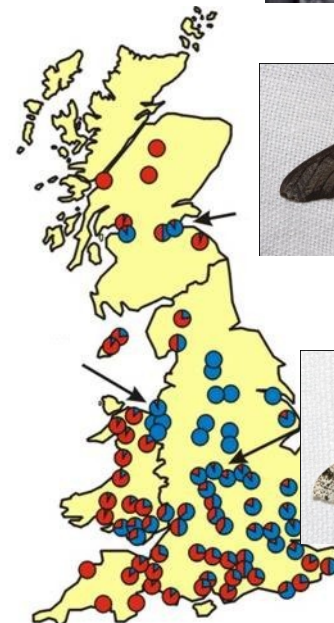
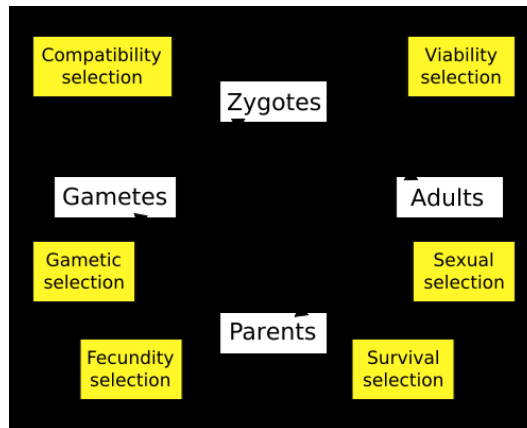
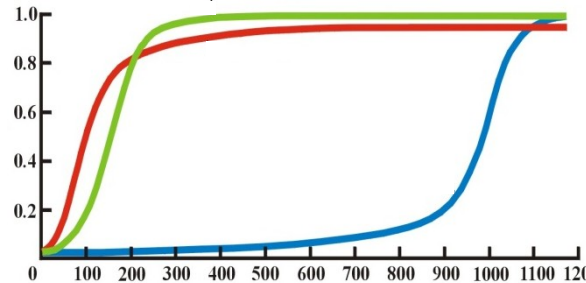
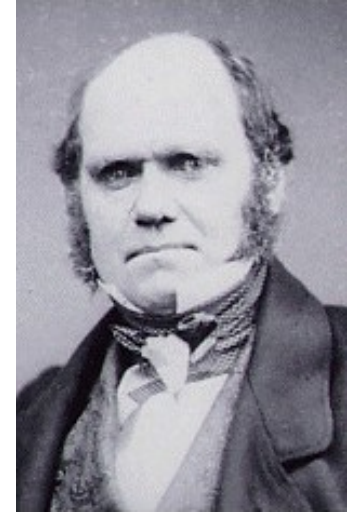
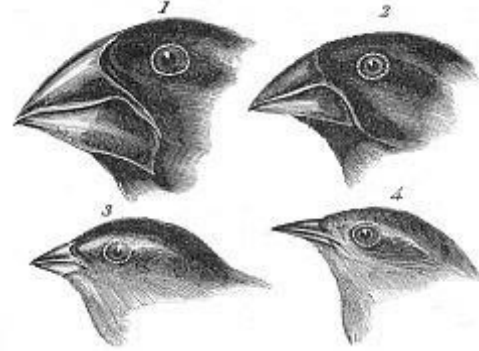


# PŘÍRODNÍ VÝBĚR (SELEKCE)

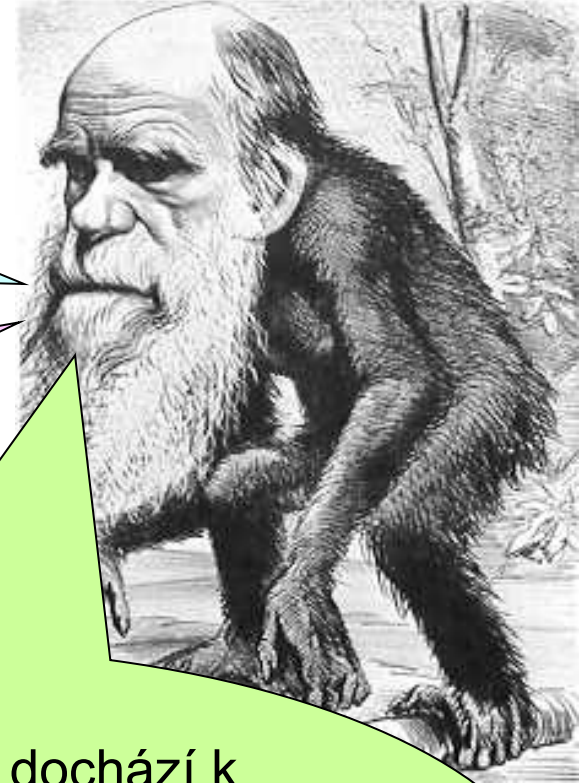


# Evoluce přírodním výběrem

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, $s$

$w = 1 - s$

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

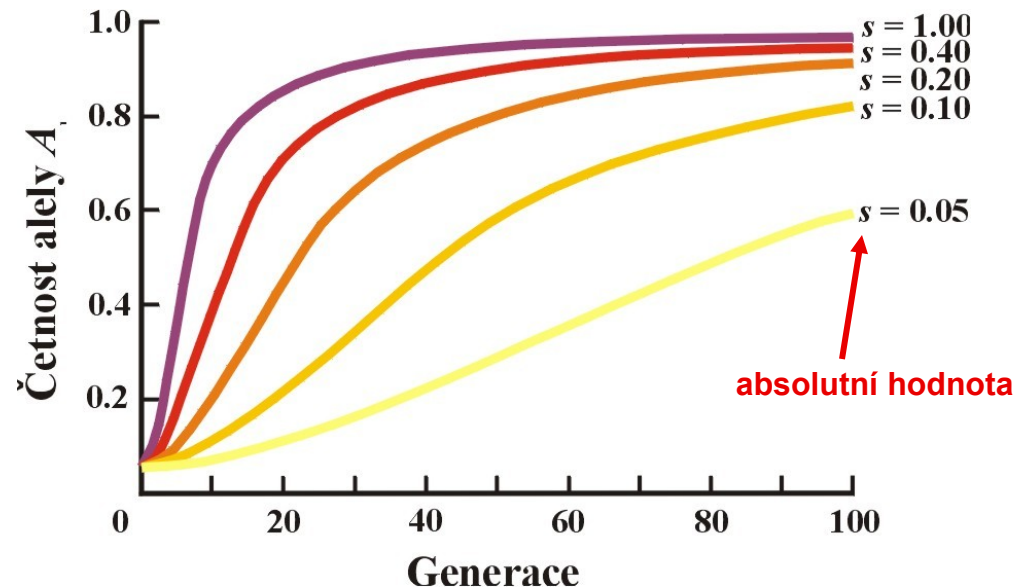
- $p, q$  = četnosti alel
- $\Delta p$  = změna  $p$

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

pokud  $s$  kladné, změna záporná

změna největší při  $p=q=0,5$

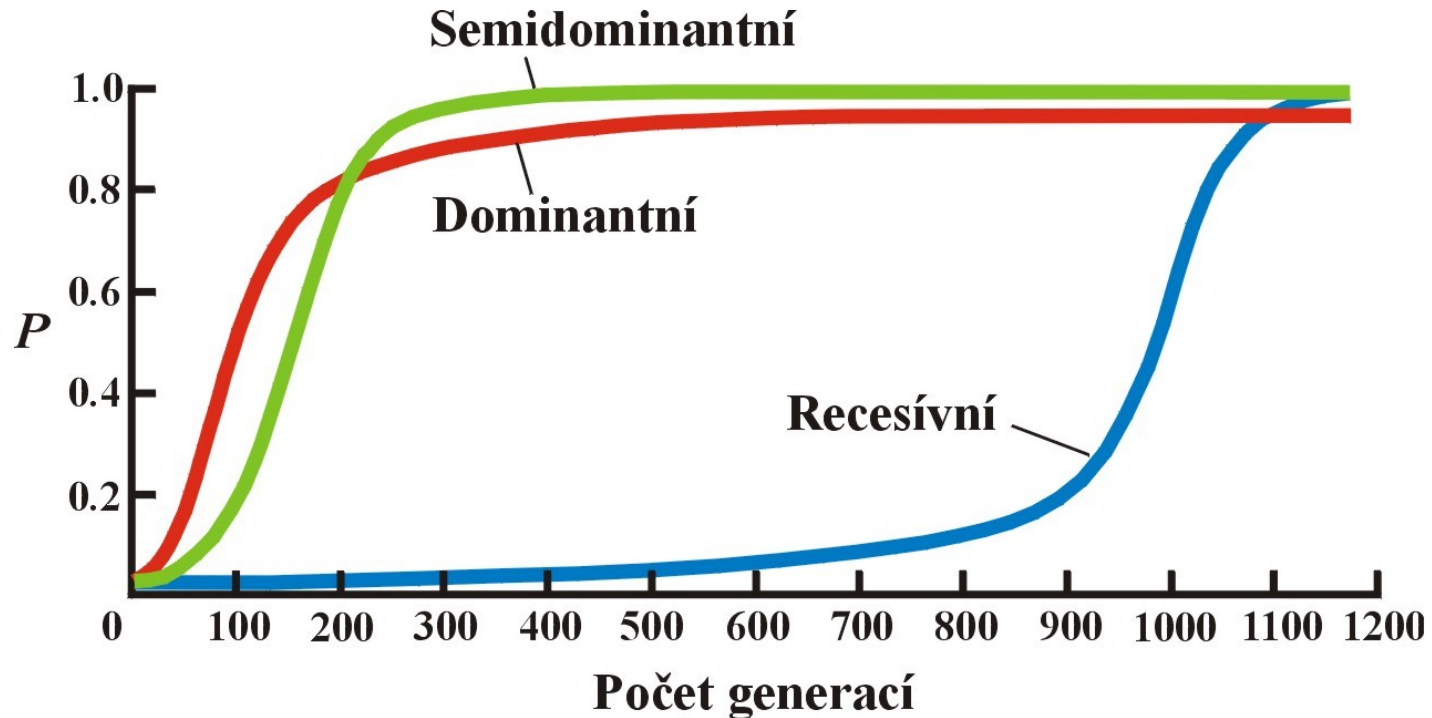
nepřímo úměrné průměrné fitness populace  
 $\Rightarrow$  s klesající frekvencí nevýhodné alely  
 (tj. rostoucí frekvencí výhodné alely)  
 se evoluce zpomaluje



