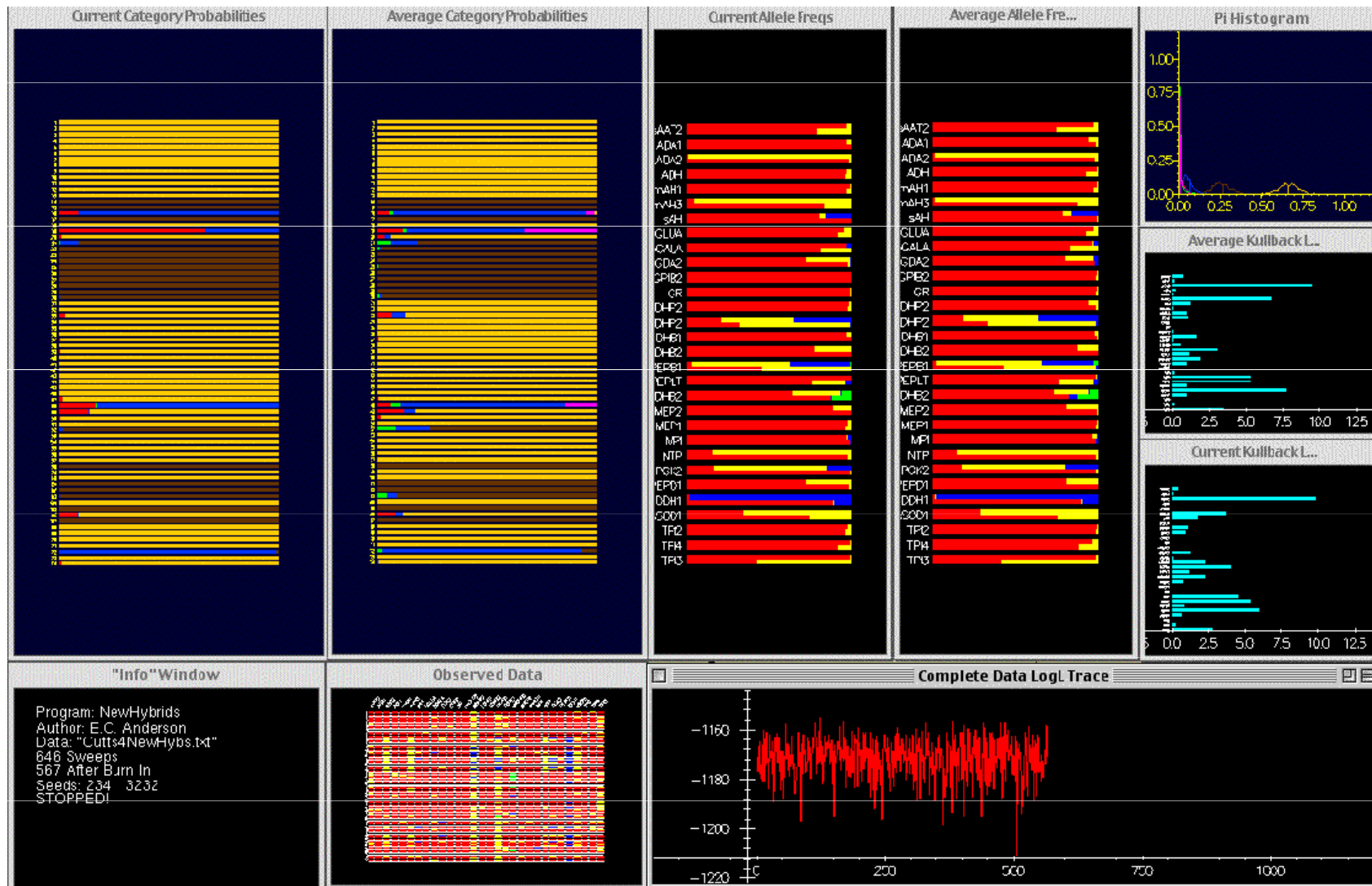


# HYBRIDIZACE A HYBRIDNÍ ZÓNY

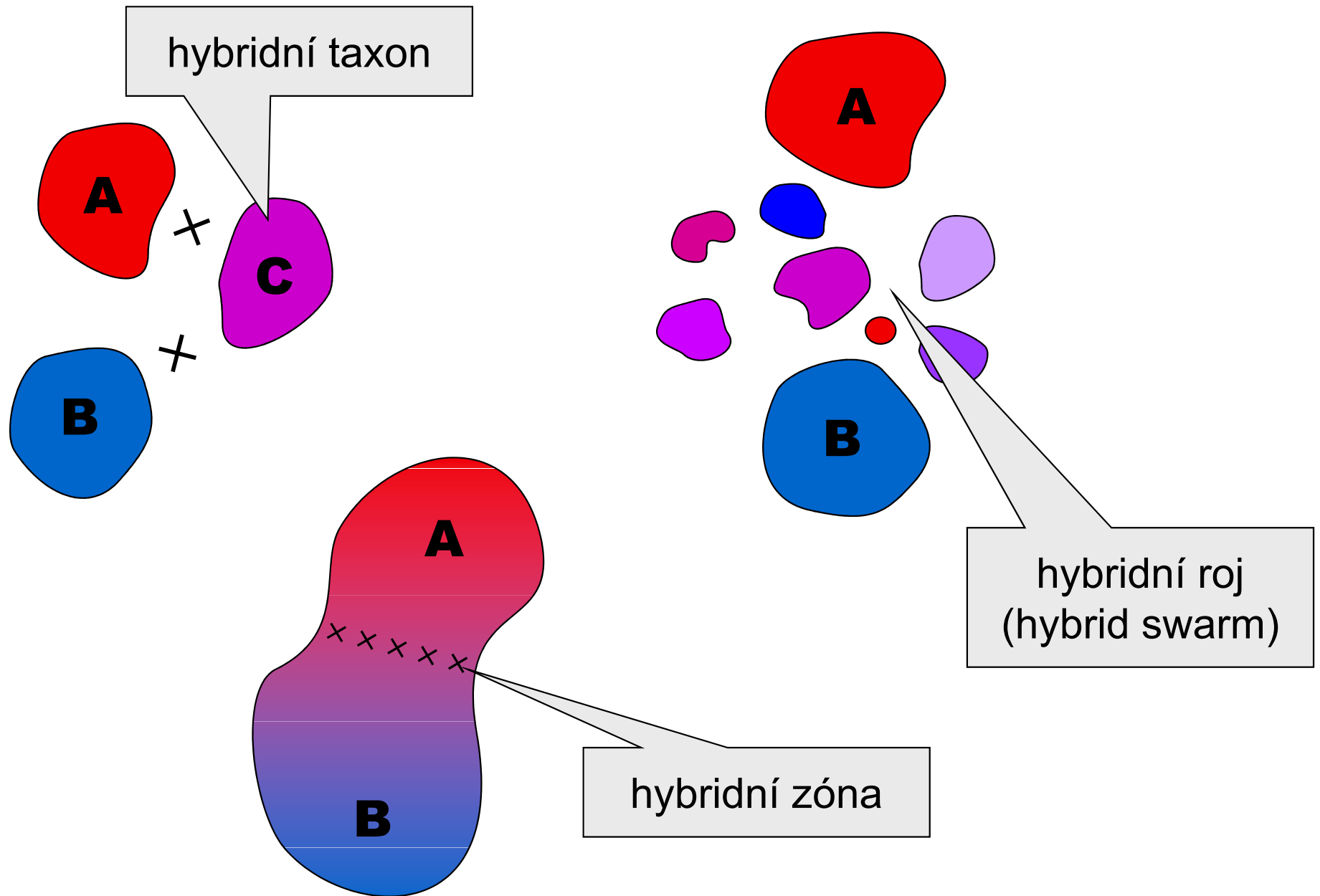


# NewHybrids

- pravděpodobnost, že daný vzorek je tvořen směsí parentálních genotypů, F1, F2 a zpětných kříženců
- bayesovský přístup, MCMC



# 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

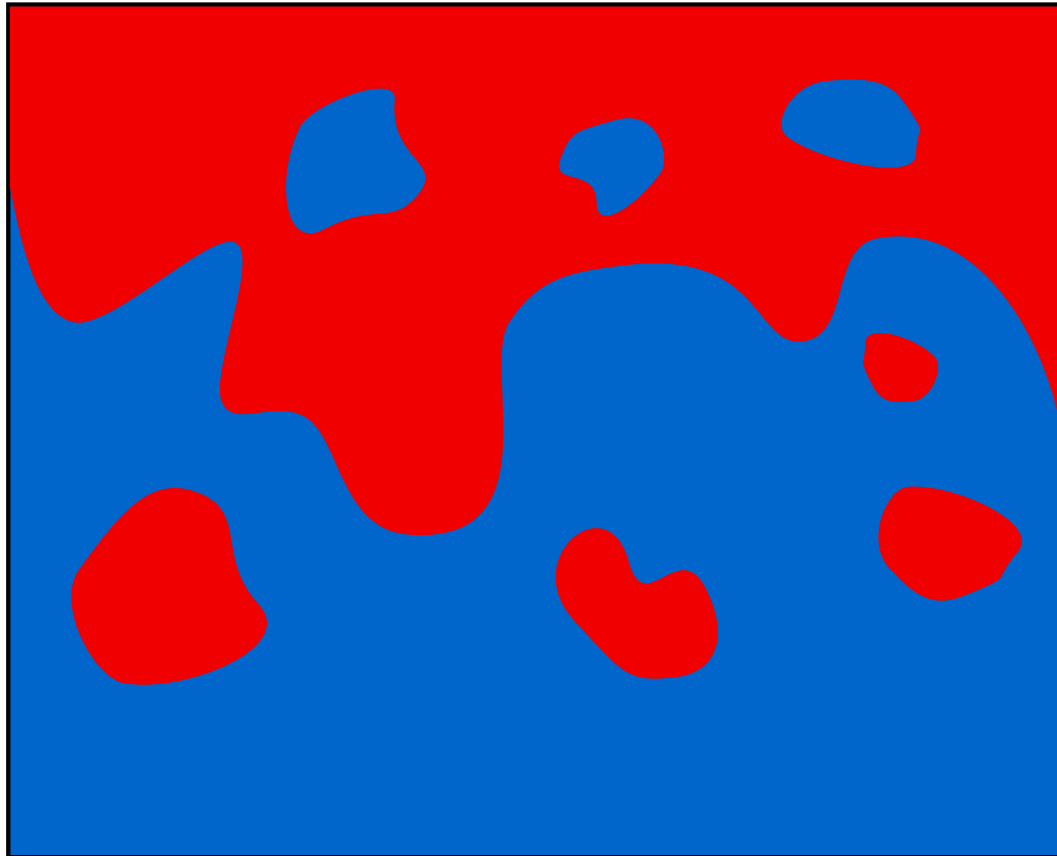
- primární
- sekundární
- tenzní, mozaikové, rozložené (staggered), skvrnové (mottled), ...

### Typy selekce

- vnější (extrinsic selection)
- vnitřní (intrinsic selection - prezygotická, postzygotická bariéra)

## Mozaiková hybridní zóna:

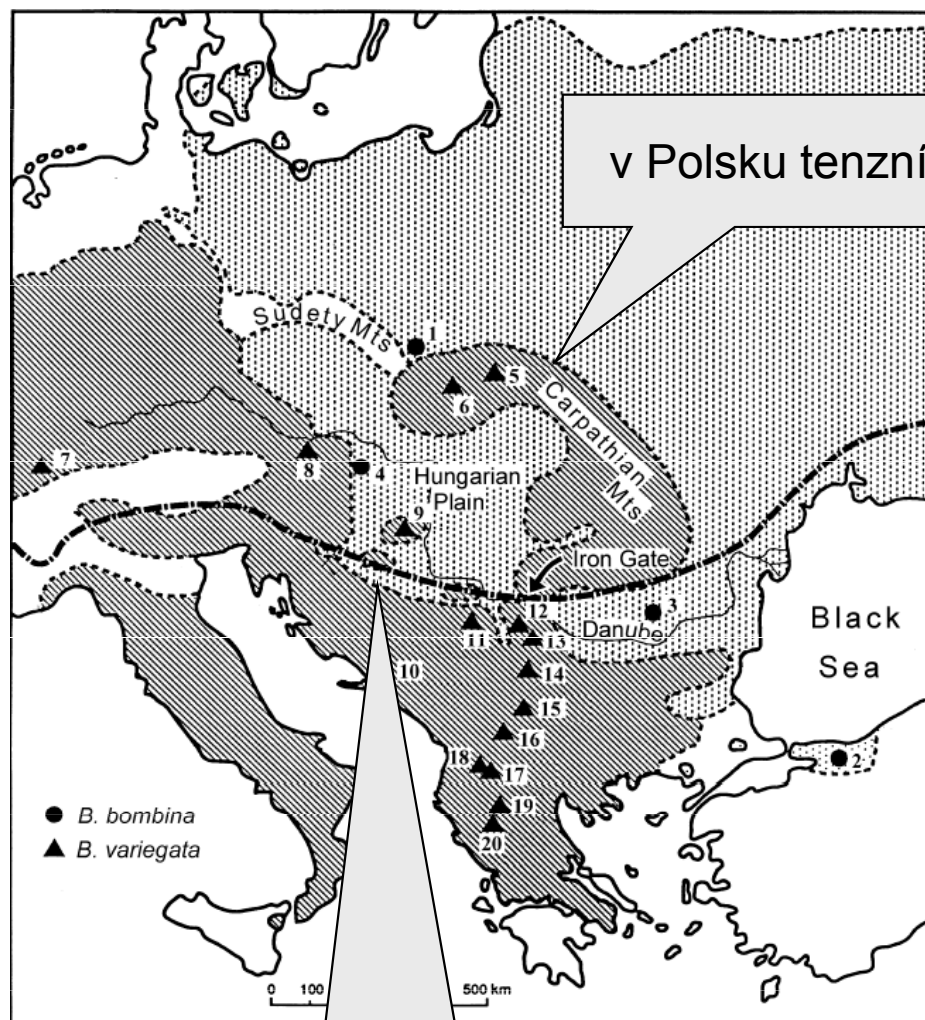
- vliv vnějšího prostředí
- vlastně soubor několika hybridních zón
- př.: kuňka obecná (*Bombina bombina*) a k. žlutobřichá (*B. variegata*) v Chorvatsku (ve střední Evropě tenzní typ)







## **Bombina:**



v Polsku tenzní

### ***B. bombina:***

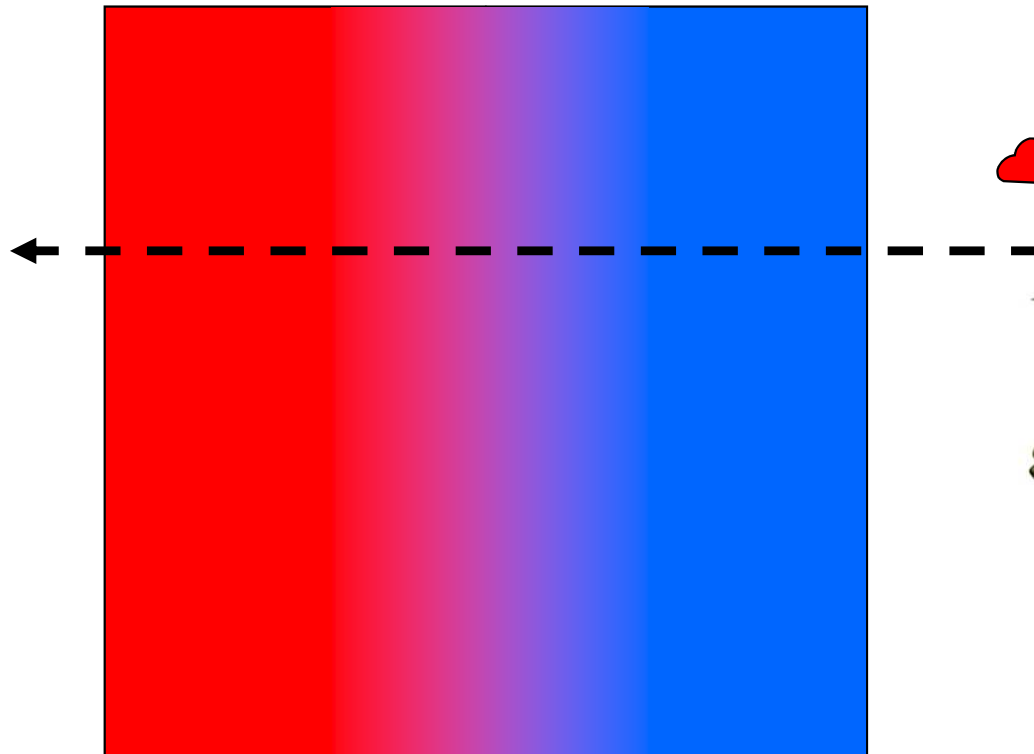
nížiny  
převážně ve vodě  
repr. ve větších  
vodních plochách  
tenčí kůže  
teritoriální  
530 Hz  
delší vývoj

v Chorvatsku mozaiková

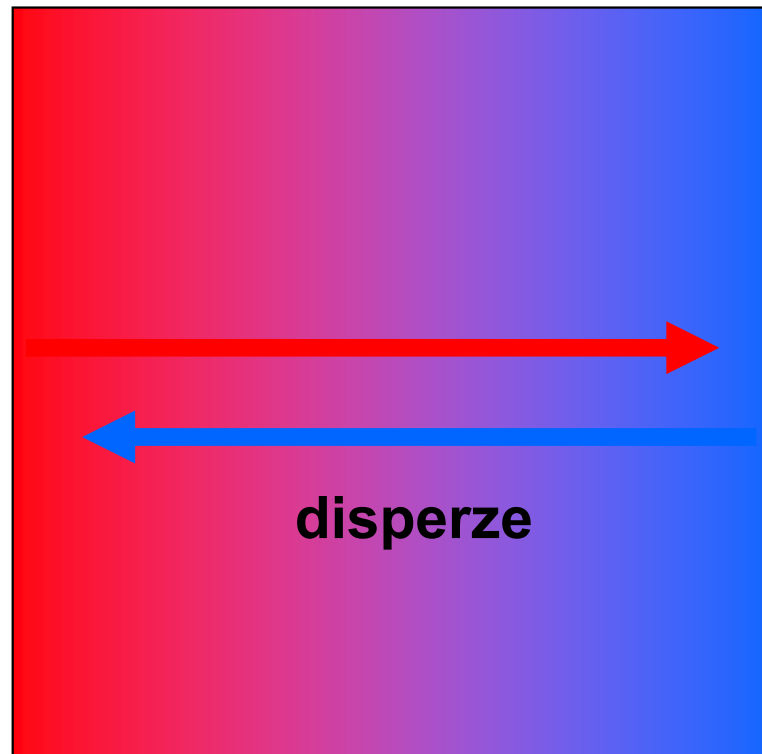
### ***B. variegata:***

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

Tenzní zóna je když...



