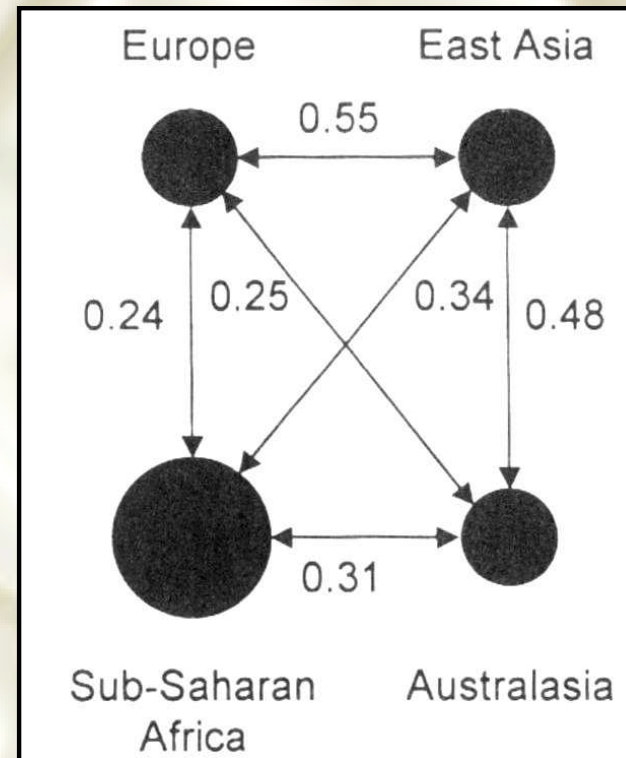
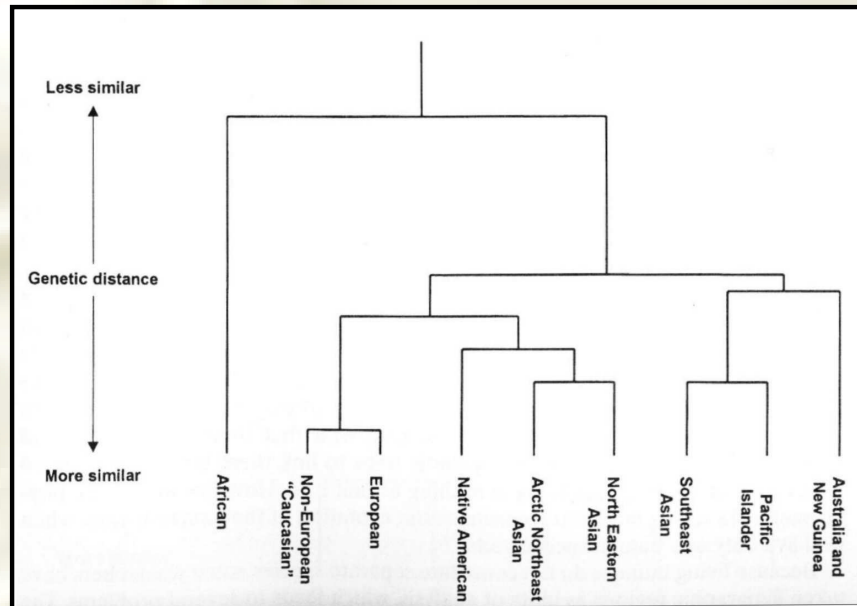
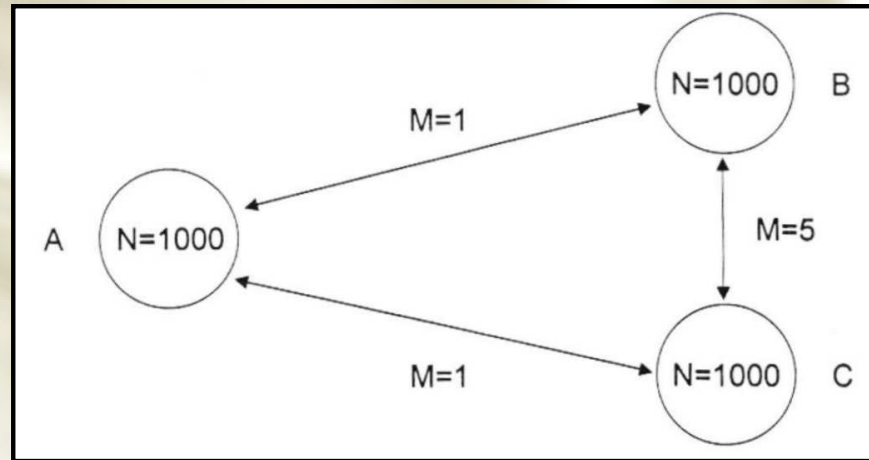


# Genetické rozdíly mezi populacemi aneb něco o migracích a genovém toku



# **Genetické rozdíly mezi populacemi** **aneb něco o migracích a genovém toku**

**1) Genetická vzdálenost populací a její příčiny**

**2) Stanovení genetické rozmanitosti mezi populacemi člověka**

**3) Proč jsou subsaharské africké populace geneticky vzdálenější od populací ostatních?**

- Genetická vzdálenost je důsledkem fylogenetického větvení (Out of Africa)**
- Genetická vzdálenost je důsledkem rozdílů v genovém toku (Out of Africa + multiregionální model)**
- Vliv regionálních rozdílů v populační velikosti**

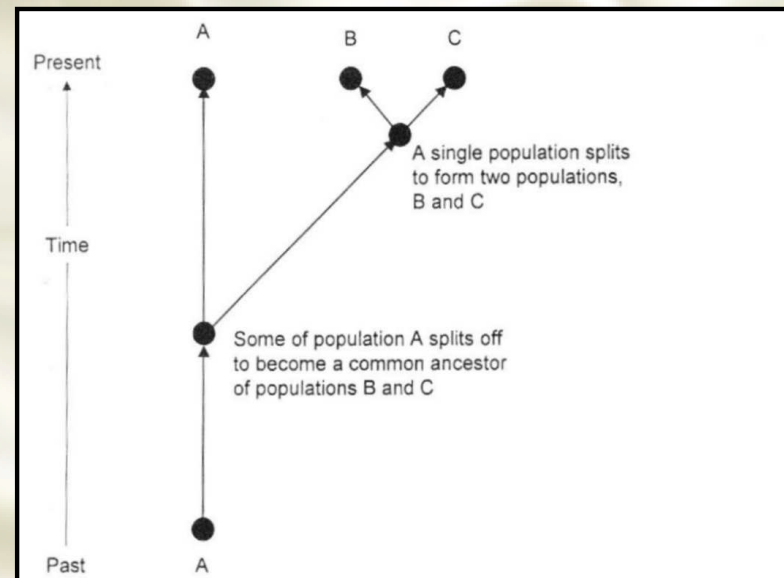
**4) Představy o dávné migraci**

Pomocí genetické rozmanitosti, kterou se populace liší, můžeme určit **do jaké míry jsou si příbuznější** – **jaká je mezi nimi genetická vzdálenost**

### Co může genetickou odlišnost mezi populacemi zapříčinit?

- **například populace B a C mohou sdílet mladšího společného předka** (jsou si tedy podobnější)

scénář: z populace A se někdy v minulosti odštěpila populace, která se později rozdělila na dvě populace B a C = B a C sdílejí MRCA a jsou si proto navzájem podobnější než se vzdálenější populací A



- toto „štěpení“ populací se označuje jako **fylogenetické (populační) větvení**
- je to **jeden ze způsobů, jak vyjádřit** genetické rozdíly mezi populacemi – **pomocí fylogenetických stromů rekonstruujeme historii**

- konstrukce fylogenetických stromů je vhodnější a běžně používána spíše pro vyjádření genetické vzdálenosti mezi druhy, avšak lze ji dobře využít i v rámci druhu
- **v tomto pojetí je populace A nejstarší**, B a C jsou mladší = **takto vyjádřená genetická vzdálenost odráží stáří populace**

# Genetické rozdíly mezi populacemi aneb něco o migracích a genovém toku

1) Genetická vzdálenost populací a její příčiny

2) Stanovení genetické rozmanitosti mezi populacemi člověka

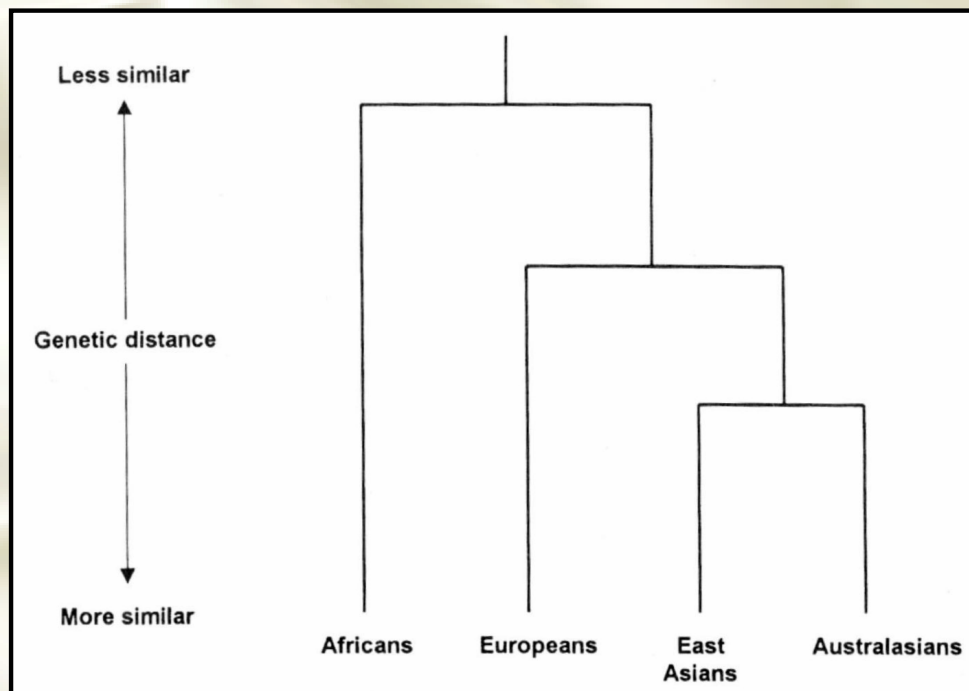
3) Proč jsou subsaharské africké populace geneticky vzdálenější od populací ostatních?

