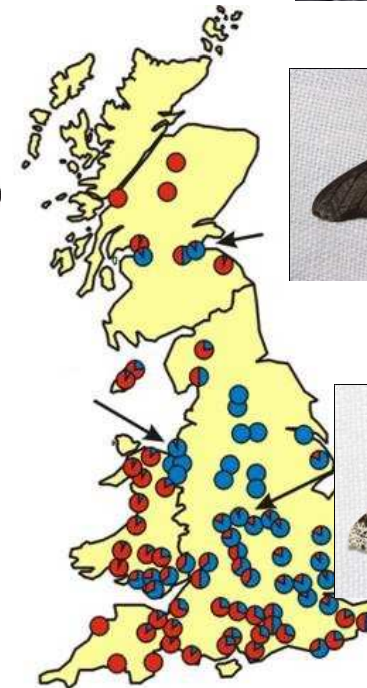
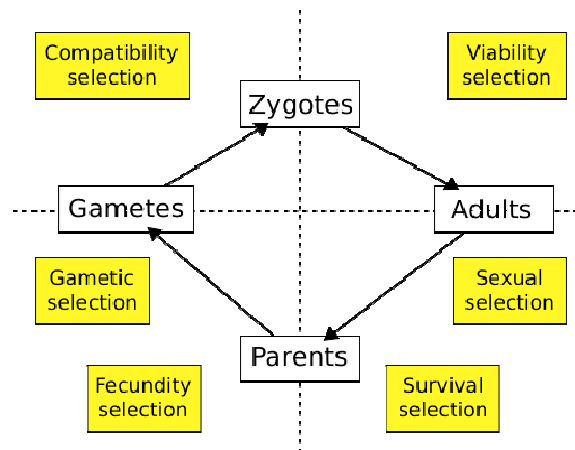
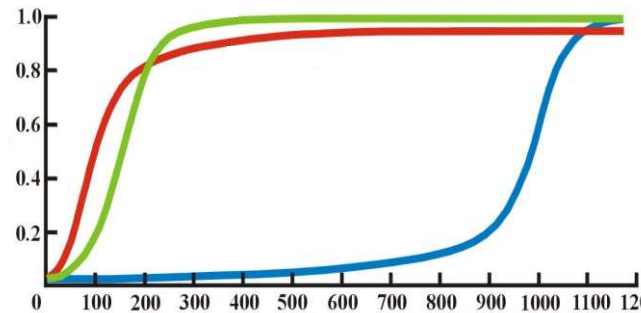
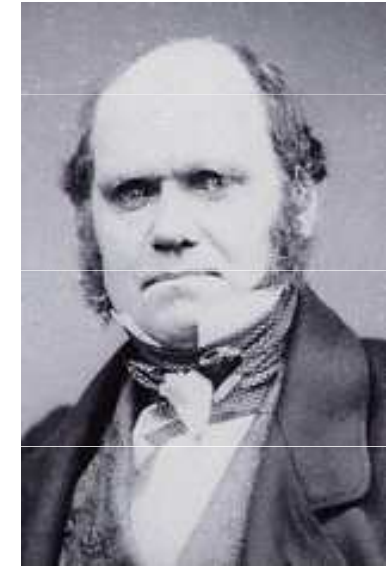
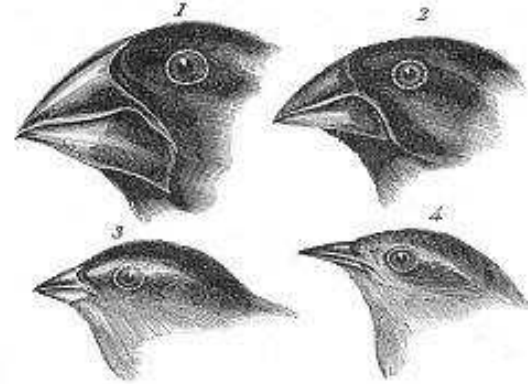


PŘÍRODNÍ VÝBĚR (SELEKCE)

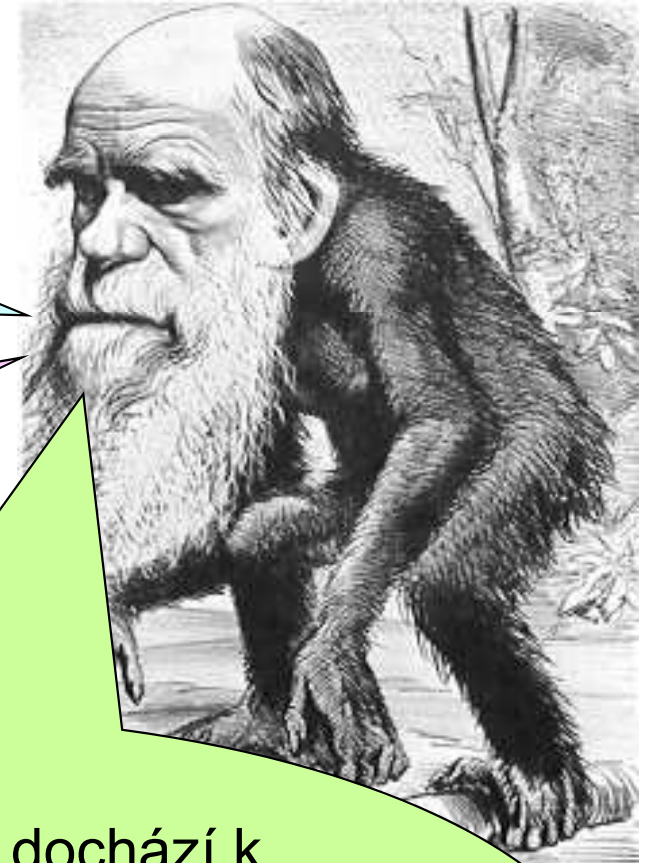


Evolutione přírodní výběrem

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, tj. 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 = frekvence alel

Δp = změna p

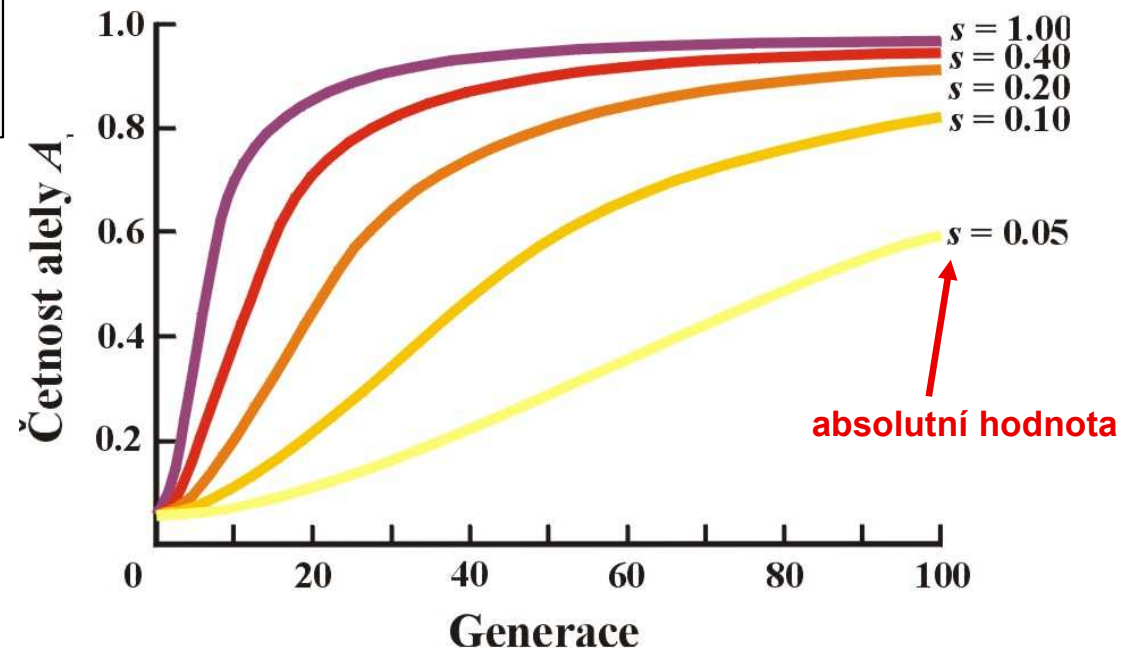
při $p = 0$ je $\Delta p = 0 \Rightarrow$ evoluce se zastaví

