaltepec, hlavního přítoku Rio Coatzacoalcos v Oaxacce v Mexiku (Kallman et al. 2004).

V laboratoři dochází k hybridizaci mečovek zcela běžně. Snadné křížení mečovek v laboratorních podmínkách je zapříčiněno slabými postzygotickými izolacemi mezi druhy. V přírodě jsou mezi druhy spíše prezygotické izolace, zapříčiněné pohlavním výběrem samic (Schartl 2008, Rosenthal 2011).

Mečovka páskovaná je první zkoumaný druh, kde hybridní speciace je zprostředkována pohlavním výběrem samice platy skvrnité. Samice platy skvrnité preferují prodlouženou ocasní ploutev (Meyer 2006). Tato preference může hrát důležitou roli v šíření adaptivních alel mezi druhy (Castric et al 2008; Mullen et al 2008; Whitney et al. 2010; Song et al. 2011; Hovick et al. 2012), což potvrzují i výsledky Schumera et al. (2013). Cui et al.

(2013) se domnívá, že vývoj meče předcházela diverzifikaci tří hlavních linií tohoto rodu a k jeho ztrátě došlo po diverzifikaci severních plat. Právě preference samic k přítomnosti meče a jeho genetický základ je klíčový krok k určení role hybridizace v tomto rodu (Cui et al. 2013).

3.9 Vrabec italský (*Passer italiae*)

Hybridním druhem z řádu ptáků je vrabec italský (*Passer italiae*), který vznikl homoploidním hybridním křížením rodičovských druhů vrabce domácího (*Passer domesticus*) a vrabce pokřovního (*Passer hispaniolensis*). K domněnce hybridního původu vedla fenotypová podobnost zbarvení peří samců vrabce italského s oběma rodičovskými druhy (Töpfer 2006). Kaštanová koruna a šíje jsou stejné jako u vrabce pokřovního společně s bílými tvářemi. Naopak malý bryndáček a hnědě melírovaná záda jsou společné fenotypové znaky s vrabcem domácím (Summers-Smith 1988). Navíc F₁ hybridní samci vrabce pokřovního a vrabce italského se podobají zástupcům vrabce italského (Alonso 1984). I přesto, že je vrabec italský fenotypově uniformní v rozsahu svého rozšíření, v jihozápadní Itálii (zejména na Sicílii) se samci fenotypově blíží vrabci pokřovnímu. Mají větší bryndáček a částečně černě pruhované boky, typické pro samce vrabce pokřovního (Summers-Smith 1988, Töpfer 2006).

Vrabec italský má haplotyp identický s oběma rodičovskými druhy (98% vrabce domácího), tvoří monofylum a tudíž jeho vznik odporuje štepné speciaci. Nepřítomnost rozdílnosti haplotypů od domnělých rodičovských druhů naznačuje, že vrabec italský se vyštěpil před nedávnou dobou (Hermansen 2011). Genom vrabce italského je smíšený jak v nukleových sekvencích, tak i v mikrosatelitních datech (Elgvin 2011). Tyto výsledky jsou v souladu s fenotypovými daty. Tedy na jihozápadě je vrabec italský více podobný vrabci španělskému jak fenotypově tak geneticky (Hermansen 2011).

Z ekologického hlediska není vrabec italský izolován od vrabce domácího. Oba druhy se vyskytují v blízkosti lidských sídel na rozdíl od vrabce pokřovního, který obývá spíše přírodní stanoviště např. koryta vodních toků a mokřady (Summers-Smith 1988). Ani geografická izolace není úplná. Na poloostrově Gargano se vyskytuje vrabec italský i vrabec pokřovní. Nicméně mezi těmito druhy nebyly zjištěny známky mezidruhového křížení a jedinci intermediárního fenotypu (Hermansen 2011), ale v kontaktní zóně v Alpách bylo zjištěno mezidruhové křížení mezi vrabcem domácím a vrabcem italským.

3.10 *Dendroica auduboni*

Pravděpodobným hybridním druhem v komplexu žlutých zpěvných pěnic je *Dendroica auduboni*. Za rodičovské linie jsou považovány *Dendroica coronata* a *Dendroica nigrifrons* (Brelsford 2011).

Fenotypově je *D. auduboni* podobný spíše *D. nigrifrons*. Zbarvení peří ukazuje, že se jedná o intermediální druh mezi *D. nigrifrons* a *D. coronata* s určitými unikátními vlastnostmi rodičovských linií, které nejsou zachovány (Brelsford 2011).

Ze strukturní analýzy markerů AFLP bylo zjištěno, že genom lesňáčka *D. auduboni* se mění v závislosti na rozšíření. Téměř čisté formy *D. nigrifrons* na jihu v kontaktu s tímto druhem. Naopak postupek k severu až ke kontaktní zóně s *D. coronata* v Rocky Mountains přibývá příměsí alel *D. coronata* v genomu. Podobné výsledky ukázalo i zkoumání mitochondriální DNA. Na základě jejího zkoumání *D. auduboni* tvoří 2 monofyla: severní, které jsou shodné s *D. coronata* a jižní, podobné *D. nigrifrons* (Brelsford et al. 2009).