- Genetická vzdálenost je důsledkem fylogenetického větvení (Out of Africa)
- Genetická vzdálenost je důsledkem rozdílů v genovém toku (Out of Africa + multiregionální model)
- Vliv regionálních rozdílů v populační velikosti

4) Představy o dávné migraci

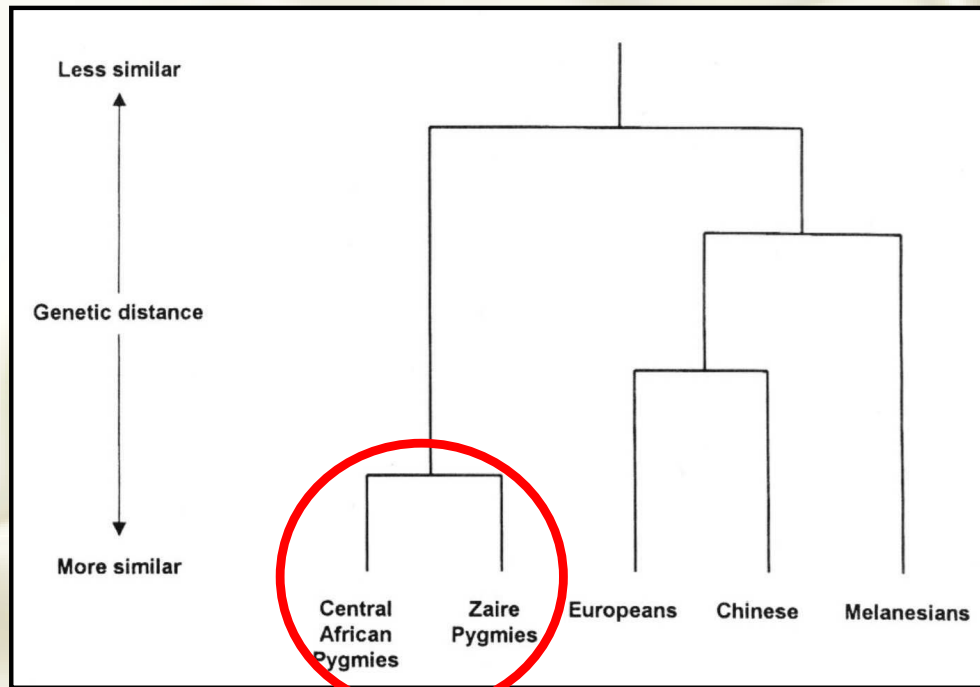
## 2) Stanovení genetické rozmanitosti mezi populacemi člověka

- pokud studujeme **genetickou vzdálenost jako rozdíly v genetické informaci** (např. polymorfismus alel nebo sekvenční rozdíly)
- pak zjištěné **genetické vzdálenosti vyjadřujeme graficky** nejčastěji **pomocí metody klastrové analýzy** – výsledkem jsou fylogenetické stromy, kde jsou si **geneticky bližší populace umístěny ve stejném klastru**

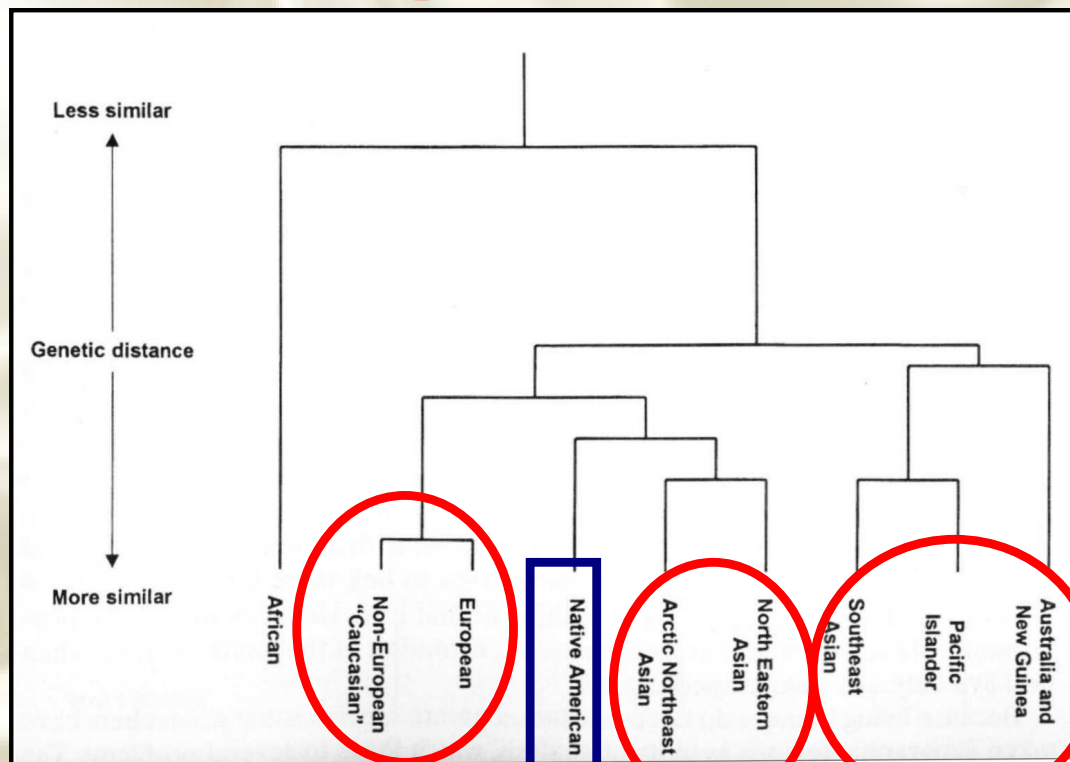


37 klasických genetických markerů,  
celkem 93 alel (Relethford a Harpending,  
1995)

- východoasijské a australské populace jsou si geneticky nejpodobnější, pak následují evropské populace
- **africké populace jsou geneticky nejodlišnější**



99 RFLP polymorfizmů (Bowcock *et al.*, 1991)



120 klasických genetických markerů  
(Cavalli-Sforza *et al.*, 1994)

- vytvořily se klastry:
  - Evropa-Střední Východ-Severní Afrika
  - Severovýchodní Asie
  - Jihovýchodní Asie-Austrálie-Oceánie
  - původní obyvatelé Ameriky jsou v klastru Severovýchodní Asie = migrace
  - a opět Afrika jako geneticky nejodlišnější

Většina výsledků studií genetické vzdálenosti mezi lidskými populacemi tedy ukazuje, že **Afrika je geneticky nejodlišnější populací od všech ostatních.**



# Genetické rozdíly mezi populacemi aneb něco o migracích a genovém toku

1) Genetická vzdálenost populací a její příčiny

2) Stanovení genetické rozmanitosti mezi populacemi člověka

**3) Proč jsou subsaharské africké populace geneticky vzdálenější od populací ostatních?**

- **Genetická vzdálenost je důsledkem fylogenetického větvení (Out of Africa)**
- **Genetická vzdálenost je důsledkem rozdílů v genovém toku (Out of Africa + multiregionální model)**
- **Vliv regionálních rozdílů v populační velikosti**

4) Představy o dávné migraci

Proč jsou subsaharské africké populace geneticky vzdálenější od populací ostatních?

- A) již v roce 1973 Imaizumi *et al.* navrhují, že příčinou je **izolovanost** populací saharskou pouští = vliv na **genový tok**
- B) když se v 80. letech objevuje model původu moderního člověka „Out of Africa“, začíná se příčina hledat ve fylogenetických přístupech – je to **odraz populačního odvětvení v dávné minulosti**

Genetická vzdálenost je odrazem:

- 1) **Fylogenetického větvení (Out of Africa)** – odraz jen stáří bez genového toku  
nebo
- 2) **Rozdílů v genovém toku (Out of Africa + multiregionální model)**

## 1) Genetická vzdálenost je důsledkem fylogenetického větvení - speciace (Out of Africa)

- populace, které se oddělí jsou mladší a tedy v současnosti geneticky podobnější
- na základě studií o genetické vzdálenosti víme, že evropské a asijské populace jsou si navzájem podobnější než jsou si podobné s africkou populací  
= evropské a asijské populace vznikly oddělením od společného předka mnohem později než se kterákoliv z nich oddělila od africké populace

### Problém:

- tento fylogenetický přístup dobře funguje, pokud uvažujeme **rozdílné druhy** (viz oddělení člověka od lidoopů, společný předek šimpanze a člověka apod.) – jeden druh se oddělí od původního a zůstává od něj oddělen (trvalá izolace)
  - = není zde genový tok a pokud sledujeme selekčně neutrální znaky, pak zvyšující se genetická vzdálenost je důsledkem mutací (a genového posunu)
  - = genetická vzdálenost = čas, který uplynul od oddělení obou druhů od společného předka

Analyzujeme však **současné** lidské populace = **jsme jeden druh**

- **možné řešení**: jako analyzované jednotky můžeme brát jednotlivé **geografické regiony**

*s tím však souvisí zase jiné problémy:*

- kam přesně umístit hranici např. mezi Evropou a Asií, když se jedná o propojený kontinent
- dále stavíme na předpokladu, že jednotlivé regiony představují oddělené evoluční jednotky



- avšak ani **geografická** vzdálenost (izolace) neeliminuje zcela **genový tok**
- **musíme tedy s genovým tokem tak jako tak počítat**

**Nemůžeme tedy dost dobře** odhadnout dobu, kdy došlo k odvětvení, oddělení jednotlivých populací (**čas odvětvení bude díky genovému toku mladší než ve skutečnosti byl**).

- největší genetická odlišnost afrických populací (jak ukazují fylogenetické stromy) **může** v každém případě odrážet její největší stáří („Out of Africa“)
- avšak to **nestačí k tomu, abychom zamítli multiregionální model**
  - v případě studia současné lidské populace (jsme jeden druh) **musíme uvažovat i s vlivy genového toku**

# Genetické rozdíly mezi populacemi aneb něco o migracích a genovém toku

1) Genetická vzdálenost populací a její příčiny

2) Stanovení genetické rozmanitosti mezi populacemi člověka

3) Proč jsou subsaharské africké populace geneticky vzdálenější od populací ostatních?

- Genetická vzdálenost je důsledkem fylogenetického větvení (Out of Africa)

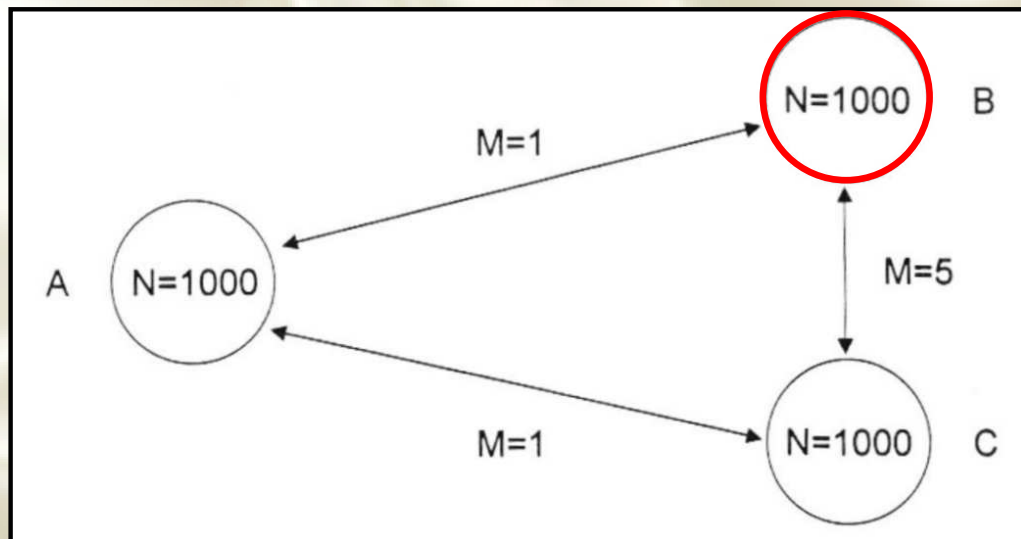
- **Genetická vzdálenost je důsledkem rozdílů v genovém toku (Out of Africa + multiregionální model)**

- **Vliv regionálních rozdílů v populační velikosti**

4) Představy o dávné migraci

### Ukažme si vztah mezi genovým tokem a genetickou vzdáleností na hypotetickém příkladu

- uvažujme tři populace – A, B a C
- každou tvoří 1 000 reprodukčně dospělých jedinců
- velikost populace se z generace na generaci nemění
- mezi populací A a B bude probíhat výměna 1 migranta za generaci (1 člověk přechází z A do B a jeden z B do A)
- dále probíhá také výměna 1 migranta za generaci mezi populací A a C
- a mezi populací B a C dochází k výměně 5 migrantů každou generaci



#### Migrační matice:

	A	B	C
A	998	1	1
B	1	994	5
C	1	5	994

Např. populace B je tvořena 994 původními jedinci, jedním migrantem z populace A a 5 migranty z populace C.

