

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Lucie Baránková

Haldaneovo pravidlo a mechanismy hybridní sterility samic u ptáků

Haldane's rule and mechanisms of female hybrid sterility in birds

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Radka Reifová, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

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, 12.5.2017

.....
Lucie Baránková

Poděkování

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

Abstrakt

Hybridní sterilita je jedním z mechanismů vnitřních postzygotických reprodukčních bariér mezi druhy a hraje klíčovou roli při procesu speciace čili vzniku nových druhů. V souladu s Haldaneovým pravidlem postihuje hybridní sterilita přednostně heterogametické pohlaví, což znamená, že u organismů s pohlavními chromozomy XY, jako jsou savci či drozofila, budou sterilitou hybridních potomků postiženi samci, zatímco u organismů s pohlavními chromozomy ZW, jako jsou ptáci či motýli, budou sterilní hybridní samice. Projevy a mechanismy hybridní sterility jsou dobře prostudovány na organismech s heterogametickými samci, oproti tomu u organismů s heterogametickými samicemi bylo provedeno mnohem méně výzkumů. Ve své bakalářské práci uvedu základní teorie, vysvětlující dvě obecná pravidla speciace, Haldaneovo pravidlo a s ním související velký vliv chromozomu X nebo Z při vzniku hybridní sterility. Dále se ve své práci budu zabývat projevy hybridní sterility samic u ptáků a u vybraných druhů uvedu mechanismy, které tuto sterilitu způsobují.

Klíčová slova: Haldaneovo pravidlo, hybridní sterilita, speciace, ptáci, postzygotická izolace

Abstract

Hybrid sterility is one of the mechanisms of intrinsic postzygotic reproduction barriers between species and plays a key role in the process of speciation, which is emergence of new species. In accordance with Haldane's rule, hybrid sterility affects preferably the heterogametic sex, which means that in organisms with XY chromosomes, such as mammals or drosophila, male sterility will be affected by sterility of hybrid offspring, while organisms with ZW chromosomes such as birds or butterflies, will be a sterile hybrid female. Symptoms and mechanisms of hybrid sterility are well studied in organisms with heterogametic males, whereas far fewer studies have been performed on organisms with heterogamous females. In my bachelor thesis I will introduce the basic theories explaining the two general rules of speciation, the Haldane rule and the associated great influence of chromosome X or Z on the occurrence of hybrid sterility. Furthermore, in my work I will deal with the manifestations of hybrid sterility of females in birds and in the selected species will introduce the mechanisms that cause this sterility.

Key words: Haldane's rule, hybrid sterility, speciation, birds, postzygotic isolation

Obsah

1. Úvod	7
2. Teorie vysvětlující Haldaneovo pravidlo a velký vliv chromosomu X/Z ve speciaci ..	9
2.1 Teorie dominance.....	9
2.2 Teorie rychlejšího X(Z).....	10
2.3 Meiotický tah.....	11
2.4 Meiotická inaktivace pohlavních chromozomů.....	13
3. Mechanismy hybridní sterility samic u ptáků	15
3.1 Amada tříbarvá (<i>Erythrura trichroa</i>) x Amada červenohlavá (<i>Erythrura psittacea</i>)	19
3.2 Bažant měděný (<i>Syrnaticus soemmerringii</i>) x Bažant zlatý (<i>Chrysolophus pictus</i>)	19
3.3 Rýžovník šedý (<i>Padda oryzivora</i>) x Chůvička japonská (<i>Lonchura Domestica</i>)	20
3.4 Panenka černohlavá (<i>Lonchura atricapilla</i>) x Chůvička japonská (<i>Lonchura Domestica</i>).....	20
3.5 Holoubek diamantový (<i>Geopelia cuneata</i>) x Holoubek vlnkovaný (<i>Geopelia striata</i>)	21
3.6 Slavík obecný (<i>Luscinia megarhynchos</i>) x Slavík tmavý (<i>Luscinia luscinia</i>).....	21
3.7 Vrabec domácí (<i>Passer domesticus</i>) x Vrabec pokřovní (<i>Passer hispaniolensis</i>).....	21
4. Závěr	23
5. Použitá literatura	24

1. Úvod

Hybridní sterilita a neživotaschopnost jsou hlavní formou vnitřní postzygotické reprodukční izolace a hrají důležitou roli při udržování reprodukční bariéry mezi druhy a tím pádem ve speciaci. Hybridní sterility a neživotaschopnosti se týkají dvě velmi obecná pravidla, nazývaná též „dvě pravidla speciace“. První pravidlo se nazývá Haldaneovo pravidlo (HP) a říká, že pokud je u F_1 generace mezidruhových kříženců jedno pohlaví neživotaschopné, nebo sterilní, je to vždy pohlaví heterogametické (Haldane 1922). To znamená, že u živočichů se systémem pohlavních chromozomů XY jsou takto postiženi samci, zatímco u živočichů s pohlavními chromozomy ZW to jsou samice. Toto pravidlo bylo podpořeno mnoha autory ve svých studiích na savcích, ptácích, obojživelnících, plazech i na mnoha řádech hmyzu (Coyne, 1992; Laurie, 1997; Wu a Davies, 1933) a stejně tak bylo podpořeno studii na rostlinách (Brothers and Delph, 2010; Demuth et al., 2014), což z něho dělá univerzální pravidlo napříč všemi organismy s pohlavními chromozomy.

Druhým velmi obecným pravidlem speciace je tzv. velký vliv chromozomu X a Z při vzniku reprodukční izolace, které je také známé jako Coynovo pravidlo. Toto pravidlo bylo původně demonstrováno na laboratorních kříženích, které ukázaly, že geny, které mají velký vliv na hybridní sterilitu a neživotaschopnost jsou v mnohem větší míře vázané na pohlavní chromozom X nebo Z než na autozomy (Orr and Coyne, 1989), což bylo prokázáno hlavně výzkumy na dozofilách, myších (Storchová et al., 2004), ale i na jiných druzích živočichů (Dufresnes et al., 2016; Tao and Hartl, 2003). V pozdější době byl velký vliv pohlavních chromozomů X a Z na reprodukční izolaci prokázán i ve studiích hybridních zón, kde se ukázal signifikantně menší genový tok mezi druhy na chromosomech X a Z ve srovnání s autosomy (Payseur et al., 2004; Storchová et al., 2010).

Ve speciaci jsou důležitější ty reprodukční bariéry, které se objeví dříve. Co se týče hybridní sterility a neživotaschopnosti, dříve se po divergenci druhů objevuje hybridní sterilita (nejdříve u heterogametického pohlaví) a teprve potom neživotaschopnost (opět nejdříve u heterogametického pohlaví). Jak rychle se v evoluci hybridní sterilita a neživotaschopnost objevují, se liší mezi taxony. Například pro ptáky a obojživelníky je podle molekulárních hodin doba divergence druhů produkující kompletně neživotaschopné potomky v průměru 21 milionů let, zatímco u savců je to pouhých 4 miliony let (Fitzpatrick, 2004). Hybridní sterilita se u pěvců objevuje v průměru 2,5 mil. let po divergenci a u nepěvců v průměru 4,7 mil. let (Price and

Bouvier, 2002). U drozofil byla doba pro vznik hybridní sterility odhadnuta na 1,5 mil let a u savců se vyvíjí ještě rychleji. Uvádí se, že sterilita hybridních savců se může objevit už v průměru 0,5 mil let po divergenci (Torgasheva and Borodin, 2016).

I přes to, že jde o dvě nejobecnější pravidla v evoluční biologii, mechanismy, které jsou za ně zodpovědné nejsou stále dostatečně prozkoumány. Nejvíce výzkumů bylo provedeno na typických modelových organismech, jako je myš nebo drozofila, což jsou živočichové s pohlavním systémem XY a heterogametickými samci. Oproti tomu na organismech se systémem pohlavních chromozomů ZW, kde jsou hybridní sterilitou či nežitostností postiženy heterogametické samice, bylo provedeno mnohem méně výzkumů.

