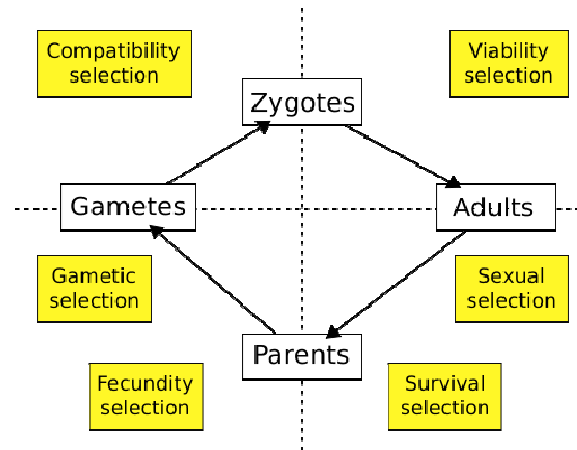
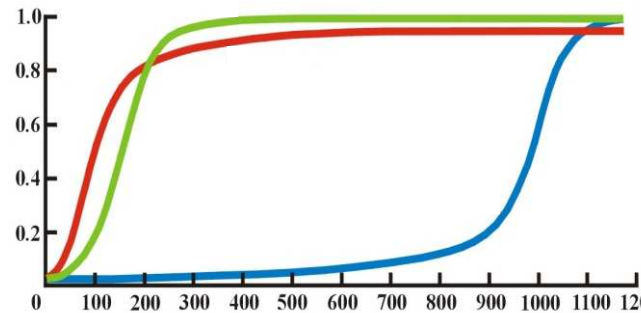
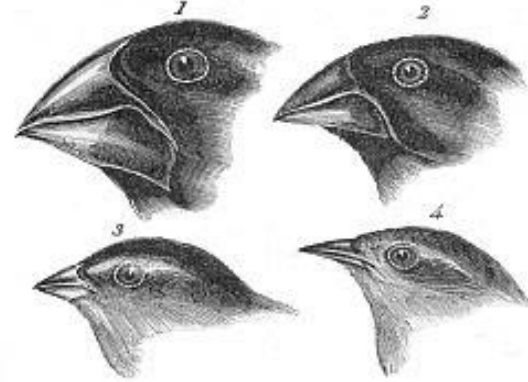


PŘÍRODNÍ VÝBĚR (SELEKCE)



Evoluce přírodním výběrem:



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

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

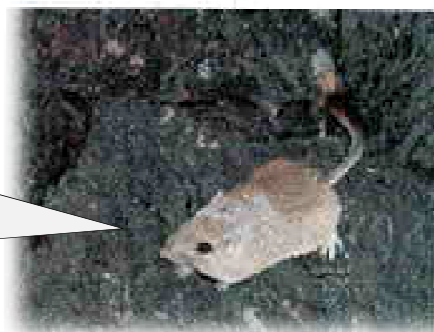
V každé generaci dochází k odlišnému přispění jednotlivých genotypů do generace následující, tj. nejschopnější genotypy přispívají do genofondu více než genotypy méně schopné.

Pytlouš skalní (*Chaetodipus intermedius*): Sonorská a Čivavská poušť

dd



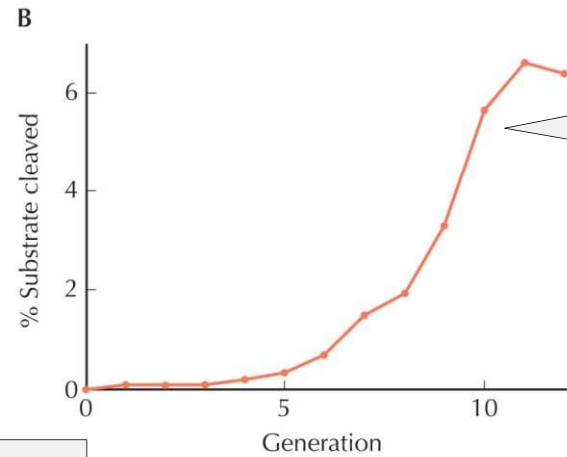
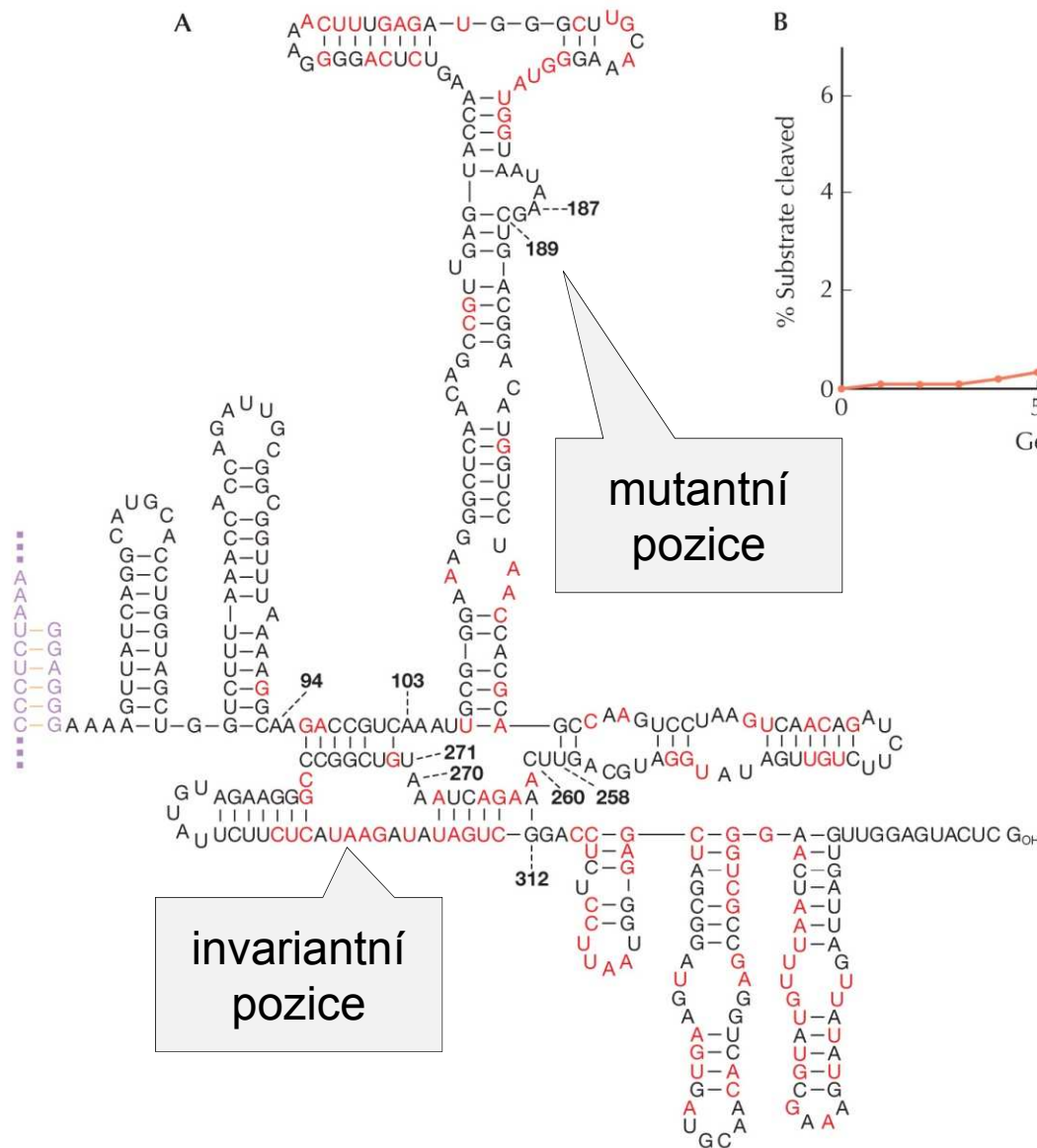
DD, Dd



60-98 % přežívání
ve srovnání
s tmavými

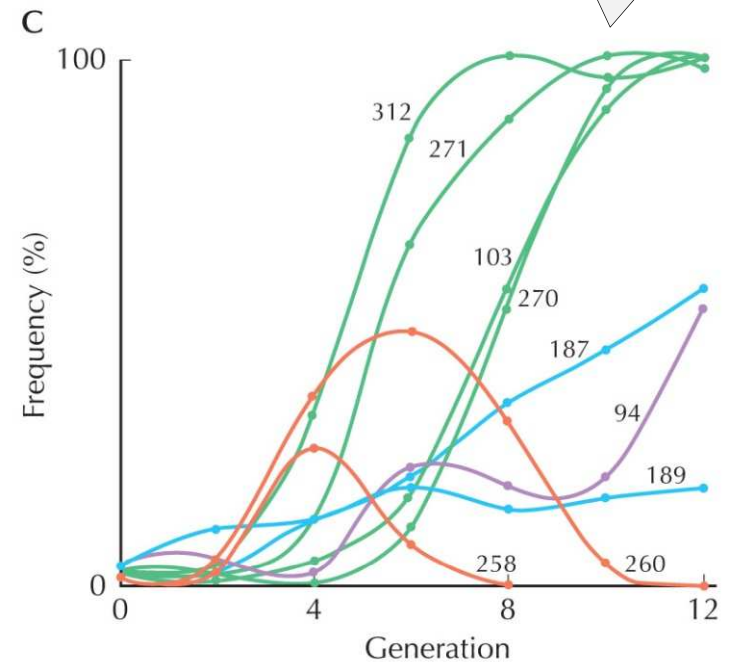
Selekce na úrovni RNA:

intron *Tetrahymena*: Ca^{2+} místo Mg^{2+} (normální stav)



zvýšení aktivity po 12 generacích

frekvence 9 variant



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 ≈ 1 u asexuálních organismů, ≈ 2 u pohlavně se rozmnožujících; i při mírné odchylce populace spěje buď k extinkci, nebo přemnožení

kontinuální časová škála → míra změny populační velikosti ≈ 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:

životaschopnost (viabilita)

reprodukční úspěšnost

plodnost





Celkový počet
narozených mláďat

Kvalita vyvedeného
potomstva

Životaschopnost

Reprodukční úspěšnost

Velikost vrhu

Frekvence vrhů
Počet vrhů

Rezistence vůči chorobám
Únik před predátory

Frekvence ovulací
Přežívání embryí

Mateřské chování

Produkce mléka

Velikost mléčných
žláz

zygotická selekce:

životaschopnost
rozmnožovací úspěšnost
plodnost



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. $s(aa) \approx 0,20$



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

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

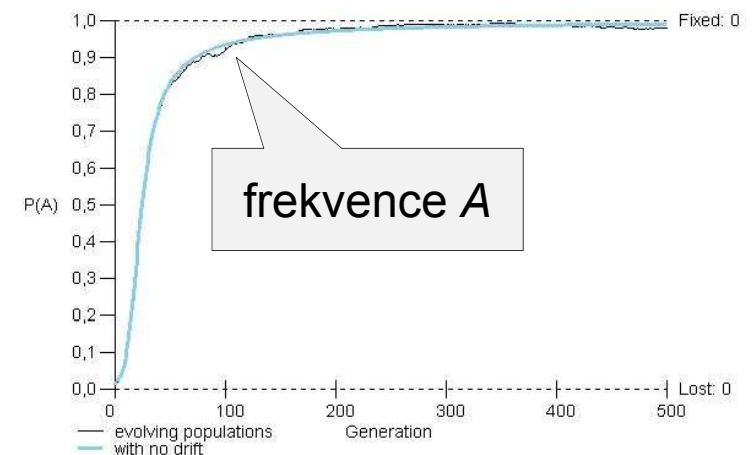
změna největší
při $p=q=0,5$

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 $\Delta p = 0$

$$\Delta p = p' - p = \frac{pq^2s}{1 - q^2s}$$

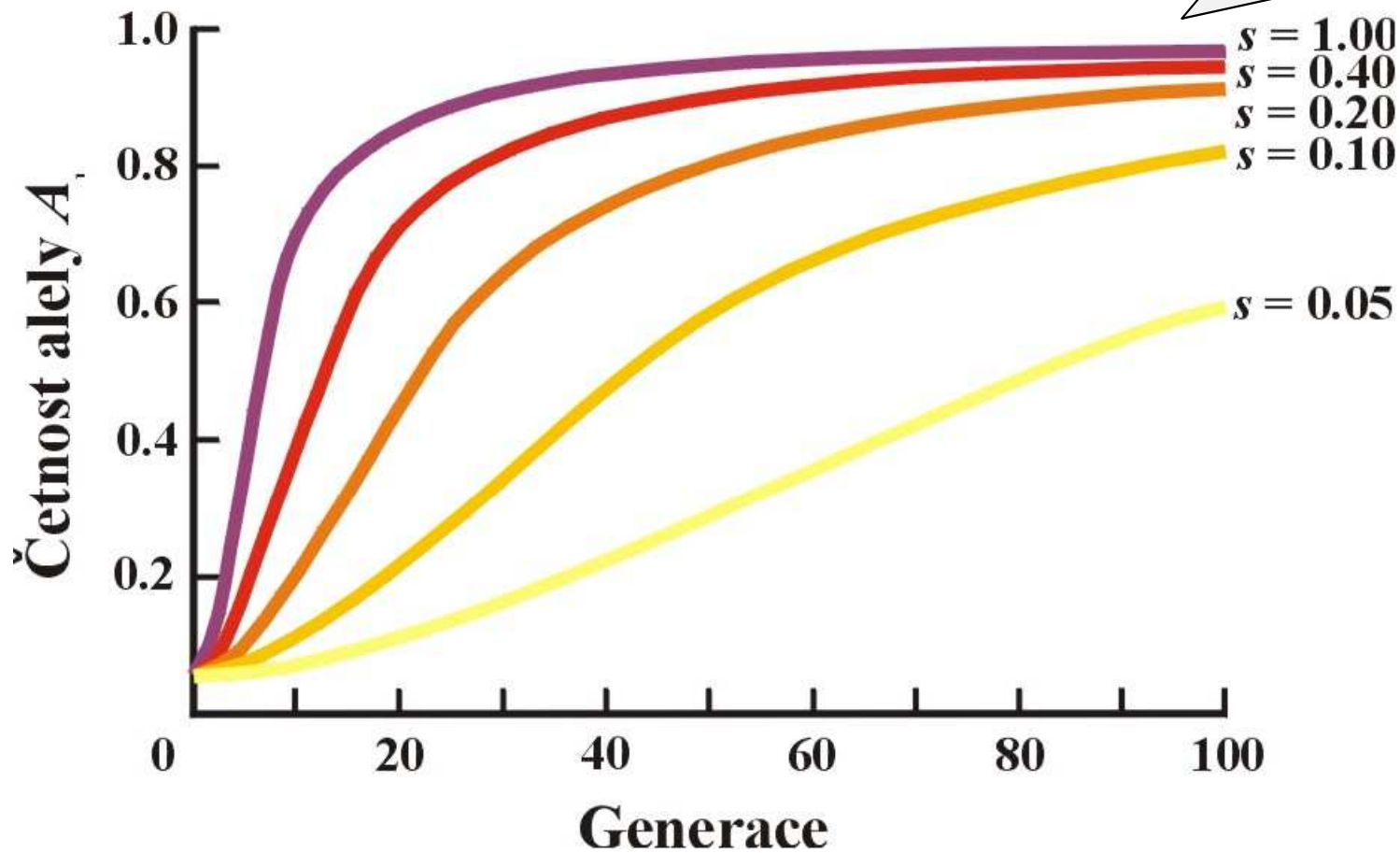
Při $s = 0,20$ a počáteční frekvenci $A = 0,01$ vzroste frekvence na $0,95$ za cca. 120 generací



