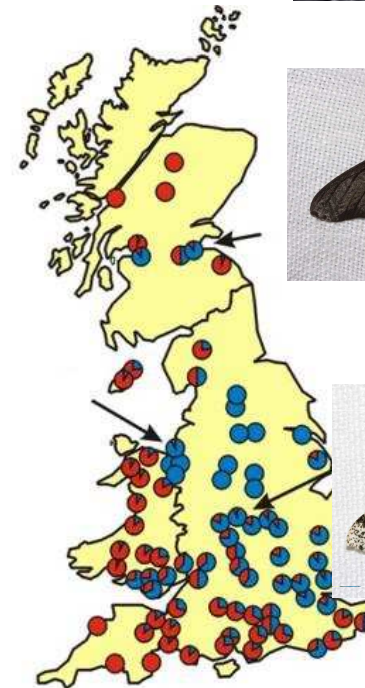
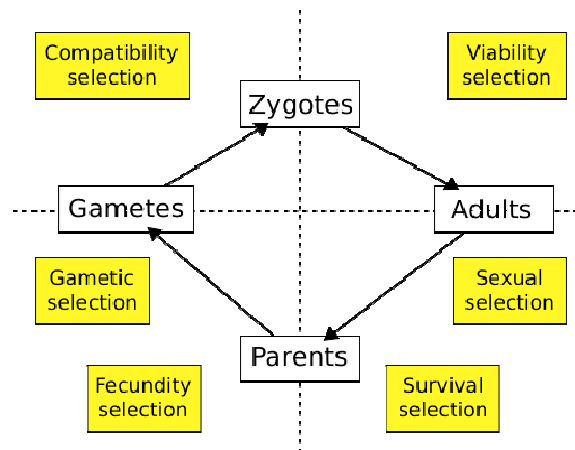
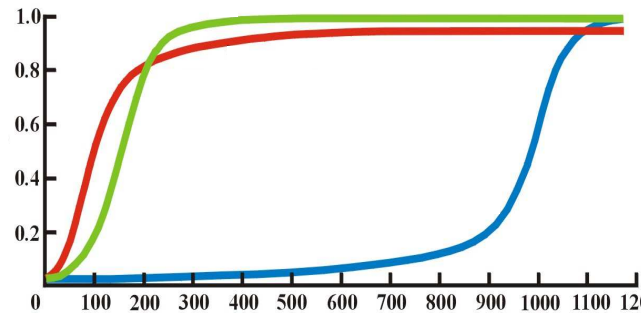
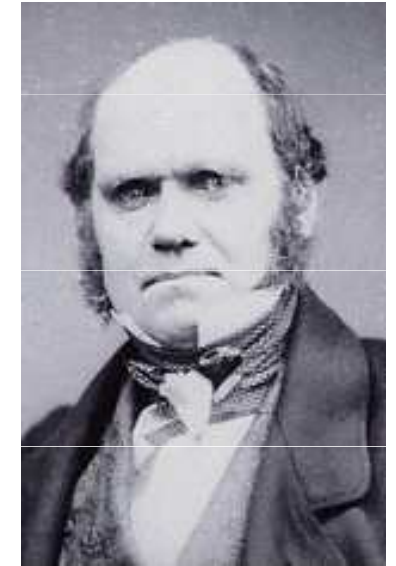
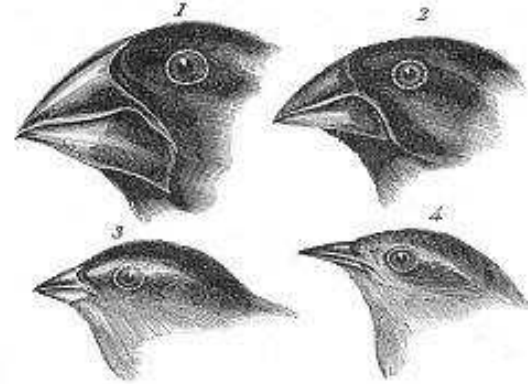


# PŘÍRODNÍ VÝBĚR (SELEKCE)

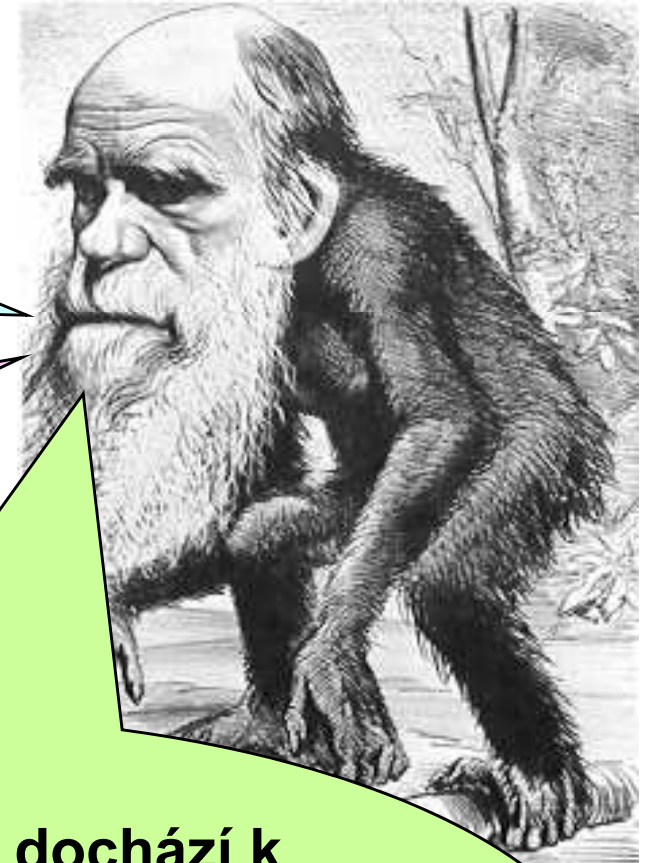


## **Evoluce přírodním výběrem**

**Všechny organismy produkují více potomstva, než kolik může přežít a rozmnožit se.**

**Mezi jedinci (genotypy) existují geneticky podmíněné rozdíly v přežívání a reprodukci.**

**V každé generaci dochází k odlišnému příspěvní jednotlivých genotypů do generace následující, kdy nejschopnější genotypy přispívají do genofondu více než genotypy méně schopné.**



# Reprodukční zdatnost (fitness, $w$ )

= celoživotní průměrný příspěvek jedinců s daným genotypem do populace v průběhu jedné nebo více generací

- průměrný počet potomků jedince s daným genotypem, kteří se dožili reprodukčního věku = **absolutní fitness**
- zdatnost ve vztahu k fitness ostatních genotypů v populaci = **relativní fitness**
- míra genetické změny v populaci závislá na *relativní*, nikoli *absolutní* fitness

Darwinovská ( $w$ ) a malthusovská fitness ( $m$ )



diskretní generace



kontinuální generace

**selekčně neutrální znak:  $w = 1, m = 0$**

# Změna alelových frekvencí a selekční koeficient, $s$

$w = 1 - s$

při  $p = 0$  je  $\Delta p = 0 \Rightarrow$  evoluce se zastaví

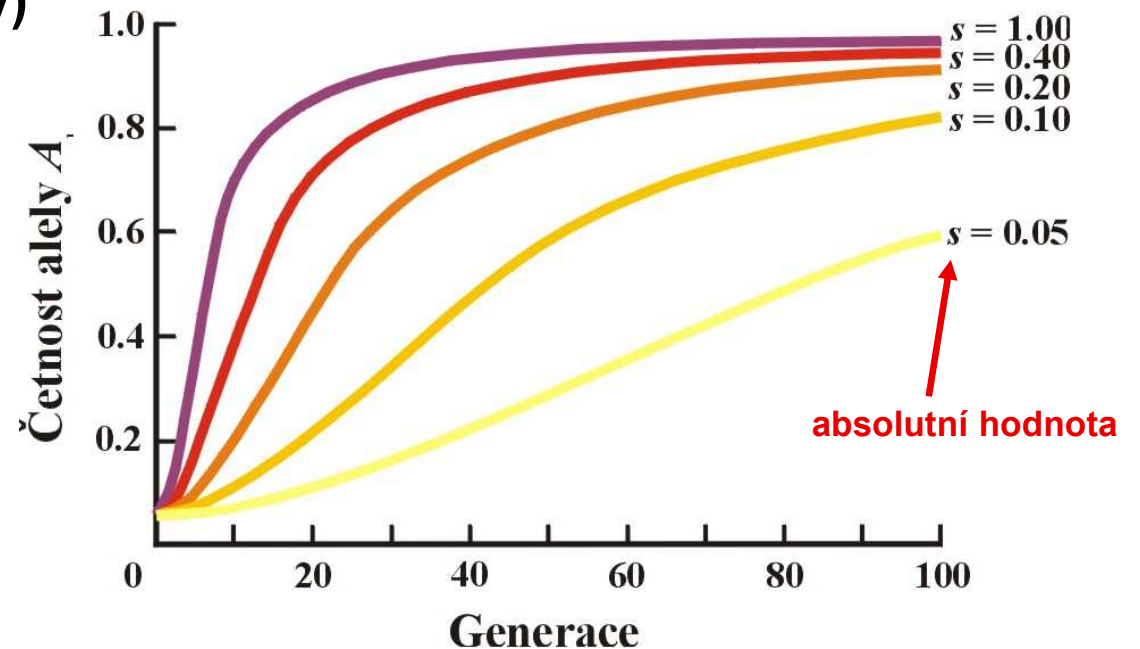
- $p, q$  = četnosti alel
- $\Delta p$  = změna  $p$

$$\Delta p = \frac{-spq}{1-sp}$$

pokud  $s$  kladné,  
změna záporná

změna největší  
při  $p=q=0,5$

nepřímo úměrné průměrné fitness populace  
 $\Rightarrow$  s klesající frekvencí nevýhodné alely  
(tj. rostoucí frekvencí výhodné alely)  
se evoluce zpomaluje

