

Vzdálenější příbuznost jedinců

Sestry, bratři, sestřenice, bratřenci



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost

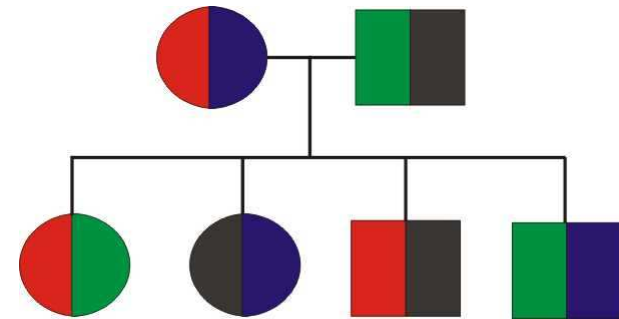


INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Příbuzenský koeficient r

- Celková „identity by descent“
- Diploidní organismy

– Rodič – potomek	0,5
– Sourozenci	0,5
– Jednovaječná dvojčata	1
– Nevlastní sourozenci	0,25
– Bratřenci a sestřenice	0,125
– Nepříbuzní	0



- RELATEDNESS, KINSHIP (Mac), ML-RELATE (WinXP) odhad pomocí ML např. z mikrosatelitů
- BAYES

Cynopterus sphinx

kaloň krátkonosý
Storz et al. 2001



- Kolonie složené z harémů, v harému samec a 1 až 37 samic
- Příbuzenská struktura kolonie a harémů (kin structure)?
- 10 mikrosatelitových lokusů, r , KINSHIP
- r blízké nule → jedinci v kolonii jsou nepříbuzní
- Zásadní role disperze (mláďata z kolonie se v dospělosti nedrží pospolu)

	Average pairwise r	95% confidence interval	No. pair- wise combin- ations
Mother–offspring pairs	0.494	0.478 to 0.511	185
Father–offspring pairs	0.508	0.485 to 0.530	118
Half-siblings	0.298	0.285 to 0.310	737
Pups (1997 cohort)	0.036	0.027 to 0.044	2211
Pups (1998 cohort)	−0.002	−0.006 to 0.003	6903
Adult females	−0.008	−0.010 to −0.006	21,736
Adult males	−0.001	−0.014 to 0.013	666

Cryptomys damarensis

Burland et al. 2004

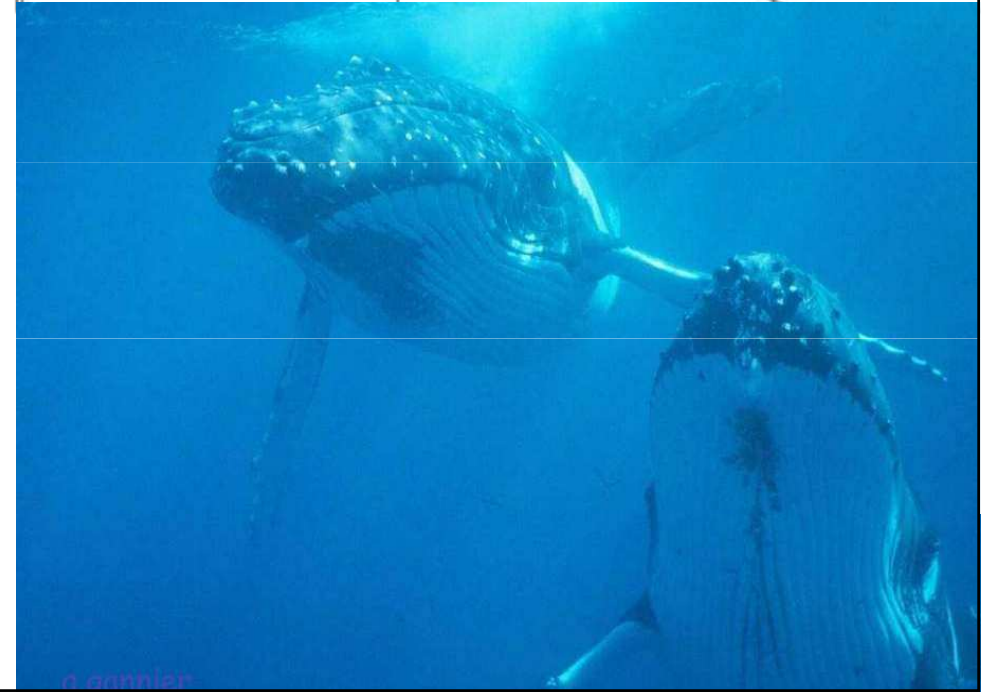
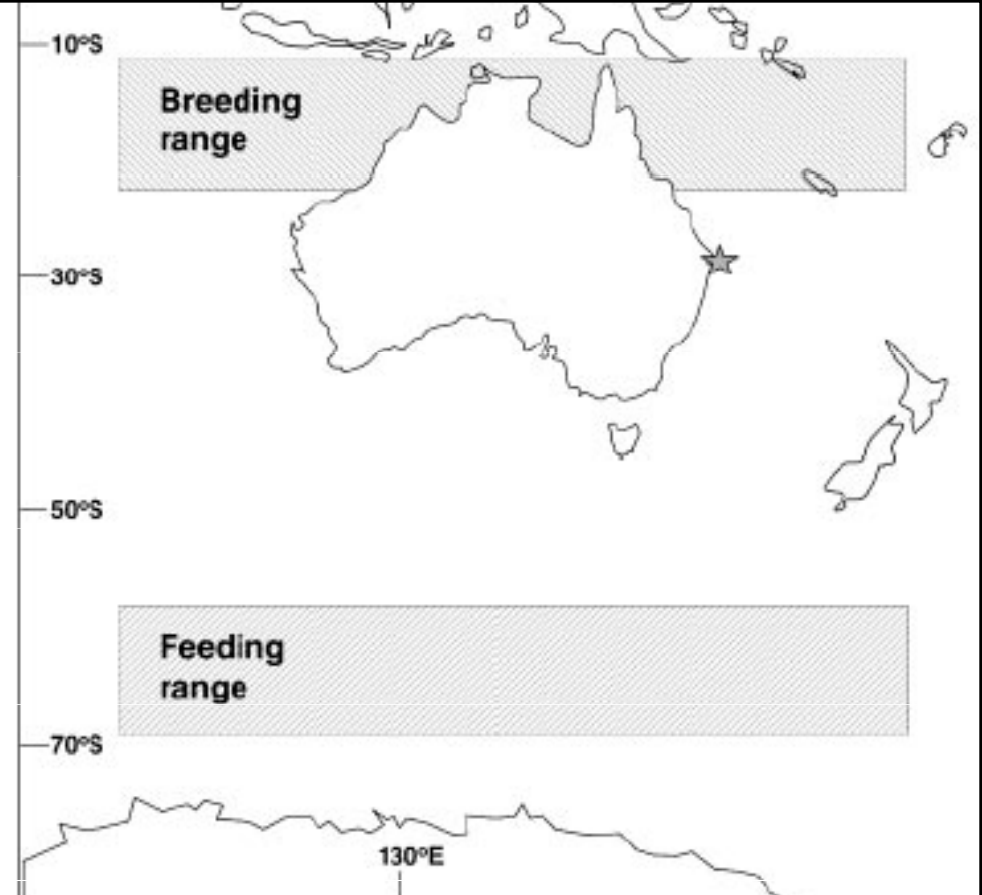
- Kolonie, i více než 40 jedinců
- Množí se jen 1 samice (královna) a 1 až 2 samci
- Mark-recapture → minimální disperze a výměna mezi koloniemi
- Laboratorní experimenty → inbreeding avoidance
- Vysvětluje to, proč se množí jen královna?
- 11 kolonií, mikrosatelity, RELATEDNESS
- Královna má mláďata i se samci, kteří nejsou v kolonii
- V kolonii často nepříbuzní jedinci opačného pohlaví
- Inbreeding avoidance nestačí k vysvětlení sociality
- Dominance královny



Megaptera novaeangliae

Valsecchi et al. 2002

- Cestují v malých skupinách
- Tvoří skupiny příbuzní?
Kin selection?
- Mikrosatelity (8 lokusů), KINSHIP,
NEWPAT
- Jediní příbuzní ve skupinách byly
matky a jejich potomci.
- Kromě nich hodnoty r stejné jako
při sloučení skupin dohromady
- Kin selection skupiny nevysvětluje

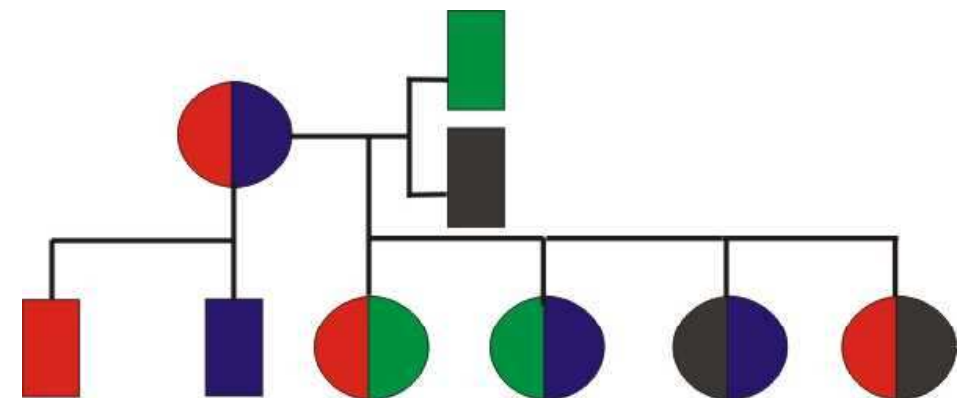
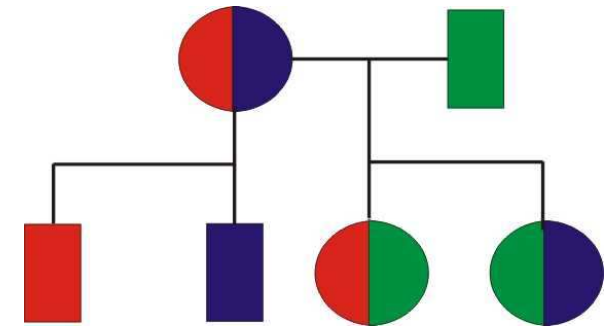




Haplodiploidie

Hamilton (1972) - inkluzivní fitness

- ♂♂ haploidní, ♀♀ diploidní
- Jeden otec
 - **Sestry:** 0,75
 - **Matka – dcera** 0,5
- Více otců
 - **Sestry:** 0,25 - 0,75
 - **Matka – dcera** 0,5
- Více matek i otců
r různé



Polistes dominulus

(dříve *P. gallicus*)

vosík francouzský *Queller et al. 2000*



- Hnízdo bez ochranného obalu
- Zakládá často více přezimovavších samic
- Dominantní samice klade vajíčka (>90%), subordinátní se starají o potravu
- Kin selection?
(Jsou si samice příbuzné?)
- Ve třetině případů jsou samice nepřibuzné
(ML 35% nepřibuzné
7% sestřenice
56% sestry)
- Jediná výhoda – nahrazení dominantní samice, pokud zahyne
- **Výjimka u sociálního hmyzu!**

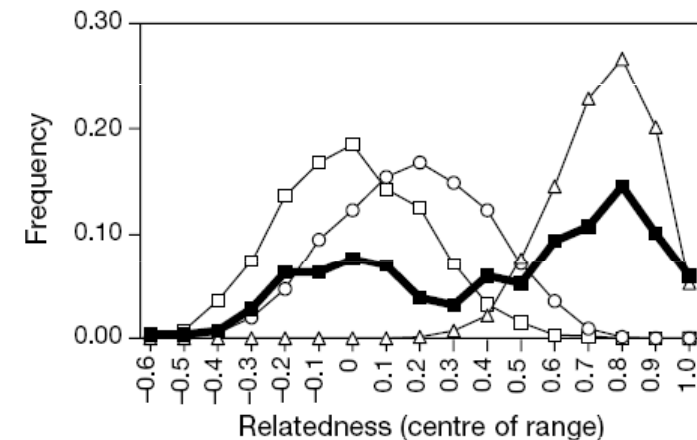


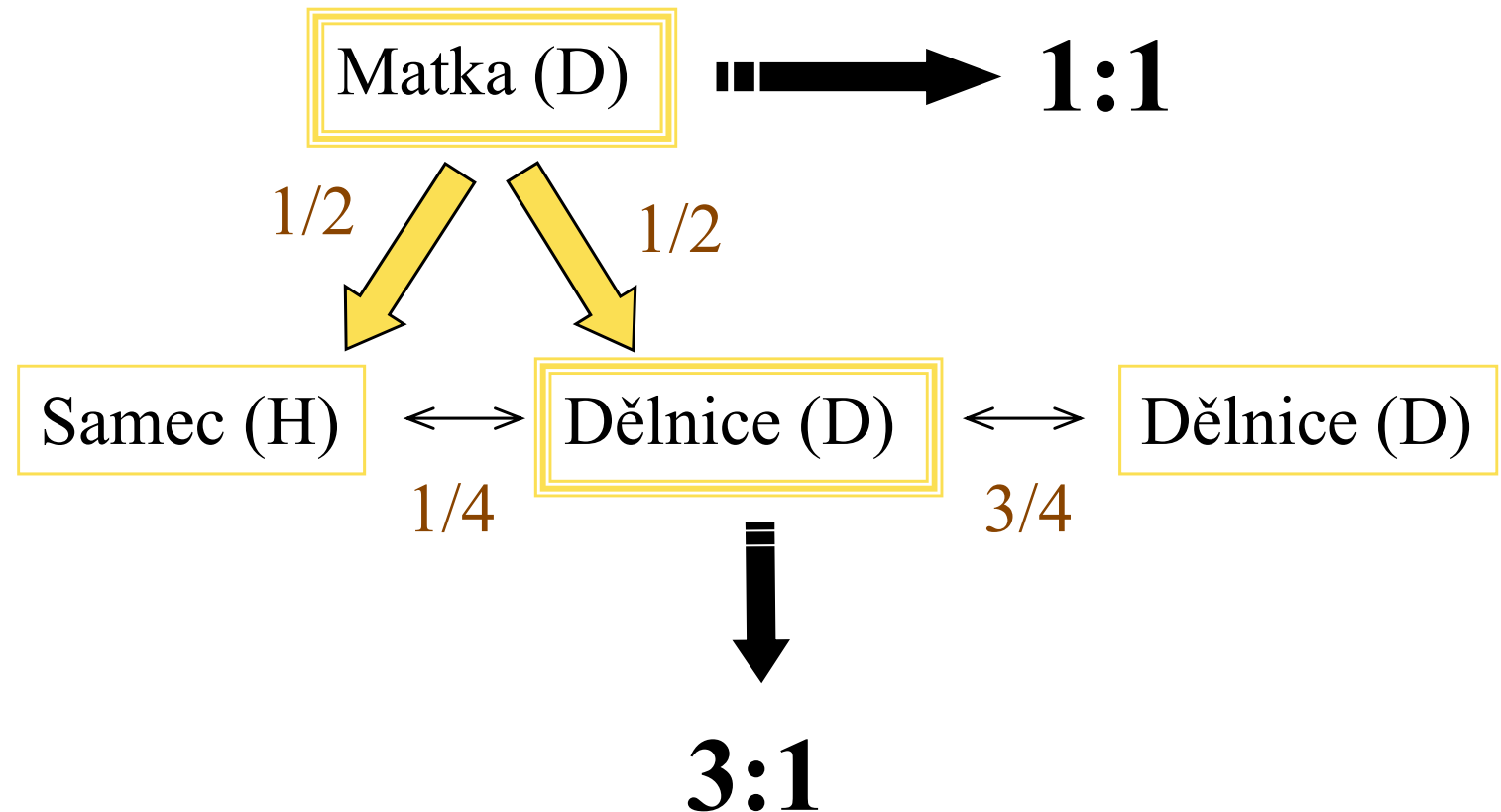
Figure 3 Observed relatedness distribution of *P. dominulus* foundresses (filled squares) and expected distributions for several relationships, grouped into intervals of width 0.1. The filled squares show the observed distribution for all relatedness estimates of foundress nestmate pairs, from the four foundress collections of Fig. 2. The other distributions, used in the likelihood analysis, show the distributions of relatedness estimates for simulated non-relatives (open squares, true $r = 0$), cousins (open circles, true $r = 3/16$) and full sisters (open triangles; true $r = 3/4$).

Sex ratio konflikt (Trivers and Hare 1976)

Předpoklady

(„assumptions“):

- samice je oplodněna jen jedním samcem
- náklady na samce a samice jsou stejné
- matka produkuje vajíčka a dělnice se starají o larvy



⇒ vzniká konflikt mezi matkou a dělnicemi

Analýza populační variability a struktury



Hierarchická populační struktura

Druh → populace → subpopulace (demy)

Předpoklady studia populačně-genetické struktury

- lokusy používané pro analýzu populační struktury jsou neutrální vůči selekci
- množství adaptivní variability koreluje s neutrální variabilitou
- popsáno mnoho výjimek (rozdíly v subpopulacích - neutrální vs. adaptivní)

Hierarchická populační struktura

Druh → populace → subpopulace (demy)

Hlavní otázky populačně-genetické analýzy:

- Jak je variabilní daná populace a jaká je její efektivní velikost (neutrální genetická teorie: $H_e = 4N_e\mu / [4N_e\mu + 1]$)
- Nachází se daná populace v období demografické expanze nebo poklesu?
- Existuje mezi dvěma subpopulacemi bariéra toku genů a jak je silná? Jaká je prostorová genetická struktura?
- Vyskytují se v populacích imigranti nebo jejich potomci (hybridi)?

Diploidní single-locus markery (mikrosatelity)

počet lokusů

počet jedinců

počet populací

počet vzorků v 1. populaci

počet vzorků v 2. populaci, atd.

geografické koordináty

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	AA	A
1	11	233	10	30	22	25	22	18	23	12	27	25	29															
2	Allele frequency																											
3	ID	Pop	Ppip01	Ppip02	Ppip04	Ppip06	EF1	EF4	EF6	Paur05	NN18	NnP217	NnP219	X	Y													
4	TYN1	TYN	174	176	128	128	213	215	120	132	166	175	236	247	174	188	249	251	287	291	205	209	140	170			48.76500	17.00750
5	TYN2	TYN	167	167	132	132	207	207	130	136	169	175	230	245	182	188	247	249	287	287	205	218	166	166			48.76500	17.00750
6	TYN3	TYN	176	178	128	128	207	207	130	130	169	169	0	0	184	190	249	249	283	293	209	213	166	170			48.76500	17.00750
7	TYN4	TYN	180	180	130	132	207	207	118	124	171	173	220	243	184	190	247	249	283	285	209	214	140	166			48.76500	17.00750
8	TYN5	TYN	174	174	128	128	207	207	128	138	179	181	241	241	182	188	247	253	0	0	205	209	158	162			48.76500	17.00750
9	TYN6	TYN	180	182	128	130	209	209	136	136	173	175	241	243	184	186	253	253	295	325	209	213	162	170			48.76500	17.00750
10	TYN7	TYN	174	180	128	130	215	215	130	130	173	173	241	241	190	190	249	249	285	325	209	213	158	162			48.76500	17.00750
11	TYN8	TYN	174	175	128	134	207	221	128	138	171	177	220	240	178	186	249	249	287	293	213	213	162	166			48.76500	17.00750
12	TYN9	TYN	156	178	126	130	209	209	128	149	177	177	220	230	184	188	249	255	287	287	217	218	158	166			48.76500	17.00750
13	TYN10	TYN	167	178	128	130	209	209	132	134	171	175	243	245	184	186	245	247	285	287	205	218	158	174			48.76500	17.00750
14	TYN11	TYN	170	174	130	130	217	217	130	138	173	175	0	0	182	190	251	257	289	291	213	213	166	170			48.76500	17.00750
15	TYN12	TYN	174	176	130	132	0	0	134	134	175	177	220	220	186	186	249	251	293	297	209	209	158	162			48.76500	17.00750
16	TYN13	TYN	166	176	136	136	215	217	132	138	169	169	220	245	178	186	249	251	287	287	205	213	162	170			48.76500	17.00750
17	TYN14	TYN	162	176	136	136	215	217	132	138	169	169	220	245	178	186	249	251	287	287	205	213	162	170			48.76500	17.00750
18	TYN15	TYN	156	176	136	136	215	217	132	138	169	169	220	245	178	186	249	251	287	287	205	213	162	170			48.76500	17.00750
19	TYN16	TYN	168	176	128	128	215	217	132	134	173	175	243	243	178	178	247	249	289	289	205	209	162	170			48.76500	17.00750
20	TYN17	TYN	178	178	126	130	207	211	132	132	171	175	220	238	176	180	249	255	289	289	178	209	162	166			48.76500	17.00750
21	TYN18	TYN	161	174	130	130	213	213	132	132	173	177	245	245	178	178	243	249	289	289	205	209	162	182			48.76500	17.00750
22	TYN19	TYN	174	180	128	132	213	213	134	134	169	169	220	220	174	182	249	249	285	285	209	213	131	131			48.76500	17.00750
23	TYN20	TYN	176	176	130	130	0	0	138	151	171	171	247	247	186	188	249	255	287	287	209	209	131	166			48.76500	17.00750
24	TYN21	TYN	178	178	128	134	213	213	132	134	171	173	245	245	180	188	247	249	285	287	209	209	144	154			48.76500	17.00750
25	TYN22	TYN	156	175	128	132	217	217	124	132	177	177	220	220	180	182	251	253	287	297	209	217	170	170			48.76500	17.00750
26	TYN23	TYN	168	176	128	128	213	213	120	153	173	173	220	236	178	180	245	253	285	287	209	213	154	162			48.76500	17.00750
27	TYN24	TYN	176	176	130	130	219	219	132	149	175	175	216	245	182	184	255	255	283	297	205	209	131	174			48.76500	17.00750
28	TYN25	TYN	177	179	128	130	209	213	126	126	156	173	241	241	188	188	249	255	289	297	198	213	158	166			48.76500	17.00750
29	TYN26	TYN	177	179	126	130	201	201	118	124	171	179	218	245	174	184	249	255	295	295	205	205	158	166			48.76500	17.00750
30	TYN27	TYN	176	176	126	128	207	207	120	153	169	173	220	220	182	188	249	255	291	291	205	209	136	162			48.76500	17.00750
31	TYN28	TYN	168	172	128	132	219	219	130	130	169	175	249	249	186	188	245	253	285	289	209	213	132	170			48.76500	17.00750
32	TYN29	TYN	170	180	128	130	219	219	130	130	171	171	243	243	184	184	249	255	285	289	209	213	166	178			48.76500	17.00750
33	TYN30	TYN	170	177	124	130	215	215	138	138	171	177	232	236	184	186	249	253	285	291	209	209	162	174			48.76500	17.00750
34	NOV1	NOV	172	176	128	134	209	219	120	120	169	175	253	253	182	184	251	255	289	295	178	209	162	166			48.83320	16.50610
35	NOV2	NOV	178	178	130	130	209	209	128	132	173	173	238	243	182	184	249	251	285	287	205	209	136	170			48.83320	16.50610
36	NOV3	NOV	163	165	126	126	207	213	122	124	173	175	220	245	178	186	247	247	285	285	205	213	133	179			48.83320	16.50610
37	NOV4	NOV	167	178	128	134	205	205	118	124	173	177	220	220	186	188	253	255	287	289	205	213	162	166			48.83320	16.50610
38	NOV5	NOV	176	178	128	130	201	201	130	130	173	177	243	245	174	184	247	249	287	293	201	209	162	170			48.83320	16.50610
39	NOV6	NOV	176	178	126	130	209	215	128	134	166	173	0	0	184	184	245	245	287	287	205	213	162	166			48.83320	16.50610

pop1

pop2

genotypy, tj. velikosti fragmentů v populaci

Velké množství populačně-genetických programů

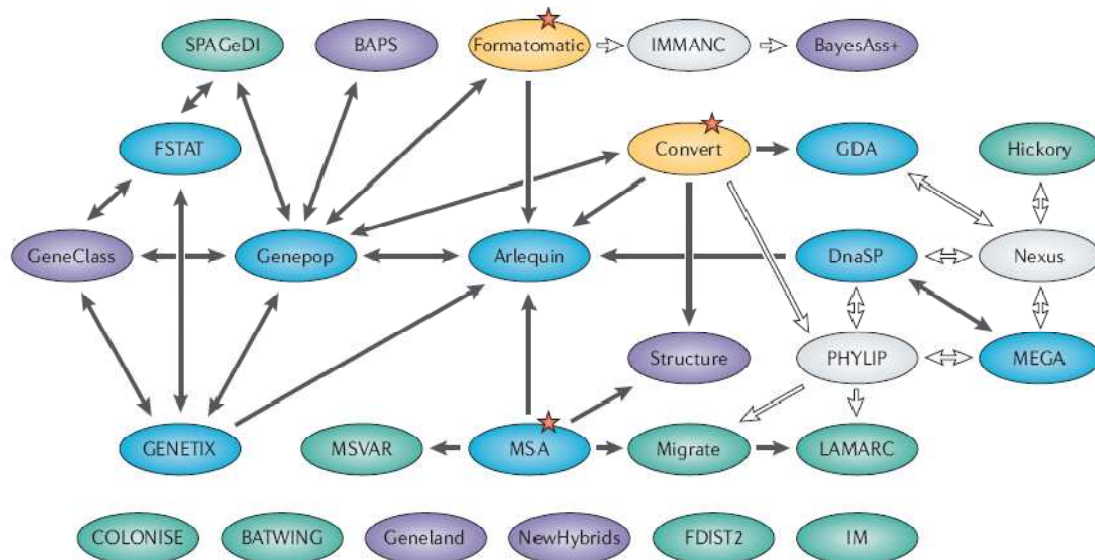
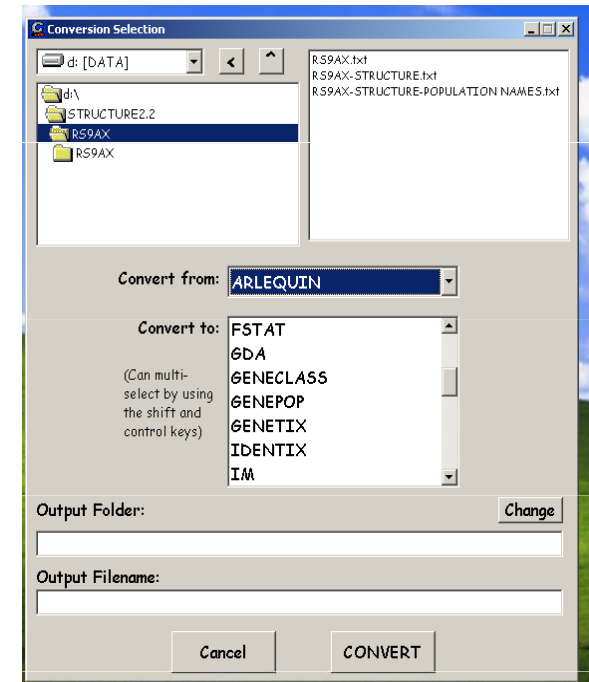
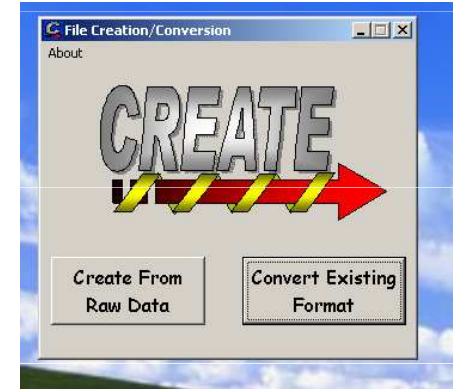


Figure 1 | **Flow chart of possible data exchange between different population genetics programs.** Although many programs have their own input-file specification, data files can still be exchanged between most programs (black arrows), avoiding tedious reformatting processes. The red stars are recommended starting points to format an initial data set. Blue ellipses represent multi-purpose packages, whereas individual-centred programs are shown in violet. The two conversion programs are shown in yellow. Specialized programs are shown in green, and light grey ellipses represent programs that are not reviewed here, but the data formats of which are used by other programs allowing indirect data exchange (white arrows). The data files associated with the programs listed on the bottom row cannot be exchanged directly with the other programs.



