

# HYBRIDIZACE A HYBRIDNÍ ZÓNY

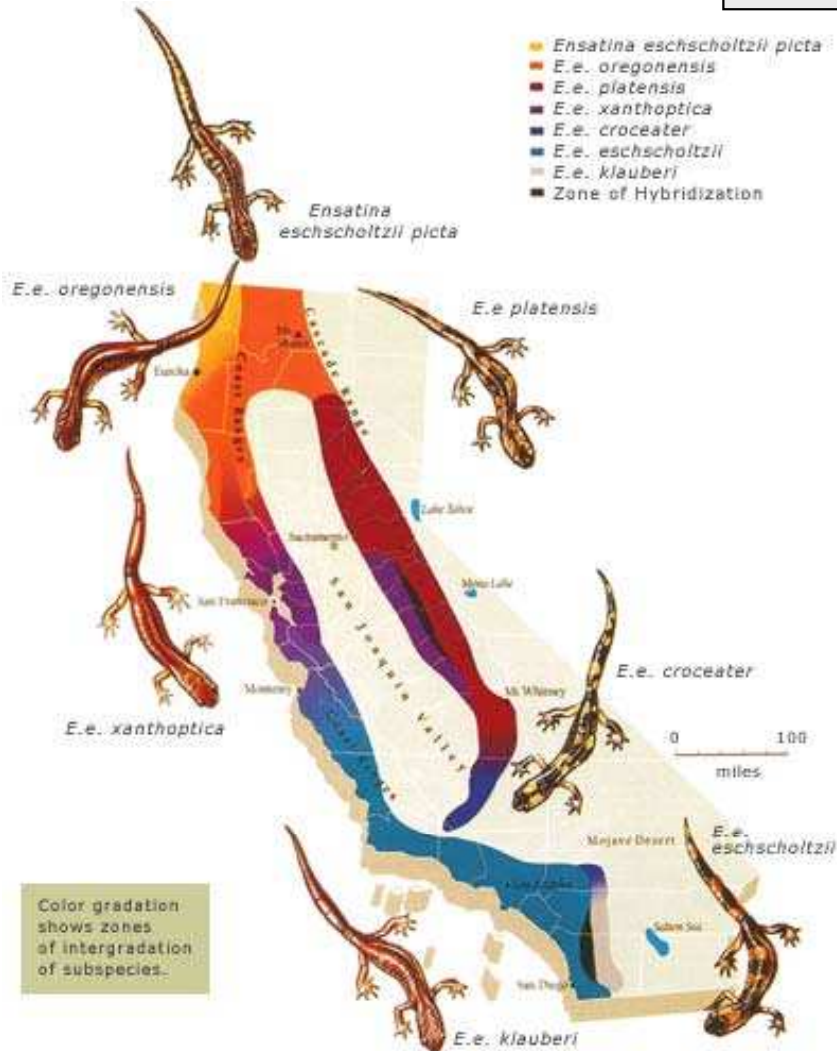
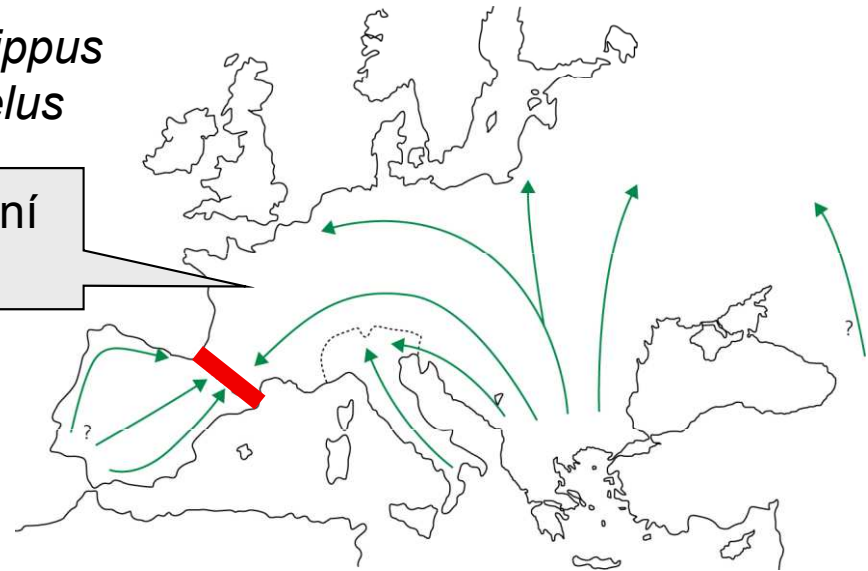


# Sekundární kontakt

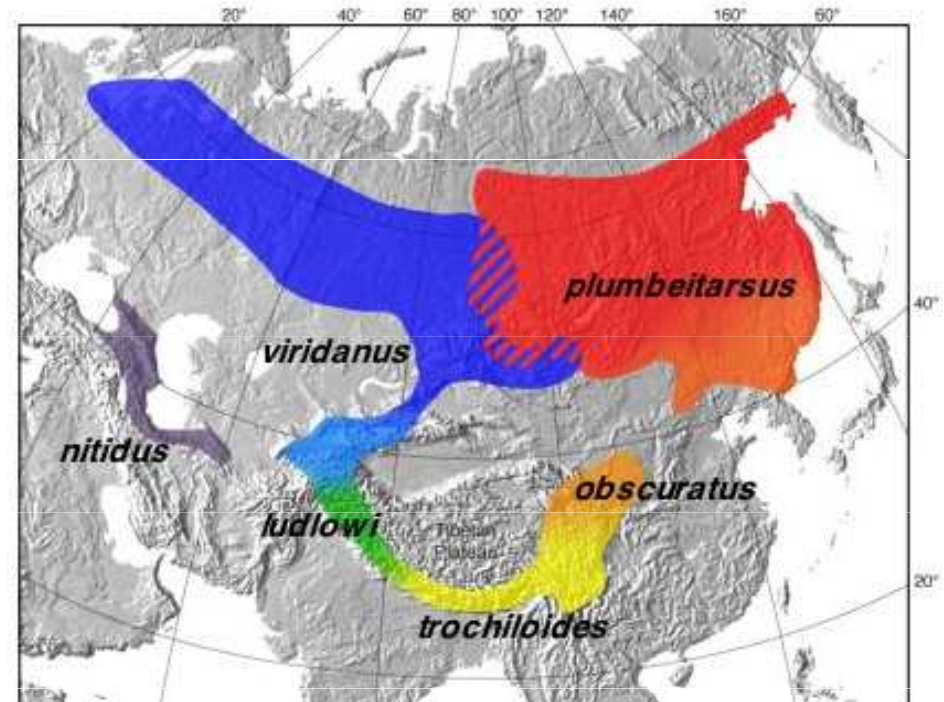
kruhové druhy:

*Chorthippus parallelus*

postglaciální expanze



*Ensatina eschscholtzii - klauberi*



budníček zelený (*Phylloscopus trochiloides*)

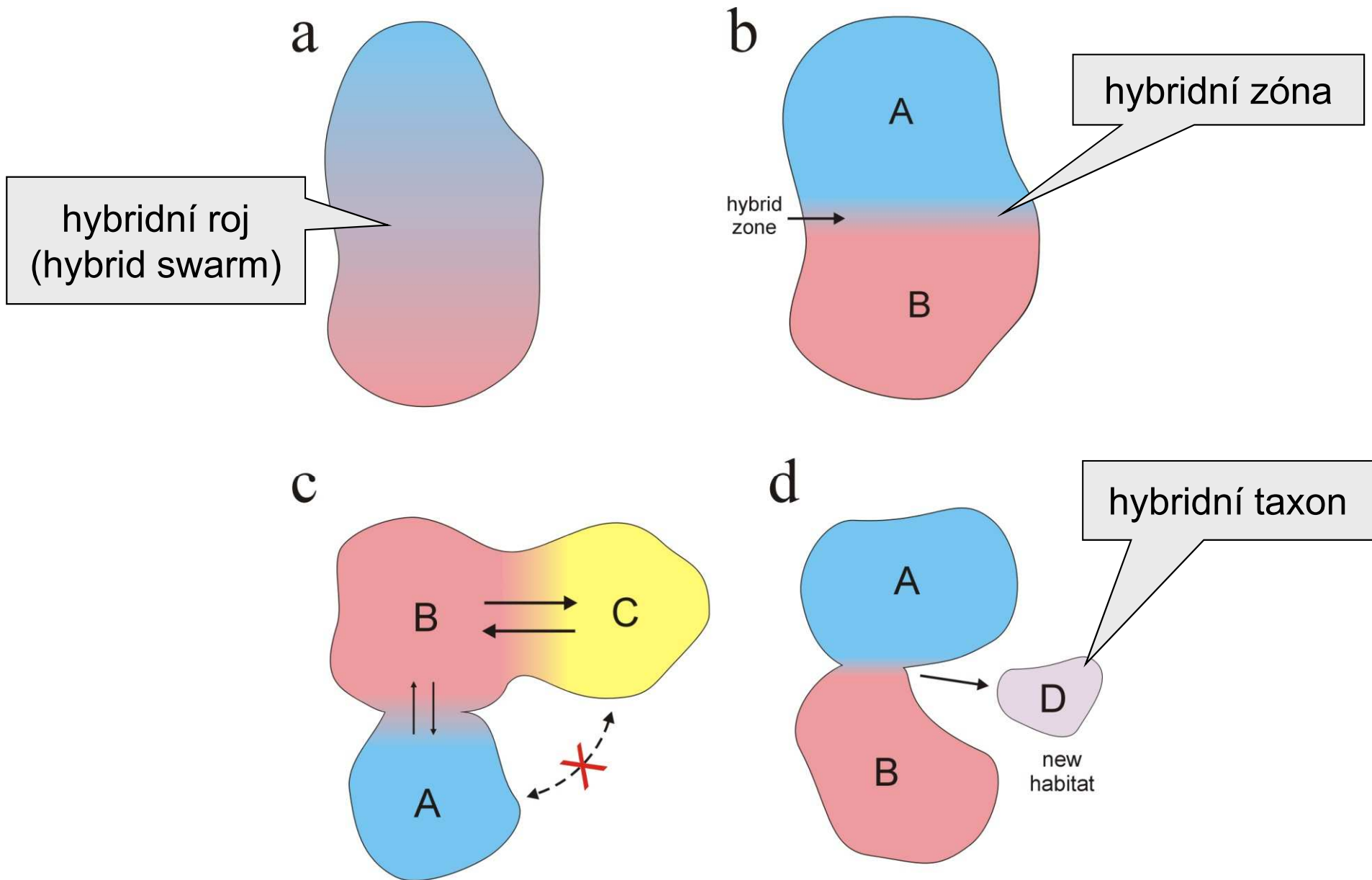


## Hybridizace:

- 25% druhů cévnatých rostlin
- 10% druhů živočichů
- pravděpodobně podhodnocení (jen nápadné druhy: kachny, rajky, motýli)
- často důvodem narušení prostředí:  
např. „Darwinovy pěnkavy“ *Geospiza fuliginosa*, *G. fortis*, and *G. scandens* po El Niño



# Možné výsledky hybridizace



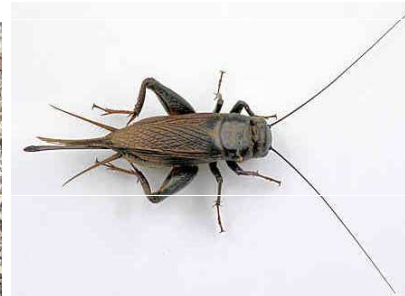
**Hybridní zóna** = oblast, ve které se dvě geneticky odlišné populace setkávají, kříží a dávají vzniknout alespoň nějakému hybridnímu potomstvu (Barton a Hewitt 1985)

### **Hybridní zóny mohou být**

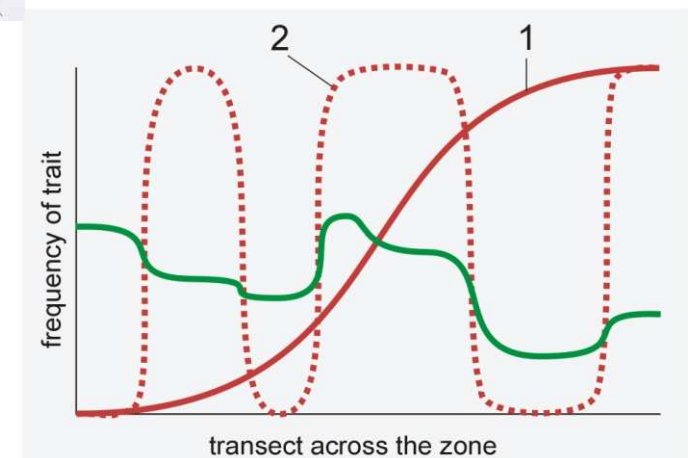
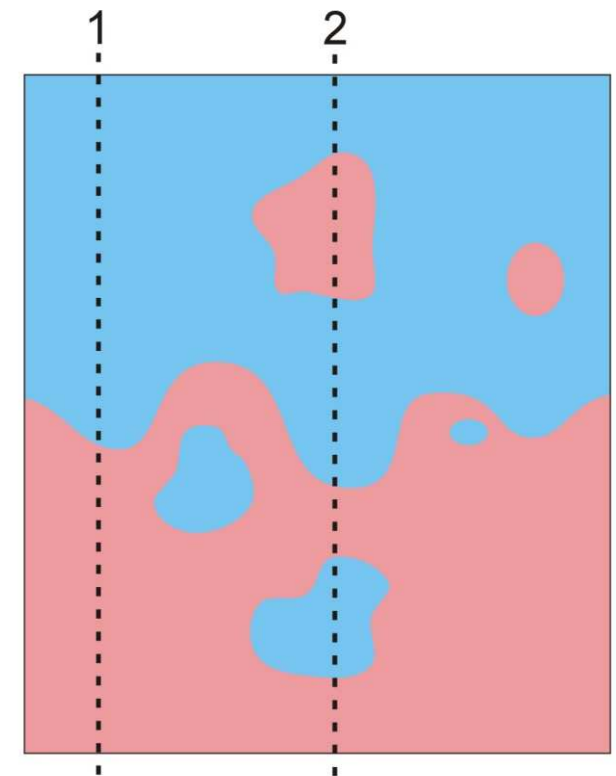
- primární
- sekundární
  
- mosaic, staggered, mottled, tension, ...
  
- extrinsic selection
- intrinsic selection (prezygotická, postzygotická)

## Mozaiková hybridní zóna:

- vliv vnějšího prostředí
- vlastně soubor několika hybridních zón
- př.: *Gryllus firmus* x *G. pennsylvanicus* (SV USA)  
písčité x hlinité půdy



- *Iris fulva* x *I. brevicaulis*:  
*I. fulva* se omezuje na zalesněnější místa



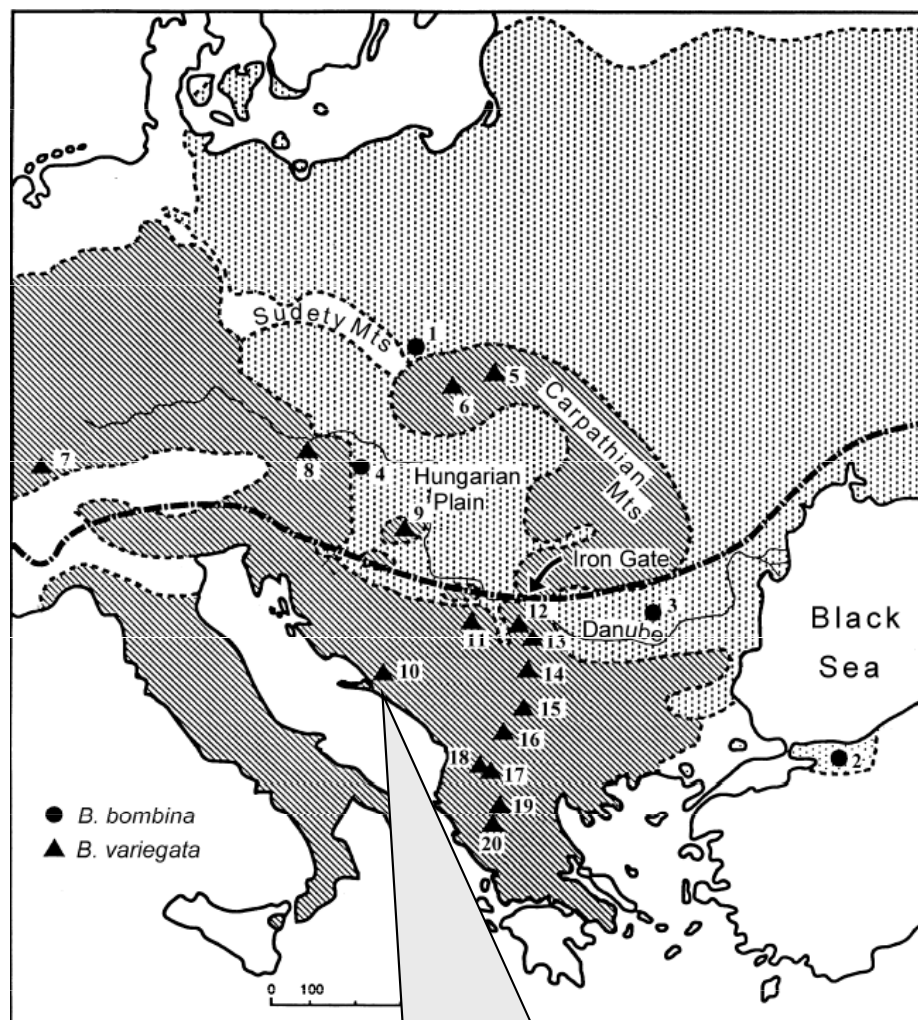




*kuňka obecná*  
*B. bombina:*

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

## *Bombina:*



v Chorvatsku mozaiková  
HZ, v Polsku ne



*k. žlutobřichá*  
*B. variegata:*

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



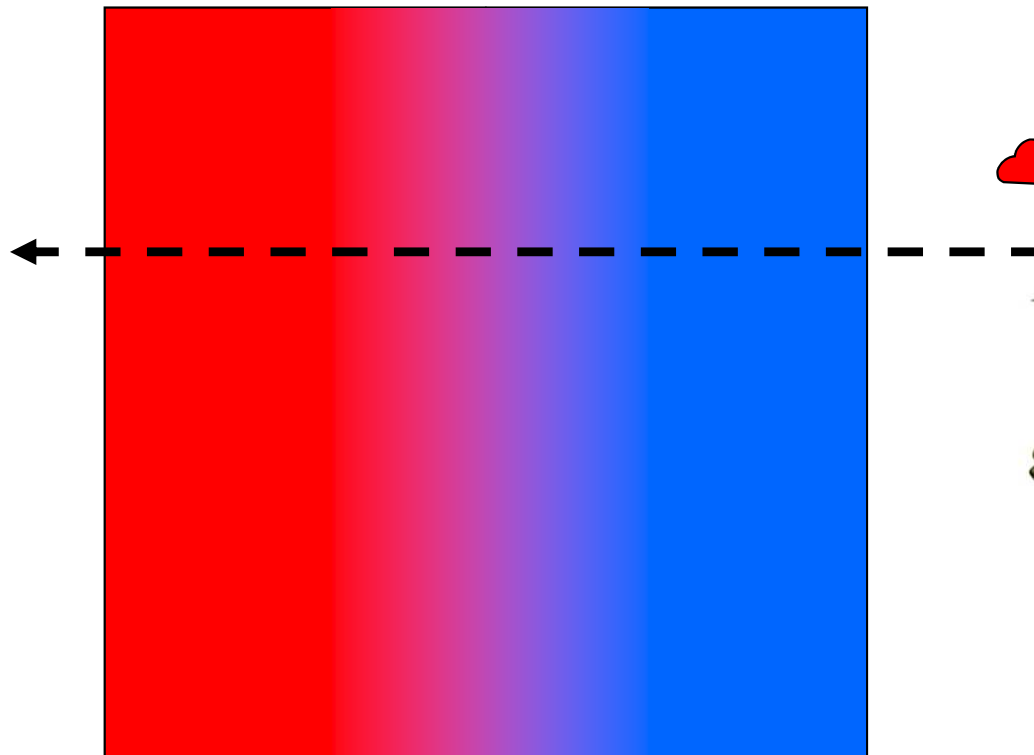
Nick Barton

Most hybrid zones are  
**tension zones.**

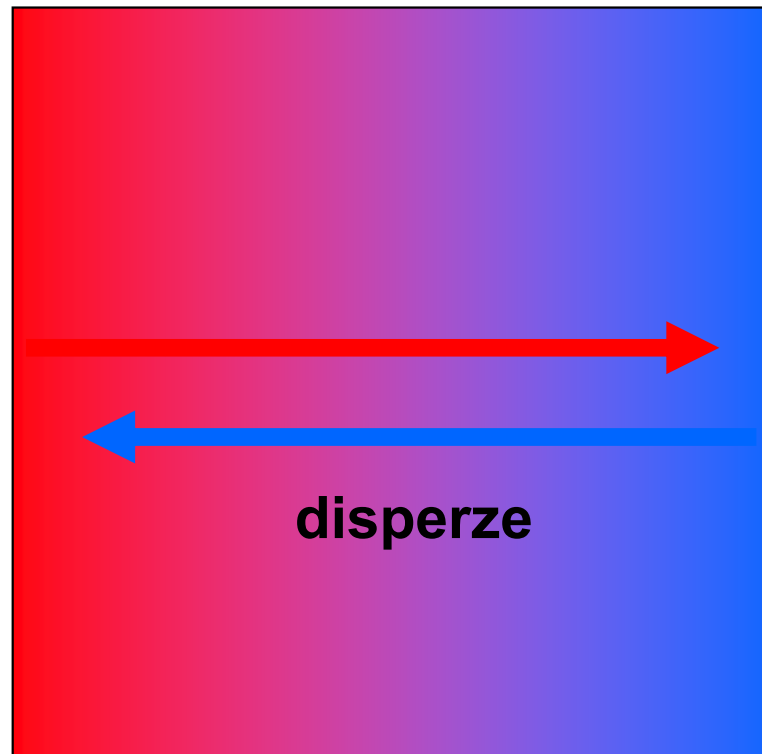
... i.e., they are maintained by balance between dispersal and selection (Barton & Hewitt, 1985)



Tenzní zóna je když...

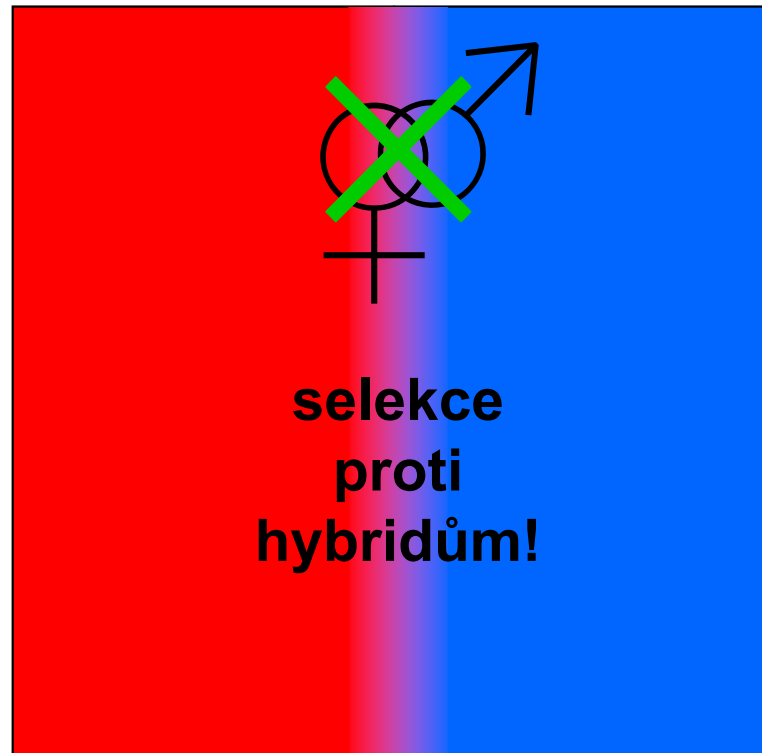


# Tenzní zóna je když...



⇒ rozšiřování zóny

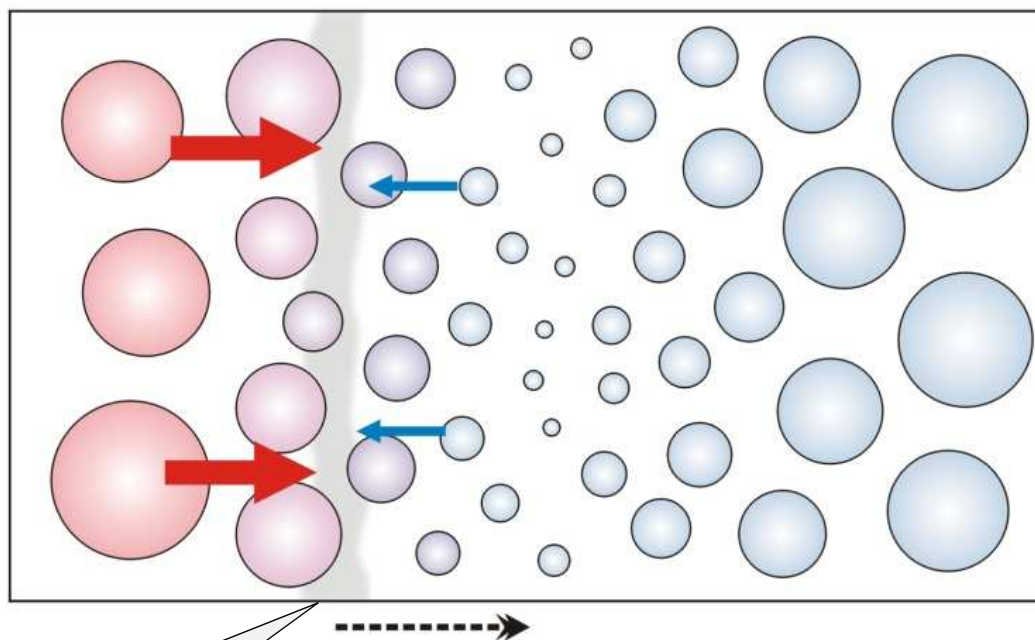
# Tenzní zóna je když...