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

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



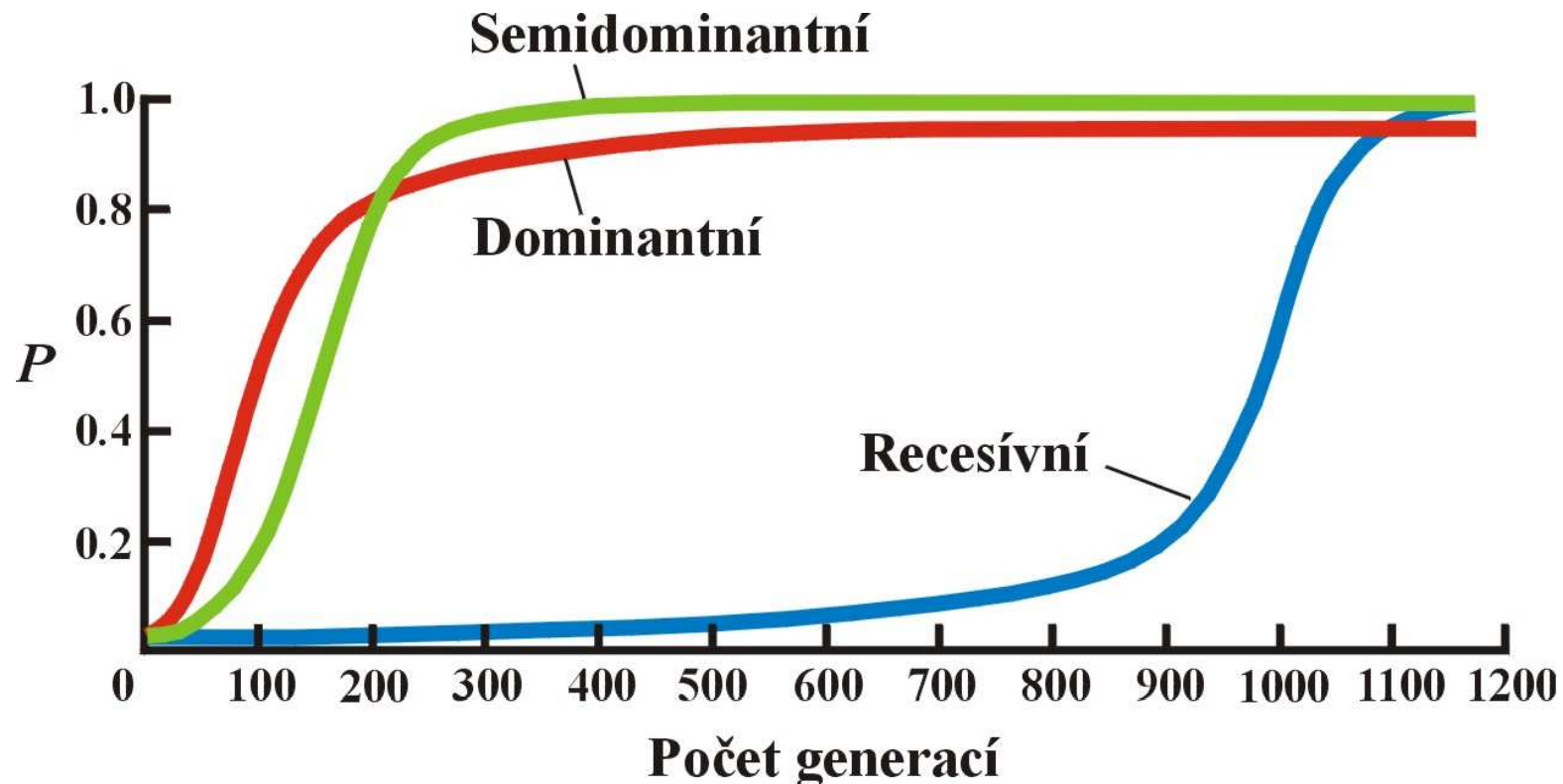
Selekce a dominance

stupeň dominance, h : $w_{11}=1, w_{12}=1-hs, w_{22}=1-s$

úplná dominance: $h=0 \Rightarrow w_{11}=1, w_{12}=1, w_{22}=1-s \dots 1 = \text{dominantní}$

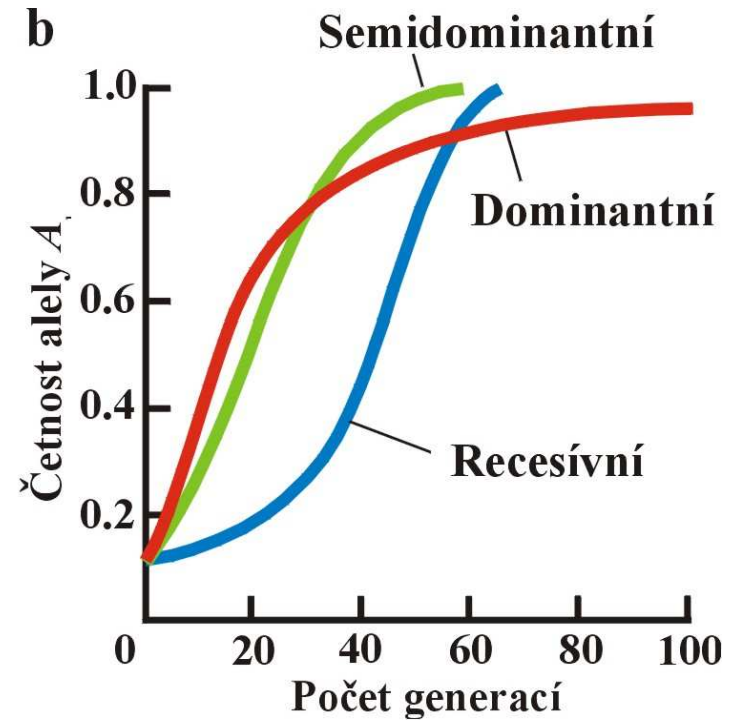
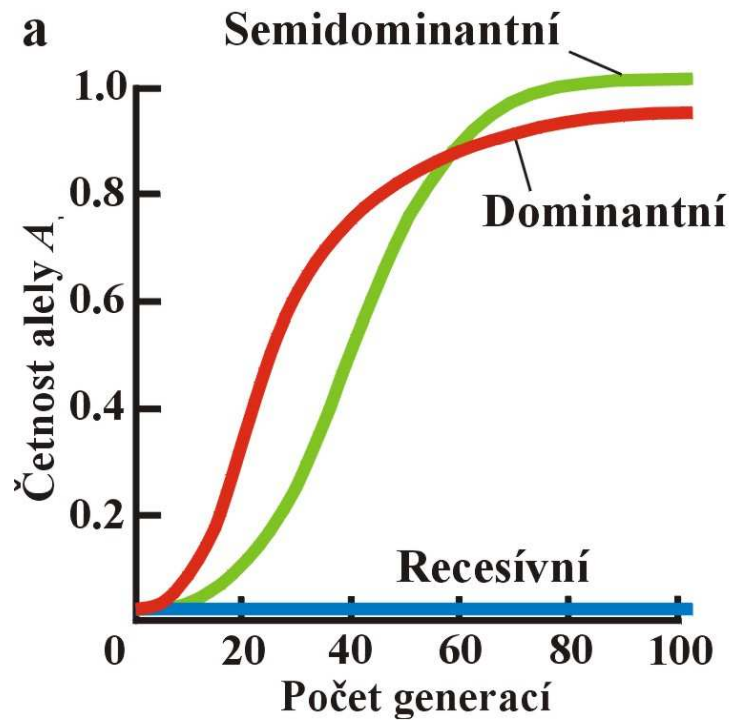
recesivita: $h=1 \Rightarrow w_{11}=1, w_{12}=1-s, w_{22}=1-s \dots 1 = \text{recesivní}$

semidominance = aditivita: např. $h=1/2 \Rightarrow w_{11}=1, w_{12}=1-s/2, w_{22}=1-s$

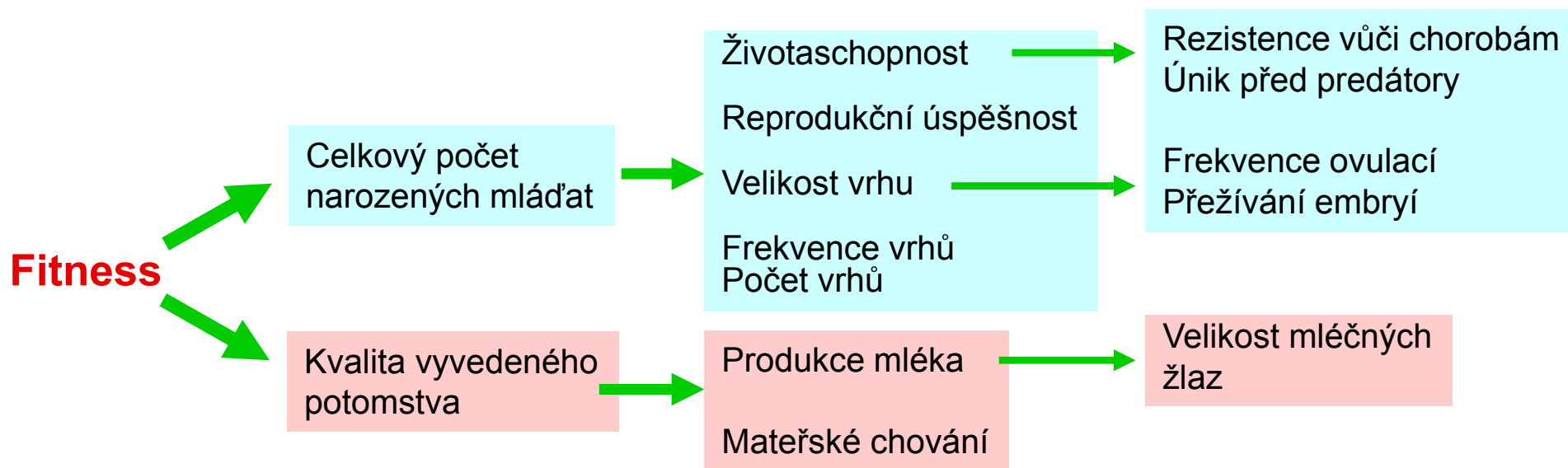


Selekce a dominance

vliv počáteční frekvence alely:



Komponenty fitness:

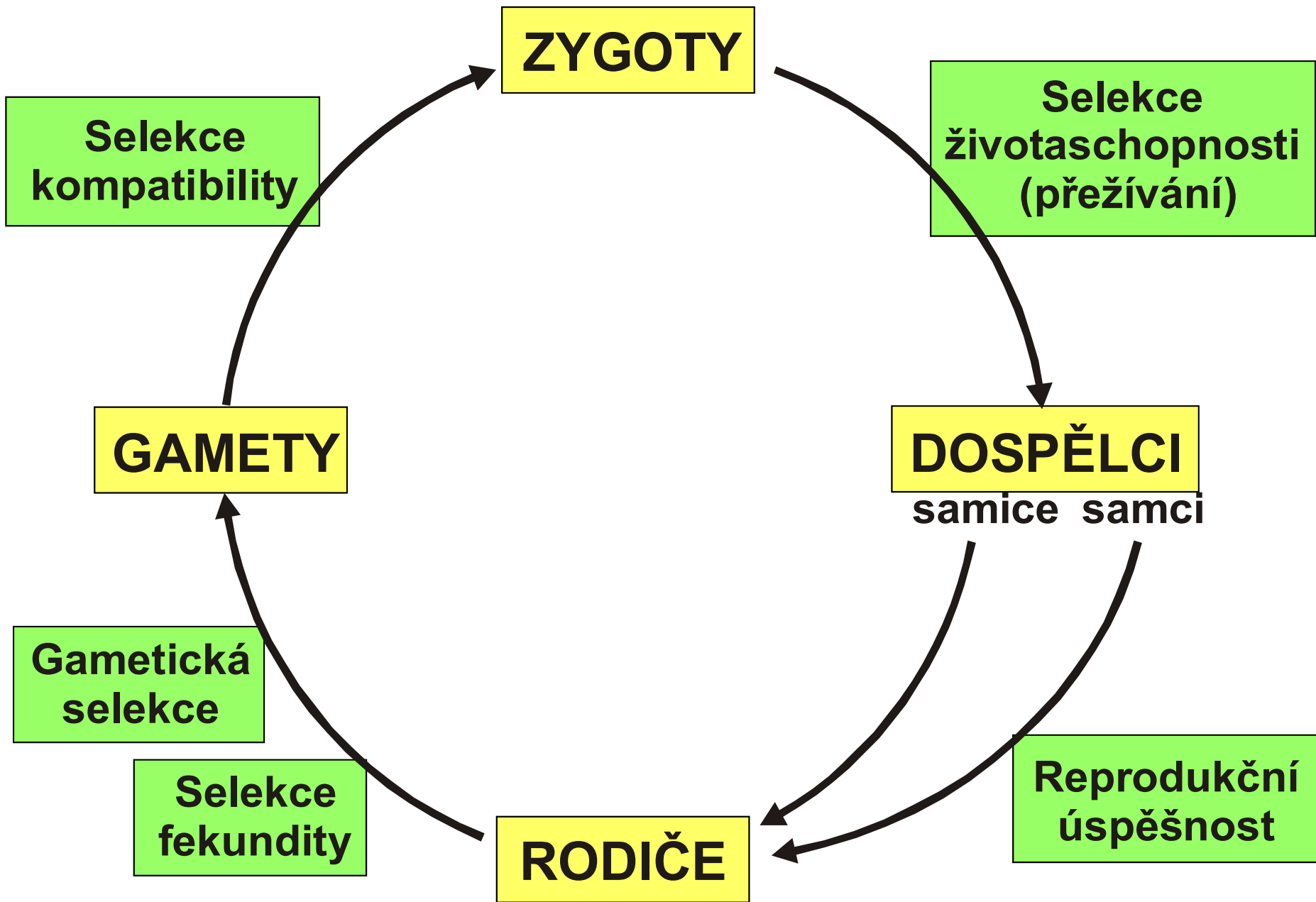


zygotická selekce:

životaschopnost
rozmnožovací úspěšnost
fekundita

gametická selekce:

životaschopnost gamet
fertilizační úspěšnost
zvýhodnění při segregaci



Studium přírodního výběru:

1. korelace alelových četností mezi populacemi

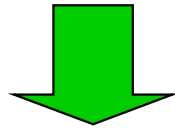
Adh^F u *D. melanogaster*



Studium přírodního výběru:

2. odchylky od očekávaných genotypových frekvencí (HW)

3. změny znaku v čase:

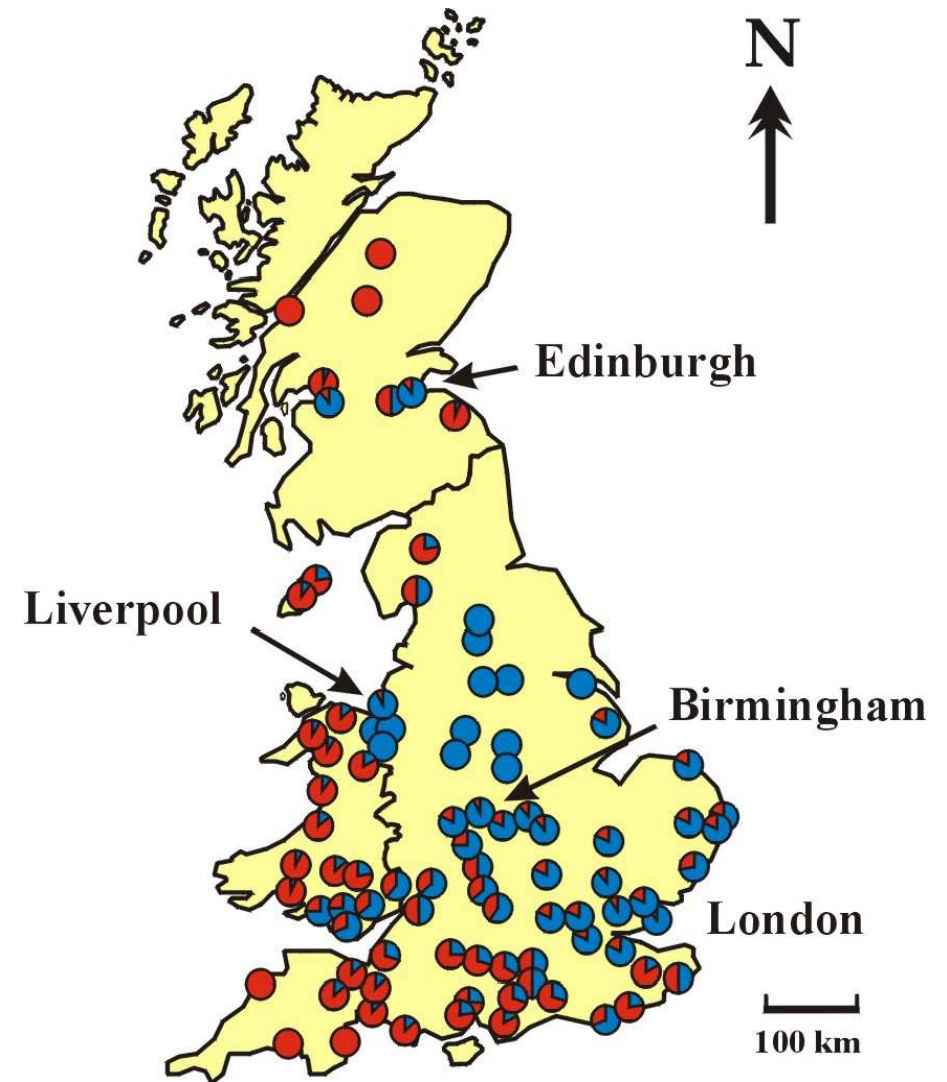


průmyslový melanismus
Biston betularia v Británii



● „typica“

● „carbonaria“

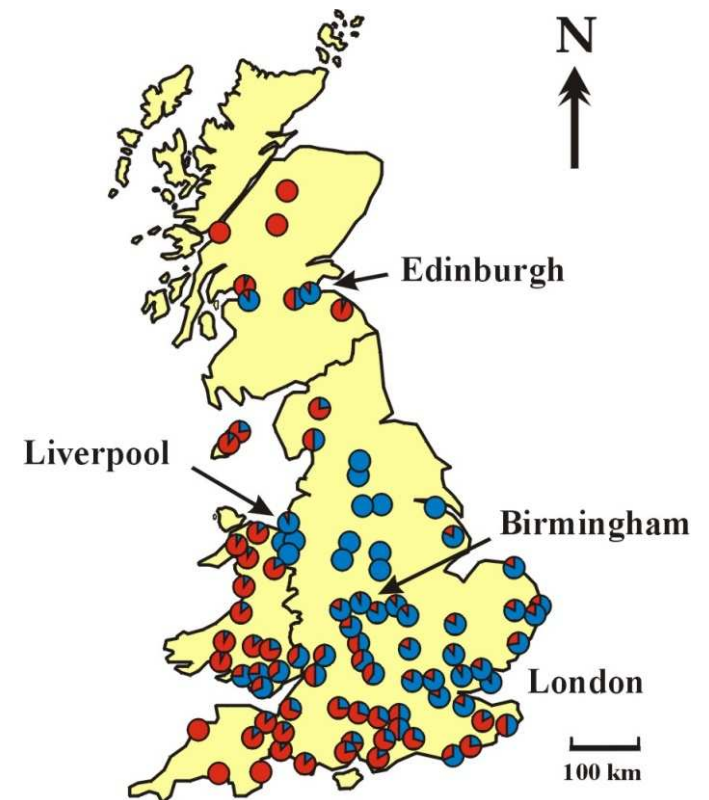


Studium přírodního výběru:

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, někteří 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 horizontálních větvích tmavé stejně jako *carbonaria*)

v laboratorních podmínkách životaschopnost *typica* o 30% nižší než u *carbonaria*

lepší absorpce slunečního záření u melanické formy? (slunéčko dvoutečné)