Computer programs for population genetics data analysis: a survival guide

Laurent Excoffier and Gerald Heckel

Účel populačně-genetické analýzy

Table 5 | List of computer programs suited for a given analysis and genetic marker

	Multi-allelic markers*	STR	Dominant markers (AFLP)	SNP	DNA sequences
Descriptive statistics	Arlequin, FSTAT, GDA, Genepop, GENETIX, MSA, SPAGeDi, Hickory		SPAGeDi		Arlequin, DnaSP, MEGA
Linkage disequilibrium	Arlequin, FSTAT, GDA, Genepop, GENETIX, Structure				
Analysis of population subdivision	Arlequin, FSTAT, GDA, Genepop, GENETIX, MSA, SPAGeDi, Hickory, Structure, BAPS, Geneland	Arlequin, FSTAT, GDA, Genepop, MSA, SPAGeDi	Hickory		Arlequin, DnaSP, MEGA
Detection of new immigrants: known populations	BayesAss+, GeneClass				
Detection of new immigrants: inferred populations	BAPS, NewHybrids, Structure, Geneland	BATWING, IM, LAMARC, MSVAR			
Demographic expansion or decline		BATWING, IM, LAMARC, Migrate, MSVAR		BATWING, LAMARC, Migrate	Arlequin, DnaSP, IM, LAMARC, Migrate
Population size	Migrate	BATWING, IM		BATWING, LAMARC, Migrate	IM, LAMARC, Migrate
Divergence time	Arlequin, FSTAT, GDA, Genepop, GENETIX	BATWING, IM, LAMARC, Migrate, MSVAR		BATWING, LAMARC, Migrate	DnaSP, IM, LAMARC, Migrate
Migration rates	Arlequin, FSTAT, Genepop, BayesAss+, COLONISE, Migrate	BATWING, IM, LAMARC, Migrate, MSVAR		BATWING, LAMARC, Migrate	DnaSP, IM, LAMARC, Migrate
Neutrality tests	Arlequin, FDIST2				Arlequin, DnaSP, MEGA
Spatially explicit analyses	SPAGeDi, Geneland, COLONISE				

*By multi-allelic markers, we mean loci for which no specific mutation model is assumed, or for which mutations can be neglected. In the latter case, computations are based on allele frequencies only. Otherwise, specific mutation models are assumed. For example, for STRs, the number of repeats in the DNA sequence, STR and SNP allele frequencies, as well as nucleotide frequencies are used. Several packages to estimate descriptive statistics and linkage disequilibrium, and to detect new immigrants. AFLP, amplified fragment length polymorphism; STR, short tandem repeat.

frekvence alel

frekvence alel +
mutační model

1. Vnitropopulační variabilita (popis získaných dat)

Polymorfismus

- podíl polymorfních lokusů (znaků) – 95 % nebo 99 % (např. 0,8 = 4 z pěti zkoumaných mikrosatelitů mají v populaci alespoň 2 alely, z nichž ta vzácnější dosahuje frekvence alespoň 1% nebo 5%)

Počet alel (number of alleles)

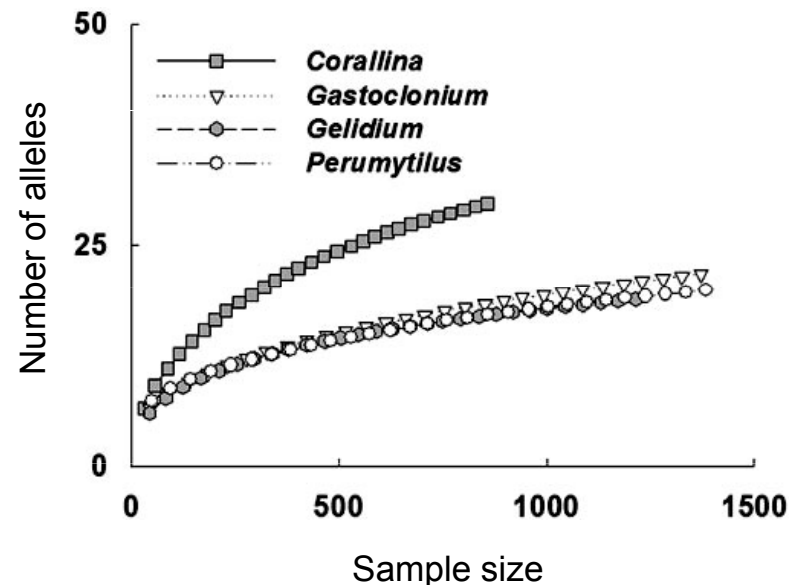
- počet alel na lokus

Alelická bohatost (allelic richness)

- počet alel na lokus vztažený k velikosti vzorku (metodou „rarefaction“)

Pozorovaná heterozygotnost (observed heterozygosity)

- průměrná četnost heterozygotů v jednotlivých lokusech



Hardy-Weinbergova rovnováha (HWE)

Př. Jeden lokus se 2 alelami

Alela	Četnost alely
A	p
a	q

$$p + q = 1$$

p, q - zjistíme analýzou svých vzorků

Genotyp	Očekávaná četnost genotypu
AA	p^2
Aa	$2pq$
aa	q^2

= Hardy-Weinbergova rovnováha

- četnosti genotypů zjistíme analýzou svých vzorků
- odchylky od očekávaných četností \Rightarrow např. χ^2 test

Očekávaná heterozygotnost (expected heterozygosity, H_e) při HWE

$H_e = 1 - (p^2 + q^2)$ pro 1 lokus se 2 alelami s četností p a q

Předpoklady HWWE

- náhodné párování (panmixia)
- zanedbatelný efekt mutací a migrací („closed populations“)
- nekonečně velká populace
- Mendelovská dědičnost použitých markerů
- neutrální znaky – žádná selekce

- znaky nejsou ve vazbě – kontrola na „linkage disequilibrium“ (vazebná nerovnováha)



2 lokusy ve fyzické blízkosti
(snížená pravděpodobnost rekombinace
linkage disequilibrium)

vs.



nebo



2 lokusy fyzicky vzdálené
(pravděpodobnost rekombinace není ovlivněna
linkage equilibrium)

Odchytky od HW rovnováhy

- **Test HWE** – nejlépe Genepop („exact probability tests“) – pokud jsou odchytky, tak některý předpoklad HWE nebyl splněn
- **nadbytek heterozygotů** = negativní asortativní páření (tj. cílené rozmnožování nepodobných jedinců) – použité lokusy mohou být výhodné v heterozygotním stavu (např. geny MHC)
- **nedostatek heterozygotů**
 - inbreeding (postihuje všechny lokusy stejně)
 - nulové alely (jen na některých lokusech bude deficit heterozygotů)

Příklad – stanovení variability populace

Jedinec	Locus 1	Locus 2	Locus 3	Locus 4	Průměr
Ind 1	170/170	223/227	116/116	316/316	
Ind 2	170/172	223/225	112/112	316/316	
Ind 3	172/172	223/225	112/112	316/316	
Ind 4	170/172	223/227	112/112	316/316	
Počet alel	2	3	2	1	2
Ho	0,5	1,00	0	0	0,375
p	0,5	p = 0,5	0,75	1,00	
q	0,5	q = 0,25 r = 0,25	0,25	0	
He	0,5	0,625	0,375	0	0,375

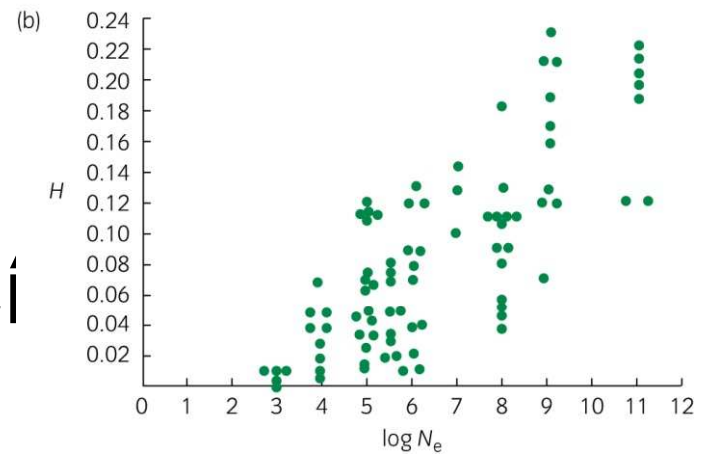
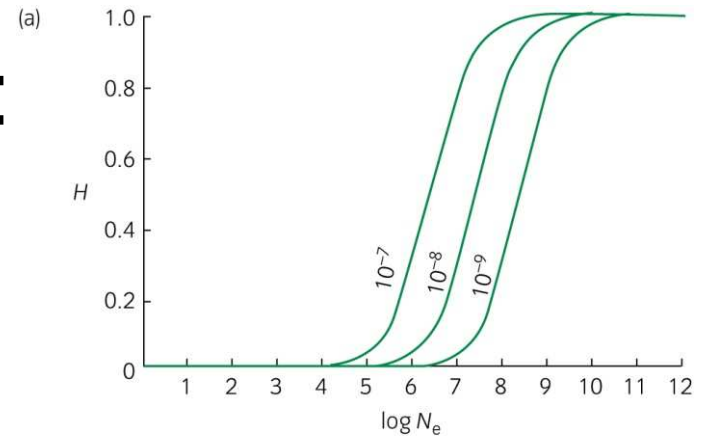
$$H_e = 1 - (p^2 + q^2)$$

Polymorfismus = 0,75

$$H_e = 1 - (p^2 + q^2 + r^2)$$

Použití údajů o genetické variabilitě

- neutrální genetická teorie:
$$H_e = 4N_e\mu / [4N_e\mu + 1]$$
- mutation-drift equilibrium
- srovnání různých populací a jejich N_e (H_e , AR atd.)



$N \sim H_e$... nemusí to být pravda

- vliv historického vývoje populací („bottlenecks“)
- Northern elephant seals *Mirounga angustirostris* – 120 000 jedinců – 50 allozymových lokusů – žádná variabilita

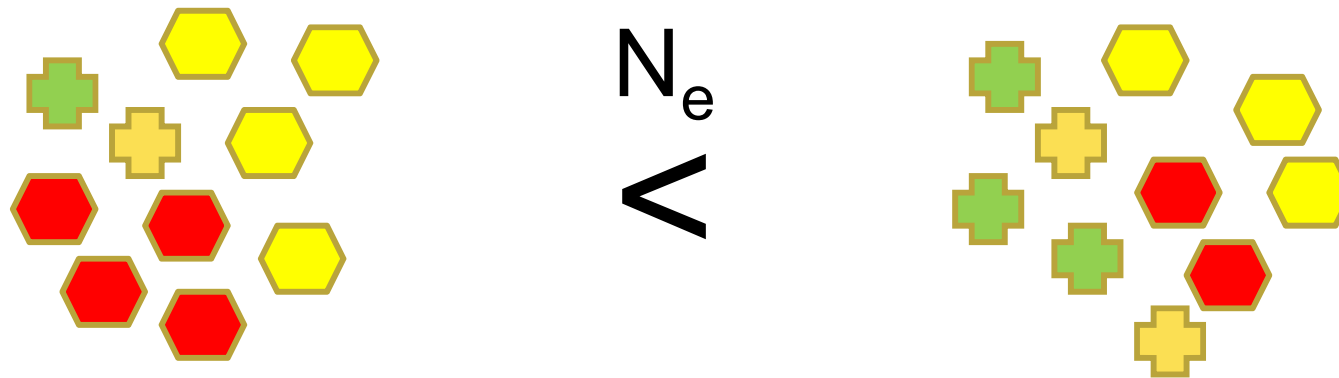


rypouš severní



Efektivní velikost populace (N_e)

- N_e = velikost ideální populace (náhodné páření, rovnoměrný poměr pohlaví), která ztrácí genetickou diverzitu stejnou rychlostí jako aktuální populace (vlivem náhodného driftu)
- ovlivněna genetickou a věkovou strukturou, poměrem pohlaví, intenzitou inbreedingu atd.

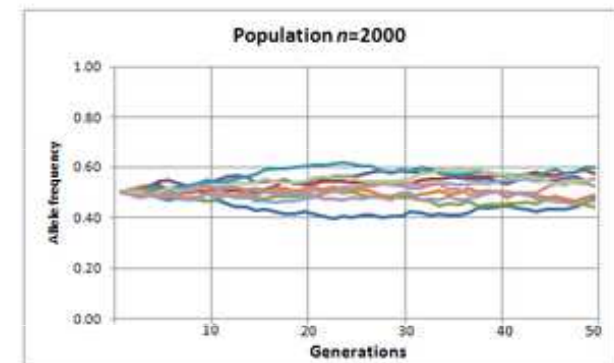
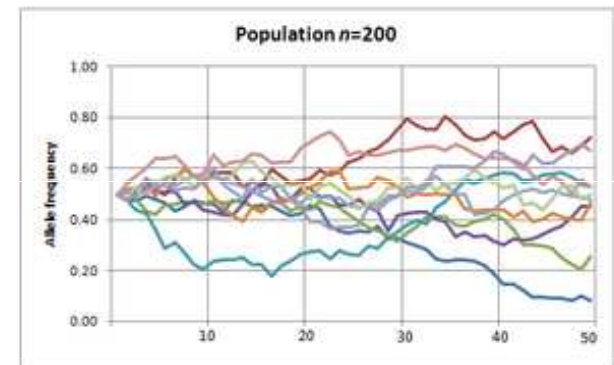
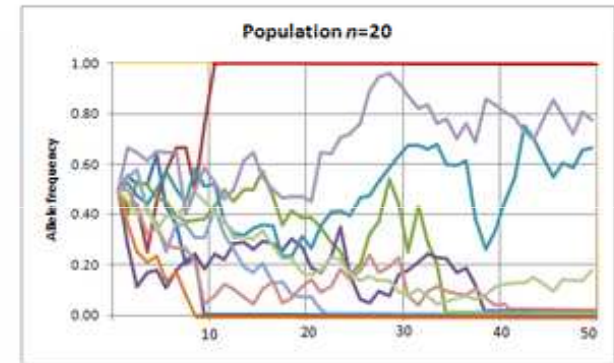


- vývoj genetické variability v malých populacích závisí na N_e více než na N

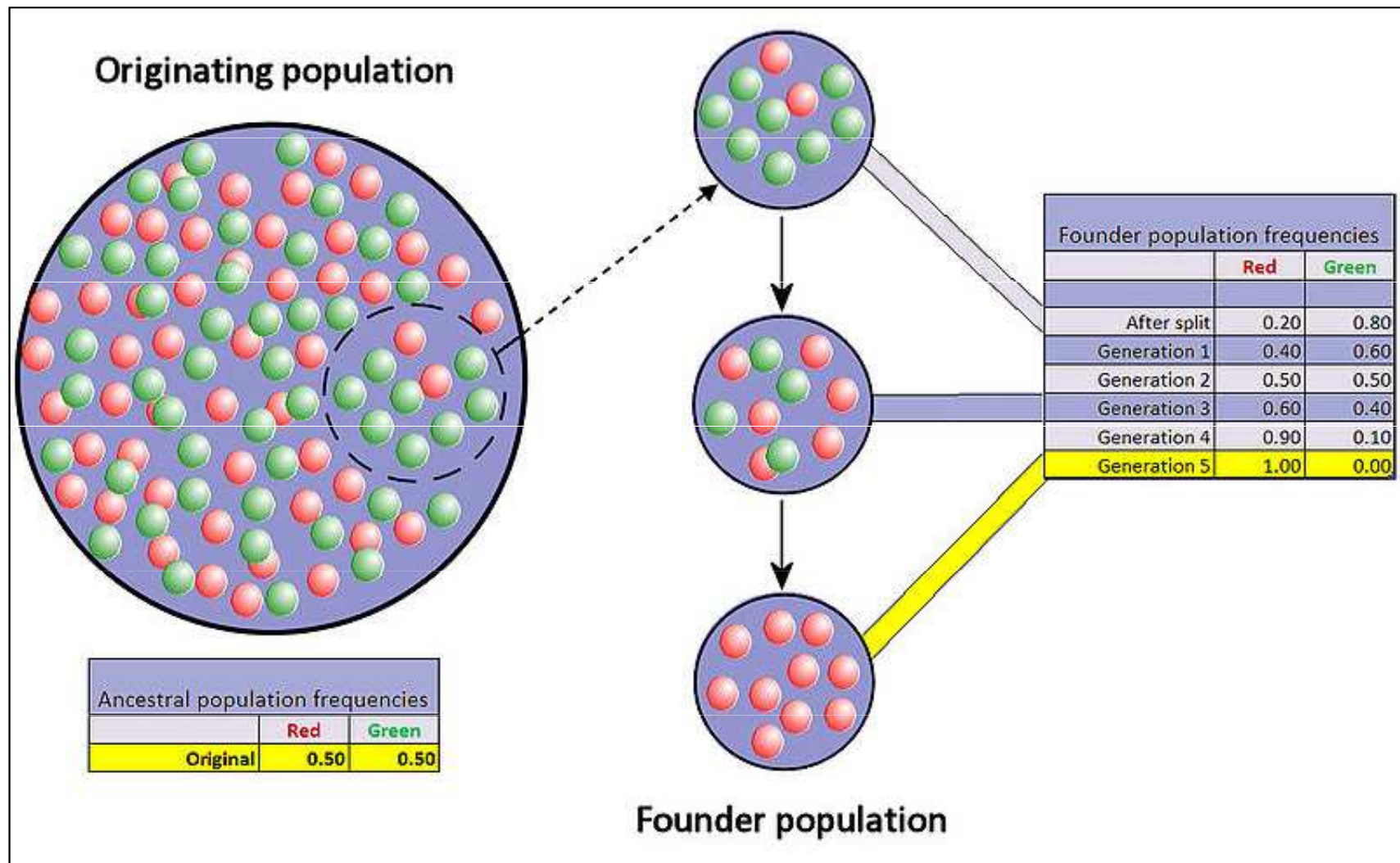
Genetický drift



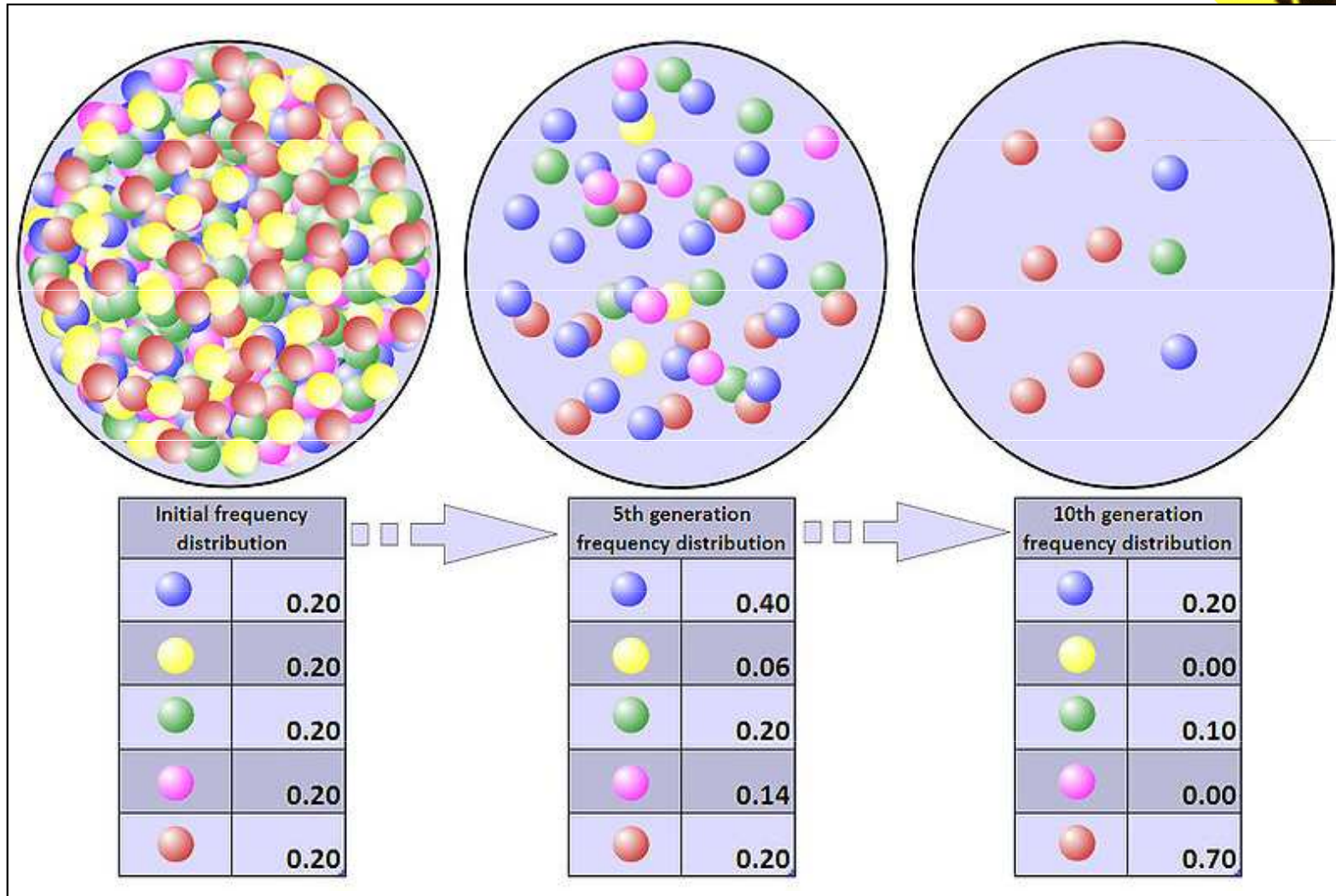
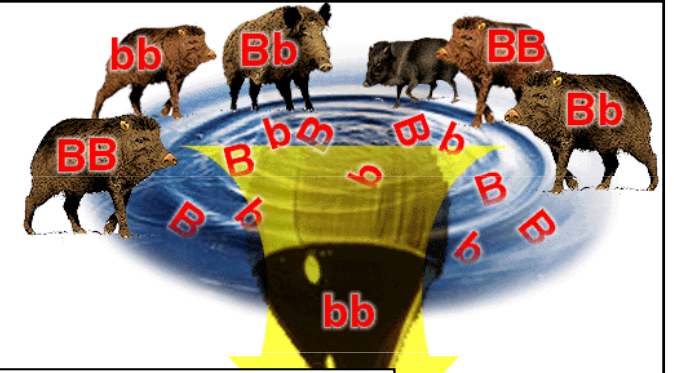
- Náhodné změny ve frekvencích alel
- Intenzita driftu závisí na velikosti populace (viz ochranářská genetika)
- Specifické případy – founder effect, bottleneck



