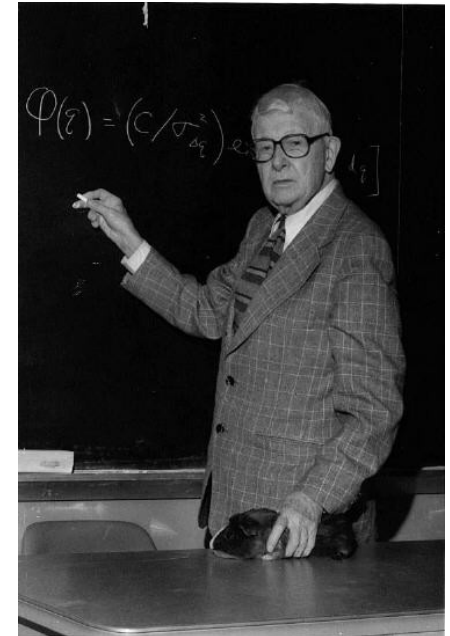
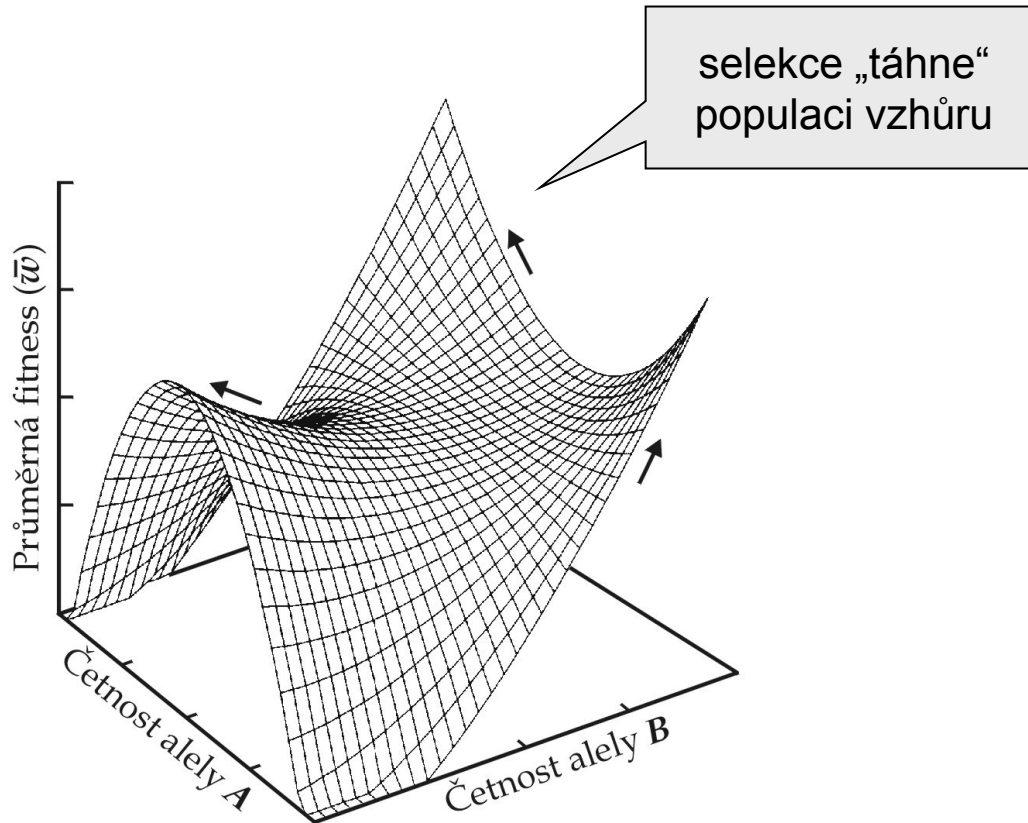


**SLOŽITĚJŠÍ  
TYPY  
SELEKCE**

# Adaptivní krajina



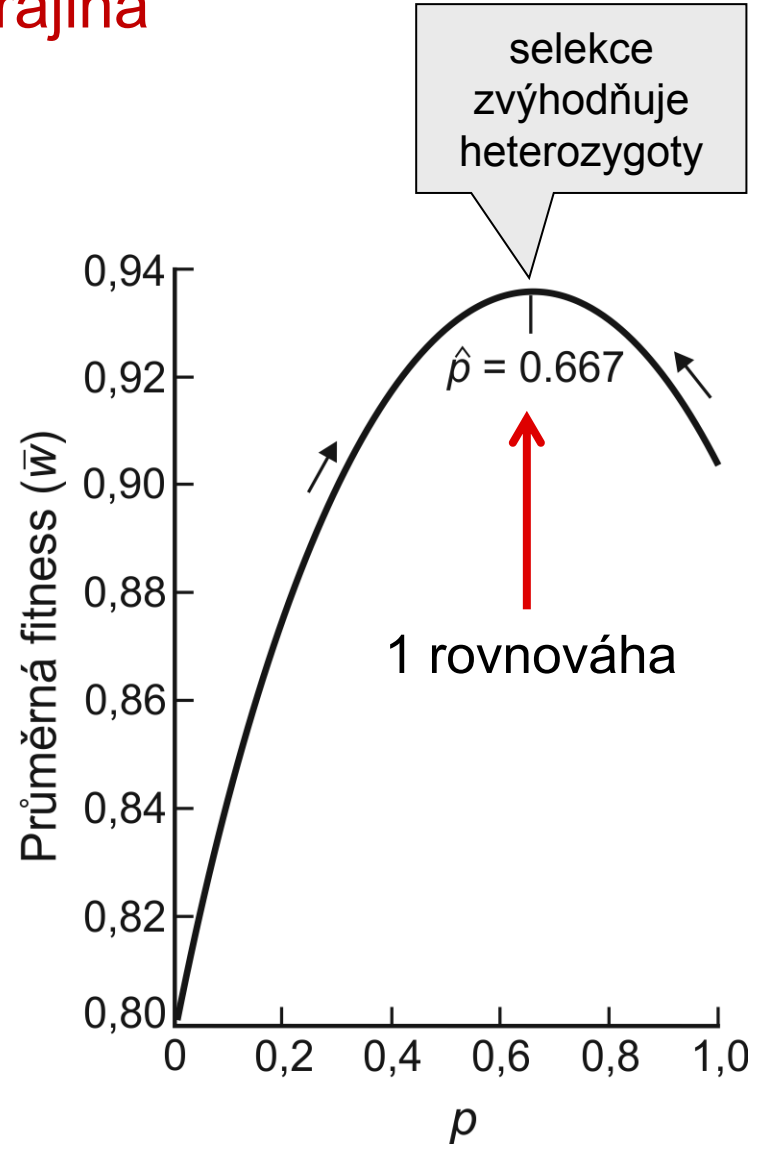
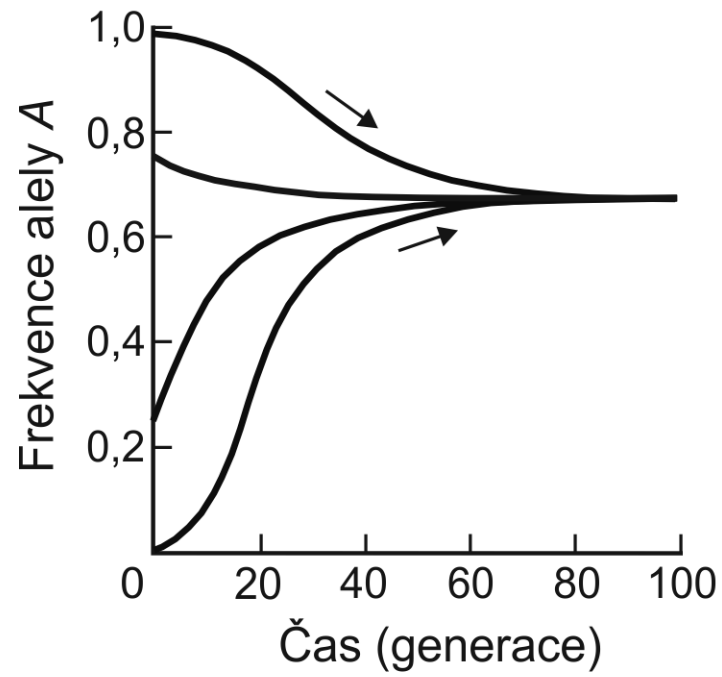
S. Wright

Pojem adaptivní krajiny má více významů, které jsou vzájemně nekompatibilní!

1. Kombinace alel: hodnota fitness přiřazena genotypu  
 $N + 1$  dimenzí:  $N$  genotypů + fitness  
diskontinuální povrch, populace = shluk bodů
2. Průměrné frekvence alel  
počet dimenzí = počet lokusů + fitness  
kontinuální povrch

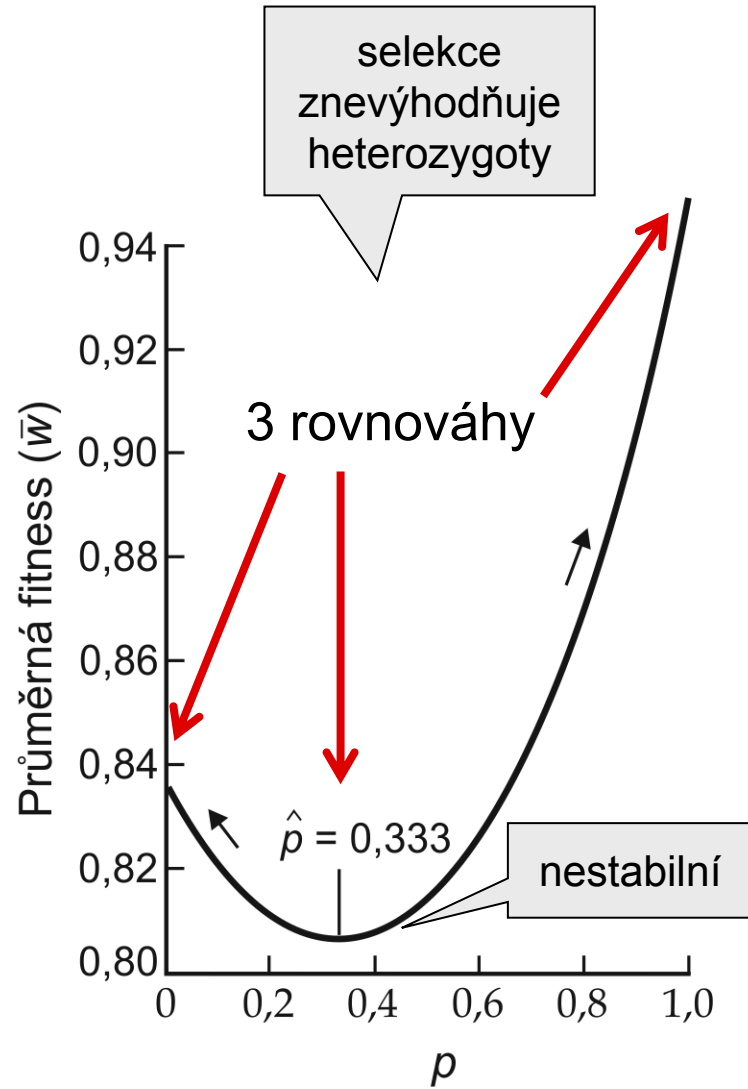
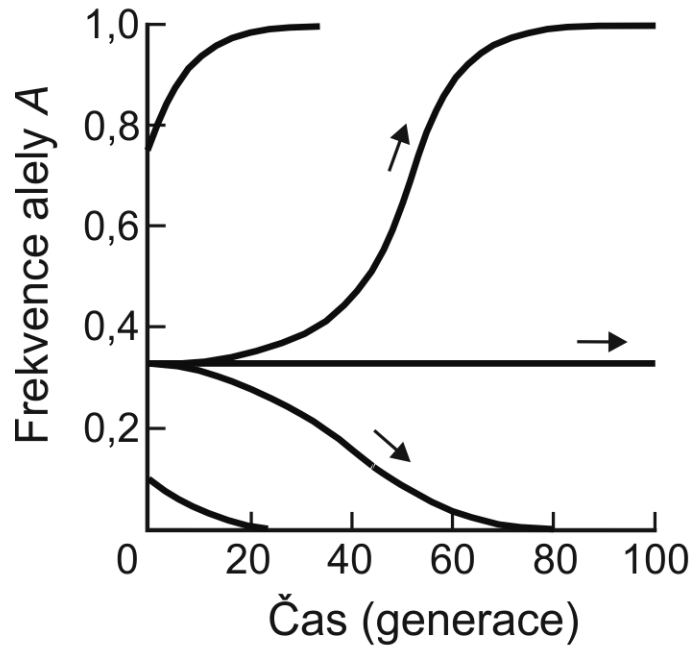
# Adaptivní krajina