- údaje o počtech migrantů v matici můžeme převést na četnosti genového toku (vydělíme počtem jedinců ve sloupci)

### Migrační matice:

	A	B	C
A	0,998	0,001	0,001
B	0,001	0,994	0,005
C	0,001	0,005	0,994

- údaje v matici nyní představují **pravděpodobnosti**, že gen v daném sloupci přejde z daného řádku a naopak

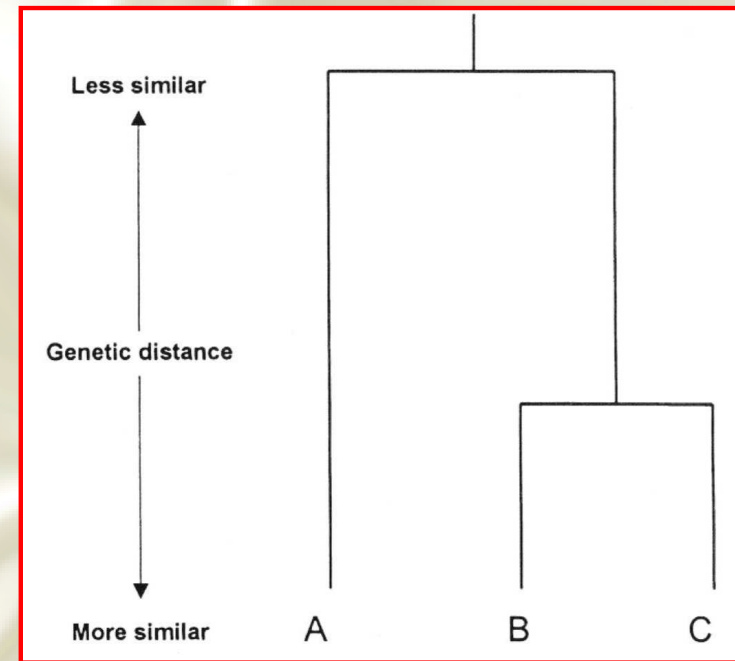
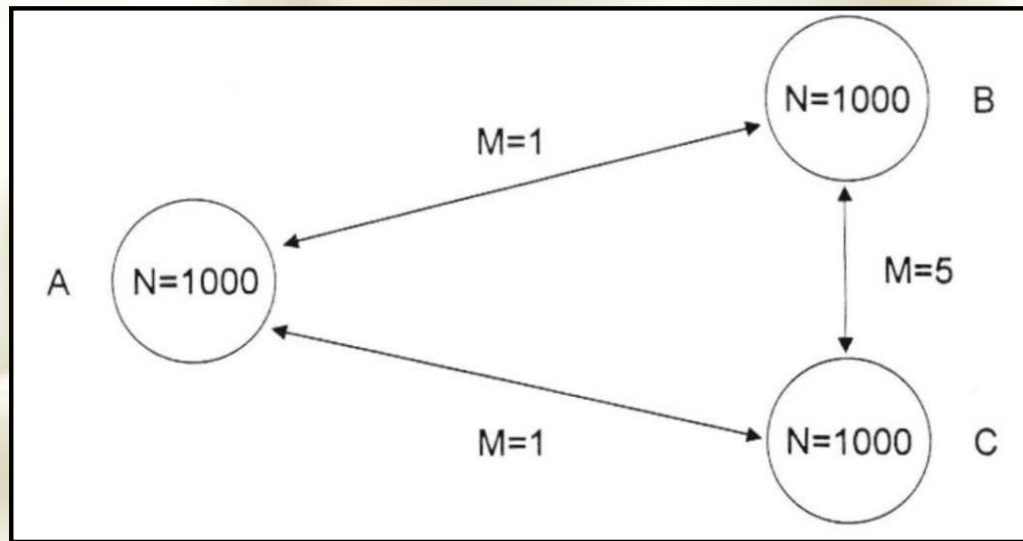
např. vidíme, že pravděpodobnost ve sloupci C pro řádek B je 0,005, což znamená, že je zde pravděpodobnost 0,005 pro to, že jakýkoliv gen přejde z populace C do populace B a naopak

- tyto hodnoty jsou jednoduše interpretovatelné jako **rychlost genového toku**

= největší rychlost genového toku je mezi populacemi B a C (0,005), která je větší než úroveň genového toku mezi populacemi A a B (0,001) nebo mezi A a C (0,001)

= na základě genového toku jsme schopni předpovědět, že populace **B a C si budou geneticky podobnější jedna druhé než každá z nich s populací A**



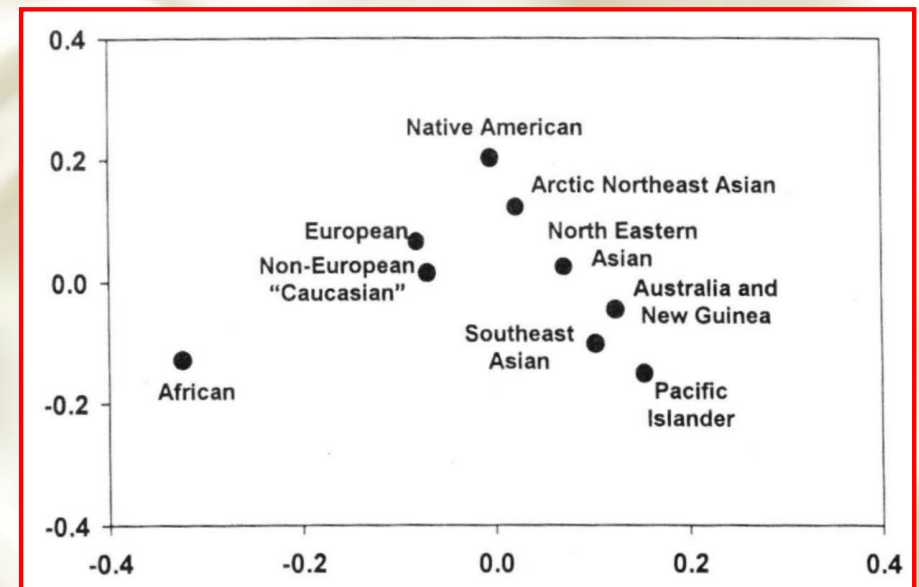
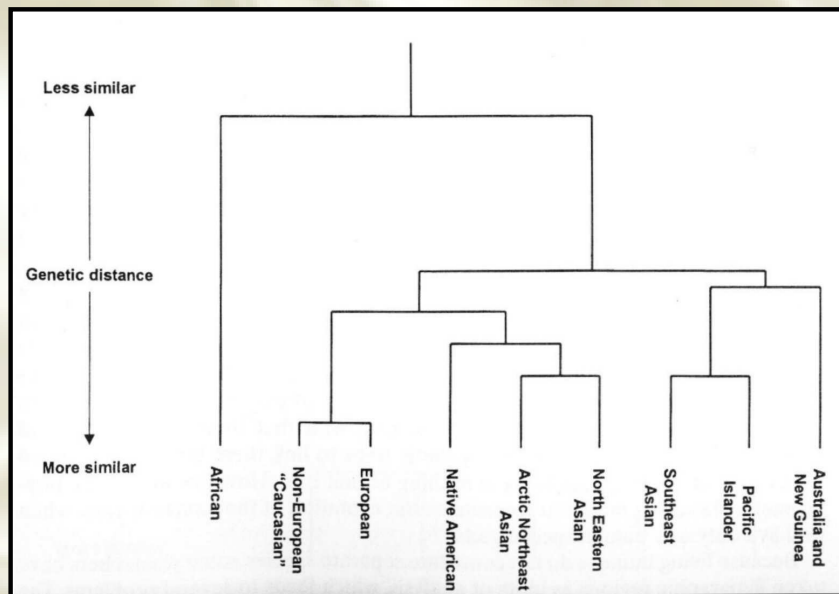


- podle tohoto modelu jsou **odvozené genetické vzdálenosti vyjádřeny** ve výše uvedeném **dendrogramu**
  - vidíme, že populace B a C jsou si geneticky podobnější než s populací A
  - příčinou této podobnosti je však větší genový tok mezi populacemi B a C než s populací A
- = tento **strom jsme tedy schopni vysvětlit pouze na základě genového toku bez potřeby populačního odvětvování**, vůbec nepotřebujeme znát detailně historii

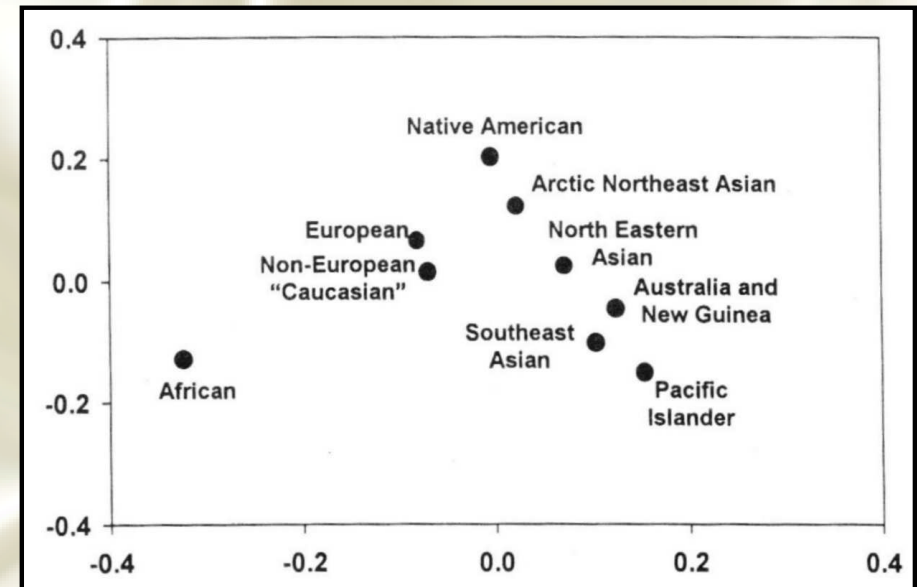
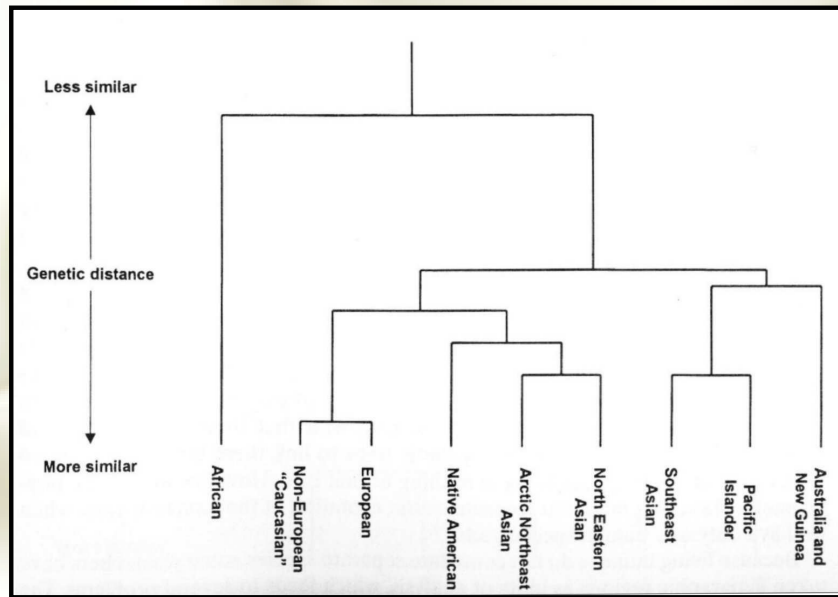
## Závěr:

Genetická odlišnost Afriky tedy může odrážet nízkou úroveň genového toku s ostatními regiony mimo Afriku.