Mezi *D. nigrifrons* a *D. coronata* se vyskytuje jen málo sdílených alel, krom alel přenesených od společného předka před divergencí těchto dvou druhů. Většina alel hybridního druhu *D. auduboni* pochází buď od jednoho, či od druhého rodičovského druhu. Nicméně se v genomu *D. auduboni* vyskytuje i pár specifických alel.

Genová introgrese mezi hybridním druhem a rodičovskými druhy znesnadňuje detekci, zda je *D. auduboni* hybridní druh. Nicméně Brelsford (2011) se domnívá, že *D. auduboni* může být považovaný za hybridní druh.

3.11 *Artibeus schwarzi*

Na Malých Antilách byl nalezen hybridní druh netopýrů *Artibeus schwarzi*, který je odvozen od dvou nesesterských druhů *A. jamaicensis* a *A. planirostris*. Teorií vzniku tohoto druhu je několik, z nichž jedna je právě teorie vzniku hybridizací. Jones (1989) prezentoval výsledky podporující hybridní původ: směs genomů rodičů v jaderném genomu a rozdíly v morfologii v rámci Malých Antil.

Byly objeveny i rozdíly mezi jaderným a mitochondriálním genomem, které si Larsen et al. (2010) vykládá tak, že je v genomu přítomen vyhynulý předek, který se zkřížil s *A. jamaicensis* nebo s *A. planirostris*. Nesoulad jaderného a mitochondriálního genomu opět naznačuje na možnost hybridního původu *A. schwarzi*.

Přítomnost 3. horního moláru u 12,9 % populace *A. schwarzi* podporuje hybridní teorii a genetický vliv *A. planirostris*. U *A. planirostris* je 3. horní molár přítomen na rozdíl od *A. jamaicensis*, kde chybí (Genoways et al. 2010). Morfologie stejně jako mtDNA poukazují na společného vyhynulého předka.

Rodičovské druhy se dostaly do kontaktu před méně než 30000 lety v jižních Malých Antilách (Larsen et al. 2007, Genoways et al. 2005). Ke geografické izolaci došlo v pozdním kvartéru, kdy se zvedla hladina moře v oscilační době ledové (Genoways et al. 2010), což mělo podíl na vytvoření a stabilizaci hybridního druhu (Larsen et al. 2010).

3.12 *Stenella clymene*

Nejnovějším příkladem homoploidní hybridní speciace je delfin *Stenella clymene*. K této domněnce vedl rozpor mezi mitochondriálním genomem, podobným rodičovskému druhu *Stenella coeruleoalba*, a jaderným genomem, který odpovídá druhému rodičovskému druhu *Stenella longirostris*. Na základě přenosu mitochondriální DNA po mateřské linii se Amaral (2014) domnívá, že docházelo ke křížení samic *S. coeruleoalba* se samci *S. longirostris*.

Nicméně v pokusech byly zjištěny 2 hypotypy *S. clymene* v mitochondriálním stromě *S. longirostris*. To si autoři vysvětlují introgresí mezi těmito druhy. Zpětné křížení je možné, protože všechny 3 druhy žijí v sympatrii (v Atlantském oceánu), tudíž prostorová izolace zde není (Jefferson 2003). Reprodukční bariéra je založená zřejmě pouze na asortativním páření (Amaral 2014). Díky podobnému karyotypu kytovců a delfinů (Arnason 1980) a nepřítomnosti významných chromozomálních přesmyků mezi nimi byla reprodukční izolace na základě chromozomální přestavby zavržena (Amaral 2014).

Morfologická charakteristika také odpovídá hybridnímu původu. Vyskytuje se zde transgresivní segregace, tvorba nových genetických asociací na základě rekombinace rodičovských alel u pozdějších generací hybridních druhů (Tobler 2010). Morfometrické změny u *S. clymene* jsou mimo rozsah jeho rodičovských druhů (Perrin 1981).

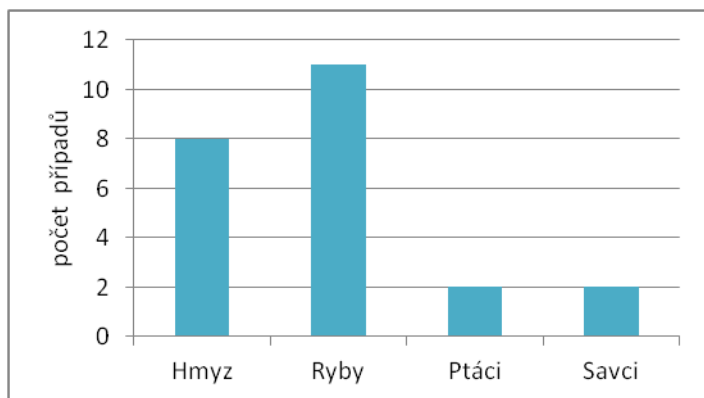
4. Závěr

Zjistila jsem celkem 23 sexuálně se množících druhů, pro které jsou důkazy, že vznikly homoploidní hybridní speciace. Hybridní druhy se vyskytovaly u hmyzu, ryb, ptáků a savců. Většina příkladů hybridních druhů byla z třídy hmyz (zejména motýli) a ryby (především cichlidy a mečovky) viz obr. 3. U většiny hybridních druhů je dokázán hybridní původ smíšeným jaderným genomem a nesouladem jaderného a mitochondriálního genomu. Reprodukční izolace hybridů od rodičovských druhů je především geografická, ekologická a asortativní páření. Další popsané reprodukční izolace mezi rodičovskými druhy a hybridním druhem jsou snížená fitness a částečná sterilita hybridů.