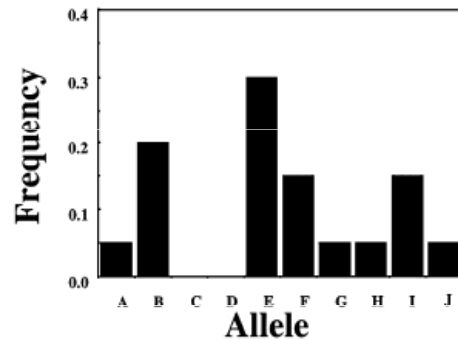
Founder effect („jev zakladatele“)



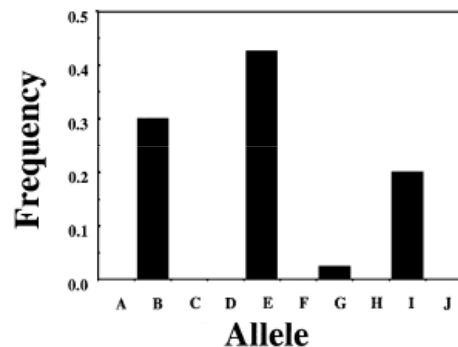
Bottleneck



Detekce bottlenecku



Reduction in population size



50% reduction in no. of alleles
20% reduction in size range

Při bottlenecku vymizí nejdříve vzácné alely, rychleji než se sníží heterozygotnost nebo rozsah alel

Nutno znát (předpokládat) mutační model – pak se nasimuluje „mutation-drift“ rovnováha a srovnává se se skutečným stavem

Program BOTTLENECK: počet alel vs. heterozygotnost

Program M Ratio: počet alel vs. rozsah alel

Předpoklad testů: Populace v HW rovnováze

Bottleneck



- Při bottlenecku
 - redukce počtu alel
 - ovlivnění heterozygotnosti není tak rychlé
 - více heterozygotů než by vyplývalo z populačního modelu (IAM, TPM, SMM)
- Nutno definovat mutační model, předpokladem je HW rovnováha, testuje se mutation-drift equilibrium
- Program BOTTLENECK

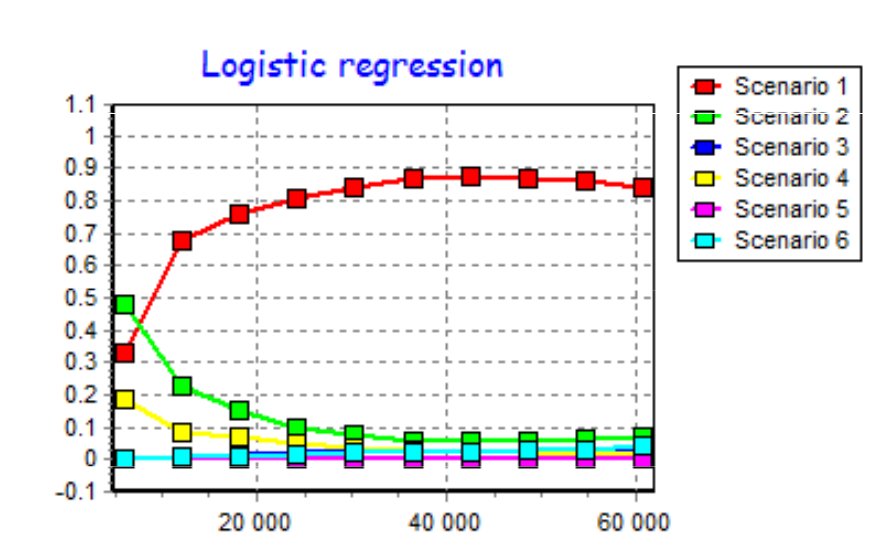
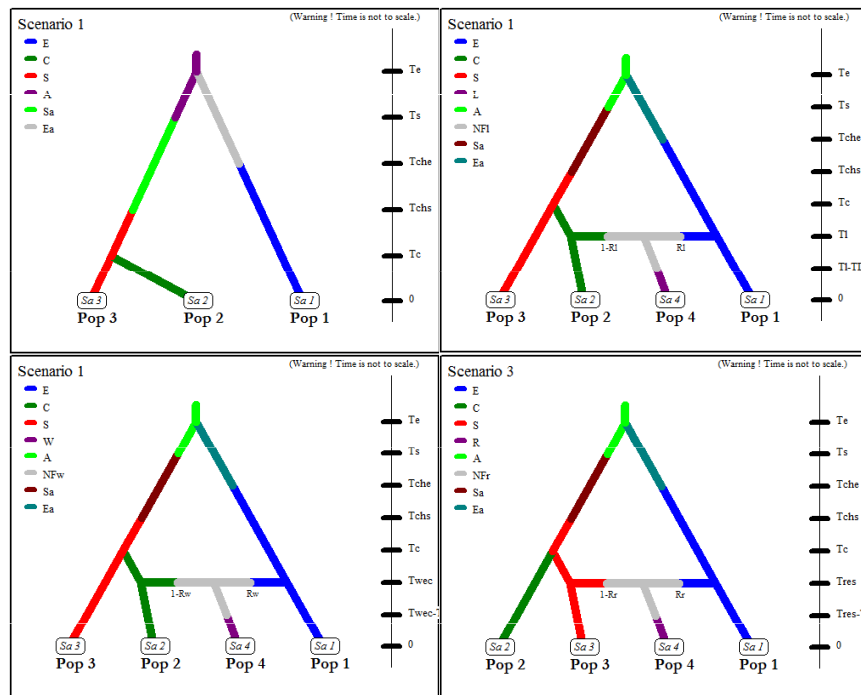
- Záleží na zvoleném modelu
- Ale SMM asi neplatí stoprocentně

Table 4 Departures from mutation-drift equilibrium in yellowhammer samples

Sampling sites	IAM	TPM	SMM
DEV	0.0039**	0.0078**	0.3438
GWE	0.0039**	0.0391*	0.7656
CUM	0.0039**	0.0391*	0.8125
OXO	0.0039**	0.0117*	0.3438
YOR	0.0039**	0.0117*	0.7656
T & W	0.0078**	0.1875	0.8125
LEI	0.0195*	0.2891	0.6563
SUF	0.0039**	0.0195*	0.6563

Detekce bottlenecku nebo expanze – Bayesiánský přístup

- **Komplexní Bayesiánský přístup** (založen na koalescenční teorii)
 - Detekce bottlenecku i expanze
 - Vhodné při dlouhodobějších změnách
 - Markov chain Monte Carlo simulations
 - Beaumont M. – např. program MSVAR nebo DIY ABC



Testování alternativních scénářů vývoje populací v programu DIY ABC

Otters in central Europe

- strong decline of population numbers in last century
- fragmentation of distribution area

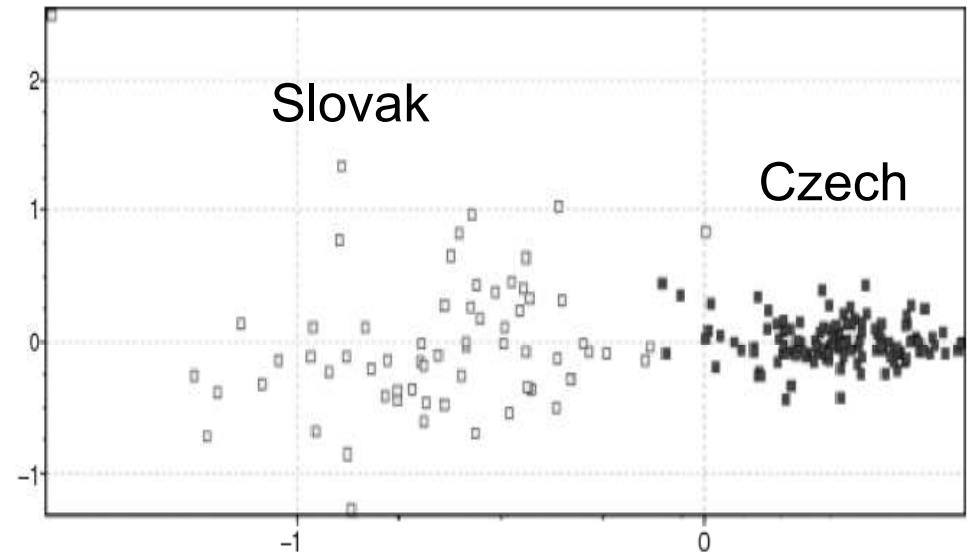
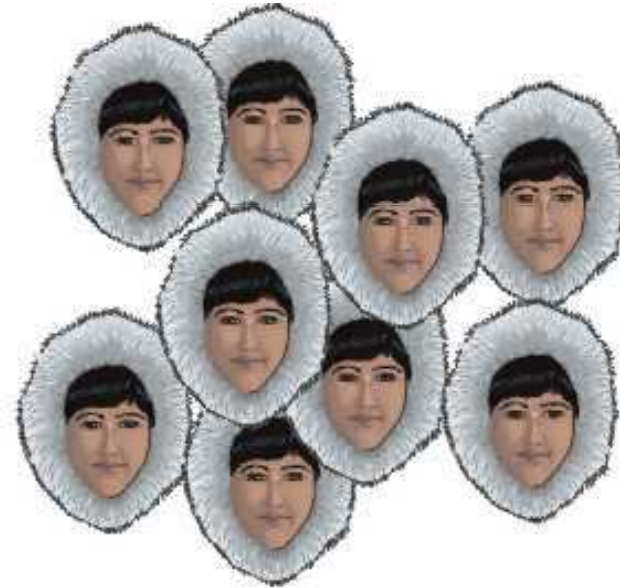


Table 3 Simulated data from five replicate runs of the MSVAR programme

Population	Model	n_0	n_1	μ	X_a (generations)	X_a (years)
CZE	EXP	66.1 (1.7; 245 470.9)	257.0 (12.6; 7079.5)	1.6×10^{-3} (5.6×10^{-5} ; 4.2×10^{-2})	5.9 (0.2; 549.5)	17.7
	LIN	28.2 (0.4; 93 325.4)	281.8 (13.5; 7413.1)	1.3×10^{-3} (4.3×10^{-5} ; 3.7×10^{-2})	7.2 (0.2; 660.7)	21.6
SVK	EXP	147.9 (2.6; 323 593.6)	588.8 (26.9; 14 791.1)	1.1×10^{-3} (4.4×10^{-5} ; 2.3×10^{-2})	4.3 (0.1; 162.2)	12.9
	LIN	123.0 (0.5; 363 078.1)	575.4 (29.5; 16 218.1)	1.0×10^{-3} (4.1×10^{-5} ; 2.1×10^{-2})	4.7 (0.1; 173.8)	14.1

n_0 , estimated mode (and limits) of current effective population size; n_1 , estimated mode (and limits) of past effective population size; μ , estimated mode (and limits) of mutation rate; X_a , estimated mode (and limits) of time between current and past population size in generations and years; CZE, Czech population; SVK, Slovak population; EXP, exponential model; LIN, linear model.

2. Analysis of population subdivision (mezipopulační variabilita)



Hierarchická populační struktura

Druh → populace → subpopulace (demy)

Předpoklady studia populačně-genetické struktury

- lokusy používané pro analýzu populační struktury jsou neutrální vůči selekci
- **klasický populačně-genetický přístup** = jednotlivé populace jsou předem známy (např. chceme zjistit úroveň genetických rozdílů mezi dvěma lokalitami = populacemi)

Příklad – stanovení variability populace

Jedinec	Locus 1	Locus 2	Locus 3	Locus 4	Průměr
Ind 1	170/170	223/227	116/116	316/316	
Ind 2	170/172	223/225	112/112	316/316	
Ind 3	172/172	223/225	112/112	316/316	
Ind 4	170/172	223/227	112/112	316/316	
Počet alel	2	3	2	1	2
Ho	0,5	1,00	0	0	0,375
p	0,5	p = 0,5	0,75	1,00	
q	0,5	q = 0,25 r = 0,25	0,25	0	
He	0,5	0,625	0,375	0	0,375

$$H_e = 1 - (p^2 + q^2)$$

Polymorfismus = 0,75

$$H_e = 1 - (p^2 + q^2 + r^2)$$

Genetická struktura populací

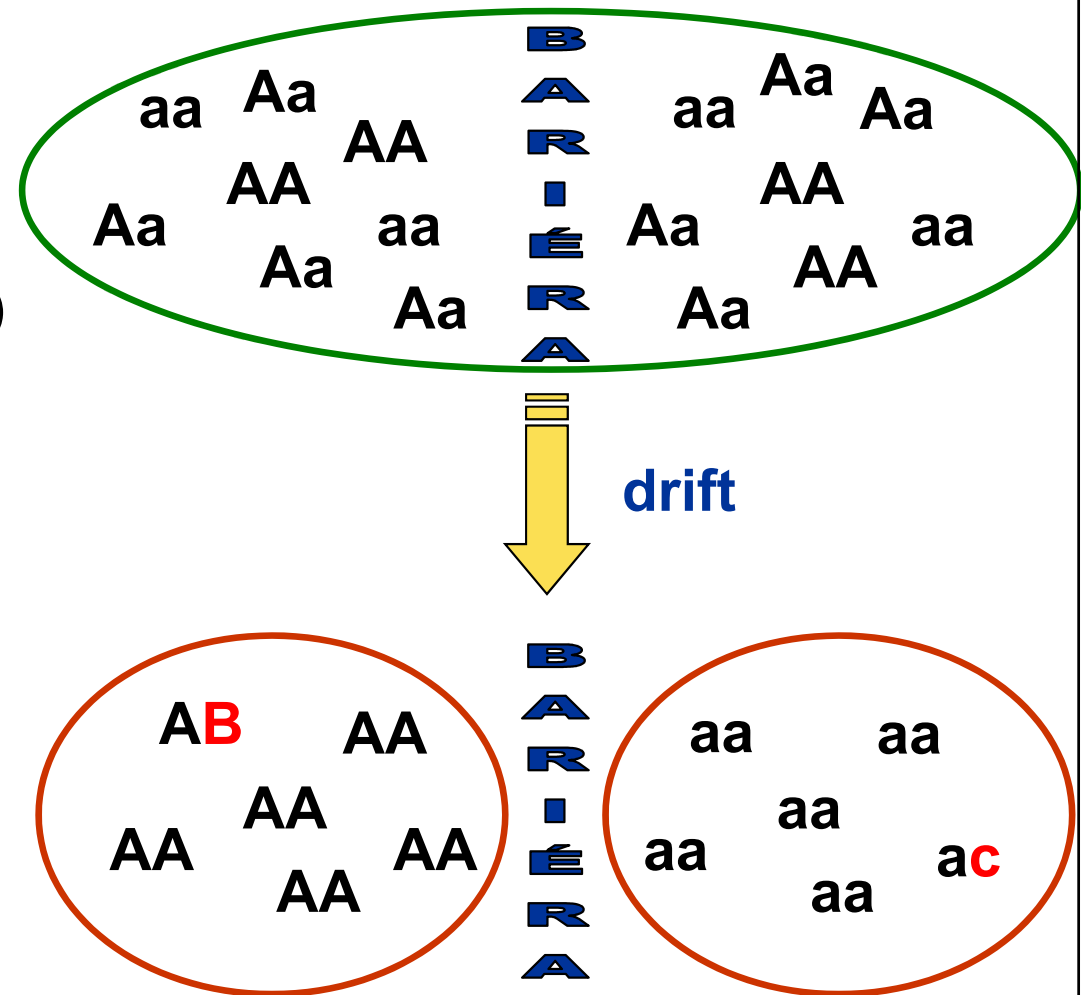
drift, mutace

- Drift**

→ diferenciaci subpopulací díky změnám frekvencí (až fixaci) alternativních alel

- Mutace**

mohou zvýšit diferenciaci (nebo ne – homoplázií)

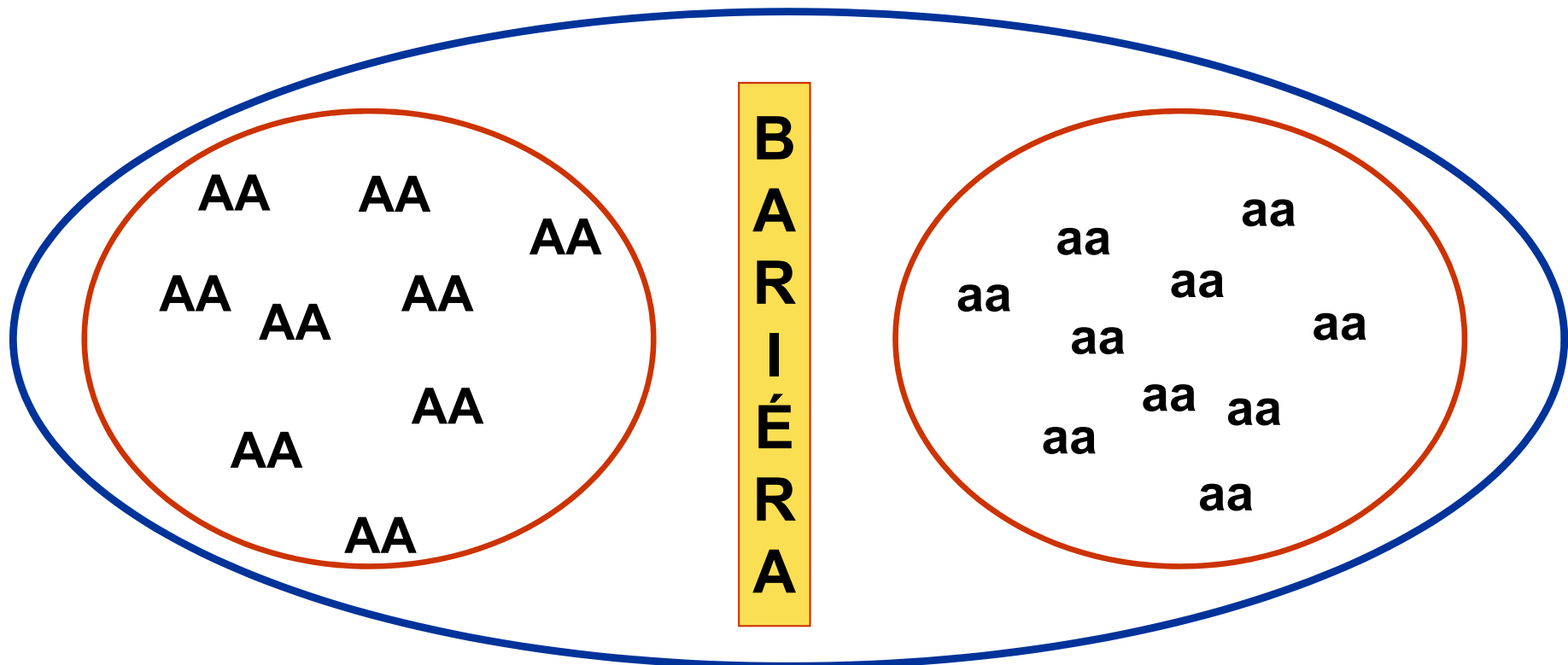


Migrace (genový tok)

- působí proti diferenciaci subpopulací

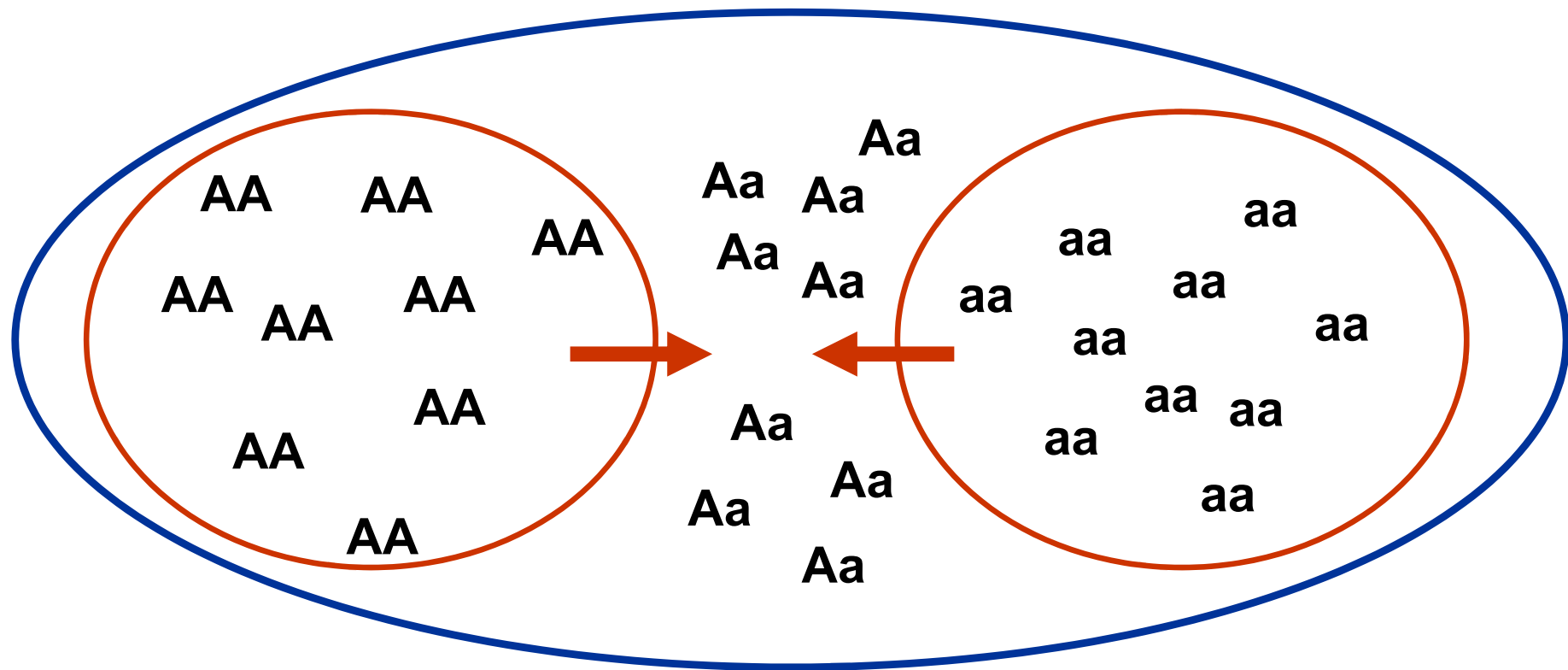
Vliv populační struktury na heterozygotnost

- Wahlundův princip
- Dvě izolované subpopulace s fixovanými alelami
- **Subpopulace v HW**, celkově v populaci však nedostatek heterozygotů



Wahlundův princip (isolate breaking)

- Pokles homozygotnosti při sloučení subpopulací



Wahlundův princip - příklad

- Jezero Bunnersjöarna (severní Švédsko) – brown trout
- 2 alely na alozymovém markeru

	100/100	100/null	null/null	Total	p	2pq
Přítok	50	0	0	50	1.000	0.000
Odtok	1	13	36	50	0.150	0.255
Celé jezero (expected)	51 (33.1)	13 (48.9)	36 (18.1)	100	0.575	0.489



Jak zjišťovat strukturovanost populací?