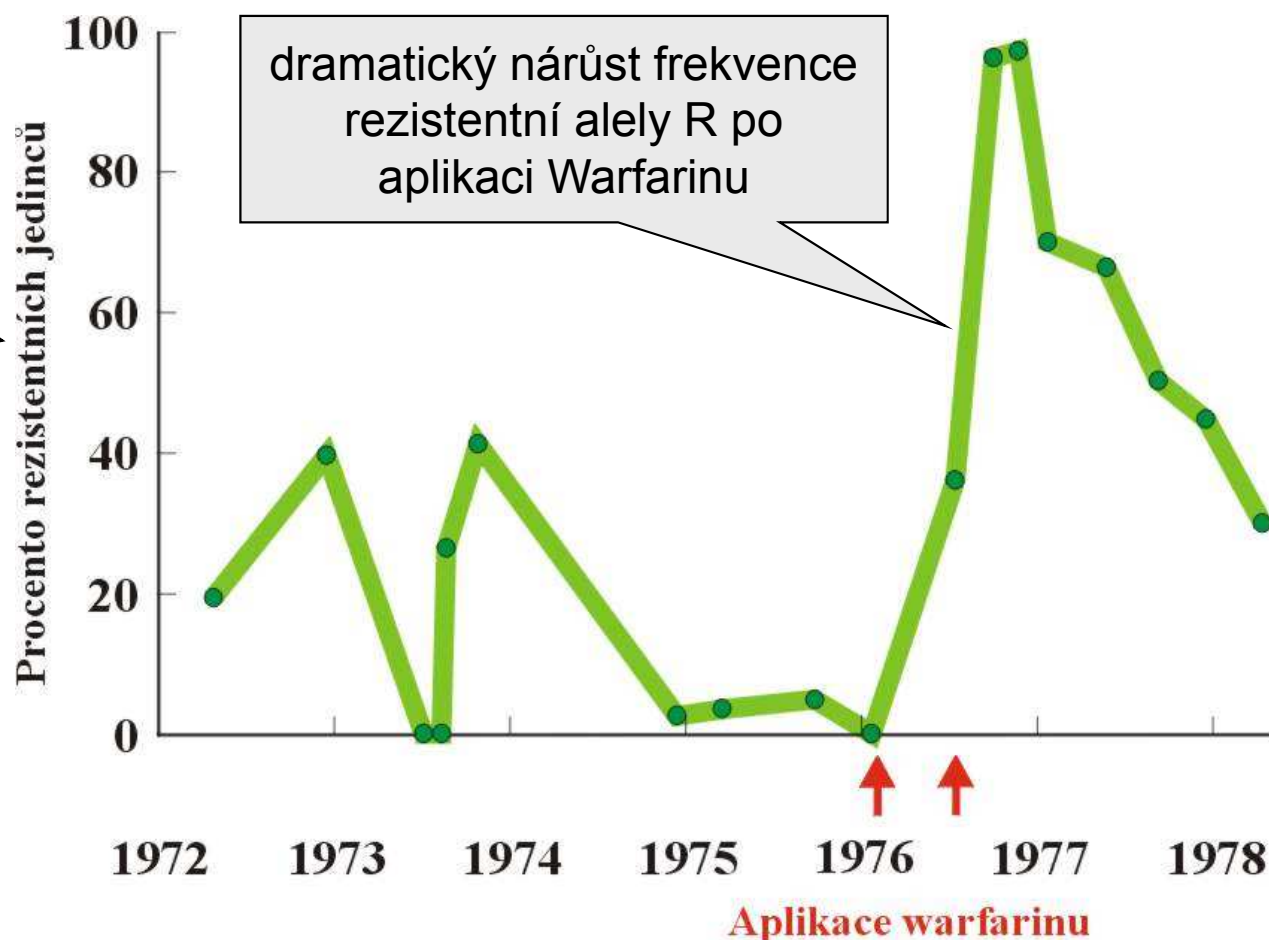
Studium přírodního výběru:

5. vznik rezistence

Warfarin (potkan):

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

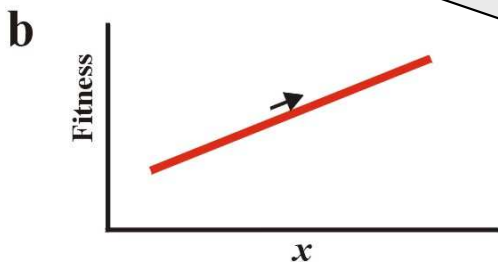
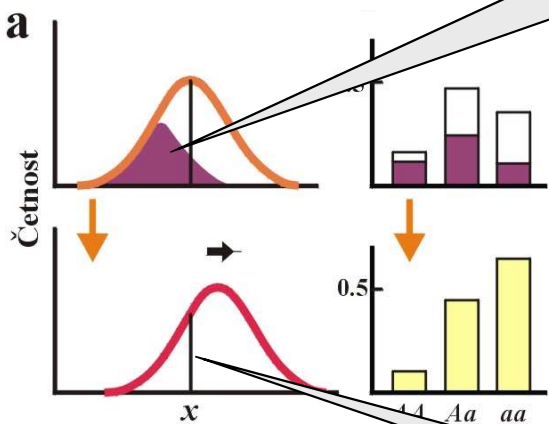
alela R je vzhledem k rezistenci *dominantní*, ale vzhledem ke zvýšené potřebě vit. K *recesivní*



Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující

tyto fenotypy jsou
odstraňovány selekcí

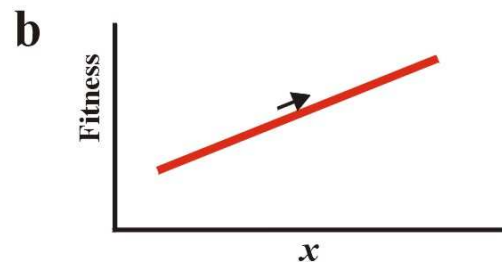
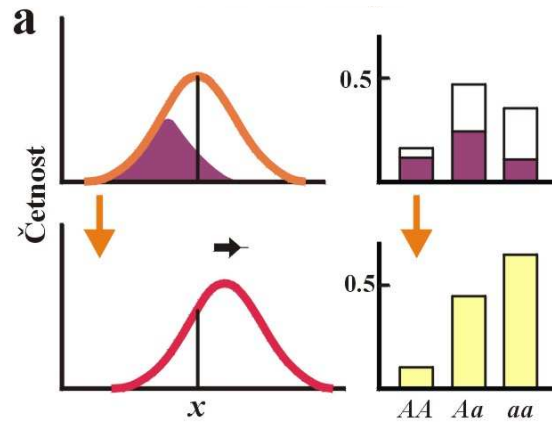


původní průměr

konzistentní změna
prostředí
posun průměru
stejný rozptyl

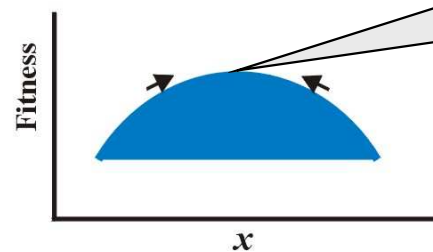
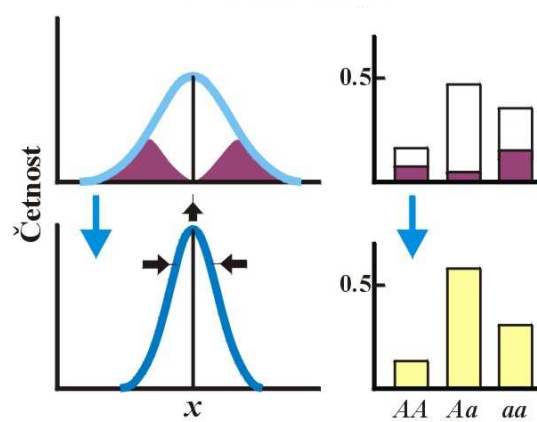
Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující



konzistentní změna
prostředí
posun průměru
stejný rozptyl

stabilizující

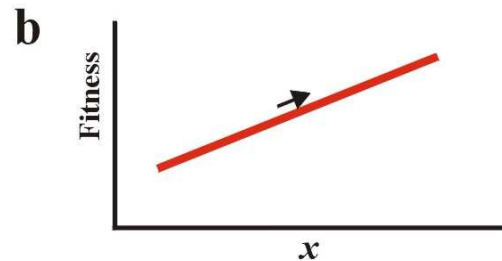
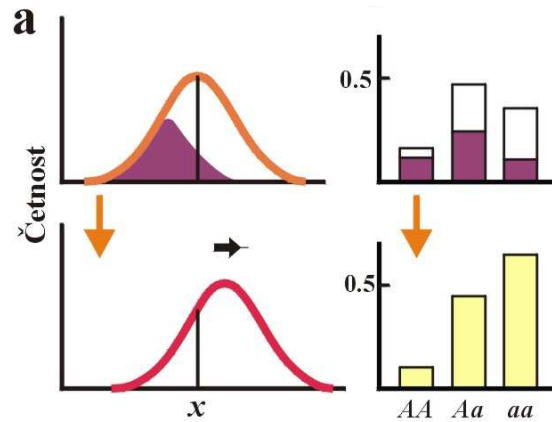


stabilní prostředí
průměr stejný
menší rozptyl

nejvyšší fitness
mají jedinci s
průměrným
fenotypem

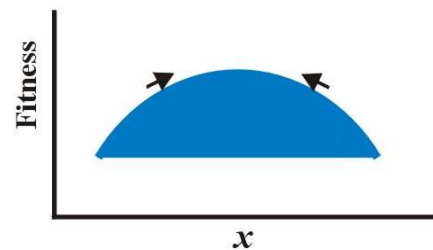
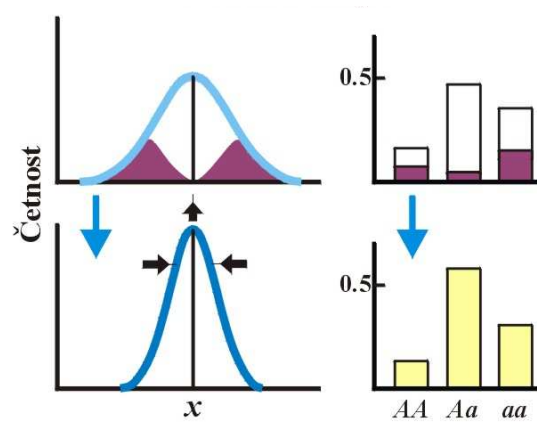
Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující



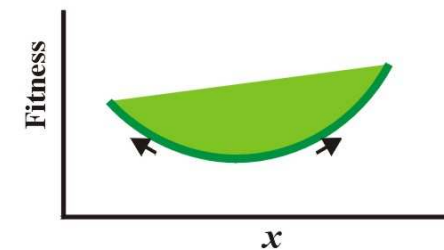
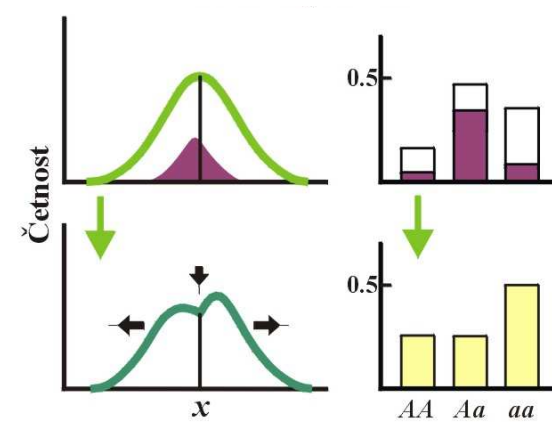
konzistentní změna
prostředí
posun průměru
stejný rozptyl

stabilizující



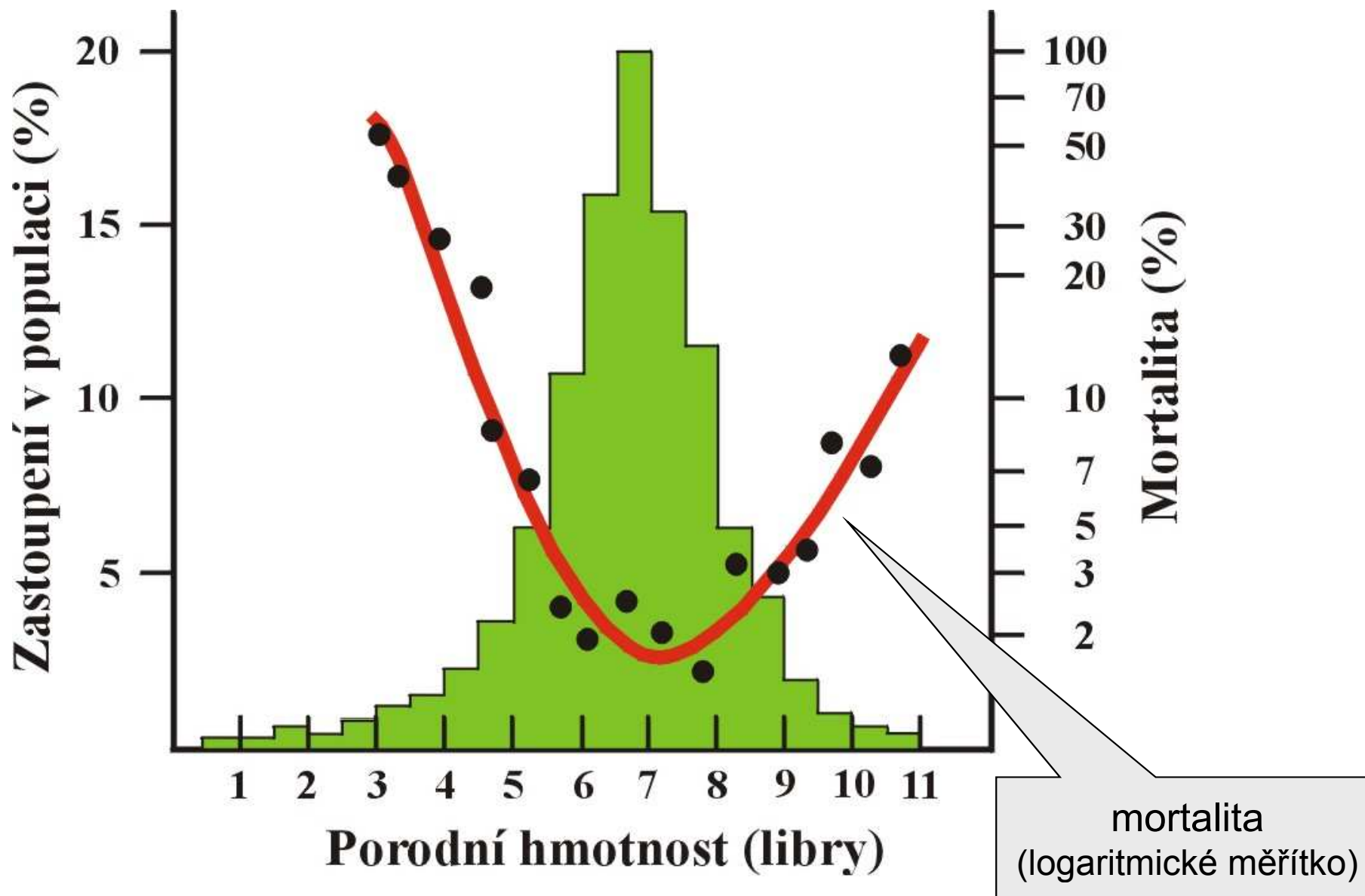
stabilní prostředí
průměr stejný
menší rozptyl

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



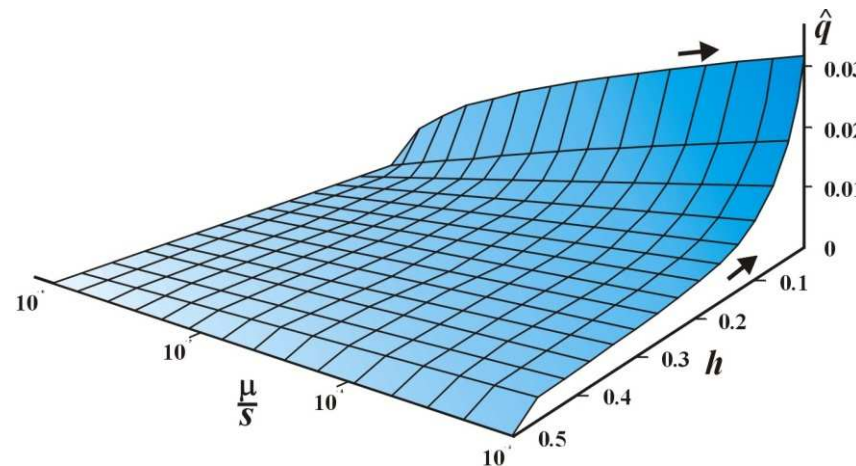
dominance:

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

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



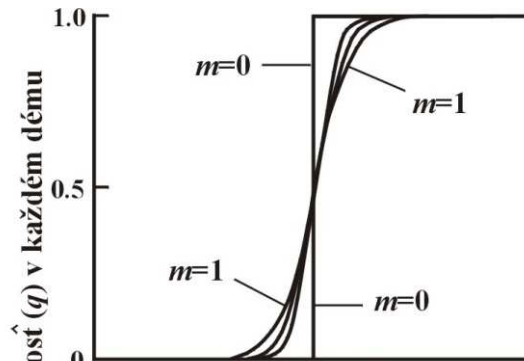
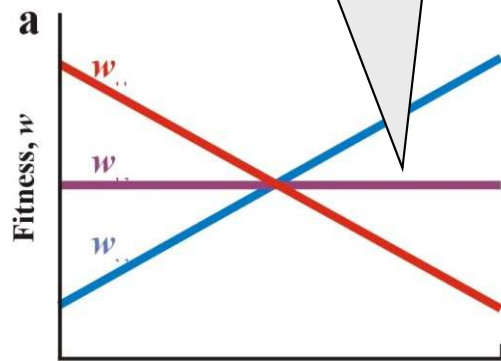
rovnováha



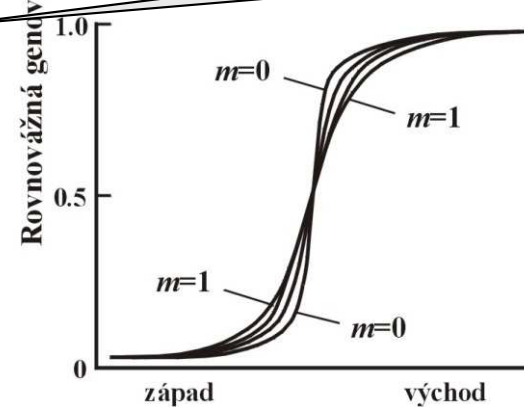
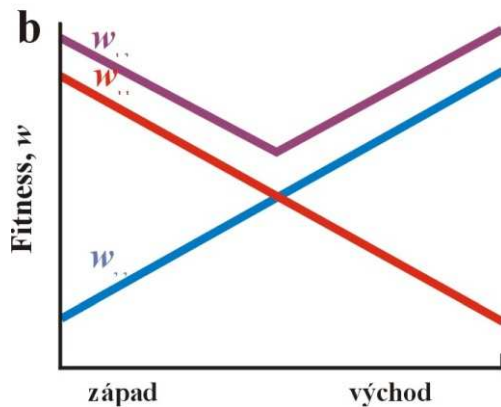
1. $m > s \Rightarrow$ fixace alely
2. $m < s \Rightarrow$ eliminace alely
3. $m = s \Rightarrow$ **polymorfismus**