$$W_{AA} < W_{Aa} > W_{aa}$$



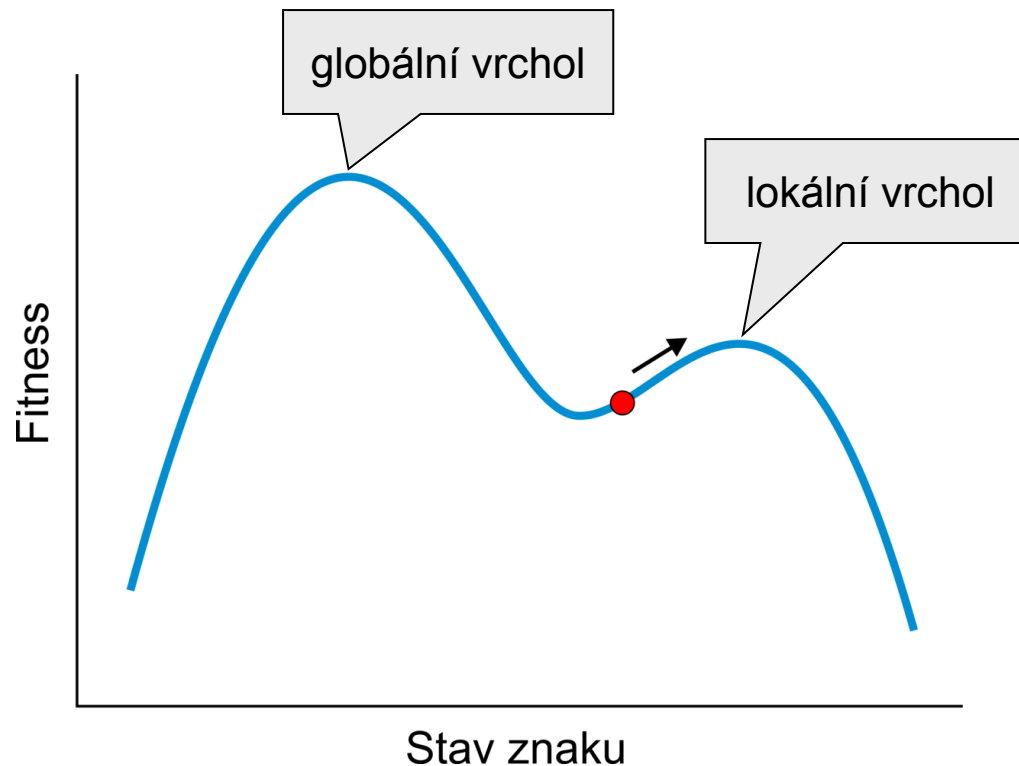
# Adaptivní krajina

$$W_{AA} > W_{Aa} < W_{aa}$$

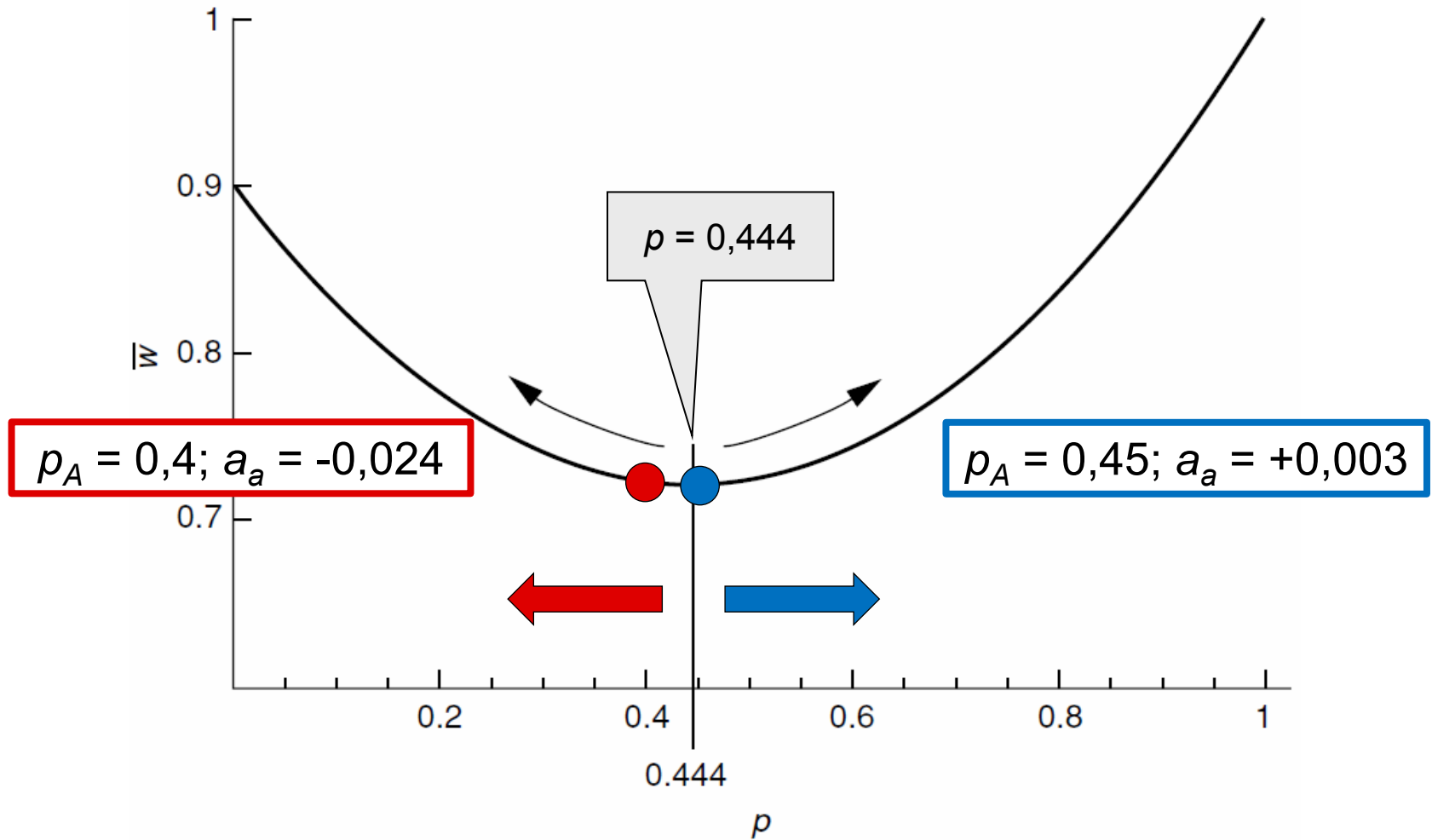


## Co nám ještě oba teorémy (viz Selekcce I) říkají?

6. Selekcce „táhne“ populaci k *nejbližšímu lokálnímu* optimu, tj. ne nezbytně ke *globálně nejvyššímu* vrcholu. To znamená, že selekcce může bránit vývoji výhodnějšího adaptivního znaku.



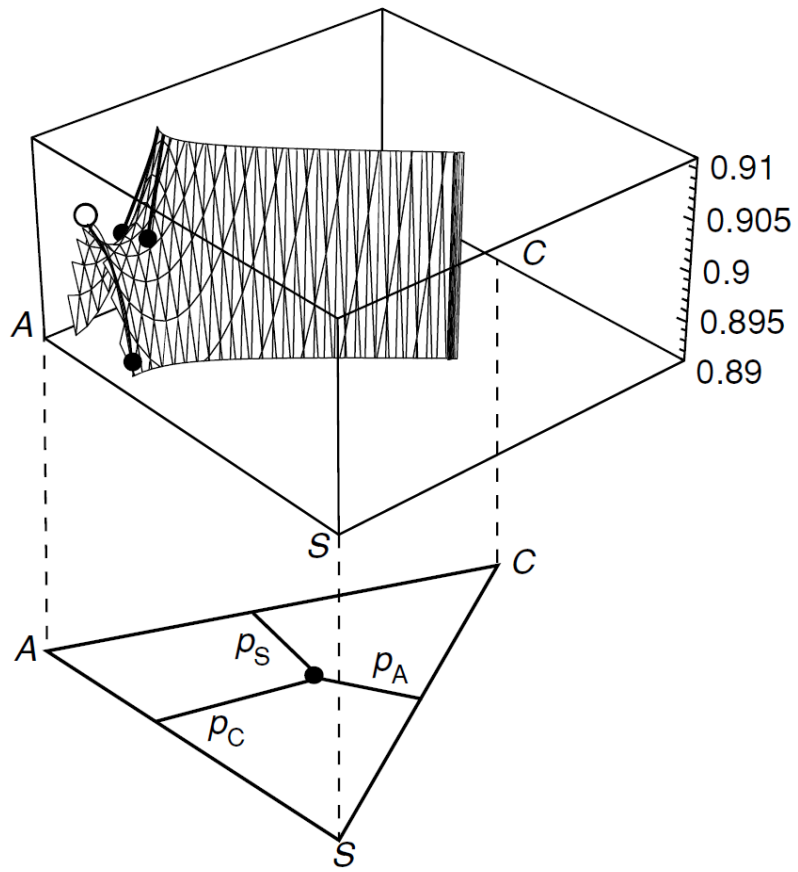
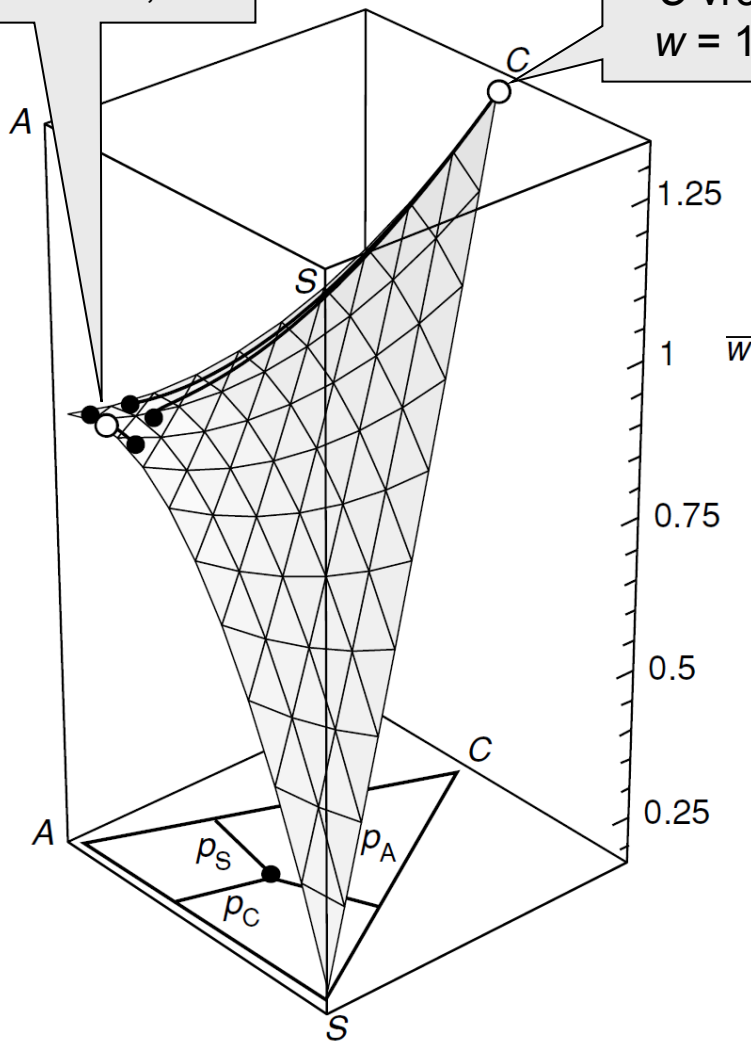
$$w_{AA} = 1, w_{Aa} = 0,5, w_{aa} = 0,9$$