Factorial correspondence analysis
(Genetix)



F-statistiky



Masatoshi Nei
*1931

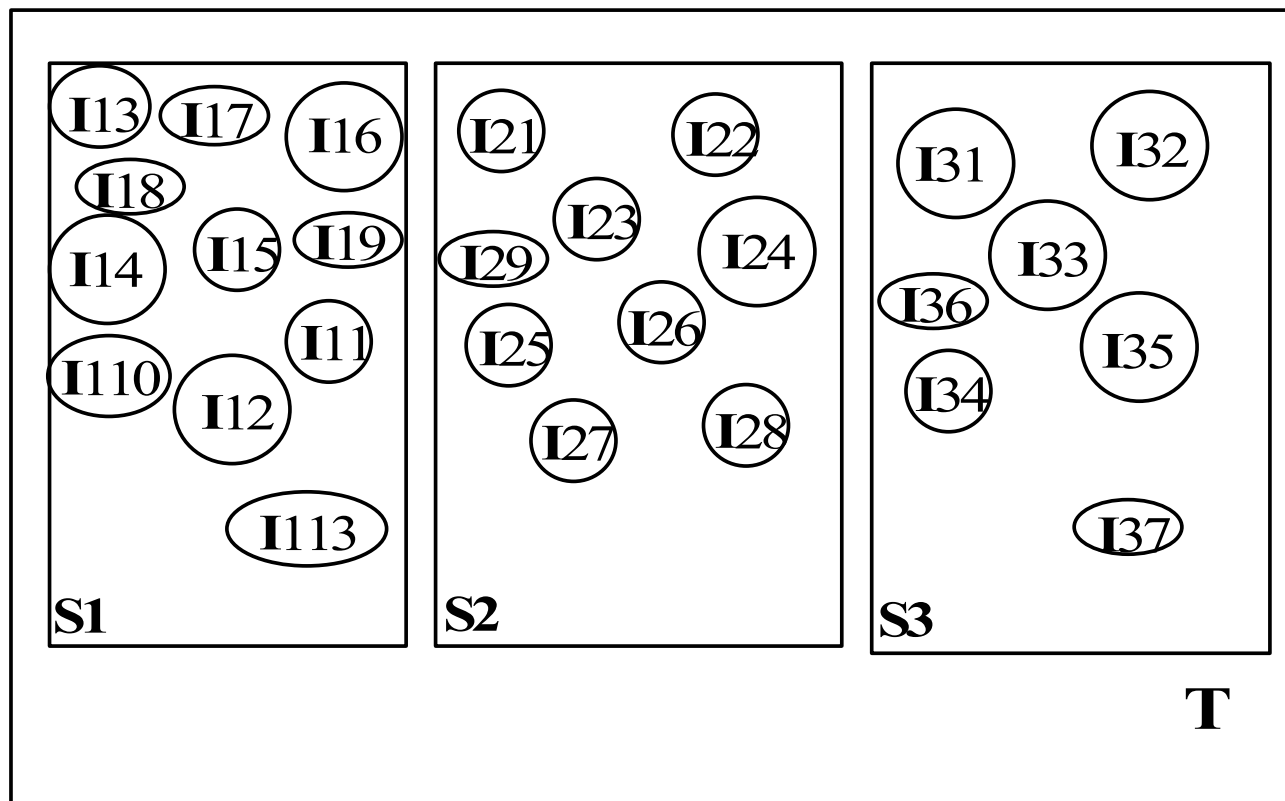


Sewall Wright
1889 - 1988

- Wright, Nei F_{IS} , F_{ST} , F_{IT}
- Popisují heterozygotnost (odchyly od HW) na různých měřítkách

Odhad vlivu populační struktury na genetický make-up populace

Celková populace



- 3 úrovně (T, S, I)
- x subpopulací ($x = 1$ až k ; zde $k = 3$)
- každá subpopulace má N_x jedinců
- AA, Aa, aa – odlišný symbol
- př. I1-13 = 13. jedinec z první subpopulace

Koncept heterozygotnosti

H_I – průměrná pozorovaná heterozygotnost jedince v subpopulaci

H_S - očekávaná heterozygotnost jedince v subpopulaci za předpokladu náhodného páření

H_T - očekávaná heterozygotnost jedince v celé populaci za předpokladu náhodného páření

$$H_I = \sum_{x=1}^k H_x / k \quad H_x = \text{pozorovaná heterozygotnost v subpopulaci } x$$

$$H_S = 1 - \sum_{i=1}^j p_{i,x}^2 \quad p_{i,x}^2 = \text{frekvence } i\text{-té alely v subpopulaci } x \quad \bar{H}_S = \sum_{x=1}^k H_S / k \quad \text{průměrná oček. heterozygotnost v populaci}$$

$$H_T = 2p_0q_0$$

- pouze pro dvě alely na jednom lokusu (Wright 1931)
- pro více alel je výpočet složitější (Nei 1987)

F statistiky

$$F_{IS} = \frac{\overline{H}_S - H_I}{\overline{H}_S}$$

Snížení heterozygotnosti jedince kvůli nenáhodnému páření v subpopulaci (~ HWE)

$$F_{ST} = \frac{H_T - \overline{H}_S}{H_T}$$

Vliv rozdělení populace na subpopulace

$$F_{IT} = \frac{H_T - H_I}{H_T}$$

Celkový koeficient inbreedingu F_{IT} - měří redukci heterozygotnosti jedince ve vztahu k celkové populaci

$$(1-F_{IT}) = (1-F_{ST})(1-F_{IS})$$

Weir & Cockerham (1984) f, θ, F

Korekce na velikost vzorku a počet subpopulací

Výpočet odlišnosti od nuly – nejčastěji permutace (FSTAT, Genetix, Genepop etc.)

Výpočet F statistik - příklad

Průměrná frekvence alely A v celé populaci

Lokus	Subpopulace 1 (N ₁ =40)				Subpopulace 2 (N ₂ =20)				p _{0(i)}	Pozn.
	AA	AB	BB	p _{1(i)}	AA	AB	BB	p _{2(i)}		
A	10	20	10	0.5	5	10	5	0.5	0.5	H.-W. rovnováha
B	16	8	16	0.5	4	4	12	0.3	0.4	deficit heterozygotů
C	12	28	0	0.65	6	12	2	0.6	0.625	přebytek heterozygotů
D	0	0	40	0.0	20	0	0	1.0	0.5	alternativně fixované alely

Výpočet alelových frekvencí

Lokus	Pozorovaná heterozygotnost		Očekávaná heterozygotnost			Wrightova F-statistika		
	H _{1(i)}	H _{2(i)}	H _{I(i)}	H _{S(i)}	H _{T(i)}	F _{IS(i)}	F _{ST(i)}	F _{IT(i)}
A	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.0	0.0	0.0
B	0.2	0.2	0.2	0.46	0.48	0.565	0.042	0.583
C	0.7	0.6	0.65	0.4675	0.46875	-0.39	0.0027	-0.387
D	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	---	1.0	1.0
Průměr						0.058	0.261	0.300

Průměrné hodnoty F statistik mohou maskovat odlišnou evoluční historii na různých lokusech

F-statistika

- F_{IS} snížení heterozygotnosti v lokální subpopulaci
vysoké hodnoty – inbreeding
- F_{IT} souhrnná hodnota, heterozygotnost v celé populaci
- F_{ST} míra „rozdělenosti“ = snížení toku mezi
subpopulacemi (tj. existence bariéry – Wahlundův
princip)
Vliv driftu – fixuje odlišné alely v subpopulacích

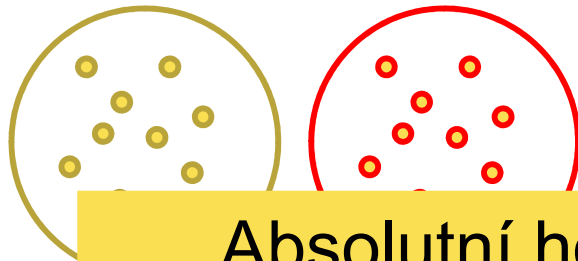
Hodnoty F_{ST}

- 0 – 0.05 malá diferenciace (zanedbatelná)
- 0.05 – 0.15 střední
- 0.15 – 0.25 velká
- > 0.25 velmi velká

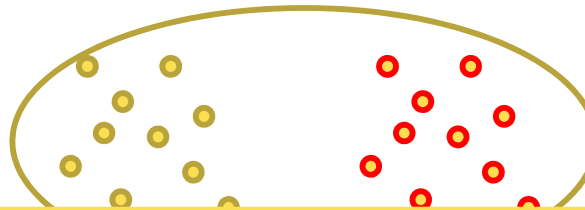
**Absolutní hodnoty závisí na heterozygotnosti !!!
Nutno testovat odlišnost od nuly !!!**

„Bootstrap“ test významnosti Fst

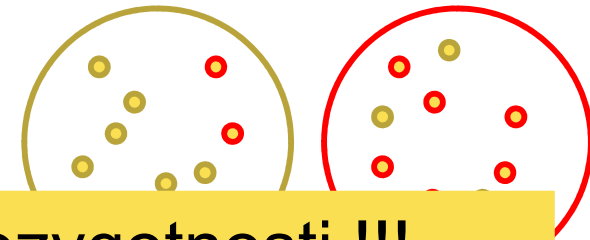
1. Skutečné populace



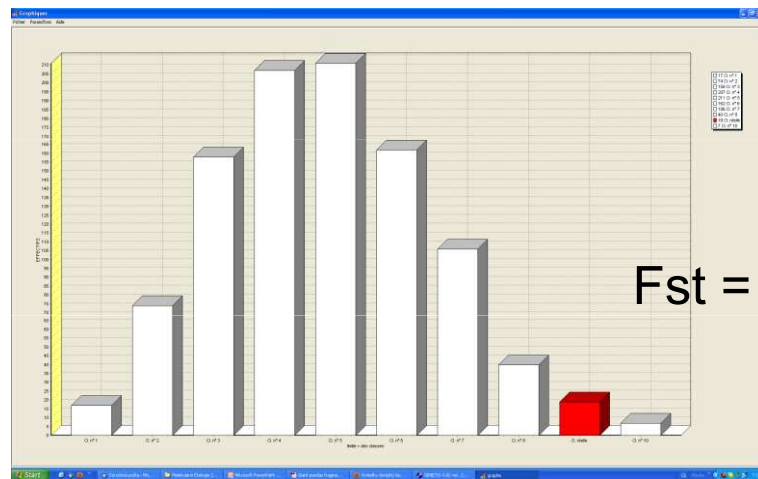
2. Sloučení jedinců



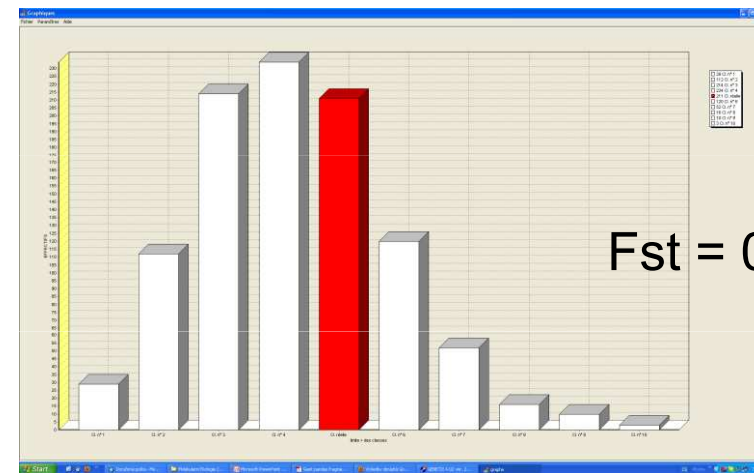
3. 1000 x náhodně vytvořené populace



Absolutní hodnoty závisí na heterozygotnosti !!!
Nutno standardizovat: $F_{ST}' = F_{ST}/F_{STmax}$ (Hedrick 2005)



0,80 % simulovaných hodnot větších než skutečné Fst
 $p = 0,008$ (tj. významný rozdíl)



35,40 % simulovaných hodnot větších než skutečné Fst
 $p = 0,354$ (tj. nevýznamný rozdíl)

Výpočet F_{ST} - příklad

- Jezero Bunnersjöarna (severní Švédsko) – brown trout
- 2 alely na alozymovém markeru

	100/100	100/null	null/null	Total	p	2pq
Přítok	50	0	0	50	1.000	0.000
Odtok	1	13	36	50	0.150	0.255
Celé jezero (expected)	51 (33.1)	13 (48.9)	36 (18.1)	100	0.575	0.489

$$F_{ST} = \frac{H_T - \overline{H_S}}{H_T} = \frac{0.489 - 0.128}{0.489} = 0.728$$

V důsledku bariéry toku genů je heterozygotnost o 72.8% nižší než by byla v panmiktické populaci



Panda velká

(Zhu et al., 2011)

- 192 vzorků trusu → 136 genotypů → 53 unikátních genotypů
- rozdělení řekou (cca 26 tisíc let) a cestami (recentně)
- i cesty jsou významná bariéra, i když menší

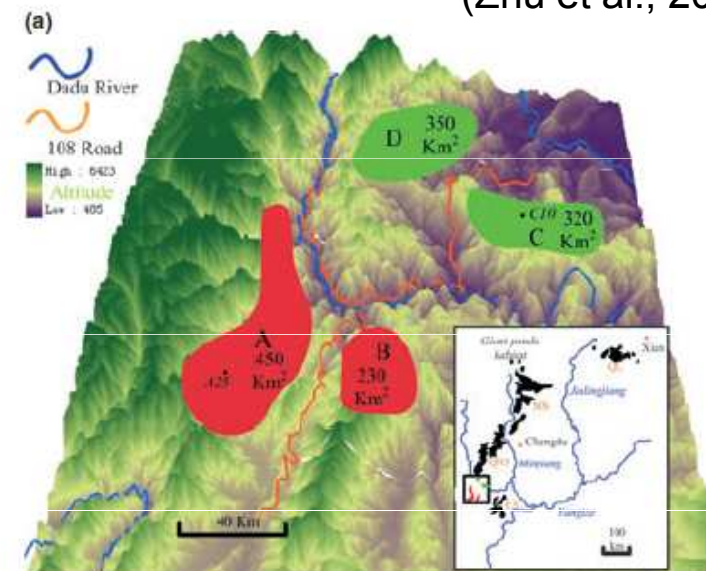


Table 3 Pairwise F_{ST} in the Xiaoxiangling and Daxiangling populations

Patch	A	B	C	D
A				
B	0.033*			
C	0.107*	0.062*		
D	0.107*	0.097*	0.037*	

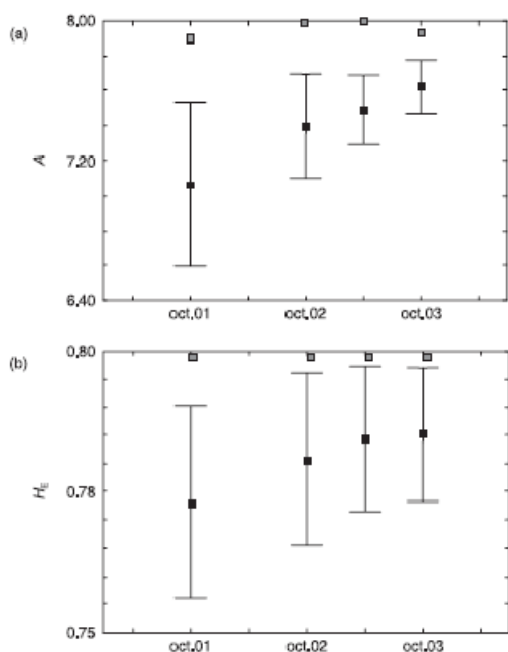
*Significant level after Bonferroni correction ($P < 0.01$).

Populační cykly hrabošovitých hlodavců (Berthier et al. 2006)

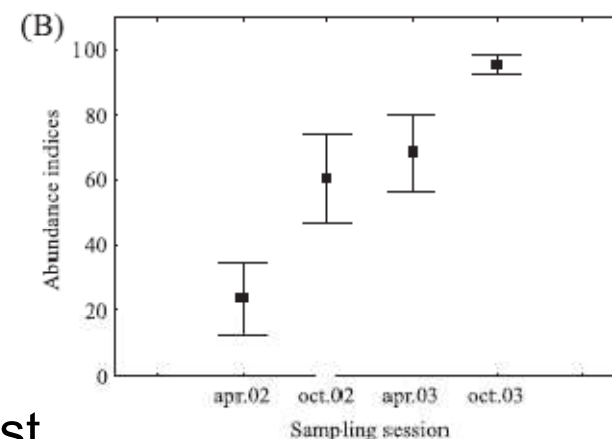
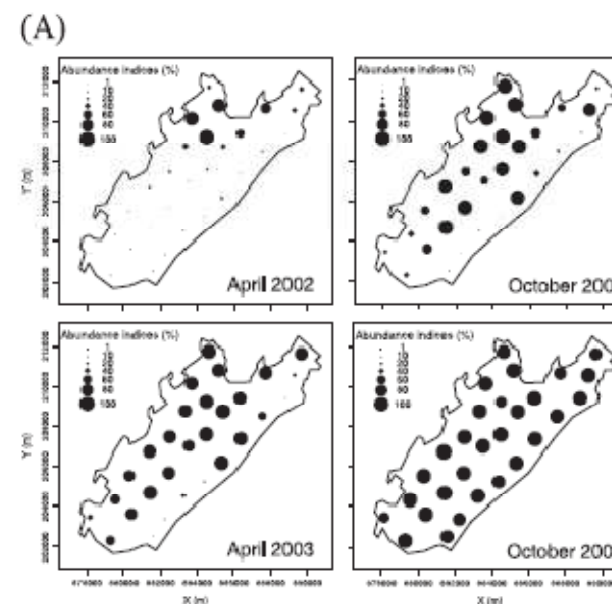


Arvicola terrestris

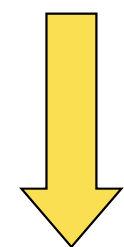
- Výrazné cyklické změny v početnosti populací – střídají se období „izolovanosti“ s „kontinuálním rozšířením“



- Nízká hustota – extrémní vliv driftu
- S nárůstem populační hustoty se zvyšuje intenzita toku genů mezi subpopulacemi a narůstá genetická variabilita subpopulací



Sampling session	Min. pairwise F_{ST}	Max. pairwise F_{ST}	Overall F_{ST}
October 2001	0.018	0.058	0.037
October 2002	0.010	0.047	0.026
April 2003	0.002	0.033	0.020
October 2003	0.007	0.035	0.017



Snižování F_{ST}

G_{ST} (Nei 1973)

- Analogie F_{ST}
- Haploidní (haplodiploidní) organismy, sekvence mtDNA
- Počítá s „gene diversity“ místo heterozygotnosti
- Pracuje tedy jen s frekvencemi alel, ne s procentem heterozygotů



Myotis bechsteinii

Kerth et al. 2002

Table 2 Genetic differentiation based on nuclear and mitochondrial DNA among 10 maternity colonies of the Bechstein's bat

Loci	No. of alleles	$F_{ST} \pm SE$	Population differentiation
Nuclear DNA			
b15	23	0.023 ± 0.009	$P < 0.0005$
b22	12	0.003 ± 0.005	$P = 0.07$
b23	20	0.008 ± 0.007	$P = 0.02$
MM5	10	0.010 ± 0.006	$P = 0.01$
NNS	10	0.031 ± 0.012	$P = 0.001$
p20	20	0.014 ± 0.007	$P < 0.0005$
paur3	10	0.012 ± 0.008	$P = 0.002$
All		0.015 ± 0.003	$P < 0.0005$
Mitochondrial DNA			
AT-1	10	0.658 ± 0.058	$P < 0.0005$
AT-2	3	0.961 ± 0.050	$P < 0.0005$

Wright's fixation index F_{ST} ($\pm SE$) was calculated for seven nuclear and two mitochondrial microsatellite loci. Significant deviations from zero, indicating population differentiation, were assessed using permutation tests (see Materials and methods for details).

- Letní kolonie samic (15-40 jedinců)
- Vzorky - jen ♀♀
- Nukleární i mitochondriální mikrosatelity
- ♀♀ filopatrie
- ♂♂ disperze

R_{ST}

- Obdoba F_{ST}
- Pracuje však s velikostí alel (počet repeatů u mikrosatelitů)
- Předpoklad známého mutačního modelu jen při platnosti SMM (*stepwise mutation model*)
- „Paměť“ mutací v minulosti
 - $R_{ST} > F_{ST}$ větší vliv mutací
 - $R_{ST} = F_{ST}$ větší vliv driftu
- Potvrzení významnosti rozdílu randomizačními testy (Hardy et al. 2003, program SPAGeDi 1.1)

AMOVA

Excoffier et al. 1992

Arlequin ver. 2.000

A software for
population genetics
data analysis

Authors:

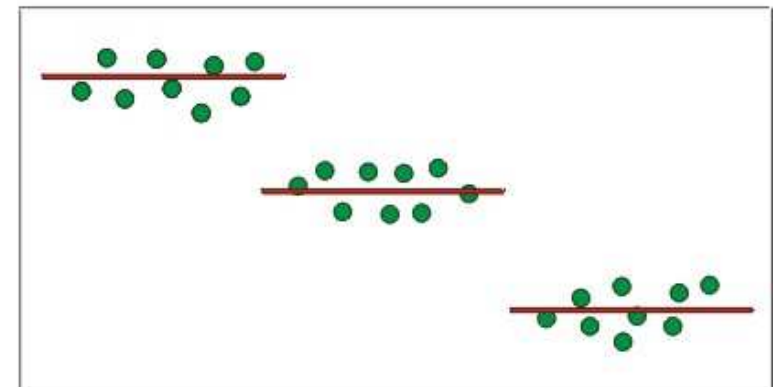
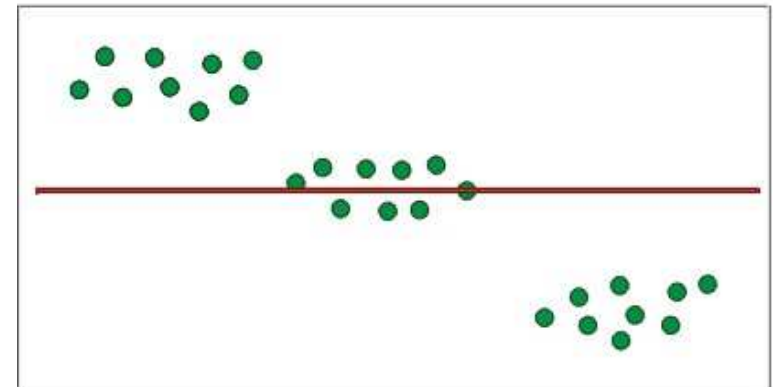
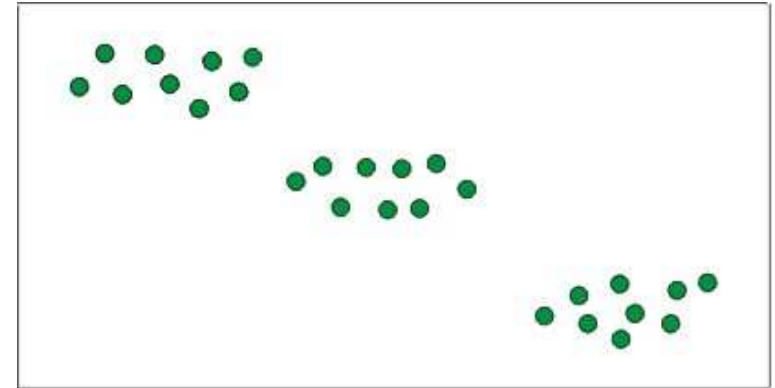
Stefan Schneider
David Roessli
Laurent Excoffier

Contact Arlequin:

Url: <http://anthropologie.unige.ch/arlequin/>
Mail: arlequin@sc2a.unige.ch

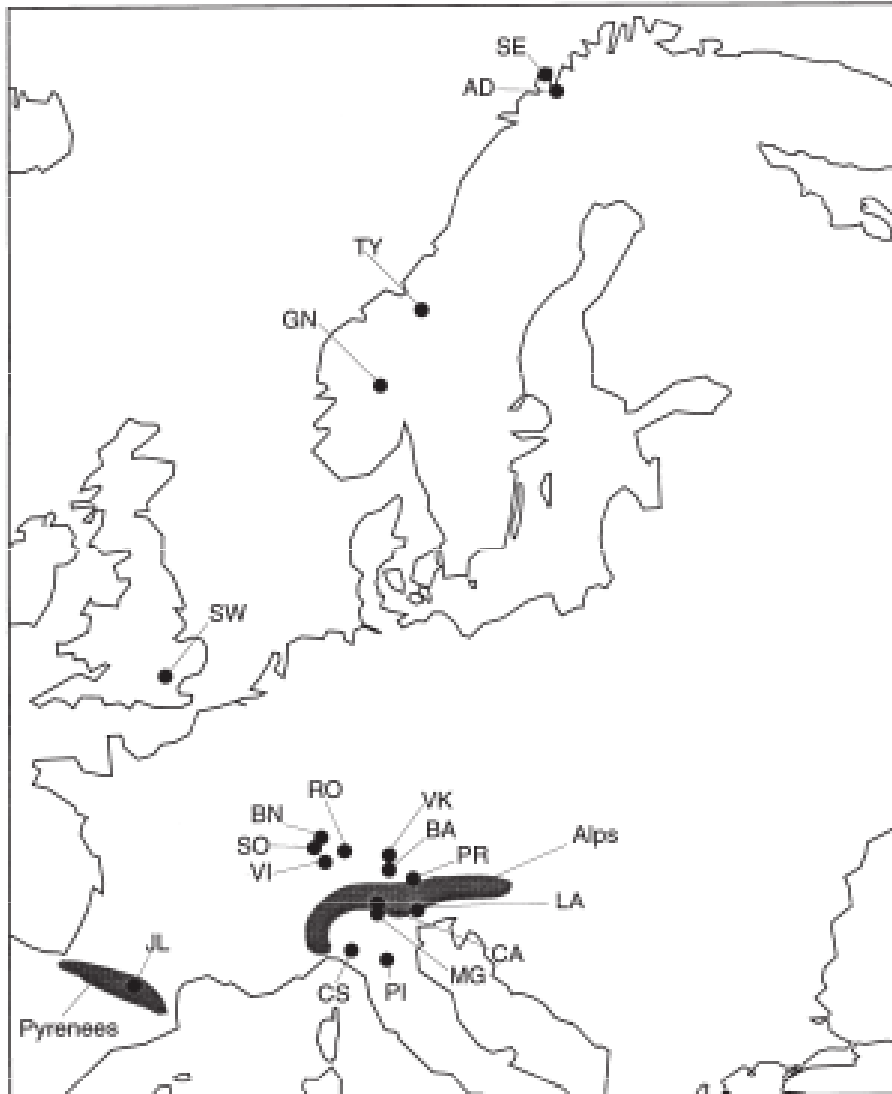


- **A**nalýza **M**olekulární **V**ariance
- Analogie R_{ST} a spojení s ANOVA
- Analýza variance alelických frekvencí
(již dříve Cockerham & Weir
1987, 1993)
- Započítává se ale rozdílnost (mutace)
alel
- Φ_{ST} , Program ARLEQUIN (umí i F_{ST})
- Data:
sekvence
mikrosatelity (jen při platnosti SMM
stepwise mutation model)



Bombus pascuorum

Widmer & Schmid-Hempel 1999



	F/Φ	d.f.	SSD†	Variance component	% Total variance*
Among populations	F	17	77.71	0.07	4.51*
	Φ	17	5198.20	5.02	8.74*
Among regions	F	4	56.15	0.08	5.16*
	Φ	4	3464.94	4.58	7.49*
Among populations within regions	F	11	24.35	0.02	1.11*
	Φ	11	1773.71	2.16	3.53*
Between north and south of Alps	F	1	38.57	0.11	7.12*
	Φ	1	2622.89	7.25	11.74*
Among populations north and south of the Alps, respectively	F	16	39.14	0.02	1.46*
	Φ	16	2575.31	2.18	3.53*

†Sum of squared deviations.