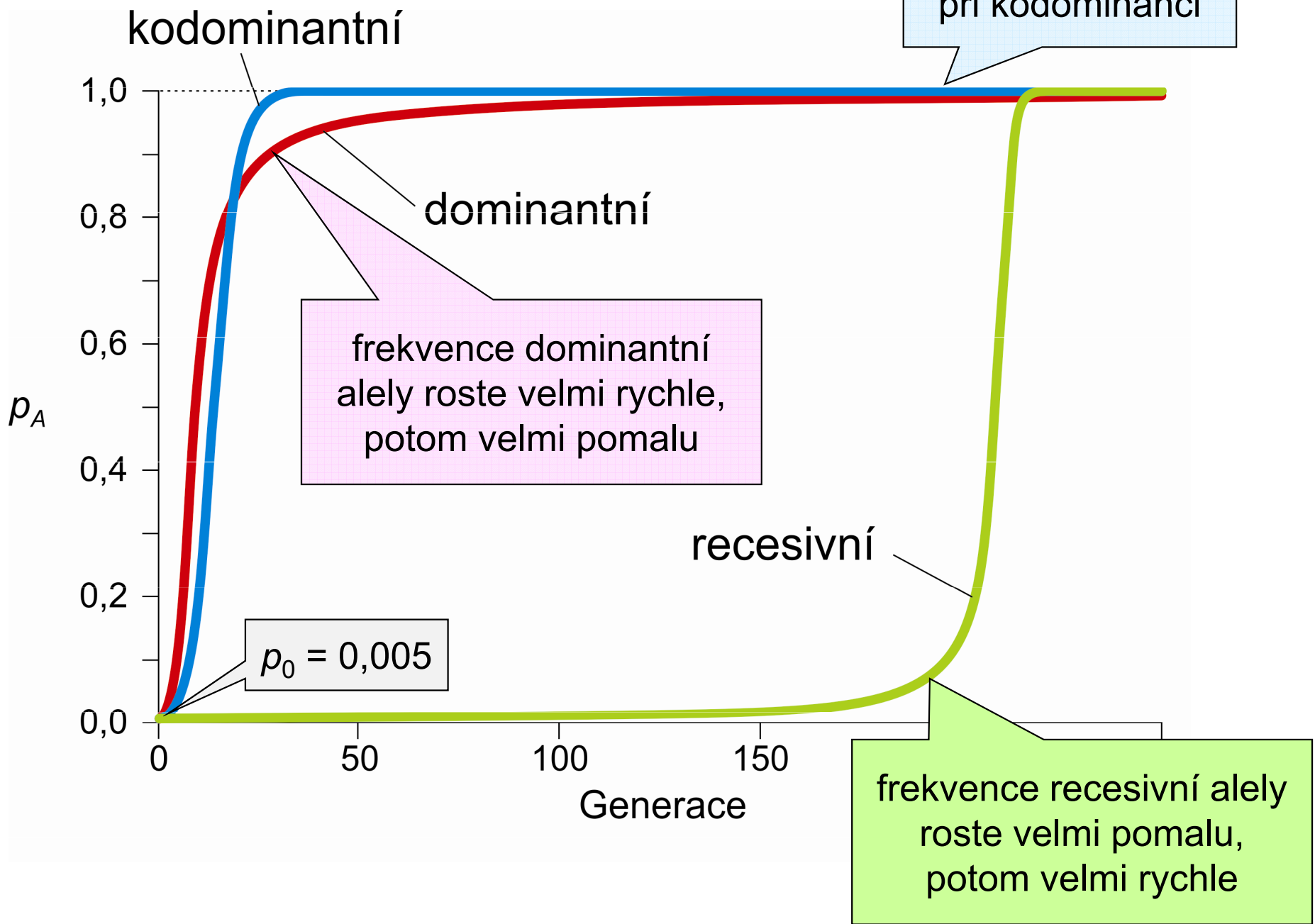
frekvence A

Růst výhodné dominantní alely A:

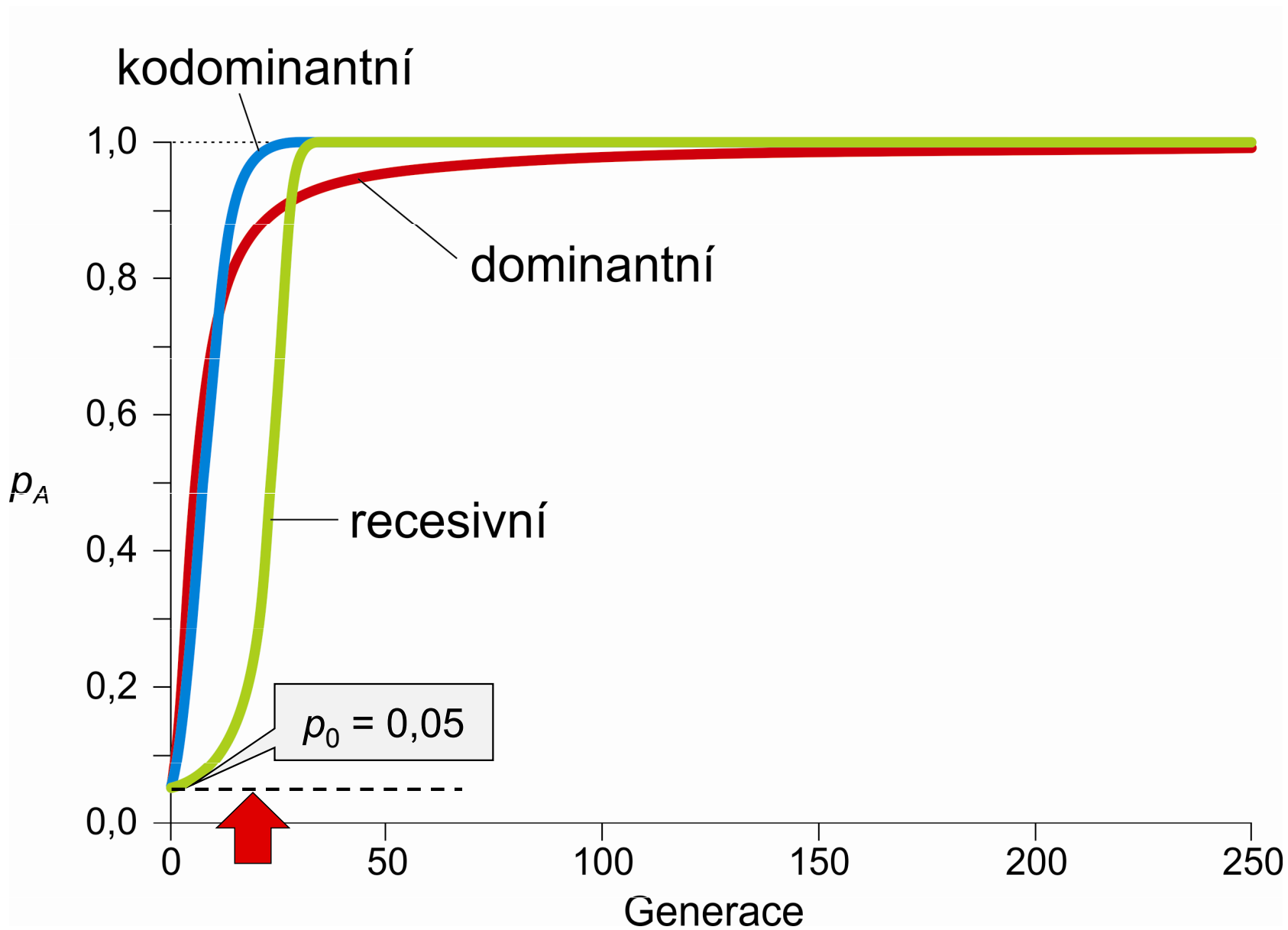
čím je s větší (tj. selekce silnější), tím je změna rychlejší



Selekce a dominance



Vliv počáteční frekvence alely:



STUDIUM PŘÍRODNÍHO VÝBĚRU:

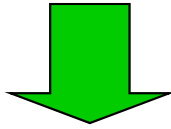
1. korelace alelových frekvencí mezi populacemi

Adh^F u *D. melanogaster*



2. odchylky od očekávaných genotypových frekvencí (HW)

3. změny znaku v čase:

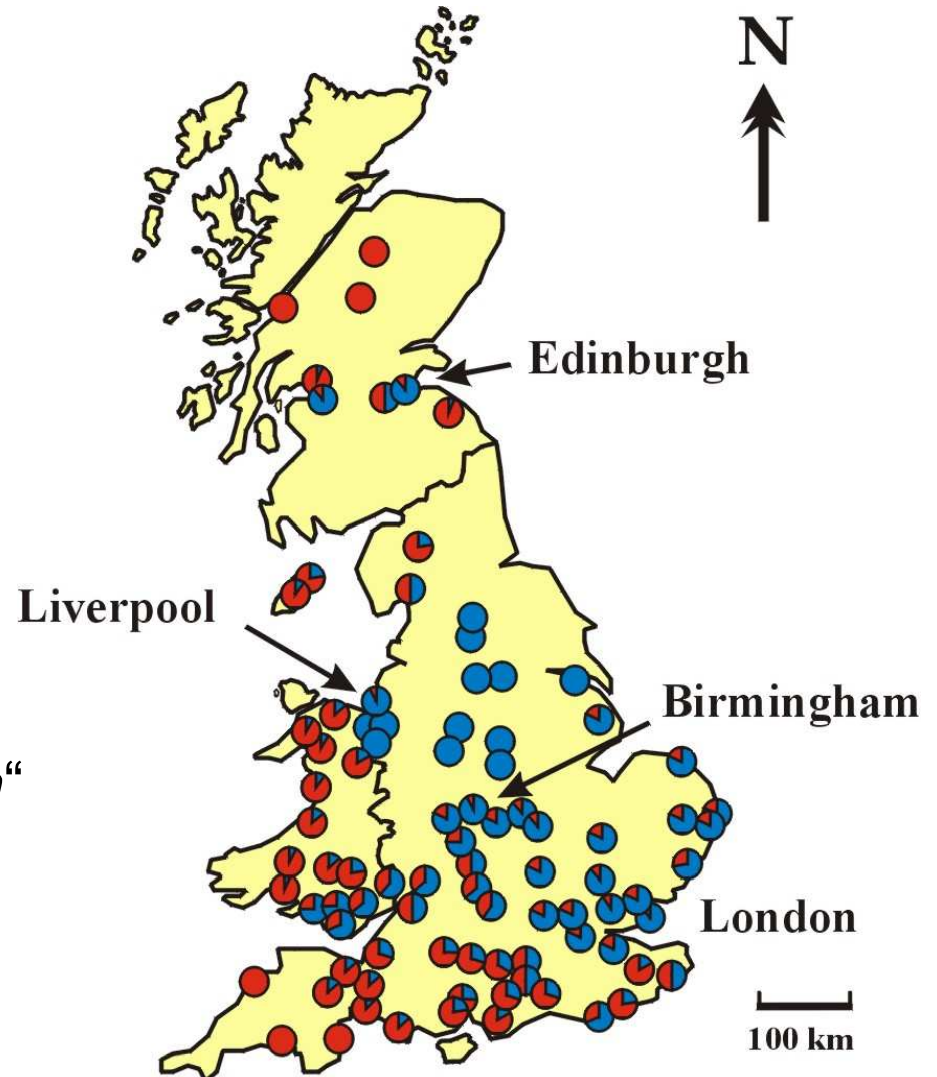


průmyslový melanismus
Biston betularia v Británii



● „*typica*“

● „*carbonaria*“



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

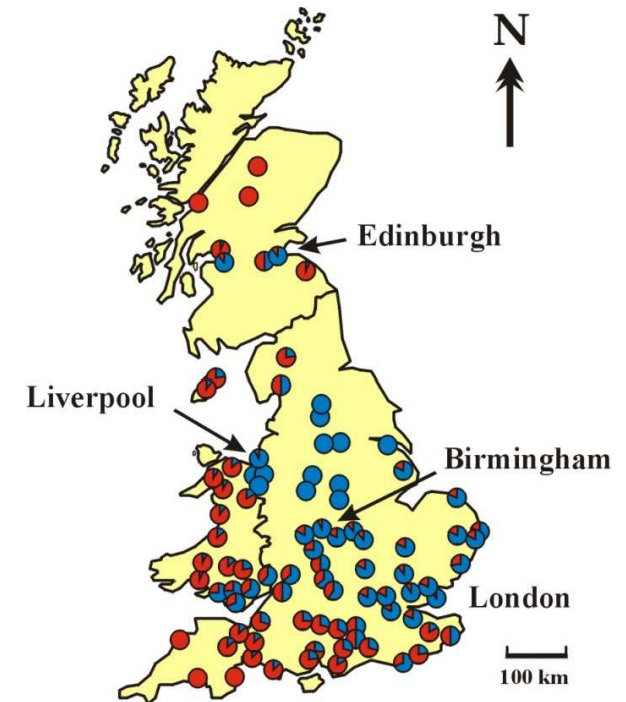


Bernard Kettlewell



Light and dark Peppery moths

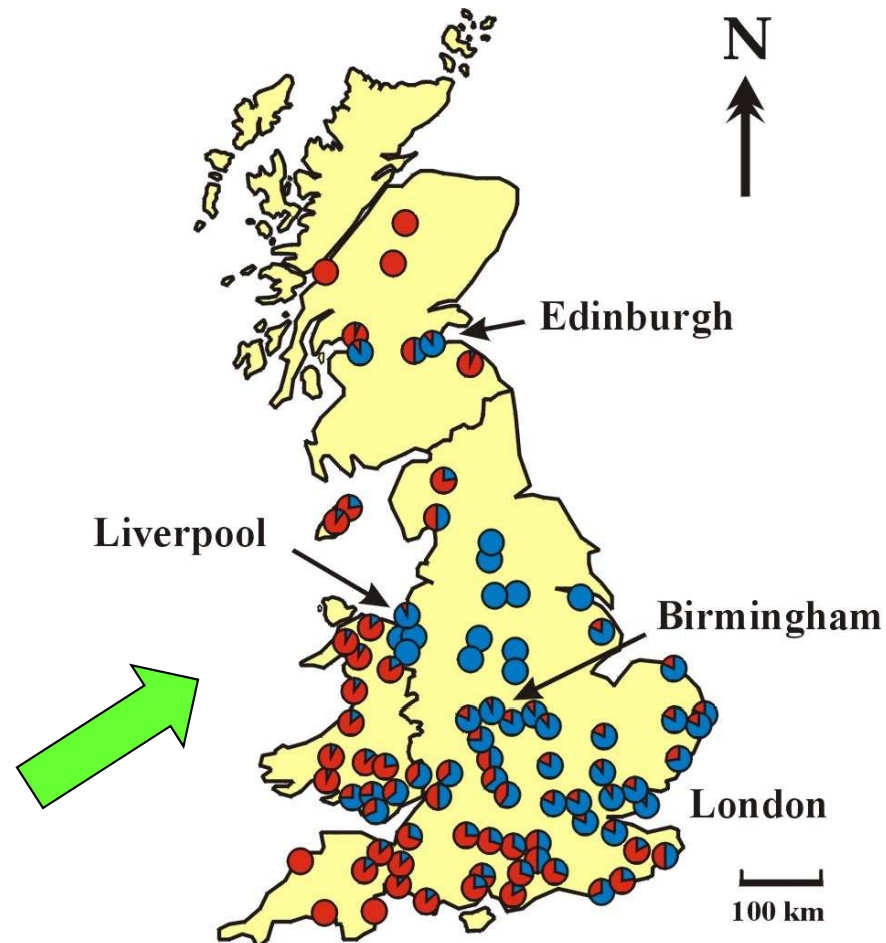
	Birmingham (znečištěná oblast)	Světlá forma (<i>typica</i>)	Tmavá forma (<i>carbonaria</i>)
Počet zpětně odchytených:			
pozorovaný		18	140
očekávaný		36	122
Relativní míra přežívání		0,5	1,15
Relativní fitness		$0,5/1,15 = 0,43$	$1,15/1,15 = 1$
	Deanend Wood (neznečištěná oblast)	Světlá forma (<i>typica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



Kritika a problémy:

~90 % predace ze strany netopýrů × tyto smrti neselektivní!