Vzhledem k přibývajícím příkladům výskytu hybridní speciace nejen v rostlinné říši, ale i u živočichů můžeme říci, že hybridní speciace je důležitým způsobem vzniku nových druhů. Může dokázat původ druhů, u nichž je v rozporu jaderný a mitochondriální fylogenetický strom a objevuje se intermediální fenotyp. Většina studií udává důkazy homoploidní hybridní speciace mozaikovým genomem hybridního druhu. Dle Schumera (2014) jsou tyto důkazy nedostačující na prokázání homoploidní hybridní speciace a navrhuje 3 podpory pro hybridní speciace: (1) Hybridní druh by měl být reprodukčně izolován od rodičovských druhů, (2) mechanismy zodpovědné za reprodukční izolaci by měly být odvozené z hybridizace a (3) měla by být zdokumentovaná hybridizační minulost domnělého hybridního druhu.

Při zkoumání genomu hybrida je dobré provést analýzu celého genomu a ne jen malých částí. Tím se zvýší pravděpodobnost, že budou zkoumány regiony zodpovědné za reprodukční izolaci, které by mohly být při subgenomových metodách vynechány. Spojení genetických důkazů hybridního původu s důkazy, že hybridizace vedla ke vzniku reprodukční izolace, by měly být nejpřesvědčivější důkaz hybridní speciace. Takovéto důkazy mohou být například chromozomální přestavby (Schumer et al. 2014).

První druh, který všechny tyto 3 kritéria splnil, je slunečnice *Helianthus*. Na tomto modelu byl prokázán význam hybridizace na vzniku reprodukční izolace mezi hybridním druhem a rodičovskými druhy (Gross et al. 2005). Prvním a zatím jediným příkladem u živočichů je motýl *Heliconius heurippa*, jehož genomové oblasti kódující vzory na křídlech jsou odvozeny z hybridizace (Salazar et al. 2010).



Obrázek 2
Zastoupení počtu druhů vzniklých homoploidní hybridizací v rámci taxonomických skupin.

Tabulka 1. Seznam homoploidních hybridních druhů.

Název hybridního druhu	Názvy rodičovských druhů	Taxonomické zařazení	Důkaz hybridní speciace	Reprodukční izolace od rodičovských druhů	Citace
<i>Heliconius heurippa</i>	<i>H. cydno</i>	Třída: hmyz	směs jaderného genomu rodičovských druhů	asortativní páření částečná sterilita	Mavarez et al. 2006 Salazar et al. 2010
	<i>H. melpomene</i>				
<i>H. erato etylus</i>	<i>H. e. notabilit</i>	Třída: hmyz	laboratorní křížení	laboratorní křížení	Papa et al. 2008
	<i>H. e. lativitta</i>				
<i>H. elevatus</i>	<i>H. pardalinus butleri</i>	Třída: hmyz	směs jaderného genomu rodičovských druhů	asortativní páření	Dasmahapatra et al. 2012
	<i>H. melpomene</i>				
<i>Papilio apalachiensis</i>	<i>P. canadensis</i>	Třída: hmyz	směs jaderného genomu rodičovských druhů a nesoulad jaderného a mt genomu	asortativní páření geografická izolace snížená fitness	Kunte et al. 2011
	<i>P. glaucus</i>				
<i>Lycaeides</i> (3 druhy)	<i>L. mellisa</i>	Třída: hmyz	směs jaderného genomu rodičovských druhů	ekologická izolace	Gompert et al. 2006; Nice et al. 2013
	<i>L. idas anna</i>				
<i>Rhagoletis pomonella</i>	<i>R. mendl</i>	Třída: hmyz	směs jaderného genomu rodičovských druhů a nesoulad jaderného a mt genomu	hostitelská specifikace	Schwarz et al. 2005 Schwarz et al. 2007
	<i>R. zephyria</i>				
<i>Gila seminuda</i>	<i>G. elegans</i>	Nadtřída: ryby	nesouhlas jaderného a mt genomu	geografická izolace	DeMarais 1992
	<i>G. robusta</i>				
<i>Cottus gobio</i>	<i>C. perifretum</i>	Nadtřída: ryby	směs jaderného genomu rodičovských druhů	geografická izolace	Nolte et al. 2005
	<i>C. rhenanus</i>				
<i>Pundamilia „pink“</i> , <i>P. nyererei</i> , <i>M. Mbipi</i>	<i>Pundamilia</i> a <i>Mbipi</i> linie	Nadtřída: ryby	směs jaderného genomu	asortativní páření	Keller et al. 2012