Cílem této bakalářské práce je uvést současné teorie vysvětlující vznik HP a velkého vlivu chromozomu X a Z ve speciaci a uvést empirické příklady podporující jednotlivé teorie. Druhou důležitou částí práce je shrnutí poznatků o mechanismech Haldaneova pravidla a hybridní sterility samic u ptáků.

2. Teorie vysvětlující Haldaneovo pravidlo a velký vliv chromosomu X/Z ve speciaci

To, že se Haldaneovo pravidlo projevuje u heterogametických samců, ale i u heterogametických samic naznačuje větší vliv pohlavních chromosomů a nekompatibilit na ně vázaných, než vliv pohlaví jako takového (Turelli, 1998). Jinými slovy, společný genetický základ Haldaneova pravidla není spojen s pohlavím, ale s pohlavními chromosomy (Zeng, 1996). Existuje několik hypotéz vysvětlujících Haldaneovo pravidlo i velký vliv chromozomu X a Z ve speciaci. V následujících kapitolách tyto teorie popíšu a zároveň uvedu, jaká je pro ně empirická evidence.

2.1 Teorie dominance

Teorií dominance lze vysvětlit jak hybridní sterilitu, tak neživotaschopnost u organismů s heterogametickými samci i samicemi (Orr and Turelli, 1996; Zeng, 1996). Teorie dominance vychází z Dobzhansky-Muller modelu, který vysvětluje, jak mohou vznikat genové nekompatibility, které vedou ke sterilitě či neživotaschopnosti. Tento model navrhl Muller (1940) na základě Dobzhanského postřehu, že genetické změny, ať už příznivé nebo neutrální na genetickém pozadí vlastního druhu mohou působit škodlivě na genetickém pozadí jiného druhu, protože v minulosti tyto kombinace nebyly nikdy evolučně testovány (Dobzhansky 1937). Jinými slovy, tento model předpokládá, že geny, které se vyvíjely nezávisle na sobě u dvou oddělených populací mohou být v případě hybridizace navzájem nekompatibilní a budou způsobovat hybridní sterilitu či neživotaschopnost.

Pokud jsou interakce mezi geny způsobující škodlivé nekompatibility vesměs recesivní povahy, projeví se pouze ty, které leží na pohlavních chromosomech X a Z a to pouze u heterogametického pohlaví, které je hemizygotní pro tyto chromosomy. Teoreticky mohou takové nekompatibility být i na pohlavních chromosomech Y a W, ale vzhledem k tomu, že tyto chromosomy jsou obvykle velice malé a nesou jen malý počet genů, jejich vliv na fenotyp je obvykle velmi malý ve srovnání s jinými chromosomy. Teorie dominance tedy dokáže velmi elegantně a jednoduše vysvětlit obě pravidla speciace. Nicméně ukazuje se, že ve skutečnosti je to s vlivem pohlavních chromosomů ve speciaci složitější. Tedy, že na pohlavních

chromosomech je větší hustota genů způsobujících hybridní sterilitu i po odfiltrování efektu dominance (Masly and Presgraves, 2007). V dalších kapitolách se budu zabývat dalšími teoriemi, které by mohly vysvětlit, proč pohlavní chromosomy X a Z mají tak velký vliv na hybridní neživotaschopnost a zejména na hybridní sterilitu.

2.2 Teorie rychlejšího X(Z)

Teorie rychlejšího X/Z říká, že pohlavní chromozomy X a Y divergují mezi druhy rychleji než autozomy (Charlesworth et al., 1987), což může vést k rychlejšímu vzniku genetických nekompatibilit u hybridních jedinců na těchto chromosomech. Rychlejší divergence pohlavních chromozomů může být způsobena buď přírodní selekcí, díky které se recesivní výhodné mutace rychleji fixují na chromozomu X nebo Z v hemizygotním pohlaví (Vicoso and Charlesworth, 2006). Druhým důvodem může být rychlejší fixace neutrálních či dokonce mírně škodlivých mutací díky silnějšímu genetickému driftu na X nebo Z chromozomu, protože tyto chromozomy mají nižší efektivní velikost populace než autozomy (na každé čtyři autozomy připadají pouze tři pohlavní chromozomy X či Z). Zvláště pro chromozom Z může být efektivní velikost populace ještě snížena, protože na samce (ve kterých se tento chromosom vyskytuje 2x častěji než v samicích) působí silnější pohlavní výběr (Mank et al., 2010a).

Rychlejší evoluce pohlavních chromozomů byla zkoumána u mnoha druhů živočichů s heterogametickými samci i samicemi. U drozofily se nejprve zdálo, že není žádný rozdíl mezi rychlostí evoluce mezi chromozomem X a autozomy (Betancourt et al., 2002; Thornton, 2006), ale novější studie na drozofilách dokazují rychlejší evoluci X vázaných genů vlivem rychlejší fixace recesivních alel na chromosomu X (Begun et al., 2007; Hu et al., 2013). Další výzkumy potvrzující rychlejší evoluci pohlavních chromozomů byly provedeny také na savcích (Khaitovich et al., 2005; Lu and Wu, 2005; Torgerson and Singh, 2003). Tyto výzkumy také dokazují, že role genetického driftu je u organismů s heterogametickými samci mnohem slabší než u organismů s heterogametickými samicemi, protože u heterogametických samců není efektivní velikost populace chromozomu X tolik ovlivňována reprodukčním úspěchem samců a výzkumy dokazují, že rychlejší evoluce chromozomu X je řízena hlavně pozitivní selekcí způsobující rychlejší fixaci recesivních mutací na chromosomu X (Lau et al., 2009; Mank et al., 2010b; Singh et al., 2007).

U živočichů s heterogametickými samicemi byla rychlejší evoluce chromozomu Z prokázána výzkumy na ptácích (Corl and Ellegren, 2012; Hogner et al., 2012; Mank et al., 2007; Storchová et al., 2010; Wang et al., 2014), hadech (Vicoso et al., 2013) a motýlech (Sackton et al., 2014). Nicméně na rozdíl od živočichů s XY pohlavním systémem, kde je rychlejší evoluce chromozomu X primárně řízena pozitivní selekcí, výzkumy u živočichů s pohlavními chromozomy Z a W dokazují, že rychlejší evoluce chromozomu Z je řízena hlavně genetickým driftem (Wright et al., 2015) a že se díky tomu chromozom Z diverguje ještě rychleji než chromozom X (Ellegren, 2009).

Tato teorie sice může vysvětlovat větší vliv chromozomu X nebo Z ve speciaci, ale sama o sobě nemůže vysvětlit Haldaneovo pravidlo. HP nastane pouze v případě, pokud jsou interakce mezi geny způsobující nekompatibility recesivní a zároveň přítomny na chromosomech X a Z, tedy pouze v kombinaci s teorií dominance (Orr, 1997).

2.3 Meiotický tah

Další teorie vysvětlující Haldaneovo pravidlo a zároveň velký vliv pohlavních chromozomů ve speciaci počítá s vlivem meiotického tahu. Při meioze by se měly podle Mendelovského poměru páry alel rovnoměrně rozdělit do gamet dle poměru 1:1. Často tomu ale tak není a jeden z páru alel je upřednostňován a má větší šanci dostat se do gamety než jiný. Tomuto jevu se říká meiotický tah (Johnson and Lachance, 2012) a je častý na pohlavních chromozomech heterogametického pohlaví, protože ty nerekombinují (Frank, 1991) a proto se na nich také vyvíjí meiotický tah snadněji než na autozomech (McDermott and Noor, 2010).

