

Εξέλιξη

ΒΕΛΤΙΩΣΗ & ΠΡΟΣΤΑΣΙΑ ΔΑΣΟΓΕΝΕΤΙΚΩΝ ΠΟΡΩΝ



Σύνοψη

Οι πληθυσμοί χαρακτηρίζονται από τις συχνότητες των γενοτύπων και των αλληλομόρφων τους

Κάθε πληθυσμός έχει τη δική του γενετική «δομή»

Μπορούμε να μετρήσουμε τη γενετική ποικιλότητα μέσα στους πληθυσμούς και τη διαφοροποίηση ανάμεσά τους

Οι γενετικές δομές μεταβάλλονται στο **χώρο** και στο **χρόνο**

Οι πληθυσμοί εξαπλώνονται, μετακινούνται, αυξομειώνονται και αλλάζουν γενετική σύσταση

Η γενετική τους ποικιλότητα μπορεί να αυξάνεται ή να μειώνεται στο χώρο και στο χρόνο

Γιατί μας ενδιαφέρει η γενετική ποικιλότητα;

Γενετική ποικιλότητα

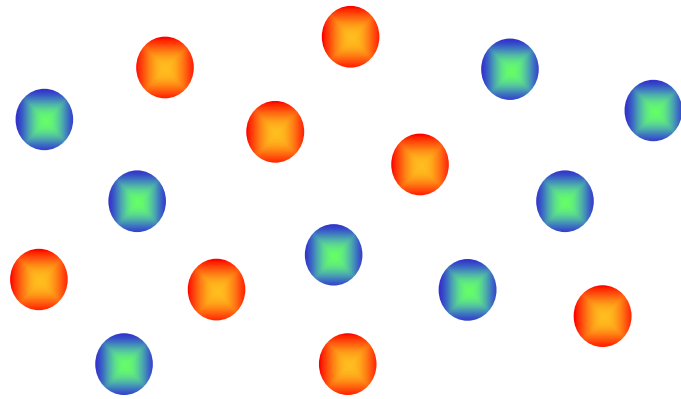
Πρώτη ύλη της εξέλιξης

Προσαρμογή σε μεταβαλλόμενα περιβάλλοντα

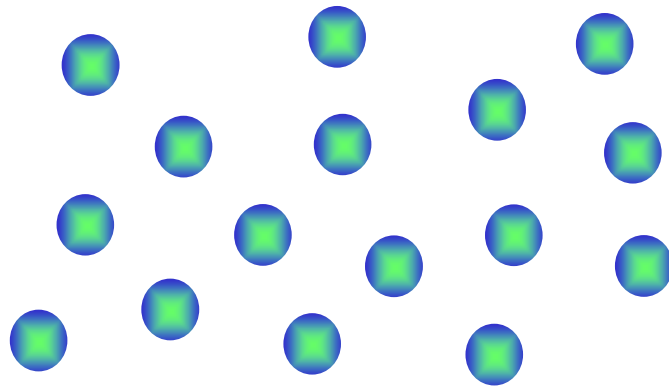
Προσαρμοστικότητα των πληθυσμών στο μέλλον

Όσο μεγαλύτερος ο αριθμός των αλληλομόρφων στα γονίδια ενός πληθυσμού, τόσο πιο μεγάλη είναι η προσαρμοστικότητα του πληθυσμού αυτού σε μελλοντικές αλλαγές

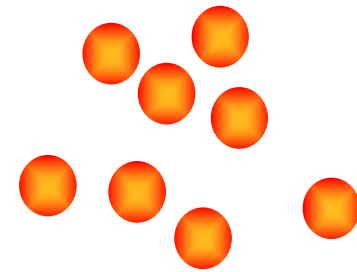




ποικιλότητα

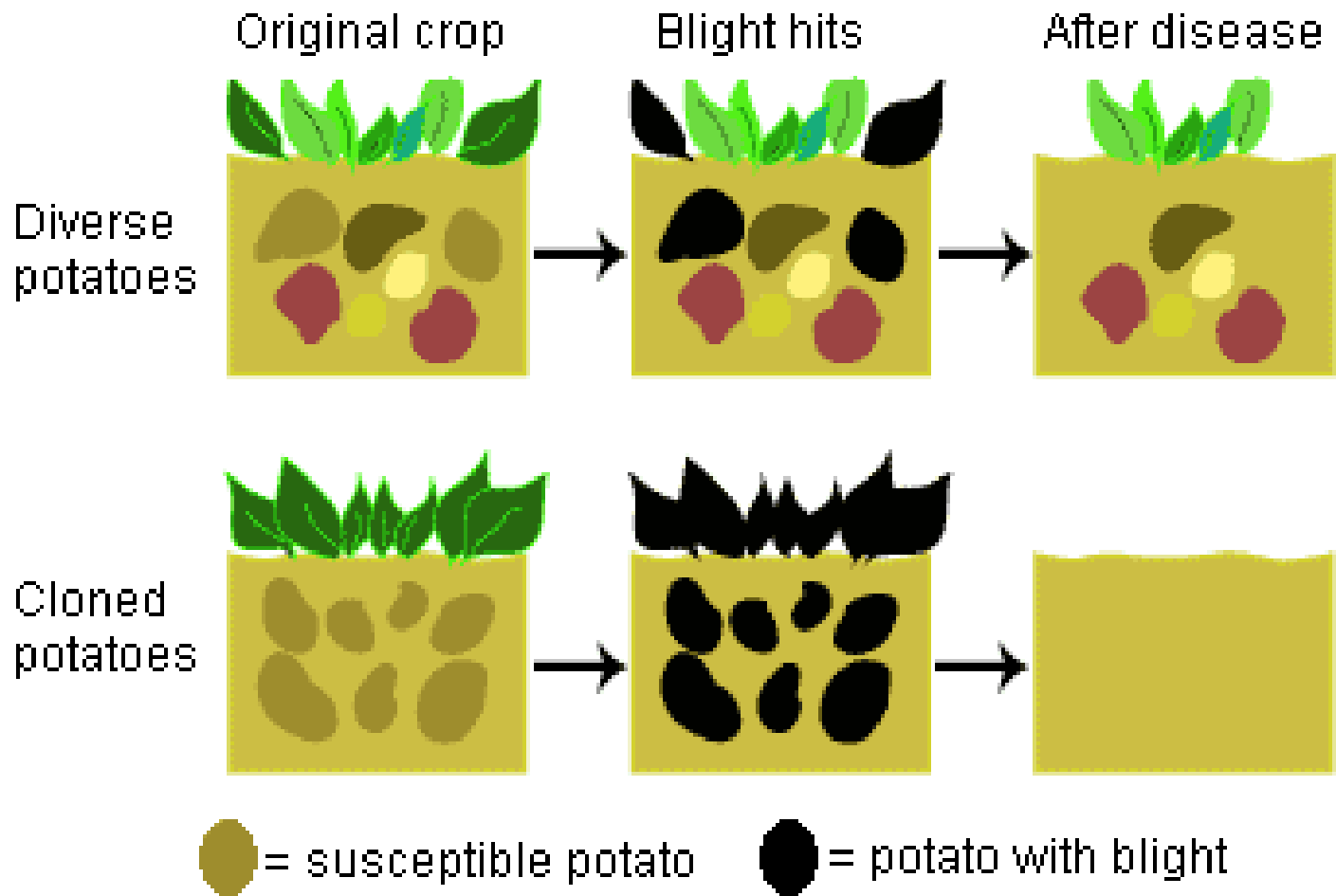


ομοιομορφία



Επιβίωση

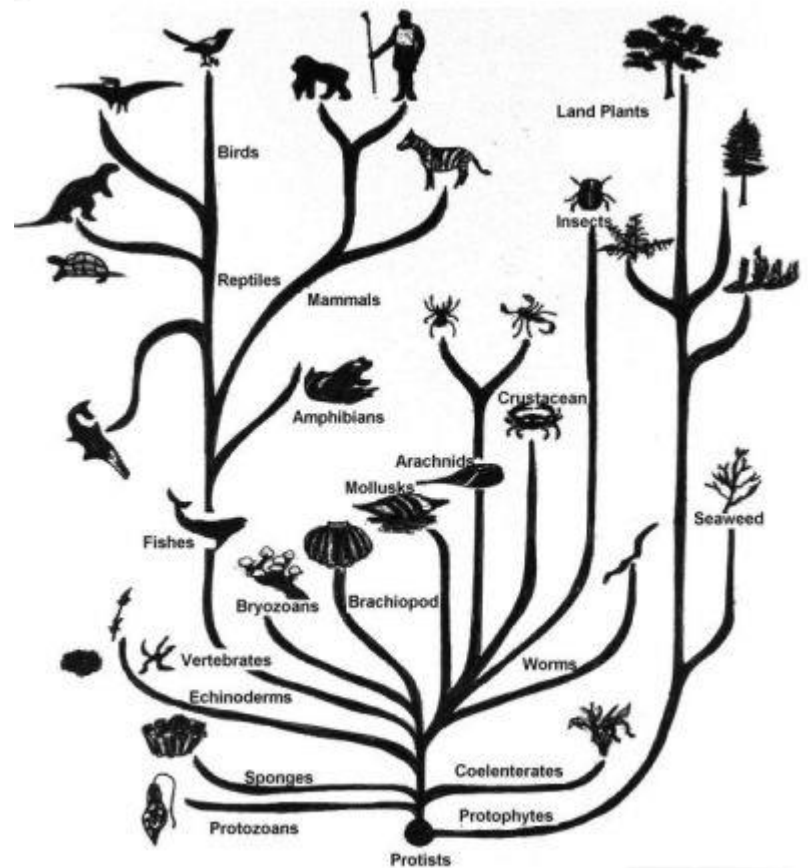
Εξαφάνιση!!



Παράγοντες εξελικτικής μεταβολής

Τι προκαλεί αλλαγές στις συχνότητες των αλληλομόρφων ενός γονιδίου σε έναν πληθυσμό;

- Μεταλλάξεις
- Ροή γονιδίων
- Φυσική επιλογή
- Γενετική εκτροπή
- Μη τυχαία αναπαραγωγή



Μετάλλαξη

Αυθόρμητη αλλαγή των νουκλεοτιδίων

- Νέα αλληλόμορφα
- Πρωτογενής πηγή ποικιλότητας

Προκαλεί μεταβολές σε επίπεδο νουκλεοτιδίων, χρωμοσωμάτων ή του αριθμού των γονιδίων

Ένα ελάχιστο ποσοστό από αυτές δημιουργούν νέα αλληλόμορφα, που τελικά βελτιώνουν την προσαρμοστικότητα ενός πληθυσμού στο περιβάλλον του

Ρυθμός μεταλλάξεων = από 10^{-6} ως 10^{-8} ανά γενεά

Η μετάλλαξη από μόνη της δεν αλλάζει τις συχνότητες των αλληλομόρφων των γονιδίων από γενιά σε γενιά

- Δημιουργεί όμως νέα αλληλόμορφα

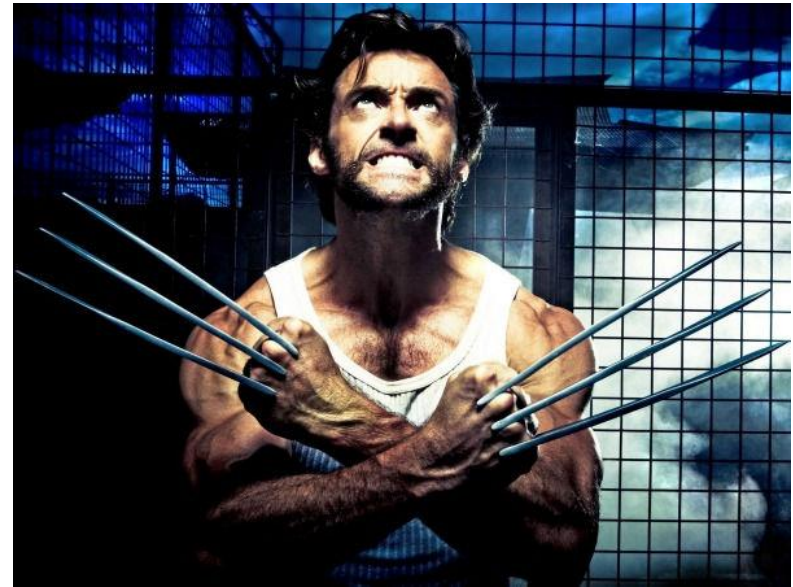
Μετάλλαξη και προσαρμογή

Μία μετάλλαξη δημιουργεί ένα νέο αλληλόμορφο

- Επιβλαβές
 - Εξαφανίζεται
 - Παραμένει σε υποτελή μορφή στους ετερόζυγους
- Ουδέτερο
 - Παραμένει στον πληθυσμό
- Επωφελές
 - Αυξάνεται η συχνότητά του

Ένα νέο αλληλόμορφο μπορεί να χαθεί για τυχαίους λόγους

Ένα επιβλαβές ή ουδέτερο αλληλόμορφο μπορεί να γίνει επωφελές σε ένα νέο περιβάλλον



Ροή γονιδίων

Μετακίνηση ατόμων ή γαμετών μεταξύ πληθυσμών

- Αν οι πληθυσμοί διαφέρουν στη γενετική τους δομή, τότε οι συχνότητες των αλληλομόρφων αλλάζουν

Σημαντική εξελικτική παράμετρος

- Μπορεί να προκαλέσει μεγάλες αλλαγές στη συχνότητα των αλληλομόρφων μέσα σε λίγες γενιές

Μικρή ροή γονιδίων

- Εντείνει τους άλλους εξελικτικούς παράγοντες
- Διαφοροποιεί πληθυσμούς

Μεγάλη ροή γονιδίων

- Αναστέλλει τους άλλους γενετικούς παράγοντες
- Ομογενοποιεί τους πληθυσμούς

Ένταση ροής γονιδίων

Η ένταση της ροής γονιδίων ανάμεσα σε δύο πληθυσμούς εξαρτάται από δύο παράγοντες

- Την αρχική διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών
- Το ρυθμό μετανάστευσης γαμετών ή ατόμων

Ακόμα και ελάχιστη ροή γονιδίων μπορεί να επαναφέρει σε έναν πληθυσμό ένα αλληλόμορφο που απομάκρυνε η φυσική επιλογή ή χάθηκε από τύχη

- Ανανεώνεται η γενετική ποικιλότητα
- Αίρεται η γεωγραφική απομόνωση

Μεγάλη ροή γονιδίων ομογενοποιεί δύο πληθυσμούς

- Εμποδίζει τη δράση της φυσικής επιλογής και καθυστερεί την προσαρμογή

Ροή γονιδίων στα φυτά

Στα φυτά, η γενετική πληροφορία μετακινείται σε μεγάλες αποστάσεις.
Δύο μηχανισμοί μεταφοράς:

- μετακίνηση των αρσενικών γαμετών μέσω της μεταφοράς της γύρης και
- μετακίνηση των εμβρύων μέσα από τους σπόρους

Δυνατή είναι η μεταφορά **αναπαραγωγικού υλικού** με τη βοήθεια του ανθρώπου (σπόροι, φυτάρια, μοσχεύματα, κύτταρα και γονίδια)



Κίνηση γύρης με τον άνεμο

Ο άνεμος είναι ο πιο βασικός φορέας μεταφοράς της γύρης για τα δασικά είδη στις μεσογειακές και εύκρατες περιοχές

- σπανίζει στις τροπικές

Επηρεάζεται από την κατεύθυνση και ταχύτητα του ανέμου και τα εμπόδια στην κίνησή του

Απόσταση: γειτονικά άτομα γονιμοποιούνται με μεγαλύτερη πιθανότητα από ότι άτομα που βρίσκονται σε μεγάλη απόσταση

- Εξαιρέσεις

Η κίνηση του ανέμου στη συστάδα είναι στροβιλώδης - χαοτική

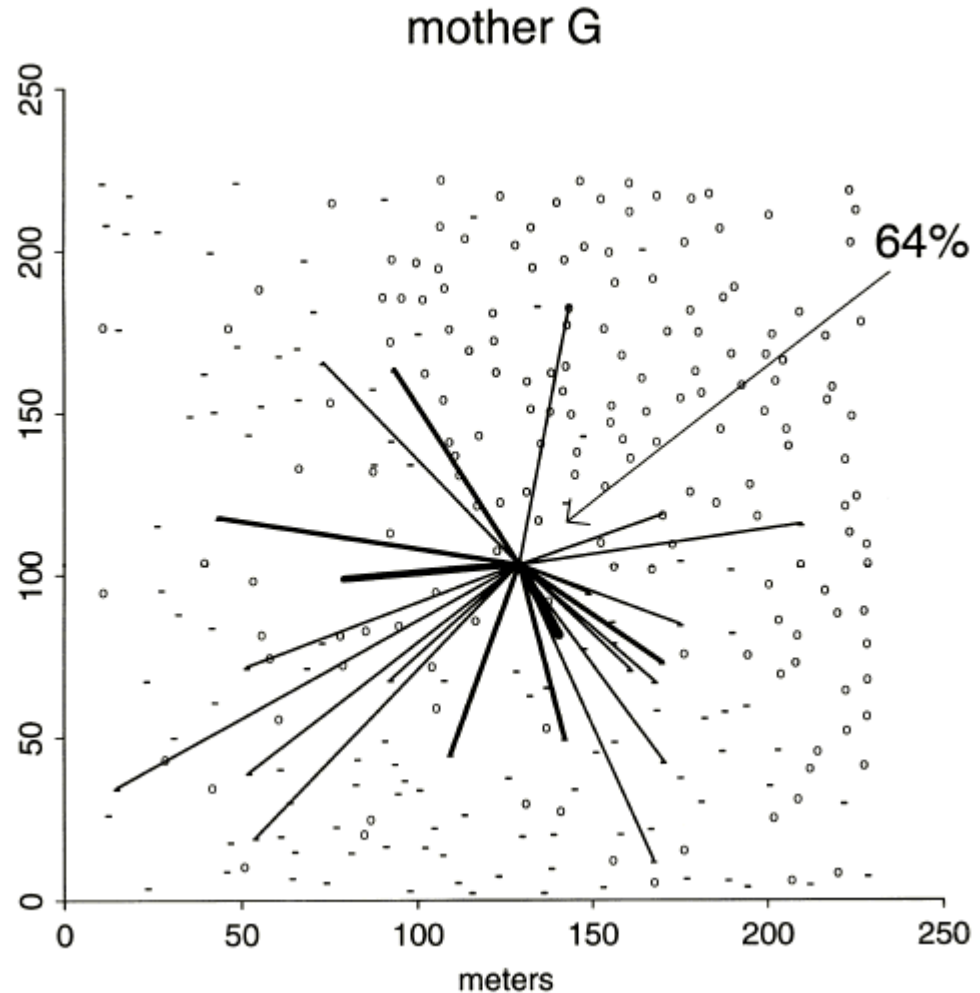
Η γύρη μπορεί να φτάσει εκατοντάδες χιλιόμετρα

