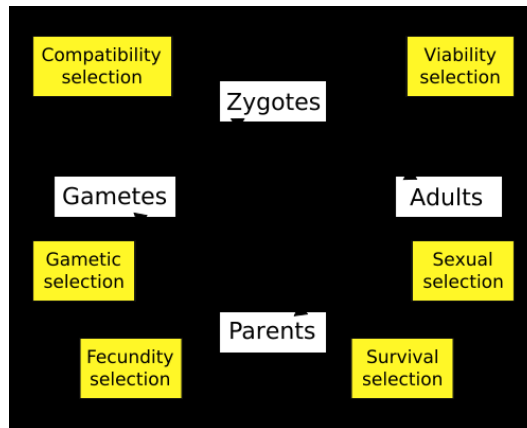
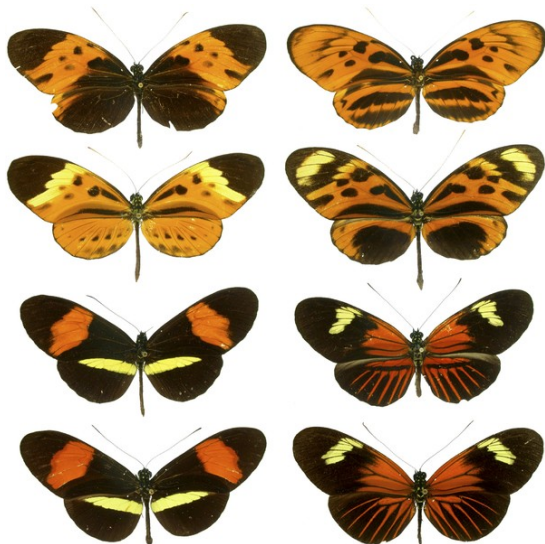
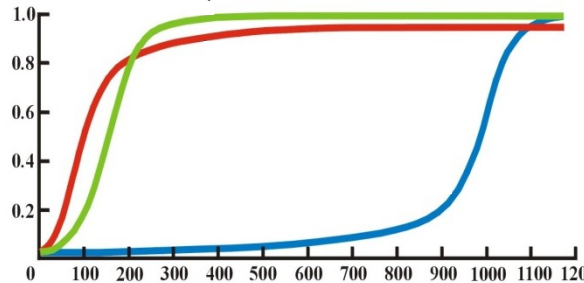
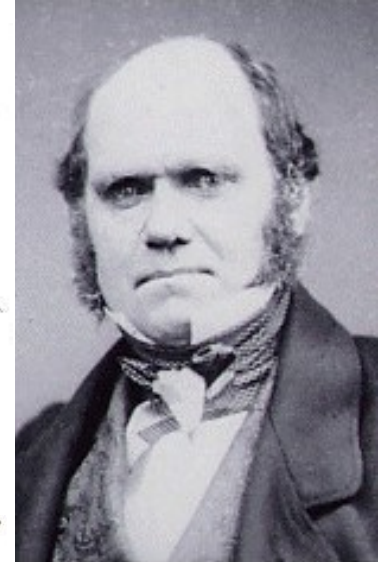
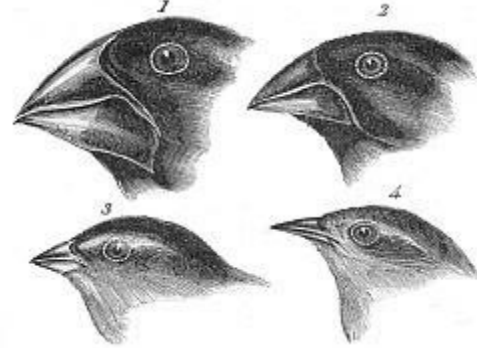
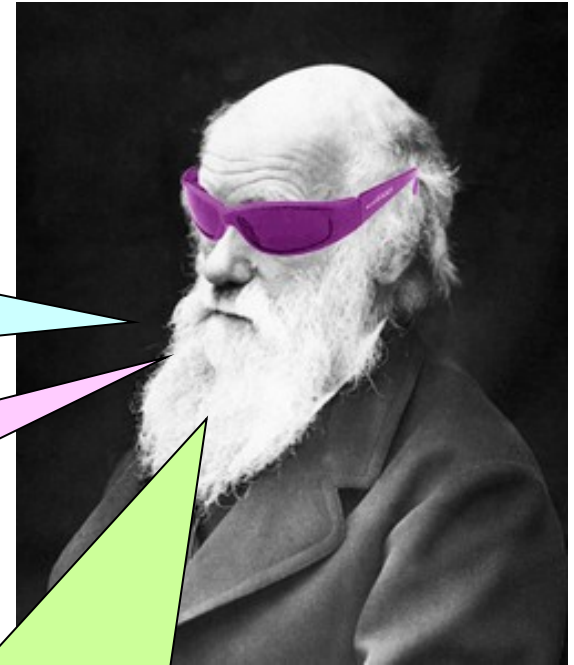


# PŘÍRODNÍ VÝBĚR (SELEKCE)



## 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.

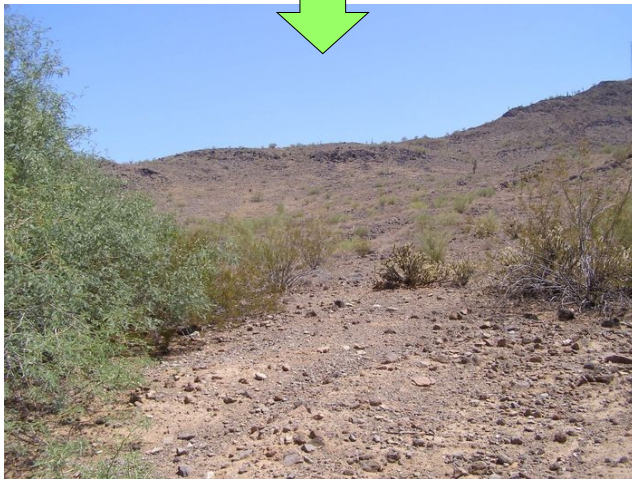
V každé generaci dochází k odlišnému příspěvní jednotlivých genotypů do generace následující, tj. nejschopnější genotypy přispívají do genofondu více než genotypy méně schopné.

# Pytlouš skalní (*Chaetodipus intermedius*): poušť Sonora a Chihuahua

*dd*



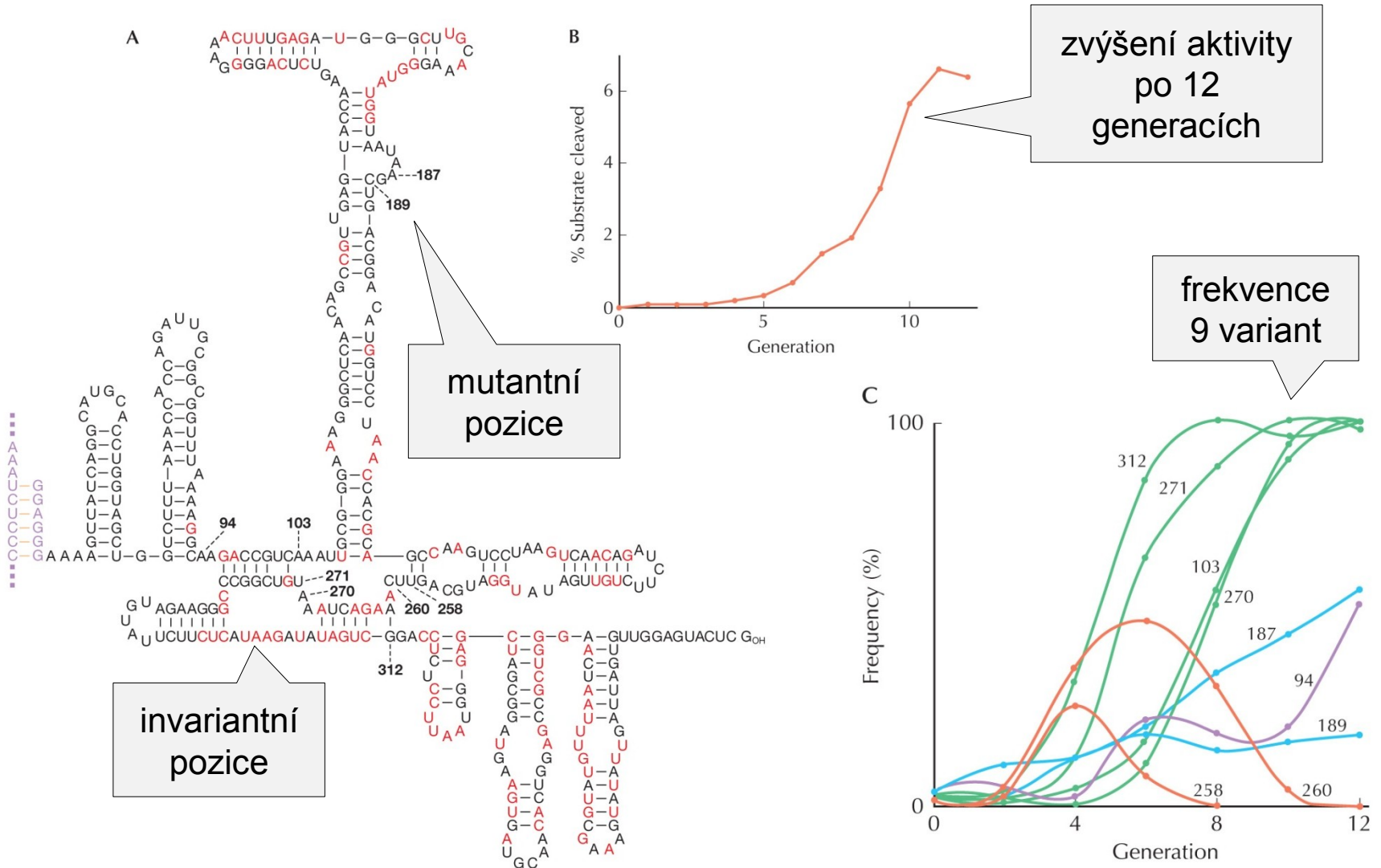
*DD, Dd*



60-98 % přežívání  
ve srovnání  
s tmavými

# Selekce na úrovni RNA:

intron *Tetrahymena*: Ca<sup>+</sup> místo Mg<sup>+</sup> (normální stav)



# REPRODUKČNÍ ZDATNOST (FITNESS, $w$ )

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

absolutní počet potomků = **absolutní fitness**

diskrétní generace, stabilní populace → fitness  $\approx 1$  u asexuálních organismů,  $\approx 2$  u pohlavně se rozmnožujících; i při mírné odchylce populace spěje buď k extinkci, nebo přemnožení

kontinuální časová škála → míra změny populační velikosti  $\approx 0$

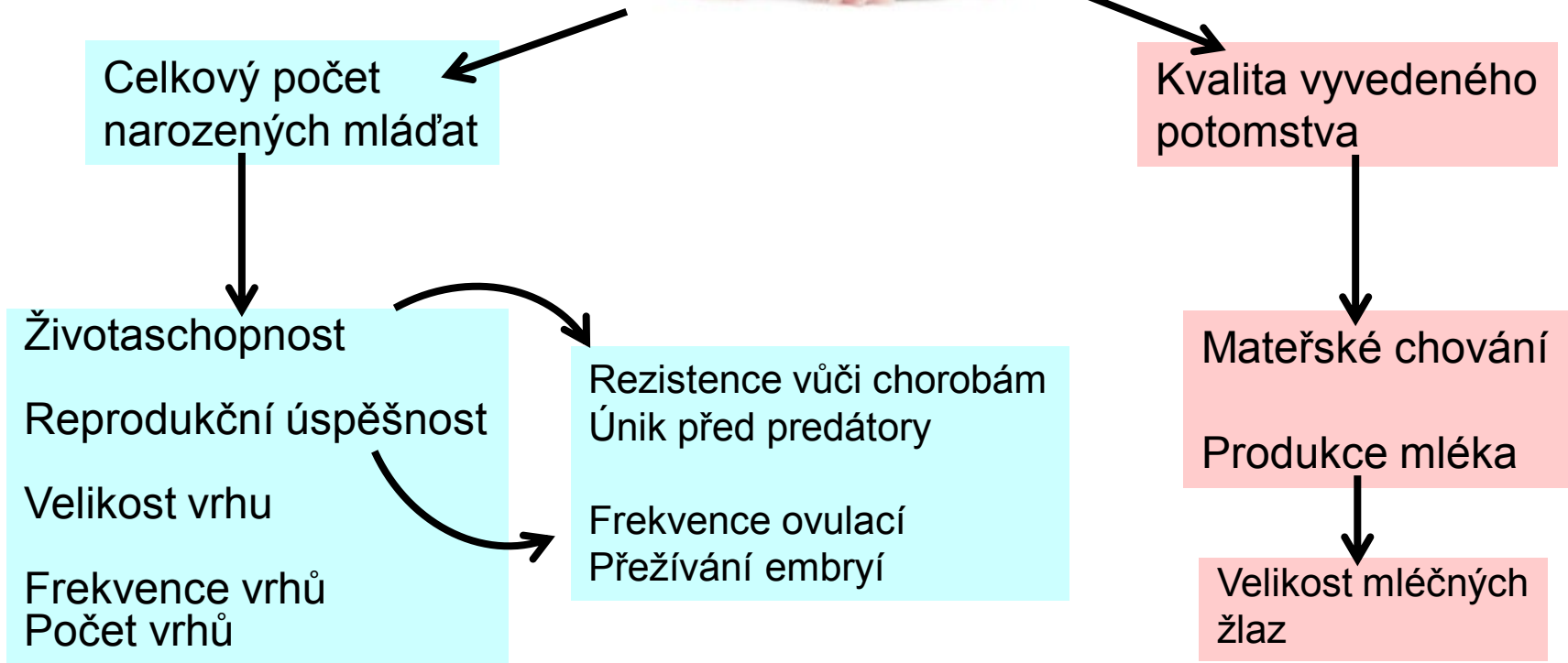
v evoluci důležitější vzájemný vztah genotypů v populaci → **relativní fitness**

diskrétní čas → = poměr absolutních fitness; kontinuální čas → = rozdíl míry růstu