⇒ **zužování zóny**

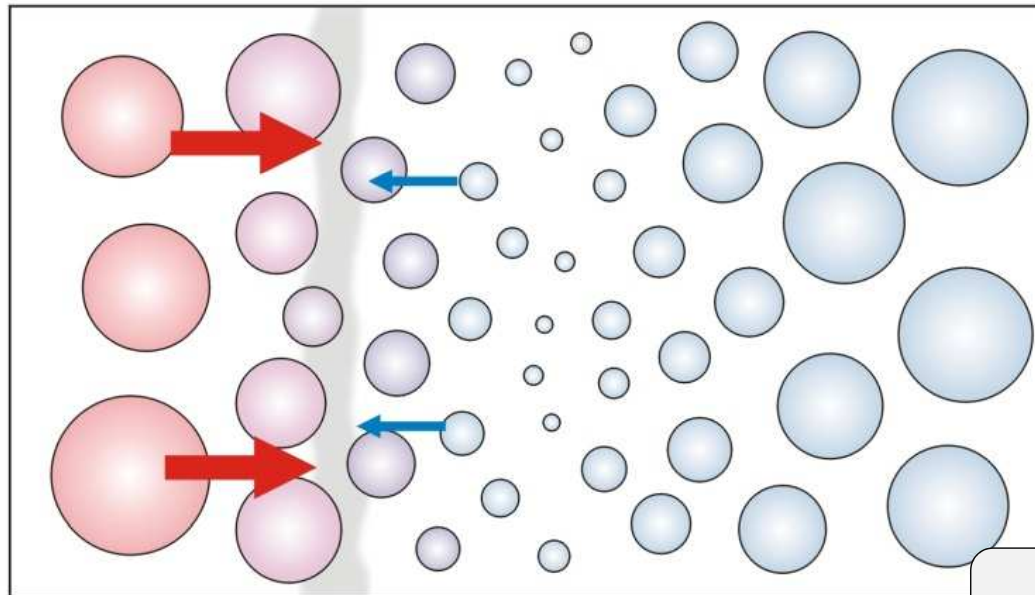
**Tenzní zóna udržována dynamickou rovnováhou („tenzí“) mezi disperzí a selekcí**



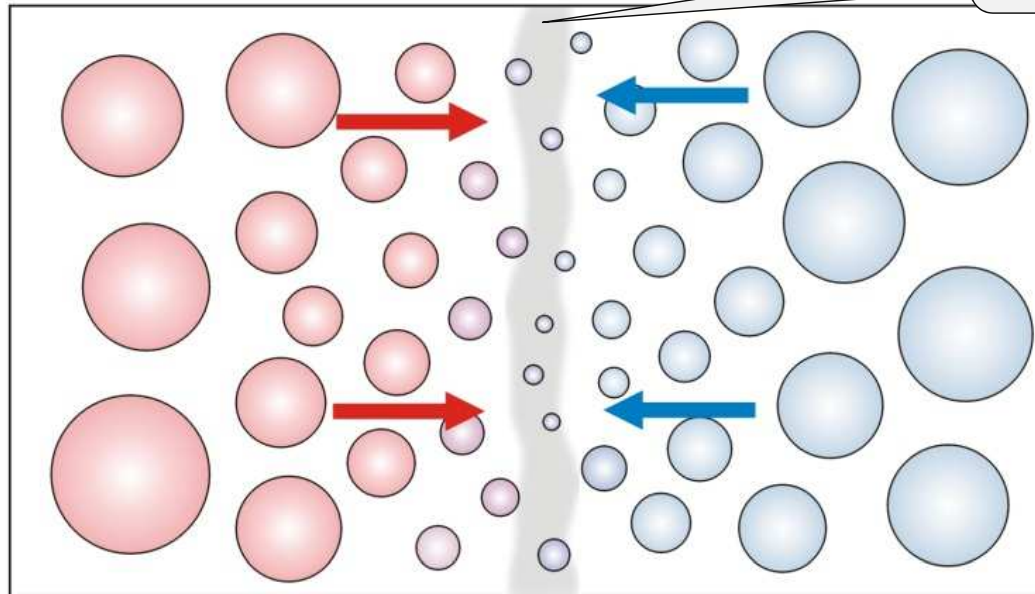


tenzní zóna se pohybuje  
ve směru gradientu  
populační hustoty

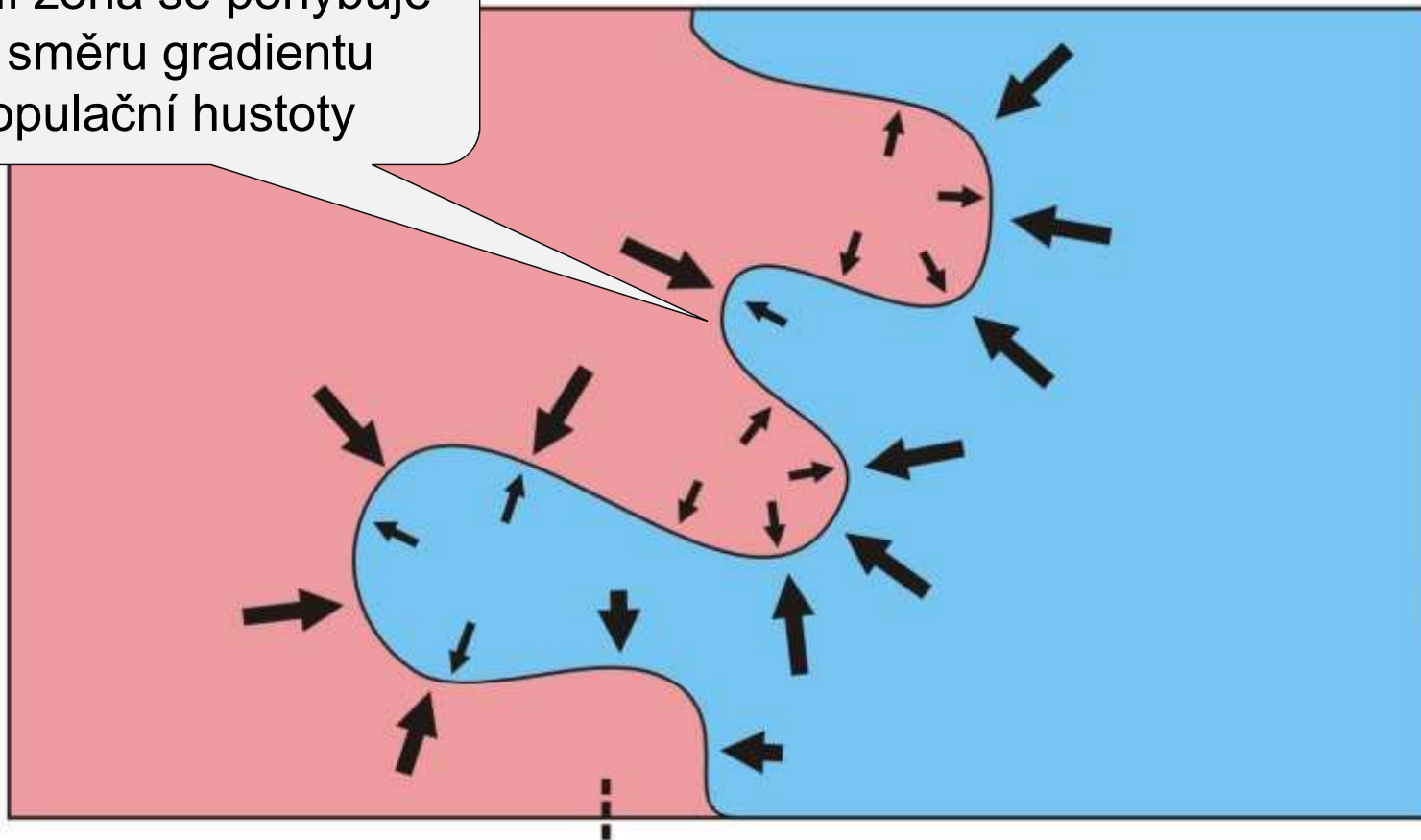
Tenzní zóna není závislá na vnějších podmínkách (intrinsic selection)  $\Rightarrow$   
její pozice se ustálí na místě geografické překážky nebo nejnižší populační hustoty  
(„population trough“)



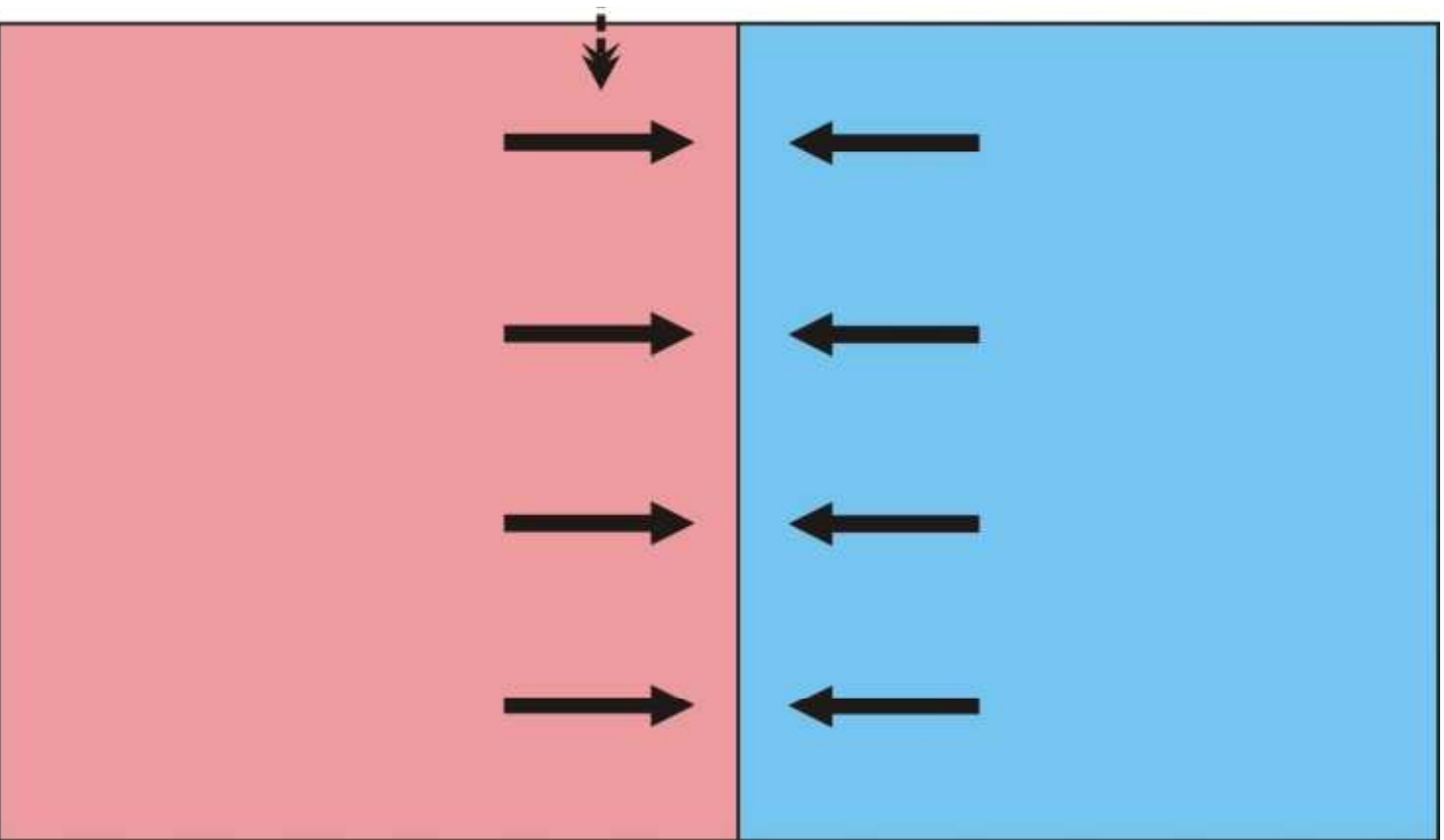
„population trough“



tenzní zóna se pohybuje  
ve směru gradientu  
populační hustoty

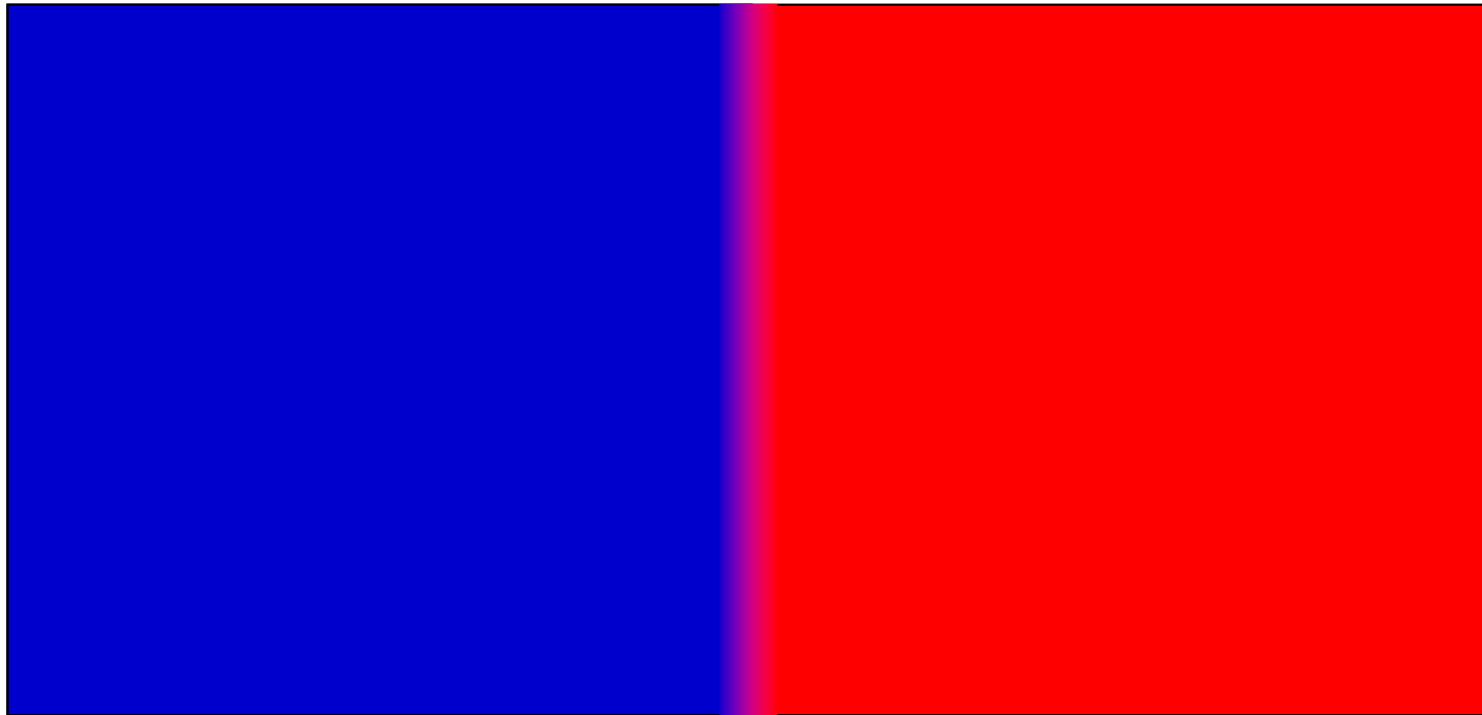






## Teorie klin:

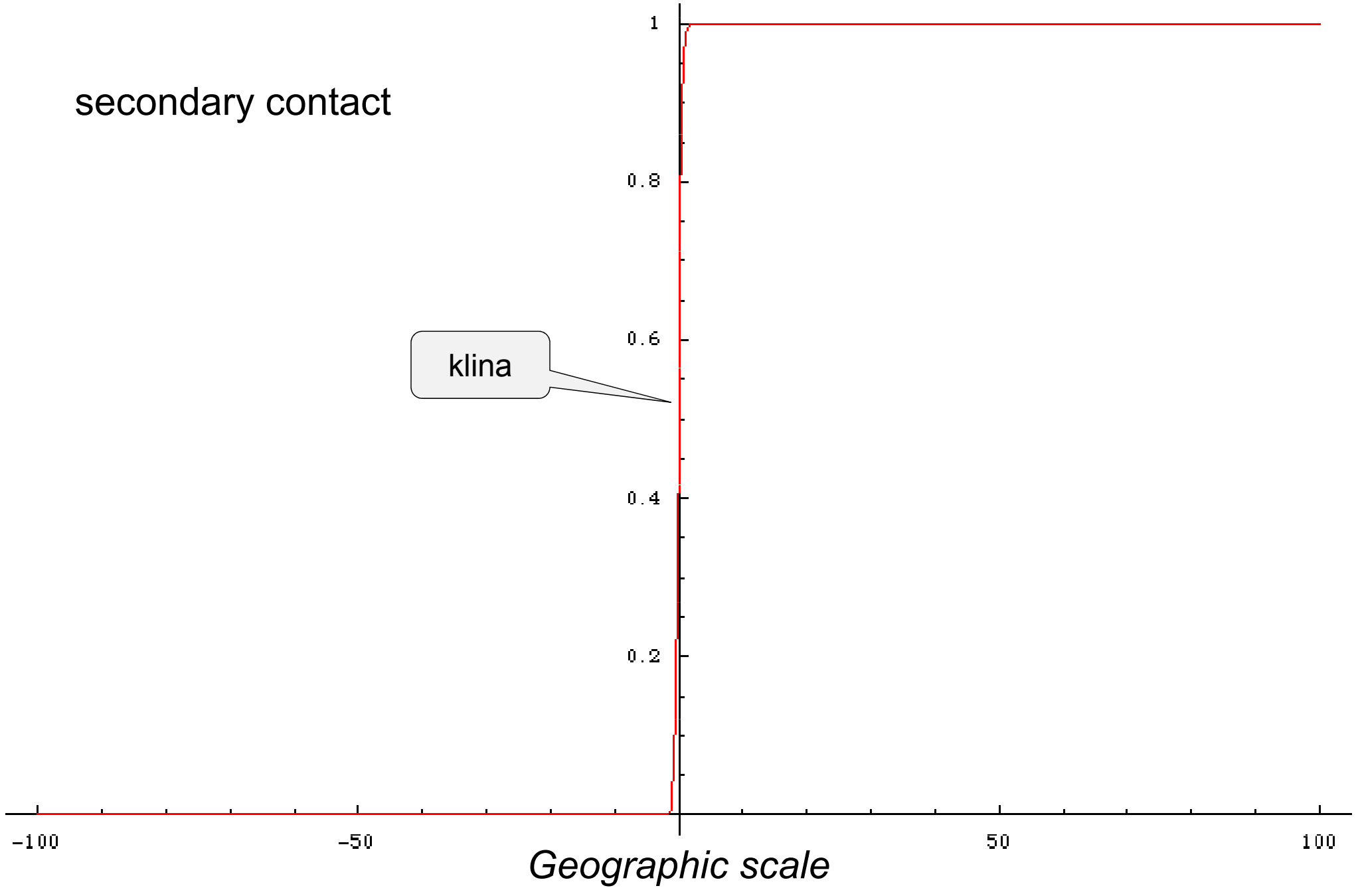
sekundární kontakt:  koincidentní a konkordantní klíny



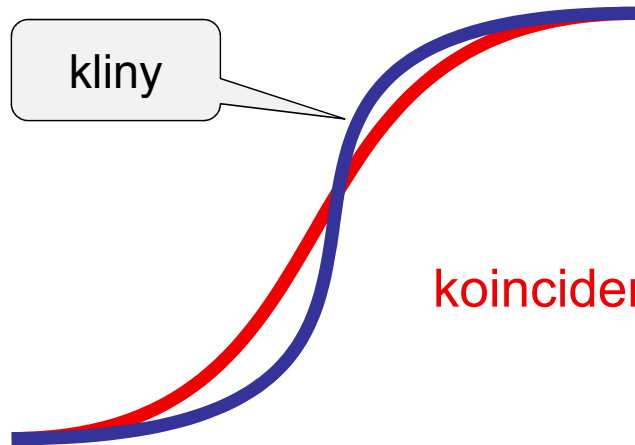
Klína = gradient znaku (např. frekvence alely nebo průměr kvantitativního znaku) přes prostorově kontinuální habitat.

secondary contact

klina

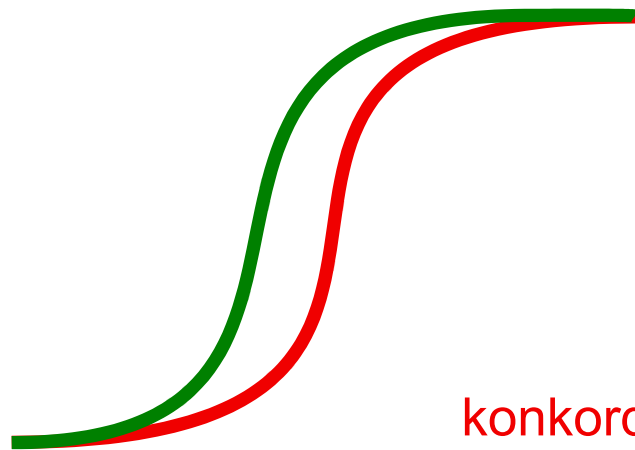






kliny

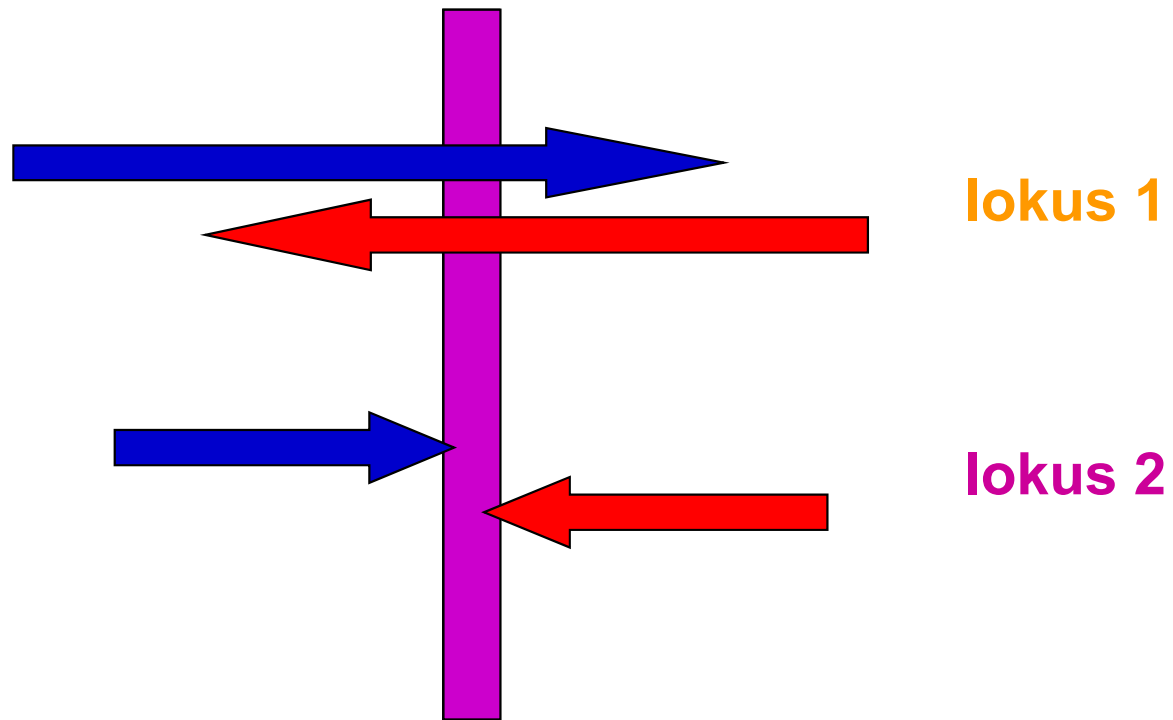
**koincidence** = souhlasná pozice středů



