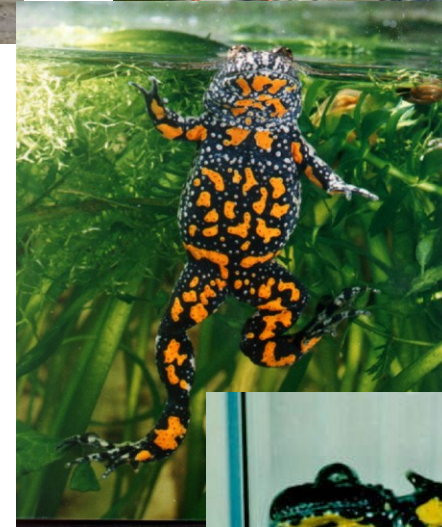


HYBRIDIZACE A HYBRIDNÍ ZÓNY

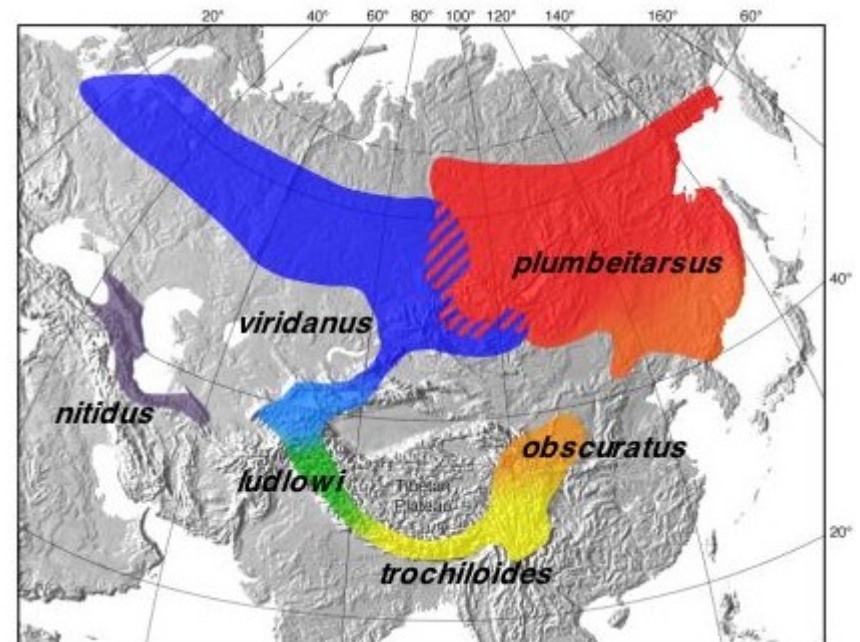
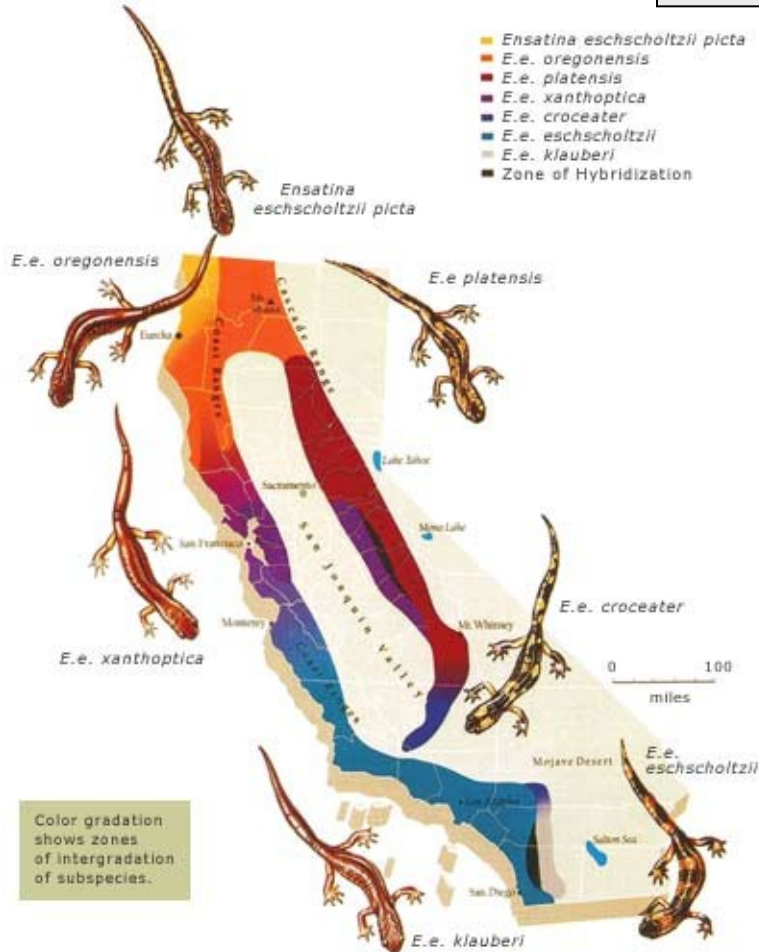
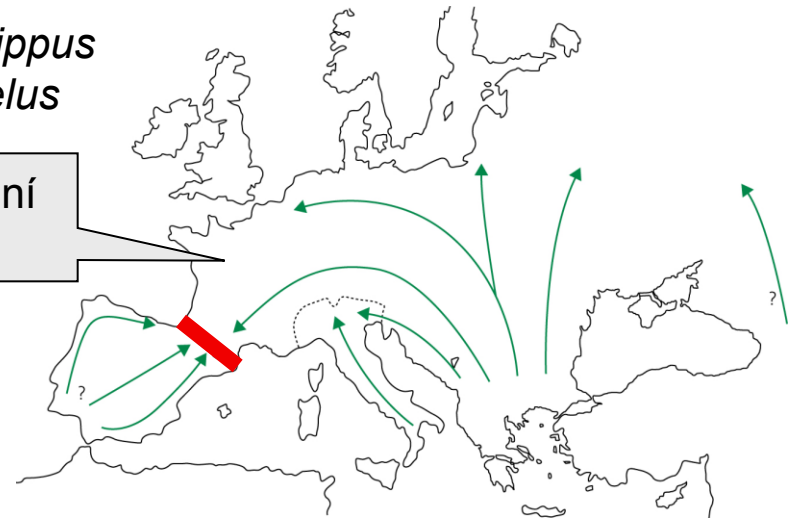


Sekundární kontakt

kruhové druhy:

Chorthippus parallelus

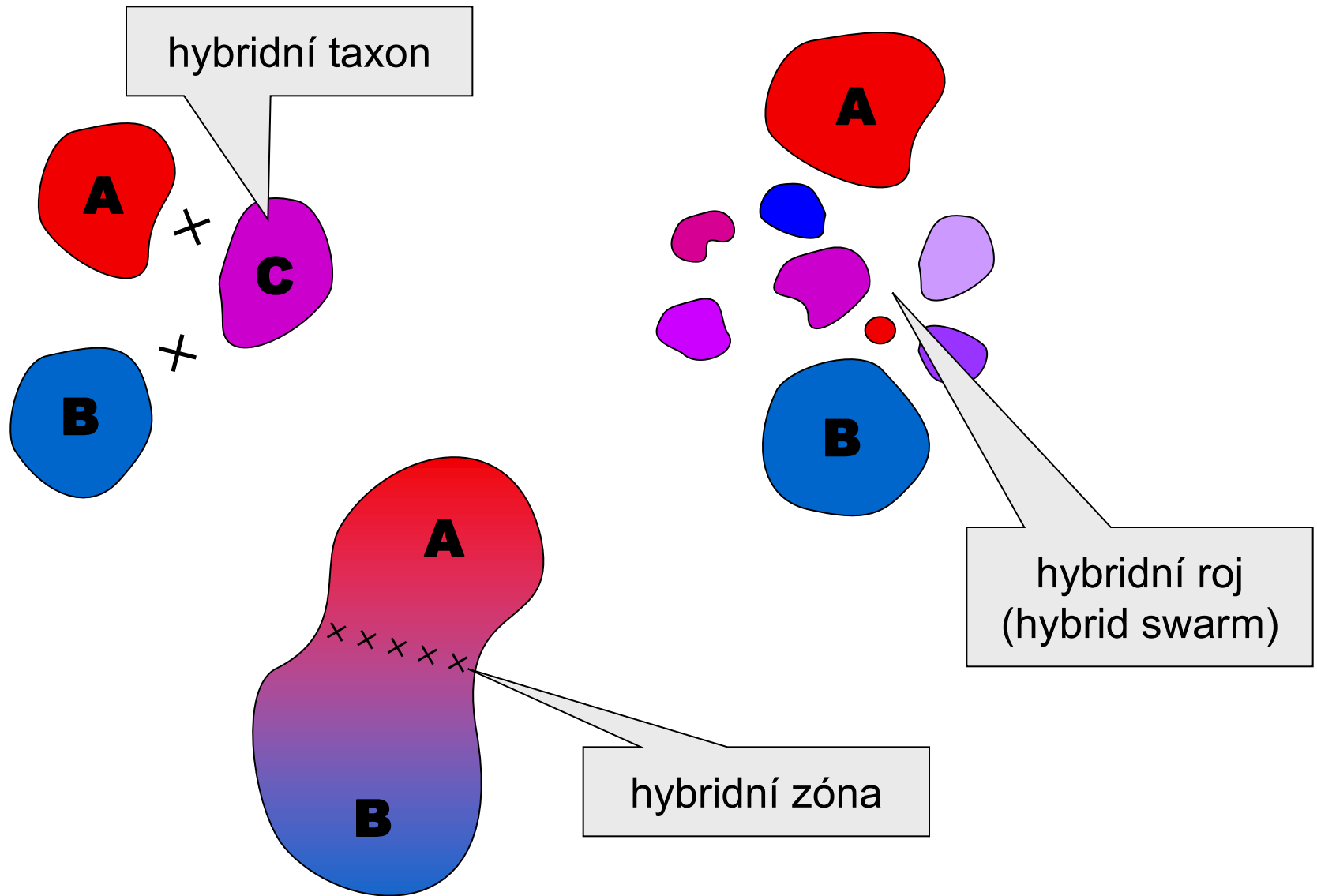
postglaciální expanze



Ensatina eschscholtzii - *klauberi*

budníček zelený (*Philloscopus trochiloides*)

Možné výsledky hybridizace



Hybridní zóna = oblast, ve které se dvě geneticky odlišné populace setkávají, kříží a dávají vzniknout alespoň nějakému hybridnímu potomstvu (Barton a Hewitt 1985)

Hybridní zóny mohou být

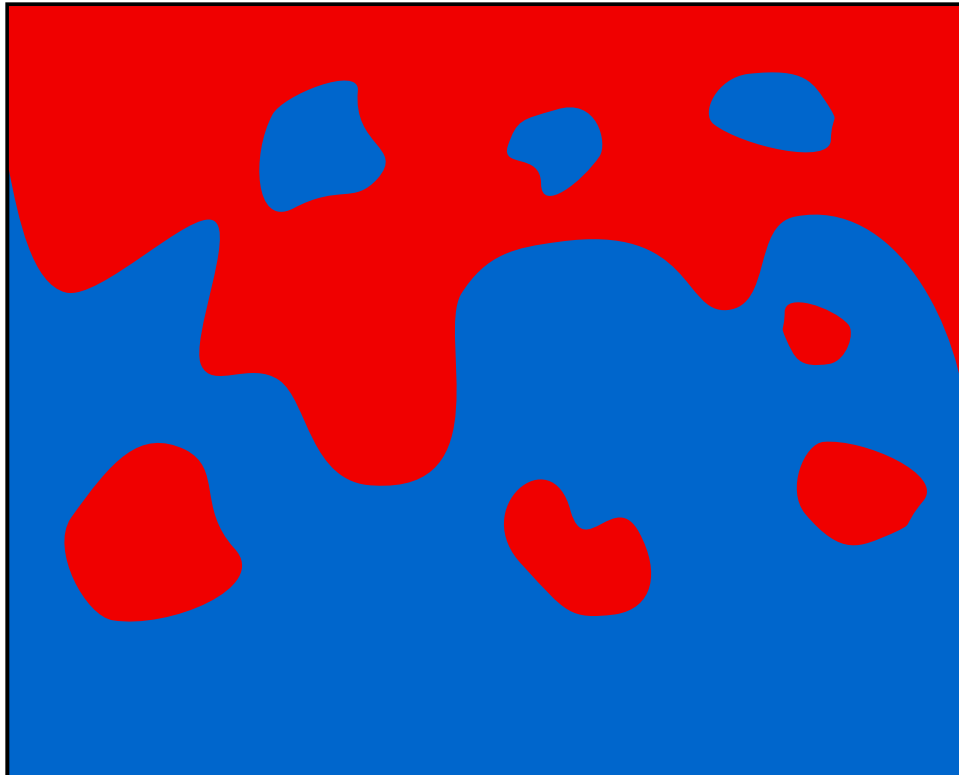
- primární
- sekundární

- mosaic, staggered, mottled, tension, ...