většinou relativní fitness nejzdatnějšího genotypu = 1

alternativně můžeme vztahovat k průměrné fitness populace

# Komponenty fitness:



## zygotická selekce:

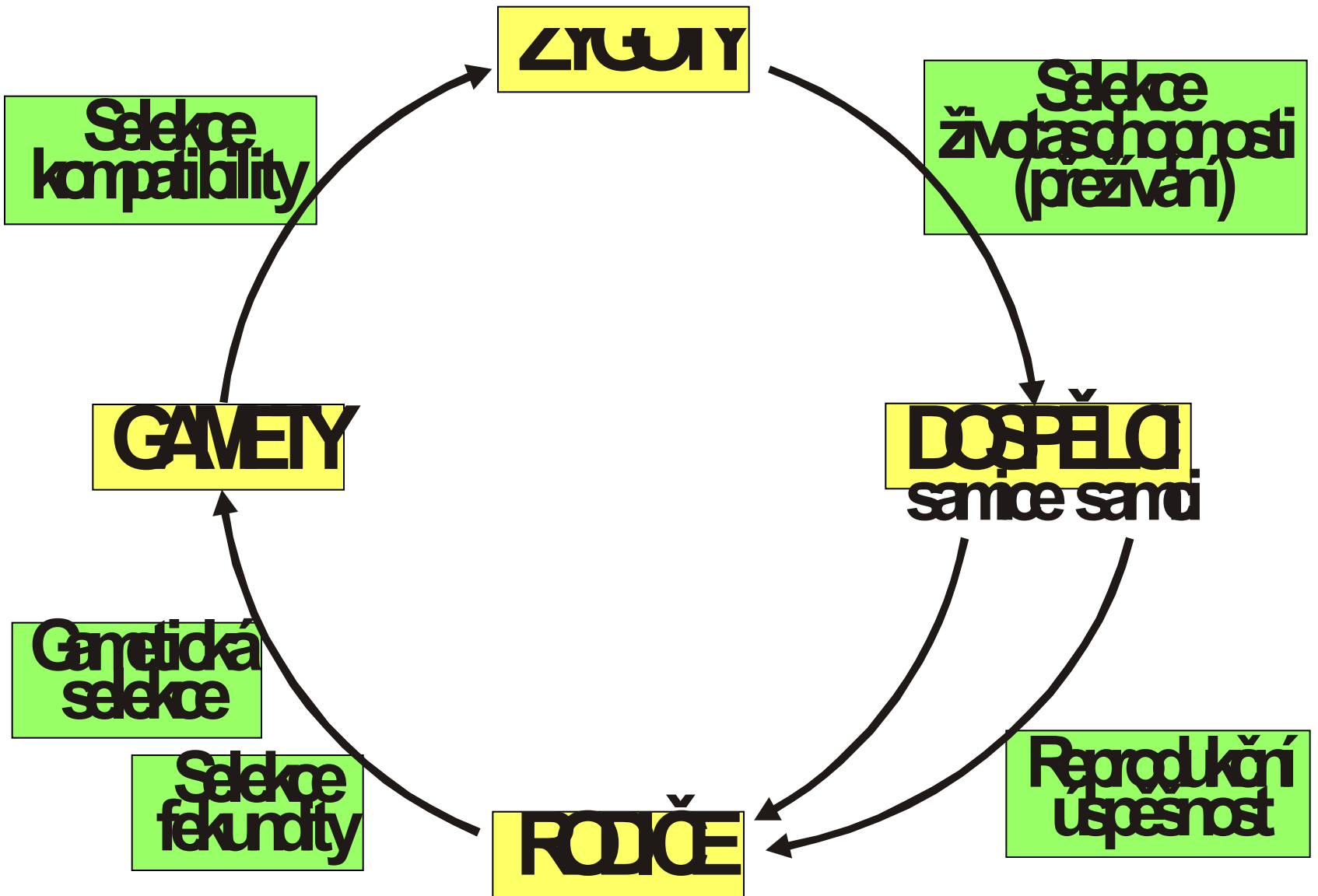
životaschopnost  
rozmnožovací úspěšnost  
fekundita



## gametická selekce:

životaschopnost gamet  
fertilizační úspěšnost  
zvýhodnění při segregaci







# Změna alelových frekvencí a selekční koeficient, s

Fitness při dominanci:

|    |       |
|----|-------|
| AA | 1     |
| Aa | 1     |
| aa | 1 - s |

prům.  $s(aa) \approx 0,20$



$$w = 0,60-0,98$$

$$\Rightarrow s = 0,02-0,40$$

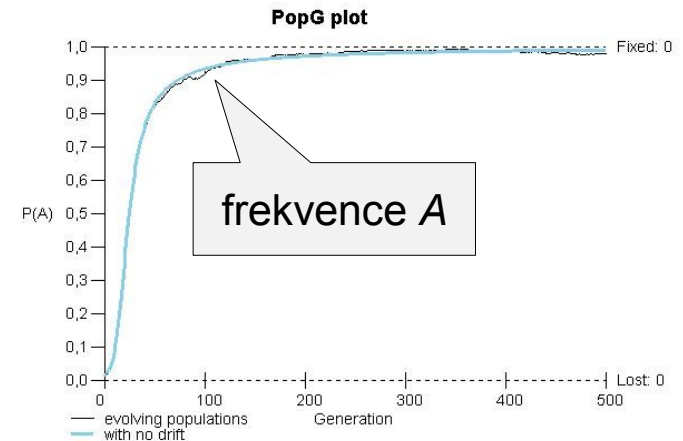
změna největší  
při  $p=q=0,5$

Růst výhodné dominantní alely A:

nepřímo úměrné průměrné fitness populace  $\Rightarrow$  s rostoucí frekvencí výhodné alely se evoluce zpomaluje; při  $q$  nebo  $p = 0$  je  $\Delta p = 0$

$$\Delta p =$$

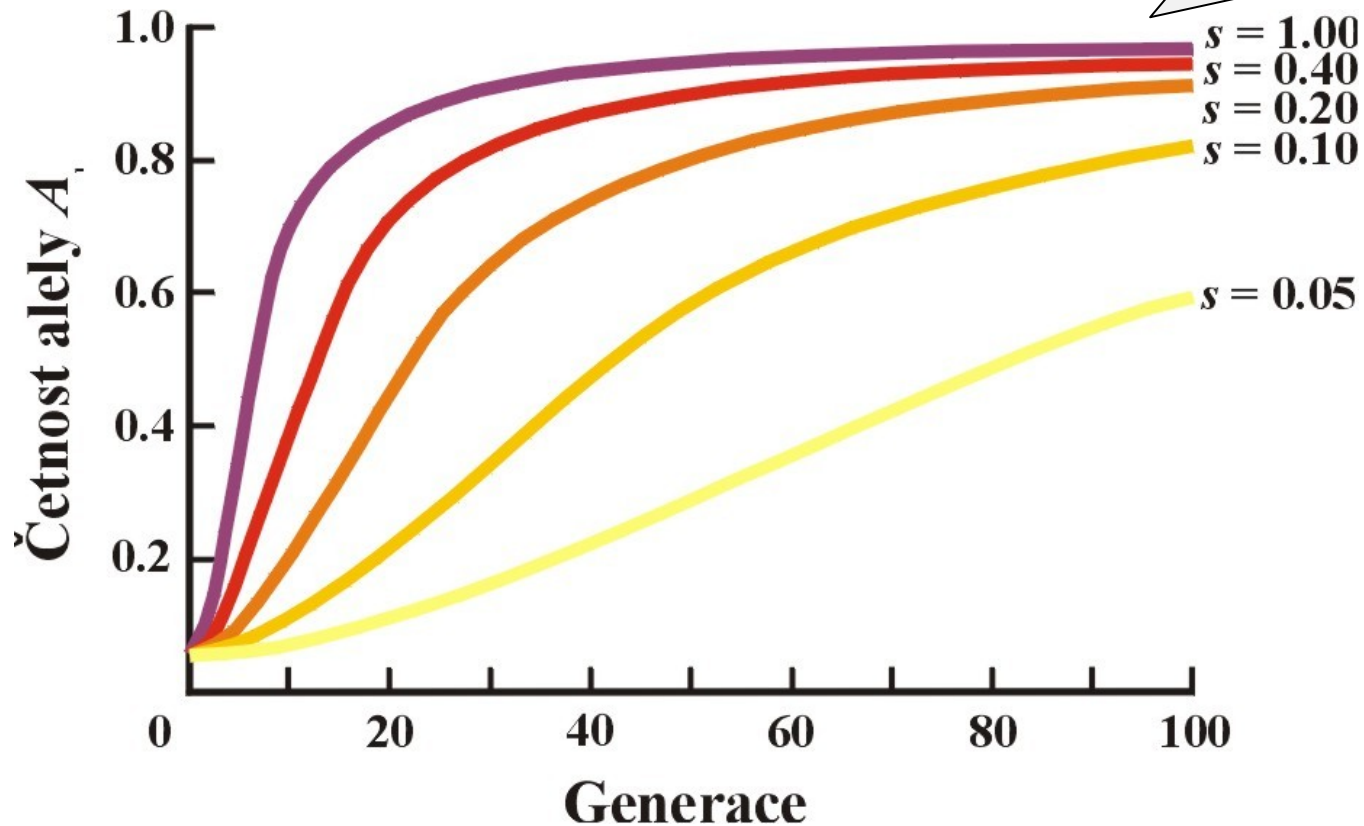
$$= \frac{pqs}{\bar{p}} - \frac{pqs}{\bar{q}}$$



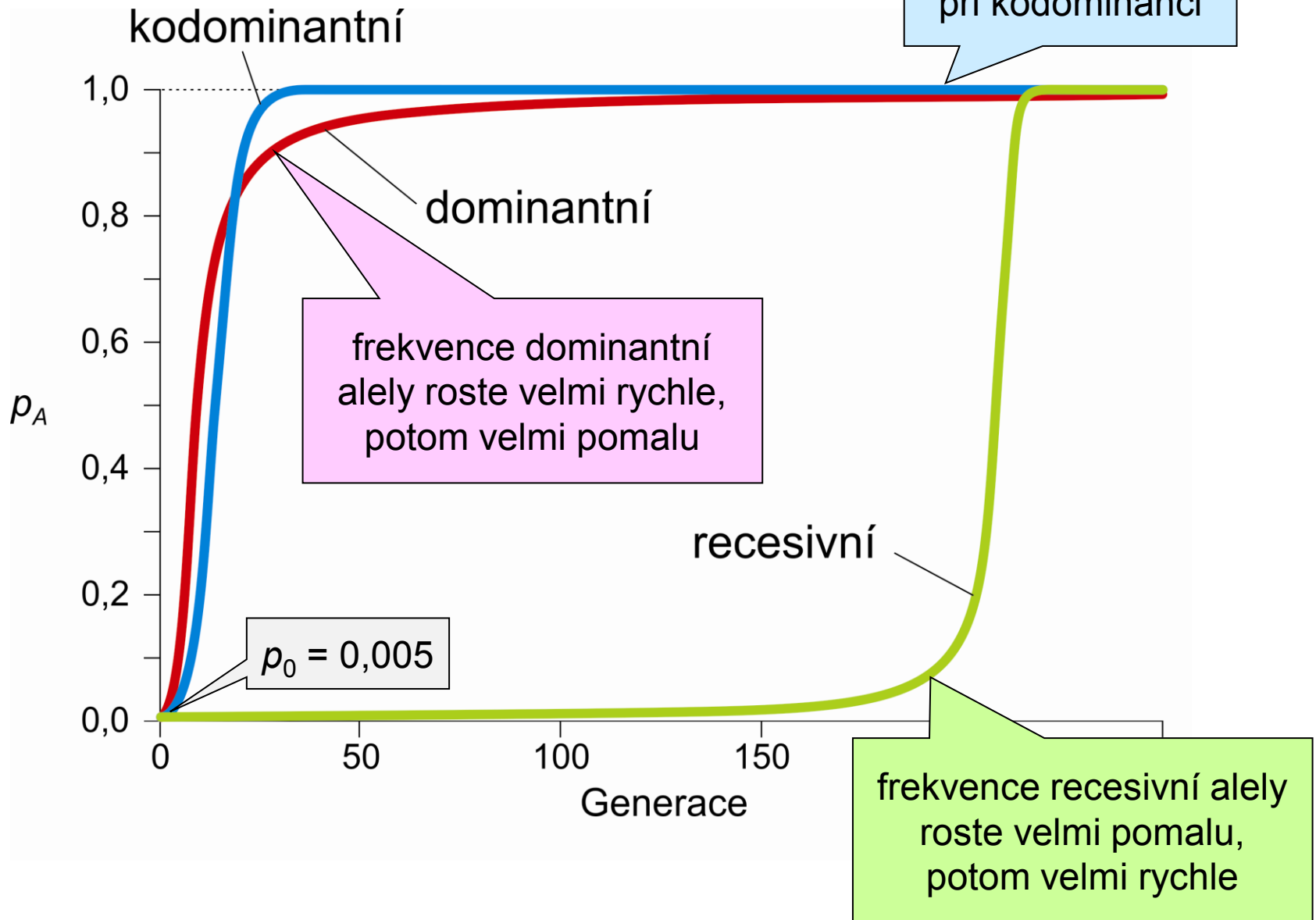
Při  $s = 0,20$  a počáteční frekvenci  $A = 0,01$  vzroste frekvence na 0,95 za cca. 120 generací

## Růst výhodné dominantní alely $A$ :

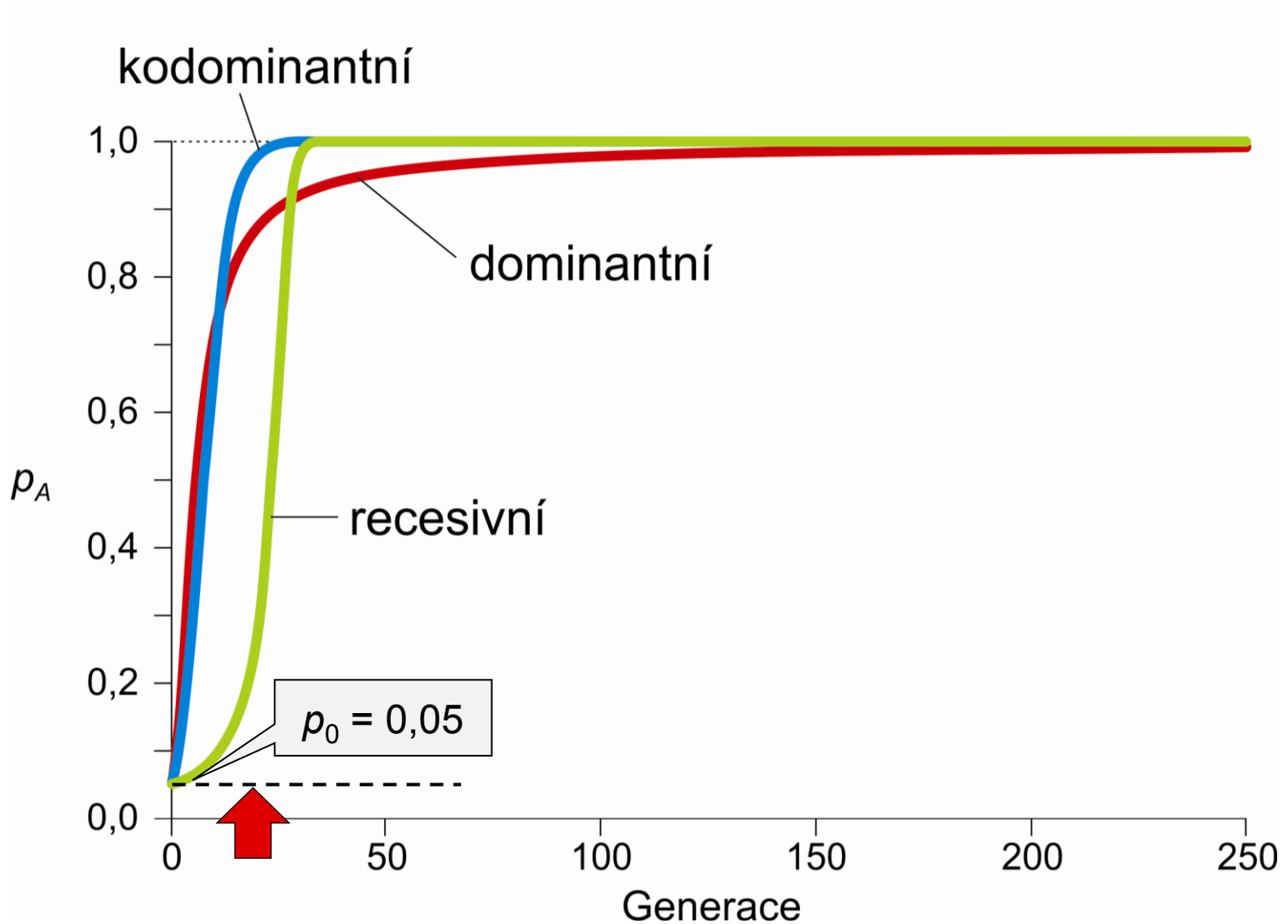
čím je  $s$  větší (tj. selekce silnější), tím je změna rychlejší