Alely šířící se pomocí meiotického tahu se nazývají drive elementy nebo sobecké elementy a navzdory jejich šíření v populaci mohou nést i škodlivé vlastnosti. Pokud leží na pohlavních chromosomech mohou vést k vychýlení poměru pohlaví v populaci. Proti nim ale silně působí selekce která vede ke vzniku supresorů, které maskují negativní účinky alel způsobujících meiotický tah. Pokud dojde k fixaci supresorů, ať už na autozomu nebo pohlavním chromozomu, poměr pohlaví se vrátí zpět k 1:1 a meiotický tah bude maskován (Hall, 2004). Takto může docházet k velmi rychlé koevoluci mezi sobeckými elementy a jejich supresory, což může přispívat k rychlejšímu vzniku nekompatibilit i u blízce příbuzných druhů (Presgraves et al., 2009). Pokud se populace vyvíjí nezávisle na sobě, u každé se vyvinou rozdílné sobecké elementy a k nim příslušné supresory a meiotický tah se v populaci neprojeví.

Při hybridizaci příbuzných druhů se ale může normálně maskovaný meiotický tah projevit, protože sobecké elementy jednoho nejsou regulovány svými supresory (Helleu et al., 2015) a v extrémním případě způsobit i sterilitu hybridů.

Meiotický tah může nastat dvěma způsoby v závislosti na pohlaví. V jednom typu může být samčí spermie zničena, protože lokus nesoucí sobecké elementy na jedné spermii zničí konkurenční alelu umístěnou na druhé spermii (Taylor and Ingvarsson, 2003). V druhém typu spolu soupeří sobecké alely o to, která se dostane do samičího vajíčka, protože jenom z jedné ze čtyř buněk s rovnoměrně rozděleným genomem se stane oocyt. Druhý typ se často týká centromerických sekvencí a může vysvětlit proč se centromerické sekvence se vyvíjí velmi rychle a liší se i u blízce příbuzných druhů (Henikoff et al., 2001). Jako supresory meiotického tahu centromer působí centromerické histony, které se vyvíjí stejně rychle jako centromery a maskují tak meiotický tah centromer. U hybridních jedinců ale nemusí suprese sobeckých centromer fungovat správně a to může způsobovat problémy při meioze a tím hybridní sterilitu (Malik and Henikoff, 2001).

Empirická podpora pro vliv meiotického tahu na vznik hybridní sterility vázené na pohlavní chromosomy pochází z drozofil. Z počátku se zdálo, že bude tato teorie jako vysvětlení Haldaneova pravidla zavržena, protože studie na drozofilách neprokázaly žádný meiotický tah (Coyne and Orr, 1993; Johnson and Wu, 1992). Dermitzakis et al. a kolektiv ale při introgresi genů *Drosophila sechellia* do genomu *D. simulans* prokázaly přítomnost normálně maskovaného meiotického tahu (Dermitzakis et al., 2000) a Tao a kolektiv dokonce našli krátkou sekvenci na chromozomu drozofily *D. mauritiana* která způsobuje meiotický tah pokud je hemizygotní na genetickém pozadí *D. simulans* a tento gen, pojmenován *tmy* dokonce způsobuje i samčí sterilitu (Tao et al., 2001). Podobně také Orr a Irving našli u hybridů poddruhů drozofil *D. pseudoobscura* USA a Bogota obdobný lokus podmiňující jak meiotický tah i hybridní sterilitu vázaný na chromozom X (Orr and Irving, 2005).

Přirozený meiotický tah vázaný na chromozom X byl zatím nalezen u 13 druhů drozofil i u dalších dvoukřídlých, u mouchy tse-tse a u čtyř druhů mušek z čeledi stopkoočkovití. Meiotický tah na pohlavním chromozomu Y byl prokázán u komárů *Aedes aegyptii* a *Culex pipiens* (Helleu et al., 2015) a další studie našli meiotický tah vázaný na pohlavní chromosomy i u myší, kde se u některých druhů projevuje v tak extrémní formě, že tvoří i XY samice (Veyrunes et al., 2010). Meiotický tah vázaný na pohlavní chromosomy byl také potvrzen i u rostlin (Taylor and Ingvarsson, 2003), ovšem vliv meiotického tahu na hybridní sterilitu byl prokázán pouze u drozofil.

2.4 Meiotická inaktivace pohlavních chromozomů

Meiotická inaktivace pohlavních chromozomů (MSCI) je proces transkripčního umlčení pohlavních chromozomů X a Y během meiozy a byl doposud dobře prostudován hlavně u organismů s heterogametickými samci, u kterých inaktivace pohlavních chromozomů nastává během profáze I prvního meiotického dělení, kde autozomální homology tvoří synapse, párují se a rekombinují. Chromozomy X a Y se párují pouze v tzv. pseudoautozomální oblasti a zbylý nespárovaný chromatin je transkripčně umlčen. K této inaktivaci dochází zřejmě pro to, aby se zabránilo nechtěné rekombinaci mezi nehomologickými pohlavními chromozomy (McKee and Handel, 1993). Další teorie říká, že MSCI může také udržovat správný průběh meiozy a přechod přes kontrolní bod v pachytene fázi (Burgoyne et al., 2009). Pokud spolu dva druhy hybridizují, nemusí být při meioze pohlavní chromozomy správně inaktivovány, což může vést k apoptóze abnormálních spermatocytů a hybridní sterilitě (Touré et al., 2005).

U savců jsou oba chromozomy aktivní až do přechodu do pachytene fáze profáze I prvního meiotického dělení. Po spárování všech autozomů do bivalentů dojde k inaktivaci chromozomu X a Y a jejich kondenzaci do tzv. pohlavního tělíska, které je pozorovatelné mikroskopem (Turner, 2007). Tento stav inaktivovaných chromozomů přetrvává až do konce spermatogeneze. U drozofil probíhá meiotická inaktivace pohlavních chromozomů podobně s tím rozdílem, že pohlavní chromozomy jsou inaktivovány dříve než autozomy, nekondenzují a není je možné sledovat jako pohlavní tělísko. Proto se zpočátku myslelo, že MSCI u drozofil neprobíhá. Pozdější studie ale prokázaly, že i u drozofily probíhá transkripční umlčení chromozomu X (Hense et al., 2007). Tento proces je společný mnoha živočichům, i když u různých skupin může probíhat rozdílně. U savců je MSCI dobře prostudována například u myší, koní a vačnatců (Baumann et al., 2011; Burgoyne et al., 2009; Namekawa et al., 2007). Dále byla meiotická inaktivace pohlavních chromozomů dobře prostudována i u hádčátek a sarančat, kde samci postrádají chromozom Y (Bean et al., 2004; Cabrero et al., 2007). Vliv MSCI na hybridní sterilitu heterogametických samců byl prokázán například výzkumy Campbella a kolektivu, kteří dokázali že u hybridů dochází často k poruše MSCI (Campbell et al., 2013).

Oproti tomu, existence MSCI u organismů s pohlavními chromozomy W a Z je sporná. Podle Schoenmana a kolektivu tvoří chromozomy Z a W kompletní synapse a jsou po celou dobu profáze transkripčně inaktivovány (Schoenmakers et al., 2009). Novější studie nicméně

prokázaly, že chromozomy Z a W se sice párují a během pachytene fáze tvoří synapse až do následující fáze diplotene, ale nebyly nalezeny žádné důkazy pro MSCI jako u savců a jiných druhů. Chromozomy Z a W sice tvoří synapse, ale spouště ZW párů se je nepodaří navázat. Nicméně i tyto nespojené ZW páry pokračují přes kontrolní bod pachytene fáze do následujících fází meiotického dělení, což naznačuje rozdílné mechanismy při přechodu kontrolním bodem v pachytene fázi než u savců (Guioli et al., 2012). Tito autoři navrhují, že MSCI sice u ptáků neprobíhá, nicméně že jak autozomy, tak pohlavní chromozomy Z a W podléhají snížení transkripční aktivity během meiozy stejně (Guioli et al., 2012).

