

HYBRIDIZACE A HYBRIDNÍ ZÓNY

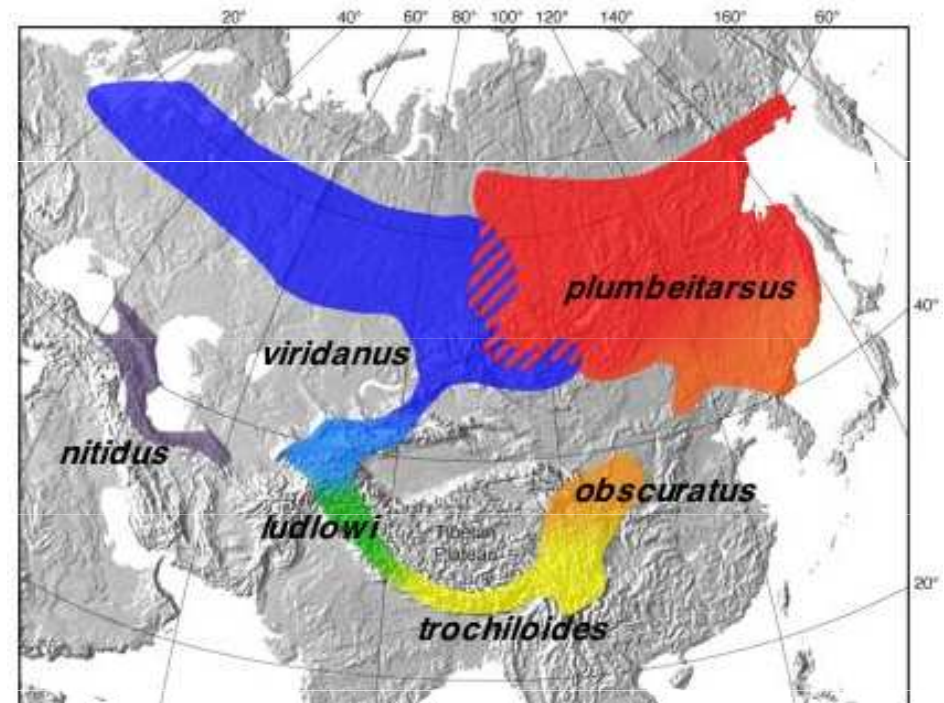
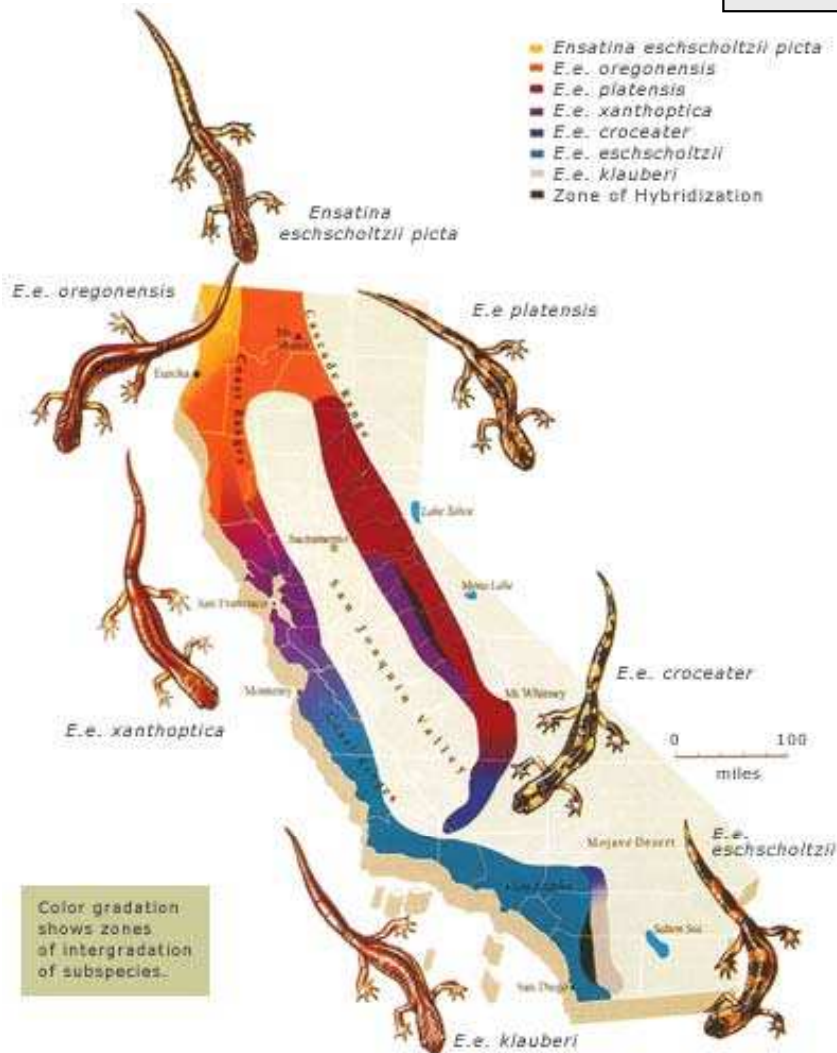
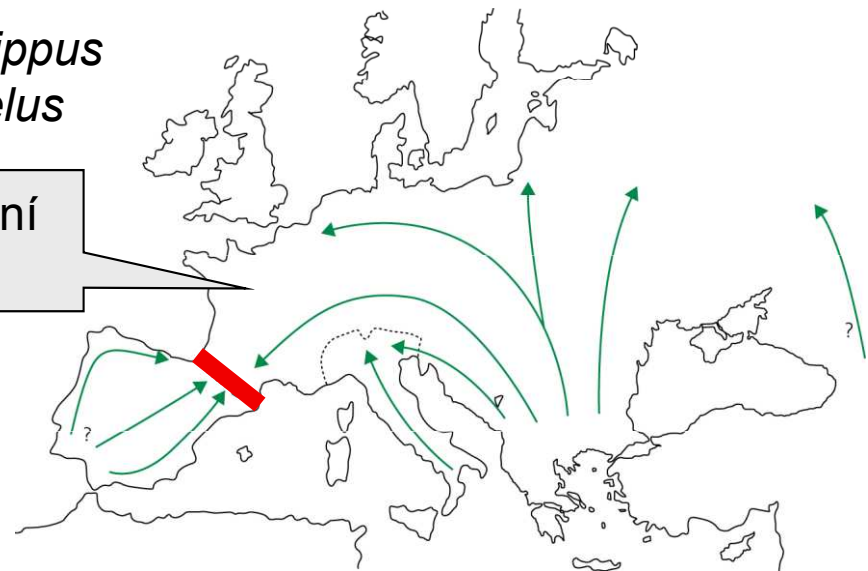


Sekundární kontakt

kruhové druhy:

Chorthippus parallelus

postglaciální expanze



Ensatina eschscholtzii - klauberi

budníček zelený (*Phylloscopus trochiloides*)

Hybridizace:

25% druhů cévnatých rostlin

10% druhů živočichů

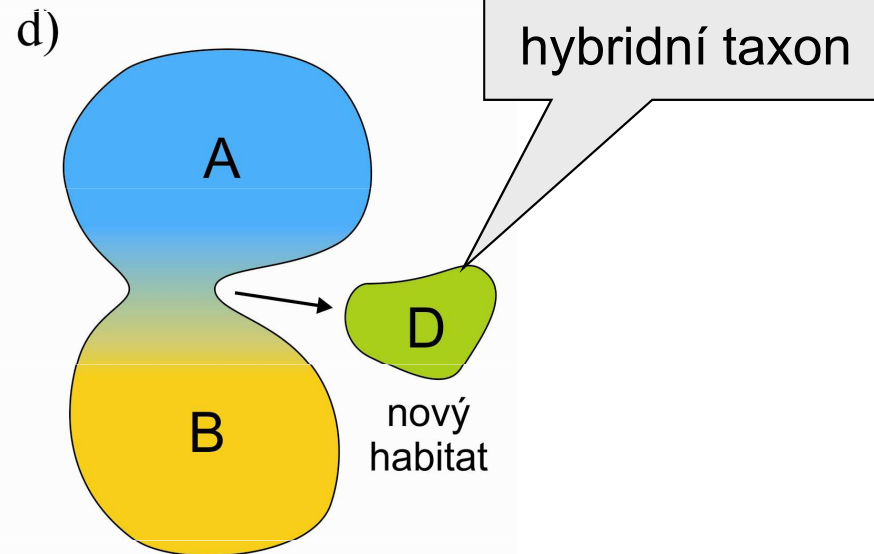
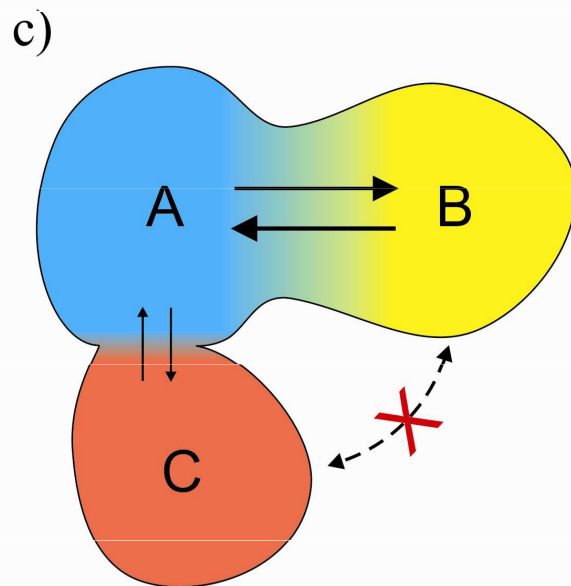
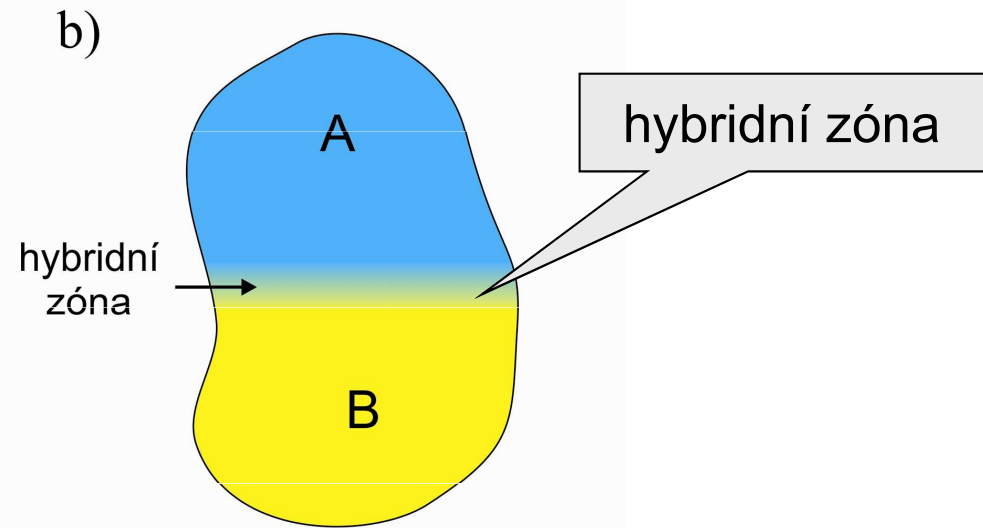
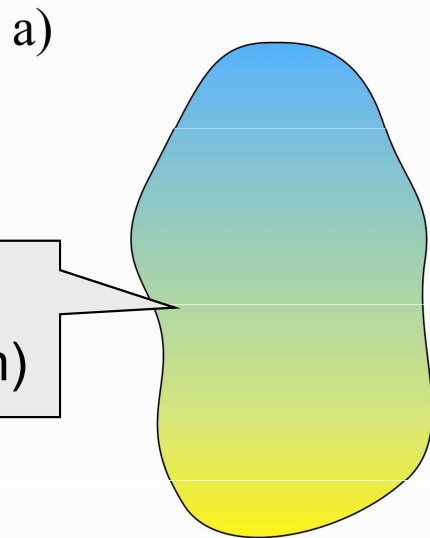
pravděpodobně podhodnocení (jen nápadné druhy: kachny, rajky, motýli)

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 můžeme dělit na:

primární

sekundární

tenzní (tension), mozaikové (mosaic), odsazené (staggered), „mottled“ ...

extrinsic selection (vnější prostředí)

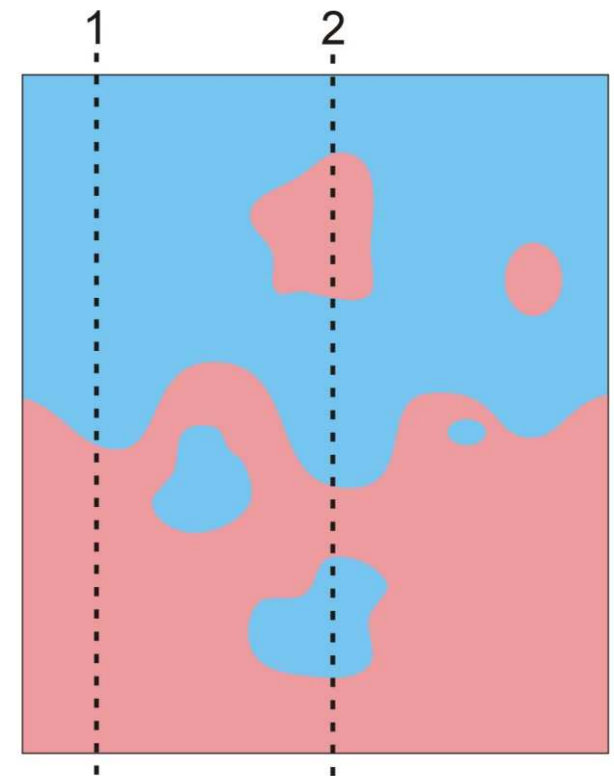
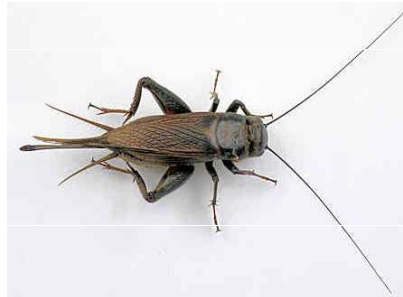
intrinsic selection (prezygotické nebo postzygotické bariéry)

Mozaiková hybridní zóna:

vliv vnějšího prostředí

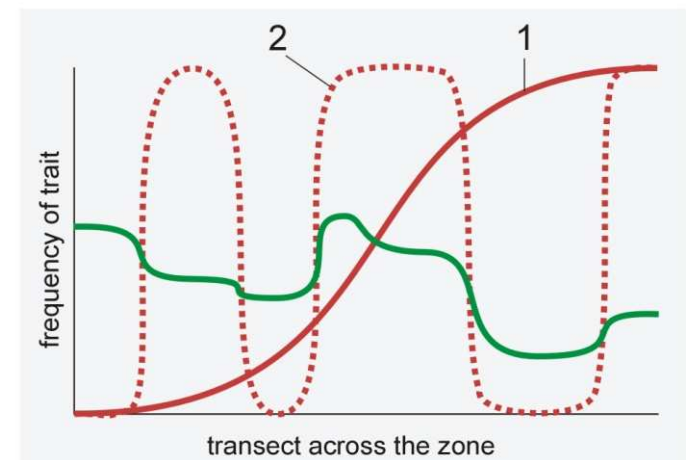
vlastně soubor několika hybridních zón

př.: *Gryllus firmus* x *G. pennsylvanicus* (SV USA)
písčité x hlinité půdy



Iris fulva x *I. brevicaulis*:

I. fulva se omezuje na zalesněnější místa

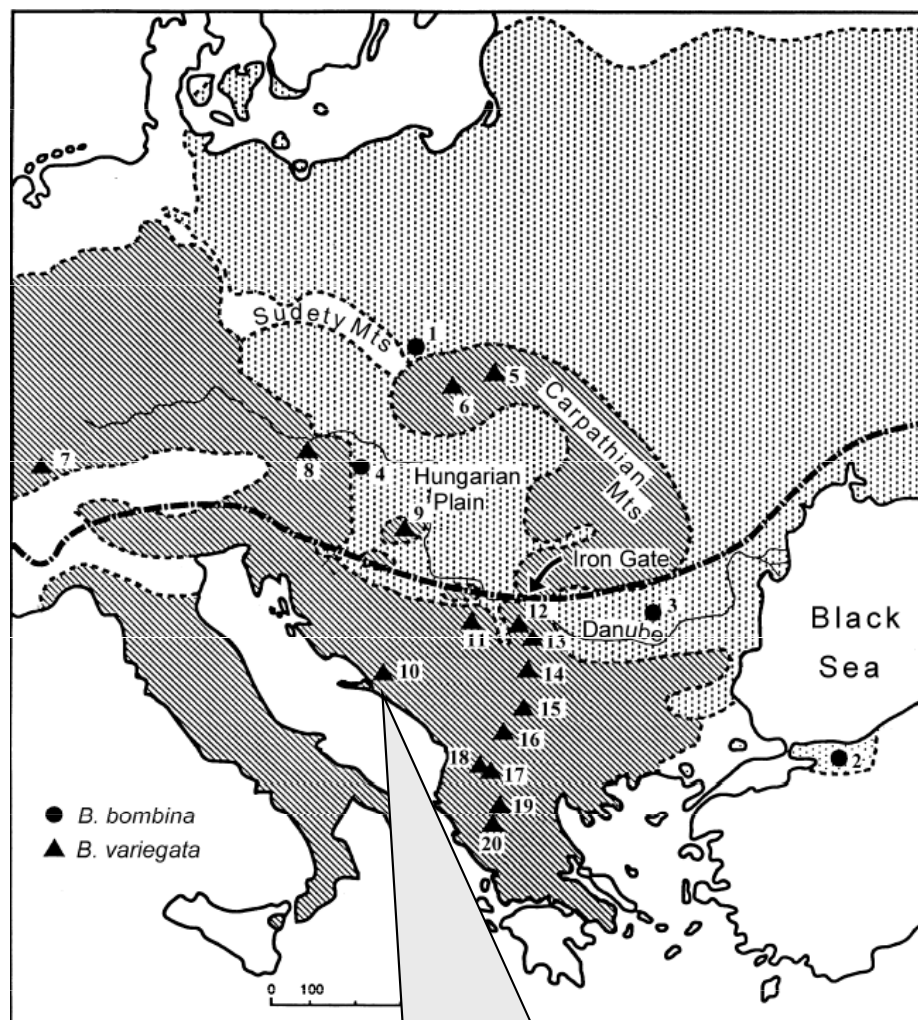




kuňka obecná
B. bombina:

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
rozm. v loužích
tlustá kůže
neteritoriální
580 Hz
kratší vývoj

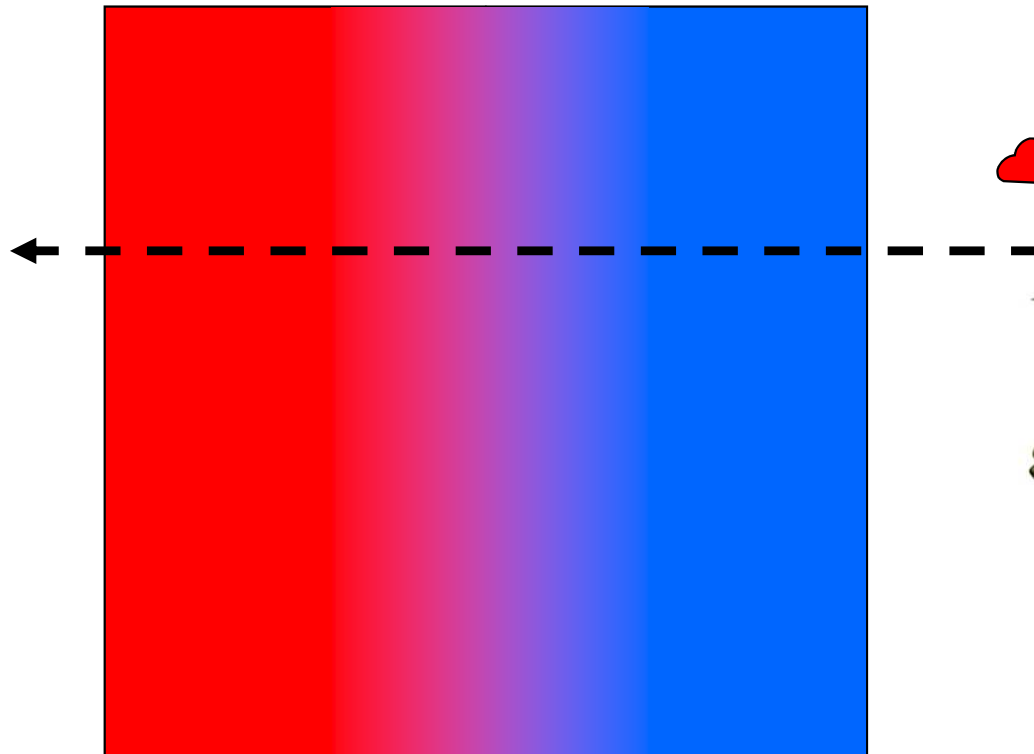


Nick Barton

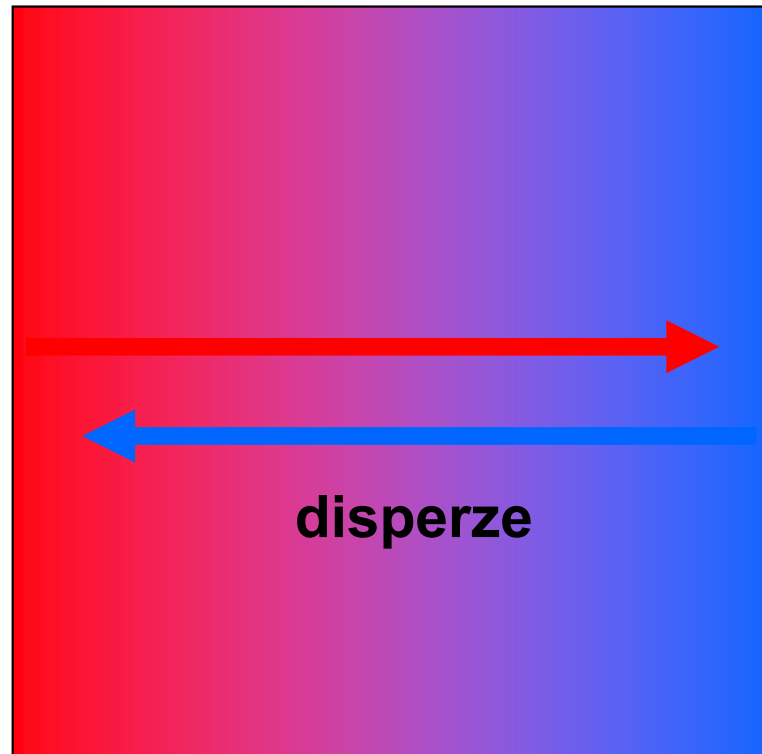
Most hybrid zones are
tension zones.

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

Tenzní zóna je když...

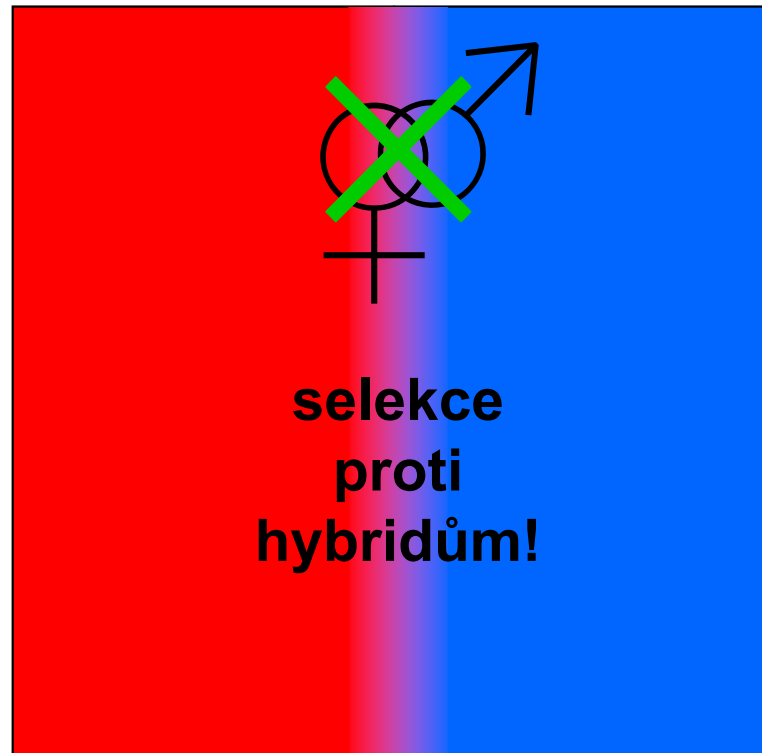


Tenzní zóna je když...