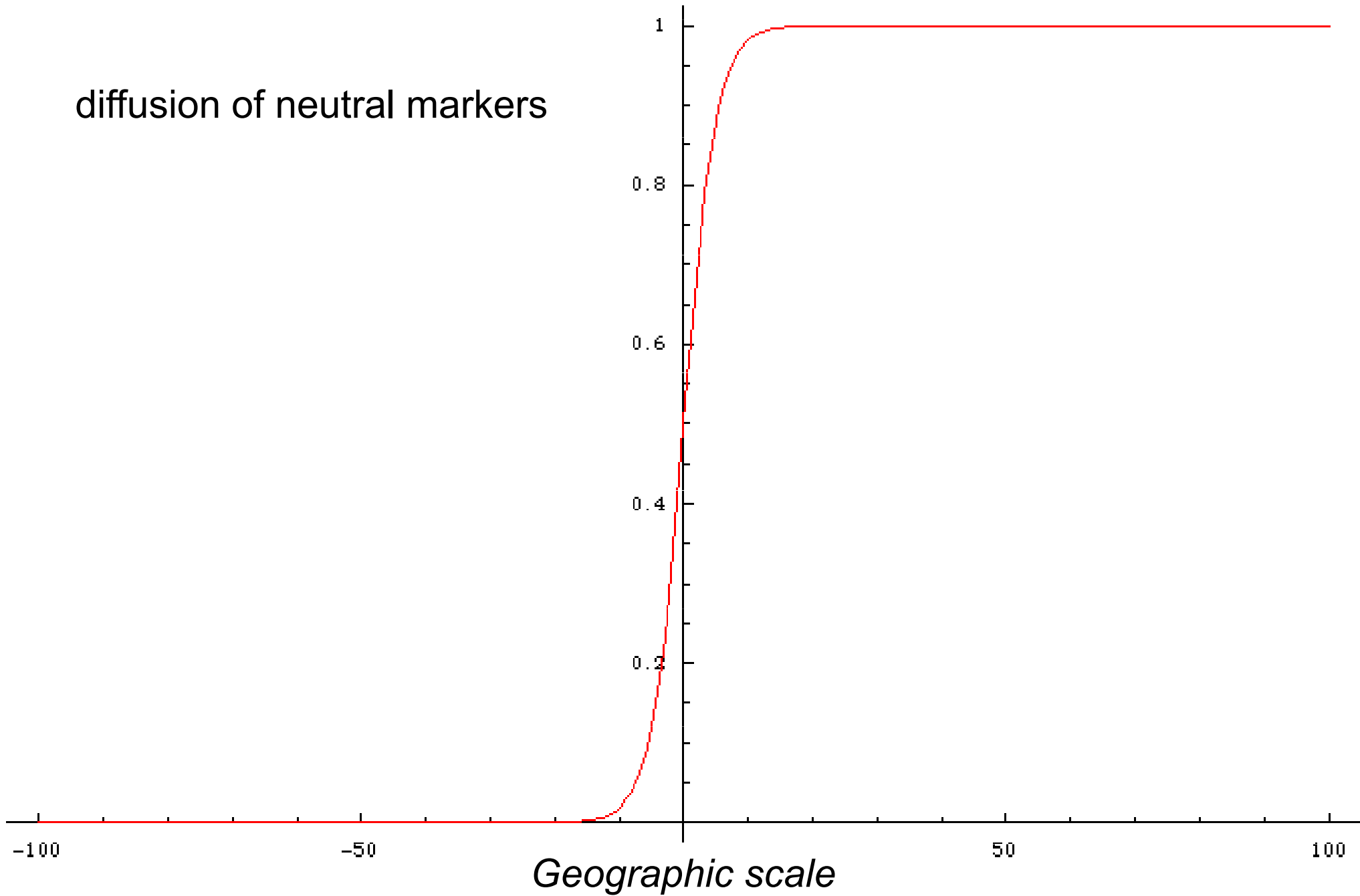
**konkordance** = souhlasný tvar klin  
(v praxi většinou souhlasné šířky)

# Teorie klin:

neutrální vs. selektované lokusy

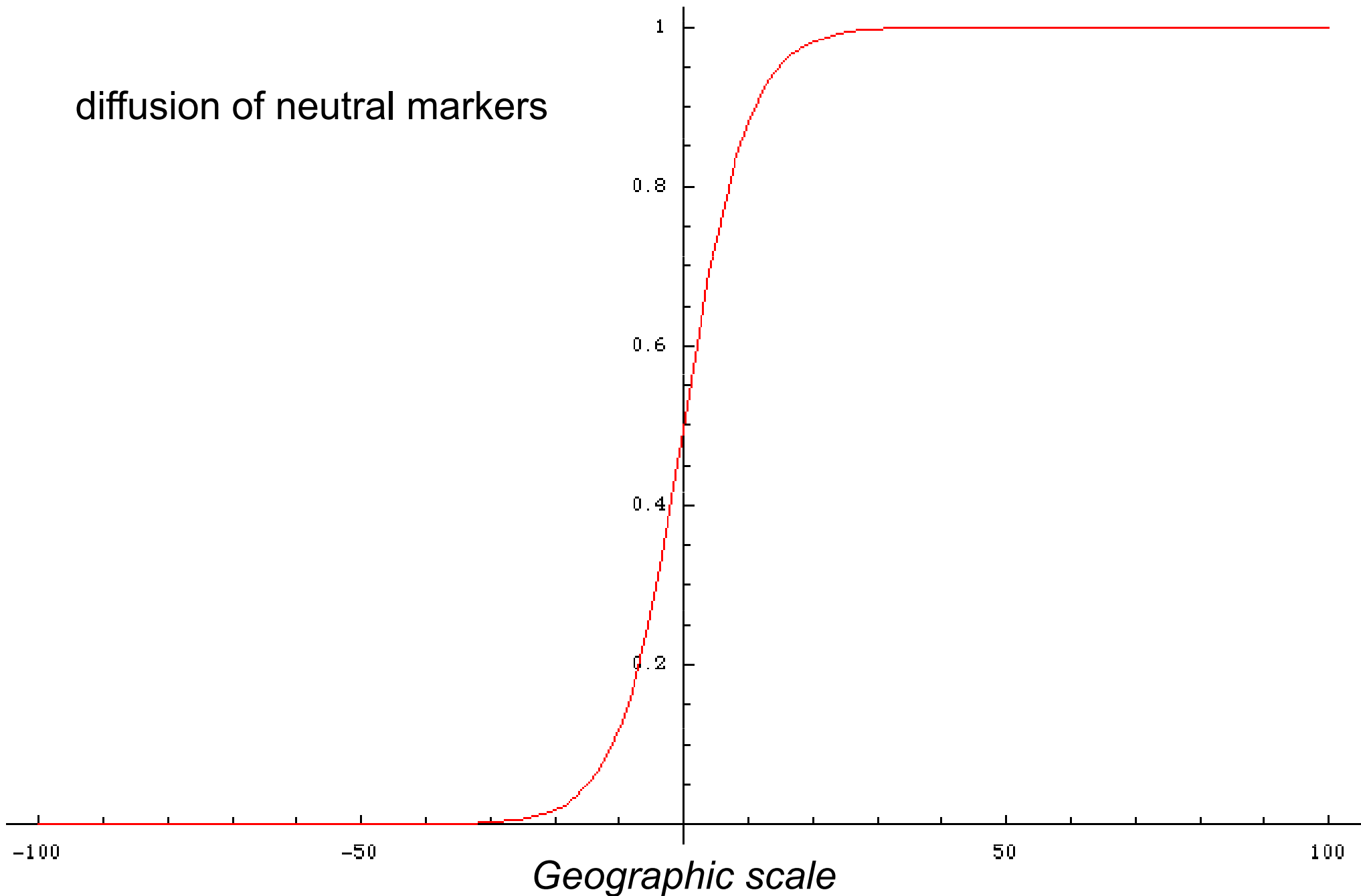


diffusion of neutral markers

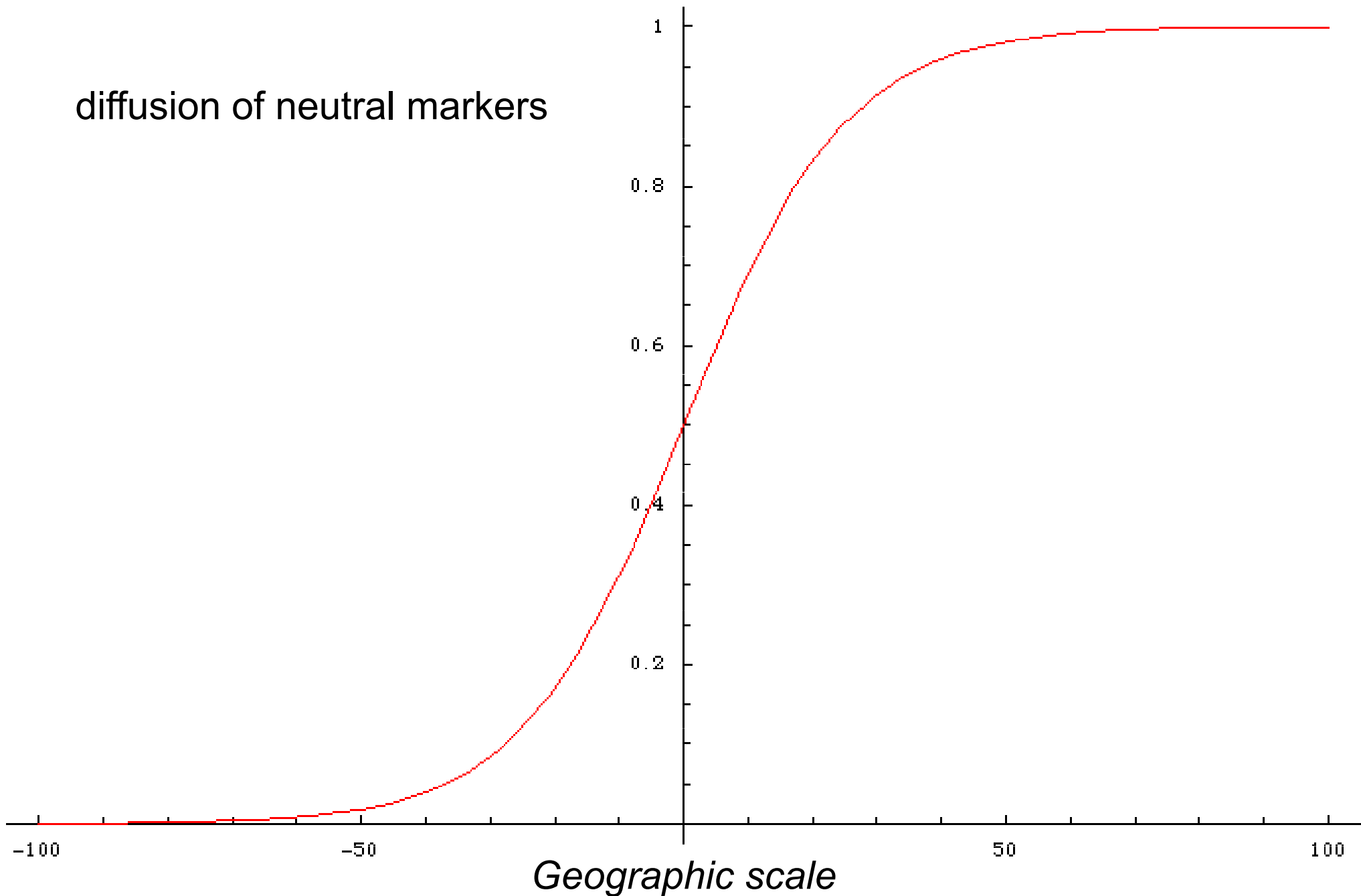




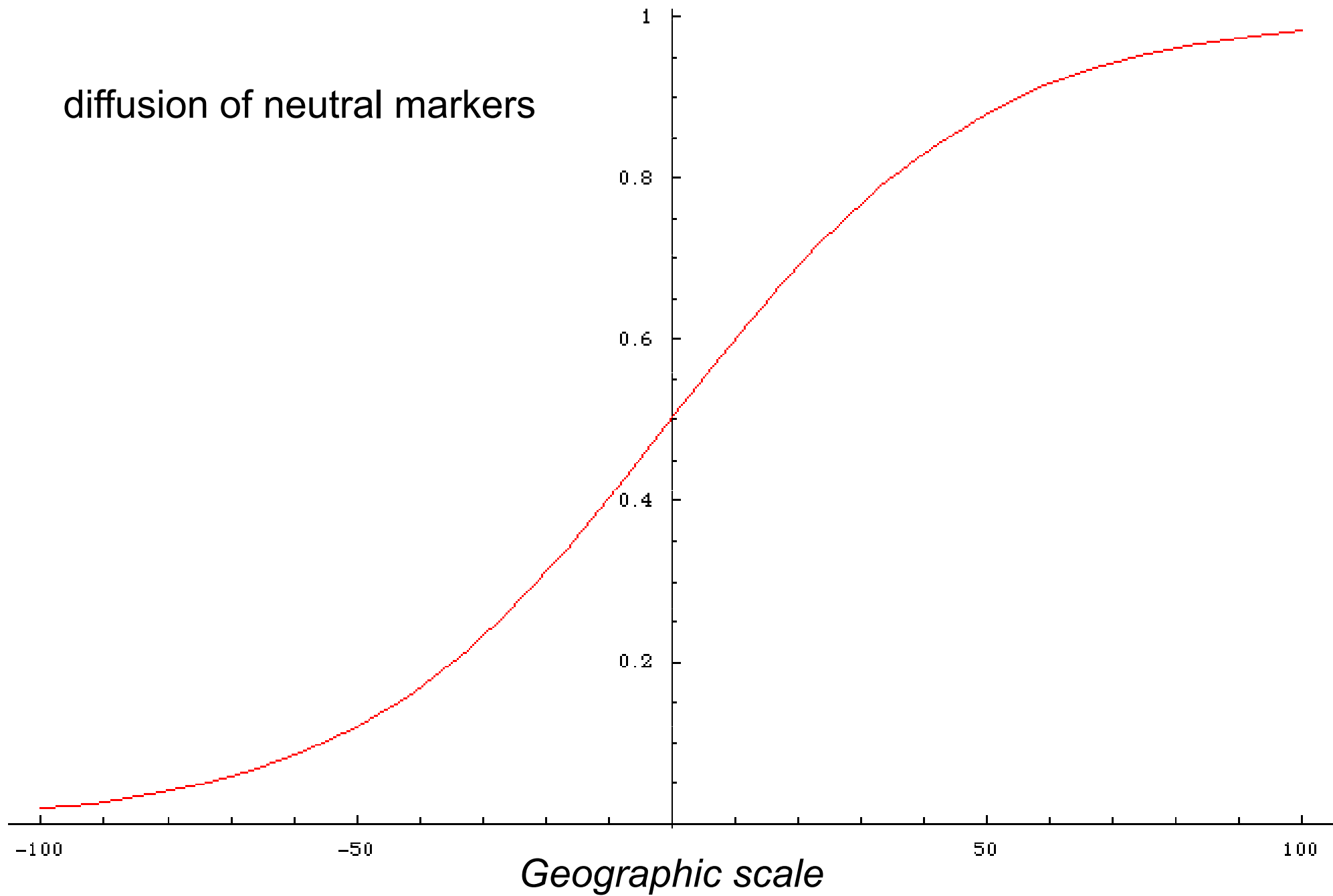
diffusion of neutral markers



diffusion of neutral markers

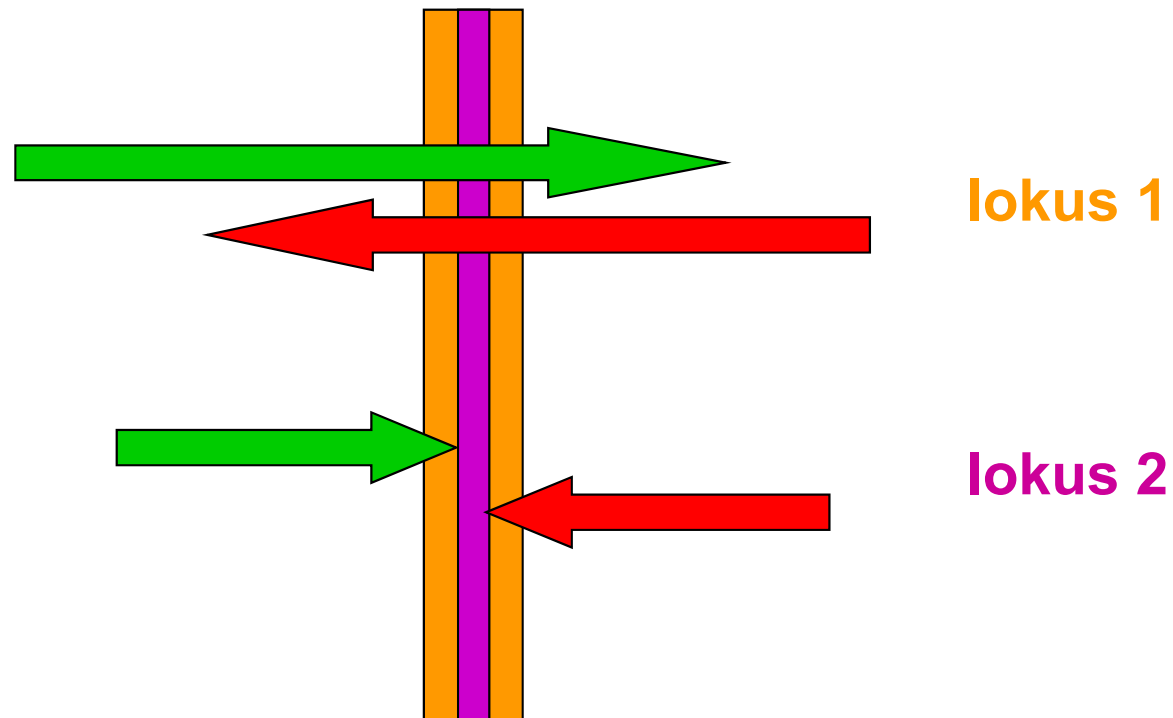


diffusion of neutral markers



## Teorie klin:

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



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



# Teorie klin:

občas ...



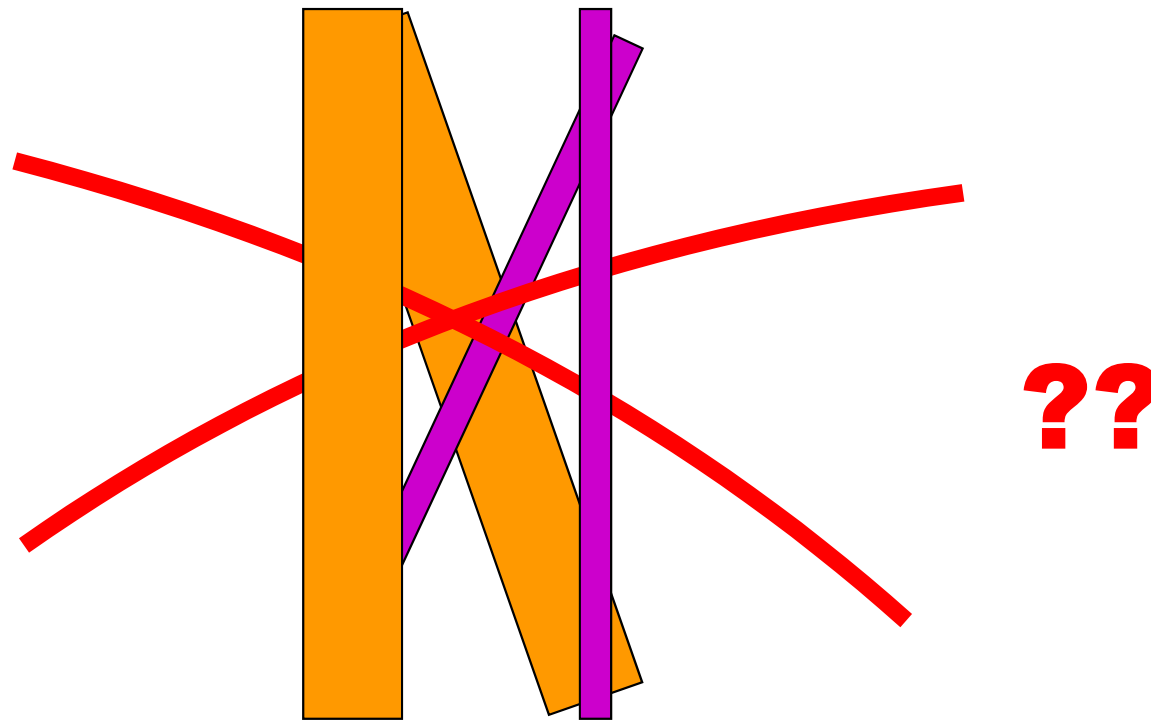
lokus 1

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



*musculus*

*domesticus*





# Myší kolonizace Evropy

Neolit

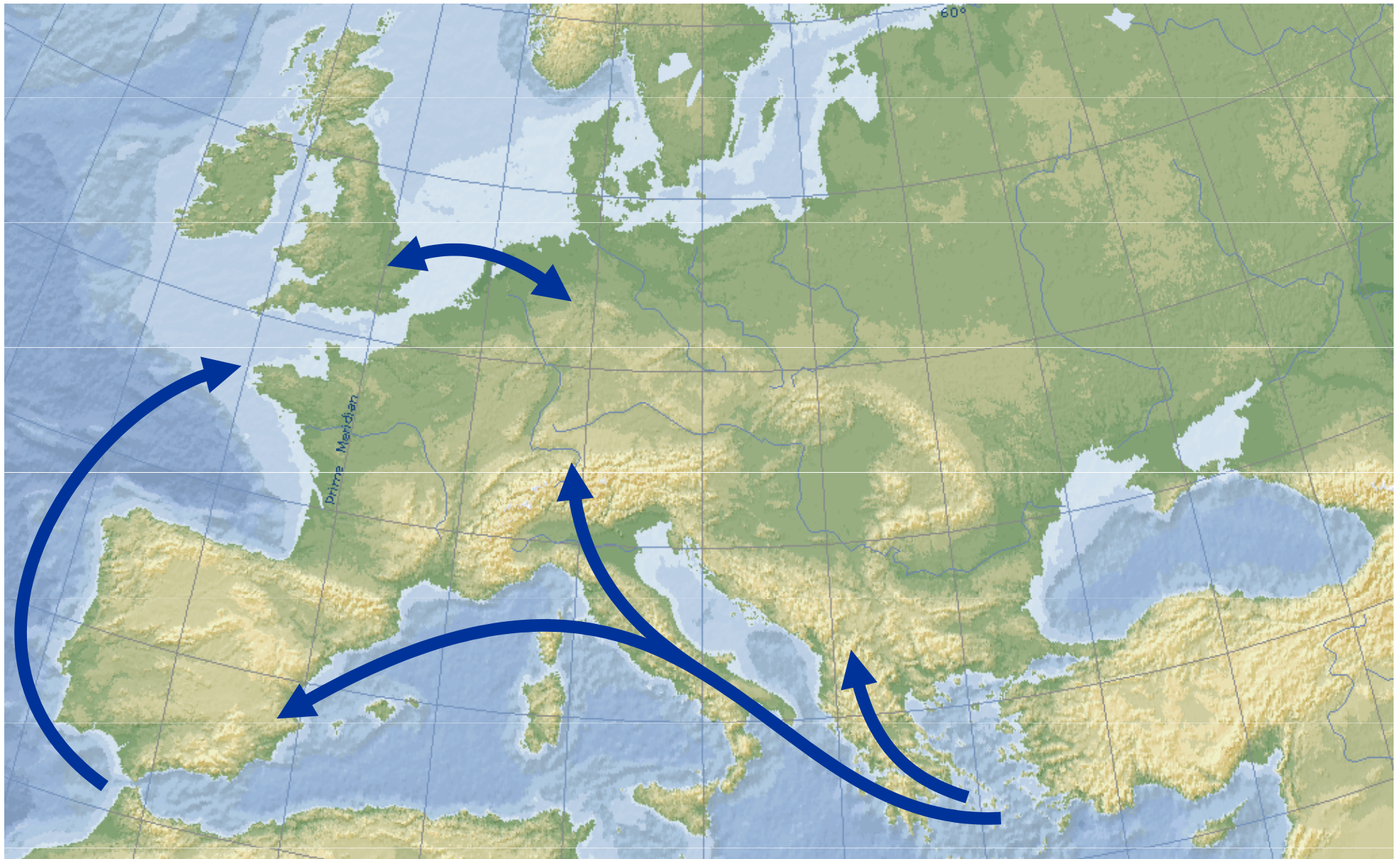


Cucchi et al. (2005)



# Myší kolonizace Evropy

Doba bronzová a železná



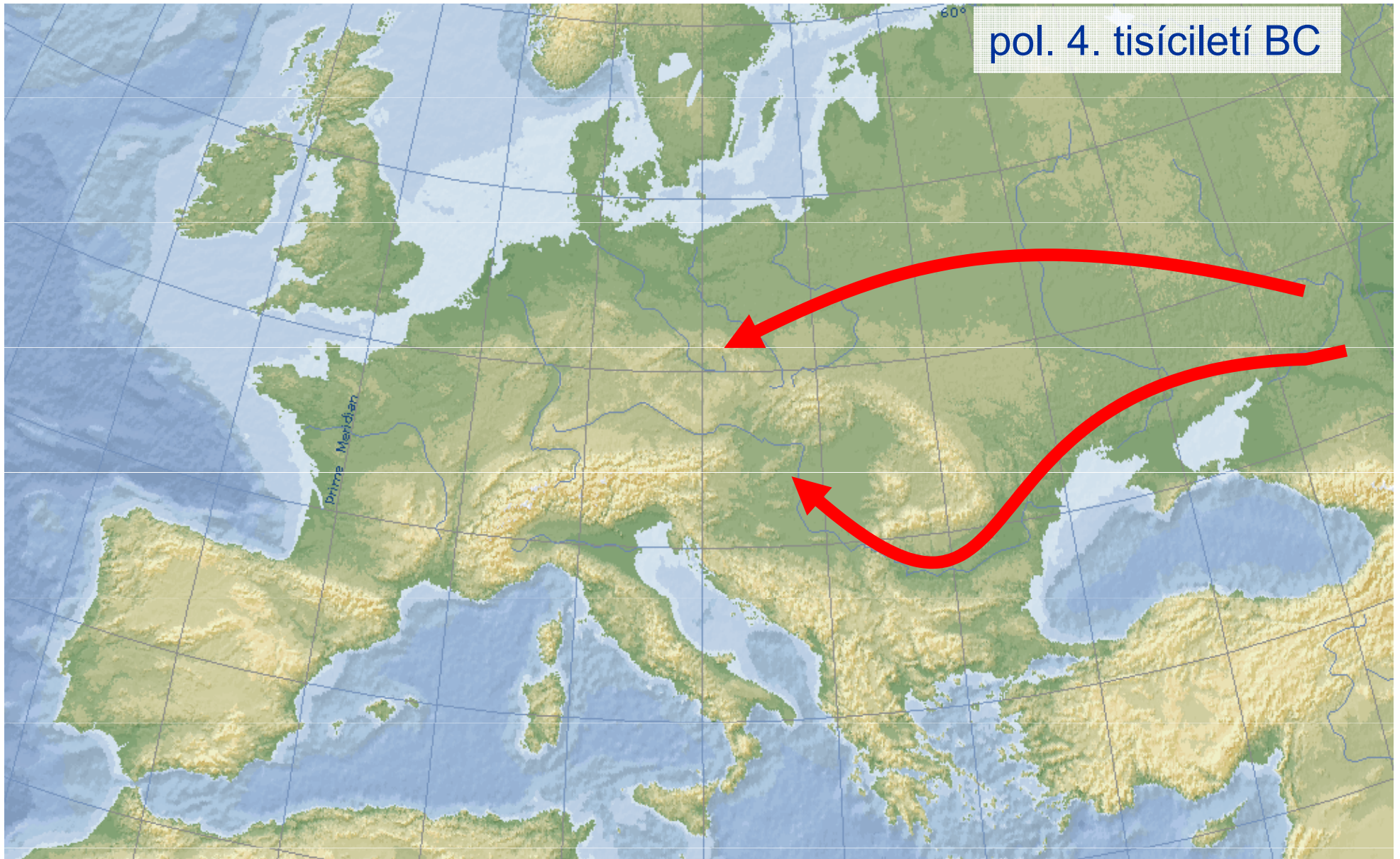
Cucchi et al. (2005)