- Το μεγαλύτερο ποσοστό της όμως δεν απομακρύνεται από την πηγή πάνω από μερικές δεκάδες μέτρα

Κίνηση γύρης σε δάσος δρυός

Η πλειοψηφία των
διασταυρώσεων γίνεται
μεταξύ κοντινών δέντρων

Η κίνηση του ανέμου
καθορίζει τη γενετική
ποικιλότητα των απογόνων



Streif et al. 1999

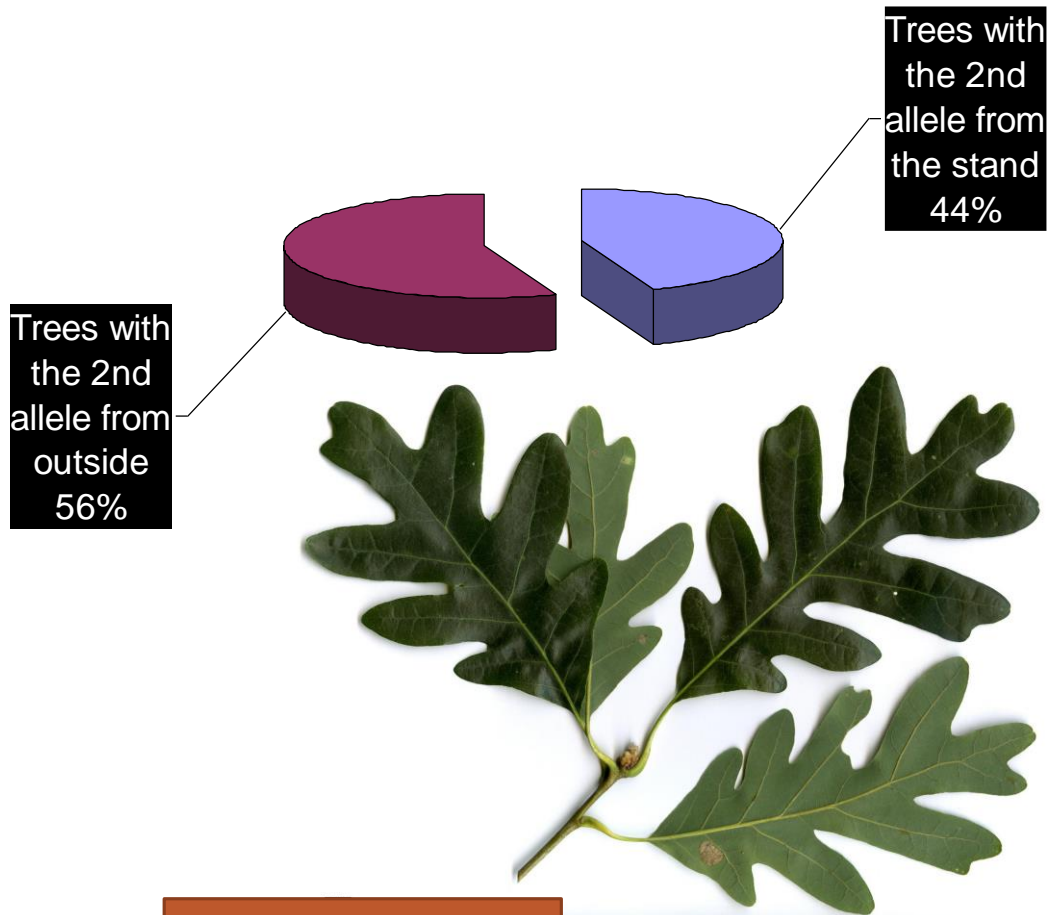
Εισροή γύρης σε δάσος δρυός

Μικρή απομονωμένη
συστάδα δρυός, μέσα σε
δάσος οξιάς

Ανάλυση πατρότητας σε
όλα τα δέντρα

Το μεγαλύτερο ποσοστό
γύρης προέρχεται από
δέντρα άλλων συστάδων

Η γεωγραφική απομόνωση
δεν είναι δεδομένη



Κίνηση γύρης με ζώα

Τα περισσότερα δασικά είδη στις μη εύκρατες περιοχές επικονιάζονται με τη βοήθεια ζώων

- Θηλαστικά (νυχτερίδες, πίθηκοι, τρωκτικά), πτηνά, έντομα



Μεταφορά γύρης με έντομα

Πολλά άγρια φυτά εξαρτώνται από τα έντομα για την επικονίασή τους

- Μέλισσες, σφήκες, πεταλούδες, σκαθάρια

Οι μέλισσες μπορούν και μεταφέρουν γύρη από άνθος σε άνθος στην κώμη του ίδιου ατόμου και σε μεγάλες αποστάσεις

Πολλά είδη φυτών έχουν συνεξελιχθεί με τα είδη εντόμων που τα γονιμοποιούν



Malus trilobata στον Έβρο

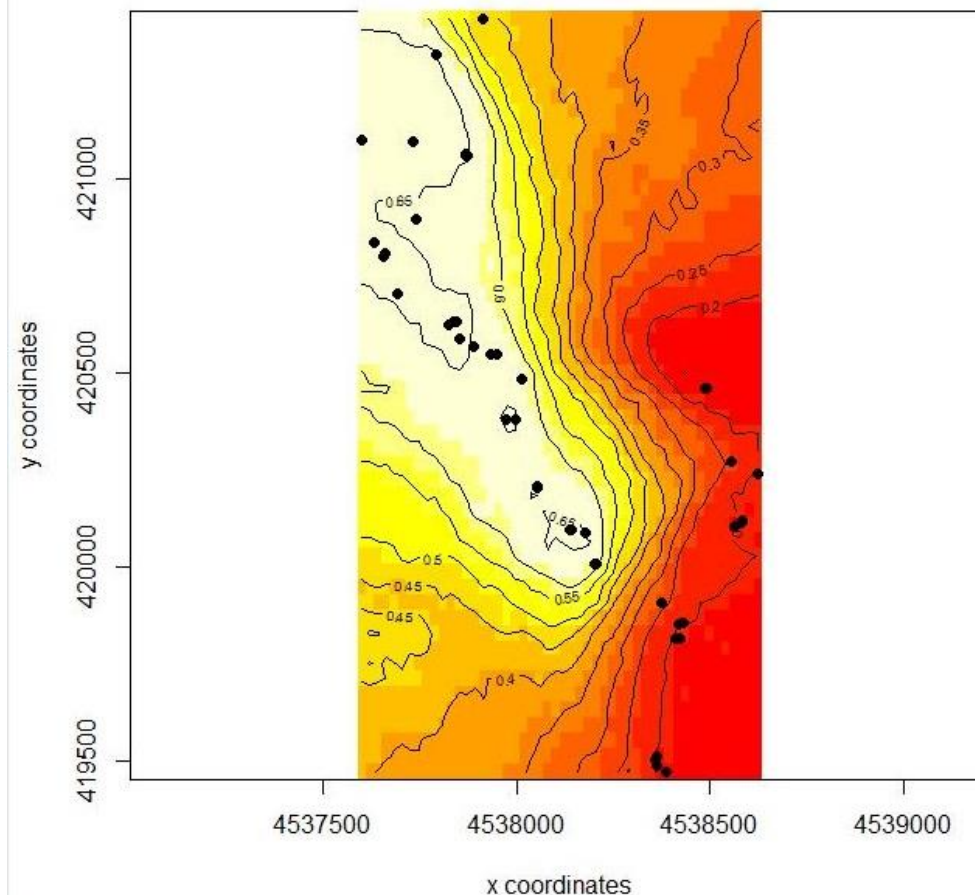
Η αγριομηλιά *Malus trilobata* είναι ένα σπάνιο και απειλούμενο είδος δέντρου

Η μέλισσα είναι ο κύριος φορέας μεταφοράς της γύρης

Ο τρόπος που πετούν οι μέλισσες επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα της αγριομηλιάς

Οι μέλισσες προτιμούν να μην περνούν το δρόμο

Map of posterior probability to belong to cluster 1



Κίνηση των σπερμάτων

Κίνηση των σπερμάτων γίνεται μέσα από

- Αβιοτικούς παράγοντες, όπως είναι ο άνεμος, το νερό, η κλίση του εδάφους
- Βιοτικούς παράγοντες όπως είναι τα θηλαστικά (ιδιαίτερα τρωκτικά) και τα πουλιά
 - Πιο αποτελεσματικός φορέας μεταφοράς δασικού σπόρου είναι ο άνθρωπος



Sciurus vulgaris



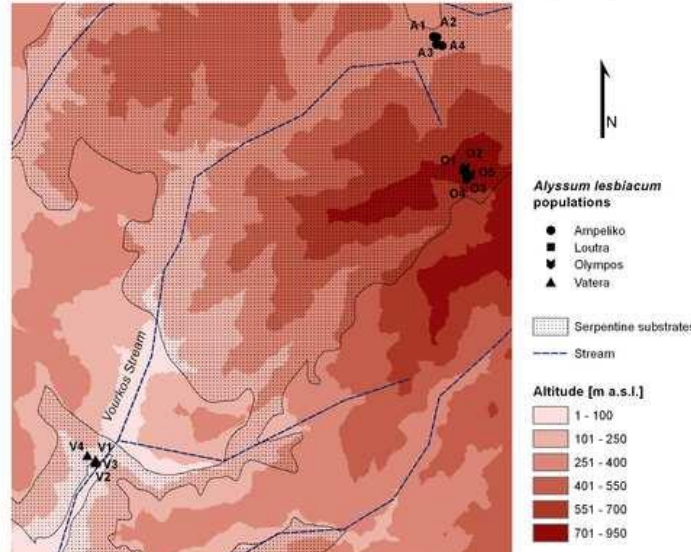
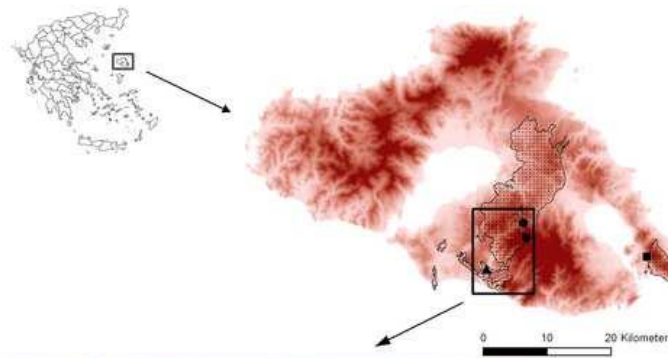
Nucifraga columbiana

Κίνηση σπερμάτων με το νερό

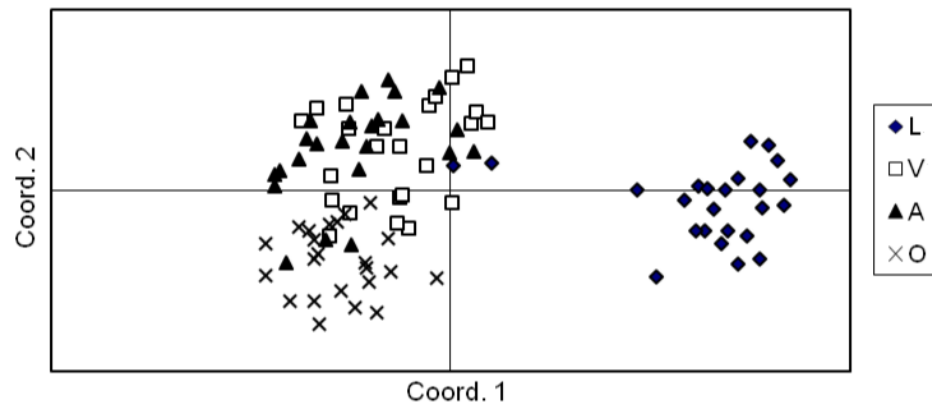
Το ενδημικό φυτό της Λέσβου *Alyssum lesbiacum* διασπείρει τα σπέρματά του μέσα από το νερό

Ο πληθυσμός Αμπελικό (A) έχει παρόμοια γενετική σύσταση με τον πληθυσμό Βατερά (V) καθώς συνδέονται με ένα ρέμα

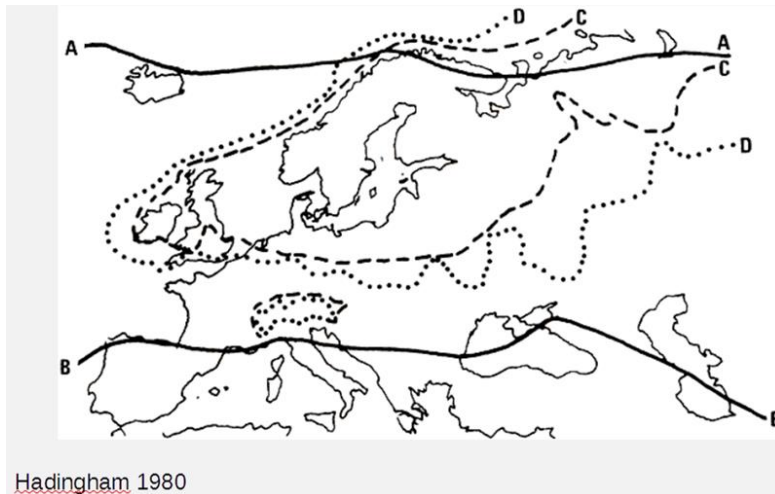
Ο κοντινός στο Αμπελικό πληθυσμός Όλυμπος (O) διαφέρει γενετικά καθώς ανήκει σε άλλη λεκάνη απορροής



Principal Coordinates



Κίνηση κατά τις κλιματικές αλλαγές



Τα φυτά της Ευρώπης έχουν υποστεί πολλαπλές μετακινήσεις κατά τις κλιματικές αλλαγές του Πλειστόκαινου

Μετά τον τελευταίο παγετώνα (Würm) 13.000 χρόνια πριν, ξεκίνησε η μετακίνηση των φυτών από τα **παγετώδη καταφύγια** στο νότο, προς το βορρά ή προς μεγαλύτερα υψόμετρα

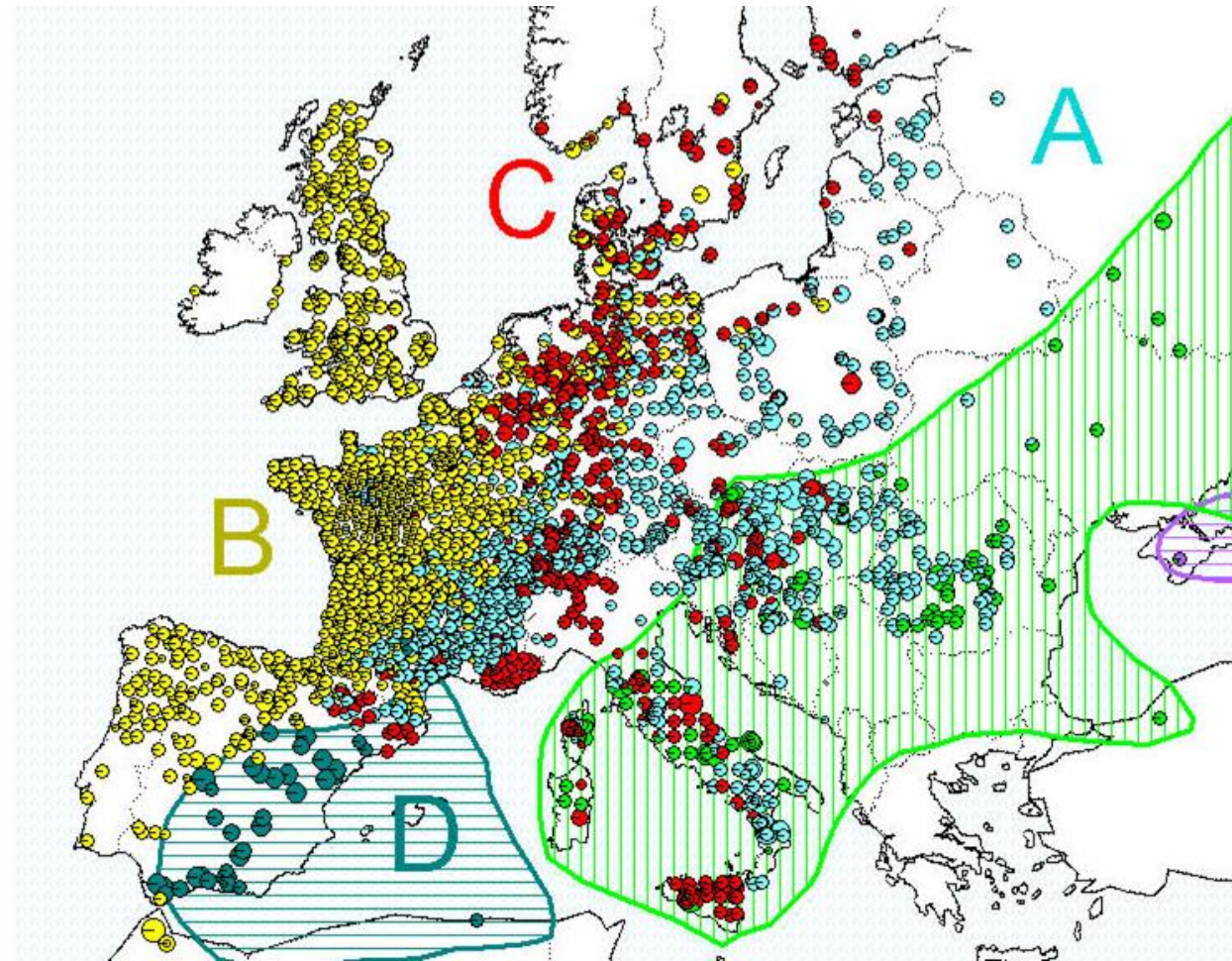
Η κίνηση αυτή αποτυπώνεται στο χλωροπλαστικό DNA, που ακολουθεί τη μητρική γραμμή καταγωγής (πλατύφυλλα είδη)