v některých oblastech slabá korelace mezi melanismem a imisemi
× aktivní i pasivní migrace



Kritika a problémy:

chyby v experimentu?

drsnokřídlec přes den na horizontálních větvích, ne na kmeni (jiné druhy lišejníků)

u motýlů i ptáků percepce UV záření (v UV lupenité lišejníky na horizontálních větvích tmavé stejně jako *carbonaria*)

× 40 % na kmenech

zvýšení frekvence melanických forem ve znečištěných oblastech i u druhů neohrožených predací hmyzožravých ptáků (holubi, kočky, někt. brouci)

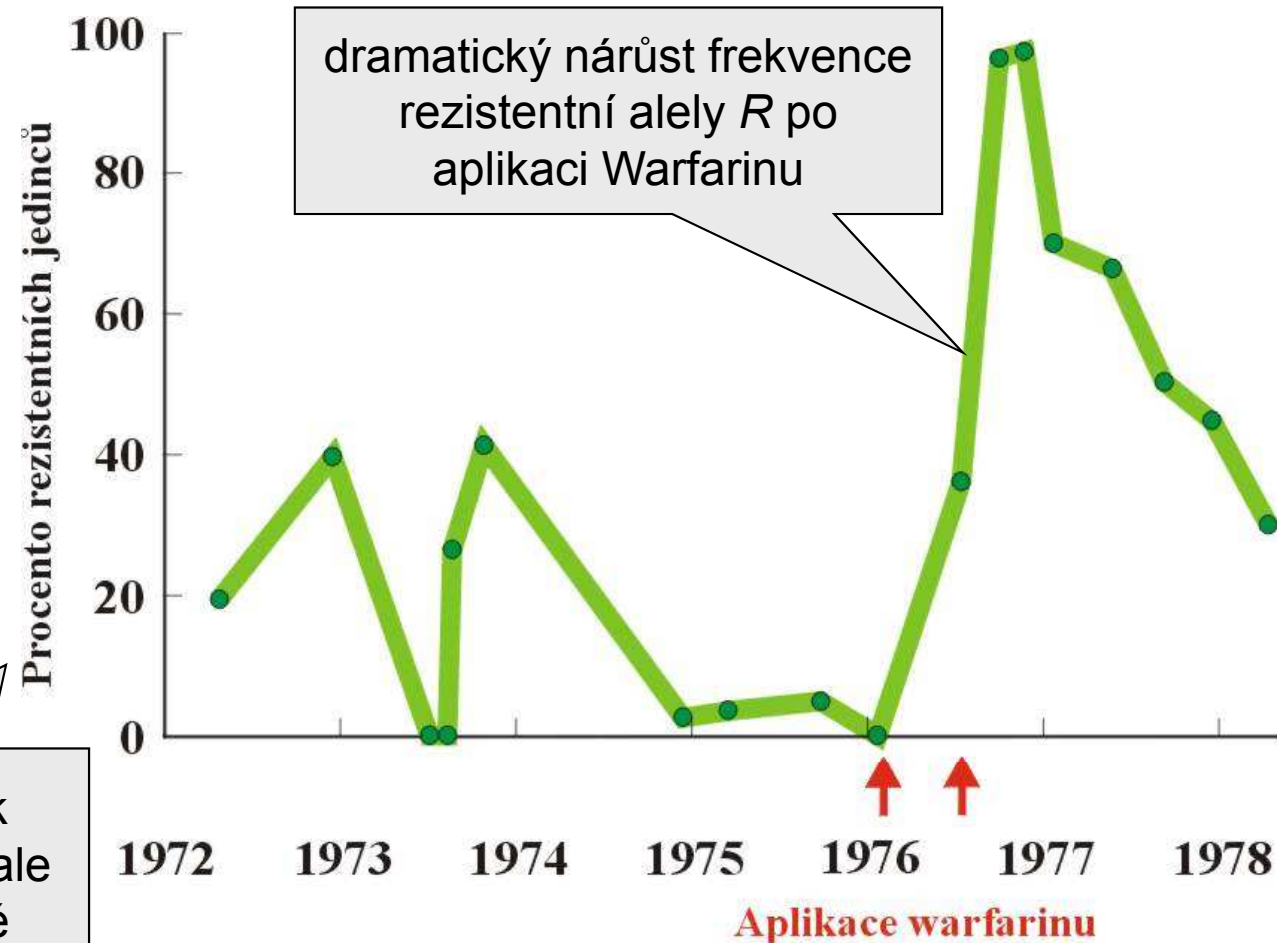
v laboratorních podmínkách životaschopnost *typica* o 30 % nižší než u *carbonaria*

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

2000–2012 Michael Majerus: ~5000 mŕ, potvrzení hypotézy

Př.: rezistence vůči Warfarinu u potkanů:

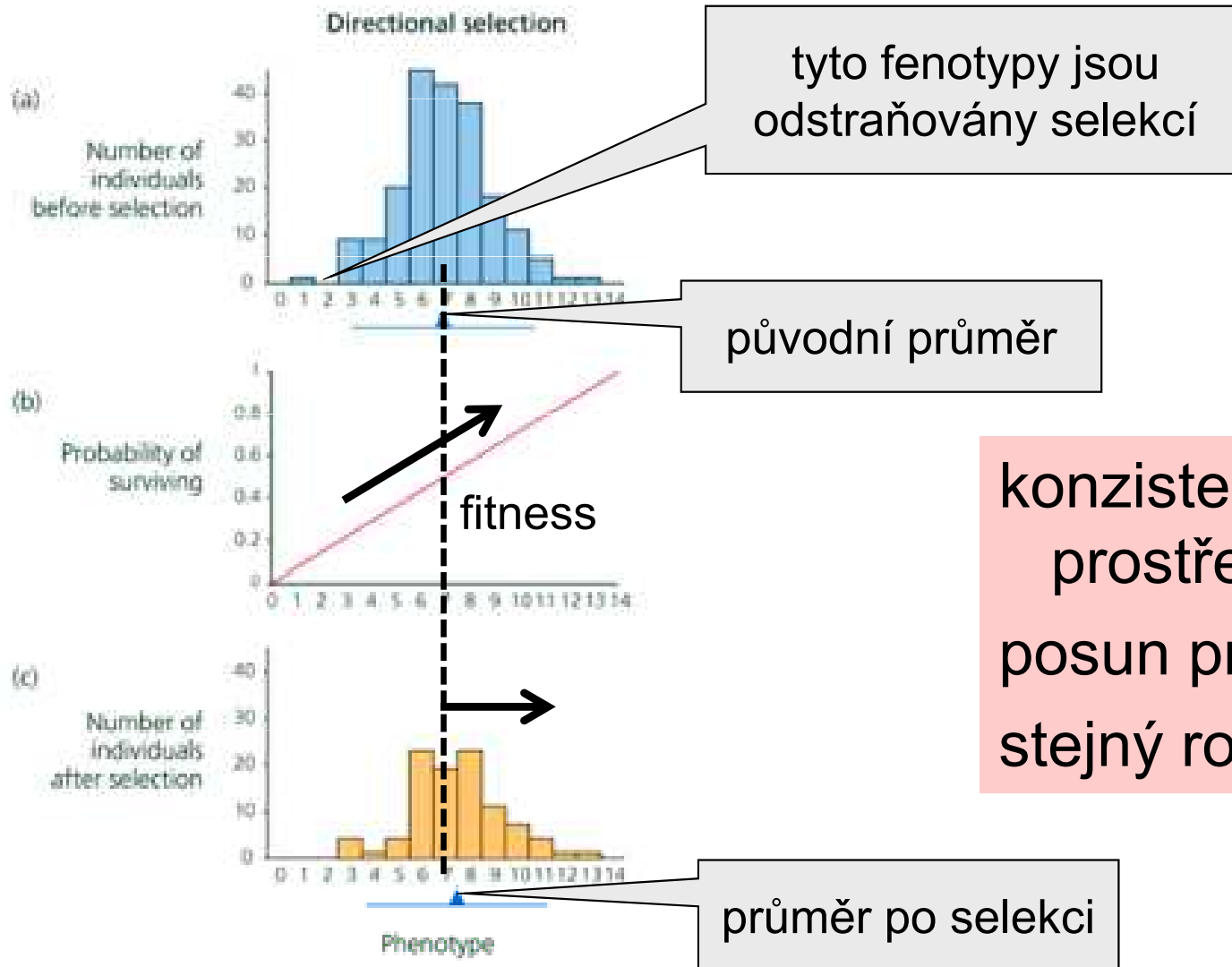
Warfarin = krevní antikoagulant, inhibující enzym odpovědný za regeneraci vitamínu K (kofaktor krevního srážení)