Pro popis **vlivu rozdílného genového toku** mezi populacemi různých regionálních oblastí je mnohem **vhodnějším** použití jiné grafické metody v podobě „mapy“



- v tomto grafickém znázornění jsou si **geneticky podobnější populace umístěny blíže k sobě**
- lze je číst jako mapy – **mapy genetických vzdáleností** – **blíže body na mapě jsou si bližší také geneticky**



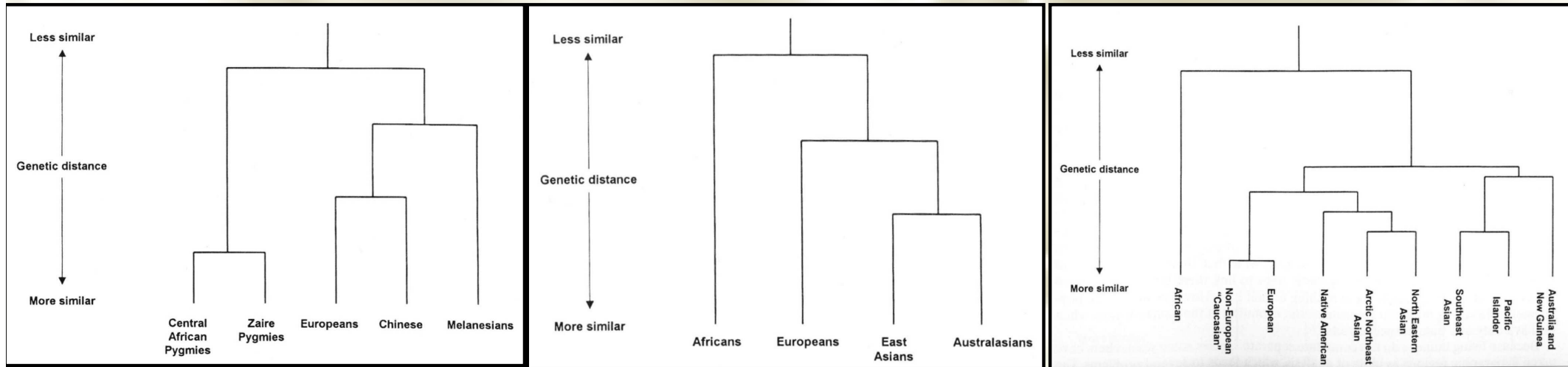
- dobře **vystihuje genetickou odlišnost**

- dobře **vystihuje genetickou vzdálenost**, která je **ovlivněna genovým tokem**, vykazuje tak vysokou korelaci s geografickou polohou a vzdáleností

s geografickou vzdáleností se snižuje genový tok

Používají se obě znázornění.

## Shrnutí obou přístupů:



**Stejné výsledky** ze studia regionální genetické vzdálenosti (viz stromy výše) **mohou být odrazem jak fylogenetického větvení, tak** mohou být **odrazem variability genového toku mezi regionálními populacemi.**

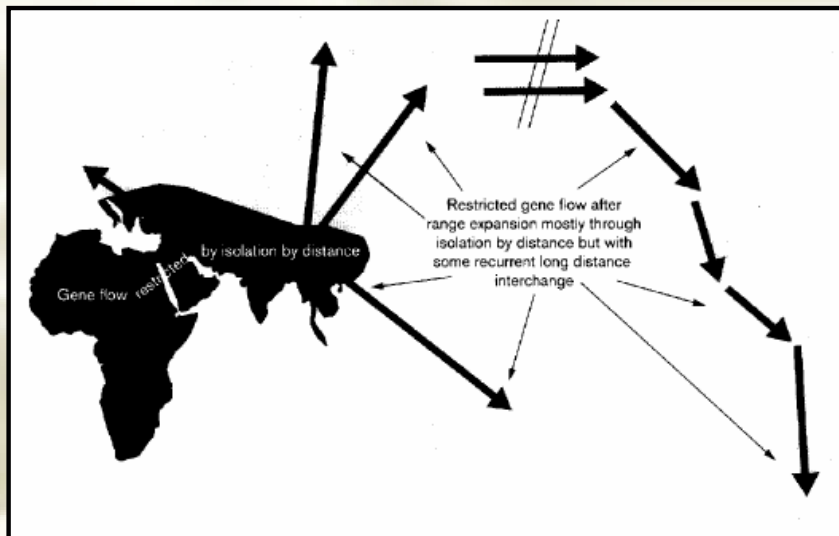
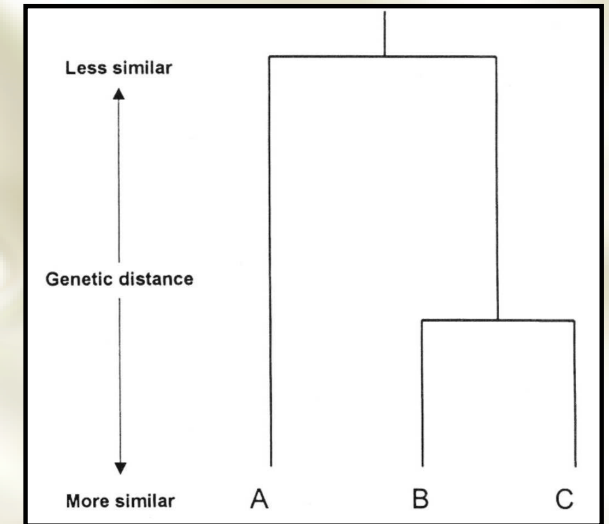
Pokusme se nyní ověřit, že genetická odlišnost afrických populací je důsledkem menšího genového toku s populacemi mimo Afriku.

## Hypotéza:

**Genetická odlišnost Afriky může odrážet nízkou úroveň genového toku mezi Afrikou a ostatními regiony mimo Afriku.**

- genový tok dělá populace podobnějšími = je-li nějaká populace výrazněji odlišná (A), pak je zde genový tok s těmito populacemi slabší než je mezi populacemi podobnějšími
- tedy např. by to znamenalo, že počet migrantů mezi Afrikou a Asií je menší než mezi Asií a Evropou

= **hypotéza o omezeném genovém toku** afrických populací



(Templeton 1997)

- **genový tok mezi Afrikou a Asií nebo Afrikou a Evropou je slabší** než mezi asijskými a evropskými populacemi **z důvodu geografické izolace vzdáleností** = asijské a evropské populace jsou si podobnější (silnější genový tok dělá populace podobnějšími)

Hypotéza:

Genetická odlišnost Afriky může odrážet nízkou úroveň genového toku mezi Afrikou a ostatními regiony mimo Afriku.

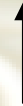
Problém:

genový tok



zmenšuje rozmanitost *uvnitř*  
**zvětšuje** rozdíly *mezi*

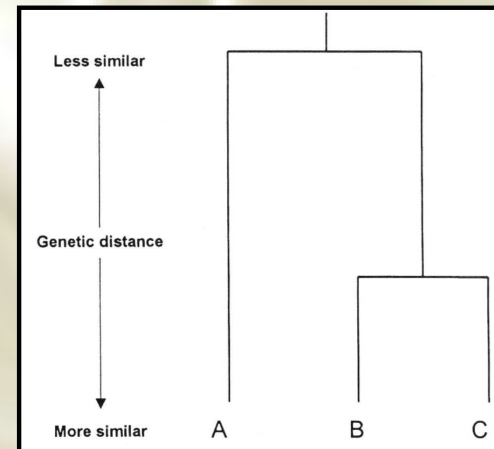
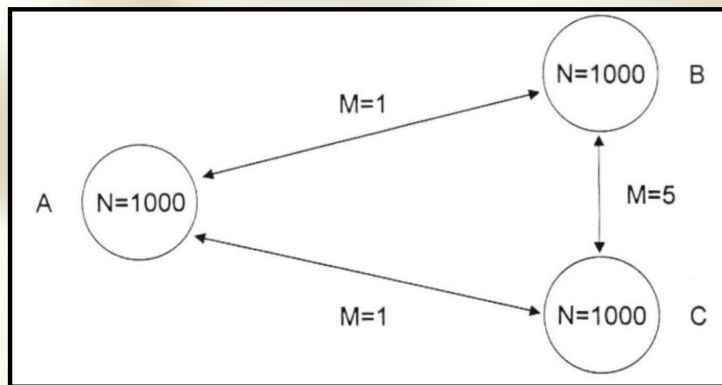
genový tok



**zvětšuje** rozmanitost *uvnitř*  
zmenšuje rozdíly *mezi*

Víme ale, že uvnitř afrických populací je jak větší rozmanitost, tak je i nejodlišnější v porovnání s ostatními populacemi = **vysvětlení větší odlišnosti africké populace pouze na základě uvedeného předpokladu o omezeném genovém toku nestačí.**

## Proč tomu tak je?



- vycházíme totiž z předpokladu rozdílů v genovém toku u populací o přibližně **stejně velikosti**
- již z předchozí kapitoly ale víme, že **afriké populace však byly v minulosti** několikrát **větší** než populace ve zbytku světa

1) jednak víme, že v **menších populacích působí silněji genový posun** = zvyšuje genetickou vzdálenost (odlišnosti mezi populacemi) a snižuje rozmanitost uvnitř populací

2) vezmeme-li v úvahu **menší velikost populace při stejném počtu migrantů**, pak je **rychlost migrace zcela odlišná**

např. A = 2 000 jedinců B = 500 jedinců počet migrantů = 1

pak rychlost migrace pro A =  $1 / 2\,000 = 0,0005$  a pro B =  $1 / 500 = 0,002$

- = v populaci B je vyšší rychlost migrace, přestože počet migrantů je stejný
- = **ve větších populacích je genový tok slabší**

# Genetické rozdíly mezi populacemi aneb něco o migracích a genovém toku

1) Genetická vzdálenost populací a její příčiny

2) Stanovení genetické rozmanitosti mezi populacemi člověka

3) Proč jsou subsaharské africké populace geneticky vzdálenější od populací ostatních?

- Genetická vzdálenost je důsledkem fylogenetického větvení (Out of Africa)

- Genetická vzdálenost je důsledkem rozdílů v genovém toku (Out of Africa + multiregionální model)

- **Vliv regionálních rozdílů v populační velikosti**

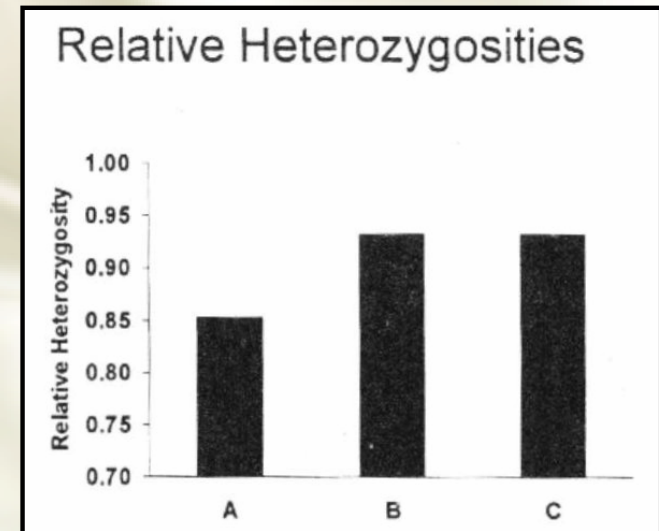
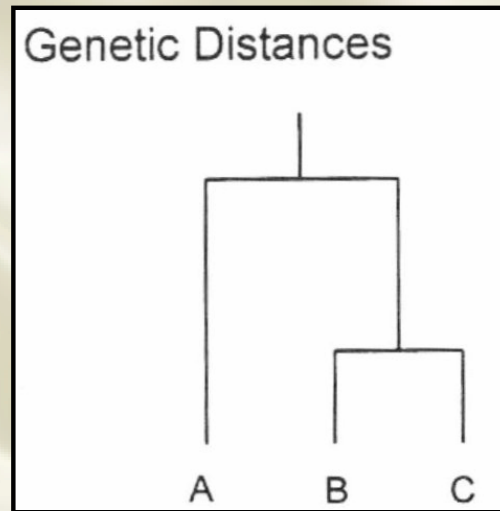
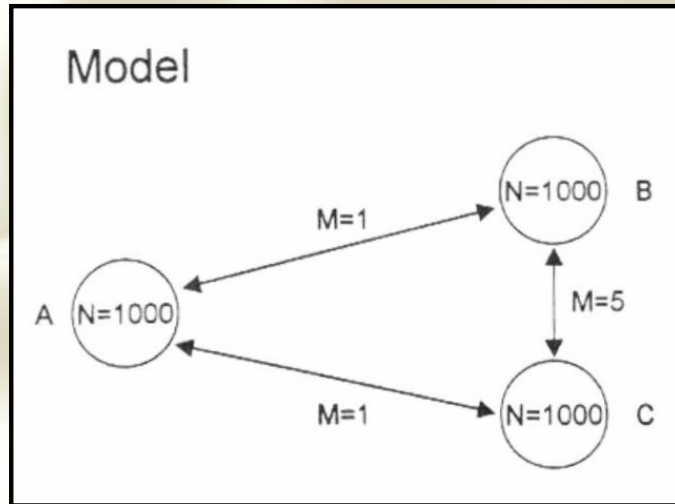
4) Představy o dávné migraci