# Selekce a dominance

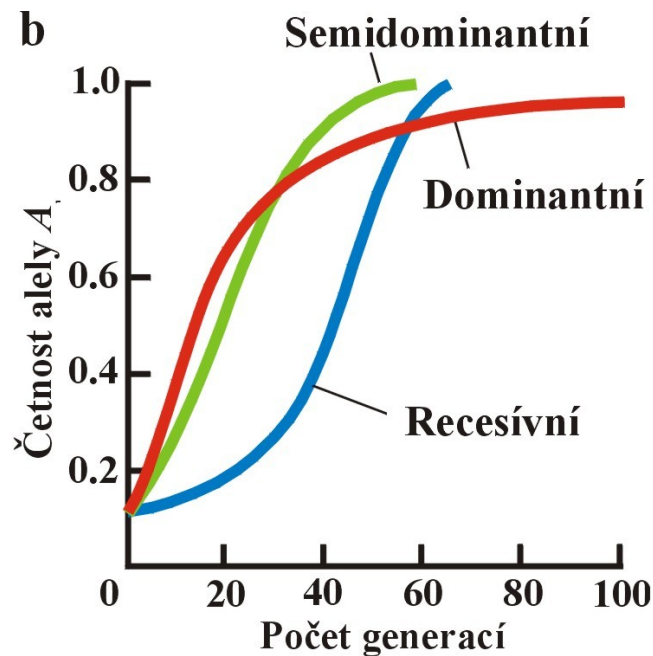
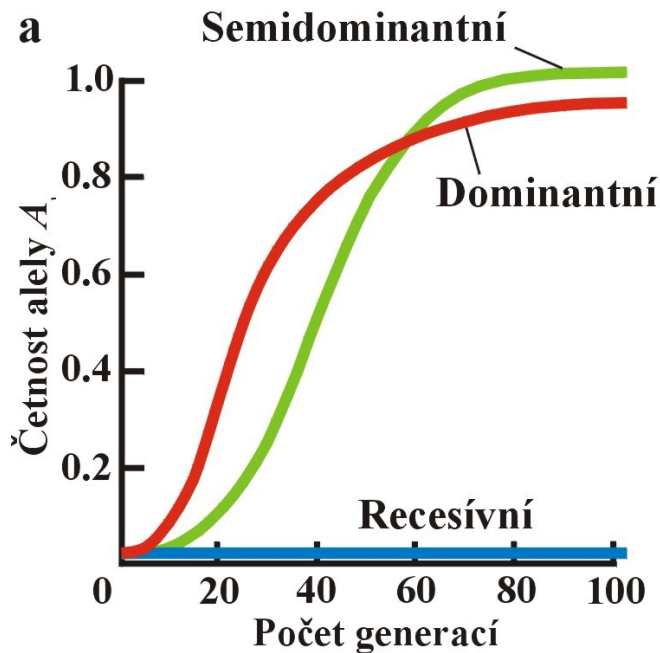
stupeň dominance,  $h$ :

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

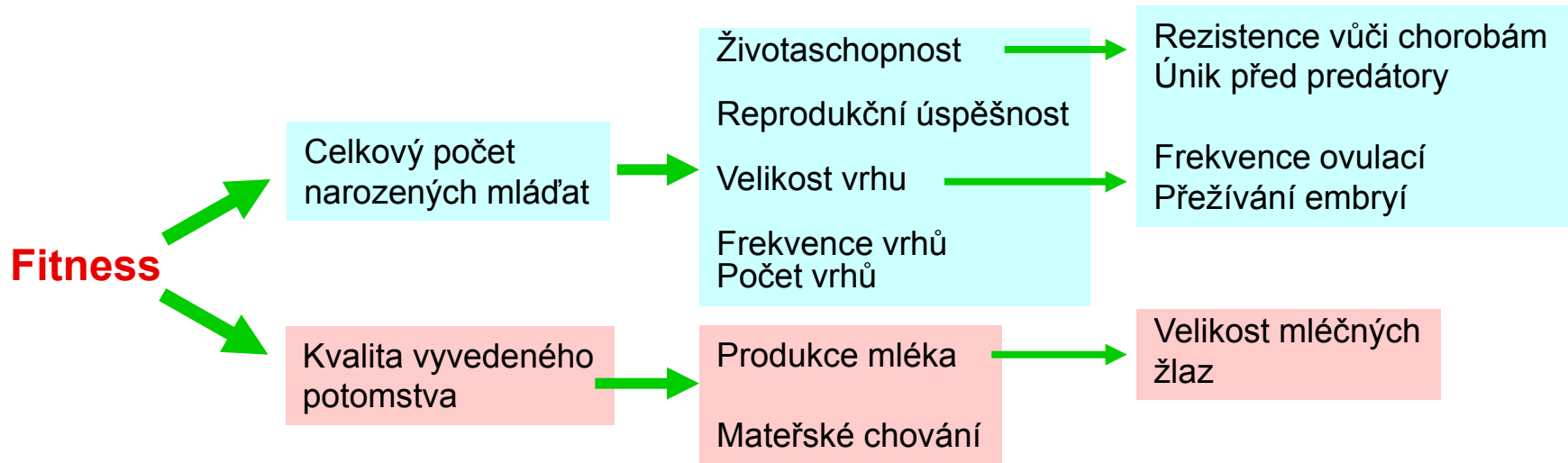


# Selekce a dominance

vliv počáteční frekvence alely:



## Komponenty fitness:

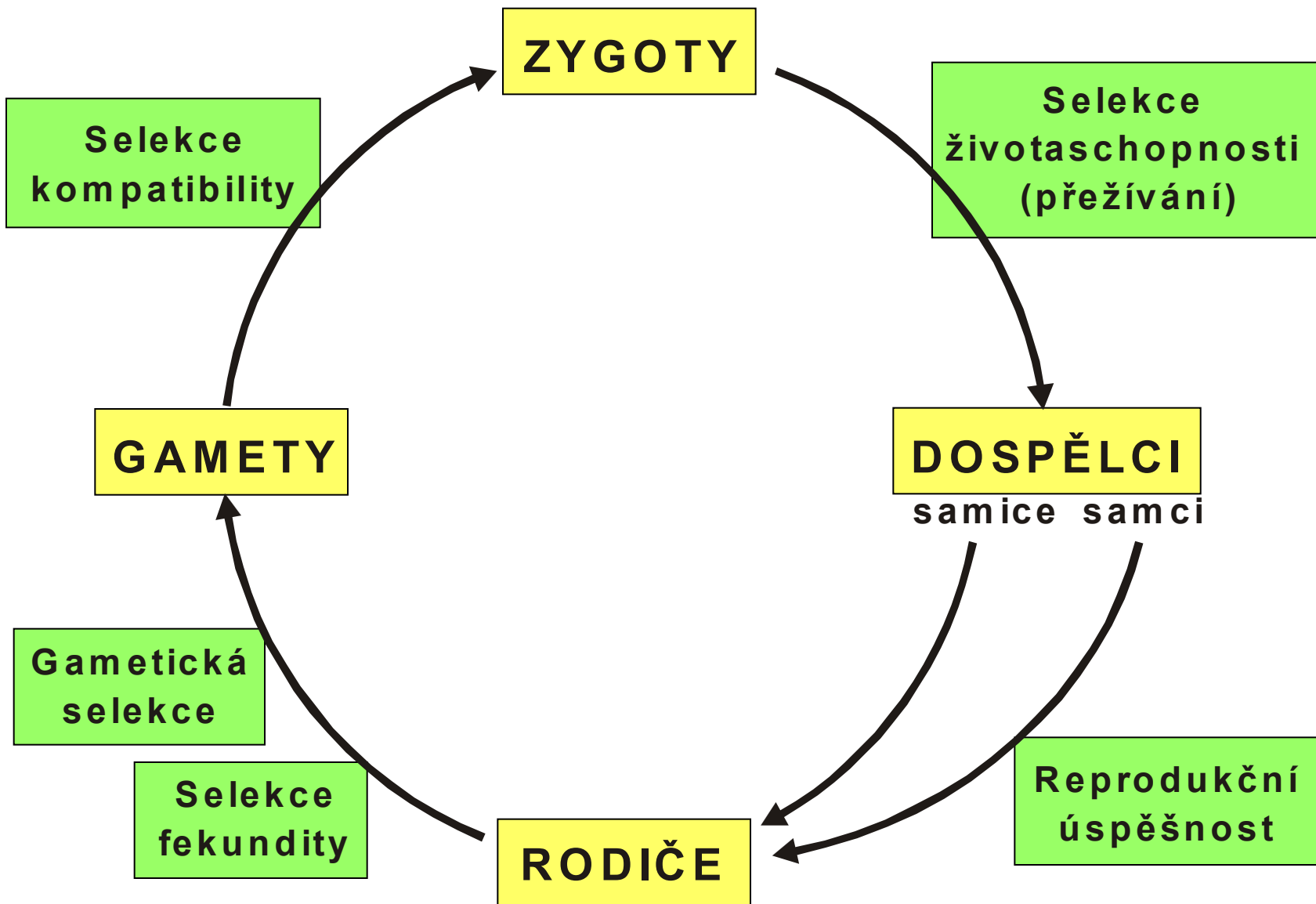


## zygotická selekce:

- životaschopnost
- rozmnožovací úspěšnost
- fekundita

## gametická selekce:

- životaschopnost gamet
- fertilizační úspěšnost
- zvýhodnění při segregaci





# Studium přírodního výběru:

## 1. korelace alelových četností mezi populacemi

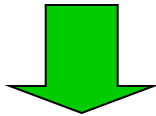
*Adh<sup>F</sup>* u *D. melanogaster*



# Studium přírodního výběru:

2. odchylky od očekávaných genotypových četností (HW)

3. změny znaku v čase:

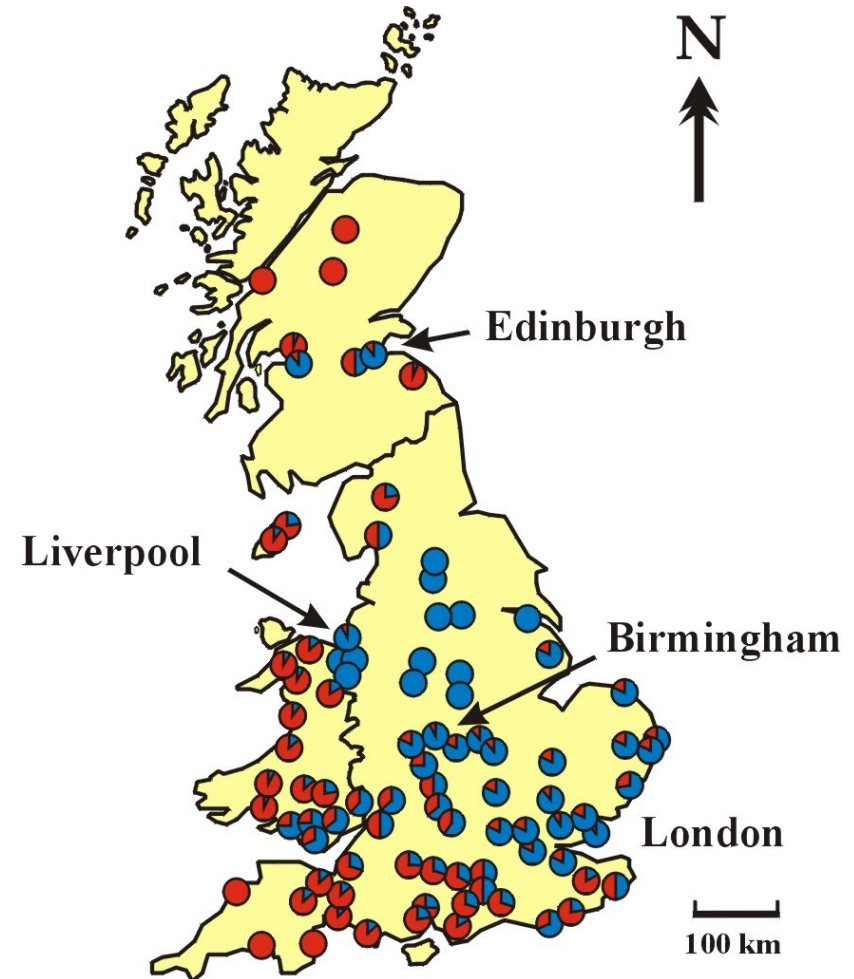


průmyslový melanismus  
*B. betularia* v Británii



● „typica“

● „carbonaria“

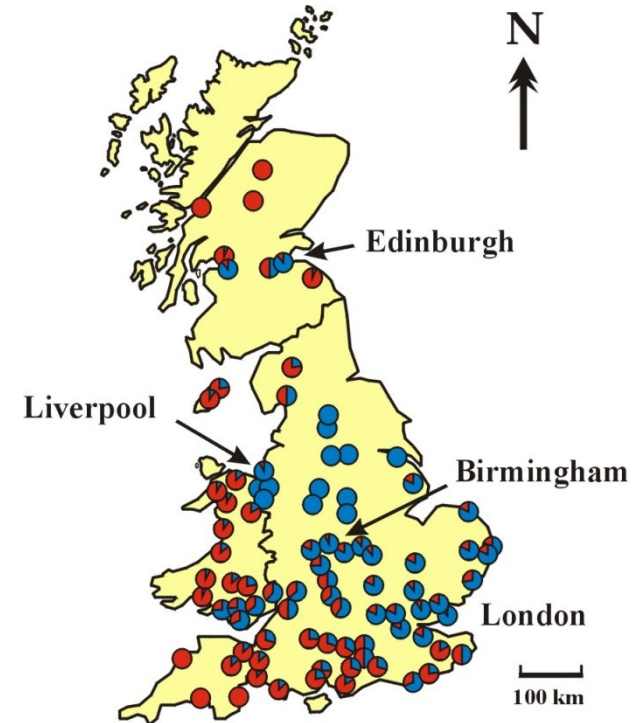


# Studium přírodního výběru:

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

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

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)



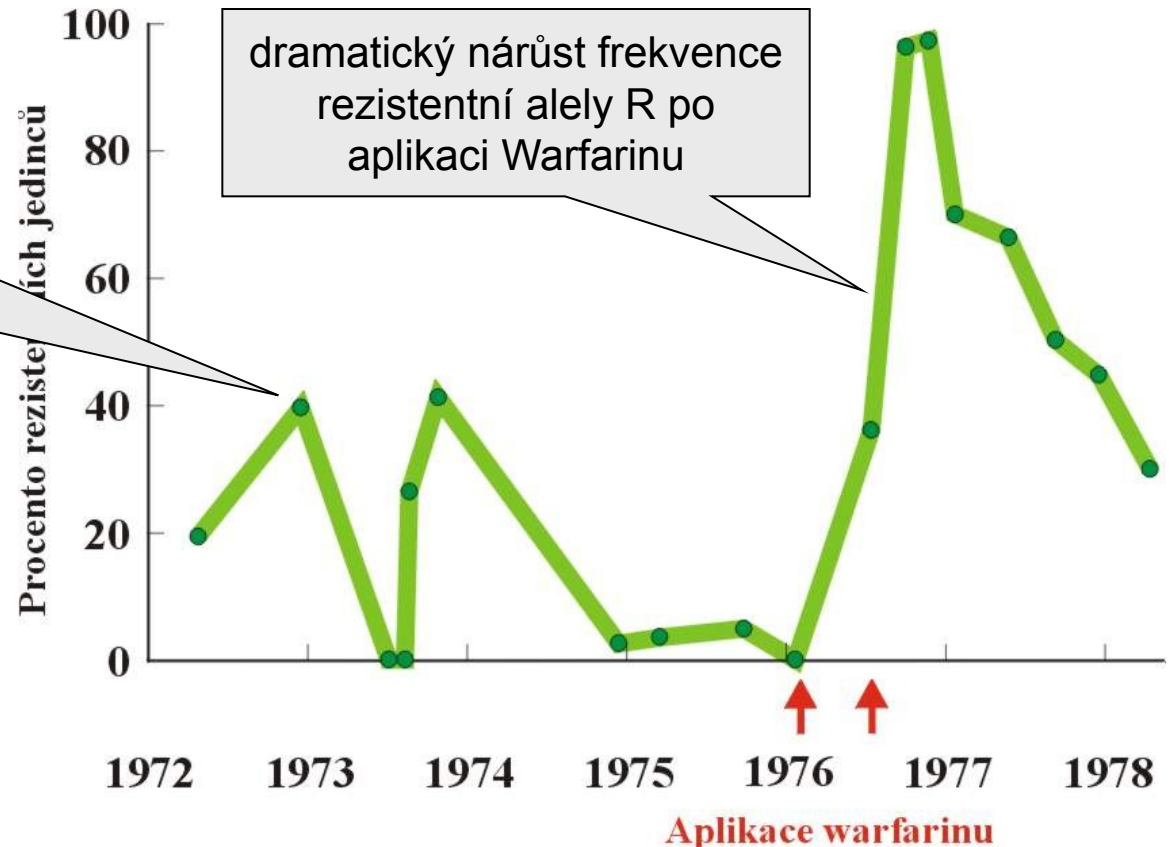
# Studium přírodního výběru:

## 5. vznik rezistence

## Warfarin (potkan):

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

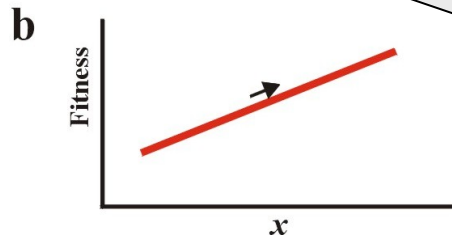
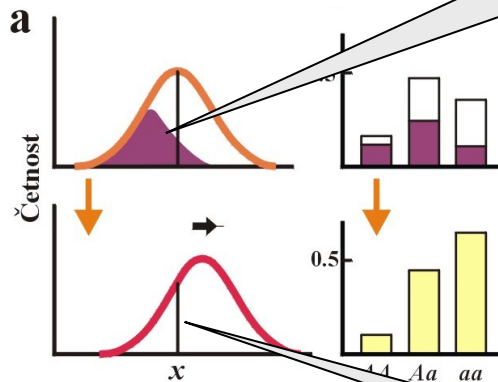
alela R je vzhledem k rezistenci *dominantní*, ale vzhledem ke zvýšené potřebě vit. K *recesivní*



# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

**usměrňující**

tyto fenotypy jsou  
odstraňovány selekcí

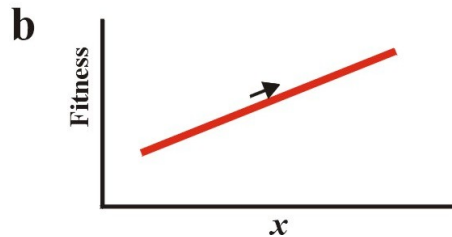
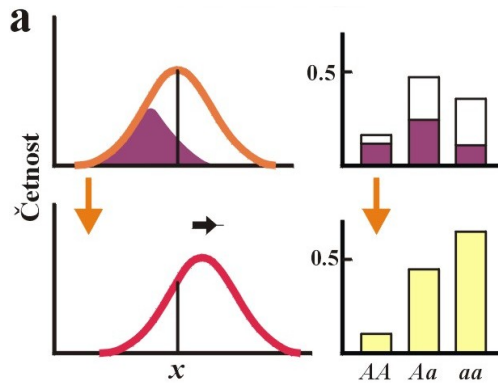


původní průměr

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

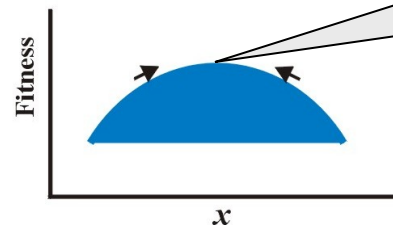
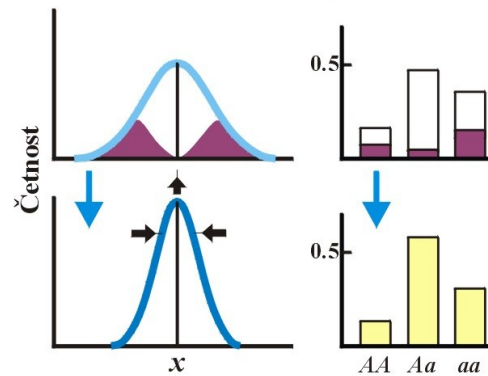
# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