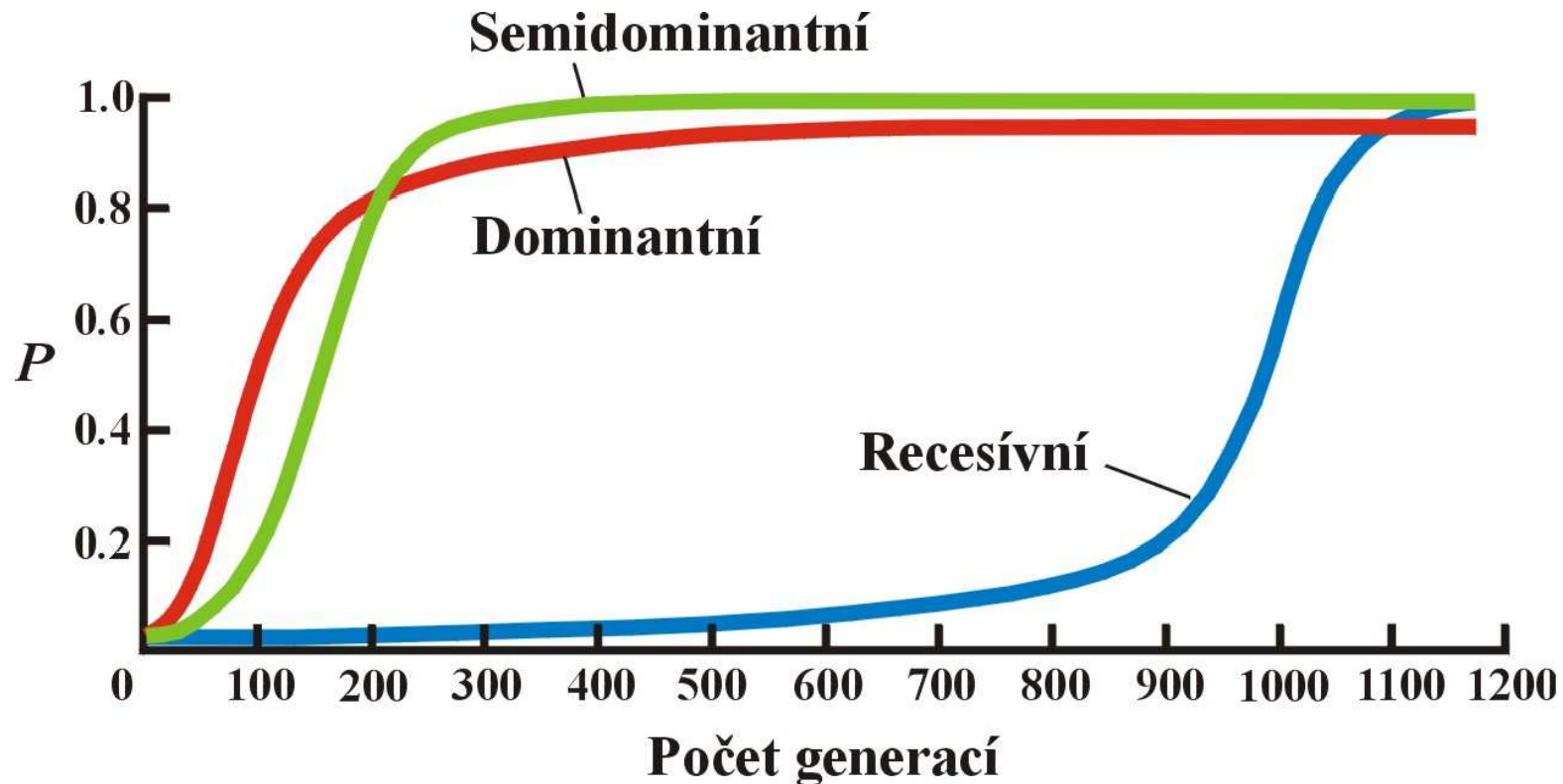




# Selekce a dominance

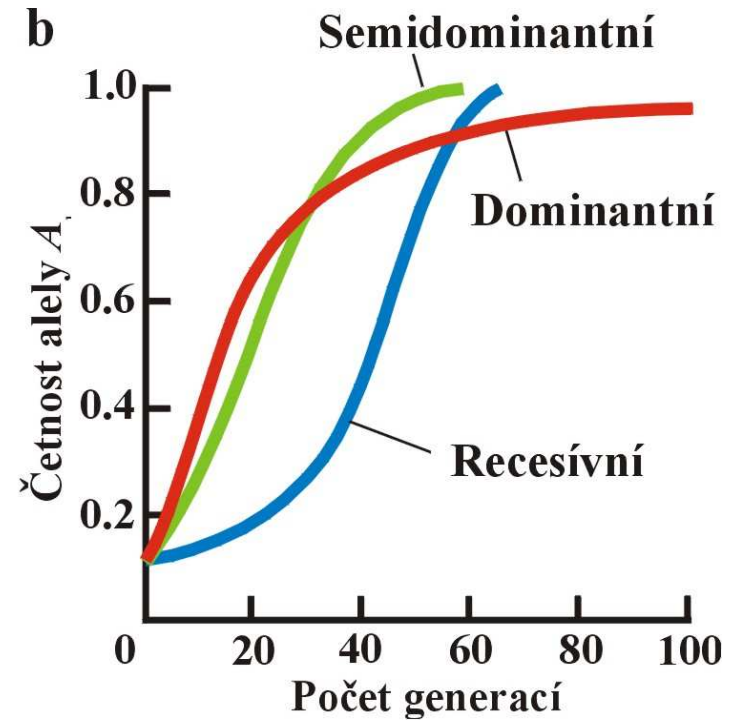
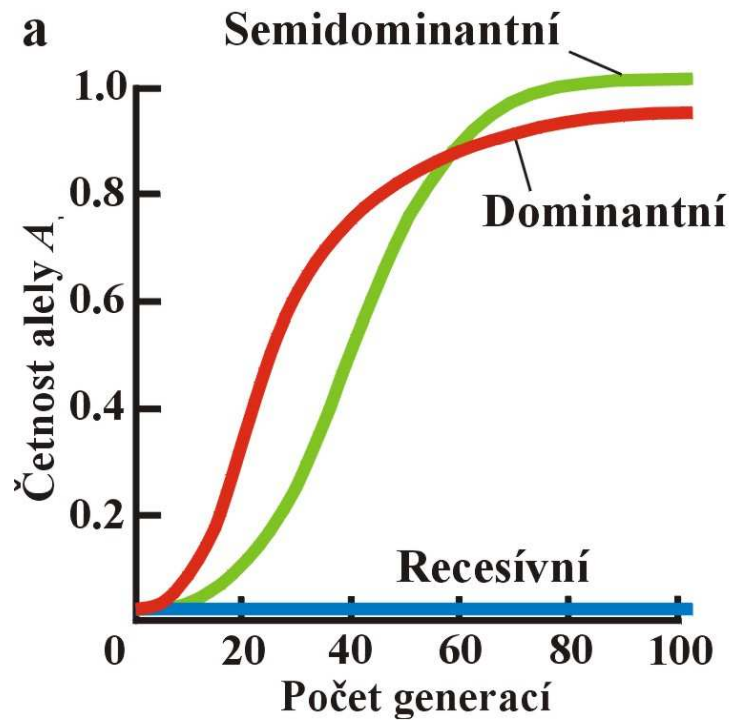
stupeň dominance,  $h$ :

- **úplná dominance** ( $h=0$ ):  $w_{11}=1$ ,  $w_{12}=1$ ,  $w_{22}=1-s$
- **semidominance = aditivita** ( $h=1/2$ ):  $w_{11}=1$ ,  $w_{12}=1-s/2$ ,  $w_{22}=1-s$
- **recesivita** ( $h=1$ ):  $w_{11}=1$ ,  $w_{12}=1-s$ ,  $w_{22}=1-s$



# Selekce a dominance

vliv počáteční frekvence alely:



## Komponenty fitness:

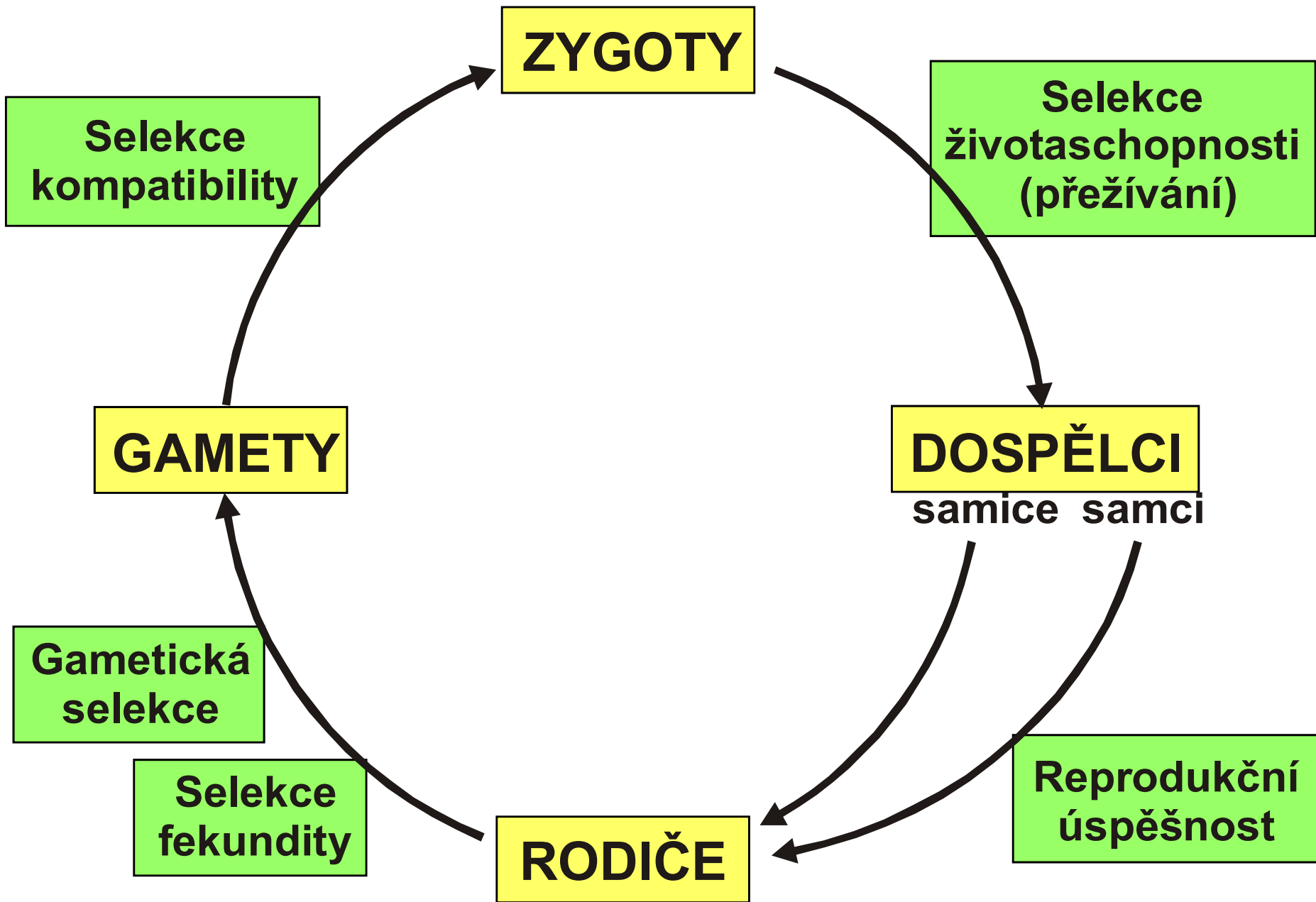


## zygotická selekce:

- životaschopnost
- rozmnožovací úspěšnost
- fekundita

## gametická selekce:

- životaschopnost gamet
- fertilizační úspěšnost
- zvýhodnění při segregaci





# Studium přírodního výběru:

## 1. korelace alelových četností mezi populacemi

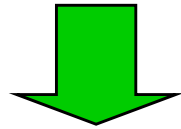
*Adh<sup>F</sup>* u *D. melanogaster*



## Studium přírodního výběru:

2. odchylky od očekávaných genotypových četností (HW)