záleží na počátečních podmínkách

A/S vrchol  
 $w = 0,90$

C vrchol  
 $w = 1,31$





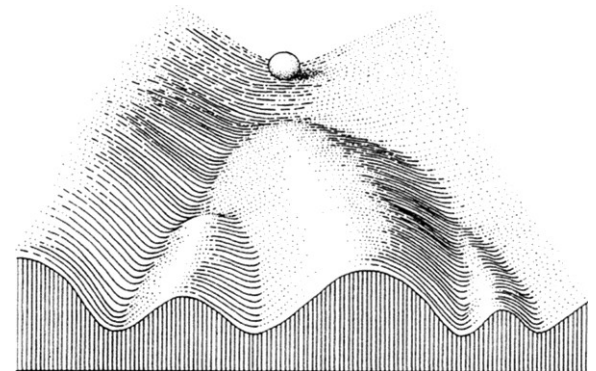
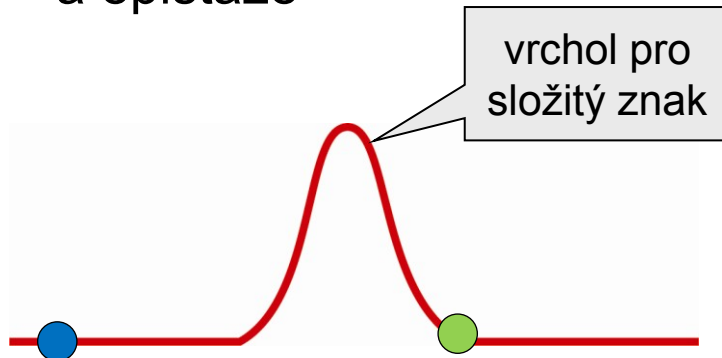
## Co nám ještě oba teorémy (viz Selekce I) říkají?

7. Selekce neoptimalizuje samotný znak, pouze fitness s výjimkou velmi striktních podmínek (např. lineární vztah mezi znakem a fitness).

8. Adaptivní proces může vést ke vzniku zdánlivě neadaptivních znaků.

antagonistická pleiotropie: stejná alela spojena se znaky, které mají opačný vliv na fitness; např. v malarických oblastech se zvyšuje frekvence srpkovité anémie

vývojová omezení: pro vývoj složitých adaptací nutná pleiotropie a epistáze



## Co nám ještě oba teorémy (viz Selekce I) říkají?

9. Směr adaptivní evoluce je silně ovlivněn genetickou architekturou.

počet lokusů a jejich pozice, počet alel/lokus, mutační rychlost, pravidla dědičnosti; dominance/recesivita, pleiotropie a epistáze

Současné studie naznačují, že alela *C* nemusí být z hlediska viability vůči *A* zcela recesivní (z hlediska snížení rizika onemocnění malárií skutečně není)

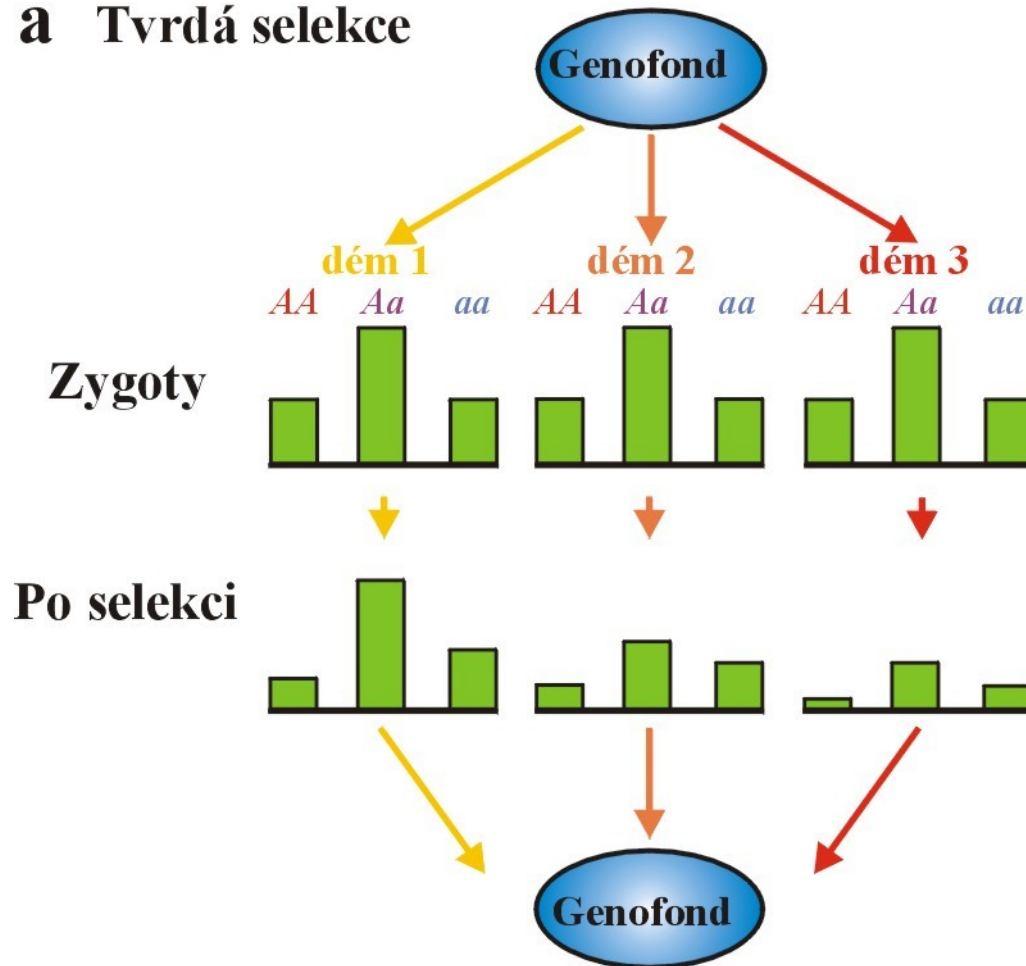
Např. pokud fitness  $AC = 0,93$  a fitness  $AA = 0,89 \rightarrow$

$$a_C \approx 1(0,93 - 0,89) + 0(0,70 - 0,89) + 0(1,31 - 0,89) = 0,04$$

$\Rightarrow$  frekvence *C* poroste, i když je její počáteční frekvence velice nízká

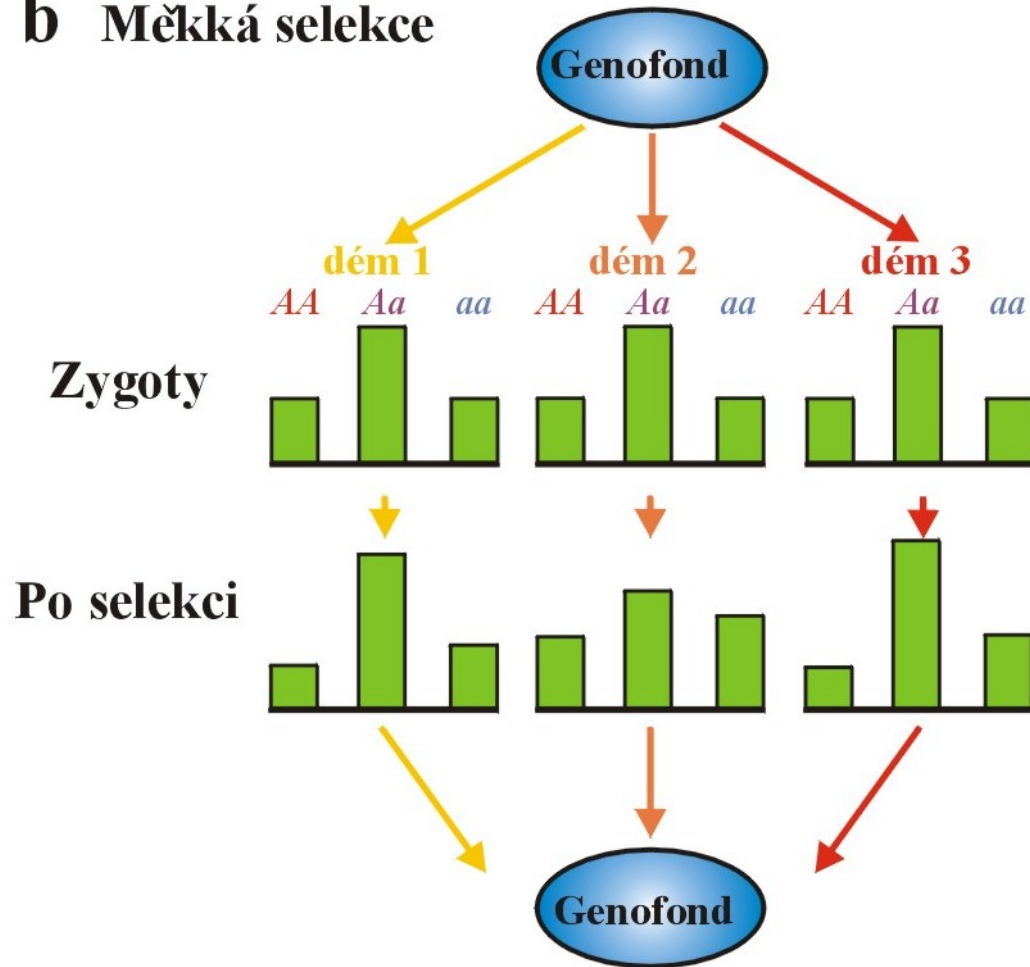
Dosud → *viability selection* ~ tvrdá selekce

**a** Tvrdá selekce



ale častěji *fecundity selection* ~ měkká selekce

**b** Měkká selekce



## Selekce podle plodnosti (*fecundity selection*)

na rozdíl od *viability selection* fitness závisí na páru genotypů, které se páří → 9 možných kombinací:

Table 7.4 Fitness values based on the fecundities of mating pairs of male and female genotypes for a diallelic locus along with the expected genotype frequencies in the progeny of each possible male and female mating pair weighted by the fecundity of each mating pair. The frequencies of the AA, Aa, and aa genotypes are represented by X, Y, and Z respectively.