# Myší kolonizace Evropy

Pozdní neolit

pol. 4. tisíciletí BC



Cucchi et al. (2011)



# Myší kolonizace Evropy

Vikingové

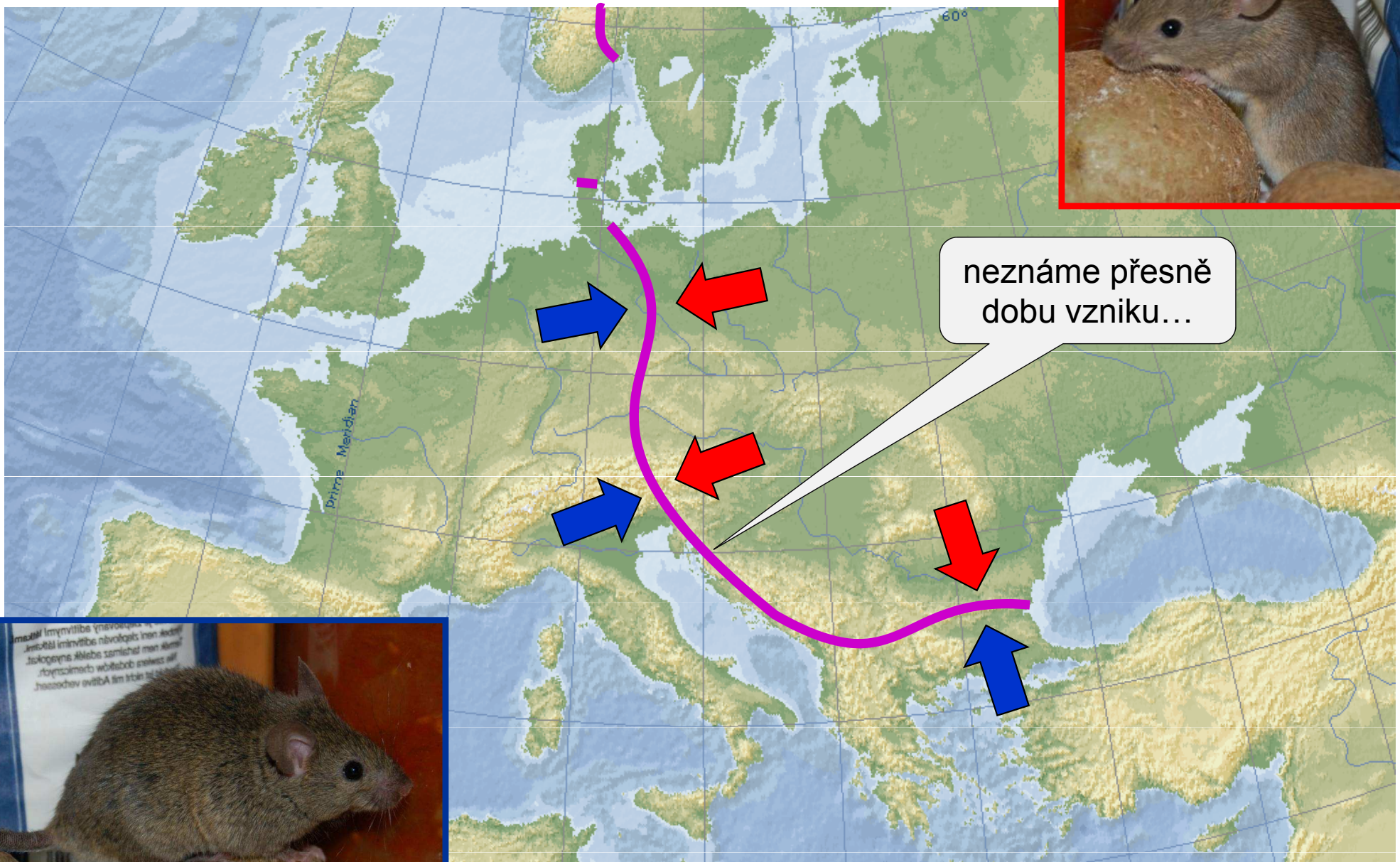


Prager et al. (1993); Searle et al. (2009)



# Hybridní zóna v Evropě

*musculus*



neznáme přesně  
dobu vzniku...



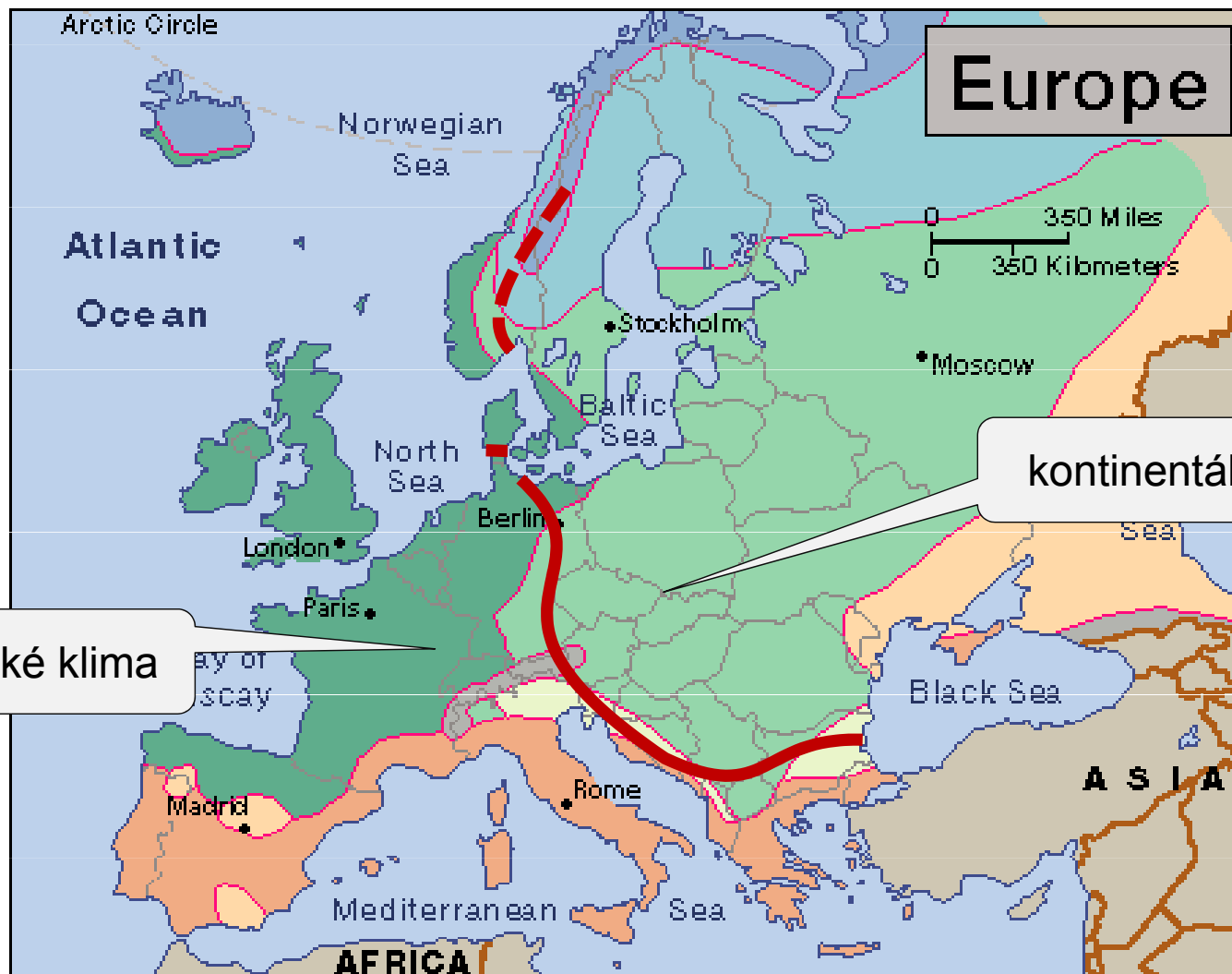
*domesticus*



# Hybridní zóna v Evropě



Co tuto zónu ovlivňuje?



oceánské klima

kontinentální klima

**klimatické faktory nehrají roli**



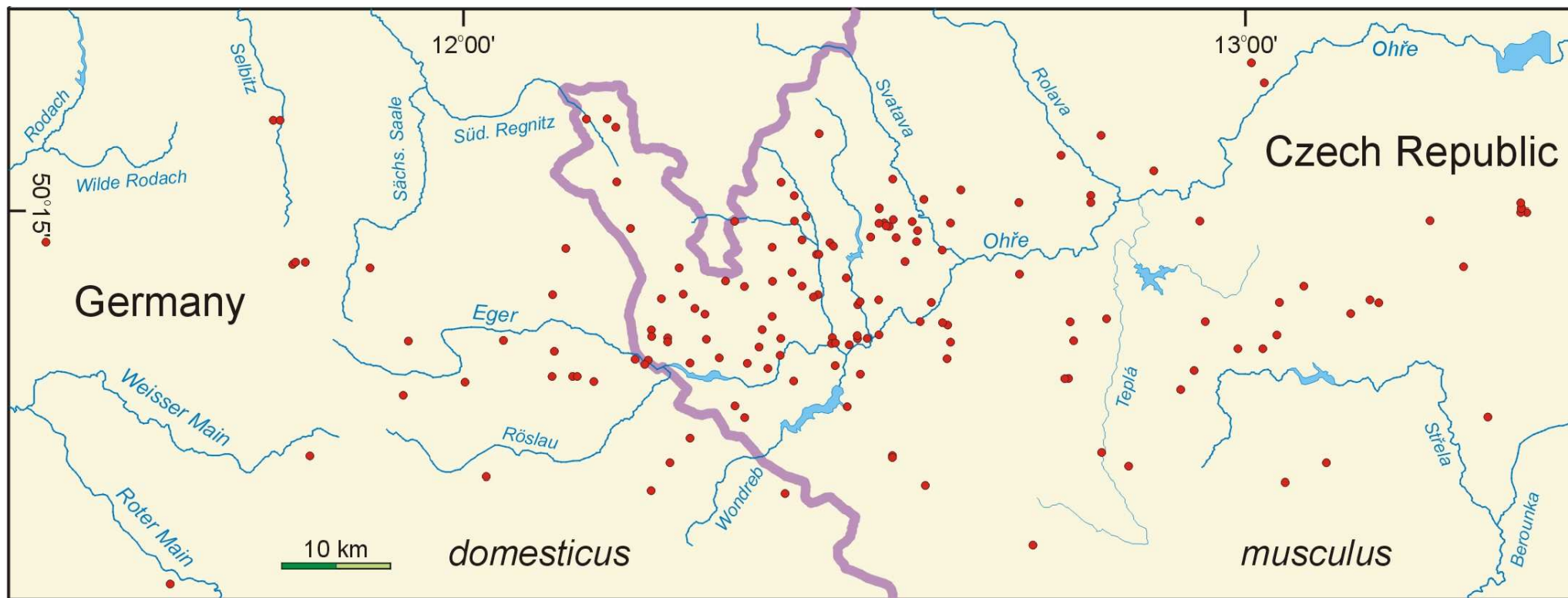
# Hybridní zóna v Evropě



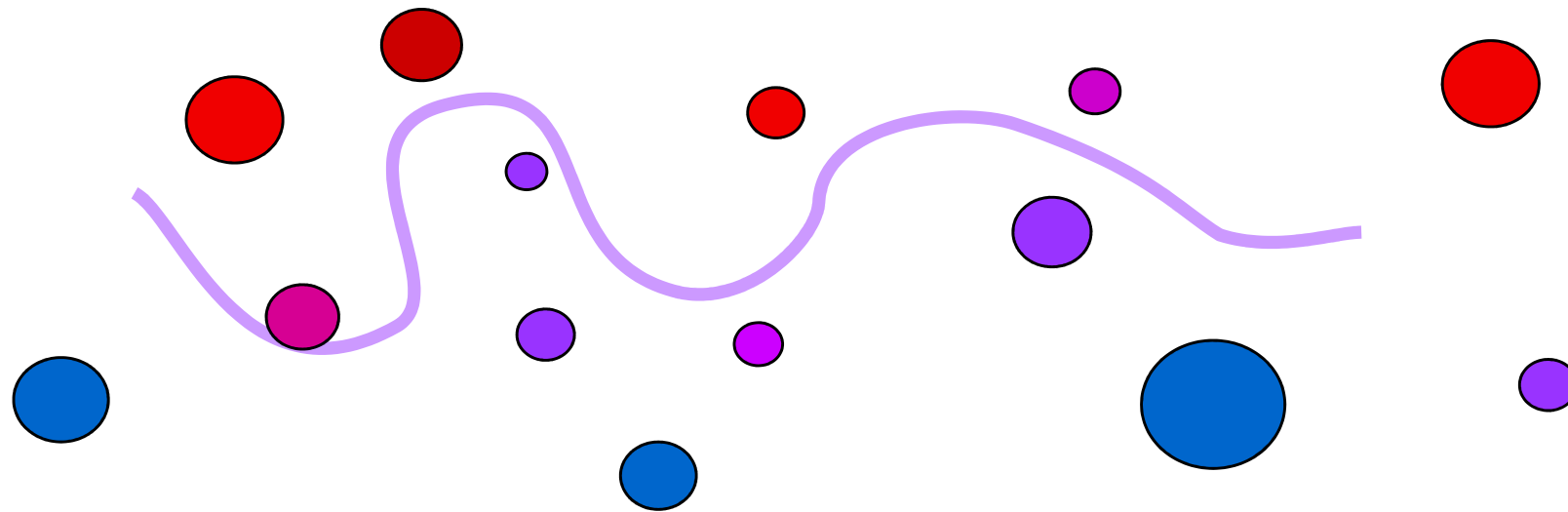
Nick Barton

- i myší hybridní zóna je tenzní?

# Případová studie: hybridní zóna domácích myší

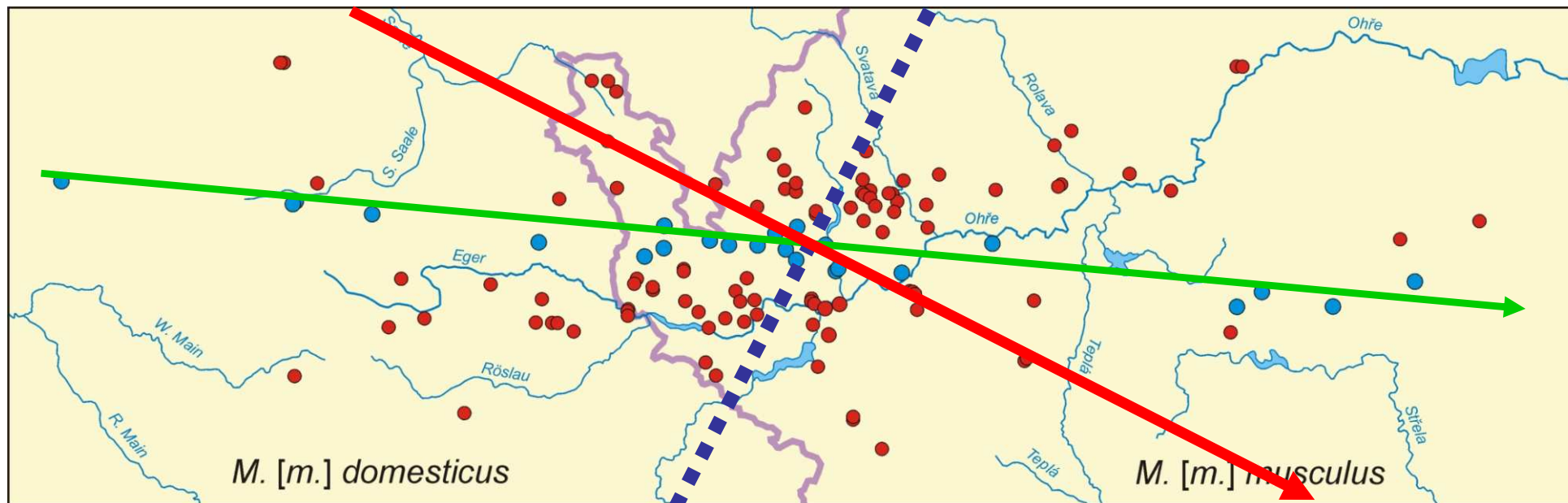


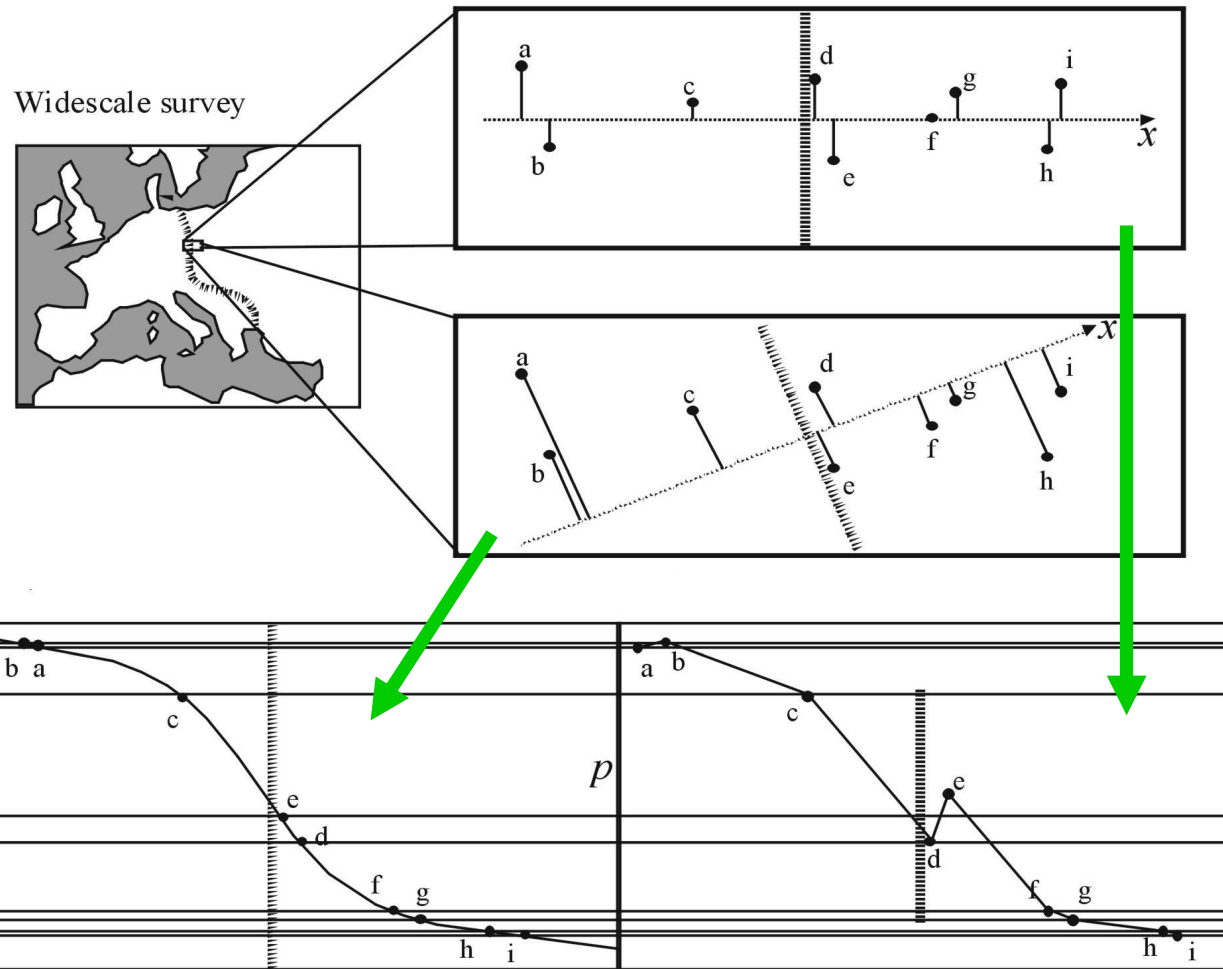




průběh hybridní zóny může být komplikovaný....

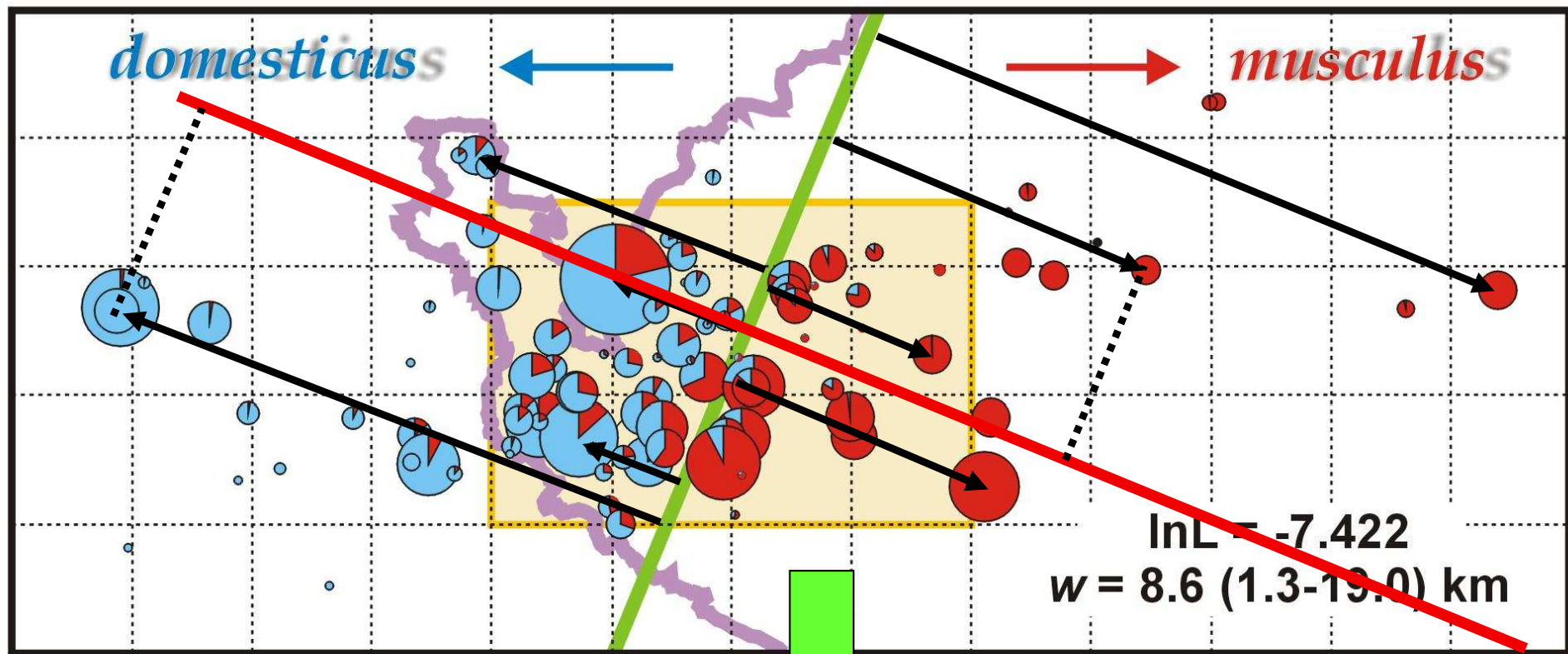
... navíc předem většinou neznáme, nebo extrapolujeme z globálního směru