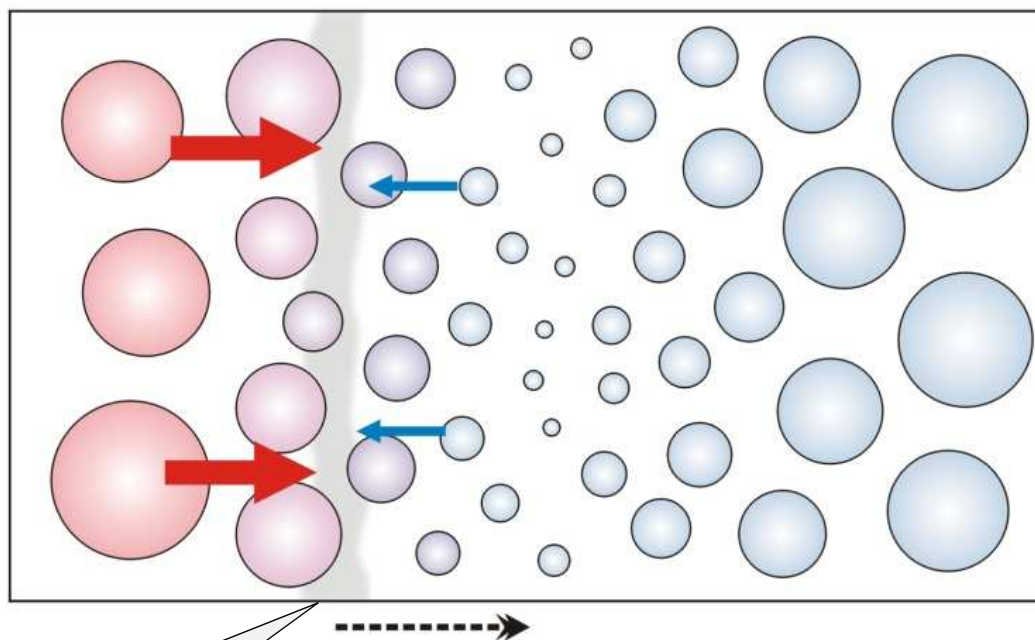
⇒ rozšiřování zóny

Tenzní zóna je když...



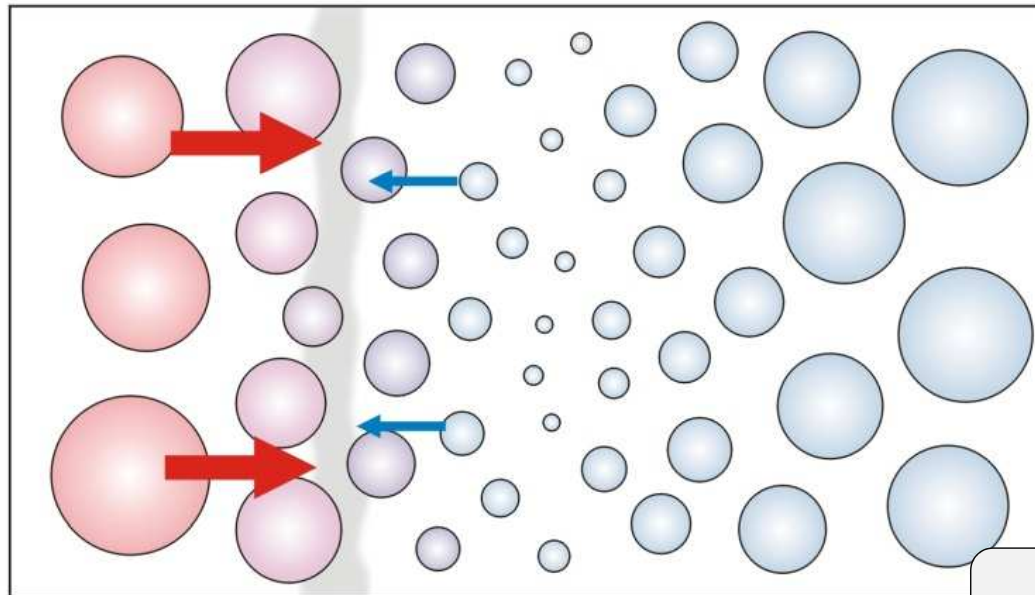
⇒ **zužování zóny**

Tenzní zóna udržována dynamickou rovnováhou mezi *disperzí* a *selekcí*

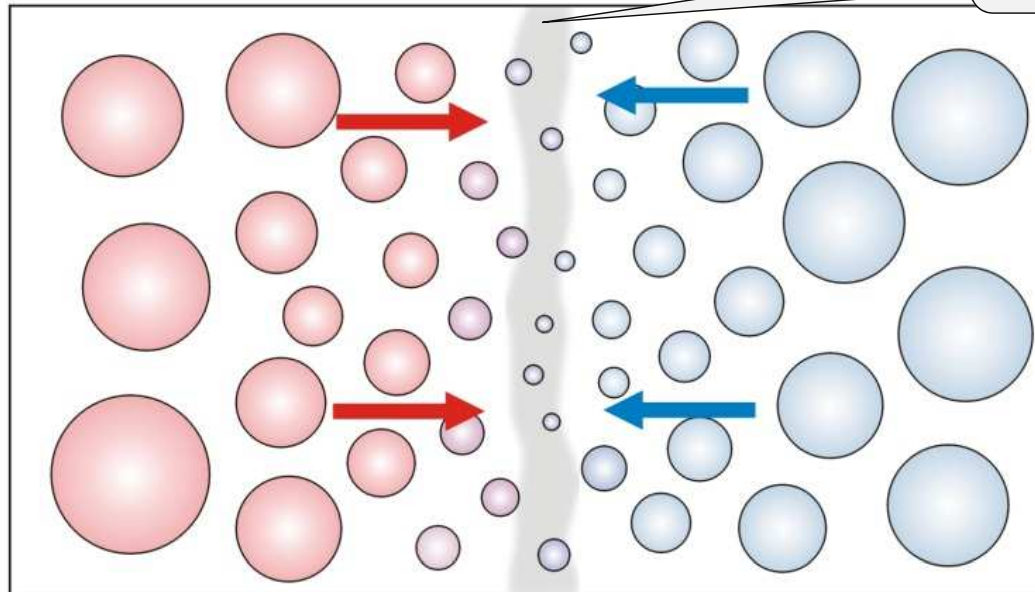


tenzní zóna se pohybuje
ve směru gradientu
populační hustoty

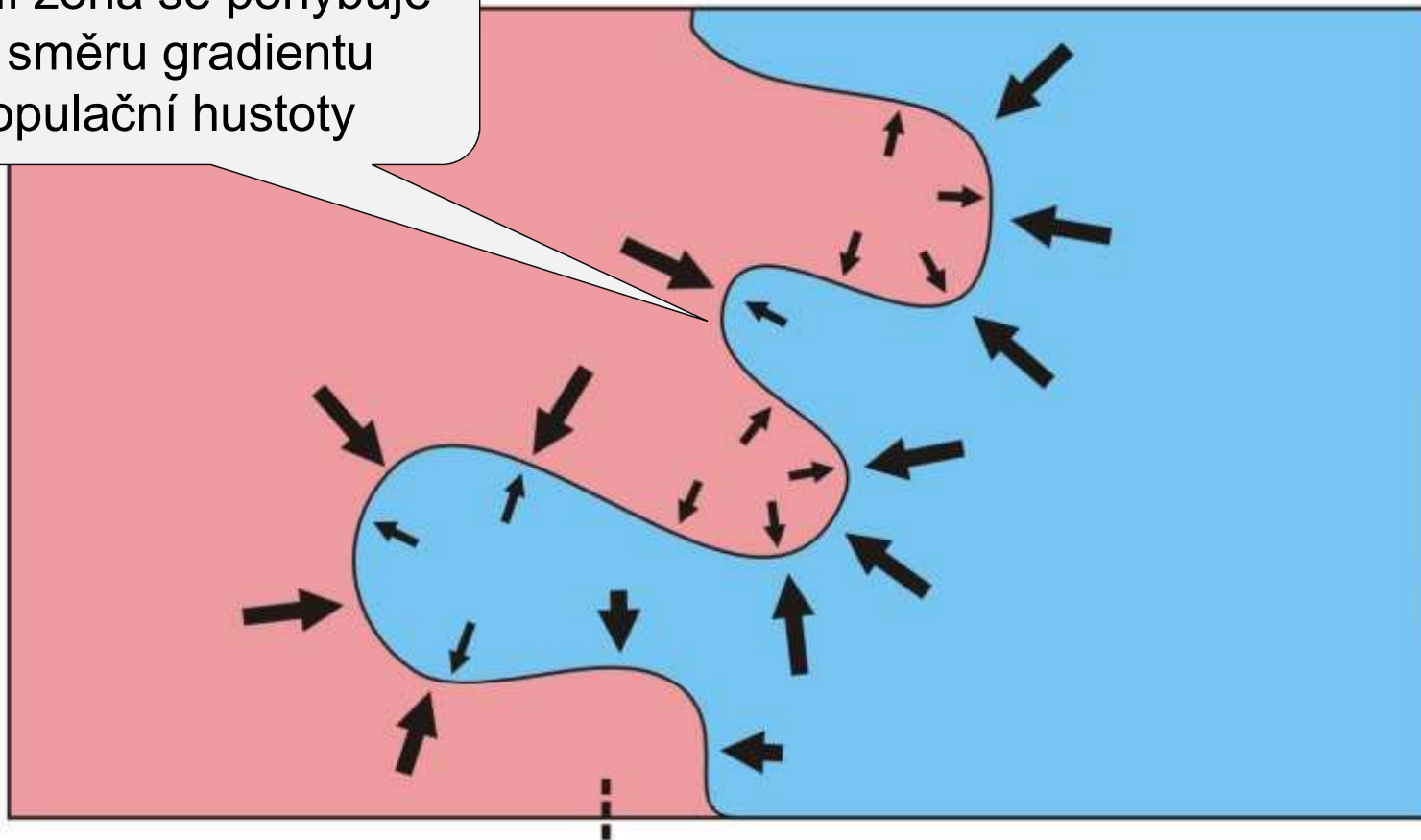
Tenzní zóna není závislá na vnějších podmínkách (intrinsic selection) \Rightarrow
její pozice se ustálí na místě geografické překážky nebo nejnižší populační hustoty
(„population trough“)

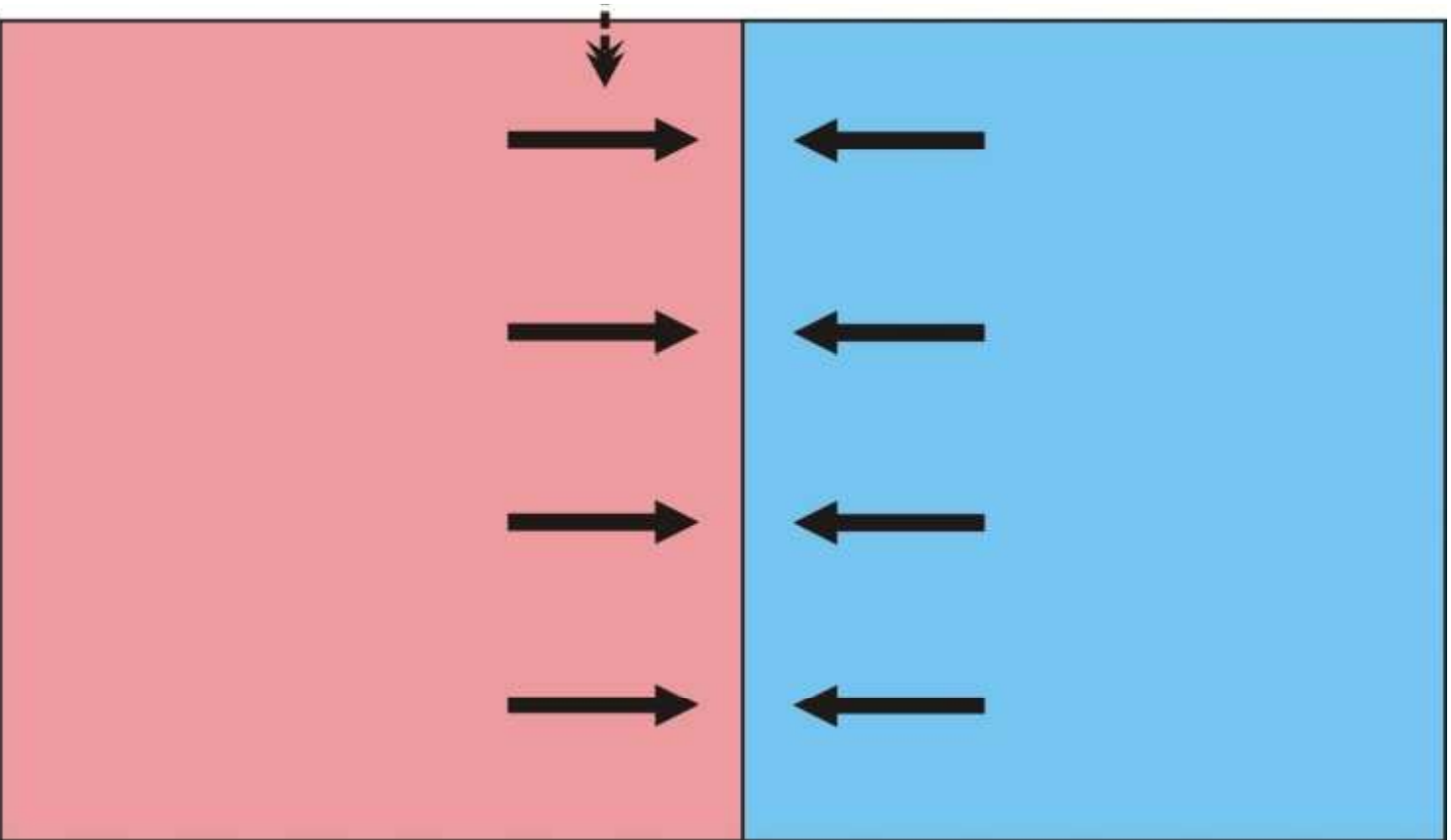


„population trough“



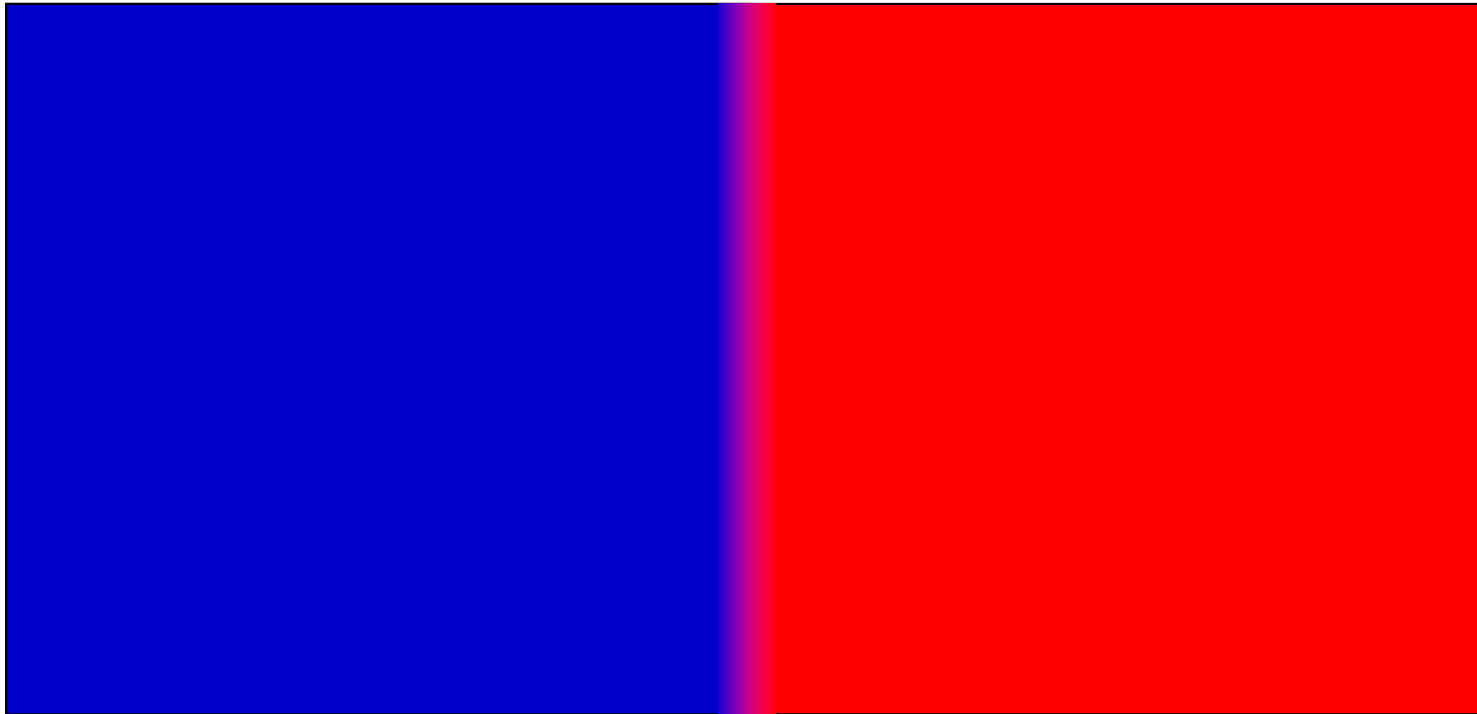
tenzní zóna se pohybuje
ve směru gradientu
populační hustoty





Teorie klin:

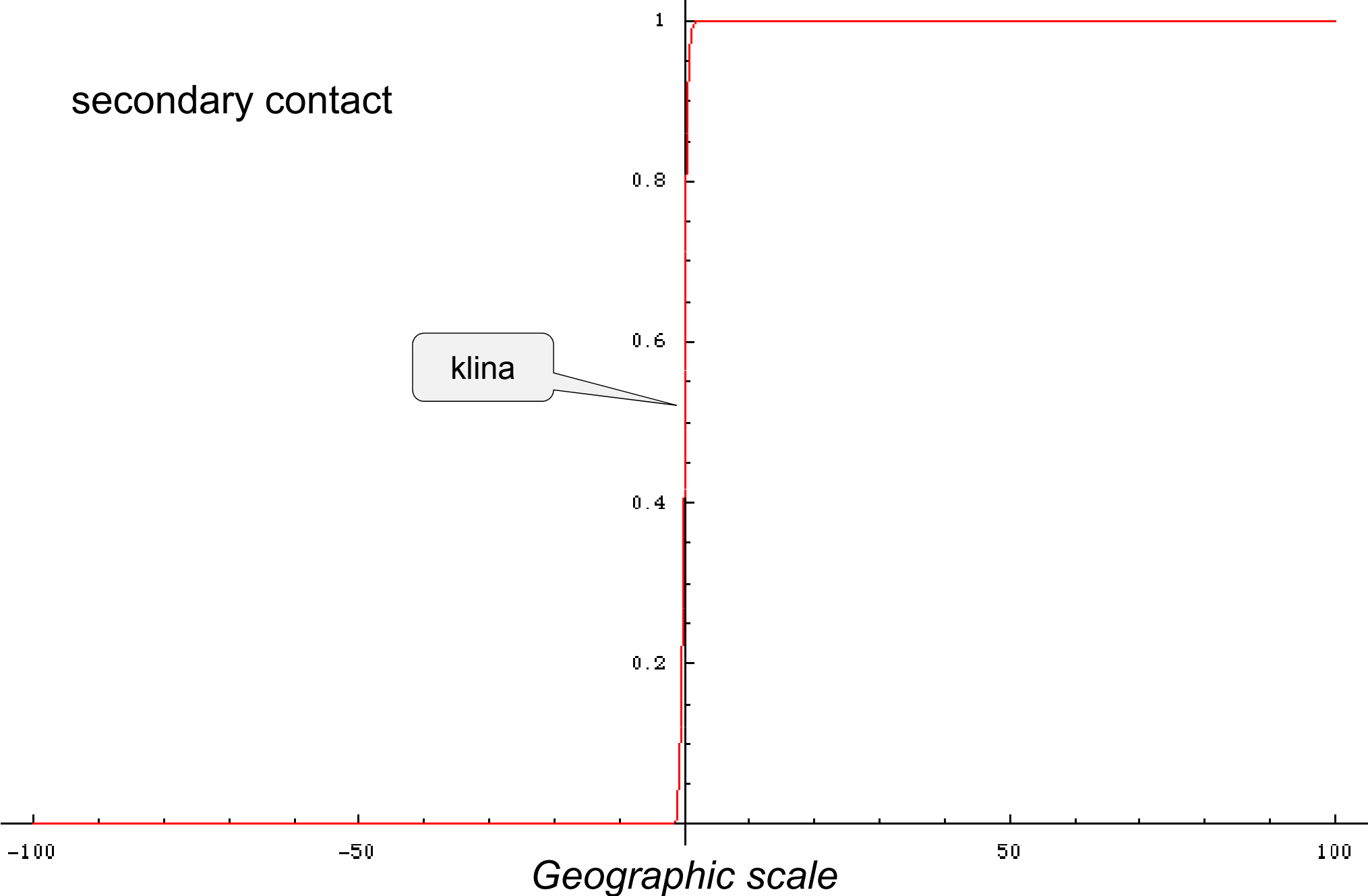
sekundární kontakt:  koincidentní a konkordantní klíny

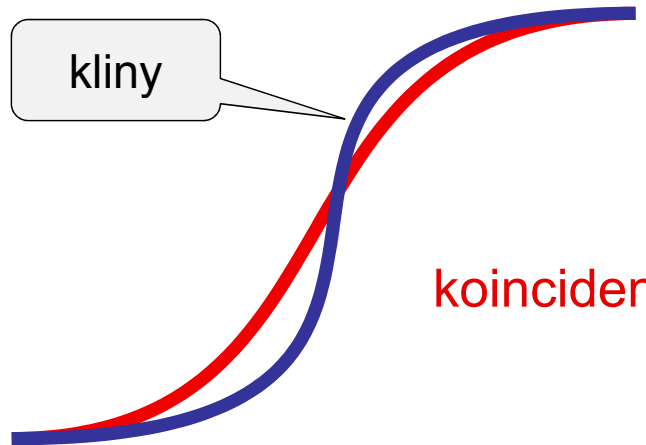


Klína = gradient znaku (např. frekvence alely nebo průměr kvantitativního znaku)
přes prostorově kontinuální habitat

secondary contact

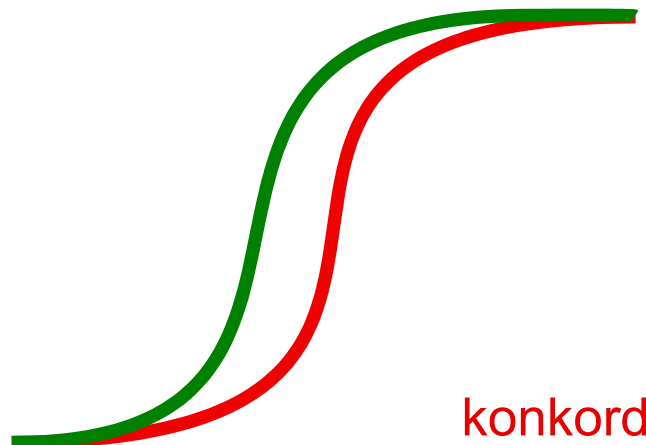
klina





kliny

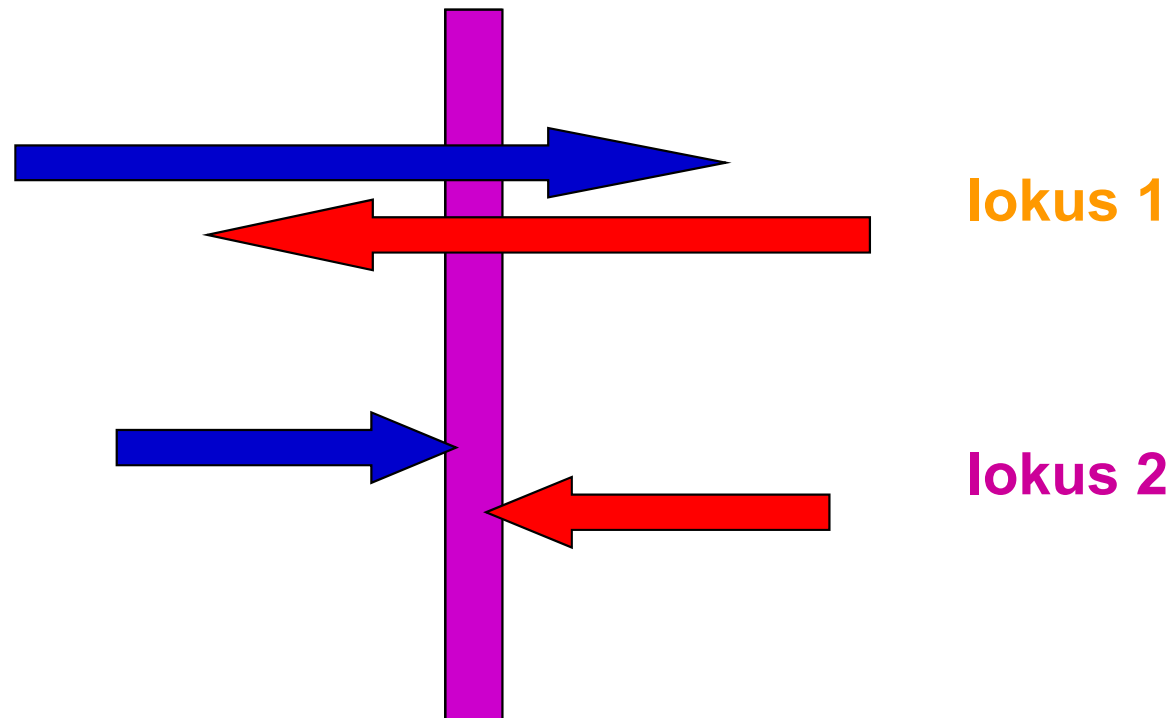
koincidence = souhlasná pozice středů



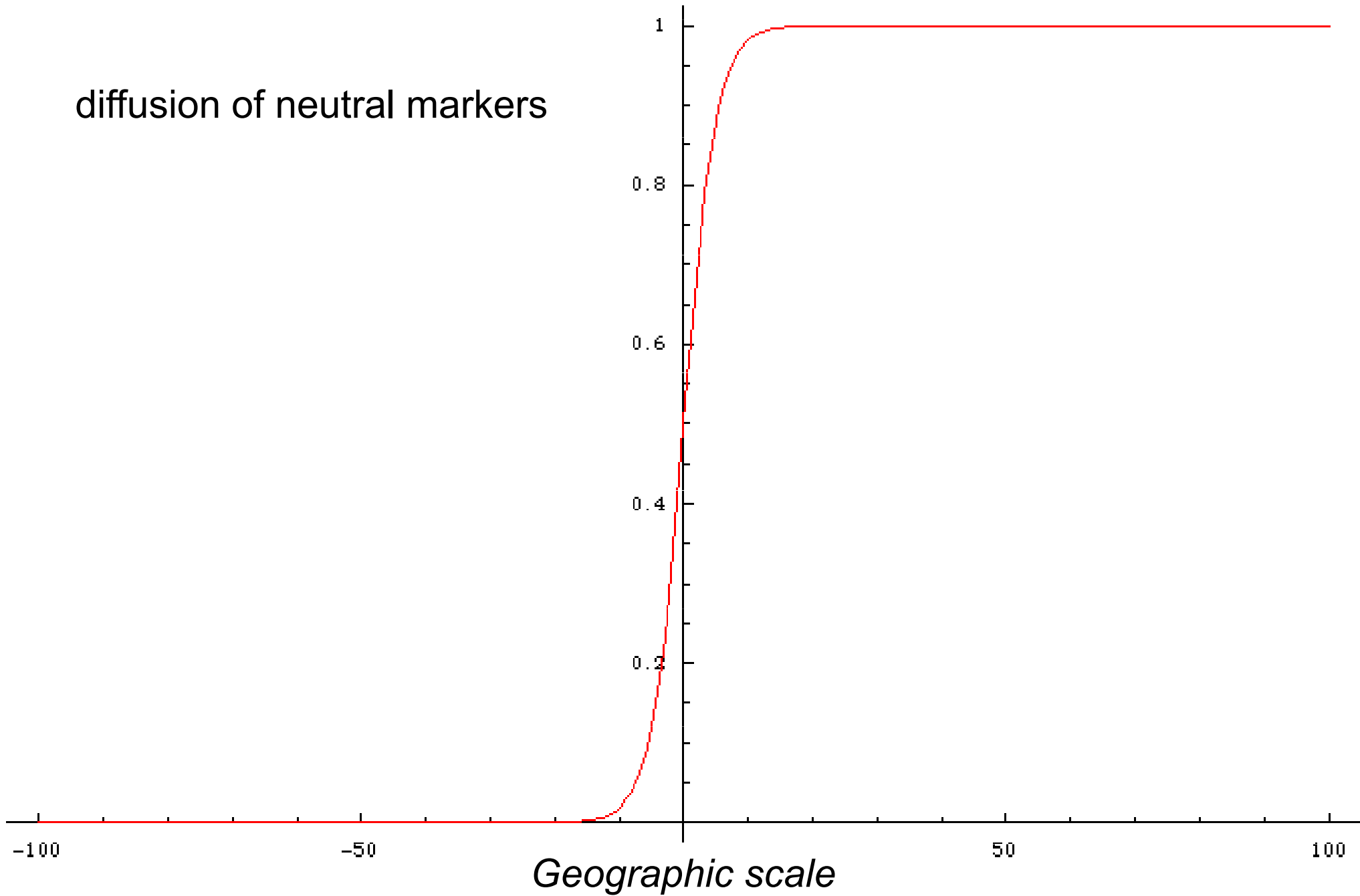
konkordance = souhlasný tvar klin
(v praxi většinou souhlasné šířky)