3. Mechanismy hybridní sterility samic u ptáků

V následujícím textu se budu věnovat výzkumům mechanismů hybridní sterility samic. Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, výzkumů týkajících se hybridní sterility samic u organismů s pohlavními chromosomy ZW není zrovna mnoho.

Nejvíce byla hybridní sterilita samic zkoumána na motýlech z rodu *Heliconius*. Naisbit a kolektiv při křížení sesterských druhů z Panamy *Heliconius cydno* a *Heliconius melpomene* ukázal, že hybridní samci jsou plně plodní a produkují potomky, zatímco hybridní samice buď vůbec nesnáší vajíčka, nebo je snáší, ale žádná se nevylíhnou (Naisbit et al., 2002). Ke stejným výsledkům došel Jiggins a kolektiv při křížení poddruhů *H.melpomene* z Francouzské Guyany a *H. cydno* z Panamy. I v tomto případě hybridní samice nesnášely žádná vajíčka a pitva prokázala, že tyto samice neměly vůbec vyvinuté vaječníky. V těchto studiích se také podařilo zmapovat geny pro hybridní sterilitu samic na chromozom Z, což je v souladu s velkým vlivem chromozomu Z na hybridní sterilitu (Jiggins et al., 2001).

U ptáků se hybridní sterilita samic projevuje různými způsoby. Samice nemusí jevit vůbec žádné známky hnízdniho chování, nepářit se a nesnášet žádná vejce, nebo mohou snášet pouze neoplozená vajíčka, můžou mít buď vyvinuté vaječníky, nebo se pohlavní orgány vůbec nevyvíjí. V hybridních zónách i v zajetí lze také pozorovat i případy, kde postzygotická reprodukční izolace není úplně vyvinutá a hybridní samice snáší oplozená vejce, ale jejich potomci vykazují velmi vysokou mortalitu, což snižuje reprodukční úspěch hybridní samice téměř na nulu. Například hybridní potomci vrány černé (*Corvus corone*) a vrány šedé (*Corvus cornix*) sice nevykazují sterilitu samičích hybridů, ale v hybridních zónách bylo pozorováno, že tyto hybridní samice snášejí buď depigmentovaná nebo zvláště barevná vejce s abnormálně tenkou skořápkou. To může způsobovat zvýšenou predaci vajíček, která nejsou krypticky pigmentovaná a tudíž lépe viditelná, nebo abnormálně tenká skořápka nemusí unést váhu sedící samice a může prasknout, což vede k vysoké mortalitě potomků (Saino and Villa, 1992). Zajímavý je také případ hybridizace astrilda bělolícího (*Taeniopygia bichenovii*) a zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*), kde hybridní potomci, kteří byly určeny jako samice, v dospělém věku mění opeření na samčí a začnou zpívat, ale kromě zpěvu nejeví žádné jiné známky hnízdniho chování a dál se nepáří. To může být způsobeno nedostatečnou produkcí hormonů ze špatně funkčních gonád, ale nebyly provedeny žádné pitvy potvrzující tuto hypotézu (Hawkins, 1900).

Přestože je ale hybridní sterilita samic u ptáků poměrně častá (Orr, 1997) a byly mnohokrát sledovány případy, kde hybridní samice nejevily žádné známky hnízdního chování nebo se pářily, ale nesnášely vejce, velmi málo studií se zabývá stavbou například hybridních reprodukčních orgánů a jinými vnitřními nekompatibilitami vedoucích k samičí sterilitě.

V následující tabulce uvedu 20 příkladů ptačích druhů, kteří spolu hybridizují v přírodě nebo v zajetí a platí pro ně Haldaneovo pravidlo pro hybridní sterilitu. Dále uvádím jakým způsobem se jejich sterilita projevuje. U vybraných příkladů uvedu některé mechanismy, které způsobují samičí sterilitu.

Tabulka 1: Příklady ptačích druhů vykazujících Haldaneovo pravidlo, tj. hybridní sterilitu samic.

Druh 1	Druh 2	Mechanismy hybridní sterility	Hybridní zóna a stupeň hybridizace	Publikace
Bažant měděný (<i>Syrnaticus soemmerringii</i>)	Bažant zlatý (<i>Chrysolophus pictus</i>)	Samci jsou plodní. Samice mají degenerované vaječníky	Jihovýchodní Asie.	Yamashina, 1943
Bažant zlatý (<i>Gallus gallus</i>)	Bažant obecný (<i>Phasianus colchicus</i>)	Samice snáší pouze neoplozená vejce	Čína. Dobře se kříží v přírodě i v zajetí	McCarthy, 2006
Strakapoud kalifornský (<i>Picoides nuttallii</i>)	Strakapoud osikový (<i>Picoides pubescens</i>)	Hybridní samice nesnáší vejce, samice jsou plodní.	Severní Kalifornie Hybridizace byla pozorována hlavně v zajetí	Miller, 1955
Holub etiopský (<i>Columba albitorques</i>)	Holub skalní (<i>Columba livia</i>)	Samice nesnáší žádná vejce.	Etiopie, Somálsko. Lépe než v přírodě se kříží v zajetí.	McCarthy, 2006
Holub skvrnitý (<i>Columba guinea</i>)	Holub skalní (<i>Columba livia</i>)	Samice nesnáší žádná vejce.	Subsaharská Afrika. Dobře se kříží v přírodě i v zajetí.	Corbin, 1968
Holoubek diamantový (<i>Geopelia cuneata</i>)	Holoubek vlnkovaný (<i>Geopelia striata</i>)	Samci jsou ve většině případů plodní, u samic nebyly nalezeny žádné vaječníky.	Malajsie, Indonésie, Austrálie.	Yamashina, 1941
Holub skalní (<i>Columba livia</i>)	Hrdlička chechtavá (<i>Streptopelia risoria</i>)	I někteří samci jsou sterilní. Hybridní samice nejeví známky hnízdního chování,	Severní Afrika. Hybridizace byla pozorována v přírodě i v zajetí.	Cole and Hollander, 1950
Hrdlička zahradní (<i>Streptopelia decaocto</i>)	Hrdlička východní (<i>Streptopelia orientalis</i>)	Samice nesnáší vejce.	Eurasie. Více než v přírodě se kříží v zajetí.	McCarthy, 2006
Raroh jižní (<i>Falco biarmicus</i>)	Sokol stěhovavý (<i>Falco peregrinus</i>)	Samice nesnáší vejce, hybridní samci plodní.	Eurasie, Afrika Často hybridizují v přírodě i v zajetí.	McCarthy, 2006