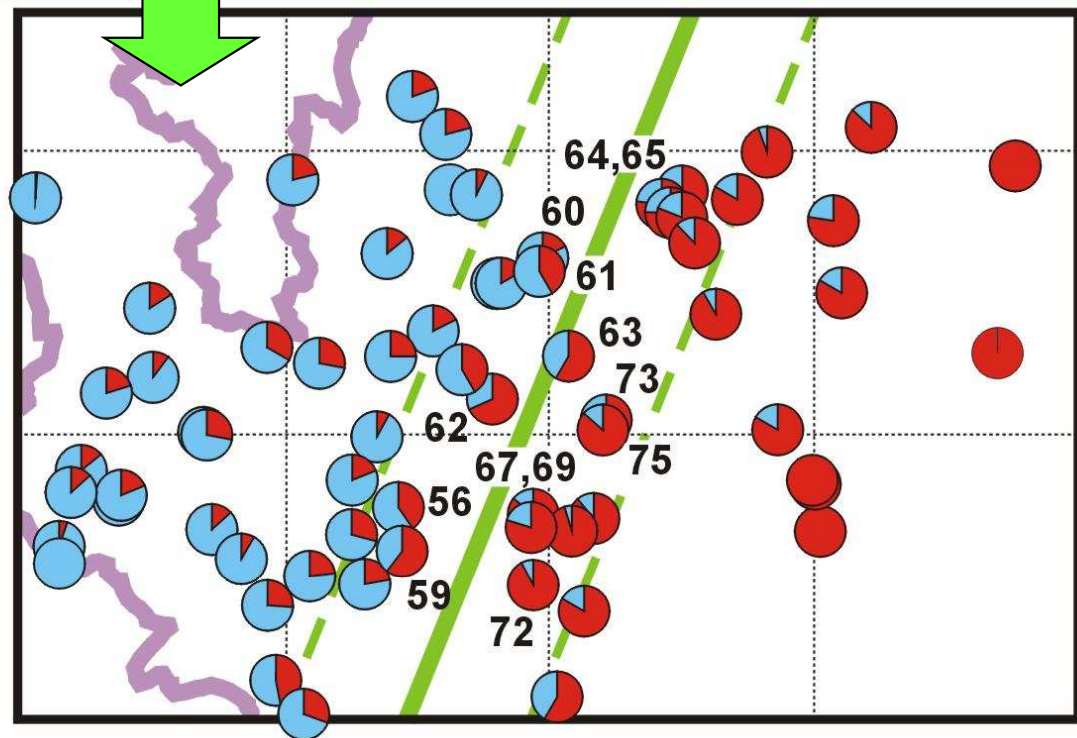


**Real local cline**

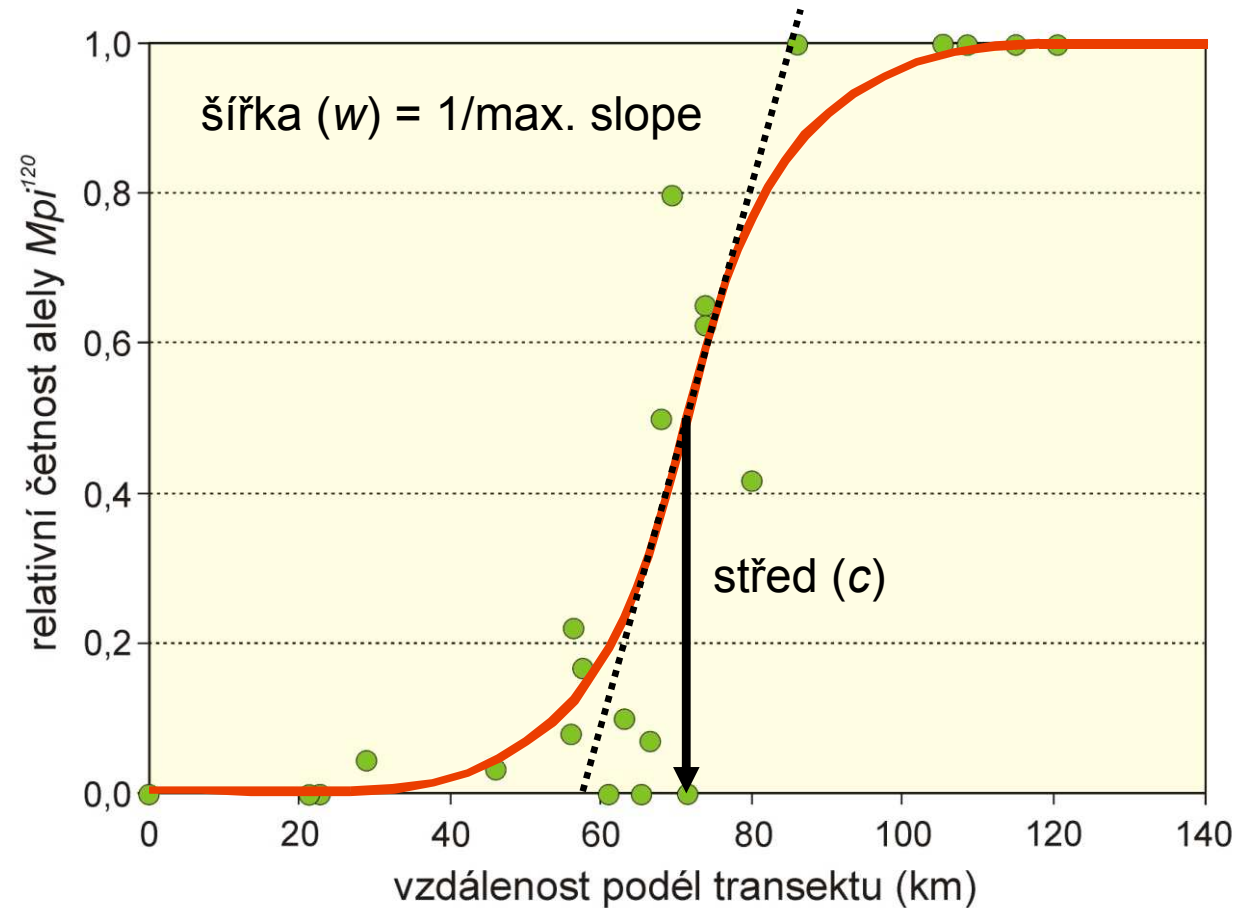
**Cline interpolated  
from widescale survey**



2D → 1D kliny



## Příklad: $M_{pi}$

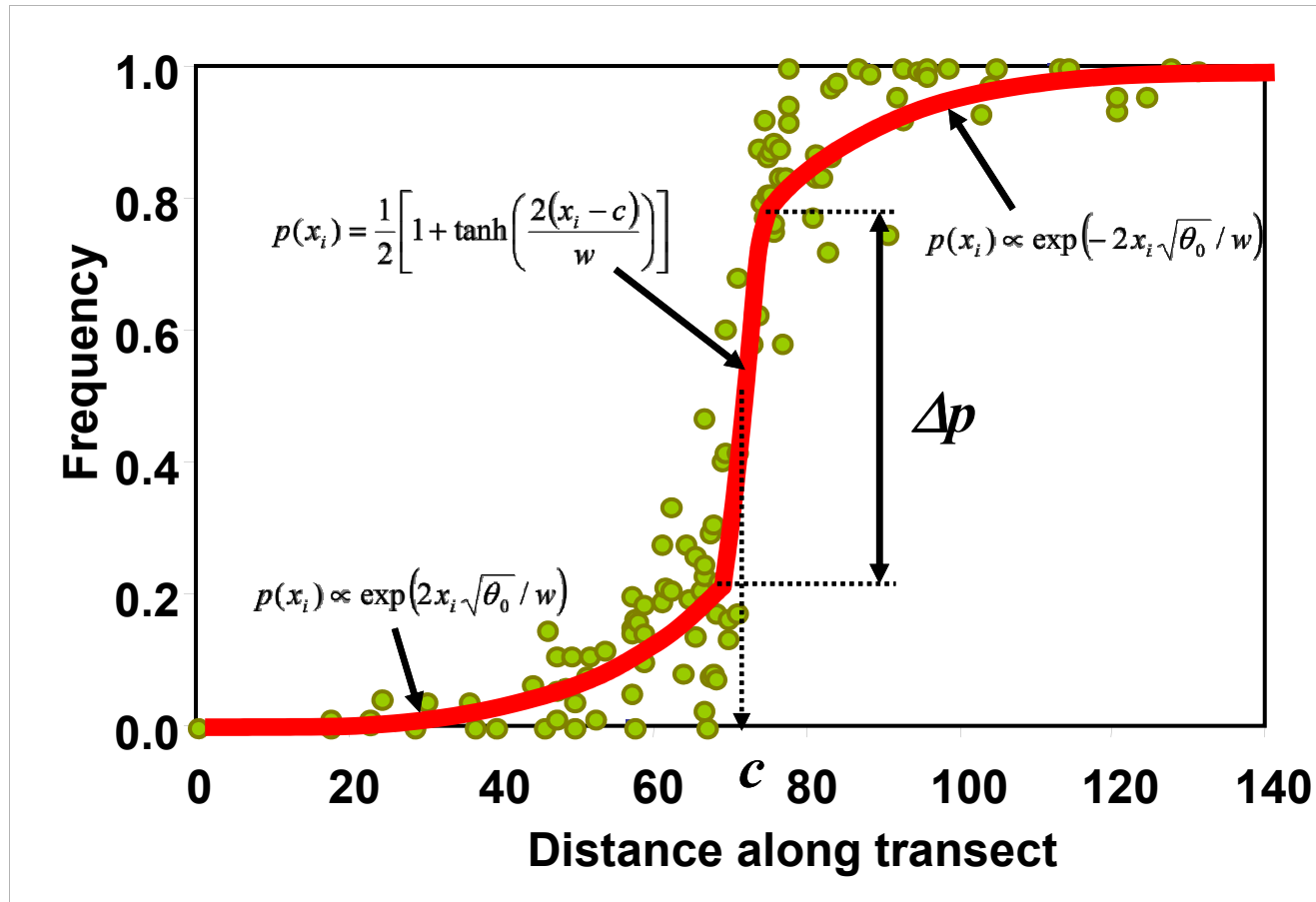


- proložení: např. logistická regrese × modely založené na teorii klin
- **sigmoidní model:** hyperbolická tangenciální funkce:

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



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

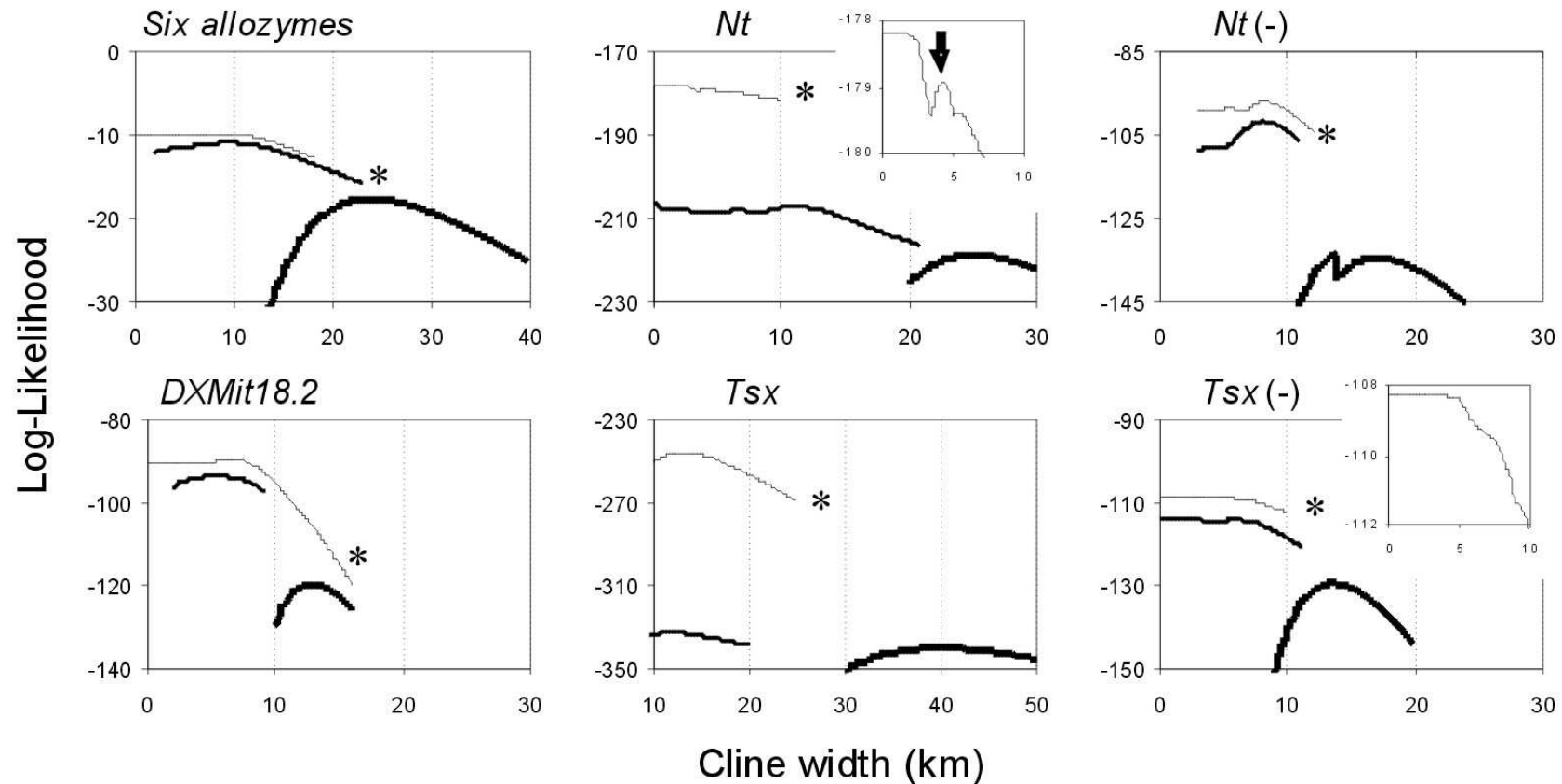
• **selection on marker loci:**  $s_e = s^* \theta$

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

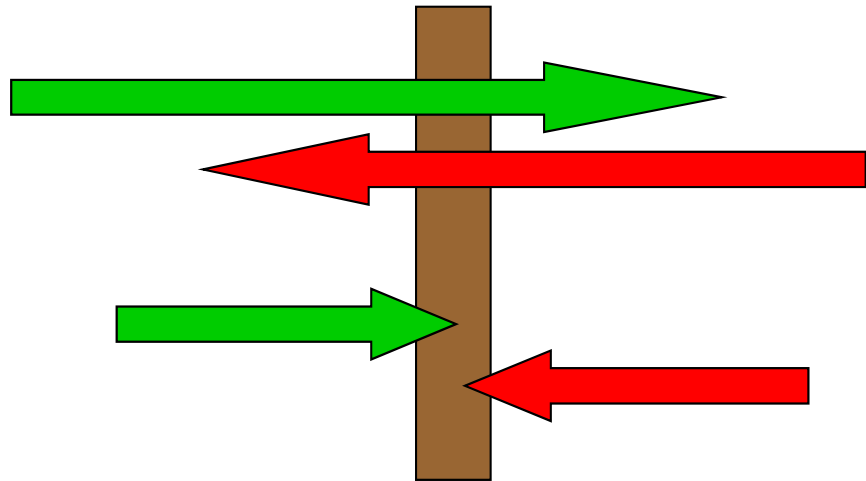
• **fitness of hybrids:**  $\bar{W}_H = \left( \frac{w\Delta p}{B} \right)^{\bar{r}}$

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

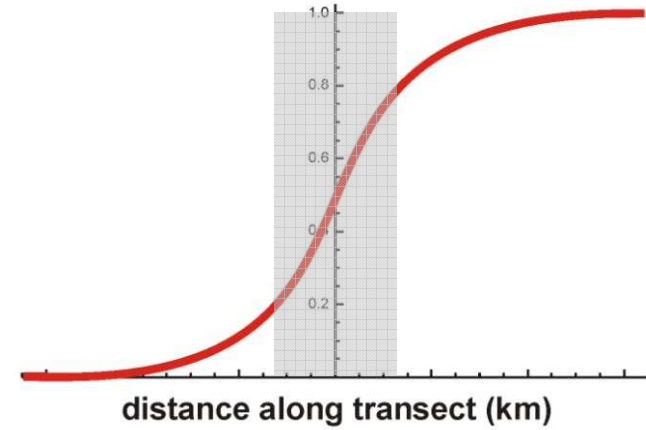
- srovnání modelů: LRT (jsou nestované); d.f. = rozdíl počtu parametrů
- likelihood profiles: jeden parametr fixován, zbytek: Metropolis-Hastings ...



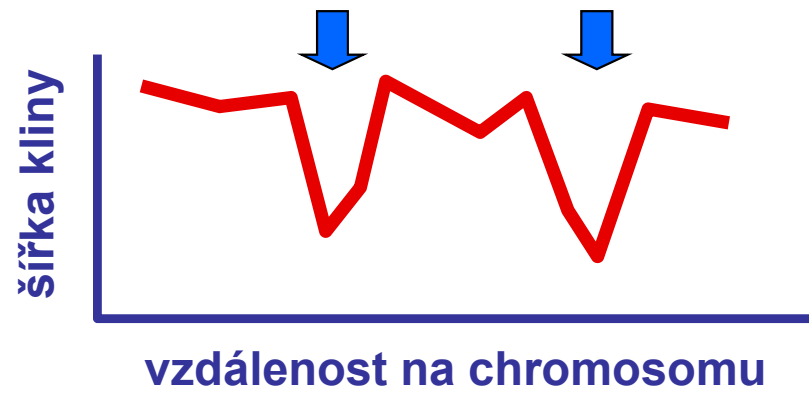
### hybridní zóna



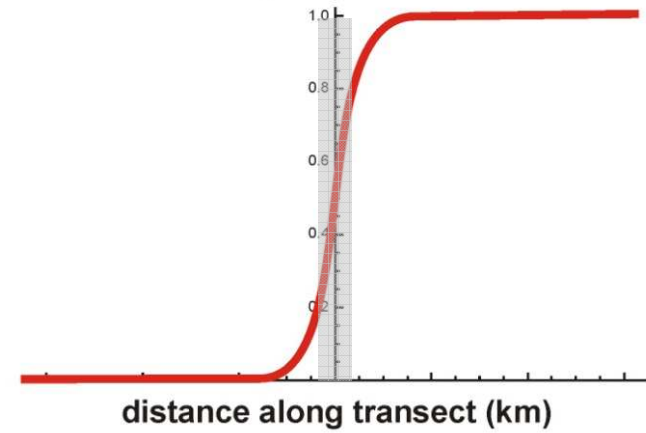
### hybrid index



### oblasti pod selekcí



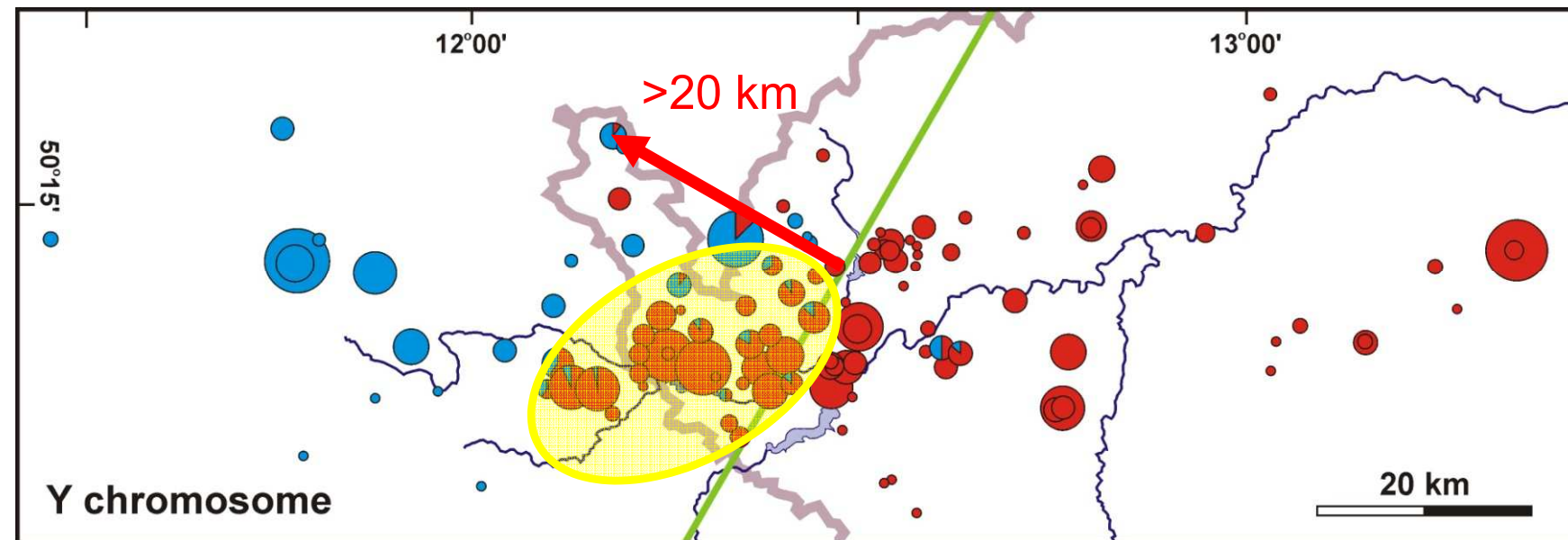
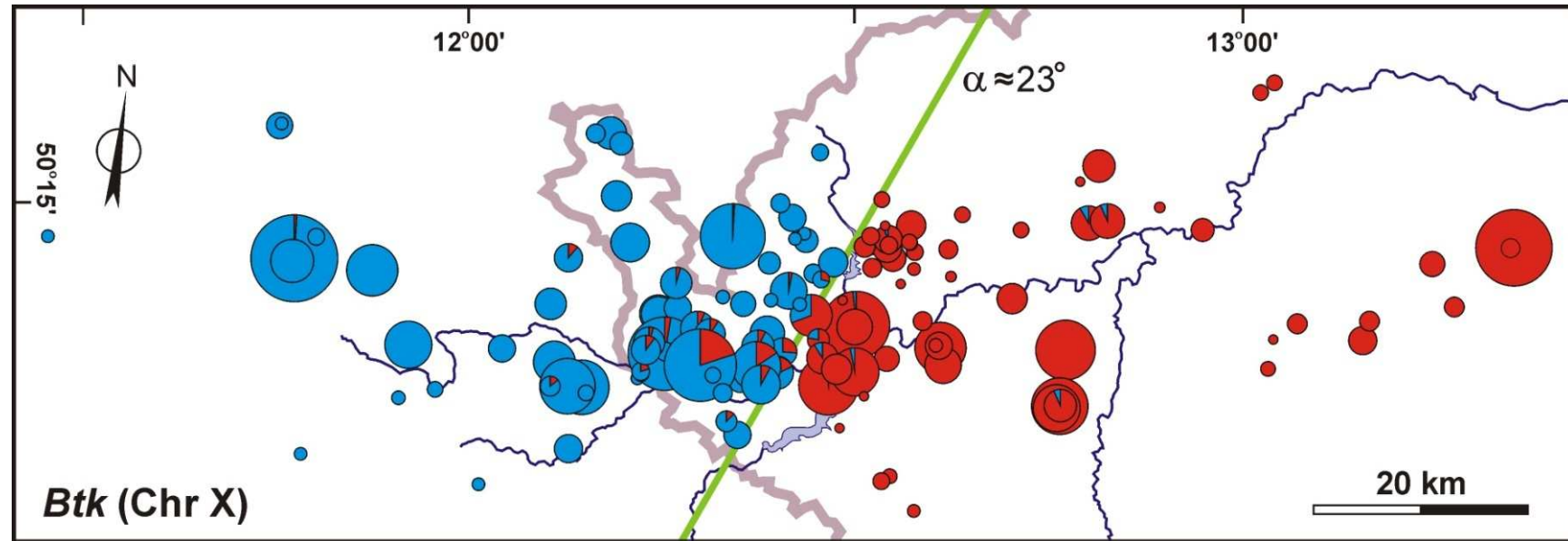
### hybrid index