Teorie klin:

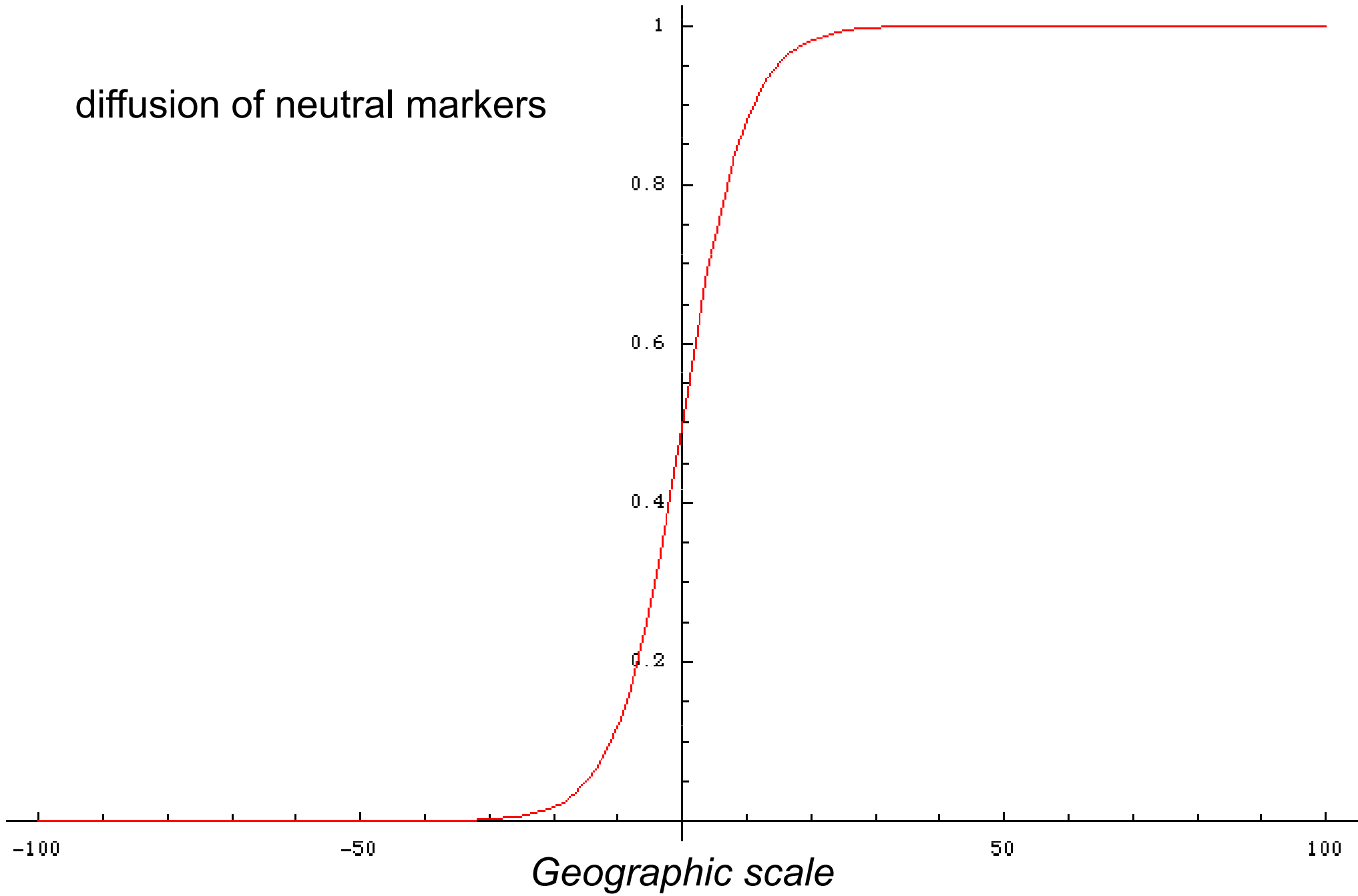
neutrální vs. selektované lokusy



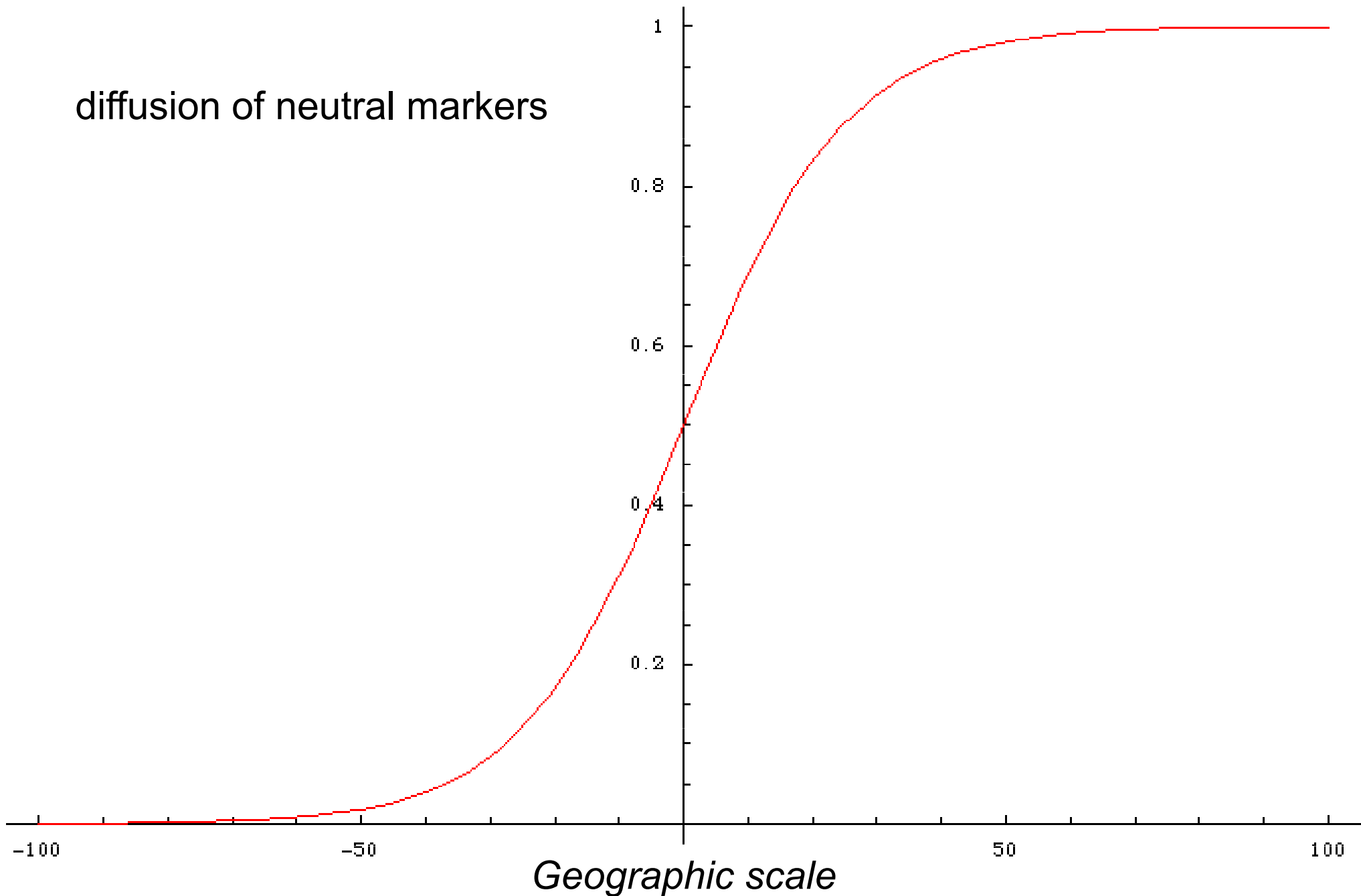
diffusion of neutral markers



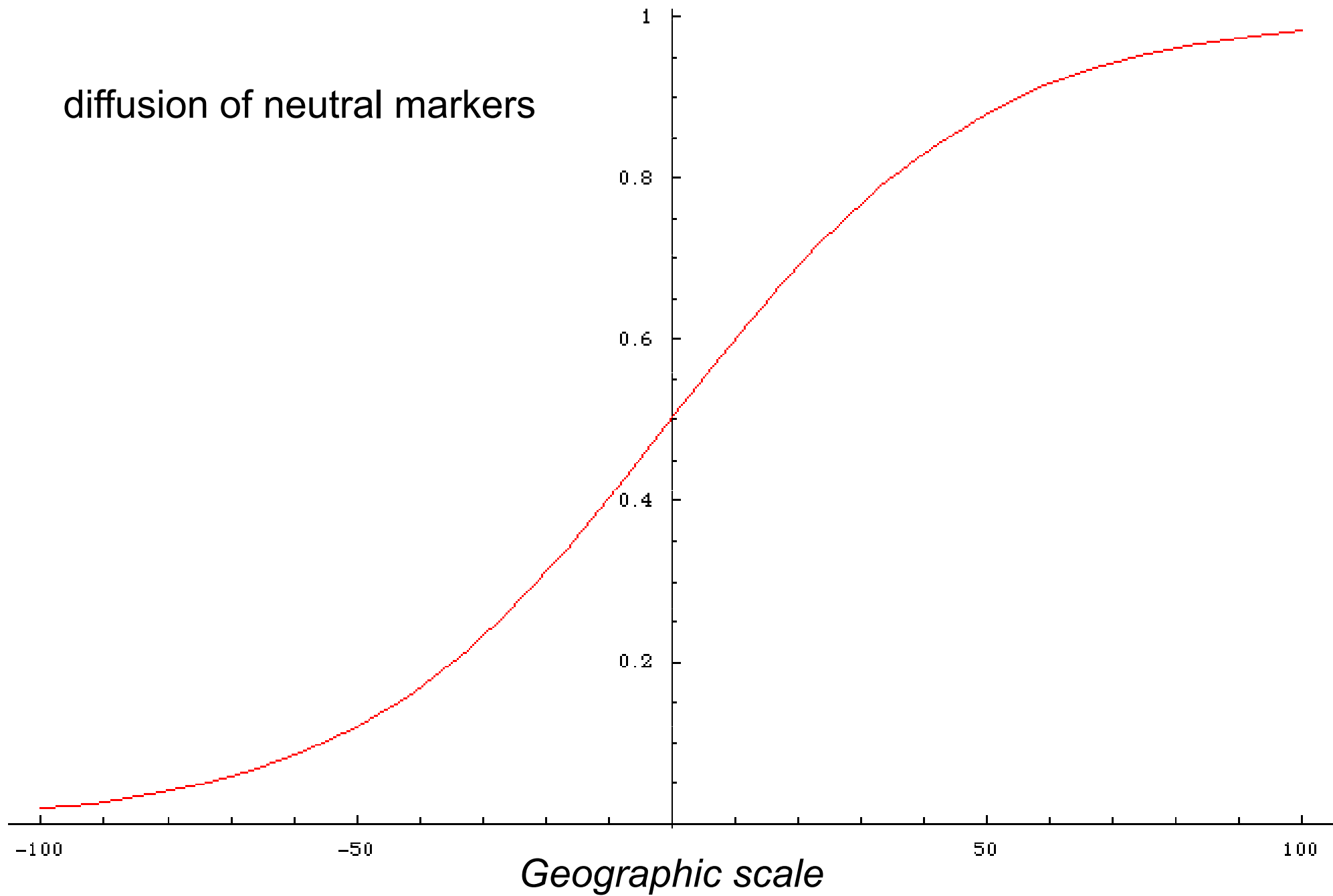
diffusion of neutral markers



diffusion of neutral markers

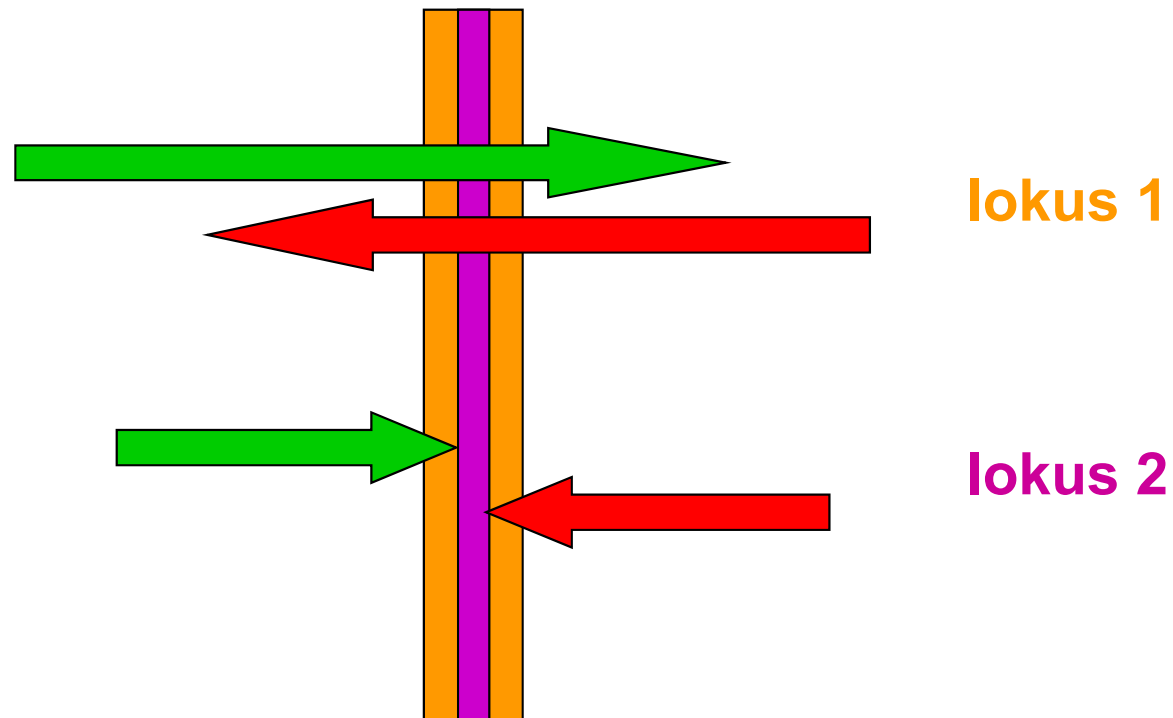


diffusion of neutral markers



Teorie klin:

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



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

Teorie klin:

občas ...



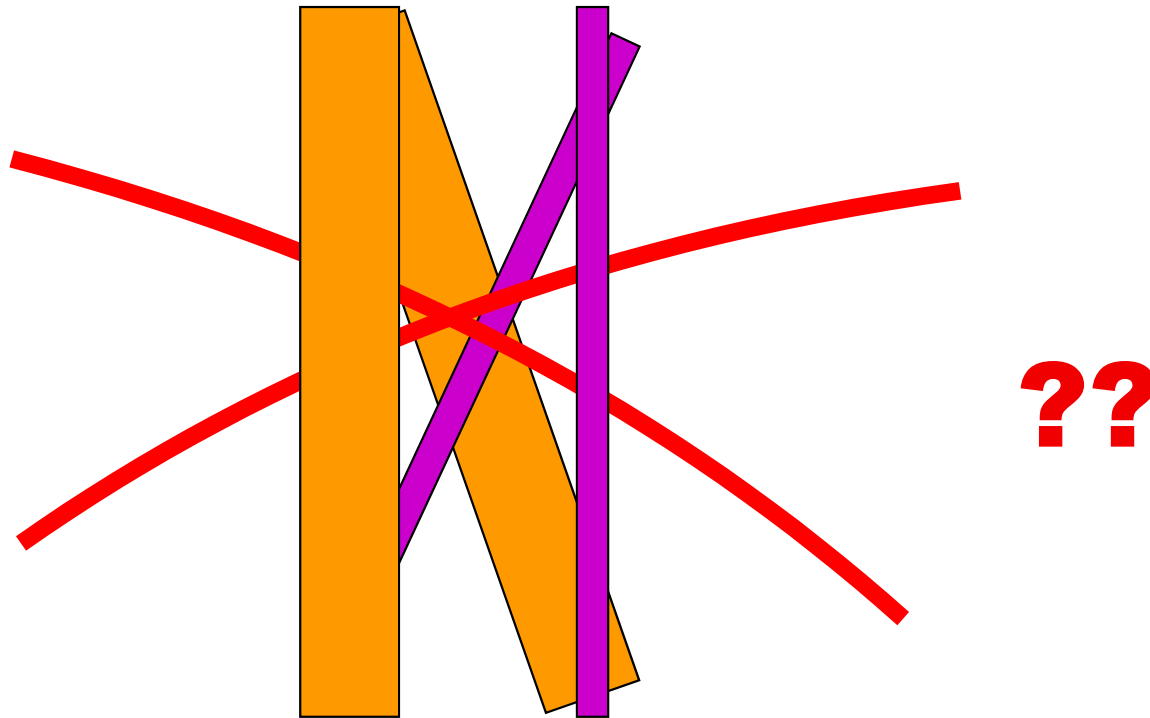
lokus 1

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



musculus

domesticus



Myší kolonizace Evropy

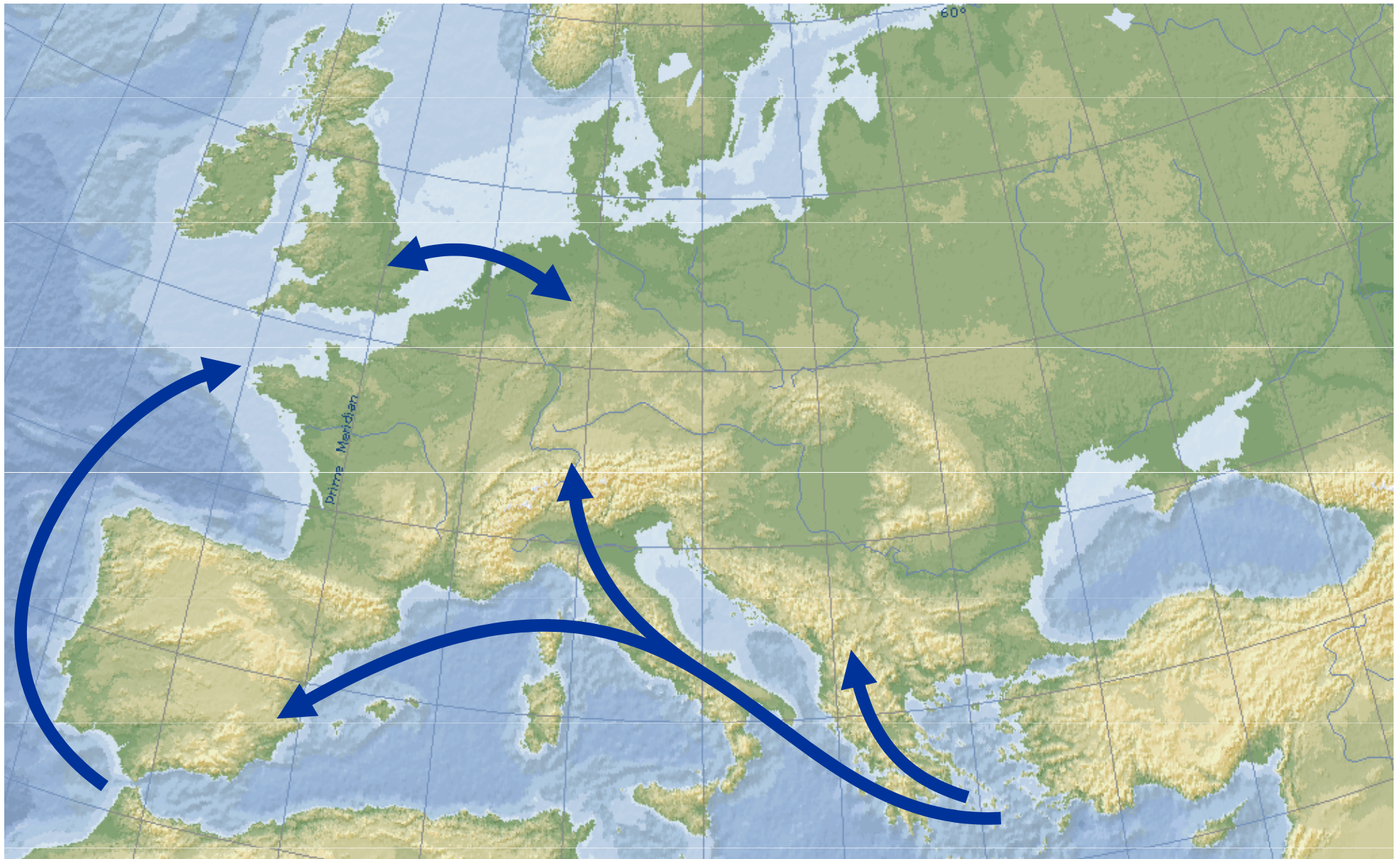
Neolit



Cucchi et al. (2005)