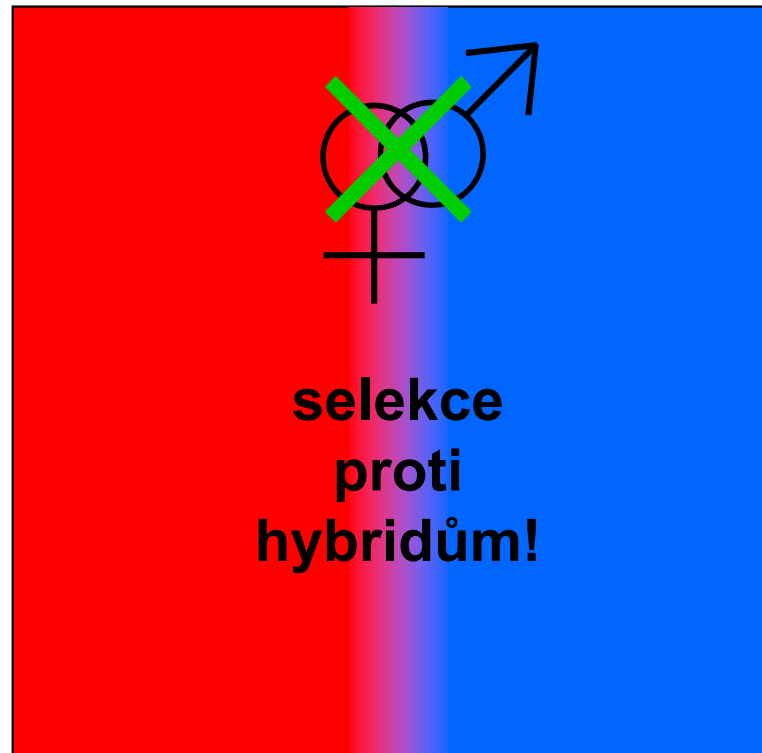
# Tenzní zóna je když...



⇒ rozšiřování zóny

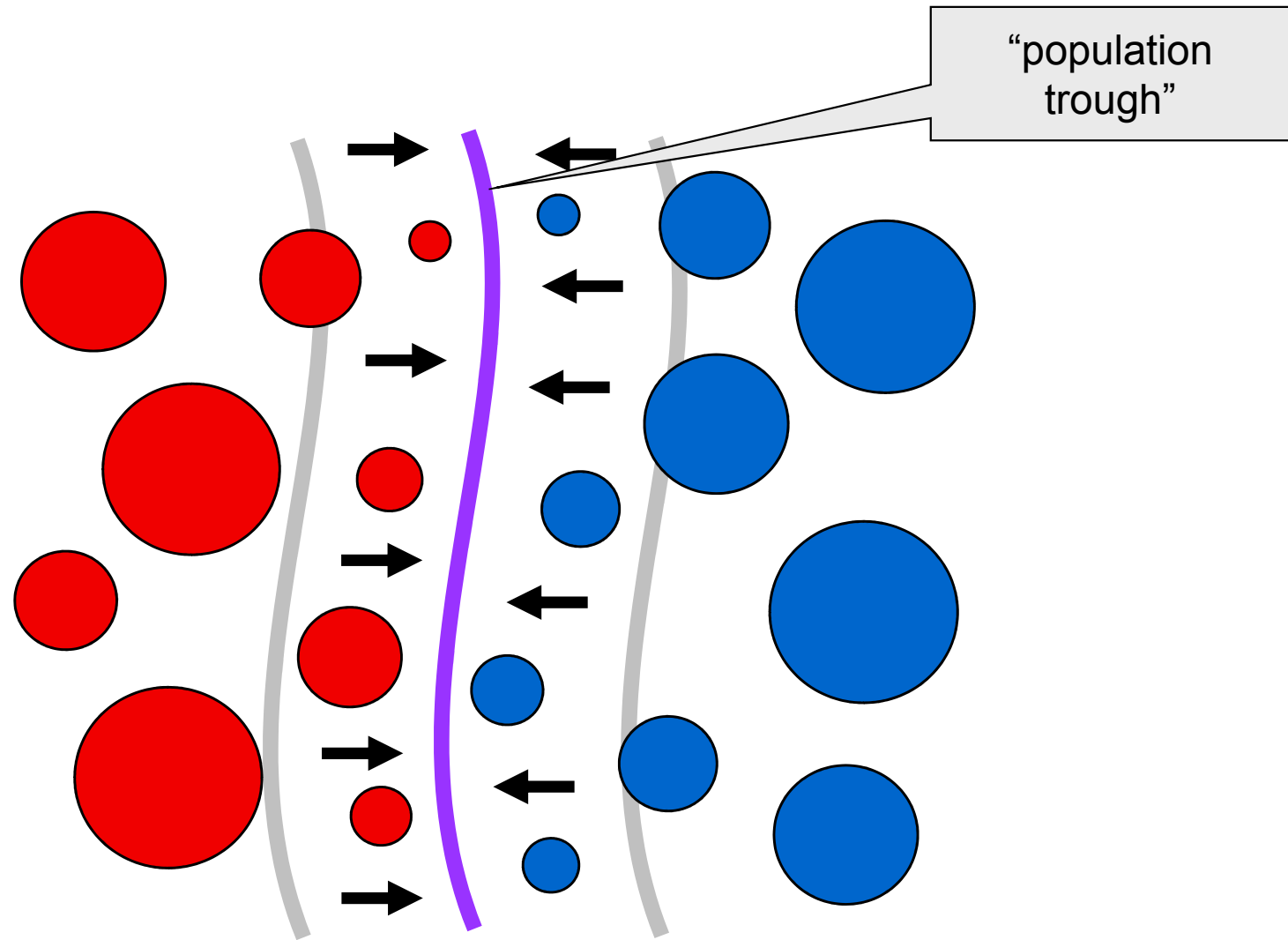


# Tenzní zóna je když...



⇒ zužování zóny

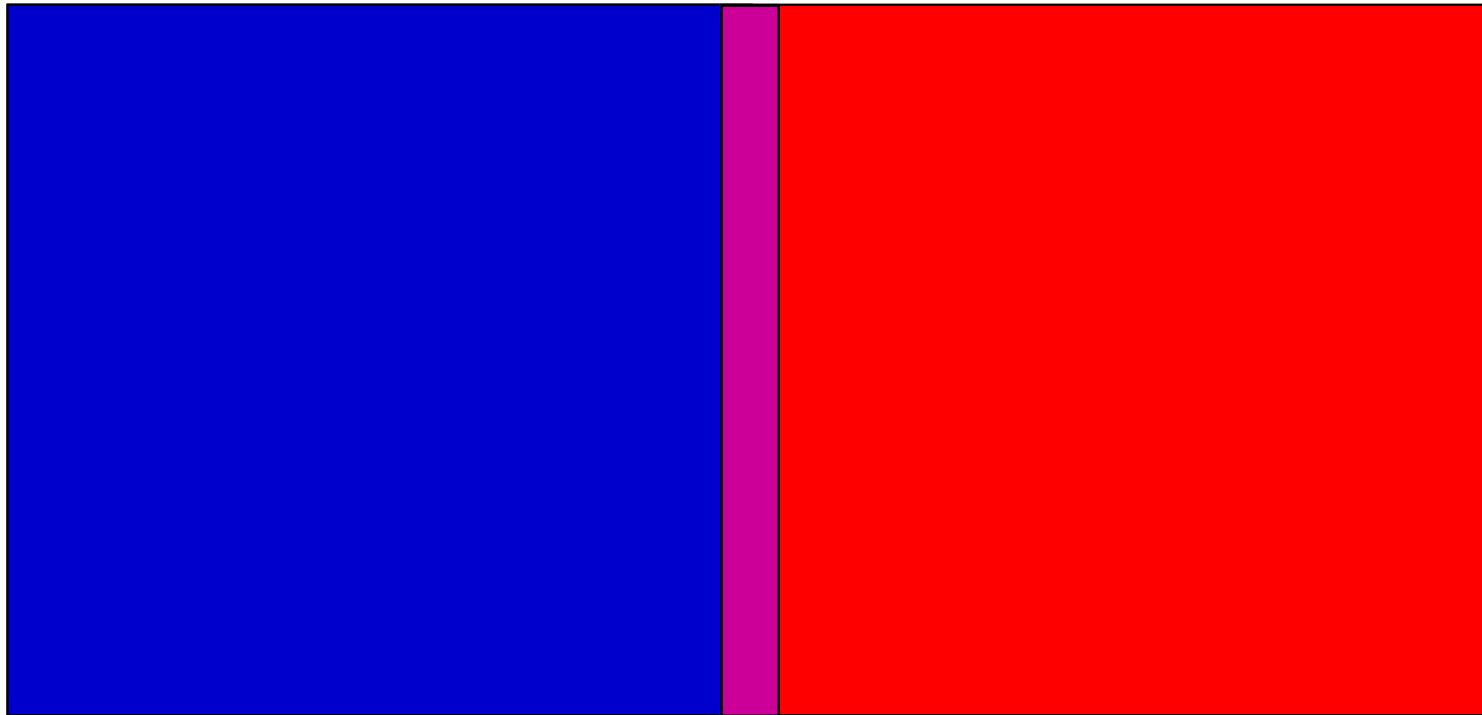
Tenzní zóna udržována dynamickou rovnováhou mezi disperzí a selekcí

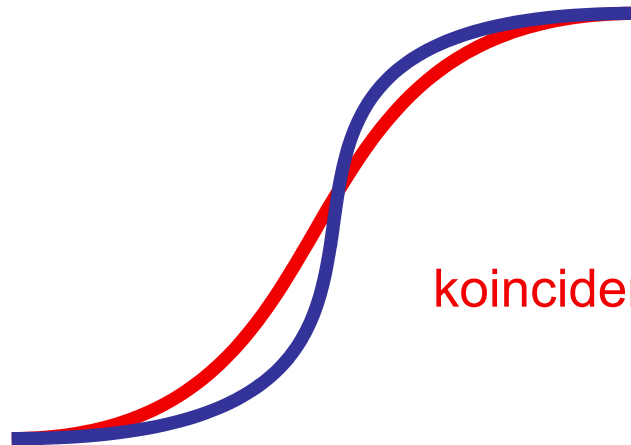


Tenzní zóna není závislá na vnějších podmínkách (intrinsic selection)  $\Rightarrow$   
její pozice se ustálí na místě geografické překážky nebo nejnižší populační hustoty  
(„populační prohlubeň“ = „population trough“)

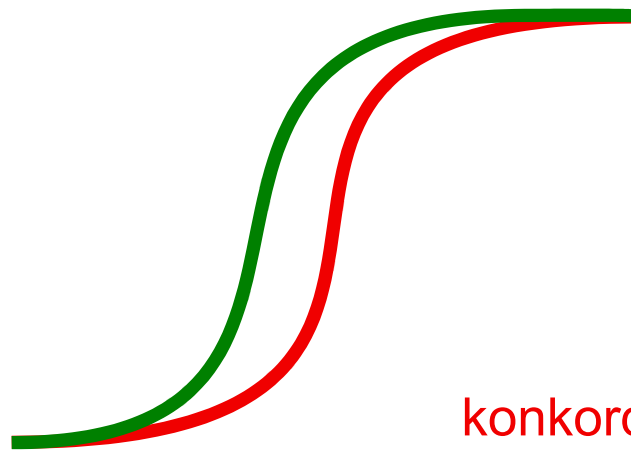
## Teorie klin:

sekundární kontakt:  koincidentní a konkordantní klíny





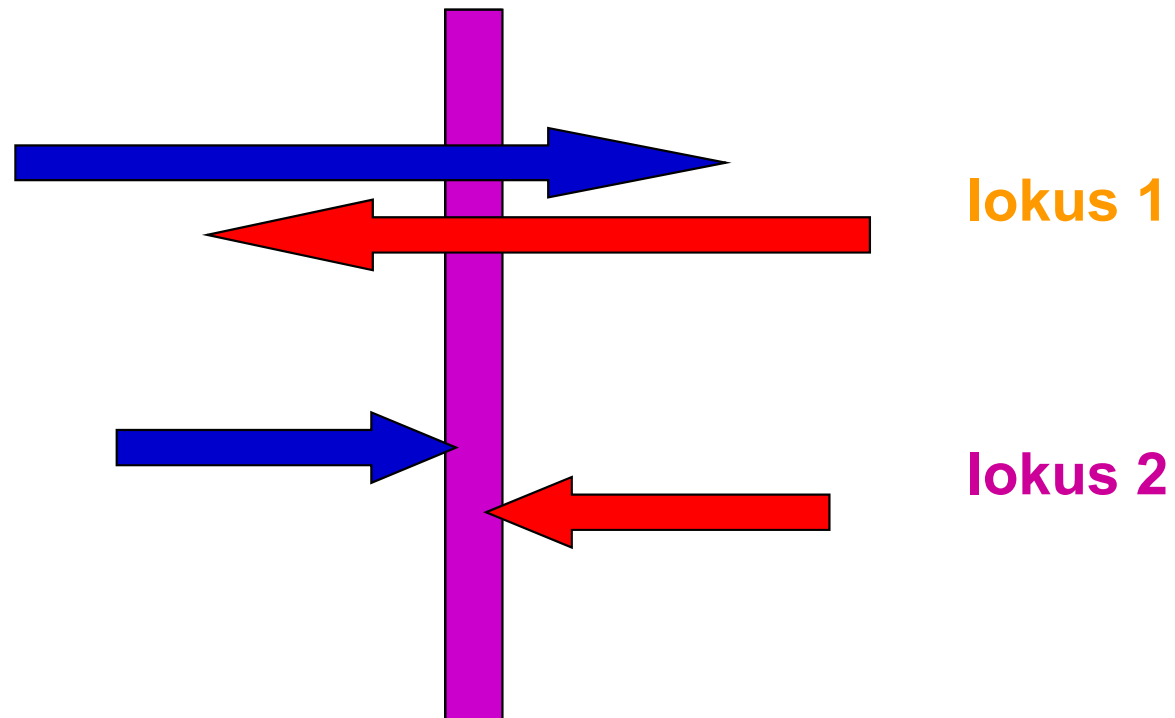
**koincidence** = souhlasná pozice středů



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

# Teorie klin:

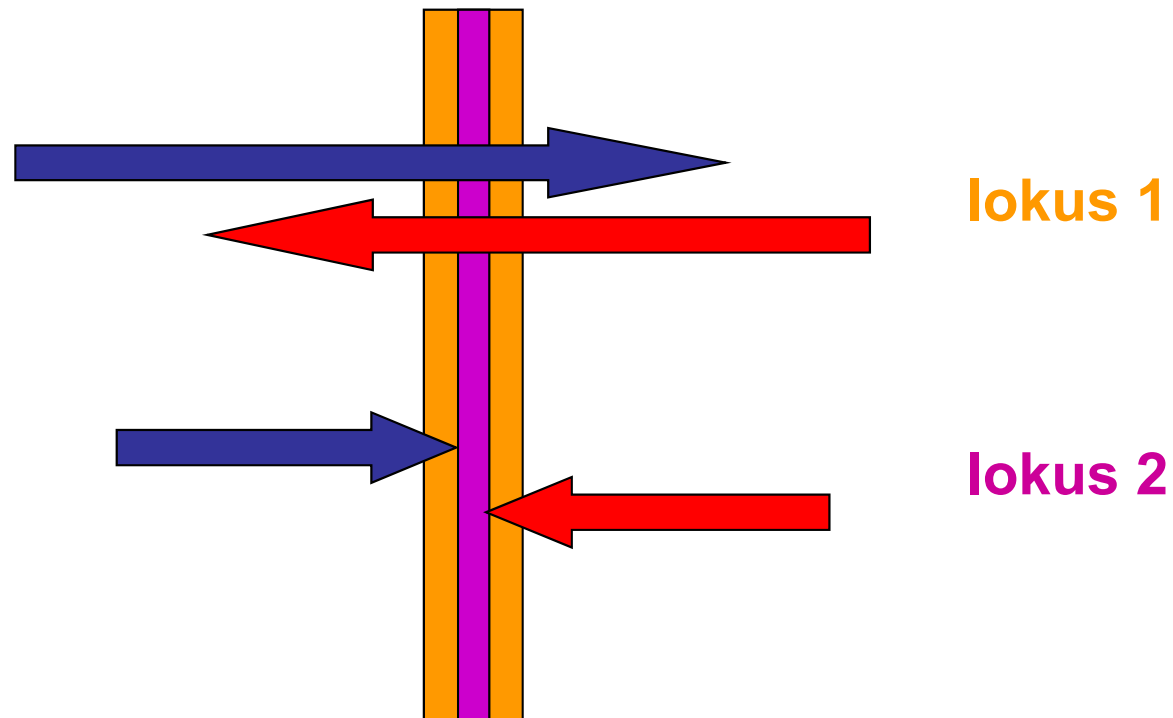
neutrální vs. selektované lokusy





## Teorie klin:

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



... ale selekce tlačí klíny pro jednotlivé lokusy k sobě  
⇒ udržuje koinkidenci

# Teorie klin:

občas ...