Μεταπαγε- τώδης κίνηση ειδών δρυός

Συνεργασία 16 εργαστηρίων
στην Ευρώπη για την
περιγραφή της ποικιλότητας
χλωροπλαστικού DNA σε
2.613 πληθυσμούς δρυός

Βρέθηκαν 6 γραμμές
καταγωγής

Η ποικιλομορφία μας
δείχνει τον τρόπο
μετακίνησης των γραμμών
καταγωγής από τα
καταφύγια στη σημερινή
τους θέση



Petit et al. 2002

Ροή γονιδίων στην οξιά (*Fagus sp.*)

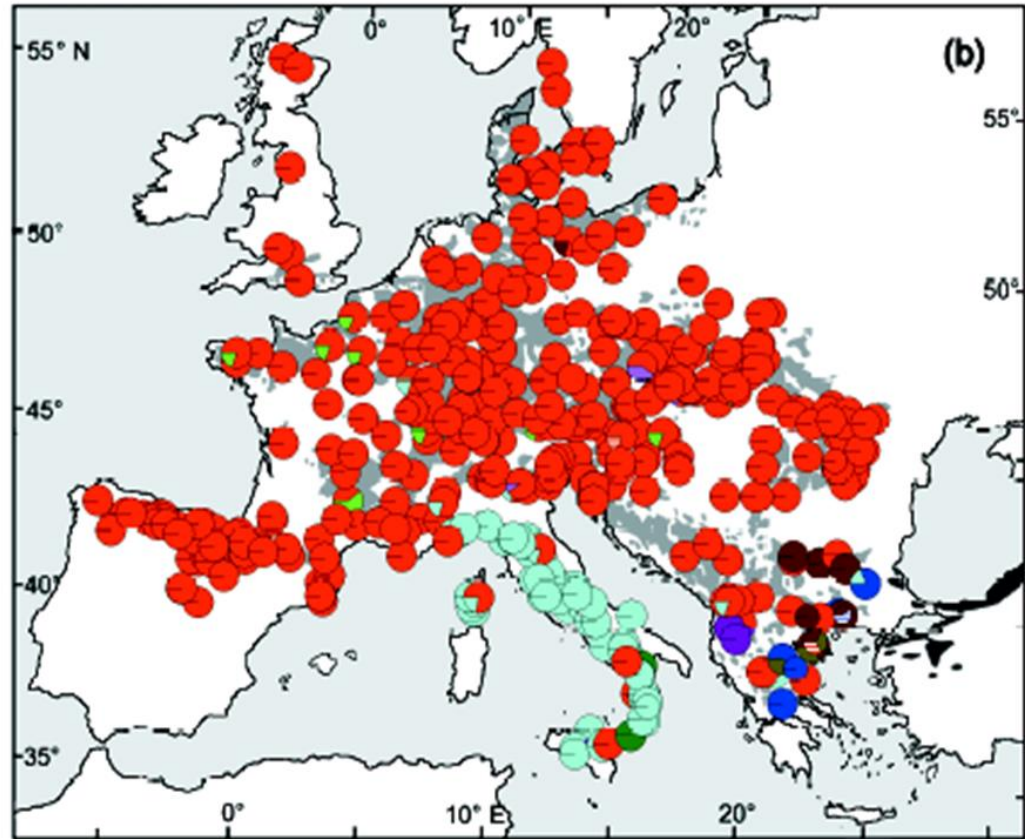
Η γενετική δομή για την Ευρώπη δείχνει την κίνηση μετά τους τελευταίους παγετώνες

Η κίνηση έγινε από τα καταφύγια της Ιταλίας και των Βαλκανίων

Οι Άλπεις δεν επέτρεψαν τη ροή γονιδίων προς τα βόρεια

Οι περισσότερες βαλκανικές φυλές δεν μετακινήθηκαν

Διαφορές στην ποικιλότητα βορρά / νότου

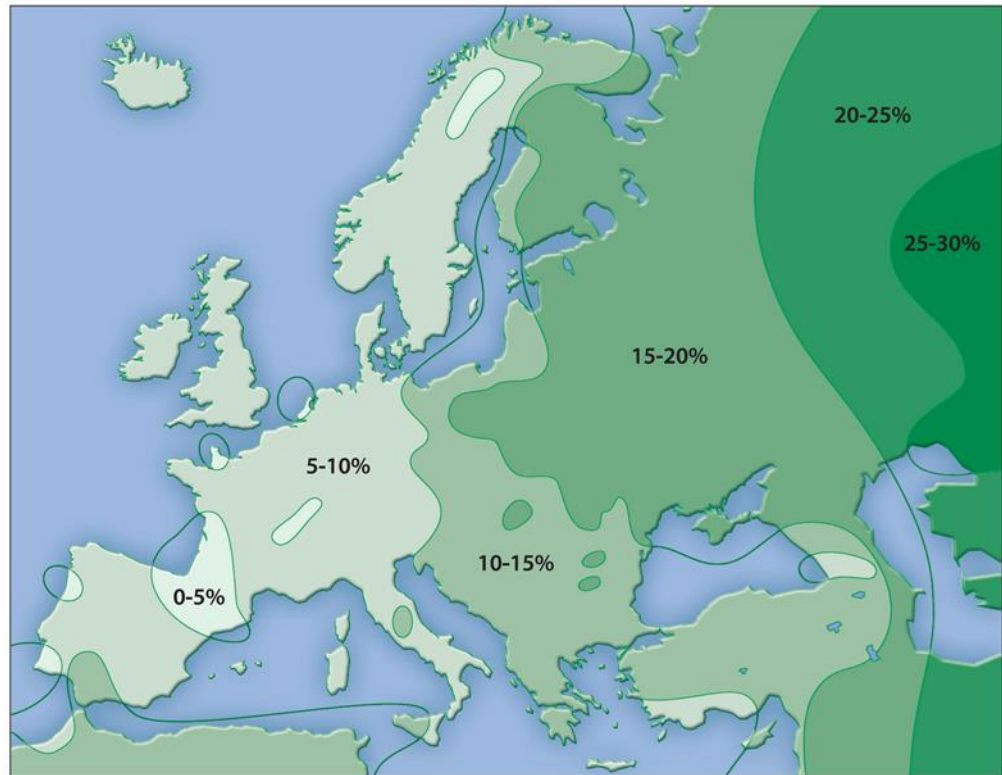


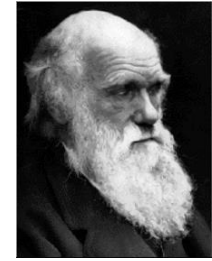
Magri et al. 2006

Ομάδες αίματος: Η κατανομή του αλληλόμορφου Β στην Ευρώπη

Στον άνθρωπο, το αλληλόμορφο Β στην ομάδα αίματος (γονίδιο ABO) εμφανίζεται με μειωμένη συχνότητα στα δυτικά

Θεωρείται ότι το αλληλόμορφο αυτό σχετίζεται με τις μετακινήσεις μογγολικών φυλών από την Ασία στην Ευρώπη





Φυσική επιλογή

Ορισμένοι γενότυποι επιβιώνουν και αναπαράγονται καλύτερα σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον

- Τα αλληλόμορφα των γενοτύπων αυτών έχουν αυξημένη πιθανότητα να περάσουν στην επόμενη γενιά

Η φυσική επιλογή δεν προσθέτει ποικιλότητα

- Δεν προκύπτουν νέα αλληλόμορφα
- Μειώνει την ποικιλότητα γιατί απομακρύνει τους ακατάλληλους γενότυπους

Η φυσική επιλογή «αξιολογεί» τους γενότυπους που σχηματίζονται από τα ήδη υπάρχοντα αλληλόμορφα

- Αξιοποιεί την ποικιλότητα που υπάρχει ήδη στους πληθυσμούς

Φυσική επιλογή: η βασική έννοια της θεωρίας της εξέλιξης του Δαρβίνου

- On the Origin of Species (1860)

Προσαρμοστική τιμή (fitness)

“Survival of the fittest”

- Η ικανότητα ενός γενότυπου να δίνει «επιτυχημένους» γαμέτες στην επόμενη γενιά

Ένας οργανισμός επιβιώνει και αναπαράγεται επιτυχώς όταν ο φαινότυπος που «παράγει» του δίνει πλεονέκτημα απέναντι σε άλλους φαινότυπους στο συγκεκριμένο περιβάλλον που αναπτύσσεται

Η διαδικασία αυτή προϋποθέτει

- Την ύπαρξη γενετικής ποικιλότητας
- Το γενετικό έλεγχο των χαρακτήρων (φαινοτύπων) που είναι σημαντικοί για την προσαρμογή των οργανισμών στο περιβάλλον τους
- Την αναπαραγωγή των οργανισμών και τη μεταφορά της γενετικής πληροφορίας στην επόμενη γενιά

Ο Δαρβίνος δεν γνώριζε κανένα από αυτά τα σημεία, υπέθεσε όμως σωστά τη δράση της φυσικής επιλογής

Η πεταλούδα *Biston betularia*

Πριν τη βιομηχανική επανάσταση υπήρχαν 1% μαύρες πεταλούδες

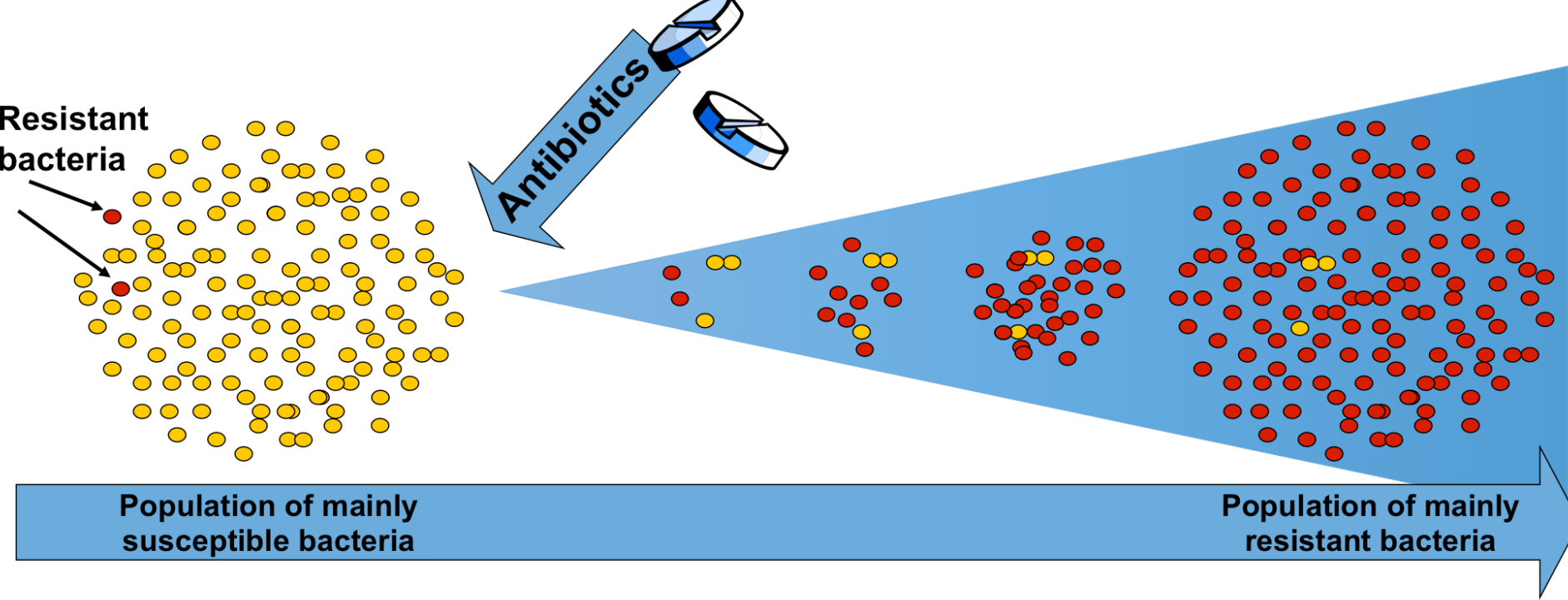


Σήμερα οι μαύρες πεταλούδες φτάνουν το 90% του πληθυσμού



Οι κορμοί της σημίδας άλλαξαν χρώμα λόγω της ρύπανσης της ατμόσφαιρας, ιδιαίτερα κοντά σε βιομηχανικές μονάδες

Natural Selection



Παράδειγμα φυσικής επιλογής

Η ανάπτυξη της ανθεκτικότητας των βακτηρίων στα αντιβιοτικά φάρμακα

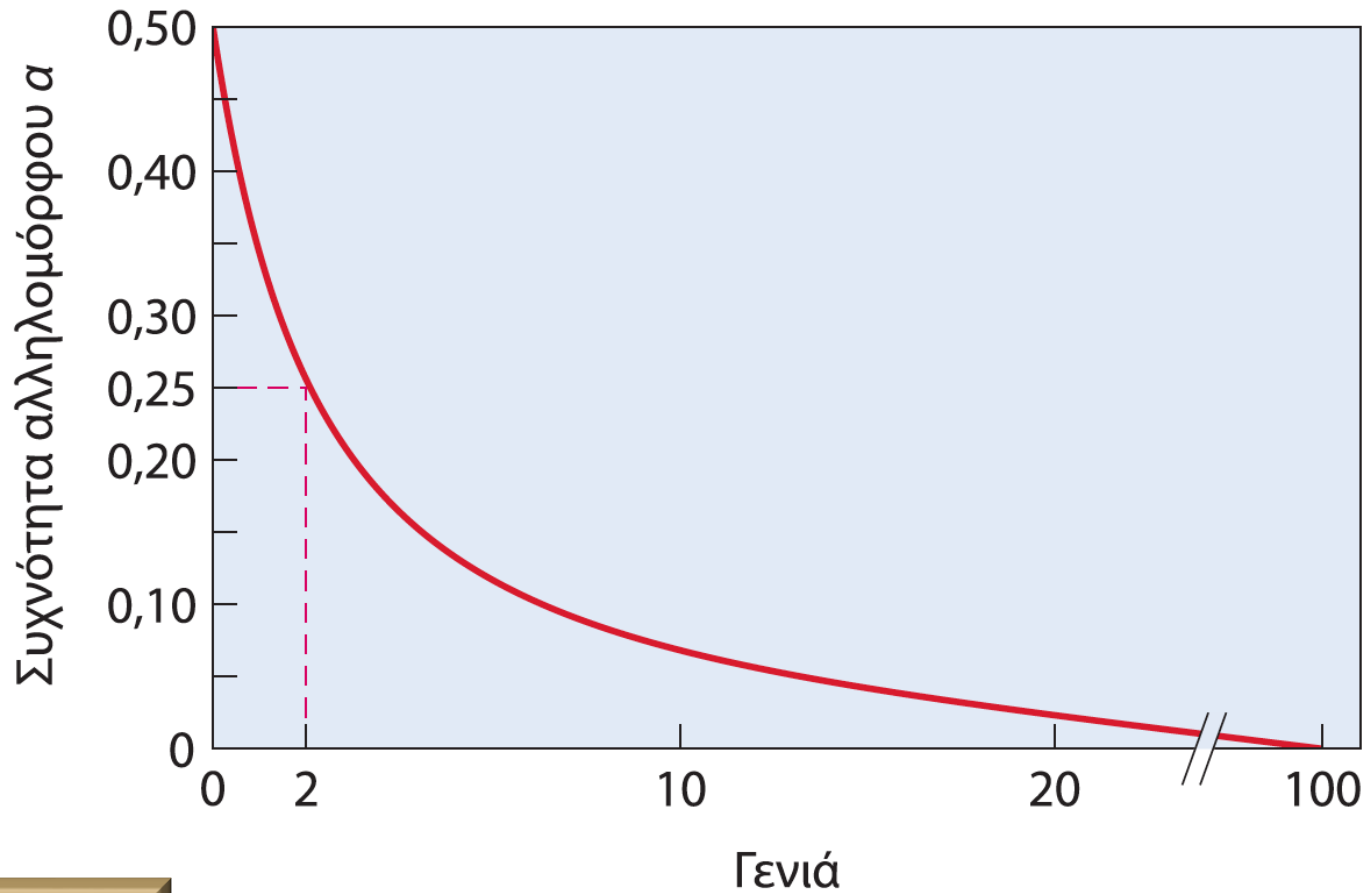
Επίδραση της φυσικής επιλογής σε έναν πληθυσμό