divergence mezi démy

w_{12} intermediární



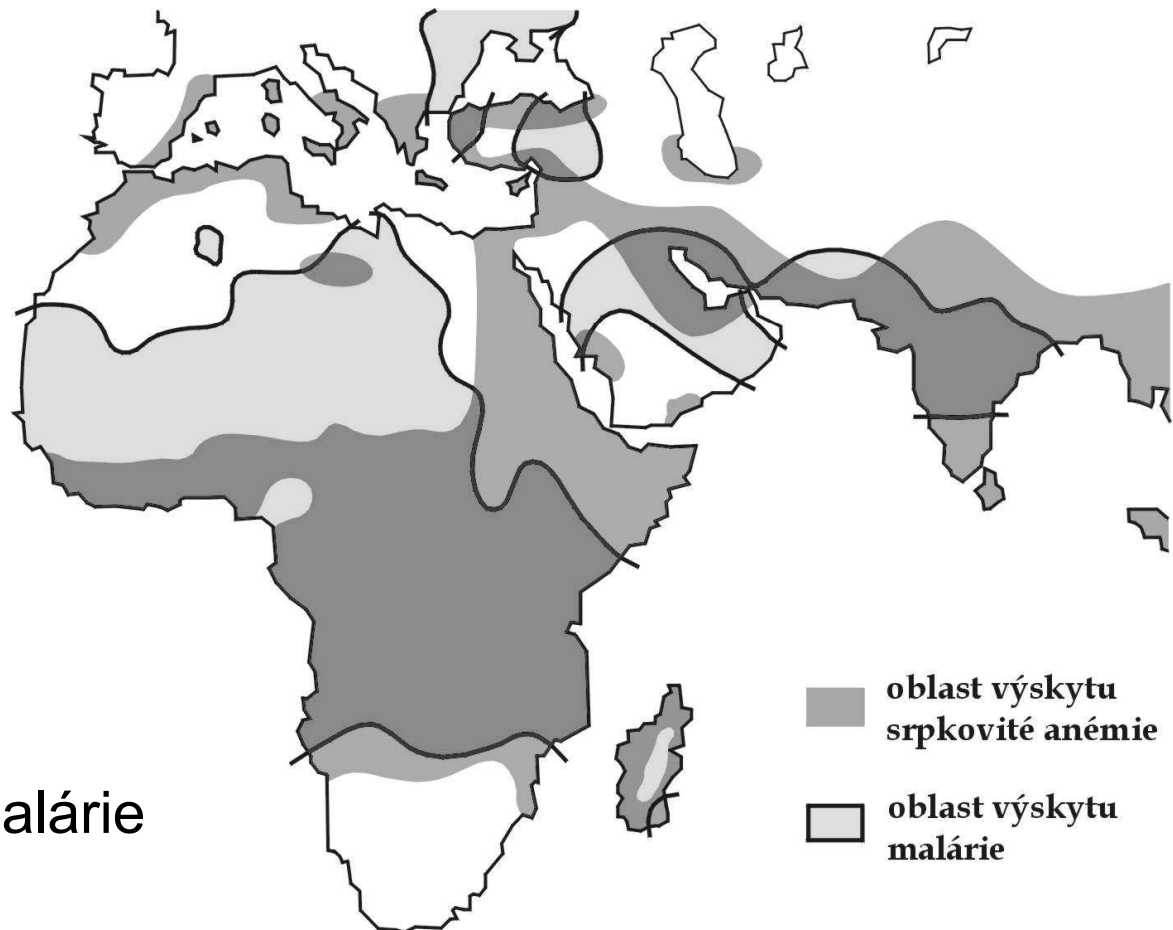
w_{12} vyšší



Selekce a polymorfismus III. Balancující selekce

1. Selektivní výhoda heterozygotů (superdominance, heteróze)

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



Př.: srpkovitá anémie a malárie

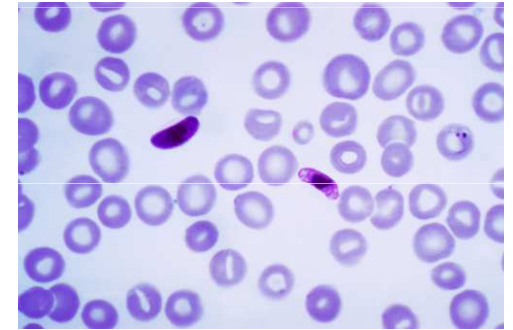
Srpkovitá anémie a malárie

před ca. 2000 lety expanze skupiny Bantu → 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)

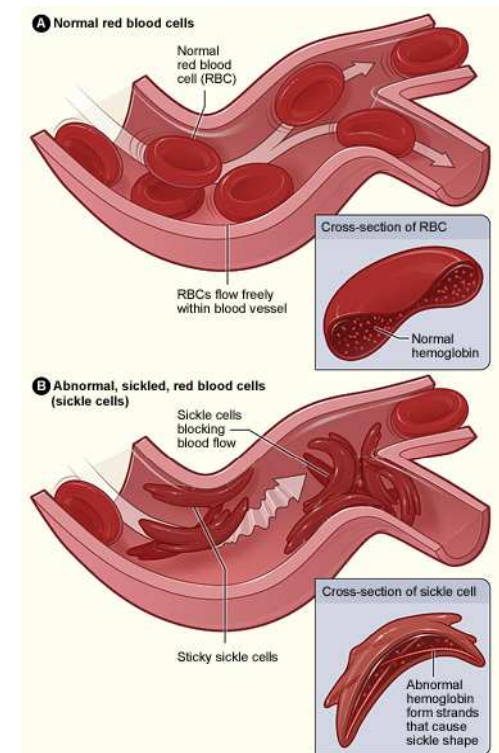
AS – pouze přenos anémie, SS – silná anémie

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

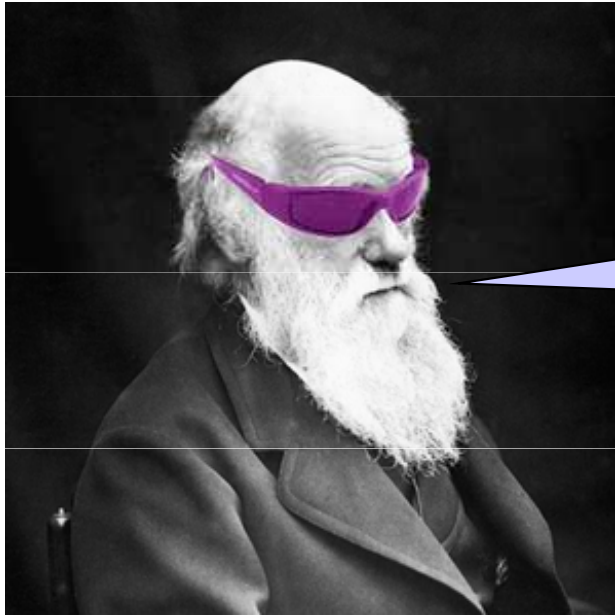
počáteční frekvence: $p_C \approx 0$; $p_S \approx 0$; $p_A \approx 1$

průměrná odchylka fitness: $a_C \approx 0$; $a_S \approx 0,11 \Rightarrow$ **růst frekvence alely S**

po několika generacích: např. $p_A = 0,95$; $p_S = 0,05$; $p_C \approx 0$

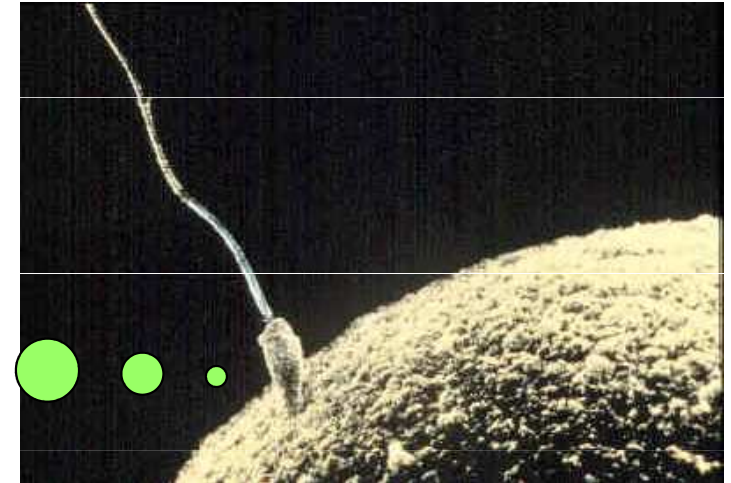
$\rightarrow a_C \approx -0,02$; $a_S \approx 0,06 \Rightarrow$ **frekvence alely S stále roste**