Slavík obecný (<i>Luscinia megarhynchos</i>)	Slavík tmavý (<i>Luscinia luscinia</i>)	Samci jsou plodní, samice nejeví žádné známky hnízdního chování.	Střední Polsko. Hybridizují v přírodě i v zajetí.	Reifová et al., 2011
Volavka popelavá (<i>Ardea cinerea</i>)	Volavka červená (<i>Ardea purpurea</i>)	Hybridní samice nejeví známky hnízdního chování.	Eurasie. Často hybridizují v přírodě i v zajetí.	Harrison and Harrison, 1968
Jiříčka obecná (<i>Delichon urbica</i>)	Vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	Přestože hybridní samice staví hnízdo, nesnáší žádná vejce.	Eurasie. V přírodě hybridizují vzácně.	Smith, 1994
Rýžovník šedý (<i>Padda oryzivora</i>)	Chůvička japonská (<i>Lonchura Domestica</i>)	Samci jsou plodní. Samice mají degenerované vaječníky.	V přírodě nehybridizují, ale v zajetí se ochotně kříží.	Yamashina, 1940
Amadina červenohlavá (<i>Amadina erythrocephala</i>)	Amadina páskovaná (<i>Amadina fasciata</i>)	Samice nejeví žádné známky hnízdního chování.	Severní Afrika. Hybridizace byla pozorována hlavně v zajetí.	Gray, 1958
Panenka černohlavá (<i>Lonchura atricapilla</i>)	Chůvička japonská (<i>Lonchura Domestica</i>)	Samci jsou plodní. Samice mají degenerované vaječníky.	V přírodě nehybridizují, v zajetí se ochotně kříží.	Yamashina, 1940
Amada tříbarvá (<i>Erythrura trichroa</i>)	Amada červenohlavá (<i>Erythrura psittacea</i>)	Samci jsou plodní, samice pouze výjimečně. Samice nemají vyvinuté vaječníky.	V přírodě se nekříží, ale v zajetí hybridizují velmi často.	Yamashina, 1940
Amada modrolící (<i>Erythrura prasina</i>)	Amada tříbarvá (<i>Erythrura trichroa</i>)	Samice nejeví známky hnízdního chování.	Austrálie a přilehlé ostrovy. Hybridizace byla pozorována hlavně v zajetí.	McCarthy, 2006
Chůvička japonská (<i>Lonchura domestica</i>)	Panenka muškátová (<i>Lonchura punctulata</i>)	Přestože se hybridní samice pářili, snášely pouze neoplozená vejce.	Hybridizace byla pozorována pouze v zajetí.	Henstock , 1908
Zvonohlík žltobřichý (<i>Crithagra flaviventris</i>)	Hýl mexický (<i>Carpodacus mexicanus frontalis</i>)	Samice snáší pouze neoplozená vejce.	Evropa. Hybridizace byla pozorována pouze v zajetí.	Plath, 1922
Vrabc domácí (<i>Passer domesticus</i>)	Vrabc pokřovní (<i>Passer hispaniolensis</i>)	Samci jsou plodní, samice mají degenerované vaječníky	Středomoří. Hybridizují v přírodě i v zajetí.	Eroukhmanoff et al., 2016

3.1 Amada tříbarvá (*Erythrura trichroa*) x Amada červenohlavá (*Erythrura psittacea*)

V přírodě nebyla hybridizace těchto dvou druhů pozorována, protože se v přírodě nekříží. Amada tříbarvá se vyskytuje v oblasti Austrálie a Oceánie, zatímco amada červenohlavá se vyskytuje na ostrovech Nové Kaledonie a dělí je značná vzdálenost přes oceán. Oproti tomu v zajetí se amada tříbarvá a červenohlavá kříží velmi ochotně a při sledování ve voliérách bylo zjištěno, že hybridní samci těchto dvou druhů jsou plodní a produkují zdravé potomky, zatímco hybridní samice jsou ve většině případů sterilní a pouze vyjíměčně snášejí oplozená vejce, která se ale nikdy nevyklubala (Hawkins, 1900). Ve většině případů hybridní samice nejevili vůbec žádné známky hnízdního chování a při pitvě takovýchto samic nebyly nalezeny žádné vaječníky ani tělísko jim podobné. Vejcovody byly velmi nevyvinuté, bez žlázových buněk a svalové vrstvy, ale konec oviduktu byl otevřený (Yamashina, 1940).

3.2 Bažant měděný (*Syrnium soemmerringii*) x Bažant zlatý (*Chrysolophus pictus*)

Bažant měděný a bažant zlatý spolu často hybridizují ve svém přirozeném prostředí na území jihovýchodní Asie a ochotně se kříží i v zajetí. U potomků těchto dvou druhů jsou hybridní samice vždy sterilní, zatímco hybridní samci jsou ve většině případů plodní a pouze vyjíměčně u nich byly nalezeny abnormální spermie (Yamashina, 1943). Při pozorování v přírodě se ukázalo, že hybridní samice nereagují na volání samců, nepáří se a ani neprojevují žádné jiné známky hnízdního chování (Hopkinson, 1933). Yamashina (1943) důkladně studoval stavbu vaječníků 10 měsíců staré hybridní samice. Při pitvě se zjistilo, že tkáň vaječníku se zdají být správně vyvinuté, ale vaječníky jsou mnohem menší ve srovnání se samicemi rodičovských druhů stejného věku a na jejich povrchu bylo nalezeno pouze několik málo makroskopicky viditelných atrofovaných folikulů v průměru 2 mm velkých, což naznačuje, že nesprávně vyvinuté oocyty podléhají degeneraci a jsou odstraněny. Vejcovod má velmi rudimentální stavbu a jeho stěny jsou velmi tenké, není vyvinutá svalová vrstva, žlázové buňky jsou degenerované a pouze pár epitelových buněk má cilie (brvy), které jsou nezbytné pro pohyb oocytu vejcovodem. Takto stavěný vejcovod nemůže být funkční. U samice staré 22 měsíců byly vaječníky nalezeny ve více rudimentárním stavu než u mladší hybridní samice, což naznačuje postupnou degeneraci ovárií během vývoje samice (Yamashina, 1943).

3.3 Rýžovník šedý (*Padda oryzivora*) x Chůvička japonská (*Lonchura Domestica*)

Tyto dva druhy z čeledi astrildovití patří mezi okrasné druhy ptactva a jsou často chovány ve voliérách, kde se příležitostně páří (Henstock, 1925). V přírodě není možné pozorovat hybridizaci, protože chůvička japonská byla uměle vyšlechtěna na přelomu 17. a 18. století v Japonsku. Při pozorování hybridů těchto dvou druhů ve voliérách se ukázalo, že hybridní samci produkují potomky, zatímco hybridní samice nevykazují žádné známky hnízdního chování a nesnáší žádná vejce (Henstock, 1925). Detailní výzkum samičích gonád provedl profesor Yamashina. Při pitvě se ukázalo, že hybridní samice měly vaječníky degenerované do žláze podobného tělíska skládajícího se z malého množství degenerovaných folikulů na pojivové tkáni. Vejcovody byly také nevyvinuté a postrádaly jak žlázové buňky, tak svalovou vrstvu (Yamashina, 1940).

3.4 Panenka černošedá (*Lonchura atricapilla*) x Chůvička japonská (*Lonchura Domestica*)

Stejně jako v předchozím případě, hybridizace panenky černošedé a chůvičky japonské nemůže být pozorována ve volné přírodě, ale křížení těchto dvou druhů lze dobře pozorovat ve voliérách (Hopkinson, 1938). Z pozorování v zajetí Hopkinson zjistil, že hybridní samci se ochotně snaží pářit jak se samicemi rodičovských druhů, tak i s hybridními samicemi a produkují životaschopné potomky, zatímco hybridní samice nejeví žádné známky hnízdního chování. Důkladné pozorování vaječníků hybridních samic provedl opět Yamashina. Stejně jako v případě hybridizace rýžovníka šedého a chůvičky japonské byly vaječníky hybridní samice degenerovány do malého tělíska, vejcovody byly nevyvinuté, jejich stěna byla velmi tenká, bez svalové vrstvy i žlázových buněk a na rozdíl od předchozího příkladu byl konec vejcovodu uzavřený (Yamashina, 1940).

3.5 Holoubek diamantový (*Geopelia cuneata*) x Holoubek vlnkovaný (*Geopelia striata*)

Tyto dva druhy v přírodě hybridizují v oblasti Malajsie, Indonésie a Austrálie a stejně jako v přírodě se dobře kříží i v zajetí (Carter, 1914). Při pozorování hybridních potomků Yamashina zjistil, že samci vždy jeví známky hnízdního chování a úspěšně se rozmnožují, zatímco samice žádné takové známky nejeví a nesnáší žádná vejce. Při pitvě se prokázalo, že gonády hybridních samců jsou plně funkční, zatímco u hybridních samic nebyly nalezeny vaječníky ani žádné tělísko jim podobné. Pár vejcovodů byl sice pozorovatelný, ale byl nevyvinutý a měl slabou stěnu bez žlázových ani svalových buněk. (Yamashina, 1941).