<i>Metriaclima pseudotropheus</i>	<i>M. zebra</i>	Nadřída: ryby	směs jaderného genomu rodičovských druhů	geografická	Smith et al. 2003
	<i>M. thapsinogen</i>				
<i>Pungu maclareni</i>	<i>Stomatepia</i>	Nadřída: ryby	nesouhlas jaderného a mt genomu	geografická a ekologická izolace	Schliewen and Klee 2004
	<i>Sarotherodon</i>				
	<i>Pungu</i>				
	<i>Myaka</i>				
<i>Neolamprologus marunguensis</i>	linie <i>heliantus</i>	Nadřída: ryby	nesouhlas jaderného a mt genomu	geografická	Salzburger et al. 2002
	linie <i>olivaceous</i>				
<i>Xiphophorus nezahualcoyotl</i>	<i>X. xiphidium</i>	Nadřída: ryby	nesouhlas jaderného a mt genomu	asortativní páření	Cui et al. 2013
	<i>X. cortezi</i>				
<i>X. clemenciae</i>	<i>X. maculatus</i>	Nadřída: ryby	nesouhlas jaderného a mt genomu	asortativní páření	Meyer et al. 2006
	<i>X. hellerii</i>				
<i>X. monticolus</i>	<i>X. hellerii</i>	Nadřída: ryby	směs jaderného genomu rodičovských druhů a nesoulad jaderného a mt genomu	asortativní páření	Kang et al. 2013
	<i>X. maculatus</i>				
<i>Passer italiae</i>	<i>Passer domesticus</i>	Třída: ptáci	smíšený jaderný genom rodičovských druhů	geografická, ekologická	Hermansen et al. 2011 Trier et al. 2014
	<i>Passer hispaniolensis</i>				
<i>Dendroica auduboni</i>	<i>Dendroica coronata</i>	Třída: ptáci	směs jaderného genomu rodičovských druhů a nesoulad jaderného a mt genomu	není zjištěna	Brelsford et al. 2011
	<i>Dendroica nigrifrons</i>				
<i>Artibeus schwartzi</i>	<i>A. jamaicensis</i>	Třída: savci	směs jaderného genomu rodičovských druhů a nesoulad jaderného a mt genomu	geografická	Larsen et al. 2010
	<i>A. planirostris</i>				
<i>Stenella clymene</i>	<i>S. coeruleoalba</i>	Třída: savci	nesoulad jaderného a mt genomu	asortativní páření	Amaral et al. 2014
	<i>S. longirostris</i>				

Seznam použité literatury

- ABBOTT, R., D. ALBACH, S. ANSELL, J. W. ARNTZEN, S. J. E. BAIRD, N. BIERNE, J. BOUGHMAN, A. BRELSFORD, C. A. BUERKLE, R. BUGGS, R. K. BUTLIN, U. DIECKMANN, F. EROUKHMANOFF, A. GRILL, S. H. CAHAN, J. S. HERMANSEN, G. HEWITT, A. G. HUDSON, C. JIGGINS, J. JONES, B. KELLER, T. MARCZEWSKI, J. MALLET, P. MARTINEZ-RODRIGUEZ, M. MÖST, S. MULLEN, R. NICHOLS, A. W. NOLTE, C. PARISOD, K. PFENNIG, A. M. RICE, M. G. RITCHIE, B. SEIFERT, C. M. SMADJA, R. STELKENS, J. M. SZYMURA, R. VÄINÖLÄ, J. B. W. WOLF a D. ZINNER 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 26 (2): 229-246.
- ALLENDER, C. J., O. SEEHAUSEN, M. E. KNIGHT, G. F. TURNER a N. MACLEAN 2011. Divergent selection during speciation of Lake Malawi cichlid fishes inferred from parallel radiations in nuptial coloration. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 (24): 14074-14079.
- ALONSO, J. C. 1984. Kreuzung spanischer Haus-(*Passer domesticus*) und Weidensperlinge (*Passer hispaniolensis*) in Gefangenschaft. *Journal of Ornithology* 125 (3): 339-340.
- AMARAL, A. R., G. LOVEWELL, M. M. COELHO, G. AMATO, H. C. ROSENBAUM a N. JOHNSON 2014. Hybrid Speciation in a Marine Mammal: The Clymene Dolphin (*Stenella clymene*). *PLoS ONE* 9 (1).
- ARNASON, U. 1980. C-banded and G-banded karyotypes of 3 delphinids - *Stenella - clymene*, *Lagenorhynchus - Albirostris* and *Phocoena - Phocoena*. *Hereditas* 92 (2): 179-187.
- ASTAUROV, B L. 1969. Experimental Polyploidy in Animals. *Annual Review of Genetics* 3 (1): 99-126.
- BAACK, E. J. a L. H. RIESEBERG 2007. A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Current Opinion in Genetics* 17(6): 513-518.
- BARTON, N H a G M HEWITT 1985. Analysis of Hybrid Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16 (1): 113-148.
- BERLOCHER, S. H. 2000. Radiation and Divergence in the *Rhagoletis pomonella* Species Group: Inferences from Allozymes. *Evolution* 54 (2): 543-557.
- BERLOCHER, S. H. a J. L. FEDER 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: Moving Beyond Controversy?. *Annual Review of Entomology* 47 (1): 773-815.
- BEZAULT, E., S. MWAIKO a O. SEEHAUSEN 2011. Population genomic tests of model of adaptive radiation in lakem Victoria region cichlid fish. *Evolution*. 65 (12): 3381-3397.
- BRELSFORD, A. a D. E. IRWIN 2009. Incipient speciation despite little assortative mating the yellow-rumped warbler hybrid zone. *Evolution*. 63 (12):3050-3060.

