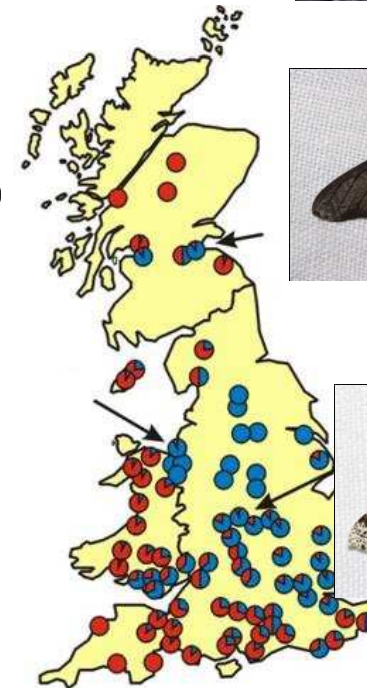
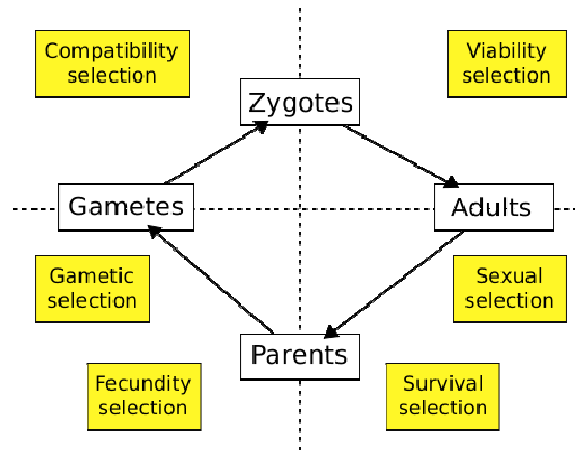
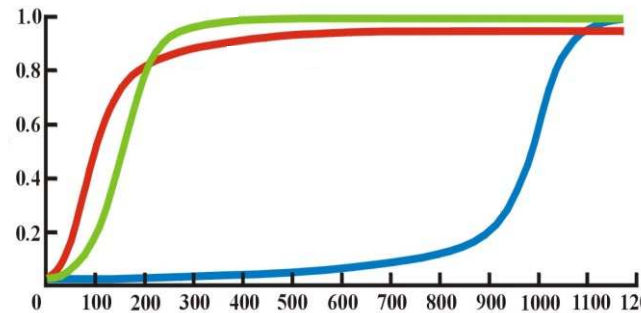
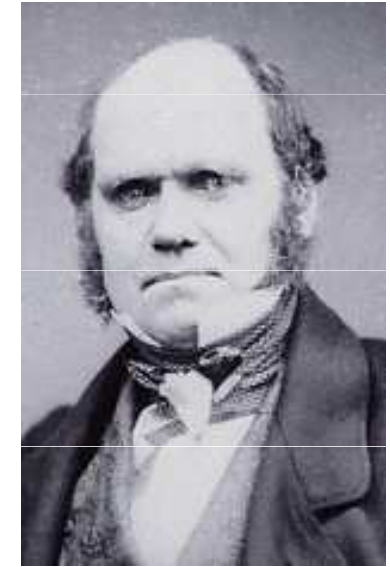
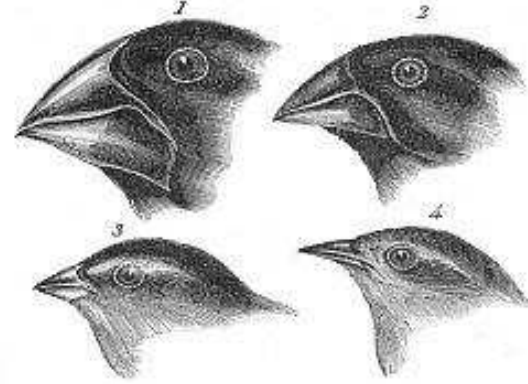


PŘÍRODNÍ VÝBĚR (SELEKCE)

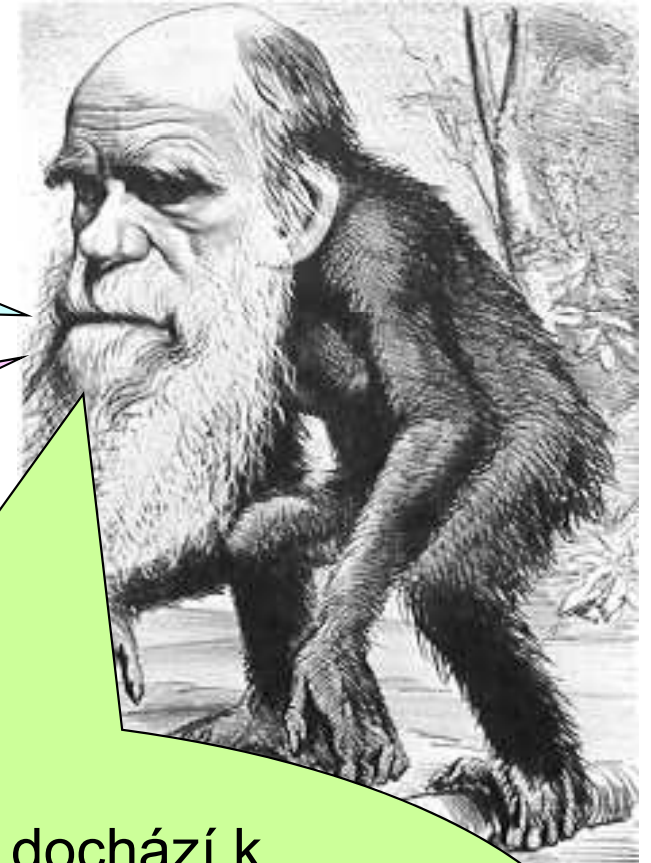


Evoluce přírodním výběrem

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 přispění 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

$$w = 1 - s$$

- p, q = četnosti alel
- Δp = změna p

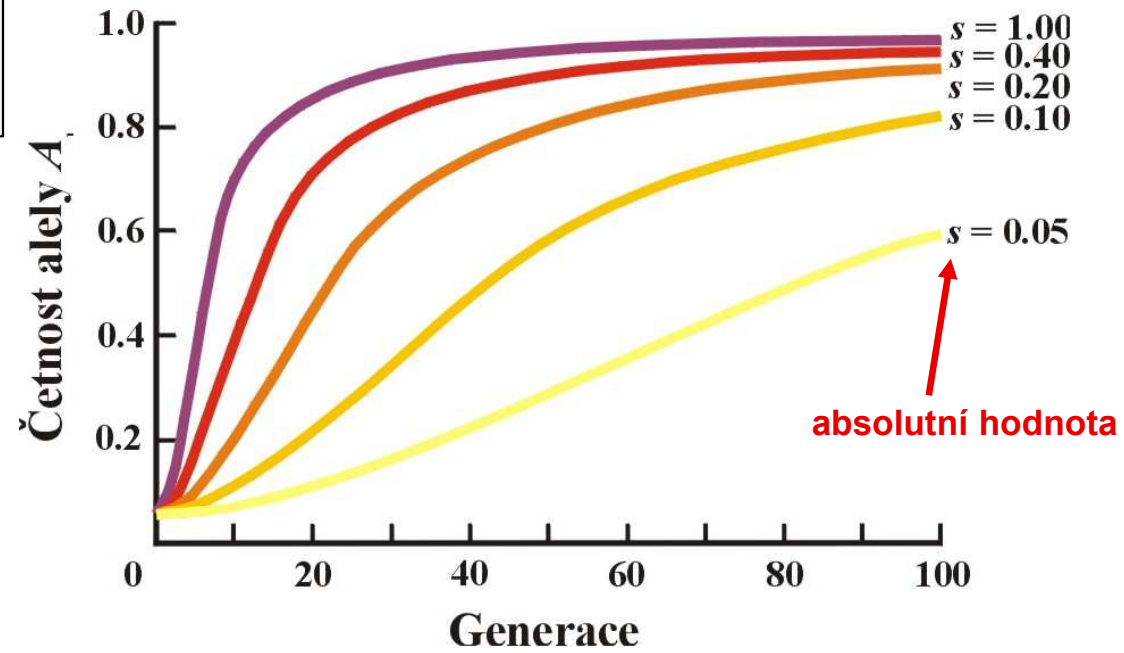
při $p = 0$ je $\Delta p = 0 \Rightarrow$ evoluce se zastaví

