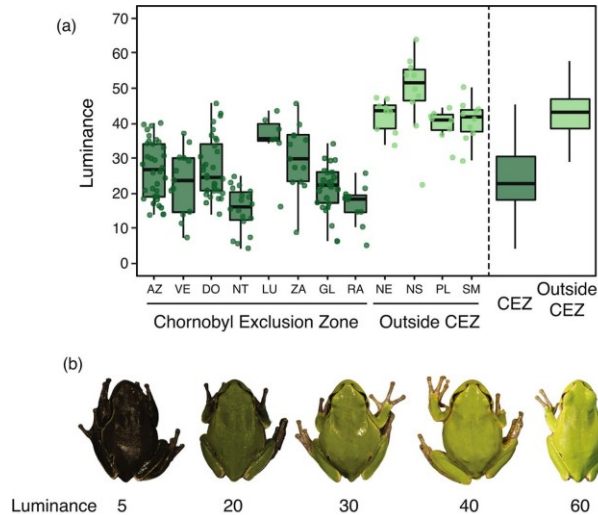


# Η γενετική της φυσικής επιλογής



Μαργαρίτης Τσιφιντάρης

mtsifintaris@gmail.com / mtsifint@mbg.duth.gr

# Οι παρατηρήσεις του Δαρβίνου

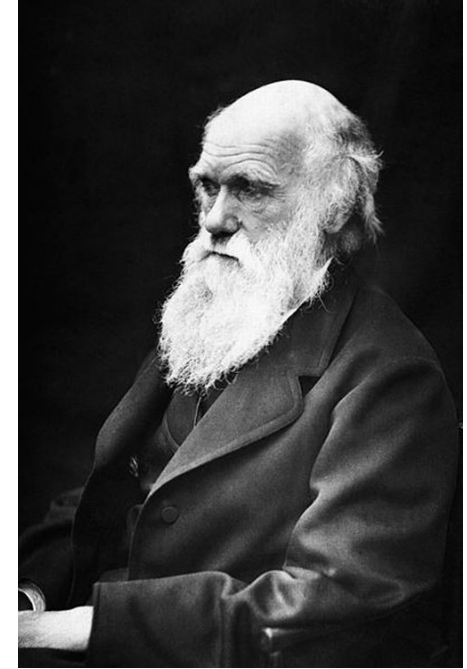
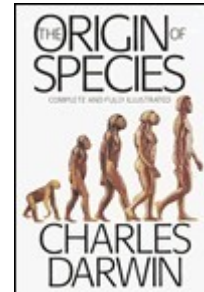
---

- Υπάρχει περιορισμός στους διαθέσιμους πόρους
  - Σε όλα τα είδη προκύπτουν περισσότεροι απόγονοι, από όσους μπορούν να συντηρηθούν
- Ποικιλότητα ανάμεσα στους οργανισμούς του ίδιου είδους
  - Οι οργανισμοί διαφέρουν στην ικανότητά τους να επιζήσουν και να αναπαραχθούν
- Τα αλληλόμορφα που προάγουν την επιβίωση και την αναπαραγωγή, αυξάνονται σταδιακά από γενιά σε γενιά και ο πληθυσμός γίνεται βαθμιαία ικανότερος να επιζήσει και να αναπαραχθεί σε ένα περιβάλλον

# Φυσική Επιλογή

*«Ονόμασα αυτή την αρχή σύμφωνα με την οποία, κάθε μικρή παραλλαγή, εάν είναι χρήσιμη, διατηρείται, με τον όρο Φυσική Επιλογή»*

*Charles Darwin, The Origin of Species (1859)*



Charles Darwin (1809–1882)

# Πως λειτουργεί η επιλογή

---

- Έχουμε επιλογή όταν άτομα με διαφορετικό γονότυπο που ζουν κάτω από συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες, δίνουν συστηματικά διαφορετικό αριθμό απογόνων
- Υπάρχει διαφορά στην ικανότητα επιβίωσης ή αναπαραγωγής, μεταξύ ατόμων που διαφέρουν σε κάποιο κρίσιμο γνώρισμα
  - Κρίσιμος είναι ο **φαινότυπος**
  - Όταν το γνώρισμα είναι κληρονομικό, τότε γίνεται κρίσιμος ο **γονότυπος** και έχουμε επιλογή

# Πως λειτουργεί η επιλογή

---

Το στατιστικό μέτρο της διαφορετικότητας στην ικανότητα επιβίωσης και αναπαραγωγής λέγεται                      του γονότυπου