- BRELSFORD, A., B. MILA a D. E. IRWIN 2011. Hybrid origin of Audubon's warbler. *Molecular Ecology* 20 (11): 2380-2389.
- BROCHMANN, C., A. K. BRYSTING, I. G. ALSOS, L. BORGES, H. H. GRUNDT, A.-C. SCHEEN a R. ELVEN 2004. Polyploidy in arctic plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 82 (4): 521-536.
- BROWN, K. S. a W. W. BENSON 1977. Evolution in Modern Amazonian Non-Forest Islands: *Heliconius hermathena*. *Biotropica* 9 (2): 95-117.
- BUERKLE, C. A., R. J. MORRIS, M. A. ASMUSSEN a L. H. RIESEBERG 2000. The likelihood of homoploid hybrid speciation. *Heredity* 84 (4): 441-451.
- CASTRIC, V., J. BECHSGAARD, M. H. SCHIERUP, X. VEKEMANS a J. BERGELSON 2008. Repeated Adaptive Introgression at a Gene under Multiallelic Balancing Selection. *PLoS Genetics* 4 (8). DOI: 10.1371/journal.pgen.1000168.
- CUI, R., M. SCHUMER, K. KRUESI, R. WALTER, P. ANDOLFATTO a G. G. ROSENTHAL 2013. Phylogenomics reveals extensive reticulate evolution in xiphophorus fishes. *Evolution* 67 (8): 2166-2179.
- DARWIN, Ch. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. Or, the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. London, England: John Murray.
- DASMAHAPATRA, K., J. WALTERS, A. BRISCOE, J. DAVEY, A. WHIBLEY, N. NADEAU, A. ZIMIN, D. HUGHES, L. FERGUSON, S. MARTIN, C. SALAZAR, J. LEWIS, S. ADLER, S. AHN, D. BAKER, S. BAXTER, N. CHAMBERLAIN, R. CHAUHAN, B. COUNTERMAN, T. DALMAY, L. GILBERT, K. GORDON, D. HECKEL, H. HINES, K. HOFF, P. HOLLAND, E. JACQUIN-JOLY, F. JIGGINS, R. JONES, D. KAPAN, P. KERSEY, G. LAMAS, D. LAWSON, D. MAPLESON, L. MAROJA, A. MARTIN, S. MOXON, W. PALMER, R. PAPA, A. PAPANICOLAOU, Y. PAUCHET, D. RAY, N. ROSSER, S. SALZBERG, M. SUPPLE, A. SURRIDGE, A. TENGER-TROLANDER, H. VOGEL, P. WILKINSON, D. WILSON, J. YORKE, F. YUAN, A. BALMUTH, C. ELAND, K. GHARBI, M. THOMSON, R. GIBBS, Y. HAN, J. JAYASEELAN, Ch. KOVAR, T. MATHEW, D. MUZNY, F. ONGERI, L. PU, J. QU, R. THORNTON, K. WORLEY, Y. WU, M. LINARES, M. BLAXTER, R. FFRENCH-CONSTANT, M. JORON, M. KRONFORST, S. MULLEN, R. REED, S. SCHERER, S. RICHARDS, J. MALLETT, W. OWEN MCMILLAN a Ch. JIGGINS 2012. Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species. *Nature* 487 (7405): 94-98.
- DEERING, M. D. a M. J. SCRIBER 2002. Field bioassays show heterospecific mating preference asymmetry between hybridizing North American Papilio butterfly species (Lepidoptera: Papilionidae). *Journal of Ethology* 20 (1): 25-33.