* $P < 0.001$.

**Mikrosatelity, AMOVA
Nejvíc vysvětlují Alpy**



Genetic distance - Neighbour-joining

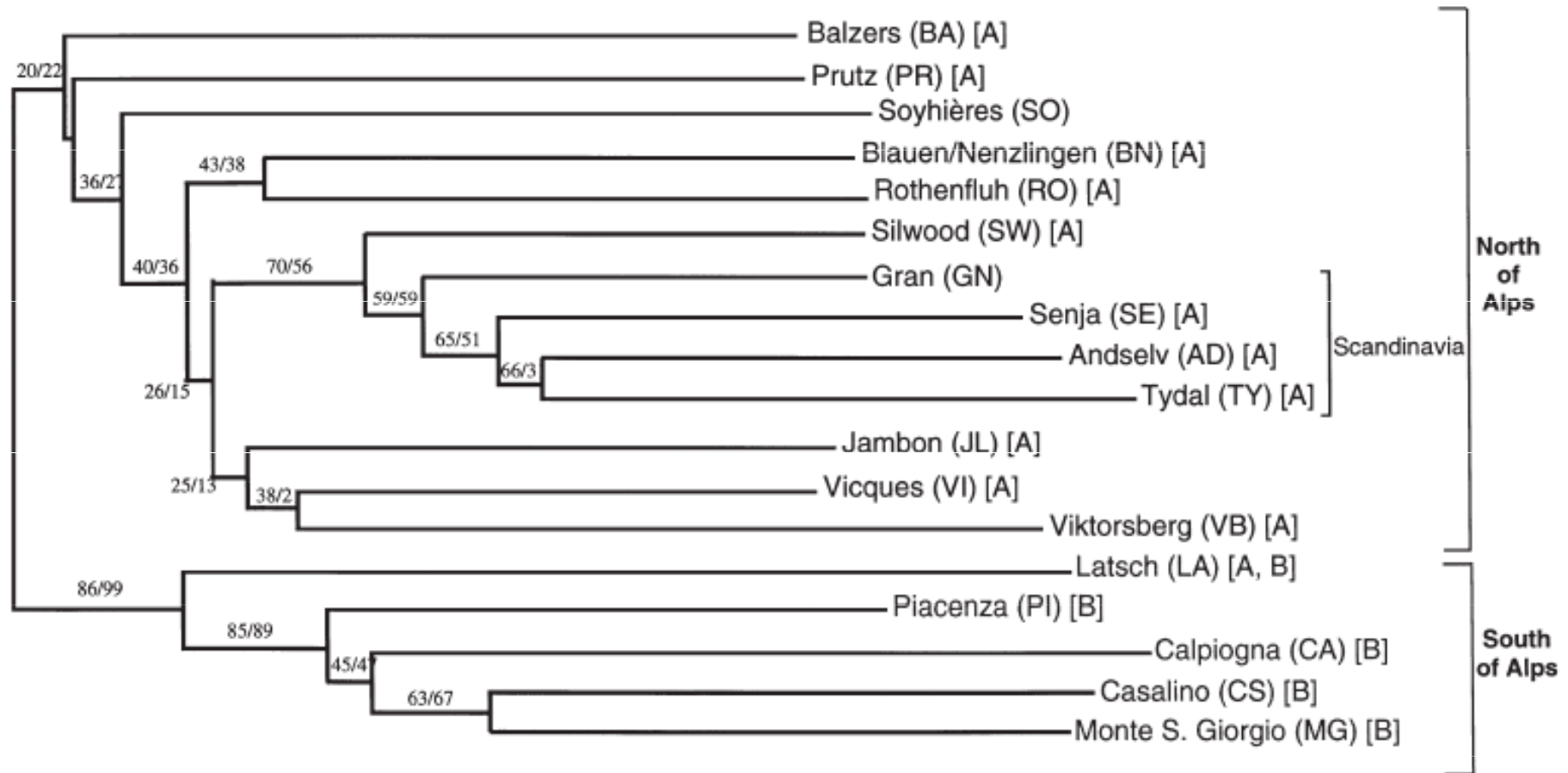
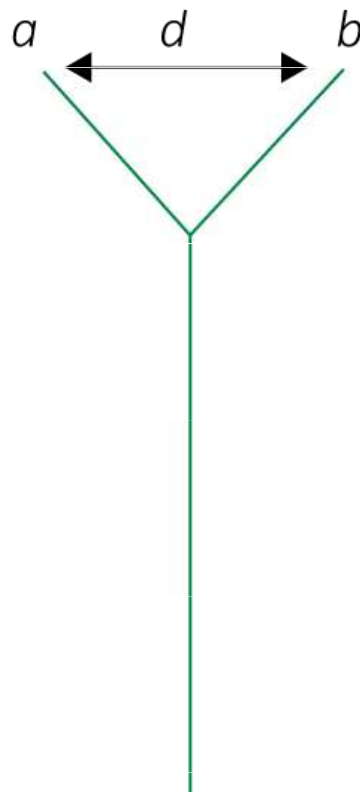


Fig. 2 Neighbour-joining (NJ) dendrogram based on the chord distance of microsatellite data (Cavalli-Sforza & Edwards 1967) connecting 18 populations of *Bombus pascuorum*. Bootstrap values (percentages) were computed over 2000 replications by resampling individuals within populations (left values) and by resampling loci (right values). Letters in parentheses denote mtDNA haplotypes.

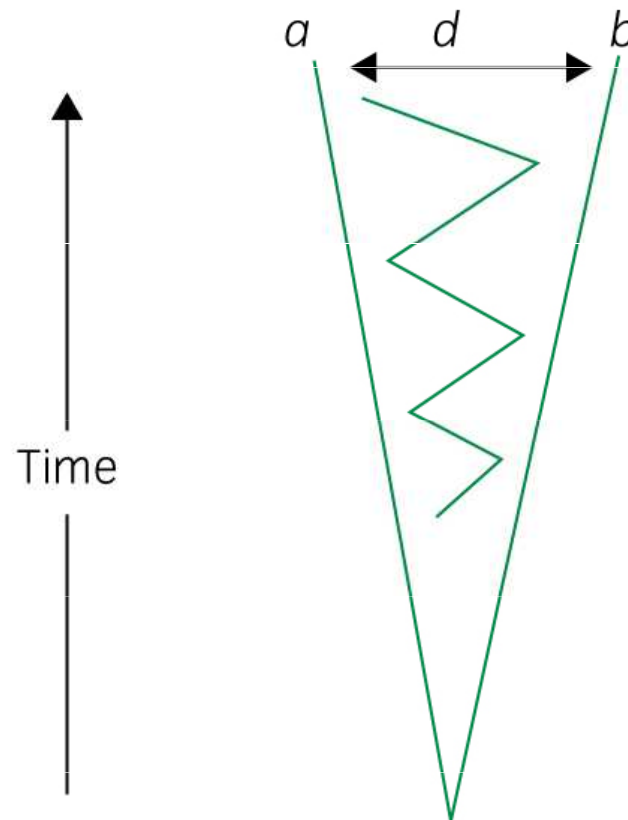
AMOVA a F statistika

popis výsledku nikoliv příčin → možná alternativní vysvětlení

Recent separation,
no gene flow



Old separation, but
continuous (low)
gene flow



Tok genů – metody

1. **Přímé metody:** Capture-Mark-Recapture + parentage analýzy

Nepřímé metody stanovení toku genů – populačně-genetické modely

- **Island model** (Wright)
Stejně velké subpopulace
Symetrický tok genů
Stejná pravděpodobnost výměny
mezi jakýmkoliv subpopulacemi
- **Stepping-stone model**
(Kimura)
Výměna jen mezi sousedními
subpopulacemi



Tok genů – metody

1. **Přímé metody**: Capture-Mark-Recapture + parentage analýzy

2. **Nepřímé metody** – na základě distribuce genetické variability

$N_e m$ = počet migrantů / subpopulace / generace („island model“!)

Jde o hrubý odhad ve škále: málo, středně, hodně!

- **Privátní alely** (Slatkin 1985) – vhodné pro vysoce polymorfní znaky
Alely vyskytující se jen v jedné subpopulaci

$p(1)$ frekvence privátních alel

$$\ln p(1) = -0,505 \ln(N_e m) - 2.44$$

- **F statistika**
$$F_{ST} = \frac{1}{1 + 4N_e m}$$
 (jen pro $F_{ST} > 0.05-0.10$)

Předpoklady použití $N_e m$:

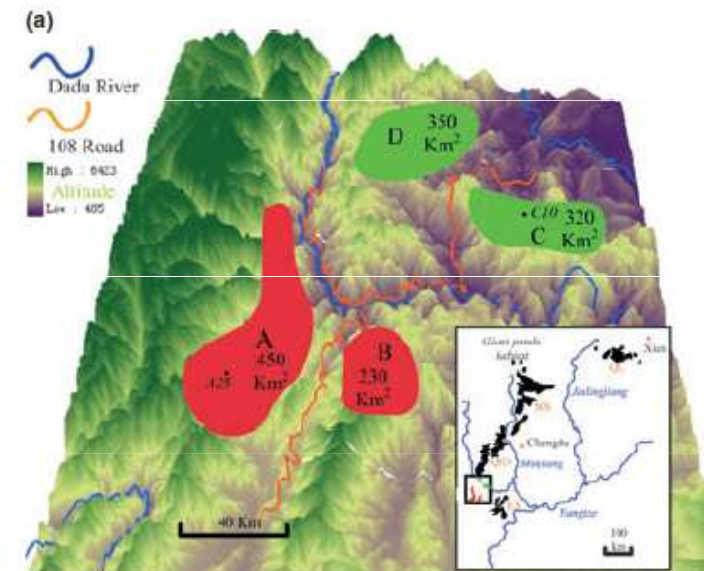
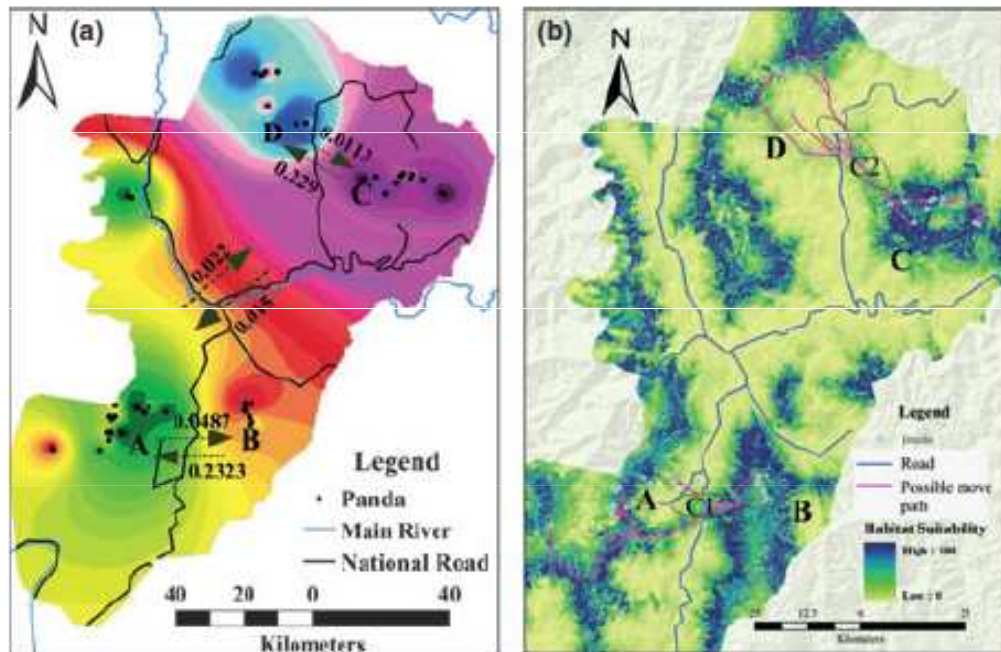
- „island model“ (= infinite number of populations, absence of selection, the same size of all populations etc.)
- migration-drift equilibrium (= no range expansions, habitat fragmentation or population bottlenecks)

Co ale rozhodně NE!

- Dvě hodně vzdálené populace
- $F_{ST} \rightarrow$ vždy bude nenulové $N_e m \rightarrow$ v minulosti došlo k výměně jedinců
- I populace, které si nikdy nevyměnily migranty mohou mít nenulové $N_e m$

BayesASS

- Panda velká



- Bayesian estimates of gene flow
- doporučení pro ochrannářský management – stavba koridorů

Modely toku genů (alel)

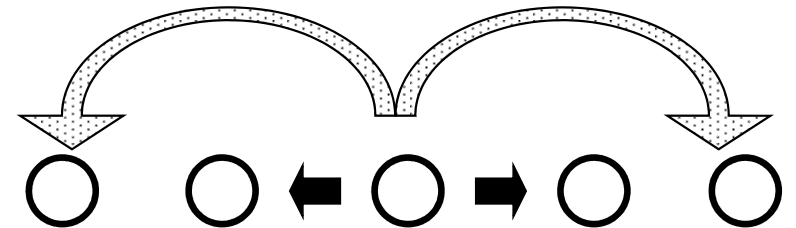
- **Island model** (Wright)
Stejně velké subpopulace
Symetrický tok genů
Stejná pravděpodobnost výměny
mezi jakýmkoliv subpopulacemi



- **Stepping-stone model** (Kimura)
Výměna jen mezi sousedními
subpopulacemi



- **Isolation by distance**
Tok slábne se vzrůstající
vzdáleností subpopulací



Isolation by distance

- rozumné geografické měřítko
(závisí na schopnosti disperze)
- musí být ustanovena rovnováha mezi migrací a driftem
- IBD (isolation-by-distance) nebude
 - u velmi recentně izolovaných populací
 - u zcela izolovaných populací
 - při značné migraci

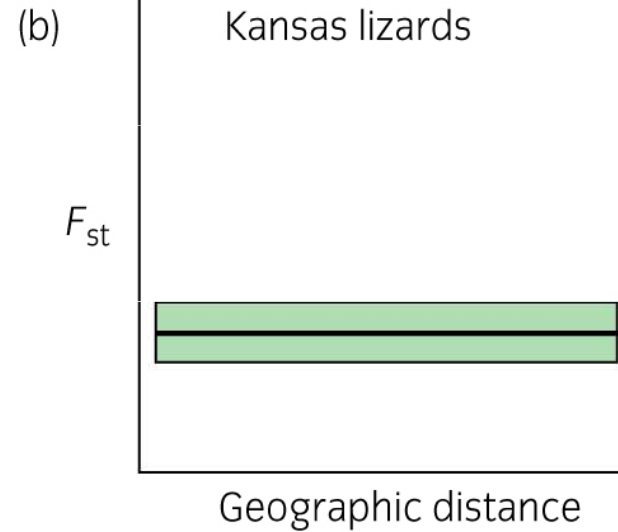
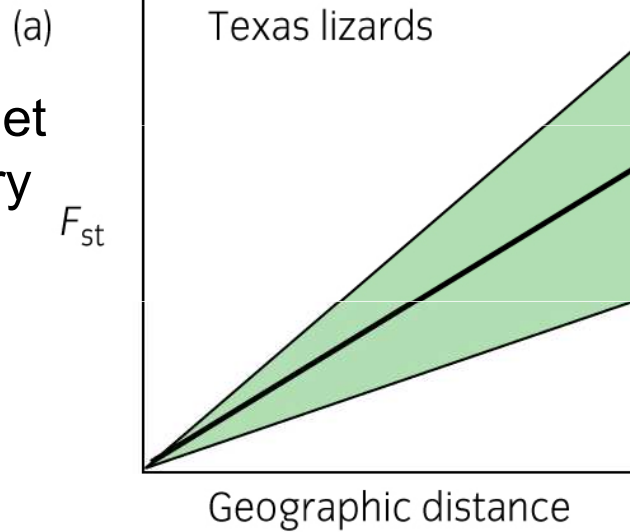
Isolation by distance

Crotaphytus collaris

Hutchinson & Templeton 1999

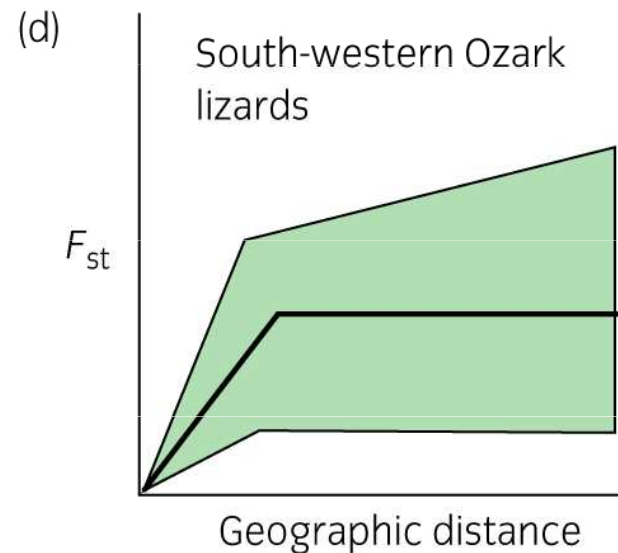
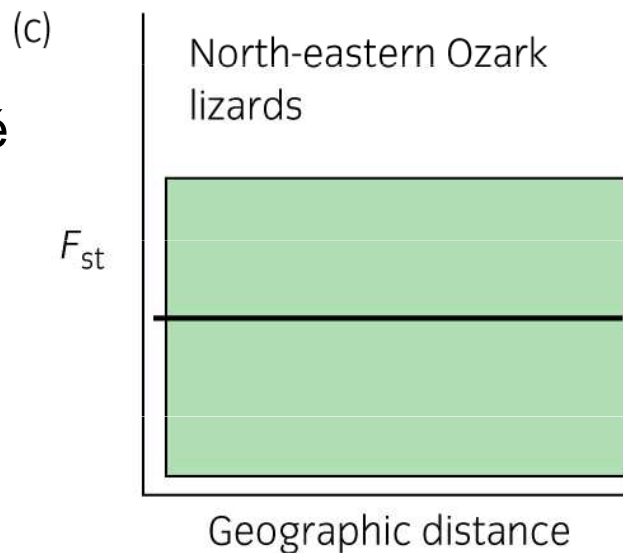


desítky tisíc let
nejsou bariéry
rovnováha
mezi driftem
a migrací



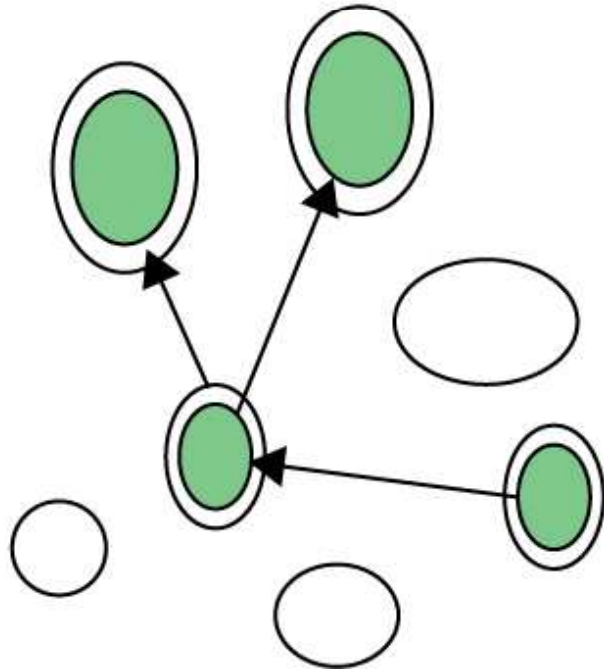
postglaciálně
nejsou bariéry
vliv migrace

postglaciálně
fragmentace
vliv driftu



postglaciálně
vzrůstající
fragmentace
vliv driftu
na velkých
měřítkách
rovnováha
na malých
měřítkách

Genetika metapopulací



Metapopulace: časté lokální extinkce a kolonizace

- **Jednoduchá populační struktura vs. metapopulace** → populační genetika
- stabilní vs. nestabilní populačně-genetický pattern

Atlantic salmon – Sainte Marguerite river (Quebec) (Garant et al. 2000)

- výrazná populační struktura mezi řekami
- v rámci jedné řeky – různé mikrohabitaty obývané (1) **demy** nebo (2) **metapopulacemi**?
- dvouleté sledování, mikrosatelity, hierarchická AMOVA
- lokálně adaptované demy, ale i metapopulace (např. po povodních je mikrohabitat obsazen náhodně a ne jedinci z původního demu)
- long-term (stable) vs. short-term (metapopulations) struktura

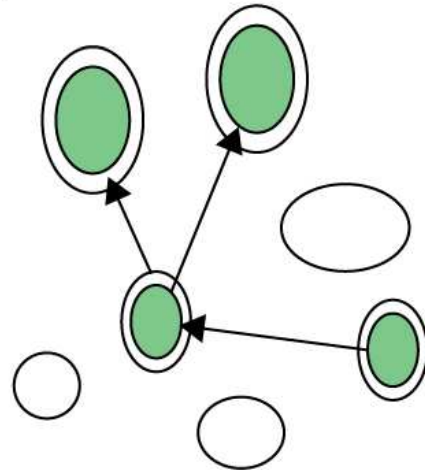


Variance component	D.f.	% of total variance	F-statistic	P
Mezi přítoky	1	0,1	0,0014	0,167
Mezi lokalitami	6	0,9	0,0085	0,001
Mezi roky uvnitř lokality	7	2,5	0,0255	< 0,0001
Uvnitř vzorku	1352	96,6	0,0337	< 0,0001

Který typ metapopulační struktury?