- extrinsic selection
- intrinsic selection (prezygotic, postzygotic)

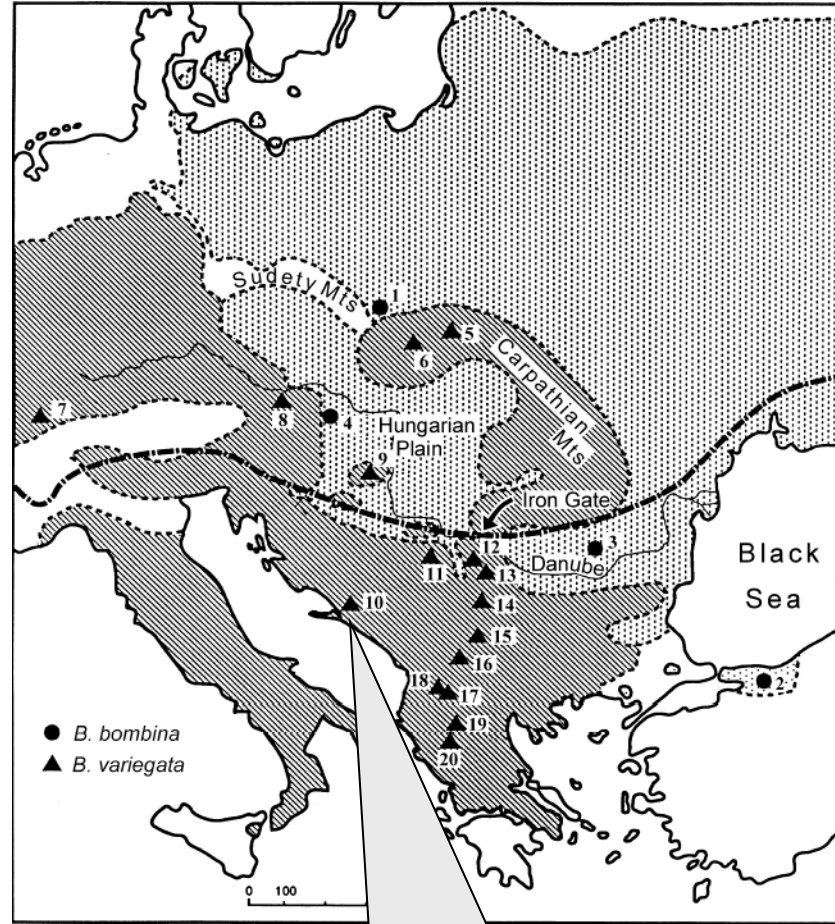
Mozaiková hybridní zóna:

- vliv vnějšího prostředí
- vlastně soubor několika hybridních zón
- př.: kuňka obecná (*Bombina bombina*) a k. žlutobřichá (*B. variegata*)





Bombina:



v Chorvatsku mozaiková
HZ, v Polsku ne



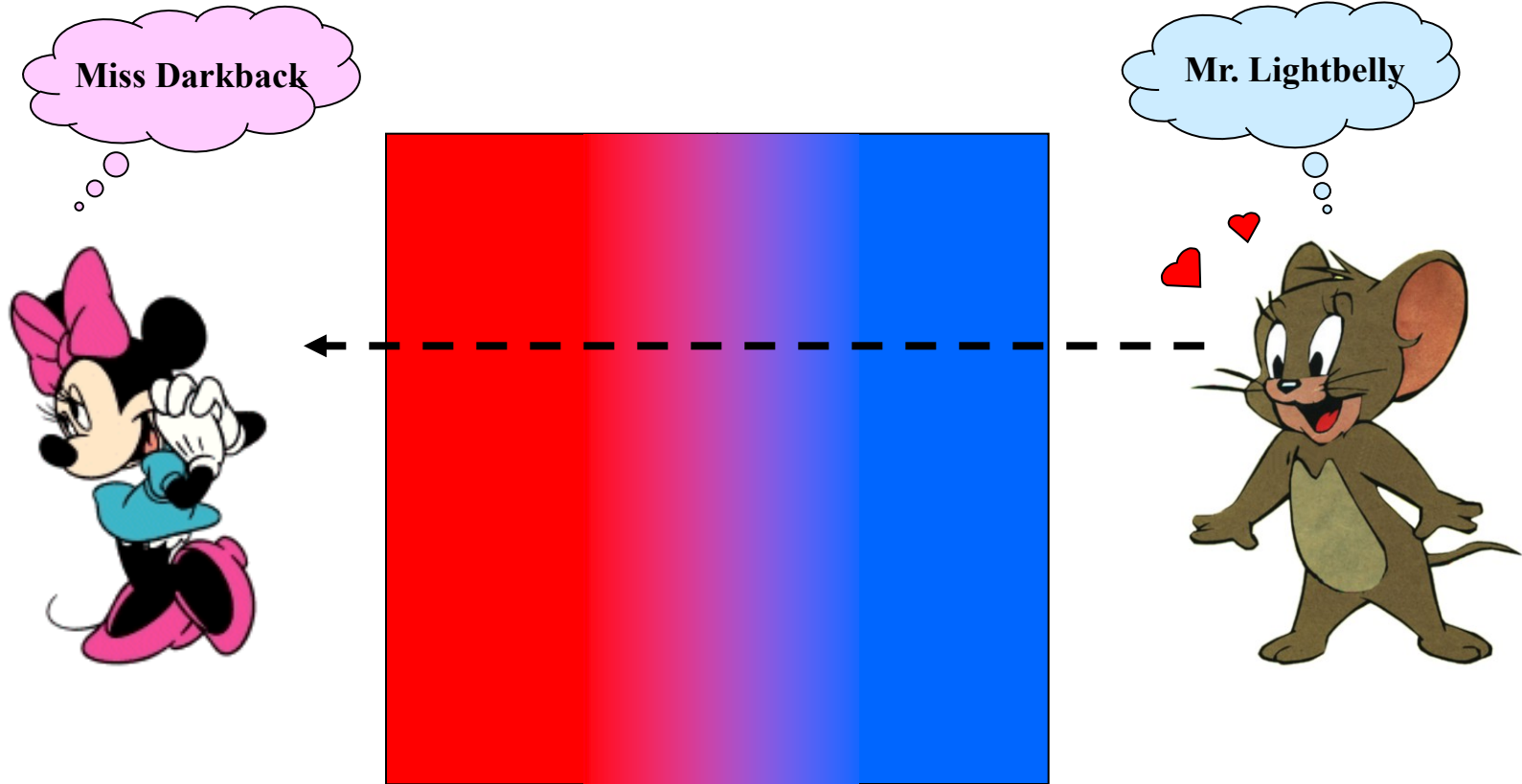
B. bombina:

nížiny
převážně ve vodě
větší vodní plochy
tenčí kůže
teritoriální
530 Hz
delší vývoj

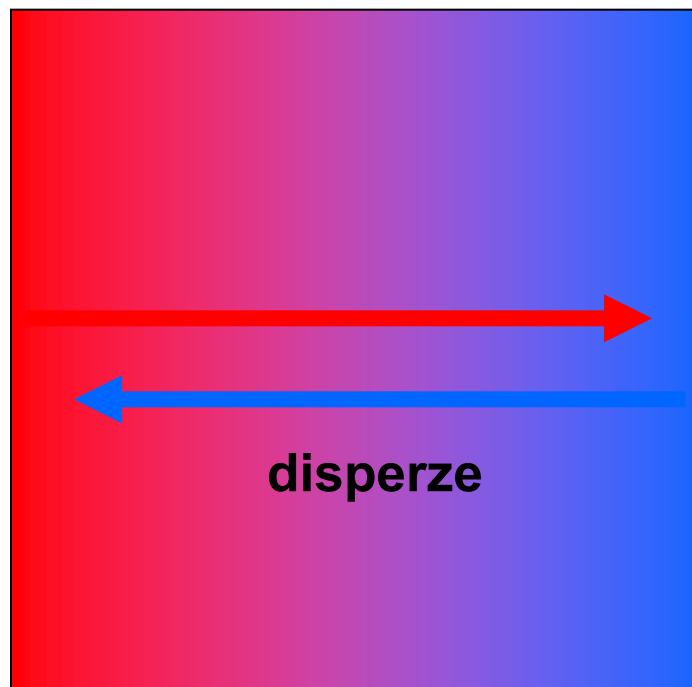
B. variegata:

hory, pahorkatiny
terestrická
rozm. v loužích
tlustá kůže
neteritoriální
580 Hz
kratší vývoj

Tenzní zóna je když...

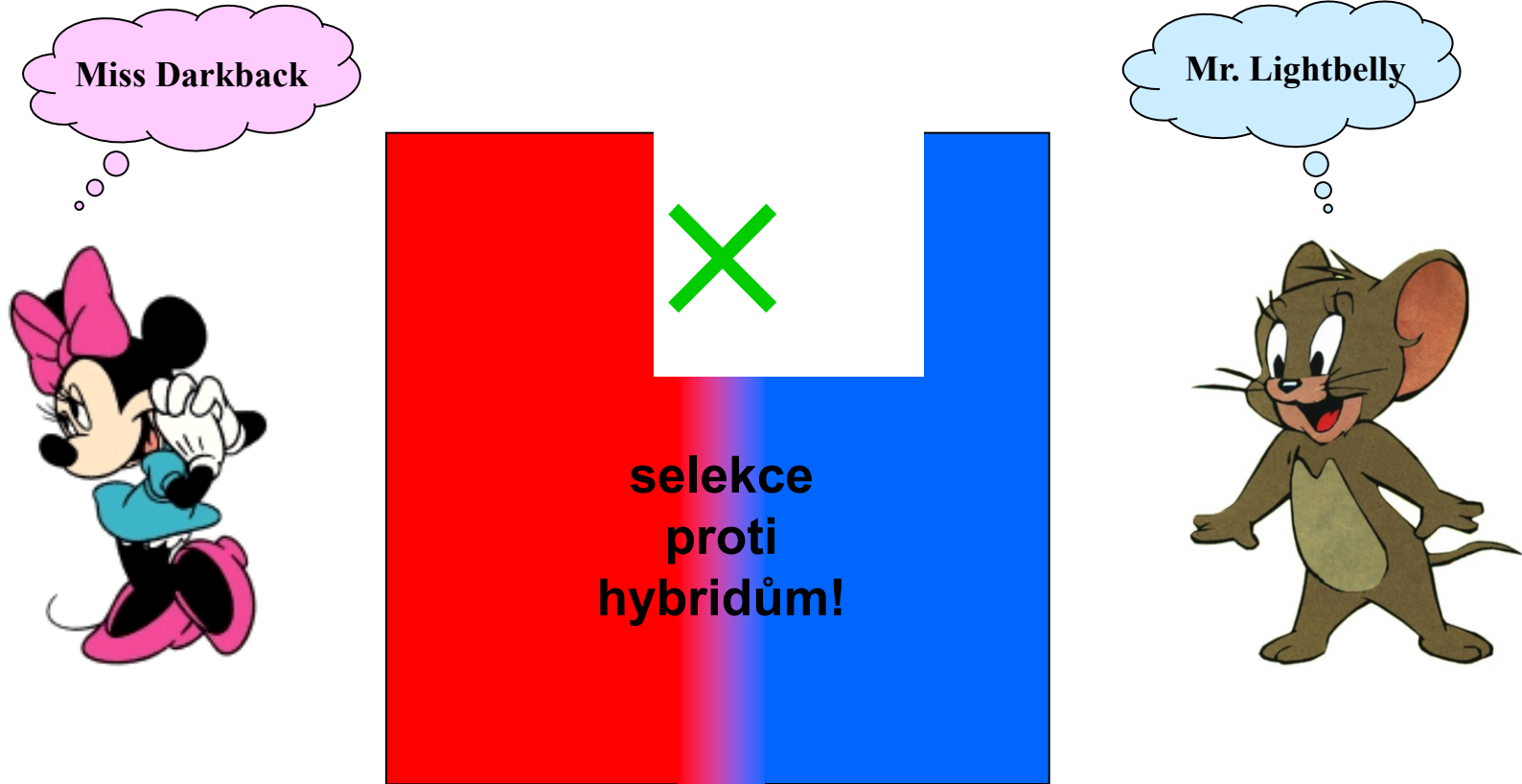


Tenzní zóna je když...