3. změny znaku v čase:

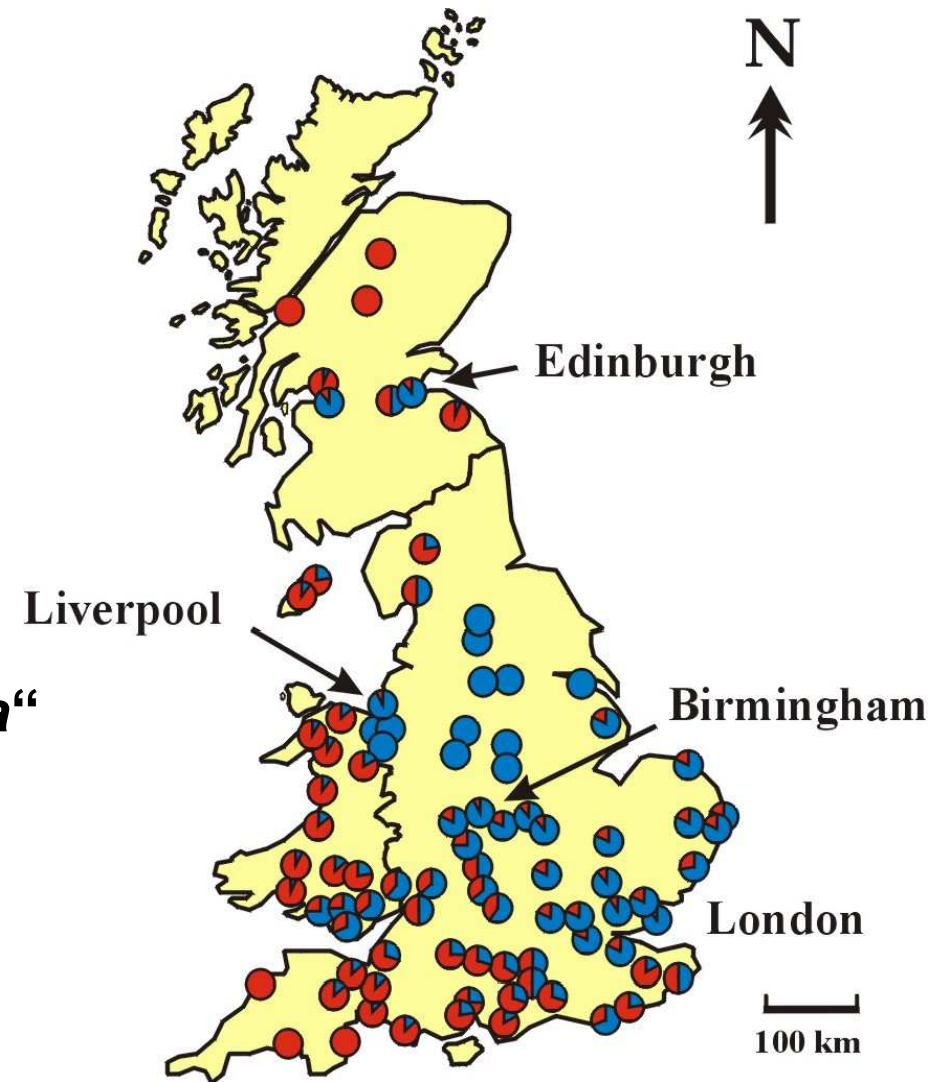


průmyslový melanismus  
*B. betularia* v Británii



● „*typica*“

● „*carbonaria*“

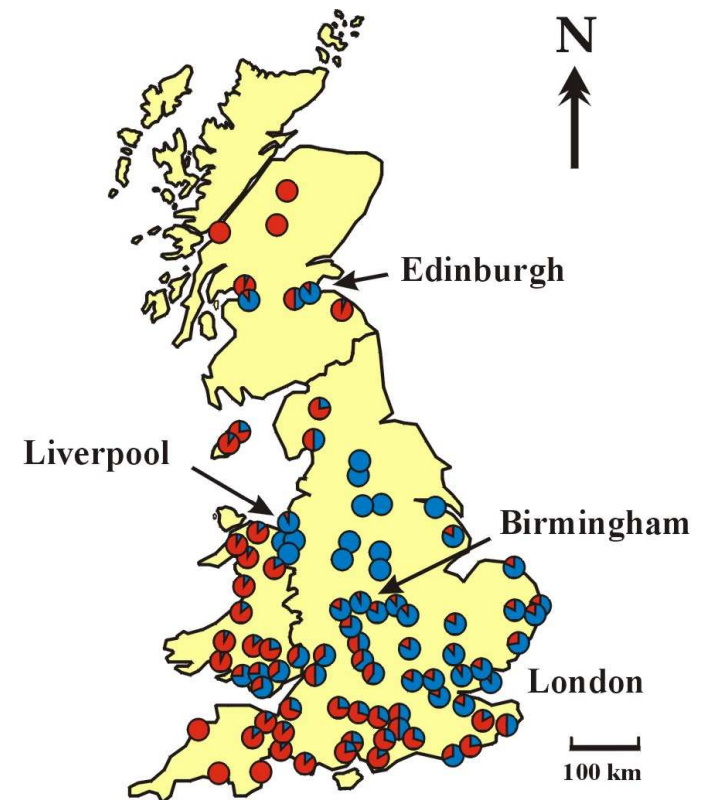


# Studium přírodního výběru:

## 4. experimentální důkazy → H.B.D. Kettlewell

Birmingham (znečištěná oblast)	Světlá forma ( <i>typica</i> )	Tmavá forma ( <i>carbonaria</i> )
Počet zpětně odchytených:		
pozorovaný	18	140
očekávaný	36	122
Relativní míra přežívání	0,5	1,15
Relativní fitness	$0,5/1,15 = 0,43$	$1,15/1,15 = 1$
Deanend Wood (neznečištěná oblast)	Světlá forma ( <i>typica</i> )	Tmavá forma ( <i>carbonaria</i> )
Počet zpětně odchytených:		
pozorovaný	67	32
očekávaný	53	46
Relativní míra přežívání	1,26	0,69
Relativní fitness	$1,26/1,26 = 1$	$0,69/1,26 = 0,55$

### průmyslový melanismus *B. betularia* v Británii



# Studium přírodního výběru:

## 4. experimentální důkazy → H.B.D. Kettlewell

### Problémy:

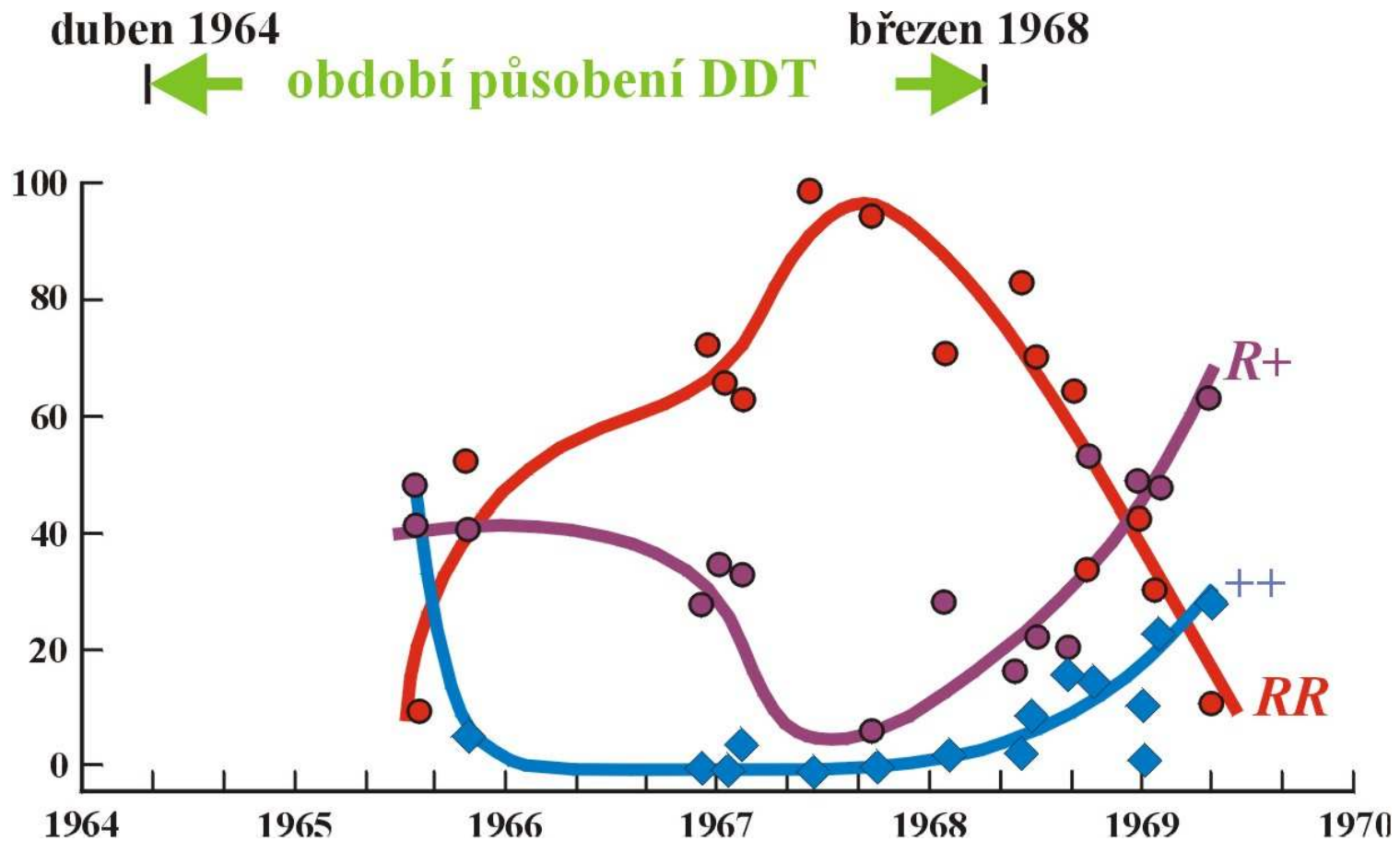
průmyslový melanismus  
*B. betularia* v Británii

- na melanickém zbarvení se podílejí 3 alely, ne jedna
- zvýšení frekvence melanických forem ve znečištěných oblastech i u druhů neohrožených predací hmyzožravých ptáků (holubi, kočky, někt. brouci)
- v některých oblastech slabá korelace mezi melanismem a imisemi
- chyby v experimentu:
  - drsnokřídlec přes den na horizontálních větvích, ne na kmeni (jiné druhy lišejníků)
  - u motýlů i ptáků percepce UV záření (v UV strupovité lišejníky na horiz. větvích tmavé stejně jako *carbonaria*)
- v lab. podmínkách životaschopnost *typica* o 30% nižší než u *carbonaria*
- lepší absorpce slunečního záření u melanické formy? (slunéčko dvoutečné)