# Selekce a dominance



## Vliv počáteční frekvence alely:



# STUDIUM PŘÍRODNÍHO VÝBĚRU:

## 1. korelace alelových frekvencí mezi populacemi

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



## 2. odchylky od očekávaných genotypových frekvencí (HW)

## 3. změny znaku v čase:

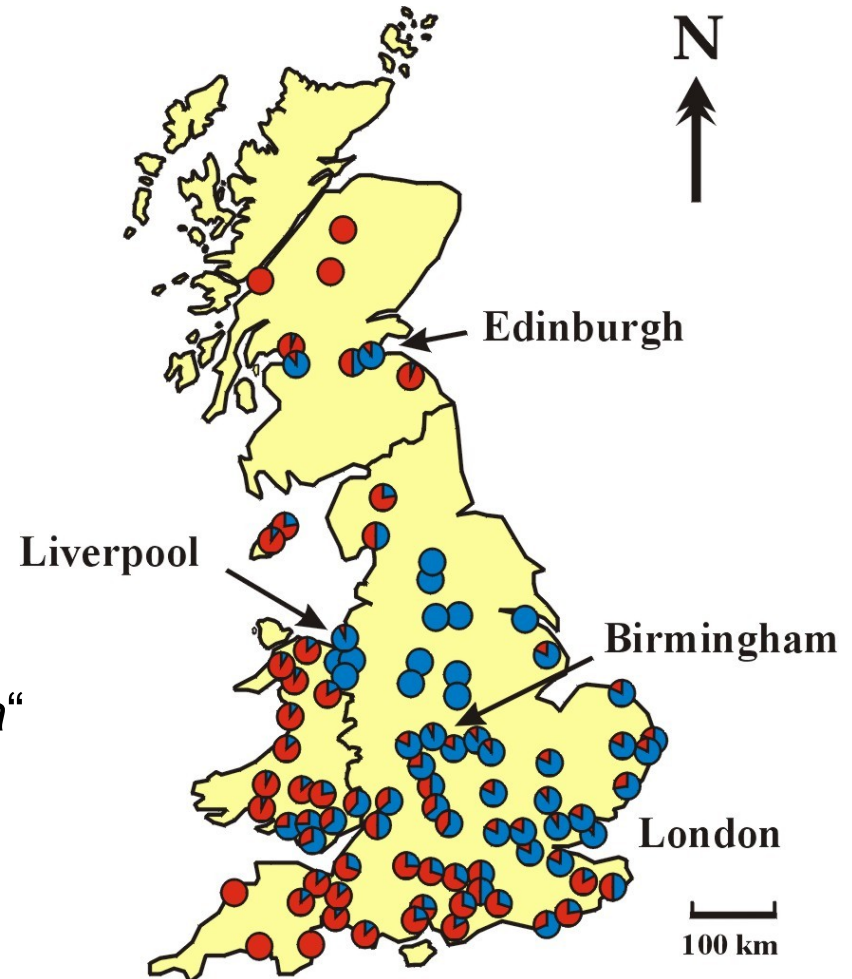


průmyslový melanismus  
*Biston betularia* v Británii



● „typica“

● „carbonaria“



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



Bernard Kettlewell



Light and dark Peppered moths

## Birmingham (znečištěná oblast)

Počet zpětně odchycených:

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)

Počet zpětně odchycených:

pozorovaný

67

32

očekávaný

53

46

Relativní míra přežívání

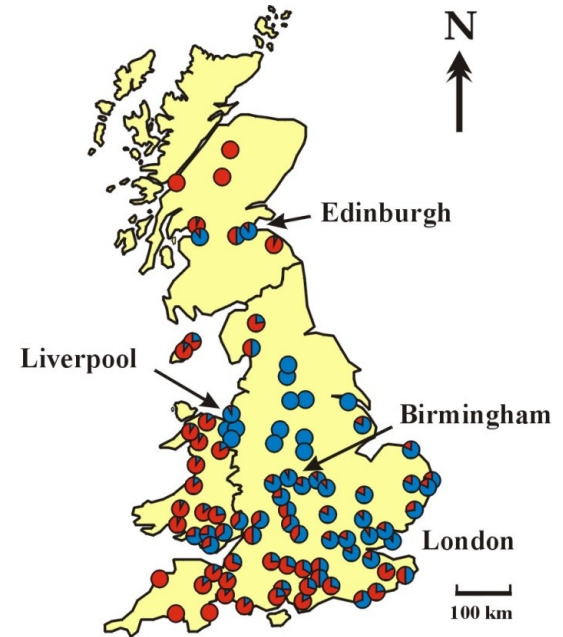
1,26

0,69

Relativní fitness

$1,26/1,26 = 1$

$0,69/1,26 = 0,55$



## 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 horizontálních větvích tmavé stejně jako *carbonaria*)

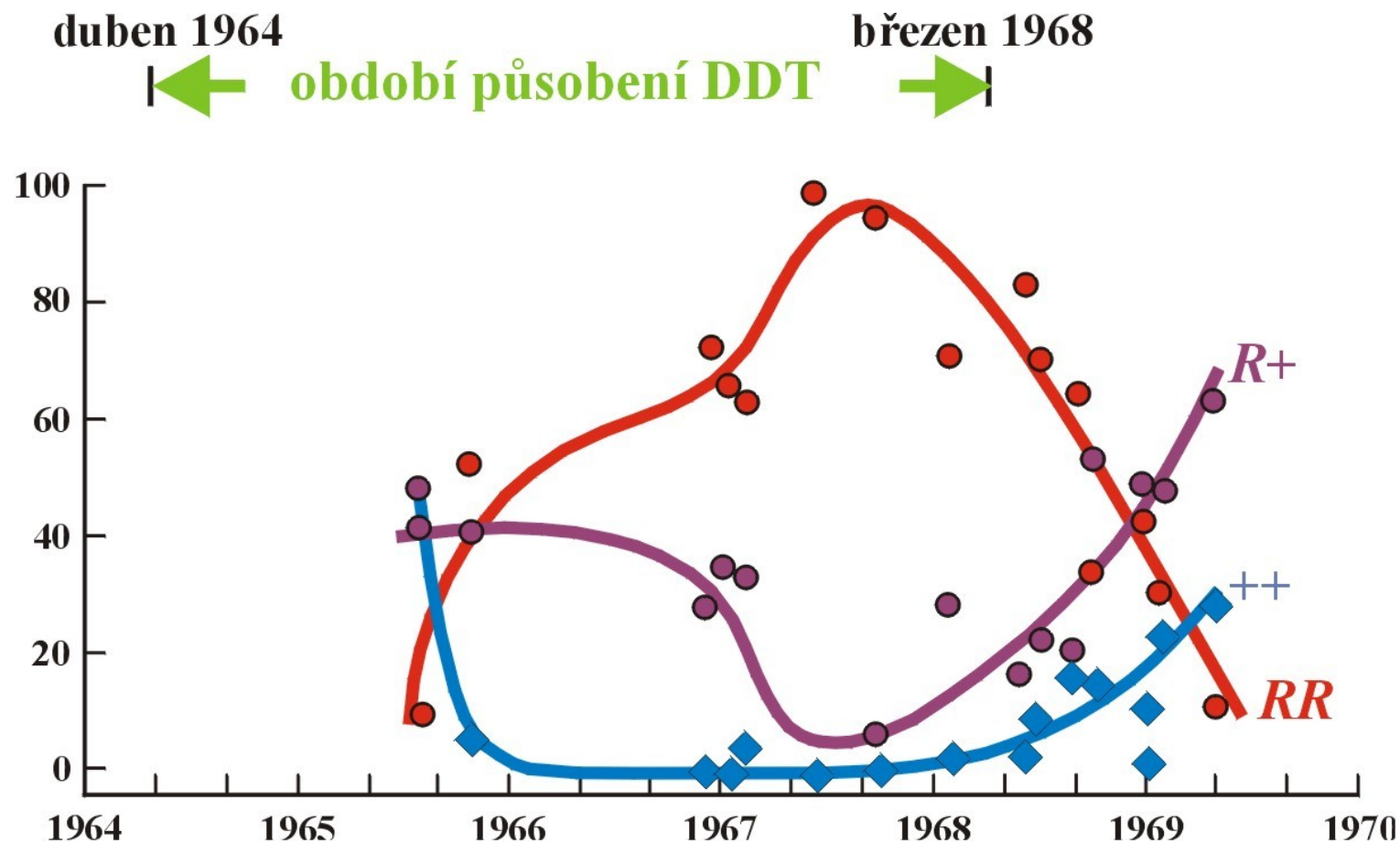
v laboratorních podmínkách životaschopnost *typica* o 30 % nižší než u *carbonaria*

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



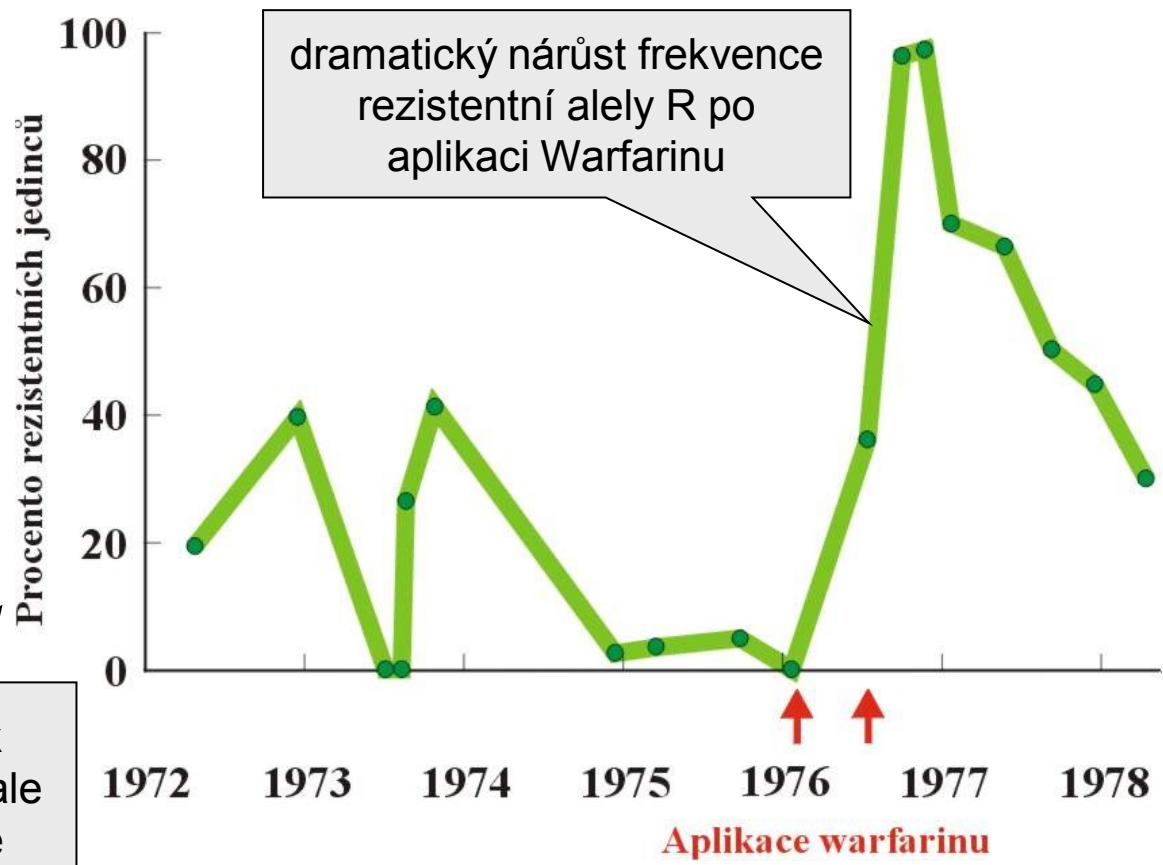
## 5. vznik rezistence

Př.: rezistence vůči DDT u komárů (*Anopheles*, *Aedes*):



Př.: rezistence vůči Warfarinu u potkanů:

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

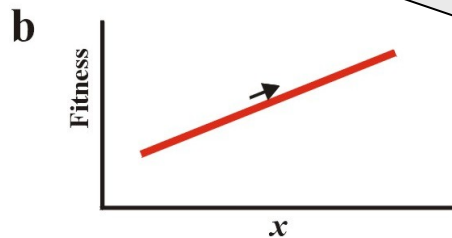
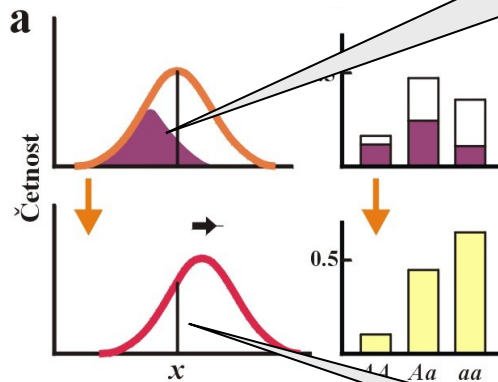


alela R je vzhledem k rezistenci *dominantní*, ale vzhledem ke zvýšené potřebě vit. K *recesivní*

# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

**usměrňující**

tyto fenotypy jsou  
odstraňovány selekcí

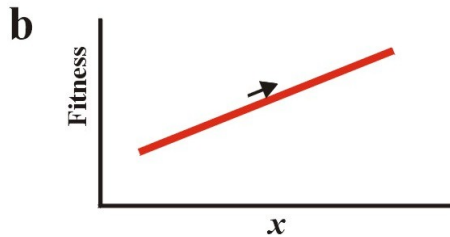
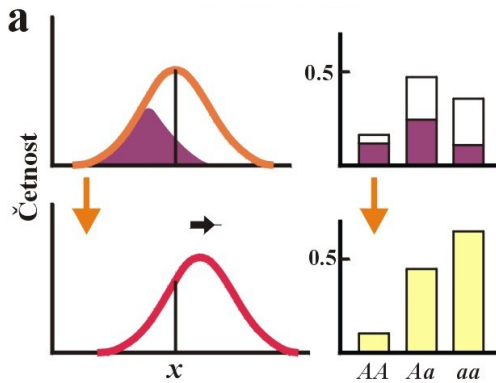


původní průměr

konzistentní změna  
prostředí  
posun průměru  
stejný rozptyl

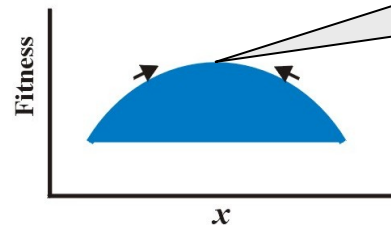
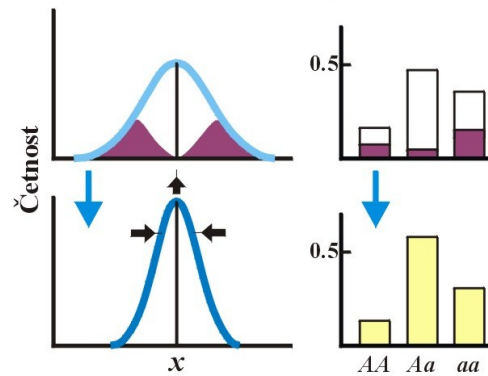
# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

## usměrňující



konzistentní změna  
prostředí  
posun průměru  
stejný rozptyl

## stabilizující

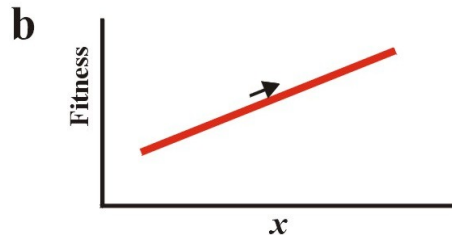
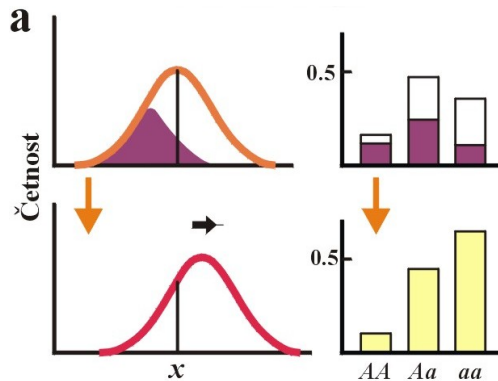


stabilní prostředí  
průměr stejný  
menší rozptyl

nejvyšší fitness  
mají jedinci s  
průměrným  
fenotypem

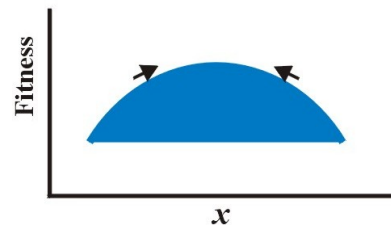
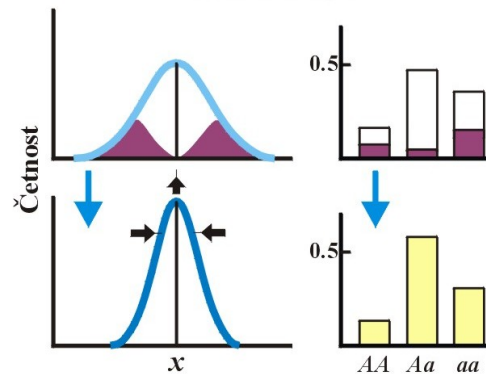
# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

## usměrňující



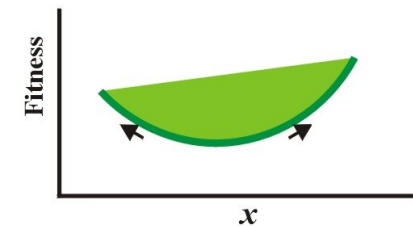
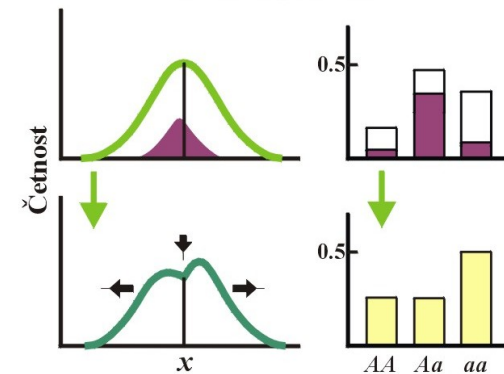
konzistentní změna  
prostředí  
posun průměru  
stejný rozptyl

## stabilizující



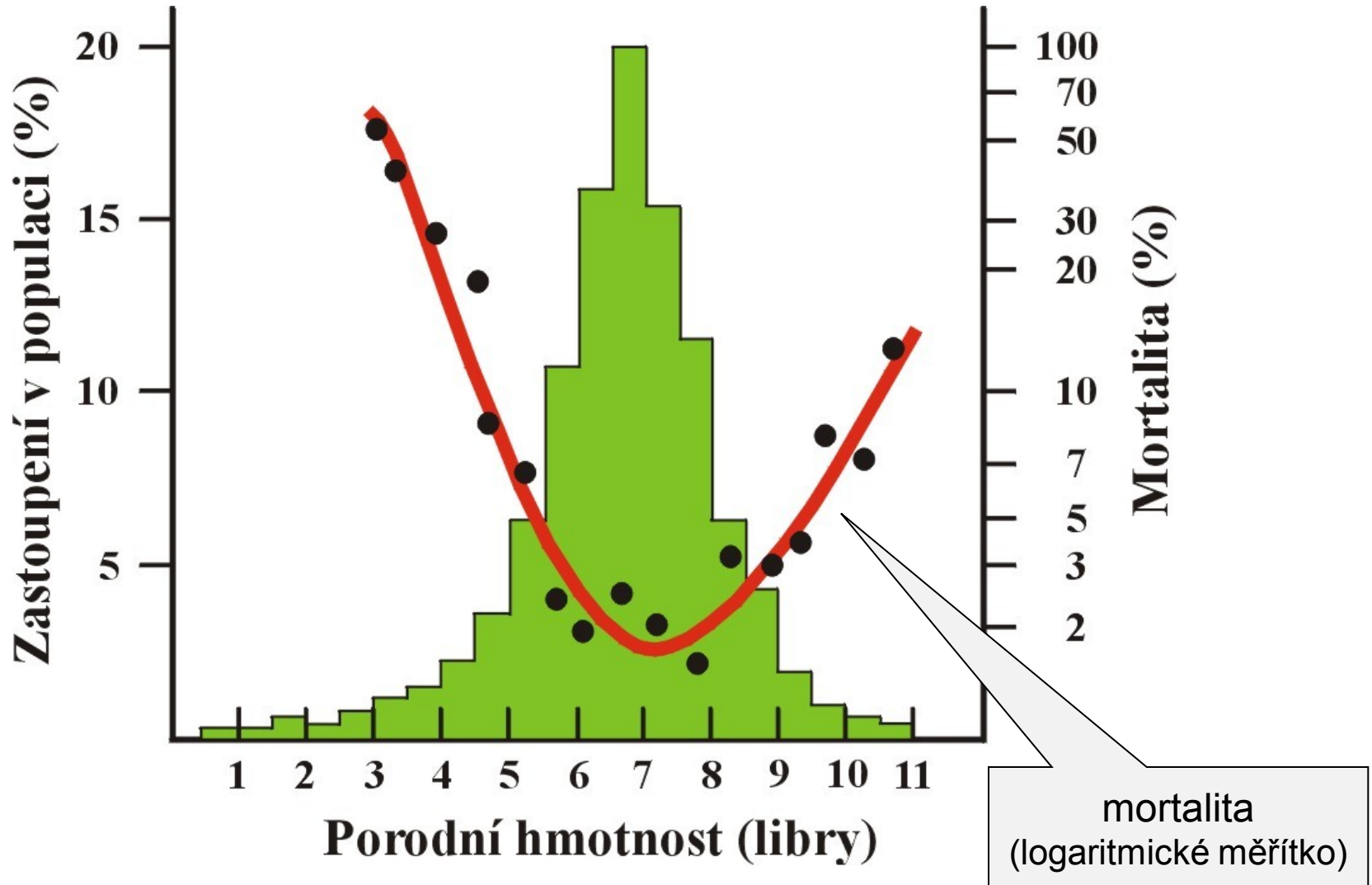
stabilní prostředí  
průměr stejný  
menší rozptyl

## disruptivní



heterogenní prostředí  
potlačení průměru  
větší rozptyl

## stabilizující selekce - porodní hmotnost u člověka



# Rovnováha selekce a mutace

opakovaný vznik škodlivé alely × její eliminace selekcí



dominance:

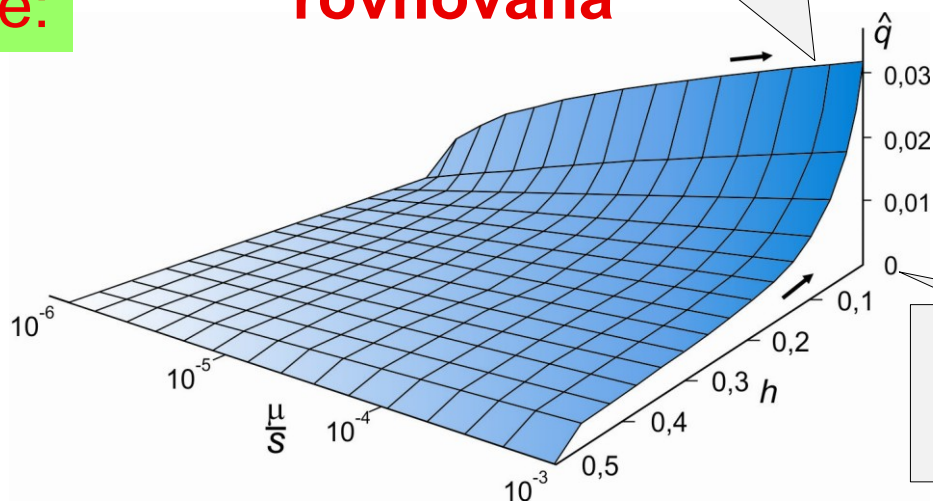
$$q = \frac{\mu}{s}$$

rovnováha

slabší selekce  $\Rightarrow$   
frekvence vyšší

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.

# Rovnováha selekce a migrace

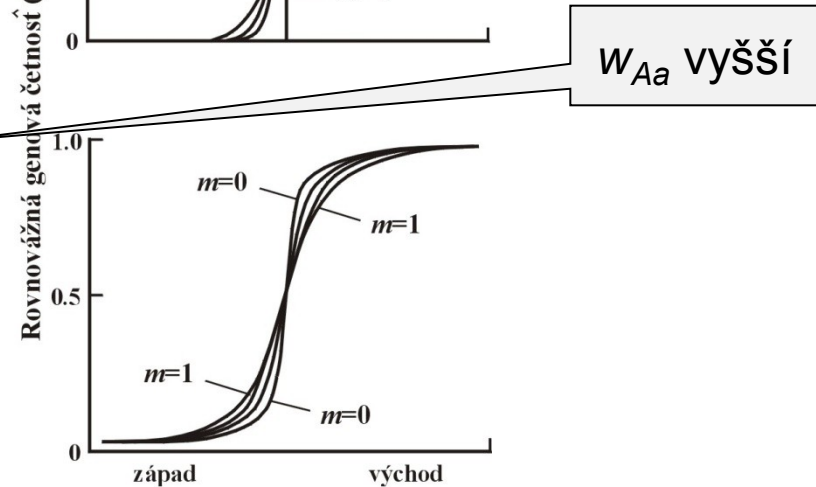
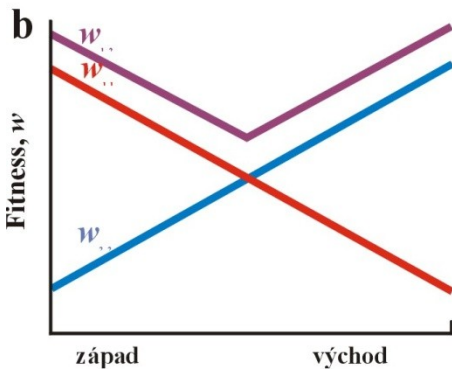
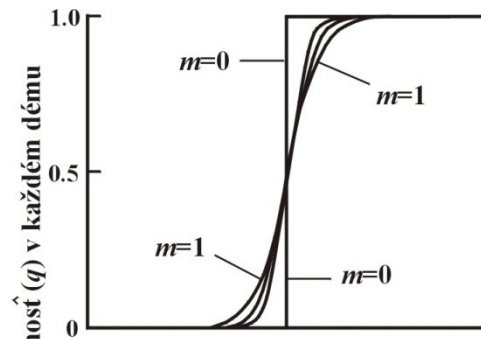
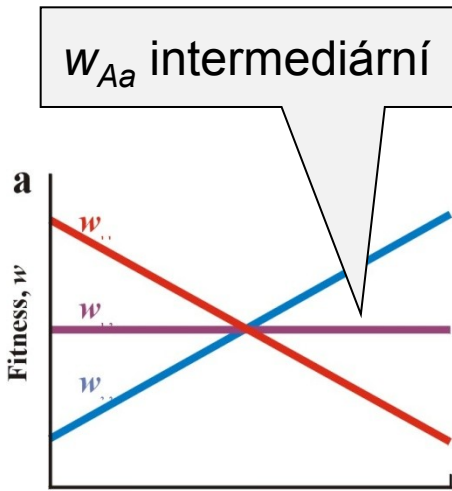
opakovaný „vtok“ škodlivé alely × její eliminace selekcí