Male genotype	Female genotype . . .	Fitness value		
		AA	Aa	aa
AA		$f_{11}$	$f_{12}$	$f_{13}$
Aa		$f_{21}$	$f_{23}$	$f_{23}$
aa		$f_{31}$	$f_{32}$	$f_{33}$

Parental mating	Fecundity	Total frequency	Expected progeny genotype frequency		
			AA	Aa	aa
AA × AA	$f_{11}$	$X^2$	$X^2$	0	0
AA × Aa	$f_{12}$	$XY$	$1/2XY$	$1/2XY$	0
AA × aa	$f_{13}$	$XZ$	0	$XZ$	0
Aa × AA	$f_{21}$	$YX$	$1/2YX$	$1/2YX$	0
Aa × Aa	$f_{22}$	$Y^2$	$Y^2/4$	$(2Y^2)/4$	$Y^2/4$
Aa × aa	$f_{23}$	$YZ$	0	$1/2YZ$	$1/2YZ$
aa × AA	$f_{31}$	$ZX$	0	$ZX$	0
aa × Aa	$f_{32}$	$ZY$	0	$1/2ZY$	$1/2ZY$
aa × aa	$f_{33}$	$Z^2$	0	0	$Z^2$

variabilita v plodnosti může měnit počet potomků každého páru oproti předpokladu náhodného oplození

⇒ očekávané genotypové frekvence potomků musí být váženy fekunditou příslušných párů rodičů

⇒ nelze najít všeobecný rovnovážný bod

Speciální případy *fecundity selection*:

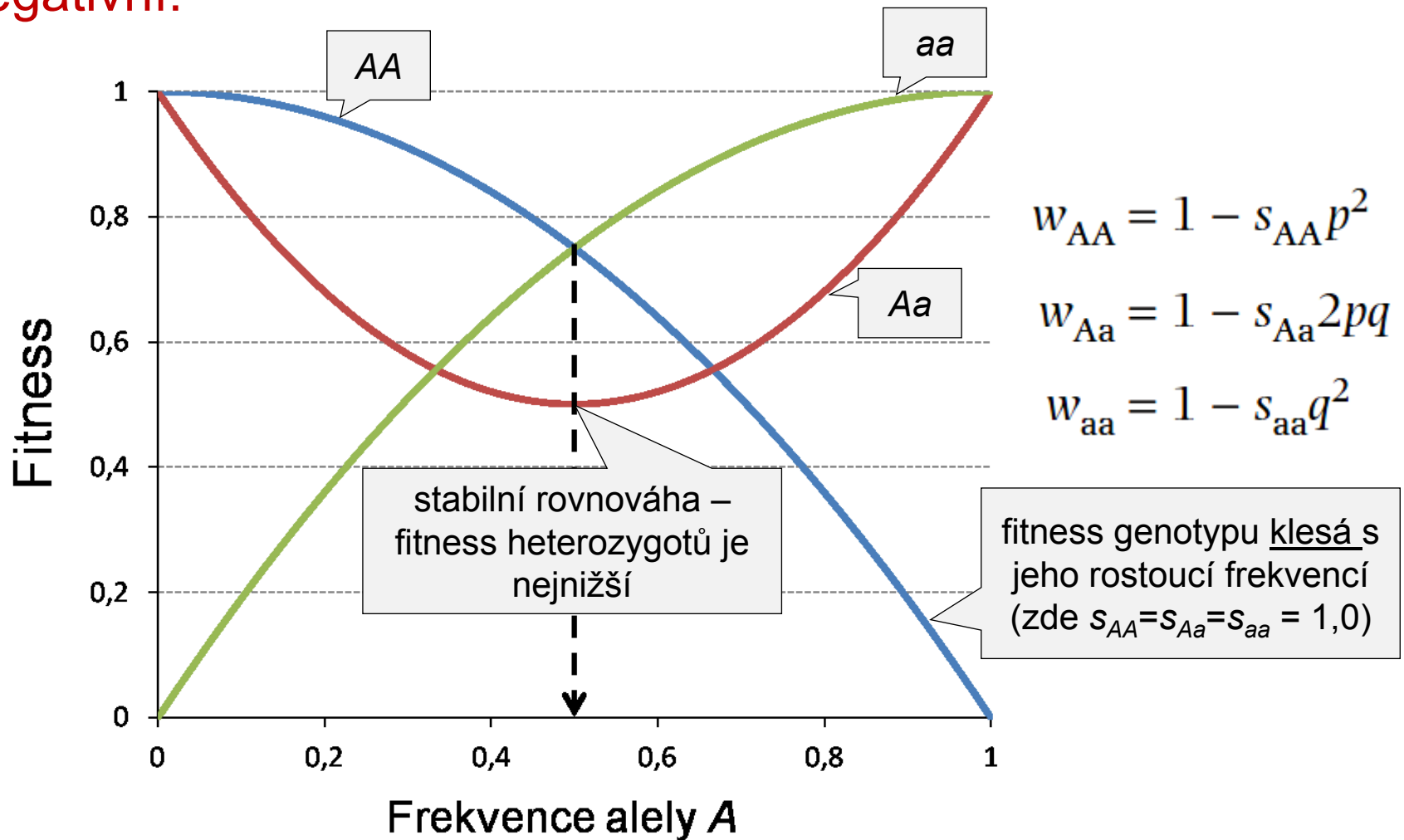
aditivní fekundita: např.  $f_{11} = f_{AA} + m_{AA}$

multiplikativní fekundita: např.  $f_{12} = f_{AA}m_{Aa}$

$f_{xx}$  = fekundita samice  
 $m_{xx}$  = fekundita samce

# Selekce závislá na frekvenci (frequency-dependent selection)

negativní:



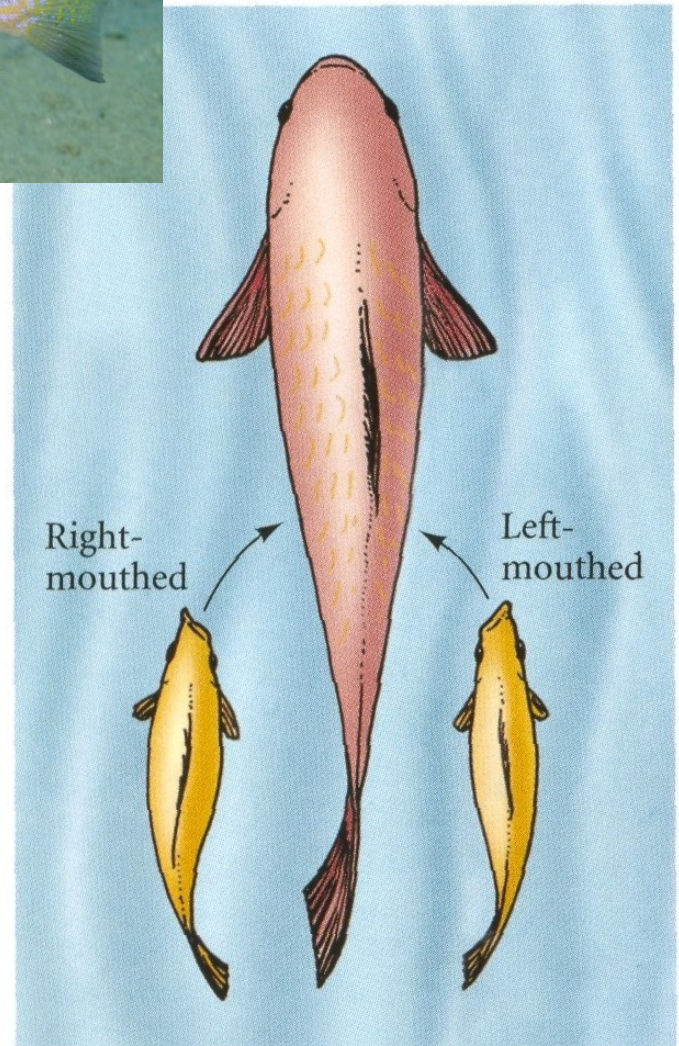
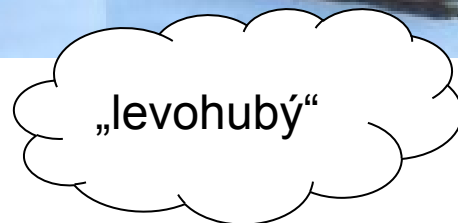
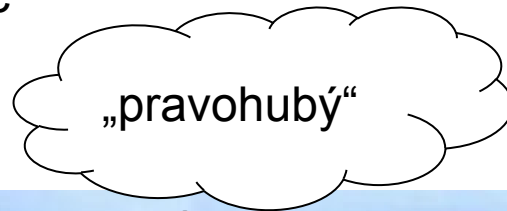
Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganika)