# Studium přírodního výběru:

## 5. vznik rezistence

DDT (*Aedes*):

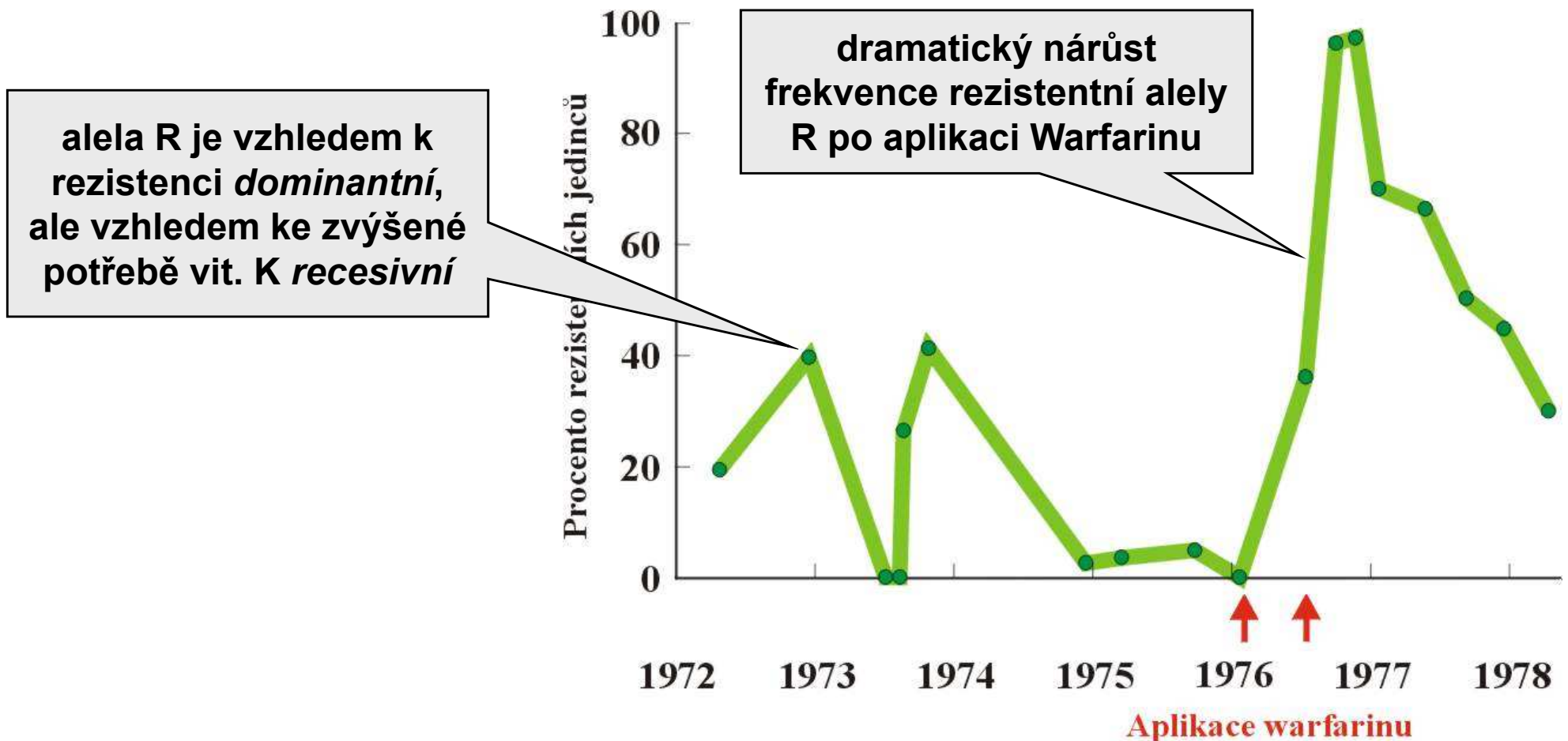


# Studium přírodního výběru:

## 5. vznik rezistence

## Warfarin (potkan):

**Warfarin** = krevní antikoagulant, inhibující enzym odpovědný za regeneraci vitamínu K (kofaktor krevního srážení)

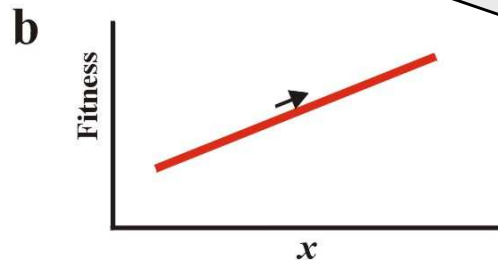
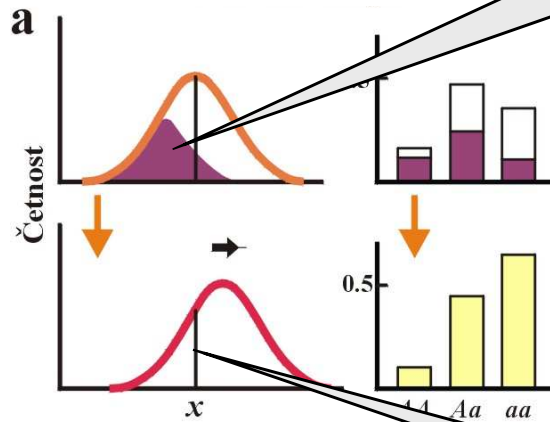




# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

**usměrňující**

tyto fenotypy jsou  
odstraňovány selekcí

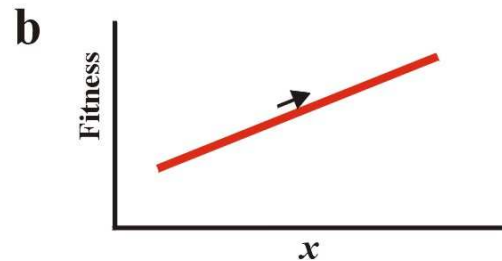
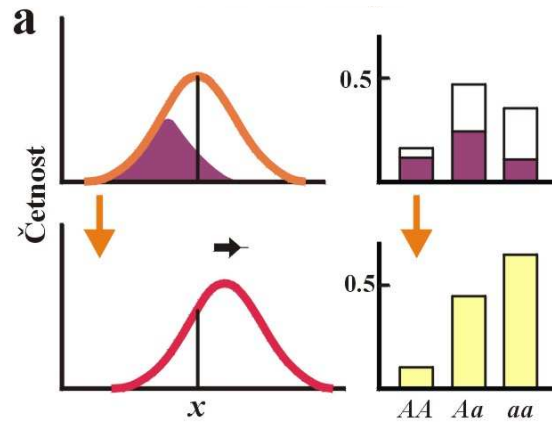


původní průměr

- konzistentní změna prostředí
- posun průměru
- stejný rozptyl
- **purifikující selekce**

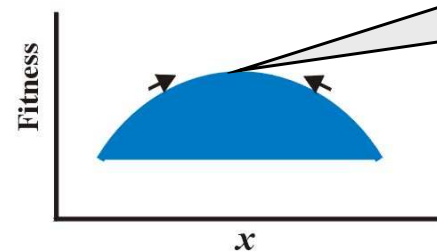
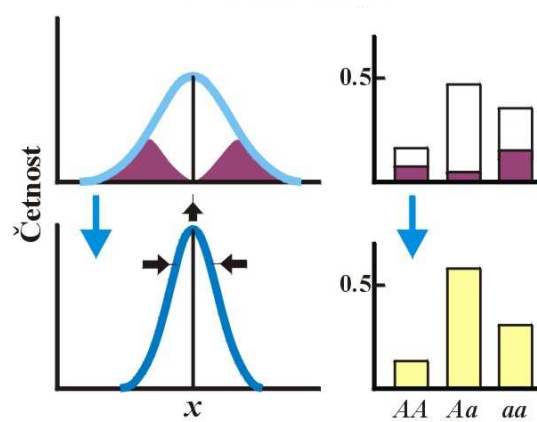
# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

## usměrňující



- konzistentní změna prostředí
- posun průměru
- stejný rozptyl
- **purifikující selekce**

## stabilizující

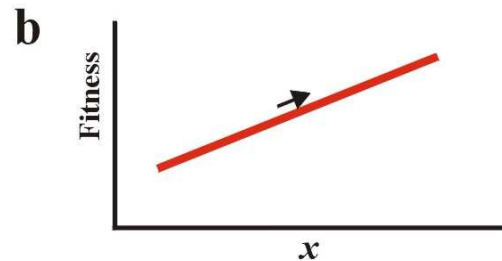
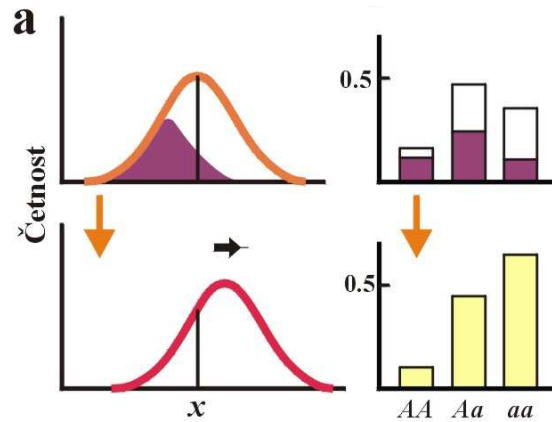


nejvyšší fitness  
mají jedinci s  
průměrným  
fenotypem

- stabilní prostředí
- průměr stejný
- menší rozptyl

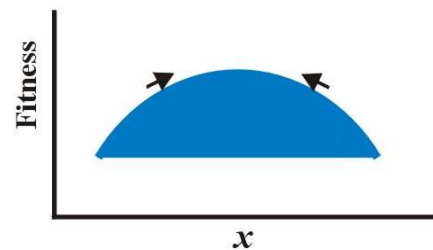
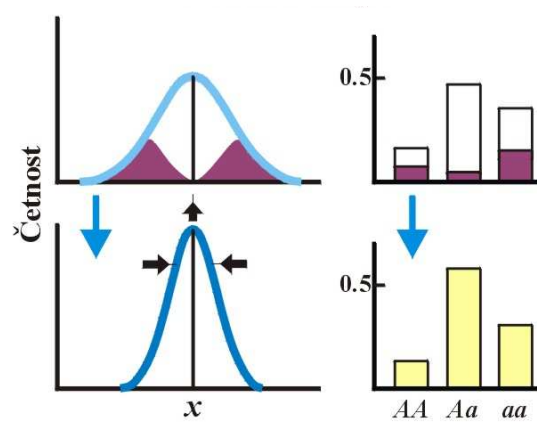
# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