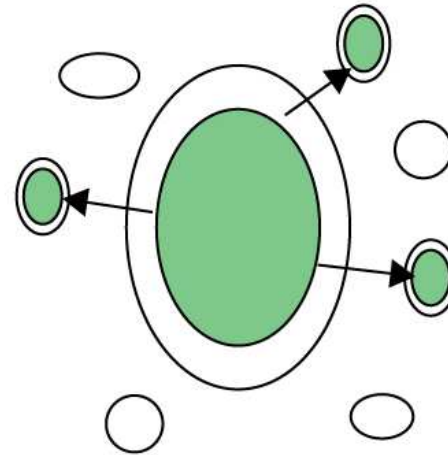
„classical“

(a)



„mainland-island“

(b)

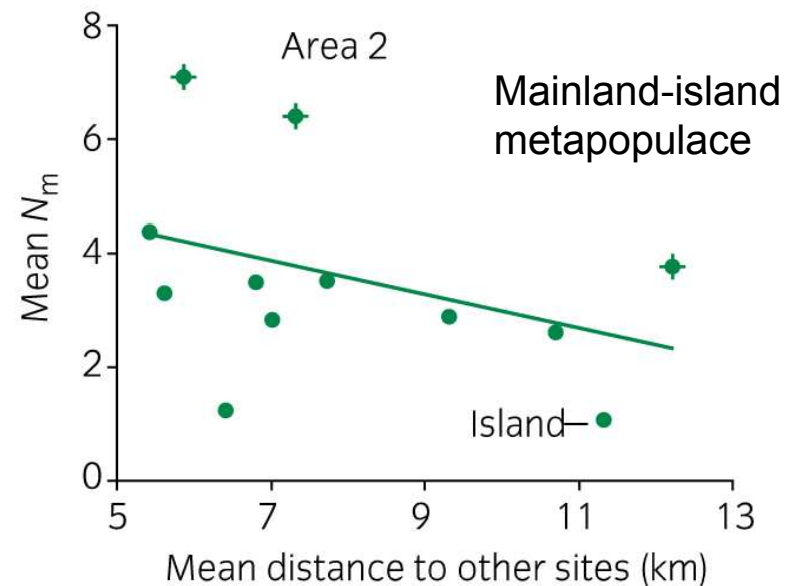
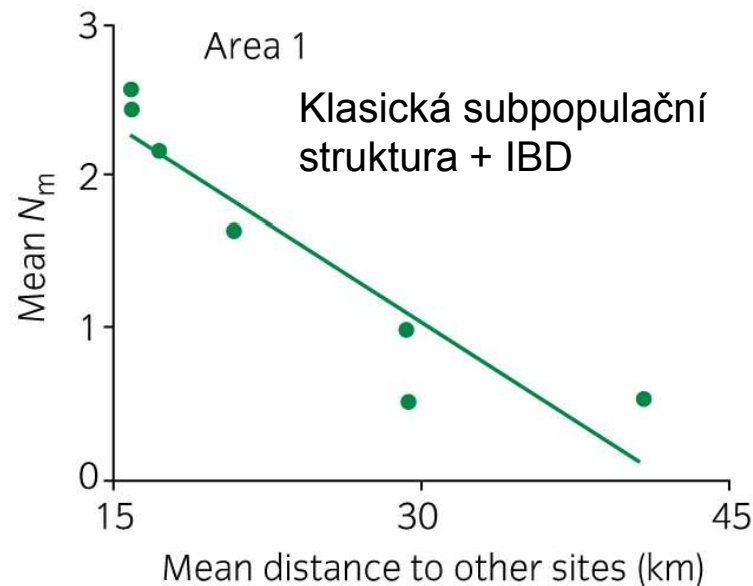


„source and sinks“

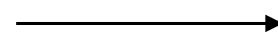
- ad a) *Cristatella mucedo* - Bryozoa (Freeland et al. 2000) – long-distance migration (birds), no IBD, 5 ms for clone identification
- black rats in Senegal – transport by traffic (**no isolation-by-distance** in genetic differentiation)

ad b) Mainland-island model

- *Bufo calamita* (Rowe et al. 2000) – různé rybníky mají různý reprodukční úspěch
- klasické subpopulace (Area 1) i metapopulace (Area 2); křížek – vyšší tok genů než by se předpokládalo (jsou v nich obsaženy vysoce úspěšné rybníky = „mainland“)



$$F_{ST} = 0.06-0.22$$



$$F_{ST} = \frac{1}{1 + 4N_m}$$



Populační struktura - shrnutí

	Connected populations (gene flow)	Isolated populations (no gene flow)
N_e	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Genetic drift	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Genetic diversity	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Population differentiation	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

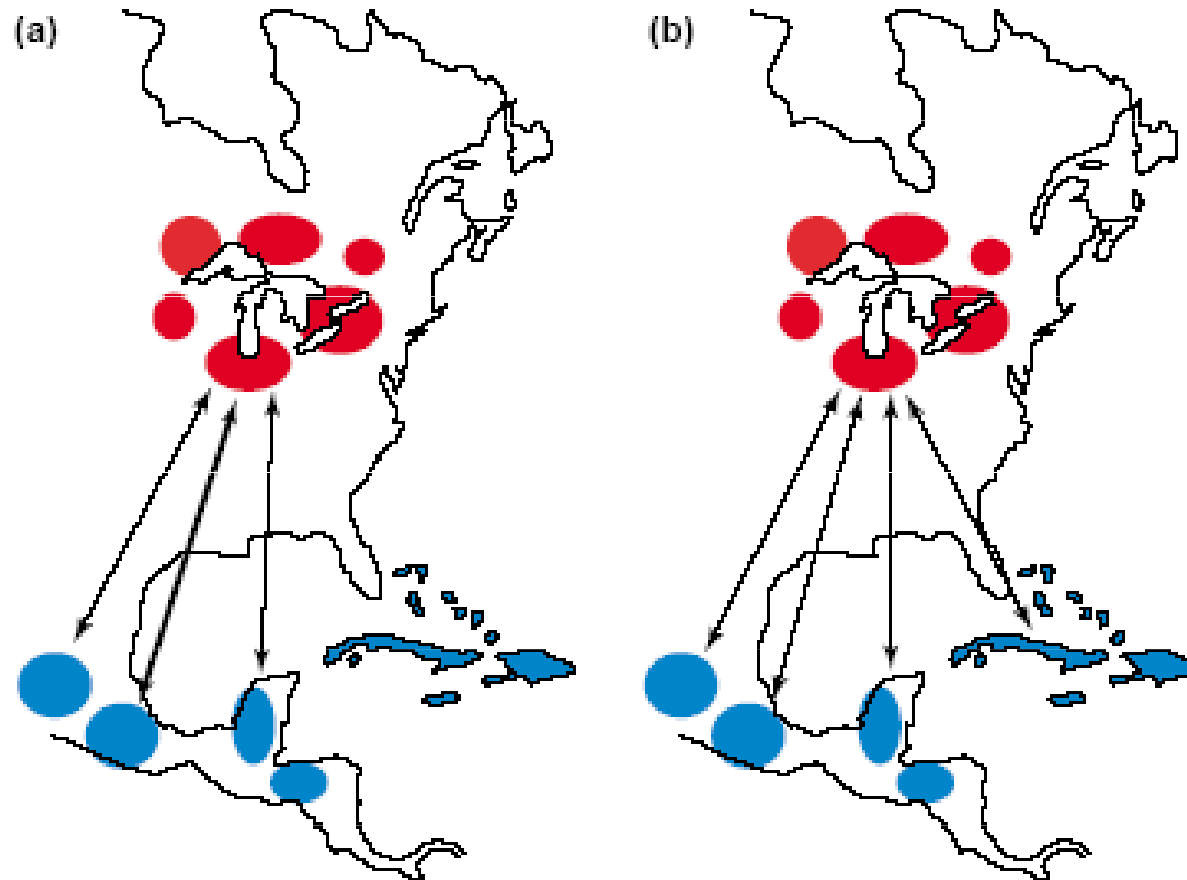
1. vnitropopulační variabilita – deskriptivní statistiky
2. popis populačně-genetické struktury, bariéry toku genů

3. Population assignments

Klasické problémy populační genetiky

- Populace dány, jedinci předem zařazeni do populací, zajímají nás vlastnosti populací (F-statistiky) → ad (1) nebo (2)
- Populace sice definovány, ale chceme k nim přiřadit jedince neznámého původu
- Kryptická populační struktura = předem není dáno nic → chci zjistit klastry (tj. přirozené populace) a rozřadit individua do klastrů (**population assignments**)

Unraveling migratory connectivity



(a) strong vs. (b) weak connectivity

A. Direct methods

- morphological variation (geographical races)
- leg-bands or similar markers (ex. over one million *Ficedula hypoleuca* have been ringed in UK and Sweden – only six recaptured on wintering grounds in Africa)
- satellite telemetry – expensive, not useful for small animals

B. Biogeochemical approaches

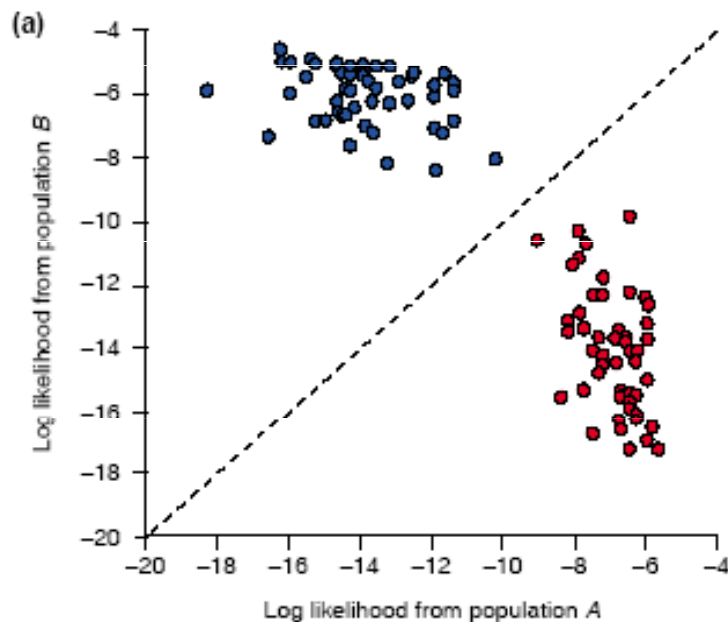
- ratios of stable isotopes of naturally occurring elements (C, H, N, Sr) vary across the landscape
 - determined by the relative frequency of C3 and C4 plants, climate, and bedrock
- (1) geographical structure of isotopic ratio distributions
 - (2) knowledge about where animals incorporate isotopes
 - (3) tissue samples from individuals at different parts of their annual cycle

C. Genetic approaches

- « very few birds have bands, but all have genotypes »
- genetic data on population structure
- problems: (1) weak genetic differentiation among populations (widespread dispersal), (2) lack of differentiation in northern temperate zone – recent postglaciation expansion
- solution: (1) more genetic markers, (2) study of avian parasites DNA

Population assignment tests

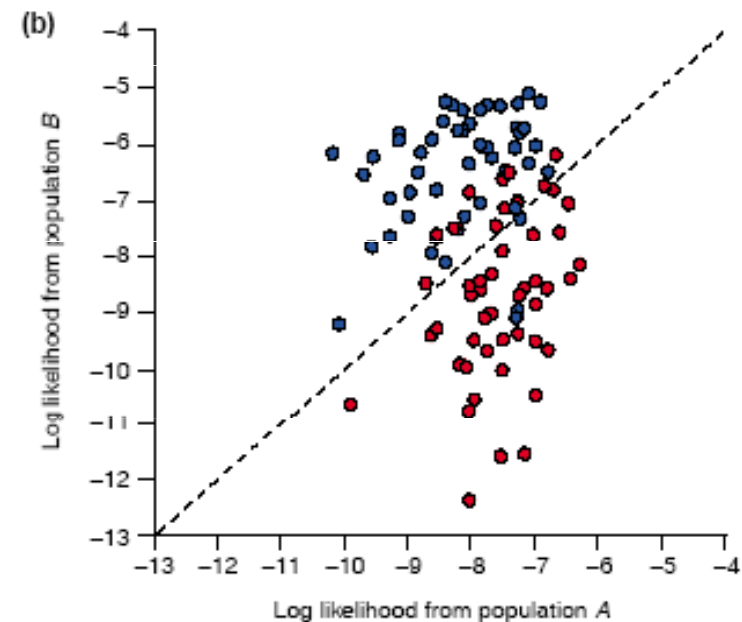
- program **GeneClass** (Piry et al. 2004)
- calculates the probability that an individual's genotype might exist in a particular population – identifikace recentních migrantů
- can combine data from multiple genetic marker types



5 microsatellite loci

$$F_{st} = 0.14$$

99.9% assigned correctly



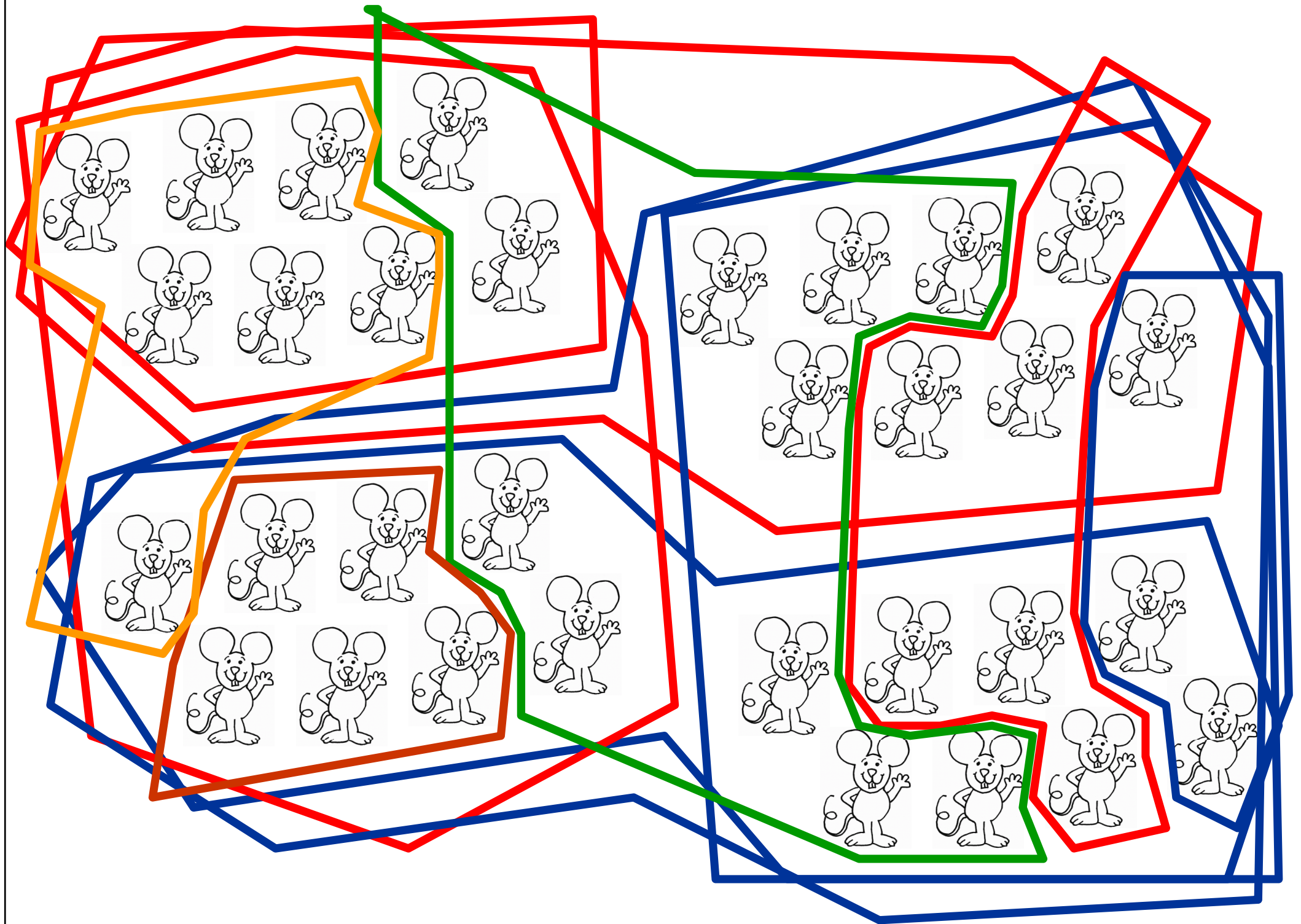
5 microsatellite loci

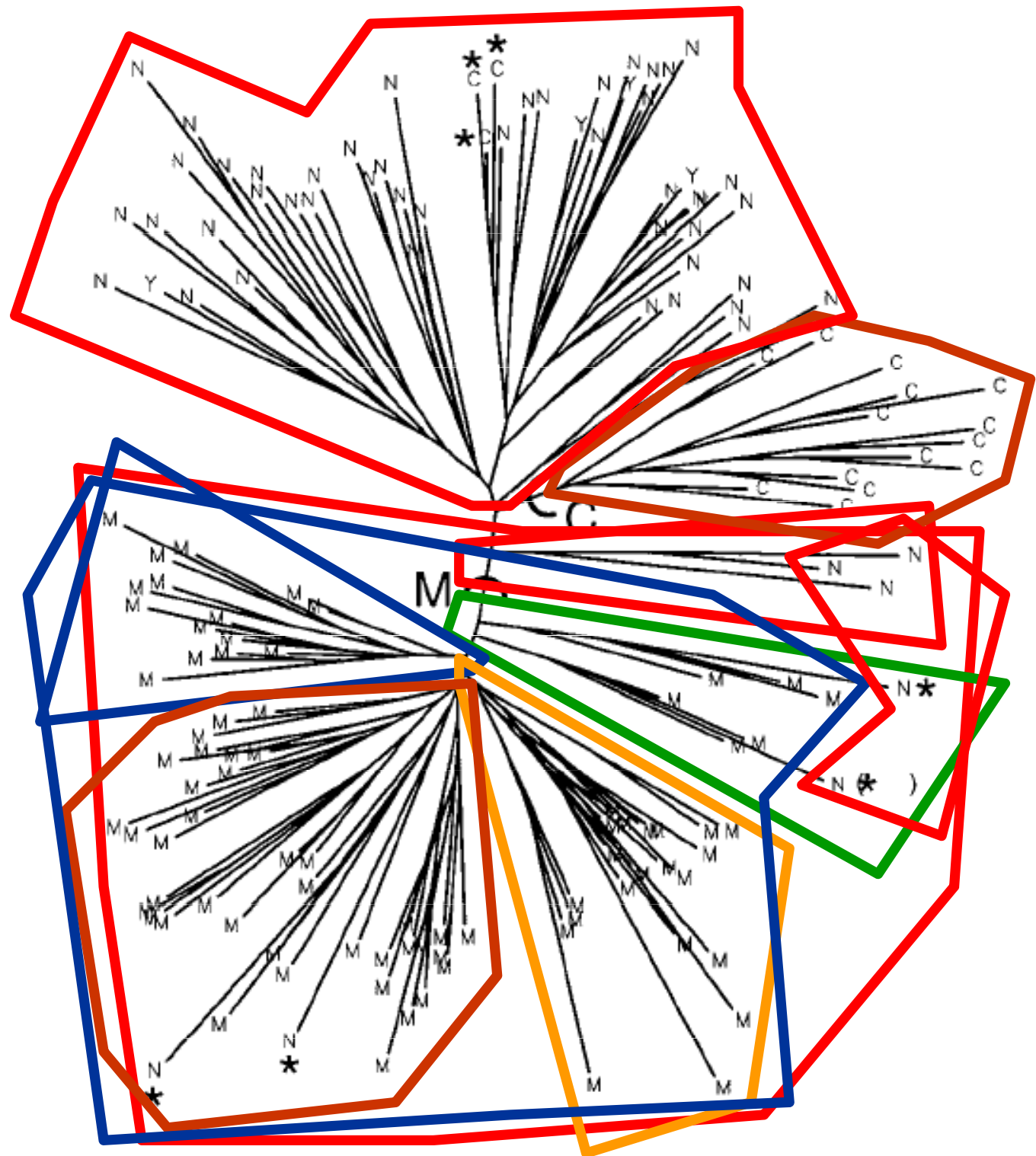
$$F_{st} = 0.04$$

90.2% assigned correctly

Individual-based assignments

- Kryptická populační struktura
- Neznámý počet skupin (klastřů)
- Úroveň jedince
- Vytvořit klastry a současně k nim přiřadit jedince
- K dispozici máme individuální genotypy (případně i souřadnice)
- Data: msat (jiné kodominantní lokusy, *Alu*), AFLP





INVITED REVIEW

Statistical inferences in phylogeography

RASMUS NIELSEN*† and MARK A. BEAUMONT‡

**Departments of Integrative Biology and Statistics, University of California, Berkeley, 4096 VLSB, Berkeley, CA 94720, USA,*

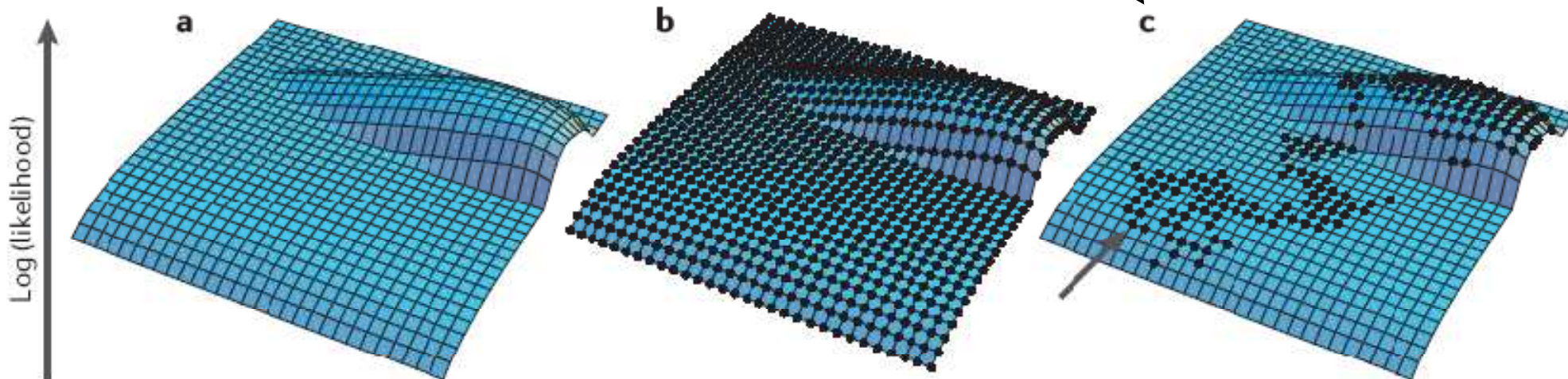
†Department of Biology, University of Copenhagen, Universitetsparken 15, 2100 Kbh O, Denmark, ‡School of Biological Sciences, University of Reading, PO Box 68, Whiteknights, Reading RG6 6BX, UK

- Therein lies the fundamental difference between phylogeographic and theoretical population genetic thinking: phylogeographic studies traditionally assume that ancestral history can be directly deduced from estimated gene trees, whereas population genetic theory asserts that **gene trees are random outcomes of stochastic population-level processes.**

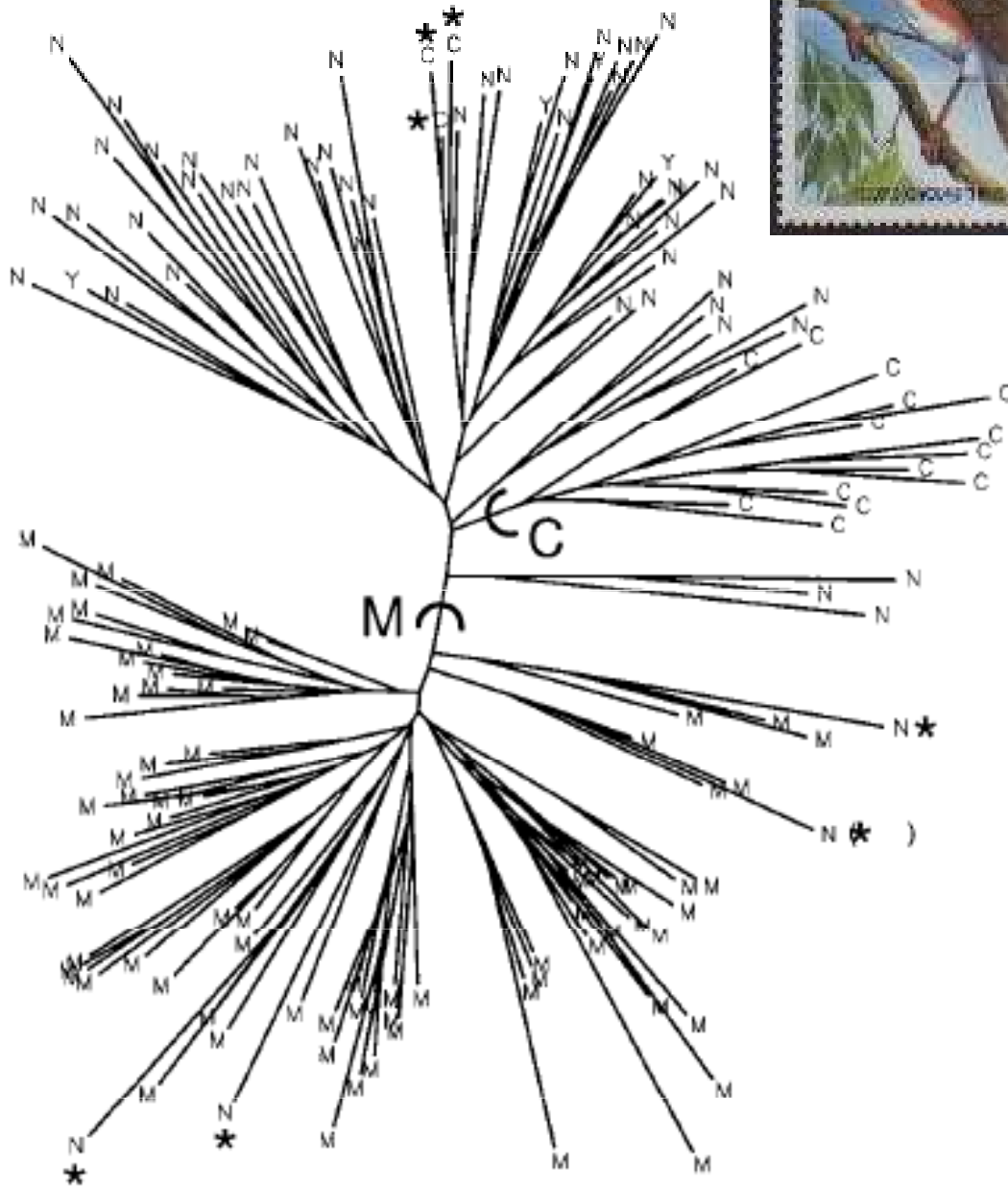
Bayesian clustering approach

STRUCTURE - *Pritchard et al. 2000*

- Neznámý počet populací charakterizovaných různými frekvencemi alel → počet populací a frekvence zjišťují
- Současně přiřazují individua do populací
- Lokusy, které nejsou ve vazbě, HW uvnitř subpopulací (např. mikrosatelity, SNPs)
- Možno předem zahrnout geografickou polohu individuí
- Model se snaží vyložit HW nebo vazebnou nerovnováhu zavedením populační struktury
- Místo přímého výpočtu – odhad pomocí Markov chain Monte Carlo