Θεωρούμε ένα γονίδιο σε έναν πληθυσμό με 2 αλληλόμορφα, A και a
Συμβολίζουμε την προσαρμοστική τιμή του γενοτύπου AA με W_{AA} , του
aa με W_{aa} και του Aa με W_{Aa}

Η συχνότητα ενός γενοτύπου $P(AA)'$ στην επόμενη γενιά υπολογίζεται
από το γινόμενο της συχνότητάς του στην προηγούμενη γενιά και της
προσαρμοστικής του τιμής:

- $P(AA)' = P(AA) * W_{AA}$

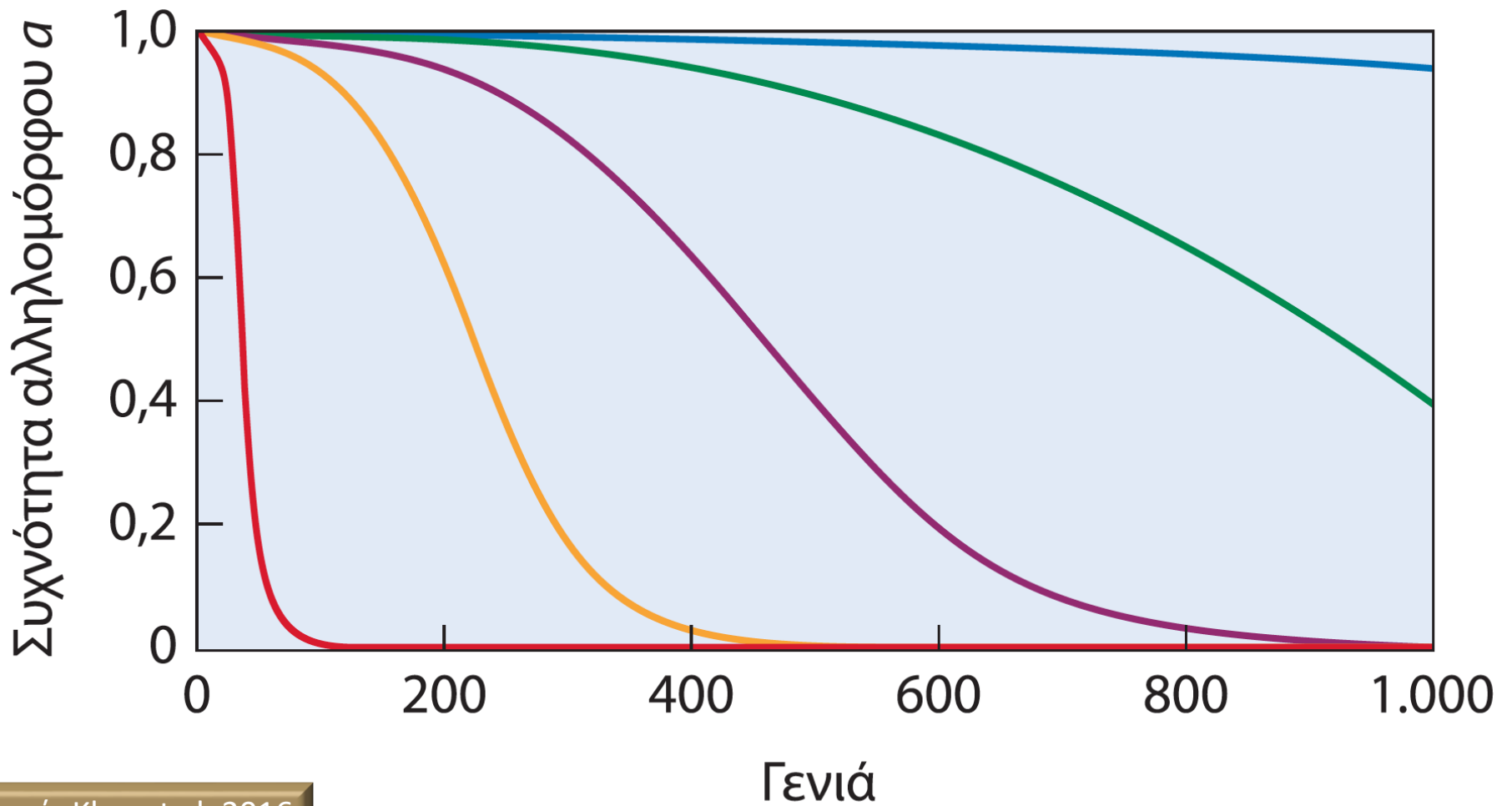
Με τον τρόπο αυτό μπορούμε να προσομοιώσουμε τις συχνότητες των
αλληλομόρφων A και a στον πληθυσμό, εξαιτίας της επίδρασης της
φυσικής επιλογής



Πηγή: Klug et al. 2016

Μεταβολή της συχνότητας ενός θνησιγόνου υποτελούς αλληλόμορφου, a

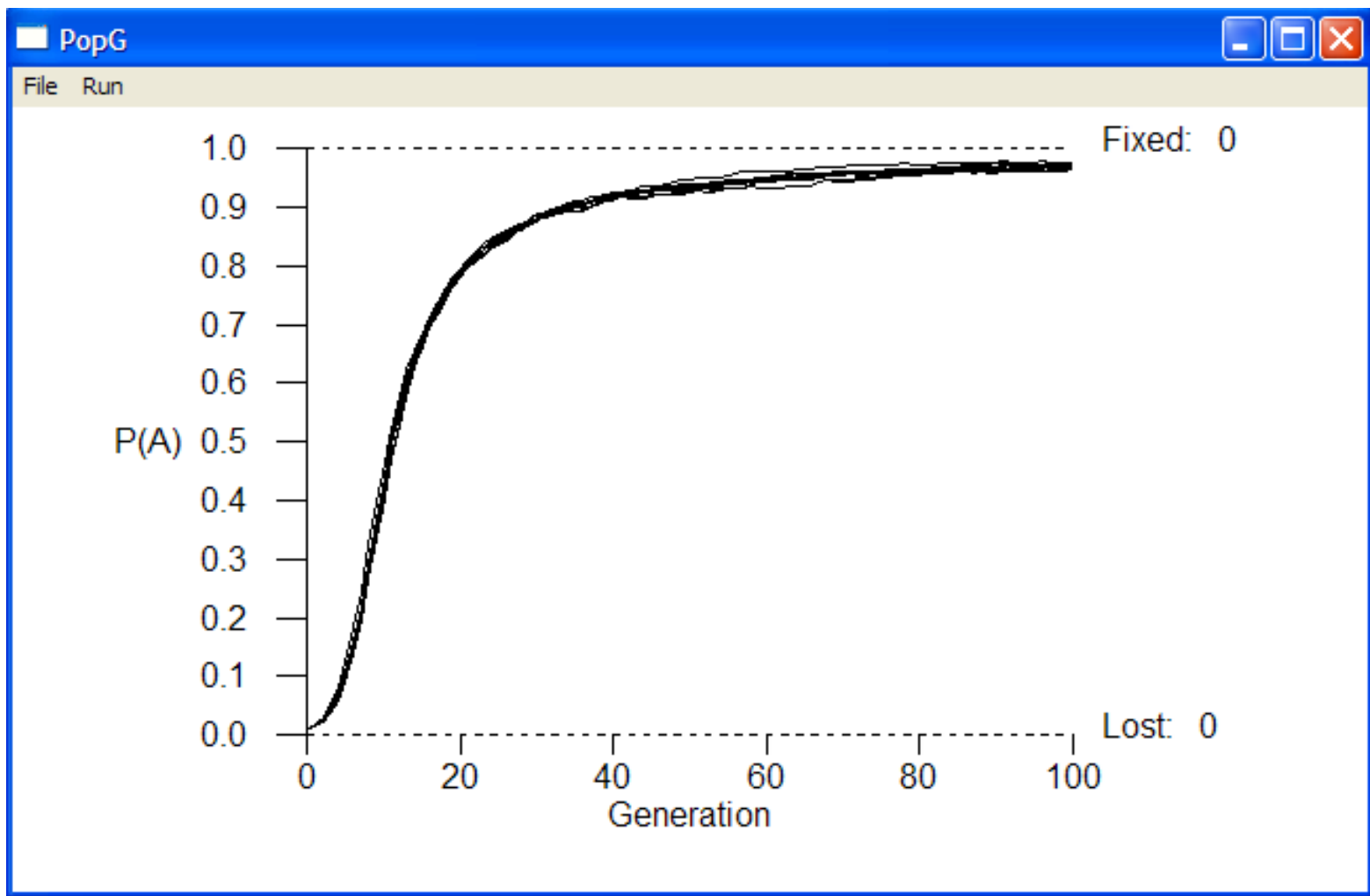
Η συχνότητα του a μειώνεται στο μισό σε δύο γενιές και υποδιπλασιάζεται ξανά στην έκτη γενιά. Η επακόλουθη μείωση της συχνότητάς του εξελίσσεται με βραδύ ρυθμό, επειδή σχεδόν όλα τα αλληλόμορφα a βρίσκονται σε ετεροζυγώτες



Πηγή: Klug et al. 2016

Επίδραση της επιλογής στη συχνότητα των αλληλομόρφων

Ο ρυθμός απομάκρυνσης ενός επιβλαβούς αλληλομόρφου από έναν πληθυσμό εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από την ένταση της επιλογής



Μεταβολή της συχνότητας του πλεονεκτούντος επικρατούς αλληλόμορφου, A

$W_{AA}=1$, $W_{Aa}=1$, $W_{aa}=0,6$: ο ομόζυγος aa μειονεκτεί κατά 40% των δύο άλλων γενοτύπων και το αλληλόμορφο A τείνει να παγιωθεί, ενώ το αλληλόμορφο a τείνει να εξαφανιστεί, αλλά παραμένει τελικά σε χαμηλές συχνότητες στους ετερόζυγους γενοτύπους Aa

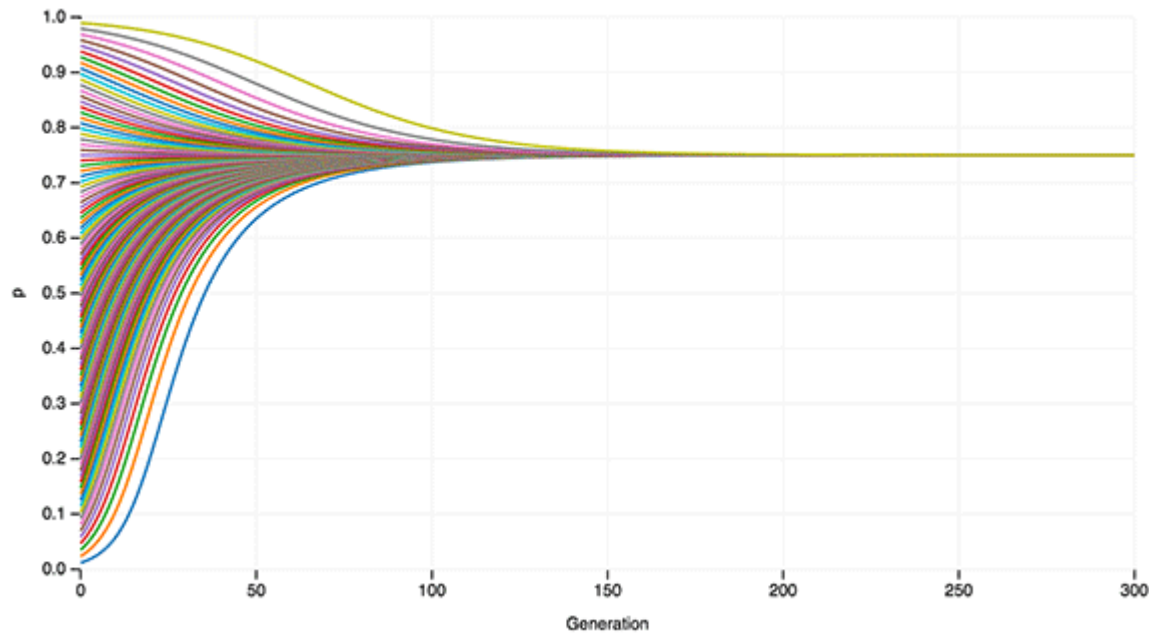
Κατευθυντήρια επιλογή

Σε όλα τα προηγούμενα παραδείγματα, το αλληλόμορφο A πλεονεκτούσε, ενώ το a προκαλούσε μειονέκτημα για τους οργανισμούς στο συγκεκριμένο περιβάλλον

- Οι γενότυποι που έφεραν το A (AA και Aa) είχαν μεγαλύτερη προσαρμοστική τιμή
- Ο γενότυπος aa είχε μικρότερη προσαρμοστική τιμή (ή και μηδενική)

Κατευθυντήρια επιλογή (κατευθύνουσα επιλογή – directional selection)

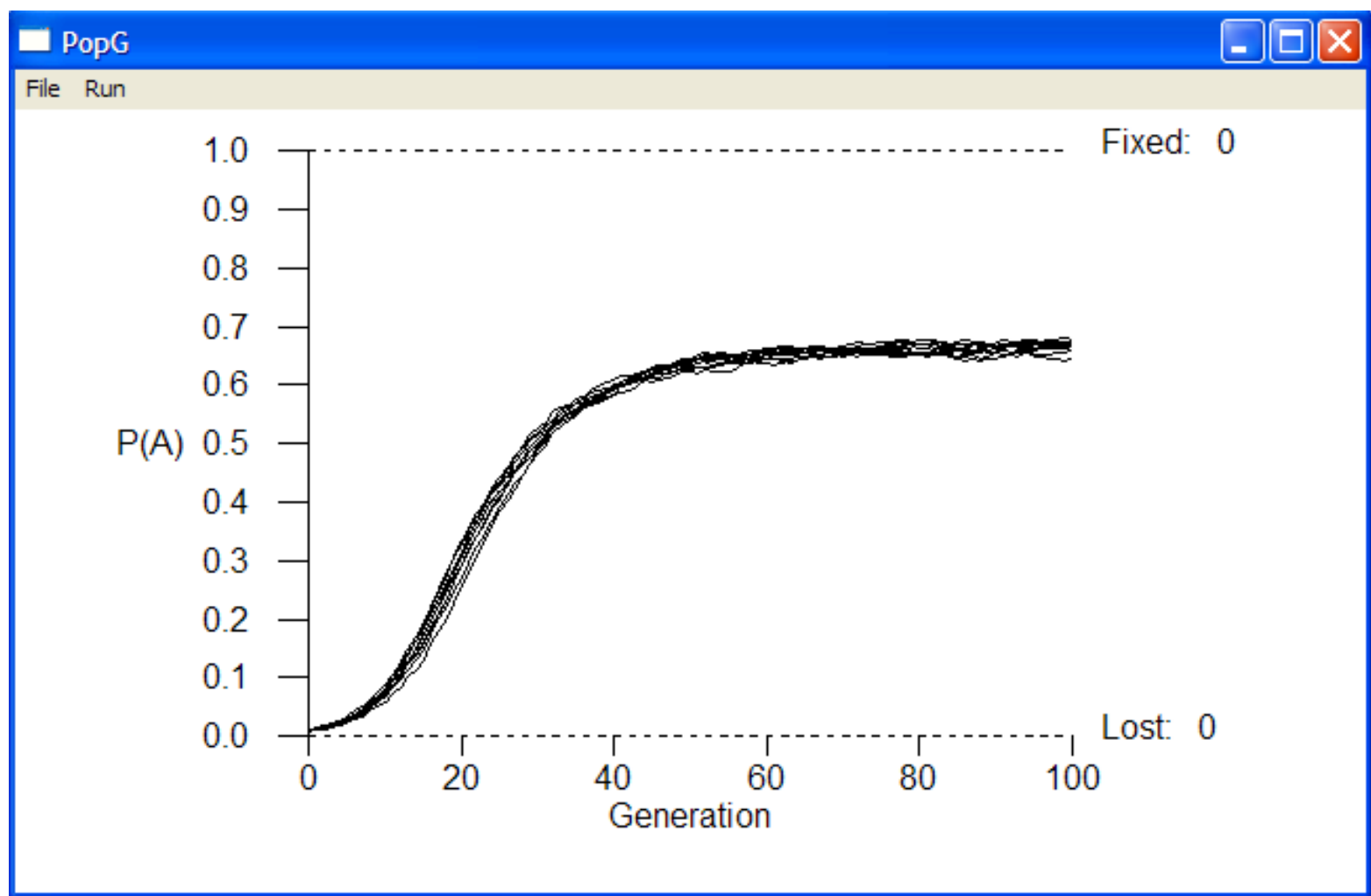
- Συμβαίνει όταν ένα αλληλόμορφο πλεονεκτεί και υπερέχει του άλλου
- Οδηγεί στην καθιέρωση (ή και παγίωση) του αλληλόμορφου αυτού στον πληθυσμό, σε χαμηλή γενετική ποικιλότητα
- Το μειονεκτικό αλληλόμορφο δεν εξαφανίζεται αν ο ετερόζυγος γενότυπος δεν μειονεκτεί



Πηγή: <http://www.natureincode.com/>

Υπεροχή του ετερόζυγου γενοτύπου Aa

Η προσαρμοστική τιμή του ετερόζυγου Aa είναι μεγαλύτερη από τις προσαρμοστικές τιμές των 2 ομόζυγων AA και aa, ώστε τελικά και τα δύο αλληλόμορφα να παραμένουν στον πληθυσμό σε σταθερές συχνότητες



Υπεροχή του ετερόζυγου γενοτύπου Aa

$W_{AA}=0,9$, $W_{Aa}=1$, $W_{aa}=0,8$: τα δύο αλληλόμορφα να παραμένουν στον πληθυσμό σε σταθερές συχνότητες και η ποικιλότητα του πληθυσμού διατηρείται

Επιλογή ισορροπίας

Όταν οι ετεροζυγωτοί γενότυποι έχουν πλεονέκτημα απέναντι στους ομοζυγωτούς (balancing selection)

- Λέγεται και υπερκυριαρχία

Οδηγεί σε παραμονή δύο αλληλομόρφων στον πληθυσμό και σε διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας

Δασικά είδη: οι πιο ετεροζυγωτοί οργανισμοί στη γη!