## usměrňující



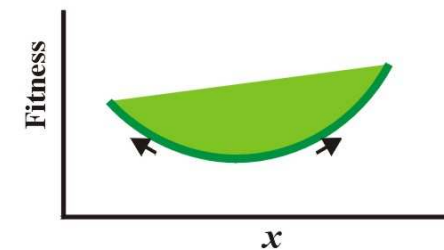
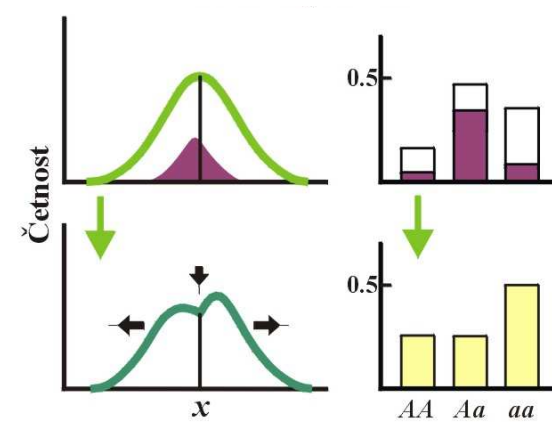
- konzistentní změna prostředí
- posun průměru
- stejný rozptyl
- **purifikující selekce**

## stabilizující



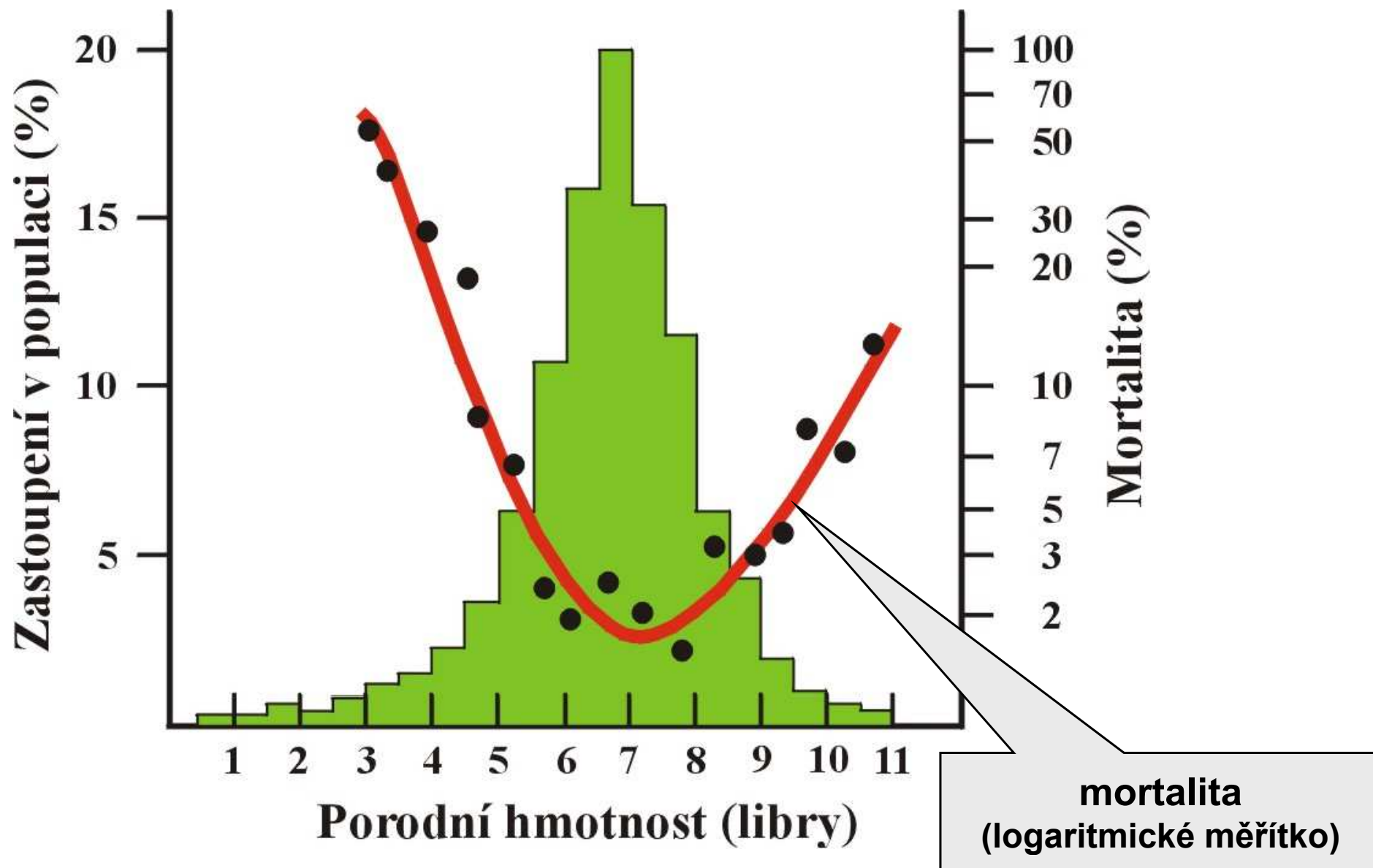
- stabilní prostředí
- průměr stejný
- menší rozptyl

## disruptivní



- heterogenní prostředí
- potlačení průměru
- větší rozptyl

## stabilizující selekce - porodní hmotnost u člověka



# Selekce a polymorfismus I.

## Vztah selekce a mutace

opakovaný vznik škodlivé alely × její eliminace selekcí



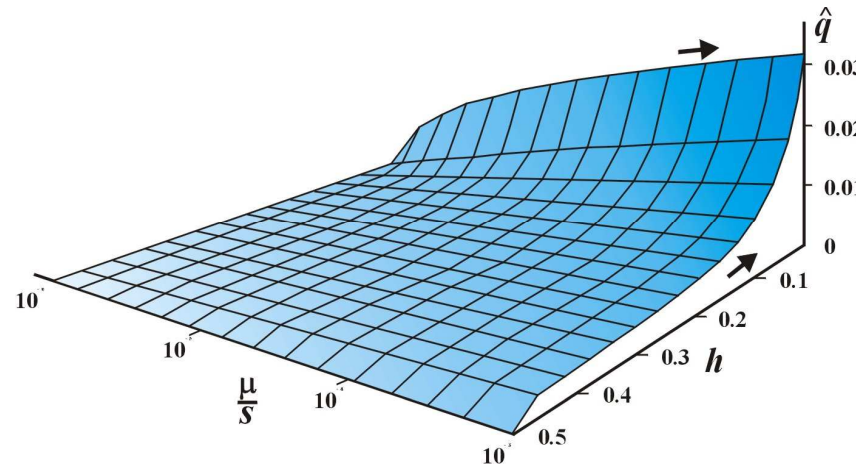
dominance:

$$q = \frac{\mu}{s}$$

rovnováha

recesivita:

$$q = \sqrt{\frac{\mu}{s}}$$

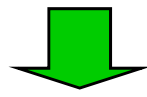


**Mullerův-Haldaneův princip:**

Bez ohledu na dominanci/recesivitu škodlivé mutace je její vliv na snížení fitness populace **nezávislý na tom, do jaké míry je škodlivá.**

# Selekce a polymorfismus II. Vztah selekce a migrace

opakovaný „vtok“ škodlivé alely × její eliminace selekcí

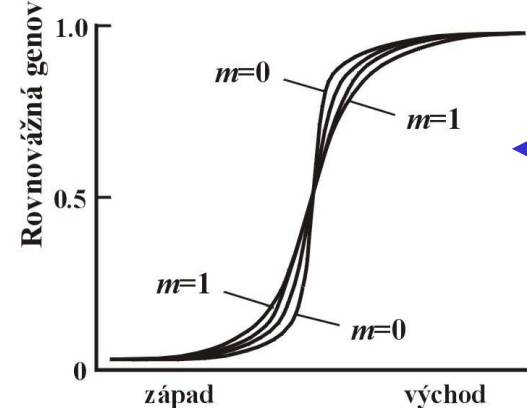
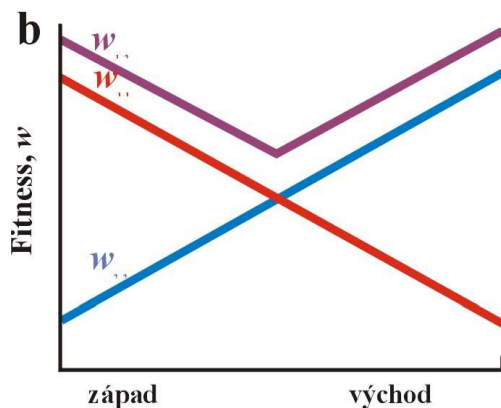
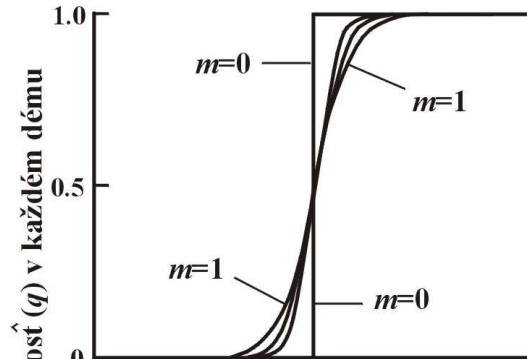
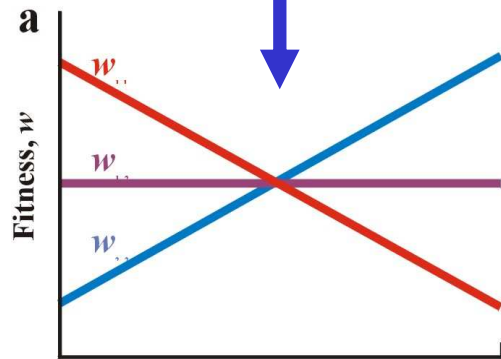