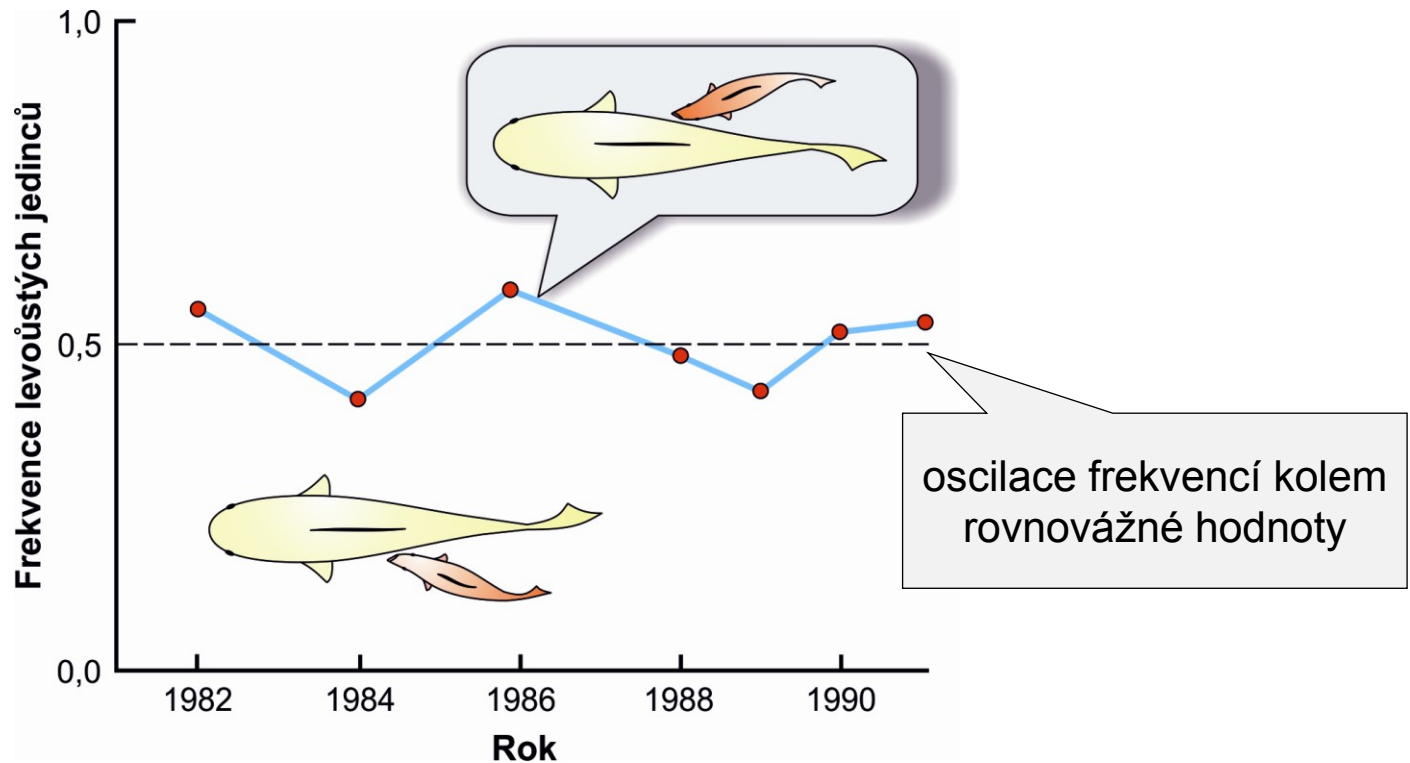
samec



samice



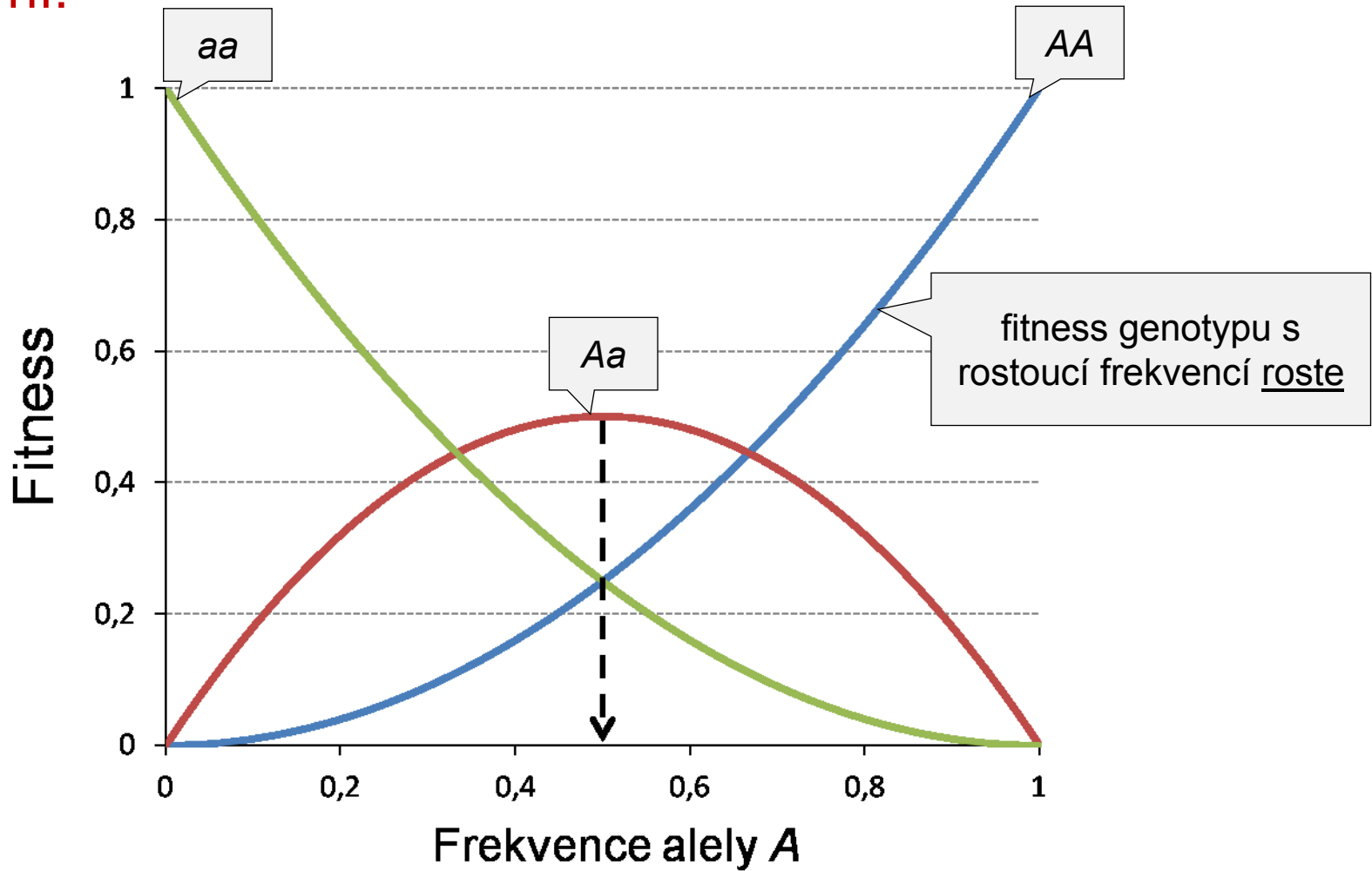




Superdominance a negativní frekvenčně-závislá selekce udržují stabilní (rovnovážný) polymorfismus  
 → typy **balancující selekce**

## Selekce závislá na frekvenci (*frequency-dependent selection*)

pozitivní:



## Selekce závislá na hustotě (*density-dependent selection*)

Absolutní fitness  $\lambda$

$$\lambda = 1 + r - \frac{r}{K}N = 1 + \frac{r(K - N)}{K}$$

$r$  = míra (rychlost) růstu populace;  $K$  = nosná kapacita prostředí  
největší přírůstek při  $N = 0$

při  $N = K$  je  $\lambda = 1$

$$\lambda = 1 + r_{AA} - \frac{r_{AA}}{K_{AA}}N$$

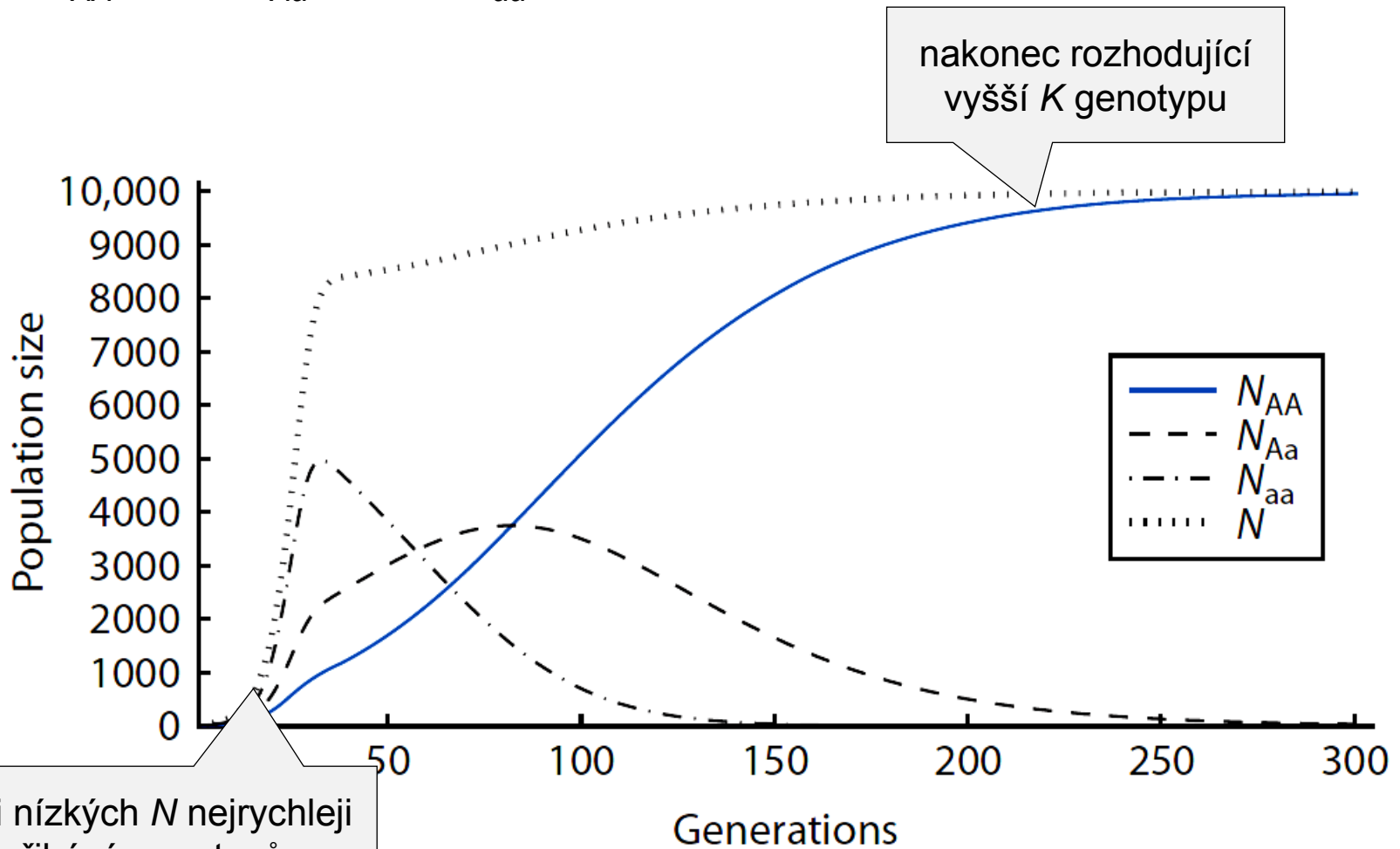
$$\lambda = 1 + r_{Aa} - \frac{r_{Aa}}{K_{Aa}}N$$

$$\lambda = 1 + r_{aa} - \frac{r_{aa}}{K_{aa}}N$$

Při vysokých  $N$  bude mít na rovnovážné frekvence genotypů a alel největší vliv genotyp s nejvyšší hodnotou nosné kapacity

naopak při nízkých  $N$  genotyp s nejvyšší rychlostí růstu populace

Př.:  $K_{AA} = 10\ 000$ ;  $K_{Aa} = 9000$ ;  $K_{aa} = 8000$   
 $r_{AA} = 0,2$ ;  $r_{Aa} = 0,25$ ;  $r_{aa} = 0,3$



při nízkých  $N$  nejrychleji  
přibývá genotypů s  
nejvyšší  $r$  ( $aa$ )

nakonec rozhodující  
vyšší  $K$  genotypu

# Selekce v heterogenním prostředí

variabilita prostředí:

v prostoru

v čase

v hrubém měřítku: během života jedno prostředí

v jemném měřítku: během života více prostředí

selekce: měkká  
tvrdá

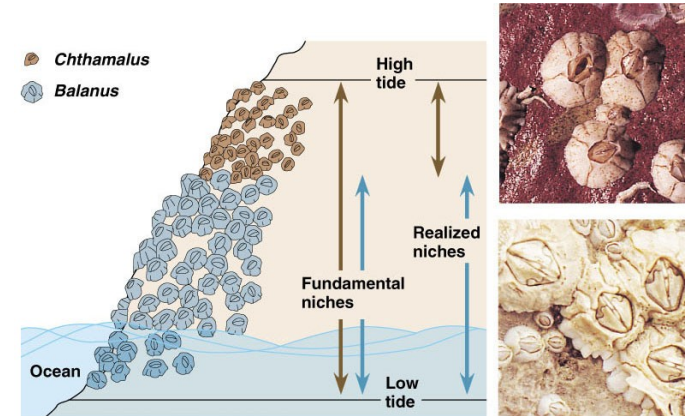
# 1. Prostředí proměnlivé v hrubém měřítku (*coarse-grained environment*) – prostorová variabilita