Myší kolonizace Evropy

Doba bronzová a železná

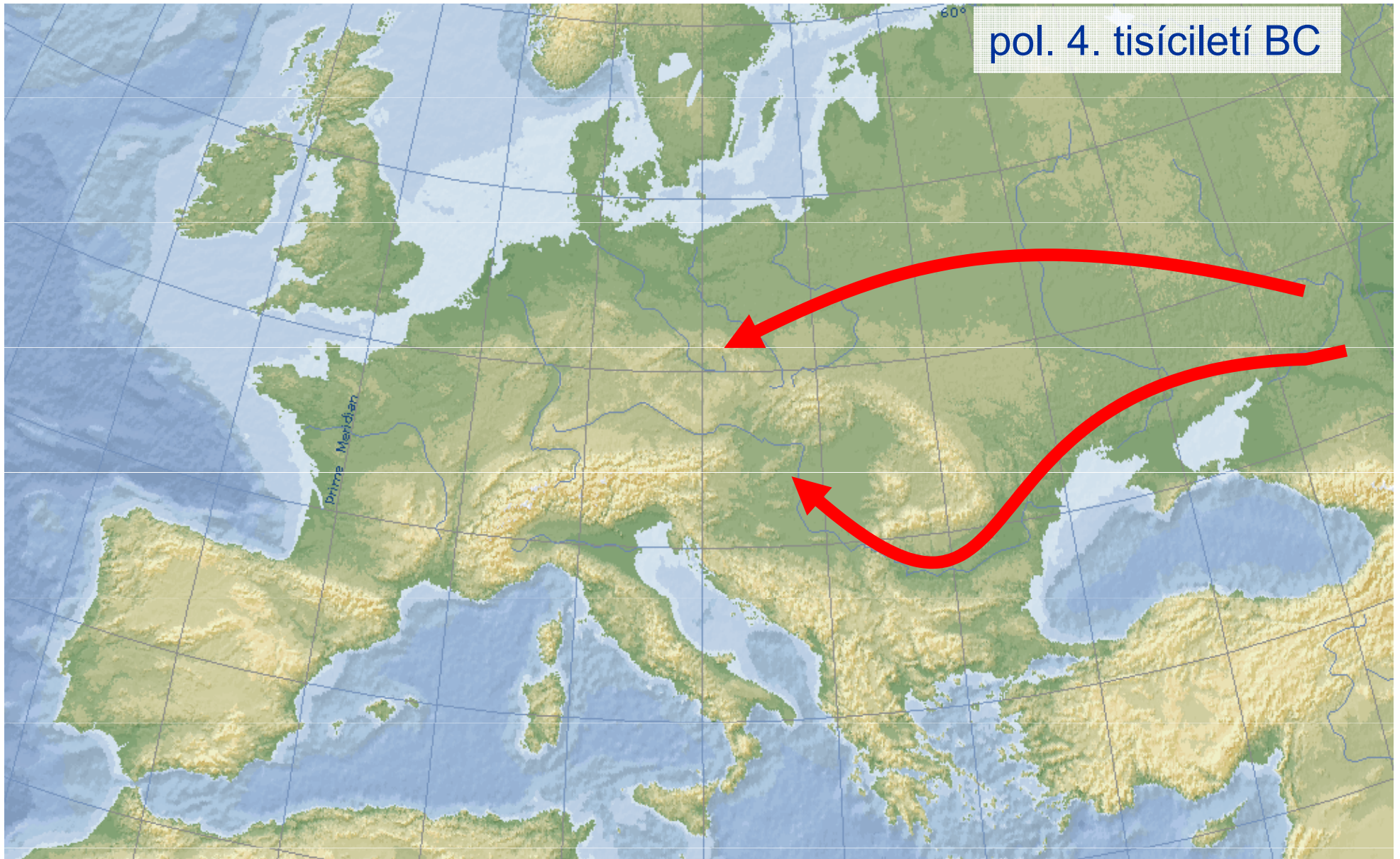


Cucchi et al. (2005)

Myší kolonizace Evropy

Pozdní neolit

pol. 4. tisíciletí BC



Cucchi et al. (2011)

Myší kolonizace Evropy

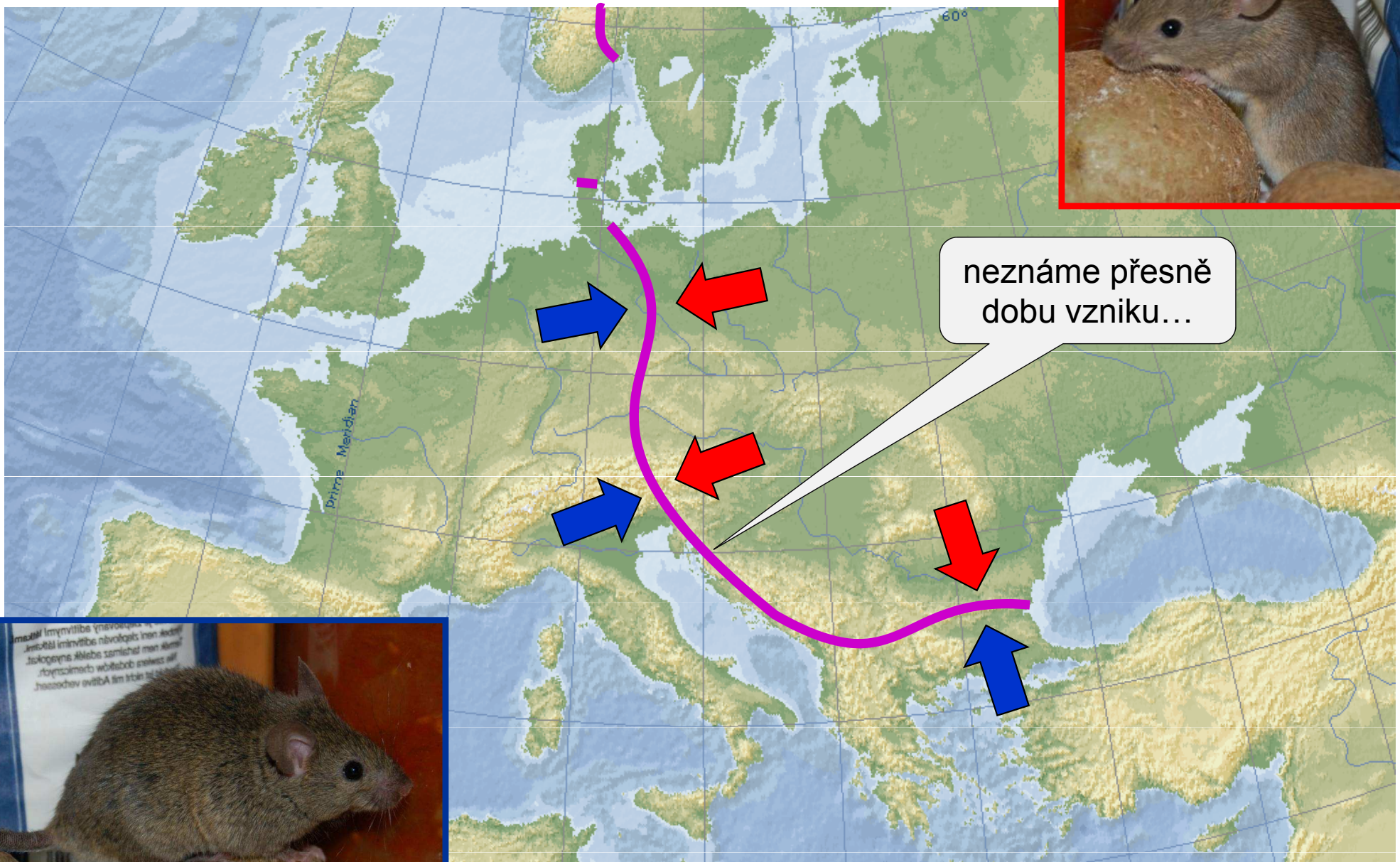
Vikingové



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

Hybridní zóna v Evropě

musculus



neznáme přesně
dobu vzniku...

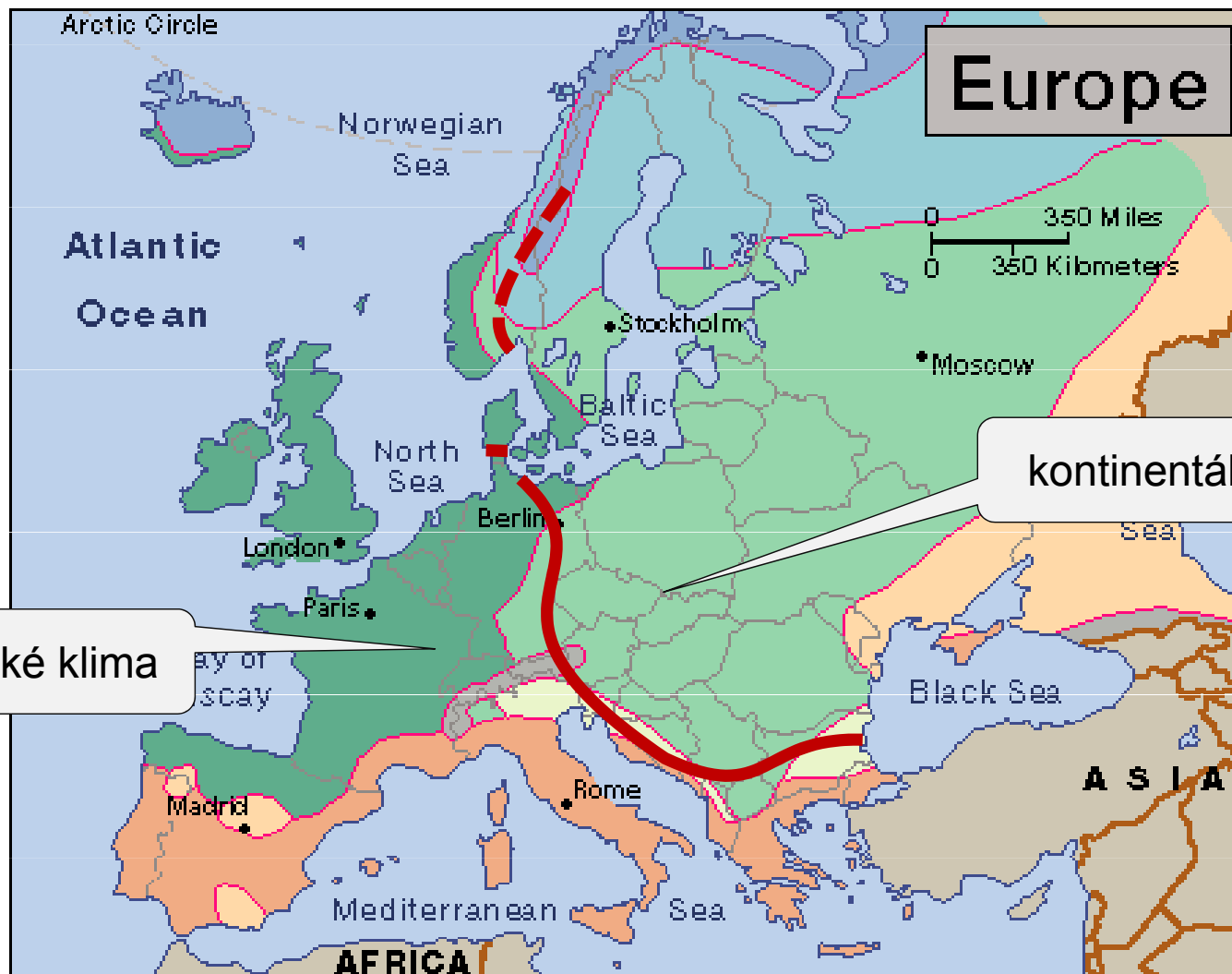


domesticus

Hybridní zóna v Evropě



Co tuto zónu ovlivňuje?



oceánské klima

kontinentální klima

klimatické faktory nehrají roli

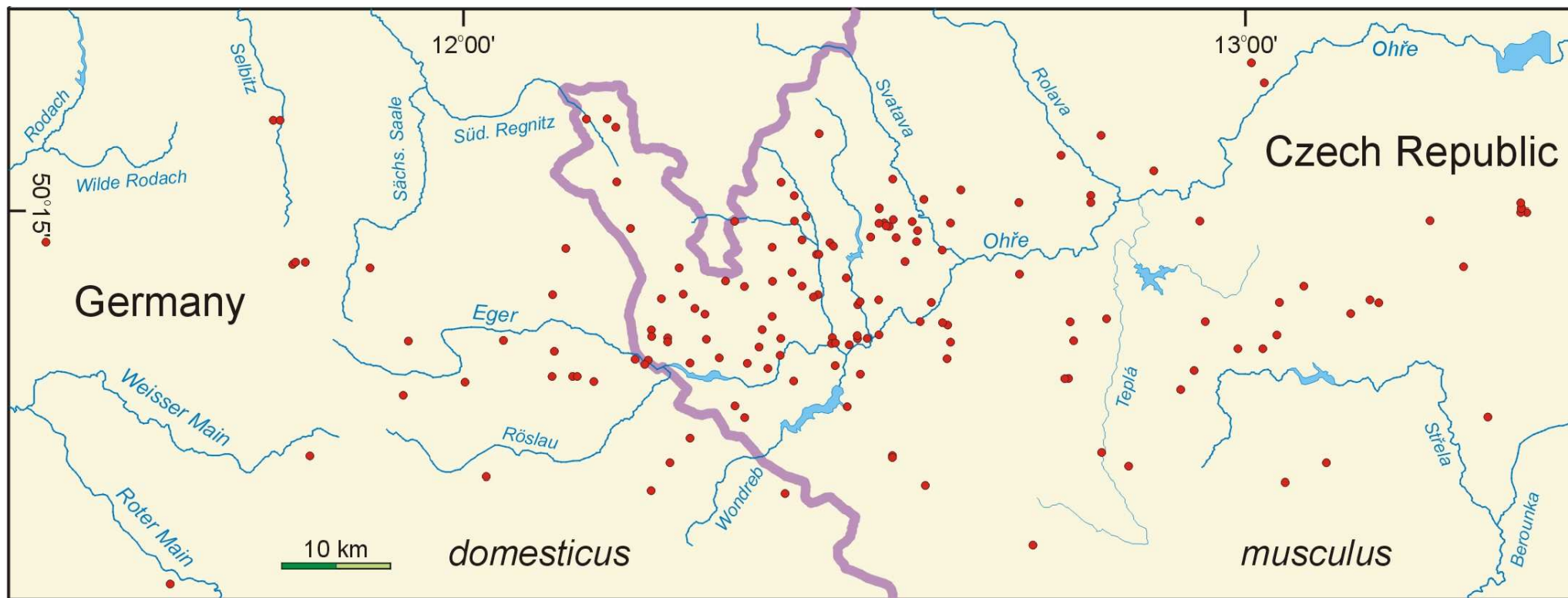
Hybridní zóna v Evropě

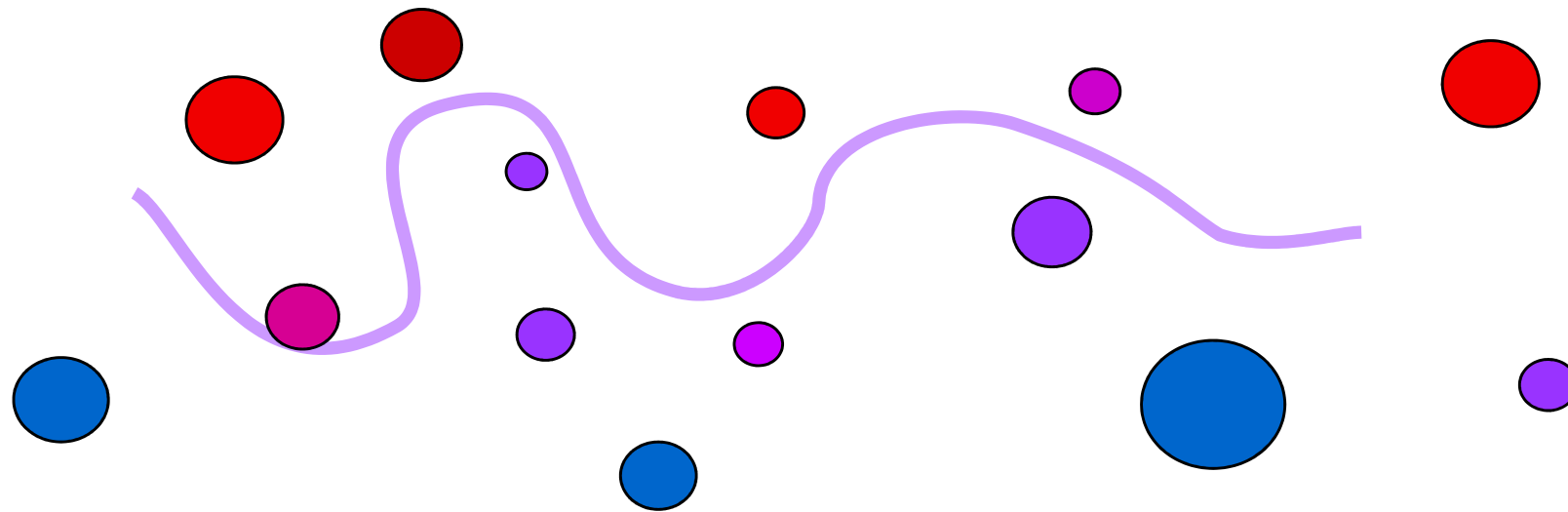


Nick Barton

i myší hybridní zóna je tenzní?

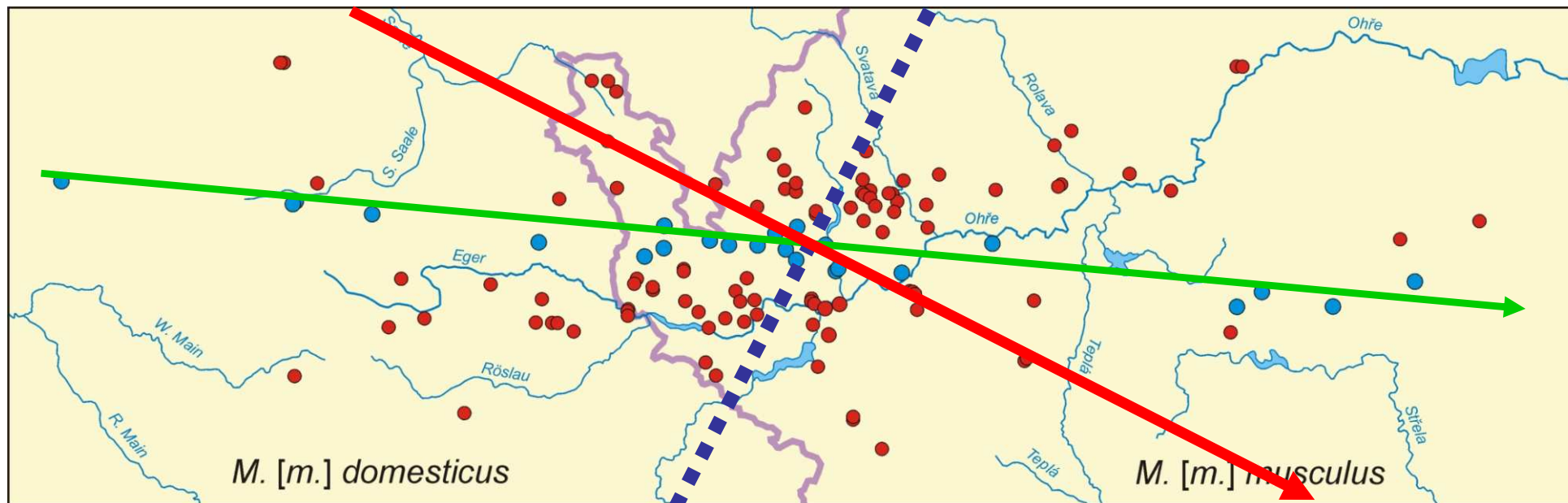
Případová studie: hybridní zóna domácích myší

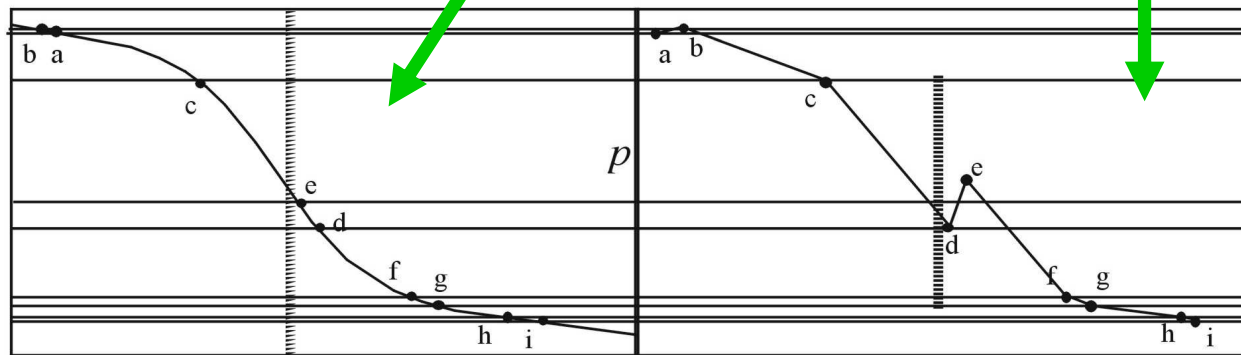
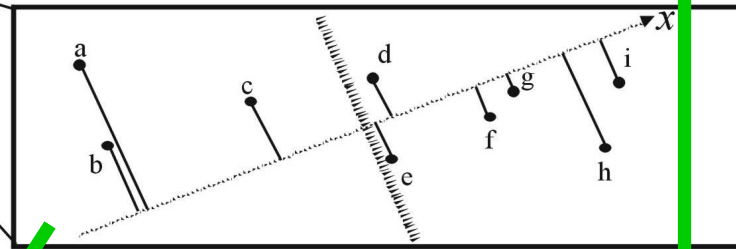
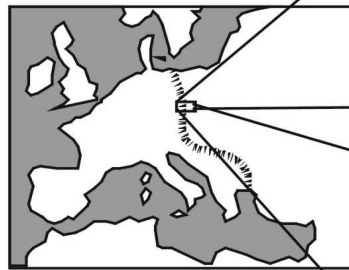
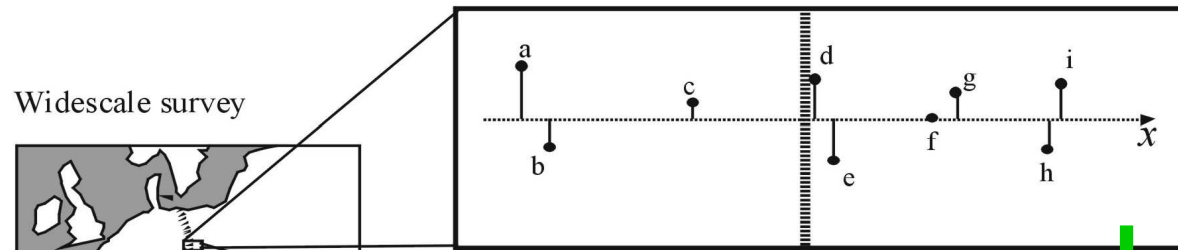




průběh hybridní zóny může být komplikovaný....