# Πως λειτουργεί η επιλογή

---

Το στατιστικό μέτρο της διαφορετικότητας στην ικανότητα επιβίωσης και αναπαραγωγής λέγεται **αρμοστικότητα** (ή προσαρμοστική αξία) του γονότυπου

# Πως λειτουργεί η επιλογή

- Έχουμε επιλογή όταν άτομα με διαφορετικό γονότυπο που ζουν κάτω από συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες, δίνουν συστηματικά διαφορετικό αριθμό απογόνων
- Υπάρχει διαφορά στην ικανότητα επιβίωσης ή αναπαραγωγής, μεταξύ ατόμων που διαφέρουν σε κάποιο κρίσιμο γνώρισμα
  - Κρίσιμος είναι ο **φαινότυπος**
  - Όταν το γνώρισμα είναι κληρονομικό, τότε γίνεται κρίσιμος ο **γονότυπος** και έχουμε επιλογή
- ↓
- Το στατιστικό μέτρο της διαφορετικότητας στην ικανότητα επιβίωσης και αναπαραγωγής λέγεται **αρμοστικότητα** (ή προσαρμοστική αξία) του γονότυπου

*Η αλλαγή των συχνοτήτων των αλληλομόρφων μέσω της επιλογής είναι μια συστηματική, και πολλές φορές αργή, διαδικασία.*

*- Η κατεύθυνση όσο και η ποσότητα της αλλαγής μπορεί να προβλεφθεί*

# Αρμοστικότητα (fitness)

---

- Αναπαραγωγική ικανότητα ενός γονότυπου (σε σχέση με άλλους γονότυπους του πληθυσμού)
  - Ο ρυθμός με τον οποίο ο γονότυπος αυξάνει ή μειώνει την παρουσία των αλληλομόρφων του στον πληθυσμό στην επόμενη γενιά
  - Η αρμοστικότητα μπορεί να αναφέρεται και σε έναν φαινότυπο
- Εξέλιξη έχουμε μόνο όταν οι κάποιοι γονότυποι έχουν διαφορετική αρμοστικότητα από κάποιους άλλους
- Η αρμοστικότητα ενός γονότυπου αναφέρεται σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον
  - Ο ίδιος γονότυπος σε ένα διαφορετικό περιβάλλον μπορεί να έχει διαφορετική αρμοστικότητα



# Ορισμός φυσικής επιλογής

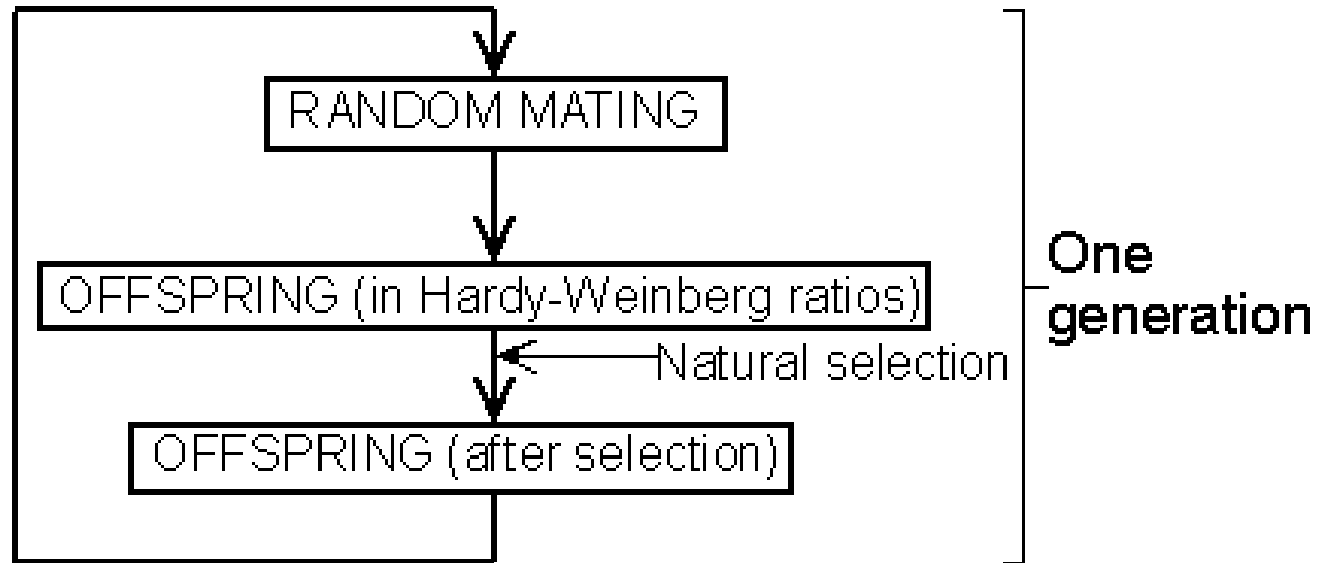
Υπάρχουν πολλοί ορισμοί για τη φυσική επιλογή, εδώ:

- Φυσική επιλογή ονομάζεται οποιαδήποτε **συστηματική διαφορά** στην αρμοστικότητα ανάμεσα σε διαφορετικές ομάδες βιολογικών ενοτήτων
  - Συστηματική διαφορά είναι εδώ μια ουσιαστική διαφορά που παραμένει και διαρκεί σε βάθος γενεών

Ένας πιο απλός ορισμός:

- Φυσική επιλογή ονομάζεται η στατιστική διαφοροποίηση της **αναπαραγωγικής επιτυχίας** ανάμεσα σε γονίδια, οργανισμούς ή πληθυσμούς
  - Ο ορισμός αυτός προσθέτει **επίπεδα** στη φυσική επιλογή, πέρα από αυτό του ατόμου (μέσα στο άτομο, σε επίπεδο συγγενών, ομάδων ή ειδών)

# Φυσική επιλογή σε πληθυσμό ισορροπίας



# Σχετική αρμοστικότητα

- Σχετική αρμοστικότητα (relative fitness) ή αρμοστικότητα (**w**)
  - Η αναπαραγωγική επιτυχία ενός γονότυπου σε σχέση με κάποιον άλλο
  - Δίνουμε την τιμή 1 στο γονότυπο με την υψηλότερη αρμοστικότητα διαιρώντας όλες τις τιμές με τη μεγαλύτερη

## Παράδειγμα

Γονότυποι: 100  $A_1A_1$ , 200  $A_1A_2$  και 100  $A_2A_2$

...

...

Γονότυποι: 80  $A_1A_1$ , 160  $A_1A_2$  και 50  $A_2A_2$

Τα ποσοστά επιβίωσης για κάθε γονότυπο θα είναι:

$A_1A_1 \rightarrow$

$A_1A_2 \rightarrow$

$A_2A_2 \rightarrow$

# Σχετική αρμοστικότητα

- Σχετική αρμοστικότητα (relative fitness) ή αρμοστικότητα ( $w$ )
  - Η αναπαραγωγική επιτυχία ενός γονότυπου σε σχέση με κάποιον άλλο
  - Δίνουμε την τιμή 1 στο γονότυπο με την υψηλότερη αρμοστικότητα διαιρώντας όλες τις τιμές με τη μεγαλύτερη

## Παράδειγμα

Γονότυποι: 100  $A_1A_1$ , 200  $A_1A_2$  και 100  $A_2A_2$

...

...

Γονότυποι: 80  $A_1A_1$ , 160  $A_1A_2$  και 50  $A_2A_2$

Τα ποσοστά επιβίωσης για κάθε γονότυπο θα είναι:

$A_1A_1 \rightarrow 0.8$        $A_1A_2 \rightarrow 0.8$        $A_2A_2 \rightarrow 0.5$

# Σχετική αρμοστικότητα

- Σχετική αρμοστικότητα (relative fitness) ή αρμοστικότητα ( $w$ )
  - Η αναπαραγωγική επιτυχία ενός γονότυπου σε σχέση με κάποιον άλλο
  - Δίνουμε την τιμή 1 στο γονότυπο με την υψηλότερη αρμοστικότητα διαιρώντας όλες τις τιμές με τη μεγαλύτερη

## Παράδειγμα

Γονότυποι: 100  $A_1A_1$ , 200  $A_1A_2$  και 100  $A_2A_2$

...

...