## usměrňující



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

## stabilizující



- stabilní prostředí
- průměr stejný
- menší rozptyl

nejvyšší fitness  
mají jedinci s  
průměrným  
fenotypem

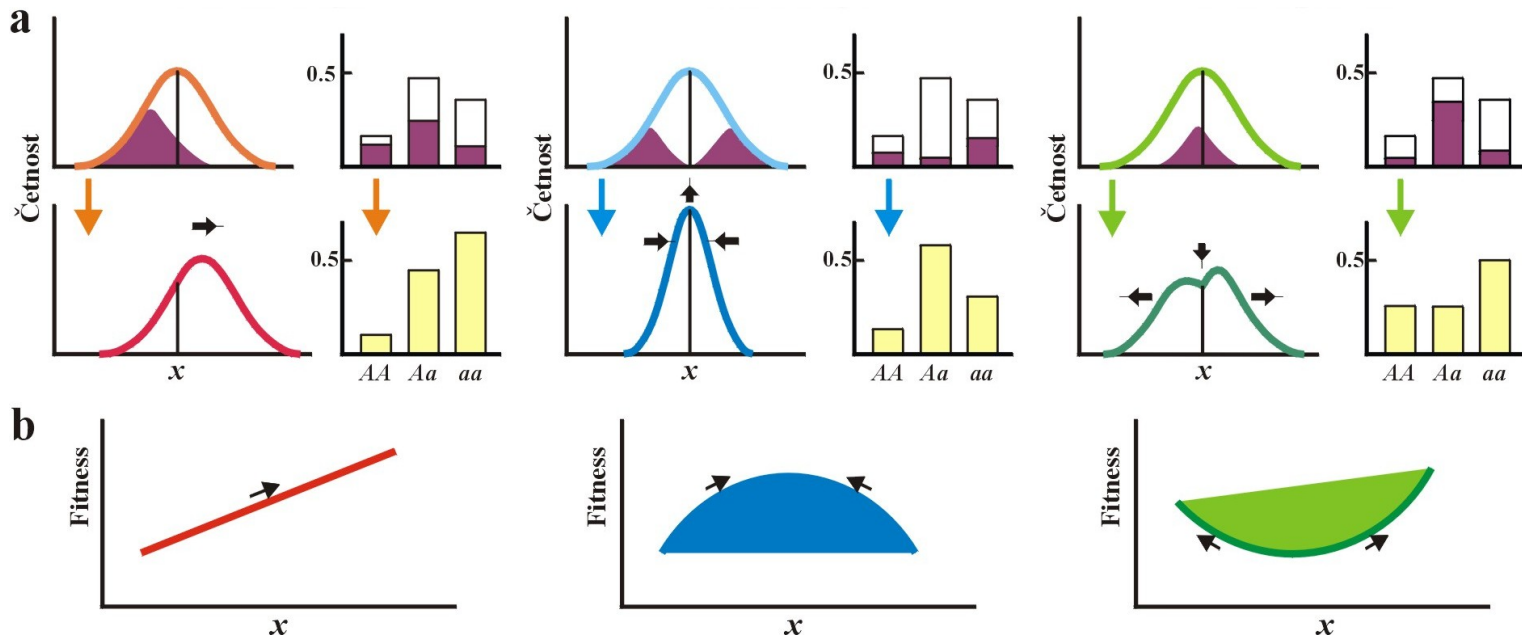


# Vztah fenotypu a fitness: základní selekční režimy

## usměrňující

## stabilizující

## disruptivní

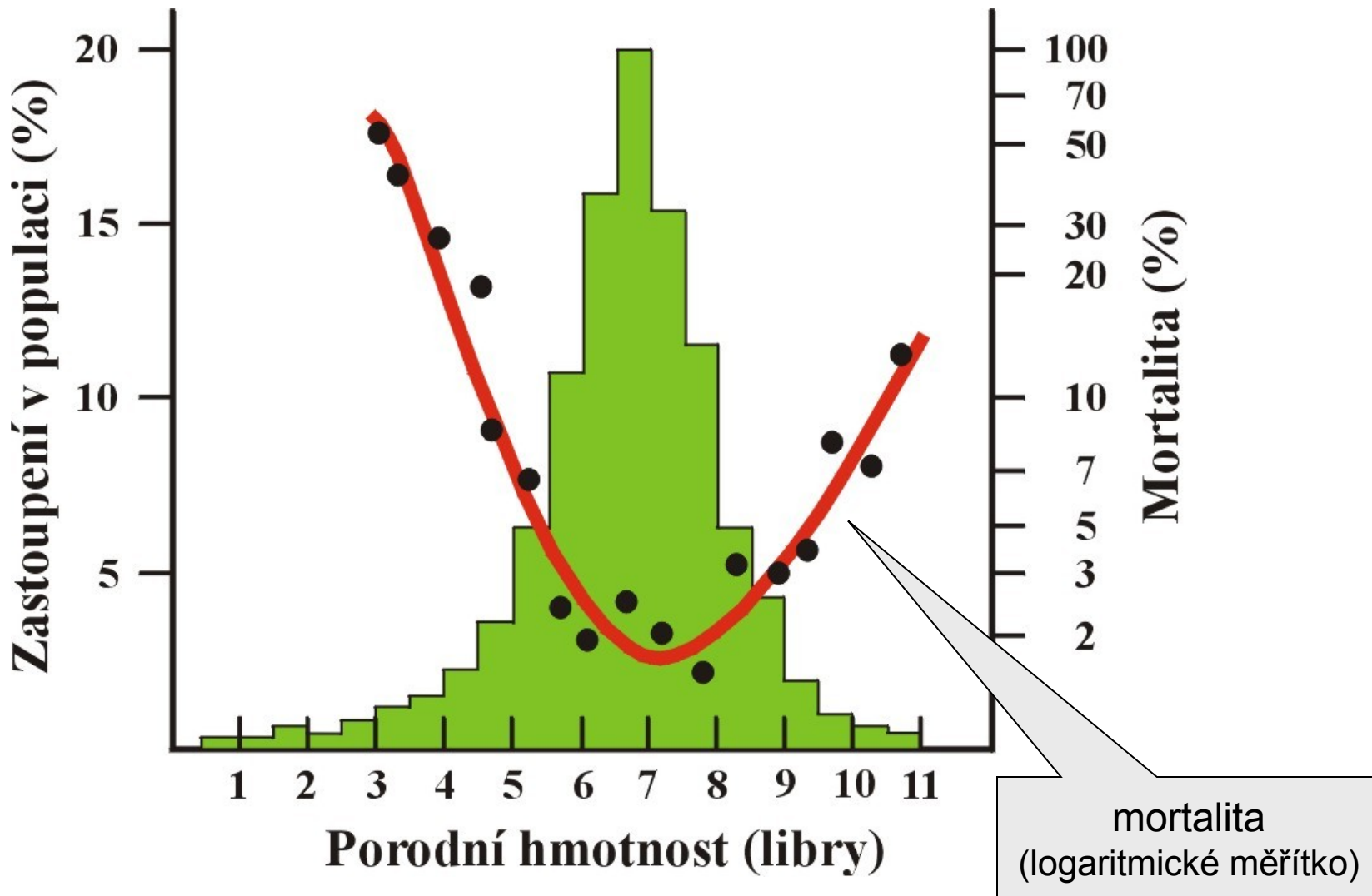


- konzistentní změna prostředí
- posun průměru
- stejný rozptyl
- **purifikující selekce**

- stabilní prostředí
- průměr stejný
- menší rozptyl

- 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



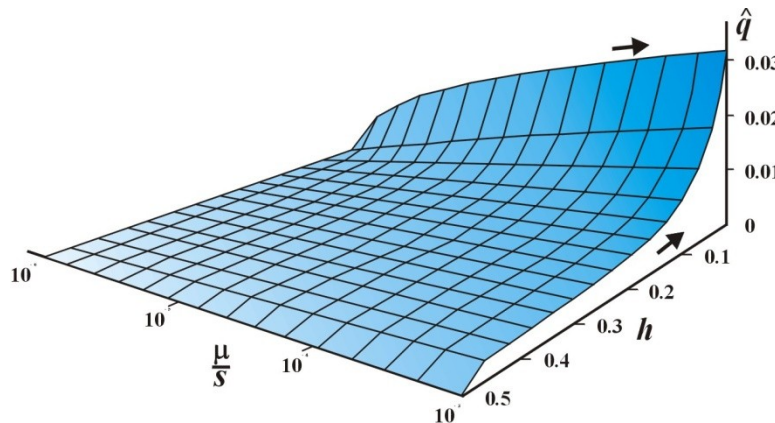
dominance:

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

rovnováha

recesivita:

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



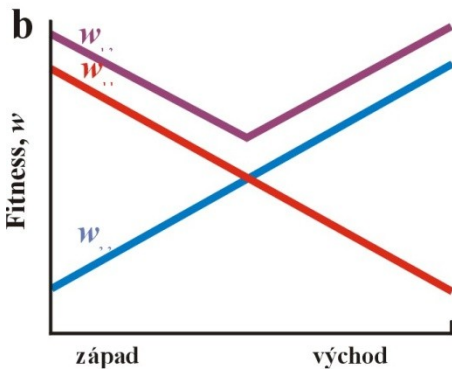
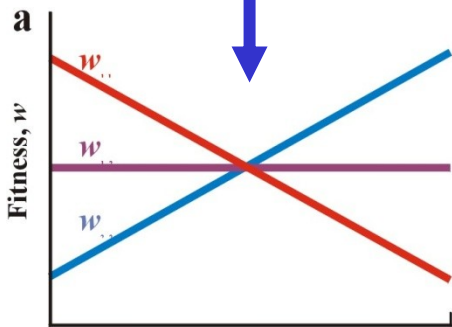
**Mullerův-Haldaneův princip:**

Bez ohledu na dominanci/recesivitu škodlivé mutace je její vliv na snížení fitness populace **nezávislý na tom, do jaké míry je škodlivá.**

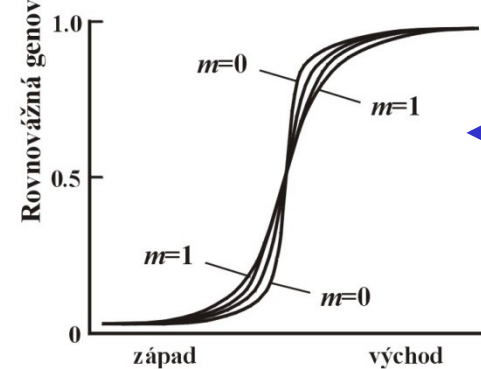
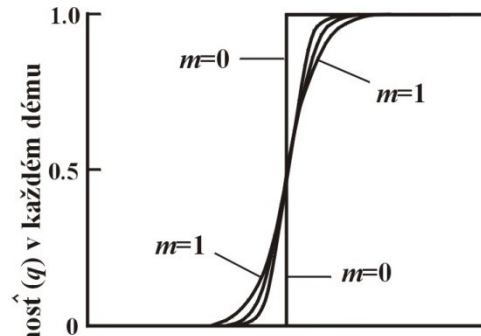
# Selekce a polymorfismus II. Vztah selekce a migrace