**rovnováha**



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



divergence mezi děmy

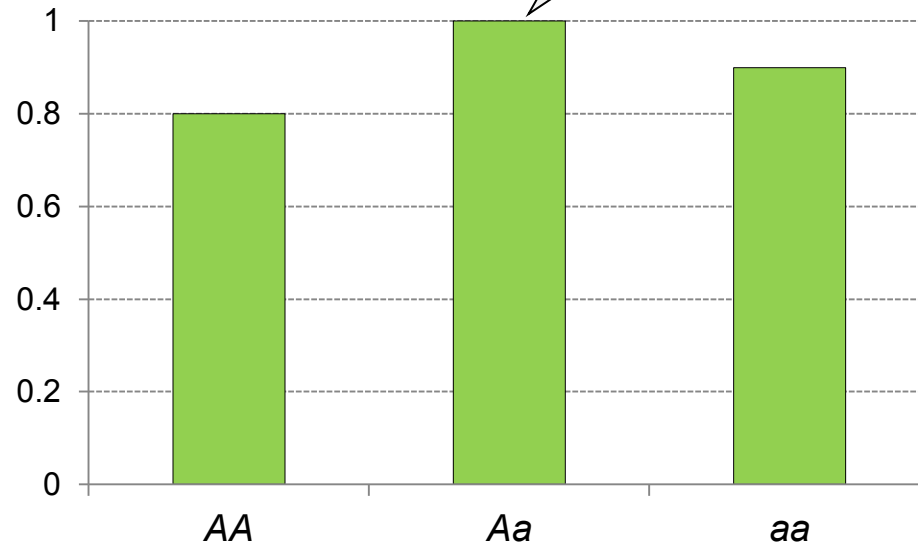


# Balancující selekce

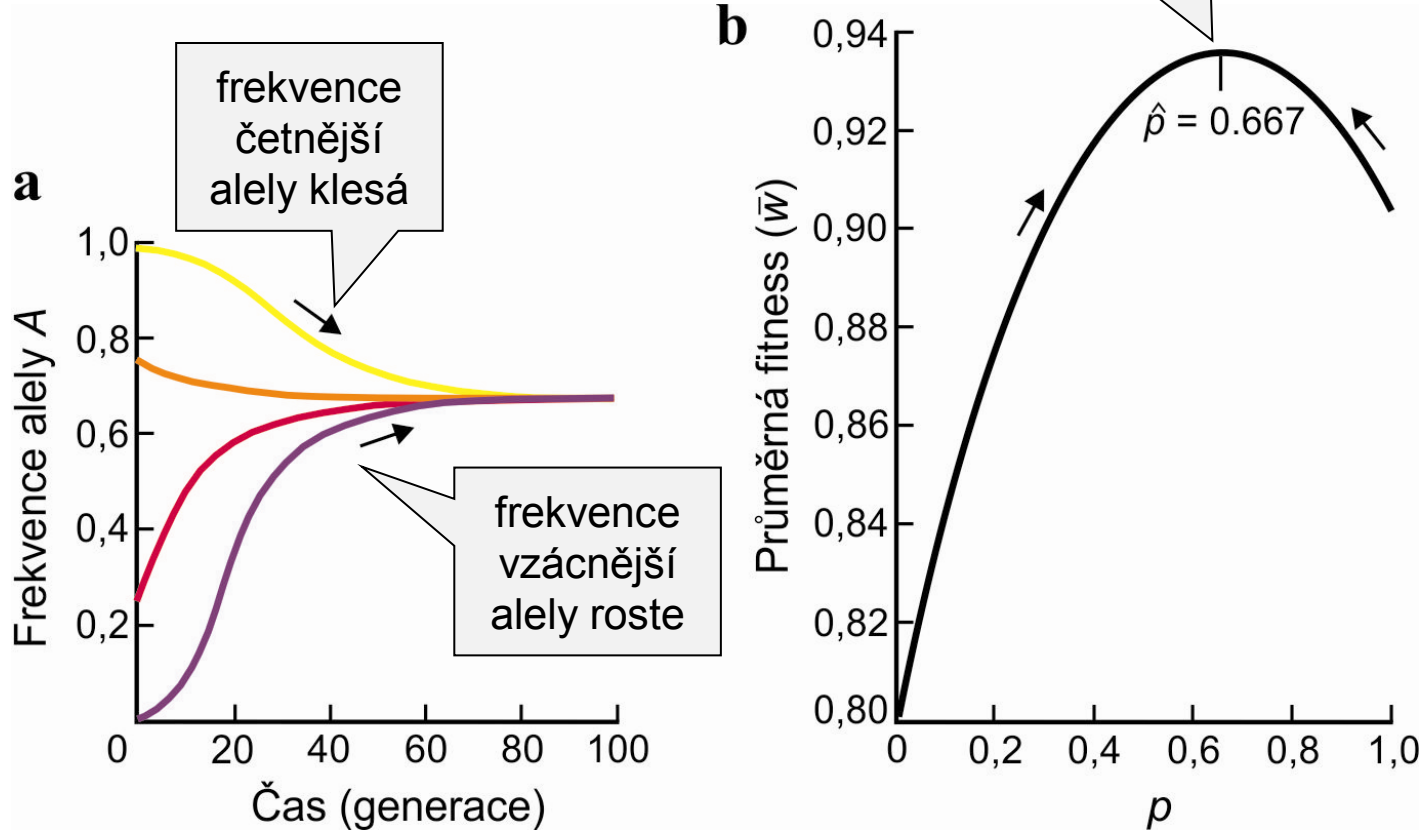
## 1. Selektivní výhoda heterozygotů = superdominance (overdominance)

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

fitness heterozygotů  
je vyšší než w  
homozygotů



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



Selekce udržuje **rovnovážný polymorfismus**

## Př.: srpkovitá anémie a malárie



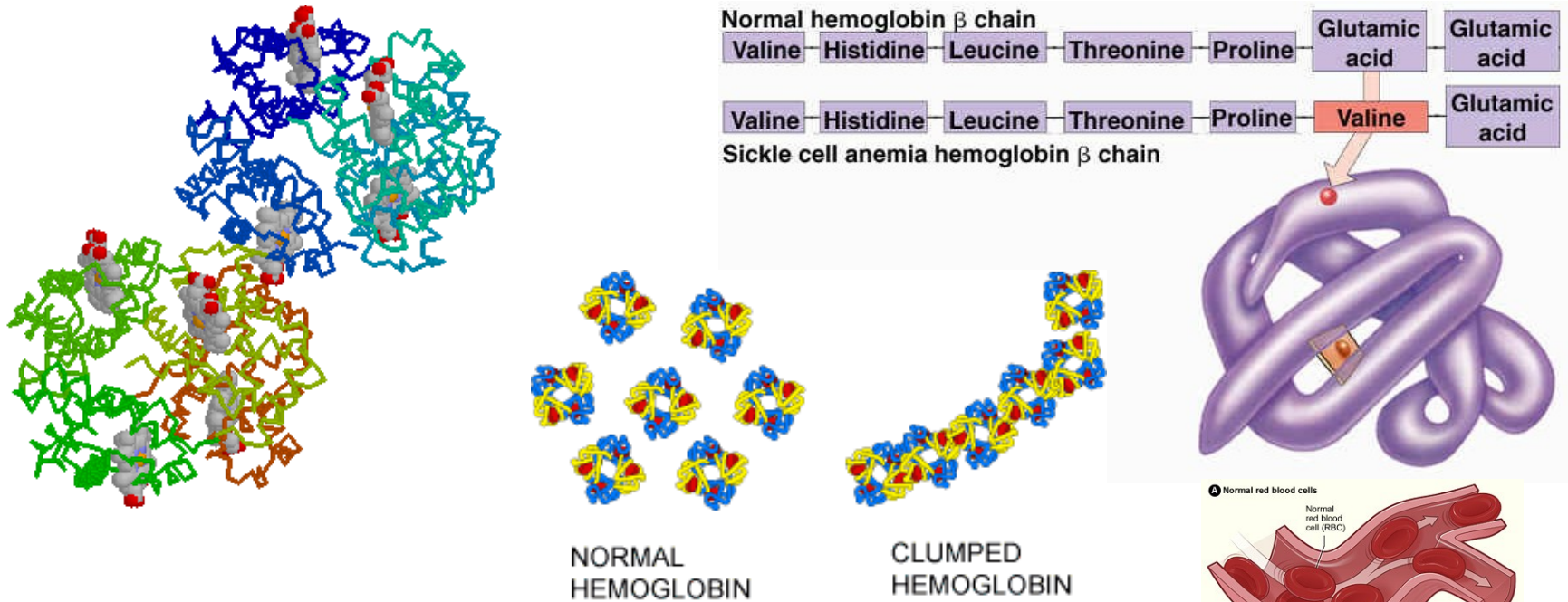
před ~ 2000 lety expanze skupiny bantu

vypalování savan a pralesů, růst populační hustoty → vhodné podmínky pro komáry *Anopheles* (*A. gambiae*), hostitele zimničky tropické (*Plasmodium falciparum*)

⇒ **malárie**

# Srpkovitá anémie a malárie:

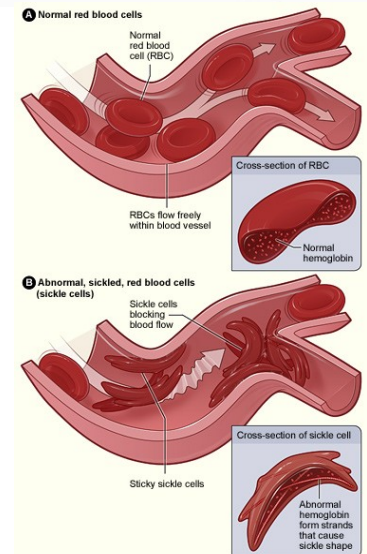
**srpkovitá anémie:** alela S: substituce 1 AA na 6. pozici v 6. kodonu genu  $\beta$ -Hb:



při nízkých koncentracích  $O_2$   $\rightarrow$  tvorba podlouhlých krystalů

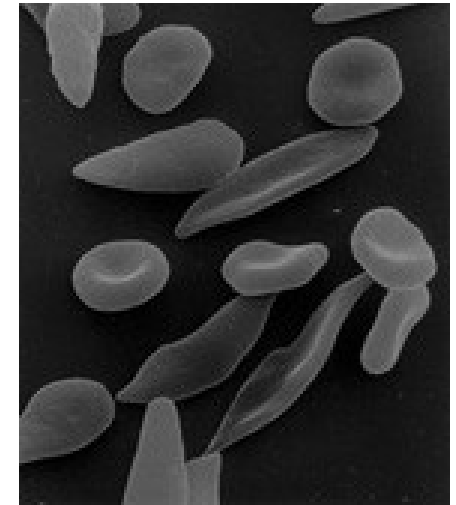
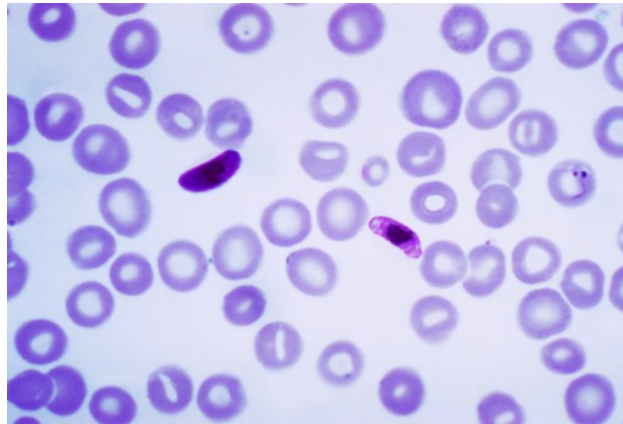
$\Rightarrow$  **chudokrevnost** (anémie)

AS – pouze přenos anémie, SS – silná anémie



srpkovitý erythrocyt napadený zimničkou rychle praská  $\Rightarrow$  *Plasmodium* se nemůže pomnožit  $\Rightarrow$  **rezistence**

$\rightarrow$  **výhoda heterozygotů**



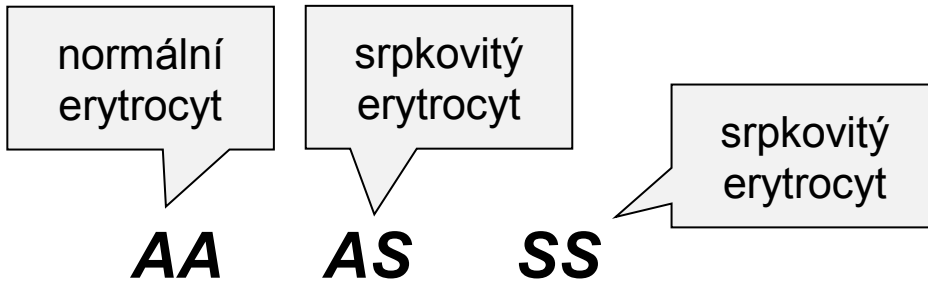
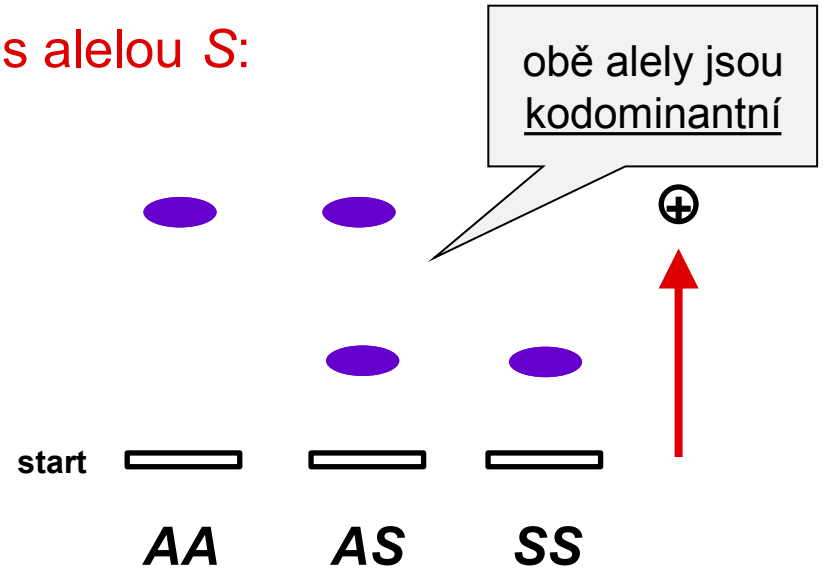
## Relativní fitness genotypů spojených se srpkovitou anémií:

**Table 11.1. Phenotypic Attributes and Relative Fitnesses (Viabilities) of Six Genotypes Formed by A, S, and C Alleles at  $\beta$ -Hb Locus in Humans in Wet, Tropical Africa**

| Genotype | Phenotypic Attributes   | Fitness in Nonmalarial Environment | Fitness in Malarial Environment |
|----------|-------------------------|------------------------------------|---------------------------------|
| AA       | Malarial susceptibility | 1.00                               | 0.89                            |
| SS       | Hemolytic anemia        | 0.20                               | 0.20                            |

## Fenotypy spojené s alelou S:

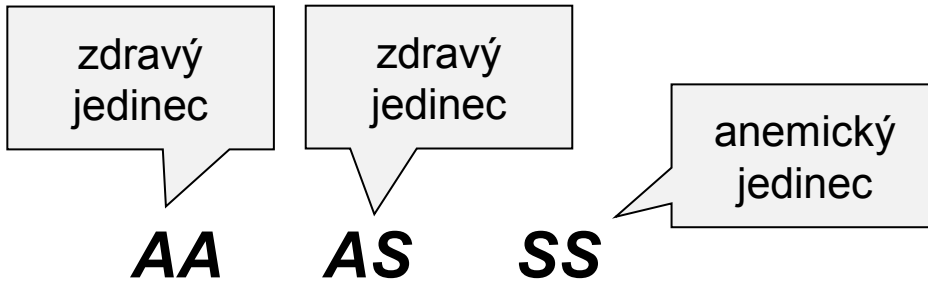
### 1. Pohyblivost v elektrickém poli



### 2. Srpkovitost

srpkovitost u SS i AS jedinců  $\Rightarrow$  z hlediska deformace je S dominantní

## Fenotypy spojené s alelou S:



### 3. Anémie

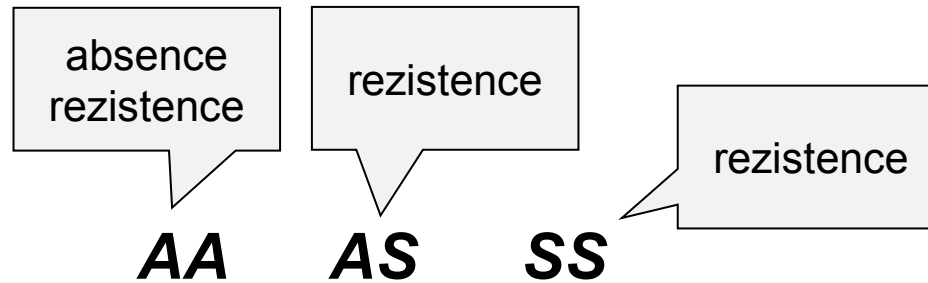
u jedinců **SS** řetězce delší  $\Rightarrow$  větší deformace krvinek  $\Rightarrow$  fatálnější dopady na organismus: rozpad krvinek (anémie), ucpávání cév atd.

klinický syndrom jen u **SS**  $\Rightarrow$  alela S vůči A recesivní

## Fenotypy spojené s alelou S:

### 4. Rezistence vůči malárii

z hlediska rezistence alela S dominantní

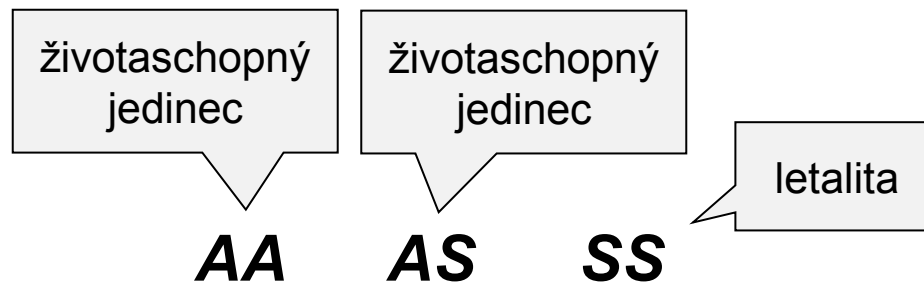




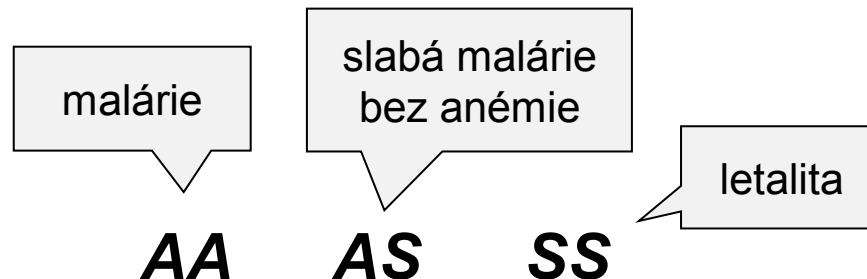
## Fenotypy spojené s alelou S:

### 5. Životaschopnost

nemalarické prostředí: S recesivní



malarické prostředí: **SS** – silná anémie; **AA** – malárie; **AS** – žádná anémie, slabá malárie ⇒ alela S je superdominantní



**Table 11.1. Phenotypic Attributes and Relative Fitnesses (Viabilities) of Six Genotypes Formed by A, S, and C Alleles at  $\beta$ -Hb Locus in Humans in Wet, Tropical Africa**

| Genotype | Phenotypic Attributes   | Fitness in Nonmalarial Environment | Fitness in Malarial Environment |
|----------|-------------------------|------------------------------------|---------------------------------|
| AA       | Malarial susceptibility | 1.00                               | 0.89                            |
| AS       | Malarial resistance     | 1.00                               | 1.00                            |
| SS       | Hemolytic anemia        | 0.20                               | 0.20                            |

*Note:* The fitness of the AS heterozygote is set to 1. The malarial fitnesses are estimated from data given in Cavalli-Sforza and Bodmer (1971).

Vznik alely C v prostředí polymorfismu AS:

možné genotypy:  $w_{AC} = 0,89$ ;  $w_{SC} = 0,70$

$w_{AS} = 1,00 \Rightarrow$  selekce působí proti prospěšné alele!

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

Rezistence proti malárii může být zprostředkována jinými mechanismy:

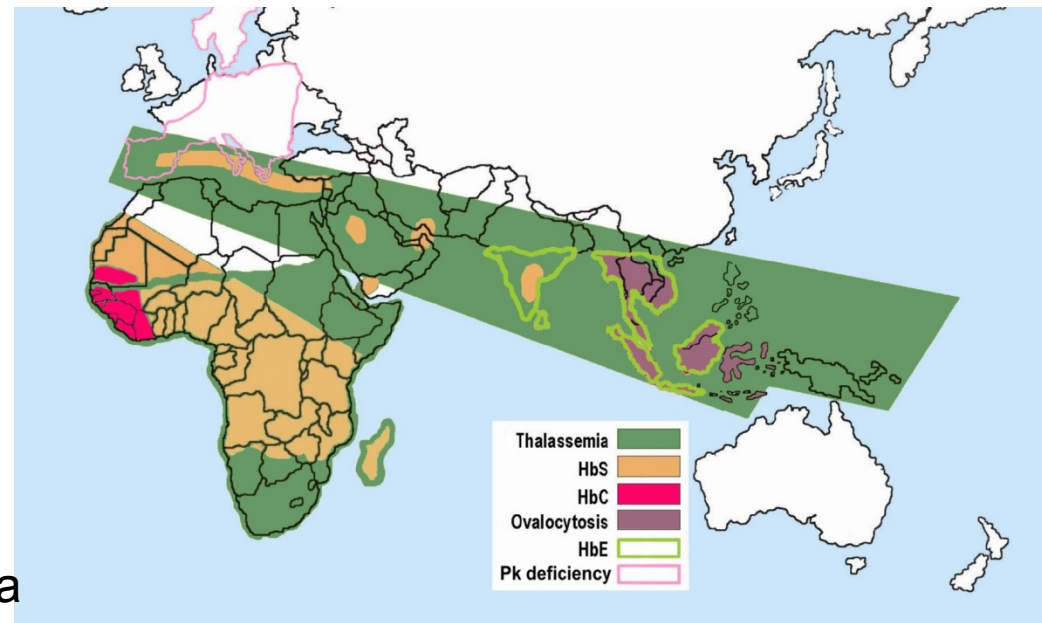
hemoglobin E (JV Asie)

$\alpha$ - a  $\beta$ -talasémie

G6PD<sup>\*)</sup> deficiencie

Pk<sup>\*\*)</sup> deficiencie

etc. etc.



<sup>\*)</sup> glukózo-6-fosfát dehydrogenáza

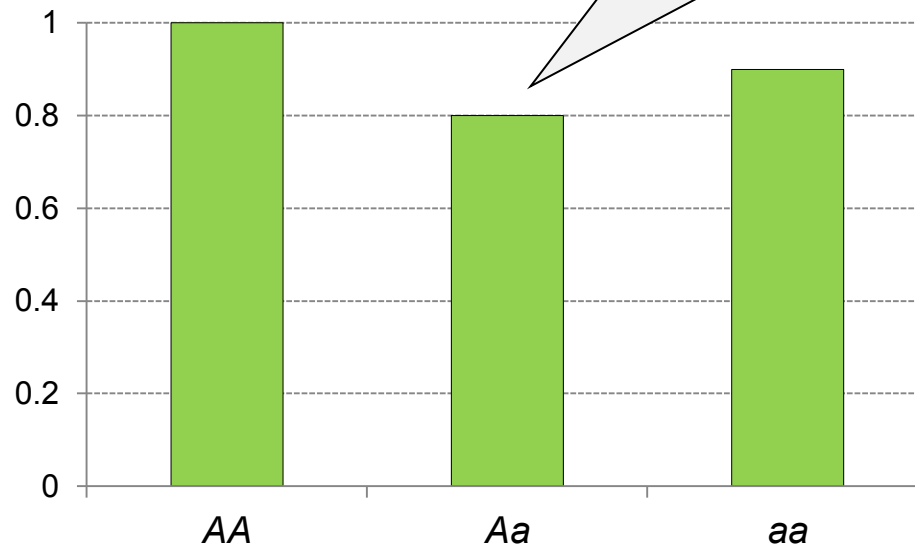
<sup>\*\*)</sup> pyruvát kináza

**Selekce proti heterozygotům je však v přírodě málo rozšířená**

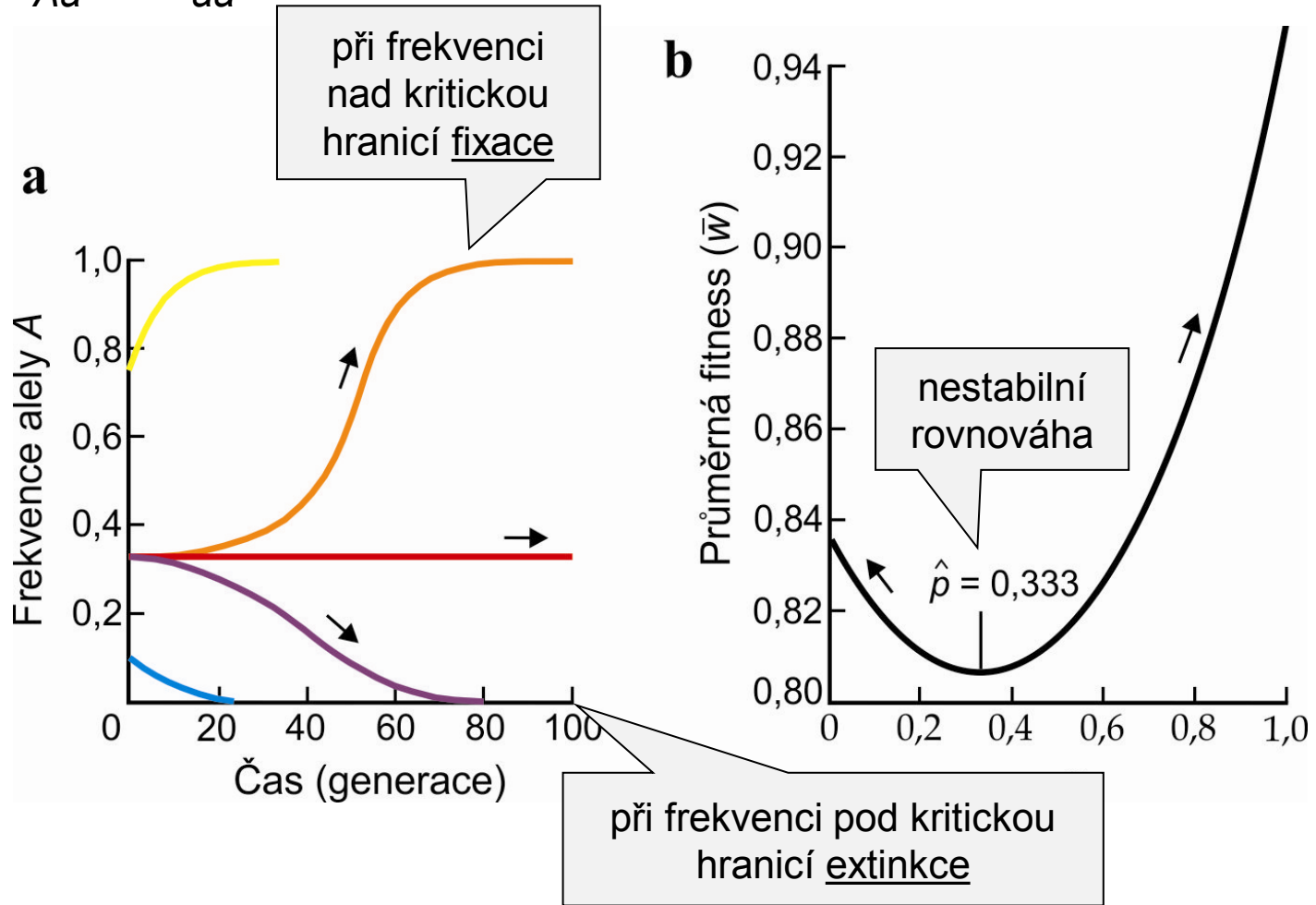
# Alternativní rovnováha: selekce proti heterozygotům (*underdominance*)

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

fitness heterozygotů  
je nižší než w  
homozygotů



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



Selekce vede k fixaci jedné z alel (a extinkci druhé)