Προσαρμογή και προσαρμοστικότητα

Όταν η φυσική επιλογή οδηγεί στον εμπλουτισμό του πληθυσμού με γενότυπους που έχουν μεγαλύτερη προσαρμοστική τιμή, τότε έχουμε καλύτερη **προσαρμογή** του πληθυσμού στις παρούσες περιβαλλοντικές συνθήκες

- Με την αλλαγή του περιβάλλοντος οι πληθυσμοί καλούνται να προσαρμοστούν στις νέες συνθήκες

Η **προσαρμοστικότητα** ενός πληθυσμού περιγράφει την ικανότητά του να προσαρμόζεται σε ένα νέο περιβάλλον

Η προσαρμογή αφορά ένα περιβάλλον, ενώ η προσαρμοστικότητα όλα τα πιθανά περιβάλλοντα που μπορεί να προκύψουν στο μέλλον

Υπάρχει συσχετισμός της γενετικής ποικιλότητας με την προσαρμοστικότητα

- Όσο πιο μεγάλη η γενετική ποικιλότητα, τόσο πιο μεγάλη η προσαρμοστικότητα ενός πληθυσμού

Προσαρμογή πληθυσμών οξιάς

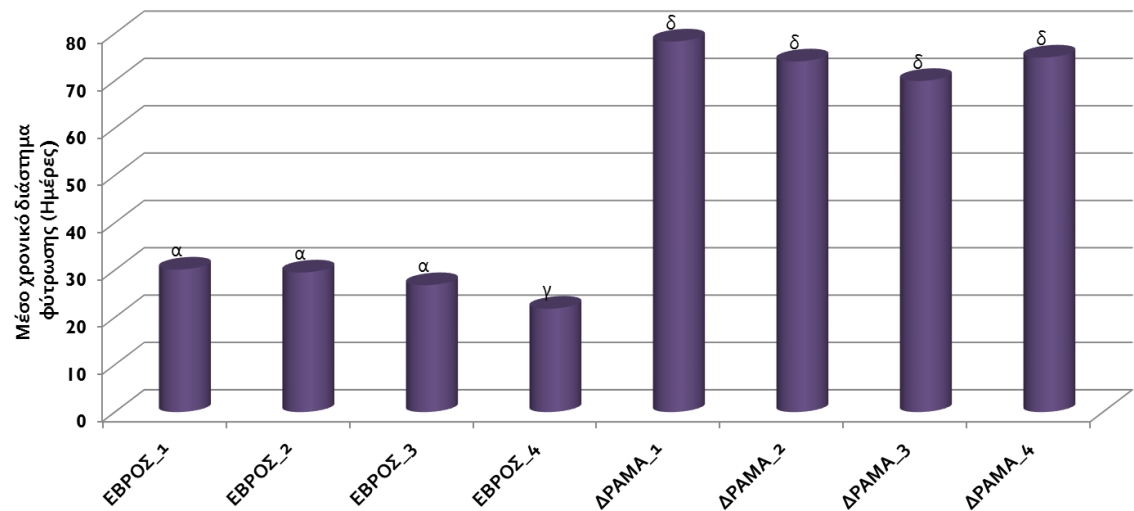
Πείραμα κοινού
περιβάλλοντος, σε
συνθήκες κλιματικής
αλλαγής του 2050

Σύγκριση μεταξύ 8
πληθυσμών από Δράμα και
Έβρο

Ο λήθαργος των σπερμάτων
είναι πολύ πιο σύντομος
στον Έβρο

Προσαρμογή σε υγρασία
και θερμοκρασία

Μέσο χρονικό διάστημα φύτευσης (ημέρες)



Βαρσάμης 2016

Φυσιολογική πλαστικότητα

Φυσιολογική πλαστικότητα: η ικανότητα ενός οργανισμού να μεταβάλλει το φαινότυπό του, σε απόκριση αλλαγών του περιβάλλοντος

- Στα φυτά είναι πολύ διαδεδομένη τακτική, μέσα στον ίδιο γενότυπο

Φωτόφυλλα και σκιοφυλλα στην *Quercus rubra*



Συνολική στρατηγική ενός φυτού για την καλύτερη εκμετάλλευση των φυσικών πόρων



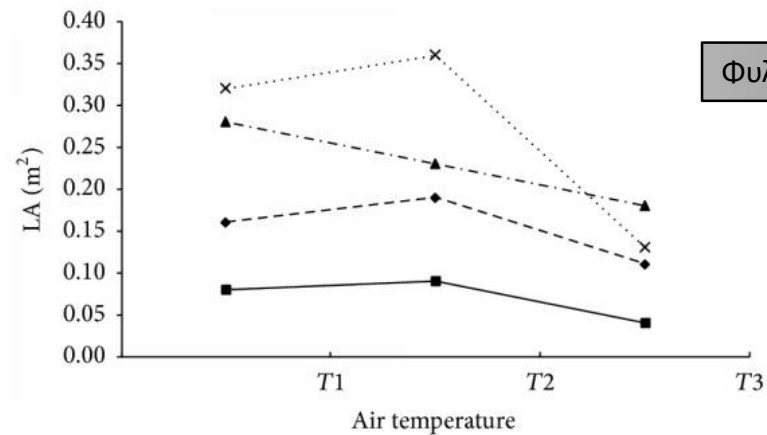
Αειθαλείς θάμνοι και θερμοκρασία ατμόσφαιρας

Σε τρεις διαφορετικές
θερμοκρασίες (T1 = 16.5°C,
T2 = 17.2°C, and T3 = 21.9°C)

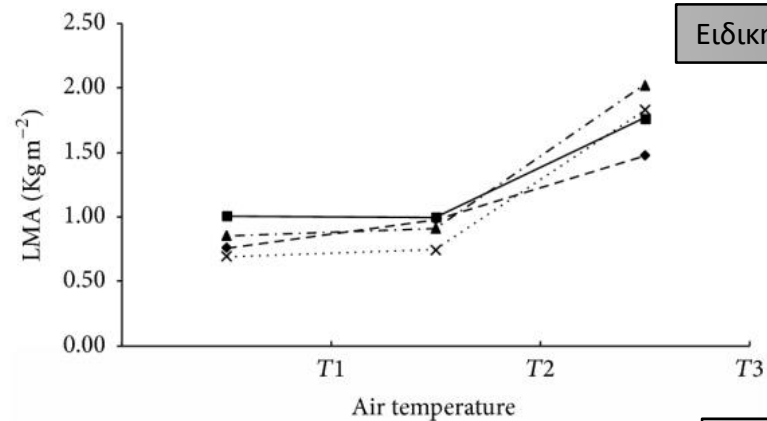
Ίδιοι γενότυποι των ειδών
Quercus ilex, *Phillyrea
angustifolia*, *Pistacia
lentiscus* και *Smilax aspera*

Το είδος *S. aspera* έχει τη
μεγαλύτερη μορφολογική
πλαστικότητα

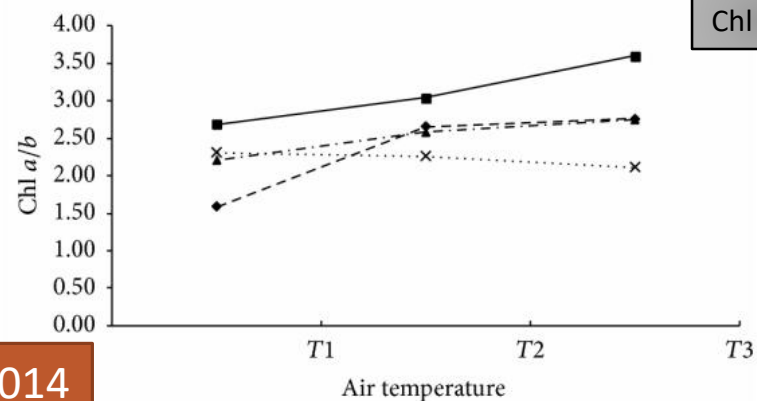
Το είδος *Q. ilex* έχει
μεγαλύτερη φωτοσυνθετική
πλαστικότητα



Φυλλική επιφάνεια



Ειδική φυλλική επιφάνεια



Chl a/b

Gratani 2014

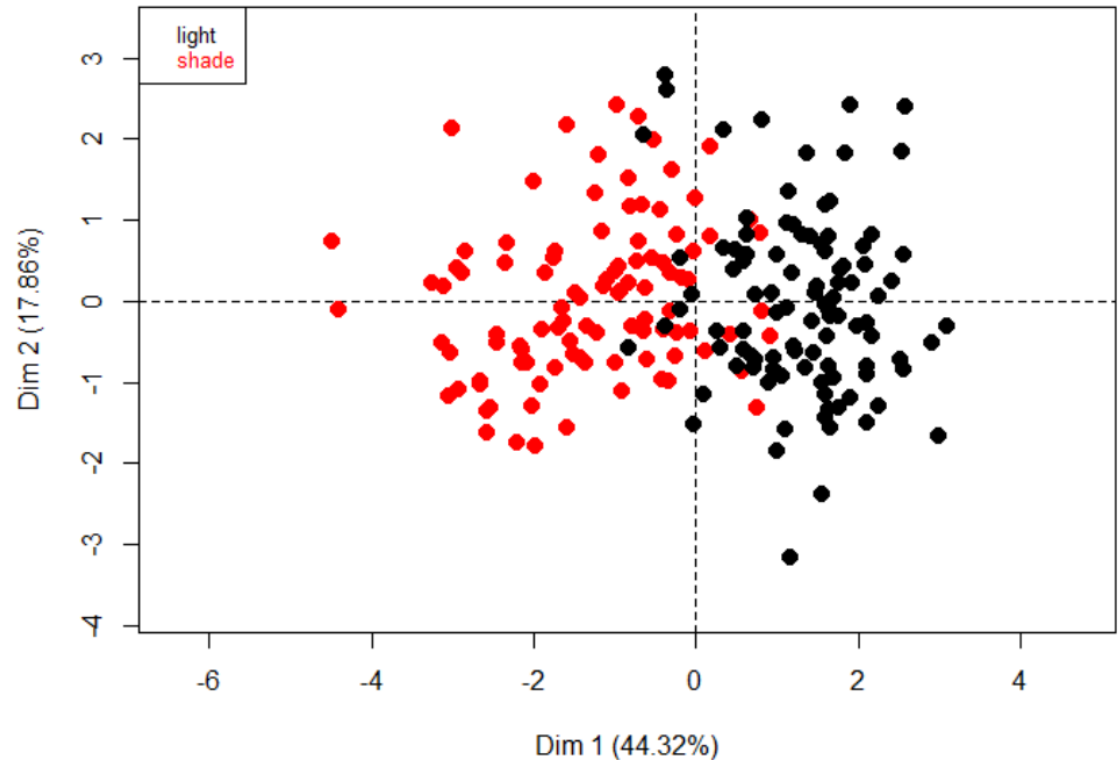
-◆- *Q. ilex* -▲- *P. lentiscus*
 -■- *P. angustifolia* -×- *S. aspera*

Φαινοτυπική πλαστικότητα βελονών ελάτης

Μετρήθηκαν μορφολογικά
χαρακτηριστικά ελάτης στην
Πάρνηθα, σε 100
γενότυπους

Σύγκριση σκιαζόμενων και
φωτιζόμενων βελονών

Μορφολογικές διαφορές,
δείχνουν διαφορετική
στρατηγική εκμετάλλευσης
του φωτός



Σορώτος 2007

Προσαρμογή: εξέλιξη ή πλαστικότητα;

Η φυσιολογική πλαστικότητα ενός ατομικού οργανισμού και η εξελικτική προσαρμοστικότητα ενός πληθυσμού είναι δύο διαφορετικές βιολογικές στρατηγικές που διασφαλίζουν την επιβίωση ενός είδους

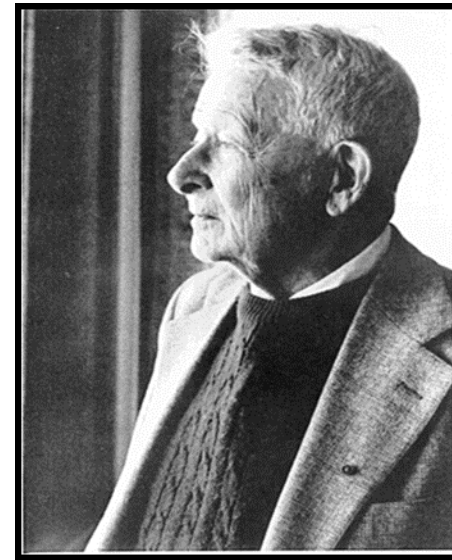
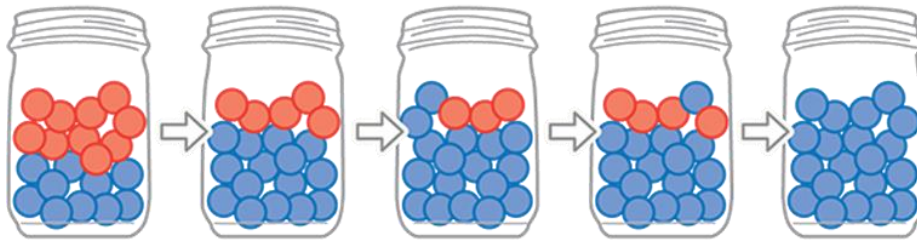
Η πλαστικότητα αναφέρεται στο εύρος των φαινοτύπων ενός γενότυπου, ενώ η εξελικτική προσαρμοστικότητα σχετίζεται με την πληθώρα αλληλομόρφων προσαρμοστικών γονιδίων ενός πληθυσμού και τροφοδοτεί τη φυσική επιλογή

Τα δασικά δέντρα είναι οργανισμοί με μεγάλη φυσιολογική πλαστικότητα και οι δασικοί πληθυσμοί έχουν μεγάλη γενετική ποικιλότητα

Οι δυο μηχανισμοί δρουν ταυτόχρονα και συνδράμουν στην προσαρμογή σε νέα περιβάλλοντα

Γενετική εκτροπή

Τυχαίες διακυμάνσεις των συχνοτήτων των αλληλομόρφων λόγω δειγματοληψίας σε πεπερασμένους πληθυσμούς, από γενιά σε γενιά

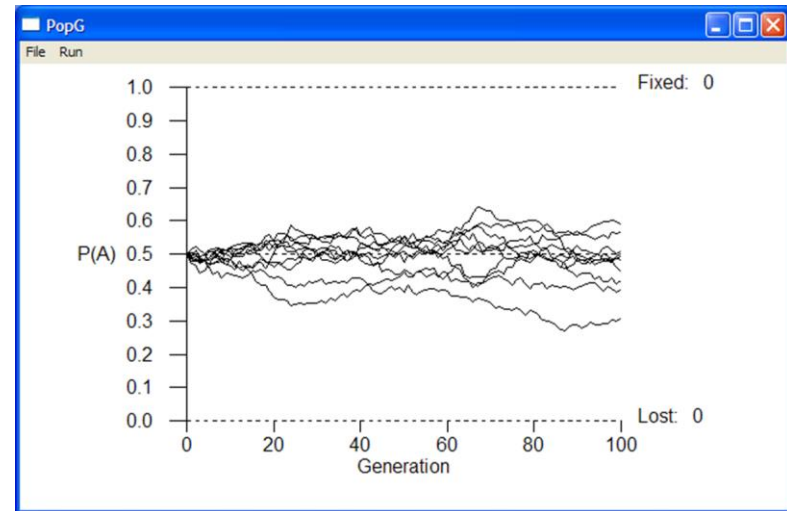
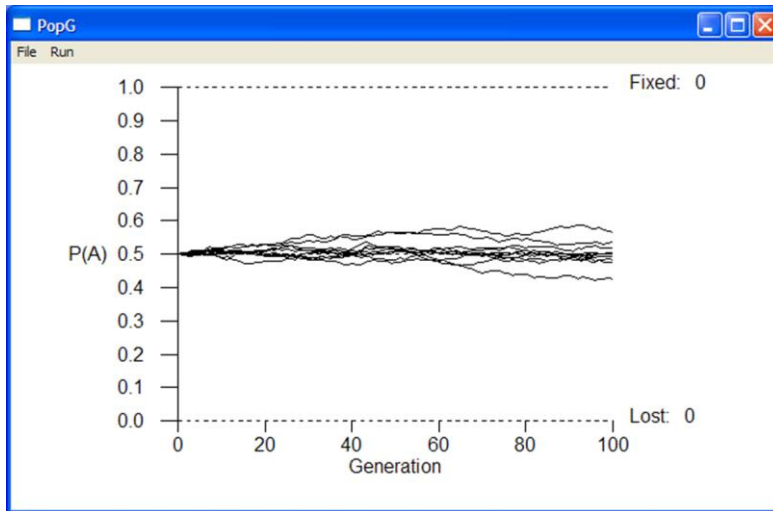


Sewall Wright (1889-1988)