Leveneho model:

$c_i$  = část celkové populace obývající habitat  $i$

měkká selekce

Př.: svijonožec *Balanus balanoides*



**Table 14.1. Habitat-Specific Viability Estimates for *Mpi* Genotypes in Northern Acorn Barnacle**

Habitat	<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>
Exposed substrate in high intertidal zone	0.696	1	1.424
Exposed substrate in low intertidal zone	0.898	1	1.012
Under algal canopy in high intertidal zone	1.519	1	0.880
Under algal canopy in low intertidal zone	0.913	1	0.976

*Source:* From Schmidt and Rand (2001).

*Note:* All values are measured relative to the fitness of the heterozygote.

**Table 14.1. Habitat-Specific Viability Estimates for *Mpi* Genotypes in Northern Acorn Barnacle**

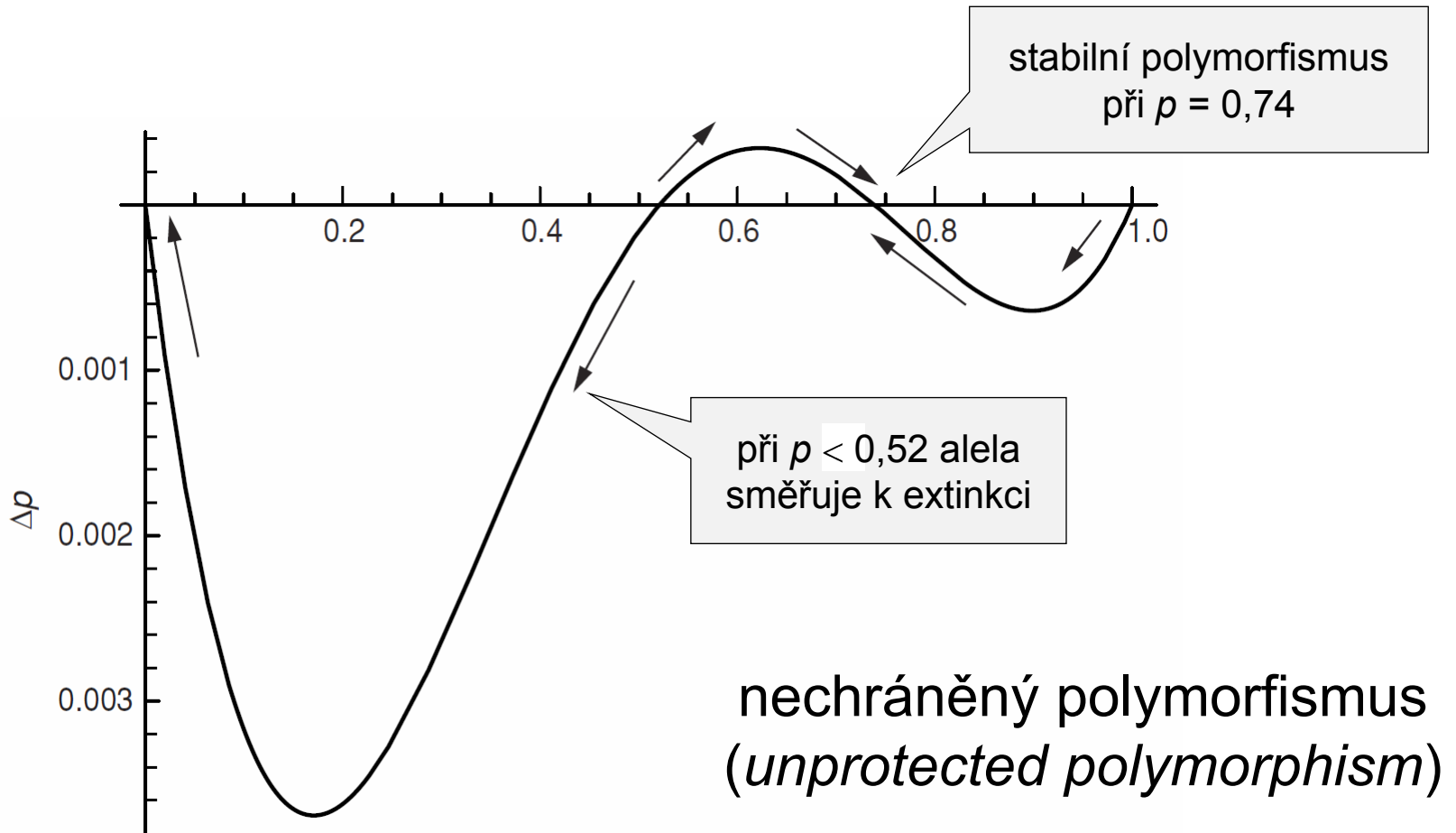
Habitat	<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>
Exposed substrate in high intertidal zone	0.696	1	1.424
Exposed substrate in low intertidal zone	0.898	1	1.012
Under algal canopy in high intertidal zone	1.519	1	0.880
Under algal canopy in low intertidal zone	0.913	1	0.976

$c_1 = 0,4$   
 $c_2 = 0,05$   
 $c_3 = 0,5$   
 $c_4 = 0,05$



Source: From Schmidt and Rand (2001).

Note: All values are measured relative to the fitness of the heterozygote.



**Table 14.1. Habitat-Specific Viability Estimates for *Mpi* Genotypes in Northern Acorn Barnacle**

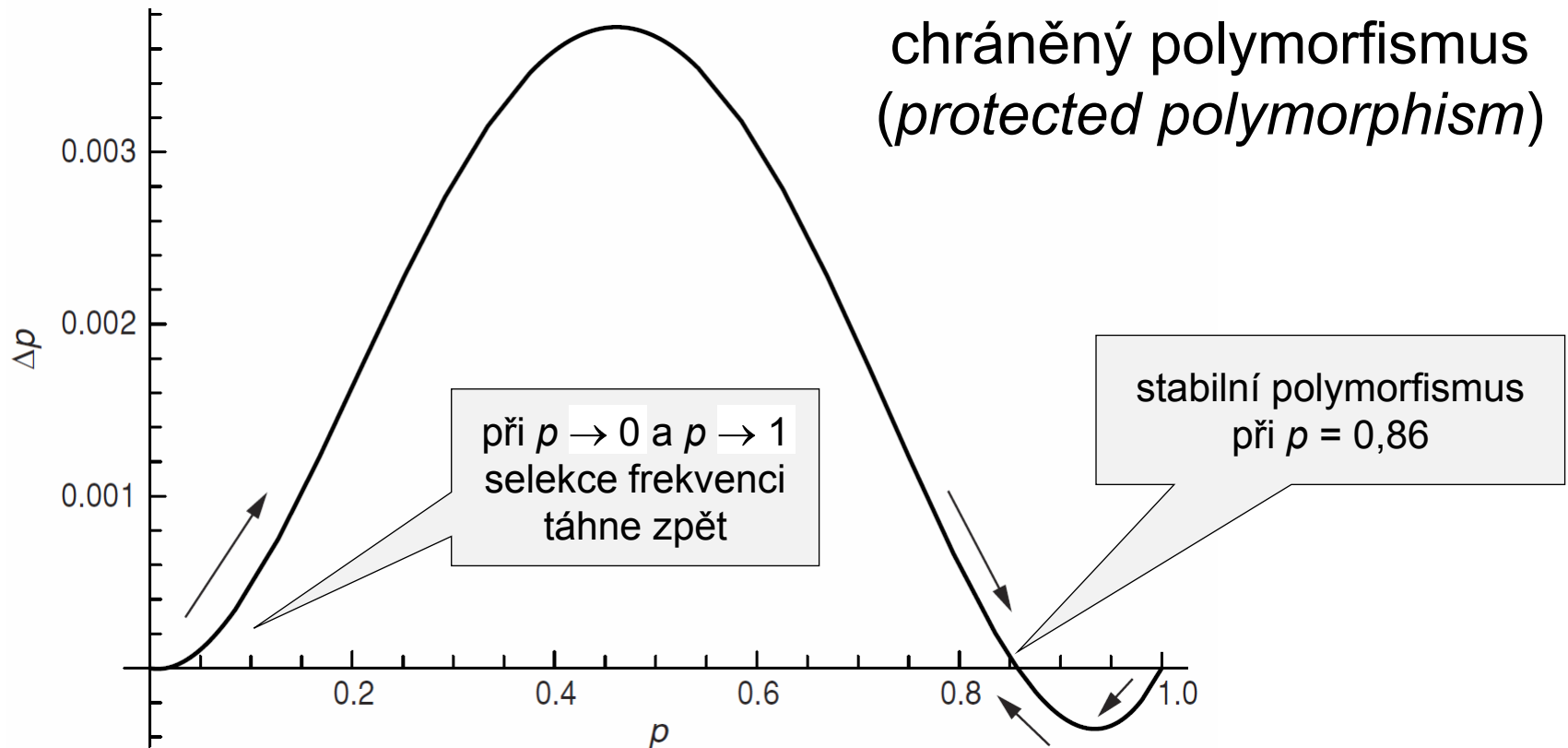
Habitat	<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>
Exposed substrate in high intertidal zone	0.696	1	1.424
Exposed substrate in low intertidal zone	0.898	1	1.012
Under algal canopy in high intertidal zone	1.519	1	0.880
Under algal canopy in low intertidal zone	0.913	1	0.976

$c_1 = 0,15$   
 $c_2 = 0,375$   
 $c_3 = 0,325$   
 $c_4 = 0,15$



Source: From Schmidt and Rand (2001).

Note: All values are measured relative to the fitness of the heterozygote.