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

Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující

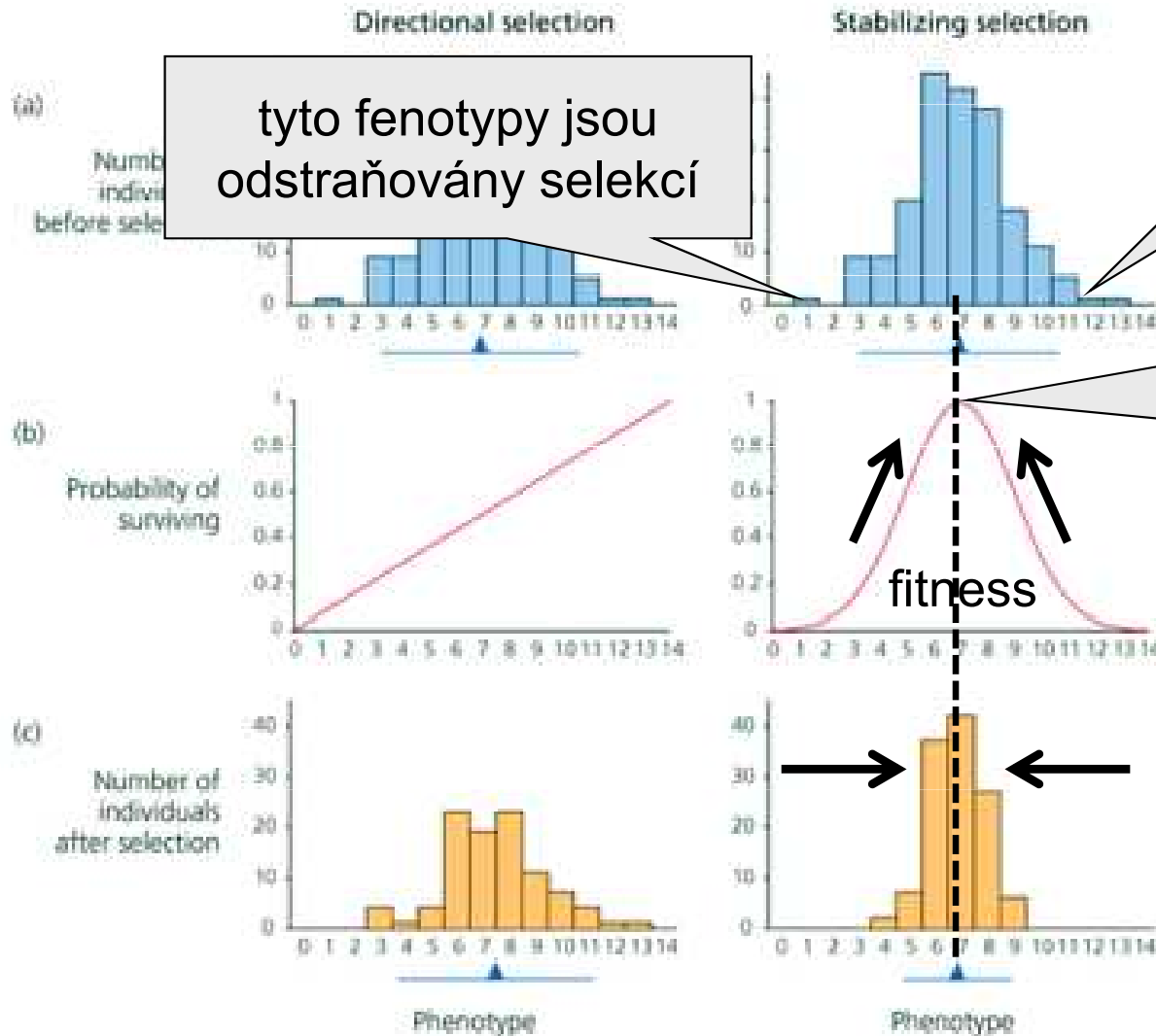


konzistentní změna prostředí
posun průměru
stejný rozptyl

Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující

stabilizující



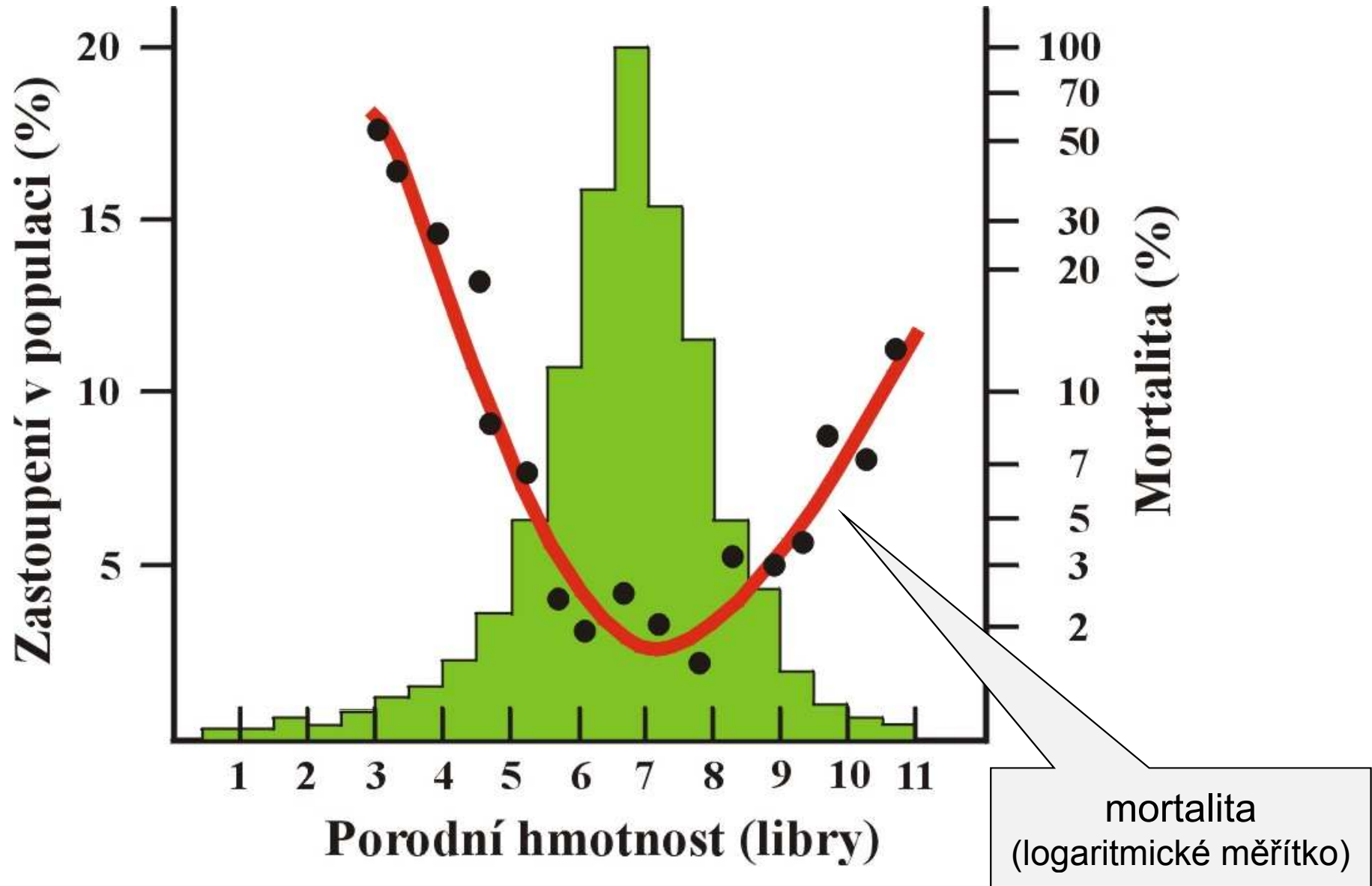
tyto fenotypy jsou odstraňovány selekcí

tyto fenotypy jsou odstraňovány selekcí

nejvyšší fitness mají jedinci s průměrným fenotypem

stabilní prostředí
průměr stejný
menší rozptyl

stabilizující selekce - porodní hmotnost u člověka

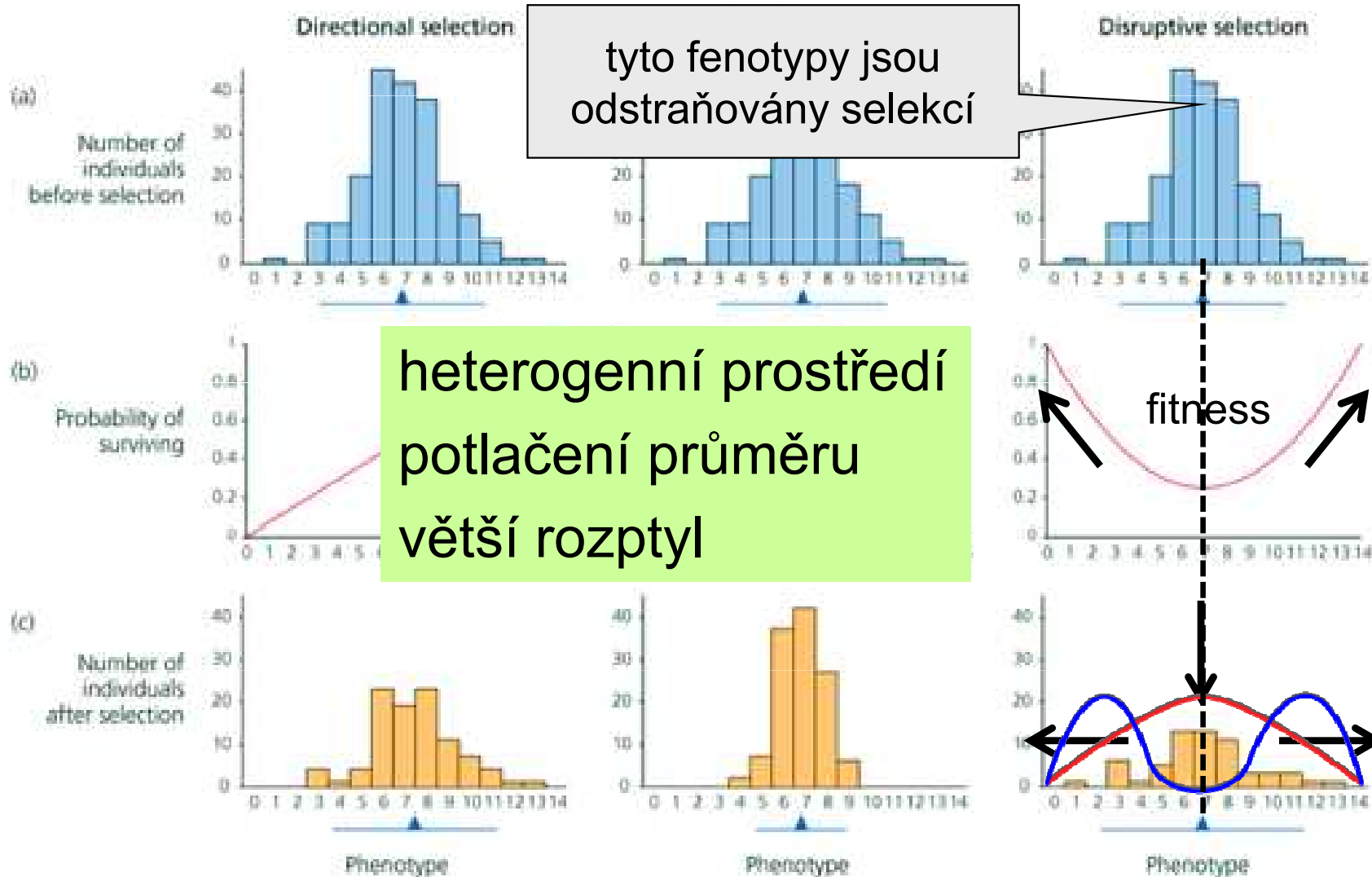


Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

usměrňující

stabilizující

disruptivní



Rovnováha selekce a mutace

opakovaný vznik škodlivé alely × její eliminace selekcí



dominance:

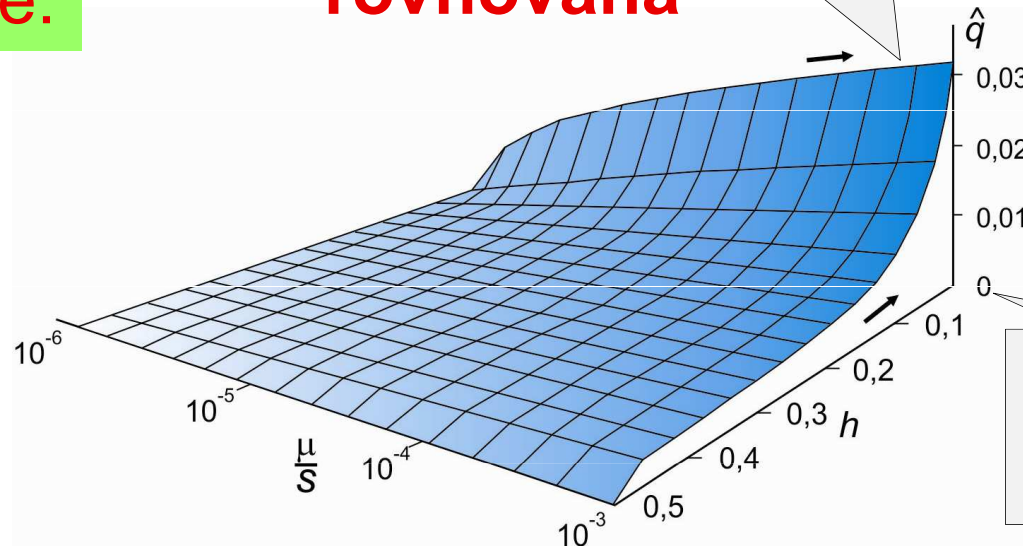
$$\hat{q} = \frac{\mu}{s}$$

rovnováha

slabší selekce \Rightarrow
frekvence vyšší

recesivita:

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



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

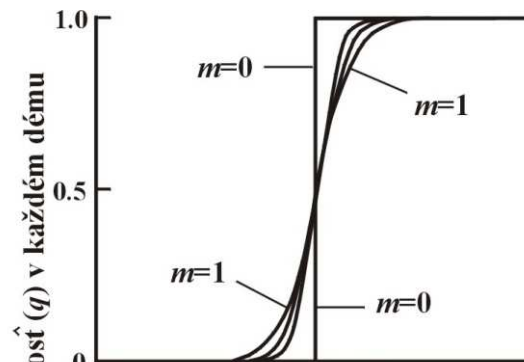
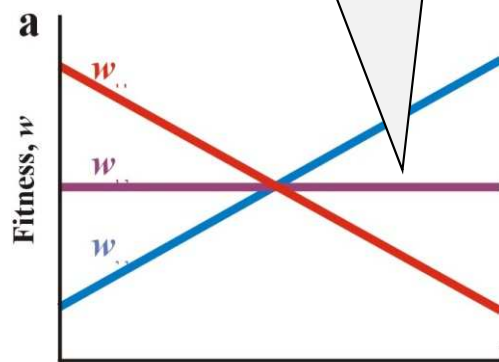


rovnováha

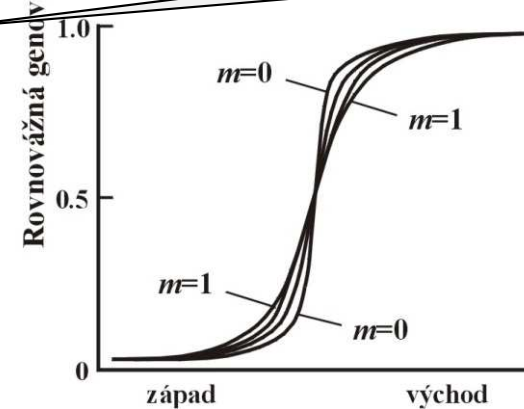
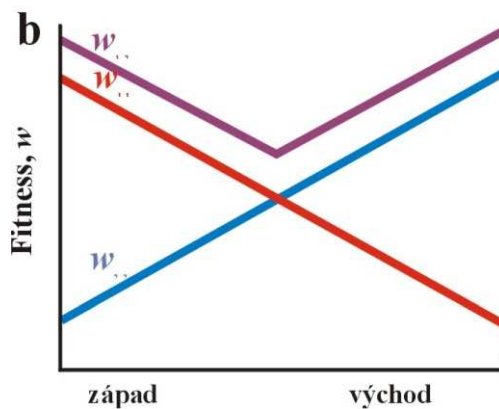


1. $m > s \Rightarrow$ fixace alely
2. $m < s \Rightarrow$ eliminace alely
3. $m = s \Rightarrow$ **polymorfismus**

w_{Aa} intermediární



w_{Aa} vyšší

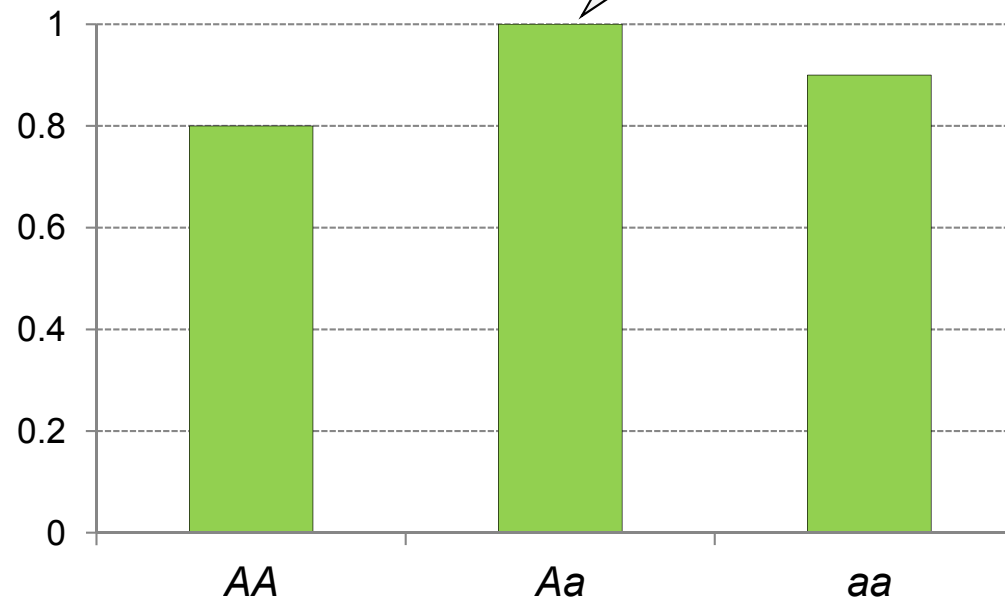


Balancující selekce

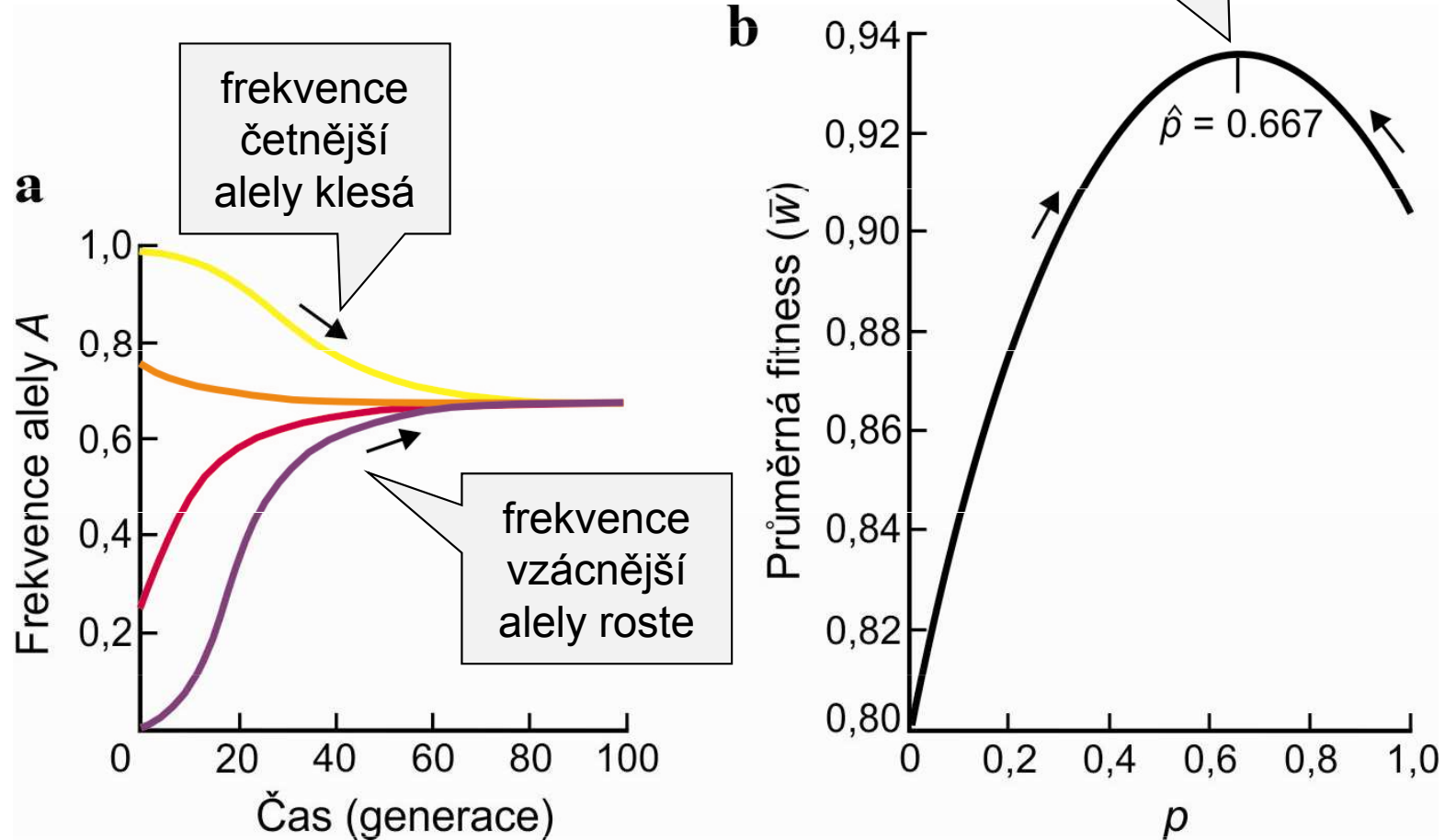
1. Selektivní výhoda heterozygotů = superdominance (overdominance)