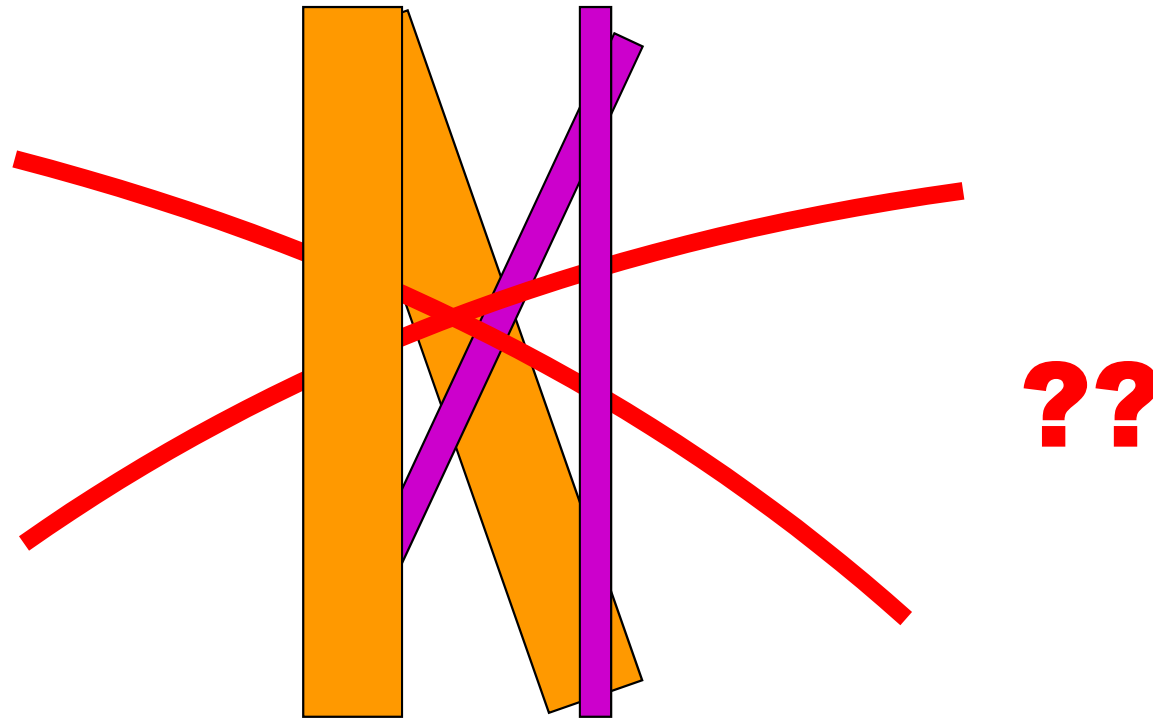
lokus 1

lokus 2

... ale klíny stále paralelní

## Teorie klin:

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



problém, jak analyzovat

# Studium hybridní zóny

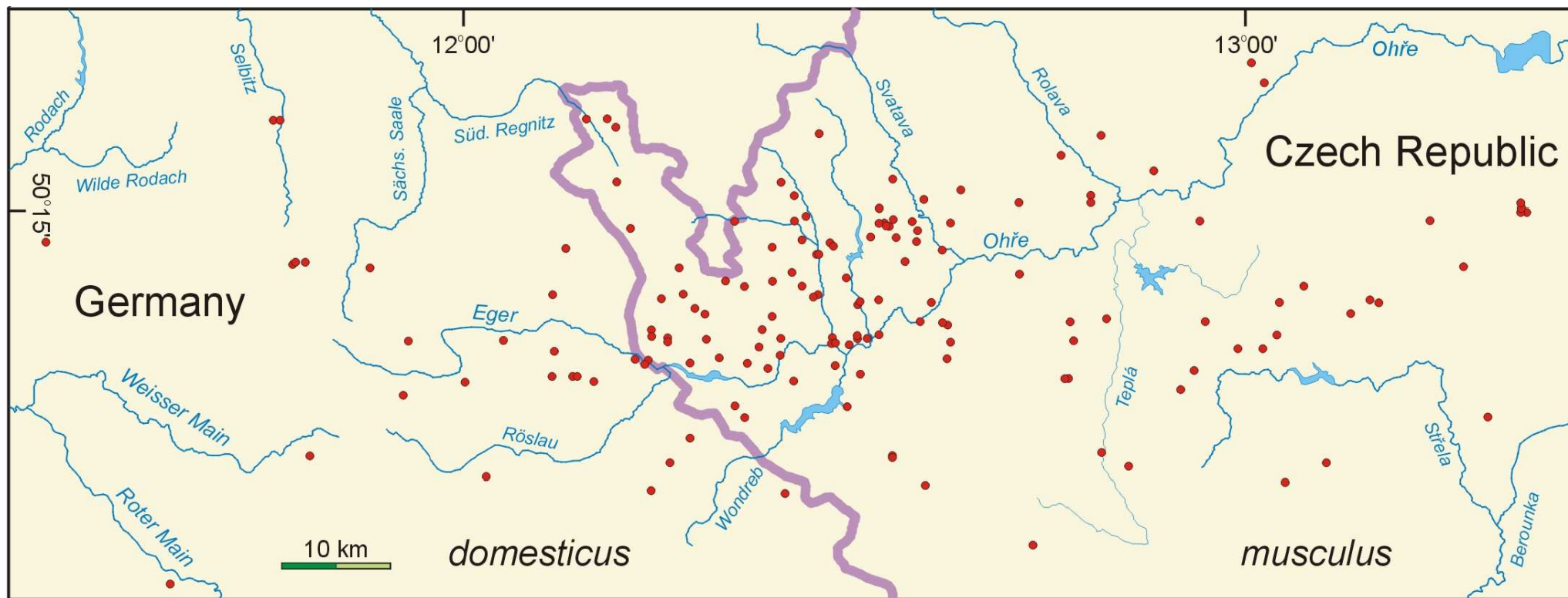
1. Vzorke podél lineárního nebo 2D transektu, geografické koordináty lokalit
2. Genetická (morfologická, behaviorální atd. analýza)  
... problém nezávislosti vzorků ( $F_{ST}$ ,  $F_{IS}$  ... efektivní počet alel)
3. Geografické klíny
4. Odhad disperze, selekce a dalších parametrů
5. Alternativní přístupy:
  - monotónní klíny
  - 2D analýza
  - genomické klíny
  - konkordanční analýza

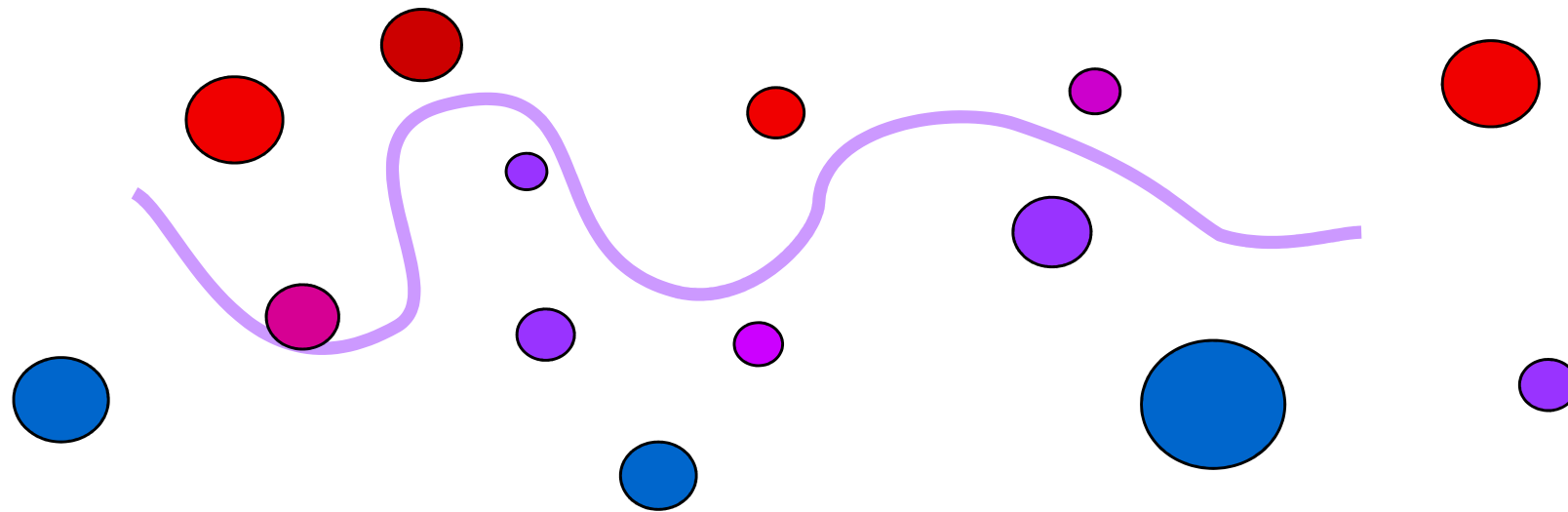
# Případová studie: hybridní zóna domácích myší





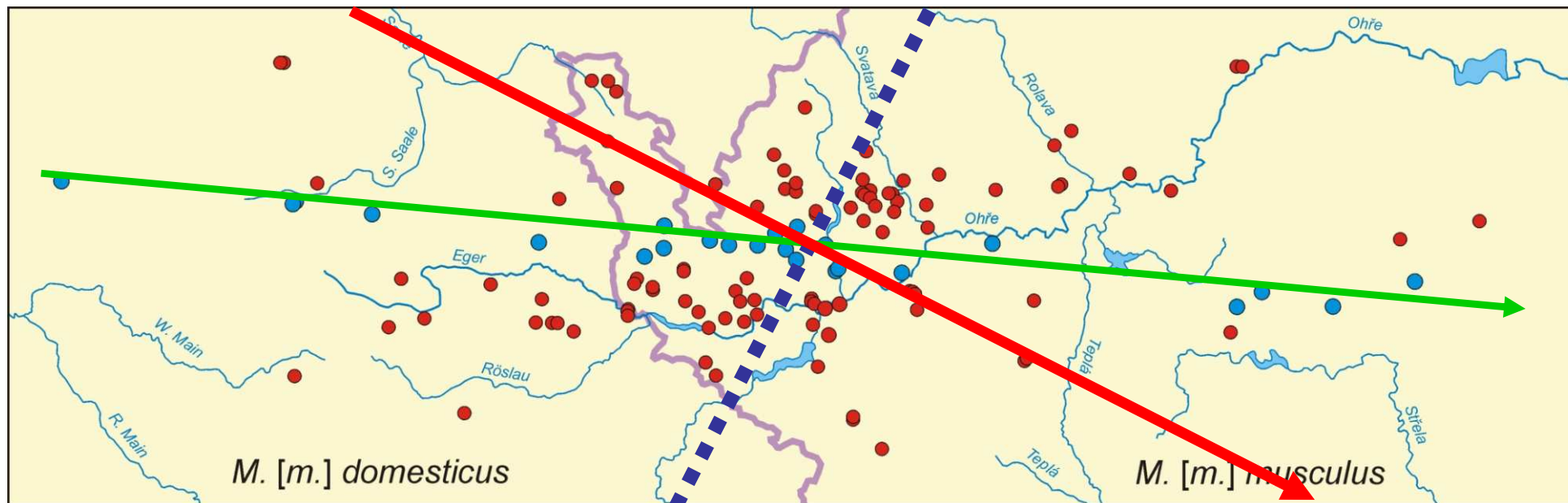
# Případová studie: hybridní zóna domácích myší

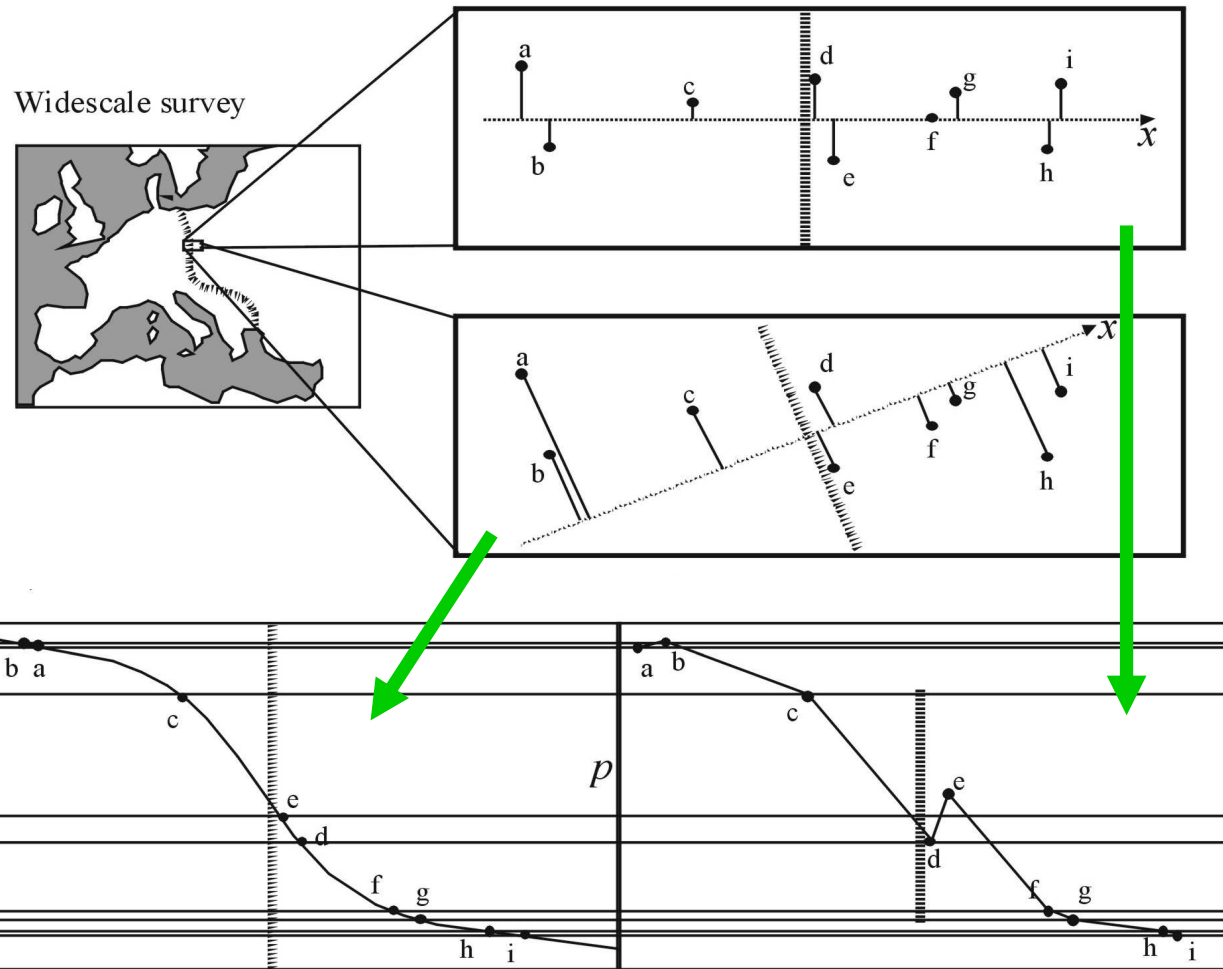




průběh hybridní zóny může být komplikovaný....

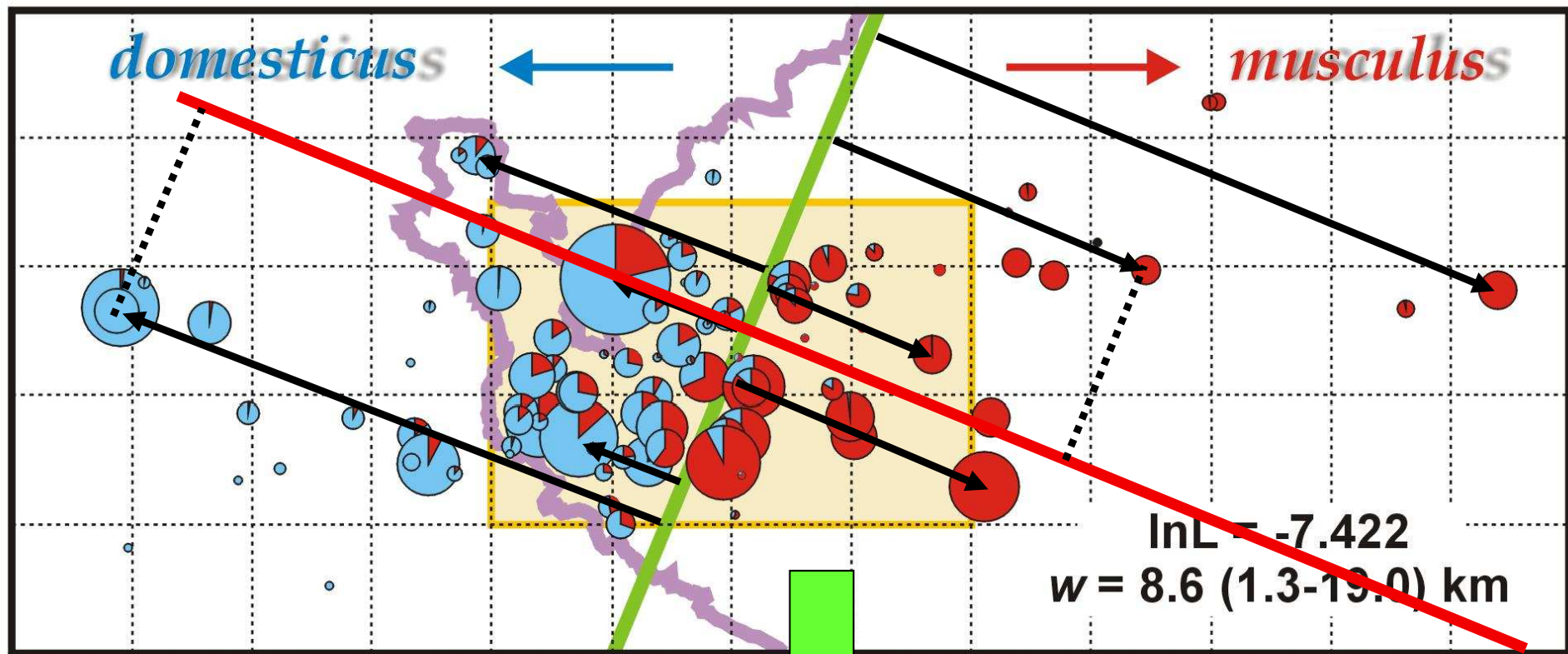
... navíc předem většinou neznáme, nebo extrapolujeme z globálního směru