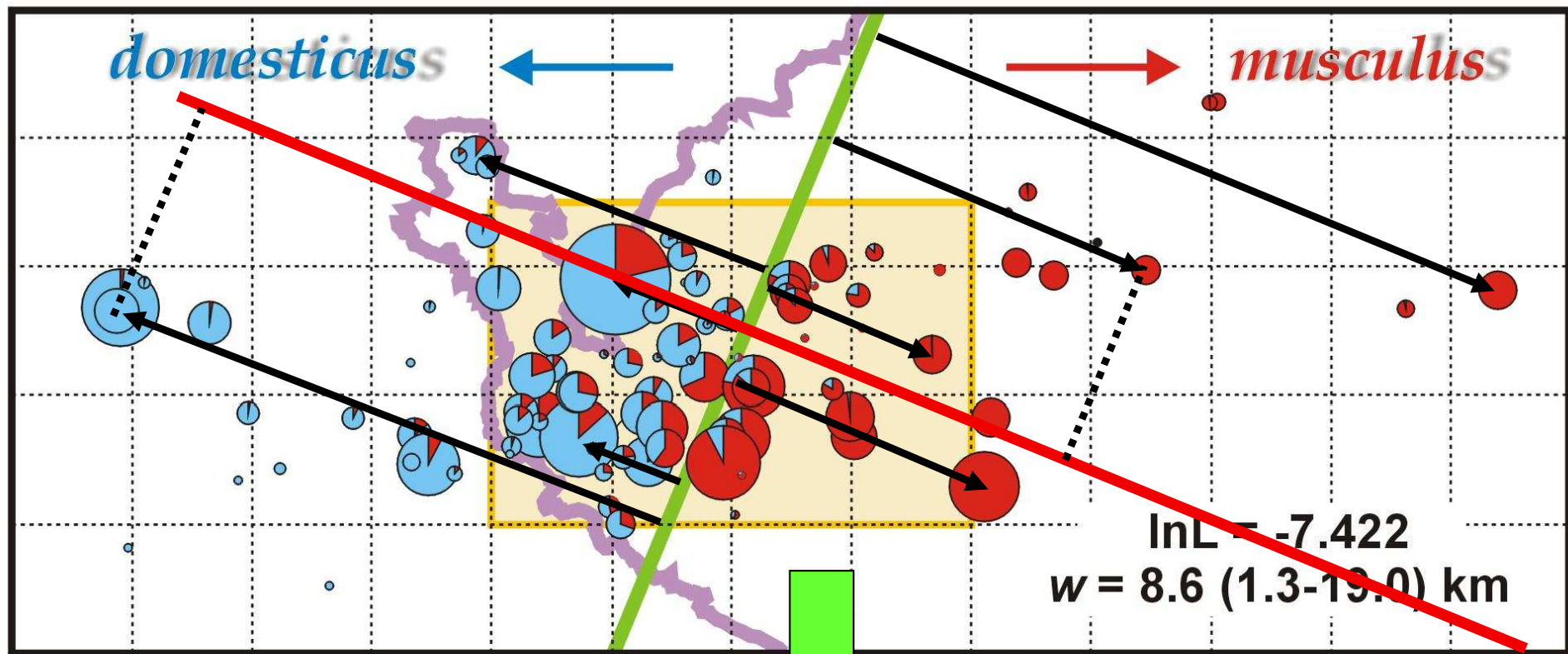
... navíc předem většinou neznáme, nebo extrapolujeme z globálního směru



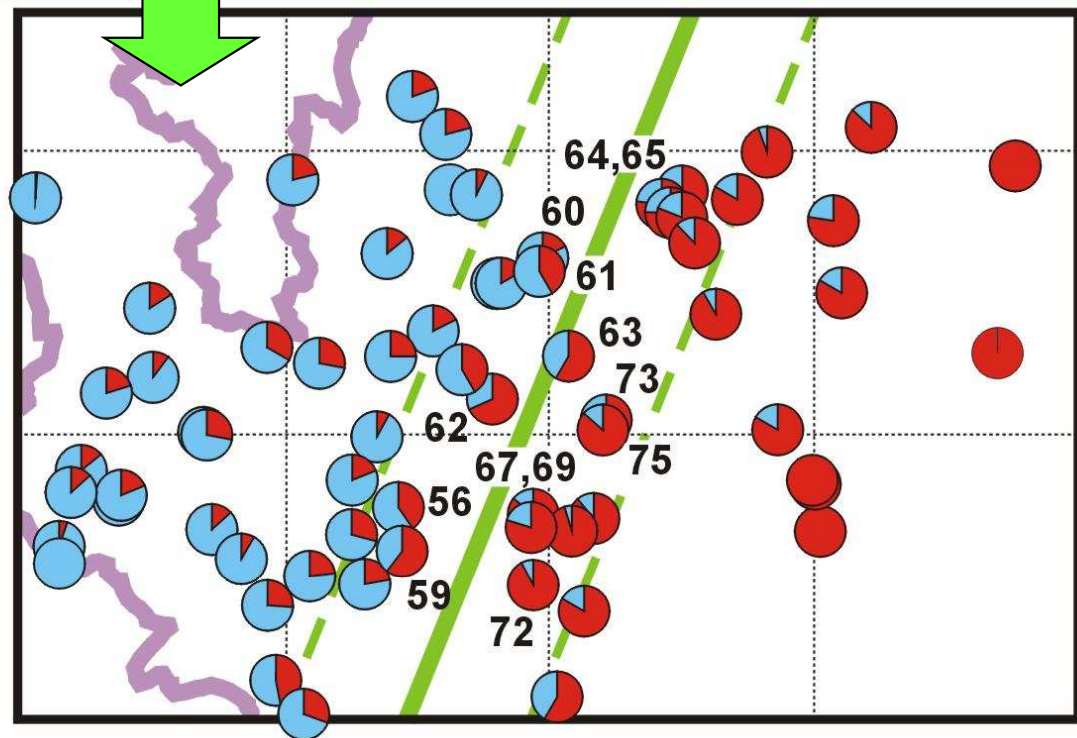


Real local cline

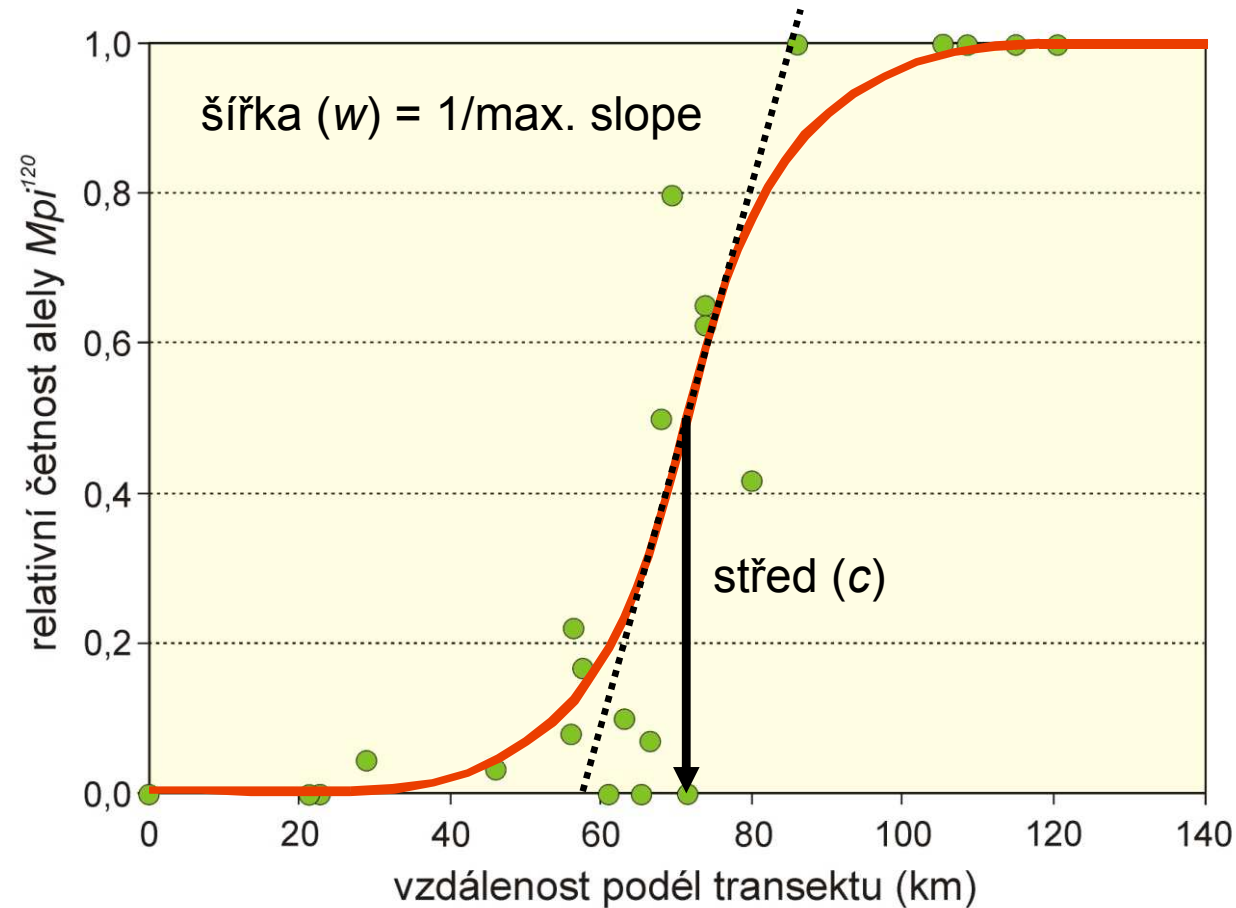
**Cline interpolated
from widescale survey**



2D → 1D kliny



Příklad: M_{pi}

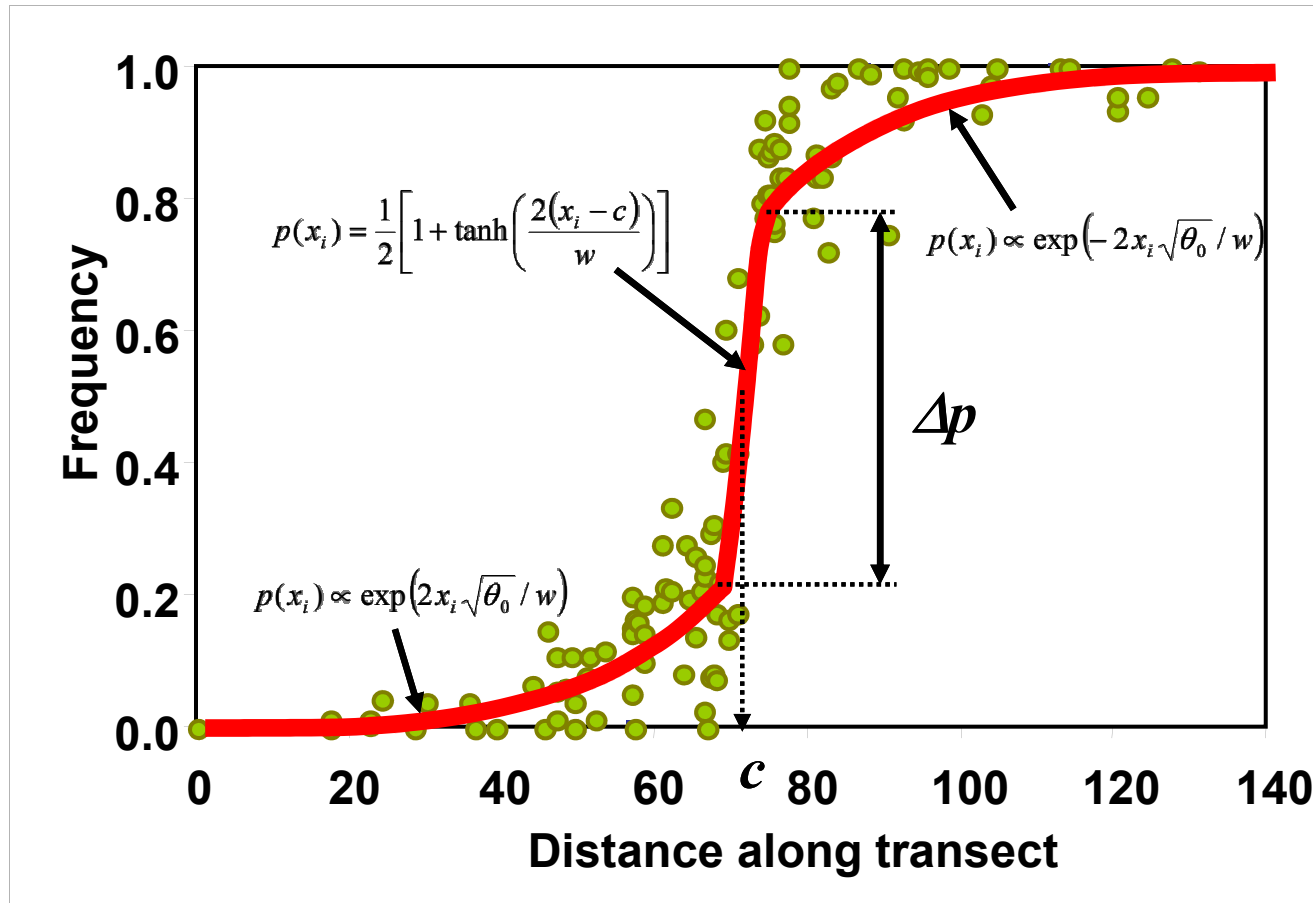


proložení: např. logistická regrese × modely založené na teorii klin

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

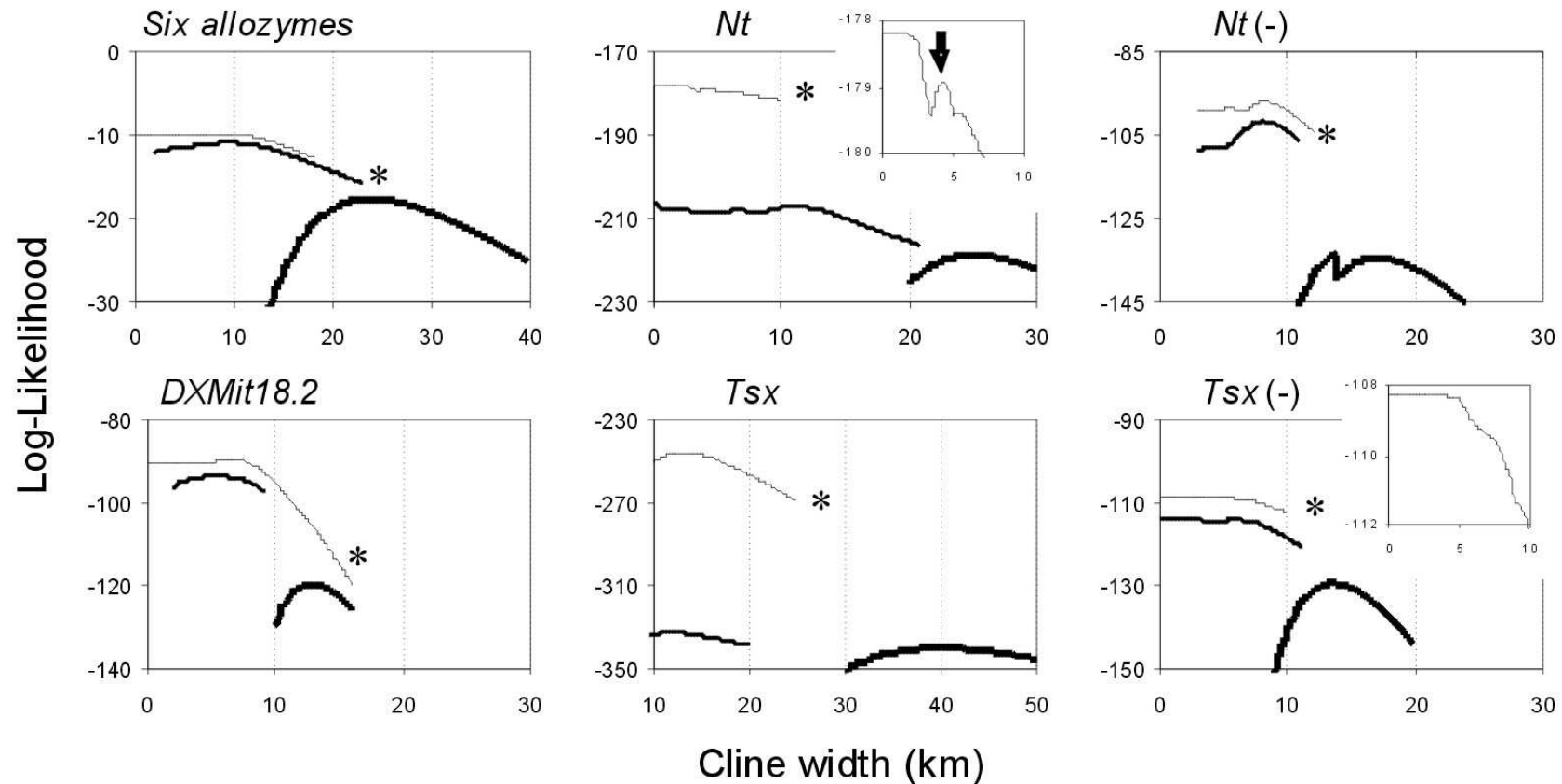
selection on marker loci: $s_e = s^* \theta$

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

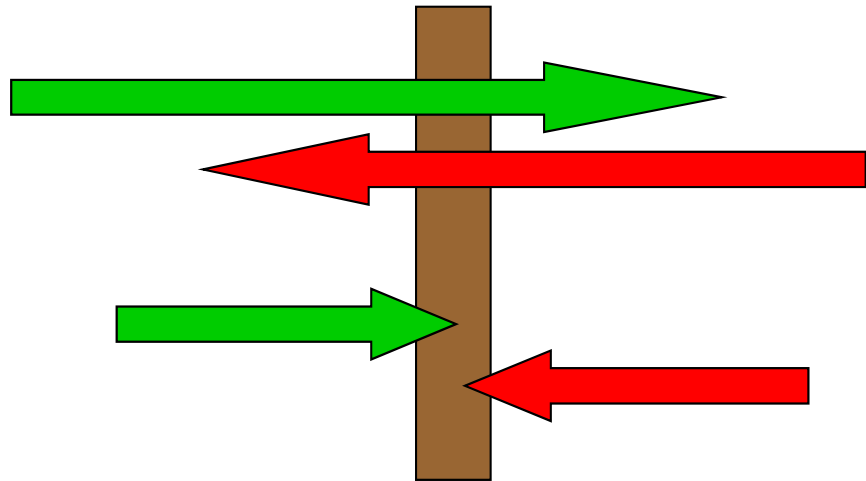
fitness of hybrids: $\bar{W}_H = \left(\frac{w\Delta p}{B} \right)^{\bar{r}}$

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

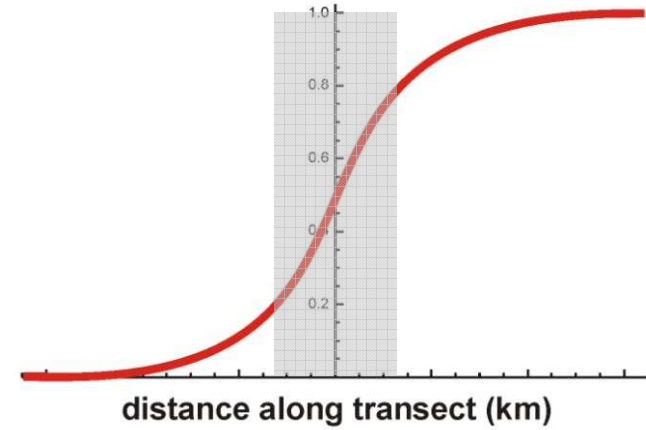
srovnání modelů: LRT (jsou „nestované“); d.f. = rozdíl počtu parametrů
likelihood profiles: jeden parametr fixován, zbytek: Metropolis-Hastings ...



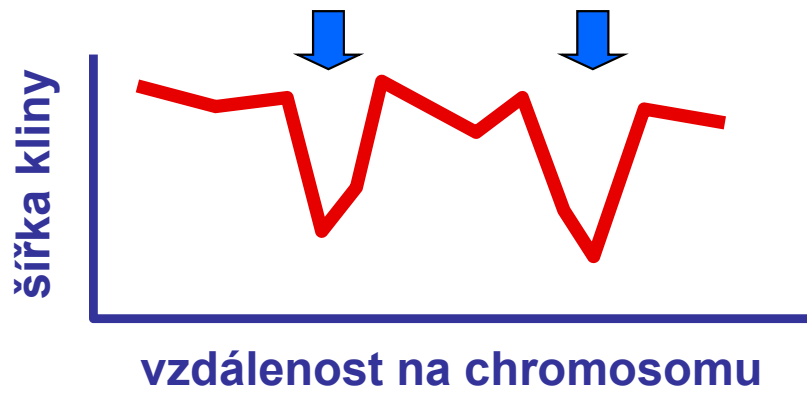
hybridní zóna



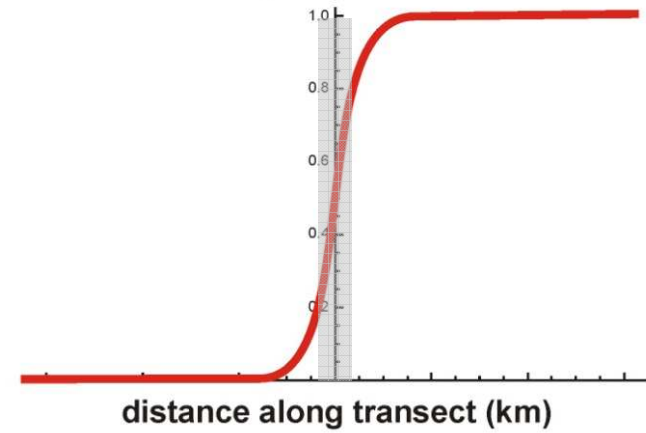
hybrid index



oblasti pod selekcí



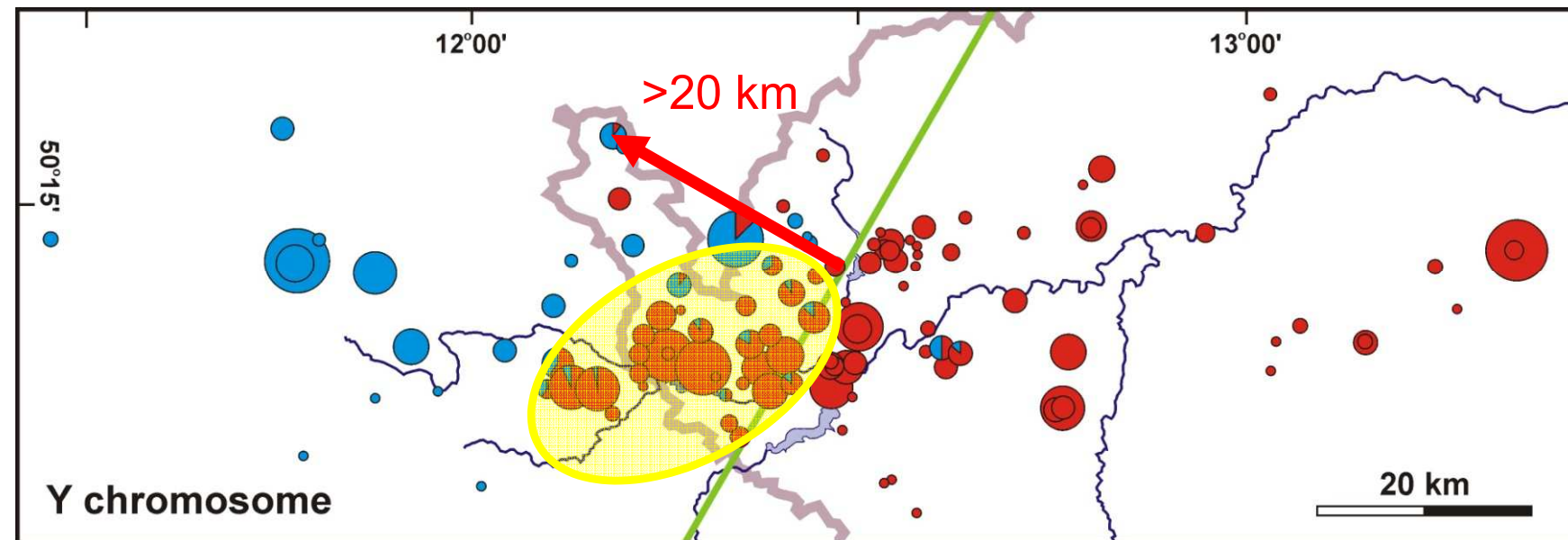
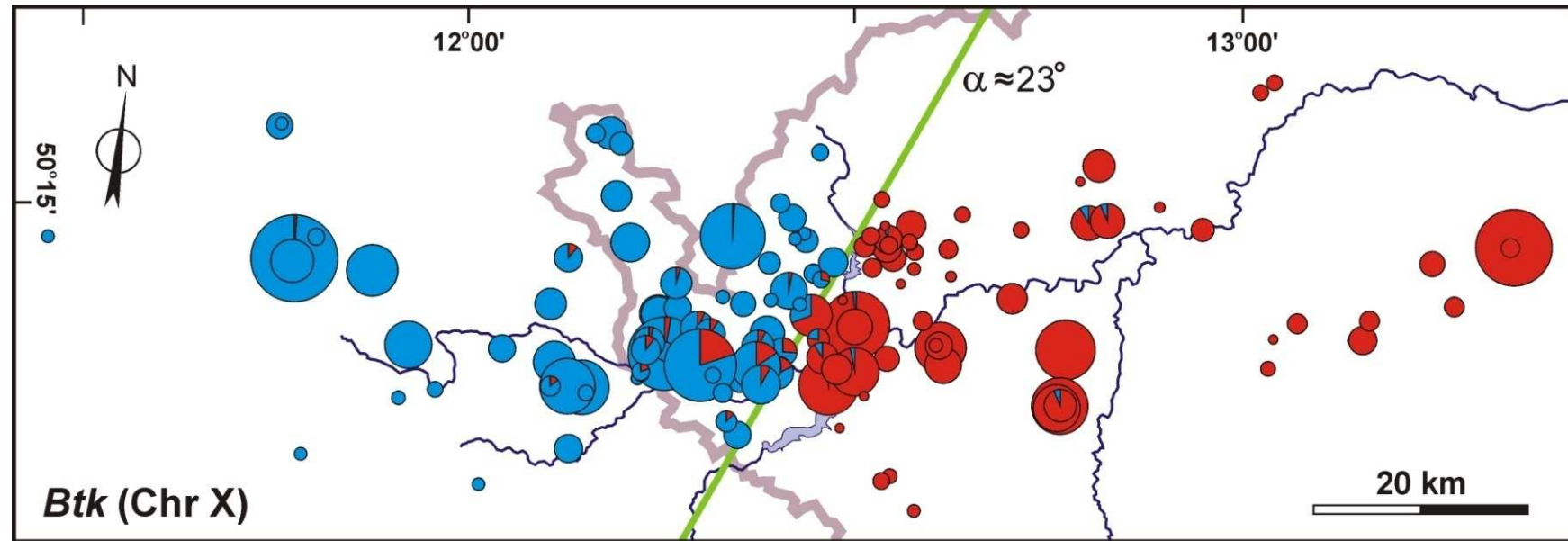
hybrid index