- DEMARAIS, B. D., T. E. DOWLING, M. E. DOUGLAS, W. L. MINCKLEY a P. C. MARSH 1992. Origin of *Gila seminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 89 (7): 2747-2751.
- DOMINEY, W. J. 1987. Sponge-eating by *Pungu maclareni*, an endemic cichlid fish from Lake Barombi Mbo, Cameroon. *NATIONAL GEOGRAPHIC RESEARCH*. Washington, D.C.: National Geographic Research 3 (3): 389-393.
- ELGVIN, T. O., J. S. HERMANSEN, A. FIJARCZYK, T. BONNET, T. BORGE, S. A. SAETHER, K. L. VOJE a G. SAETRE 2011. Hybrid speciation in sparrows II: a role for sex chromosomes?. *Molecular Ecology* 20 (18): 3823-3837.
- GENOWAYS, H. H., R. J. BAKER, J. W. BICKHAM a C. J. PHILLIPS 2005. Bats of Jamaica. *Special Publications of the Museum of Texas Tech University* 48.
- GENOWAYS, H. H., K. K. KWIECINSKI, P. A. LARSEN, S. C. PEDERSEN, R. J. LARSEN, J. D. HOFFMAN, C. J. PHILLIPS a R. J. BAKER 2010. Bats of the Grenadine Islands, West Indies, and Placement of Koopman's Line. *Chiroptera Neotropical*.
- GROSS, B. L. a L. H. RIESEBERG 2005. The Ecological Genetics of Homoploid Hybrid Speciation. *Journal of Heredity* 96 (3):241-252.
- HERMANSEN, JO S., S. A. SAETHER, T. O. ELGVIN, T. BORGE, E. HJELLE a G. P. SAETRE 2011. Hybrid speciation in sparrows I: phenotypic intermediacy, genetic admixture and barriers to gene flow. *Molecular Ecology* 20 (18): 3812-3822.
- HOLLOWAY, A. K., D. C. CANNATELLA, H. C. GERHARDT a D.M. HILLIS 2006. Polyploids with Different Origins and Ancestors Form a Single Sexual Polyploid Species. *The American Naturalist* 167 (4): 88-101.
- HOVICK, S. M., L. G. CAMPBELL, A. A. SNOW a K. D. WHITNEY 2012. Hybridization Alters Early Life-History Traits and Increases Plant Colonization Success in a Novel Region. *The American Naturalist* 179 (2): 192-203.
- HUSBAND, B. C. 2000. Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267 (1440): 217-223.
- JANKO, K., J. KOTUSZ, K. DE GELAS, V. ŠLECHTOVÁ, Z. OPOLDUSOVÁ, P. DROZD, L. CHOLEVA, M. POPIOLEK, M. BALÁŽ a D. STEINKE 2012. Dynamic Formation of Asexual Diploid and Polyploid Lineages: Multilocus Analysis of *Cobitis* Reveals the Mechanisms Maintaining the Diversity of Clones. *PLoS ONE* 7 (9): e45384.
- JEFFERSON, T. A. a B. E. CURRY 2003. *Stenella clymene*. *Mammalian Species* 726: 1-5.
- JIGGINS, C. D, C. SALAZAR, M. LINARES a J. MAVAREZ 2008. Hybrid trait speciation and *Heliconius* butterflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363 (1506): 3047-3054.

- JONES, J. C., J. PEREZ-SATO a A. MEYER 2012. A phylogeographic investigation of the hybrid origin of a species of swordtail fish from Mexico. *Molecular Ecology* 21 (11): 2692-2712.
- KALLMAN, K. D., R. B. WALTER, D. C. MORIZOT a S. KAZIANIS 2004. Two New Species of Xiphophorus (Poeciliidae) from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico, with a Discussion of the Distribution of the X. clemenciae Clade. *American Museum Novitates* 3441: 1-34.
- KANG, J. H., M. SCHARTL, R. B. WALTER a A. MEYER 2013. Comprehensive phylogenetic analysis of all species of swordtails and platies (Pisces: Genus Xiphophorus) uncovers a hybrid origin of a swordtail fish, Xiphophorus monticolus, and demonstrates that the sexually selected sword originated in the ancestral lineage of the genus, but was lost again secondarily. *BMC Evolutionary Biology* 13 (1). DOI: 10.1186/1471-2148-13-25.
- KELLER, I., A. TAVERNA a O. SEEHAUSEN 2011. Evidence of neutral and adaptive genetic divergence between European trout populations sampled along altitudinal gradients. *Molecular Ecology* 20 (9): 1888-1904.
- KUNTE, K., C. SHEA, M. L. AARDEMA, J. M. SCRIBER, T. E. JUENGER, L. E. GILBERT, M. R. KRONFORST a N. A. MORAN 2011. Sex Chromosome Mosaicism and Hybrid Speciation among Tiger Swallowtail Butterflies. *PLoS Genetics* 7 (9). DOI: 10.1371/journal.pgen.1002274.
- LARSON, J. L. 1968. The Species Concept of Linnaeus. *Isis*. 59 (3): 291-299.
- LARSEN, P. A., S. R. HOOFER, M. C. BOZEMAN, S. C. PEDERSEN, H. H. GENOWAYS, C. J. PHILLIPS, D. E. PUMO a R. J. BAKER 2007. Phylogenetics and Phylogeography of the Artibeus jamaicensis Complex Based on Cytochrome- b DNA Sequences. *Journal of Mammalogy* 88 (3): 712-727.
- LARSEN, P. A., M. R. MARCHAN-RIVADENEIRA a R. J. BAKER 2010. Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (25): 11447-11452.
- MALLET, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology* 20 (5): 229-237.
- MALLET, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature* 446 (7133): 279-283.
- MARKERT, J. A., M. E. ARNEGARD, P. D. DANLEY a T. D. KOCHER 1999. Biogeography and population genetics of the Lake Malawi cichlid *Melanochromis auratus*: habitat transience, philopatry and speciation. *Molecular Ecology* 8 (6): 1013-1026.
- MAVÁREZ, J., C. A. SALAZAR, E. BERMINGHAM, Ch. SALCEDO, Ch. D. JIGGINS a M. LINARES 2006. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature* 441 (7095): 868-871.