## 2. Selekcce v proměnlivém prostředí

variabilita prostředí:

v prostoru

v čase

v hrubém měřítku: během života jedno prostředí

v jemném měřítku: během života více prostředí

selekcce: měkká  
tvrdá

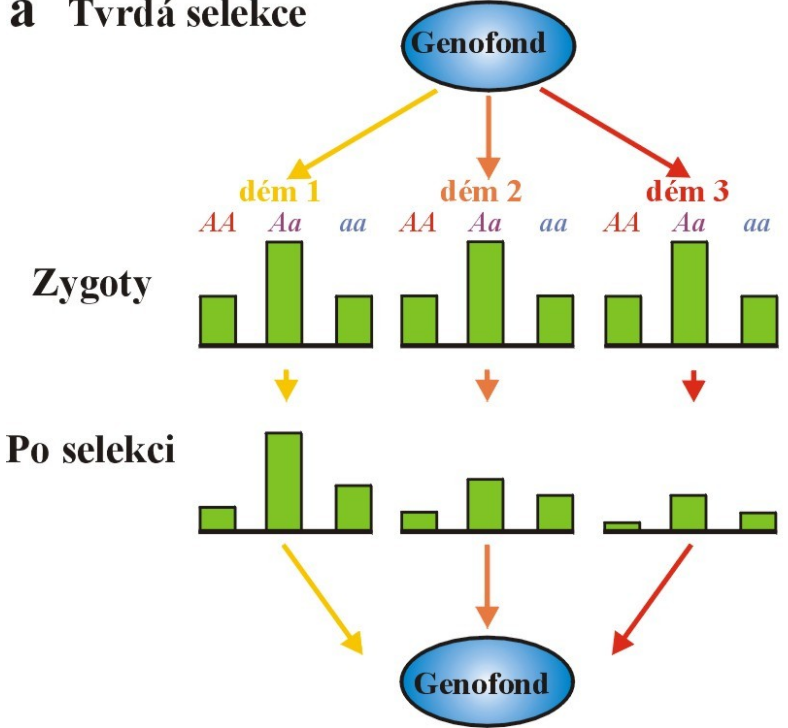
selekce

tvrdá

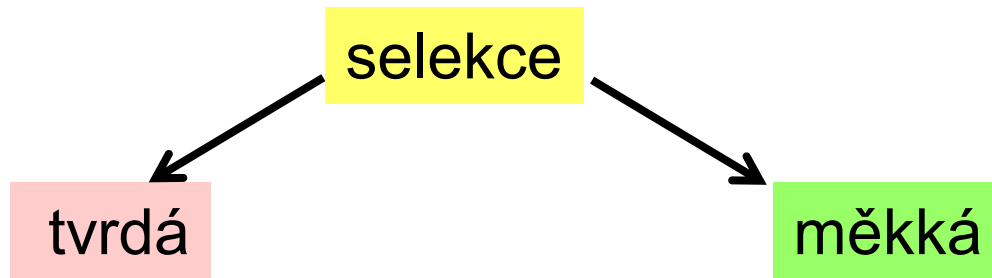
*Silene vulgaris*  
ssp. *humilis*



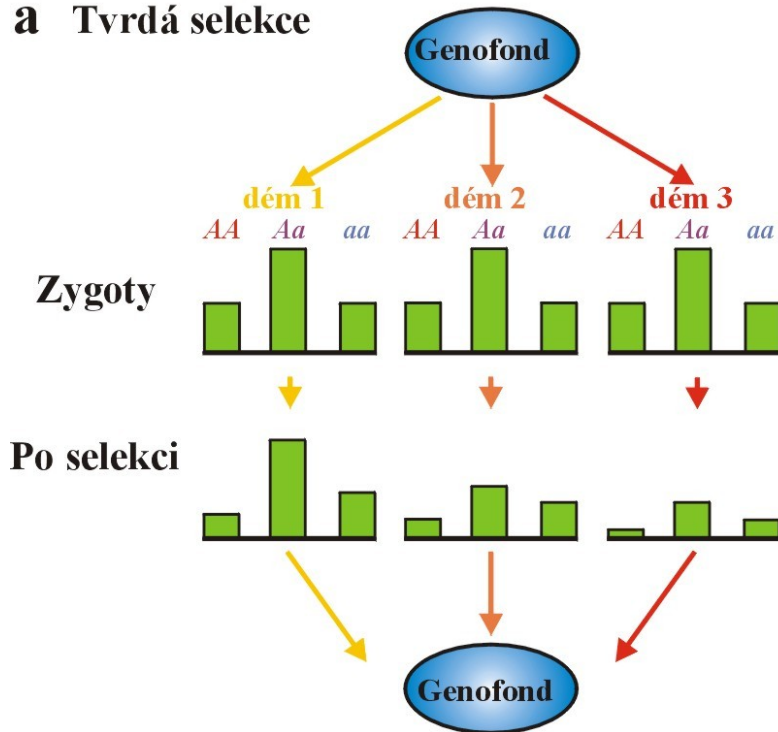
a Tvrdá selekce



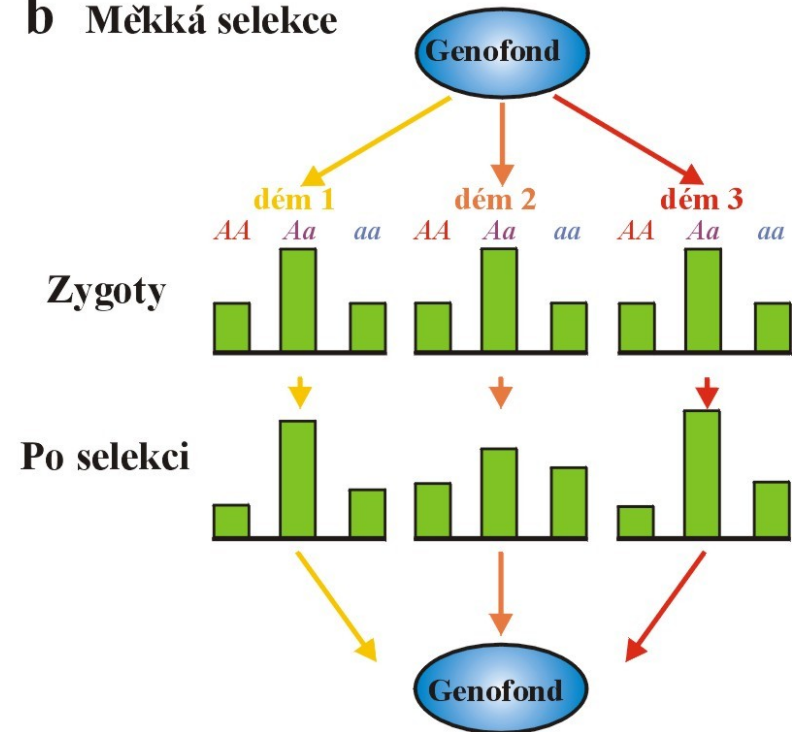
*Minuartia*  
*verna*



**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



### 3. Antagonistická selekce

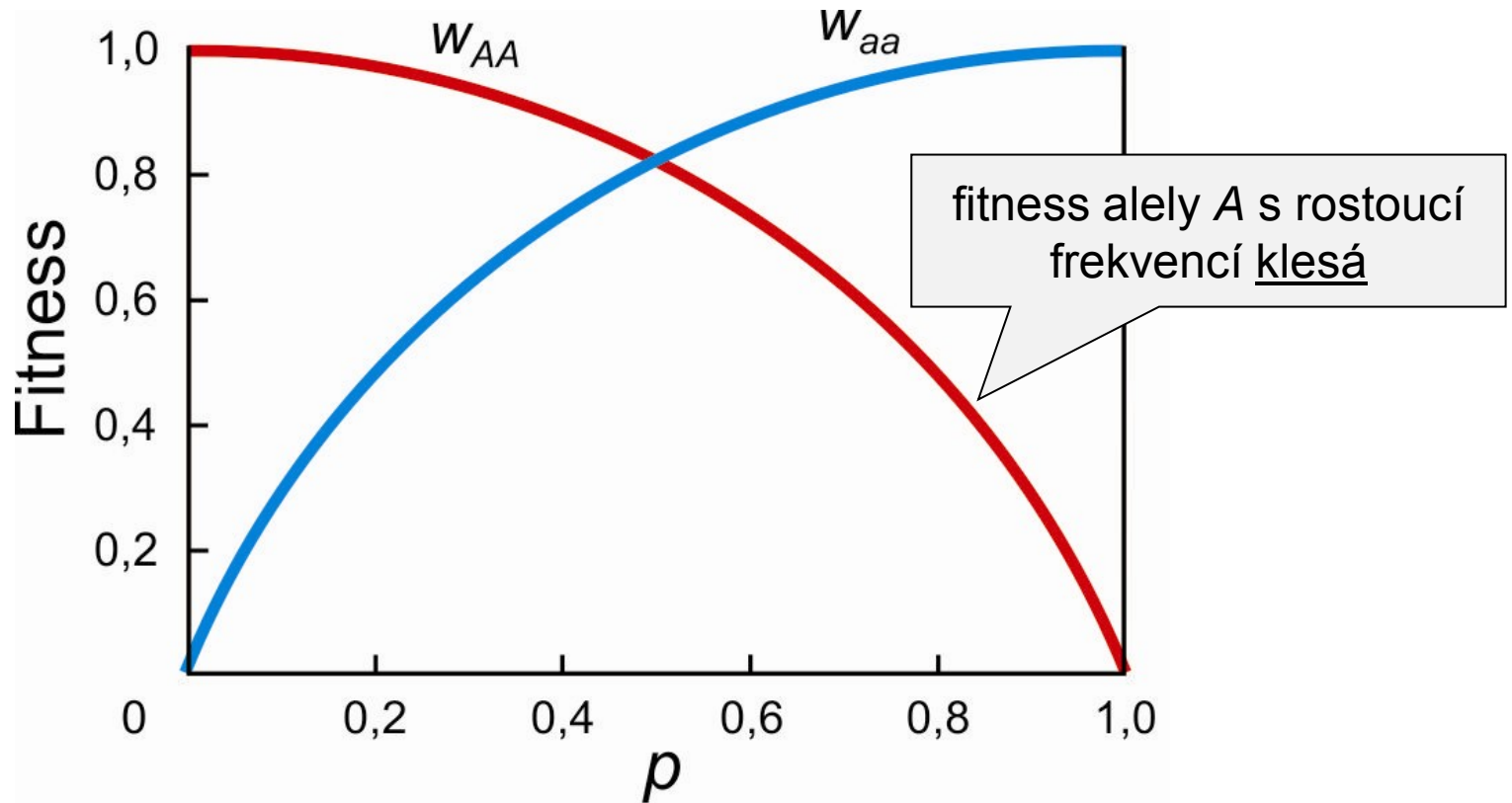
různá pohlaví

různá vývojová stadia

gametická × zygotická fáze

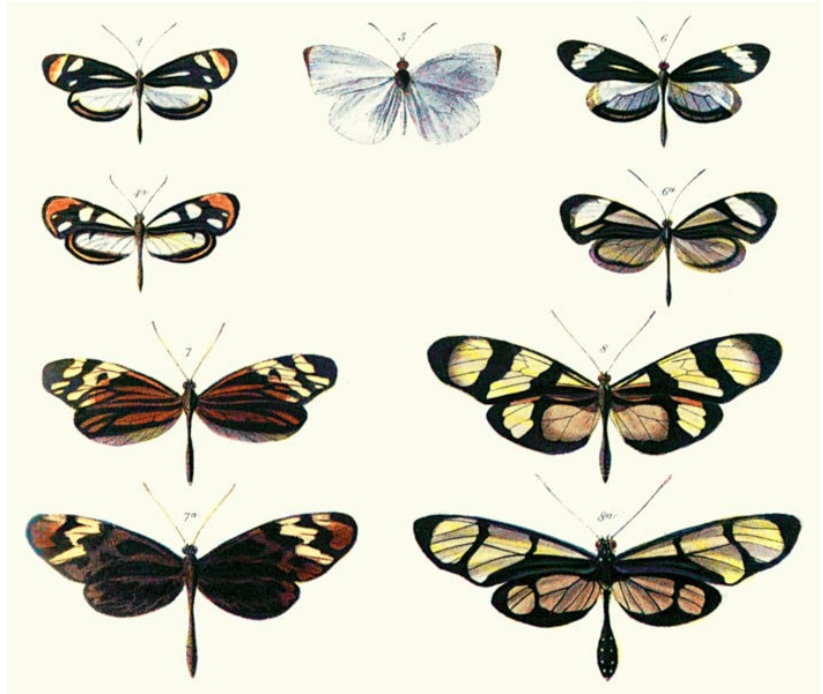
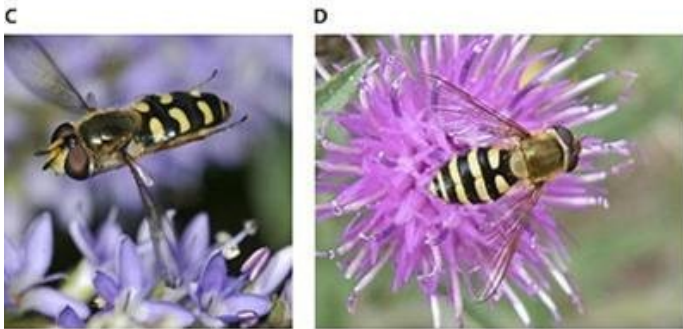
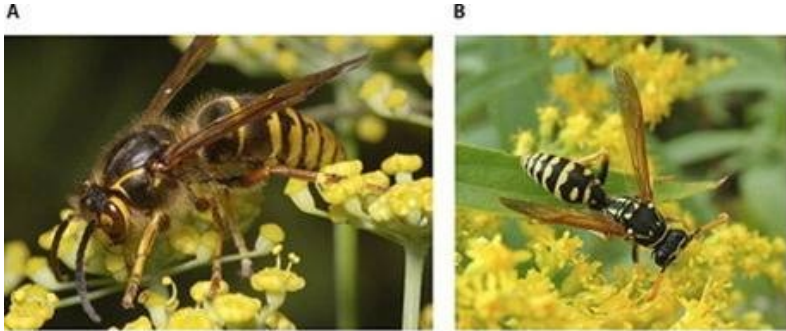
## 4. Selekcce závislá na frekvenci