Πληθυσμιακό μέγεθος

N=10000

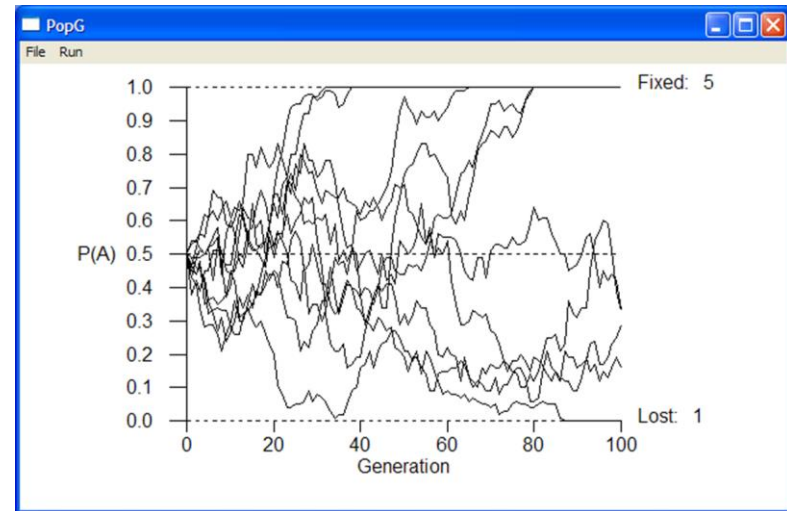
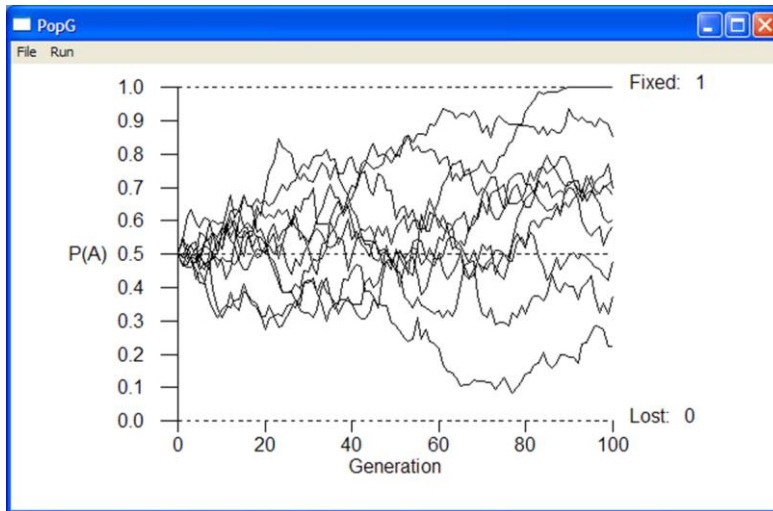
N=1000



Πληθυσμιακό μέγεθος

N=100

N=50



Πληθυσμιακό μέγεθος

Υπάρχουν τυχαίες διακυμάνσεις στις συχνότητες των αλληλομόρφων

- Το φαινόμενο είναι πιο έντονο σε μικρά πληθυσμιακά μεγέθη

Ένα αλληλόμορφο νικά πάντα!

- Αυτό που φτάνει συχνότητα 1 «παγιώνεται»
- Το άλλο χάνεται (συχνότητα 0)

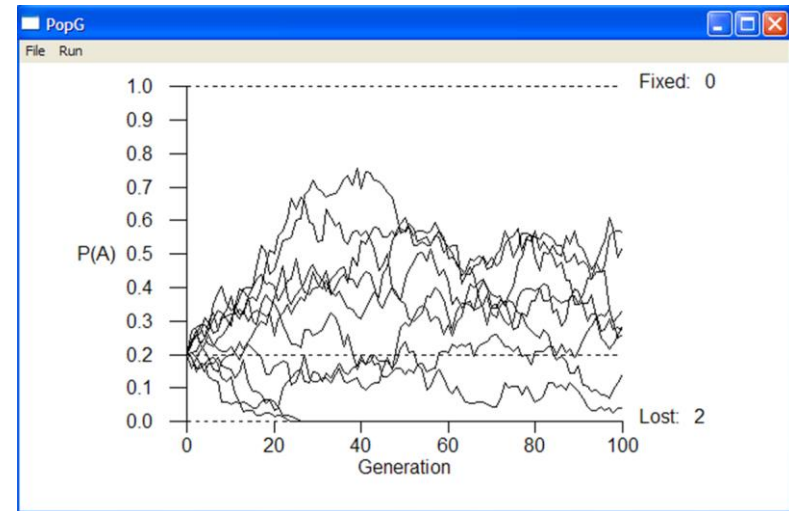
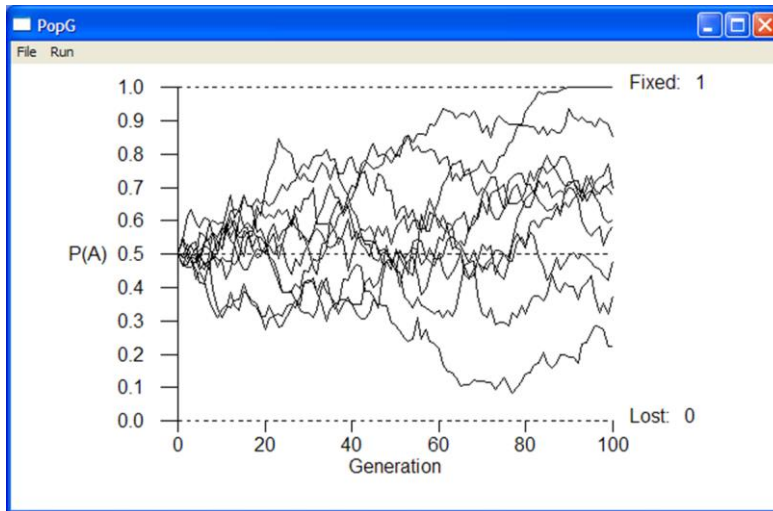
Η φυσική επιλογή δεν είναι η μόνη δύναμη που αλλάζει τις συχνότητες των αλληλομόρφων

- Σε μικρούς πληθυσμούς συμβαίνουν πολύ έντονες διακυμάνσεις των συχνοτήτων των αλληλομόρφων σε όλα τα γονίδια
- Σε μικρούς πληθυσμούς υπάρχει αυξημένος κίνδυνος απώλειας της γενετικής ποικιλότητας

Αρχική συχνότητα αλληλόμορφου

$P=0,5$

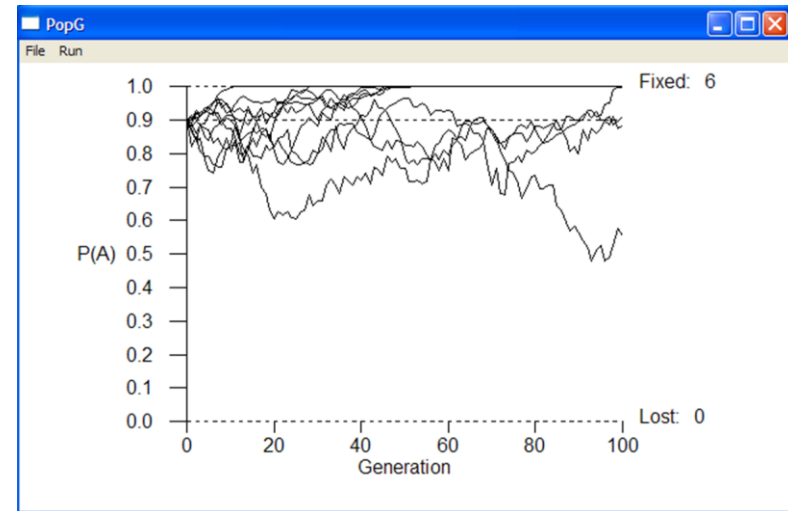
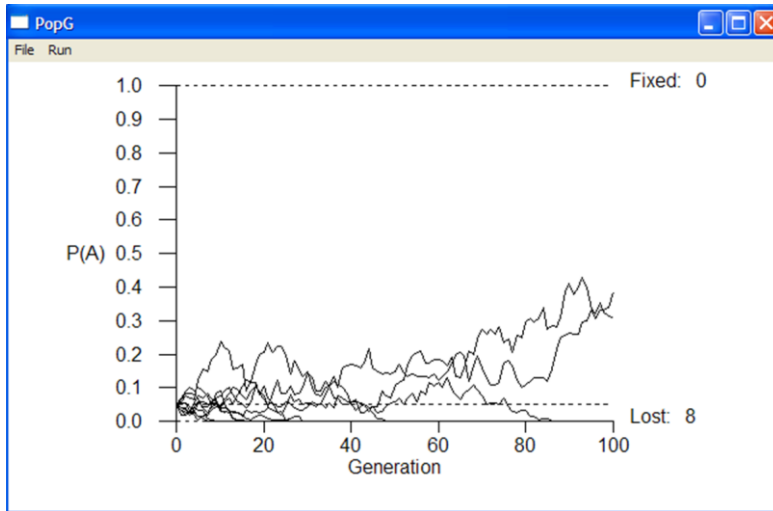
$P=0,2$



Αρχική συχνότητα αλληλόμορφου

$P=0,05$

$P=0,90$



Συχνότητα αλληλομόρφων

Δύο βασικοί κανόνες της γενετικής εκτροπής:

- Μεγάλο μέγεθος πληθυσμού κρατά τα αλληλόμορφα για περισσότερες γενιές στον πληθυσμό και διατηρεί τη γενετική ποικιλότητα
- Μικρότερη ευαισθησία στην αυθόρμητη τυχαία διακύμανση από γενιά σε γενιά

Οι αρχικές συχνότητες των αλληλομόρφων επηρεάζουν την πιθανότητα παγίωσης ενός αλληλόμορφου

- Αλληλόμορφα με μεγάλη συχνότητα παγιώνονται πιο συχνά
- Σπάνια αλληλόμορφα κινδυνεύουν να χαθούν περισσότερο

Στους μικρούς πληθυσμούς υπάρχει κίνδυνος απώλειας αλληλομόρφων

- Ιδιαίτερα των σπάνιων

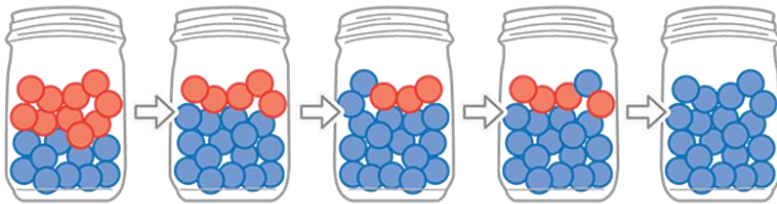
Γενετική στενωπός (bottleneck)

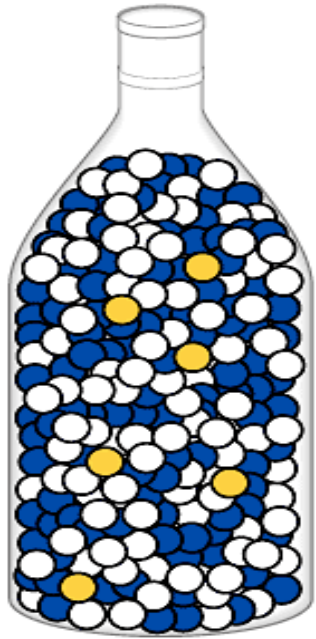
Συμβαίνει όταν ένας πληθυσμός μειώνεται απότομα σε μέγεθος και στη συνέχεια ανακάμπτει

Η γενετική ποικιλότητα δεν ανακάμπτει και παραμένει χαμηλή

- Ειδικά αν ο πληθυσμός είναι απομονωμένος

Συχνά συμβαίνει ύστερα από καταστροφικά γεγονότα

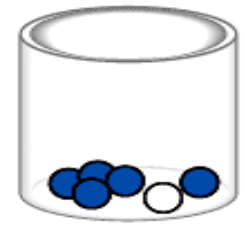




Original population



Bottlenecking event

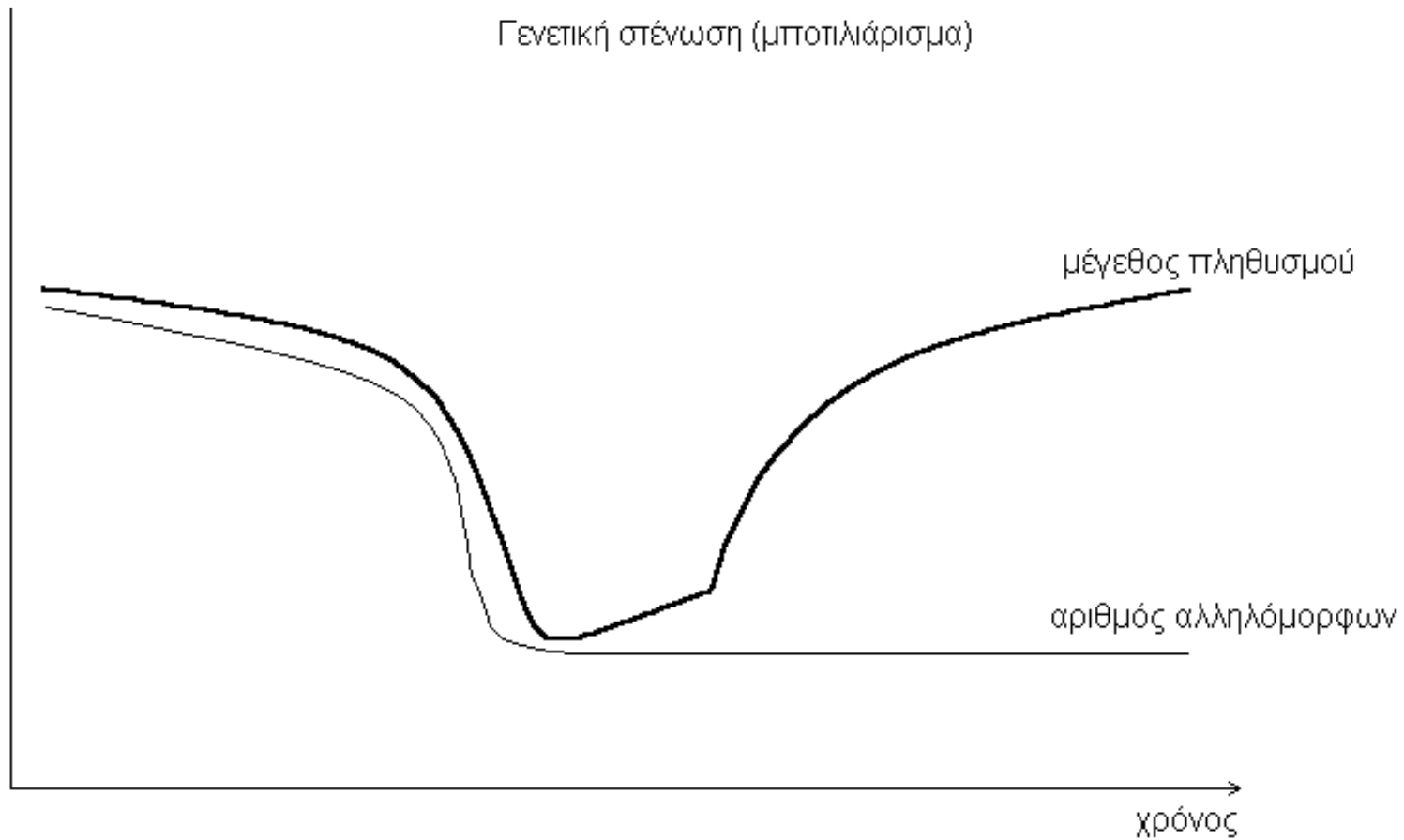


Surviving population

Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Γενετική στενωπός

Το σπάνιο «κίτρινο» αλληλόμορφο χάθηκε, ενώ το συχνό «λευκό» έγινε σπάνιο



Ανάκαμψη πληθυσμού

Αν και ο πληθυσμός ανακάμπτει πληθυσμιακά, δεν αυξάνει ο αριθμός των αλληλομόρφων στα γονίδια του

Γενετική στενωπός στον θαλάσσιο ελέφαντα

Ο θαλάσσιος ελέφαντας
(*Mirounga angustirostris*)
φτάνει σήμερα τα 160.000
ζώα στη δυτική ακτή της
Αμερικής

Το 1890 υπήρχαν μόνο 1000
άτομα σε ένα νησί στο
Μεξικό

Γενετικές έρευνες έδειξαν
πολύ μικρή ποικιλότητα στο
είδος



Ιδρυτικό φαινόμενο (founder effect)

Πληθυσμοί που προέρχονται από μια μικρή ομάδα ατόμων άλλων πληθυσμών που μεταφέρθηκαν έξω από την αρχική τους εξάπλωση