Γονότυποι: 80  $A_1A_1$ , 160  $A_1A_2$  και 50  $A_2A_2$

Τα ποσοστά επιβίωσης για κάθε γονότυπο θα είναι:

$A_1A_1 \rightarrow 0.8$        $A_1A_2 \rightarrow 0.8$        $A_2A_2 \rightarrow 0.5$

Θεωρούμε ότι ο γονότυπος με το μεγαλύτερο ποσοστό επιβίωσης έχει αρμοστικότητα 1



$w_{11} = \dots\dots\dots$

$w_{12} = \dots\dots\dots$

$w_{22} = \dots\dots\dots$

# Σχετική αρμοστικότητα

- Σχετική αρμοστικότητα (relative fitness) ή αρμοστικότητα ( $w$ )
  - Η αναπαραγωγική επιτυχία ενός γονότυπου σε σχέση με κάποιον άλλο
  - Δίνουμε την τιμή 1 στο γονότυπο με την υψηλότερη αρμοστικότητα διαιρώντας όλες τις τιμές με τη μεγαλύτερη

## Παράδειγμα

Γονότυποι: 100  $A_1A_1$ , 200  $A_1A_2$  και 100  $A_2A_2$

...

...

Γονότυποι: 80  $A_1A_1$ , 160  $A_1A_2$  και 50  $A_2A_2$

Τα ποσοστά επιβίωσης για κάθε γονότυπο θα είναι:

$A_1A_1 \rightarrow 0.8$        $A_1A_2 \rightarrow 0.8$        $A_2A_2 \rightarrow 0.5$

Θεωρούμε ότι ο γονότυπος με το μεγαλύτερο ποσοστό επιβίωσης έχει αρμοστικότητα 1



$$w_{11} = 0.8/0.8 = 1$$

$$w_{12} = 0.8/0.8 = 1$$

$$w_{22} = 0.5/0.8 = 0.625$$



# Συντελεστής επιλογής

- Συντελεστής επιλογής (**selection coefficient**) ( $s$ )
  - Η ποσοτικοποίηση των δυνάμεων που δρουν πάνω σε κάθε γονότυπο για να υποβιβάσουν την αρμοστικότητα του
  - Το προσαρμοστικό μειονέκτημα δηλαδή του γονότυπου απέναντι στον πιο επιτυχημένο γονότυπο του πληθυσμού (για ένα συγκεκριμένο γονίδιο)
- Η διαφορά της σχετικής αρμοστικότητας ενός γονότυπου, σε σχέση με τον καλύτερο γονότυπο στον πληθυσμό
  - Είναι  $s = 1 - w$



# Η μέση αρμοστικότητα του πληθυσμού

Κάτω από την πίεση της φυσικής επιλογής, ο πληθυσμός προσαρμόζεται στο περιβάλλον του, ολοένα και καλύτερα σε κάθε γενιά

- Η μέση αρμοστικότητα του πληθυσμού αυξάνει

Μέση αρμοστικότητα ενός πληθυσμού

- Ο μέσος όρος (σταθμισμένος με τη συχνότητα) των αρμοστικοτήτων των γονοτύπων του πληθυσμού
- ↓
- το άθροισμα των γινομένων της αρμοστικότητας κάθε γονότυπου επί τη συχνότητα του

$$\bar{w} = p^2 w_{11} + 2pq w_{12} + q^2 w_{22}$$

## Συχνότητες γονοτύπων πριν και μετά την επιλογή

**TABLE 3.4** The frequency of genotypes before and after selection, assuming Hardy–Weinberg proportions before selection.

|                            | <i>Genotype</i>               |                                 |                               | <i>Total</i> |
|----------------------------|-------------------------------|---------------------------------|-------------------------------|--------------|
|                            | $A_1A_1$                      | $A_1A_2$                        | $A_2A_2$                      |              |
| Relative fitness           | $w_{11}$                      | $w_{12}$                        | $w_{22}$                      | –            |
| Frequency before selection | $p_0^2$                       | $2p_0q_0$                       | $q_0^2$                       | 1            |
| Weighted contribution      | $p_0^2w_{11}$                 | $2p_0q_0w_{12}$                 | $q_0^2w_{22}$                 | $\bar{w}$    |
| Frequency after selection  | $\frac{p_0^2w_{11}}{\bar{w}}$ | $\frac{2p_0q_0w_{12}}{\bar{w}}$ | $\frac{q_0^2w_{22}}{\bar{w}}$ | 1            |