### I. Negativní frekvenčně-závislá selekcce

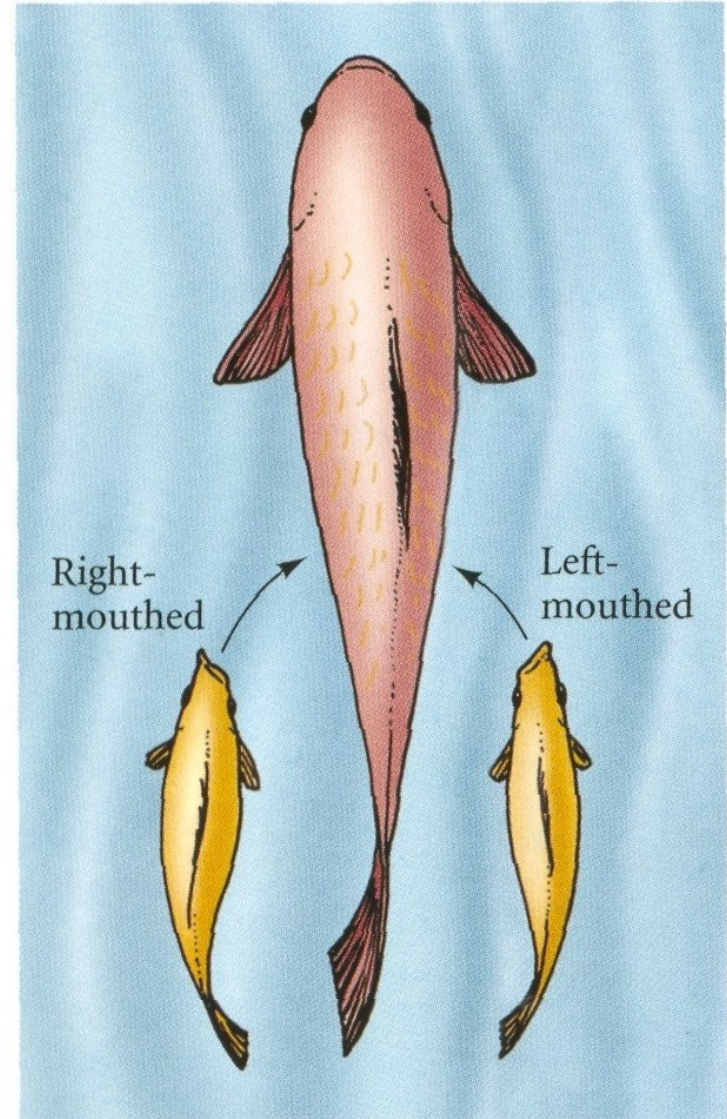


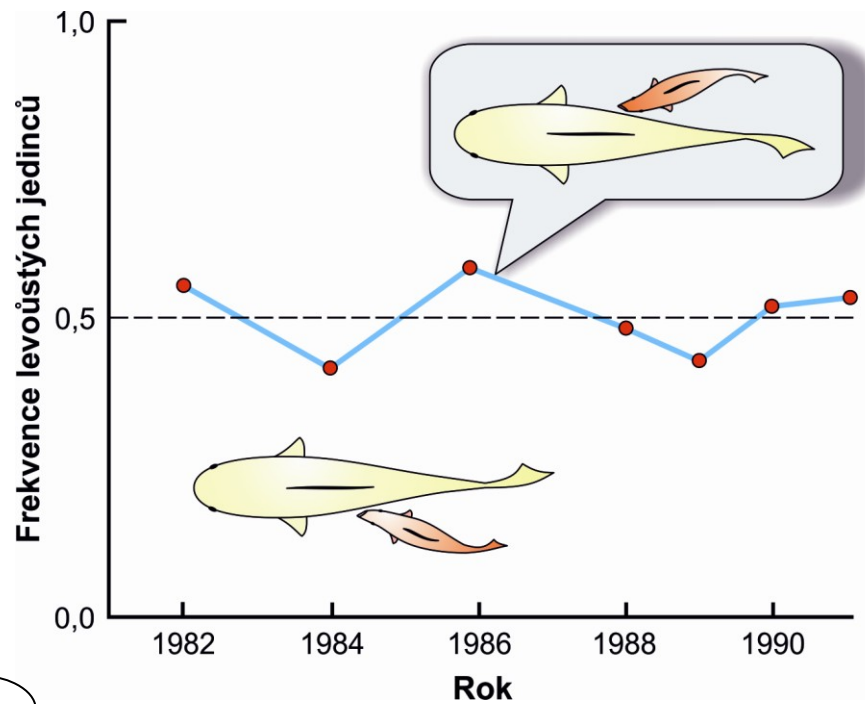
# Př.: batesovské mimikry

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



Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganika)





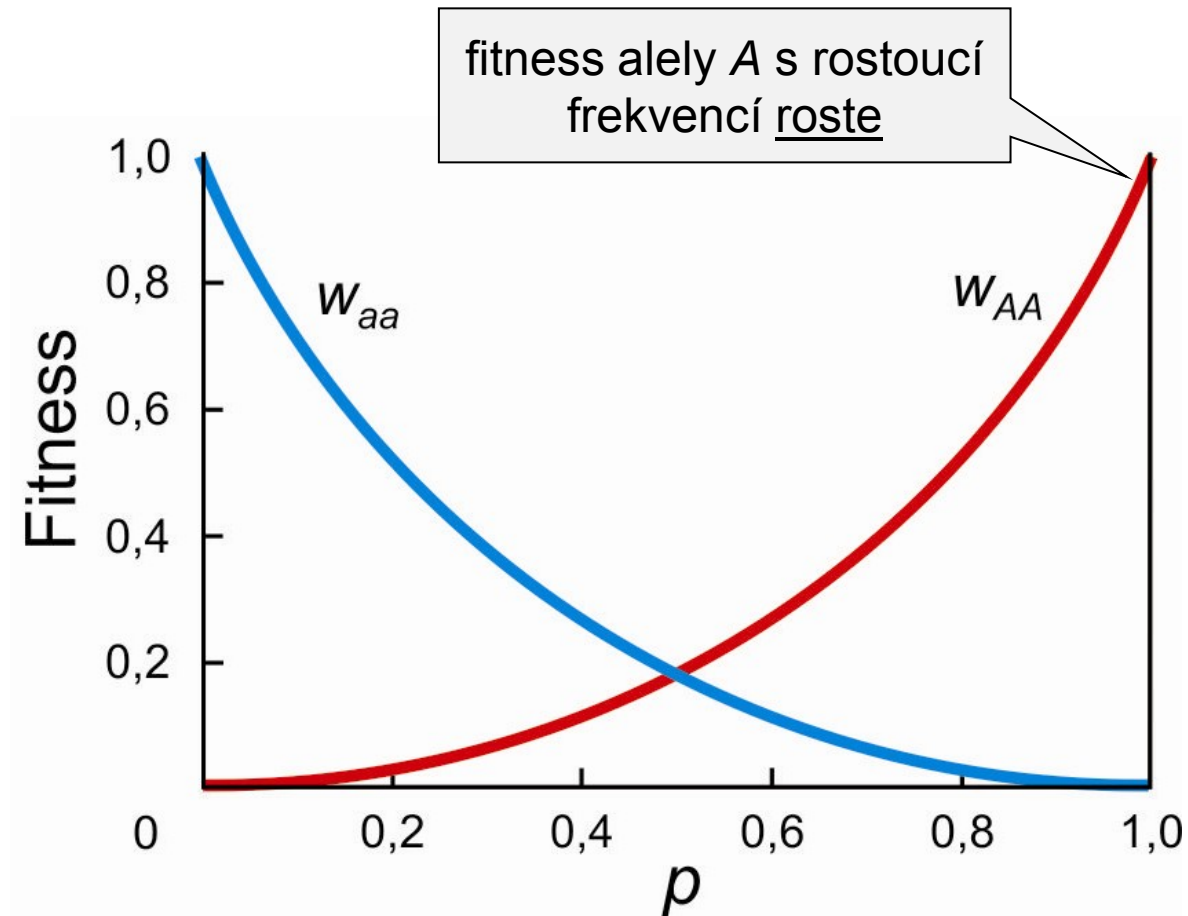
„pravohubý“



„levohubý“

## 4. Selektce závislá na frekvenci

### II. Pozitivní frekvenčně-závislá selektce



müllerovské mimikry:

*Amereega hahneli*  
(jedovatá)



*Lithodytes lineatus*  
(neškodná; batesovské mimikry)



*R. variabilis*  
(jedovatá)



*Heliconius melpomene*



*H. erato*

*R. ventrimaculata*  
(jedovatá)



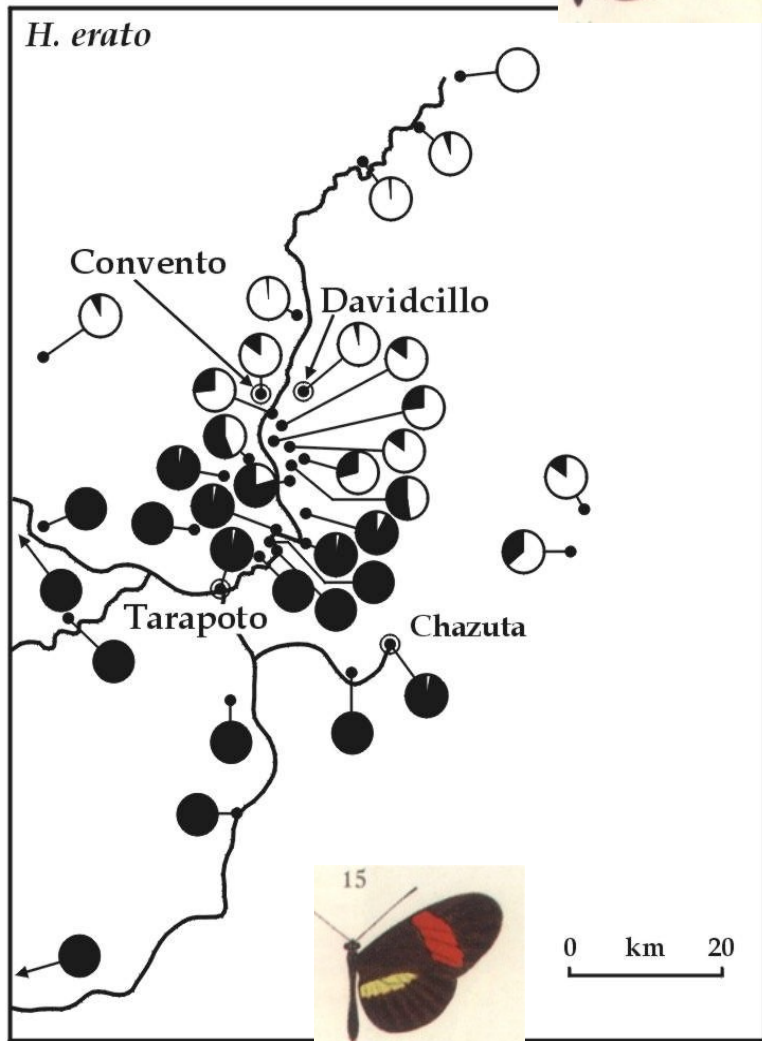
*Ranitomeya imitator*  
(d,f; jedovatá)

*Heliconius erato*



(a)

*H. erato*

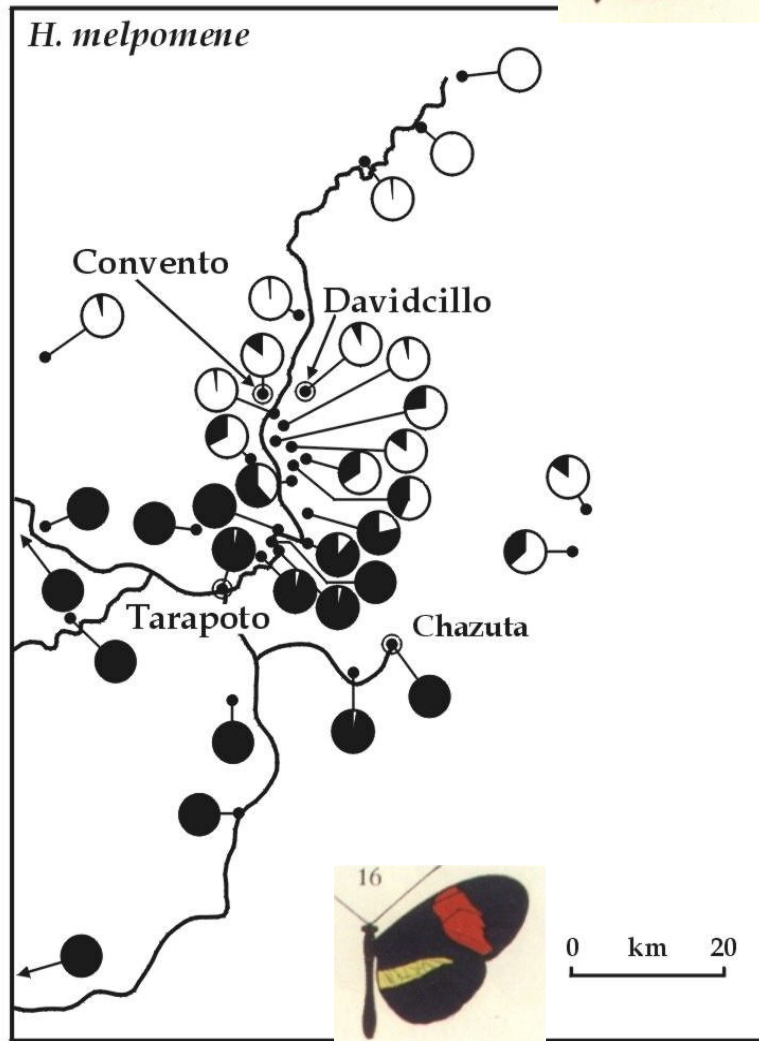


*H. melpomene*



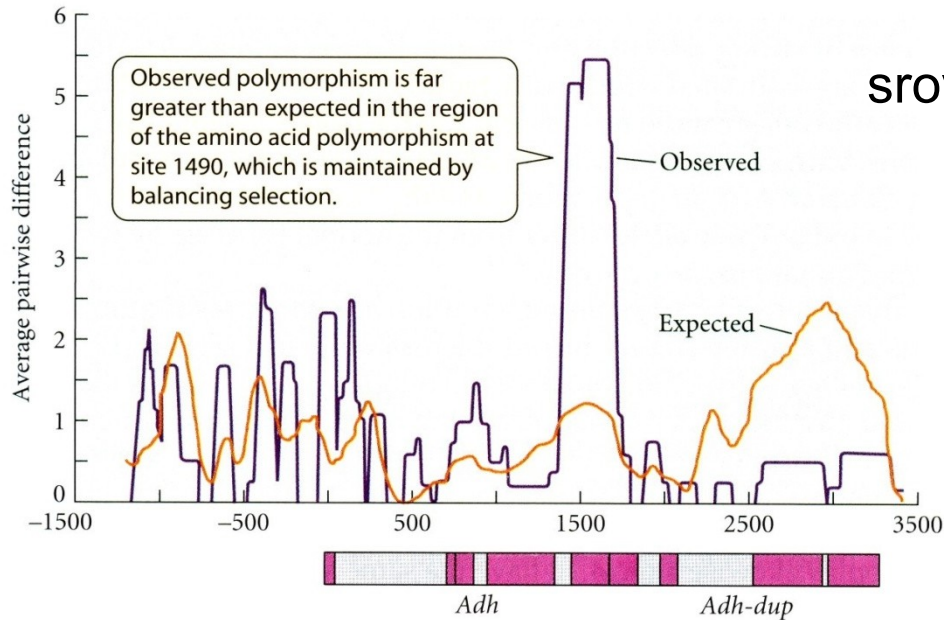
(b)

*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