3.6 Slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) x Slavík tmavý (*Luscinia luscinia*)

Hybridní zóna těchto dvou druhů slavíků je v centrálním Polsku, kde byla pozorována hybridizace. Hybridní samci jsou plodní, zatímco sterilita hybridních samic byla prokázána jak u hybridů chovaných v zajetí (Stadie, 1991), tak při pozorování hybridních samic v přírodních hybridních zónách (Reifová et al., 2011). Při pozorování hybridních samic v přírodě bylo zjištěno, že samice nejeví žádné známky hnízdního chování, tudíž nereagují na zpěv samců, nestaví hnízdo a ani se jim nevytváří hnízdní nažina, která se samicím vytváří pro lepší předání tepla při sezení na vejcích. Stejně chování bylo pozorováno i u samic chovaných v zajetí. To naznačuje, že jsou tyto hybridní samice sterilní. Bylo také pozorováno, že tyto hybridní samice, které nejeví žádné známky hnízdního chování, začaly pelichat dříve než oba rodičovské druhy, což může být také souviset s jejich sterilitou (Reifová et al., 2011).

3.7 Vrabec domácí (*Passer domesticus*) x Vrabec pokřovní (*Passer hispaniolensis*)

Tyto dva druhy vrabců jsou si velmi podobní a areály jejich rozšíření se překrývají v oblasti středomoří, kde spolu příležitostně hybridizují. Hybridizace byla také pozorována i u jedinců chovaných v zajetí (Alonso, 1984). Sterilitu hybridních kříženců vrabce domácího a vrabce pokřovního studoval Eroukhmanoff a kolektiv (2016) kteří dokázali, že hybridní samci jsou plodní, zatímco většina hybridních samic má atrofované vaječníky. Při srovnávacích studiích tito autoři zjistili, že vaječníky některých hybridních samic jsou o mnoho menší, lehčí,

kratší a rovnější než vaječníky samic rodičovského druhu. Tyto atrofované vaječníky také neobsahují žádné folikuly. Vyvinuté folikuly ale nebyly nalezeny ani u hybridních samic, které měly vaječníky vyvinuté normálně, což potvrzuje, že ani tyto hybridní samice také nejsou schopné produkovat potomky. Zajímavé je, že přestože je zde vyvinutá postzygotická reprodukční izolace, je potvrzeno, že díky historické hybridizaci těchto dvou vrabců vznikl nový druh, homoploidní vrabec italský (*Passer italiae*), který má plně vyvinuté reprodukční bariéry proti obou rodičovským druhům (Hermansen et al., 2014).

4. Závěr

Sterilita mezidruhových hybridních potomků hraje klíčovou roli v procesu speciace. a studium reprodukční izolace ptačích druhů probíhá jak v zajetí, tak i v přírodě v hybridních zónách (Jiggins and Mallet, 2000). Přestože je hybridizace ptačích druhů poměrně častá a v přírodě je až 10% hybridních potomků, mechanismy které stojí za hybridní sterilitou samic jsou v porovnání s výzkumy hybridní sterility samců jen málo prozkoumané a je jen velmi málo dostupných poznatků o vývoji gonád hybridních potomků, jejichž špatný vývoj či funkce způsobuje sterilitu.

Z dostupných výzkumů mechanismů hybridní sterility samic u ptáků je zřejmé, že u většiny případů hybridní sterility mají samice atrofovaná ovária, což naznačuje, že k zástavě oogeneze dochází poměrně brzy. Nejvíce detailní výzkumy postupné degenerace ovárií u hybridních samic ptáků provedl profesor Yamashina, který zkoumal postupný vývoj gonád už od embryonální fáze hybridní samice až po dospělost (Yamashina, 1943, 1941, 1940). Podle dostupných výzkumů dochází k zástavě oogeneze nejspíše už během profázi prvního meiotického dělení (před zástavou oogeneze ve fázi diktyonene), ke kterému dochází přibližně v období líhnutí nebo krátce po narození, a během následujícího života hybridní samice vaječníky i vejcovody postupně degenerují. S tím může souviset i pozorování, že hybridní samice v dospělosti často nejeví žádné známky zájmu o rozmnožování.

Takovýchto studií zabývajících se vývojem hybridních gonád samic ptáků je velmi málo a pro správné pochopení vývoje vnitřních postzygotických reprodukčních bariér u ptáků je třeba věnovat větší pozornost vývoji pohlavních orgánů hybridních samic a také průběhu oogeneze v ranných fázích vývoje těchto samic. Tomuto tématu se budu věnovat ve své diplomové práci, kde budu detailně zkoumat průběh oogeneze a vývoj gonád u kříženců dvou druhů slavíků, slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) a slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*).

5. Použitá literatura

Alonso, J. (1984): Hybridization of *Passer-Domesticus* + *Passer-Hispaniolensis* in Captivity. *J. Ornithol.* *125*, 339–340.

Baumann, C., Daly, C.M., McDonnell, S.M., Viveiros, M.M., and Fuente, R.D.L. (2011): Chromatin configuration and epigenetic landscape at the sex chromosome bivalent during equine spermatogenesis. *Chromosoma* *120*, 227–244.

Bean, C.J., Schaner, C.E., and Kelly, W.G. (2004): Meiotic pairing and imprinted X chromatin assembly in *Caenorhabditis elegans*. *Nat Genet* *36*, 100–105.

Begun, D.J., Holloway, A.K., Stevens, K., Hillier, L.W., Poh, Y.-P., Hahn, M.W., Nista, P.M., Jones, C.D., Kern, A.D., Dewey, C.N., et al. (2007): Population Genomics: Whole-Genome Analysis of Polymorphism and Divergence in *Drosophila simulans*. *PLoS Biology* *5*, e310-2559.

Betancourt, A.J., Presgraves, D.C., and Swanson, W.J. (2002): A Test for Faster X Evolution in *Drosophila*. *Mol Biol Evol* *19*, 1816–1819.

Brothers, A.N., and Delph, L.F. (2010): Haldane's Rule Is Extended to Plants with Sex Chromosomes. *Evolution* *64*, 3643–3648.

Burgoyne, P.S., Mahadevaiah, S.K., and Turner, J.M.A. (2009): The consequences of asynapsis for mammalian meiosis. *Nat Rev Genet* *10*, 207–216.

Cabrero, J., Teruel, M., Carmona, F.D., Jiménez, R., and Camacho, J.P.M. (2007): Histone H3 lysine 9 acetylation pattern suggests that X and B chromosomes are silenced during entire male meiosis in a grasshopper. *CGR* *119*, 135–142.

Campbell, P., Good, J.M., and Nachman, M.W. (2013): Meiotic Sex Chromosome Inactivation Is Disrupted in Sterile Hybrid Male House Mice. *Genetics* *193*, 819-U255.

Charlesworth, B., Coyne, J.A., and Barton, N.H. (1987): The Relative Rates of Evolution of Sex Chromosomes and Autosomes. *The American Naturalist* *130*, 113–146.

Carter, T. (1914): *Geopelia shortridgei* Grant. *Austral Avian Record*, 2: 108–109.

Cole, L.J., and Hollander, W.F. (1950): Hybrids of Pigeon by Ring Dove. *The American Naturalist* *84*, 275–307.

Corbin, K.W. (1968): Taxonomic Relationships of Some *Columba* Species. *The Condor* *70*, 1–13.

Corl, A., and Ellegren, H. (2012): The Genomic Signature of Sexual Selection in the Genetic Diversity of the Sex Chromosomes and Autosomes. *Evolution* *66*, 2138–2149.

Coyne, J.A. (1992): Genetics and speciation. *Nature* *355*, 511–515.