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

pokud s kladné, změna záporná

změna největší při $p=q=0,5$

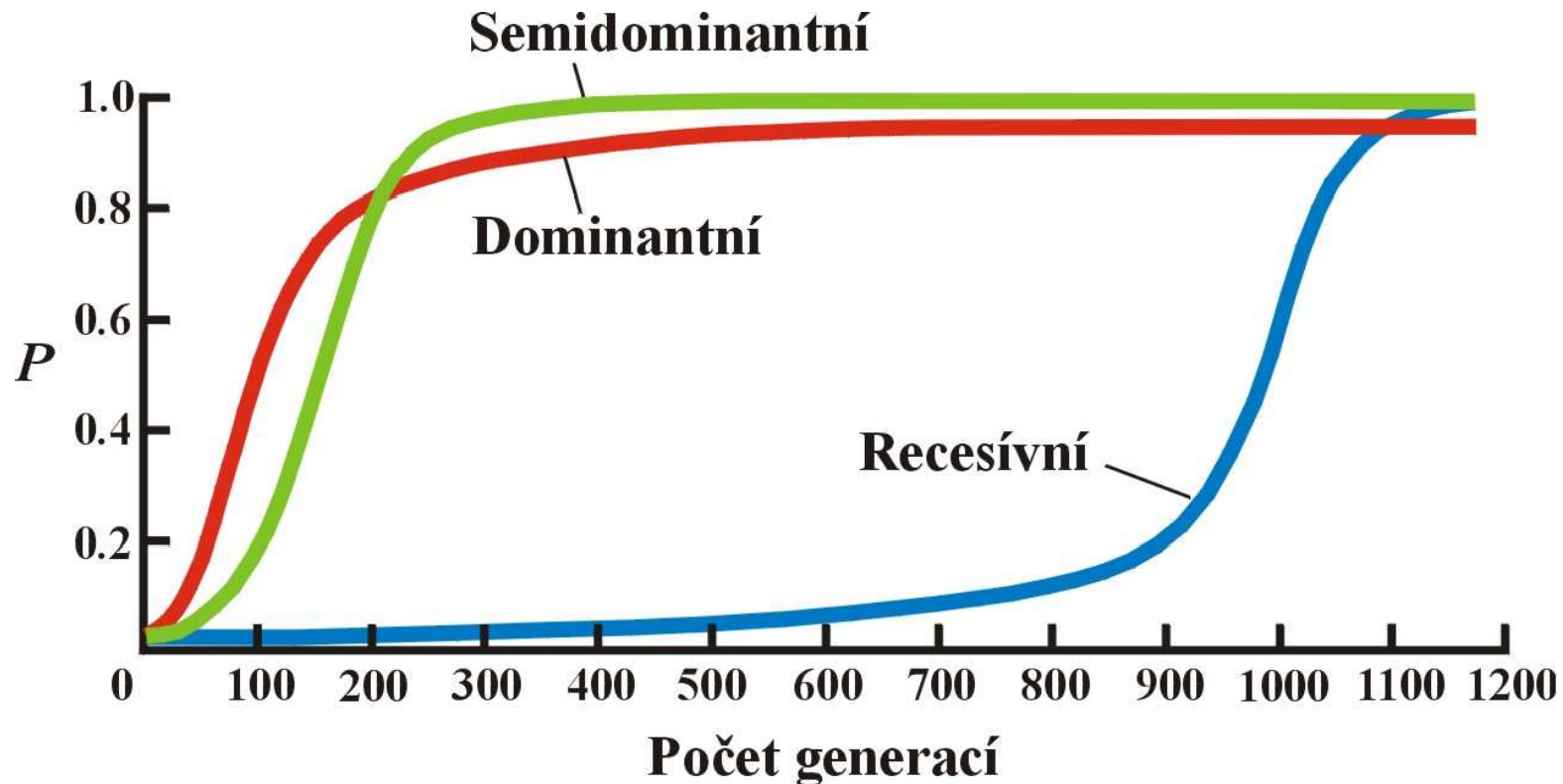
nepřímo úměrné průměrné fitness populace \Rightarrow s klesající frekvencí nevýhodné alely (tj. rostoucí frekvencí výhodné alely) se evoluce zpomaluje



Selekce a dominance

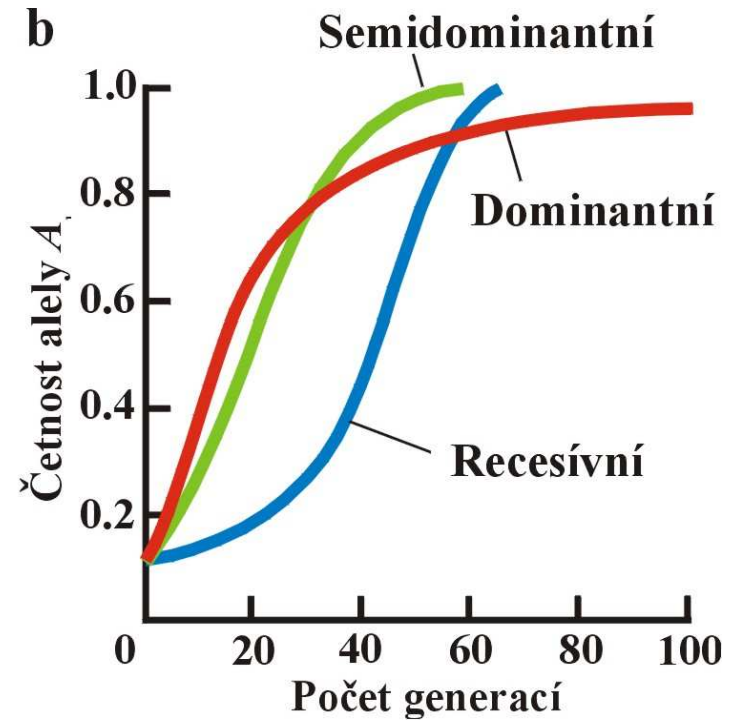
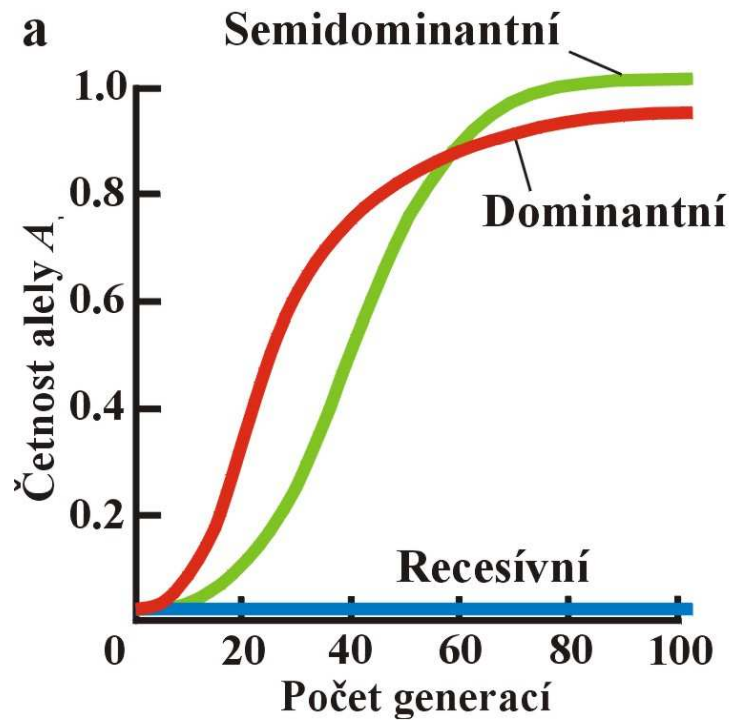
stupeň dominance, h :

- 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 ($h=1$): $w_{11}=1$, $w_{12}=1-s$, $w_{22}=1-s$

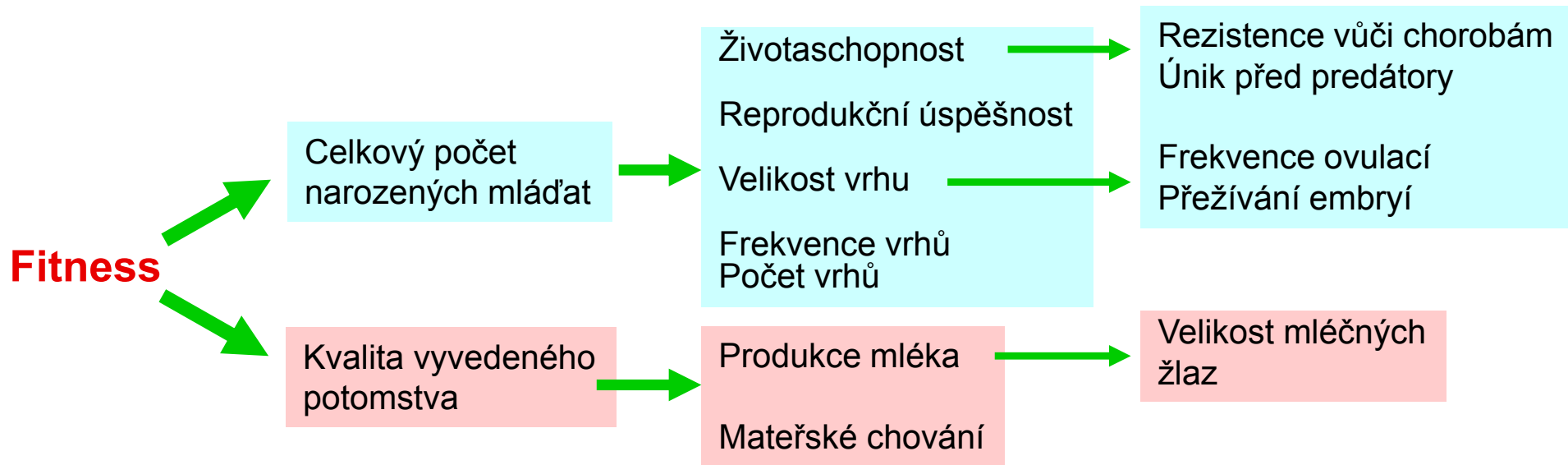


Selekce a dominance

vliv počáteční frekvence alely:



Komponenty fitness:

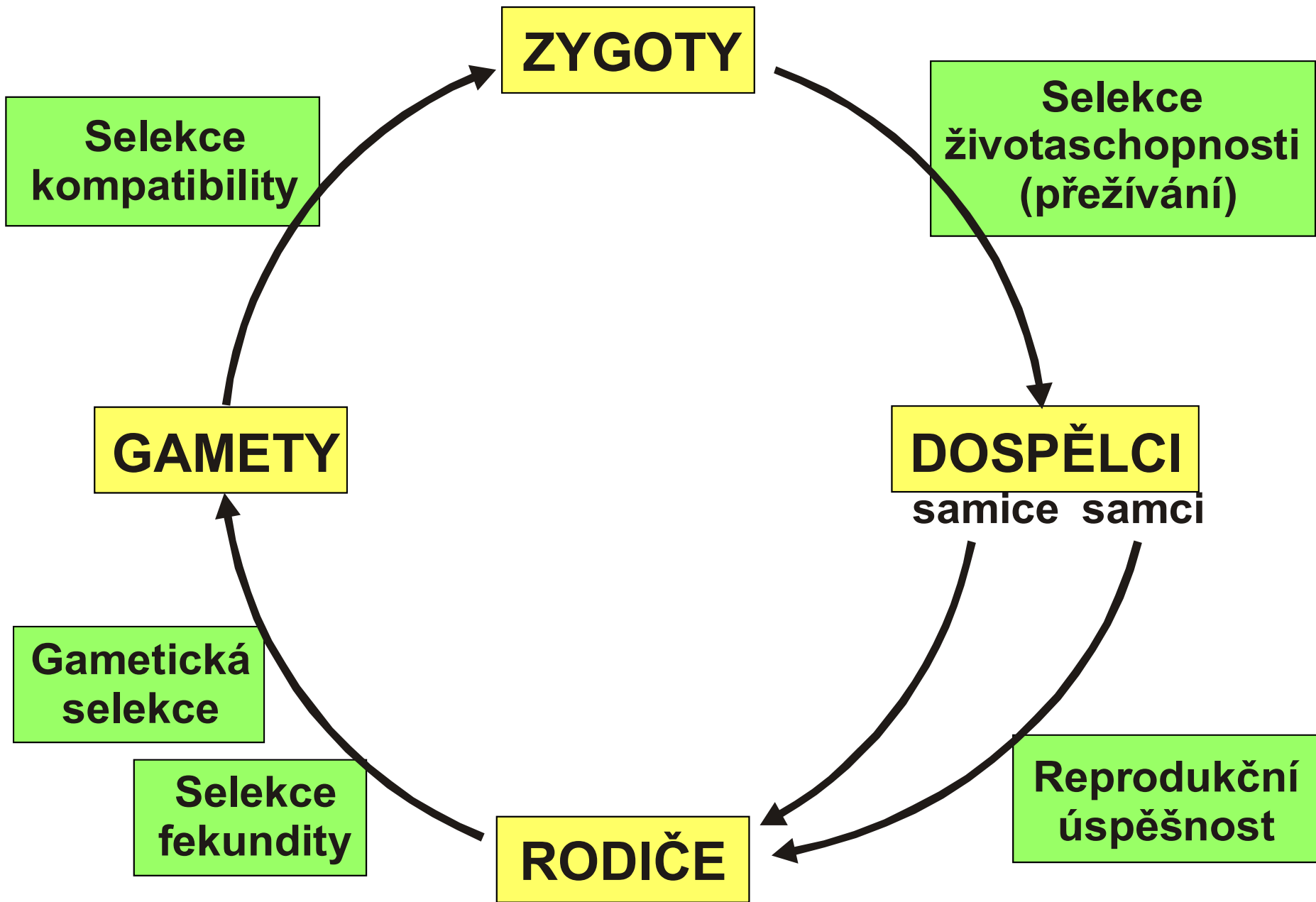


zygotická selekce:

- Životaschopnost
- rozmnožovací úspěšnost
- fekundita

gametická selekce:

- Životaschopnost gamet
- fertilizační úspěšnost
- zvýhodnění při segregaci



Studium přírodního výběru:

1. korelace alelových četností mezi populacemi

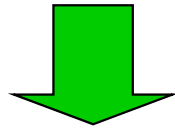
Adh^F u *D. melanogaster*



Studium přírodního výběru:

2. odchylky od očekávaných genotypových četností (HW)

3. změny znaku v čase:

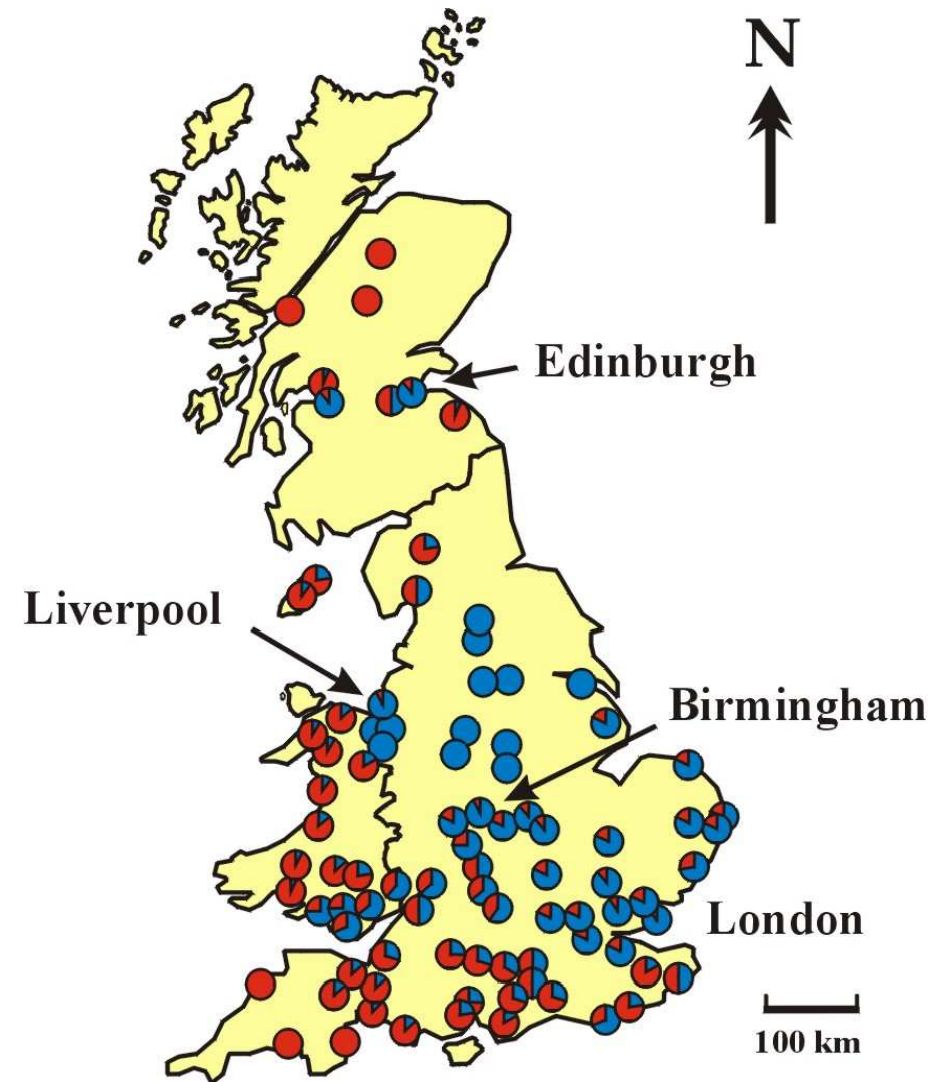


průmyslový melanismus
B. betularia v Británii



● „*typica*“

● „*carbonaria*“

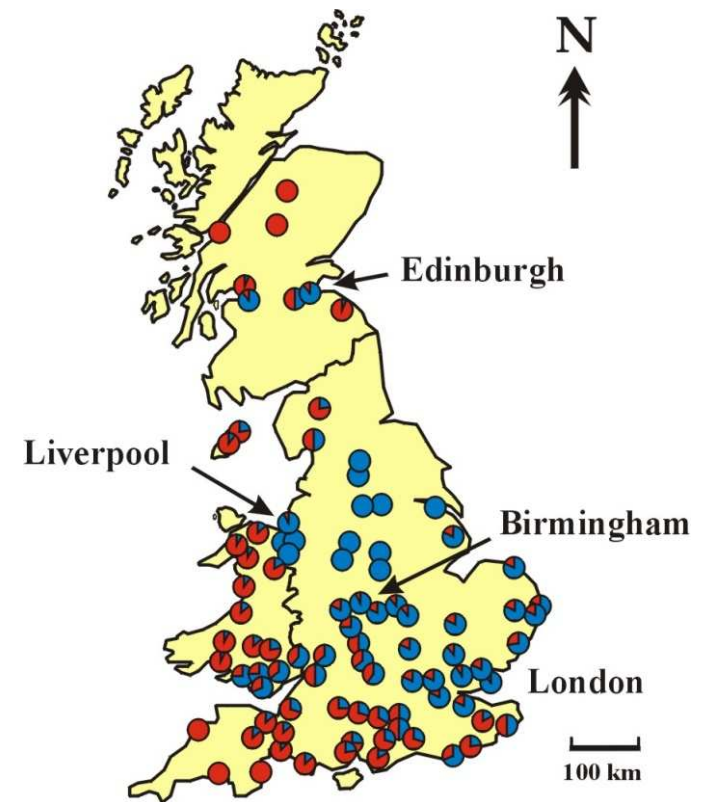


Studium přírodního výběru:

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

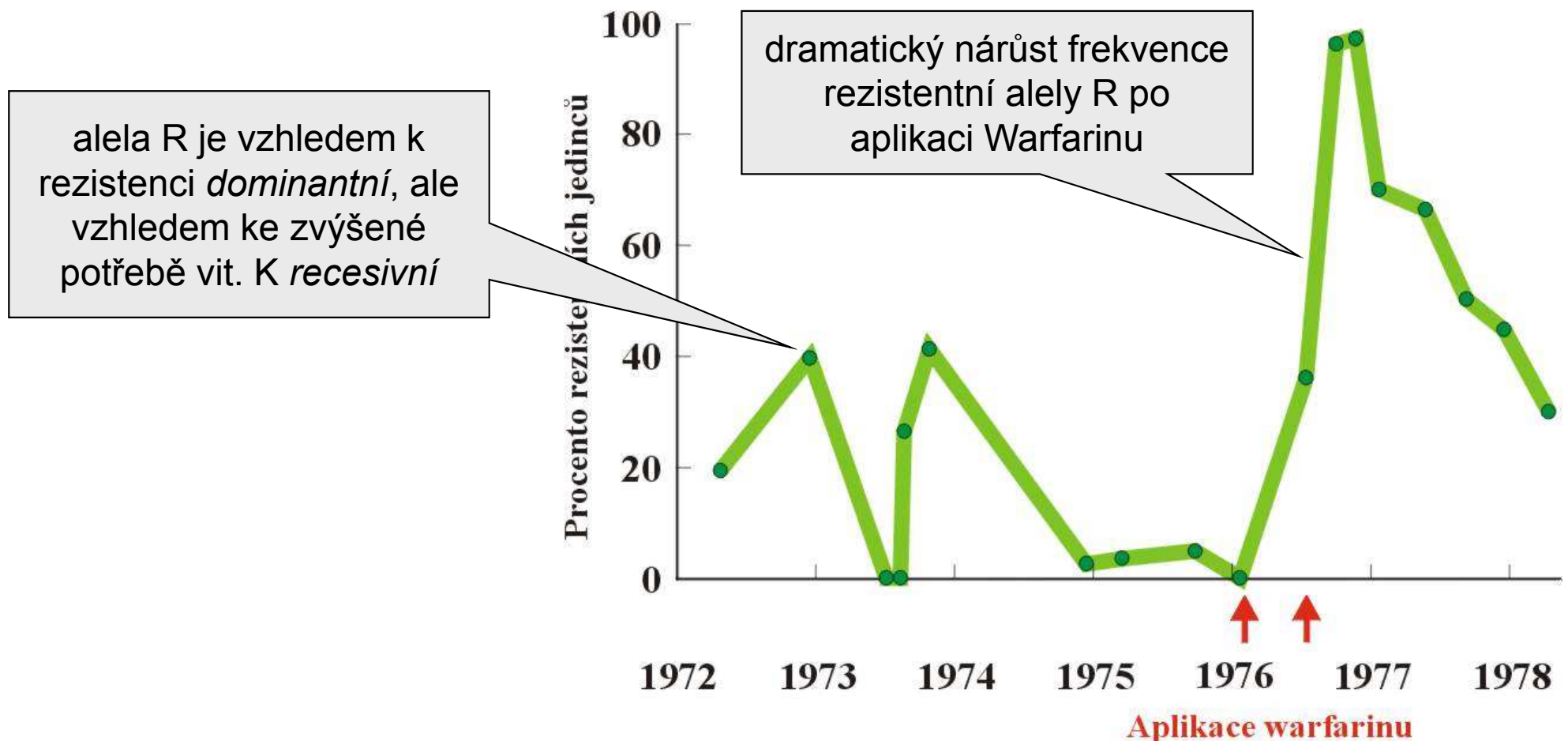
- na melanickém zbarvení se podílejí 3 alely, ne jedna
- zvýšení frekvence melanických forem ve znečištěných oblastech i u druhů neohrožených predací hmyzožravých ptáků (holubi, kočky, někt. brouci)
- v některých oblastech slabá korelace mezi melanismem a imisemi
- chyby v experimentu:
 - drsnokřídlec 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

Warfarin (potkan):

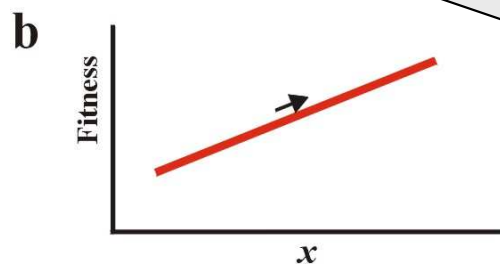
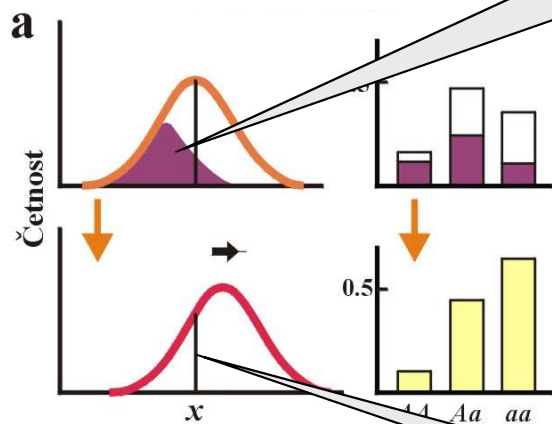
Warfarin = krevní antikoagulant, inhibující enzym odpovědný za regeneraci vitamínu K (kofaktor krevního srážení)



Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující

tyto fenotypy jsou
odstraňovány selekcí

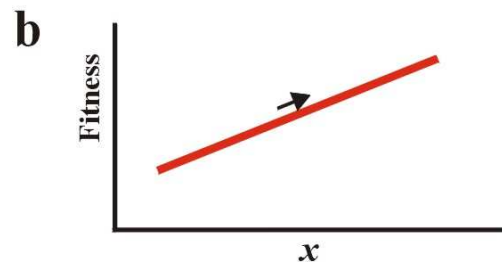
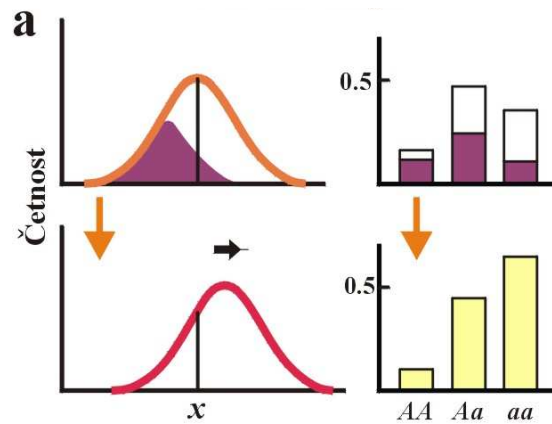


původní průměr

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

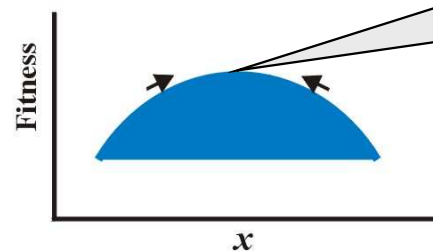
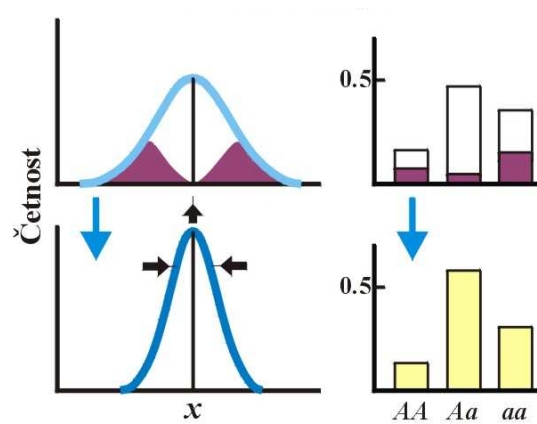
Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující



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

stabilizující

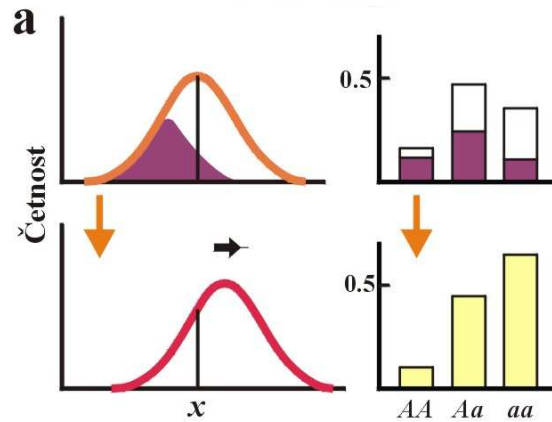


nejvyšší fitness
mají jedinci s
průměrným
fenotypem

- stabilní prostředí
- průměr stejný
- menší rozptyl

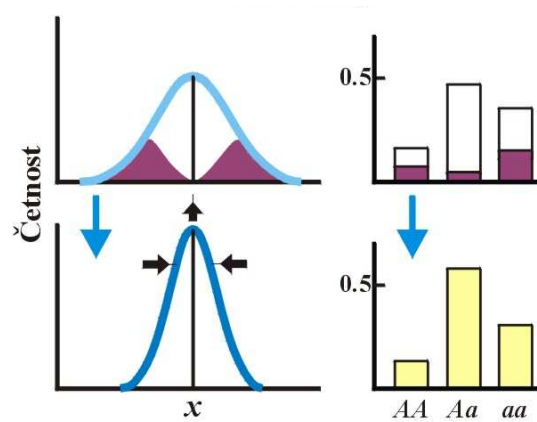
Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující



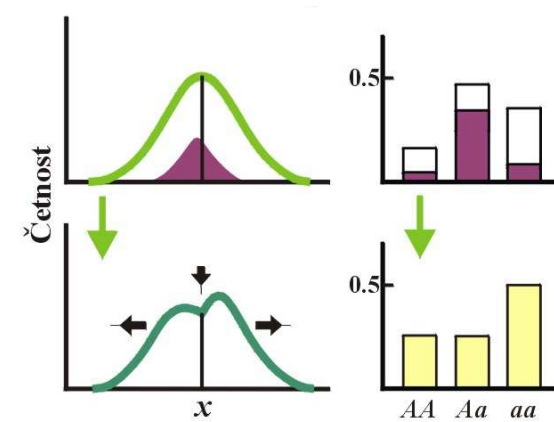
- konzistentní změna prostředí
- posun průměru
- stejný rozptyl
- **purifikující selekce**