$w_{12}$  intermediární

rovnováha

1.  $m > s \Rightarrow$  fixace alely
2.  $m < s \Rightarrow$  eliminace alely
3.  $m = s \Rightarrow$  **polymorfismus**

divergence mezi démy



$w_{12}$  vyšší

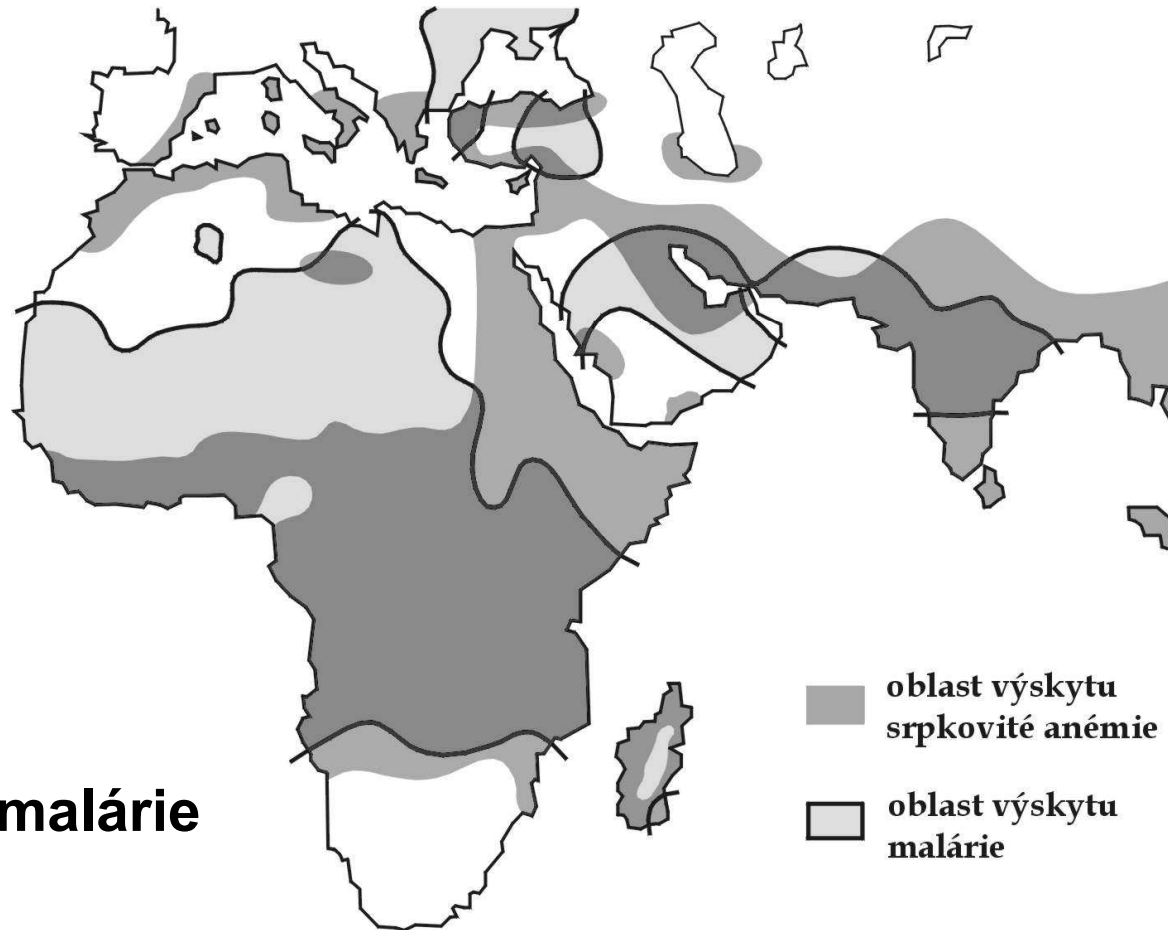




# Selekce a polymorfismus III. Balancující selekce

## 1. Selektivní výhoda heterozygotů (superdominance, heteróze)

$$W_{11} < W_{12} > W_{22}$$



Př.: srpkovitá anémie a malárie

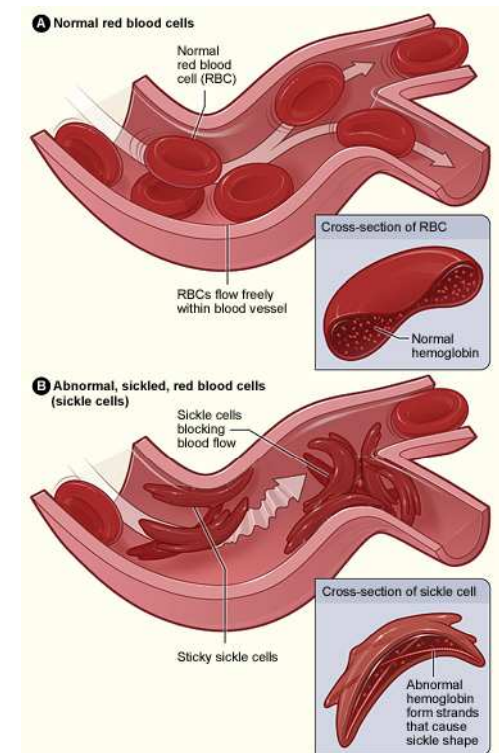
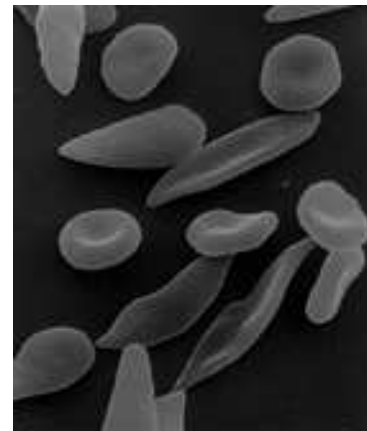
## Srpkovitá anémie a malárie

- před ca. 2000 lety expanze Bantuů → vypalování savan a pralesů  
→ růst populační hustoty  
→ vhodné podmínky pro komáry *Aedes gambiae*,  
hostitele zimničky tropické (*Plasmodium falciparum*)  
⇒ výskyt **malárie**



- **srpkovitá anémie:**  
alela **S**: substituce 1 AA v genu  $\beta$ -Hb → při nízkých koncentracích  $O_2$   
tvorba podlouhlých krystalů → **chudokrevnost** (anémie)
- **AS** – mírná anémie, **SS** – silná anémie
- srpkovitý erytrocyt napadený zimničkou rychle praská  
→ *Plasmodium* se nemůže pomnožit ⇒ **rezistence**
- $w_{AA} = 0,89$ ;  $w_{AS} = 1,00$ ;  $w_{SS} = 0,20$

→ **výhoda heterozygotů**



## Srpkovitá anémie a malárie

genotyp	norm.	malar.	fenotyp
AA	1,00	0,89	malárie
AS	1,00	1,00	rezistence
SS	0,20	0,20	silná anémie
AC	1,00	0,89	malárie
SC	0,71	0,70	anémie
CC	1,00	<b>1,31</b>	rezistence

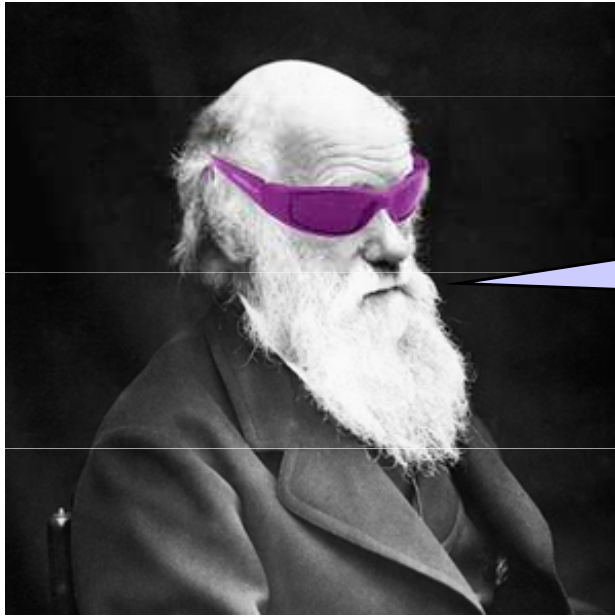
### dominance:

- $S \rightarrow A$  kodominantní, z hlediska anémie recesivní, z hlediska rezistence dominantní
- $S \rightarrow C$  dominantní
- $A \rightarrow C$  kodominantní

### • V jakém genotypu se daná alela ocitne?

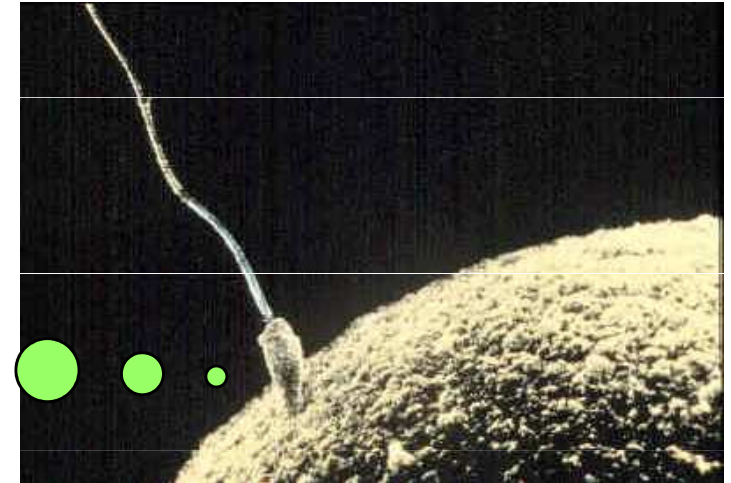
- závislost na počátečních frekvencích při vzniku malarického prostředí
- poč. frekvence:  $p_C \approx 0$ ;  $p_S \approx 0$ ;  $p_A \approx 1$
- prům. odchylka fitness:  $a_C \approx 0$ ;  $a_S \approx 0,11 \Rightarrow$  **růst frekvence alely S**
- po několika generacích: např.  $p_A = 0,95$ ;  $p_S = 0,05$ ;  $p_C \approx 0$   
 $\rightarrow a_C \approx -0,02$ ;  $a_S \approx 0,06 \Rightarrow$  **frekvence alely S stále roste**

**Závěr: přestože alela C vysoce prospěšná, selekce bude její frekvenci snižovat až do její úplné eliminace!!**



**Selection is survival  
of the fittest.**

**Selection favours those  
*gametes* with positive  
average excess of fitness**



**Důsledkem selekce nemusí být přežití nejzdatnějších jedinců  
(genotypů); důležitý pohled z hlediska gamet („gamete view“)**

# Selekce udržující polymorfismus

## 2. Selekcce v proměnlivém prostředí

proměnlivost prostředí

- v čase
- v prostoru

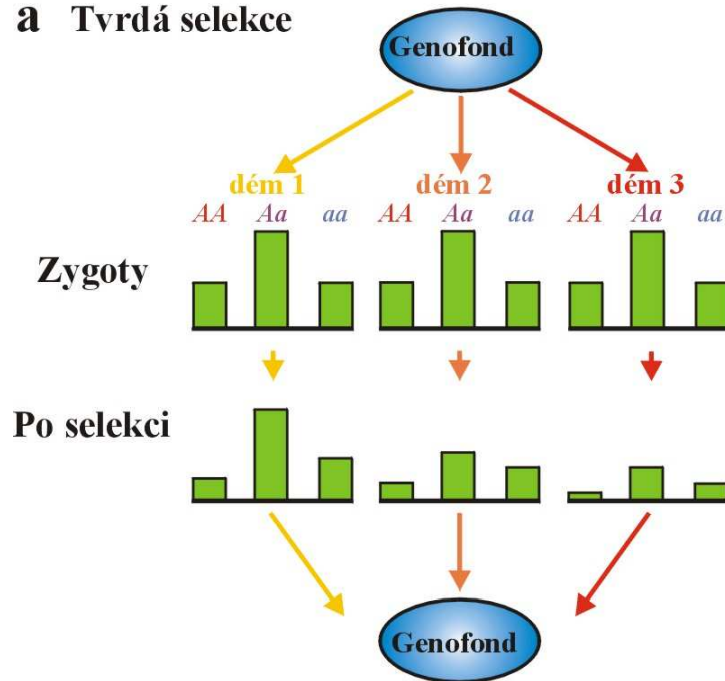
- **v hrubém měřítku**  
(jedenkrát za život)
- **v jemném měřítku**  
(vícekrát za život)