Turdus helleri

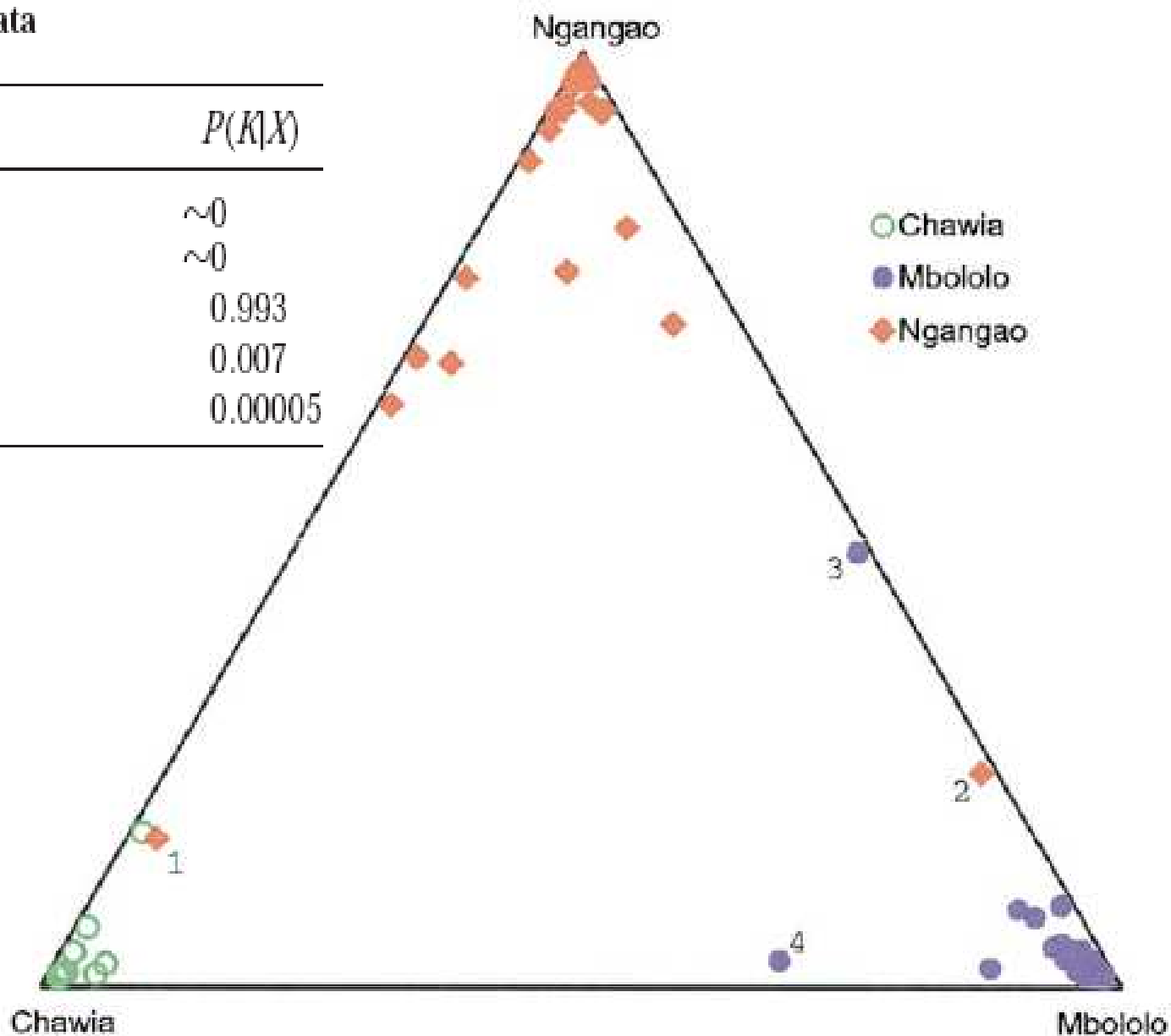


- Fragmenty deštného pralesa
- Lokality Chawia, Ngangao, Mbololo, Yale (Kenya)
- 7 mikrosatelitových lokusů
- Neighbour-joining
- * špatně zařazení jedinci

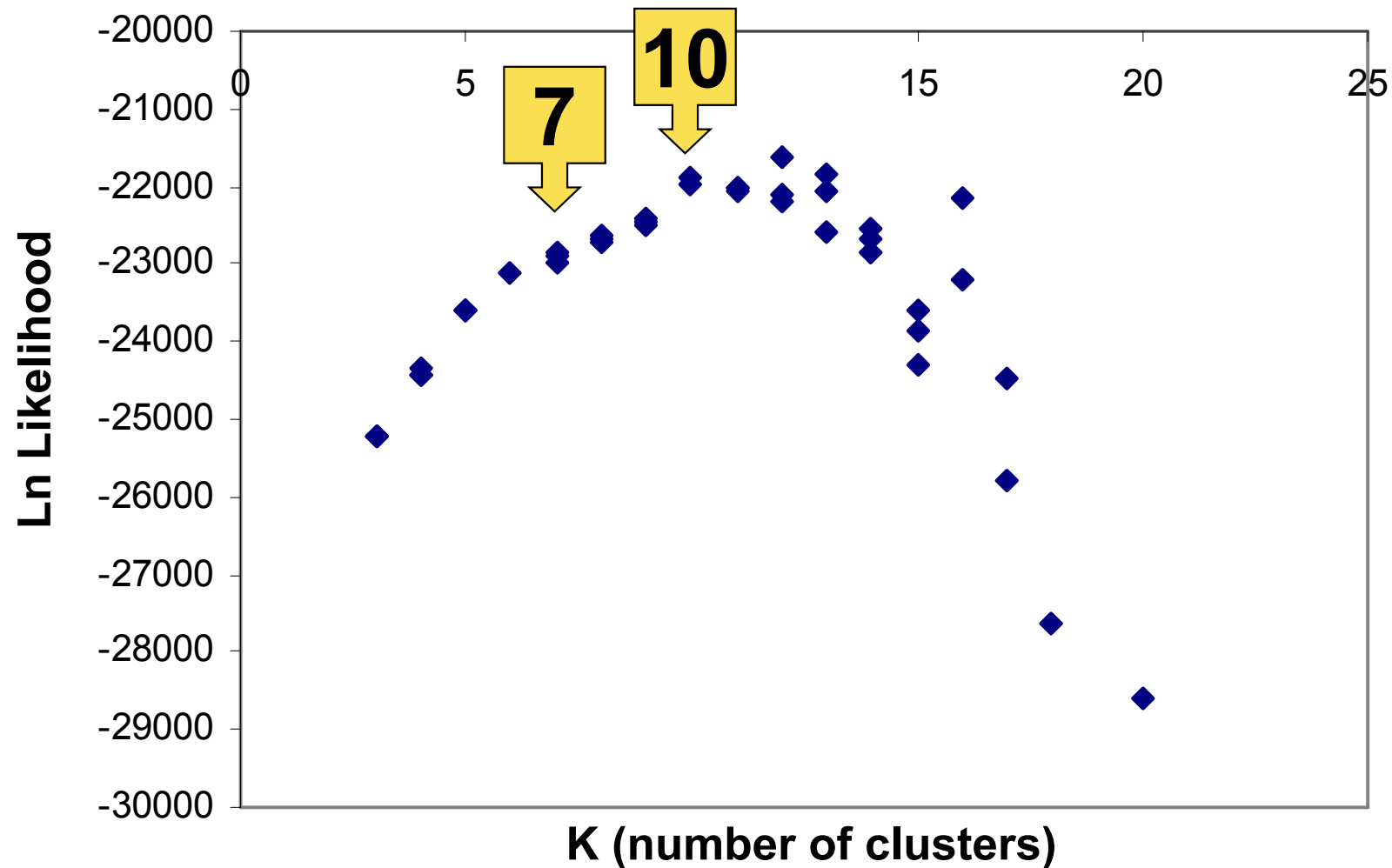
Program STRUCTURE - Bayesiánský přístup

Inferring the value of K , the number of populations,
for the *T. helleri* data

K	$\log P(X K)$	$P(K X)$
1	-3144	~ 0
2	-2769	~ 0
3	-2678	0.993
4	-2683	0.007
5	-2688	0.00005



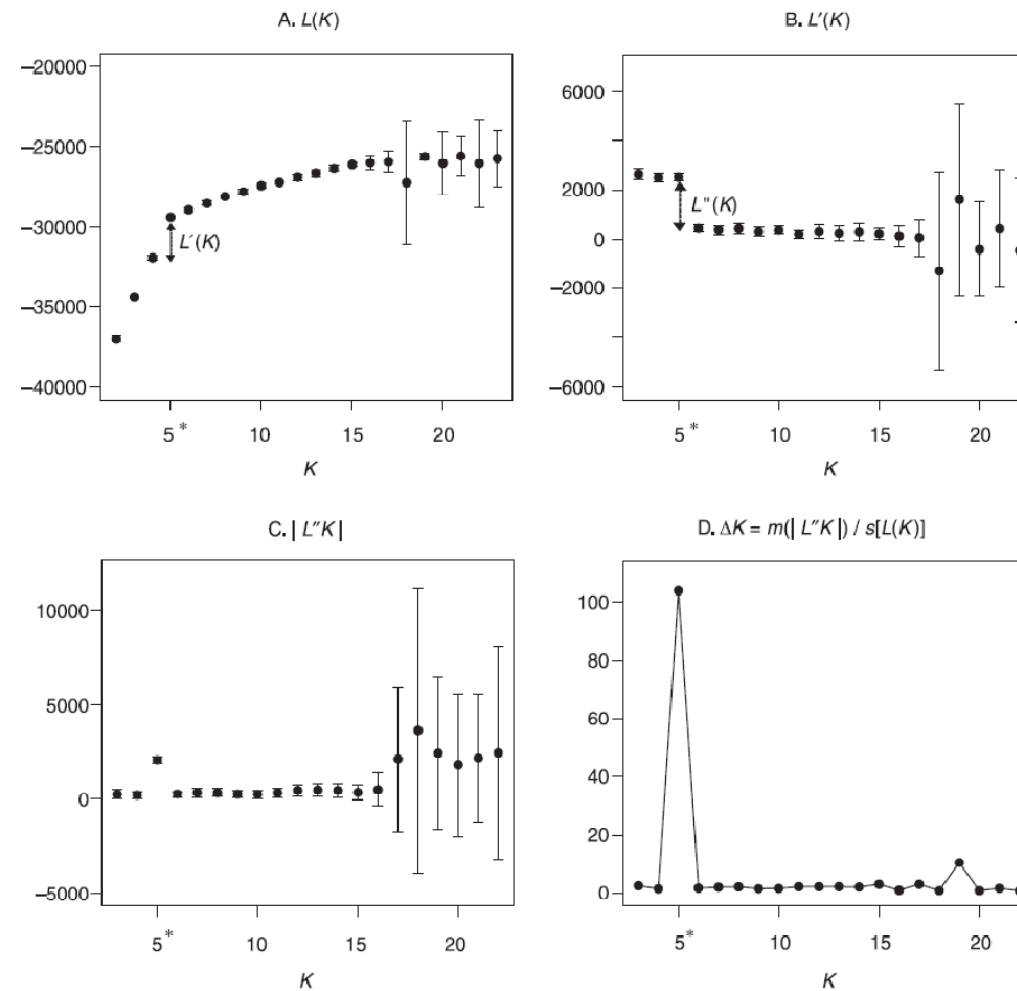
Stanovení počtu „přirozených“ subpopulací



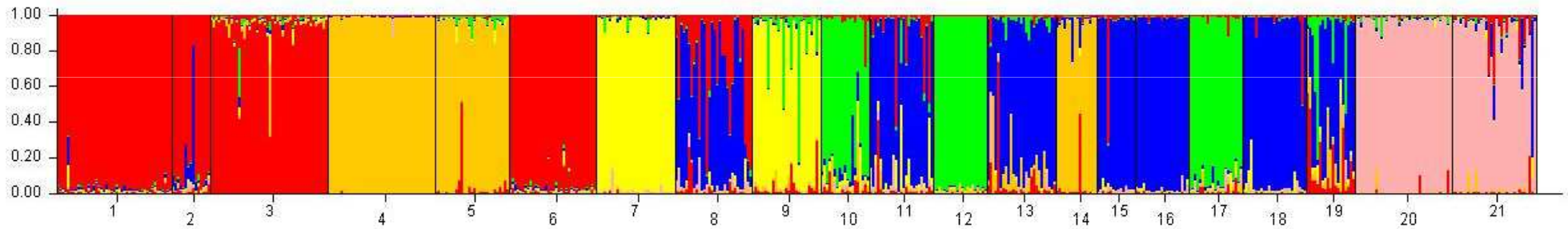
Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study

G. EVANNO, S. REGNAUT and J. GOUDET

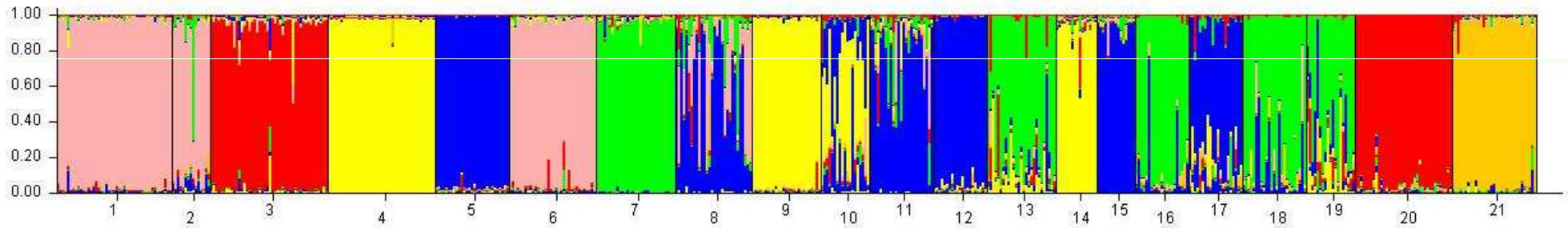
Department of Ecology and Evolution, Biology building, University of Lausanne, CH 1015 Lausanne, Switzerland



K = 7



K = 10

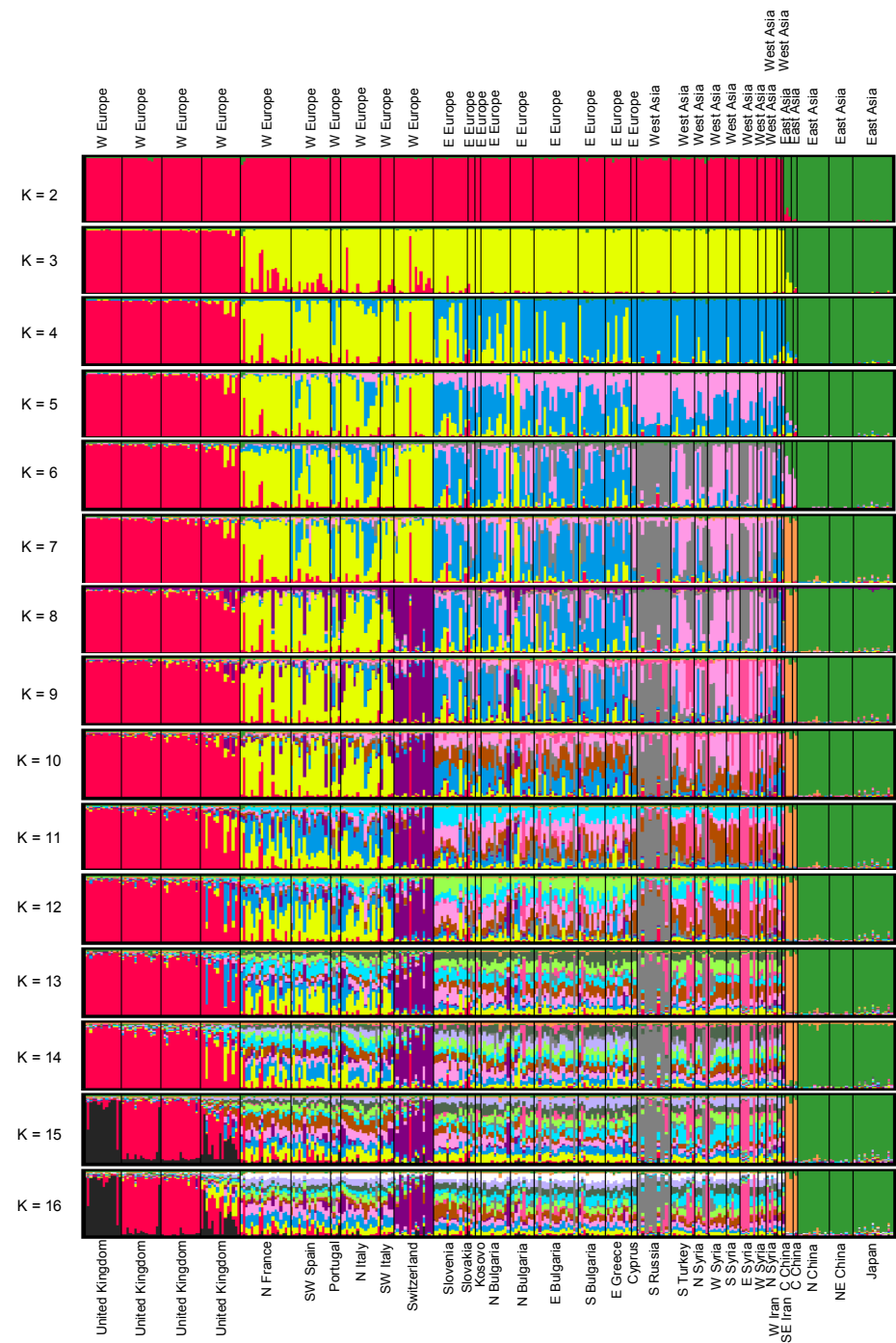


Proporce genomu každého jedince náležející určitému „clusteru“

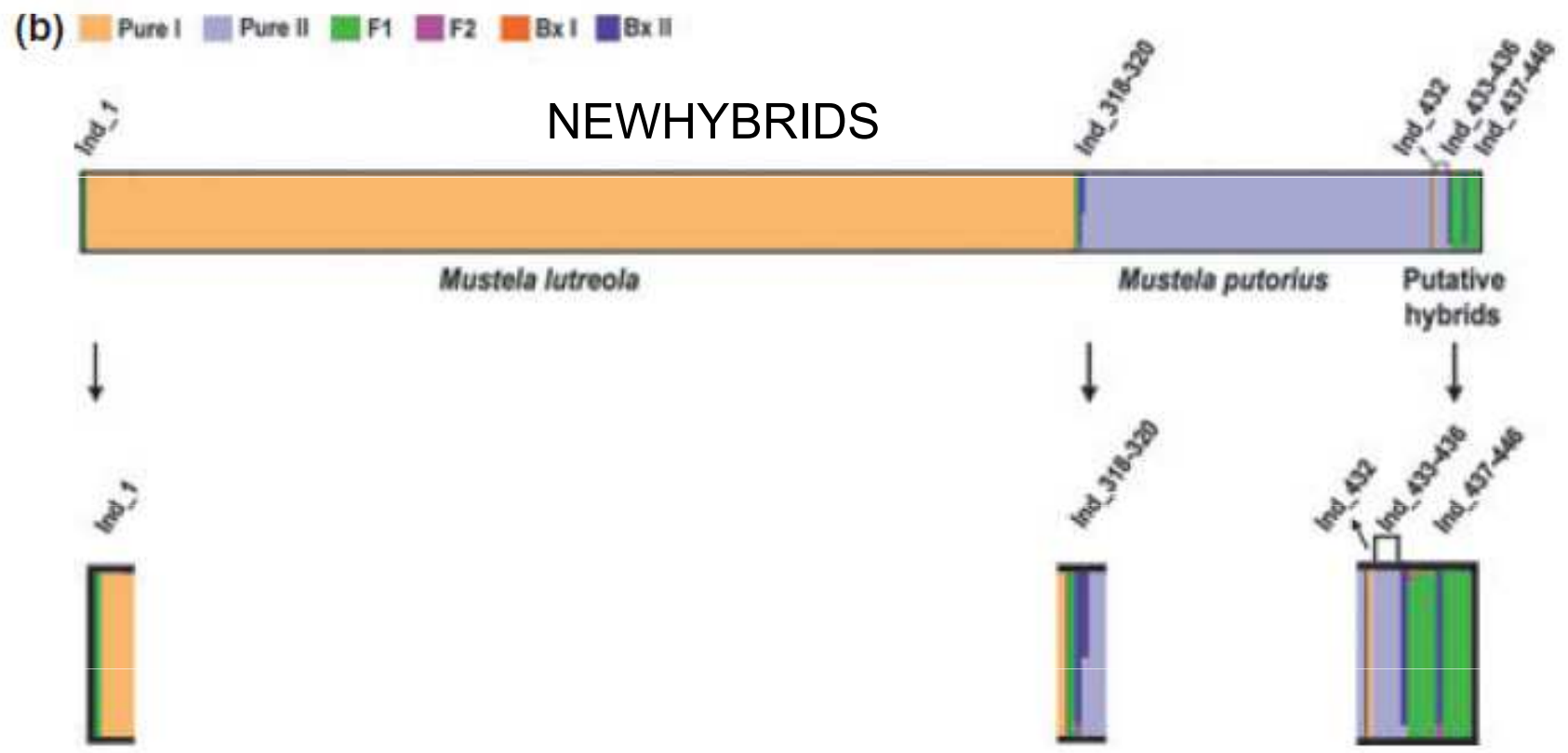
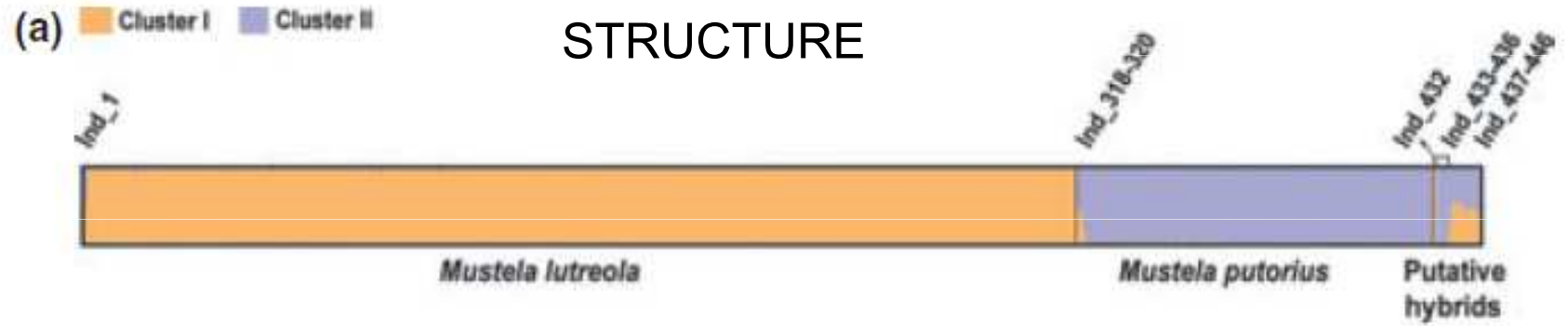
Alternativní vizualizace výsledků ze STRUCTURE

„forced clustering“

Zobrazení hierarchické struktury mezi populacemi



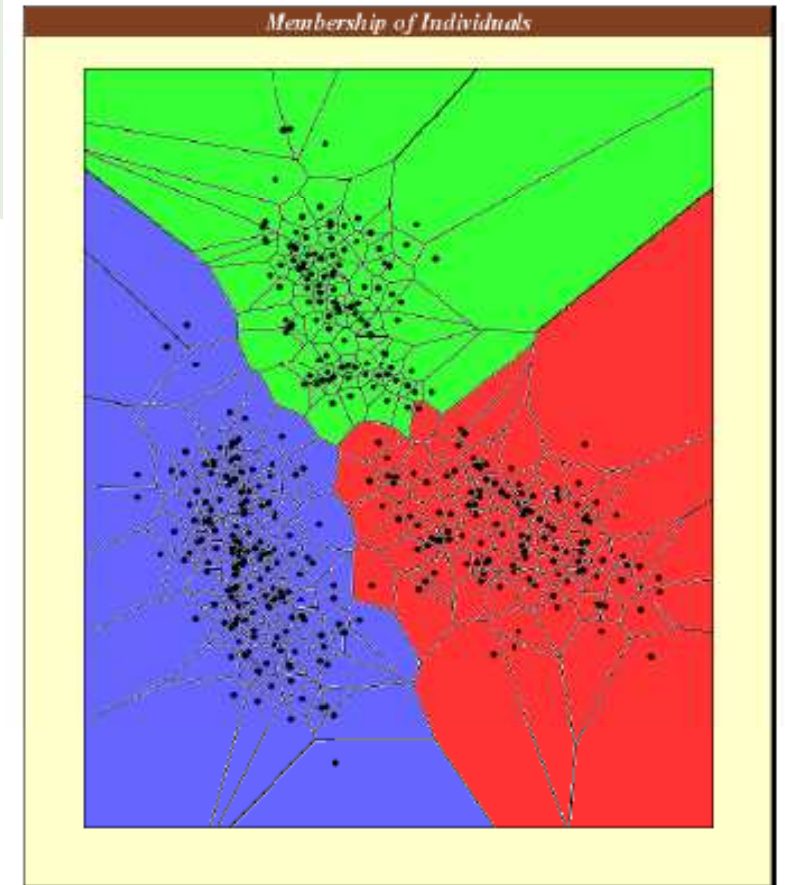
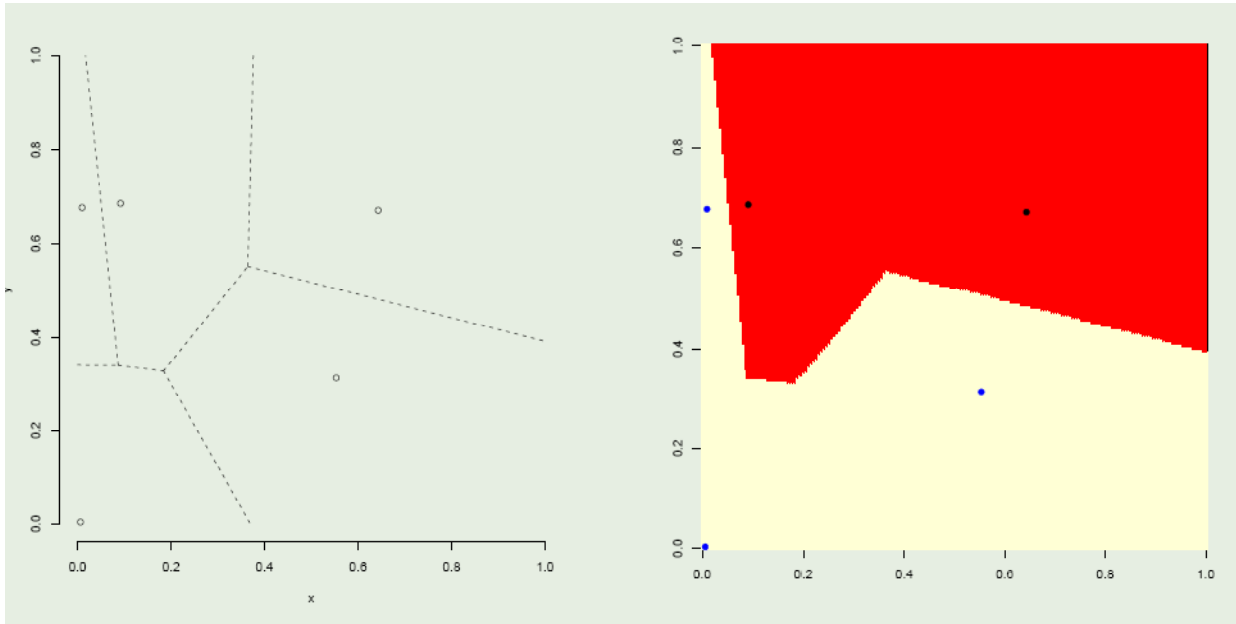
NewHYBRIDS