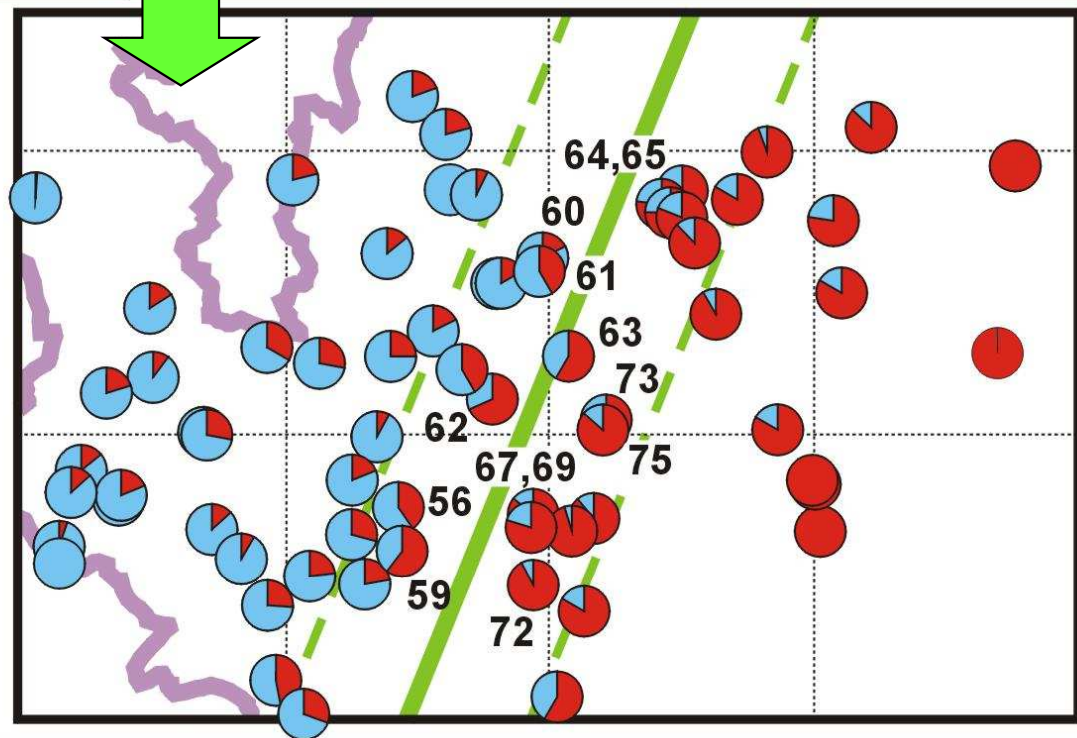


**Real local cline**

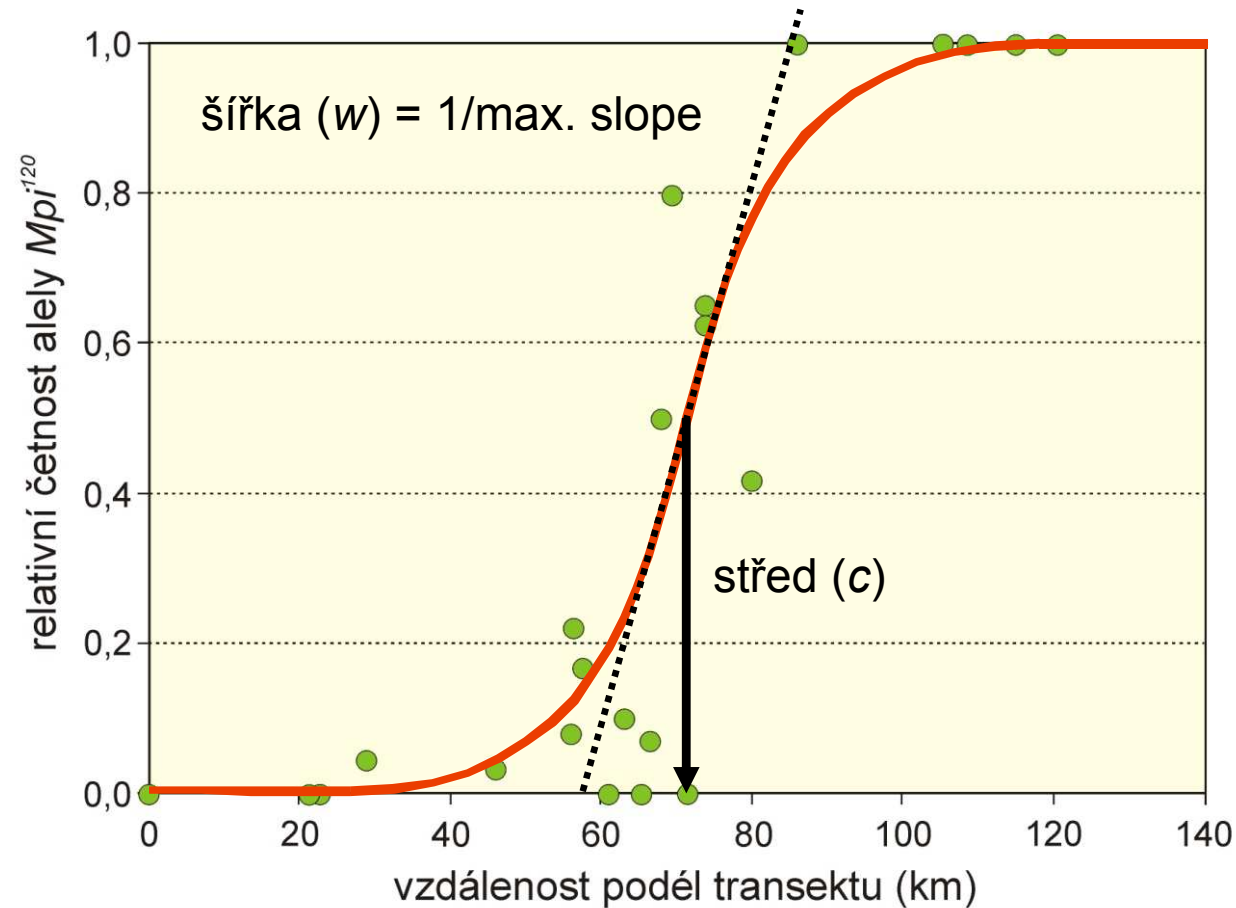
**Cline interpolated  
from widescale survey**



2D → 1D kliny



## Příklad: $M_{pi}$

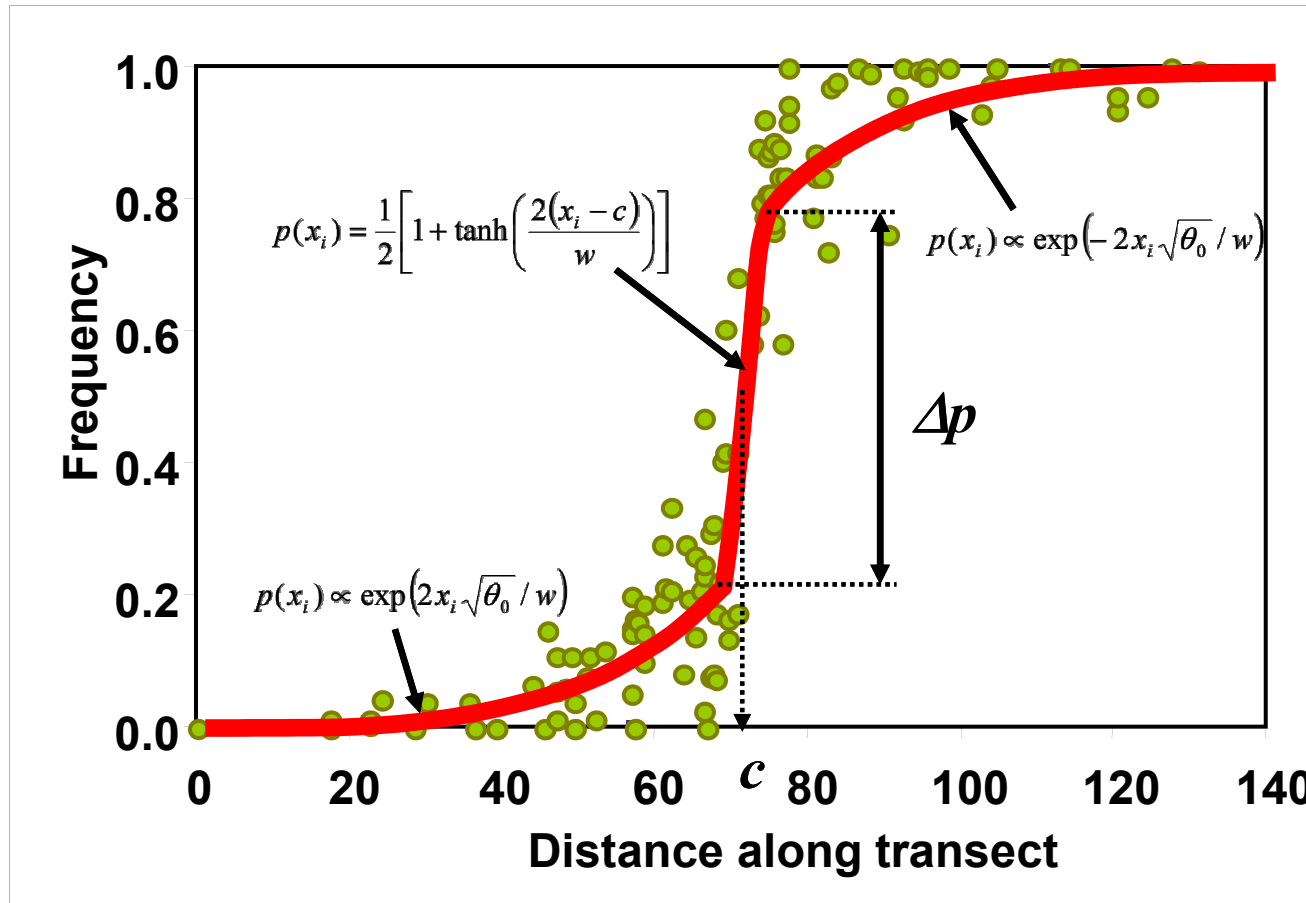


- proložení: např. logistická regrese × modely založené na teorii klin
- **sigmoidní model**: hyperbolická tangenciální funkce:

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



## 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:**  $s^* = 8 \left( \frac{\sigma}{w} \right)^2$

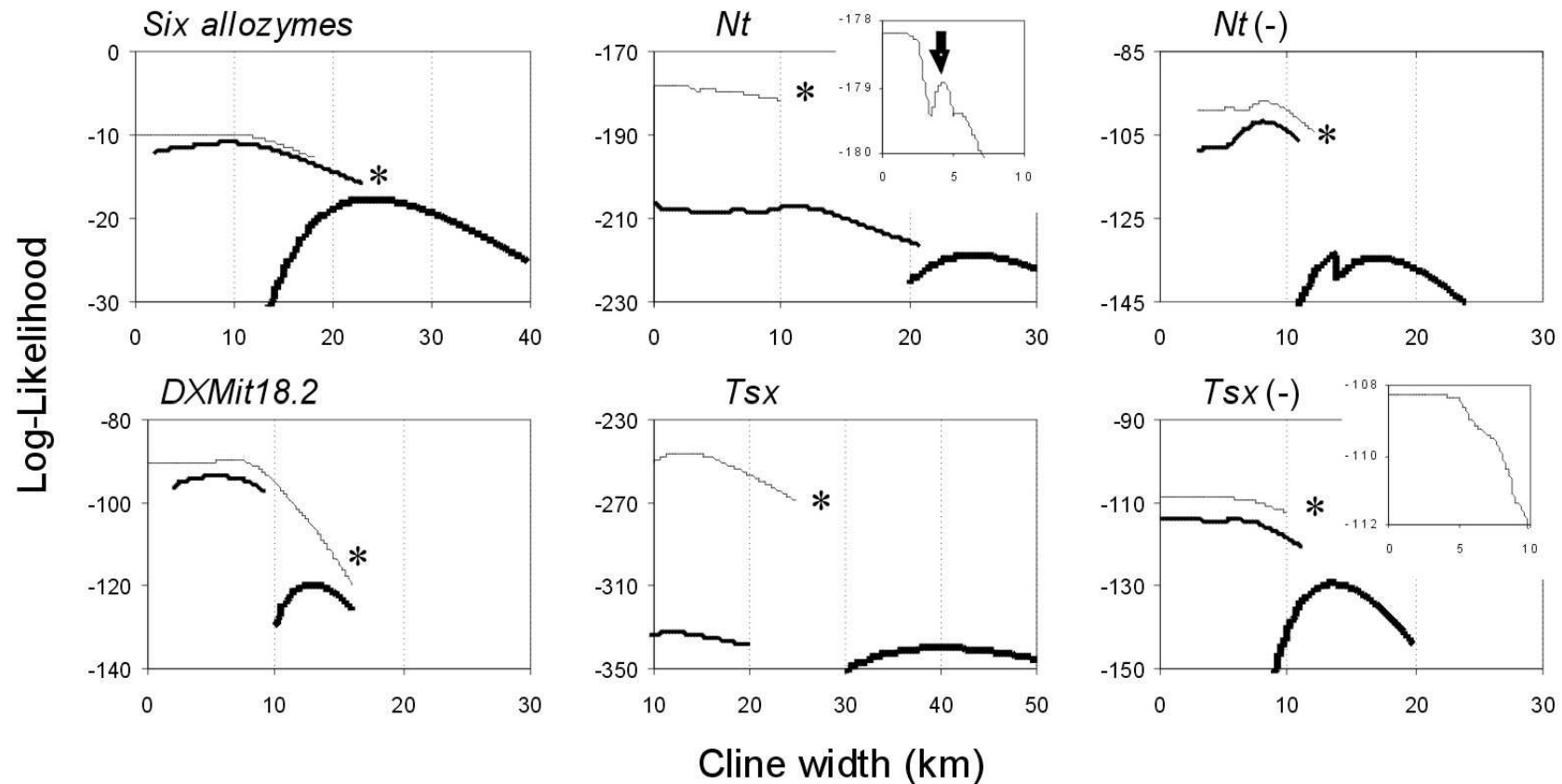
• **selection on marker loci:**  $s_e = s^* \theta$

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

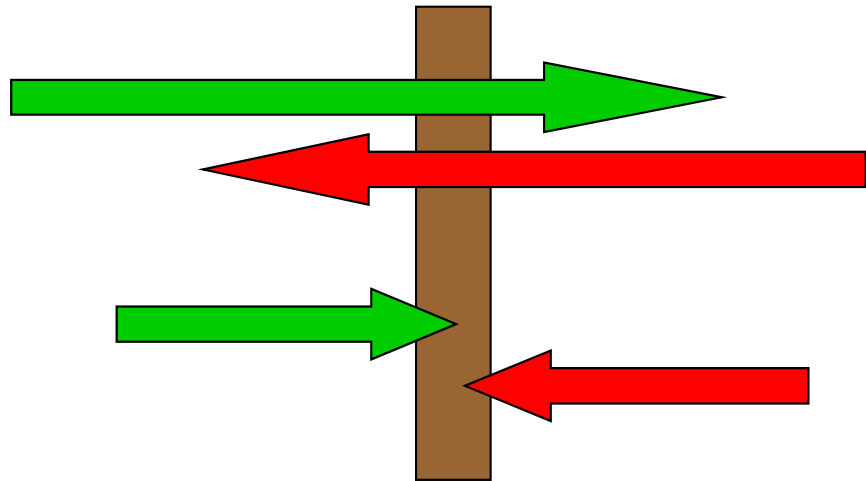
• **fitness of hybrids:**  $\bar{W}_H = \left( \frac{w\Delta p}{B} \right)^{\bar{r}}$

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

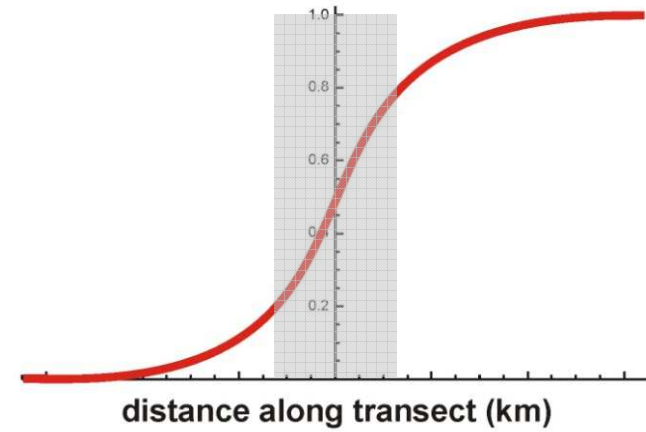
- srovnání modelů: LRT (jsou nestované); d.f. = rozdíl počtu parametrů
- likelihood profiles: jeden parametr fixován, zbytek: Metropolis-Hastings ...