### 3) Vliv regionálních rozdílů v populační velikosti

Podívejme se na ukázky, jaký vliv může mít variabilita ve velikosti populace jak na genetickou vzdálenost, tak na heterozygotnost (rozmanitost uvnitř populací)

1)

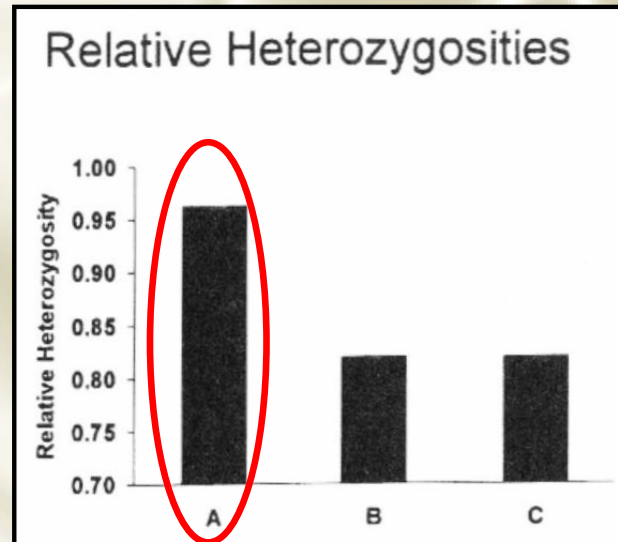
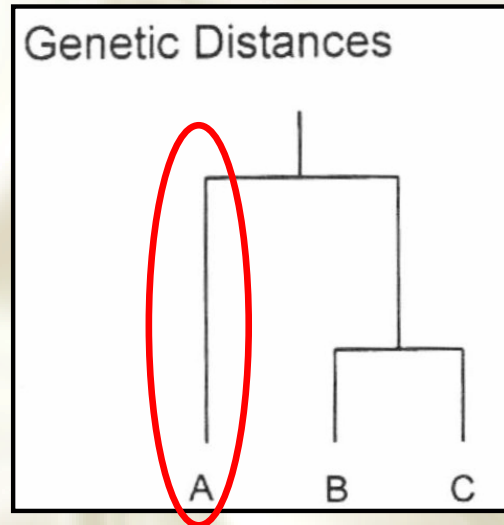


Migration Matrix

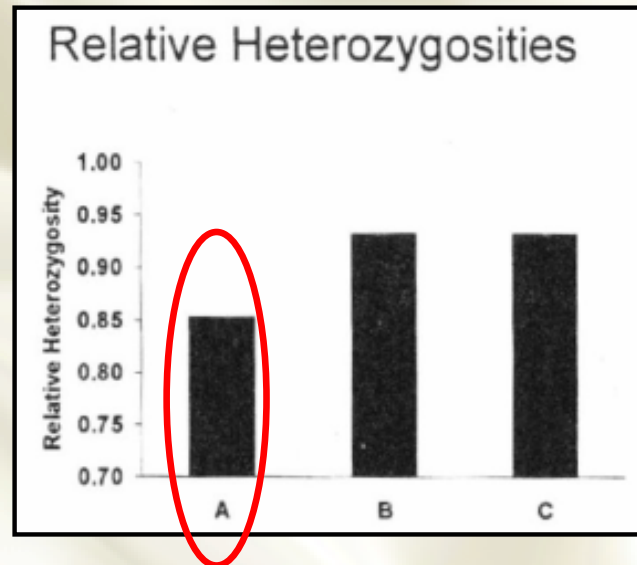
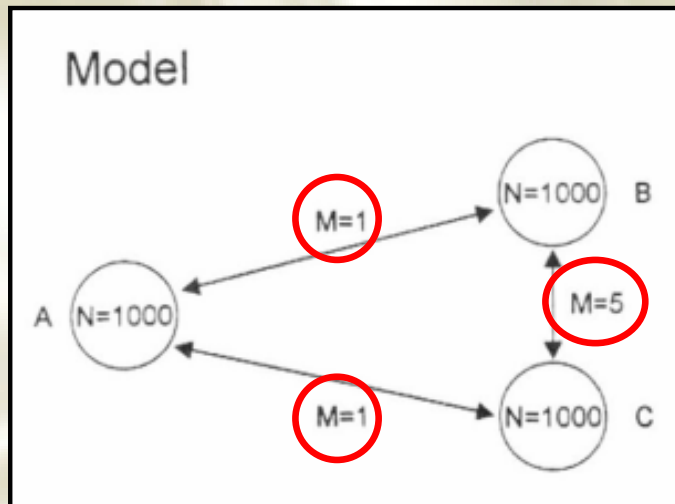
	A	B	C
A	0.9980	0.0010	0.0010
B	0.0010	0.9940	0.0050
C	0.0010	0.0050	0.9940

- **původní situace** – stejná velikost všech tří populací
- rychlost migrace z populace B nebo C do populace A je menší než je rychlost mezi B a C

- **dendrogram** ukazuje větší podobnost mezi B a C, zatímco **A je odlišnější** (vzdálenější)
- graf **heterozygotnosti** - populace **A vykazuje nejmenší rozmanitost** – důsledek menší rychlosti genového toku (0,001 vs. 0,005)



Africká populace

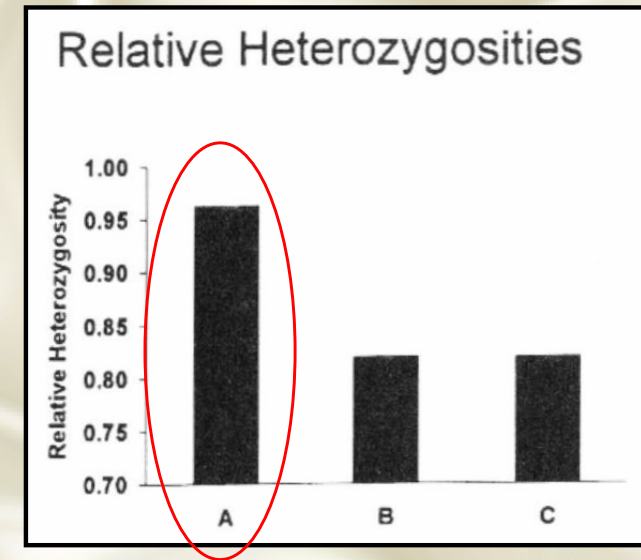
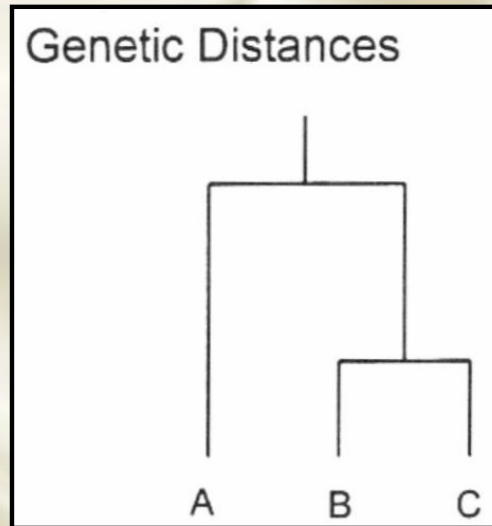
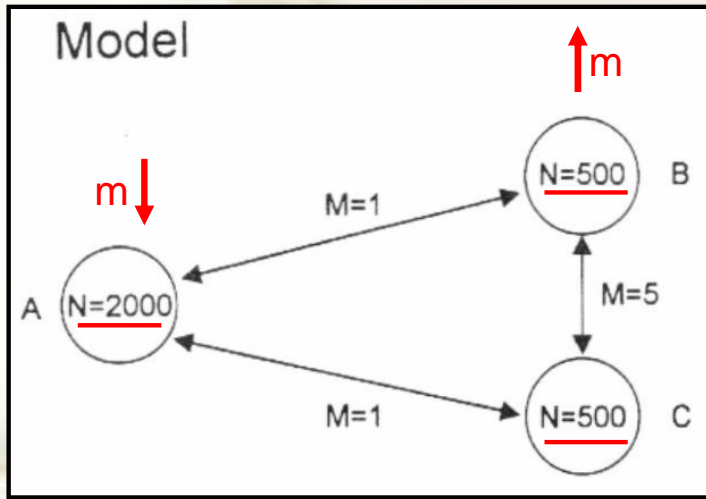


Modelová populace

- africká populace by tak měla mít menší rozmanitost = nesouhlasí

**Tento model není platný pro lidskou populaci, protože nejodlišnější populace má nejmenší rozmanitost.**

**Model 2**



Migration Matrix

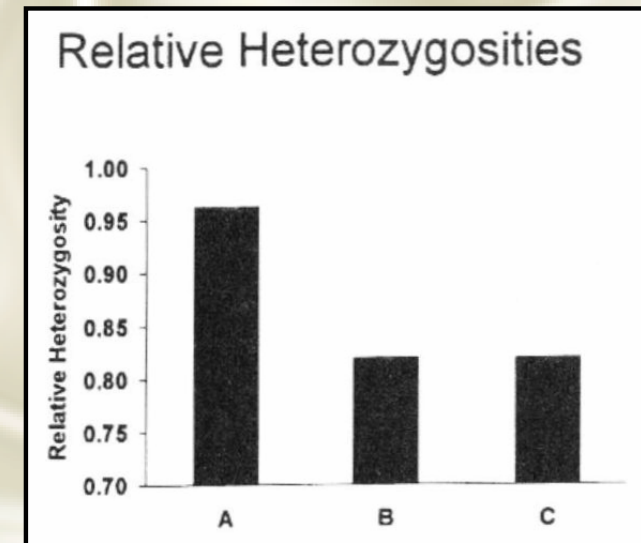
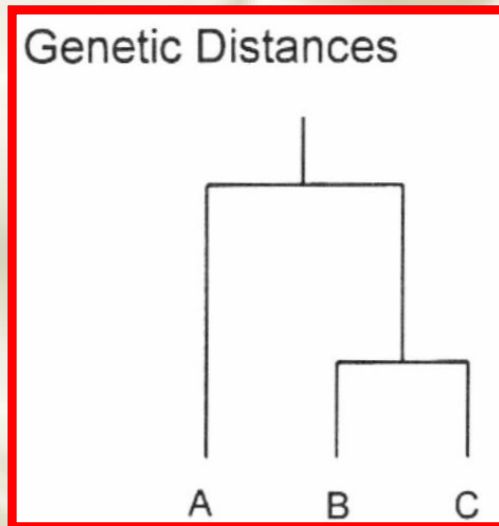
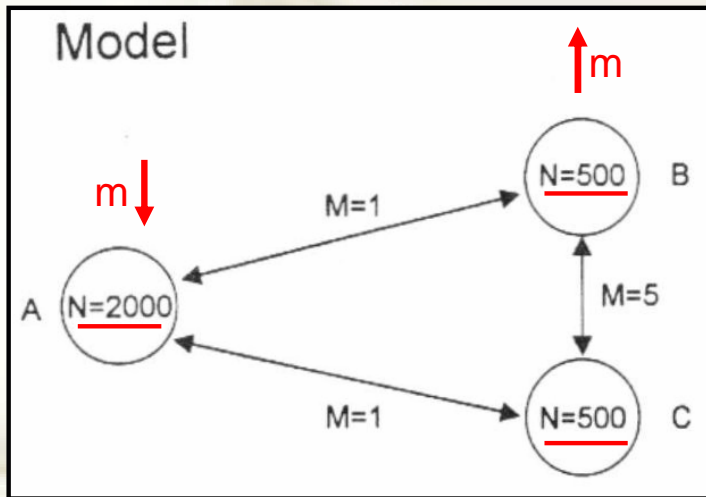
	A	B	C
A	0.9990	0.0020	0.0020
B	0.0005	0.9880	0.0100
C	0.0005	0.0100	0.9880

kam do A ↑  
 odkud, z A →

- počet migrantů zůstává stejný, avšak populace A je větší než B a C
- stejně jako v předchozím je rychlost genového toku mezi B a C větší než je do populace A