⇒ kvalitativně odlišné výsledky při stejných hodnotách fitness jako funkce parametru  $c$

Prostorová heterogenita v hrubém měřítku rozšiřuje podmínky pro chráněný polymorfismus

V homogenním prostředí a při konstantní fitness polymorfismus jen při superdominanci ( $W_{AA} < W_{Aa} > W_{aa}$ )

× v heterogenním prostředí ne, např.:

Table 14.1. Habitat-Specific Viability Estimates for *Mpi* Genotypes in Northern Acorn Barnacle

Habitat	<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>
Exposed substrate in high intertidal zone	0.696	1	1.424
Exposed substrate in low intertidal zone	0.898	1	1.012
Under algal canopy in high intertidal zone	1.519	1	0.880
Under algal canopy in low intertidal zone	0.913	1	0.976

Source: From Schmidt and Rand (2001).

Note: All values are measured relative to the fitness of the heterozygote.

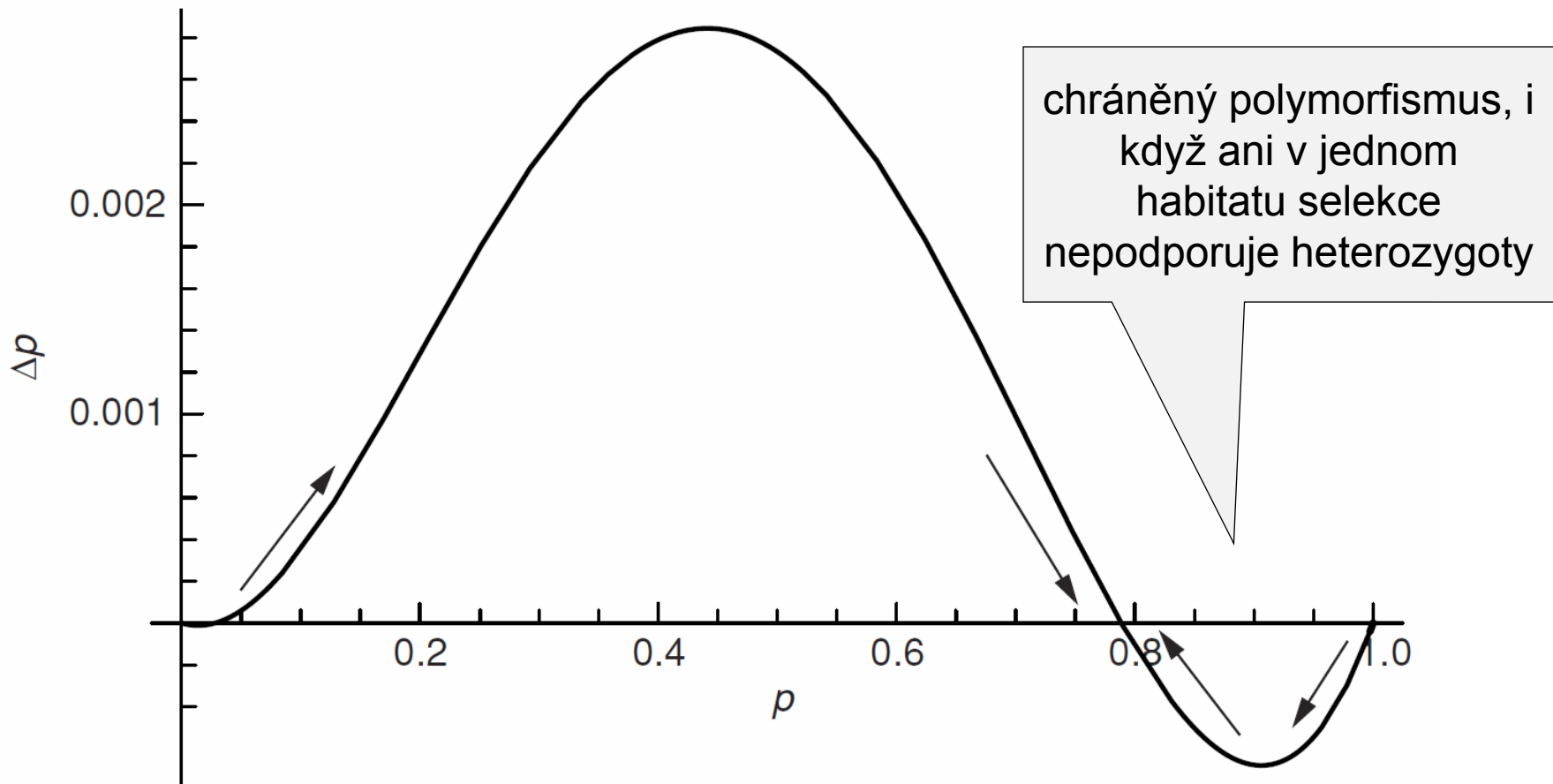
$$c_1 = 0,12$$

$$c_2 = 0,58$$

$$c_3 = 0,3$$

$$c_4 = 0$$

jediný habitat se superdominancí



# tvrdá selekce:

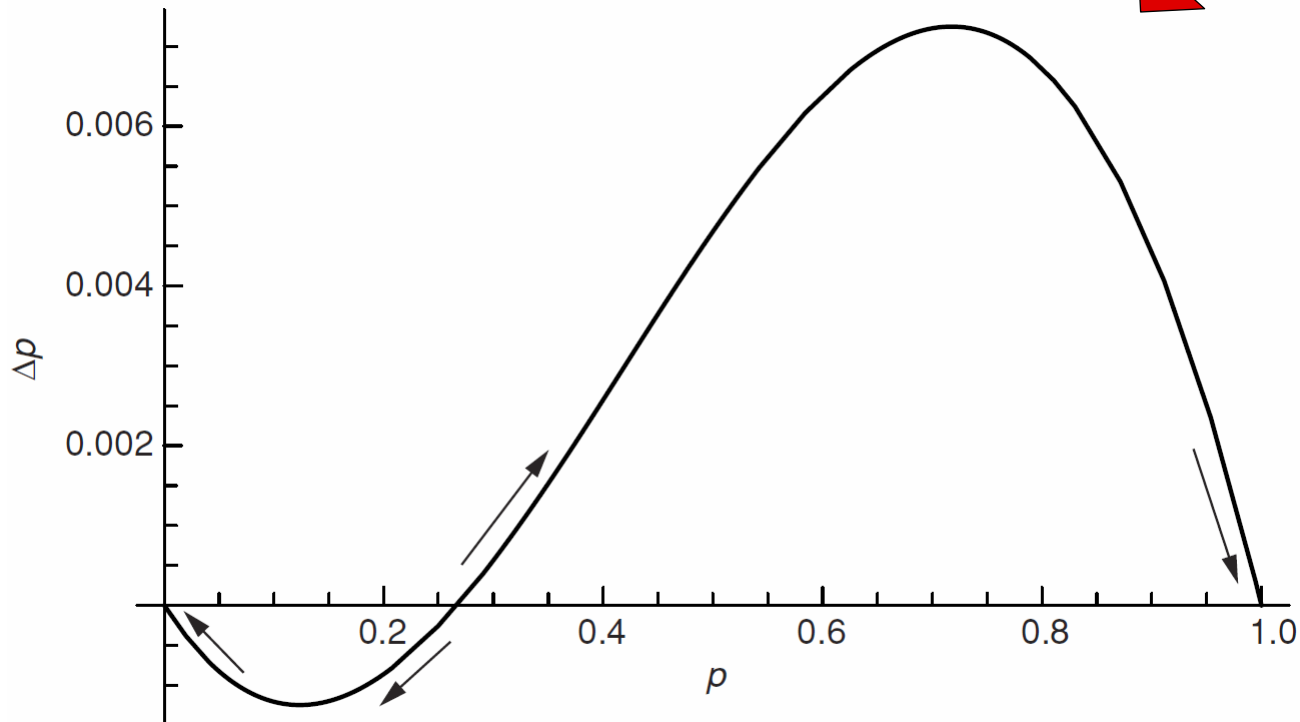
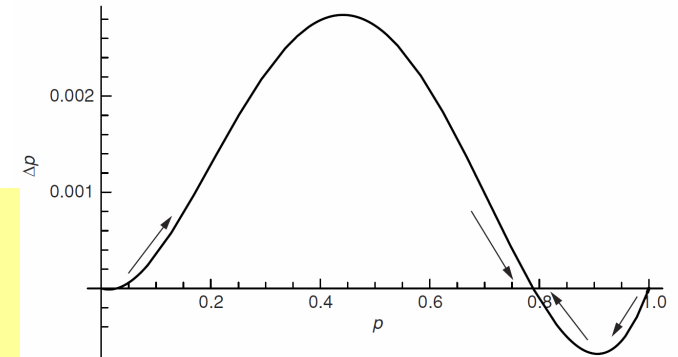
**Table 14.1. Habitat-Specific Viability Estimates for *Mpi* Genotypes in Northern Acorn Barnacle**

Habitat	<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>
Exposed substrate in high intertidal zone	0.696	1	1.424
Exposed substrate in low intertidal zone	0.898	1	1.012
Under algal canopy in high intertidal zone	1.519	1	0.880
Under algal canopy in low intertidal zone	0.913	1	0.976

Source: From Schmidt and Rand (2001).

Note: All values are measured relative to the fitness of the heterozygote.

$$\begin{aligned}
 c_1 &= 0,12 \\
 c_2 &= 0,58 \\
 c_3 &= 0,3 \\
 c_4 &= 0
 \end{aligned}$$



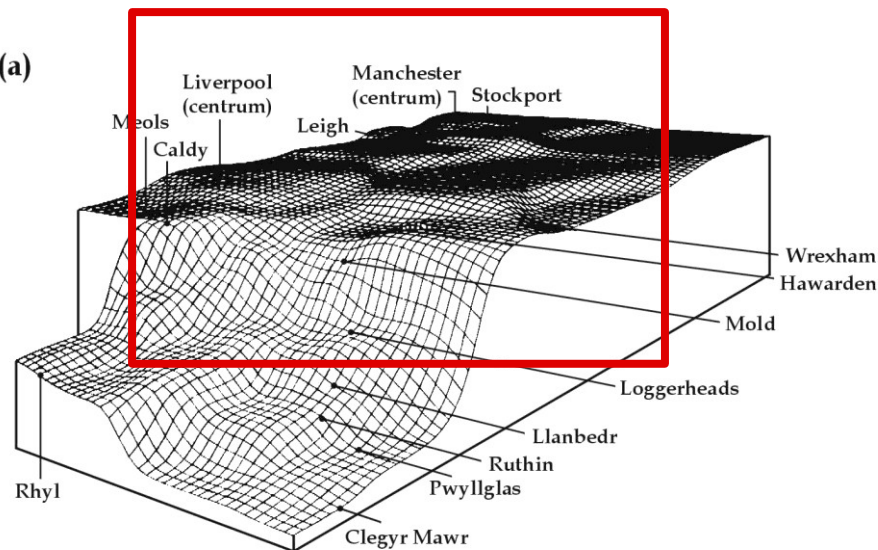
nestabilní i nechráněný polymorfismus

Při tvrdé selekci prostorová heterogenita v hrubém měřítku podmínky pro polymorfismus nerozšiřuje.

ALE:

Pokud tok genů velmi omezený, ekologický rozdíl mezi měkkou a tvrdou selekcí je z hlediska podmínek pro udržení polymorfismu chráněného prostorovou variabilitou v hrubém měřítku nepodstatný.