## Η συχνότητα του $A_2$ μετά την επιλογή

$$q_1 = \frac{1}{2} \left( \frac{2p_0q_0w_{12}}{\overline{w}} \right) + \frac{q_0^2w_{22}}{\overline{w}}$$

$$q_1 = \frac{p_0q_0w_{12} + q_0^2w_{22}}{\overline{w}}$$

## Ρυθμός μεταβολής της συχνότητας του $A_2$ εξ αιτίας της επιλογής

$$\Delta q = q_1 - q_0$$

$$\Delta q = \frac{pq[q(w_{22} - w_{12}) - p(w_{11} - w_{12})]}{\bar{w}}$$

Με το μοντέλο αυτό μπορούμε να προσομοιώσουμε τις μεταβολές που προκαλεί η φυσική επιλογή στις συχνότητες των αλληλομόρφων από γενιά σε γενιά

# Περιπτώσεις φυσικής επιλογής

Η διαφορά της σχετικής αρμοστικότητας ενός γονότυπου, σε σχέση με τον καλύτερο γονότυπο στον πληθυσμό:  $s = 1 - w$

|                            | Γονότυπος        |          |                  |
|----------------------------|------------------|----------|------------------|
|                            | $A_1A_1$         | $A_1A_2$ | $A_2A_2$         |
| Αρμοστικότητα              | $w_{11}$         | $w_{12}$ | $w_{22}$         |
| Υπολειπόμενο<br>θανατηφόρο | 1                | 1        | 0                |
| Υπολειπόμενο               | 1                | 1        | 1-s              |
| Αθροιστική δράση           | 1                | 1-s/2    | 1-s              |
| Επικρατές                  | 1                | 1-s      | 1-s              |
| Πλεονέκτημα<br>ετερόζυγου  | 1-s <sub>1</sub> | 1        | 1-s <sub>2</sub> |

# Περιπτώσεις φυσικής επιλογής

---

## **Υπολειπόμενο θανατηφόρο**

- Αργή εξάλειψη του επιβλαβούς αλληλομόρφου (δεν εξαφανίζεται ποτέ τελείως)

## **Υπολειπόμενο**

- Μειώνεται αργά, παραμένει σπάνιο

## **Αθροιστική δράση**

- Γραμμική, σταθερή μείωση του επιβλαβούς

## **Επικρατές**

- Ταχεία εξάλειψη

## **Πλεονέκτημα ετερόζυγου**

- Και τα δύο αλληλόμορφα διατηρούνται σε ισορροπία στον πληθυσμό

# Πλεονέκτημα ετερόζυγων $[1-s_1, 1, 1-s_2]$

- Όταν ο ετερόζυγος γονότυπος έχει μεγαλύτερη αρμοστικότητα από τους ομόζυγους
  - Αυτός ο τύπος επιλογής οδηγεί σε παραμονή δύο αλληλομόρφων στον πληθυσμό σε μεγάλες συχνότητες
- Λέγεται και **επιλογή ισορροπίας**, επειδή οδηγεί σε σταθερή κατάσταση δύο αλληλομόρφων, με αμετάβλητες συχνότητες
  - Αναφέρεται και σαν **υπεκυριαρχία** (overdominance)

# Πλεονέκτημα ετερόζυγων $[1-s_1, 1, 1-s_2]$

Η συχνότητα του αλληλομόρφου  $a$  στην επόμενη γενιά είναι:

$$q_1 = \frac{q_0 - s_2 q_0^2}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2}$$