- stejně tak **dendrogram zůstává stejný** – populace A je k B a C nejodlišnější, vykazuje větší genetickou vzdálenost
- avšak **rozdíly jsou** ve výsledné **rychlosti migrace** – do A z B nebo z C je rychlost menší (0,0005) než je rychlost z A do B nebo C (0,002)
- **heterozygotnost je tak nyní větší v populaci A**

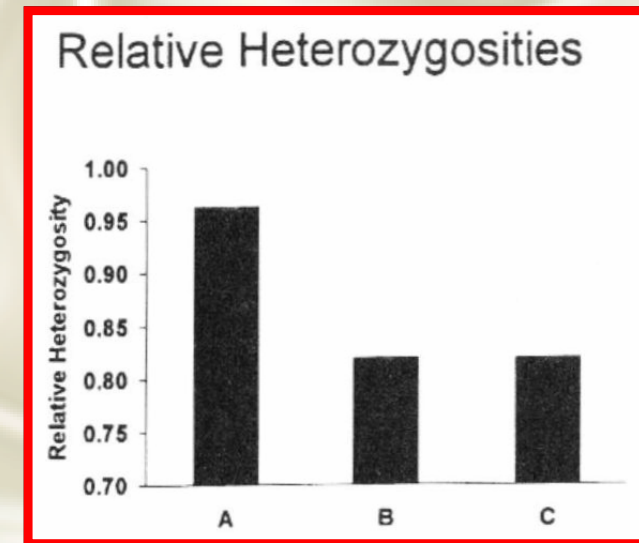
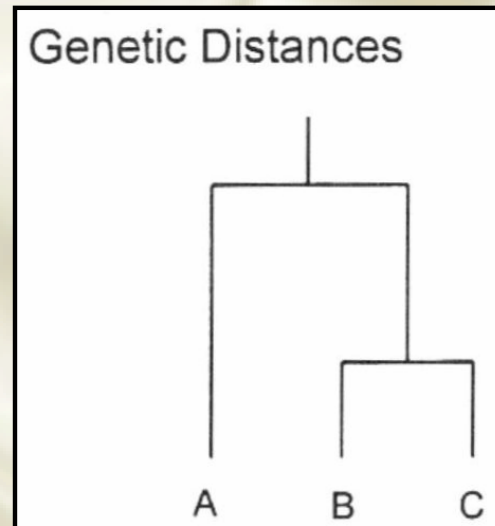
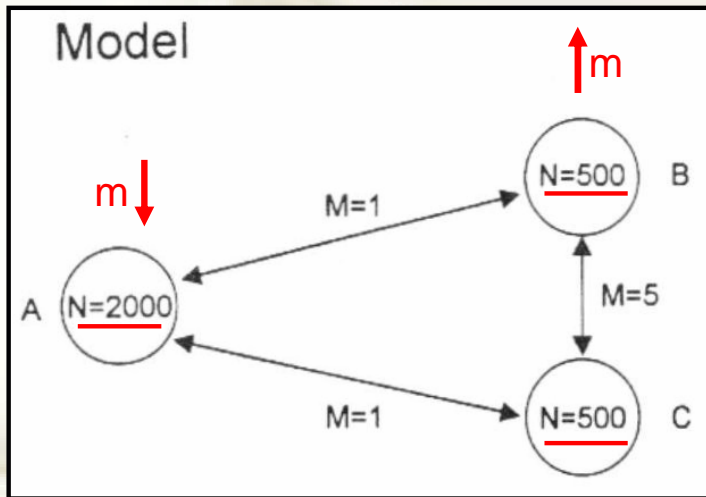
**Model 2**



**Genový tok:**

- menší do A než do B = heterozygotnost roste v A pomaleji, v B rychleji = **zvětšuje se odlišnost mezi A a B**
- mezi B a C je silný = **B a C se stávají podobnějšími**

## Model 2



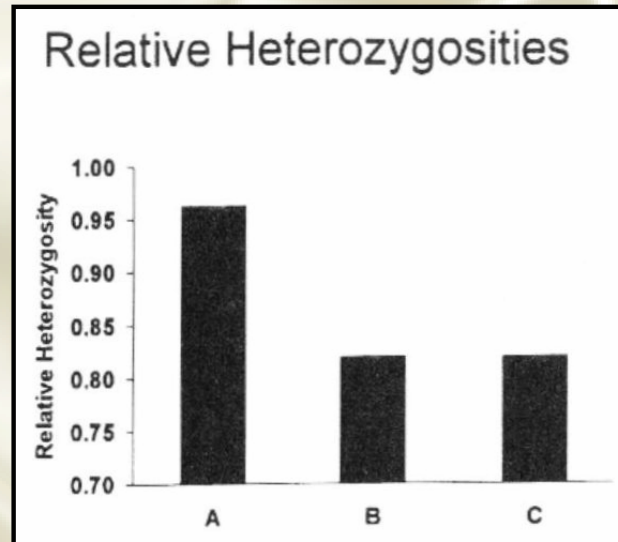
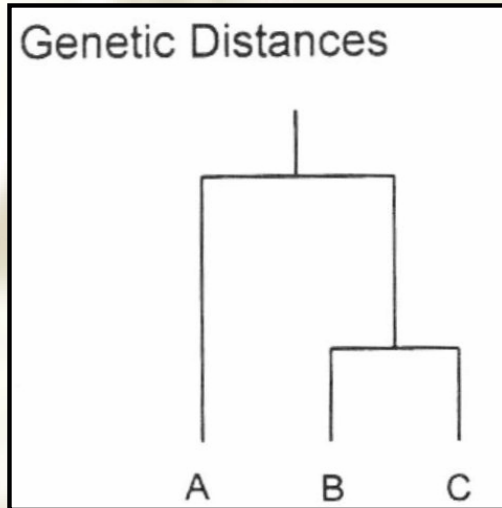
### Genový tok:

- menší do A než do B = heterozygotnost roste v A pomaleji, v B rychleji = **zvětšuje se odlišnost mezi A a B**
- mezi B a C je silný = **B a C se stávají podobnějšími**

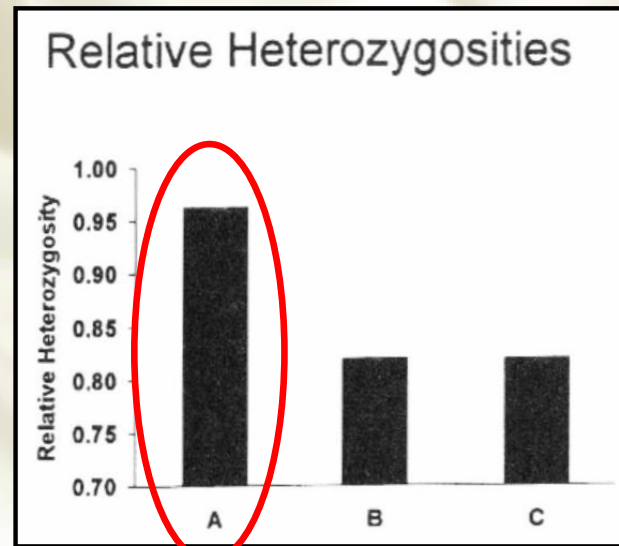
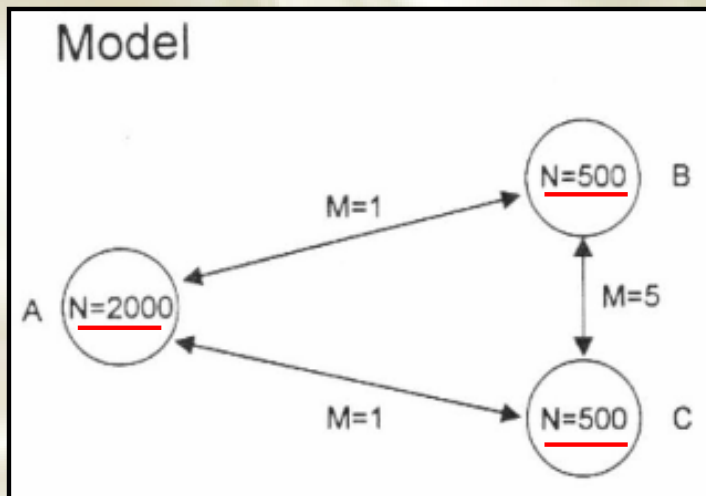
### Genový posun:

- B a C jsou menší = **heterozygotnost se zmenšuje** vlivem genového posunu
- A je větší = **heterozygotnost neklesá**

+ **se heterozygotnost zvyšuje** i vlivem genového toku mezi africkými populacemi navzájem = další **nárůst odlišnosti africké populace od neafrických** a současně se v africké populaci **udržuje větší rozmanitost**



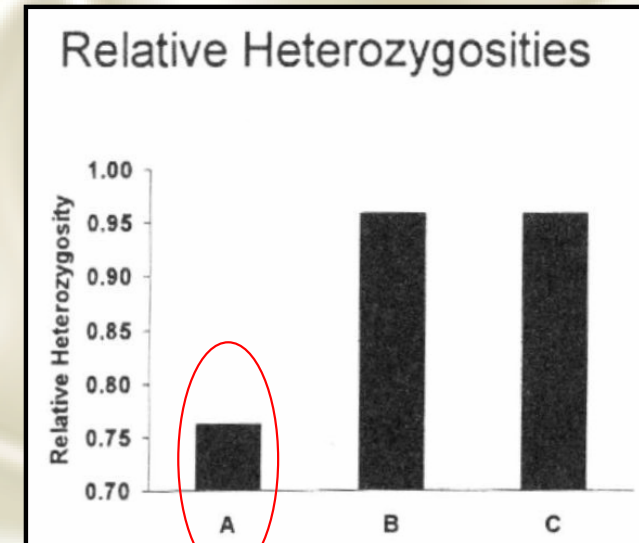
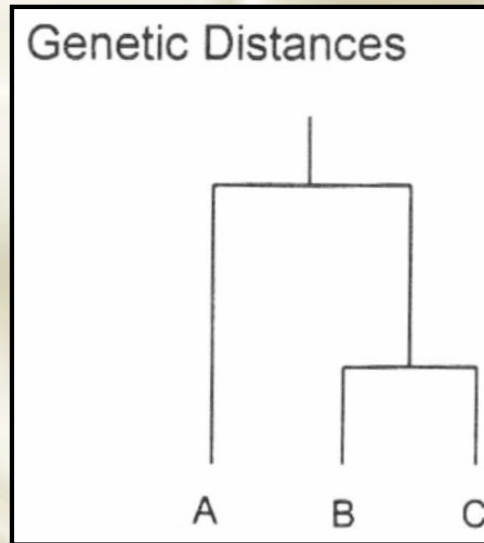
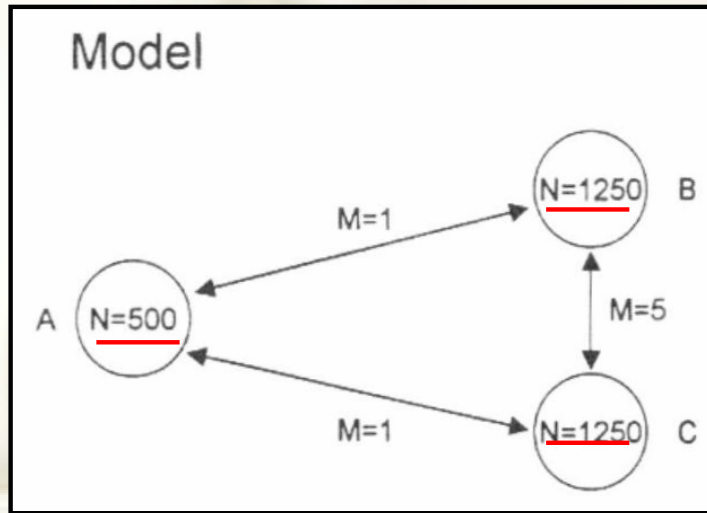
Africká populace