stabilizující



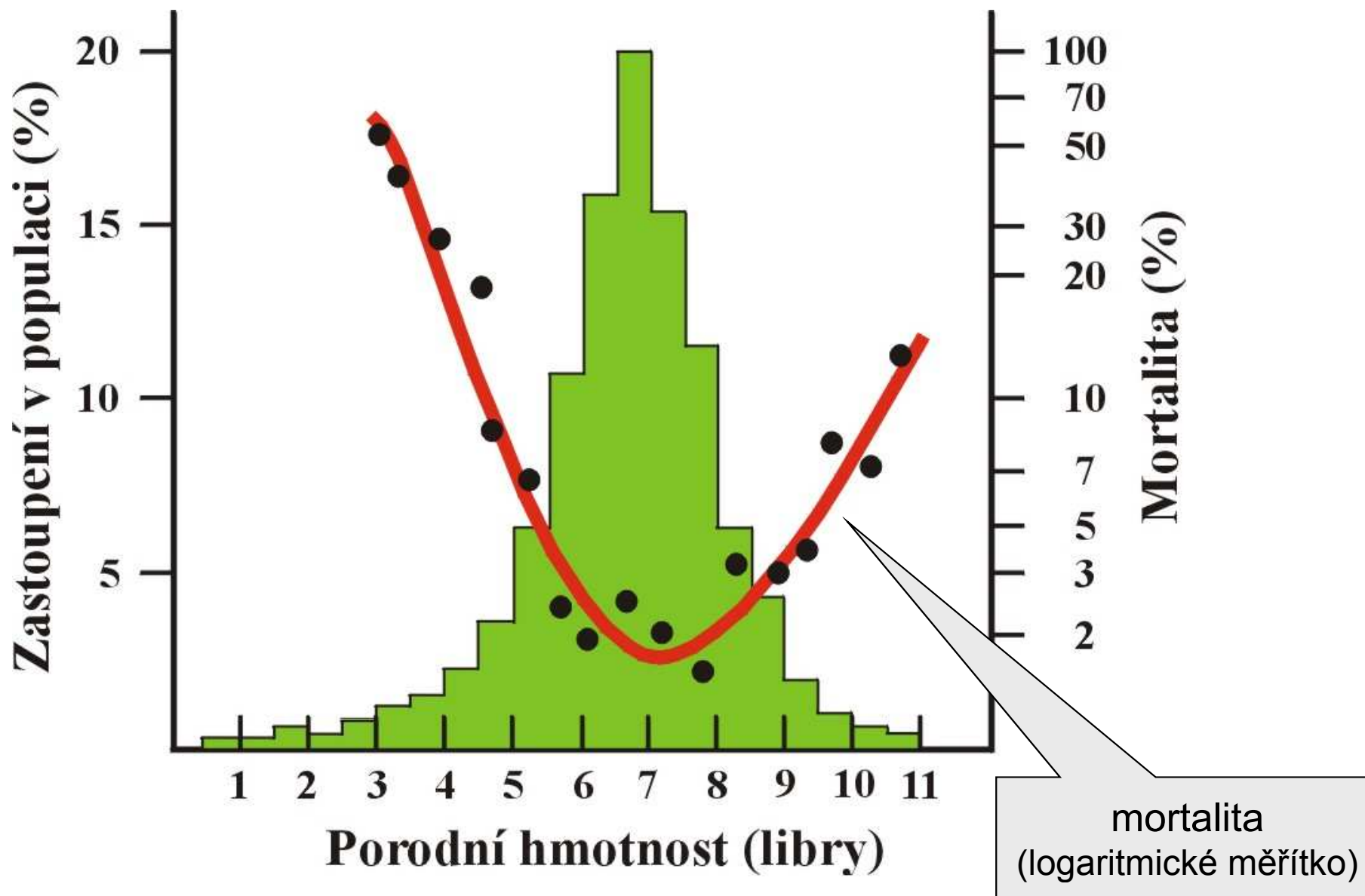
- stabilní prostředí
- průměr stejný
- menší rozptyl

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



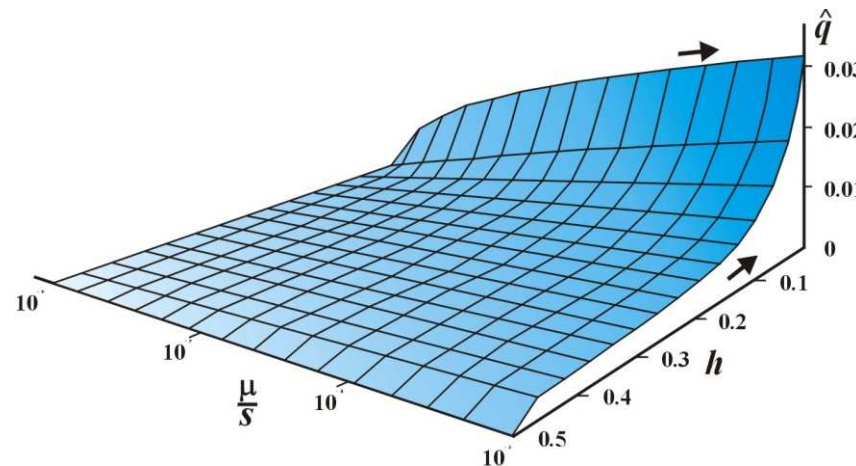
dominance:

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

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

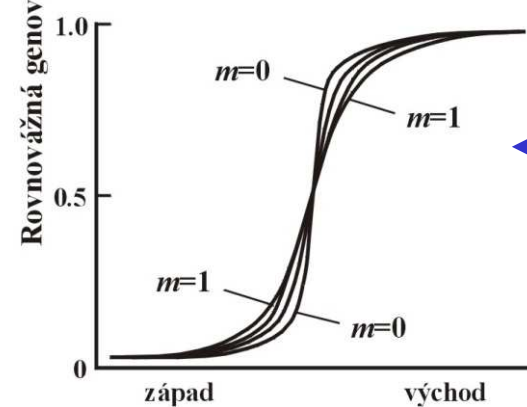
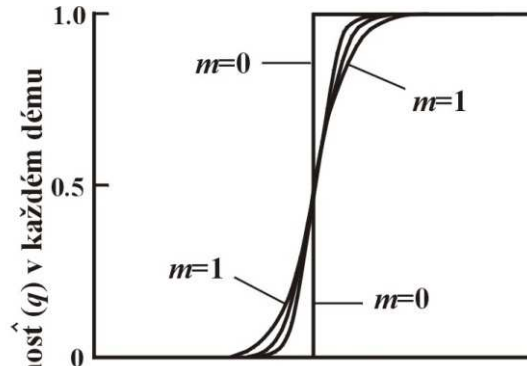
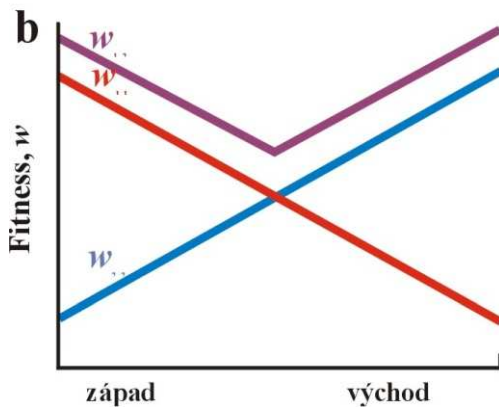
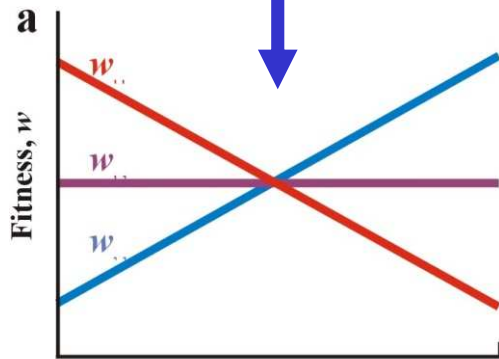