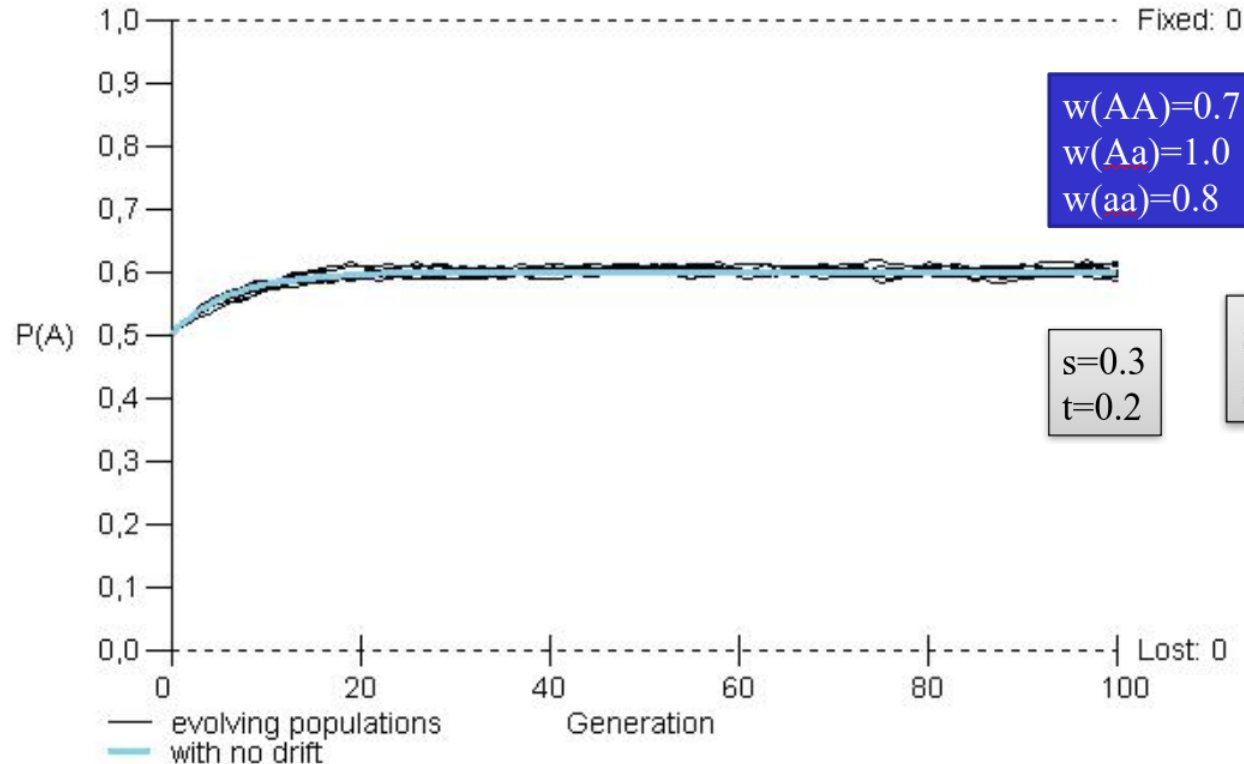
Ο ρυθμός αλλαγής συχνότητας του αλληλομόρφου  $a$  είναι:

$$\Delta q = \frac{pq(s_1 p - s_2 q)}{1 - s_1 p^2 - s_2 q^2}$$



# Πλεονέκτημα ετερόζυγων $[1-s_1, 1, 1-s_2]$

$p_0=0.5$



Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1$   $p=0.5$ , για πλεονέκτημα ετερόζυγων

Σύντομα, η συχνότητα του  $A_1$  ( $p$ ) σταθεροποιείται και συμπεραίνουμε το ίδιο και για το  $A_2$  ( $q$ ).

Η συχνότητα ισορροπίας των δύο αλληλομόρφων, εξαρτάται από τους συντελεστές επιλογής των ομόζυγων  $s_1$  και  $s_2$ .

# Επιλογή ισορροπίας στον άνθρωπο για την δρεπανοκυτταρική αναιμία

**Table 11.1** The phenotypic attributes and relative fitnesses (viabilities) of the six genotypes formed by the A, S, and C alleles at the  $\beta$ -Hb locus in humans in wet, tropical Africa.

| Genotype | Phenotypic Attributes   | Fitness in a Non-Malarial Environment | Fitness in a 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        | 0.70                                  | 0.70                              |
| CC       | Malarial Resistance     | 1.00                                  | 1.31                              |