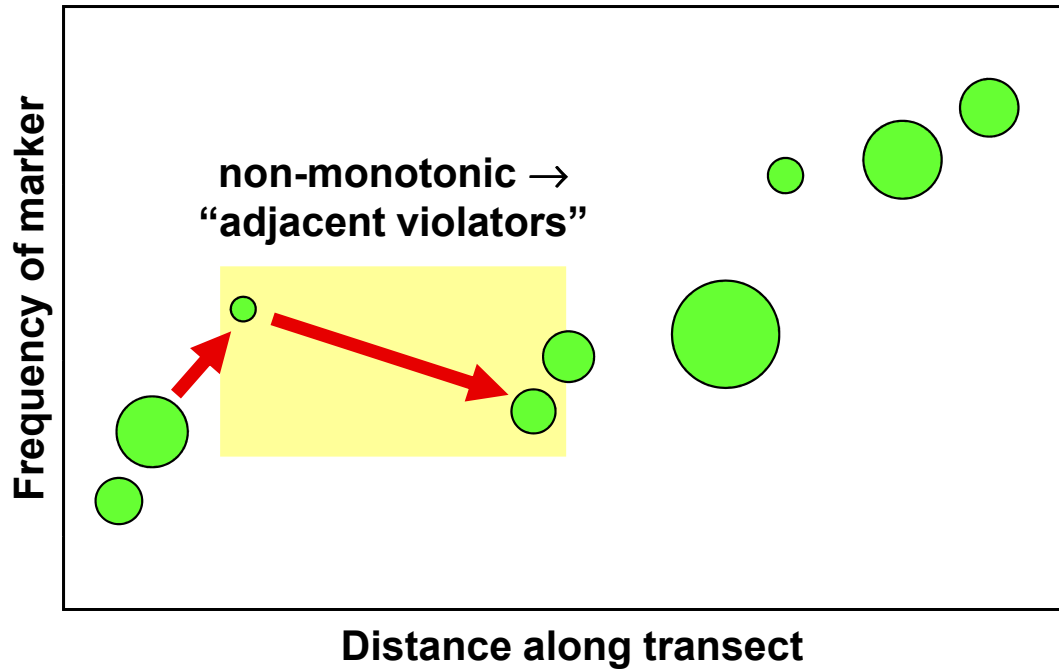
centromera

molekulární markery

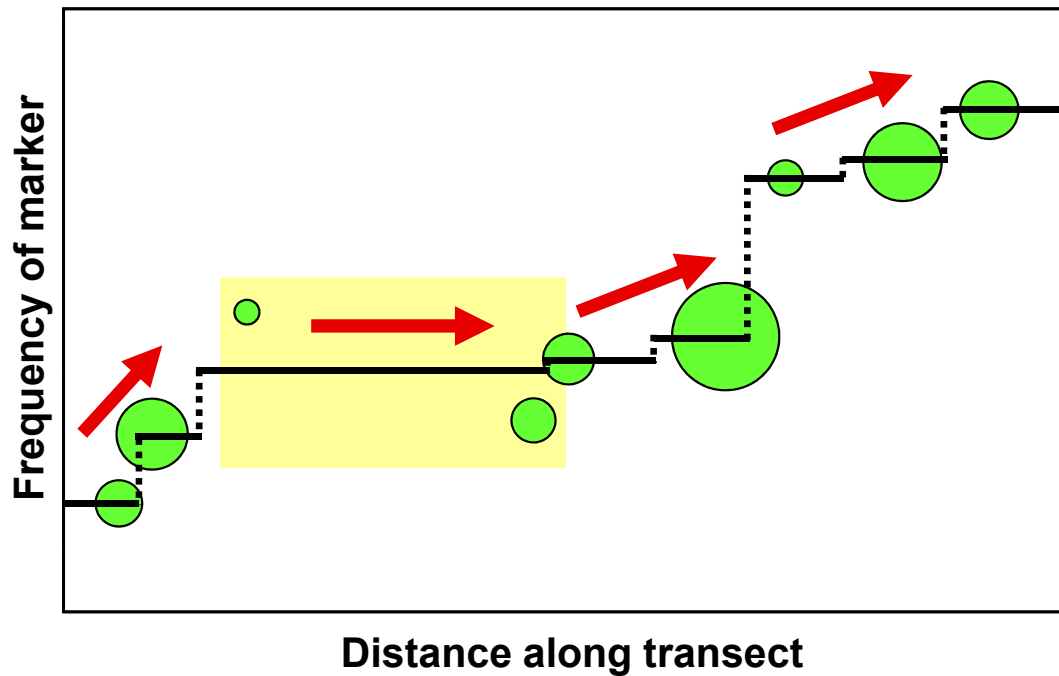
Problémy – chromozom Y



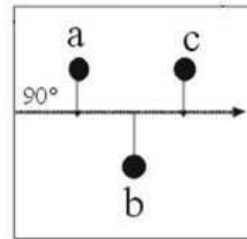
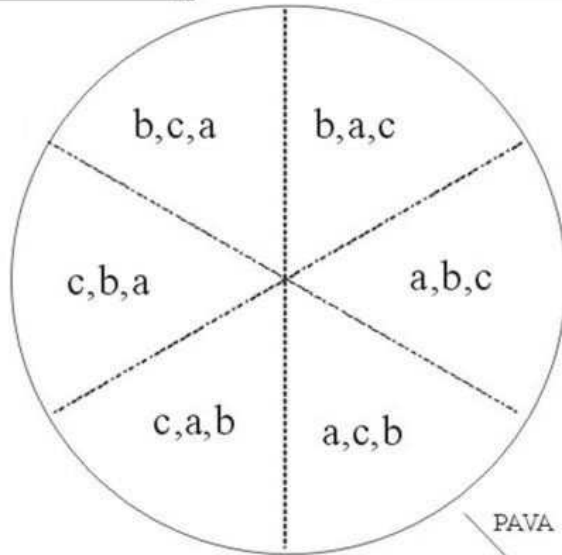
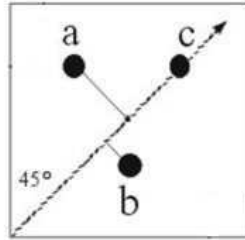
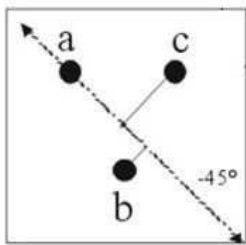
Pooled Adjacent Violators Algorithm (PAVA)



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



PAVA for different orientations

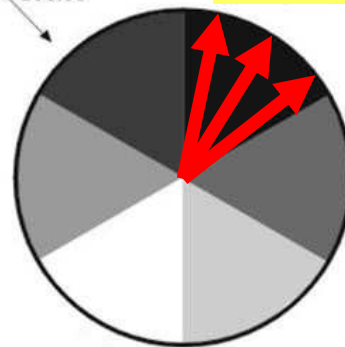


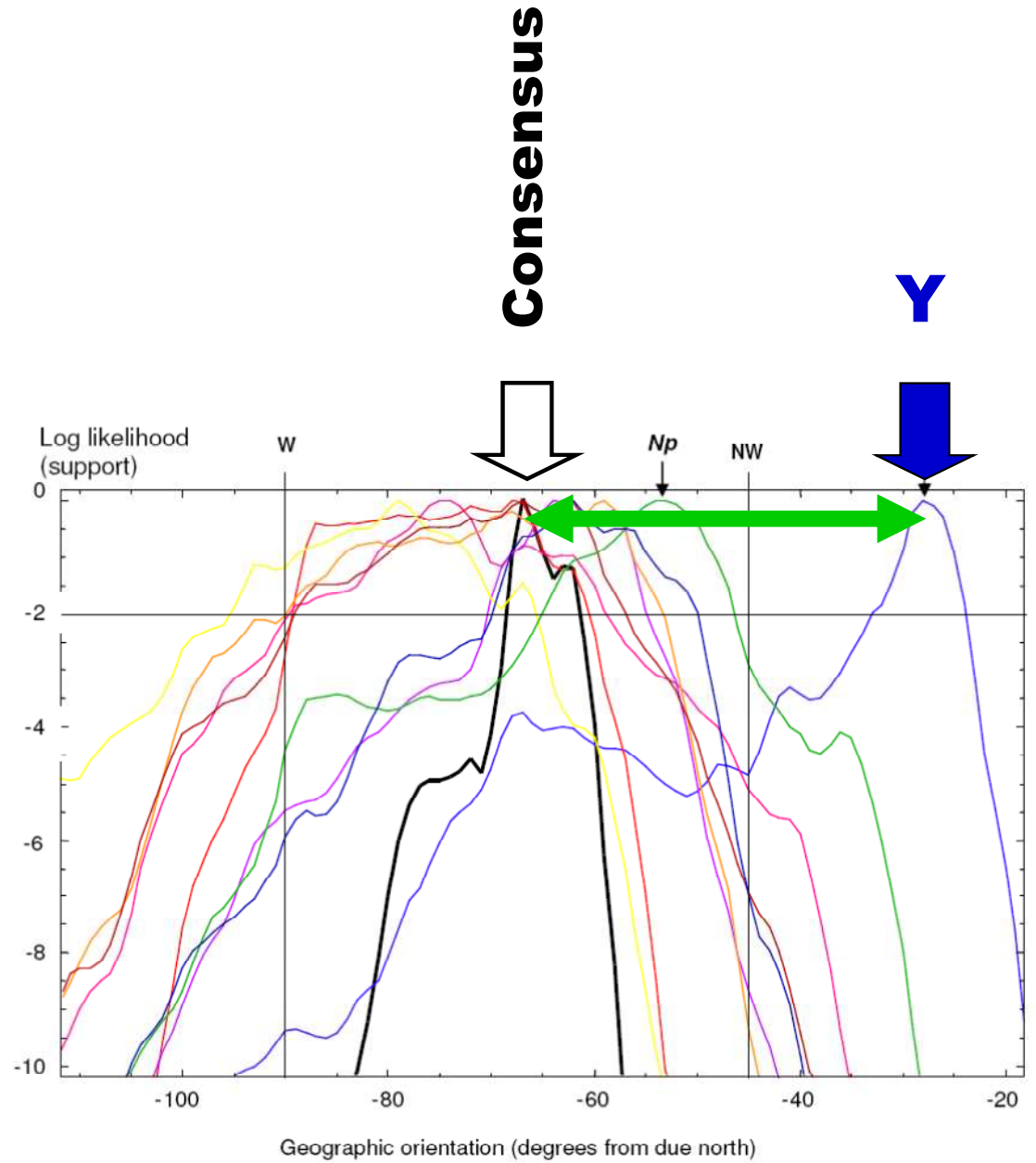
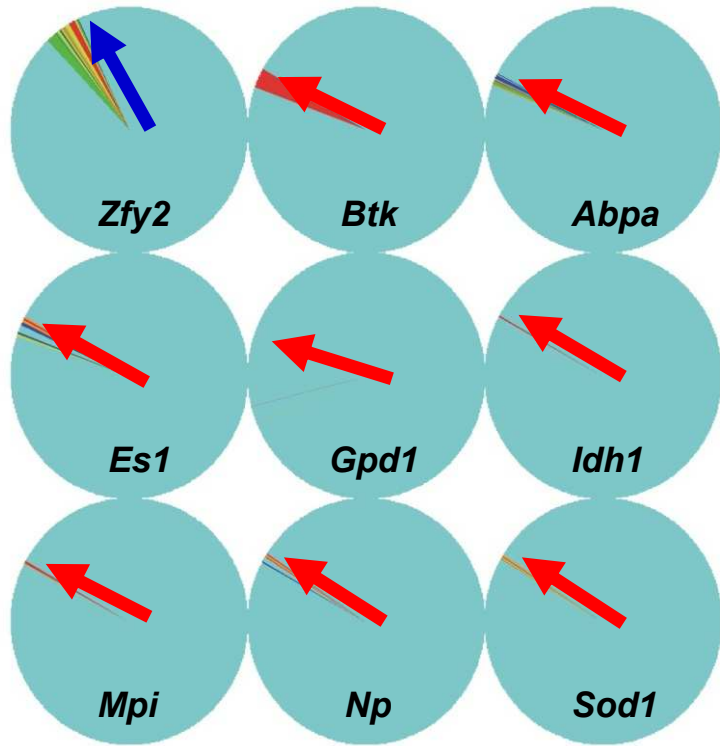
No. orientations = $N(N - 1)$

⇒ 3 sites: 6 different directions

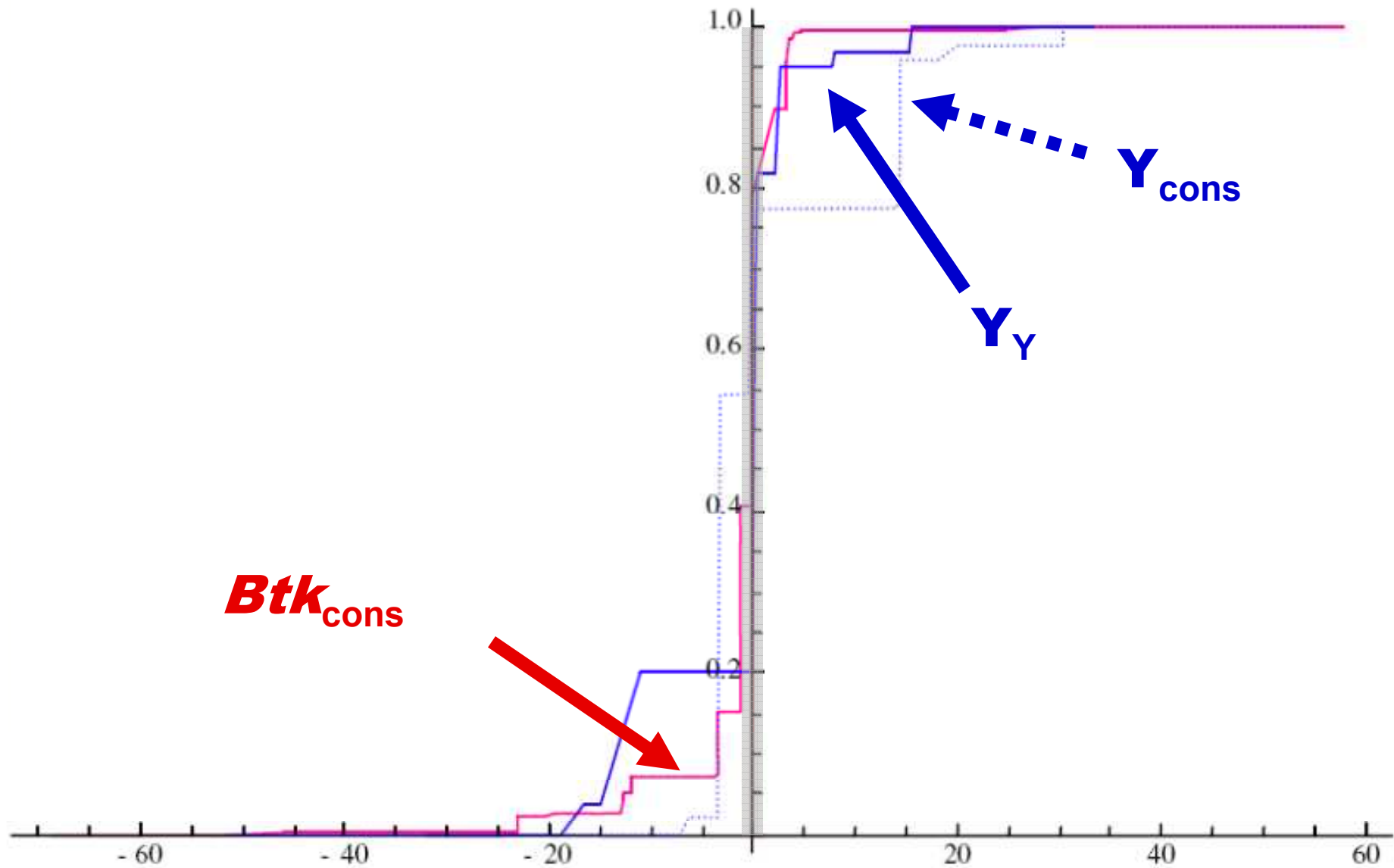
⇒ 20 sites: 380 directions
accuracy $\approx 1^\circ$

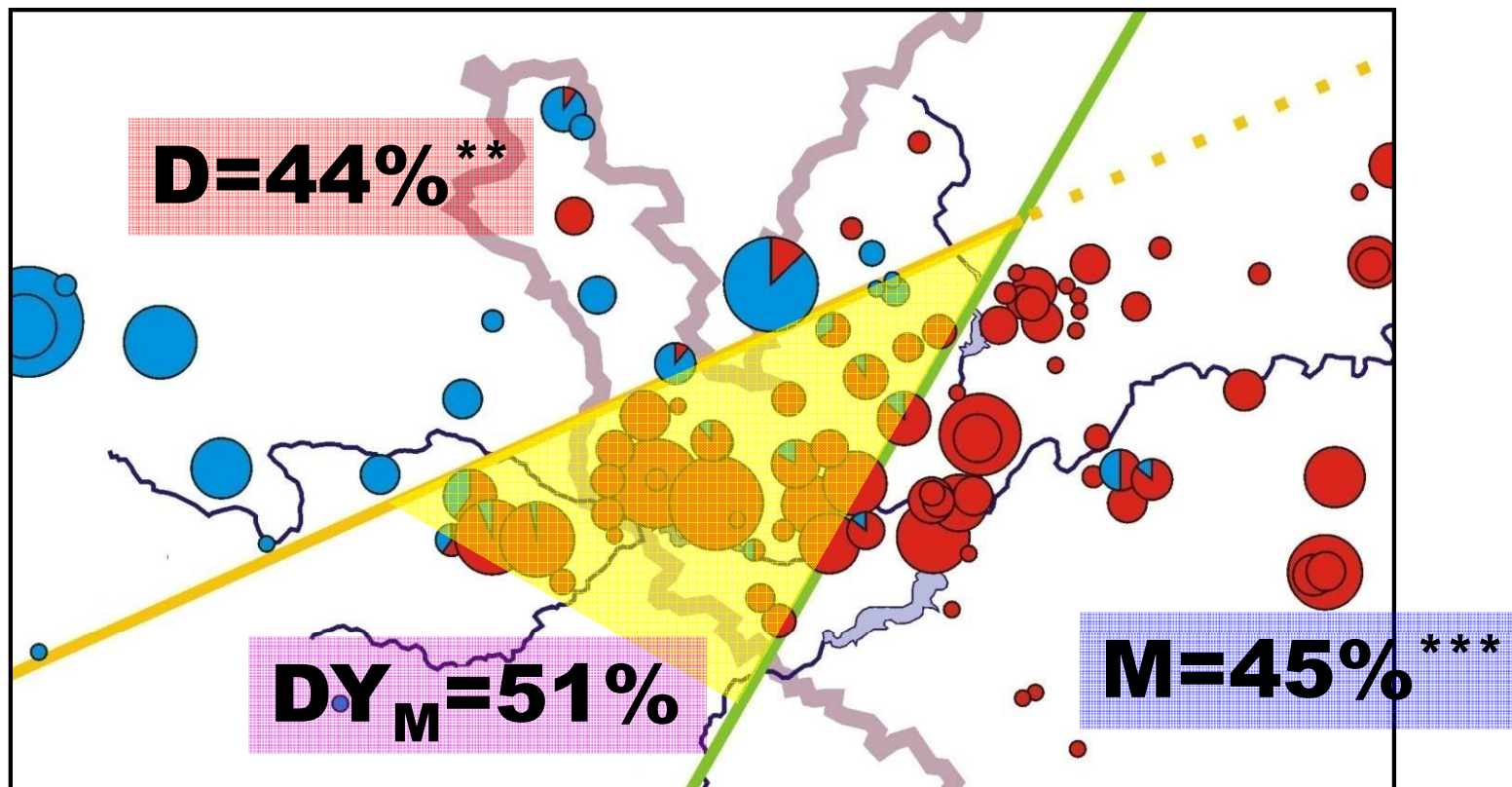
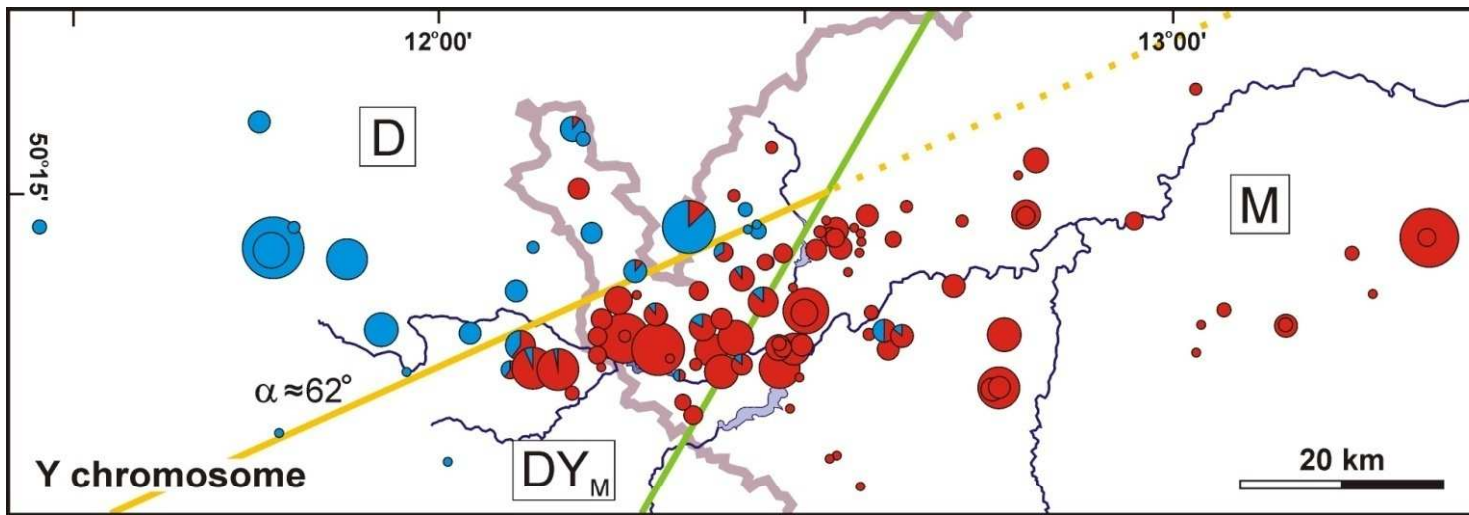
most likely direction





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

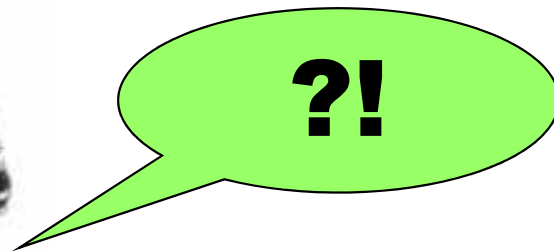
50%

50%

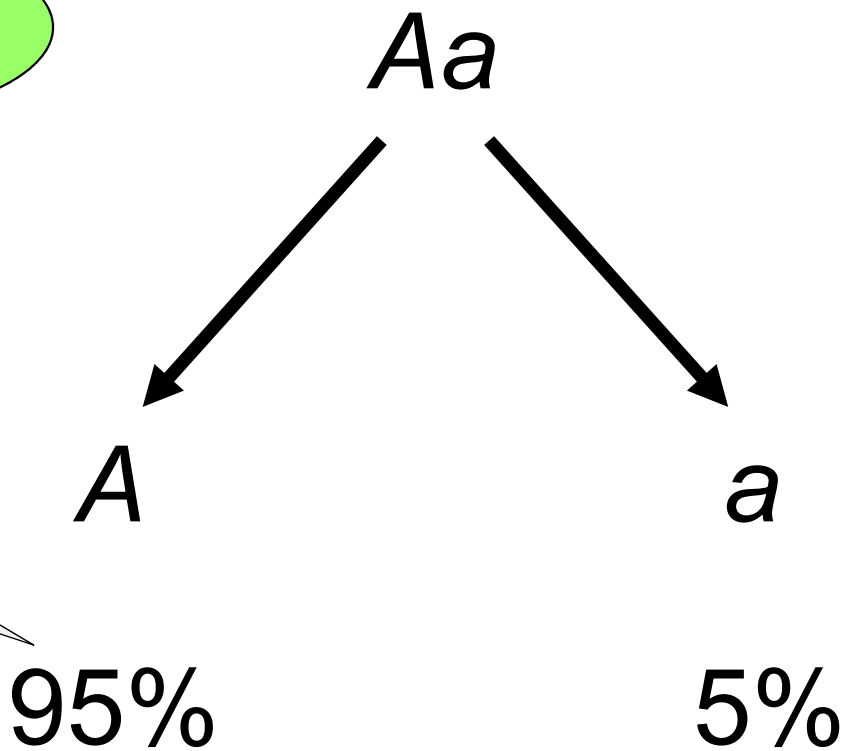
Intragenomový konflikt vede k většímu zastoupení některého genomového elementu v příští generaci