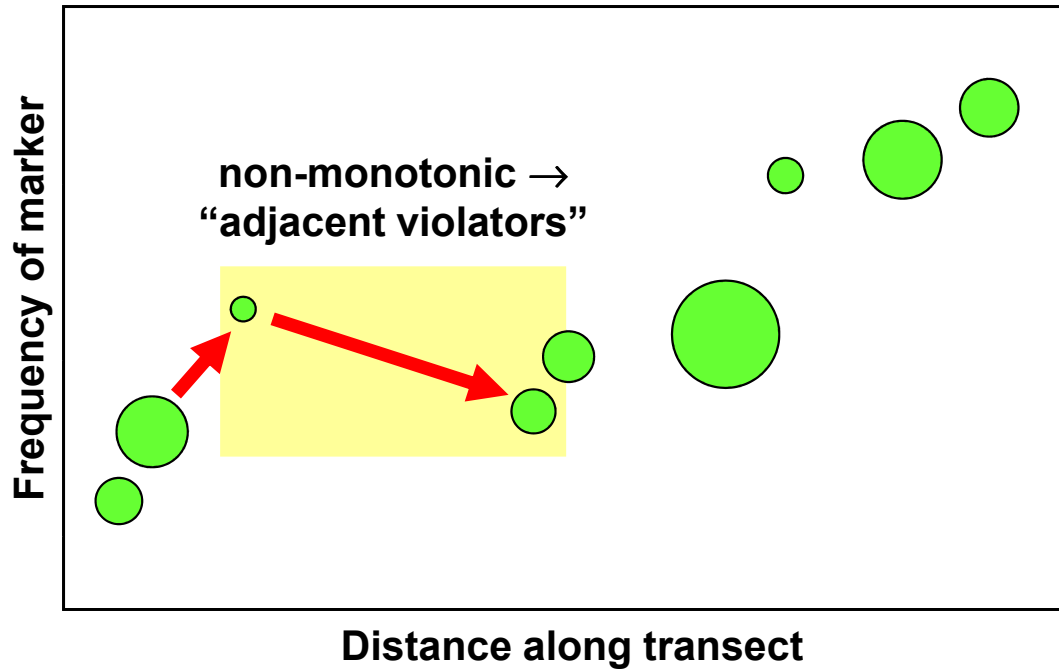
centromera

molekulární markery

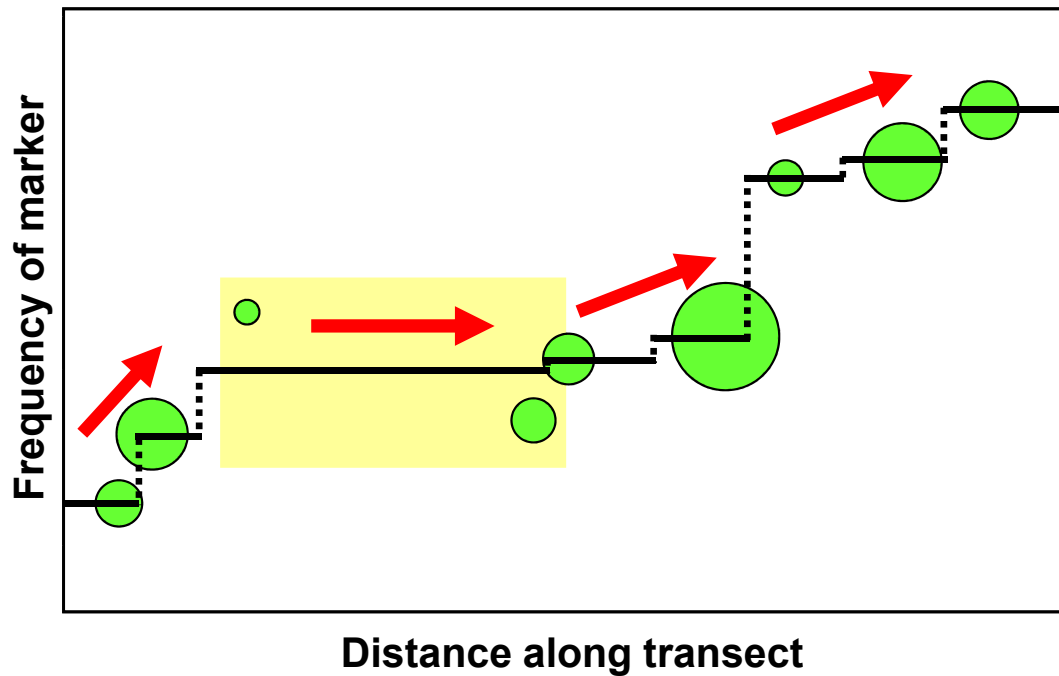
# Problémy – chromozom Y



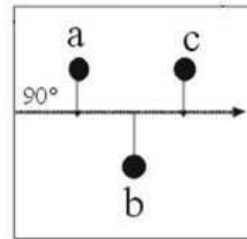
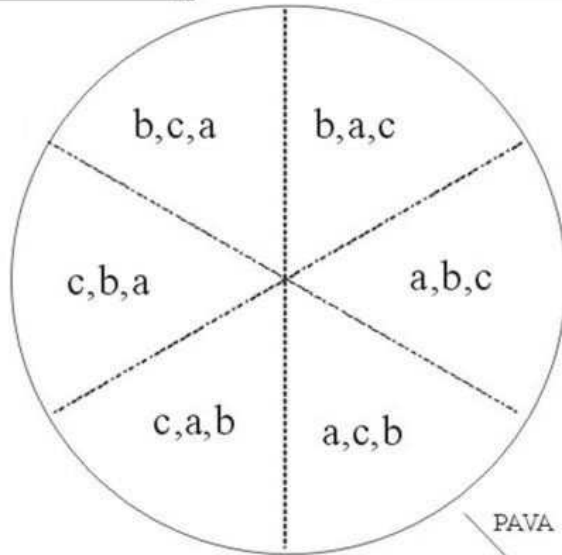
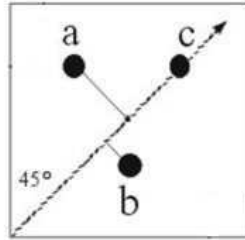
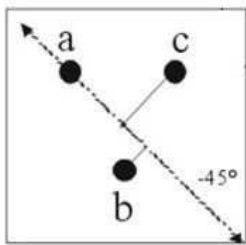
# Pooled Adjacent Violators Algorithm (PAVA)



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



# PAVA for different orientations

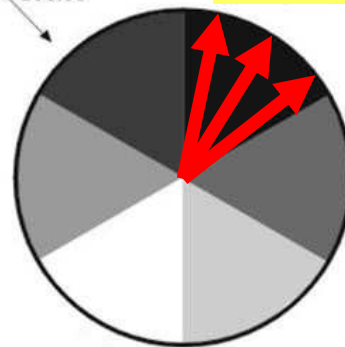


No. orientations =  $N(N - 1)$

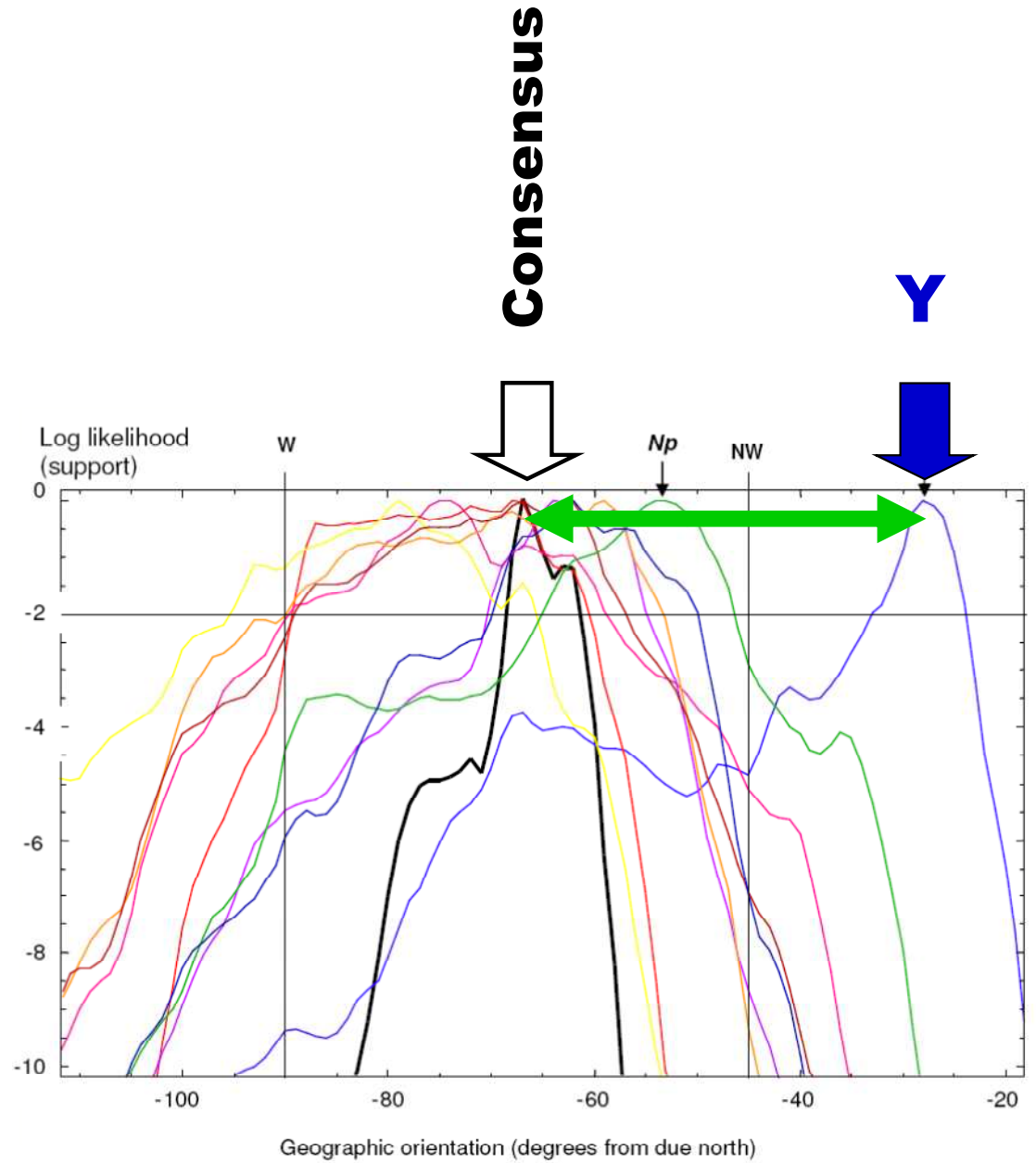
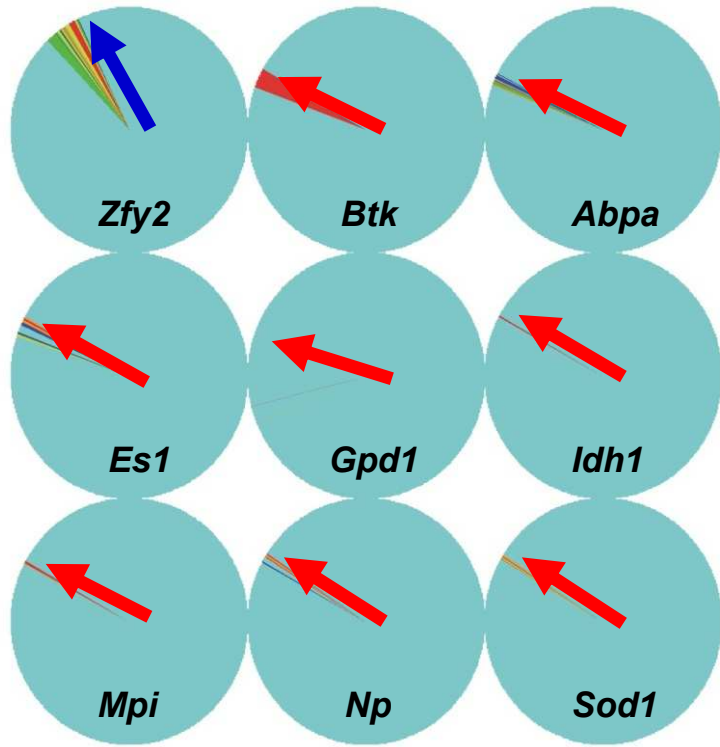
⇒ 3 sites: 6 different directions

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

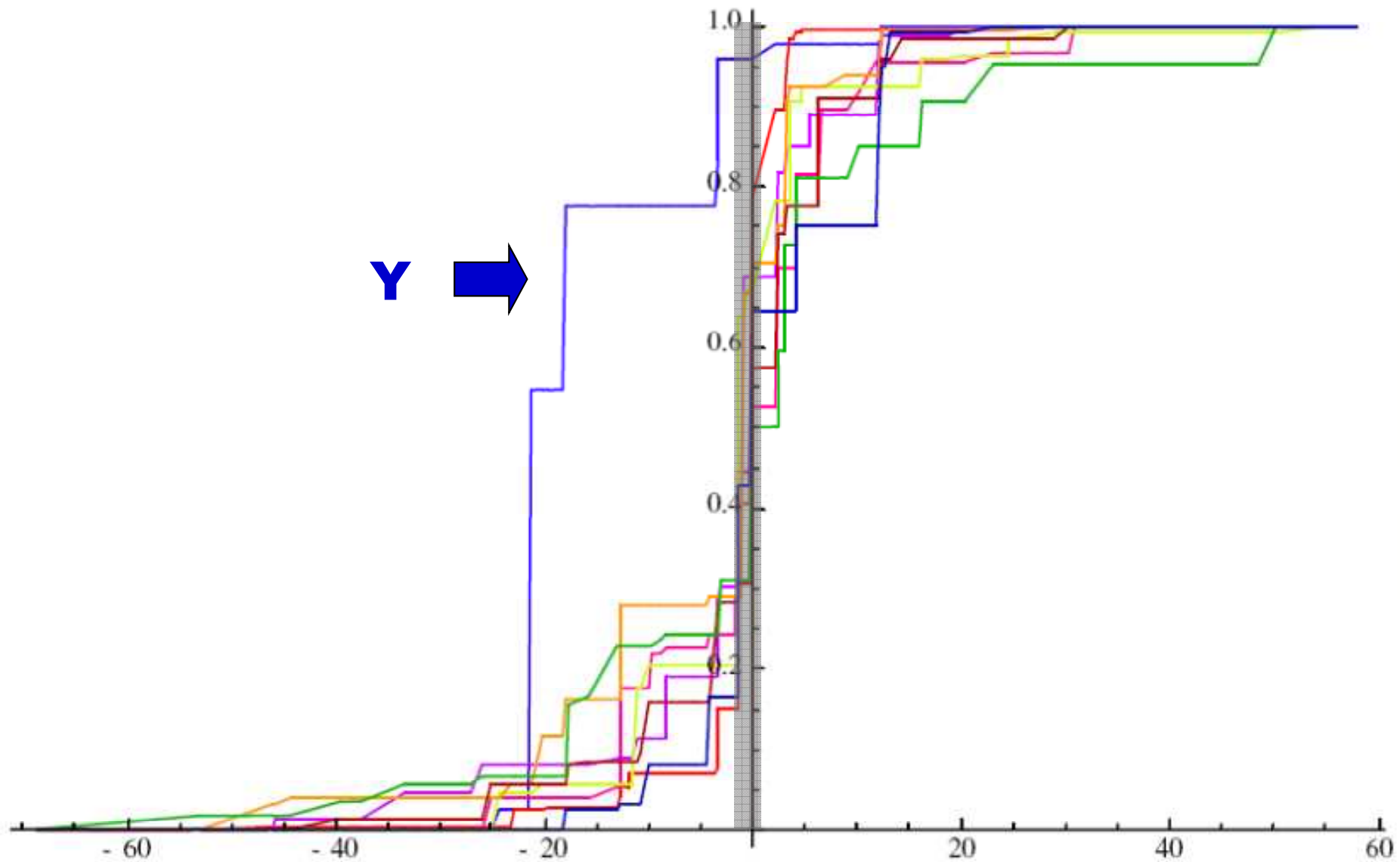
**most likely direction**



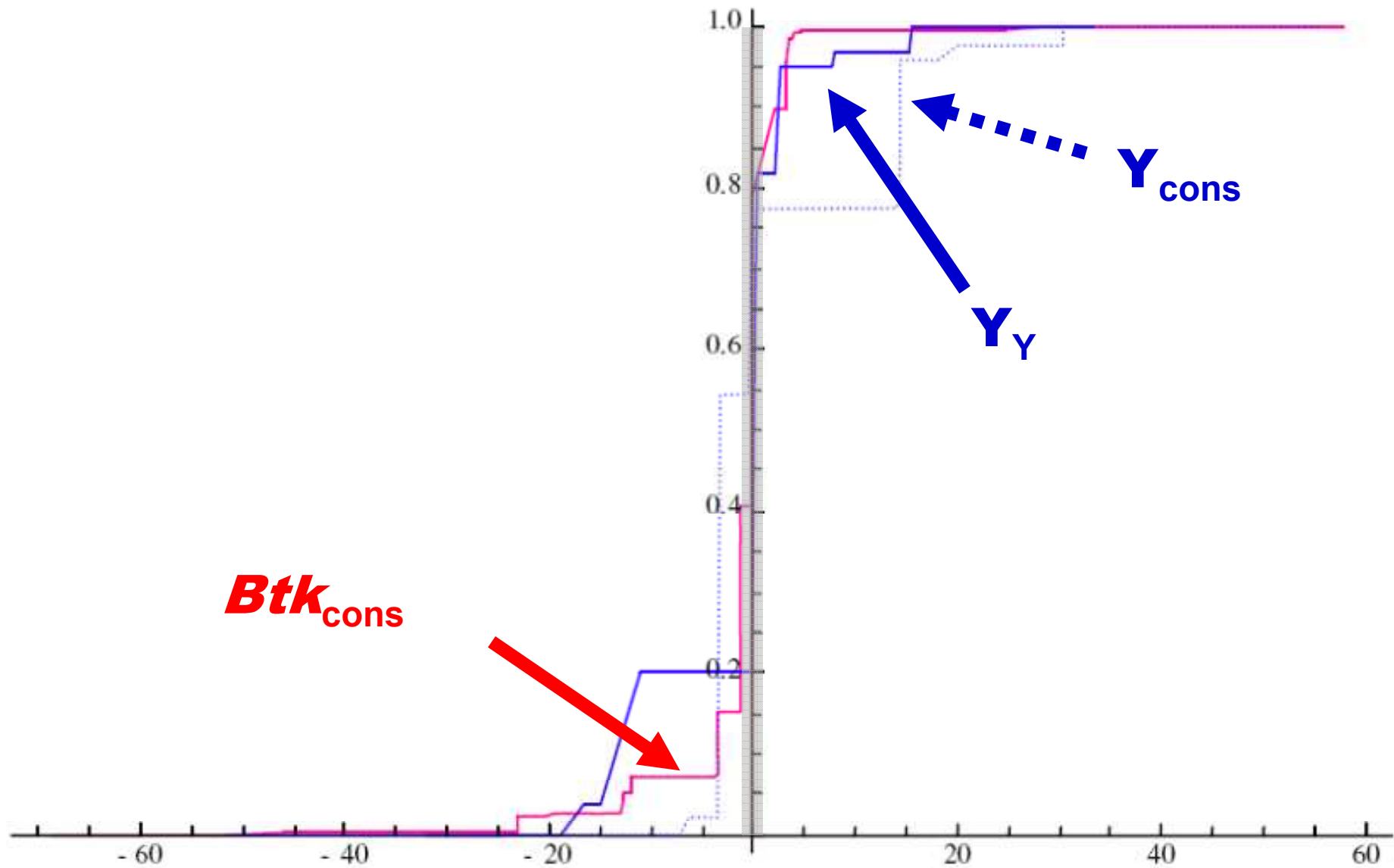


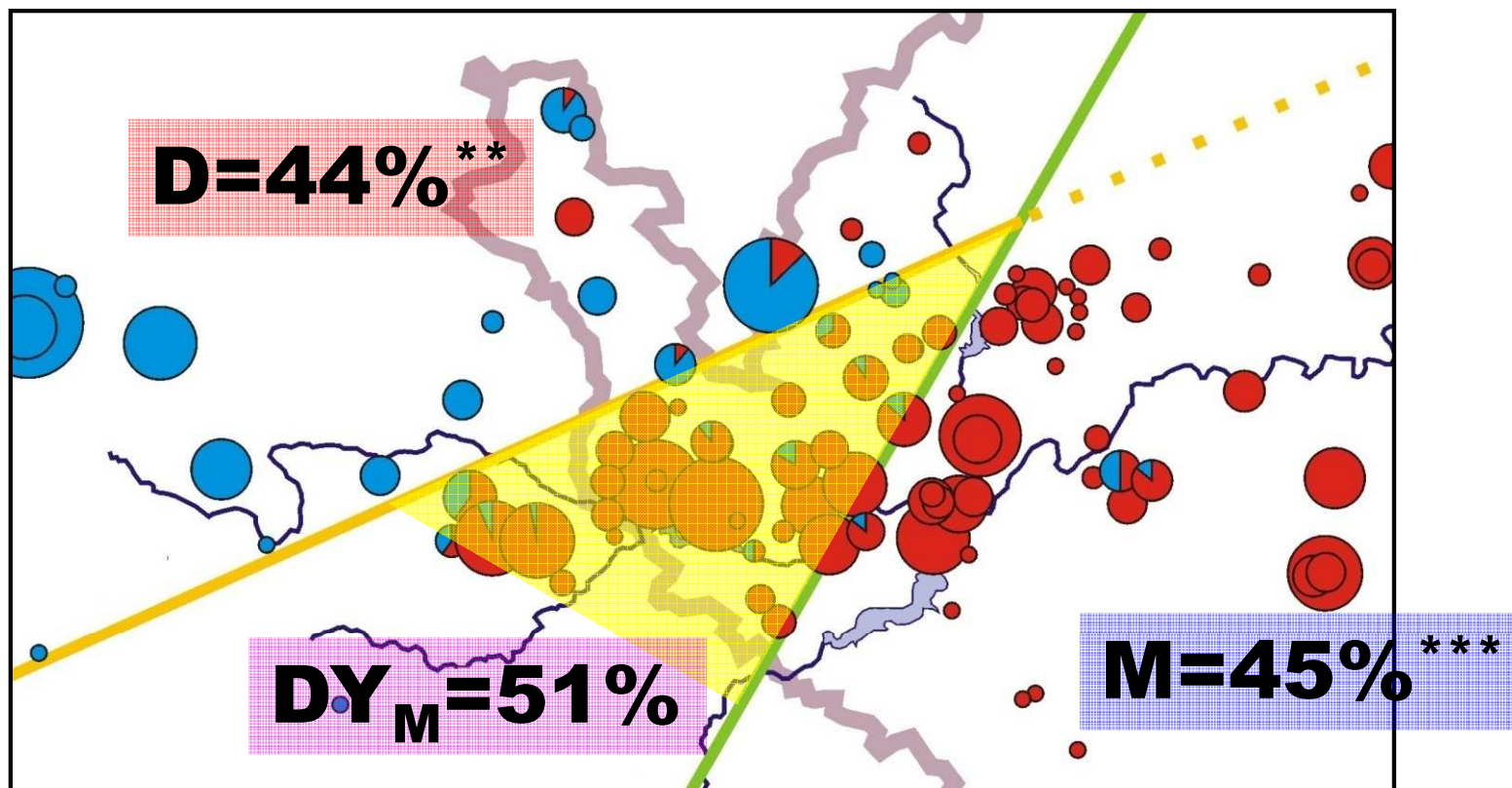
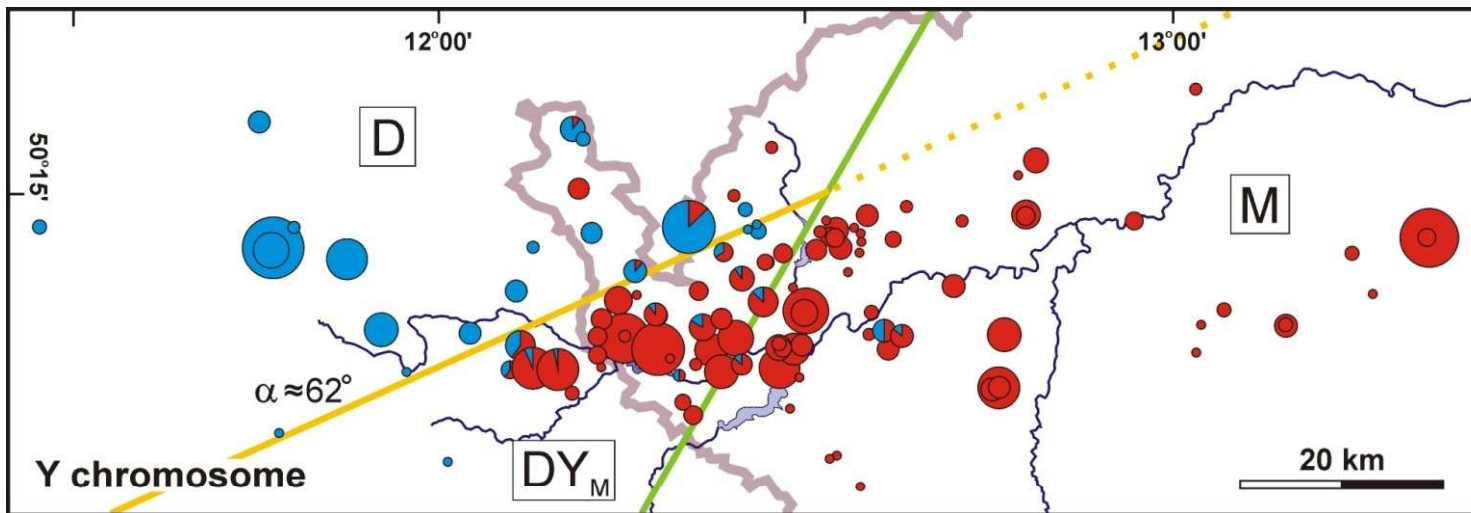


# Monotonic clines – consensus orientation



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





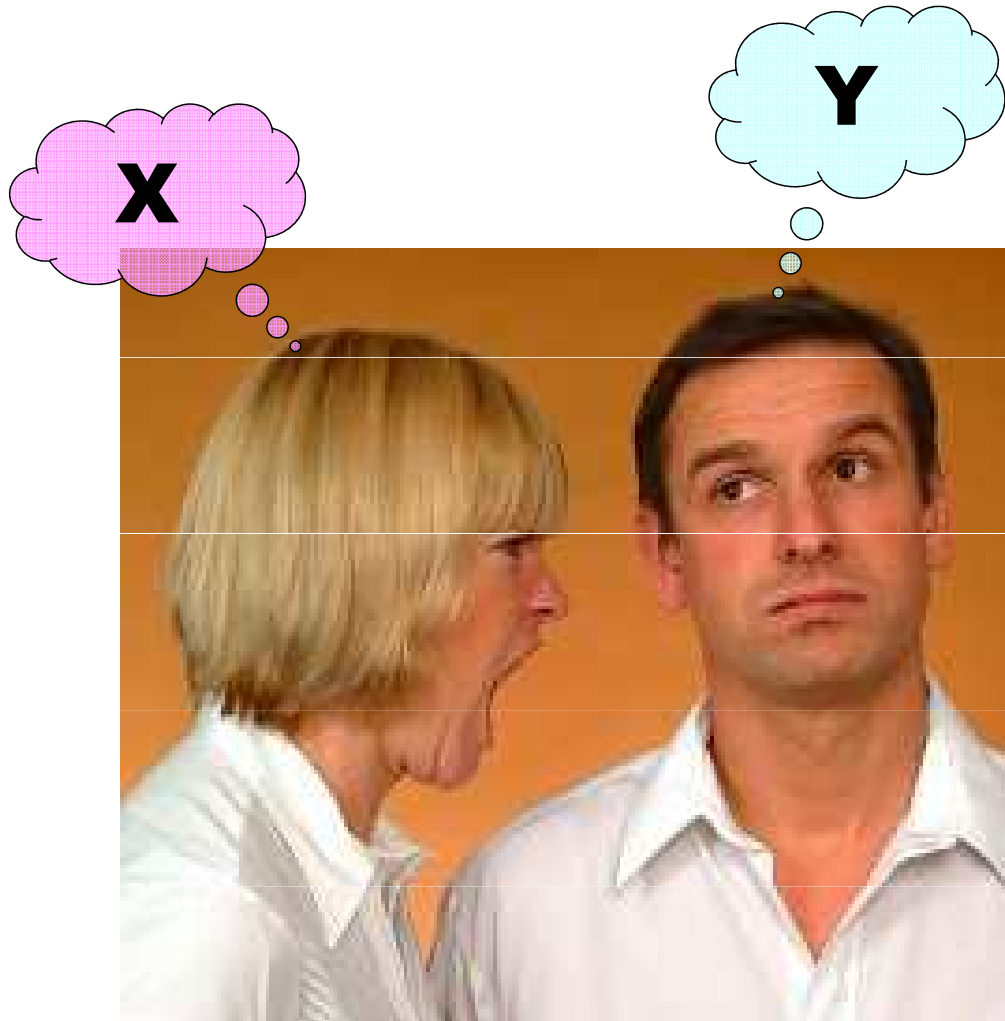
salient/invagination  $\approx 330 \text{ km}^2$

## Podivné chování chromozomu Y v hybridní zóně – shrnutí:

1. *musculus* Y úspěšnější než *domesticus* Y na jeho vlastním genetickém pozadí
2. větší procento samců ve srovnání s ostatními oblastmi

Bud' náhoda, nebo ...