opakovaný „vtok“ škodlivé alely × její eliminace selekcí

$w_{12}$  intermediární



rovnováha



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

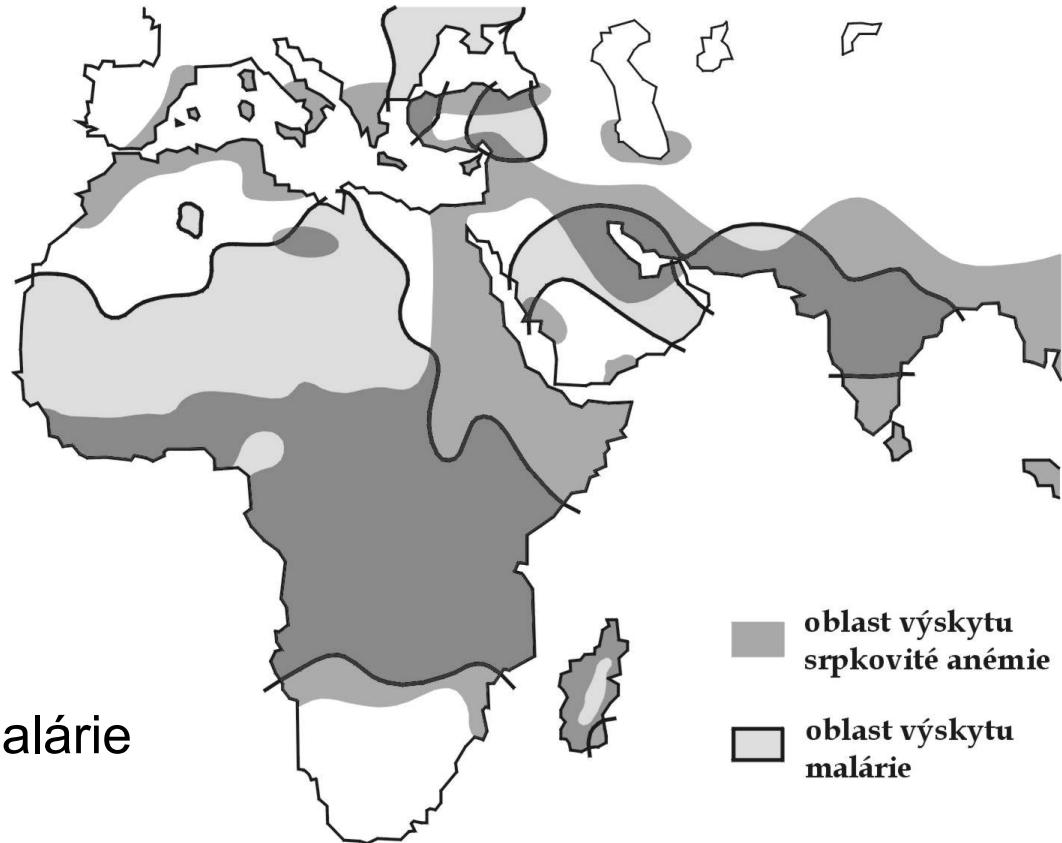
divergence mezi démy

$w_{12}$  vyšší

# Selekce a polymorfismus III. Balancující selekce

## 1. Selektivní výhoda heterozygotů (superdominance, heteróze)

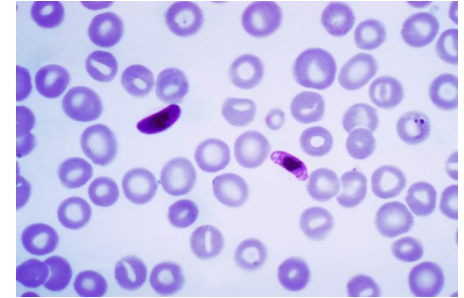
$$W_{11} < W_{12} > W_{22}$$



Př.: srpkovitá anémie a malárie

# Srpkovitá anémie a malárie

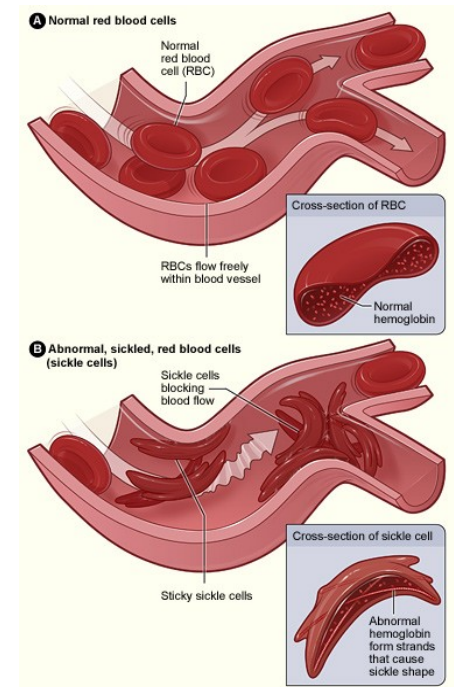
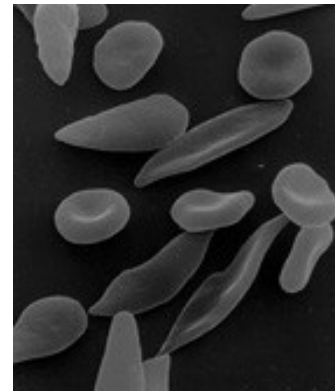
- před ca. 2000 lety expanze Bantuů → vypalování savan a pralesů  
→ růst populační hustoty  
→ vhodné podmínky pro komáry *Aedes gambiae*,  
hostitele zimničky tropické (*Plasmodium falciparum*)  
⇒ výskyt **malárie**



- **srpkovitá anémie:**  
alela S: substituce 1 AA v genu  $\beta$ -Hb → při nízkých koncentracích  $O_2$   
tvorba podlouhlých krystalů → **chudokrevnost** (anémie)
- AS – mírná 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

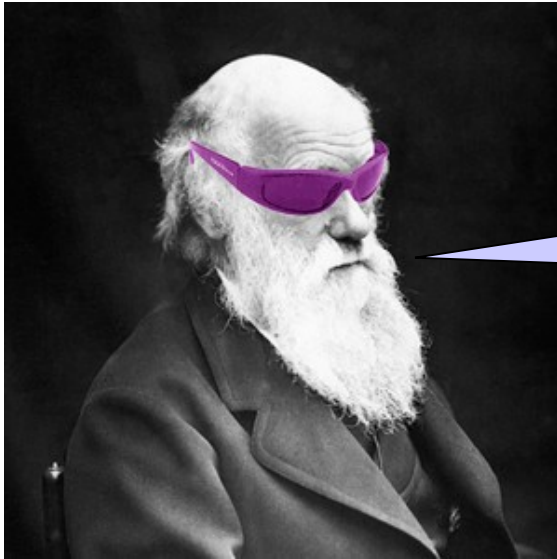
- poč. frekvence:  $p_C \approx 0$ ;  $p_S \approx 0$ ;  $p_A \approx 1$

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

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

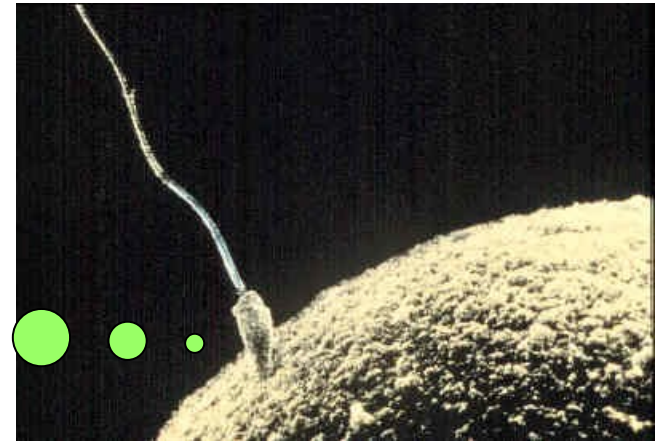
- $\rightarrow a_C \approx -0,02$ ;  $a_S \approx 0,06 \Rightarrow$  **frekvence alely S stále roste**

**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

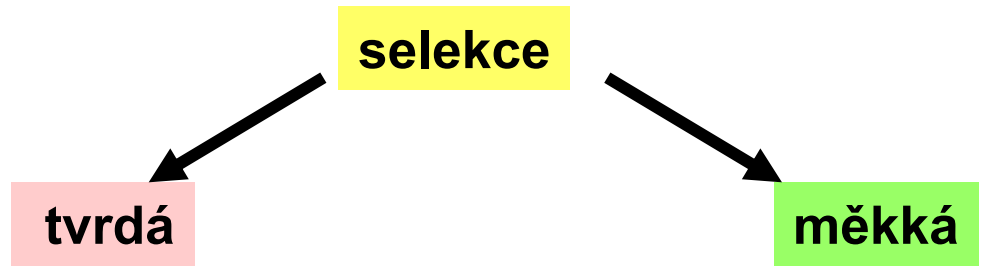
## 2. Selekcce v proměnlivém prostředí

proměnlivost prostředí

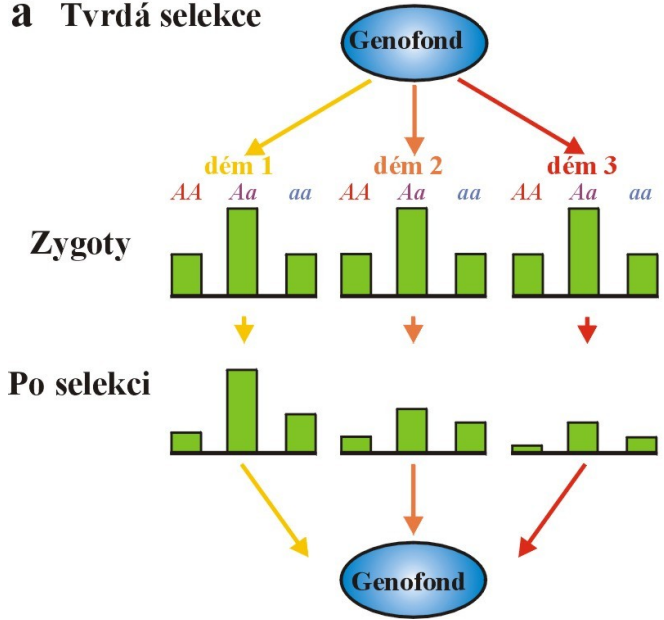
```
graph TD; A[proměnlivost prostředí] --> B["• v čase  
• v prostoru"]; A --> C["• v hrubém měřítku  
(jedenkrát za život)  
• v jemném měřítku  
(vícekrát za život)"];
```