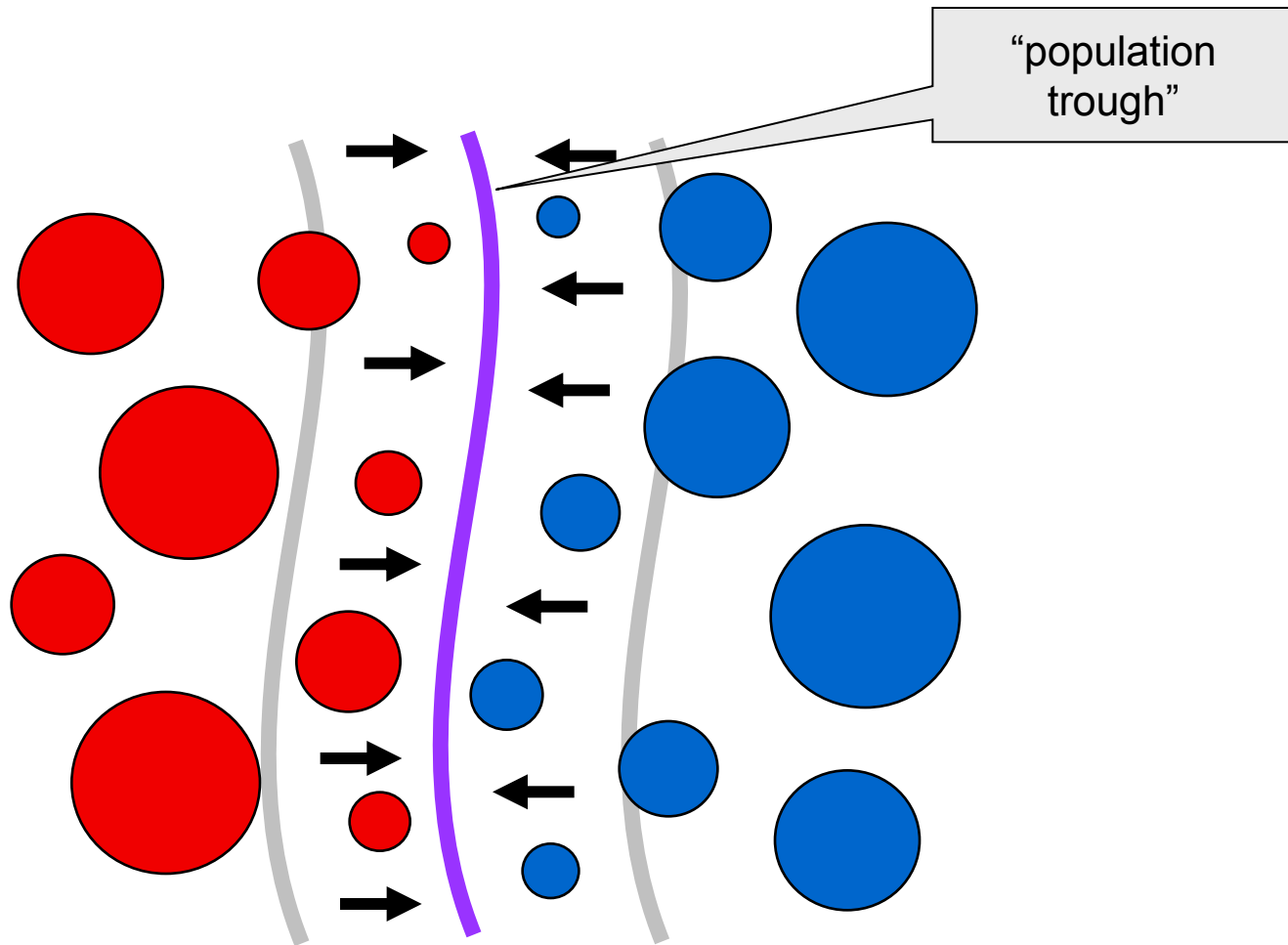
⇒ rozšiřování zóny

Tenzní zóna je když...



⇒ zužování zóny

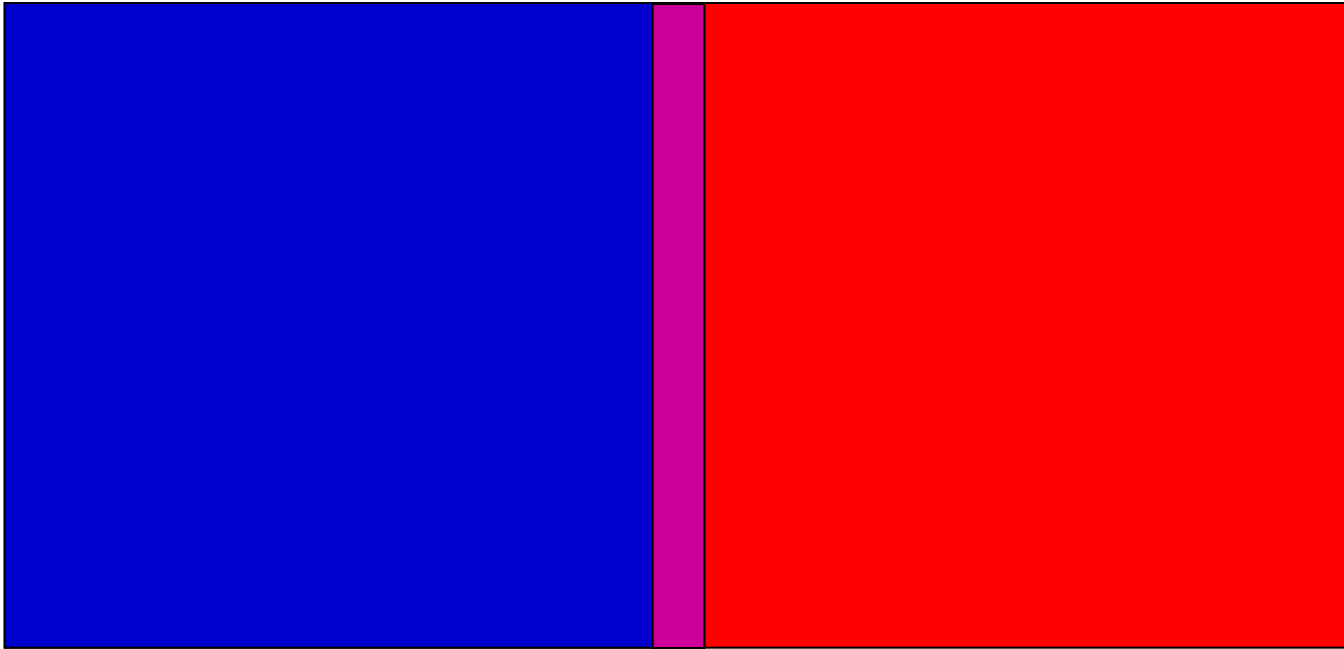
Tenzní zóna udržována dynamickou rovnováhou („tenzí“) mezi disperzí a selekcí

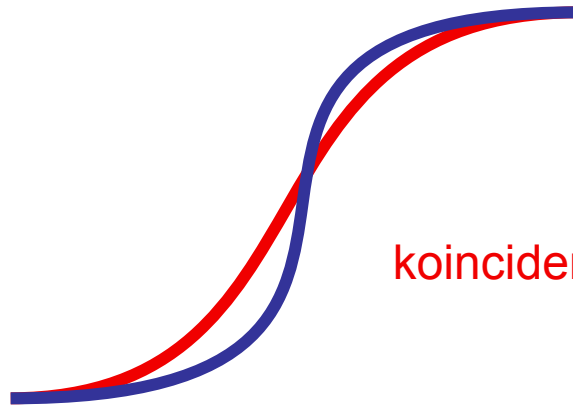


Tenzní zóna není závislá na vnějších podmínkách (intrinsic selection) ⇒ její pozice se ustálí na místě geografické překážky nebo nejnižší populační hustoty („population trough“)

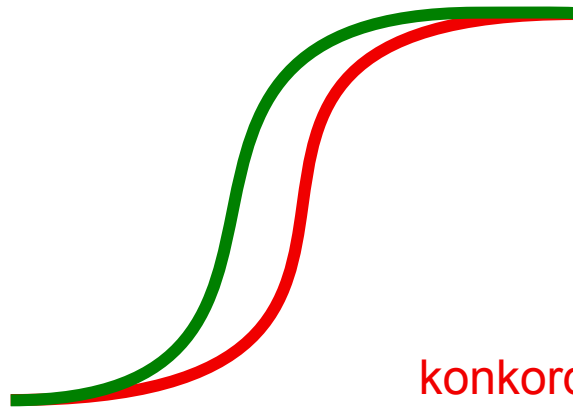
Teorie klin:

sekundární kontakt:  koincidentní a konkordantní klíny





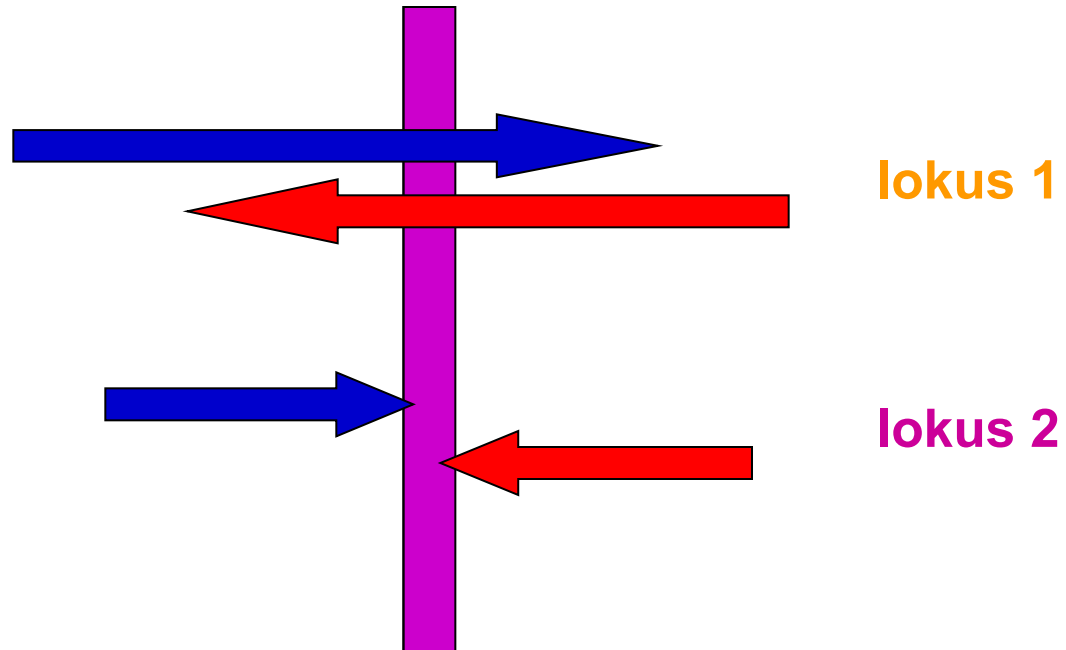
koincidence = souhlasná pozice středů



konkordance = souhlasný tvar klin
(v praxi většinou souhlasné šířky)

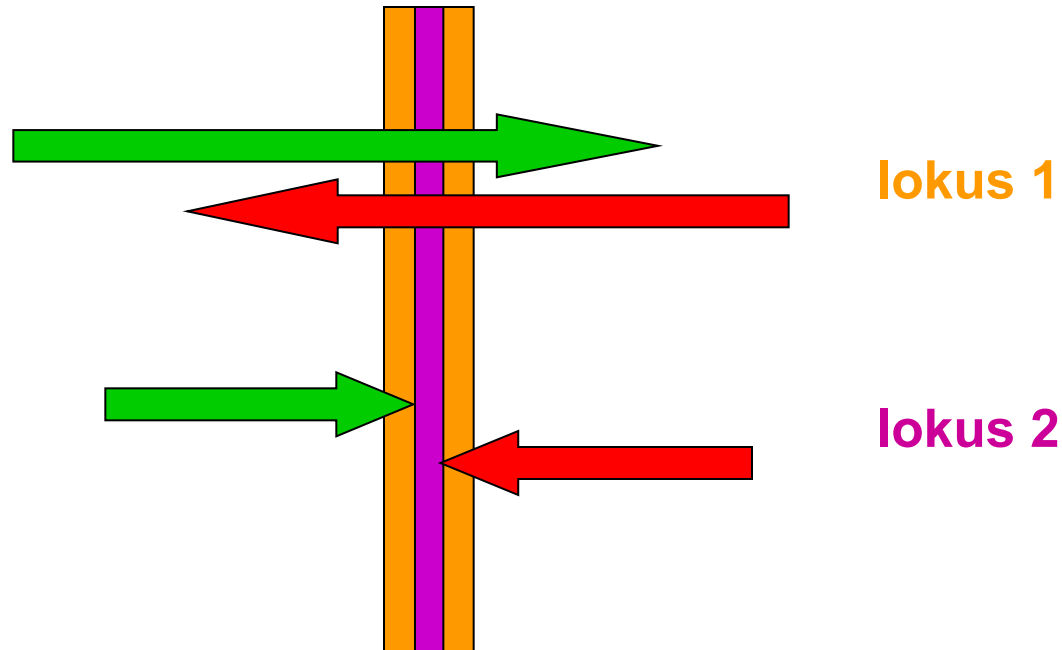
Teorie klin:

neutrální vs. selektované lokusy



Teorie klin:

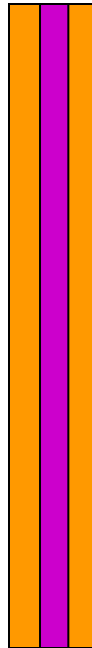
neutrální vs. selektované lokusy
s postupujícím časem konkordance mizí ...