... nebo genetický konflikt mezi X a Y  
a pravděpodobně i některými autozomálními geny







Gregor Mendel

zákon o  
segregaci

$Aa$

$A$

$a$

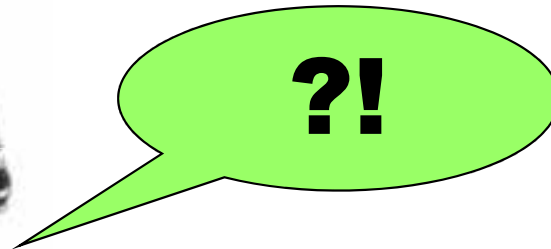
50%

50%

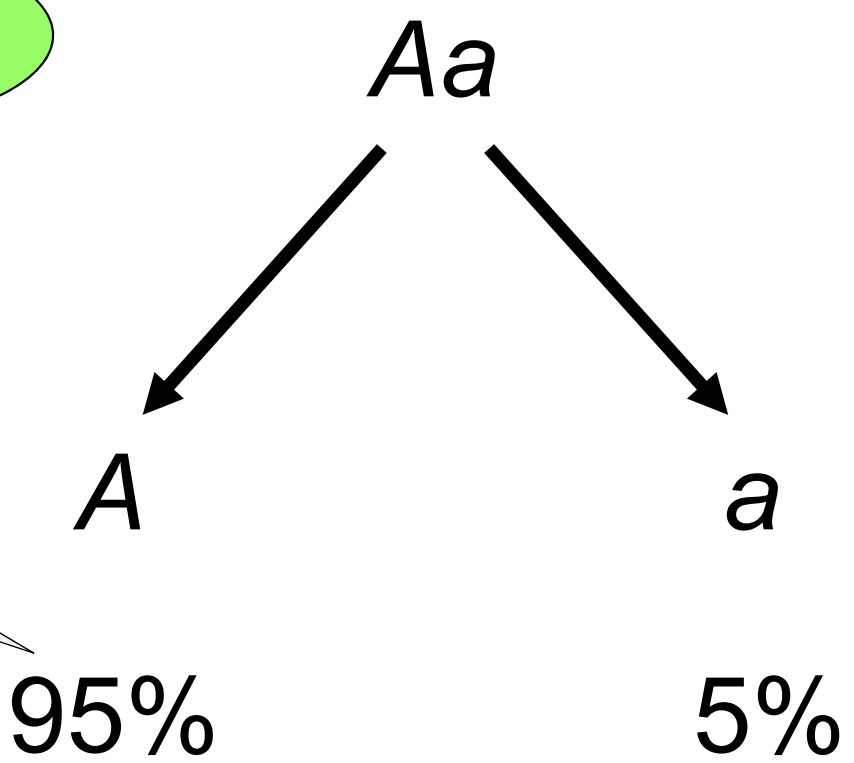
Intragenomový konflikt vede k většímu zastoupení některého genomového elementu v příští generaci



Gregor Mendel



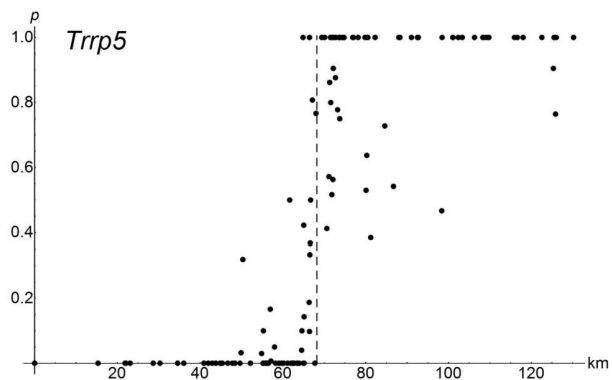
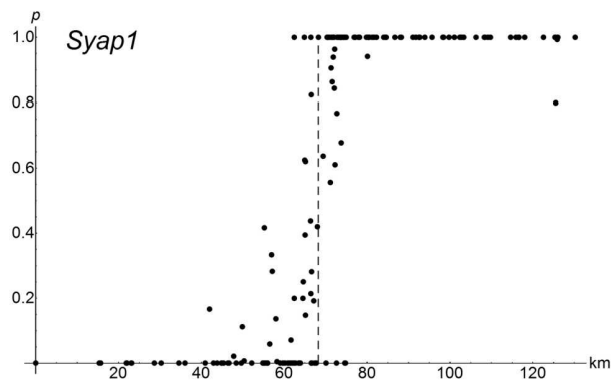
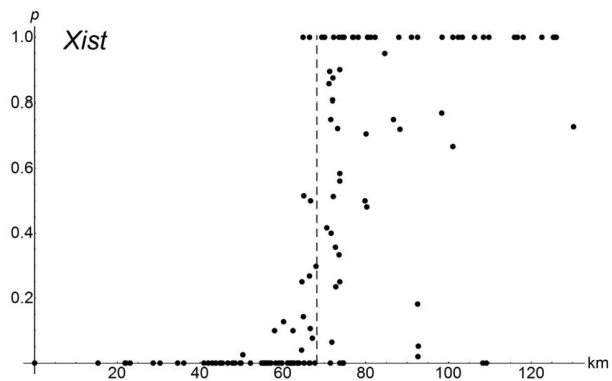
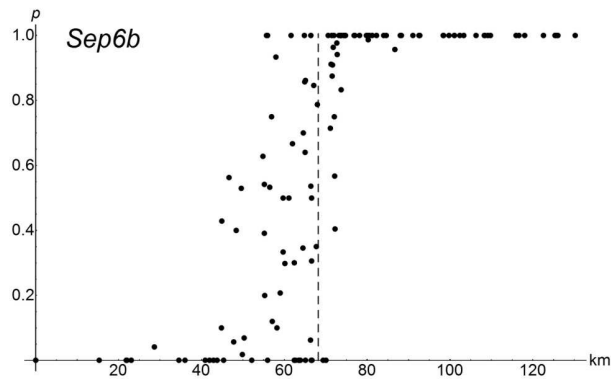
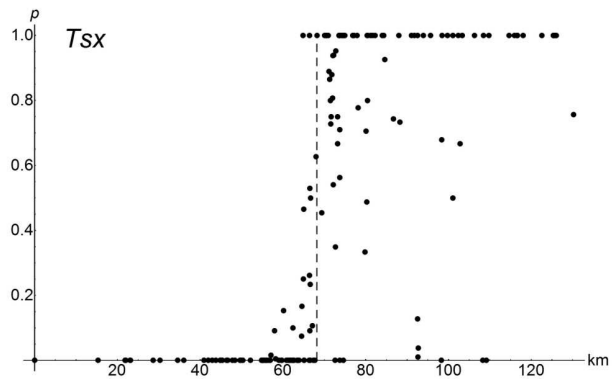
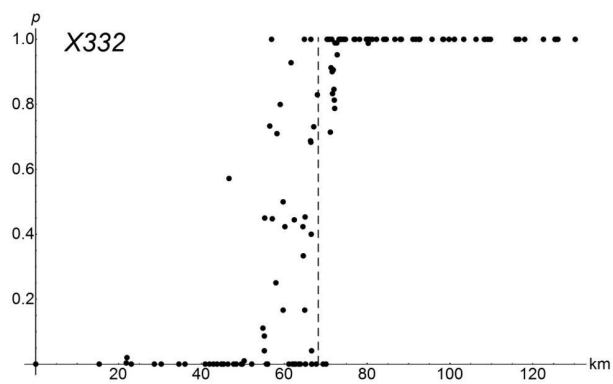
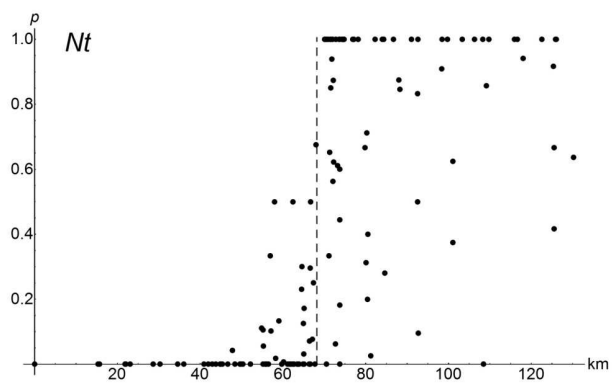
„drive“ (tah)



vychýlení segregáčího (transmisního) poměru

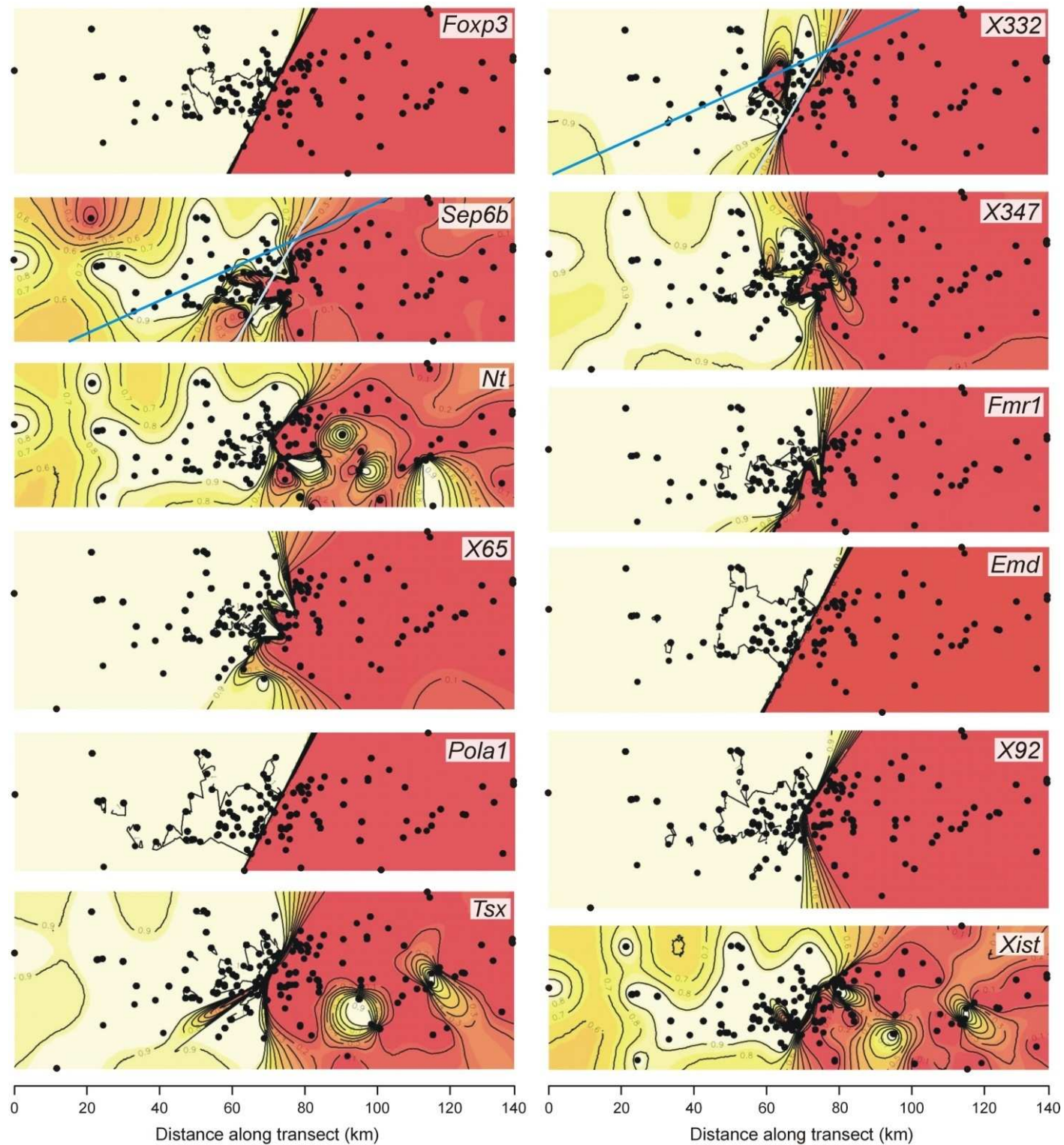
= segregation distortion (SD)

= transmission ratio distortion (TRD)



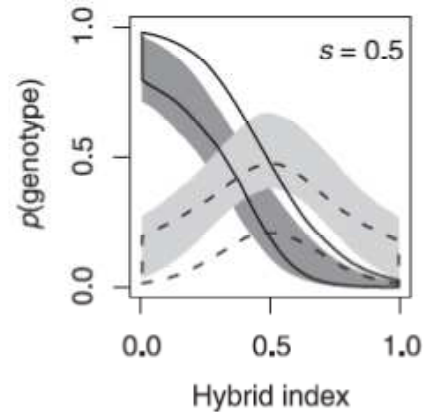
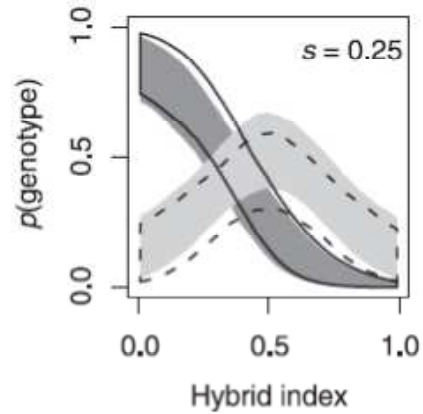
Problémy – chromozom X

# Chr. X - 2D analýza Geneland

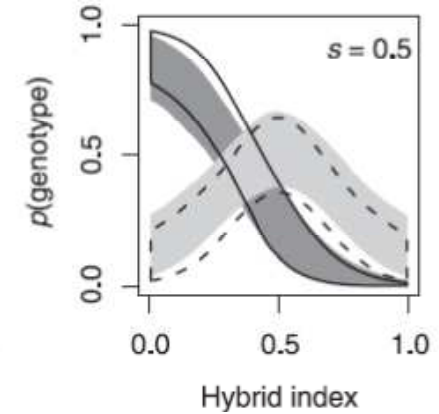
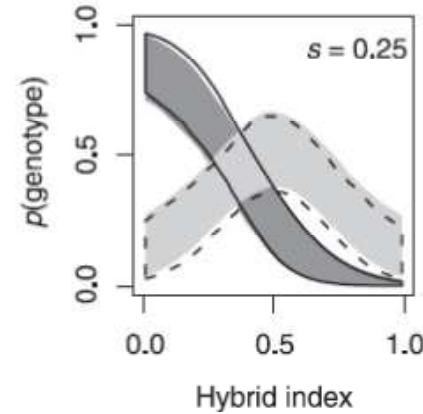


# Celogenomová analýza – „genomické klíny“

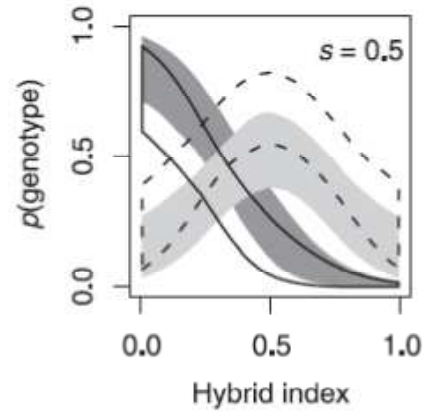
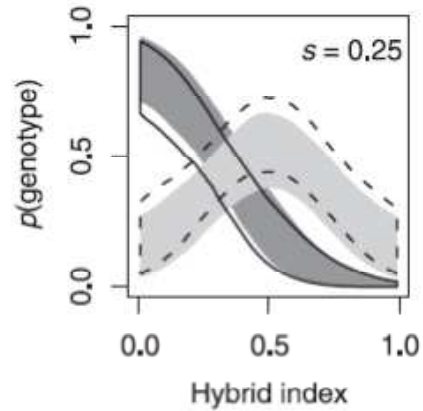
A. Underdominance



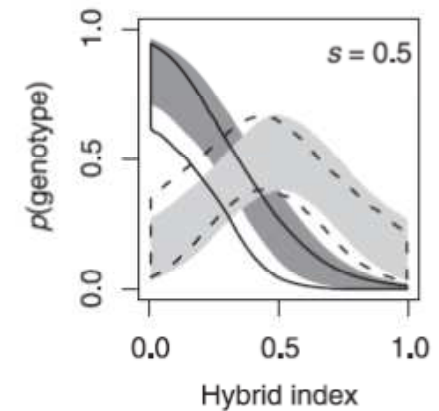
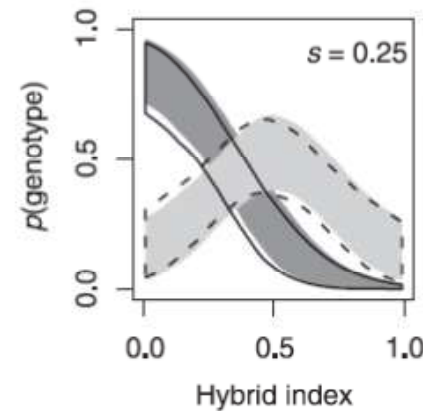
C. Epistasis



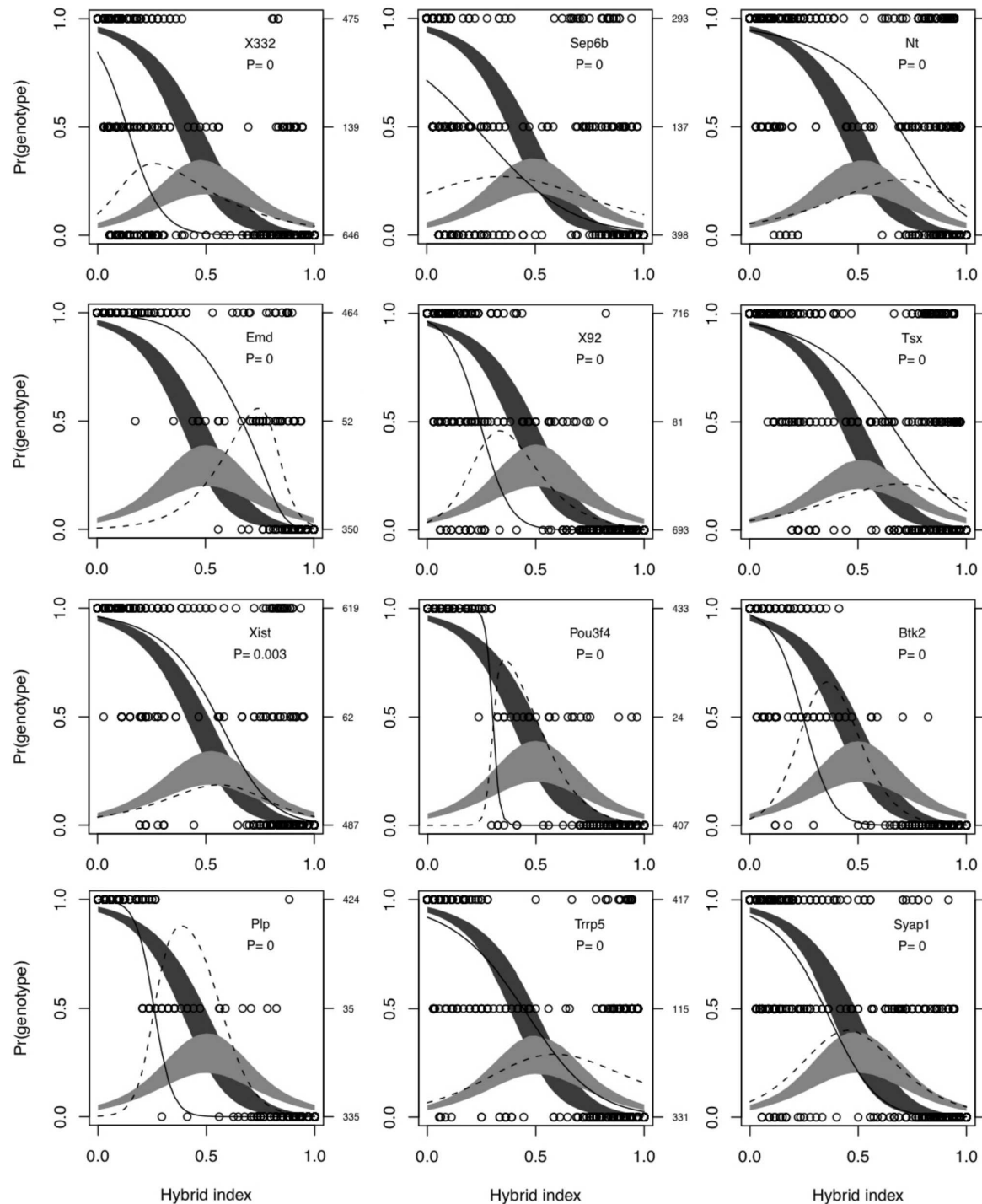
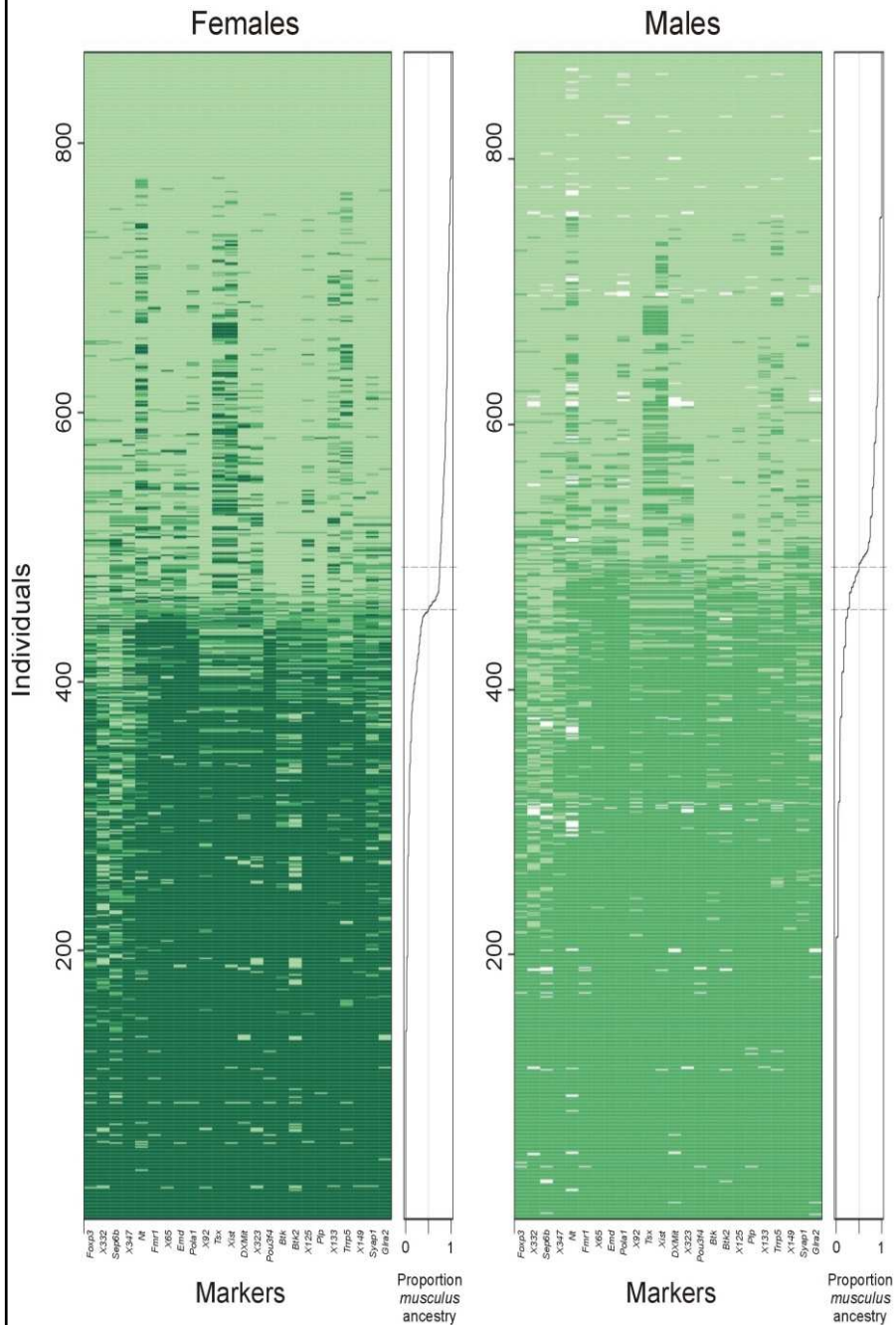
B. Overdominance