Coyne, J.A., and Orr, H.A. (1993): Further Evidence against Meiotic-Drive Models of Hybrid Sterility. *Evolution* *47*, 685–687.

Demuth, J.P., Flanagan, R.J., and Delph, L.F. (2014): Genetic architecture of isolation between two species of *silene* with sex chromosomes and haldane's rule: genetic architecture of reproductive isolation. *Evolution* 68, 332–342.

Dermitzakis, E.T., Masly, J.P., Waldrip, H.M., and Clark, A.G. (2000): Non-Mendelian Segregation of Sex Chromosomes in Heterospecific *Drosophila* Males. *Genetics* 154, 687–694.

Dobzhansky, T., & Dobzhansky, T. G. (1937): *Genetics and the Origin of Species*, vol. 11.

Dufresnes, C., Majtyka, T., Baird, S.J.E., Gerchen, J.F., Borzée, A., Savary, R., Ogielska, M., Perrin, N., and Stöck, M. (2016): Empirical evidence for large X-effects in animals with undifferentiated sex chromosomes. *Sci Rep* 6.

Ellegren, H. (2009): The different levels of genetic diversity in sex chromosomes and autosomes. *Trends Genet.* 25, 278–284.

Eroukhmanoff, F., Rowe, M., Cramer, E.R.A., Haas, F., Hermansen, J.S., Runemark, A., Johnsen, A., and Sætre, G.-P. (2016): Experimental evidence for ovarian hypofunction in sparrow hybrids. *Avian Research* 7, 3.

Fitzpatrick, B.M. (2004): Rates of evolution of hybrid inviability in birds and mammals. *Evolution* 58, 1865–1870.

Frank, S.A. (1991): Divergence of Meiotic Drive-Suppression Systems as an Explanation for Sex- Biased Hybrid Sterility and Inviability. *Evolution* 45, 262–267.

Guioli, S., Lovell-Badge, R., and Turner, J.M.A. (2012): Error-Prone ZW Pairing and No Evidence for Meiotic Sex Chromosome Inactivation in the Chicken Germ Line. *PLOS Genetics* 8, e1002560.

Haldane, J.B.S. (1922): Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *Journal of Genetics* 12, 101–109.

Hall, D.W. (2004): Meiotic Drive and Sex Chromosome Cycling. *Evolution* 58, 925–931.

Harrison, J., and Harrison, P. (1968): A hybrid purple x grey heron on the Camargue. *Bulletin of The British Ornithologists' Club* 88, 1–4.

Hawkins, L. W. (1900): Hybrid parrot-finches. *Avicultural Magazine*, 6: 136.

Helleu, Q., Gérard, P.R., and Montchamp-Moreau, C. (2015): Sex Chromosome Drive. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 7, a017616.

Henikoff, S., Ahmad, K., and Malik, H.S. (2001): The Centromere Paradox: Stable Inheritance with Rapidly Evolving DNA. *Science* 293, 1098–1102.

Hense, W., Baines, J.F., and Parsch, J. (2007): X Chromosome Inactivation during *Drosophila* Spermatogenesis. *PLOS Biology* 5, e273.

Henstock, J. H. (1908): The Spice Finch × Bengalee hybrid. *Bird Notes*, 7: 174–175.

- Henstock, J. H. (1925):** Breeding the Spice-bird and Bengalee hybrid. *Bird Notes*, 3rd Ser., 6: 124–129
- Hermansen, J.S., Haas, F., Trier, C.N., Bailey, R.I., Nederbragt, A.J., Marzal, A., and Sætre, G.-P. (2014):** Hybrid speciation through sorting of parental incompatibilities in Italian sparrows. *Molecular Ecology* 23, 5831–5842.
- Hogner, S., Saether, S.A., Borge, T., Bruvik, T., Johnsen, A., and Saetre, G.-P. (2012):** Increased divergence but reduced variation on the Z chromosome relative to autosomes in *Ficedula* flycatchers: differential introgression or the faster-Z effect?: Sex Chromosome Evolution in Flycatchers. *Ecology and Evolution* 2, 379–396.
- Hopkinson, E. (1933):** More additions to breeding records. *Avicultural Magazine*, 4th Ser., 11: 42–52, 79–85, 99–106, 131–137
- Hopkinson, E. (1938):** Breeding records: Summary II. Weavers. *Avicultural Magazine*, 5th Ser., 3: 239–245
- Hu, T.T., Eisen, M.B., Thornton, K.R., and Andolfatto, P. (2013):** A second-generation assembly of the *Drosophila simulans* genome provides new insights into patterns of lineage-specific divergence. *Genome Research* 23, 89–98.
- Jiggins, C.D., and Mallet, J. (2000):** Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 15, 250–255.
- Jiggins, C.D., Linares, M., Naisbit, R.E., Salazar, C., Yang, Z.H., and Mallet, J. (2001):** Sex-Linked Hybrid Sterility in a Butterfly. *Evolution* 55, 1631–1638.
- Johnson, N.A., and Lachance, J. (2012):** The genetics of sex chromosomes: evolution and implications for hybrid incompatibility. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1256, E1–E22.
- Johnson, N.A., and Wu, C.I. (1992):** An empirical test of the meiotic drive models of hybrid sterility: sex-ratio data from hybrids between *Drosophila simulans* and *Drosophila sechellia*. *Genetics* 130, 507–511.
- Khaitovich, P., Hellmann, I., Enard, W., Nowick, K., Leinweber, M., Franz, H., Weiss, G., Lachmann, M., and Paabo, S. (2005):** Parallel patterns of evolution in the genomes and transcriptomes of humans and chimpanzees. *Science* 309, 1850–1854.
- Lau, A.N., Peng, L., Goto, H., Chemnick, L., Ryder, O.A., and Makova, K.D. (2009):** Horse Domestication and Conservation Genetics of Przewalski's Horse Inferred from Sex Chromosomal and Autosomal Sequences. *Mol. Biol. Evol.* 26, 199–208.
- Laurie, C.C. (1997):** The Weaker Sex Is Heterogametic: 75 Years of Haldane's Rule. *Genetics* 147, 937–951.
- Lu, J., and Wu, C.I. (2005):** Weak selection revealed by the whole-genome comparison of the X chromosome and autosomes of human and chimpanzee. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102, 4063–4067.

- Malik, H.S., and Henikoff, S. (2001):** Adaptive Evolution of Cid, a Centromere-Specific Histone in *Drosophila*. *Genetics* 157, 1293–1298.
- Mank, J.E., Axelsson, E., and Ellegren, H. (2007):** Fast-X on the Z: Rapid evolution of sex-linked genes in birds. *Genome Res.* 17, 618–624.
- Mank, J.E., Vicoso, B., Berlin, S., and Charlesworth, B. (2010a):** Effective Population Size and the Faster-X Effect: Empirical Results and Their Interpretation. *Evolution* 64, 663–674.
- Mank, J.E., Nam, K., and Ellegren, H. (2010b):** Faster-Z Evolution Is Predominantly Due to Genetic Drift. *Mol. Biol. Evol.* 27, 661–670.
- Masly, J.P., and Presgraves, D.C. (2007):** High-Resolution Genome-Wide Dissection of the Two Rules of Speciation in *Drosophila*. *PLOS Biology* 5, e243.
- McCarthy, E.M. (2006):** Handbook of Avian Hybrids of the World (Oxford University Press).
- McDermott, S.R., and Noor, M.A.F. (2010):** The role of meiotic drive in hybrid male sterility. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365, 1265–1272.
- McKee, B.D., and Handel, M.A. (1993):** Sex chromosomes, recombination, and chromatin conformation. *Chromosoma* 102, 71–80.
- Miller, A.H. (1955):** A Hybrid Woodpecker and Its Significance in Speciation in the Genus *dendrocopos*. *Evolution* 9, 317–321.
- Muller, H.J. (1940):** Bearing of the *Drosophila* work on systematics. *The New Systematics* 185–268.
- Naisbit, R.E., Jiggins, C.D., Linares, M., Salazar, C., and Mallet, J. (2002):** Hybrid Sterility, Haldane’s Rule and Speciation in *Heliconius cydno* and *H. melpomene*. *Genetics* 161, 1517–1526.
- Namekawa, S.H., VandeBerg, J.L., McCarrey, J.R., and Lee, J.T. (2007):** Sex chromosome silencing in the marsupial male germ line. *PNAS* 104, 9730–9735.
- Orr, H.A. (1997):** HALDANE’S RULE. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 195–218.
- Orr, H.A., and Coyne, J.A. (1989):** The genetics of postzygotic isolation in the *Drosophila virilis* group. *Genetics* 121, 527–537.
- Orr, H.A., and Irving, S. (2005):** Segregation Distortion in Hybrids Between the Bogota and USA Subspecies of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 169, 671–682.
- Orr, H.A., and Turelli, M. (1996):** Dominance and Haldane’s Rule. *Genetics* 143, 613–616.
- Payseur, B.A., Krenz, J.G., Nachman, M.W., and Harrison, R. (2004):** Differential patterns of introgression across the x chromosome in a hybrid zone between two species of house mice. *Evolution* 58, 2064–2078.