... ale (u tenzní zóny) selekce tlačí klíny pro jednotlivé lokusy k sobě
⇒ udržuje koinkidenci

Teorie klin:

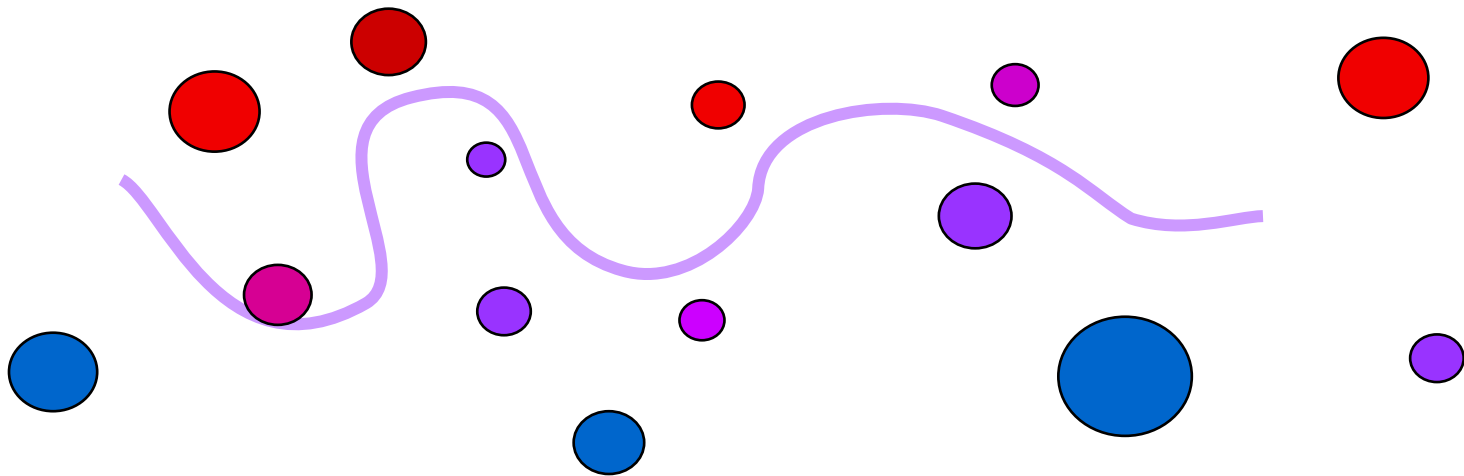
občas ...



lokus 1

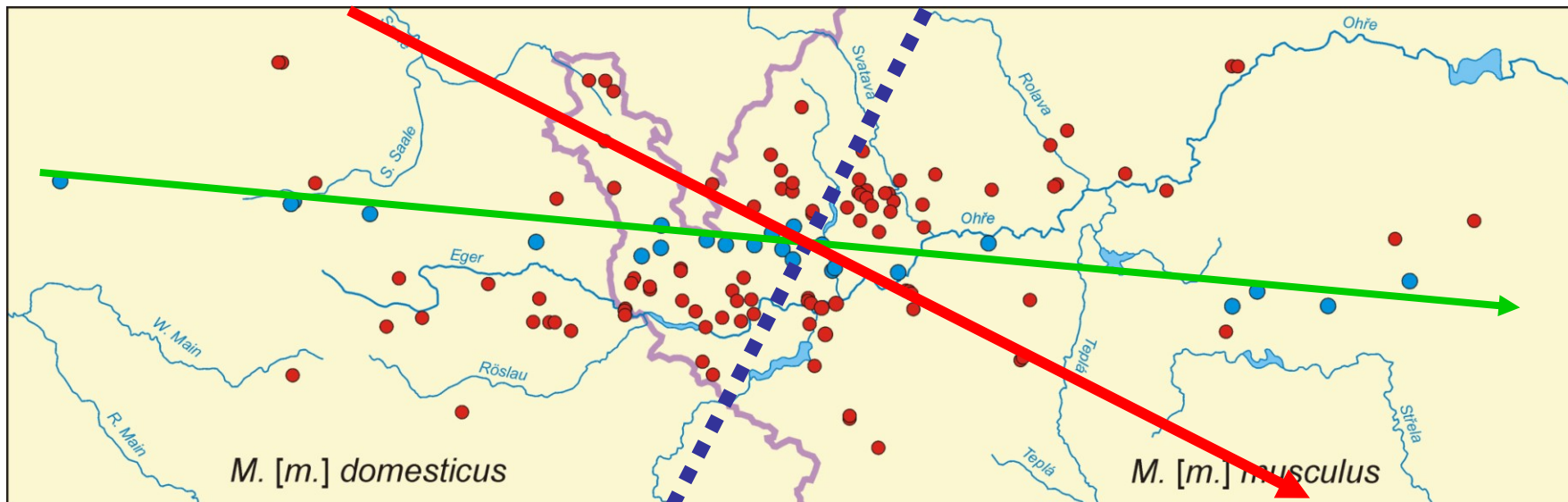
lokus 2

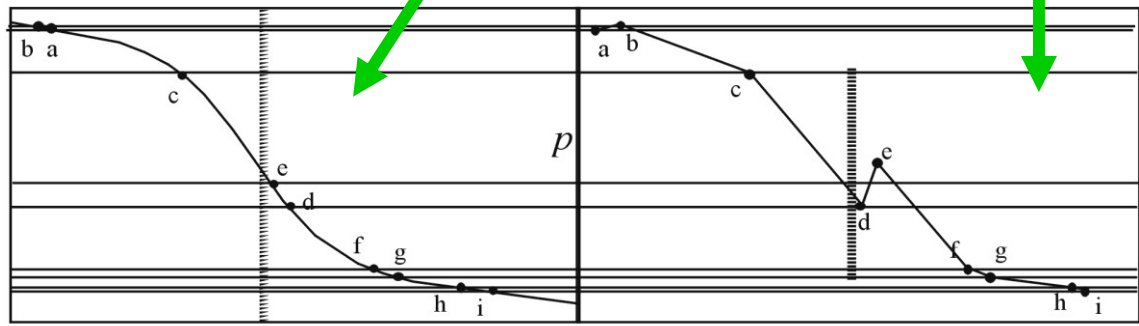
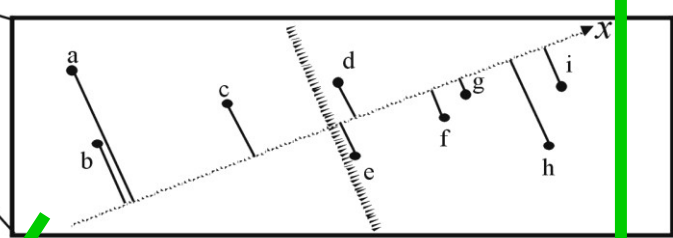
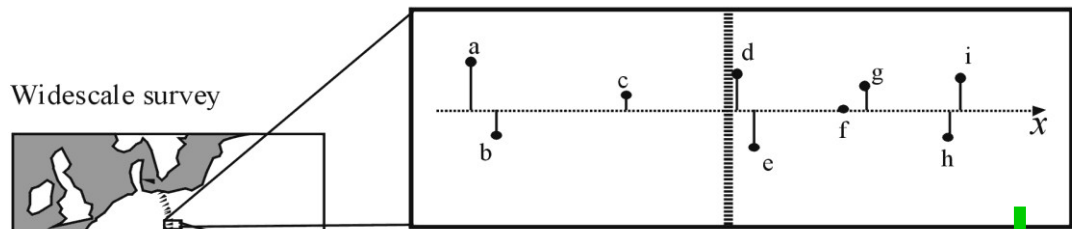
... ale klíny stále paralelní



průběh hybridní zóny může být komplikovaný....

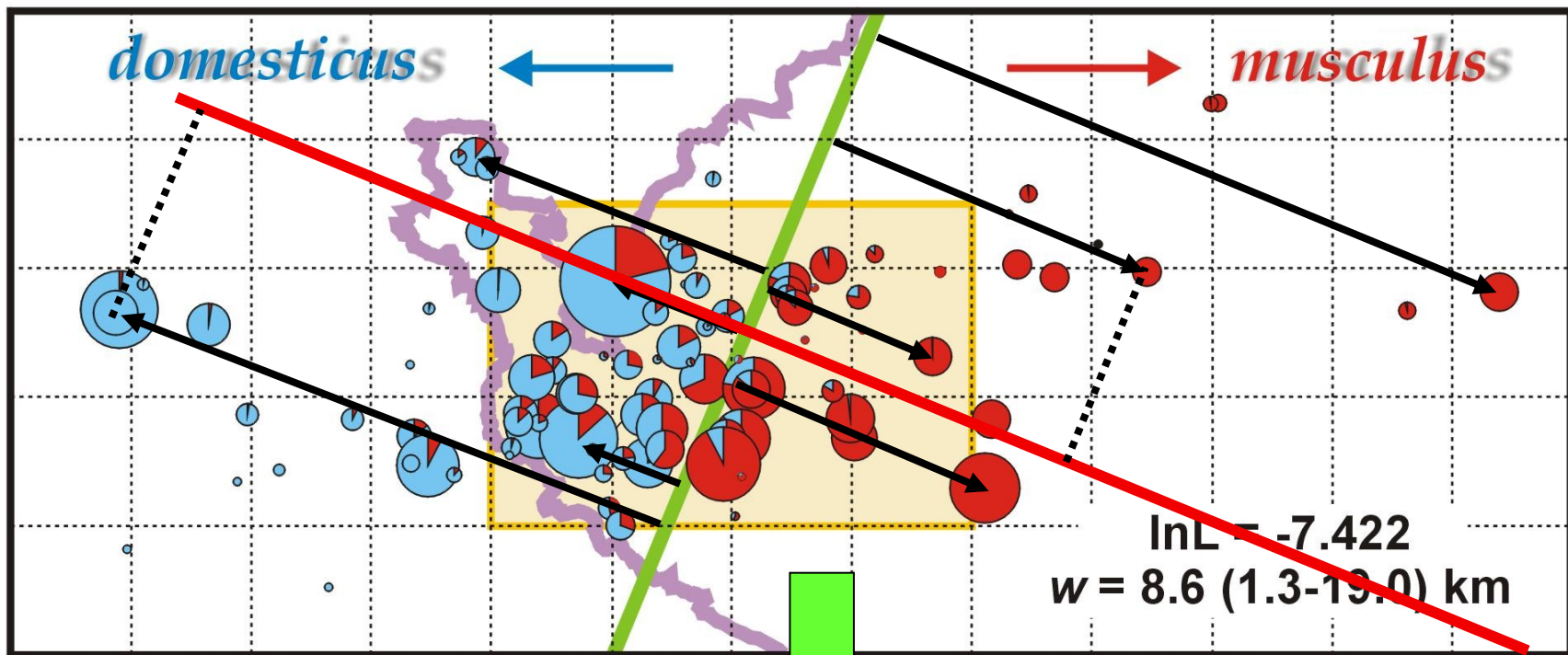
... navíc předem většinou neznáme, nebo extrapolujeme z globálního směru