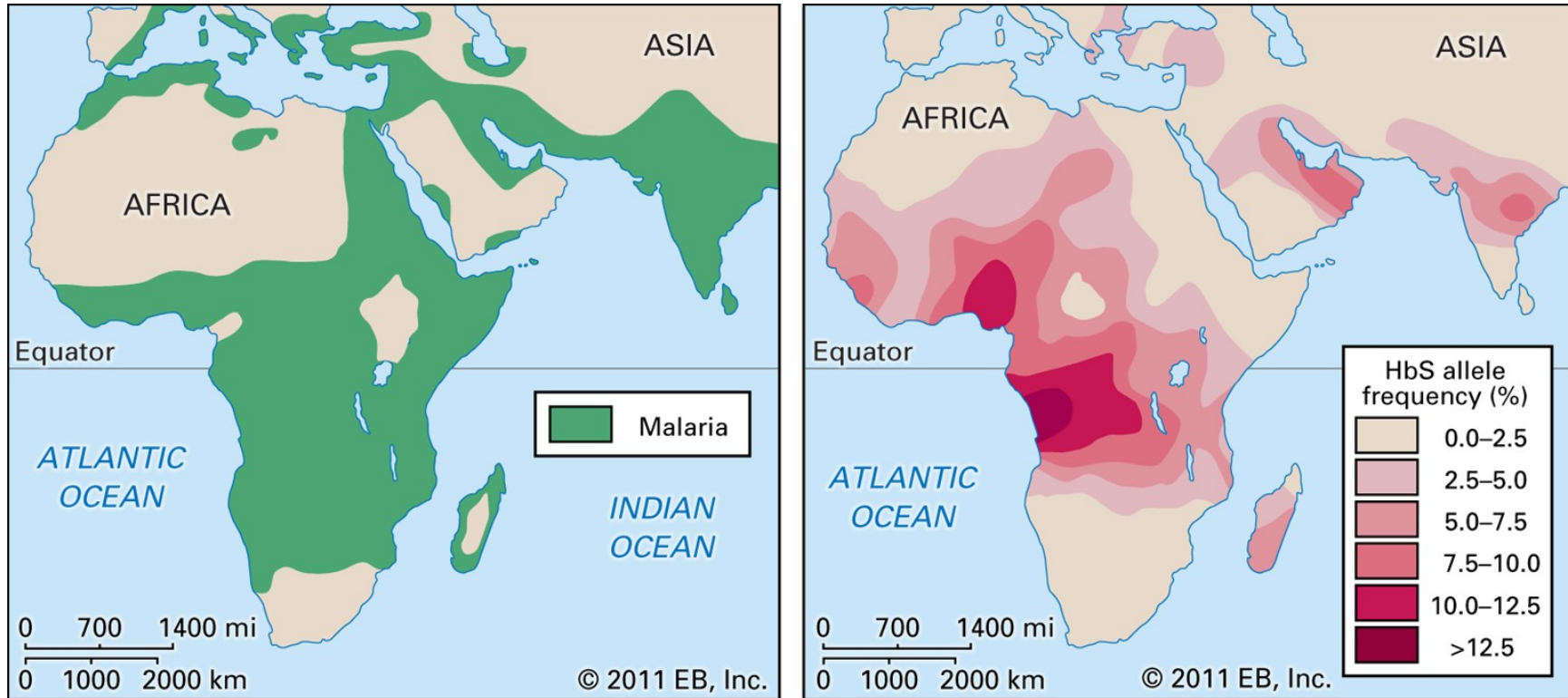
Note: The fitness of the AS heterozygote is set to 1.

Source: Modified from Cavalli-Sforza and Bodmer (1971).

Στο  **$\beta$ -Hb locus** υπάρχουν τρία αλληλόμορφα:

- A (υπολειπόμενο που προκαλεί ευπάθεια στην ελονοσία,
- S (επικρατές για αντοχή στην ελονοσία και υπολειπόμενο για την δρεπανοκυτταρική αναιμία) και
- C (υπολειπόμενο για αντοχή στην ελονοσία)

# Επιλογή ισορροπίας στον άνθρωπο για την δρεπανοκυτταρική αναιμία



Οι ετερόζυγοι φορείς εμφανίζονται να έχουν αυξημένη αντοχή στην ελονοσία και έχουν μεγαλύτερη αρμοστικότητα σε περιοχές με πρόβλημα ελονοσίας

# Ψευδο-υπερκυριαρχία

Ταυτόχρονη επιλογή σε δύο συνδεδεμένους γενετικούς τόπους χωρίς να υπάρχει υπερκυριαρχία στον έναν ή στον άλλο

- Η επιλογή δρα πάνω στον απλότυπο και όχι πάνω στα SNPs που παρατηρούμε στα δύο γονίδια

|               |          |          |          |          |          |          |
|---------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| Γονότυποι     | $A_1A_1$ | $A_1A_2$ | $A_2A_2$ | $B_1B_1$ | $B_1B_2$ | $B_2B_2$ |
| Αρμοστικότητα | 1        | 1        | $1-s_1$  | 1        | 1        | $1-s_2$  |

- Αν υπάρχει ανισορροπία σύνδεσης  $A_1B_2$  και  $A_2B_1$ , τότε ο ετερόζυγος έχει τη μεγαλύτερη αρμοστικότητα

|               |          |          |          |
|---------------|----------|----------|----------|
| Απλότυποι     | $A_1A_1$ | $A_1A_2$ | $A_2A_2$ |
|               | $B_2B_2$ | $B_2B_1$ | $B_1B_1$ |
| Αρμοστικότητα | $1-s_2$  | 1        | $1-s_1$  |