Modelová populace

- africká populace je větší – rozmanitost uvnitř africké populace je větší než uvnitř populací neafrických = souhlasí

**Tento model je platný pro lidskou populaci, protože nejodlišnější populace má i největší rozmanitost.**

Model 3

Migration Matrix

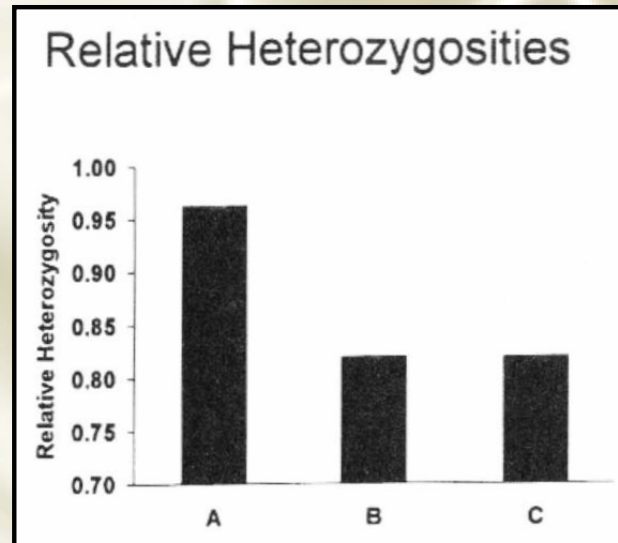
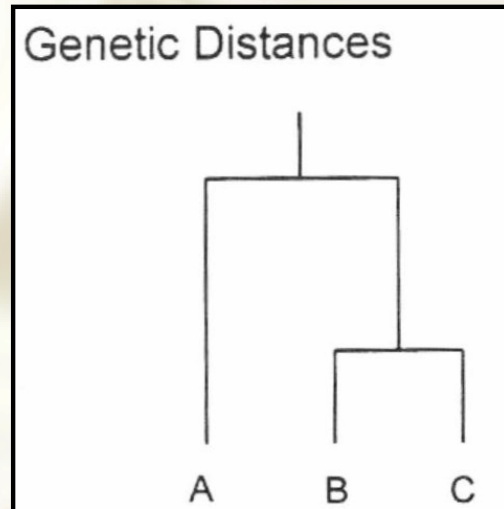
kam do A ↑

	A	B	C
A	0.9960	0.0008	0.0008
B	0.0020	0.9952	0.0040
C	0.0020	0.0040	0.9952

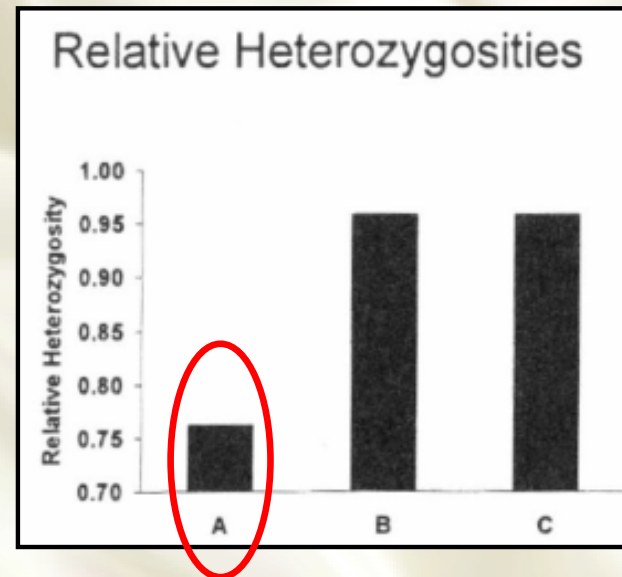
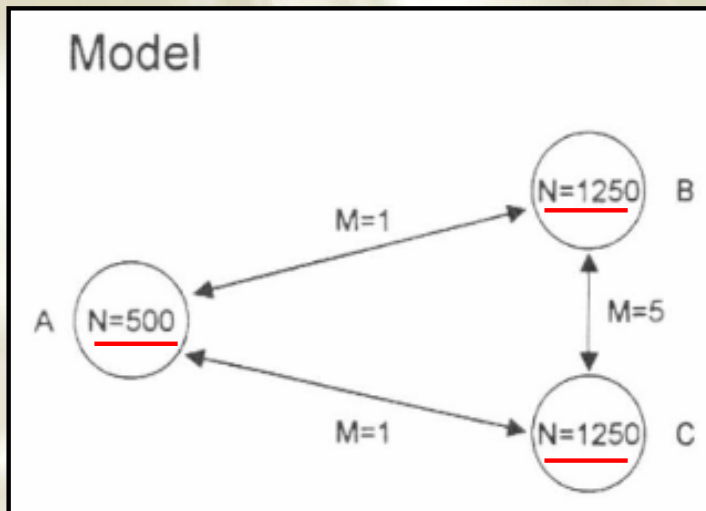
- od předchozího se liší tím, že tentokrát je **populace A menší než B a C**
- **nejodlišnější je opět populace A (dendrogram)**
- avšak **heterozygotnost má nejmenší**

Kombinací:

**silnějšího genového toku** do populace A než do B a C (vzrůstá odlišnost)  
**a silnějšího genového posunu** v populaci A (klesá rozmanitost uvnitř)



Africká populace



Modelová populace

- neafrické populace jsou větší než africká – africká populace má menší rozmanitost = nesouhlasí

**Tento model není platný pro lidskou populaci, protože nejodlišnější populace má nejmenší rozmanitost.**



Souhrn modelů:

- ve všech případech byl **počet migrantů stejný** (5 migrantů mezi B a C, s populací A jen 1)
- jediné, co se **měnilo**, byla **velikost populací**
- u populace A sledujeme genetickou odlišnost (divergenci k ostatním populacím) a heterozygotnost (rozmanitost uvnitř jednotlivých populací)

Model 1:

Pokud je velikost populací přibližně stejná, pak populace A vykazuje větší odlišnost a menší rozmanitost.

Model 2:

Pokud je populace A větší, vykazuje větší odlišnost a také větší rozmanitost.

Model 3:

Pokud je populace A menší, vykazuje větší odlišnost a menší rozmanitost.

Souhrn modelů:

Model 2:

**Pokud je populace A větší, vykazuje větší odlišnost a také větší rozmanitost.**

- ve všech třech modelech je populace A geneticky nejvzdálenější, nejodlišnější, avšak pouze u modelu 2, kdy je populace A větší než ostatní, má také větší rozmanitost



Afrika má nejrozmanitější a také nejodlišnější populaci – lze vysvětlit:

1) nejenom pomocí modelu Out of Africa (na základě největšího stáří Afriky)

ale také

2) pomocí multiregionálního modelu

- větší **rozmanitost i genetickou vzdálenost** lze **uspokojivě vysvětlit pomocí genového toku a genového posunu** (platné nejen pro Out of Africa, ale částečně i pro multiregionální model)
- přičemž je zřejmé, že **africká populace byla po většinu doby významně větší** než byly ostatní populace (*+ podpora závěry z předchozí kapitoly, kdy zjištěná největší rozmanitost uvnitř afrických populací je důsledkem jejich větší velikosti*)

**Tedy ať už migrace probíhala nebo ne a počet migrantů byl větší nebo menší, výsledek bude vlivem větší početnosti africké populace velmi podobný.**

**Větší genetickou rozmanitost i odlišnost africké populace od ostatních populací lze jednoduše vysvětlit jako důsledek větší velikosti africké populace v její minulosti.**

Stejně jako v předchozích případech, kdy nejsme schopni z výsledků studia mtDNA nebo genetických rozdílů uvnitř populací vyvrátit jeden ze dvou modelů, tak nejsme schopni rozhodnout o konečné platnosti jednoho z modelů ani na základě studia genetických rozdílů mezi populacemi.

Out of Africa    x    Multiregionální model

Genetická rozmanitost  
- uvnitř populací  
  
- mezi populacemi



# Genetické rozdíly mezi populacemi aneb něco o migracích a genovém toku

1) Genetická vzdálenost populací a její příčiny

2) Stanovení genetické rozmanitosti mezi populacemi člověka

3) Proč jsou subsaharské africké populace geneticky vzdálenější od populací ostatních?

- Genetická vzdálenost je důsledkem fylogenetického větvení (Out of Africa)
- Genetická vzdálenost je důsledkem rozdílů v genovém toku (Out of Africa + multiregionální model)
- Vliv regionálních rozdílů v populační velikosti

4) Představy o dávné migraci

#### 4) Představy o dávné migraci a genovém toku

- v případě obou modelů původu moderního člověka uvažujeme, že musel probíhat genový tok mezi různými geografickými regiony (populacemi) = **musela probíhat migrace**
- největší spory tedy nejsou o to zda, ale **kdy k těmto migracím došlo**, čímž byl umožněn i genový tok a jak dlouho probíhal (2 000 000 vs. 50 000 let)

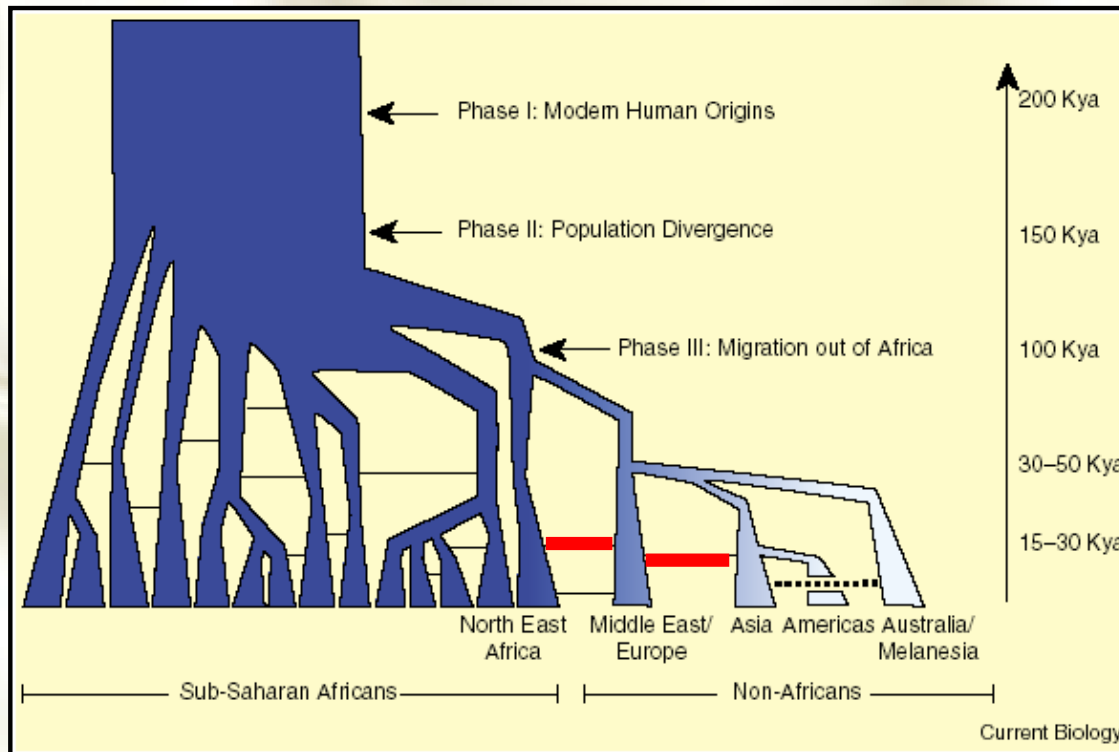
- **multiregionální model**

- **meziregionální genový tok** probíhal **v celé prehistorii člověka**, už od první migrace zástupců *Homo erectus* z Afriky (viz anageneze)
- se bez migrace a genového toku (ať už v rámci nebo mezi geografickými regiony) neobejde

- **model nahrazení (Out of Africa)**

- **genový tok neprobíhal mezi moderními a archaickými populacemi** (kladogeneze)
- **genový tok neprobíhal ani po jistou dobu mezi moderními populacemi mimo Afriku**  
– populace byly velmi malé + expandují do nových míst
- **genový tok byl umožněn až populační explozí** (před asi 50 000 nebo 10 000 lety)

Popsanému stavu genového toku podle modelu nahrazení odpovídají výsledky některých prací.