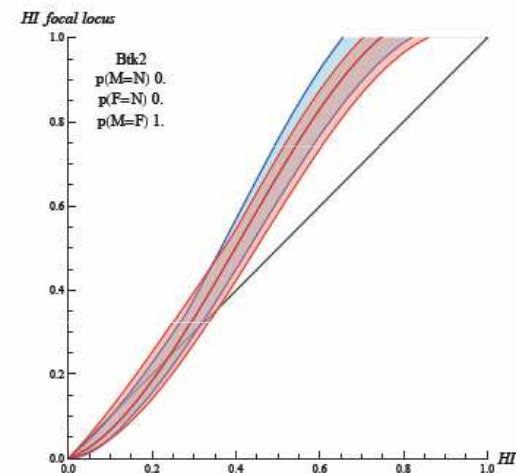
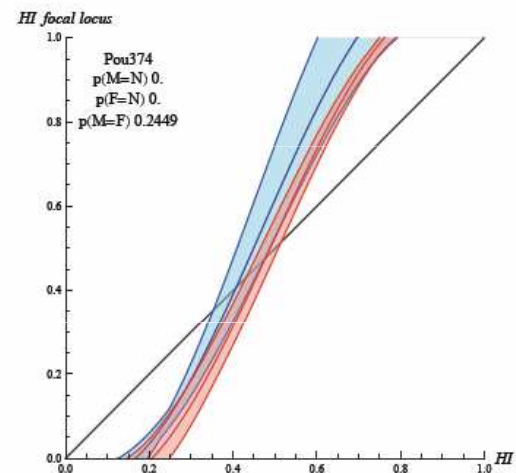
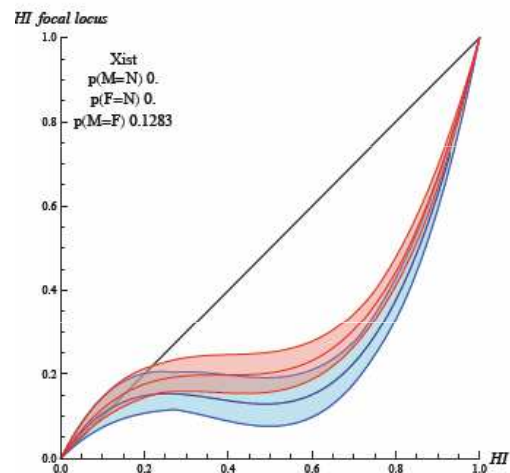
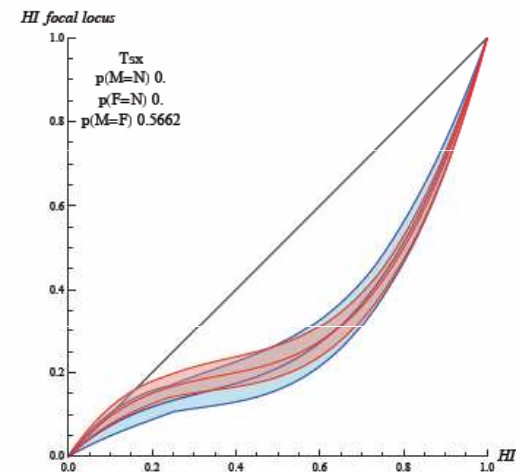
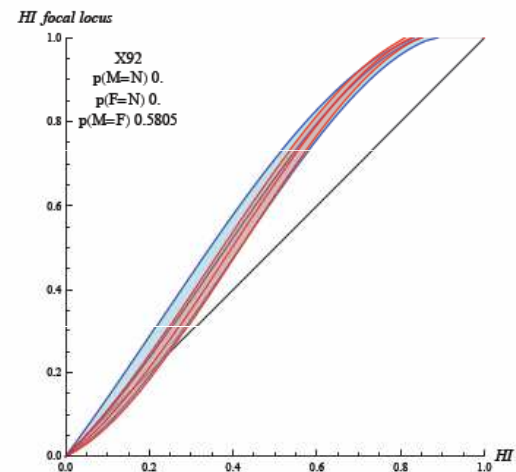
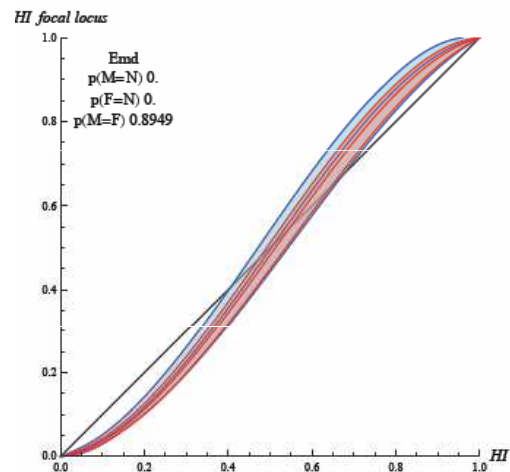
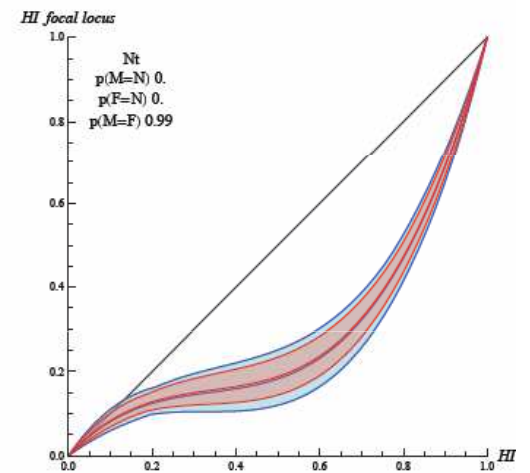
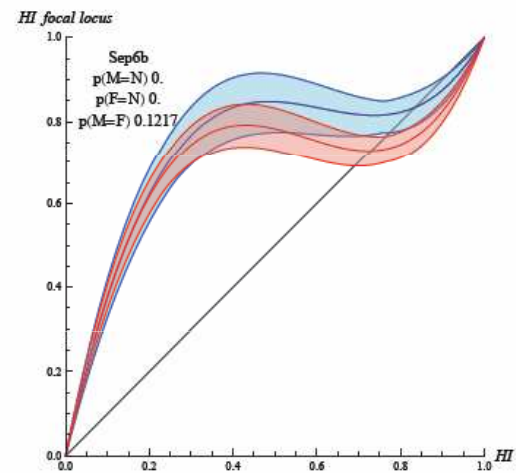
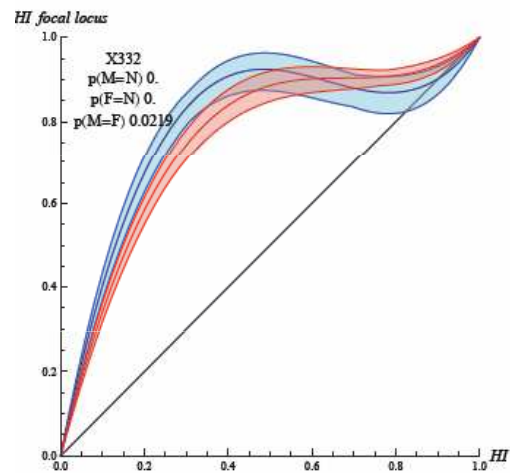
D. Directional selection



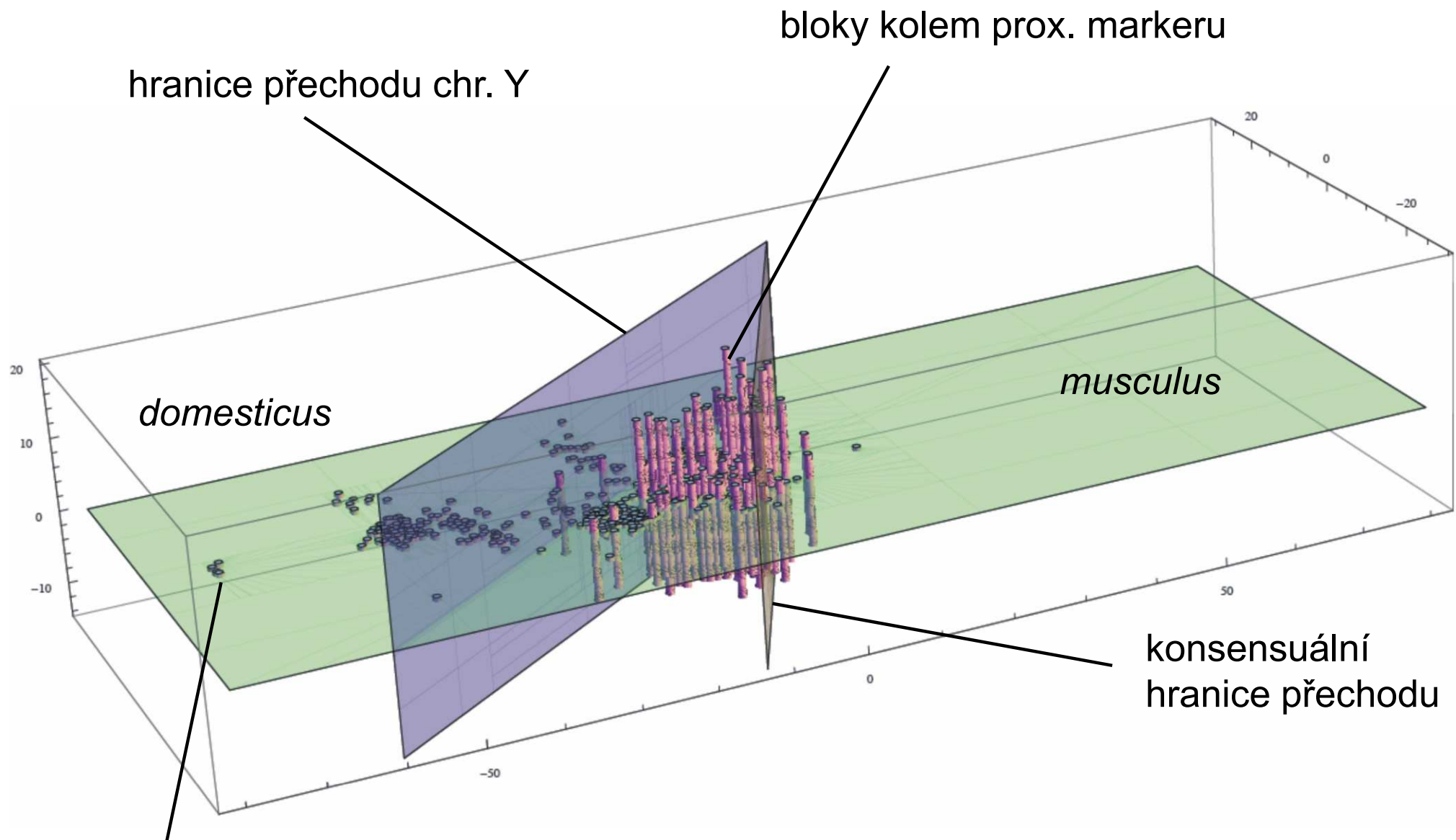




# Konkordanční analýza



# Proximální marker na chr. X



hranice přechodu chr. Y

bloky kolem prox. markeru

*domesticus*

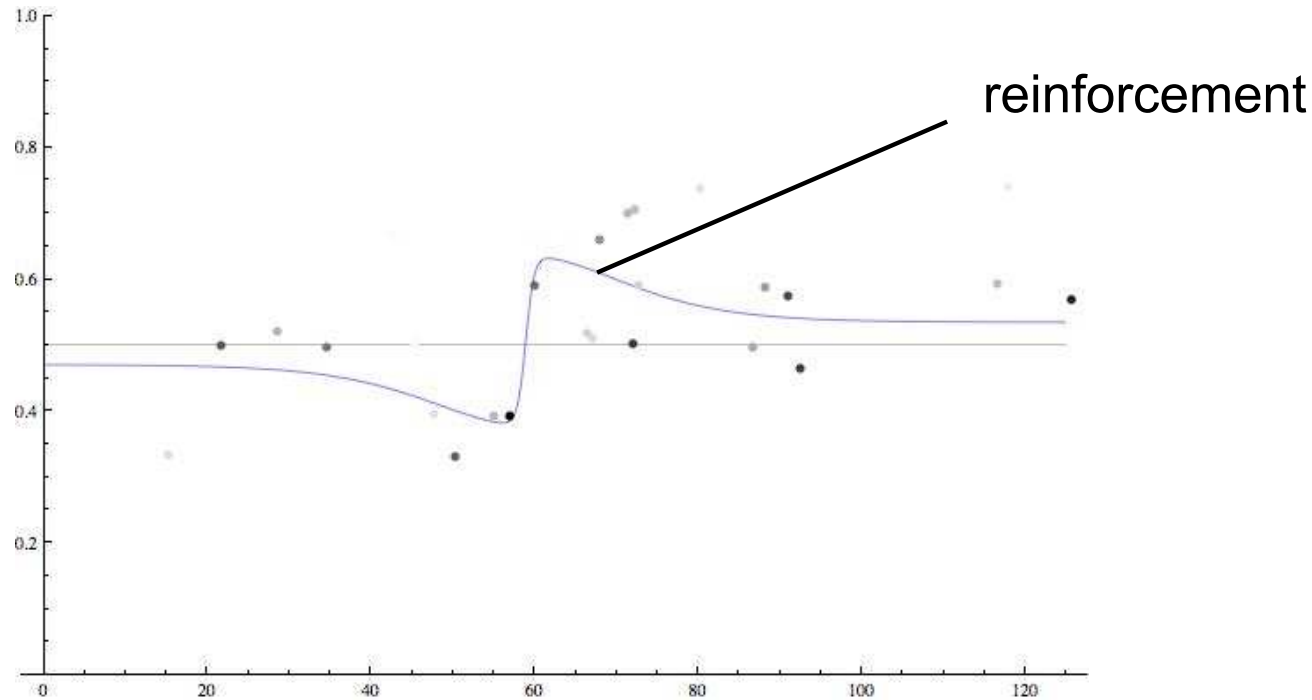
*musculus*

konsenzuální  
hranice přechodu

lokality bez introgrese

Rekombinace snižuje velikost introgresovaných  
bloků směrem od středu zóny

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



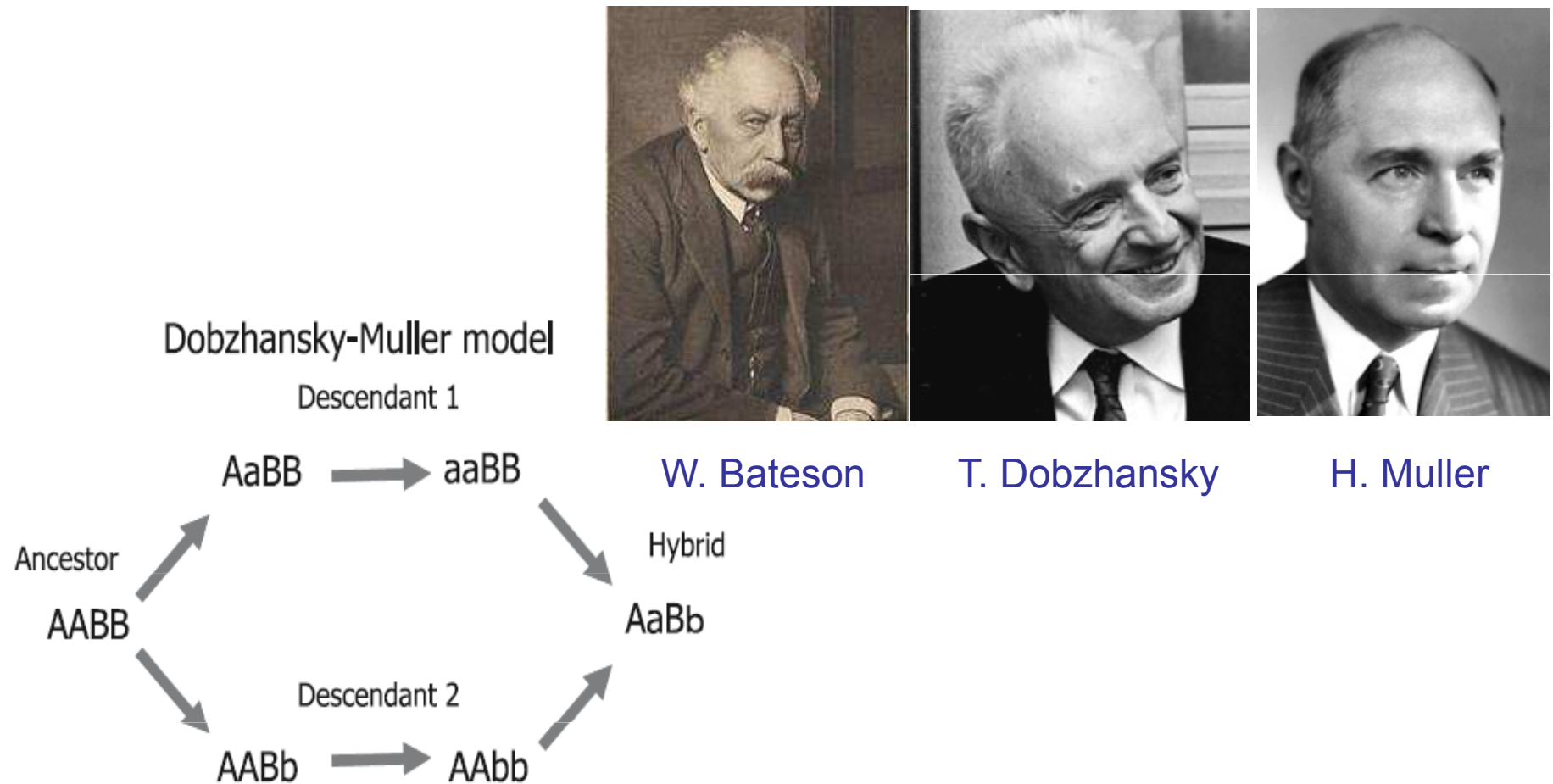
$$p^*(x, c, w, p_0, p_1, R) = p(1 + Kf')dx = p \left[ 1 + \frac{K}{Rw} \text{Sech}(y)^2 \right]$$

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



# Proč studovat hybridní zóny - speciace

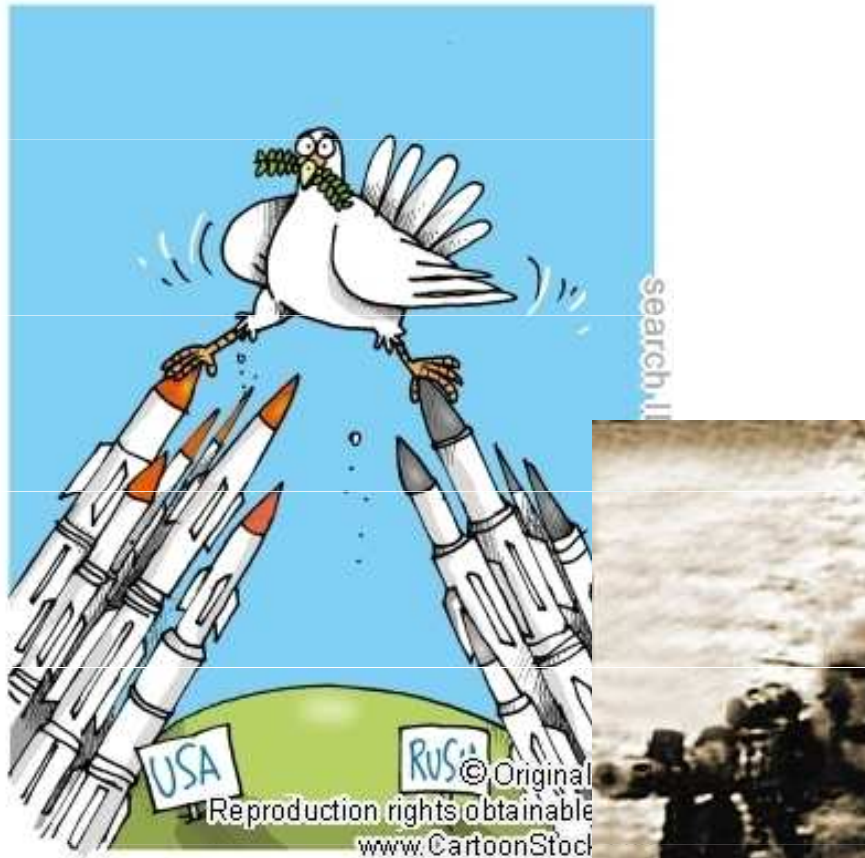
- Dobzhanského-Mullerův model



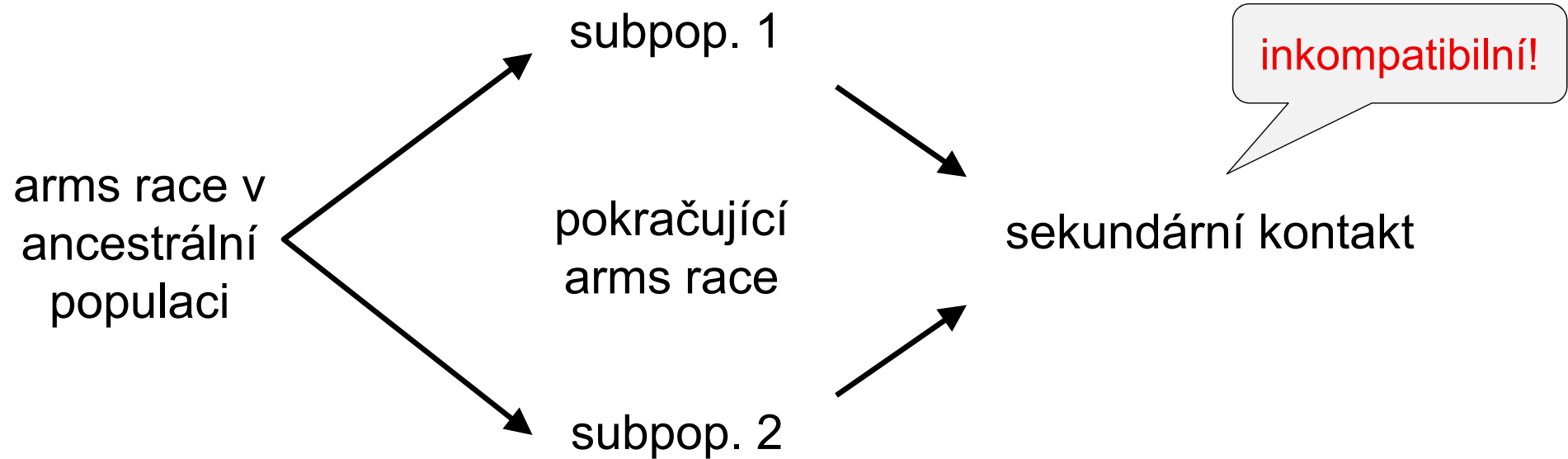
**Fig. 1** The Dobzhansky–Muller model for postzygotic isolation (see text for a full explanation)



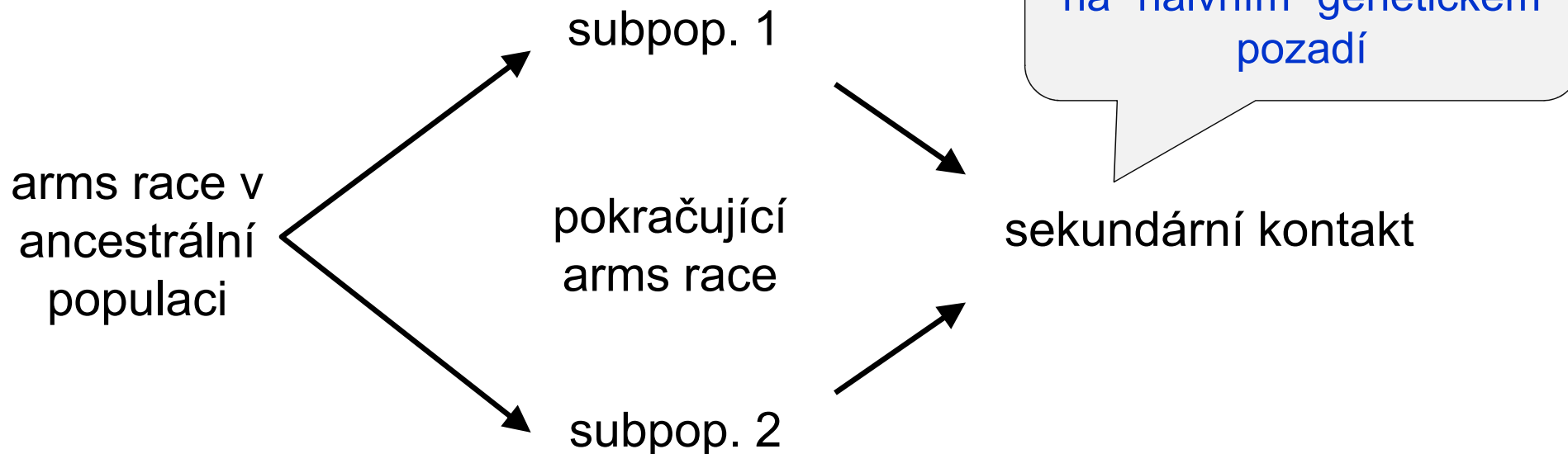
# „Závody ve zbrojení“ a sekundární kontakt



genetický konflikt: "klasický" scénář



genetický konflikt: alternativní scénář



“antispeciační geny”

# Proč nepozorujeme častěji?

incompatibility loci

neutral loci

arms victors

hitchhikers



Časovaná bomba...



# 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	++

## 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