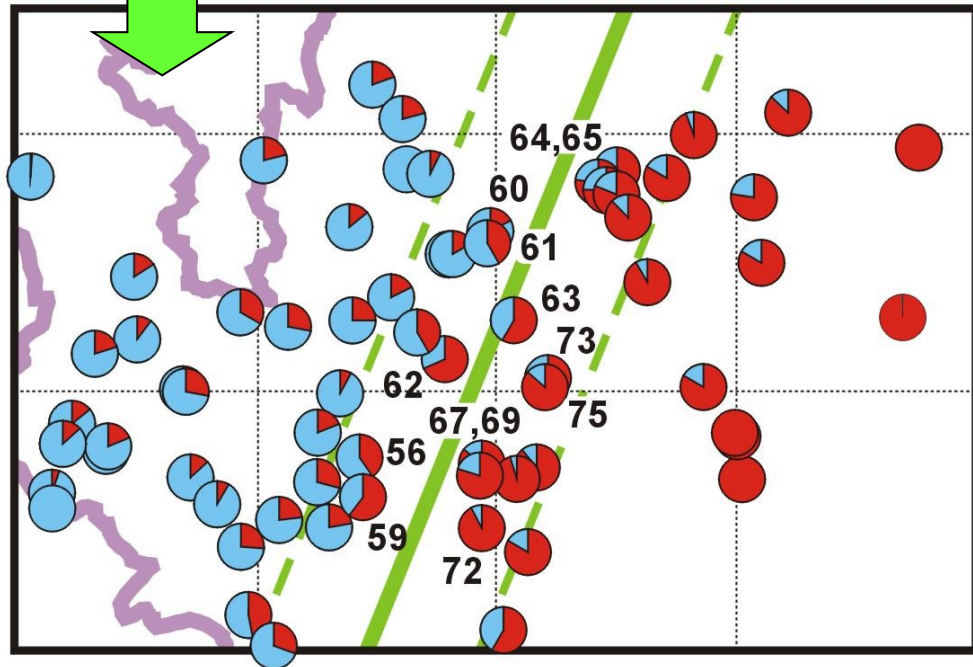


Real local cline

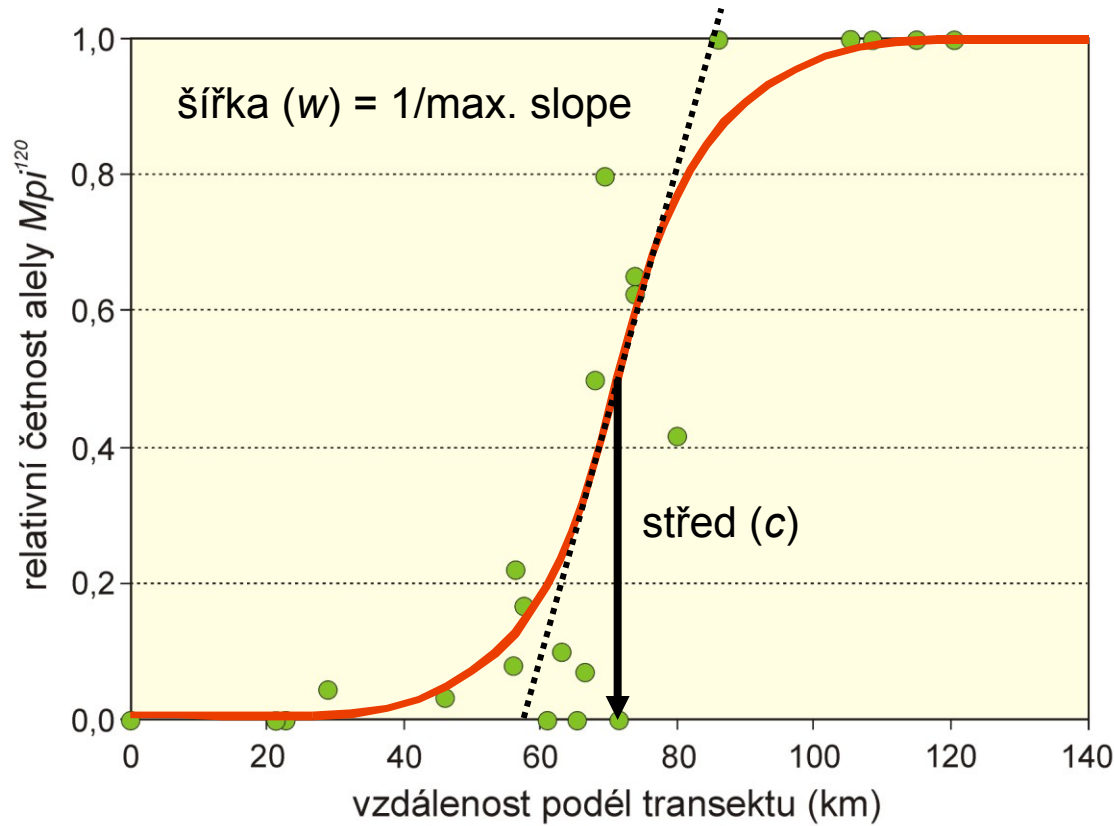
**Cline interpolated
from widescale survey**



2D → 1D kliny



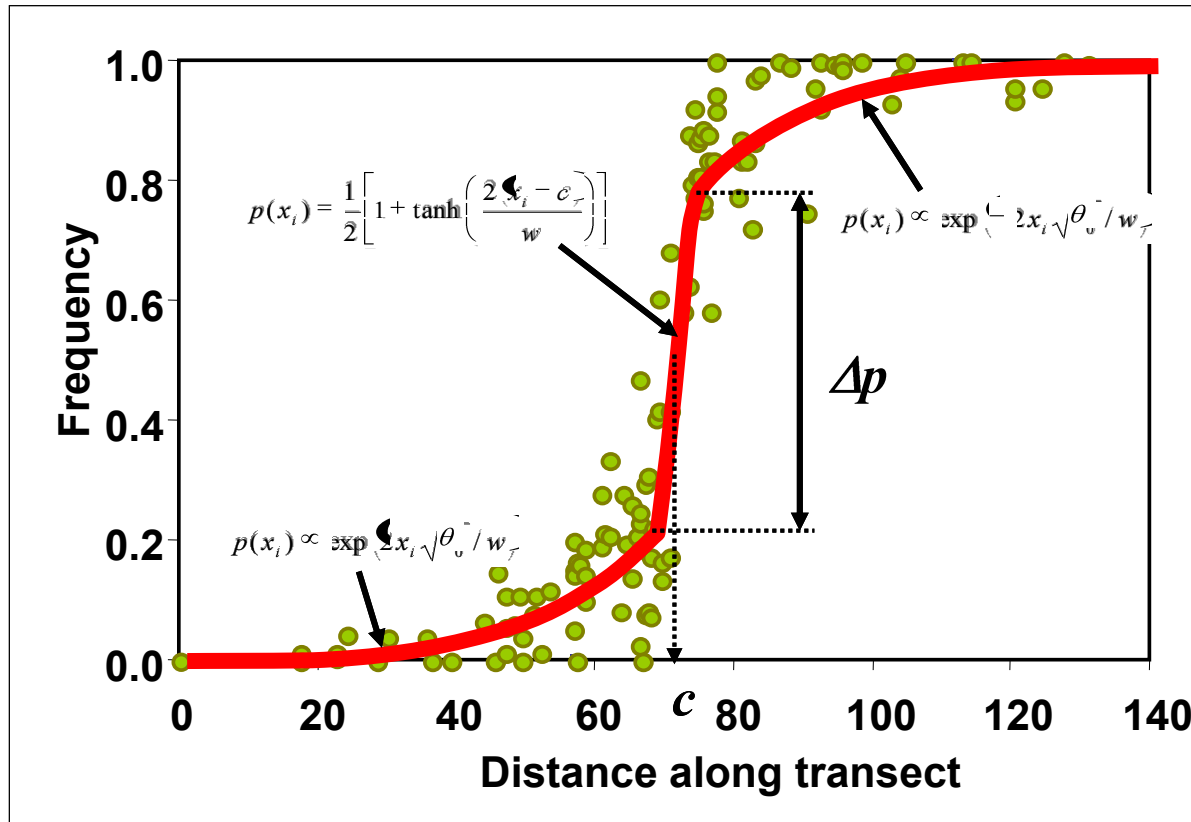
Příklad: M_{pi}



- proložení: např. logistická regrese × modely založené na teorii klin
- **sigmoidní model:** hyperbolická tangenciální funkce:

$$p(x_i) = \frac{1}{2} \left[1 + \tanh \left(\frac{2(x_i - c)}{w} \right) \right]$$

Více genů:



„stepped“ model (symetrický, asymetrický)

- vazbová nerovnováha v důsledku přílivu rodičovských kombinací \Rightarrow
- zesílení selekce ve středu zóny \Rightarrow centrální schod
- introgresní „ocasy“ vypovídají o selekci na jednotlivé lokusy

Z hodnot LD a klinálních parametrů můžeme odhadnout některé další klíčové evoluční parametry:

• **dispersal:** $\sigma = w \sqrt{\frac{R\bar{r}}{1 + \bar{r}}}$

• **effective selection:** $s^* = 3 \left(\frac{\sigma}{w} \right)^2$

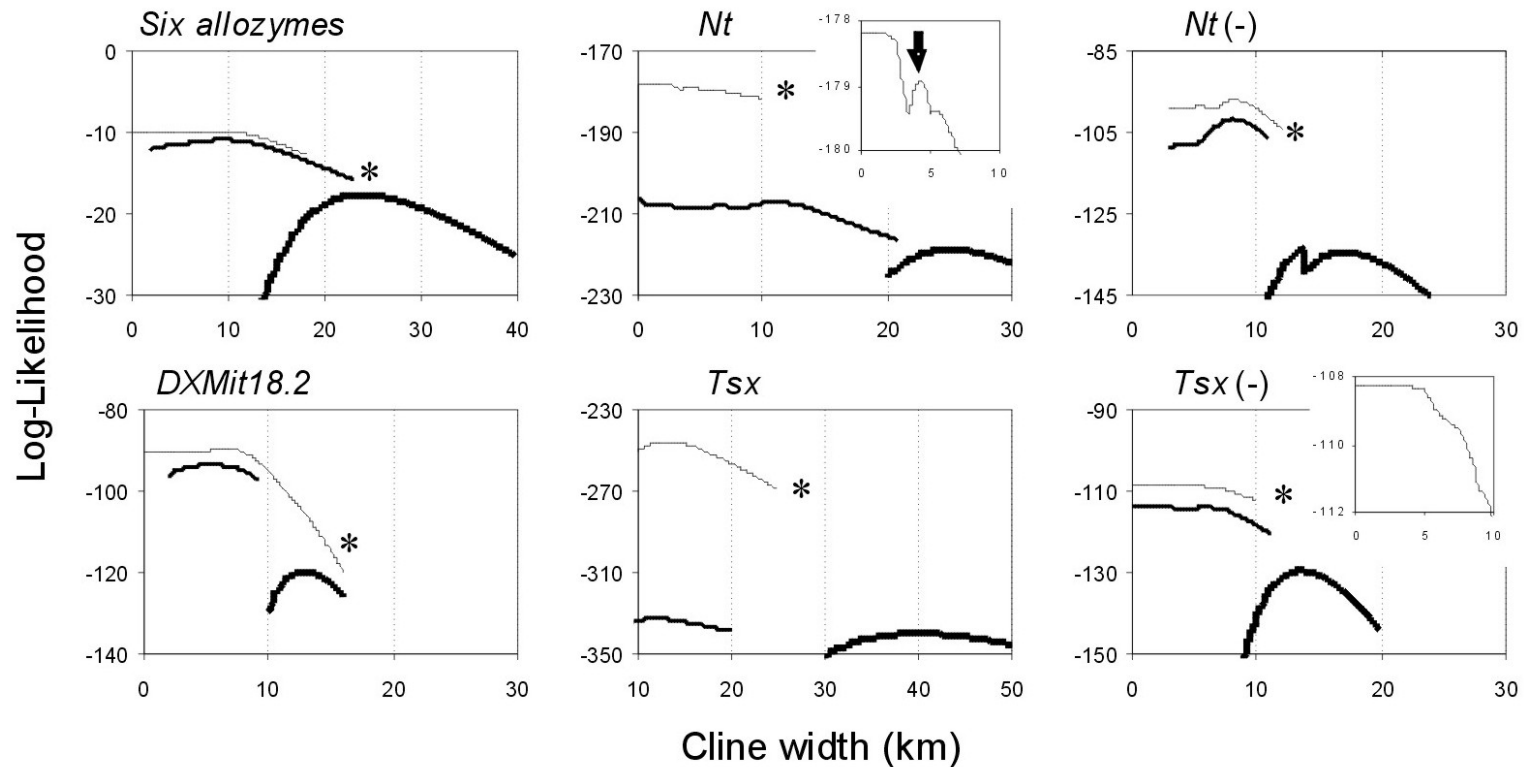
• **selection on marker loci:** $s_e = s^* \theta$

• **selection on selected loci:** $s = \frac{8\sigma^2}{B^2} \left[\ln \left(\frac{B}{w\Delta u} \right) \right]^2$

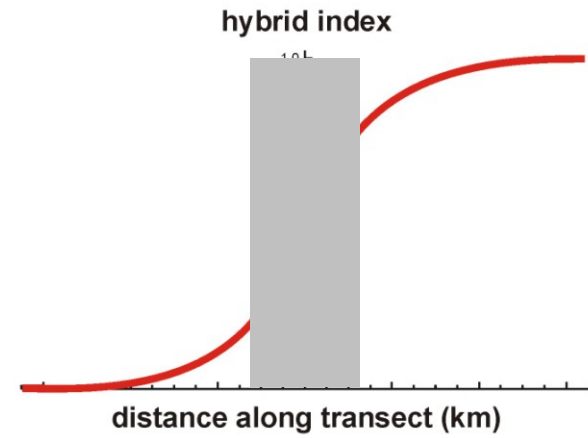
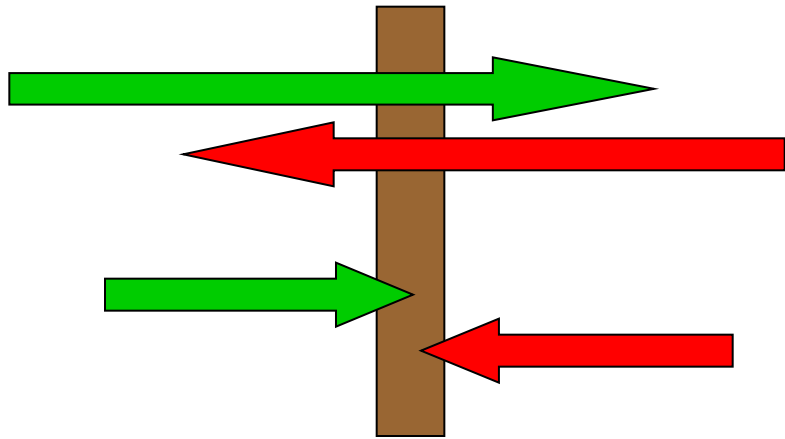
• **fitness of hybrids:** $\bar{W}_H = \left(\frac{w\Delta_i}{B} \right)^r$

• **number of loci under selection:** $n = \frac{\bar{r}B^2}{4\sigma^2 \ln \left(\frac{B}{w} \right)}$