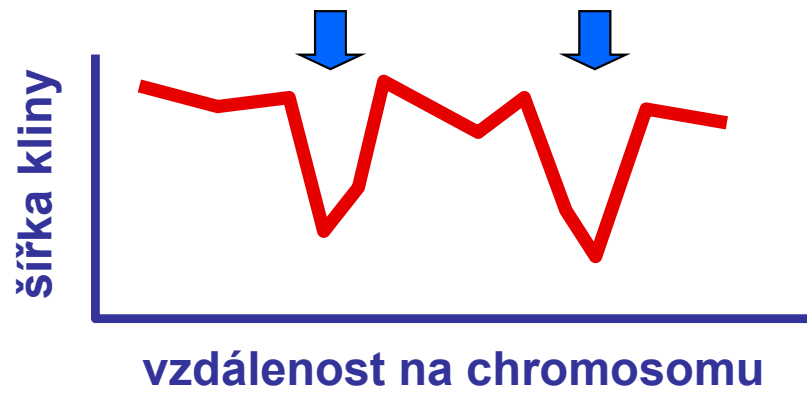
### hybridní zóna



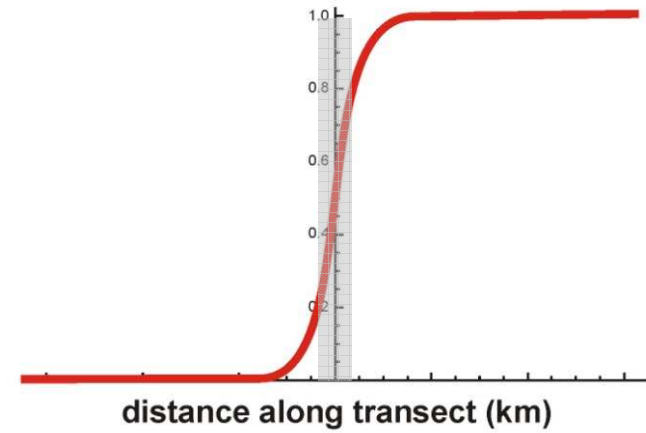
### hybrid index



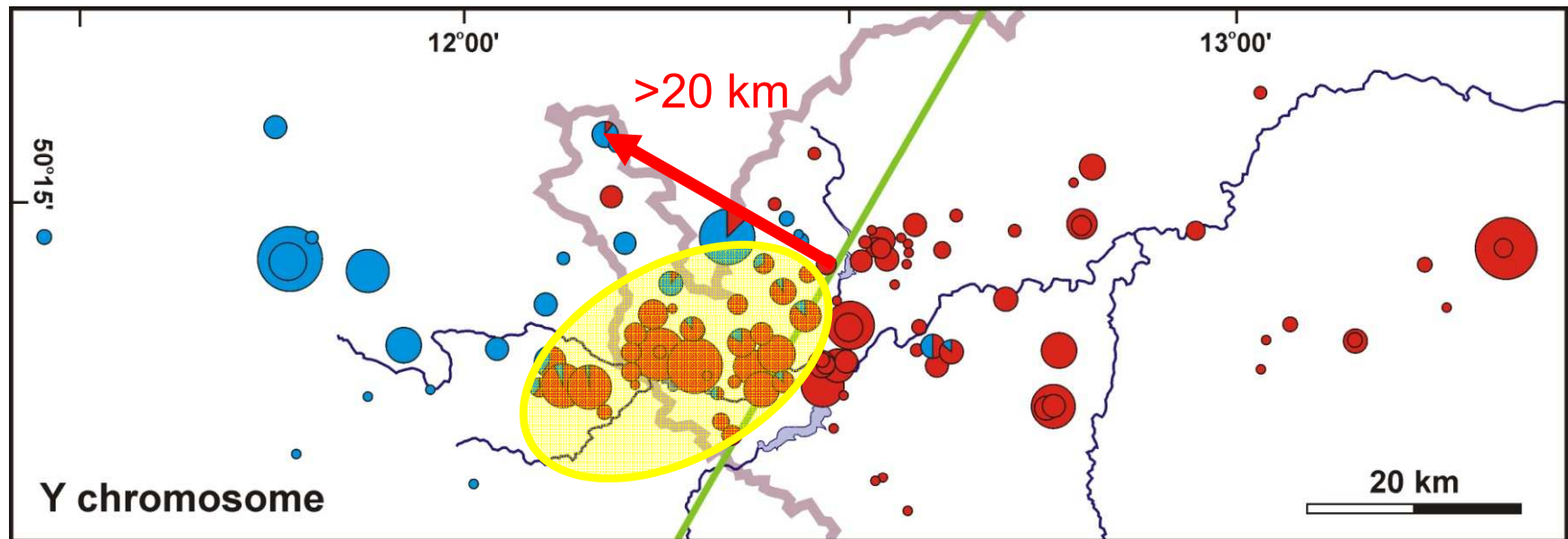
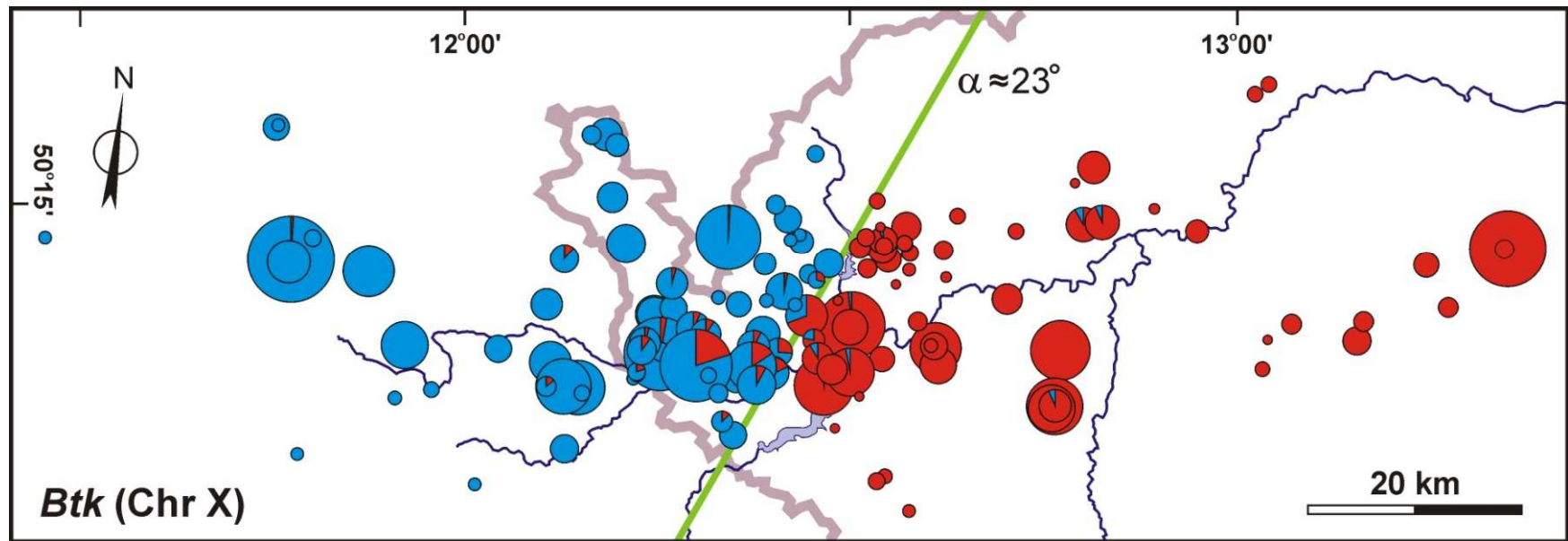
### oblasti pod selekcí



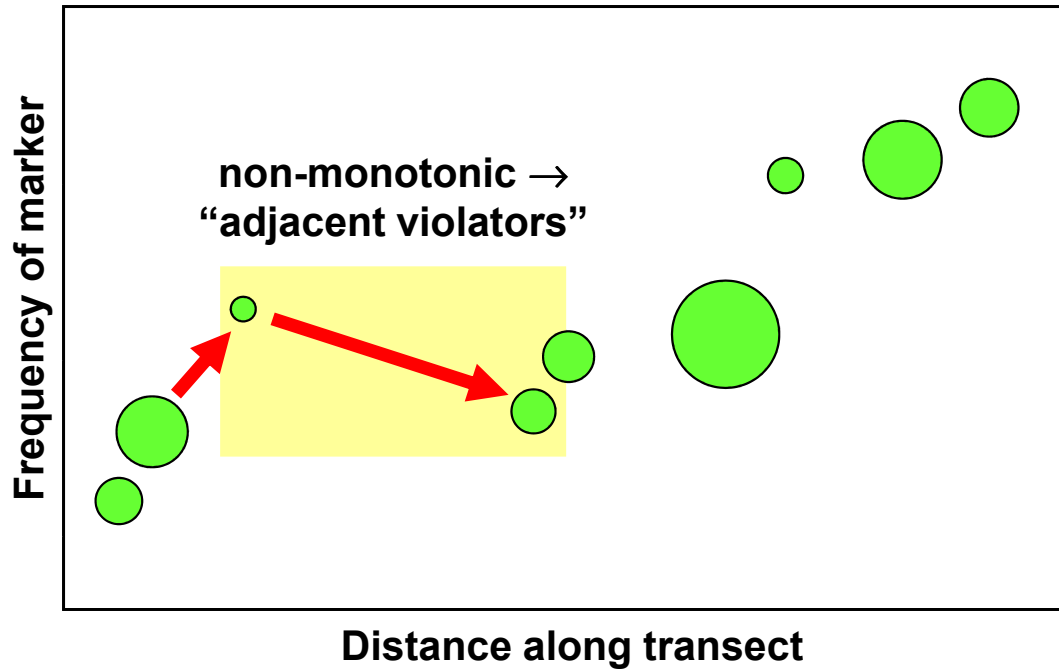
### hybrid index



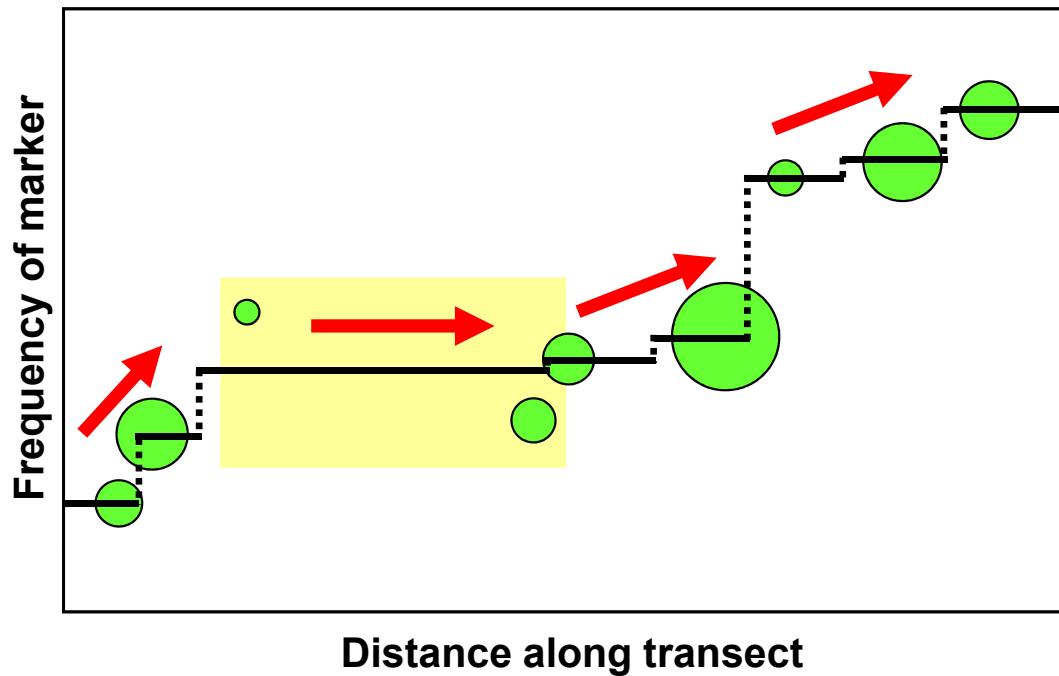
# Problémy – chromozom Y



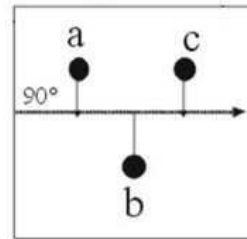
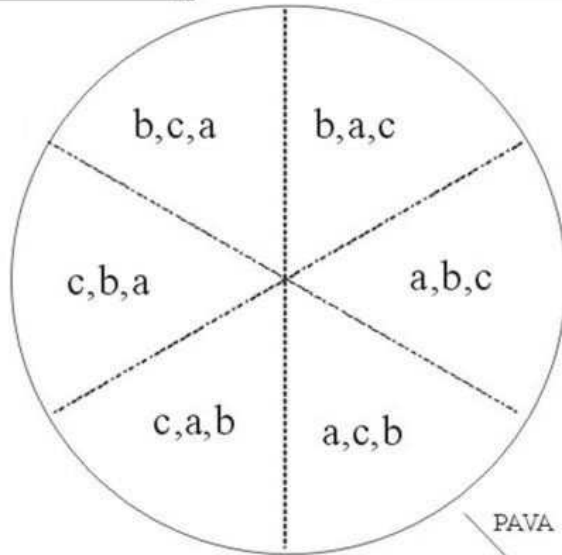
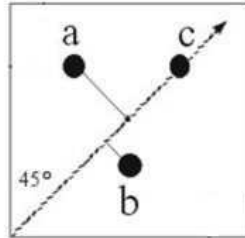
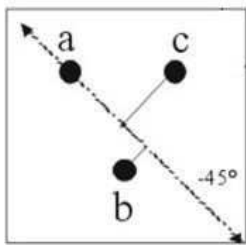
# Pooled Adjacent Violators Algorithm (PAVA)



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



# PAVA for different orientations

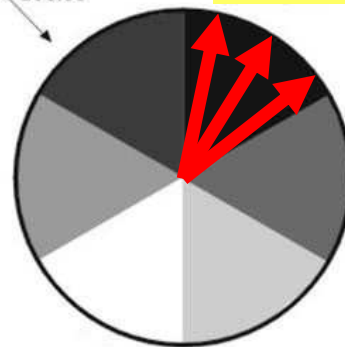


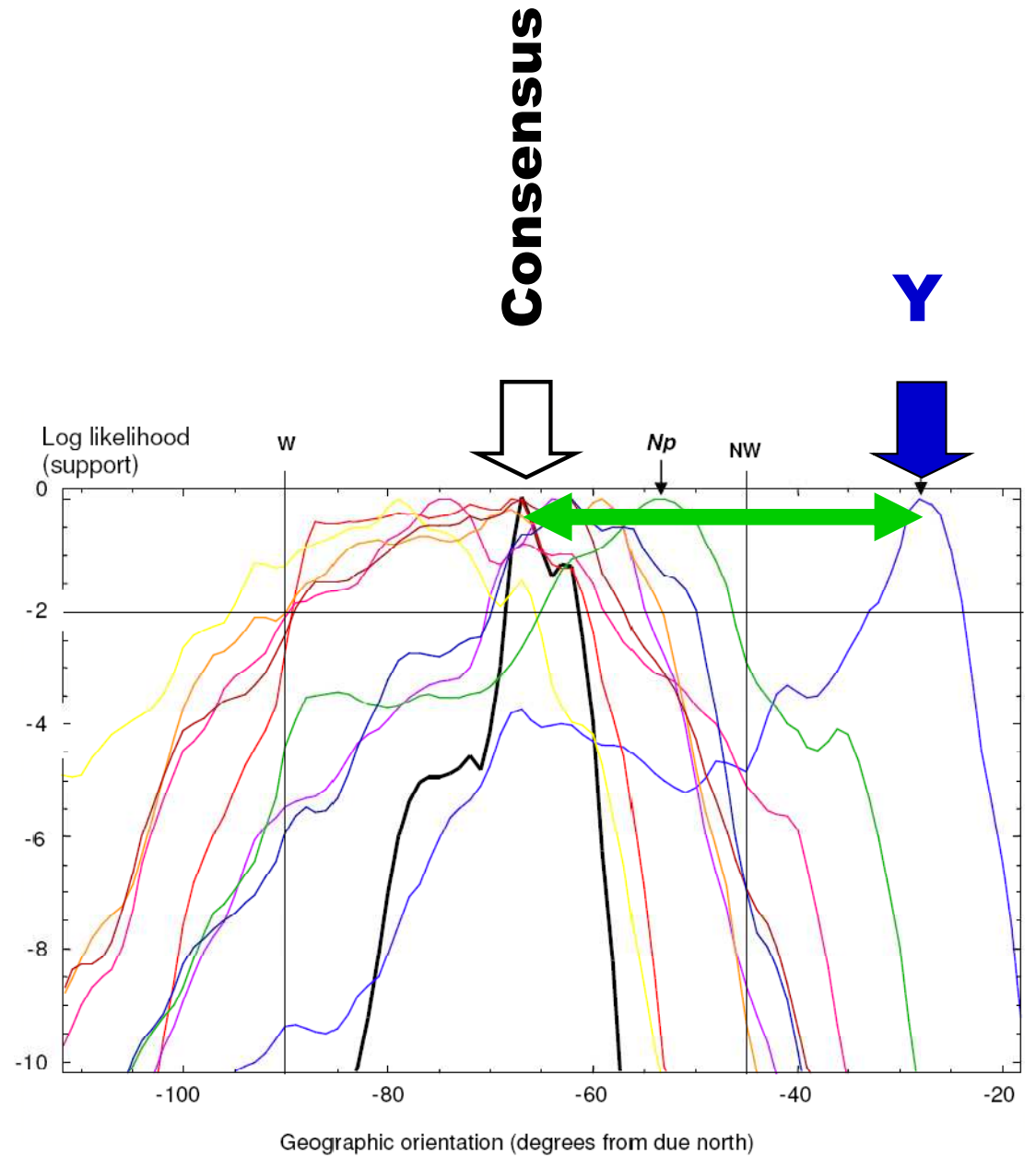
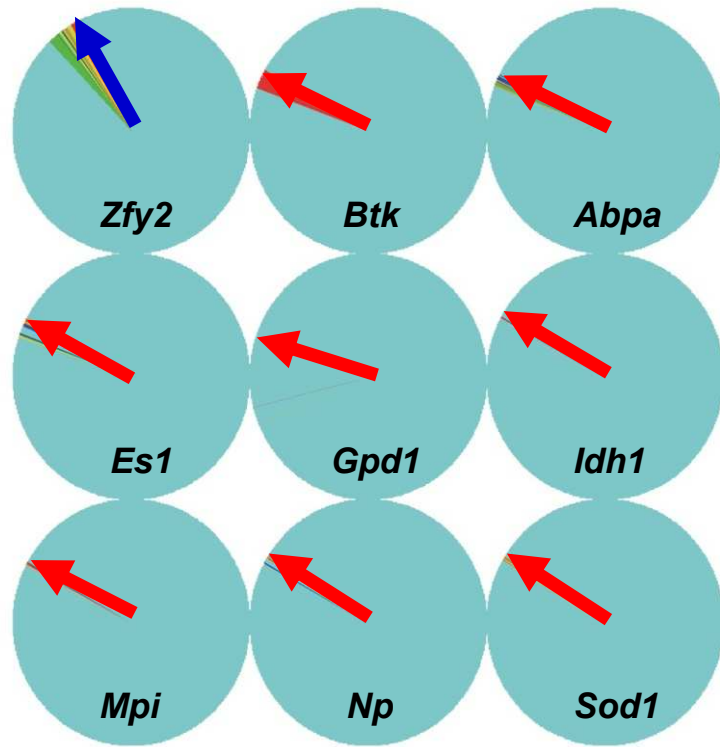
No. orientations =  $N(N - 1)$