- v čase
- v prostoru

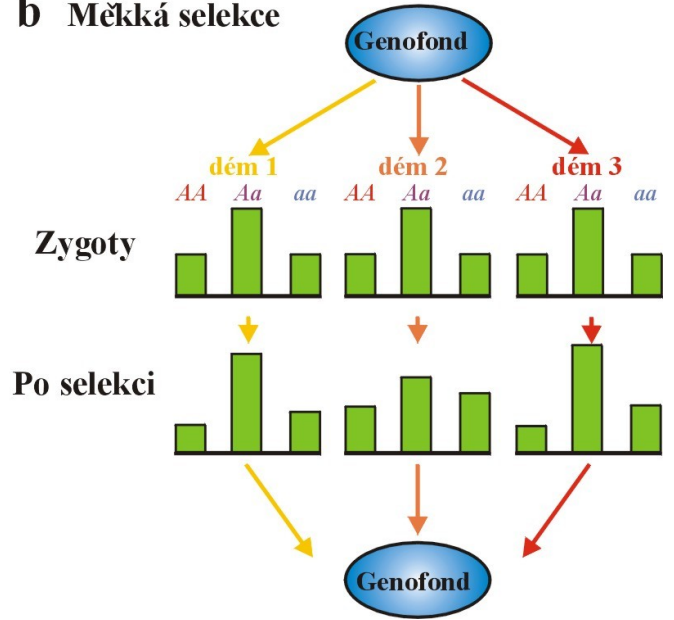
- **v hrubém měřítku**  
(jedenkrát za život)
- **v jemném měřítku**  
(vícekrát za život)



**a Tvrdá selekce**



**b Měkká selekce**



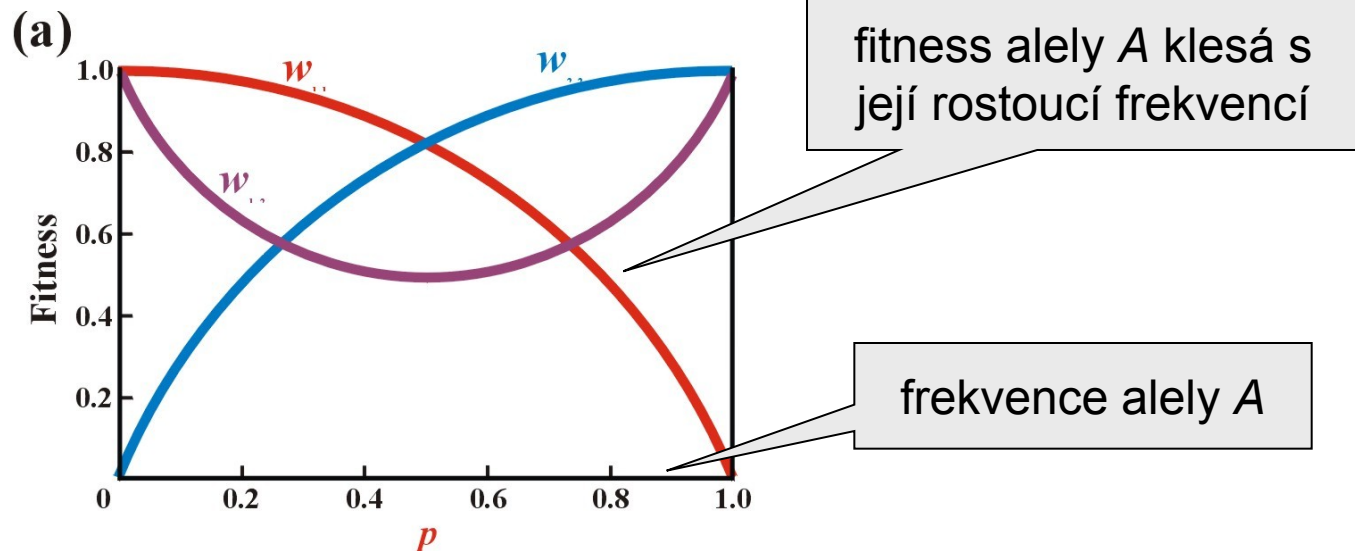
prostředí proměnlivé **v hrubém měřítku** a **měkká selekce** budou v populaci udržovat polymorfismus **s vyšší pravděpodobností** než proměnlivost v jemném měřítku a tvrdá selekce

## Selekce udržující polymorfismus

### 3. Antagonistická selekce

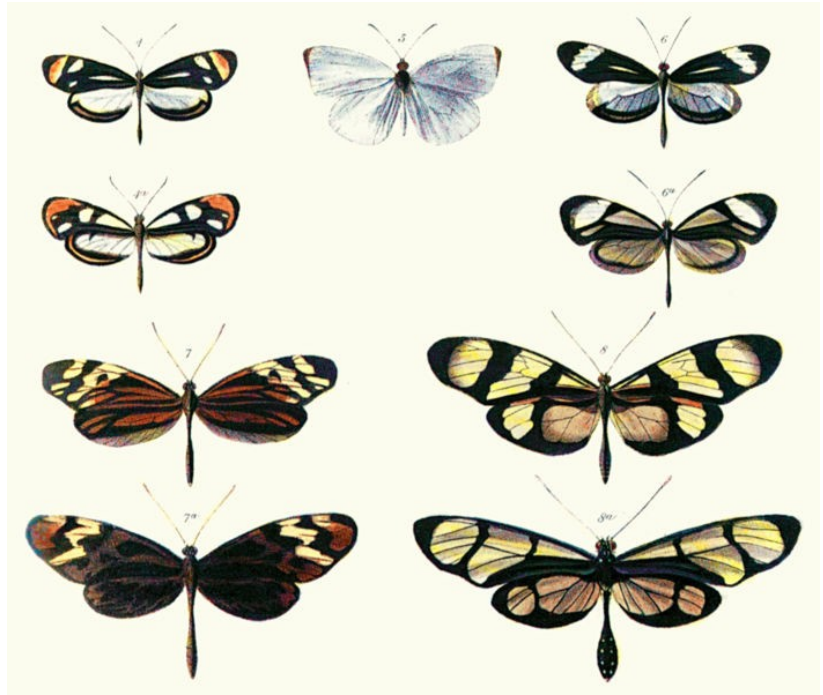
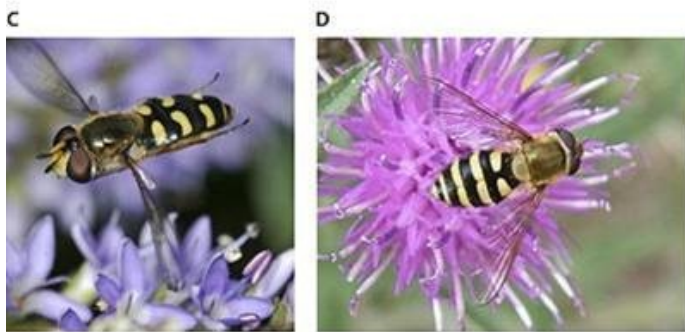
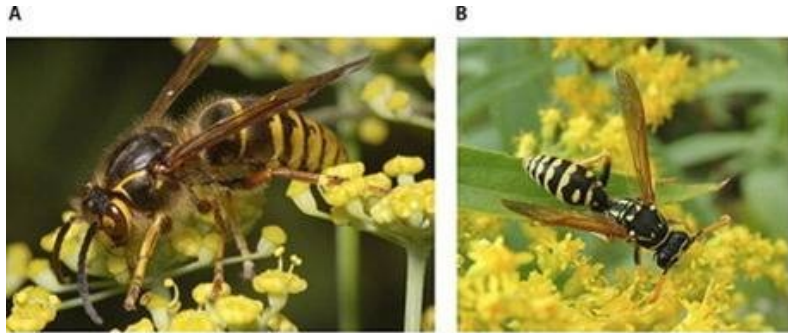
- různá pohlaví
- různá vývojová stádia
- gametická × zygotická fáze