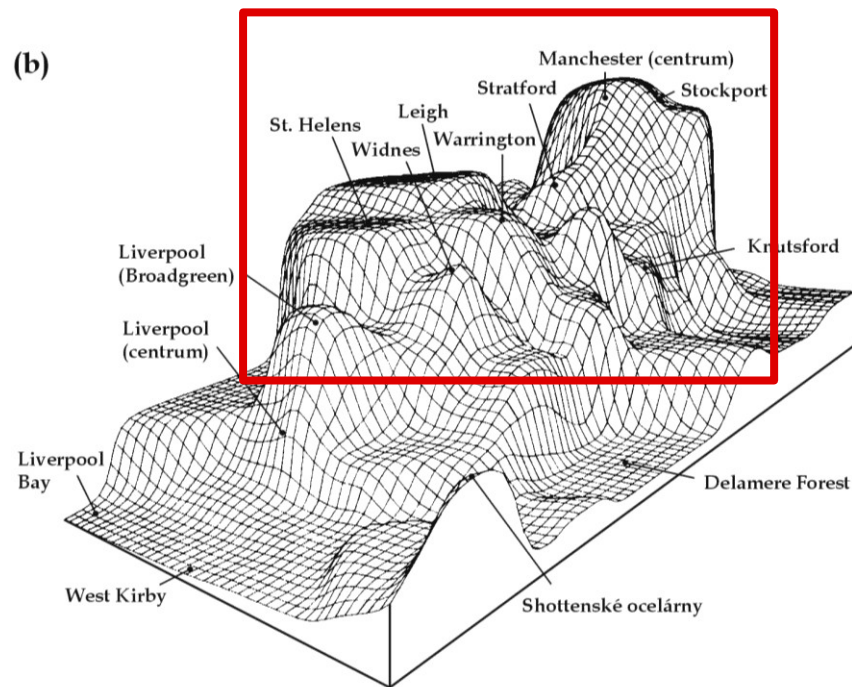
(a)



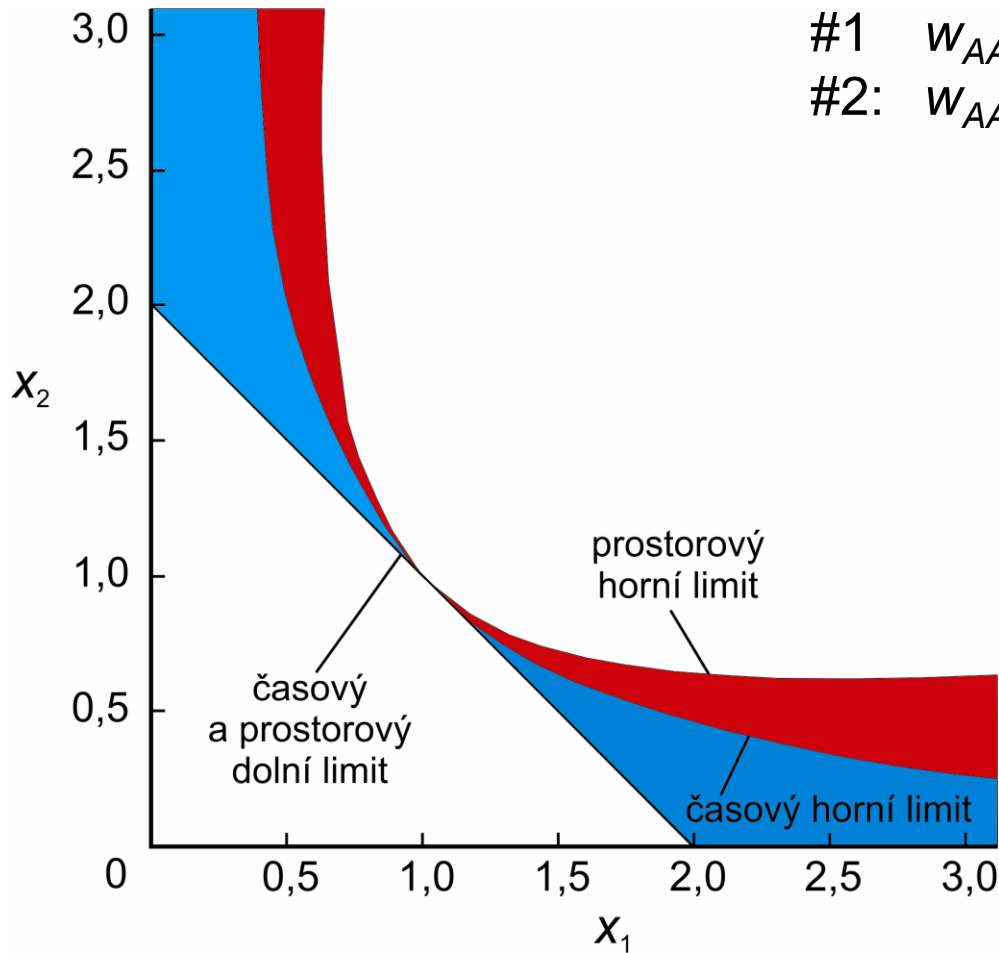
drsnokřídlec březový (*Biston betularia*):  
~10/km<sup>2</sup>; migrace > 1 km

zejkovec dvojzubý (*Odontoptera bidentata*):  
50 000–100 000/km<sup>2</sup>; migrace < 150 m

(b)



Vyšší tok genů → na lokální úrovni proměnlivost prostředí  
v jemném měřítku; adaptace na prostředí měnící se  
v hrubém měřítku na větší geografické škále.



#1  $W_{AA} = 1$   $W_{Aa} = 1$   $W_{aa} = X_1$   
 #2:  $W_{AA} = 1$   $W_{Aa} = 1$   $W_{aa} = X_2$

kombinace hodnot fitness  
 poskytující stabilní  
 polymorfismus je  
 restriktivnější pro časovou  
 než prostorovou variabilitu

## 2. Prostředí proměnlivé v jemném měřítku (*fine-grained environment*)

Př.: mutace  $a \rightarrow A$ ; fitness nového genotypu  $Aa = 1 + s$

$\sigma_s^2$  = heterogenita prostředí v jemném měřítku

Jaká je pravděpodobnost přežití alely  $A$ ?

pokud  $s$  malé, platí:

$$P(\text{přežití } A) = \frac{2s}{1 + s + \sigma_s^2}$$

při homogenitě prostředí  
( $\sigma_s^2 = 0$ )  $P \approx 2s$

2 mutace:  $a \rightarrow A_1$  a  $a \rightarrow A_2$ ; fitness obou heterozygotů stejná, tj.  $1 + s$

pokud  $\sigma_{s1}^2 < \sigma_{s2}^2 \Rightarrow A_1$  má větší šanci na přežití než  $A_2$ !

$\Rightarrow$  selekce podporuje mutace poskytující účinnější  
pufrování proti fluktuacím v důsledku proměnlivosti  
prostředí v jemném měřítku

Za určitých okolností může být pravděpodobnost přežití vyšší i u alely spojené s nižší fitness:

např.  $s_1 > s_2$

→ za normálních okolností by šance na přežití byla vyšší pro  $A_1$  než pro  $A_2$

ale pokud platí

$$\sigma_{s_2}^2 < \frac{s_2 - s_1}{s_1} + \frac{s_2}{s_1} \sigma_{s_1}^2$$

bude mít vyšší pravděpodobnost přežití alela spojená s nižší fitness

tj. je-li genotyp  $A_1a$  dostatečně pufrován proti heterogenitě prostředí v jemném měřítku, bude mít mutace  $A_1$  větší šanci v populaci přežít, než prospěšnější mutace  $A_2$



Např.:  $s_1 = 0,02$ ;  $s_2 = 0,01$ ;  $\sigma_{s_1}^2 = 4$ ;  $\sigma_{s_2}^2 = 0,5$

žádná heterogenita: 2x vyšší šance přežití pro  $A_1$  než pro  $A_2$

heterogenita:  $P(A_1) = 0,008$   
 $P(A_2) = 0,013$  ←  $P(\text{přežití } A) = \frac{2s}{1 + s + \sigma_s^2}$

⇒  $A_2$  je výhodnější

neutralita:  $s_1 = s_2$ , tj. stejná fitness × selekce bude preferovat genotyp lépe pufovaný proti fluktuacím fitness

Pokud konečná velikost populace:

$$P = \frac{1 - e^{-2s}}{1 - e^{-4Ns}}$$

výhodná alela;  
viz Selekcce II.,  
snímek # 20

při heterogenitě prostředí místo  $s \rightarrow (s - \nu/2N)$ ,  
kde selekční koeficient jedinice je náhodná veličina s průměrem  $s$   
a rozptylem  $\nu/2N$

⇒ průměrná fitness v modelu proměnlivého prostředí  
v jemném měřítku je při určení pravděpodobnosti fixace  
výhodné alely snížena o  $\nu/2N$

⇒ s klesající schopností pufrování heterogenosti prostředí  
v jemném měřítku (tj. s rostoucím rozptylem  $\nu$ ) klesá  
pravděpodobnost fixace prospěšné alely

Pozor: je třeba mít na zřeteli, že znak, který je zde pufrován, je reprodukční zdatnost

pufrování fitness je ale většinou zprostředkováno jinými znaky, které jsou plastické a citlivé na heterogenitu prostředí v jemném měřítku

Např. člověk a jeho schopnost bránit se výkyvům teploty:

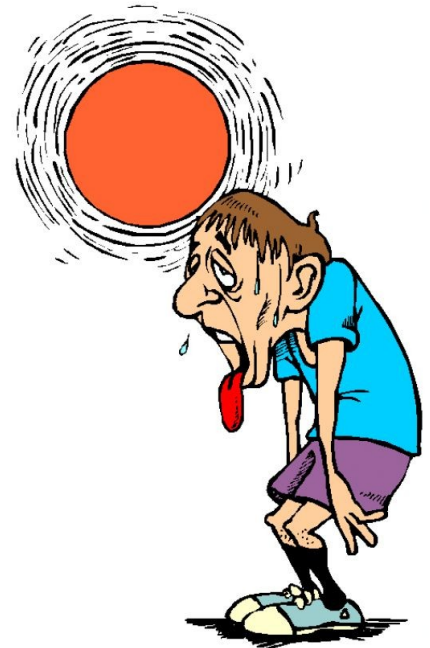
zvýšení teploty → dilatace povrchových cév

⇒ odvod tepla k povrchu těla

další zvýšení → pocení

⇒ další odvod tepla odpařováním

(delší expozice vysoké teploty ovšem může mít fatální následky)



snížení teploty → vazokonstrikce ⇒ snížení tepelných ztrát  
další snížení → třes atd. ⇒ produkce tepla  
(delší expozice chladu opět může mít fatální následky)



subsaharská Afrika: dřívější a intenzivnější pocení

Evropa: dřívější začátek třesu (teplota kůže  $29,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  × Afričané  $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ )

⇒ dřívější nástup pufrujícího mechanismu v populaci, která má historicky větší zkušenost

Kromě intenzity má vliv i délka působení prostředí

→ při dlouhodobějším působení jiné mechanismy  
(např. zvýšení počtu potních žláz)

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