- MAVÁREZ, J. a M. LINARES 2008. Homoploid hybrid speciation in animals. *Molecular Ecology* 17 (19): 4181-4185.
- MAYR, E. 1966 *Animal species and evolution*. Cambridge: Harvard University Press, 795 s.
- MERCADER, R. J. a J. M. SCRIBER 2007. Diversification of host use in two polyphagous butterflies: differences in oviposition specificity or host rank hierarchy?. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125 (1)89-101.
- MERCADER, R. J. a J. M. SCRIBER 2008. Asymmetrical thermal constraints on the parapatric species boundaries of two widespread generalist butterflies. *Ecological Entomology* 33 (4): 537-545.
- MEYER, A., W. SALZBURGER a M. SCHARTL 2006. Hybrid origin of a swordtail species (Teleostei: Xiphophorus clemenciae) driven by sexual selection. *Molecular Ecology* 15 (3): 721-730.
- MULLEN, S. P., E. B. DOPMAN a R. G. HARRISON 2008. Hybrid zone origins, species boundaries, and the evolution of wing-pattern diversity in a polytypic species complex of north american admiral butterflies (*Nymphalidae: Limenitis*). *Evolution* 62 (6): 1400-1417.
- NAISBIT, R. E., C. D. JIGGINS a J. MALLET 2001. Disruptive sexual selection against hybrids contributes to speciation between *Heliconius cydno* and *Heliconius melpomene*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 268 (1478): 1849-1854.
- NICE, C. C. a A. M. SHAPIRO 1999. Molecular and morphological divergence in the butterfly genus *Lycaeides* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North America. *Journal of Evolutionary Biology* 12 (5): 936-950.
- NICE, C. C., Z. GOMPERT, J. A. FORDYCE, M. L. FORISTER, L. K. LUCAS a C. A. BUERKLE 2013. Hybrid speciation and independent evolution in lineages of Alpine butterflies. *Evolution* 67 (4): 1055-1068.
- NOLTE, A. W., J. FREYHOF, K. C. STEMSHORN a D. TAUTZ 2005. An invasive lineage of sculpins, *Cottus* sp. (Pisces, Teleostei) in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridization between old phylogeographic groups. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1579): 2379-2387.
- NOLTE, A. W., J. FREYHOF a D. TAUTZ 2006. When invaders meet locally adapted types: rapid moulding of hybrid zones between sculpins (*Cottus*, Pisces) in the Rhine system. *Molecular Ecology* 15 (7): 1983-1993.
- NOLTE, A. W., Z. GOMPERT a C. A. BUERKLE 2009. Variable patterns of introgression in two sculpin hybrid zones suggest that genomic isolation differs among populations. *Molecular Ecology* 18 (12): 2615-2627.
- NUNOME, M., CH. ISHIMORI, K. P. APLIN, K. TSUCHIYA, H. YONEKAWA, K. MORIWAKI a H. SUZUKI 2010. Detection of recombinant haplotypes in wild mice

- (*Mus musculus*) provides new insights into the origin of Japanese mice. *Molecular Ecology* 19 (12): 2474-2489.
- OTTO, S. P. a J. WHITTON 2000. Polyploid Incidence and Evolution. *Annual Review of Genetics* 34 (1): 401-437.
- PAPA, R., C. M. MORRISON, J. R. WALTERS, B. A. COUNTERMAN, R. CHEN, G. HALDER, L. FERGUSON, N. CHAMBERLAIN, R. FFRENCH-CONSTANT, D. D. KAPAN, Ch. D. JIGGINS, R. D. REED a W. O. MCMILLAN 2008. Highly conserved gene order and numerous novel repetitive elements in genomic regions linked to wing pattern variation in *Heliconius* butterflies. *BMC Genomics* 9 (1). DOI: 10.1186/1471-2164-9-345.
- PERRIN, W. F., E. D. MITCHELL, J. G. MEAD, D. K. CALDWELL a P. J. H. VAN BREE 1981. *Stenella clymene*, a Rediscovered Tropical Dolphin of the Atlantic. *Journal of Mammalogy* 62 (3): 583-897.
- RAMSEY, J. a D. W. SCHEMSKE 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33 (1): 589-639.
- RENAUT, S. 2011 Contemporary hybrid speciation in sculpins (*Cottus* spp.). *Molecular Ecology* 20 (7): 1320-1321.
- ROSENTHAL, G. G. a M. J. RYAN 2011. Conflicting preferences within females: sexual selection versus species recognition. *Biology Letters* 7 (4): 525-527.
- SALAZAR, C. A., C. D. JIGGINS, C. F. ARIAS, A. TOBLER, E. BERMINGHAM a M. LINARES 2005. Hybrid incompatibility is consistent with a hybrid origin of *Heliconius heurippa* Hewitson from its close relatives, *Heliconius cydno* Doubleday and *Heliconius melpomene* Linnaeus. *Journal of Evolutionary Biology* 18 (2): 247-256.
- SALAZAR, C., S. W. BAXTER, C. PARDO-DIAZ, G. WU, A. SURRIDGE, M. LINARES, E. BERMINGHAM, Ch. D. JIGGINS a B. WALSH 2010. Genetic Evidence for Hybrid Trait Speciation in *Heliconius* Butterflies. *PLoS Genetics* 6 (4). DOI: 10.1371/journal.pgen.1000930.
- SALZBURGER, W., S. BARIC a C. STURMBAUER 2002. Speciation via introgressive hybridization in East African cichlids?. *Molecular Ecology* 11 (3): 619-625.
- SEEHAUSEN, O., E. LIPPITSCH, N. BOUTON a H. ZWENNES 1998. Mbipi, the rock-dwelling cichlids of Lake Victoria: description of three new genera and fifteen new species (Teleostei). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 9 (2): 129-228.
- SEEHAUSEN, O. a D. SCHLUTER 2004. Male-male competition and nuptial-colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271 (1546): 1345-1353.
- SEEHAUSEN, O., Y. TERAJ, I. S. MAGALHAES, K. L. CARLETON, H. D. J. MROSSO, R. MIYAGI, I. VAN DER SLUIJS, M. V. SCHNEIDER, M. E. MAAN, H. TACHIDA, H.