⇒ 3 sites: 6 different directions

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

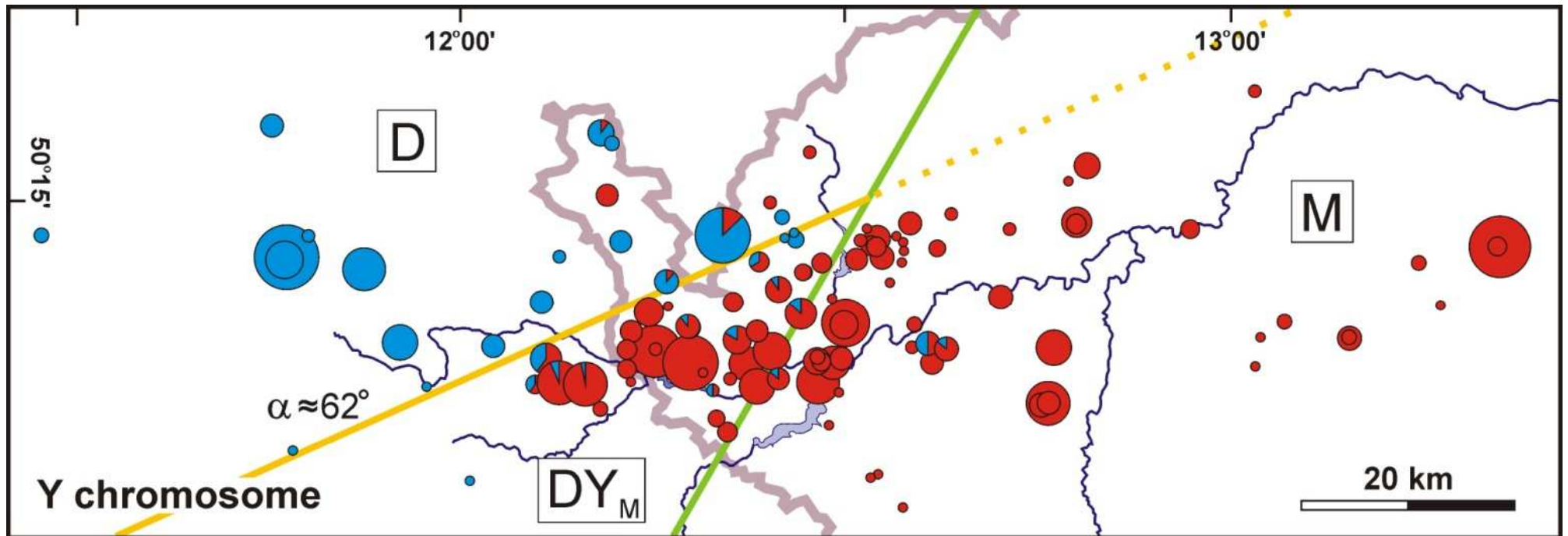
**most likely direction**



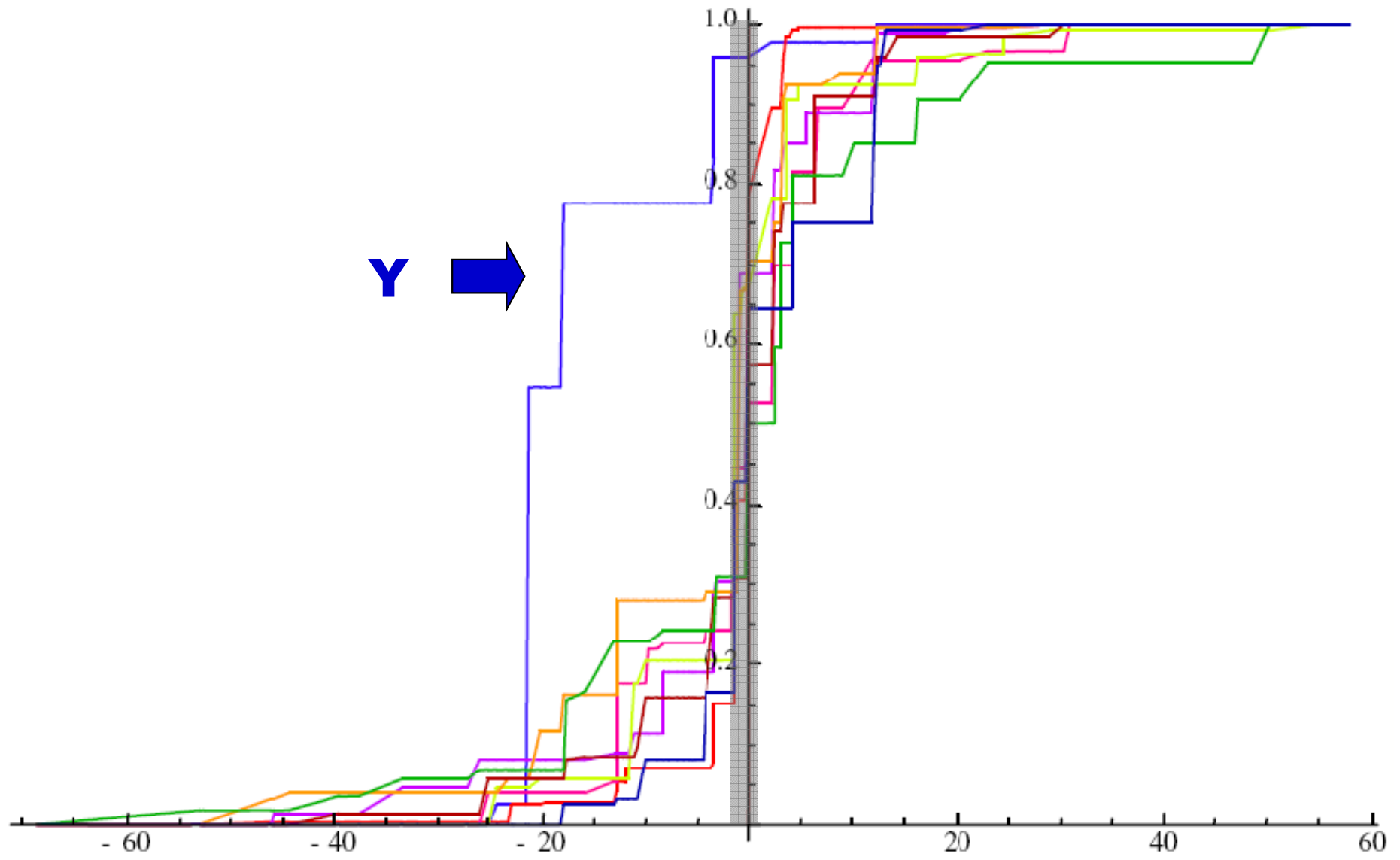




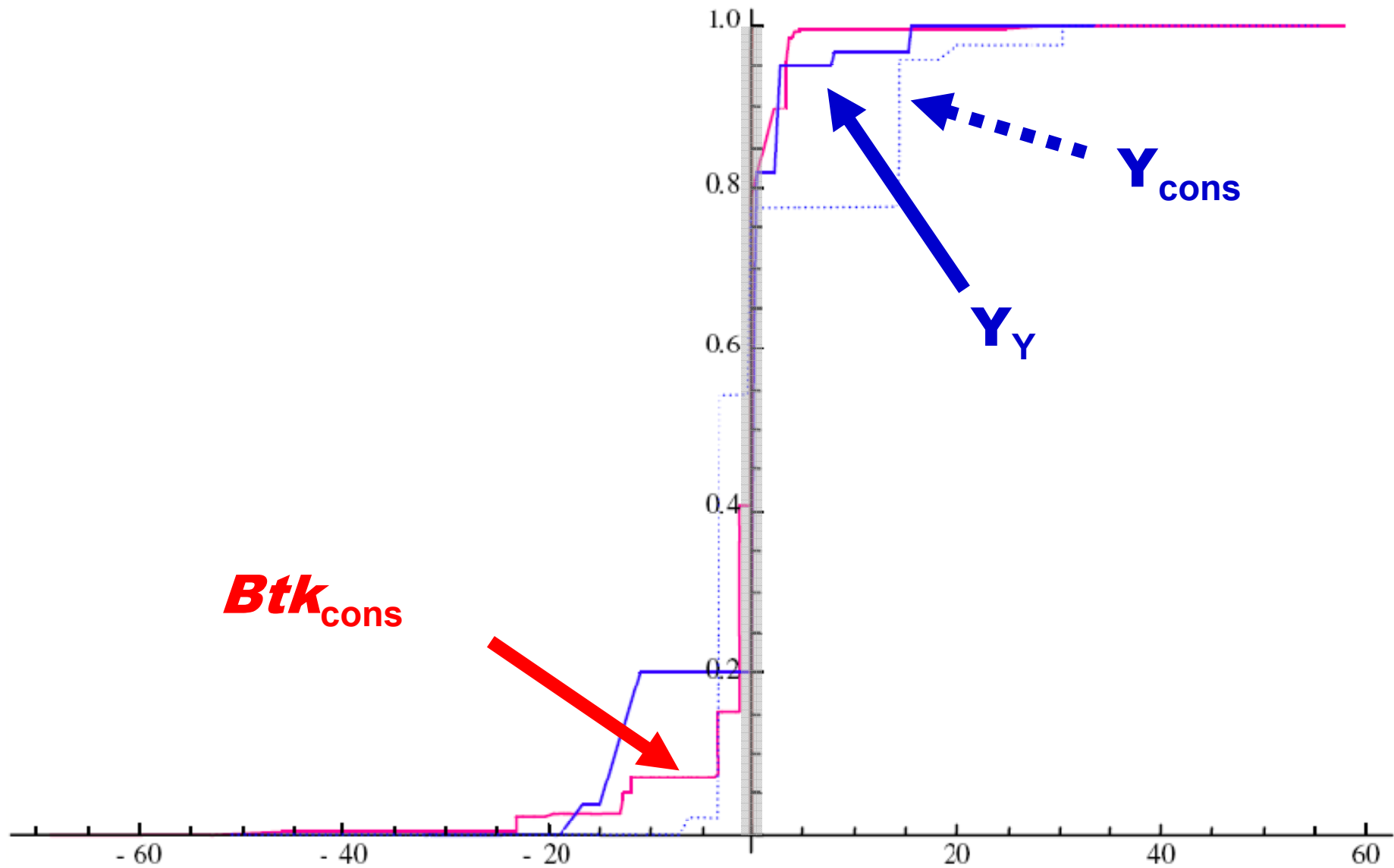
# Problémy – chromozom Y

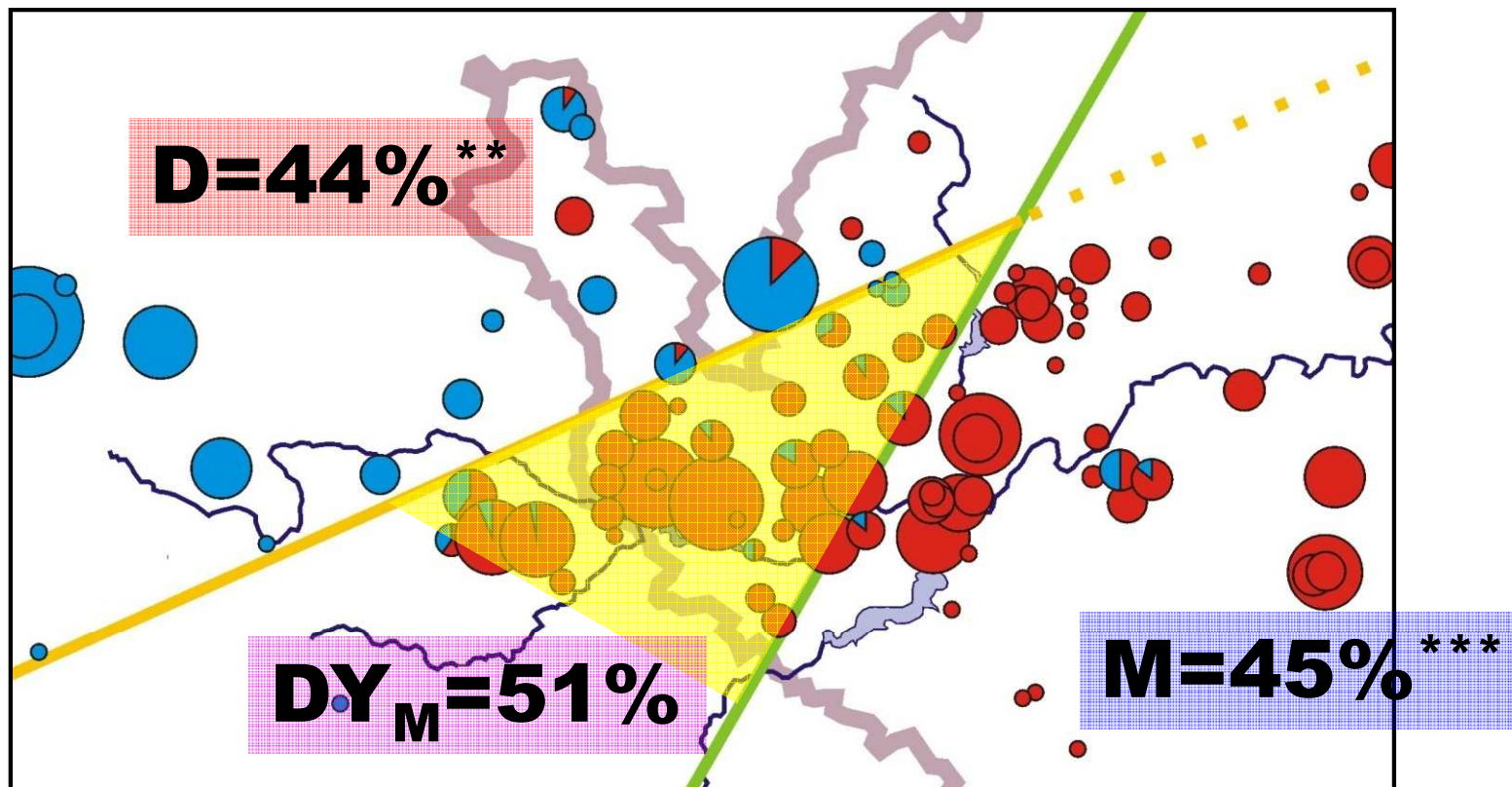
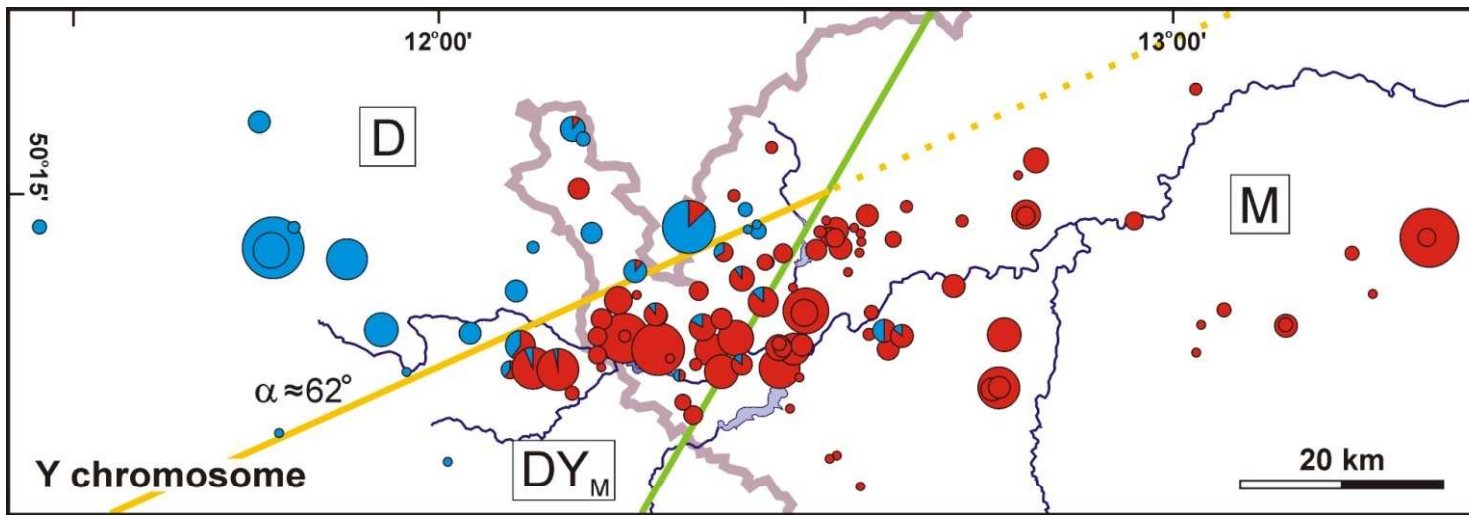


# Monotonic clines – consensus orientation

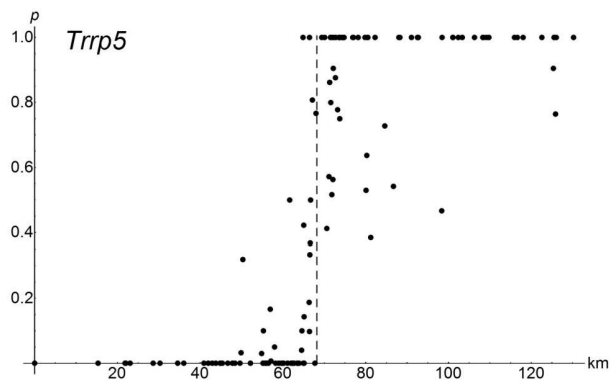
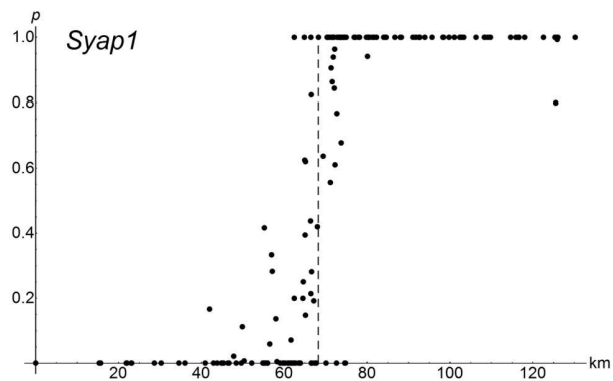
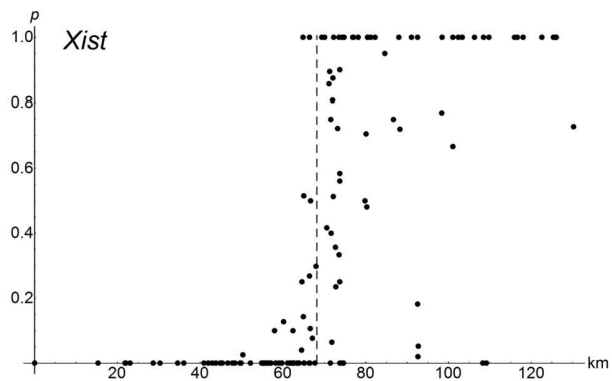
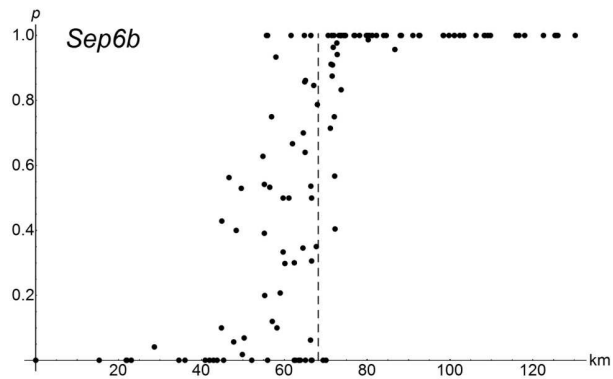
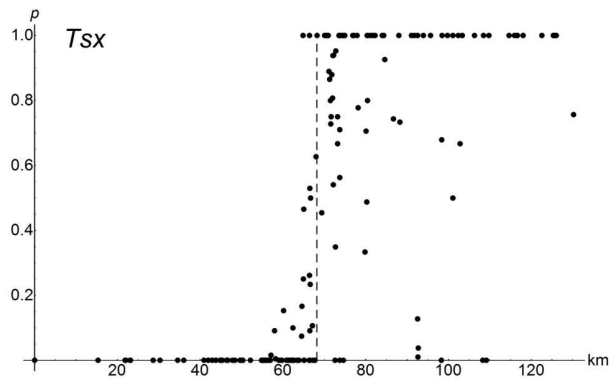
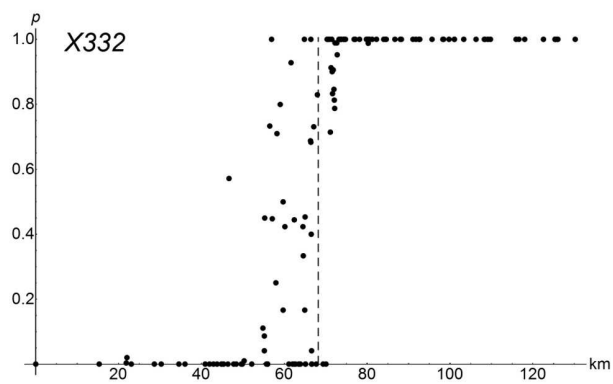
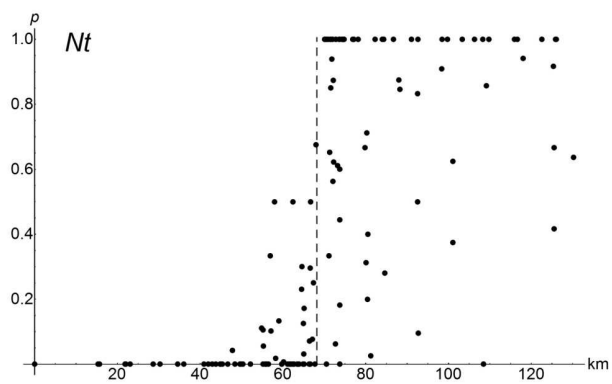