# selekce

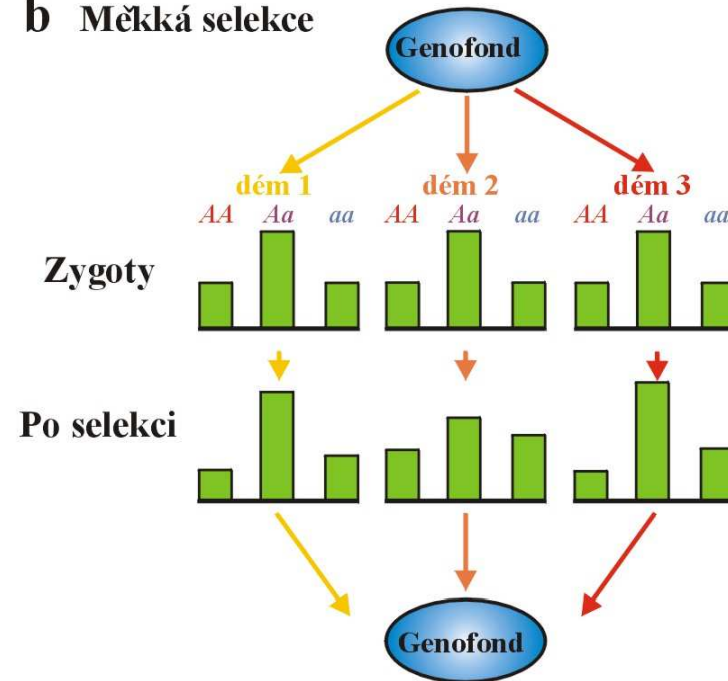
tvrdá

měkká

a Tvrdá selekce



b Měkká selekce



prostředí proměnlivé **v hrubém měřítku** a **měkká selekce** budou v populaci udržovat polymorfismus **s vyšší pravděpodobností** než proměnlivost v jemném měřítku a tvrdá selekce

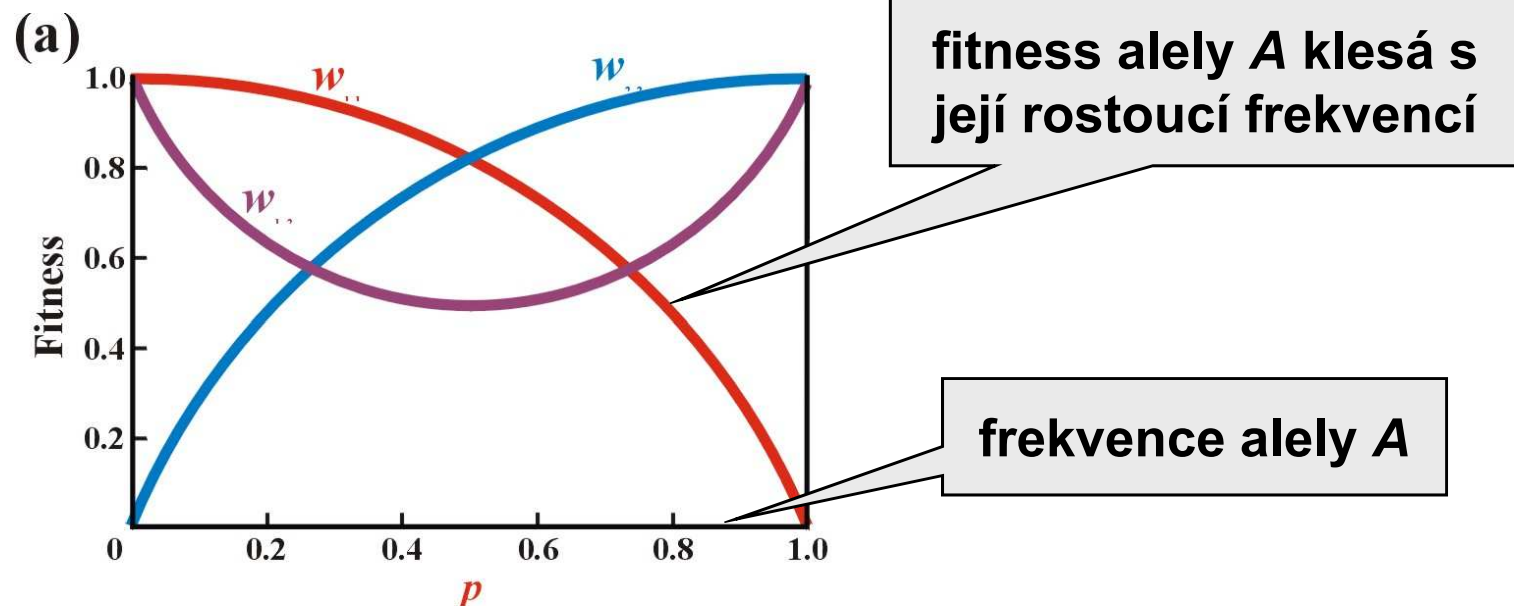


## Selekce udržující polymorfismus

### 3. Antagonistická selekce

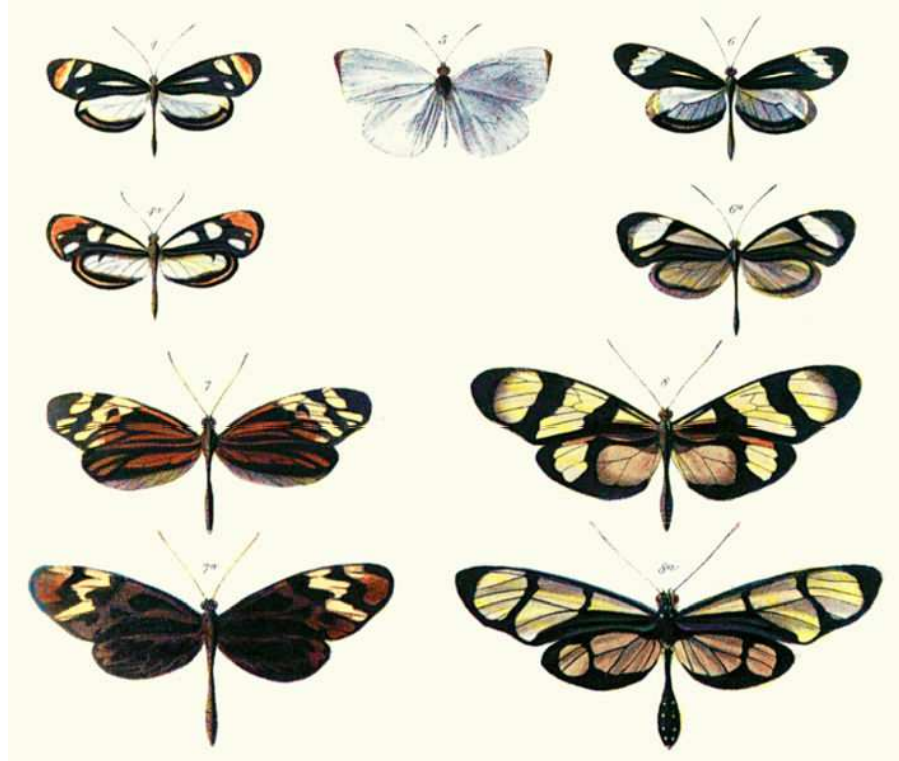
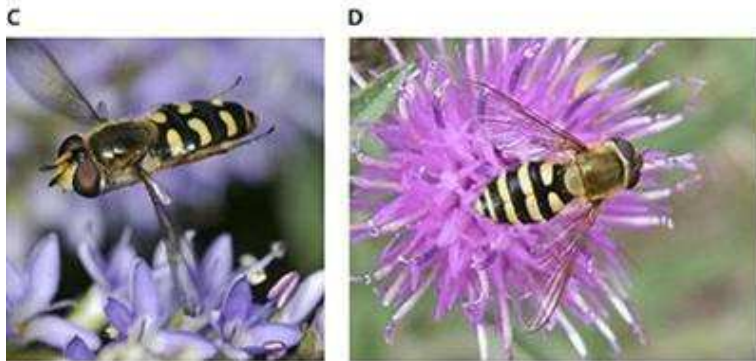
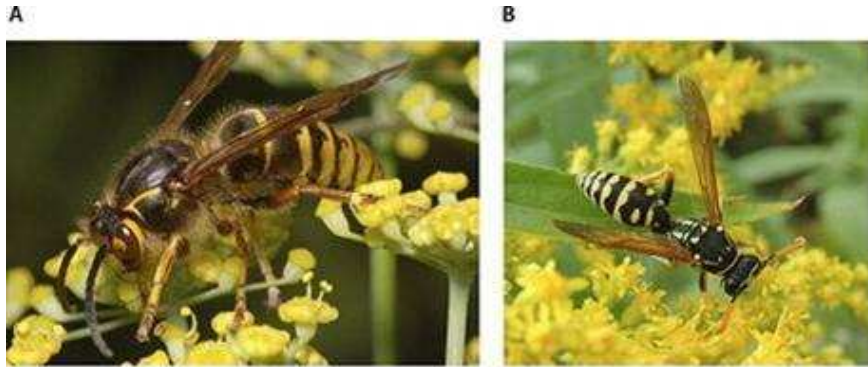
- různá pohlaví
- různá vývojová stádia
- gametická × zygotická fáze