- IMAI a N. OKADA 2008. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* 455 (7213): 620-626.
- SCHARTL, M. 2008. Evolution of Xmrk: an oncogene, but also a speciation gene?. *BioEssays* 30 (9): 822-832.
- SCHLIEWEN, U. K. a B. KLEE 2004. Reticulate sympatric speciation in Cameroonian crater lake cichlids. *Frontiers in Zoology* 1 (1). DOI: 10.1186/1742-9994-1-5.
- SCHMIDT, B. R. 1993. Are hybridogenetic frogs cyclical parthenogens?. *Trends in Ecology* 8 (8): 271-273.
- SCHUMER, M., R. CUI, B. BOUSSAU, R. WALTER, G. ROSENTHAL a P. ANDOLFATTO 2013. An evaluation of the hybrid speciation hypothesis for *Xiphophorus clemenciae* based on whole genome sequences. *Evolution* 67 (4): 1155-1168.
- SCHUMER, M., G. G. ROSENTHAL a P. ANDOLFATTO 2014. How common is homoploid hybrid speciation? *Evolution* 68 (6): 1553-1560.
- SCHWARZ, D., B. M. MATTA, N. L. SHAKIR-BOTTERI a B. A. MCPHERON 2005. Host shift to an invasive plant triggers rapid animal hybrid speciation. *Nature* 436 (7050): 546-549.
- SCRIBER, J. M. 2011. Impacts of climate warming on hybrid zone movement: Geographically diffuse and biologically porous “species borders”. *Insect Science* 18 (2): 121-159.
- SMITH, P. F. a I. KORNFIELD 2002. Phylogeography of Lake Malawi cichlids of the genus *Pseudotropheus*: significance of allopatric colour variation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269 (1509): 2495-2502.
- SMITH, P. F., A. D. KONINGS a I. R. V. KORNFIELD 2003. Hybrid origin of a cichlid population in Lake Malawi: implications for genetic variation and species diversity. *Molecular Ecology* 12 (9): 2497-2504.
- SONG, Y., St. ENDEPOL, N. KLEMMANN, D. RICHTER, F. MATUSCHKA, Ch. SHIH, M. W. NACHMAN a M. H. KOHN 2011. Adaptive Introgression of Anticoagulant Rodent Poison Resistance by Hybridization between Old World Mice. *Current Biology* 21 (15): 1296-1301.
- SONG, C., S. LIU, J. XIAO, W. HE, Y. ZHOU, Q. QIN, Ch. ZHANG a Y. LIU 2012. Polyploid organisms. *Science China Life Sciences* 55 (4): 301-311.
- STAUFFER, J. R., N. J. BOWERS, K. A. KELLOGG a K. R. MCKAYE 1997. A revision of the blue-black *Pseudotropheus zebra* (Teleostei: Cichlidae) complex from Lake Malawi, Africa, with a description of a new genus and ten new species. *PROCEEDINGS OF THE ACADEMY OF NATURAL SCIENCES OF PHILADELPHIA* 148: 189-230.
- STEMSHORN, K. C., A. W. NOLTE a D. TAUTZ 2005. A genetic map of *Cottus gobio* (Pisces, Teleostei) based on microsatellites can be linked to the physical map of *Tetraodon nigroviridis*. *Journal of Evolutionary Biology* 18 (6): 1619-1624.

- STEMSHORN, K. C., F. A. REED, A. W. NOLTE a D. TAUTZ 2011. Rapid formation of distinct hybrid lineages after secondary contact of two fish species (*Cottus* sp.). *Molecular Ecology* 20 (7): 1475-1491.
- STURMBAUER, C., S. BARIC, W. SALZBURGER, L. RUBER a E. VERHEYEN 2001. Lake level fluctuations synchronize genetic divergences of cichlid fishes in African lakes. *Molecular Biology and Evolution* 18 (2): 144-154.
- TOBLER, M. a E. W. CARSON 2010. Environmental variation, hybridization, and phenotypic diversification in Cuatro Ciénegas pupfishes. *Journal of Evolutionary Biology* 23 (7): 1475-1489.
- TOPFER, T. 2006. The taxonomic status of the Italian Sparrow - *Passer italiae* (Vieillot 1817): Speciation by stabilised hybridisation? A critical analysis. *Zootaxa* 1325: 117-145.
- WHITNEY, K. D., R. A. RANDELL a L. H. RIESEBERG 2010. Adaptive introgression of abiotic tolerance traits in the sunflower *Helianthus annuus*. *New Phytologist* 187 (1): 230-239.
- WU, C., Y. YE, R. CHEN a X. LIU 1993. An artificial multiple triploid carp and its biological characteristics. *Aquaculture* 111: 255-262.