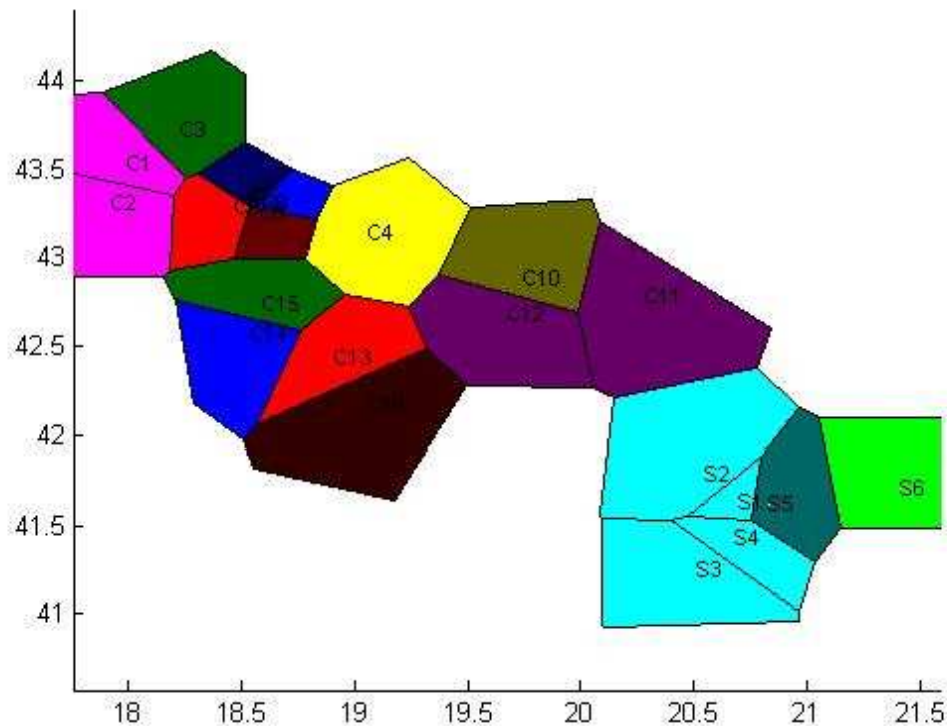
4. Spatially explicit analyses = spatial genetics = landscape genetics

- vychází z Bayesian clustering approach (typu STRUCTURE) – **individual-based models**
- do modelování genetické informace přidává i geografické koordináty
- např. programy BAPS, TESS, Geneland (automaticky stanovují nejlepší počet populací K)

Spatial models – tessellation, Voronoi polygons

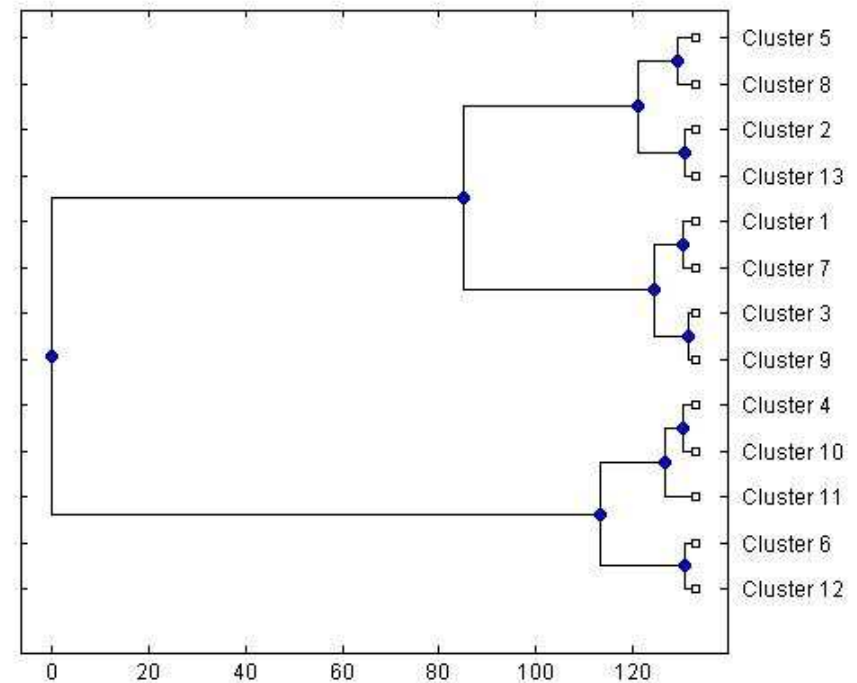


The example of very fragmented populations: the best model in BAPs for Central and Southern *Dinaromys* populations (spatial clustering of groups of individuals): K=13 (i.e. evidence of very high structuration)



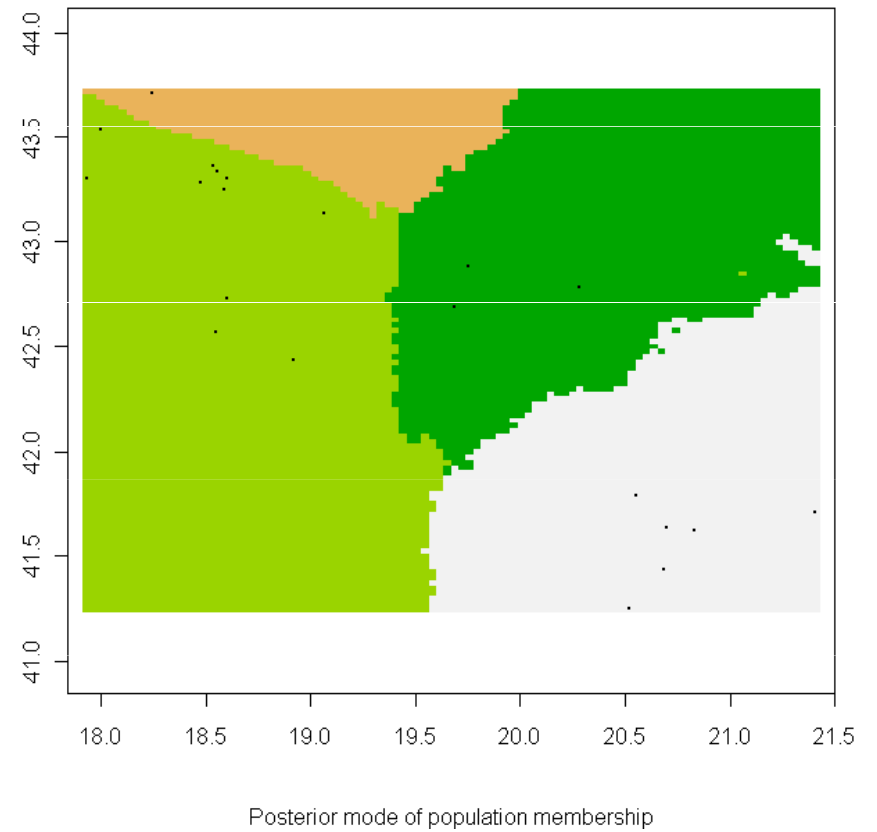
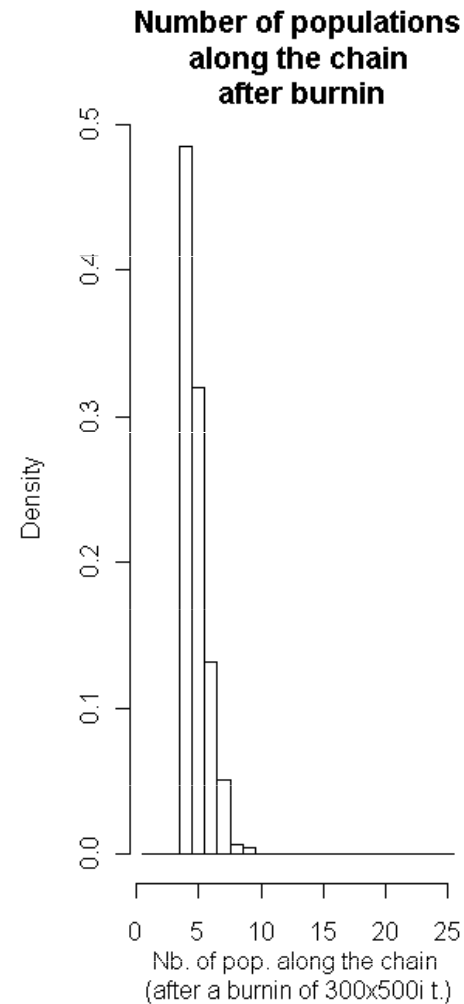
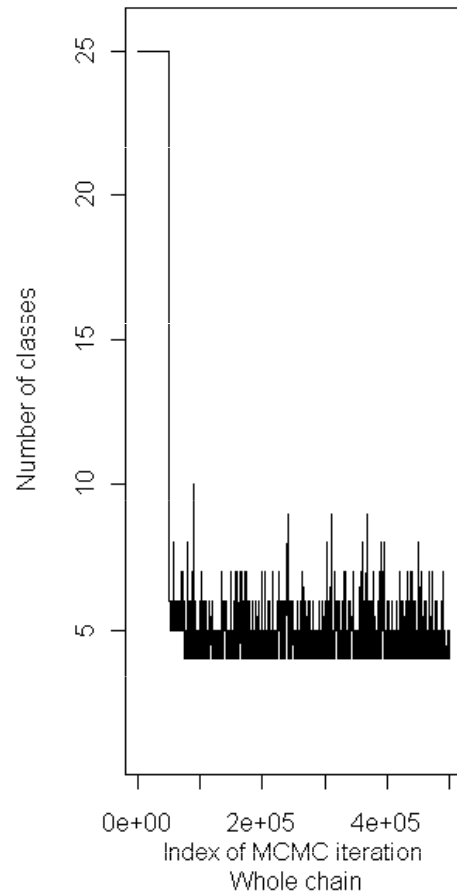
Best Partition:

- Cluster 1: {C9, C13}
- Cluster 2: {S6}
- Cluster 3: {C8, C14}
- Cluster 4: {C4}
- Cluster 5: {C1, C2}
- Cluster 6: {S1, S2, S3, S4}
- Cluster 7: {C6}
- Cluster 8: {C3, C15}
- Cluster 9: {C5, C7}
- Cluster 10: {C10}
- Cluster 11: {C11, C12}
- Cluster 12: {S5}
- Cluster 13: {C16}



Ř. program BAPS

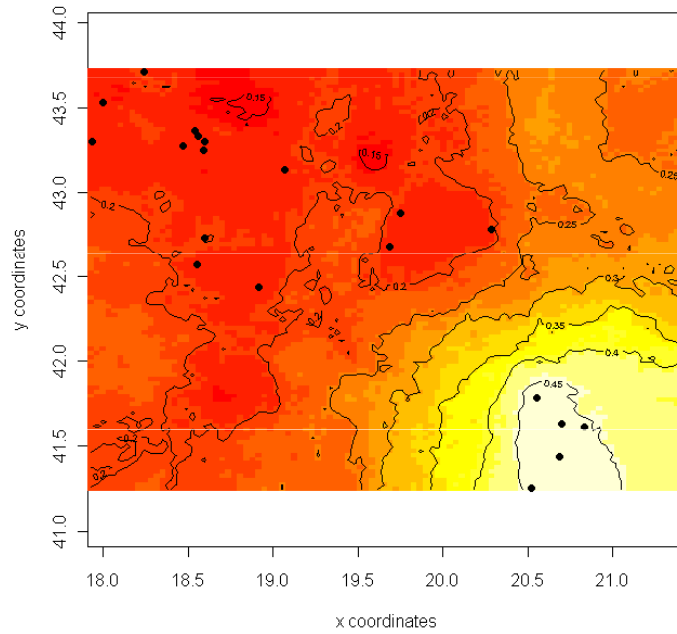
Př.: Geneland



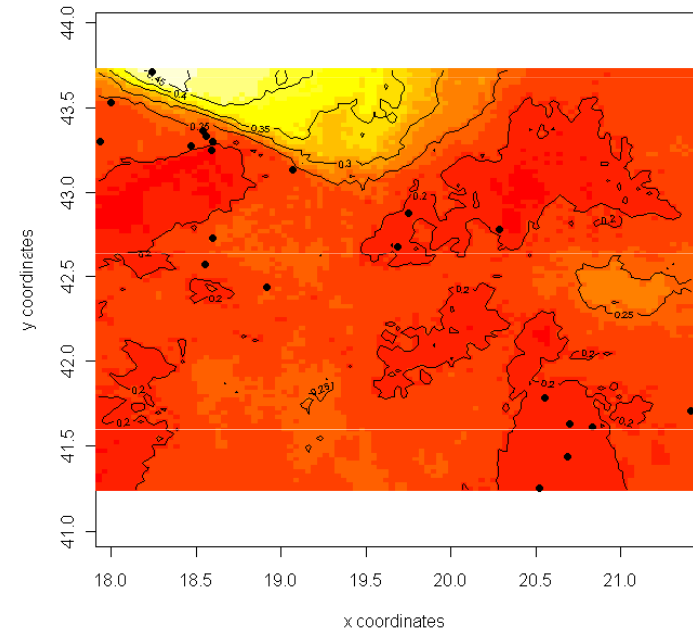
R platform

Posterior probability maps

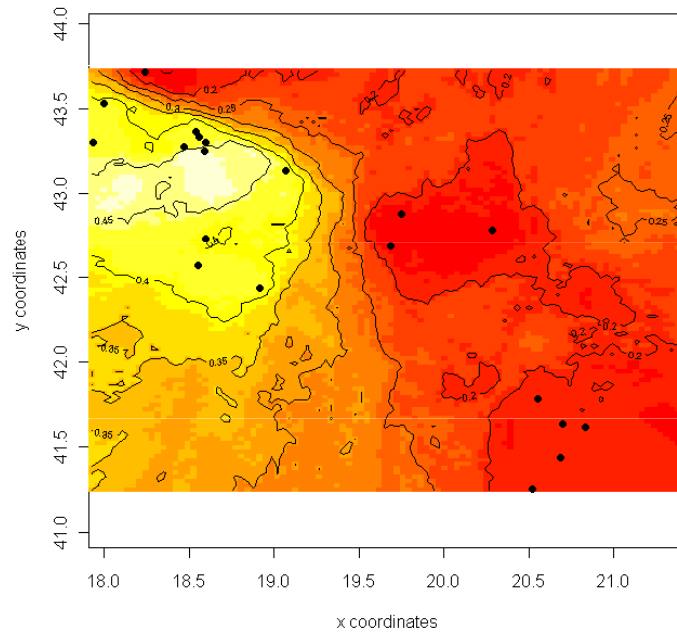
Map of posterior probability to belong to class 4



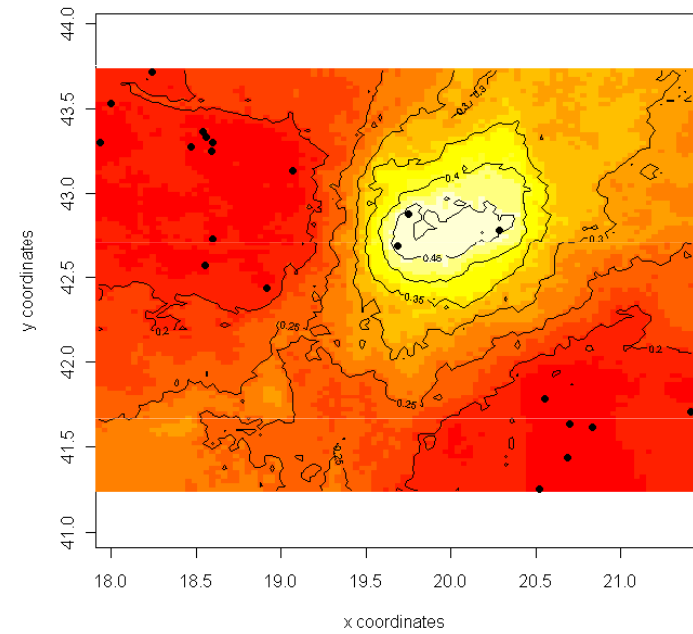
Map of posterior probability to belong to class 3



Map of posterior probability to belong to class 2

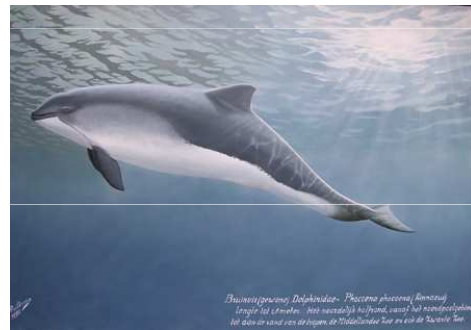
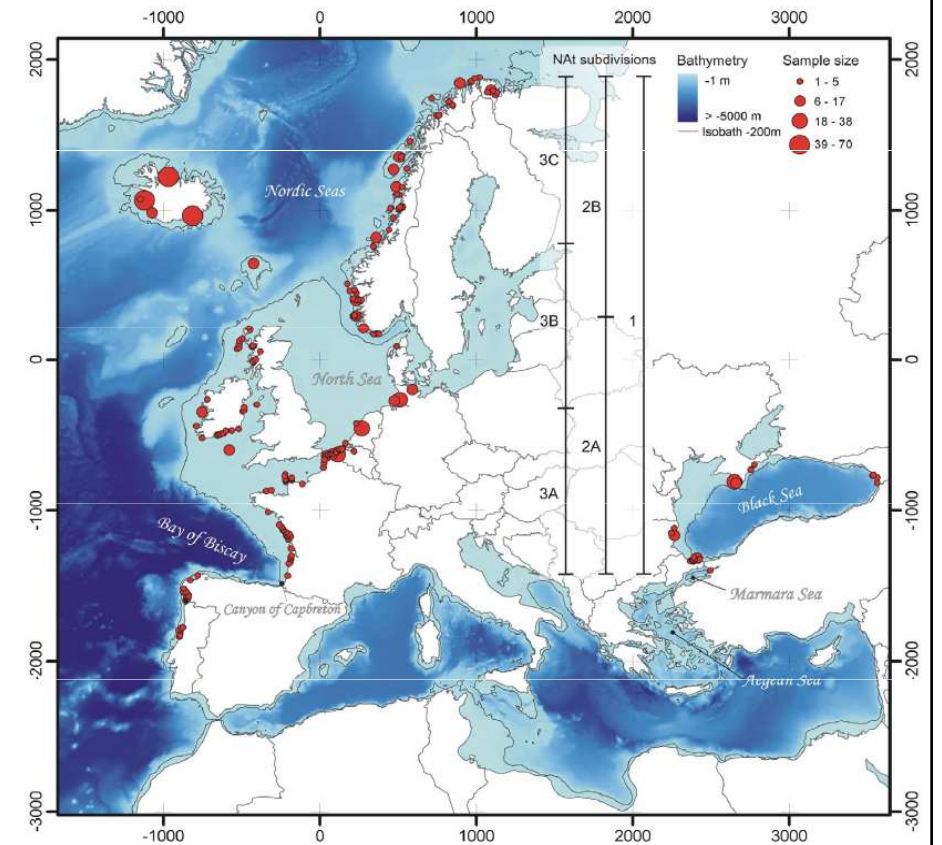
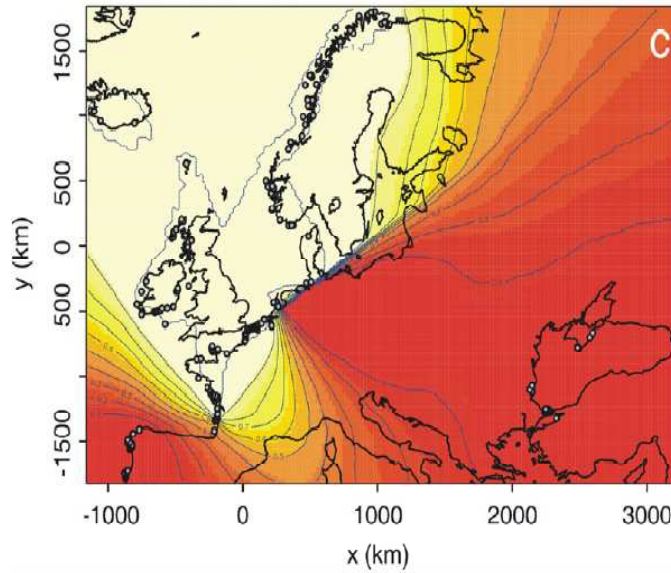
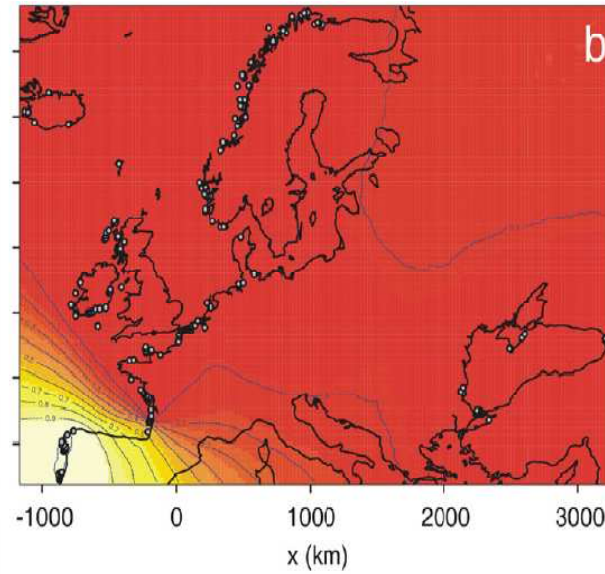
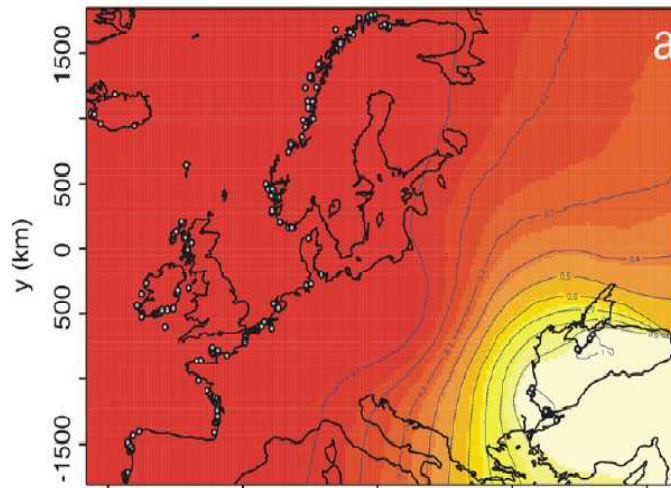
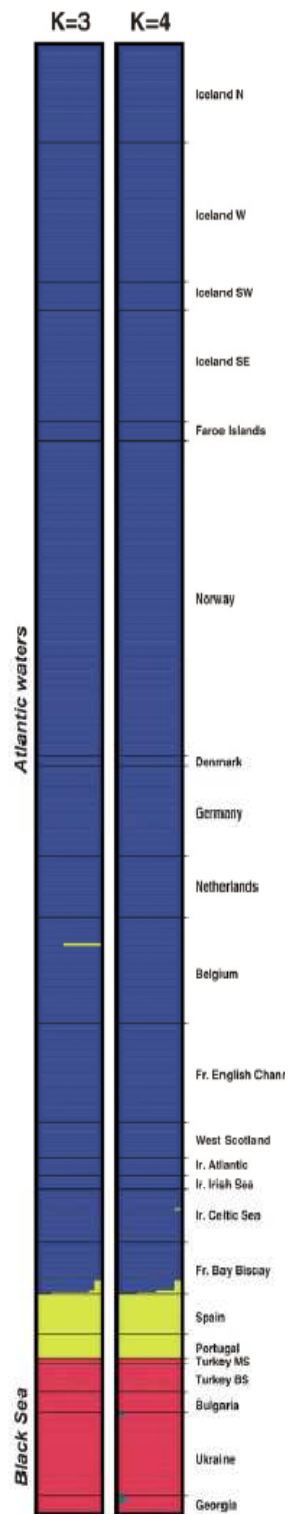


Map of posterior probability to belong to class 1



Spatial population genetics

Fontaine et al. 2007



Phocoena phocoena