### 4. Selekcce závislá na frekvenci: I. Negativní frekvenčně-závislá s.



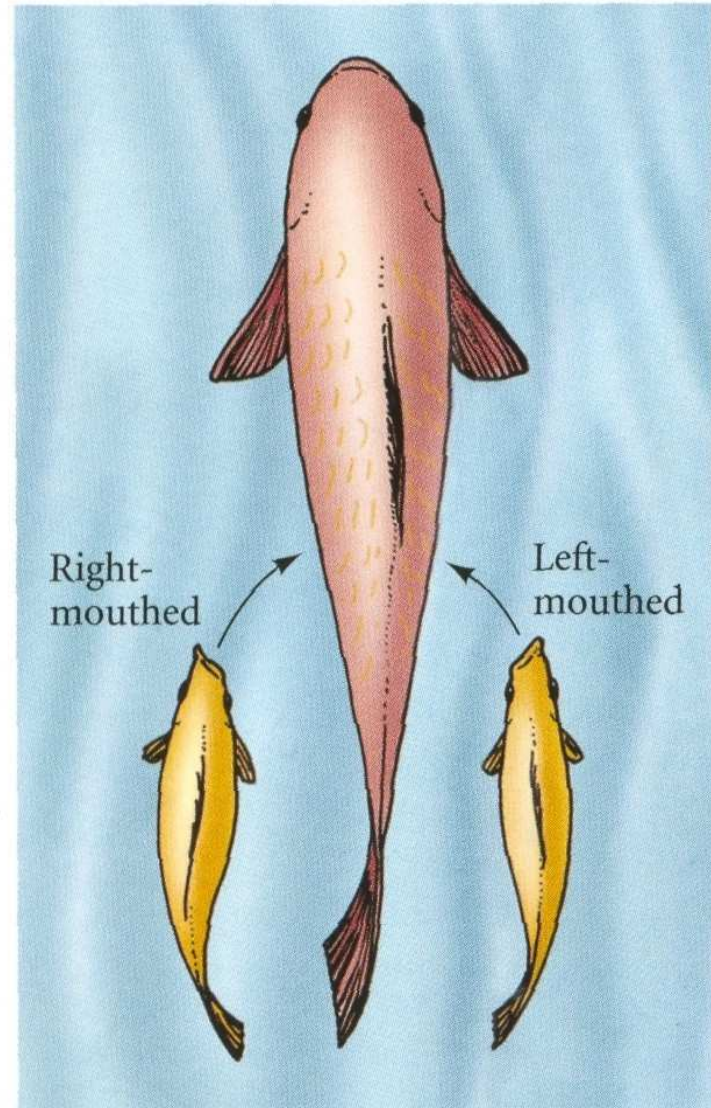
# Př.: batesiánské mimikry

[v tomto případě jde spíše o selekci závislou *na hustotě* (density-dependent selection)]

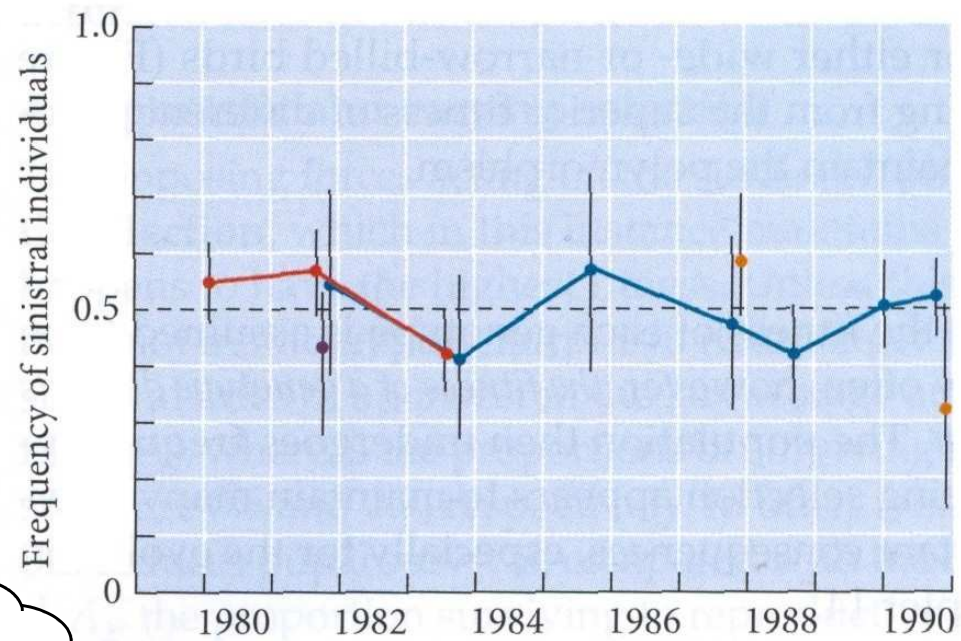




# Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganyika)



## Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganyika)



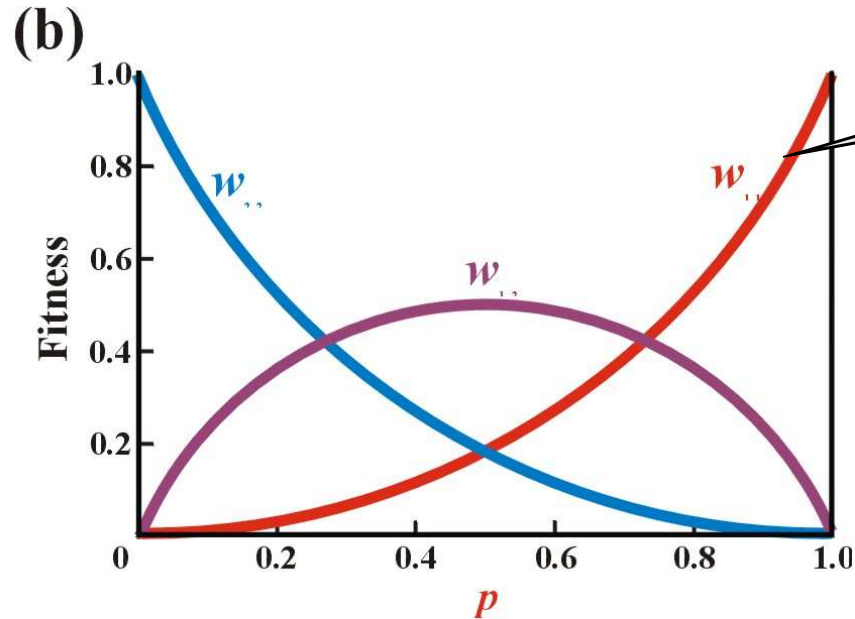
„pravohubý“



„levohubý“

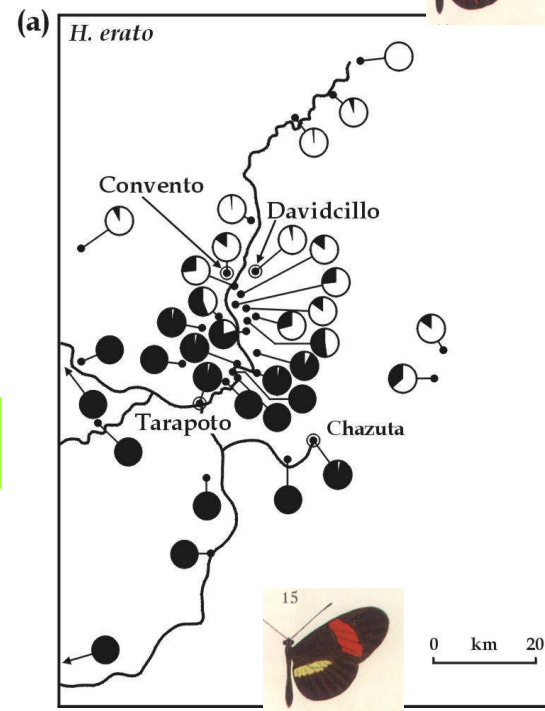
# Alternativní rovnováhy

## II. Pozitivní frekvenčně-závislá s.

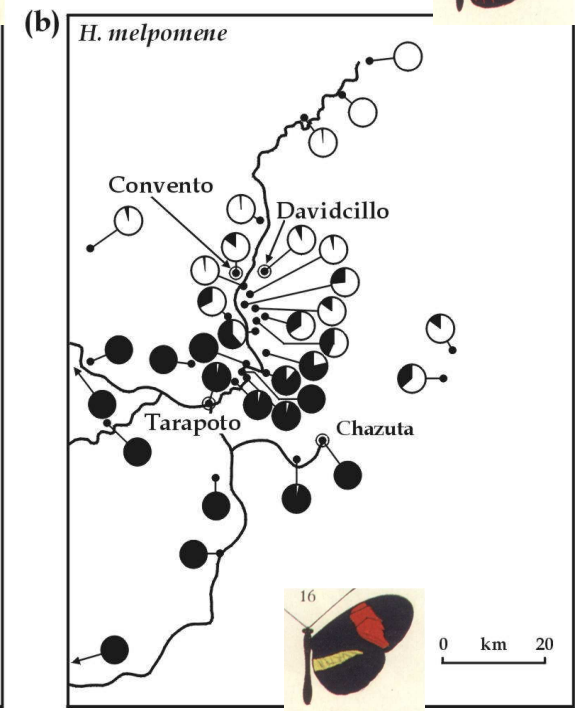


fitness alely A roste s její rostoucí frekvencí

### *Heliconius erato*



### *H. melpomene*



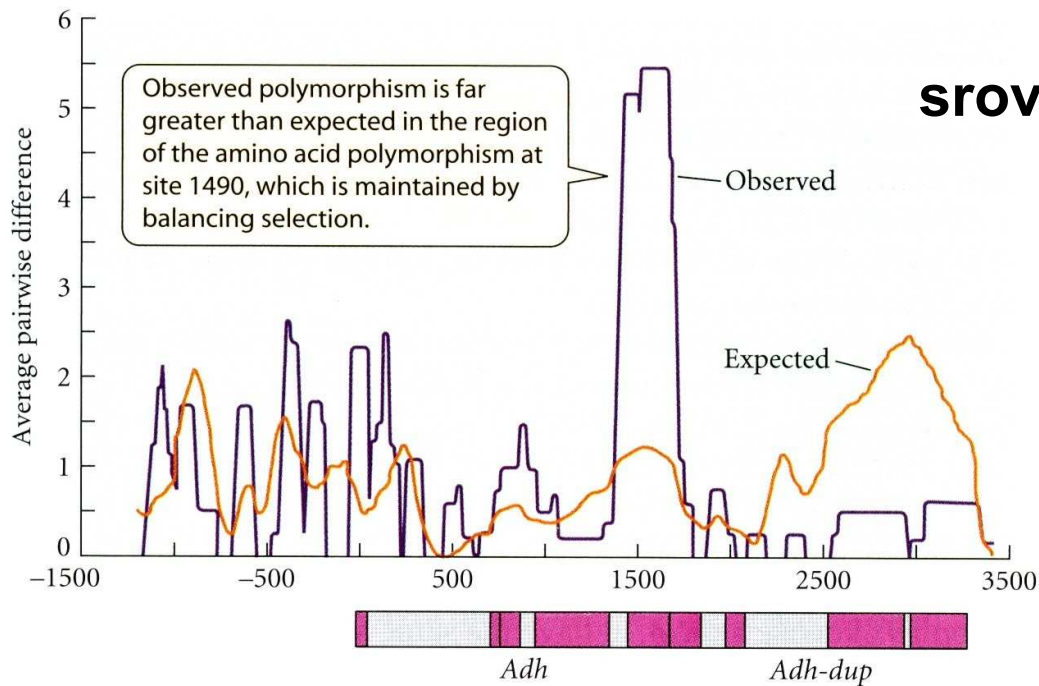
## Selekce proti heterozygotům

- $w_{11} > w_{12} < w_{22}$

- výsledkem **fixace** jedné, nebo druhé alely (na rozdíl od pozitivní FZS náhodné která)



# Balancující selekce na molekulární úrovni



srovnání skutečného a očekávaného polymorfismu v genu ADH

alely šimpanze (C) více podobné alelám člověka (H) než jiným C-alelám

geny MHC komplexu