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

fitness heterozygotů
je vyšší než w
homozygotů

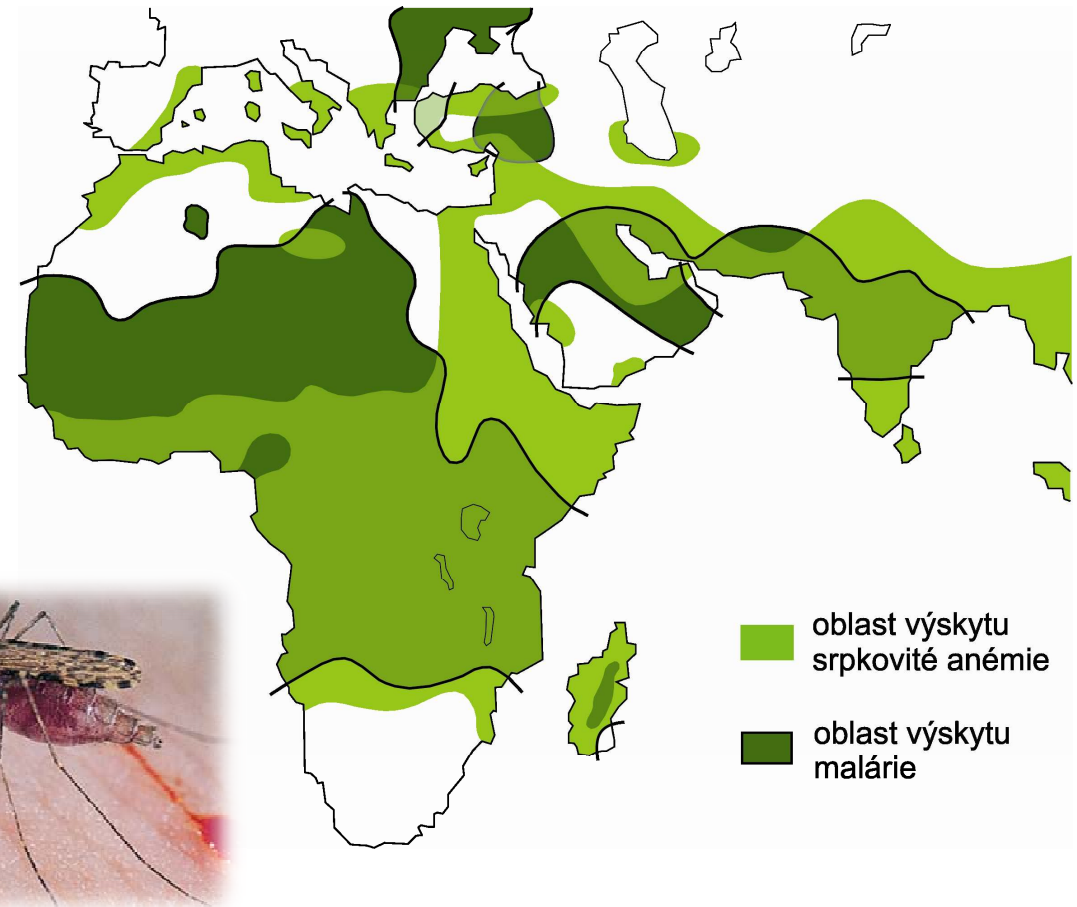
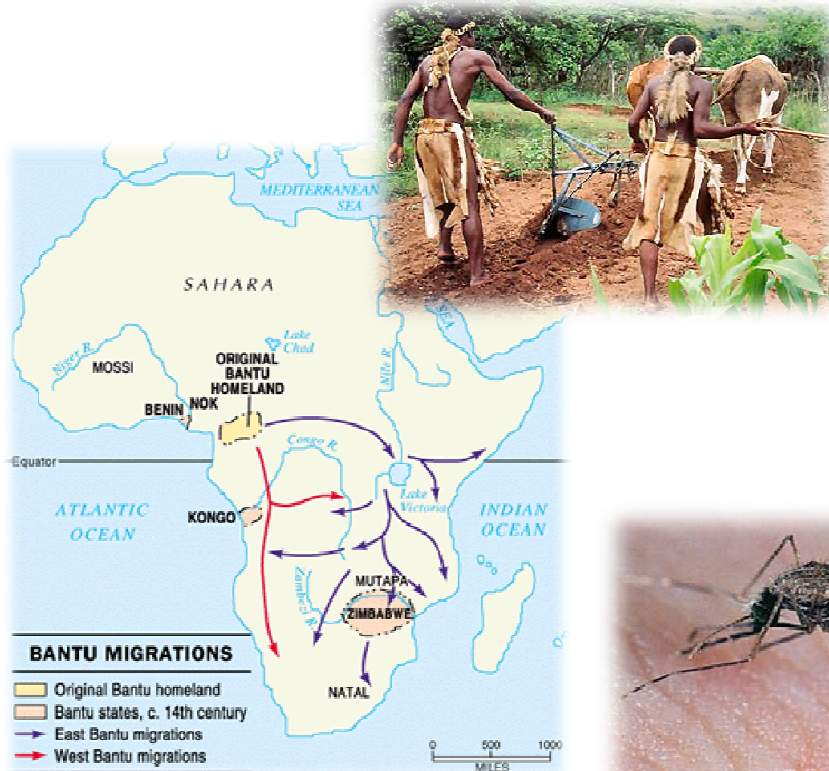


$$W_{AA} < W_{Aa} > W_{aa}$$



Selekce udržuje **rovnovážný polymorfismus**

Př.: srpkovitá anémie a malárie



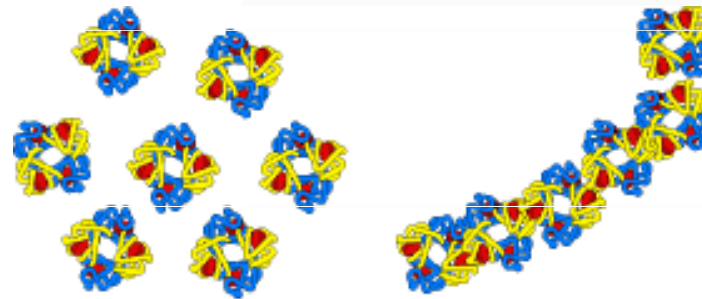
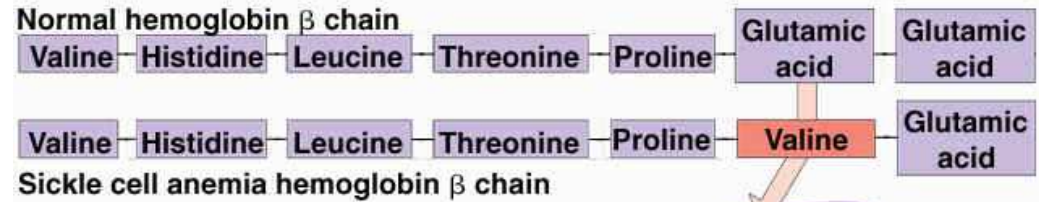
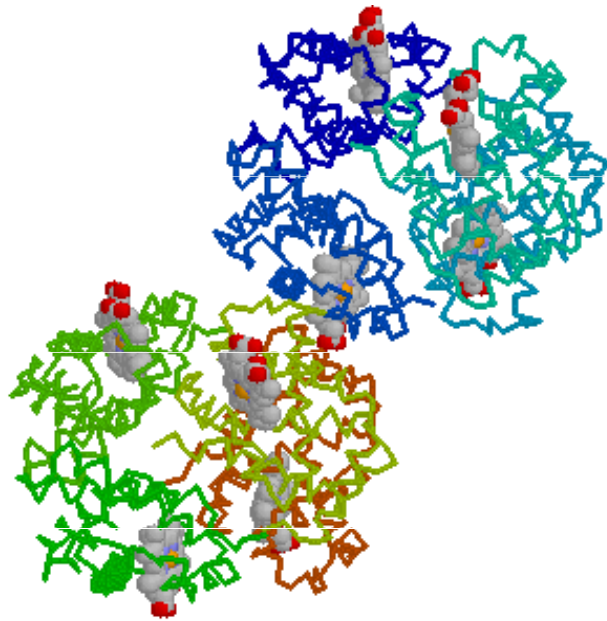
před ~ 2000 lety expanze kmenů jazykové skupiny bantu

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

⇒ **malárie**

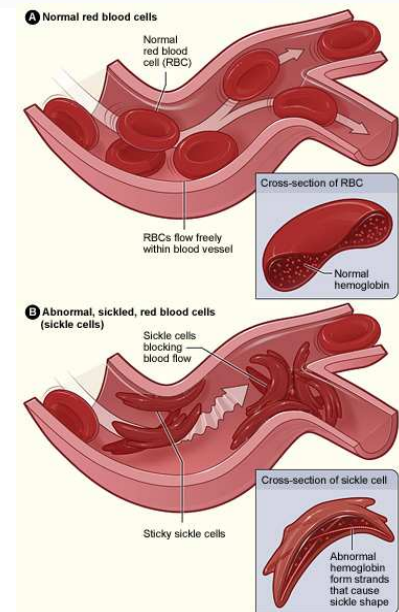
Srpkovitá anémie a malárie:

srpkovitá anémie: alela S: substituce 1 AA na 6. pozici v 6. kodonu genu β -Hb:



NORMAL HEMOGLOBIN

CLUMPED HEMOGLOBIN



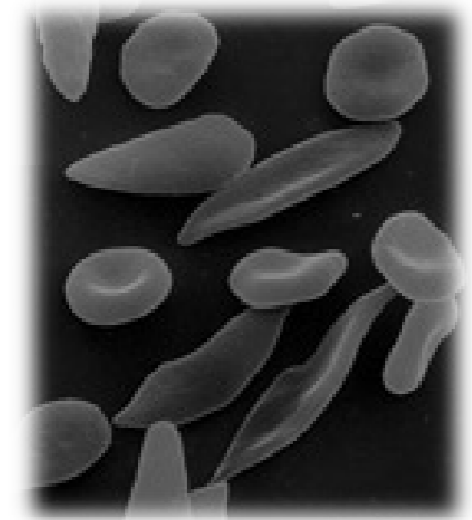
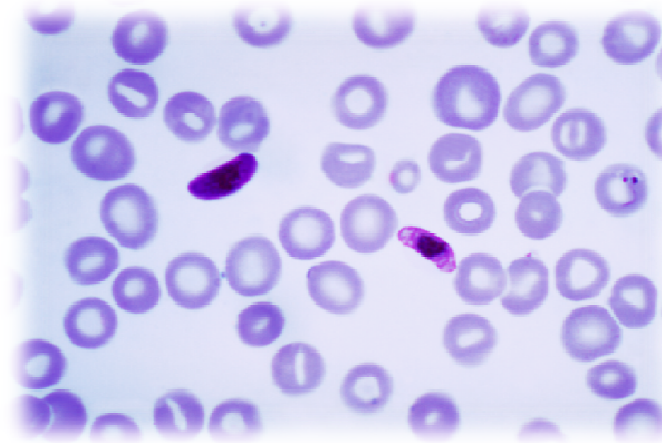
při nízkých koncentracích $O_2 \rightarrow$ tvorba podlouhlých krystalů

\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**



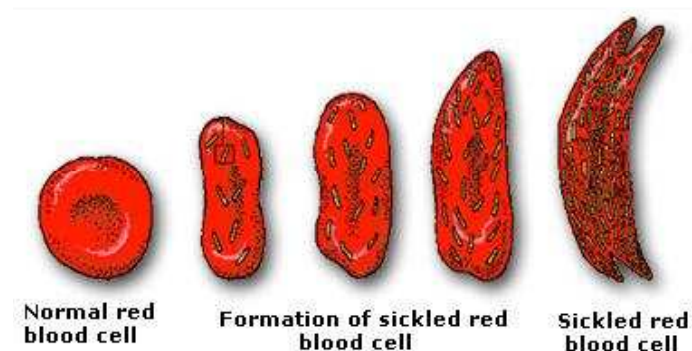
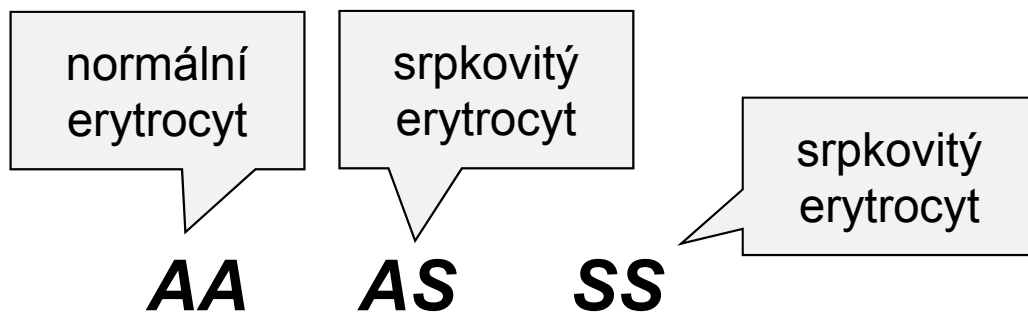
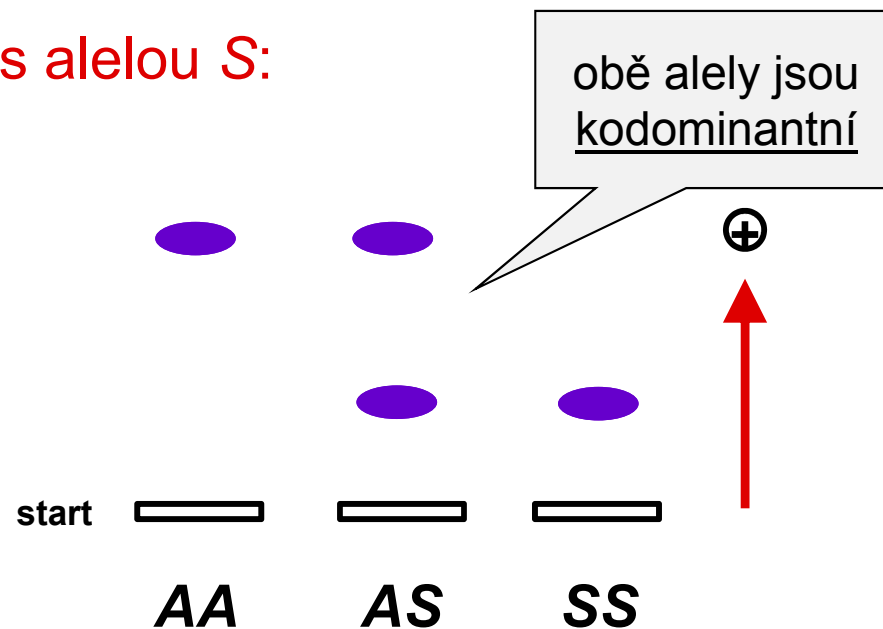
Relativní fitness genotypů spojených se srpkovitou anémií:

Table 11.1. Phenotypic Attributes and Relative Fitnesses (Viabilities) of Six Genotypes Formed by A, S, and C Alleles at β -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

Fenotypy spojené s alelou S:

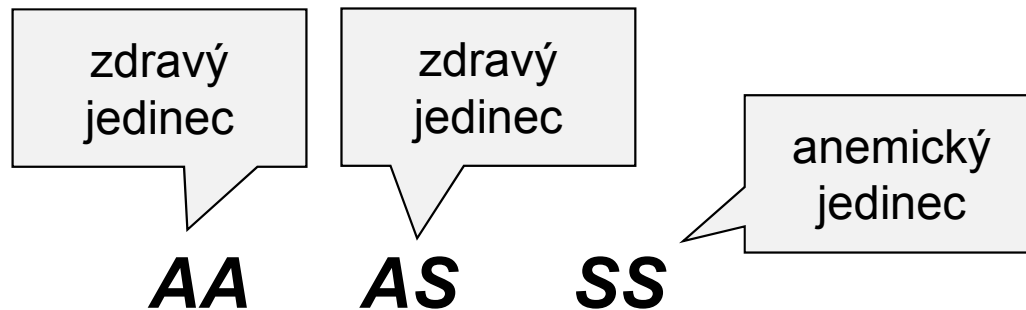
1. Pohyblivost v elektrickém poli



2. Srpkovitost

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

Fenotypy spojené s alelou S:



3. Anémie

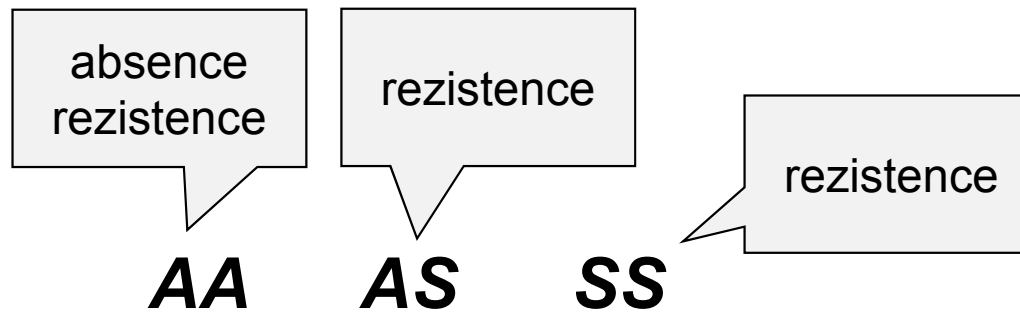
u jedinců **SS** řetězce delší \Rightarrow větší deformace krvinek \Rightarrow fatálnější dopady na organismus: rozpad krvinek (anémie), ucpávání cév atd.