# X and Y monotonic clines – cons. and Y orientations





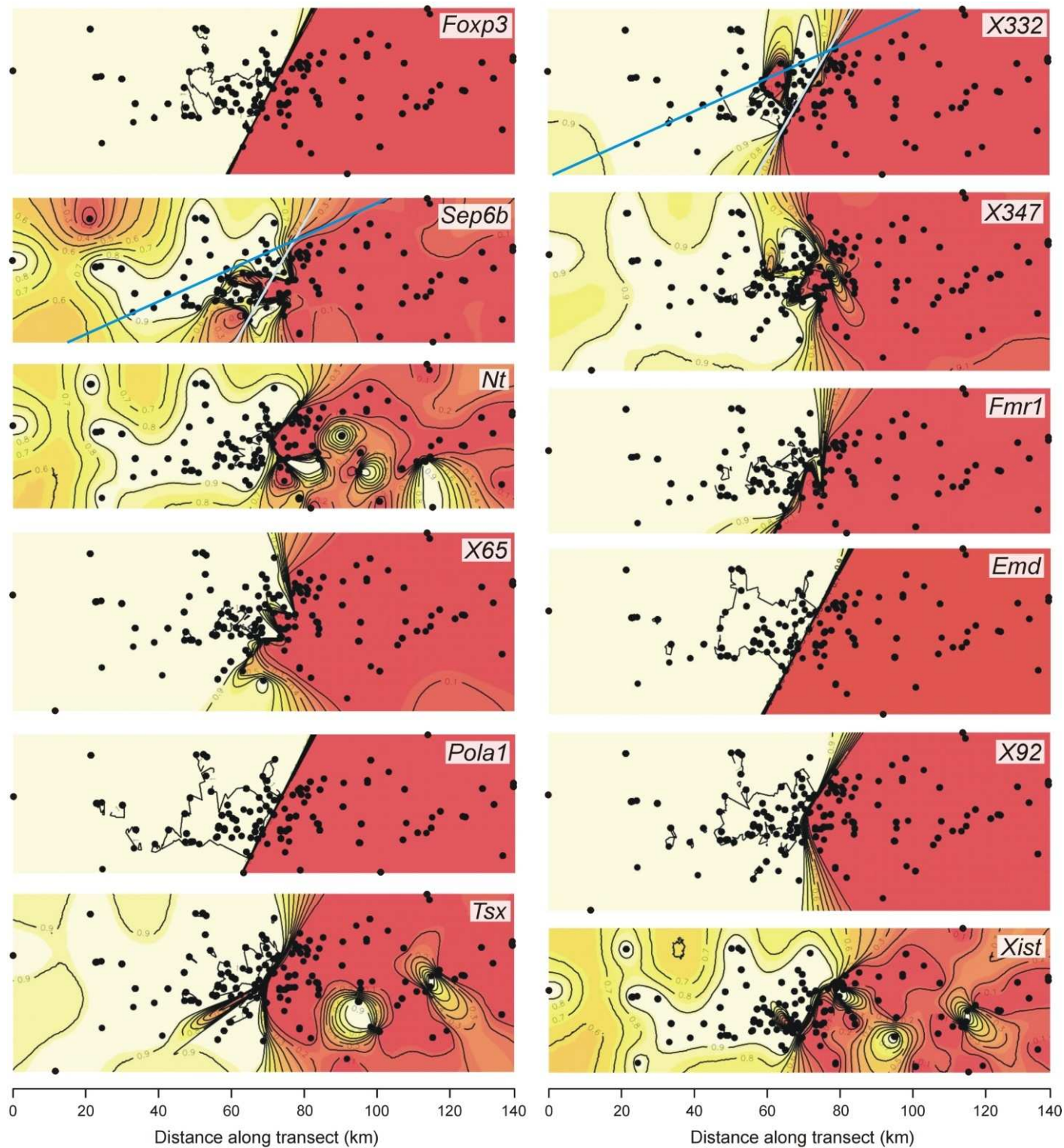
salient/invagination  $\approx 330 \text{ km}^2$



Problémy – chromozom X

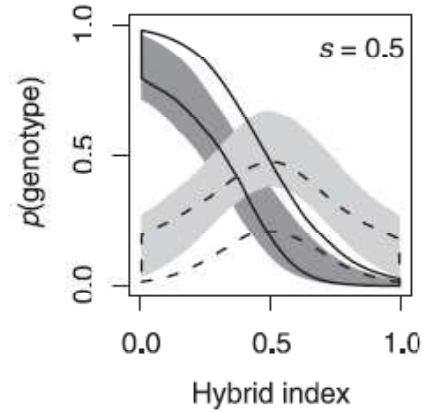
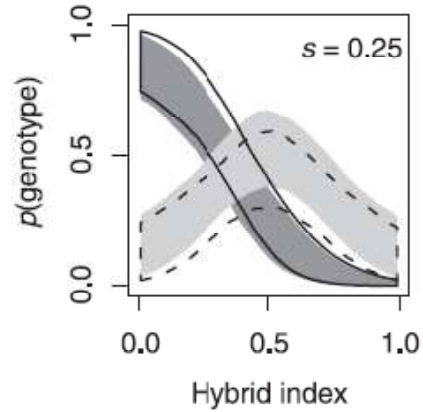


# Chr. X - 2D analýza Geneland

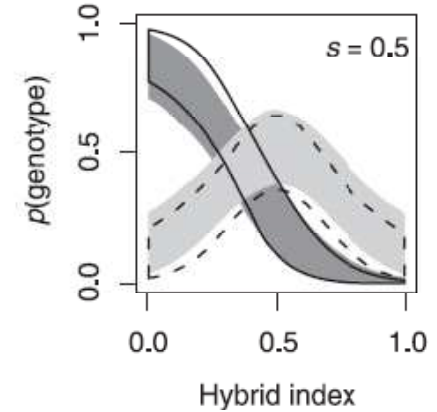
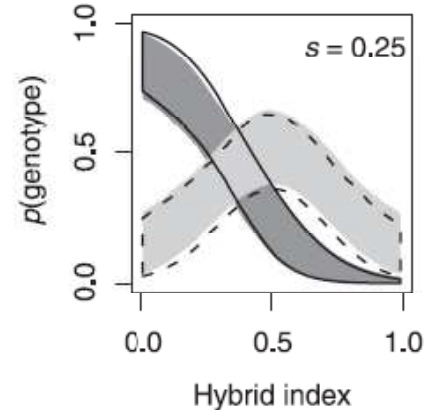


# Celogenomová analýza – „genomické klíny“

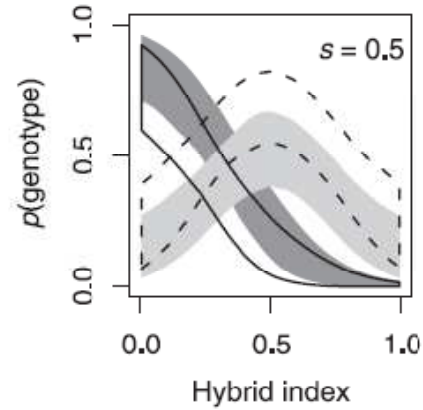
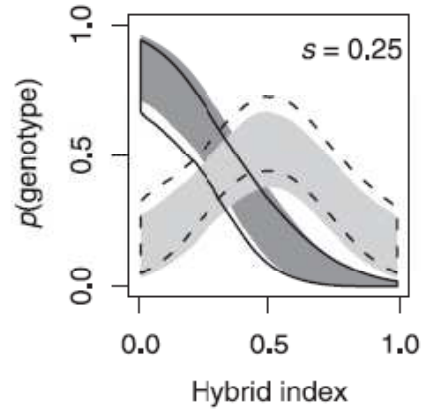
A. Underdominance



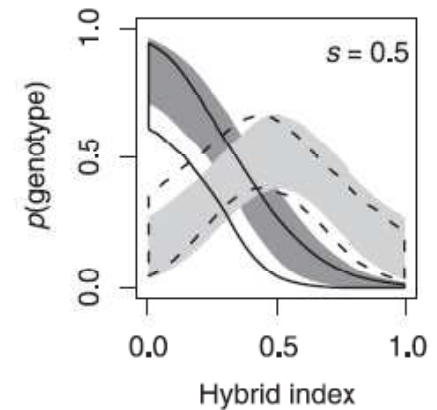
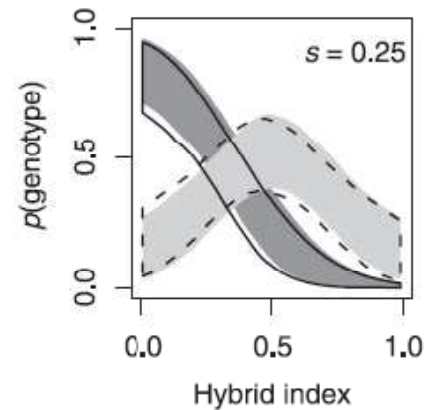
C. Epistasis



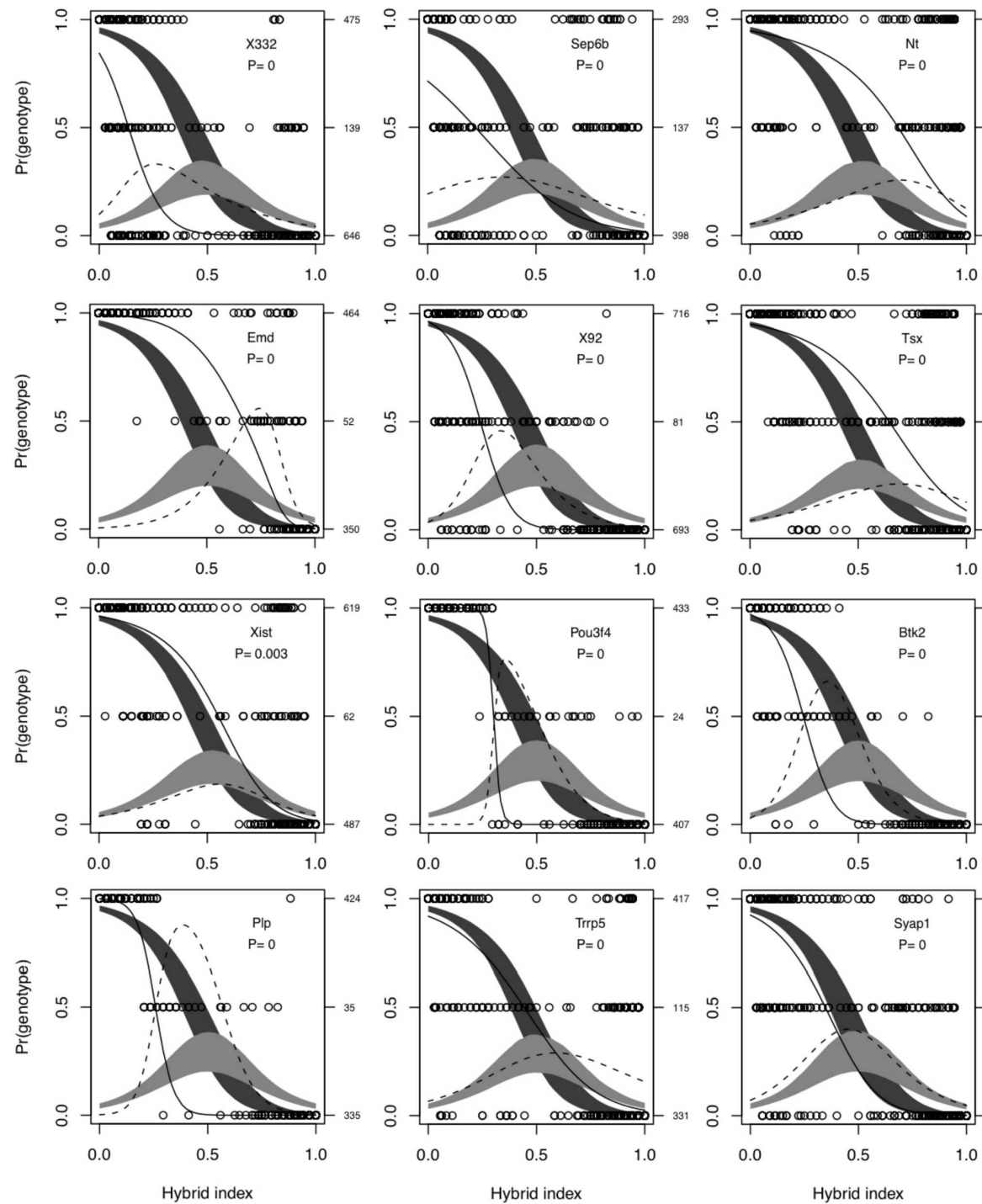
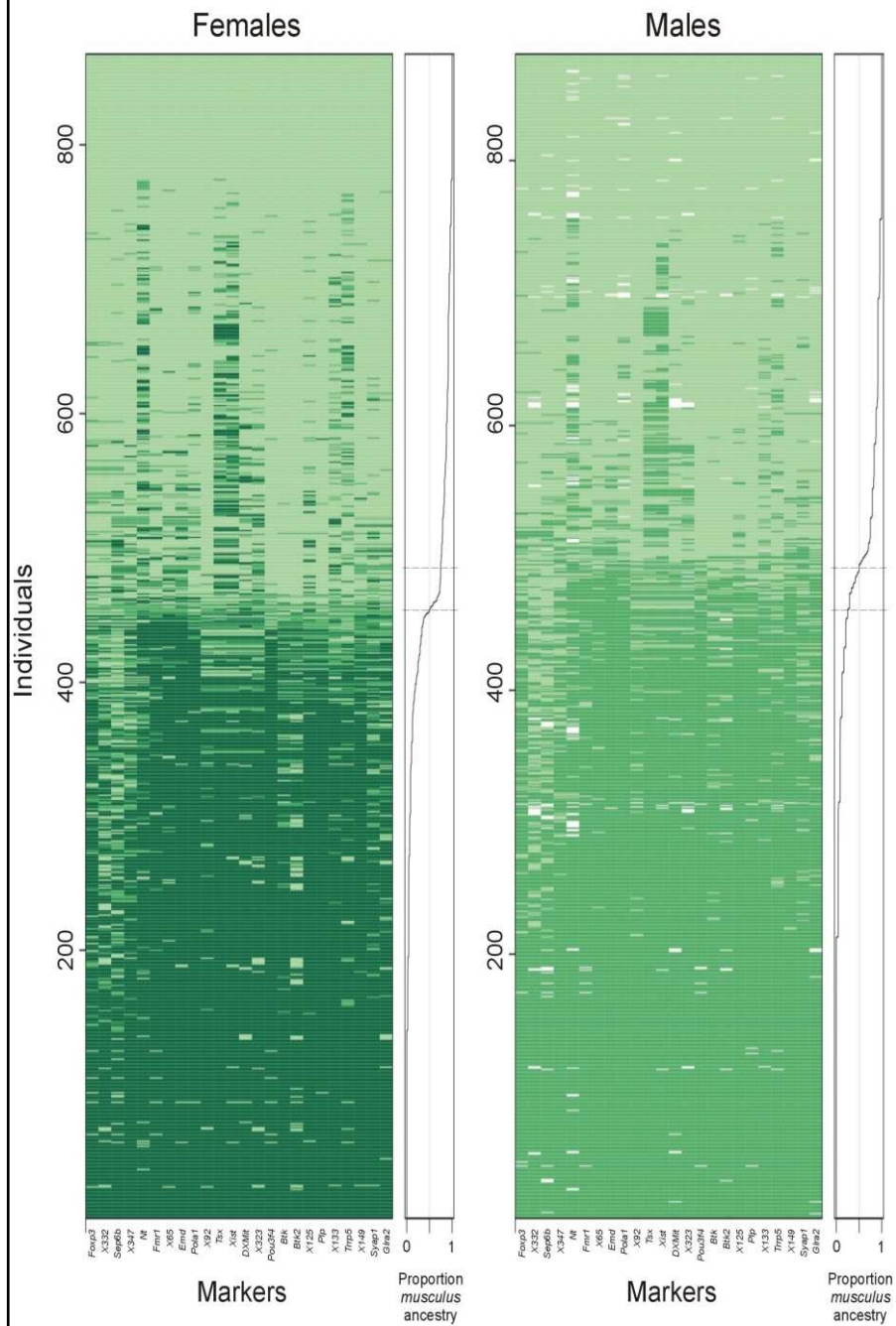
B. Overdominance