rovnováha

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

divergence mezi démy

w_{12} intermediární



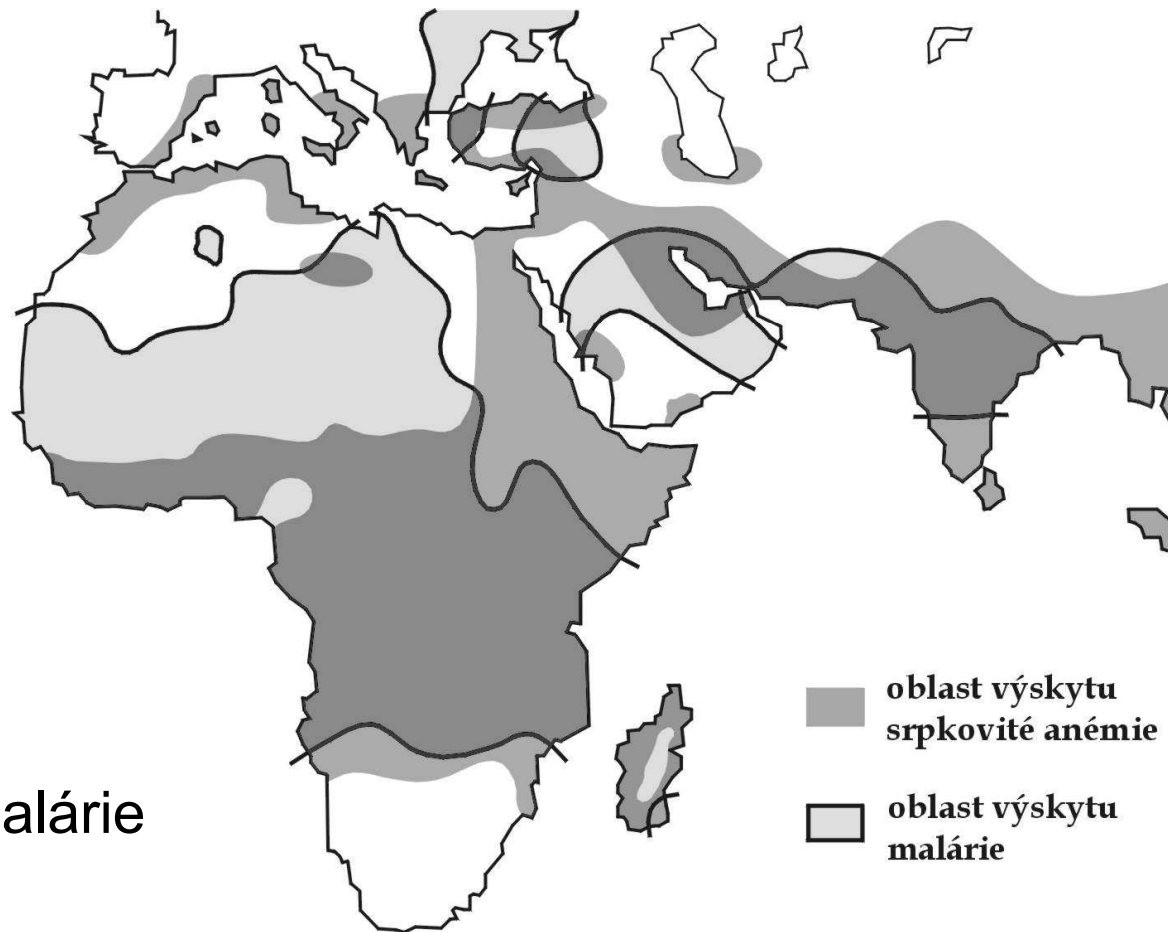
w_{12} vyšší



Selekce a polymorfismus III. Balancující selekce

1. Selektivní výhoda heterozygotů (superdominance, heteróze)

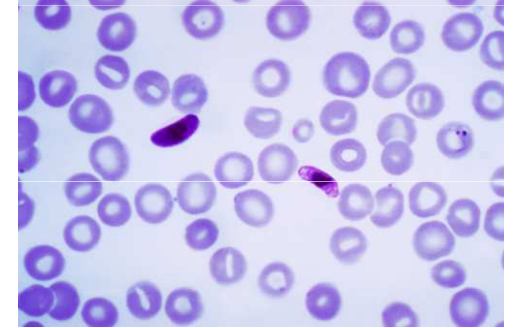
$$W_{11} < W_{12} > W_{22}$$



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:**

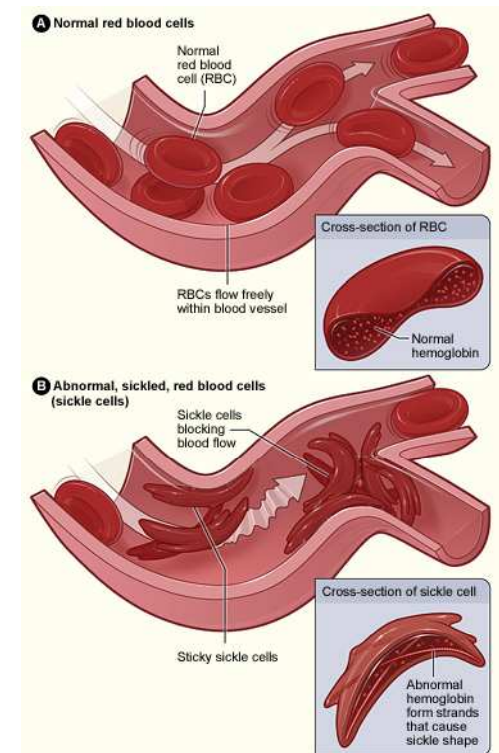
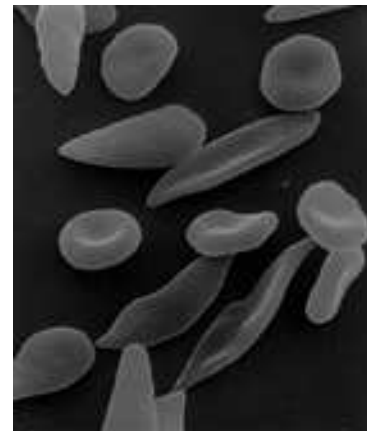
alela S: substituce 1 AA v genu β -Hb → při nízkých koncentracích O_2
tvorba podlouhlých krystalů → **chudokrevnost** (anémie)

- AS – pouze přenos 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	1,31	rezistence

dominance:

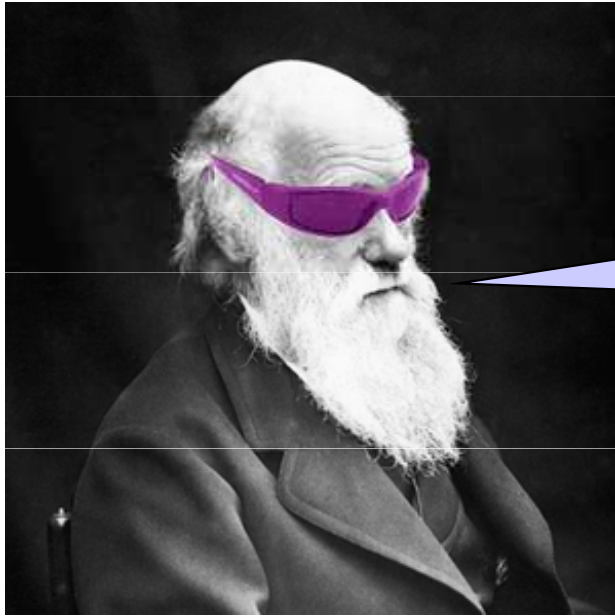
- $S \rightarrow A$ kodominantní, z hlediska anémie recesivní, z hlediska rezistence dominantní
- $S \rightarrow C$ dominantní
- $A \rightarrow C$ kodominantní

- **V jakém genotypu se daná alela ocitne?**

- závislost na počátečních frekvencích při vzniku malarického prostředí

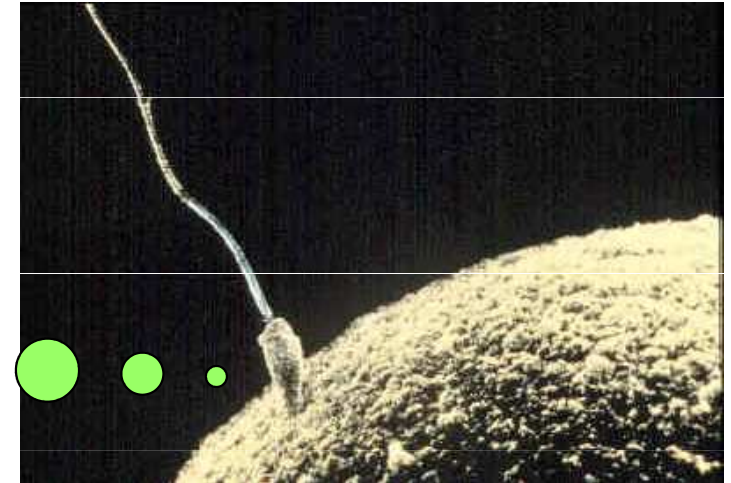
- poč. frekvence: $p_C \approx 0$; $p_S \approx 0$; $p_A \approx 1$
- prům. odchylka fitness: $a_C \approx 0$; $a_S \approx 0,11 \Rightarrow$ **růst frekvence alely S**
- po několika generacích: např. $p_A = 0,95$; $p_S = 0,05$; $p_C \approx 0$
 $\rightarrow a_C \approx -0,02$; $a_S \approx 0,06 \Rightarrow$ **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

```
graph TD; A[proměnlivost prostředí] --> B["• v čase<br>• v prostoru"]; A --> C["• v hrubém měřítku<br>(jedenkrát za život)<br>• v jemném měřítku<br>(vícekrát za život)"];
```

- v čase
- v prostoru

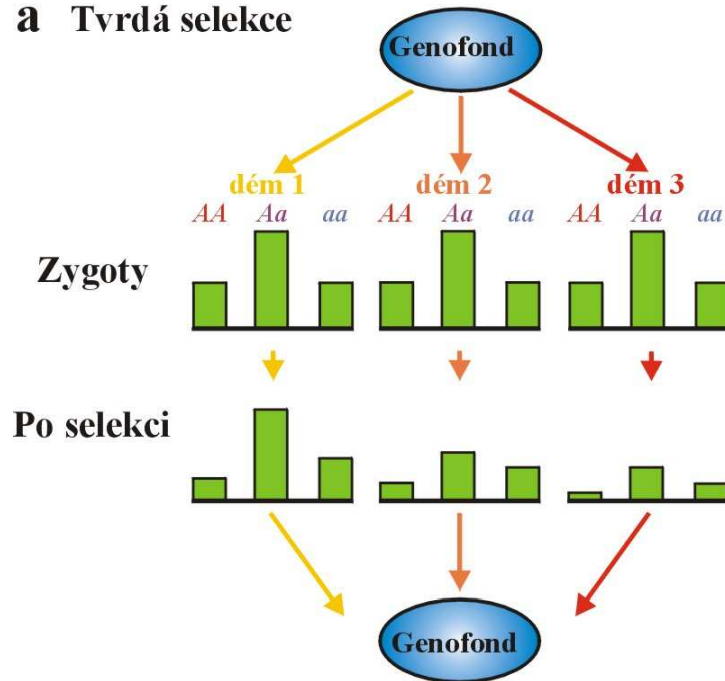
- **v hrubém měřítku**
(jedenkrát za život)
- **v jemném měřítku**
(vícekrát za život)