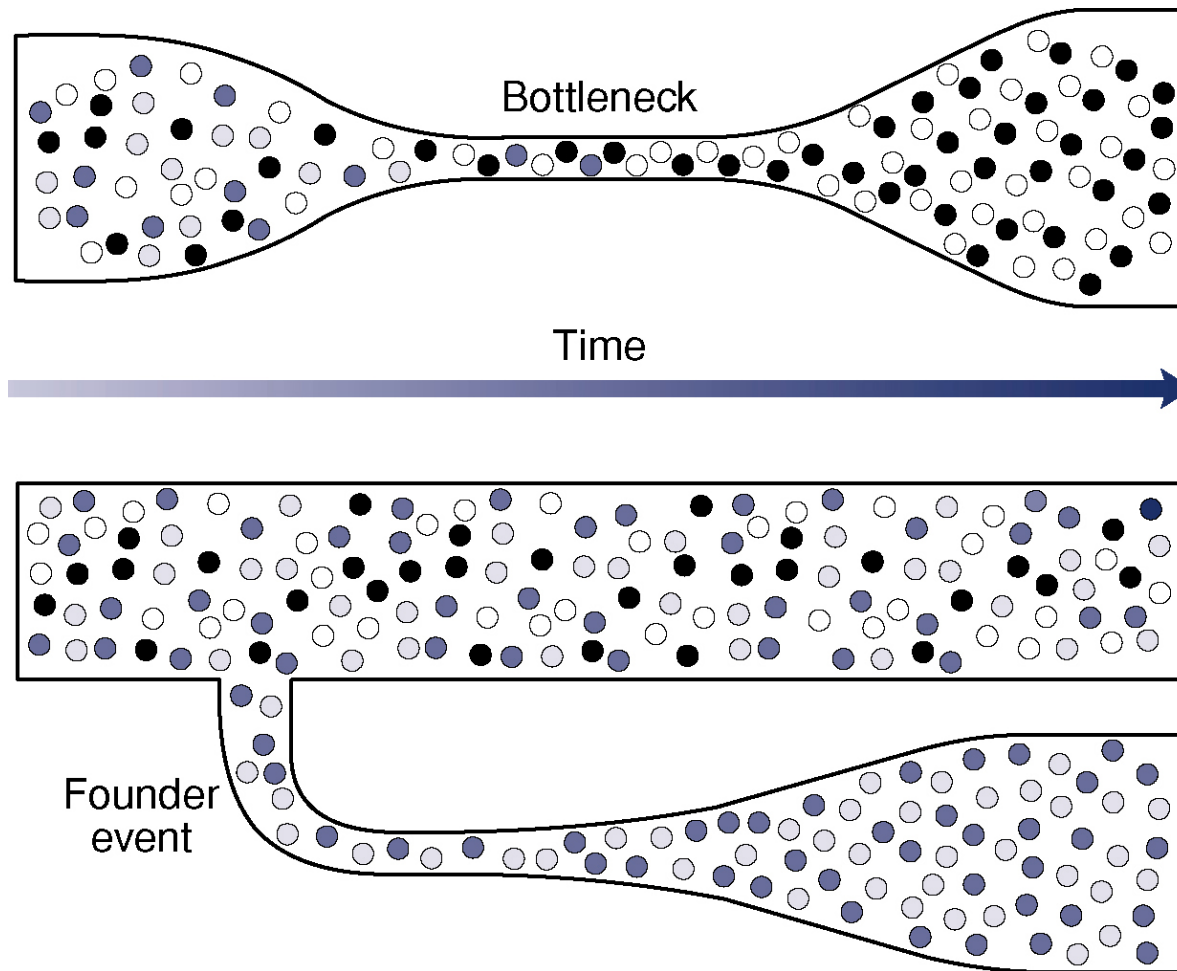
- Προέρχονται στην ουσία από ένα μικρό δείγμα κάποιου άλλου πληθυσμού

Η δράση του ανθρώπου προκαλεί σε πολλές περιπτώσεις ιδρυτικό φαινόμενο

- Μεταναστεύσεις μικρών ομάδων σε νέες περιοχές, για τον ίδιο τον άνθρωπο και τα είδη που μετακινεί / μεταφέρει

Στα δάση, μικρή ποικιλότητα σε τεχνητούς πληθυσμούς, αναδασώσεις και φυτείες

- Σε αντιδιαστολή με τους φυσικούς πληθυσμούς



Ιδρυτικό φαινόμενο / γενετική στενωπός

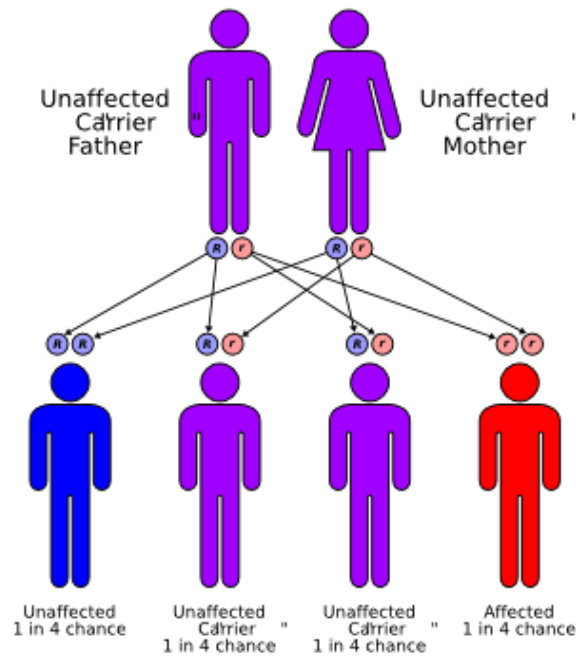
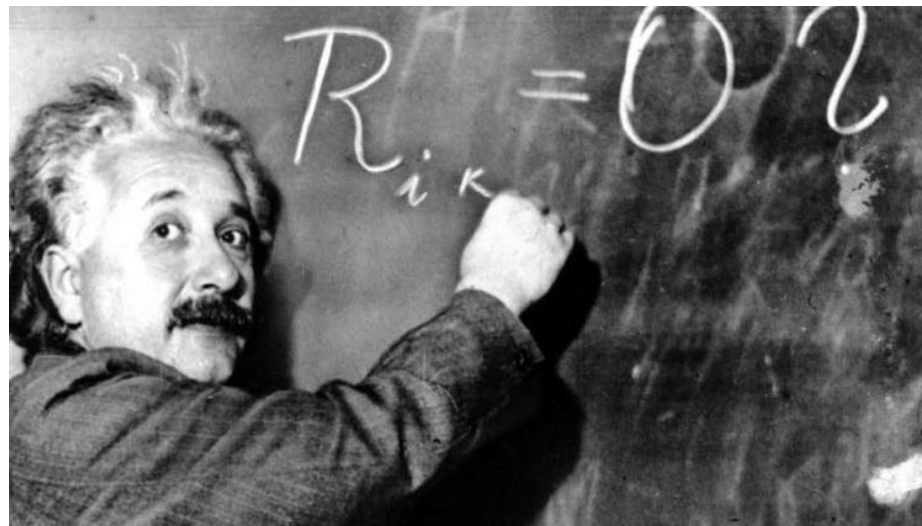
Το ιδρυτικό φαινόμενο είναι μια γενετική στενωπός που προκαλείται από γεωγραφική μετακίνηση

Ασθένεια Tay-sachs

Συχνότητα εμφάνισης της ασθένειας: 1/250 στον γενικό πληθυσμό, αλλά 1/27 στους Εβραίους Ashkenazy, στους Γαλλοκαναδούς, στους Cajuns των ΗΠΑ

Μικρές ομάδες αποίκων μετέφεραν την ασθένεια

Οι αρχικοί άποικοι των Εβραίων Ashkenazy ήταν μόλις 300

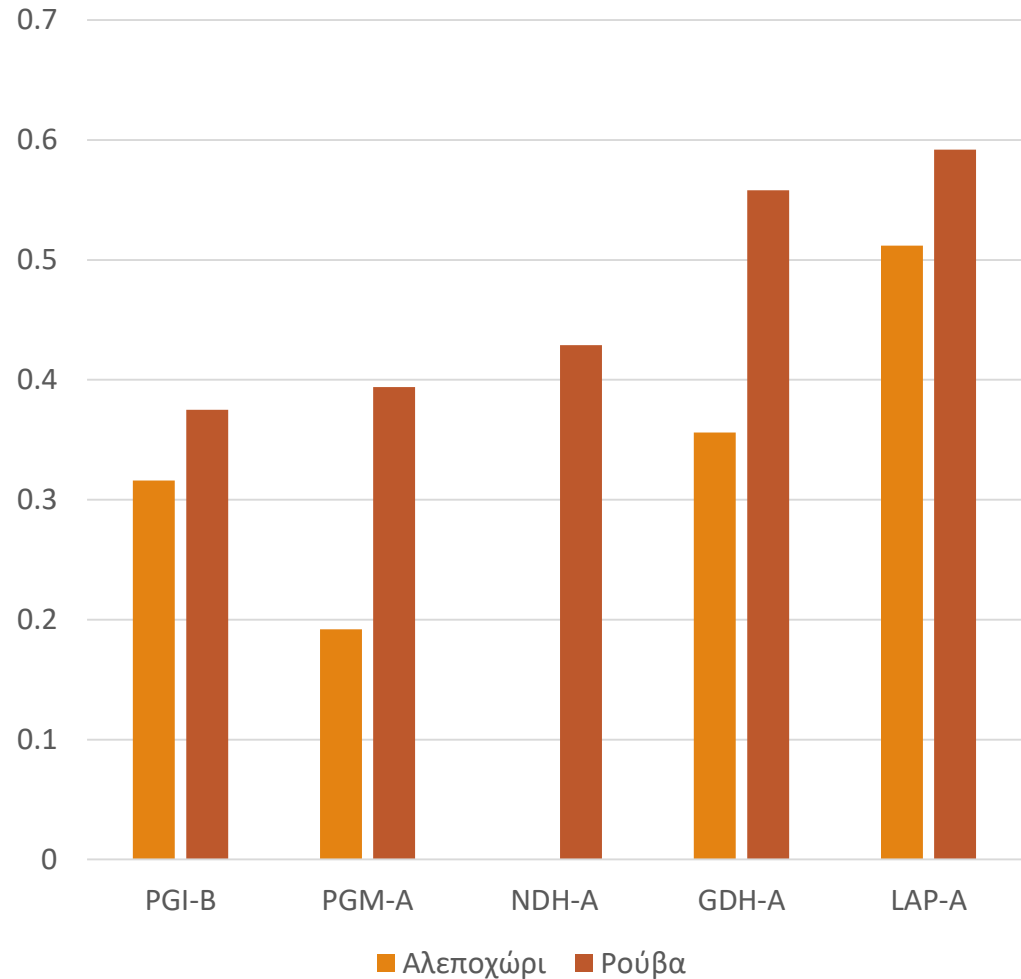


Σύγκριση φυσικού & τεχνητού πληθυσμού

Στο κυπαρίσσι (*Cupressus sempervirens*) έγινε σύγκριση ενός φυσικού πληθυσμού (Ρούβα) με έναν φυτεμένο (Αλεποχώρι)

Σε όλα τα γονίδια, ο φυσικός πληθυσμός είχε μεγαλύτερη ποικιλότητα

Αναμενόμενη ετεροζυγωτία *He*



Parageorgiou 1995

Κατακερματισμός βιοτόπου

Ο κατακερματισμός των βιοτόπων προκαλεί κατακερματισμό της γεωγραφικής εξάπλωσης των ειδών, άρα και κατακερματισμό της γονιδιακής δεξαμενής

Νέοι μικρότεροι πληθυσμοί / χαμηλή ροή γονιδίων

Σμίκρυνση γονιδιακής δεξαμενής σε κάθε νέο πληθυσμό

Απώλεια αλληλομόρφων σε κάθε νέο πληθυσμό

- Απώλεια **διαφορετικών** αλληλομόρφων σε κάθε νέο πληθυσμό

Μείωση ποικιλότητας / προσαρμοστικότητας μέσα στους πληθυσμούς

Αύξηση της διαφοροποίησης μεταξύ των νέων πληθυσμών

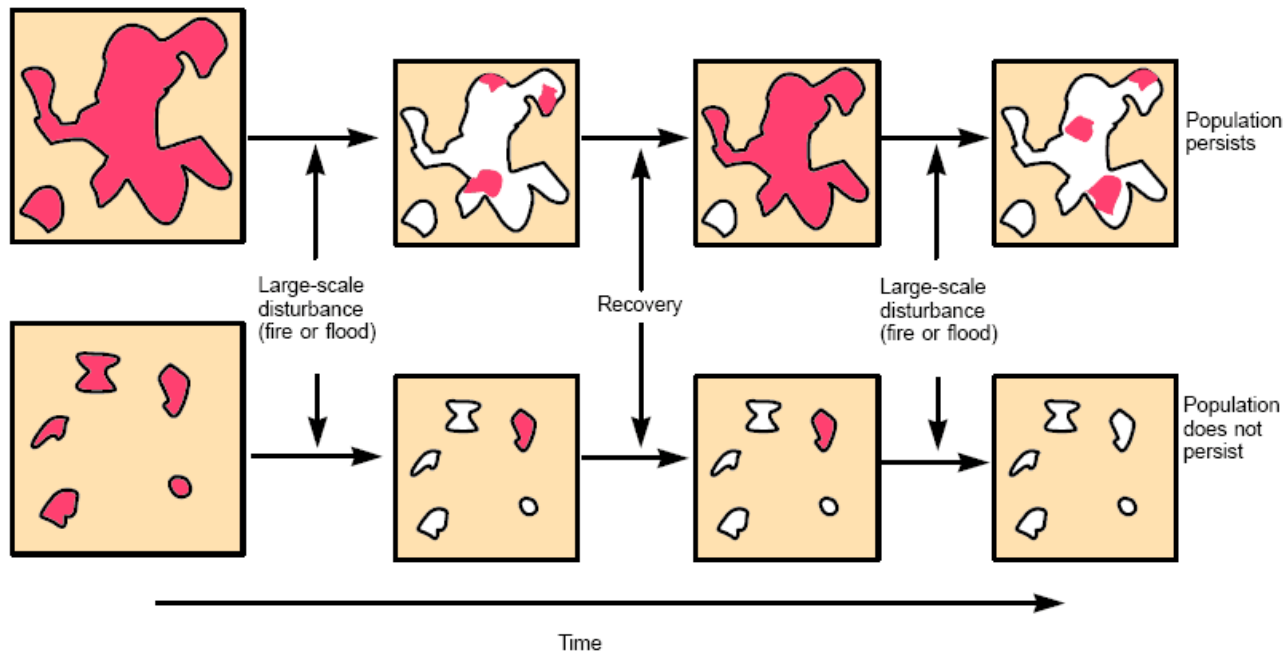
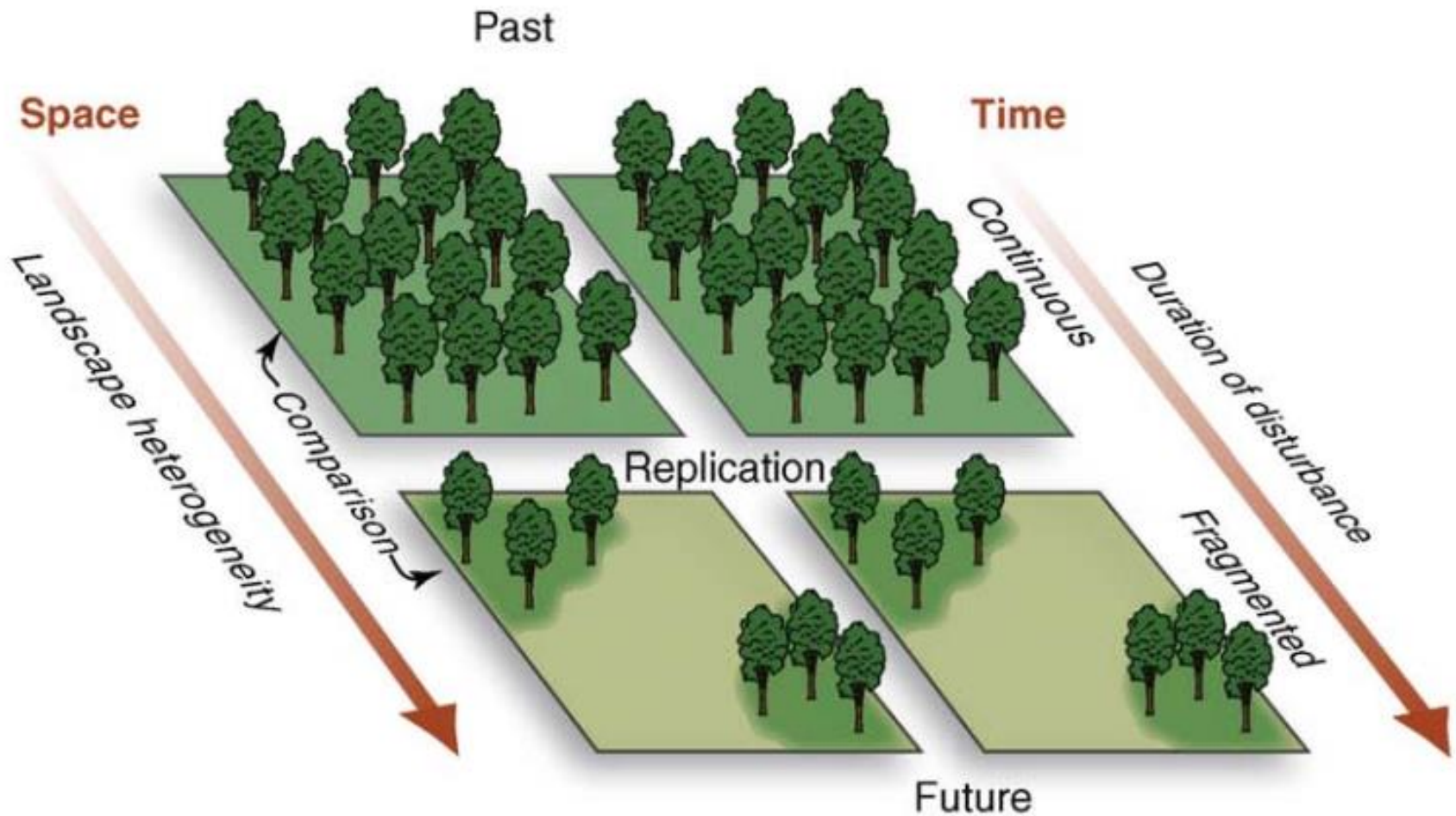


Figure 1.4.

Habitat fragmentation can result in the loss of a species due to natural disturbance. In this example larger, more connected habitat sustains the species over time, whereas smaller, more isolated habitat loses the species over time. (In this example, tan is non-habitat, red is occupied habitat, and white is unoccupied habitat.)