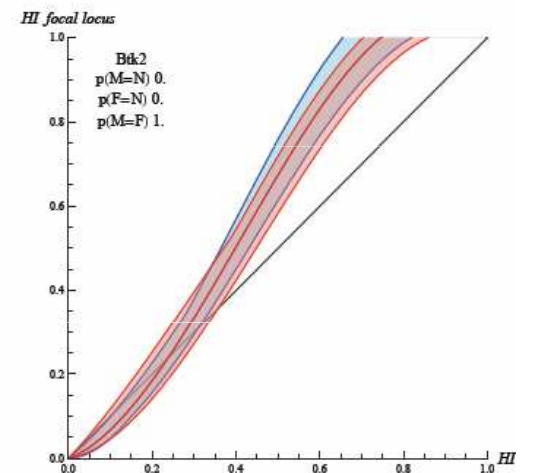
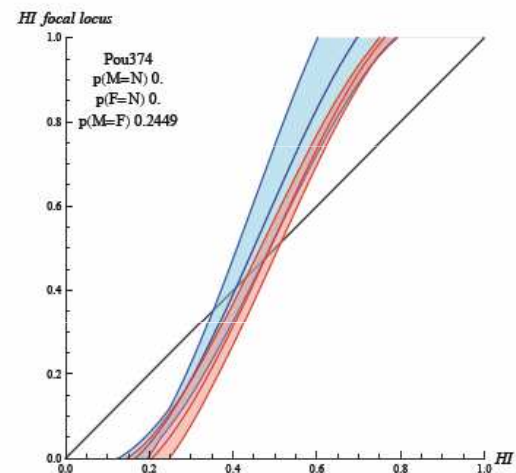
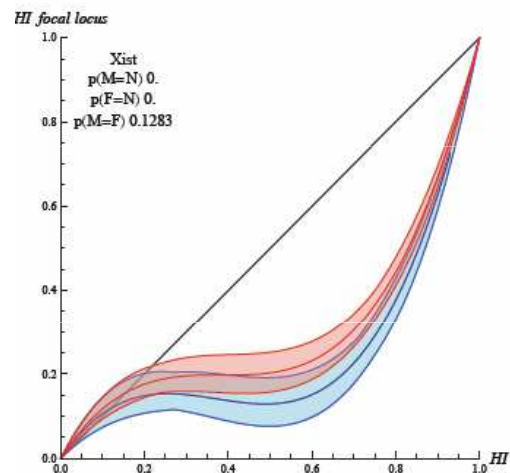
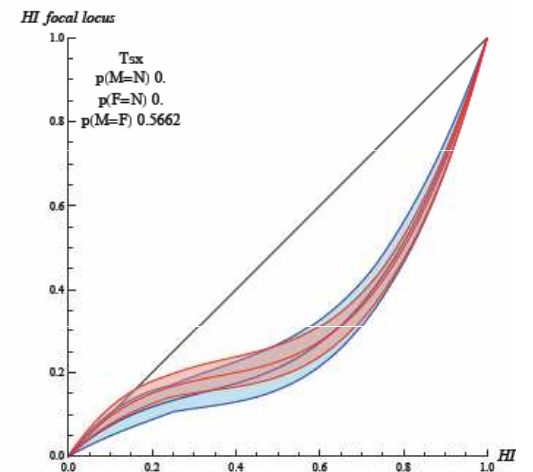
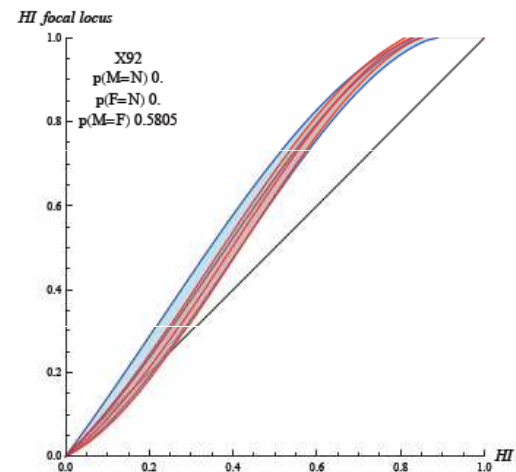
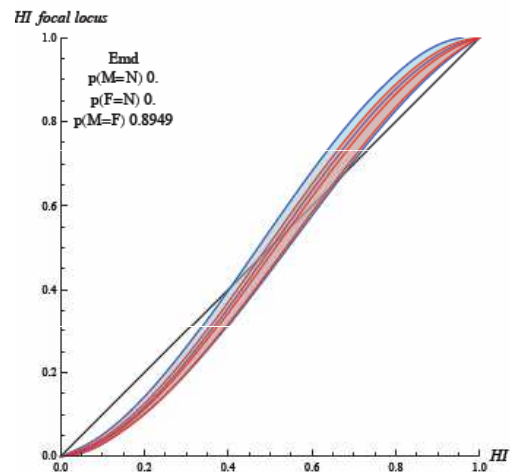
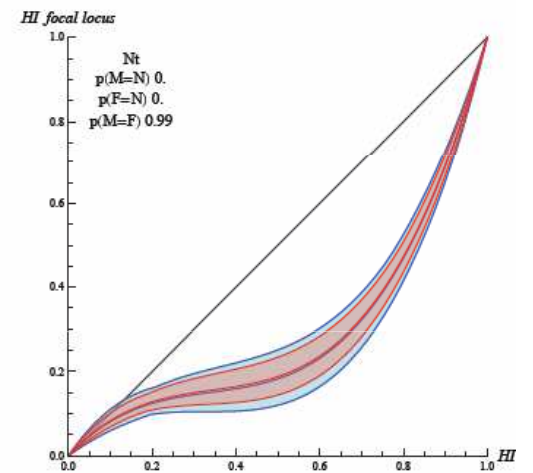
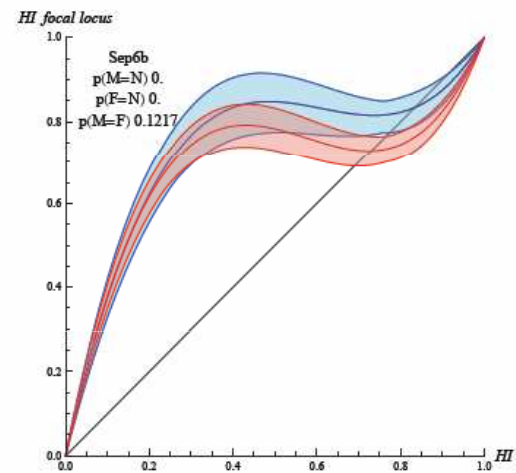
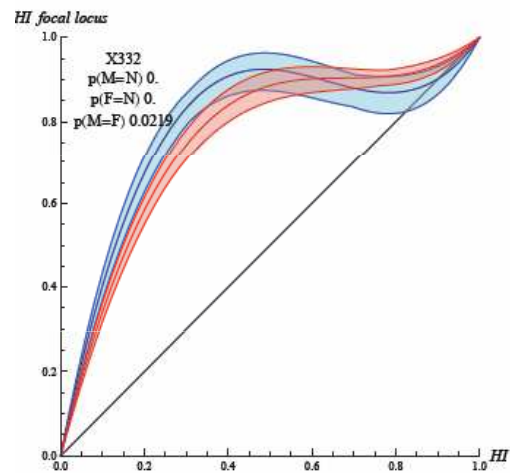
D. Directional selection



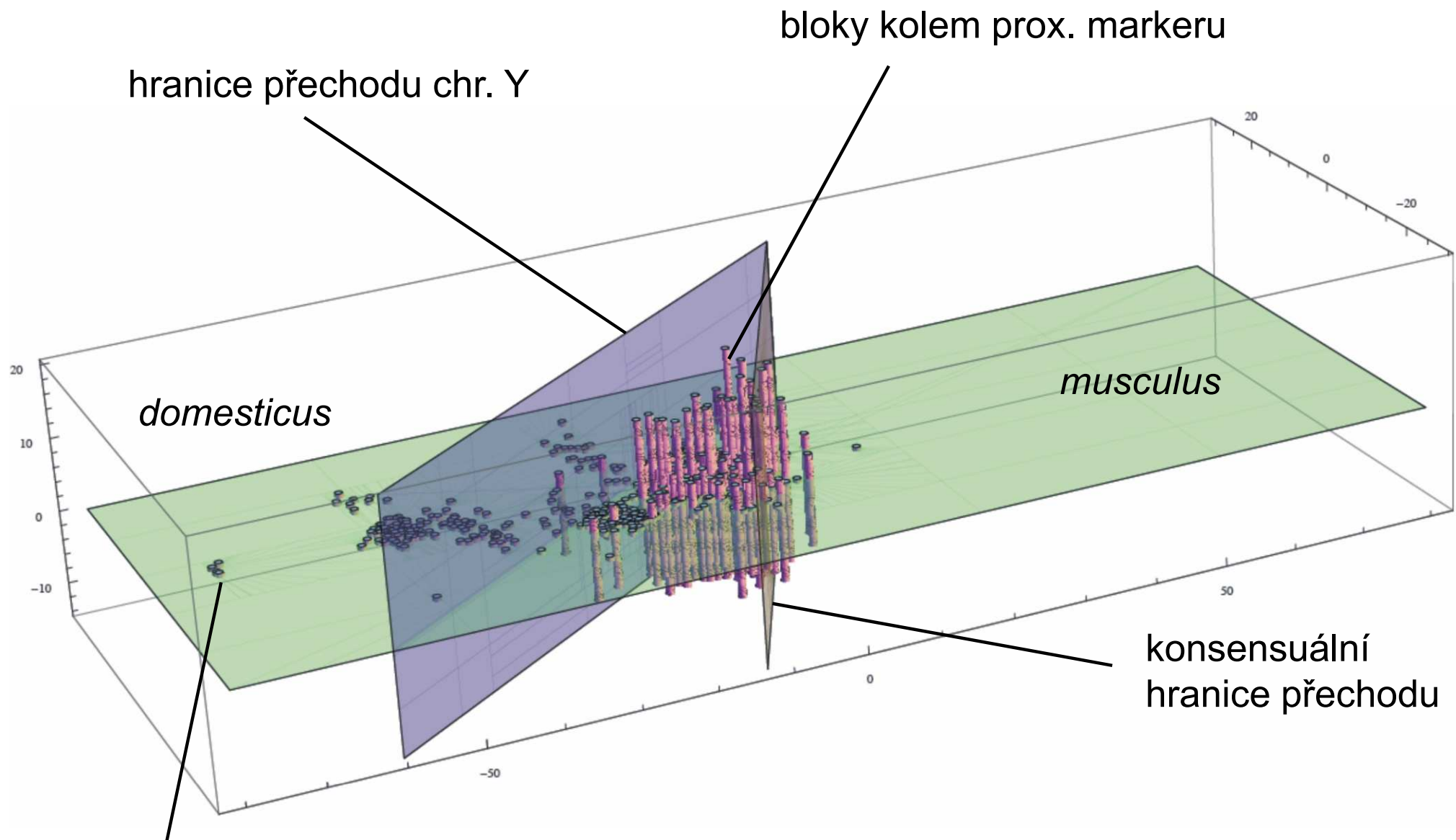




# Konkordanční analýza



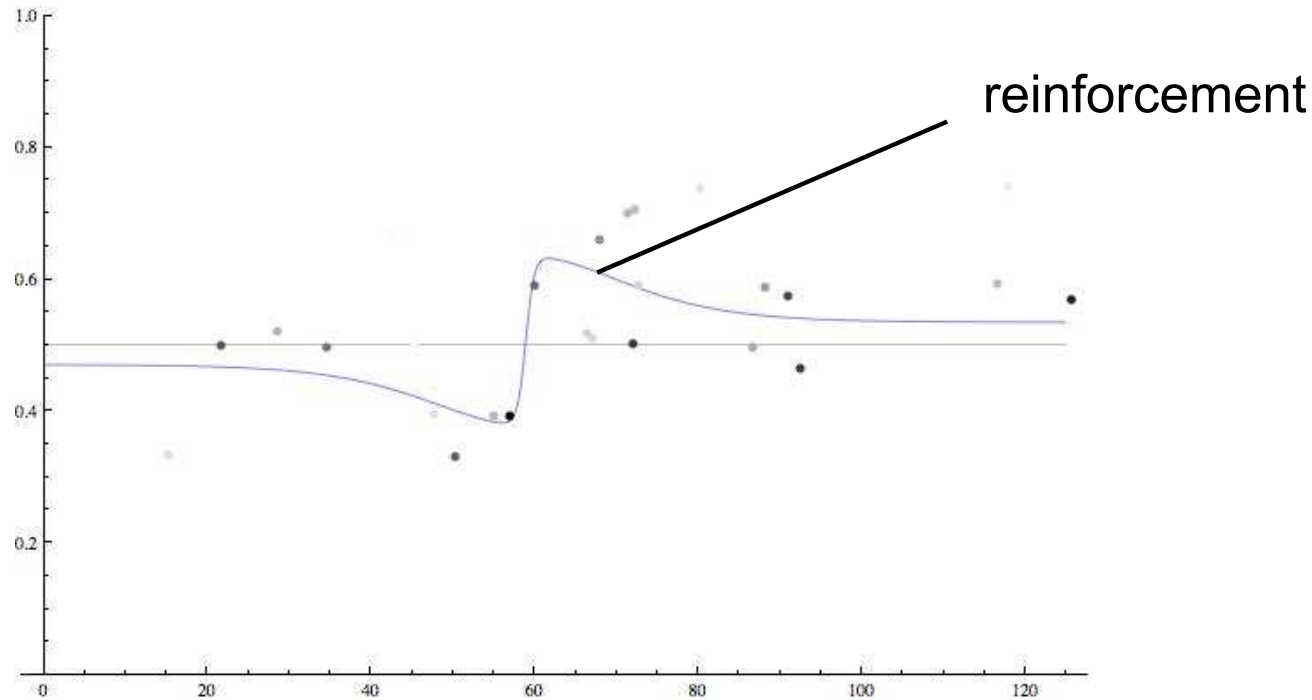
# Proximální marker na chr. X



lokality bez introgrese

Rekombinace snižuje velikost introgresovaných bloků směrem od středu zóny

# Analýza pachových preferencí přes myšší hybridní zónu: zesílení (reinforcement) prezygotickou bariérou



$$p^*(x, c, w, p_0, p_1, R) = p(1 + Kf')dx = p \left[ 1 + \frac{K}{Rw} \text{Sech}(y)^2 \right]$$

$$= \left( p_0 + \frac{\Delta p}{2} \left[ 1 + \text{Tanh} \left( \frac{y}{\Delta p} \right) \right] \right) \left( 1 + (R - 1) \text{Sech}(y)^2 \right)$$

# Cytonukleární nerovnováhy

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

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

### 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	++

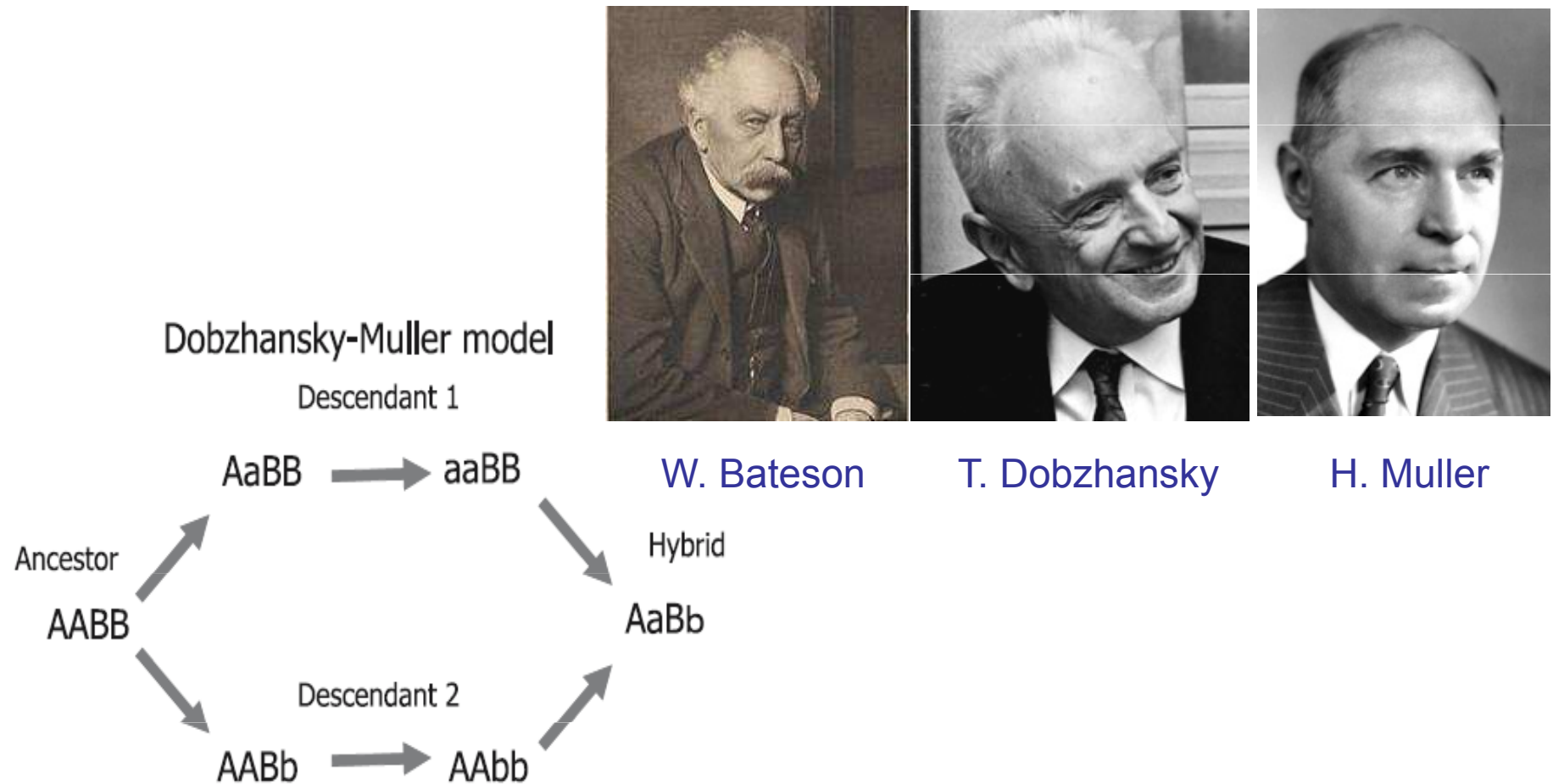
Možná introgrese, křížení závislé na pohlaví

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



# Proč studovat hybridní zóny - speciace

- Dobzhanského-Mullerův model



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

## 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