- Plath, O.E. (1922):** Notes on the Hybrids between the Canary and Two American Finches. *The American Naturalist* 56, 322–329.
- Presgraves, D.C., Gérard, P.R., Cherukuri, A., and Lyttle, T.W. (2009):** Large-Scale Selective Sweep among Segregation Distorter Chromosomes in African Populations of *Drosophila melanogaster*. *PLOS Genetics* 5, e1000463.
- Price, T.D., and Bouvier, M.M. (2002):** The evolution of fl postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* 56, 2083.
- Reifová, R., Kverek, P., and Reif, J. (2011):** The first record of a female hybrid between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in nature. *J Ornithol* 152, 1063–1068.
- Sackton, T.B., Corbett-Detig, R.B., Hartl, D.L., Nagaraju, J., Vaishna, L., and Arunkumar, K.P. (2014):** Positive Selection Drives Faster-Z Evolution in Silkworms. *Evolution* 68, 2331–2342.
- Saino, N., and Villa, S. (1992):** Pair Composition and Reproductive Success across a Hybrid Zone of Carrion Crows and Hooded Crows. *The Auk* 109, 543–555.
- Schoenmakers, S., Wassenaar, E., Hoogerbrugge, J.W., Laven, J.S.E., Grootegoed, J.A., and Baarends, W.M. (2009):** Female Meiotic Sex Chromosome Inactivation in Chicken. *PLOS Genetics* 5, e1000466.
- Singh, N.D., Macpherson, J.M., Jensen, J.D., and Petrov, D.A. (2007):** Similar levels of X-linked and autosomal nucleotide variation in African and non-African populations of *Drosophila melanogaster*. *BMC Evol. Biol.* 7, 202.
- Smith, R. (1994):** The Rare Lovebirds ... A Future Focus: The Nyasa Lovebird. *AFA Watchbird* 21, 12–13.
- Stadie, C. (1991):** Erdsanger I; Nachtigall und Sprosser. *Europäische Vogelwelt* 3, 130–189.
- Storchová, R., Gregorová, S., Buckiová, D., Kyselová, V., Divina, P., and Forejt, J. (2004):** Genetic analysis of X-linked hybrid sterility in the house mouse. *Mammalian Genome* 15, 515–524.
- Storchová, R., Reif, J., and Nachman, M.W. (2010):** Female Heterogamety and Speciation: Reduced Introgression of the Z Chromosome Between Two Species of Nightingales. *Evolution* 64, 456–471.
- Tao, Y., and Hartl, D.L. (2003):** Genetic dissection of hybrid incompatibilities between *Drosophila simulans* and *D. mauritiana*. III. Heterogeneous accumulation of hybrid incompatibilities, degree of dominance, and implications for Haldane's rule. *Evolution* 57, 2580–2598.
- Tao, Y., Hartl, D.L., and Laurie, C.C. (2001):** Sex-ratio segregation distortion associated with reproductive isolation in *Drosophila*. *PNAS* 98, 13183–13188.
- Taylor, D.R., and Ingvarsson, P.K. (2003):** Common Features of Segregation Distortion in Plants and Animals. *Genetica* 117, 27–35.

- Thornton, K. (2006):** X chromosomes and autosomes evolve at similar rates in *Drosophila*: No evidence for faster-X protein evolution. *Genome Research* 16, 498–504.
- Torgasheva, A.A., and Borodin, P.M. (2016):** Cytological basis of sterility in male and female hybrids between sibling species of grey voles *Microtus arvalis* and *M. levis*. *Scientific Reports* 6, 36564.
- Torgerson, D.G., and Singh, R.S. (2003):** Sex-linked mammalian sperm proteins evolve faster than autosomal ones. *Mol. Biol. Evol.* 20, 1705–1709.
- Touré, A., Clemente, E.J., Ellis, P.J., Mahadevaiah, S.K., Ojarikre, O.A., Ball, P.A., Reynard, L., Loveland, K.L., Burgoyne, P.S., and Affara, N.A. (2005):** Identification of novel Y chromosome encoded transcripts by testis transcriptome analysis of mice with deletions of the Y chromosome long arm. *Genome Biology* 6, R102.
- Turelli, M. (1998):** The Causes of Haldane's Rule. *Science* 282, 889–891.
- Turner, J.M.A. (2007):** Meiotic sex chromosome inactivation. *Development* 134, 1823–1831.
- Veyrunes, F., Chevret, P., Catalan, J., Castiglia, R., Watson, J., Dobigny, G., Robinson, T.J., and Britton-Davidian, J. (2010):** A novel sex determination system in a close relative of the house mouse. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 277, 1049–1056.
- Vicoso, B., and Charlesworth, B. (2006):** Evolution on the X chromosome: unusual patterns and processes. *Nature Reviews Genetics* 7, 645–653.
- Vicoso, B., Emerson, J.J., Zektser, Y., Mahajan, S., and Bachtrog, D. (2013):** Comparative Sex Chromosome Genomics in Snakes: Differentiation, Evolutionary Strata, and Lack of Global Dosage Compensation. *PLoS Biology* 11, 1–15.
- Wang, B., Ekblom, R., Bunikis, I., Siitari, H., and Höglund, J. (2014):** Whole genome sequencing of the black grouse (*Tetrao tetrix*): reference guided assembly suggests faster-Z and MHC evolution. *BMC Genomics* 15, 180.
- Wright, A.E., Harrison, P.W., Zimmer, F., Montgomery, S.H., Pointer, M.A., and Mank, J.E. (2015):** Variation in promiscuity and sexual selection drives avian rate of Faster-Z evolution. *Molecular Ecology* 24, 1218–1235.
- Wu, C.-I., and Davis, A.W. (1993):** Evolution of postmating reproductive isolation: The composite nature of Haldane's rule and its... *American Naturalist* 142, 187.
- Yamashina, M.Y. (1943):** Studies on Sterility in Hybrid Birds : IV. Cytological Researches on Hybrids in the Family Phasianidae With 3 Tables, 87 Textfigures and 15 Plates (79 Figures). *Journal of the faculty of science hokkaido imperial university. Series V I . Zoology* 8, 307–386.
- Yamashina, Y. (1940):** Studies on the sterility in hybrid birds. *The Japanese Journal of Genetics* 16, 97–105.

Yamashina, Y. (1941): Studies on the sterility in hybrid birds. *The Japanese Journal of Genetics* *17*, 1–12.

Zeng, L.W. (1996): Resurrecting Muller's Theory of Haldane's Rule. *Genetics* *143*, 603–607.