selekce

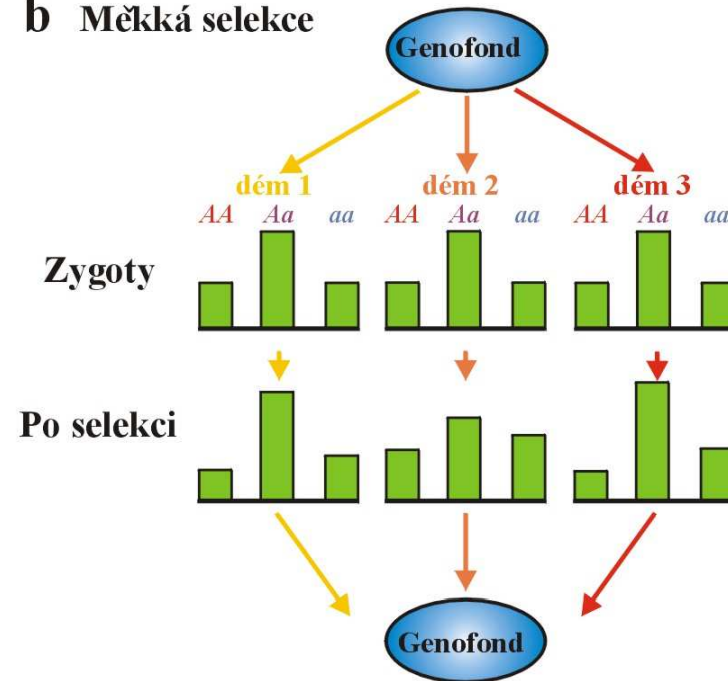
tvrdá

měkká

a Tvrdá selekce



b Měkká selekce



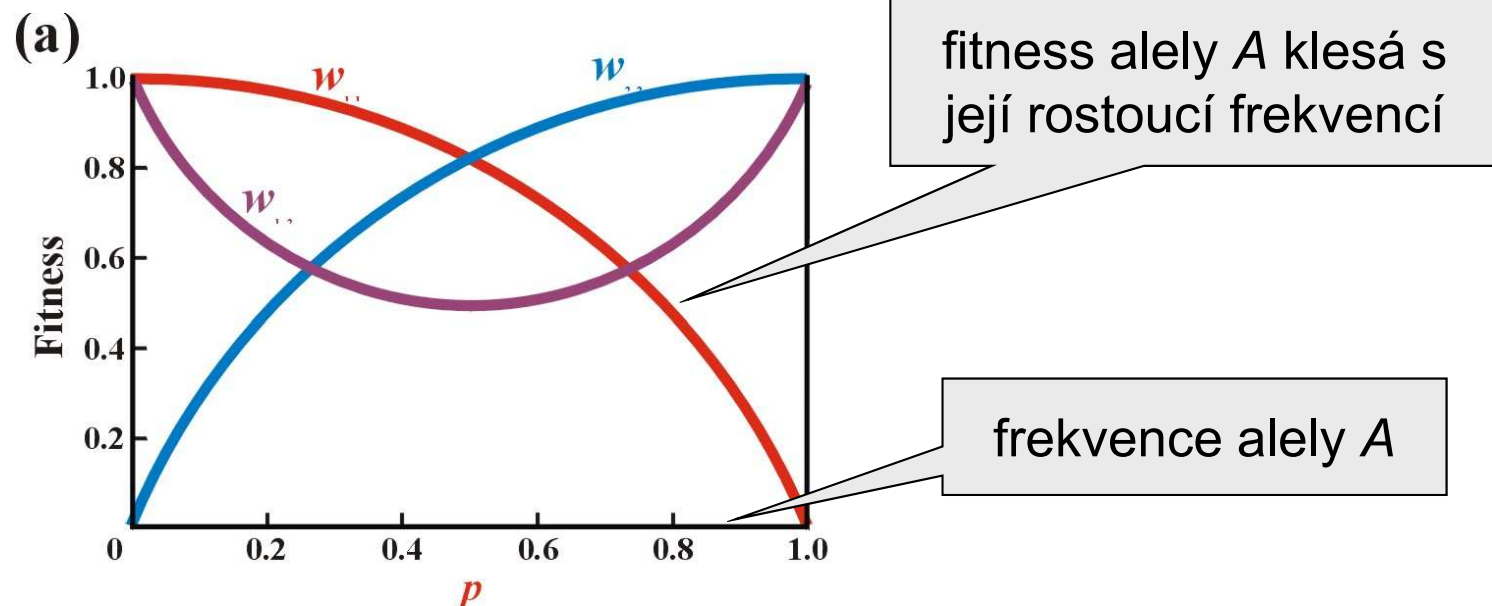
prostředí proměnlivé v hrubém měřítku a měkká selekce budou v populaci udržovat polymorfismus s vyšší pravděpodobností než proměnlivost v jemném měřítku a tvrdá selekce

Selekce udržující polymorfismus

3. Antagonistická selekce

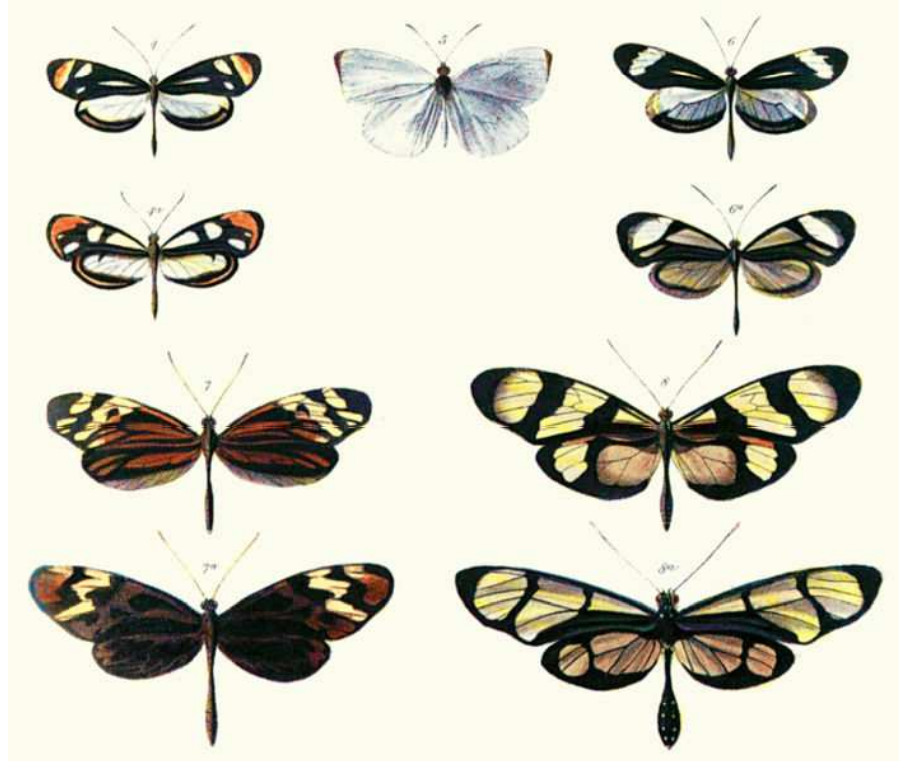
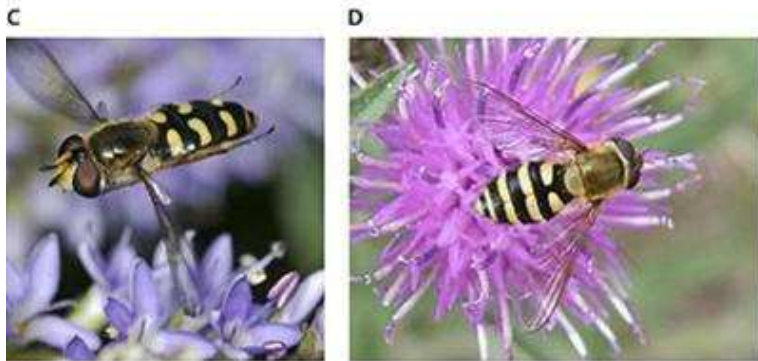
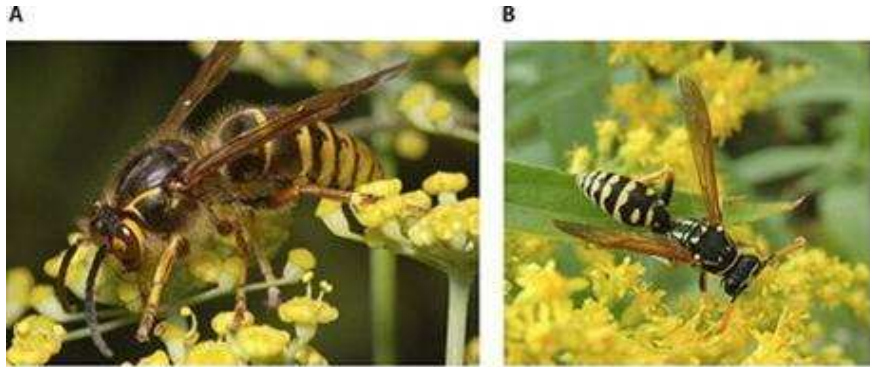
- různá pohlaví
- různá vývojová stádia
- gametická × zygotická fáze