Campbell and Tishkoff (2008, 2010)

**Genový tok** na obrázku znázorňují horizontální spojení mezi populacemi

- po většinu období **probíhal pouze mezi africkými populacemi**
- **mezi ostatními populacemi probíhal pravděpodobně** nejdříve až před 30 až 15 000 lety (**v době populační exploze**)

***Váhy se naklánějí na stranu modelu nahrazení.***

Ovšem na základě výsledků z poslední doby víme, že:

- byl **nalezen genový tok** mezi neandrtálci a moderními euro-asiaty (Green *et al.*, 2010)
- byl **nalezen genový tok** mezi děnisovany a moderními melanésany (Krause *et al.*, 2010)

*Váhy se naklánějí na stranu multiregionálního modelu.*

- přestože migrace/genový tok stačí k dosažení pozorovaných hodnot genetických vzdáleností, nedokazuje to, že migrace/genový tok je pouze jediným faktorem, který má na to vliv
- jinými slovy, historie člověka může být ve skutečnosti kombinací obou mechanismů
- jak populačního větvení, tak i genového toku
- **stopy fylogenetického větvení** mohou být už dávno **smazány** právě působením **genového toku** (podobně jako stopy o regionálním původu u multiregionálního modelu)
- sledujeme tak pouze nejmladší migrační vlnu

Opět je zřejmé, že na základě genetických poznatků **nelze uspokojivě využít ani jeden ze dvou testovaných modelů.**



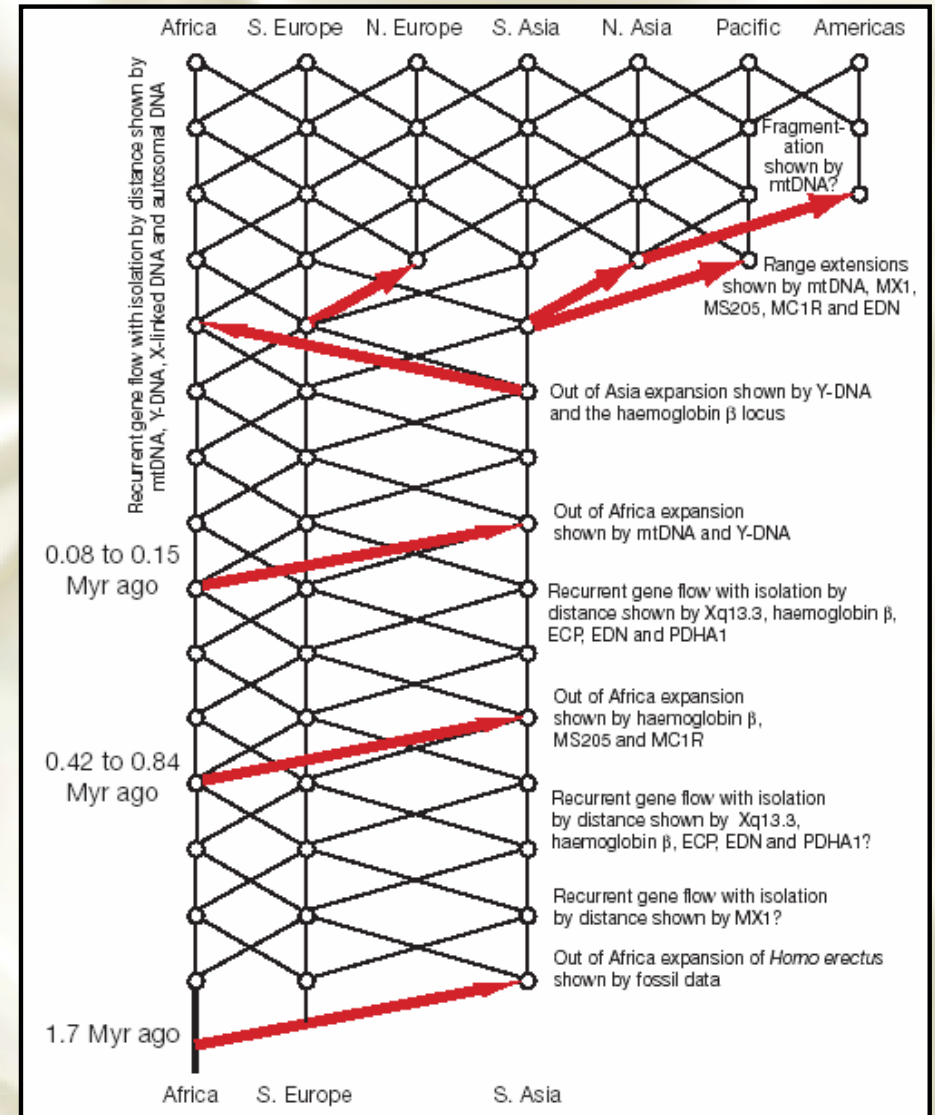
## Pomůže nám model „Out of Africa again and again“ (Templeton 2002)

- první expanze proběhla před 1,7 miliony let – *Homo erectus*
- druhá vlna před 800 až 400 000 lety
- třetí vlna před asi 150 000 lety

- migračních vln bylo v historii více
- vždy následoval silný genový tok do stávajících populací mimo Afriku

= **neafrické populace jsou si podobnější**

= **opakovaný genový tok zmenšil celkovou variabilitu populace člověka** = malé hodnoty  $F_{ST}$



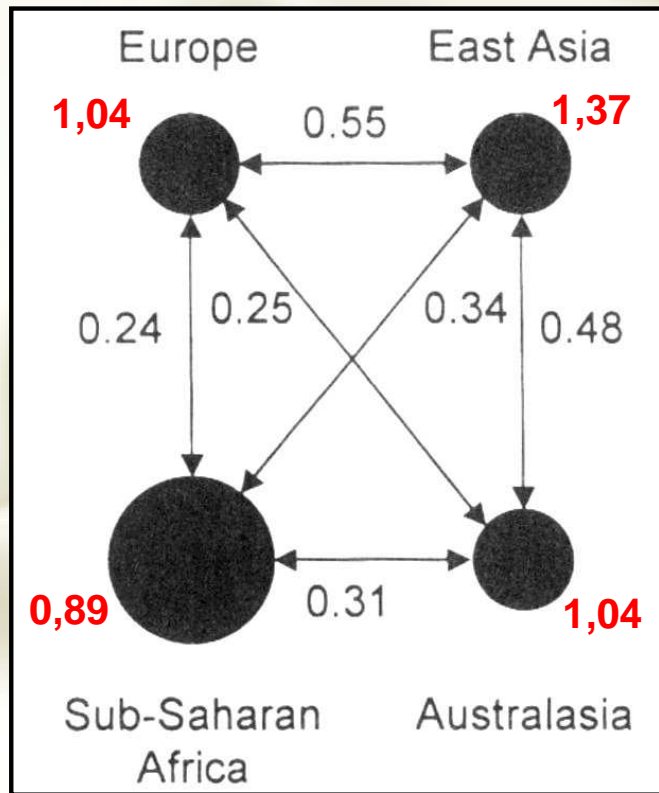
Model „**Out of Africa again and again**“ však také nestačí.

- již jsme si uvedli, že populace člověka je relativně homogenní (nízké  $F_{ST}$ ), což se dá vysvětlit právě jako důsledek probíhajícího genového toku
- stejně tak jsme již odhadli, že průměrná rychlost migrace mezi dvěma regiony byla 0,25-0,5 migrantů na generaci

Pokud je však Afrika geneticky nejodlišnější, pak pro Afriku **potřebujeme uvažovat menší rychlost migrace/genového toku** než je rychlost migrace mezi neafrickými regiony (viz předchozí analýzy)

### Ověření

- Relethford a Harpending (1995) vyvinuly **metodu k odhadu migračních matic pomocí genetických vzdáleností**
- metoda umožňuje získat matici genetických podobností, odhadnout relativní populační velikost a **vypočítat počet migrantů na generaci mezi párem populací, aby bylo dosaženo pozorované genetické vzdálenosti mezi dvěma populacemi**
- pro čtyři regiony (sub-saharská Afrika, Evropa, Austrálie a Východní Asie) byly použity dvě sady údajů – první sadu představovalo **57 craniometrických měření současných lidí** a druhá sada představovala **93 alel 37 klasických genetických markerů**
- dále použili relativní velikost populací – **50 % pro Afriku a po 17 % pro ostatní regiony (3x17)** - výpočet z craniometrických dat (viz předchozí kapitola)



- obrázek ukazuje výsledek takového velmi zjednodušeného modelu
- čísla jsou odhadem počtu migrantů mezi populacemi na jednu generaci  
0,24 až 0,55, **průměrná hodnota 0,36 migrantů na generaci**, což zhruba odpovídá dřívějšímu výpočtu 1 migranta na tři generace

### Závěry z tohoto modelu:

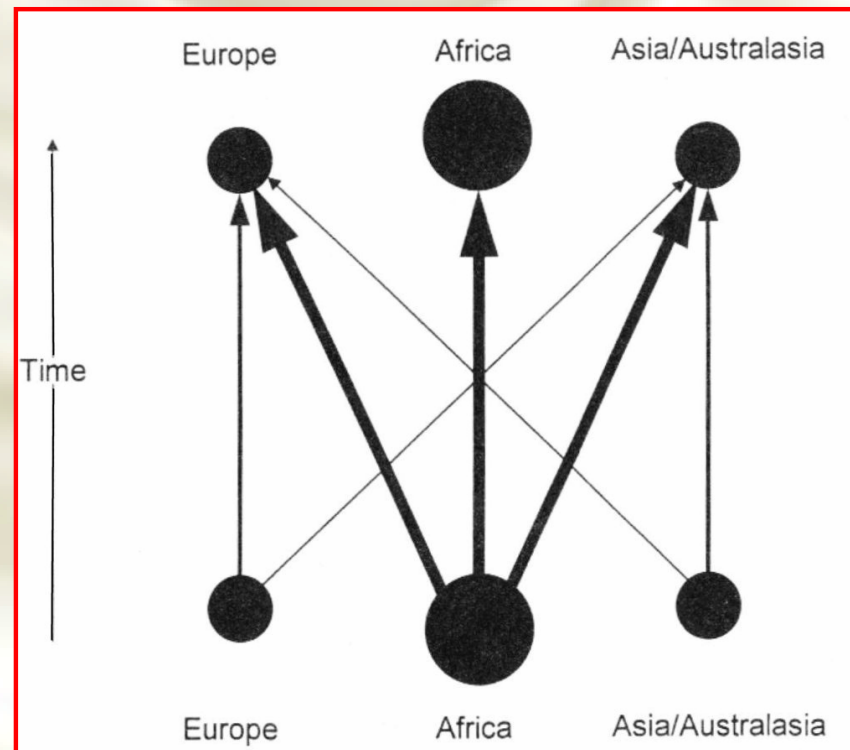
- 1) Samotnou migrací je možné dospět k pozorovaným hodnotám genetických vzdáleností mezi regiony – fylogenetické větvení tedy není potřeba (viz v souladu s předchozími zjištěními)
- 2) Tento model ukazuje, že celkový počet migrantů na generaci směřujících do Afriky (0,89) je menší než do jakéhokoliv jiného regionu (> 1)

Tento malý počet migrantů v kombinaci s větší velikostí populace ukazuje na **malou rychlost genového toku do Afriky než mezi ostatními regiony** = větší genetická odlišnost i rozmanitost africké populace.

## Nový model (John Relethford, 2001)

Pravděpodobným scénářem by mohl být model „**Mostly out of Africa**“

- kombinuje africký původ (Out of Africa) a následný genový tok i mezi populacemi archaického a moderního člověka (Multiregionální model)
- genový tok probíhá přitom převážně z Afriky (jako kolébky moderního druhu)
- převažující genový tok z africké než do africké populace pak způsobuje její větší odlišnost od populací neafrických



„Mostly out of Africa“