Gregor Mendel



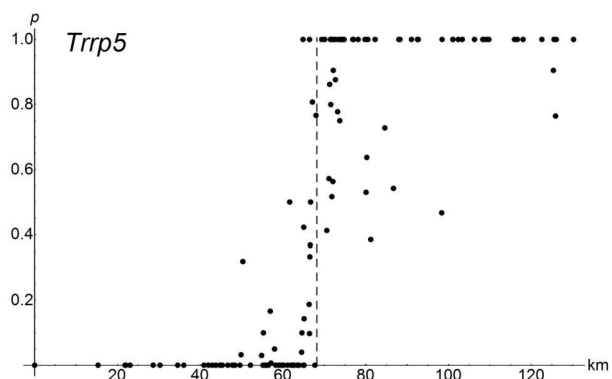
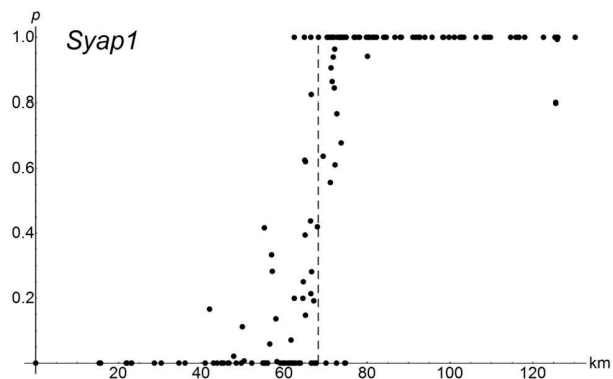
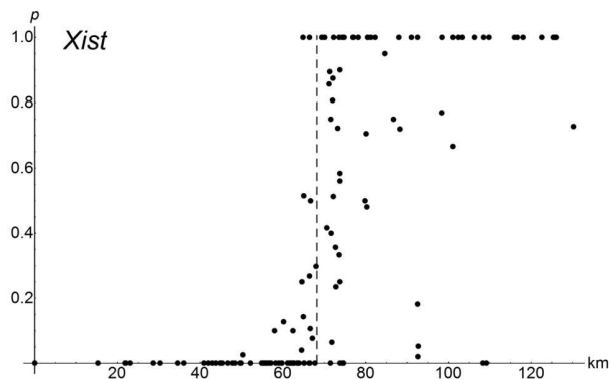
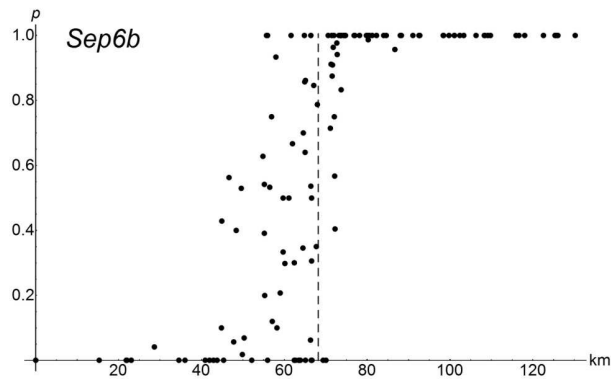
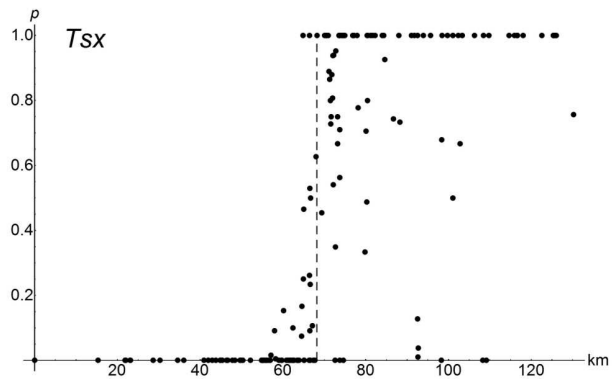
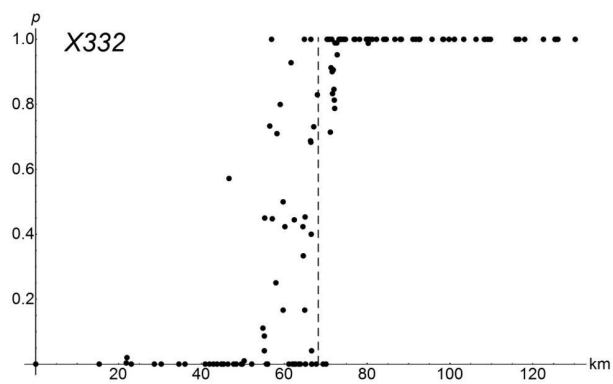
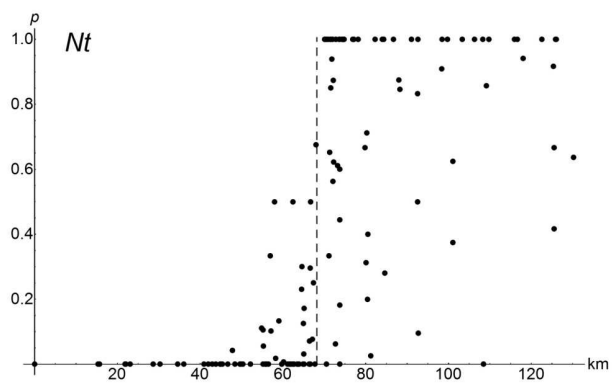
„drive“ (tah)



vychýlení segregáčího (transmisního) poměru

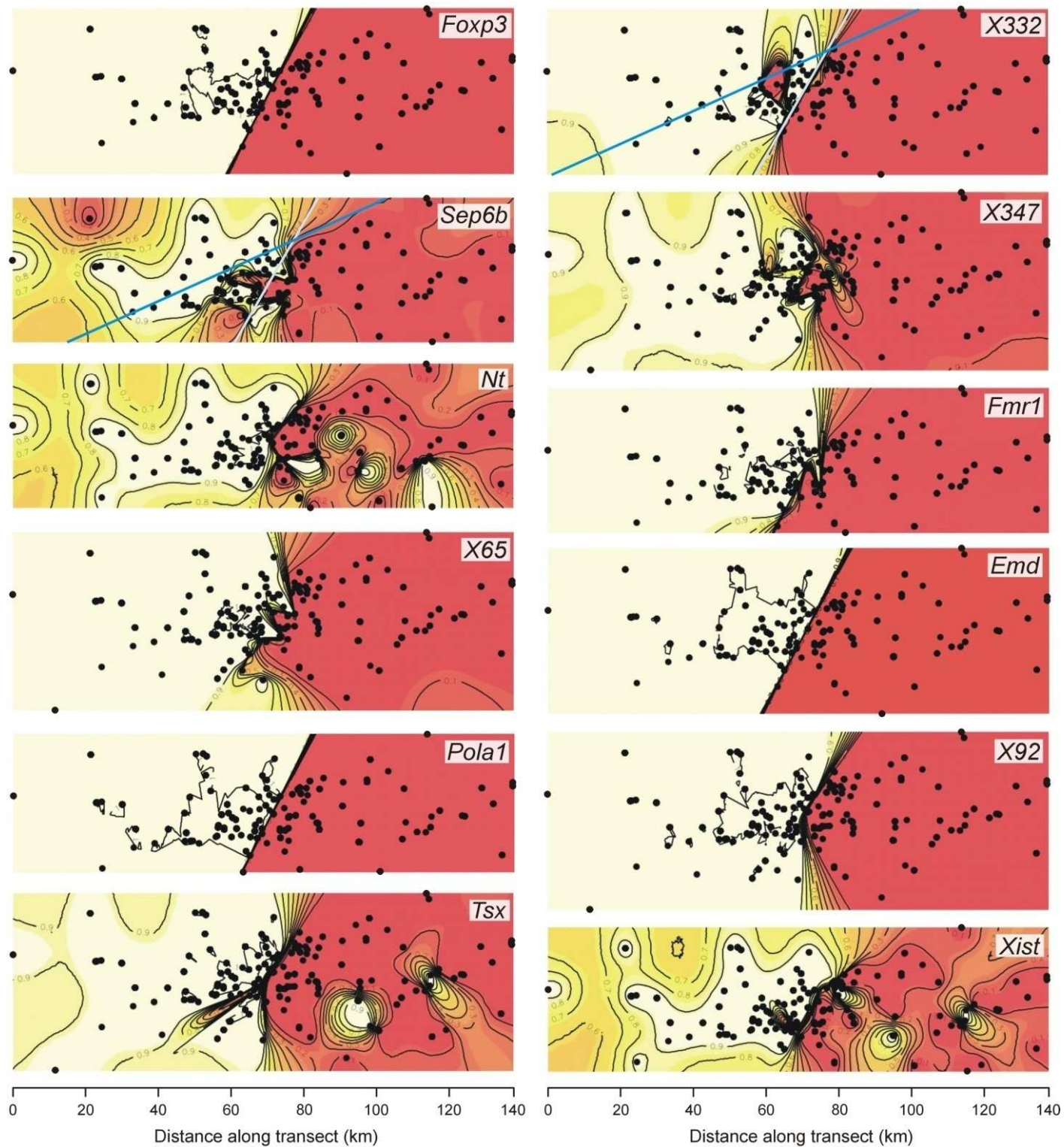
= segregation distortion (SD)

= transmission ratio distortion (TRD)



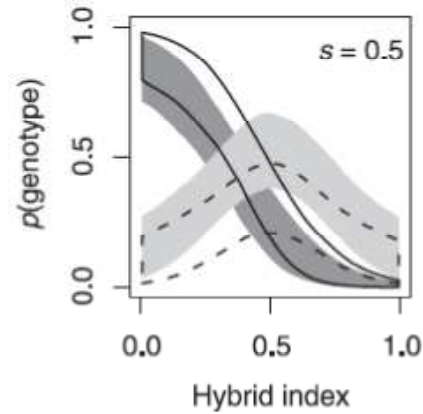
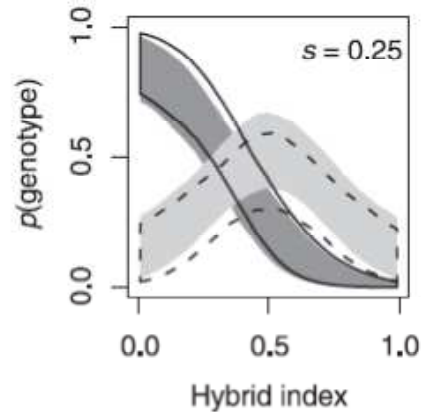
Problémy – chromozom X

Chr. X - 2D analýza Geneland

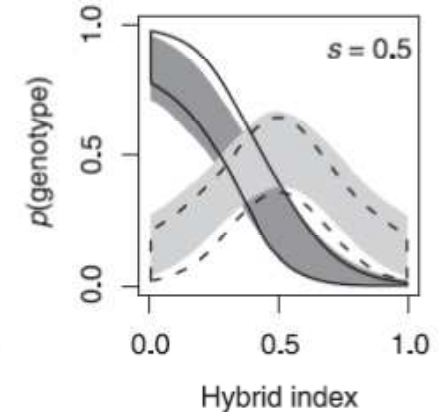
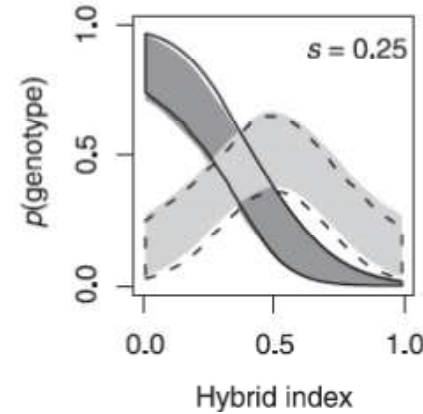


Celogenomová analýza – „genomické klíny“

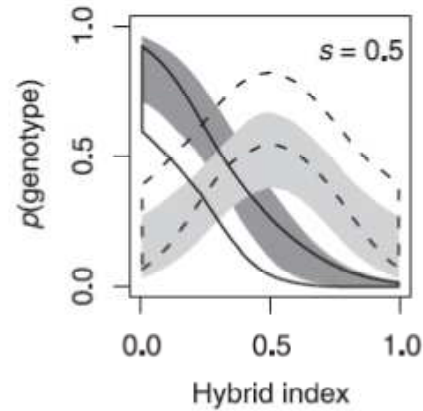
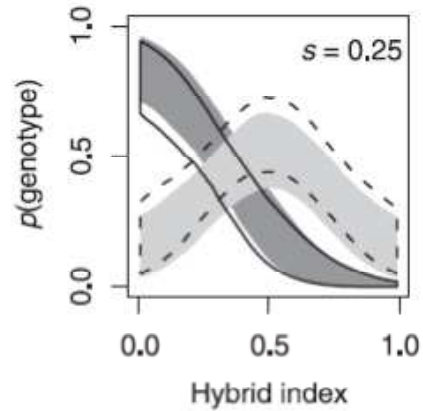
A. Underdominance



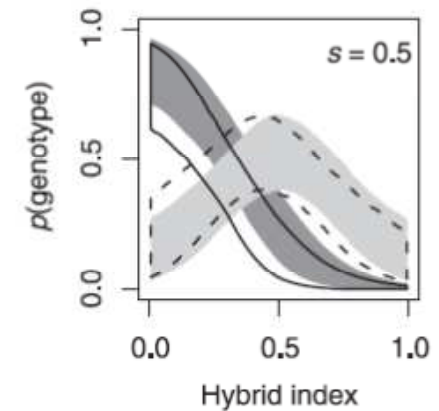
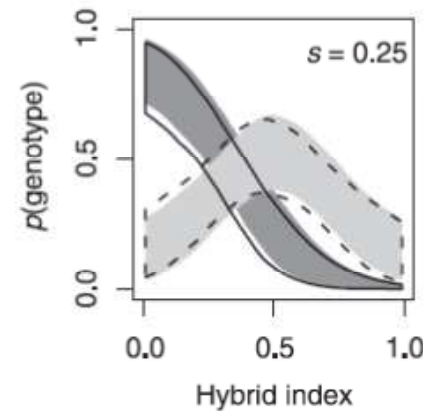
C. Epistasis



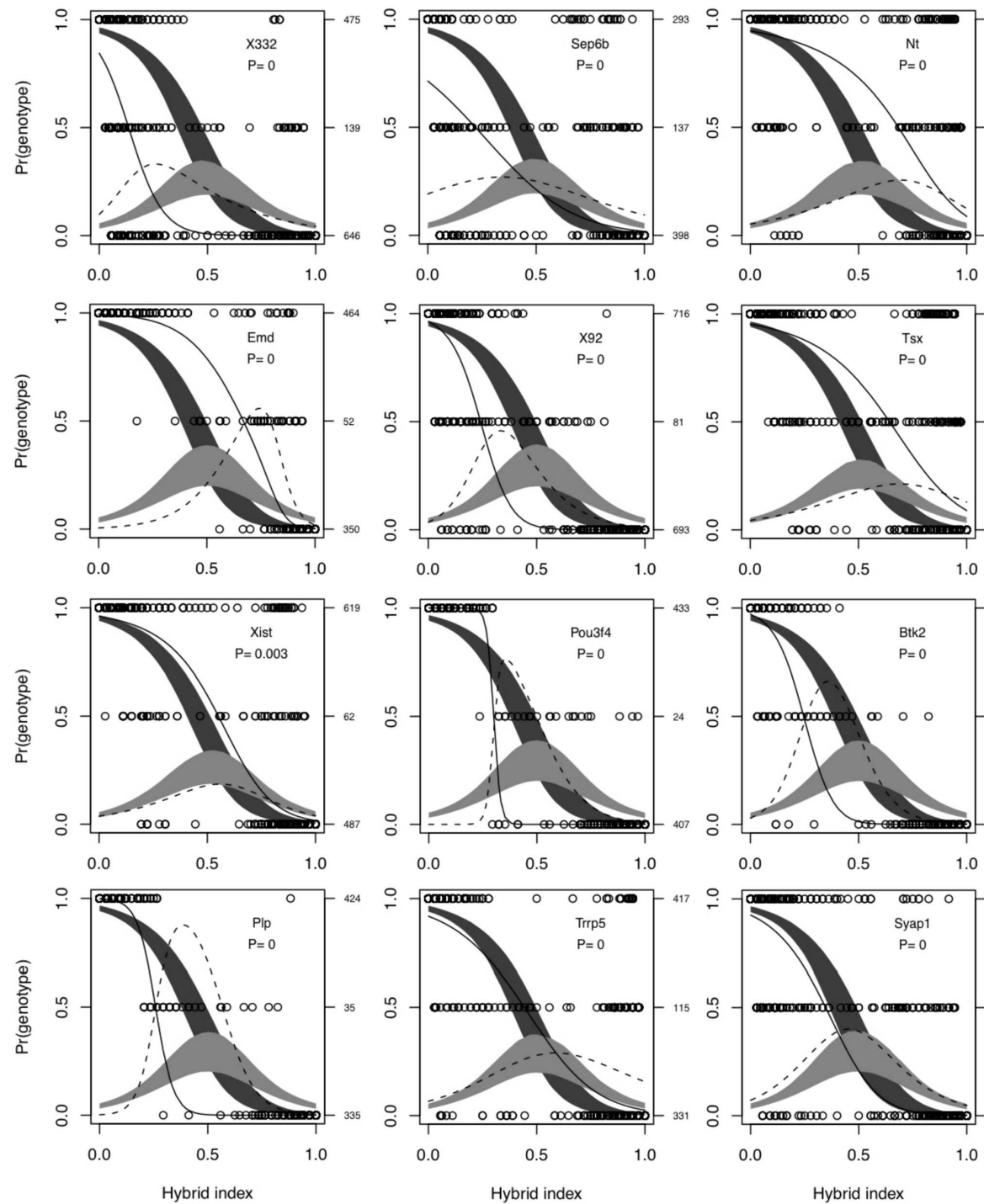
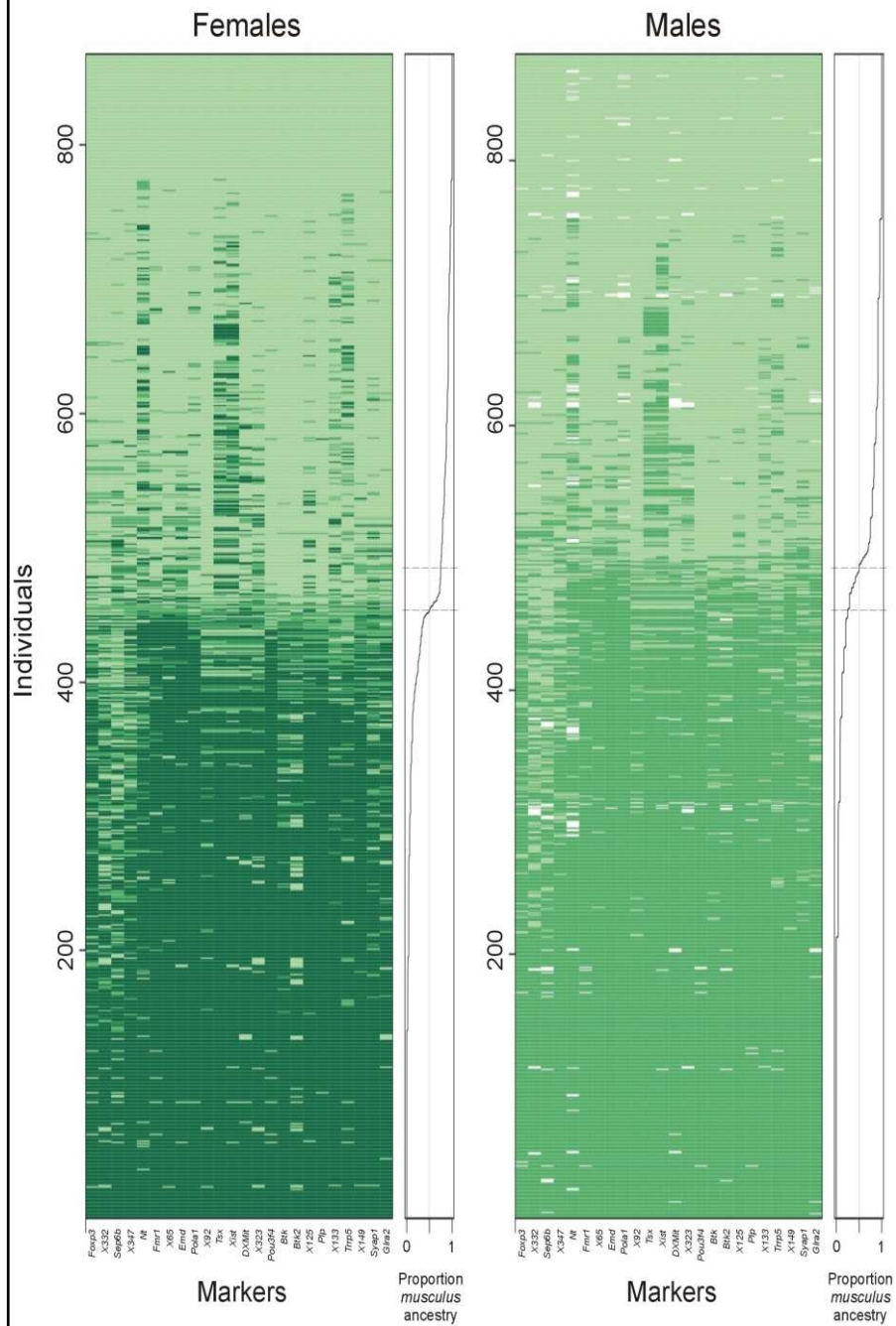
B. Overdominance



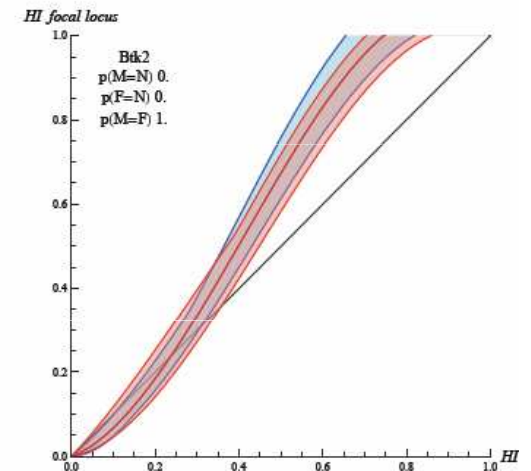
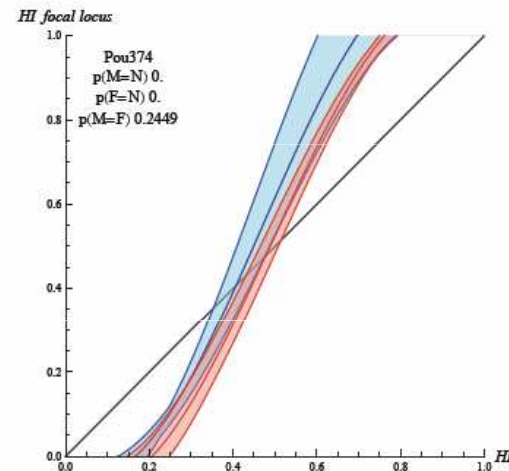
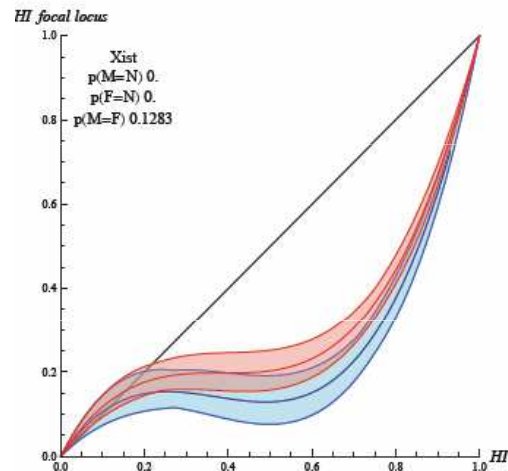
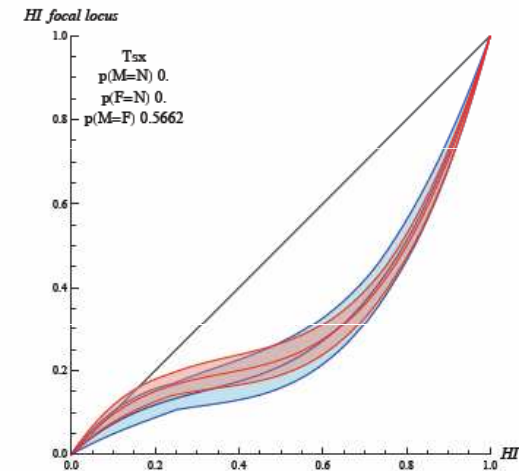
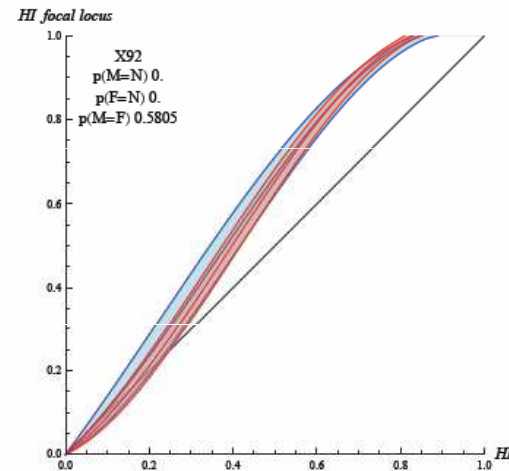
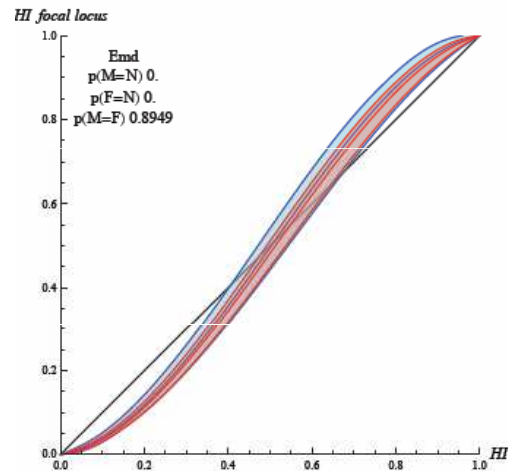
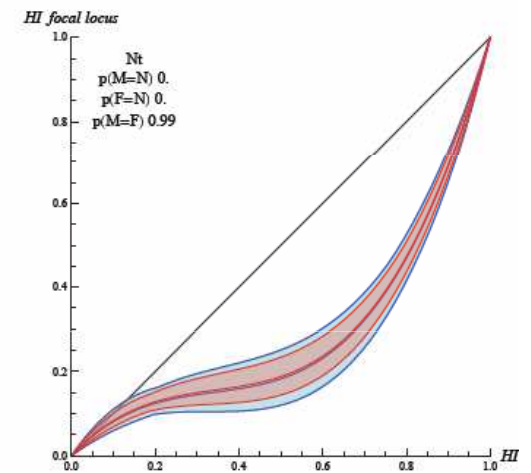
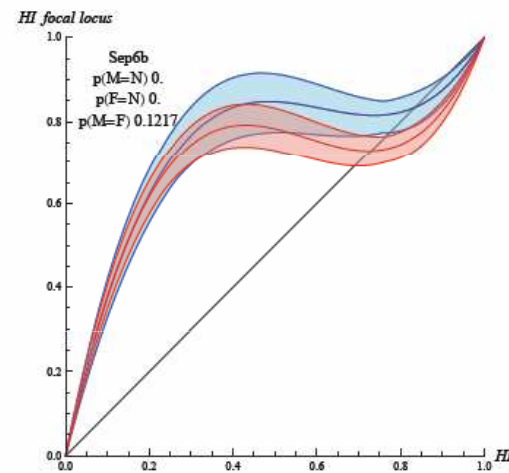
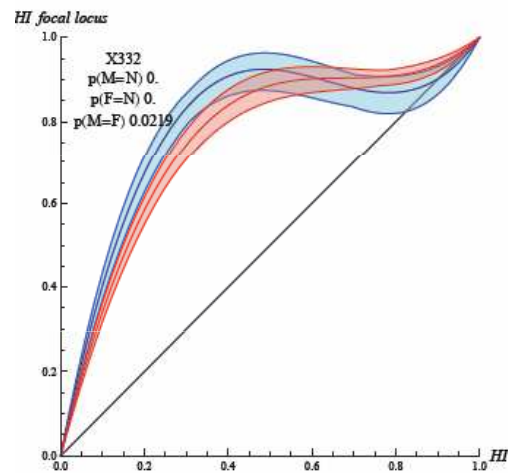
D. Directional selection