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

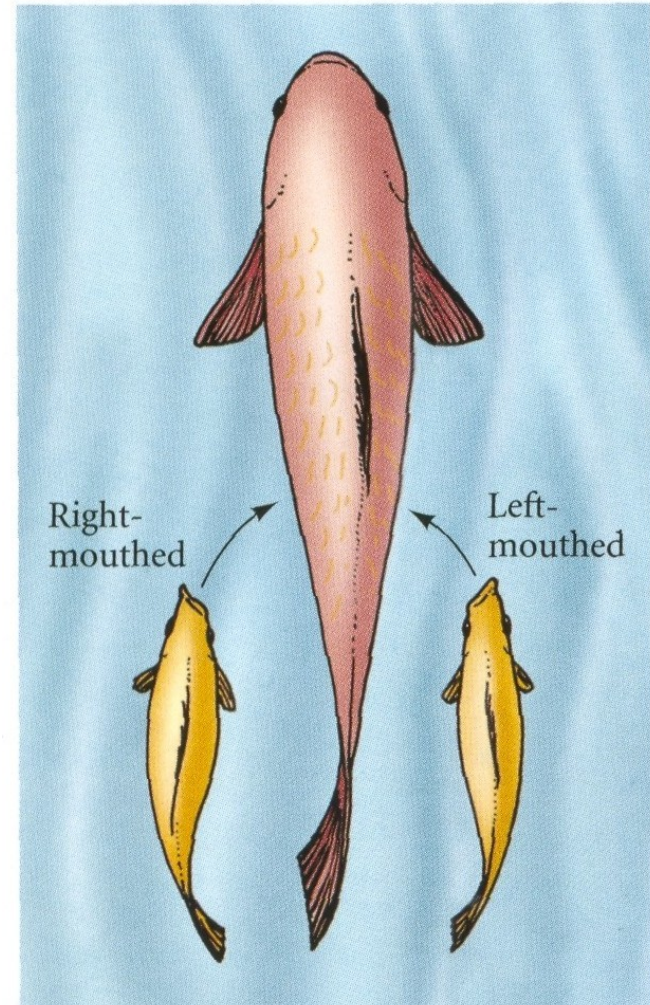


# Př.: batesiánské mimikry

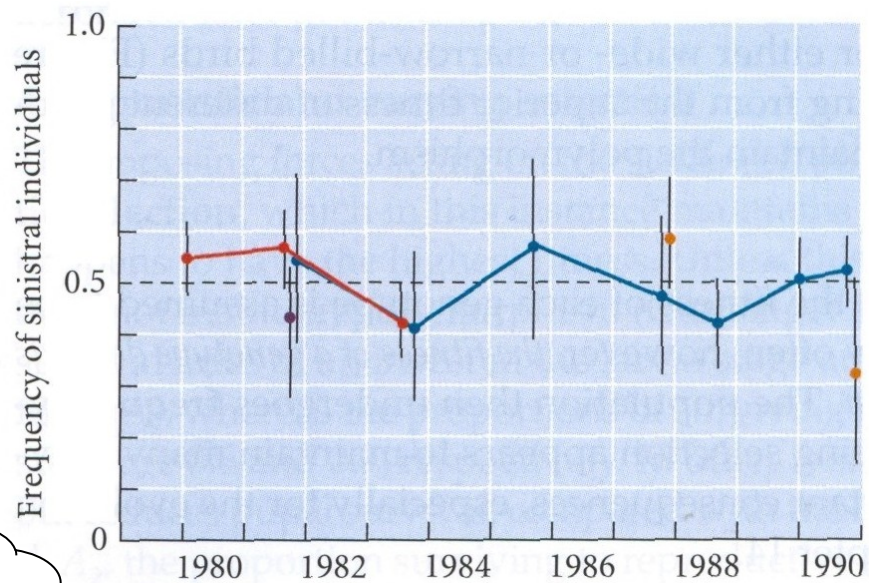
[v tomto případě jde spíše o selekci závislou *na hustotě* (density-dependent selection)]



Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganyika)



Př.: cichlida *Perissodus microlepis* (Tanganyika)



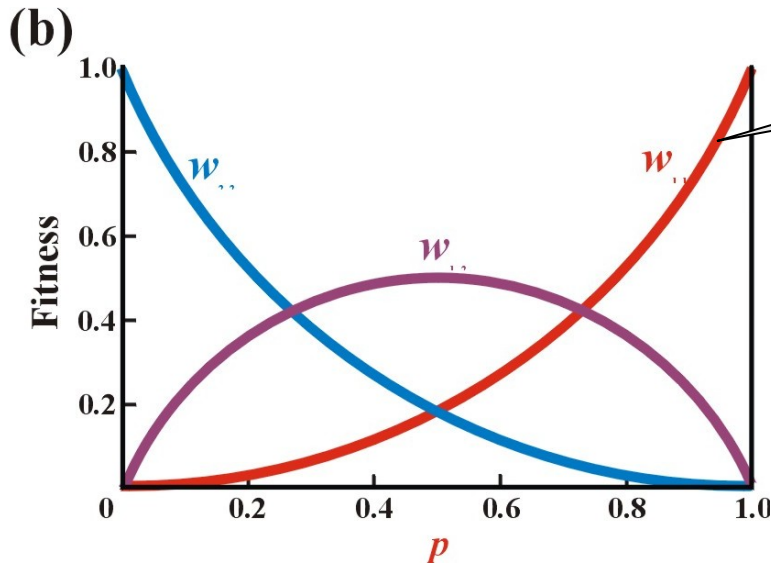
„pravohubý“



„levohubý“

# Alternativní rovnováhy

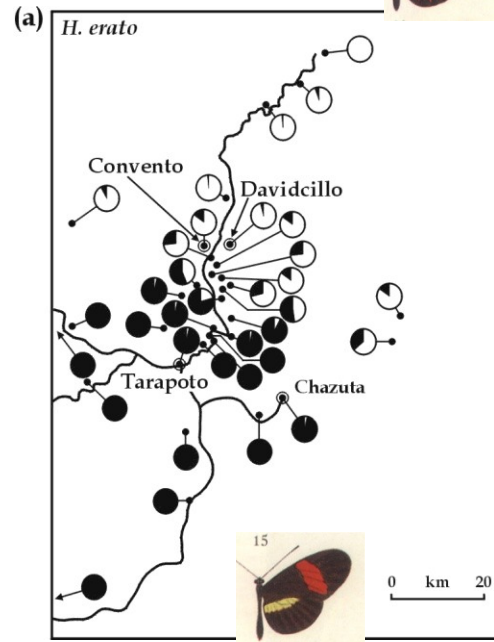
## II. Pozitivní frekvenčně-závislá s.



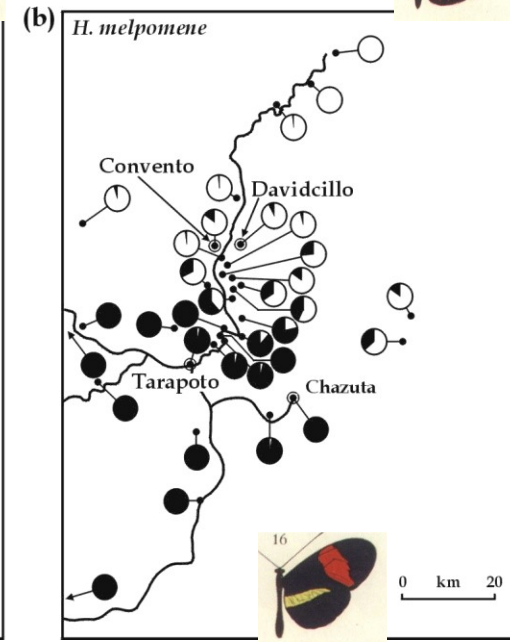
## Selekce proti heterozygotům

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

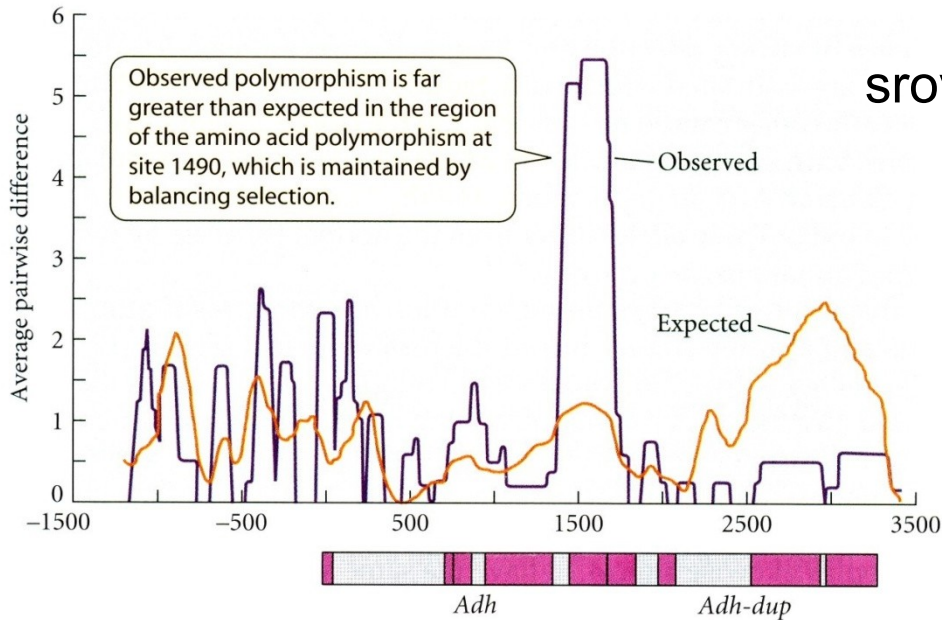
### *Heliconius erato*



### *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