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

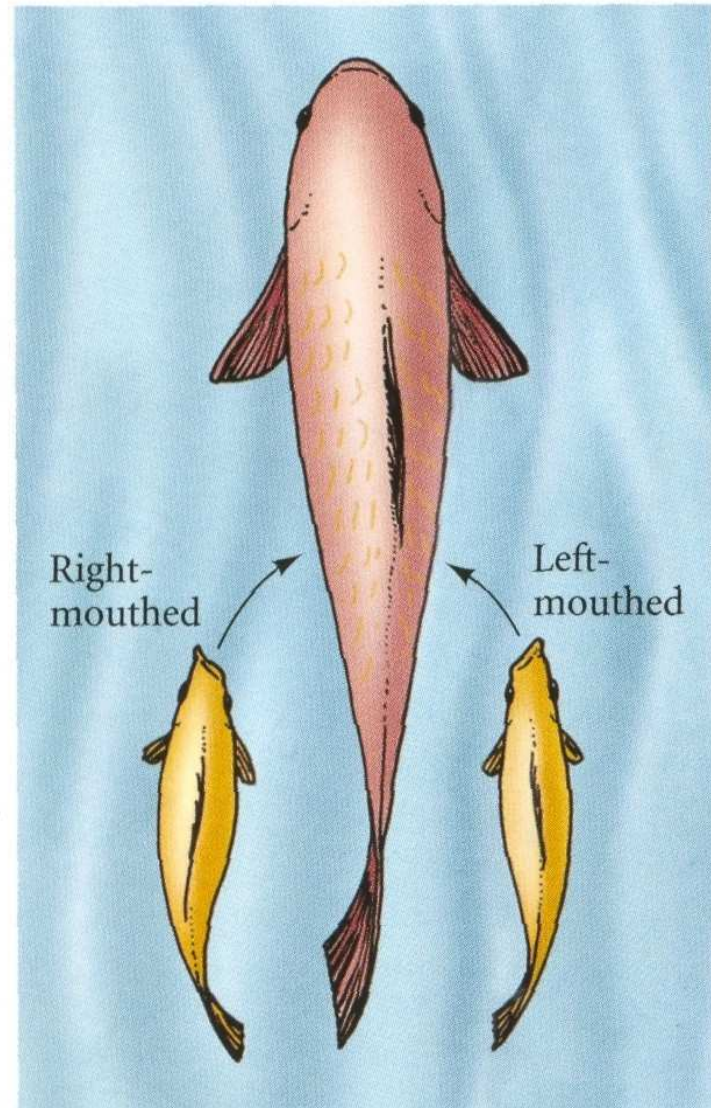


Př.: batesovské mimikry

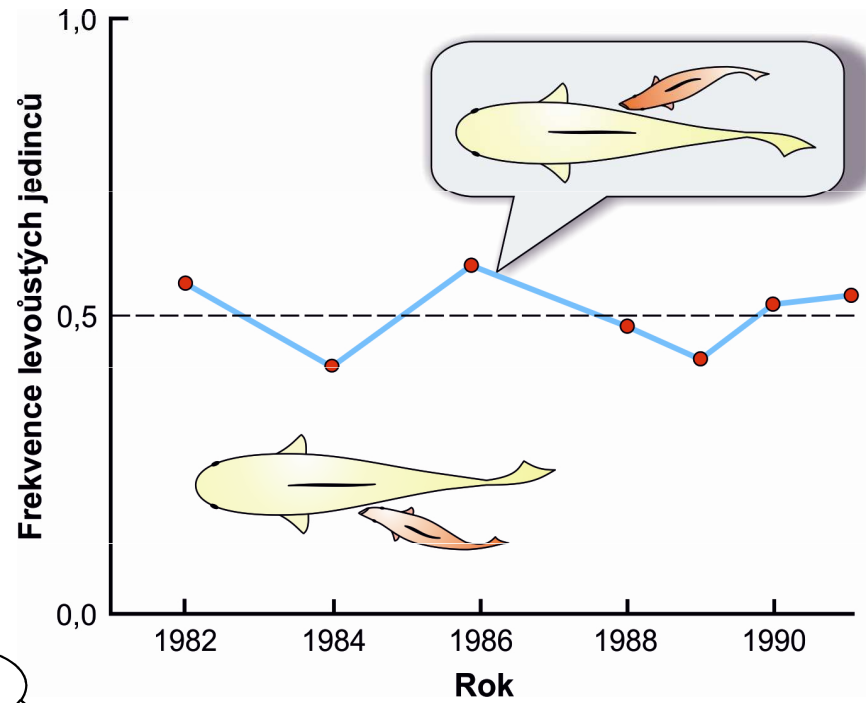
[v tomto případě jde spíše o selekci závislou *na hustotě* (density-dependent selection)]



Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganyika)



Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganyika)



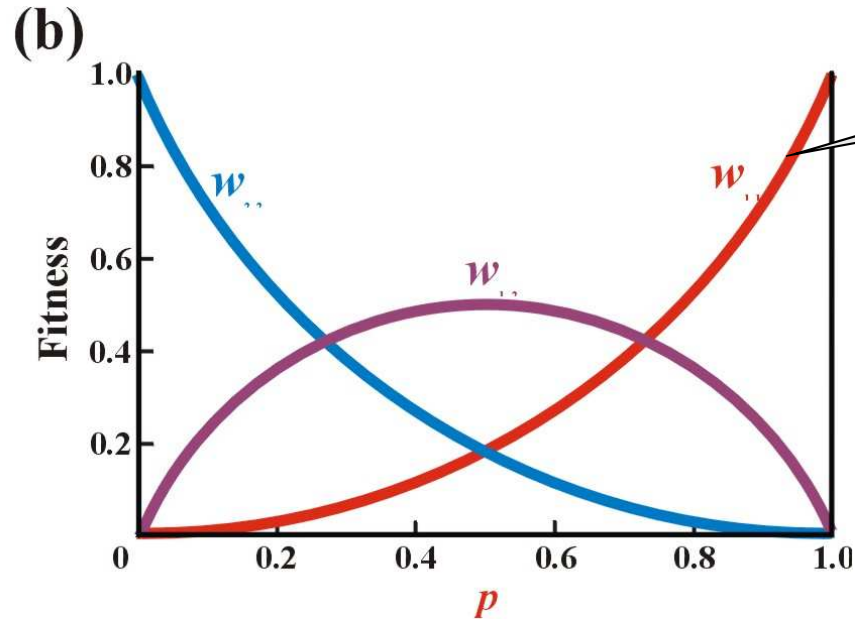
„pravohubý“



„levohubý“

Alternativní rovnováhy

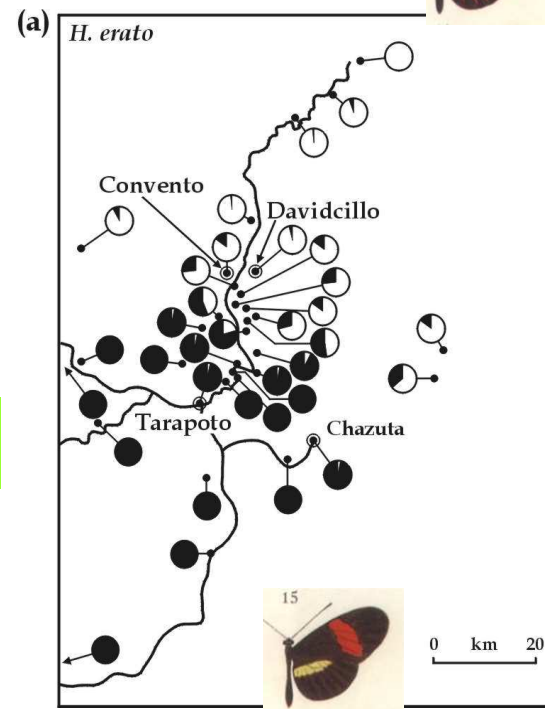
II. Pozitivní frekvenčně-závislá s.



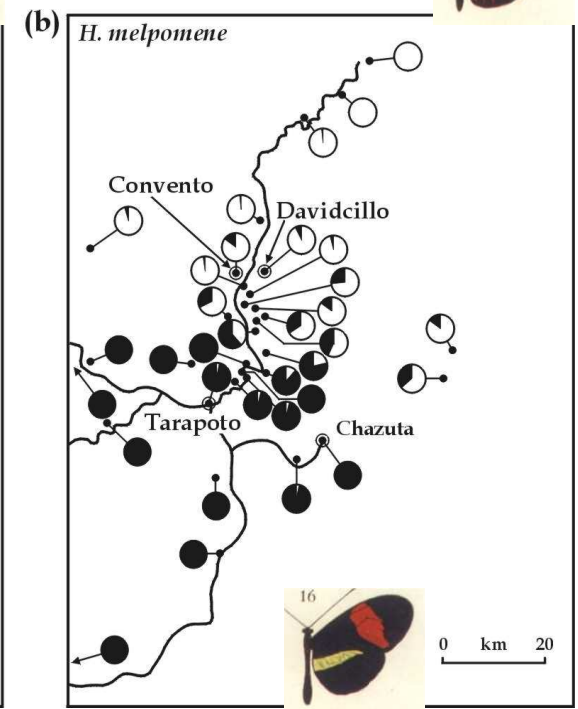
Selekce proti heterozygotům

- $w_{11} > w_{12} < w_{22}$
- výsledkem **fixace** jedné, nebo druhé alely (na rozdíl od pozitivní FZS náhodné která)

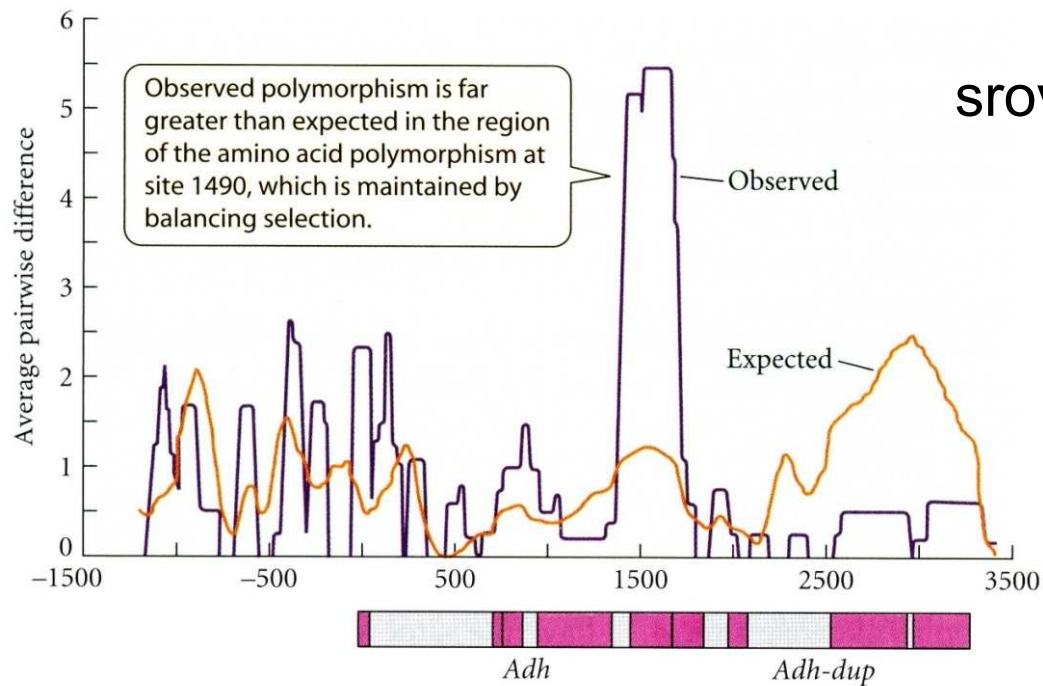
Heliconius erato



H. melpomene



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