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  
v prostoru"]; A --> C["v hrubém měřítku  
(jedenkrát za život)  
v jemném měřítku  
(vícekrát za život)"];
```

v čase
v prostoru

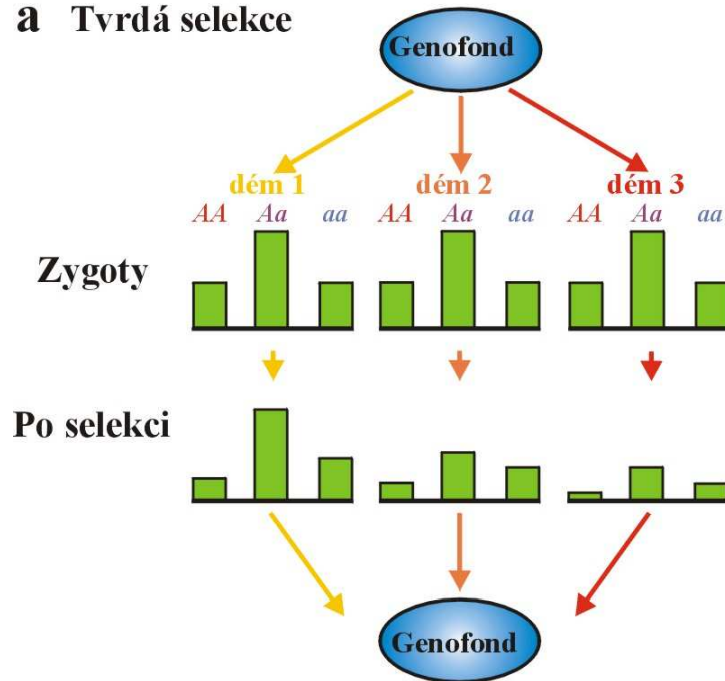
v hrubém měřítku
(jedenkrát za život)
v jemném měřítku
(vícekrát za život)

selekce

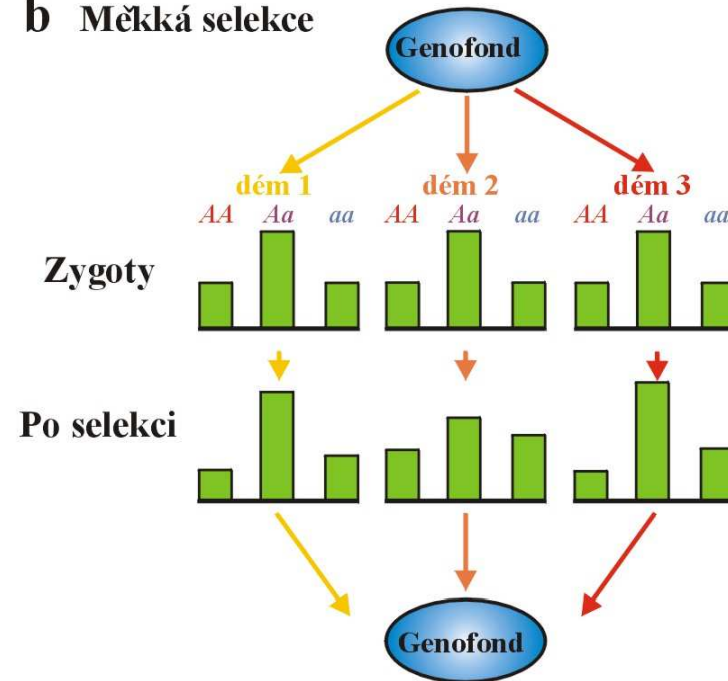
tvrdá

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

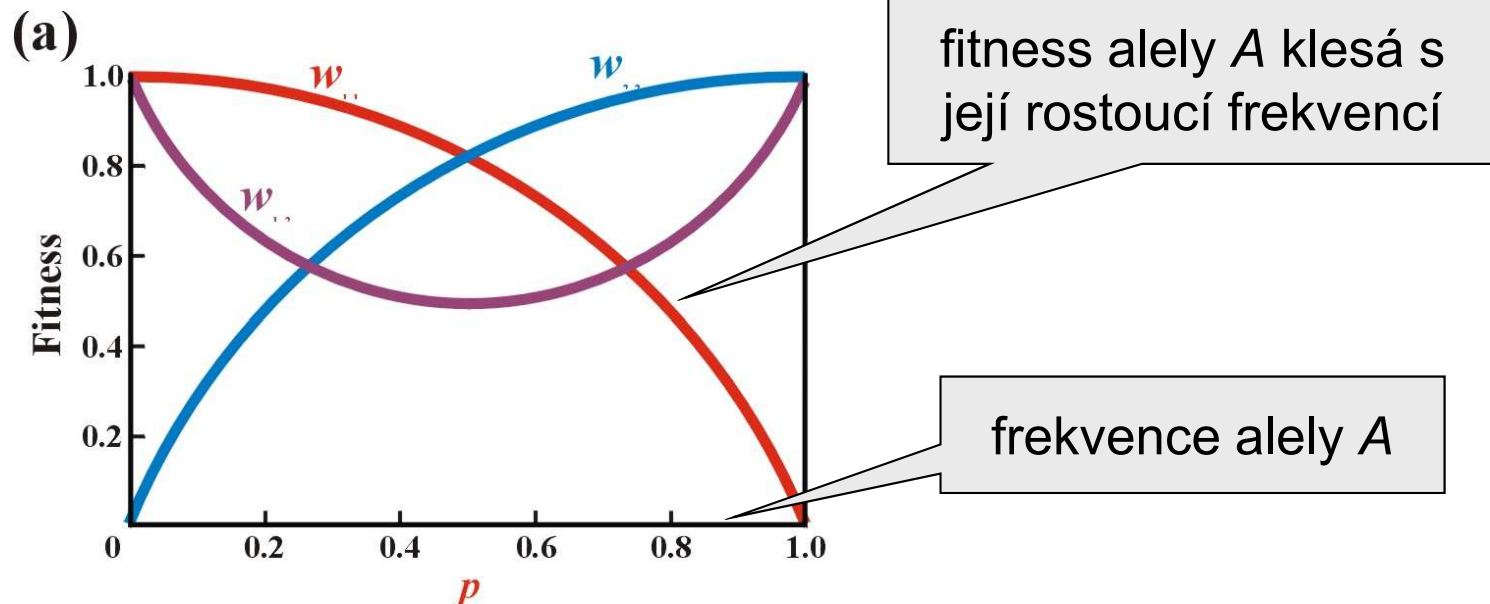
3. Antagonistická selekce

různá pohlaví

různá vývojová stádia

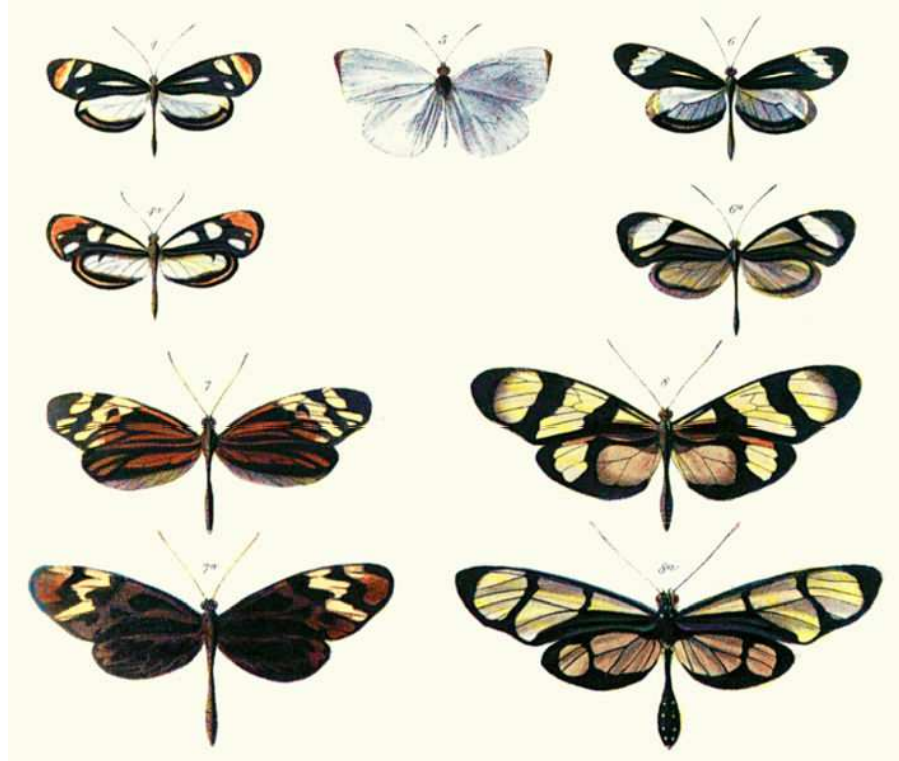
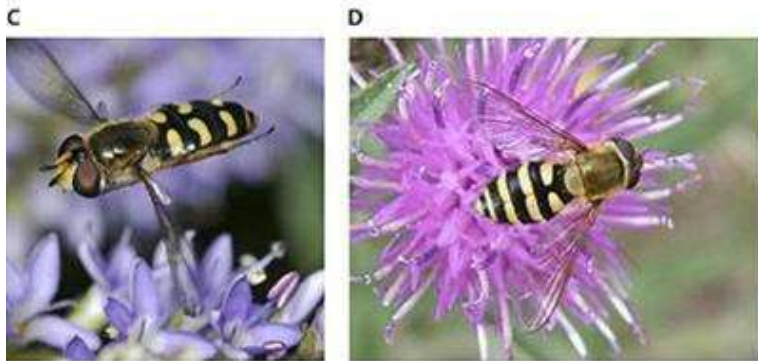
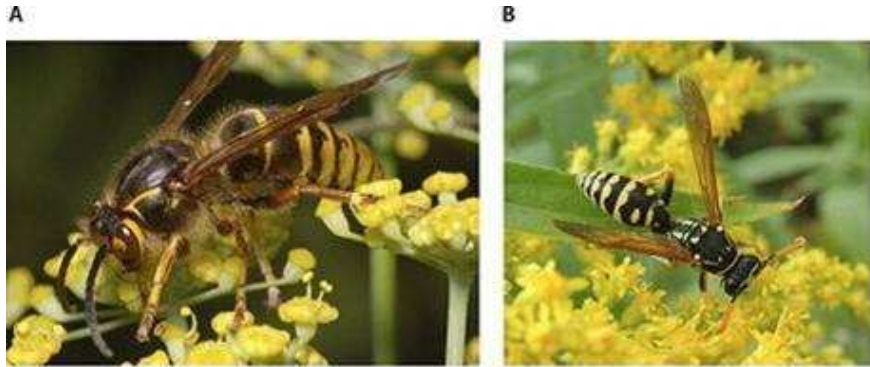
gametická × zygotická fáze

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

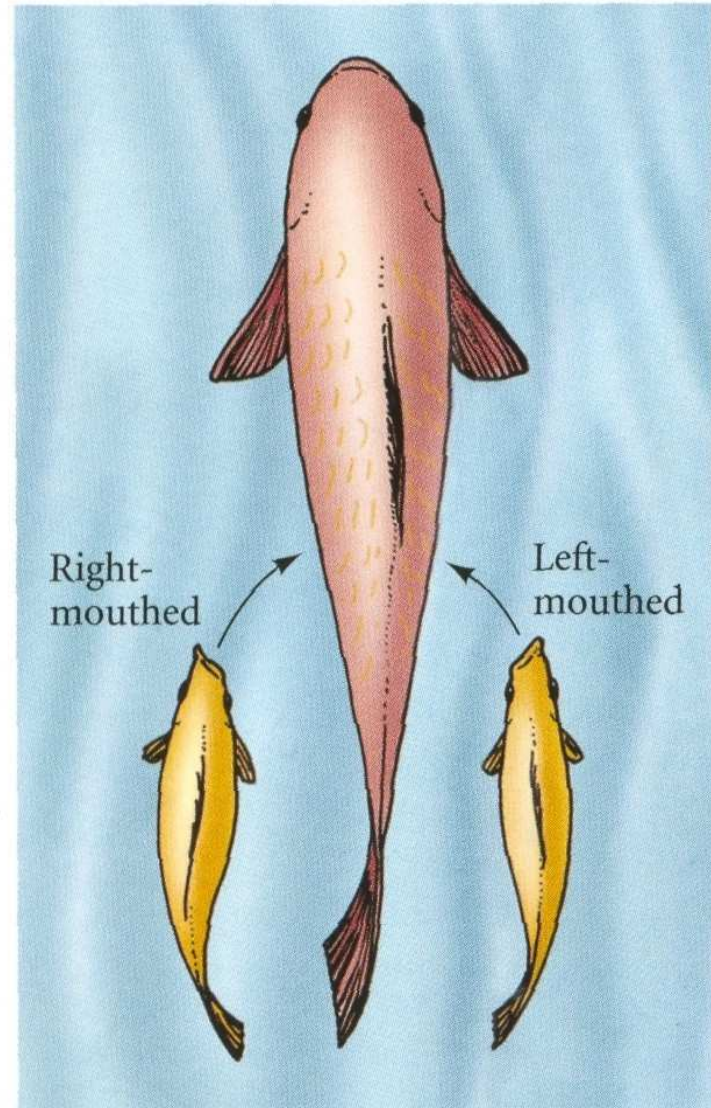


Př.: batesovské mimikry