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

Fenotypy spojené s alelou S:

4. Rezistence vůči malárii

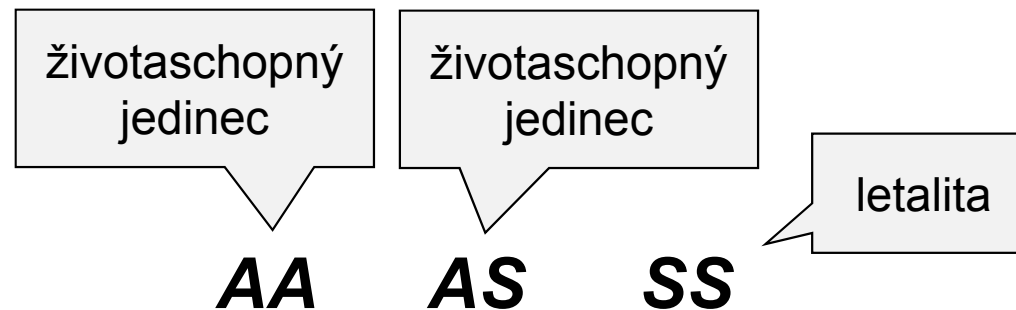
z hlediska rezistence alela S dominantní



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

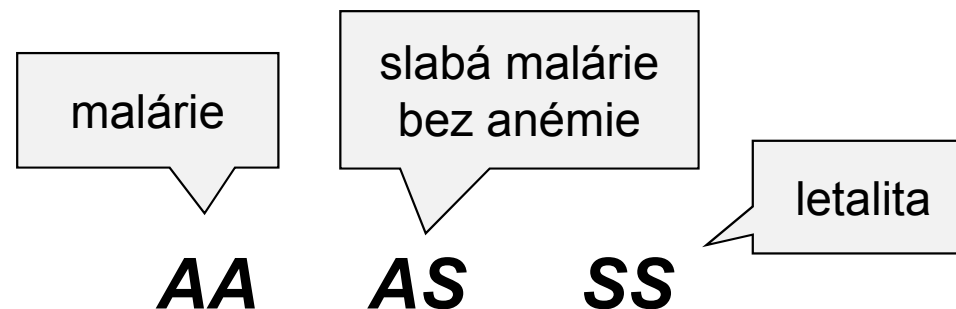


Table 11.1. Phenotypic Attributes and Relative Fitnesses (Viabilities) of Six Genotypes Formed by A, S, and C Alleles at β -Hb Locus in Humans in Wet, Tropical Africa

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
AC	Malarial susceptibility	1.00	0.89
SC	Hemolytic anemia	0.71	0.70
CC	Malarial resistance	1.00	1.31

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:

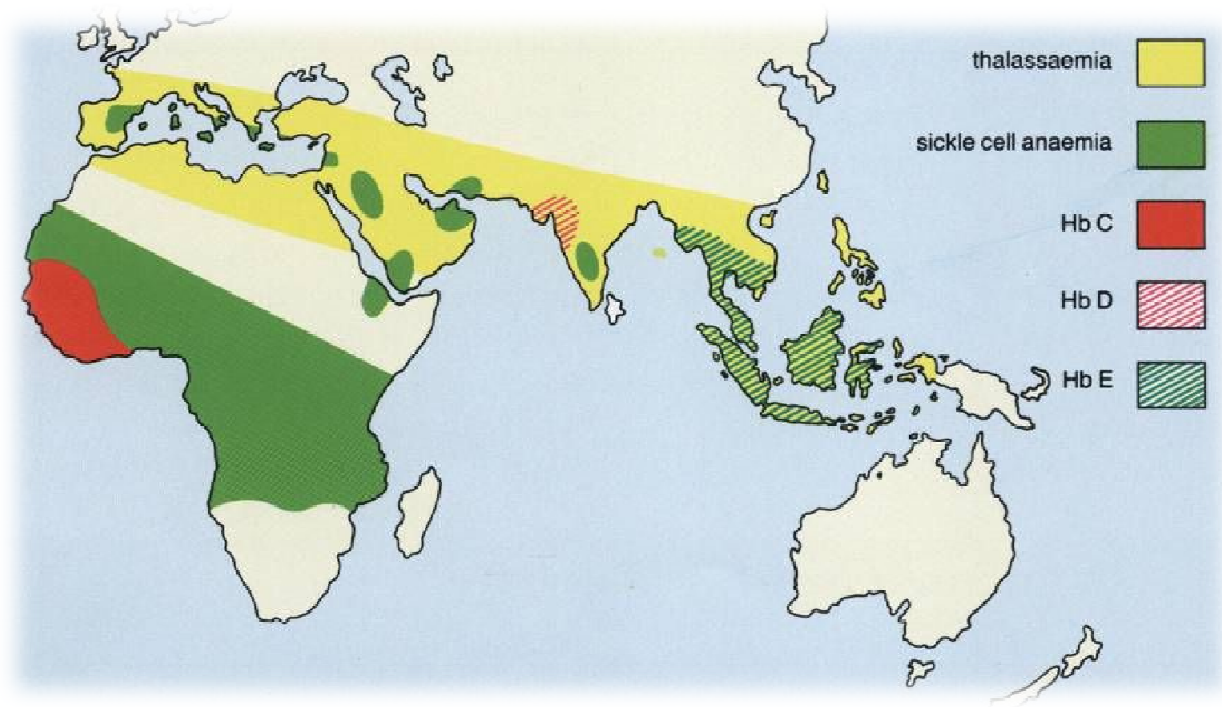
hemoglobin E (JV Asie)

α - a β -talasémie

G6PD^{*)} deficiencie

Pk^{**)} deficiencie

etc. etc.



*) glukózo-6-fosfát dehydrogenáza

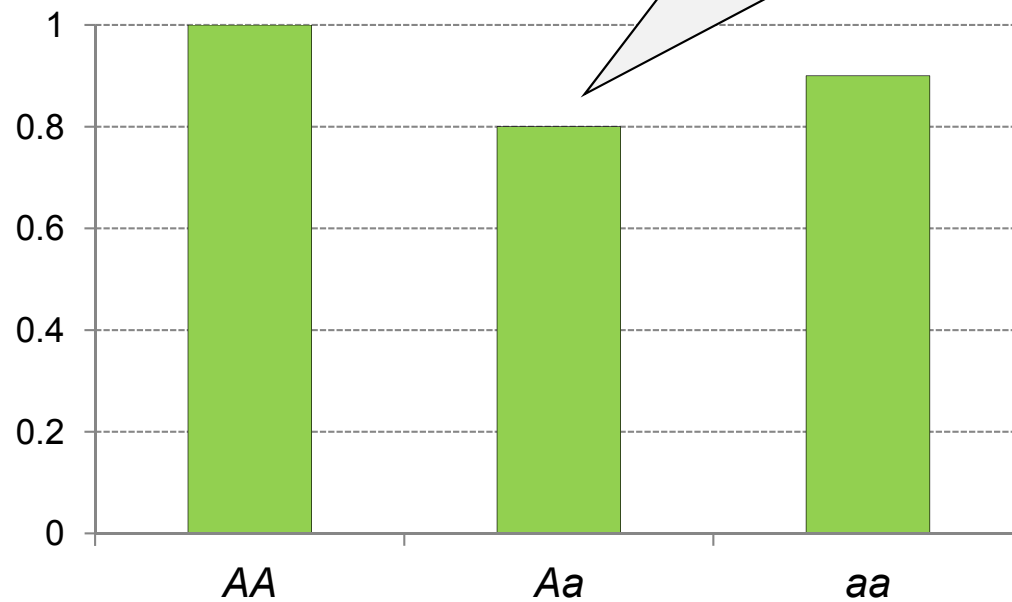
***) pyruvát kináza

Selekce ve prospěch heterozygotů je však v přírodě málo rozšířená

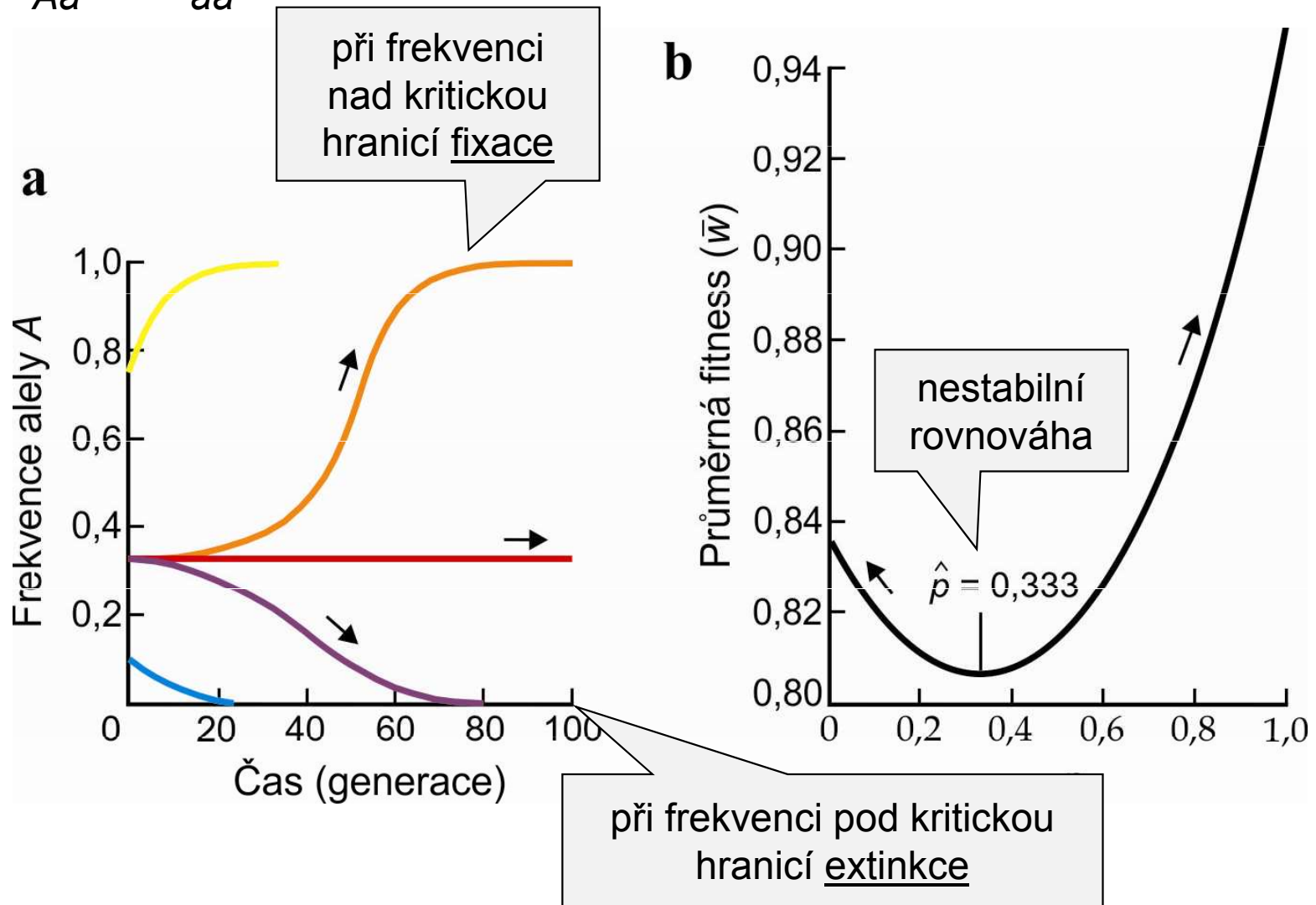
Alternativní rovnováha: selekce proti heterozygotům (*underdominance*)

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

fitness heterozygotů
je nižší než w
homozygotů



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



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

2. Selektce v proměnlivém prostředí

variabilita prostředí:

v prostoru

v čase

v hrubém měřítku: během života jedno prostředí

v jemném měřítku: během života více prostředí

selektce: měkká
tvrdá

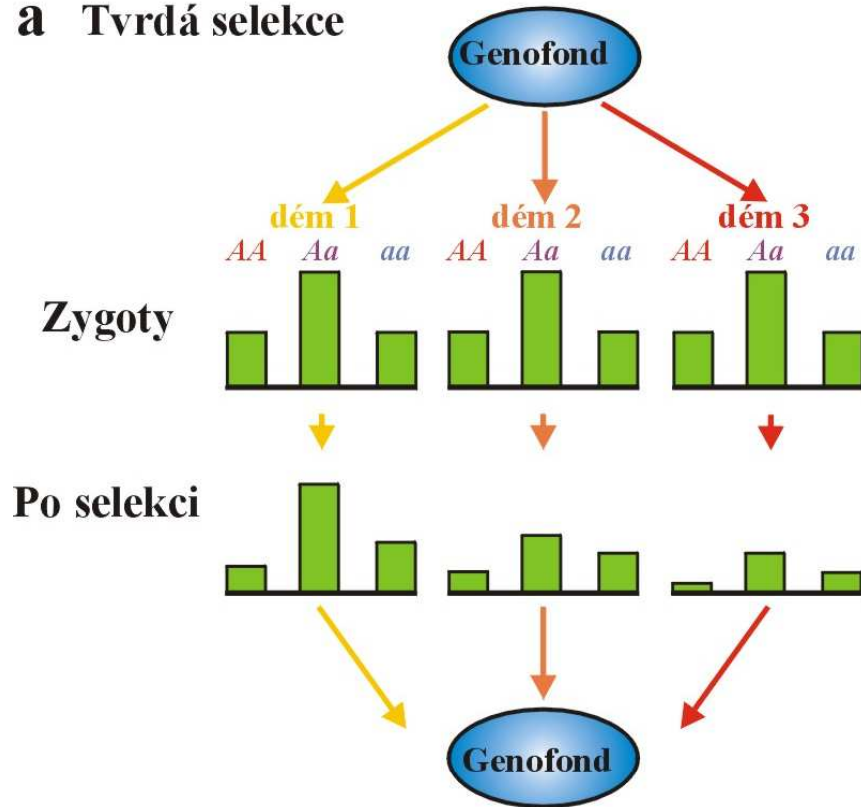
selekce

tvrdá

Silene vulgaris
ssp. *humilis*



a Tvrdá selekce



Minuartia
verna

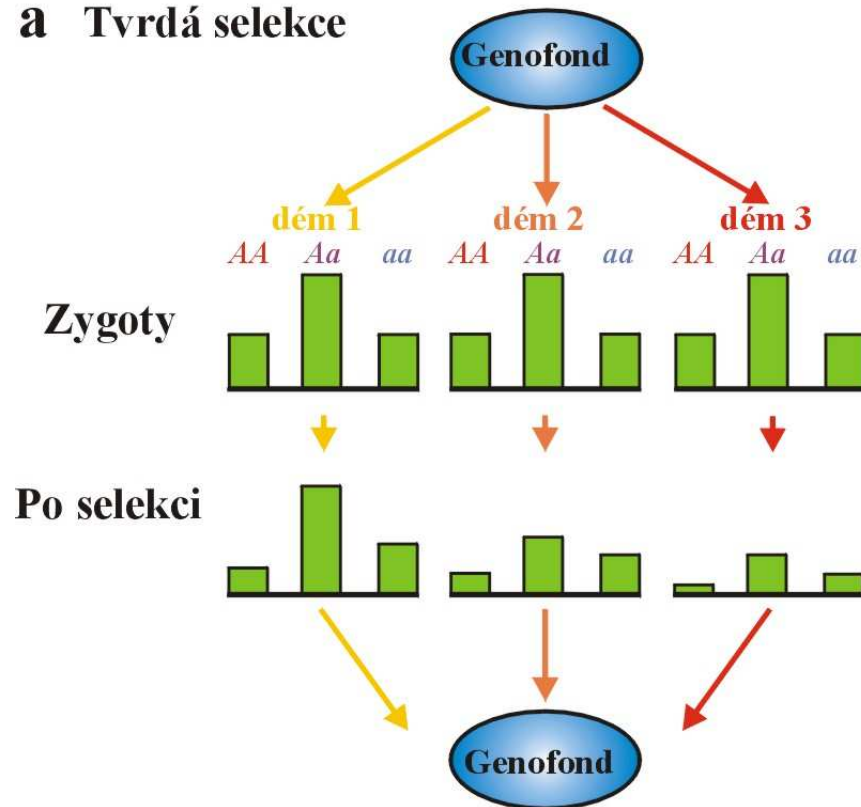


selekce

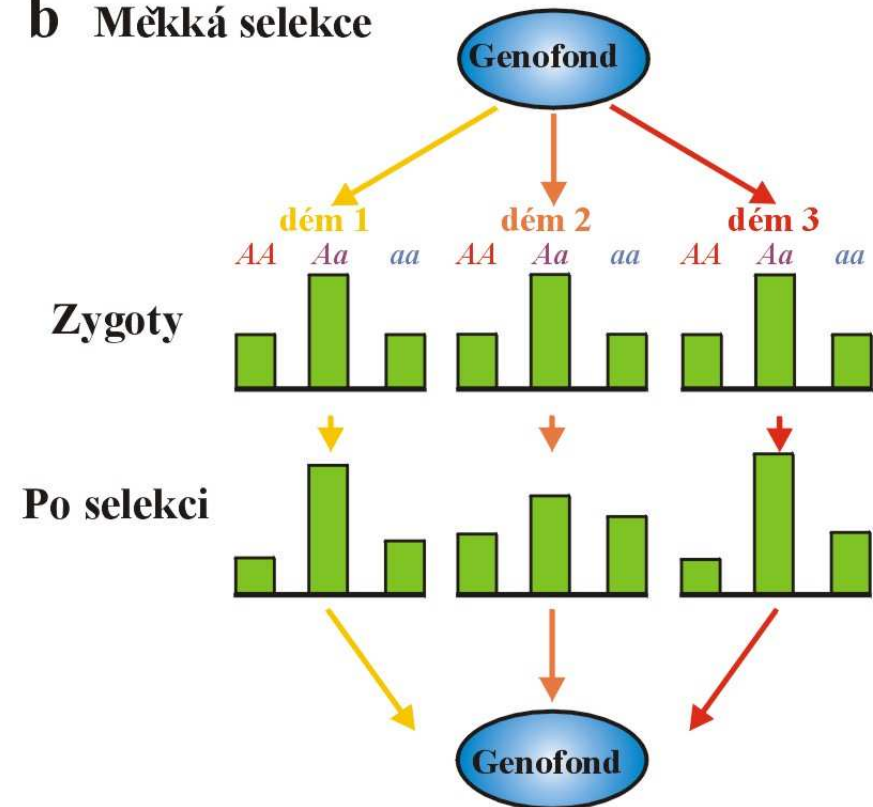
tvrdá

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

3. Antagonistická selekce

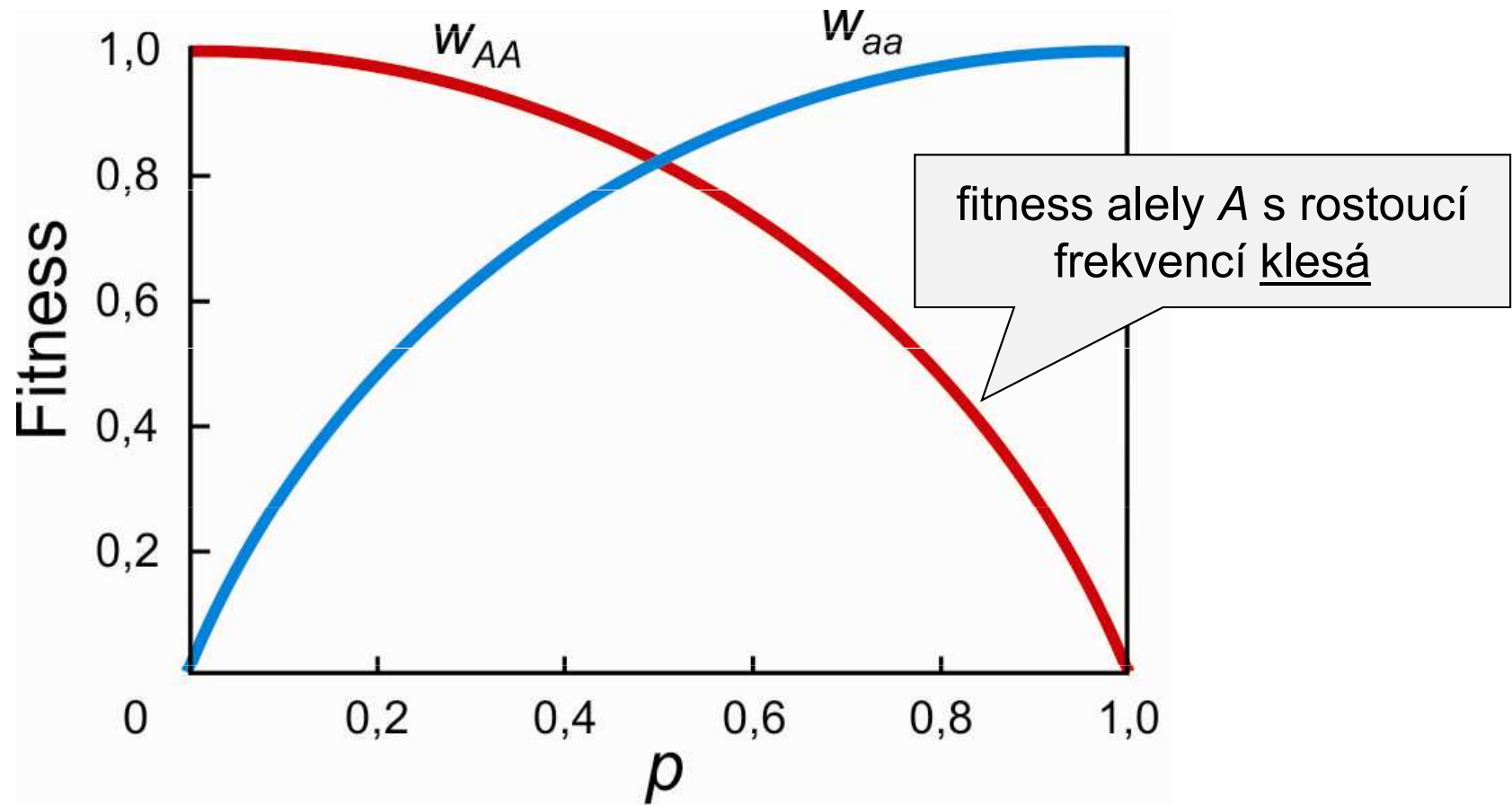
různá pohlaví

různá vývojová stadia

gametická × zygotická fáze

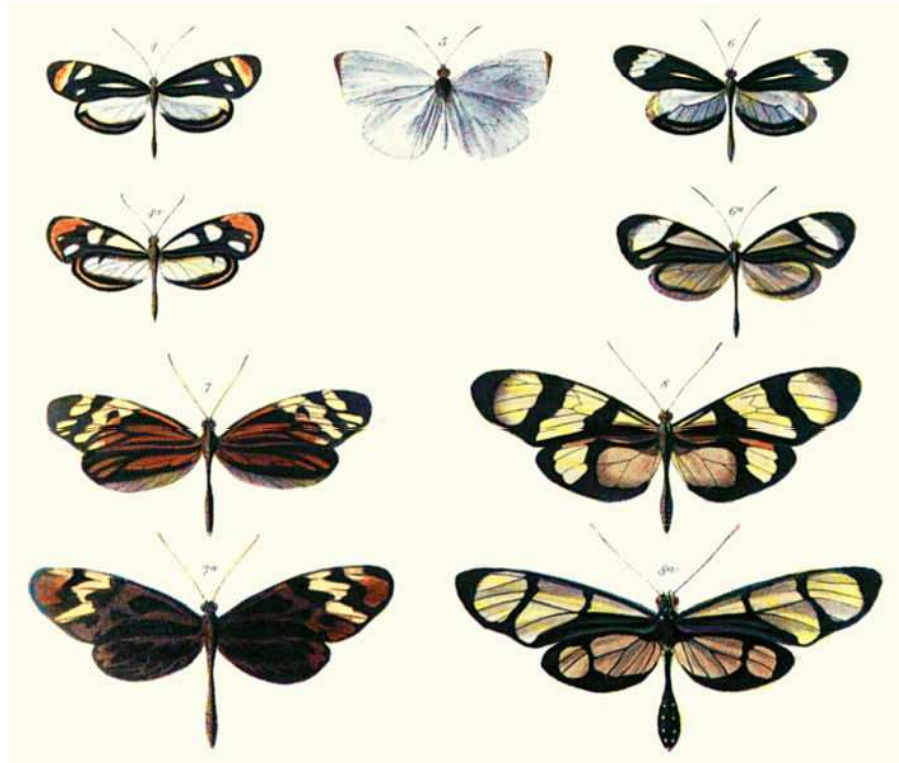
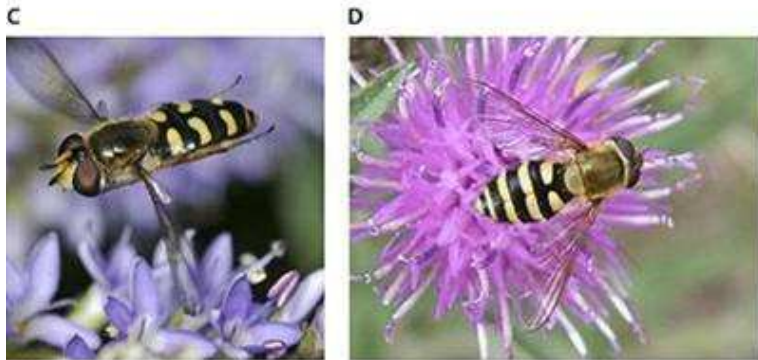
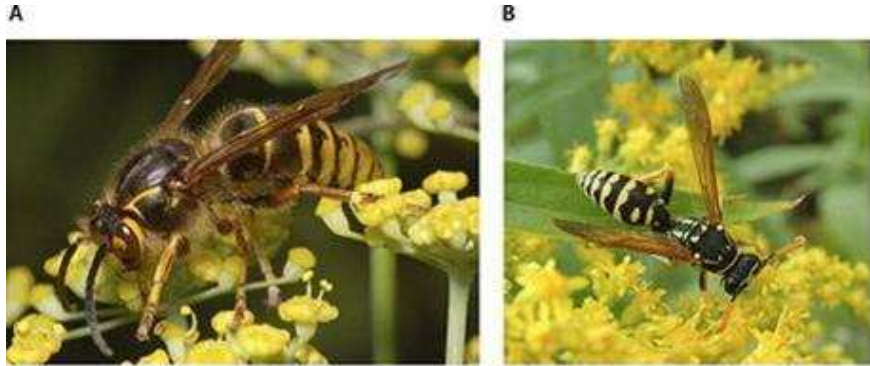
4. Selektce závislá na frekvenci

I. Negativní frekvenčně-závislá selektce

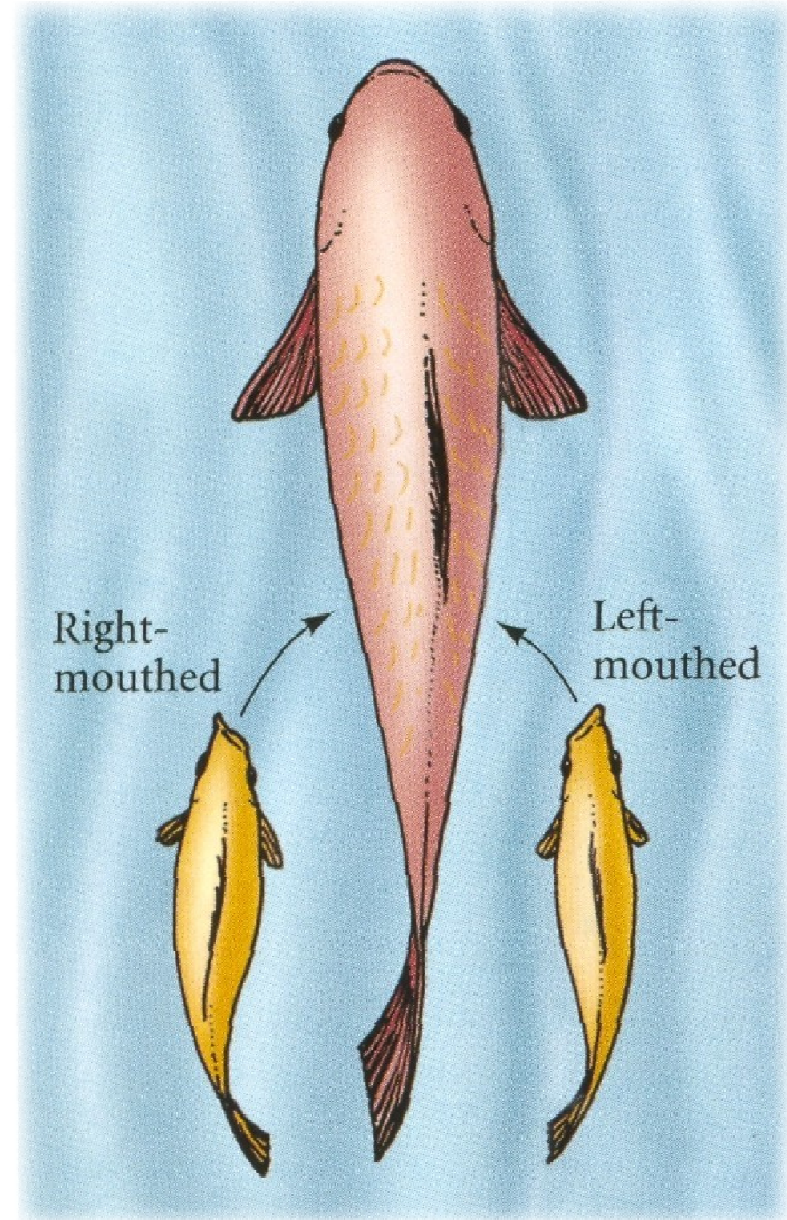


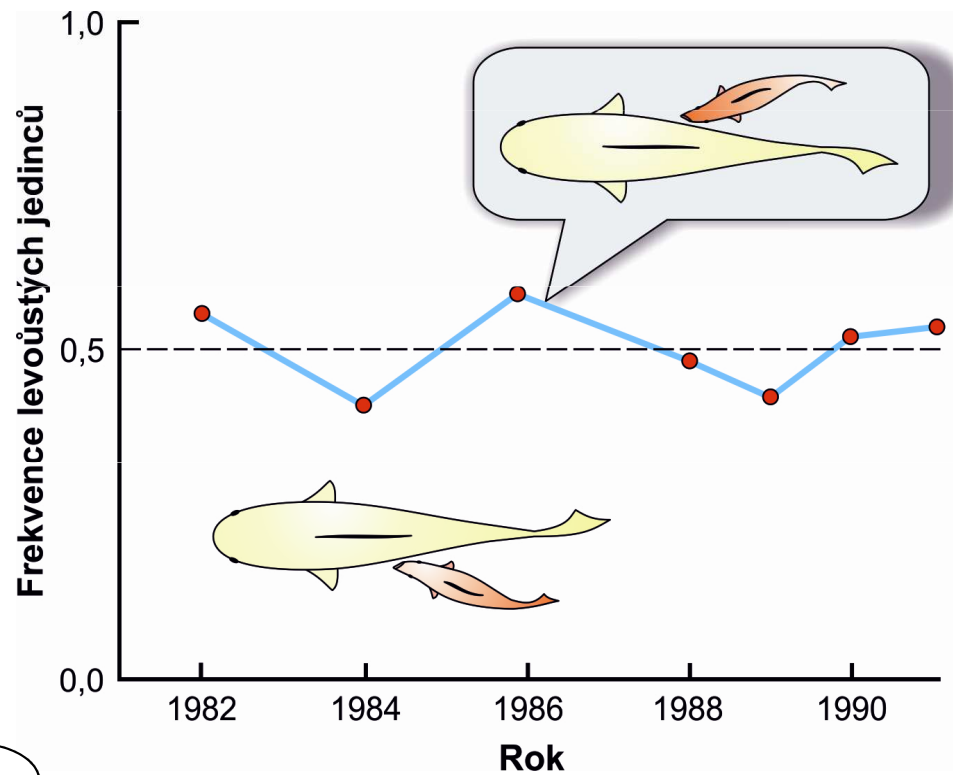
Př.: batesovské mimikry

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

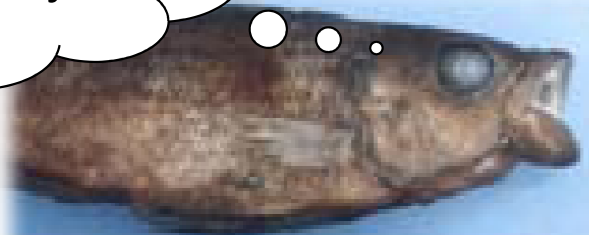


Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganika)