Κατακερματισμός βιοτόπων

Σε ένα κατακερματισμένο τοπίο, οι πληθυσμοί δεν ανακάμπτουν μετά από μια καταστροφή



Ο κατακερματισμός δημιουργεί μικρές πληθυσμιακές ομάδες (patches)

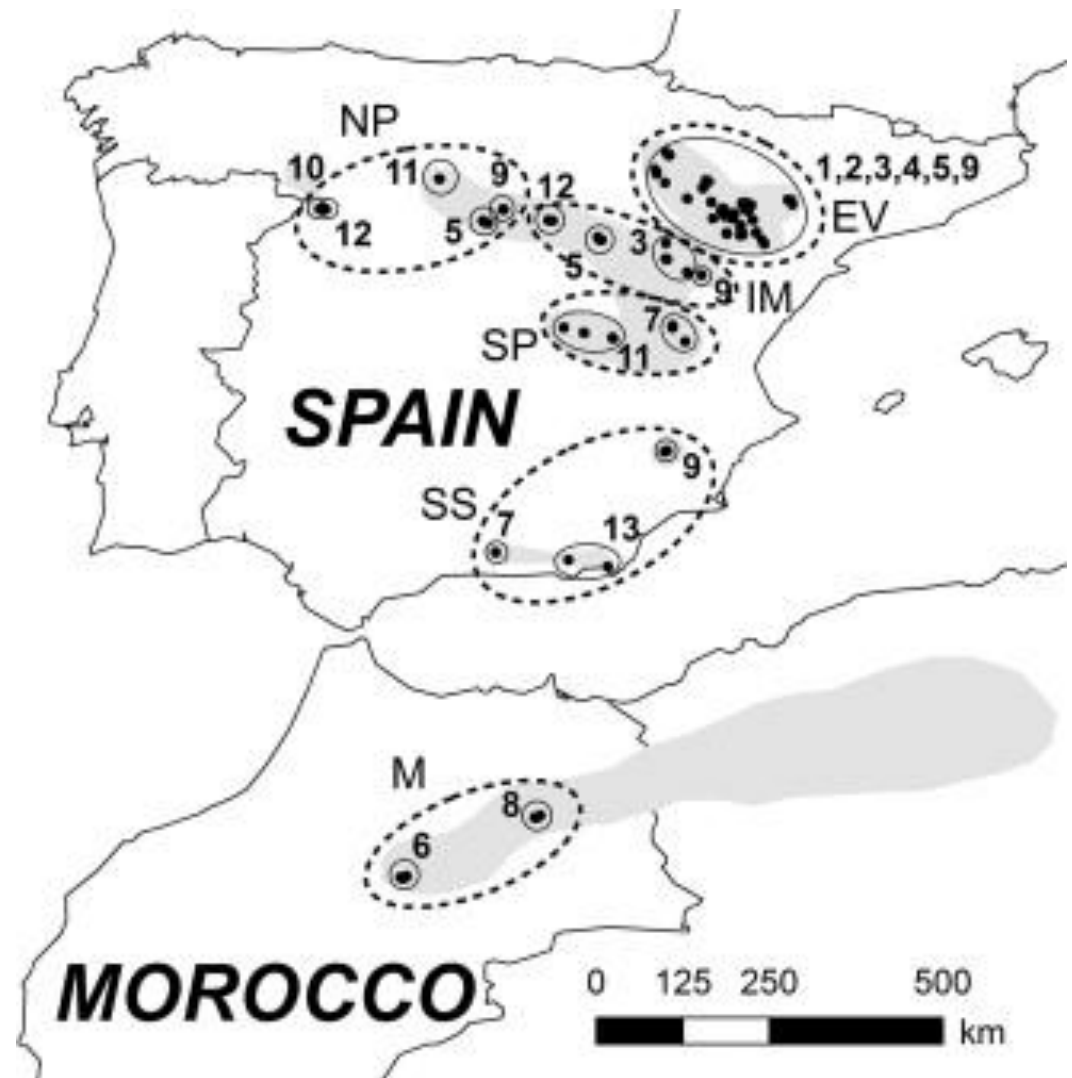
Όταν τα κενά γίνονται μεγάλα και οι ομάδες πολύ μικρές, έχουμε απομόνωση των ομάδων και απώλεια γενετικής ποικιλότητας

Κατακερματισμός βιοτόπου του *Chersophilus duponti*

Το ωδικό πτηνό *Chersophilus duponti* βρίσκεται σε κατακερματισμένους πληθυσμούς (κύκλοι)

Υπάρχει έντονη γενετική διαφοροποίηση μεταξύ των ομάδων

Οι γενετικές ομάδες διακρίνονται με διακεκομμένες γραμμές



Mendez et al. 2011

Γενετική εκτροπή

Η εκτροπή είναι σημαντική εξελικτική διαδικασία και μπορεί να προκαλέσει μεγάλες αλλαγές στις συχνότητες των αλληλομόρφων

Ουδετερότητα

- Δεν σχετίζεται με την προσαρμογή

Τυχειότητα

- Δεν έχει συγκεκριμένη κατεύθυνση

Μειώνει την ποικιλότητα

Προκαλεί διαφοροποίηση

Συμβαίνει ταυτόχρονα σε όλα τα γονίδια

Προκαλείται συχνά από τη δράση του ανθρώπου

Αναπαραγωγικό σύστημα

Τυχαία αναπαραγωγή ή πανμειξία

- Ίση πιθανότητα σύζευξης μεταξύ όλων των ατόμων του πληθυσμού (τυχαίες συζεύξεις) που διατηρούν τις γενετικές δομές σταθερές
- Ίσος αριθμός αρσενικών / θηλυκών ατόμων και γαμετών
- Ίσος αριθμός παραγόμενων γαμετών / άτομο
- Τυχαία ένωση γαμετών

Στην πράξη όμως αυτό συμβαίνει σπάνια

Δύο βασικές αποκλίσεις από την αναπαραγωγική τυχειότητα

- Ομομειξία
- Επιλεκτικές διασταυρώσεις

Ομομειξία

Η γονιμοποίηση και αναπαραγωγή μεταξύ συγγενών ατόμων λέγεται **ομομειξία** (inbreeding)

Στα ζώα, οι συζεύξεις μεταξύ συγγενικών ατόμων εξαρτώνται από τη δυνατότητα ή μη, διασποράς και απομάκρυνσης από τον τόπο γέννησης.

Σε πληθυσμούς φυτών, η ομομειξία εξαρτάται από την απόσταση που μπορεί να μεταφερθεί η γύρη ή οι σπόροι

- Πολλά ερμαφρόδιτα και μόνοικα φυτά έχουν τη δυνατότητα αυτογονιμοποίησης

Προκαλεί πτώση των ποσοστών ετεροζυγωτίας σε όλους τους γονιδιακούς τόπους

Αυτογονιμοποίηση στα φυτά

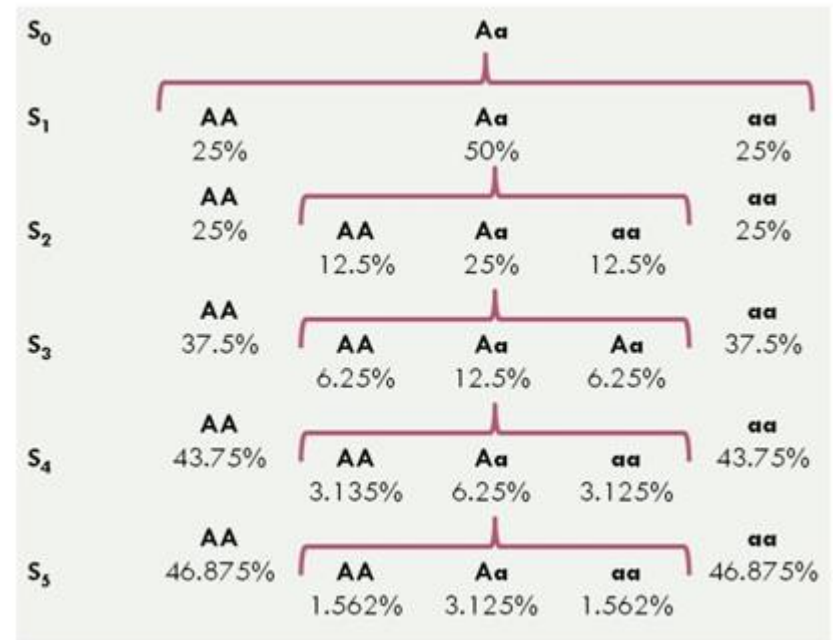
Στα κλειστόγαμα φυτά, η γονιμοποίηση γίνεται μέσα στο άνθος που δεν ανοίγει ποτέ (π.χ. όλα σχεδόν τα κηπευτικά: ντομάτα, πιπεριά, μοσχομπίζελο)

Σε κάθε γενιά, το ποσοστό των ετερόζυγων μειώνεται κατά $\frac{1}{2}$

- Μετά από 6 γενιές πρακτικά όλα τα γονίδια είναι ομόζυγα

Καθαρές σειρές φυτών στη γεωργία

- Οι απόγονοι έχουν ίδιο γενότυπο με τους γονείς και είναι ομόζυγοι για όλα τα γονίδια



Ομομεικτική κατάπτωση

Μεγαλύτερη πιθανότητα εμφάνισης ατόμων με θανατηφόρα γονίδια σε ομοζυγωτή μορφή

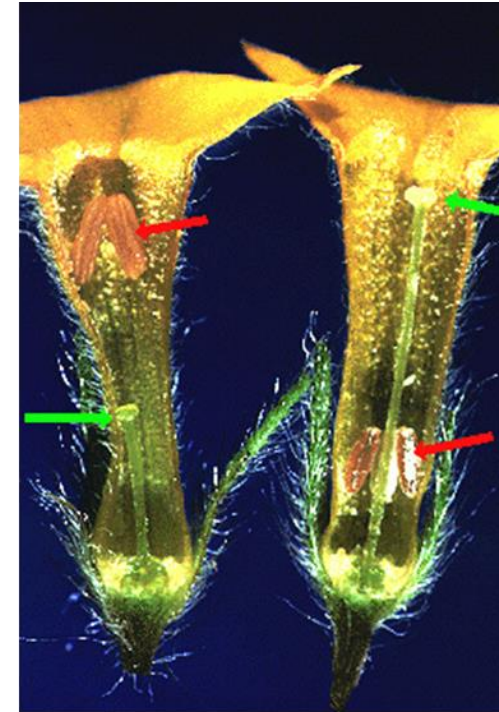
- Μεγαλύτερη εμφάνιση κληρονομικών ασθενειών
- Πτώση της ζωτικότητας, απόδοσης και αντοχής των οργανισμών

Στα περισσότερα δασικά φυτά η αυτογονιμοποίηση προκαλεί προβλήματα φύτρωσης και επιβίωσης αρτιφύτρων

- Ανάπτυξη συστημάτων αποφυγής της αυτογονιμοποίησης (αυταασύμβατο)

Ανθήρες

Στίγμα



Στίγμα

Ανθήρες

Thrum

Pin

Primula vulgaris

GA/ga

ga/ga

Αυτό- επικονίαση στην ερυθρελάτη

Σε πείραμα σύγκρισης απογόνων ερυθρελάτης (*Picea abies*), οι απόγονοι που προέρχονται από σταυρογονιμοποίηση έχουν φυσιολογική ανάπτυξη, ενώ αυτοί που προέρχονται από αυτογονιμοποίηση είναι καχεκτικοί

Η κίτρινη γραμμή χωρίζει τις δύο κατηγορίες

Picea abies
inbreeding
experiment
established 1916,
age 62 from seed



Gösta Eriksson
Plant Biology &
Forest genetics



Πηγή: Eriksson et al. (2013)

Αποκλίσεις από την τυχειότητα στα δασικά είδη

Μη τυχαίες διασταυρώσεις λόγω διαφόρων παραγόντων, όπως:

- Απόσταση μεταξύ των ατόμων
- Κίνηση γαμετών (έντομα, άνεμος)
- Προτιμήσεις μεταξύ ατόμων

Διαφοροποίηση

- στην αναλογία αρσενικών / θηλυκών
- στην παραγωγικότητα των γαμετών
- στην παραγωγικότητα των απογόνων

Χρονική διαφοροποίηση στην άνθηση

Σήμερα θεωρείται αποδεκτό το μοντέλο της μεταφοράς της γύρης σε μεγάλες αποστάσεις

- Συντριπτικά μεγαλύτερο ποσοστό της γύρης συγκεντρώνεται στα πρώτα μέτρα κοντά στον αρσενικό γονέα
- Αναπαραγωγική επιτυχία μειώνεται με την απόσταση

Αναπαραγωγικό σύστημα

Το φυλετικό σύστημα (μόνοικα, δίοικα ή ερμαφρόδιτα φυτά) καθορίζει τις πιθανές διασταυρώσεις μεταξύ των ατόμων ενός πληθυσμού

Το αναπαραγωγικό σύστημα (mating system) καθορίζει τον τρόπο και τη συχνότητα που συγχωνεύονται οι γαμέτες για το σχηματισμό των ζυγωτών

Είναι ιδιαίτερα σημαντικό για τις συχνότητες των γενότυπων και αλληλομόρφων της επόμενης γενιάς

- Η ομομειξία μειώνει την ετεροζυγωτία

Για να περιγράψουμε το αναπαραγωγικό σύστημα σε έναν πληθυσμό φυτών χρησιμοποιούμε δύο βασικούς τρόπους:

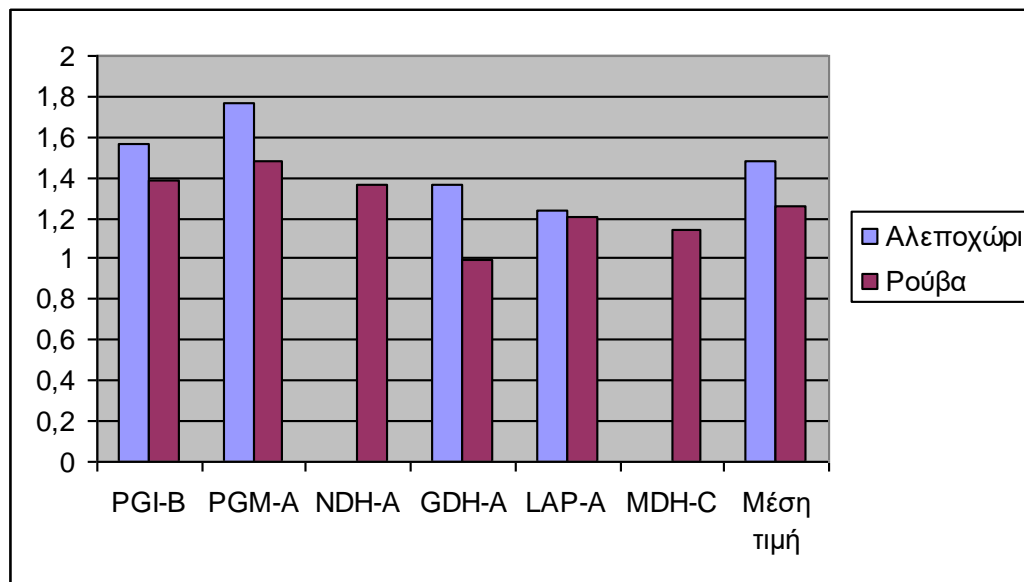
- Την απ ευθείας περιγραφή του συστήματος (απόσταση διασποράς της γύρης, φαινολογία της άνθησης, ανάλυση πατρότητας, κ.α.)
- Τη χρήση μοντέλων (mixed mating model)

Ποσοστό σταυρογονι- μοποίησης σε πληθυσμούς κυπαρισσιού

Στο κυπαρίσσι (*Cupressus sempervirens*) έγινε μελέτη αναπαραγωγικού συστήματος σε έναν αραιό πληθυσμό (Ρούβα) και σε έναν πυκνό (Αλεποχώρι)

Σε όλα τα γονίδια, ο πυκνός πληθυσμός εμφάνισε υψηλότερα ποσοστά σταυρογονιμοποίησης

Οι αποστάσεις μεταξύ των δέντρων παίζουν σημαντικό ρόλο στην αποφυγή της ομομιξίας



Parageorgiou 1995

Φαινολογία άνθησης στον φράξο

Σε απομονωμένη συστάδα
φράξου μελετήθηκε ο
συγχρονισμός της άνθησης
αρσενικών και θηλυκών
ανθών

Από τα 12 δέντρα, 11 είχαν
θηλυκά άνθη και 4 είχαν
αρσενικά άνθη

Μόνο ένα δέντρο είχε ώριμα
θηλυκά άνθη σε εποχή που
υπήρχαν ώριμα αρσενικά
άνθη

Μόνο 5 στα 12 δέντρα
συμμετείχαν στην
αναπαραγωγή, εκ των οποίων
μόνο ένα με θηλυκά άνθη



Αναγνωστάκη 2005

Εξελικτικές δυνάμεις και ποικιλότητα

Η εξέλιξη είναι μια αλλαγή στις συχνότητες των αλληλομόρφων που οφείλεται σε ένα συνδυασμό των εξελικτικών δυνάμεων

Δυνάμεις που αυξάνουν την ποικιλότητα εντός πληθυσμών αποτρέπουν τη διαφοροποίηση

- Μεταλλάξεις, ροή γονιδίων, επιλογή ισορροπίας

Δυνάμεις που αυξάνουν την ομοζυγωτία ευνοούν τη διαφοροποίηση μεταξύ πληθυσμών

- Ομομειξία, κατευθυντήρια επιλογή, εκτροπή

Η εξέλιξη απαιτεί την ύπαρξη ποικιλότητας

Η κατεύθυνσή της είναι απρόβλεπτη

Οι περισσότεροι φυσικοί πληθυσμοί σήμερα διαθέτουν υψηλή γενετική ποικιλότητα