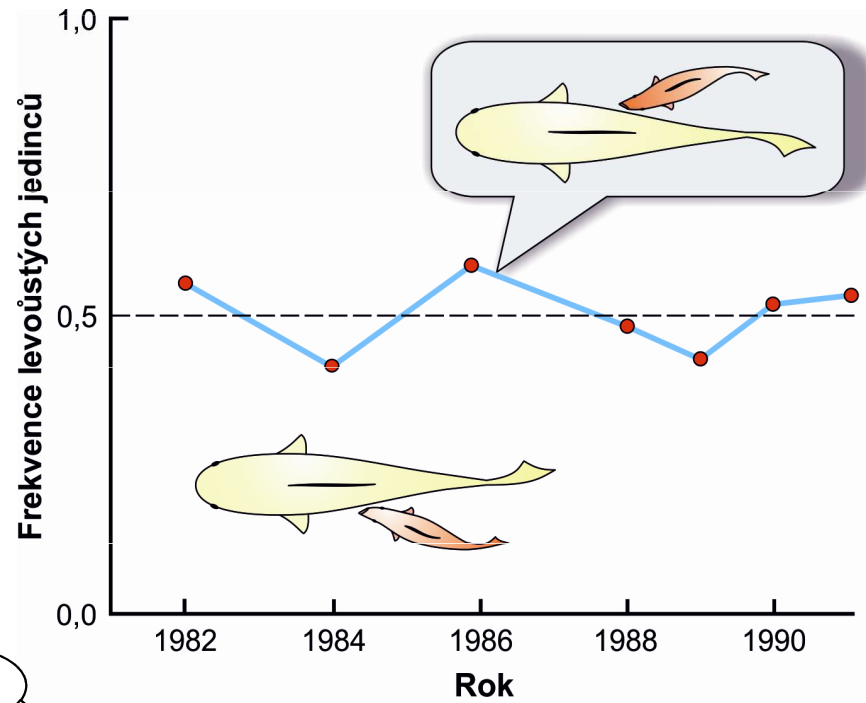
[v tomto případě jde spíše o selekci závislou *na hustotě* (density-dependent selection)]



Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganika)



Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganika)



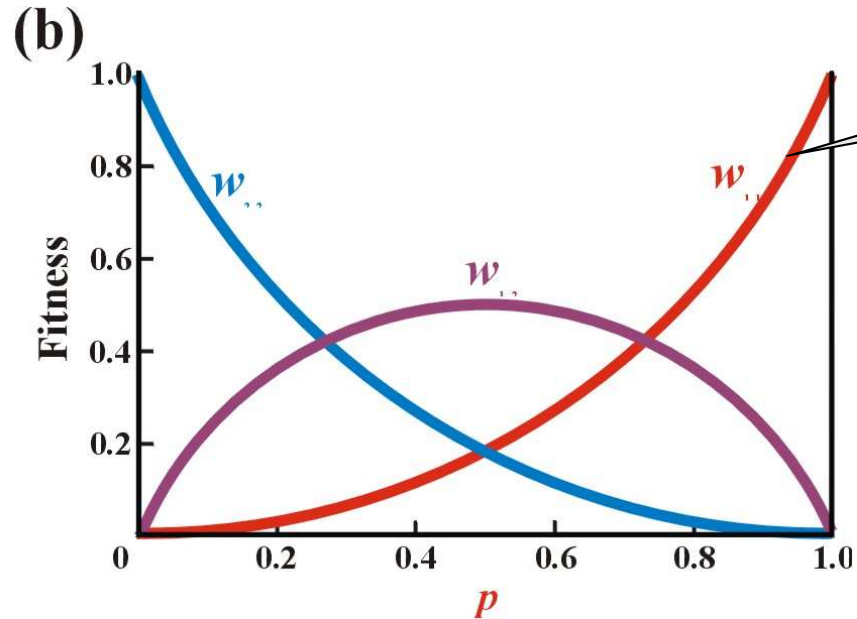
„pravohubý“



„levohubý“

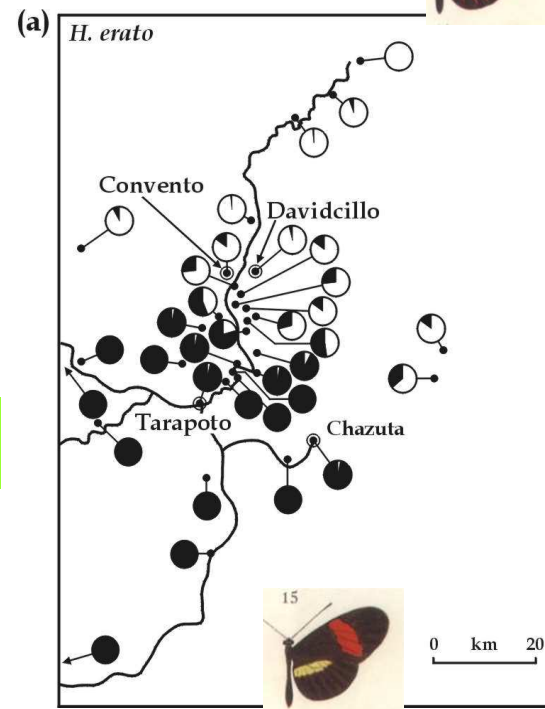
Alternativní rovnováhy

II. Pozitivní frekvenčně-závislá s.

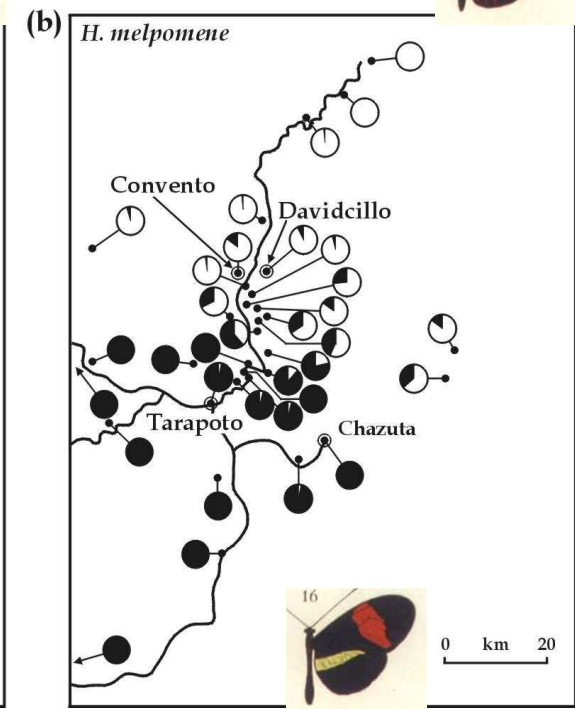


fitness alely A roste s její
rostoucí frekvencí

Heliconius erato



H. melpomene

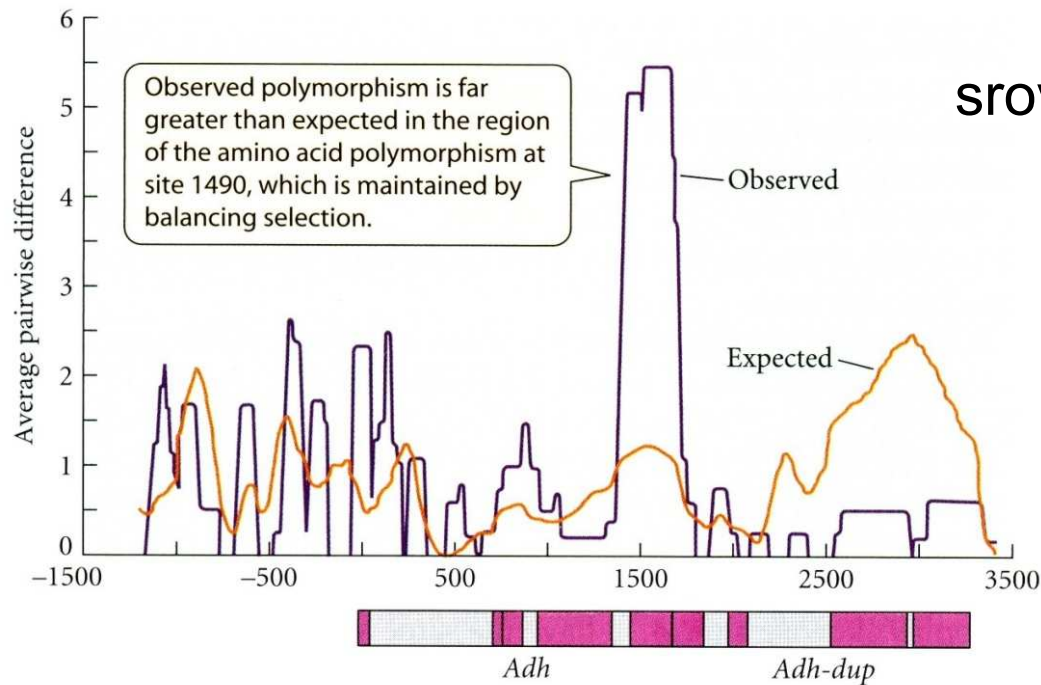


Selekce proti heterozygotům

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

výsledkem **fixace** jedné, nebo druhé alely (na rozdíl od pozitivní FZS náhodně 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