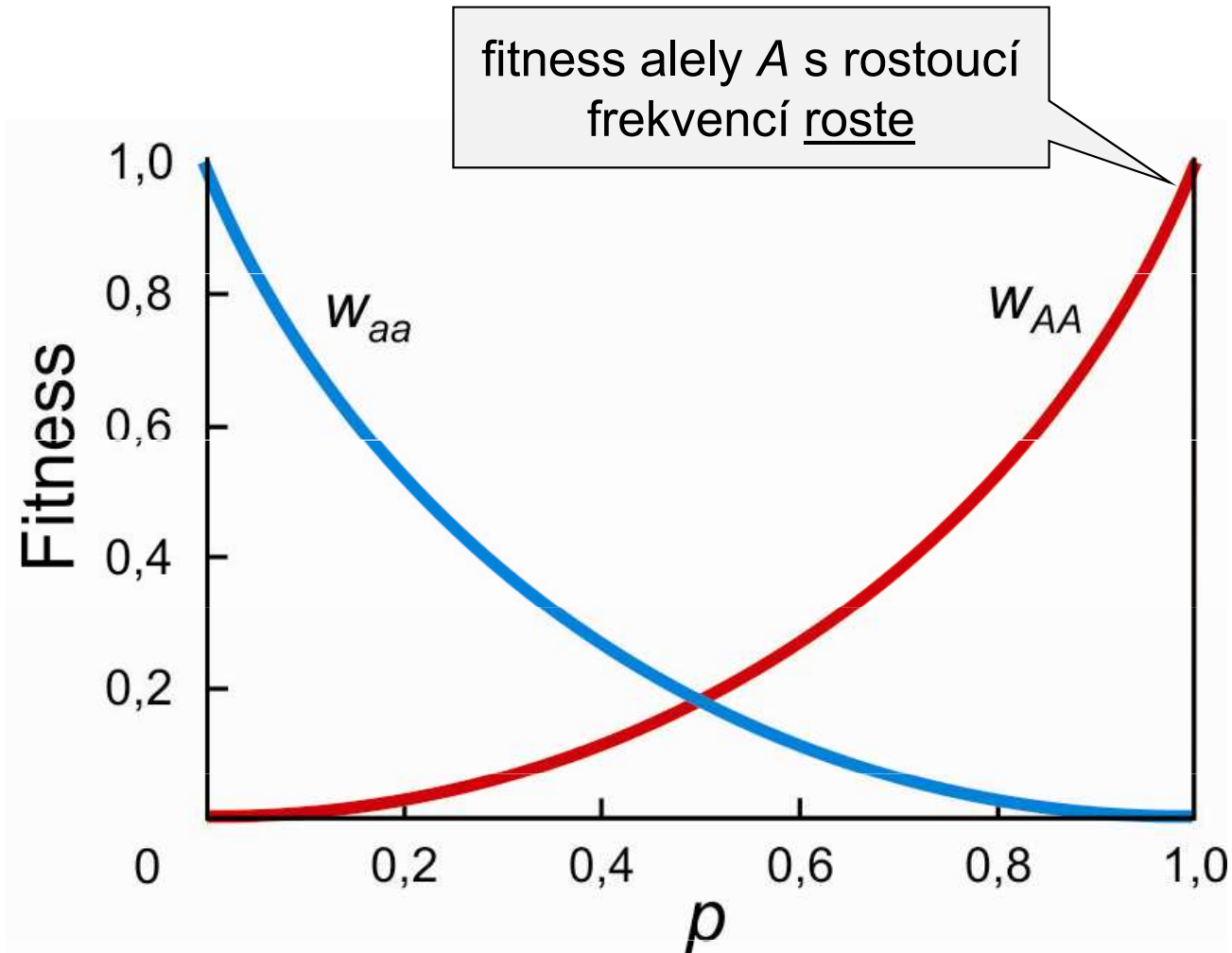
„pravohubý“



„levohubý“

4. Selekcce závislá na frekvenci

II. Pozitivní frekvenčně-závislá selekce



müllerovské mimikry:

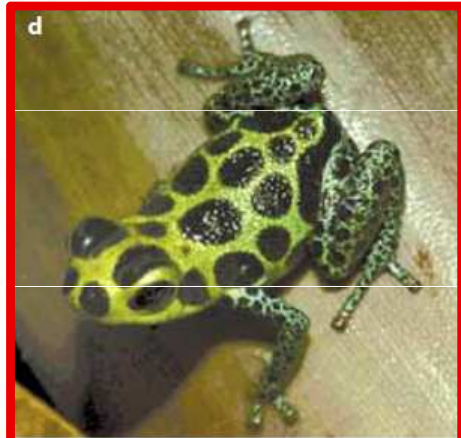
Amereega hahneli
(jedovatá)



Lithodytes lineatus
(neškodná; batesovské mimikry)



R. variabilis
(jedovatá)

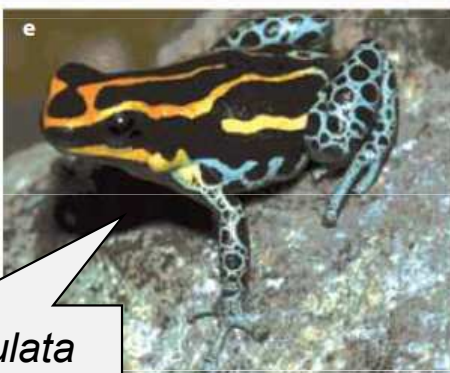


Heliconius melpomene



H. erato

R. ventrimaculata
(jedovatá)

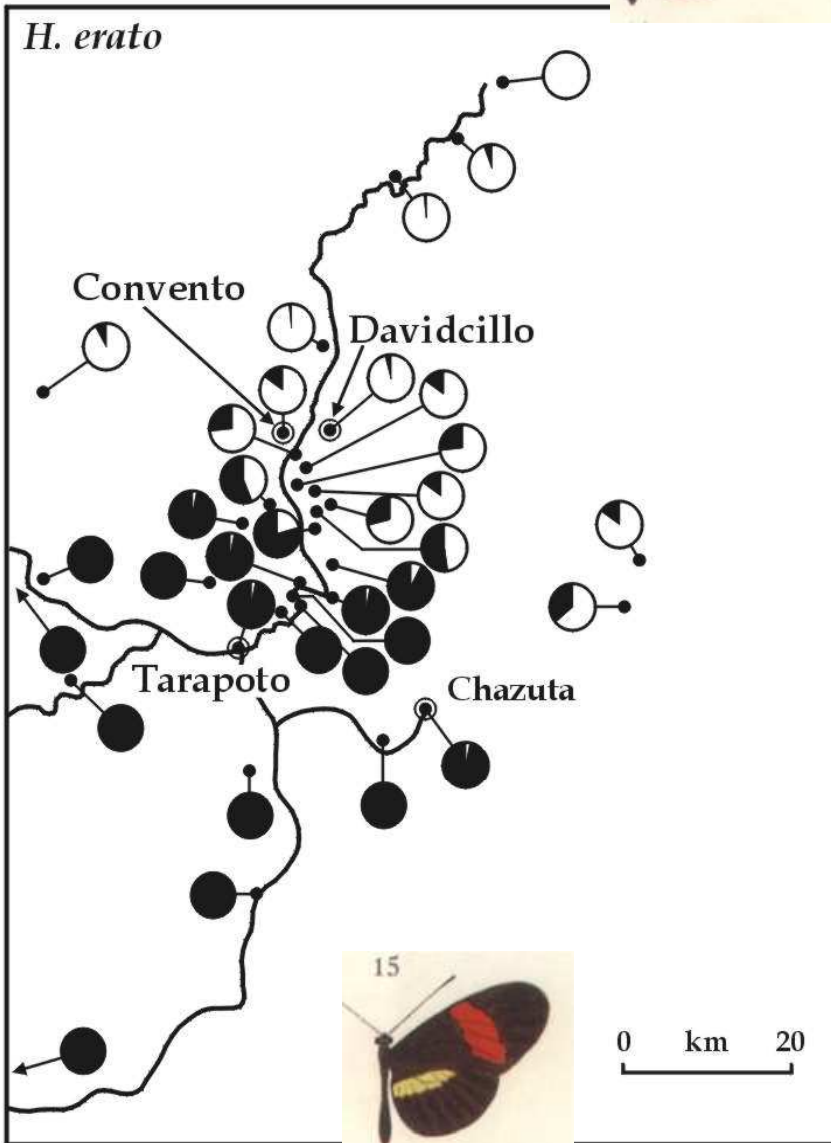


Ranitomeya imitator
(d,f; jedovatá)

Heliconius erato



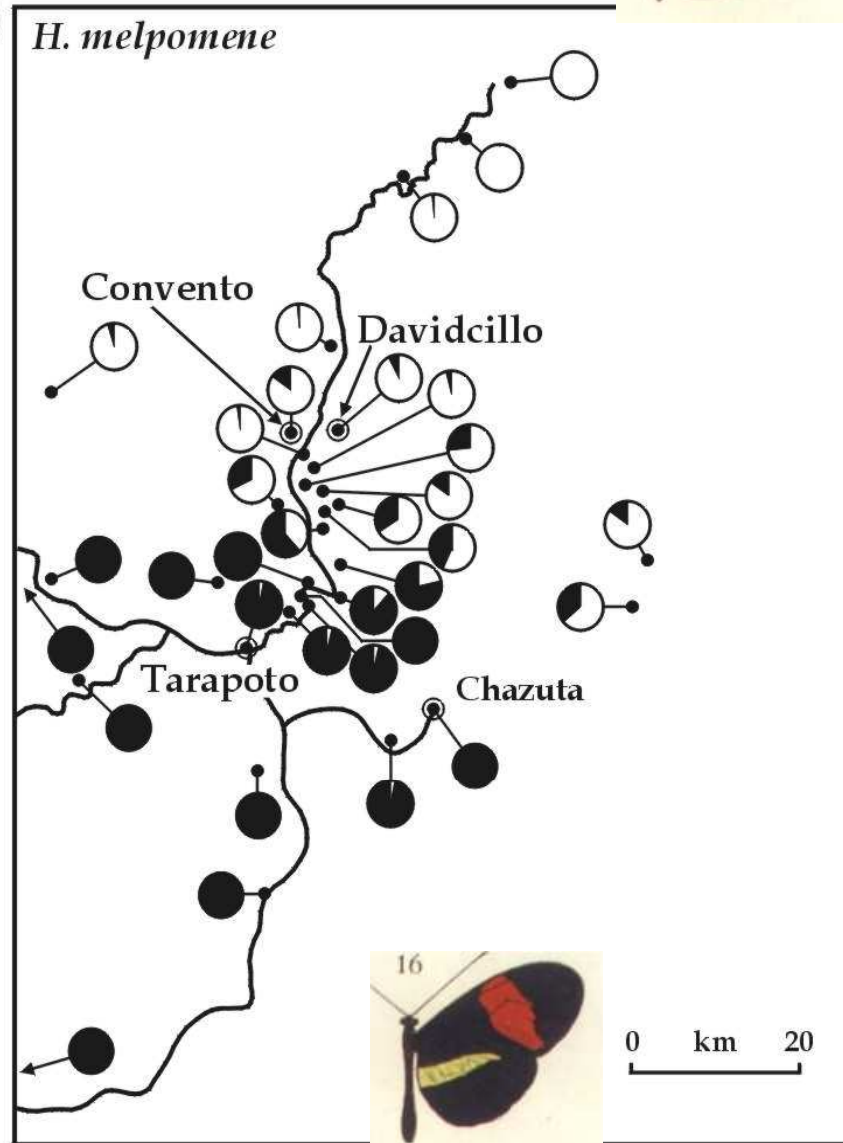
(a)



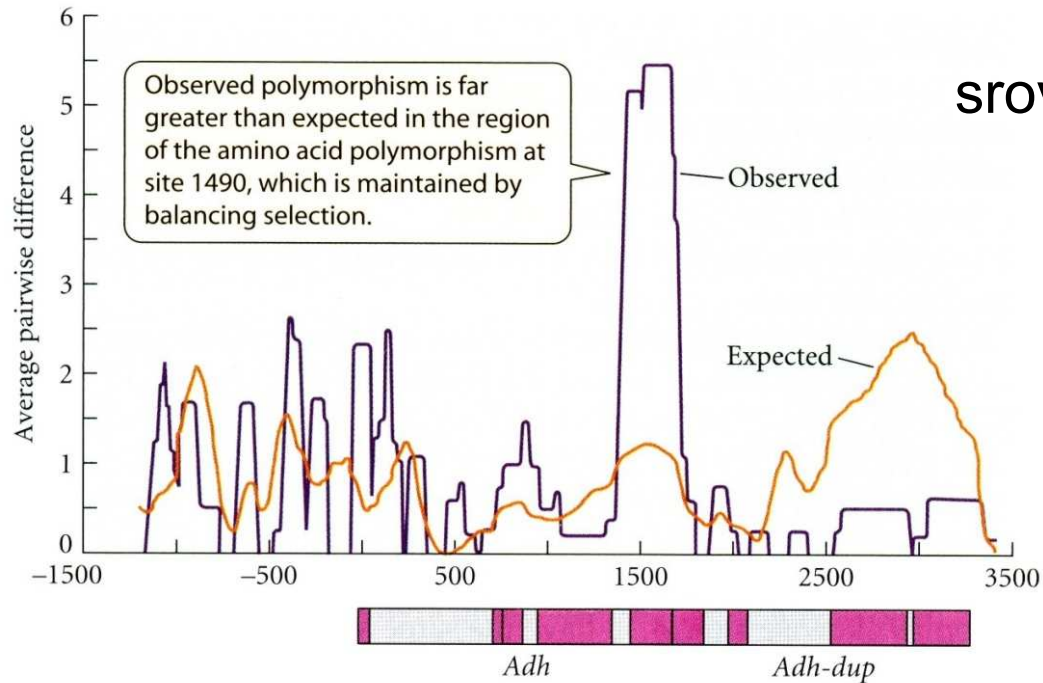
H. melpomene



(b)



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