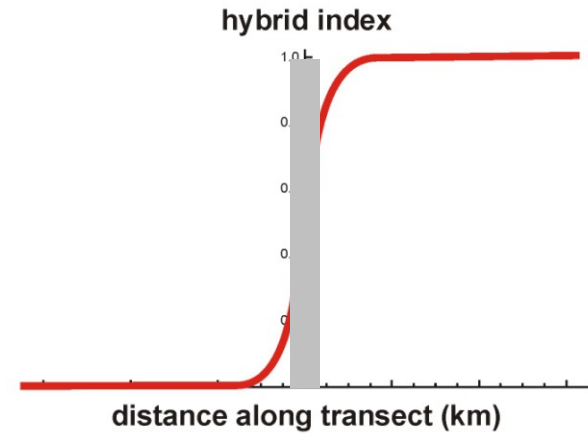
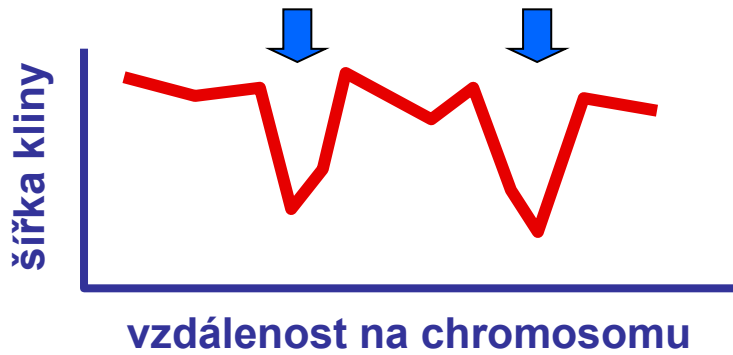
- srovnání modelů: LRT (jsou nestované); d.f. = rozdíl počtu parametrů
- likelihood profiles: jeden parametr fixován, zbytek: Metropolis-Hastings ...



hybridní zóna

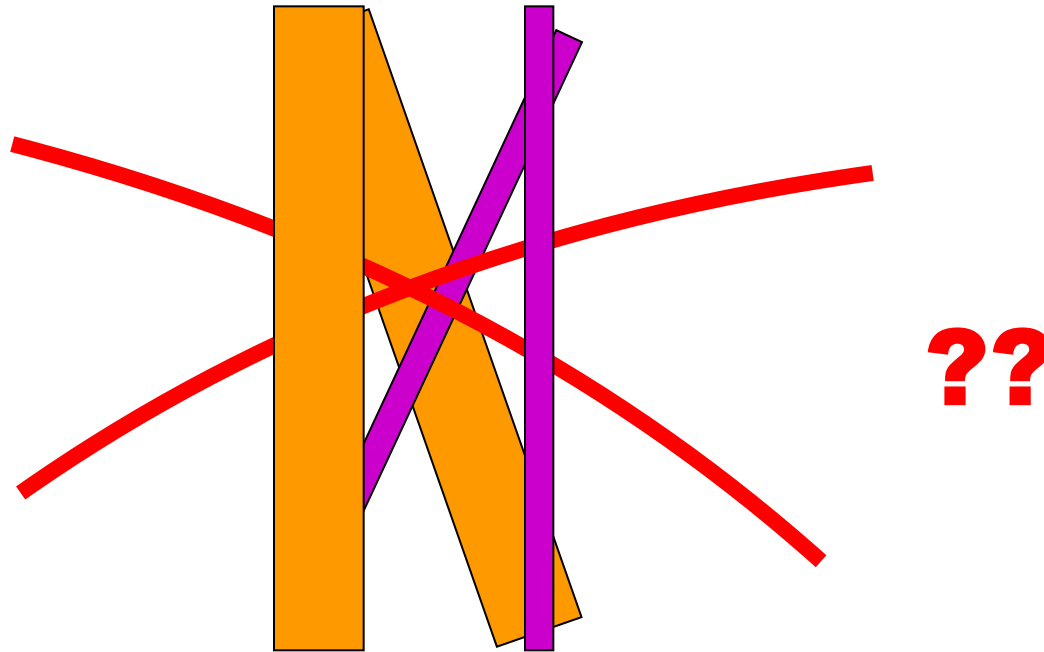


oblasti pod selekcí



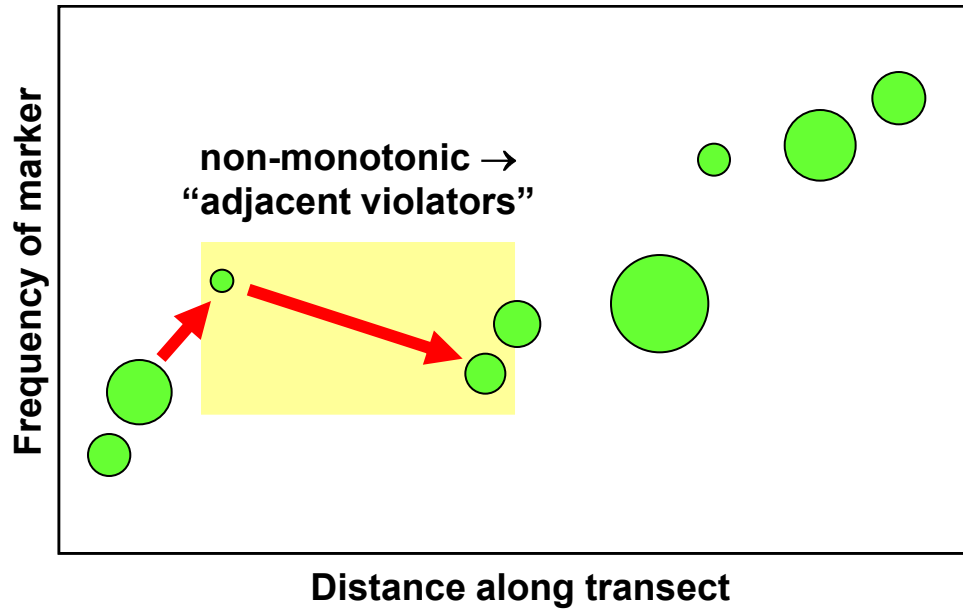
Teorie klin:

cline models (diffusion approximation etc.), linkage disequilibrium, evolutionary parameters

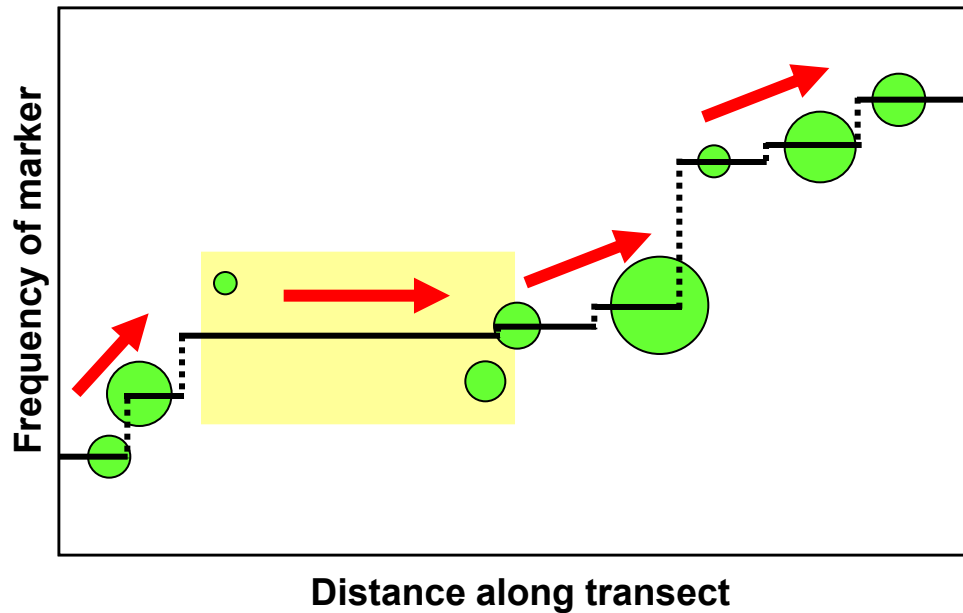


problém, jak analyzovat

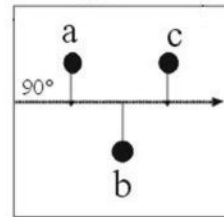
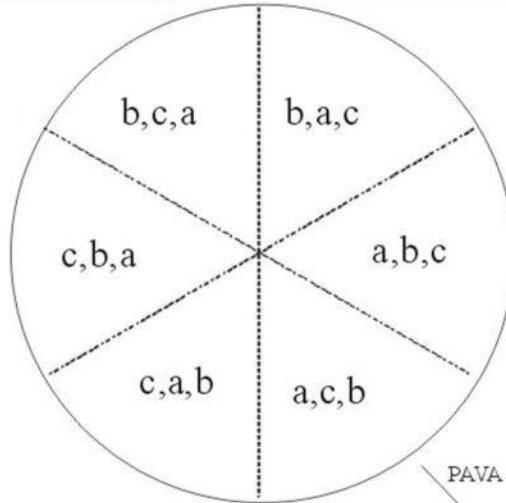
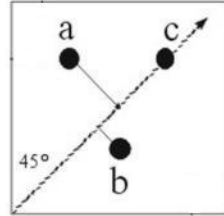
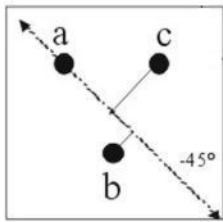
Pooled Adjacent Violators Algorithm (PAVA)



Brunk (1955)
Barlow et al. (1972)
Macholán et al. (2008)



PAVA for different orientations

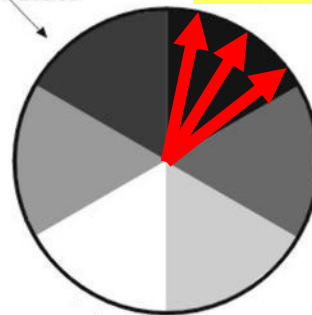


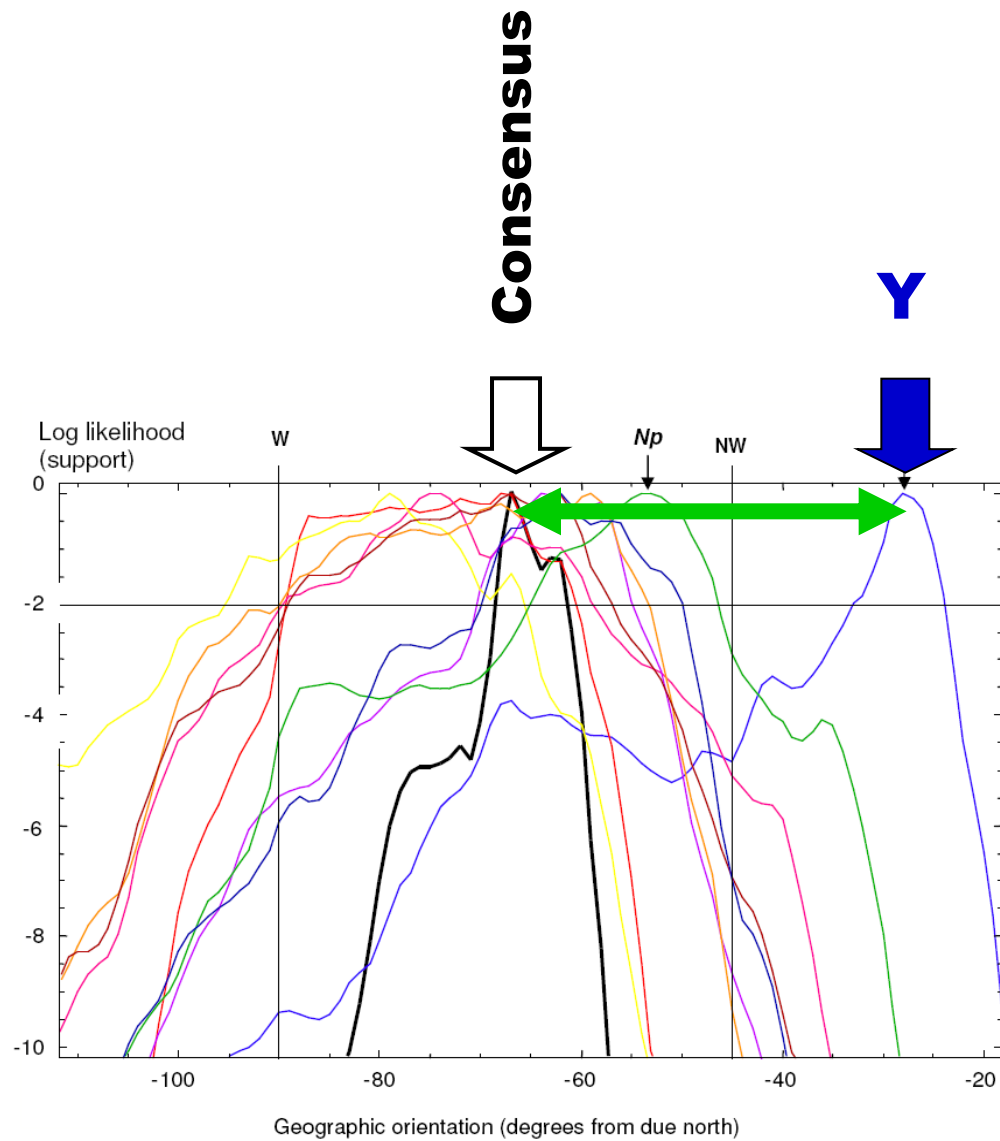
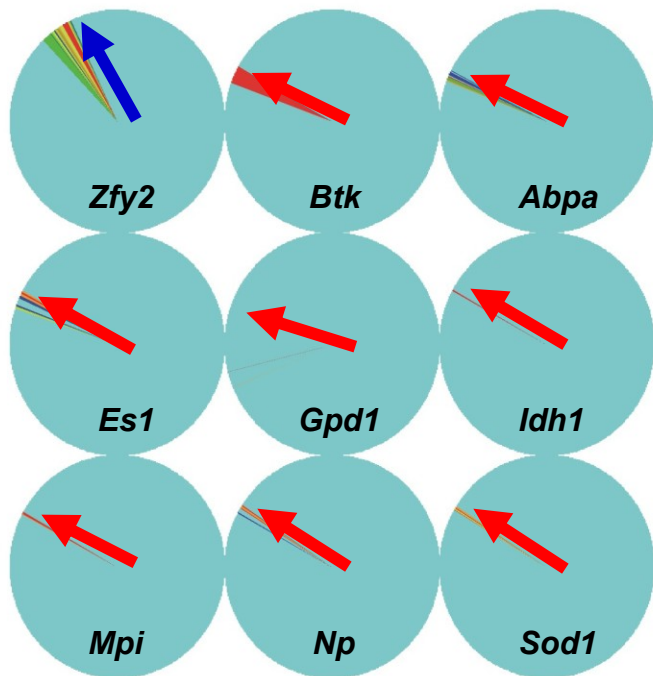
No. orientations = $N(N - 1)$