Z. Gompert & A. Buerkle

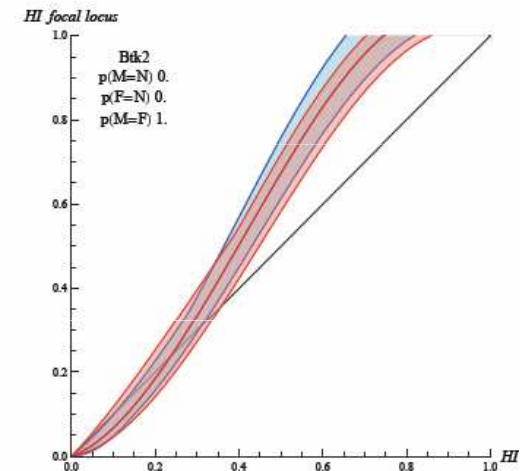
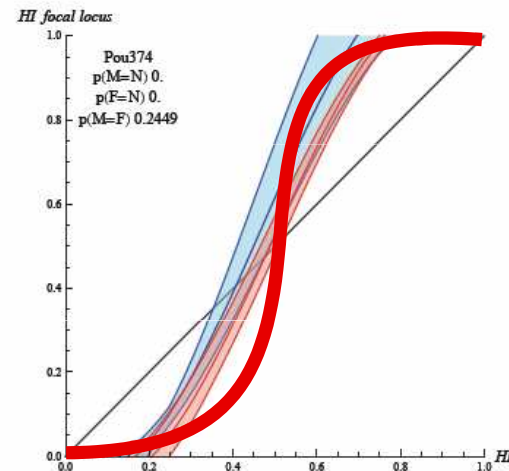
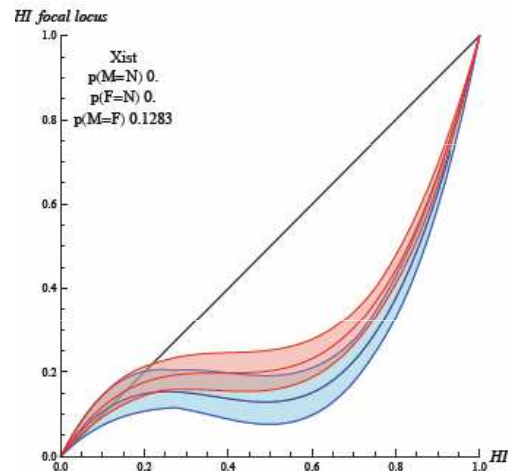
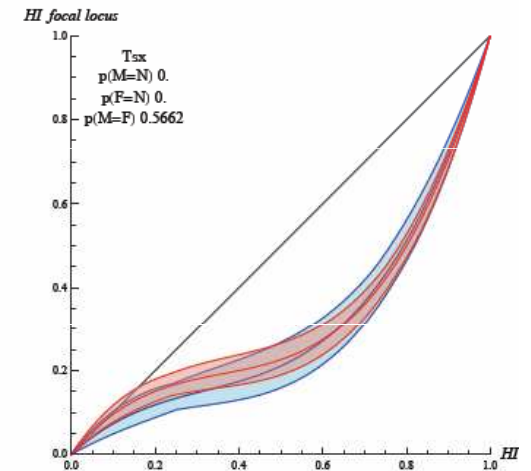
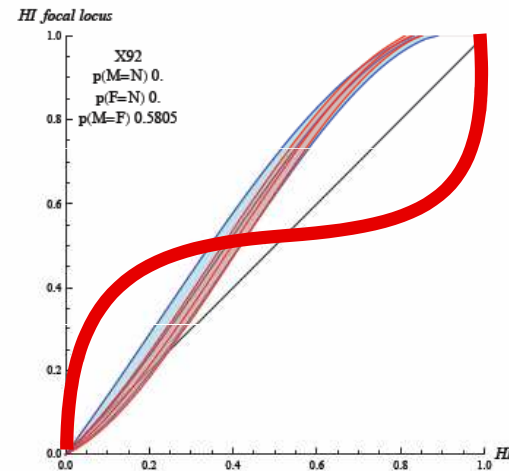
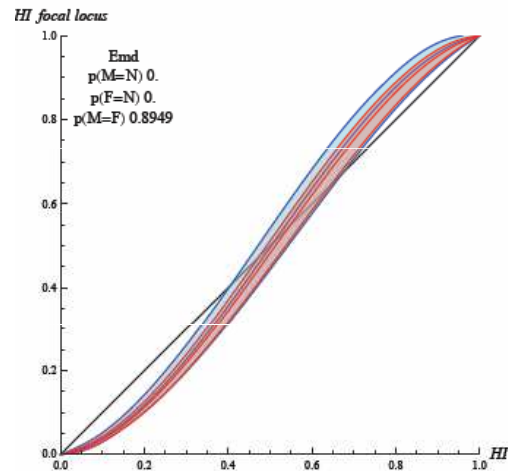
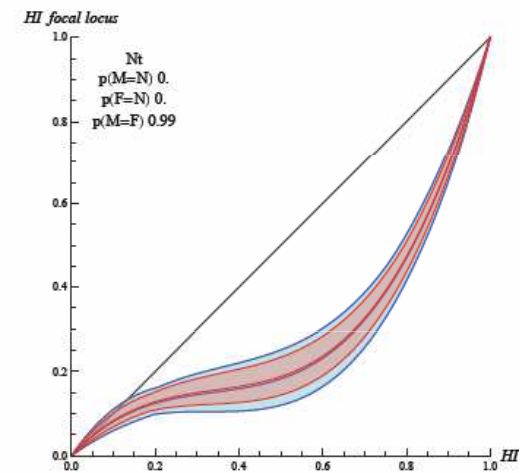
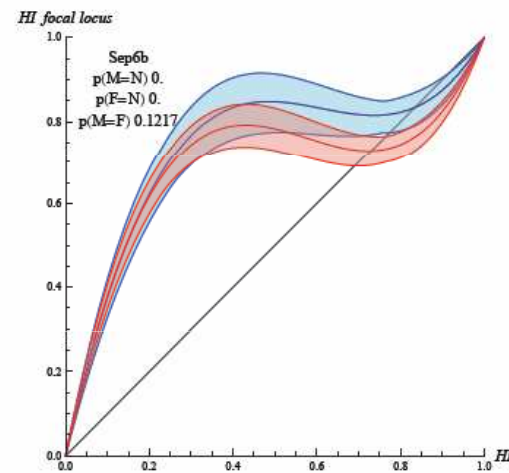
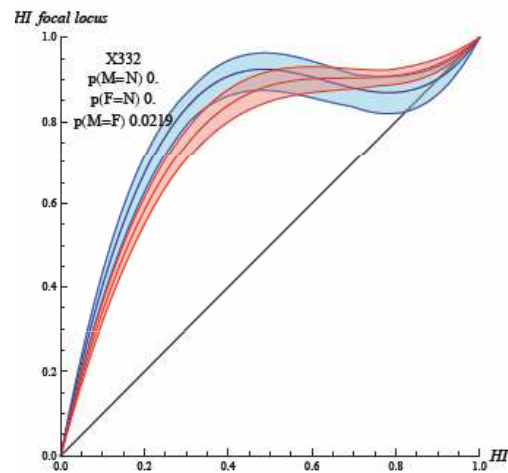


Konkordanční analýza



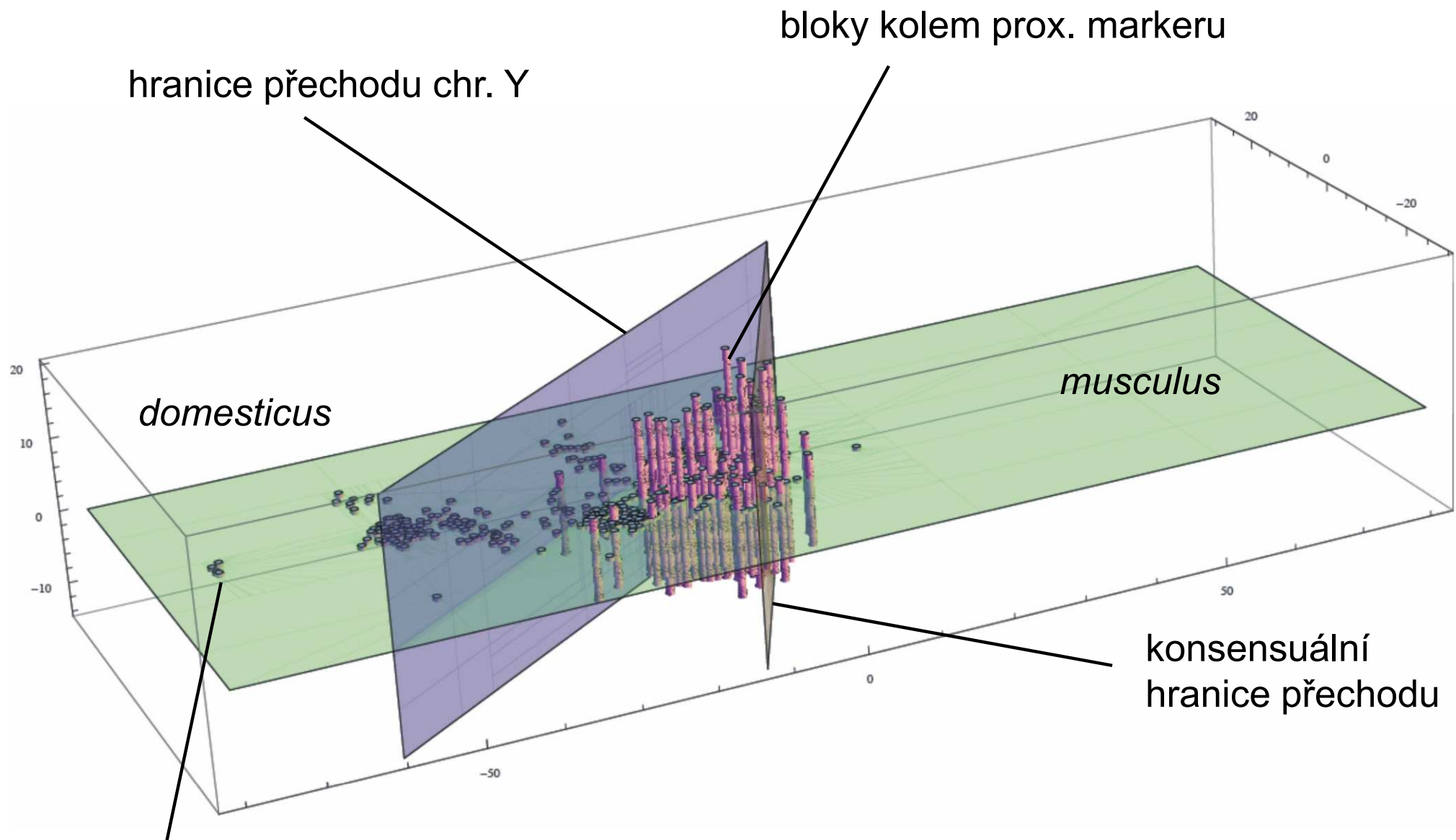
S.J.E. Baird

Konkordanční analýza



S.J.E. Baird

Proximální marker na chr. X



hranice přechodu chr. Y

bloky kolem prox. markeru

domesticus

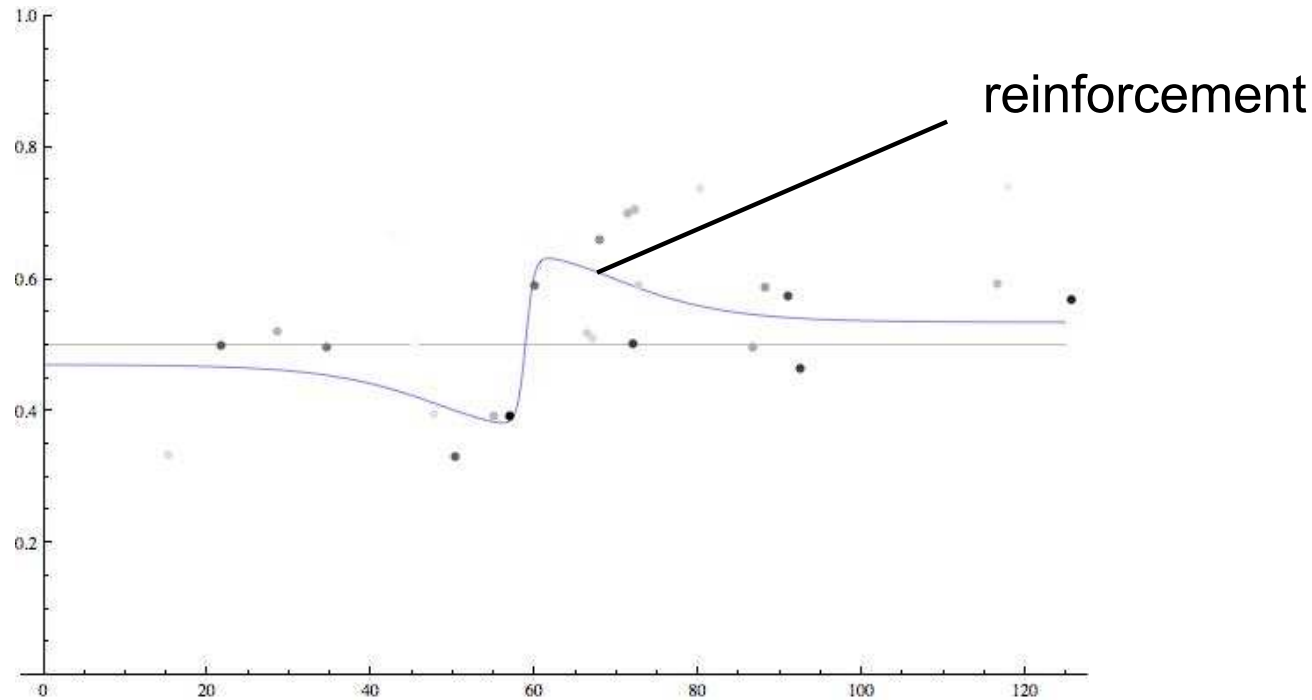
musculus

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

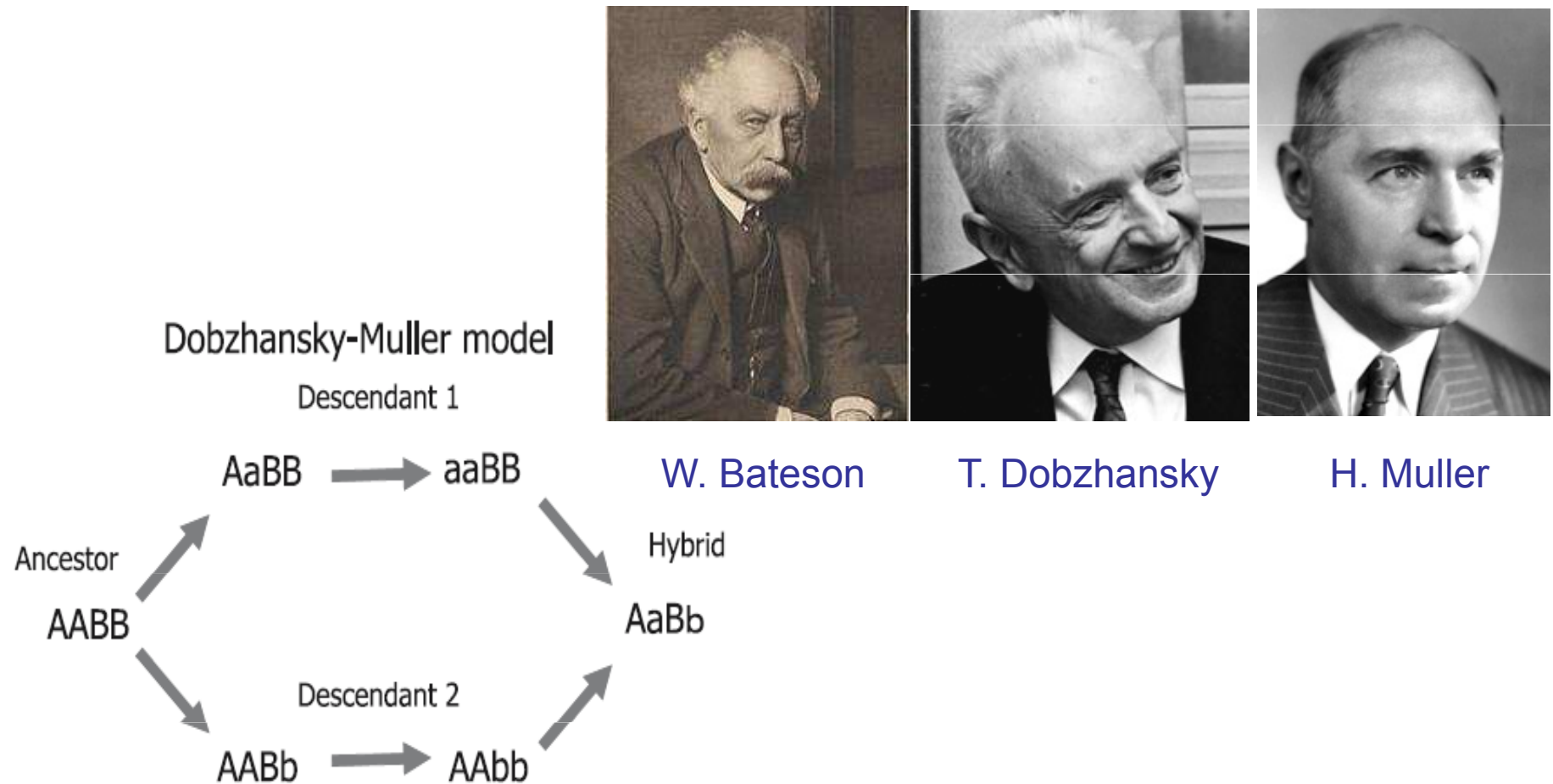
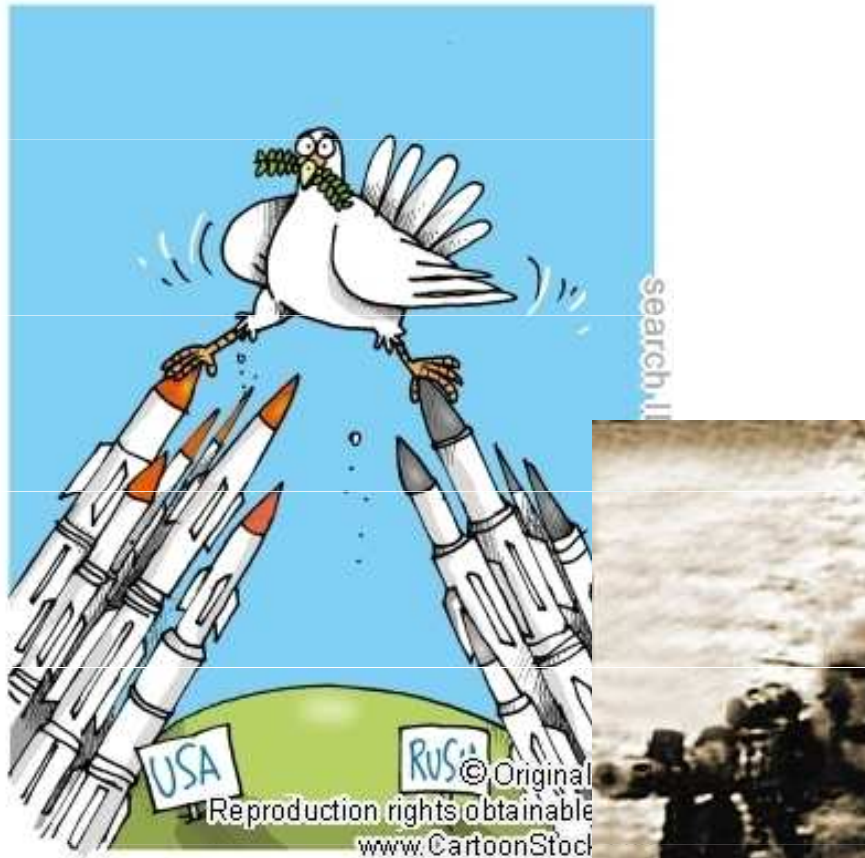
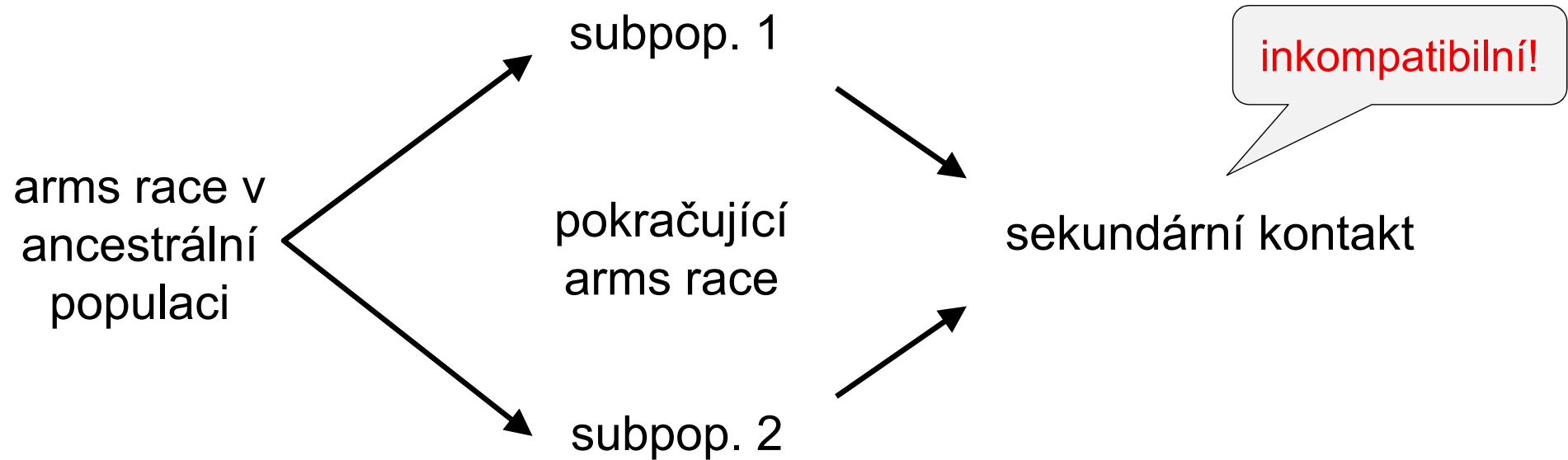


Fig. 1 The Dobzhansky–Muller model for postzygotic isolation (see text for a full explanation)

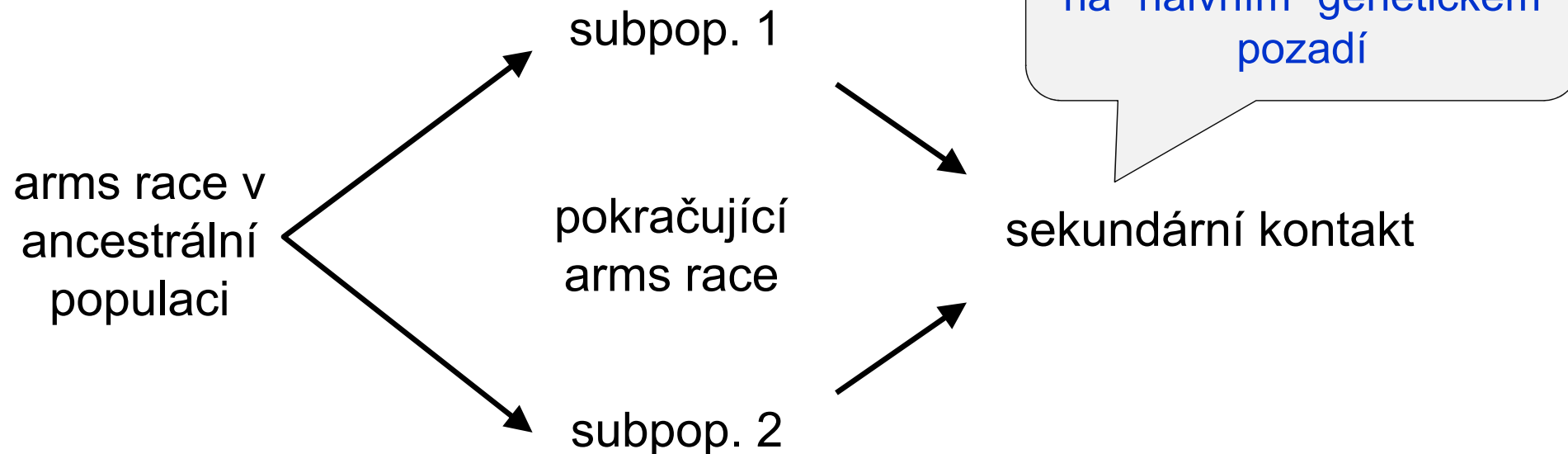
„Závody ve zbrojení“ a sekundární kontakt



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

Absence hybridizace

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

Náhodné křížení, hybridní roj

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

Hybridizace bez výraznější introgrese, křížení nezávisí na pohlaví

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

Hybridizace bez introgrese, křížení závisí na pohlaví

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

Hybridi se častěji kříží s méně diskriminujícím druhem

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

Symetrická introgrese do obou druhů

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

Možná introgrese, křížení závislé na pohlaví

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

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