⇒ 3 sites: 6 different directions

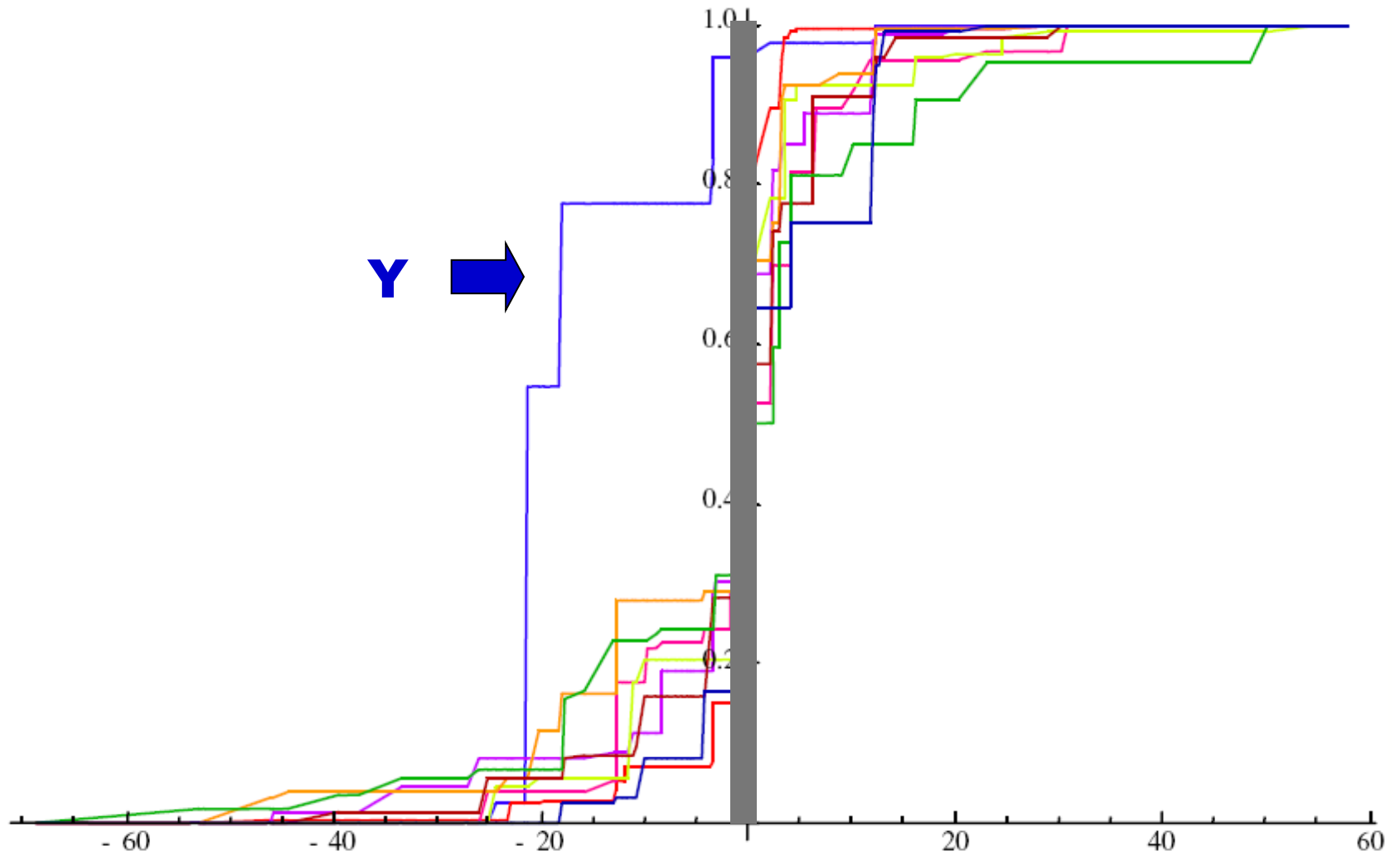
⇒ 20 sites: 380 directions
accuracy $\approx 1^\circ$

most likely direction

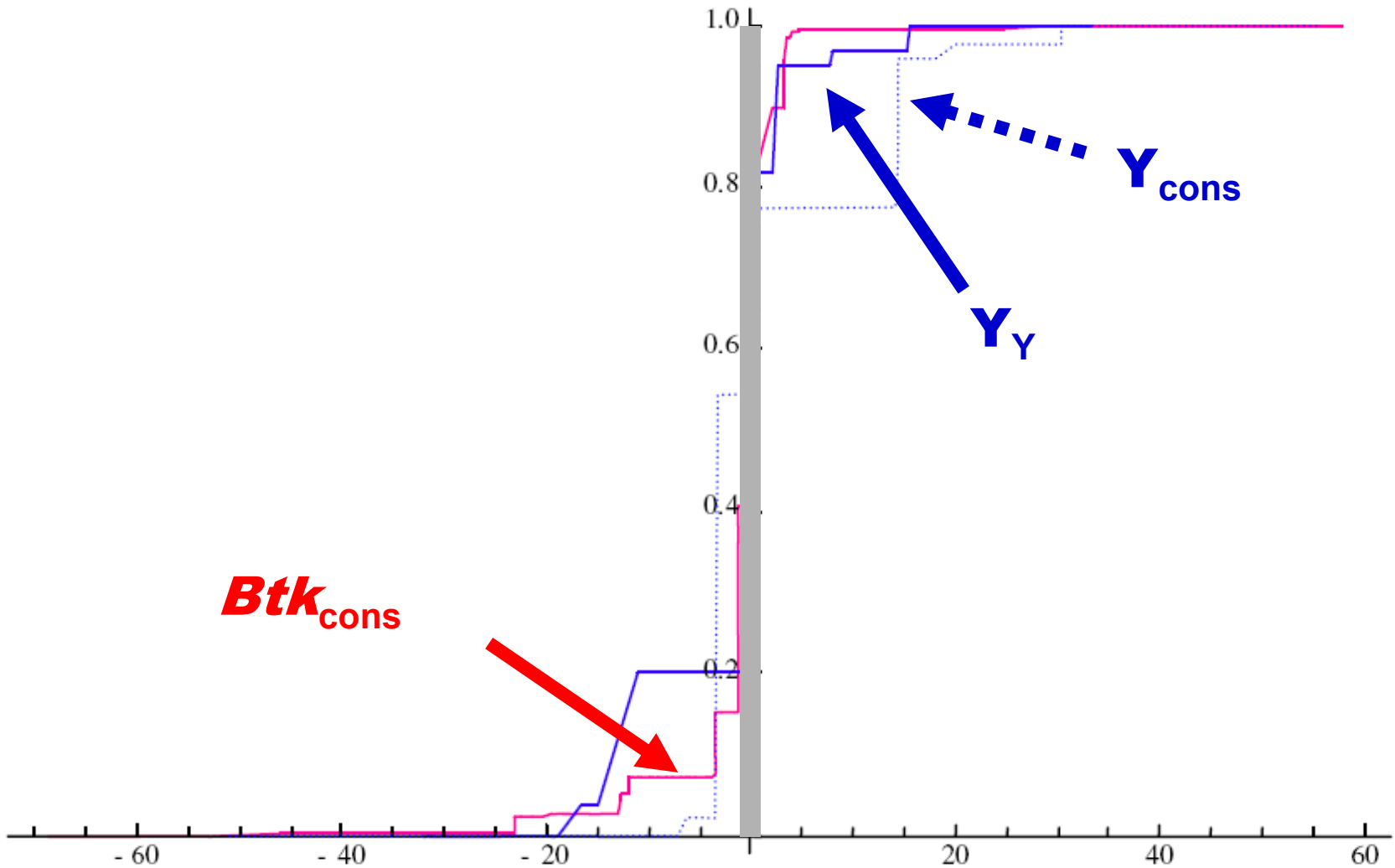


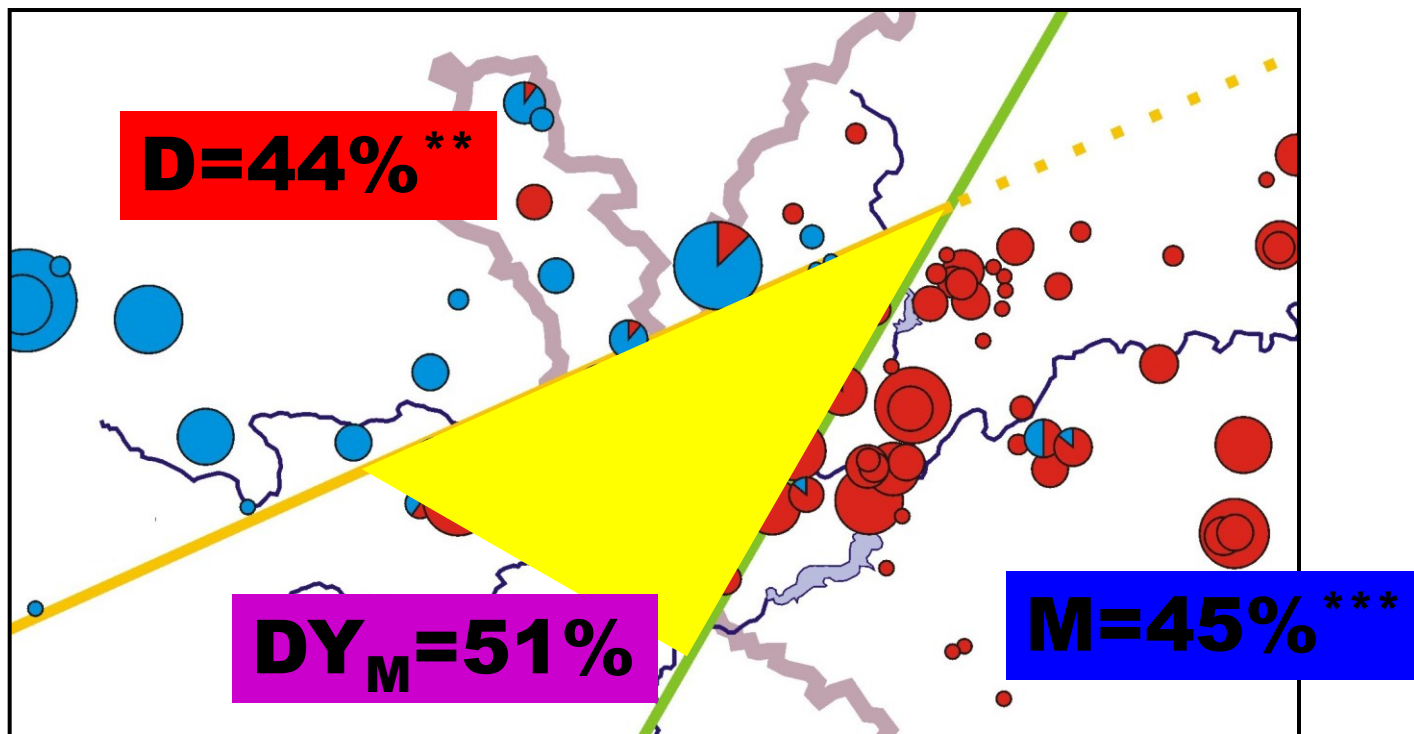
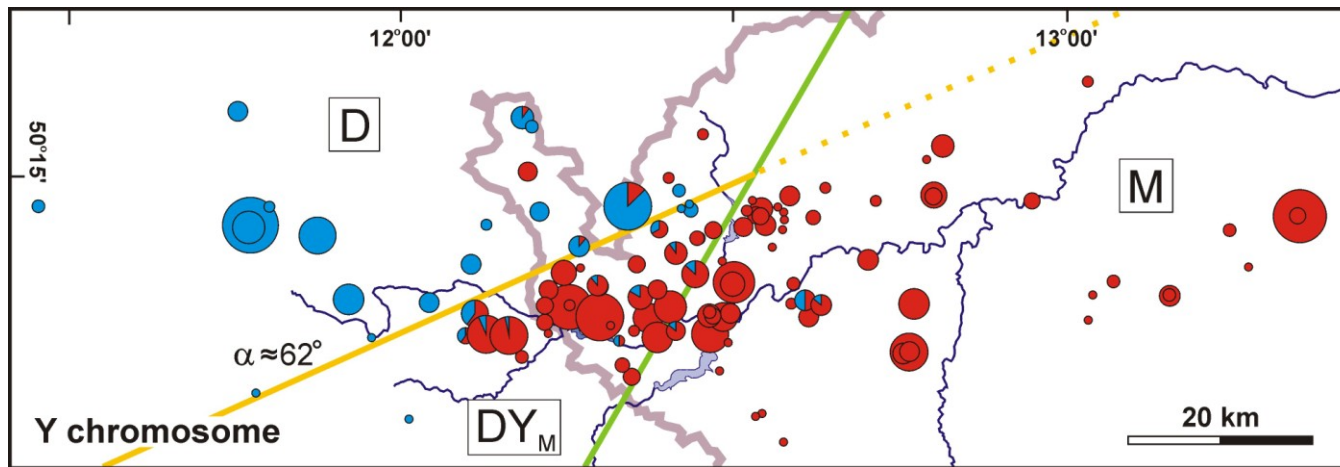


Monotonic clines – consensus orientation



X and Y monotonic clines – cons. and Y orientations

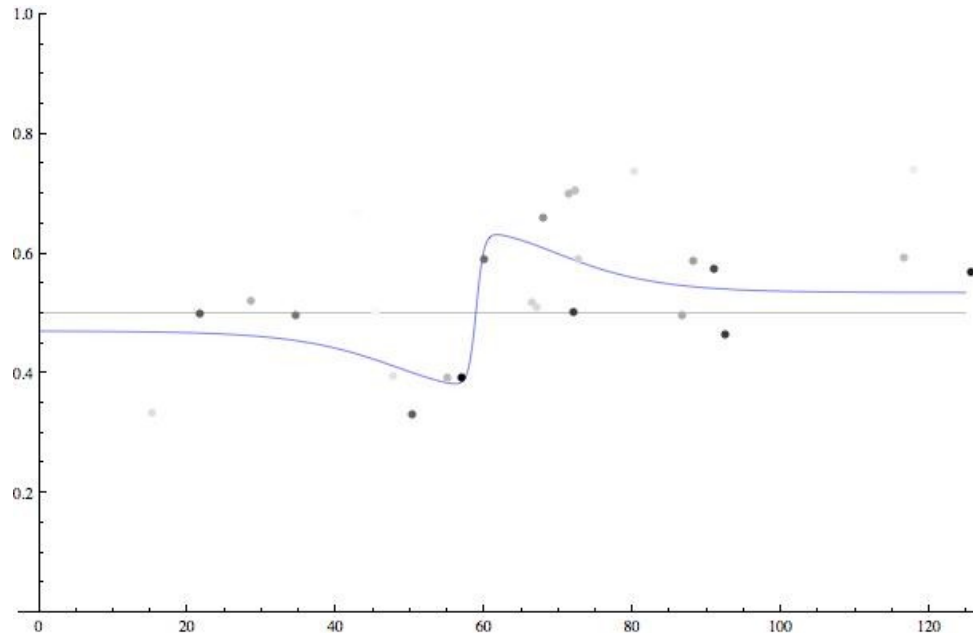




salient/invagination $\approx 330 \text{ km}^2$

- problém nezávislosti vzorků: F_{ST} a F_{IS} N_e

- zasílení (reinforcement):



$$p^* = p_0 + \frac{\Delta_t}{2} \left[1 + \frac{K}{Rw} \operatorname{sech} \left(\frac{y}{\Delta_t} \right) \right]$$

$$= \left(p_0 + \frac{\Delta_t}{2} \left[1 + \frac{K}{Rw} \operatorname{sech} \left(\frac{y}{\Delta_t} \right) \right] \right) \left(1 + \frac{K}{Rw} \operatorname{sech} \left(\frac{y}{\Delta_t} \right) \right)$$

Proč studovat hybridní zóny - speciace

- Dobzhanského-Mullerův model

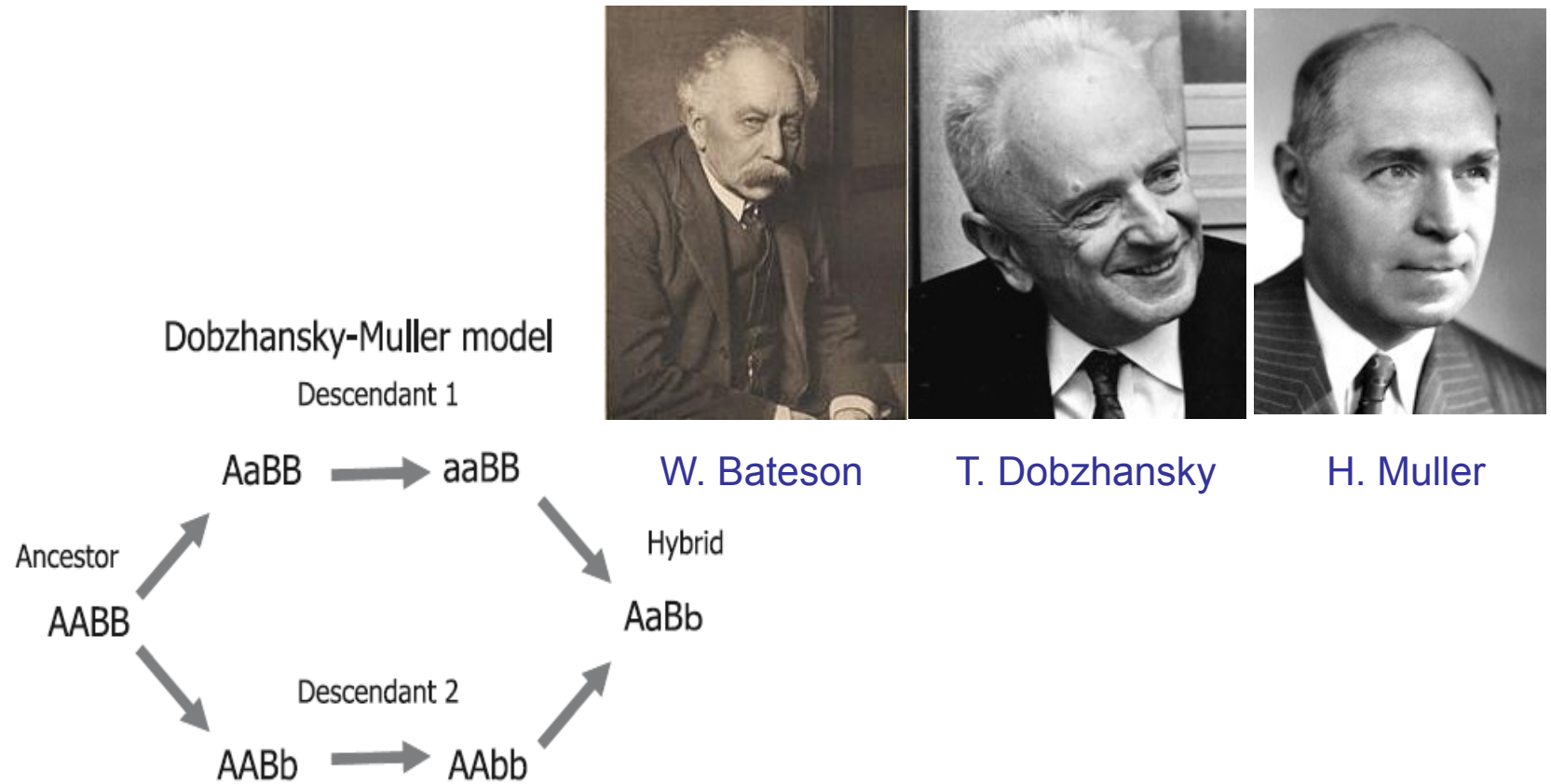


Fig. 1 The Dobzhansky–Muller model for postzygotic isolation (see text for a full explanation)

Proč studovat hybridní zóny - speciace

- Haldaneovo pravidlo
- role pohlavních chromozomů
- role genového konfliktu
- speciální geny: *Odysseus* (*Drosophila*), *Nup* (*Drosophila*), *Hst* (myš)



H. Allen Orr



Jerry Coyne

Programy pro analýzu hybridních zón:

- Analyse: Stuart J.E. Baird, Nick H. Barton (Mac)
- ClineFit: Adam Porter (PC)
- CFit: Thomas Lenormand (PC)
- (Geneland)



S.J.E. Baird



A. Porter



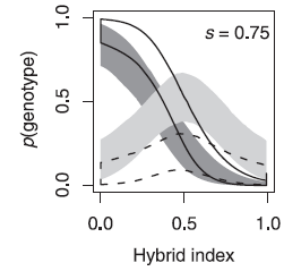
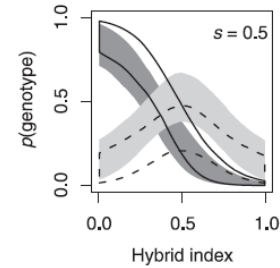
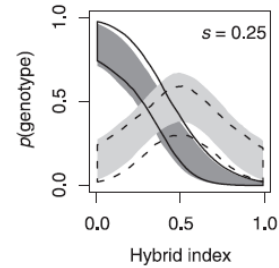
T. Lenormand



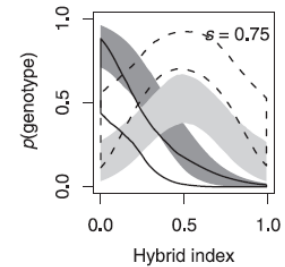
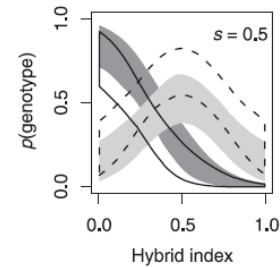
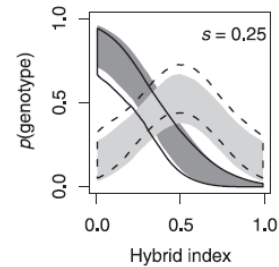
N.H. Barton

Gompert and Buerkle (2009): celogenomová analýza

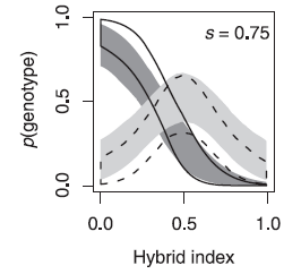
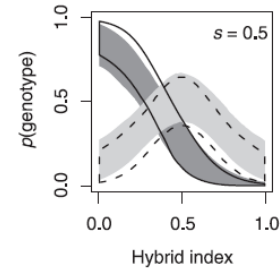
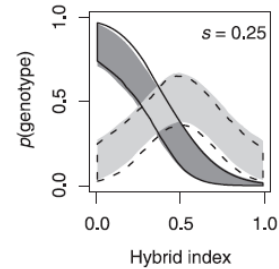
A. Underdominance



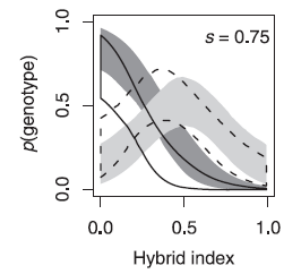
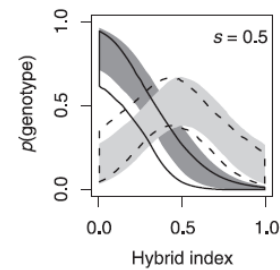
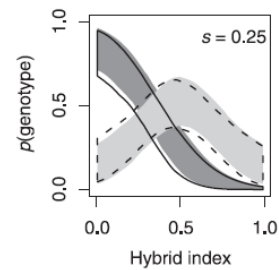
B. Overdominance



C. Epistasis



D. Directional selection



Cytonukleární nerovnováhy

- = nenáhodné asociace jaderných a cytoplazmatických (mitochondriálních) alel
- 3 × 2 tabulka

	jaderný genotyp:			
mtDNA:	AA	Aa	aa	celkem
<i>M</i>	u_1	v_1	w_1	x
<i>m</i>	u_2	v_2	w_2	y
celkem	u	v	w	1

Absence hybridizace

	jaderný genotyp:		
mtDNA:	AA	Aa	aa
<i>M</i>	+++	0	0
<i>m</i>	0	0	+++

Náhodné křížení, hybridní roj

	jaderný genotyp:		
mtDNA:	AA	Aa	aa
<i>M</i>	obs=exp	obs=exp	obs=exp
<i>m</i>	obs=exp	obs=exp	obs=exp

Hybridizace bez výraznější introgrese, křížení nezávisí na pohlaví

	jaderný genotyp:		
mtDNA:	AA	Aa	aa
<i>M</i>	++	obs=exp	0
<i>m</i>	0	obs=exp	++

Hybridizace bez introgrese, křížení závisí na pohlaví

	jaderný genotyp:		
mtDNA:	AA	Aa	aa
<i>M</i>	++	++	0
<i>m</i>	0	--	++

Hybridi se častěji kříží s méně diskriminujícím druhem

	jaderný genotyp:		
mtDNA:	AA	Aa	aa
<i>M</i>	obs=exp	++	--
<i>m</i>	obs=exp	--	++

Symetrická introgrese do obou druhů

	jaderný genotyp:		
mtDNA:	AA	Aa	aa
<i>M</i>	++	obs=exp	--
<i>m</i>	--	obs=exp	++

Možná introgrese, křížení závislé na pohlaví

	jaderný genotyp:		
mtDNA:	AA	Aa	aa
<i>M</i>	++	++	--
<i>m</i>	0	0	++