# Θανατηφόρο υπολειπόμενο [1,1,0]

Πολλές περιπτώσεις κληρονομούμενων ασθενειών, όπου ο ομόζυγος γονότυπος για το υπολειπόμενο αλληλόμορφο έχει μηδενική αρμοστικότητα

- $W_{22} = 0$  και  $s = 1$

- Η συχνότητα του υπολειπόμενου αλληλομόρφου μετά από μια γενιά επιλογής είναι:

$$q_1 = \frac{p_0 q_0}{p_0(1 + q_0)} = \frac{q_0}{1 + q_0}$$

# Θανατηφόρο υπολειπόμενο [1,1,0]

Πολλές περιπτώσεις κληρονομούμενων ασθενειών, όπου ο ομόζυγος γονότυπος για το υπολειπόμενο αλληλόμορφο έχει μηδενική αρμοστικότητα

–  $W_{22} = 0$  και  $s = 1$

$$q_t = \frac{q_0}{1 + tq_0}$$

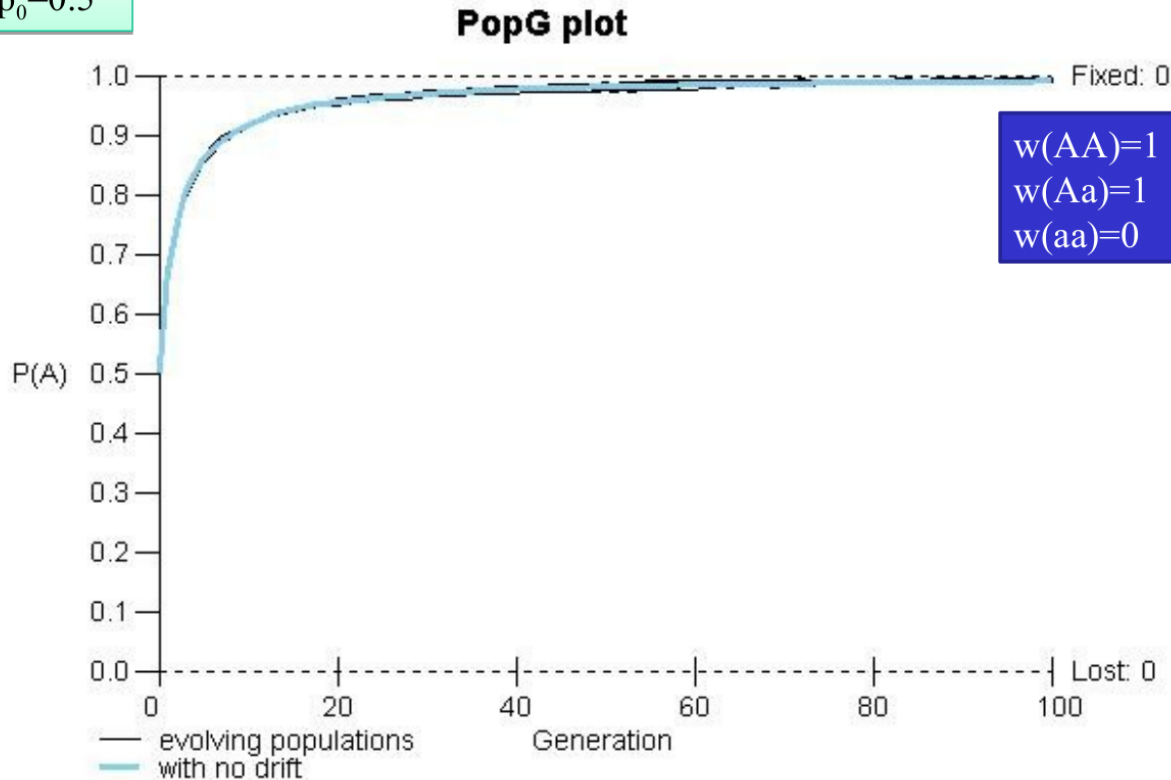
Συχνότητα του υπολειπόμενου αλληλομόρφου μετά από  $t$  γενιές

$$\Delta q = \frac{q_0^2}{1 + q_0}$$

Ρυθμός αλλαγής της συχνότητας του υπολειπόμενου αλληλομόρφου

# Θανατηφόρο υπολειπόμενο [1,1,0]

$p_0=0.5$



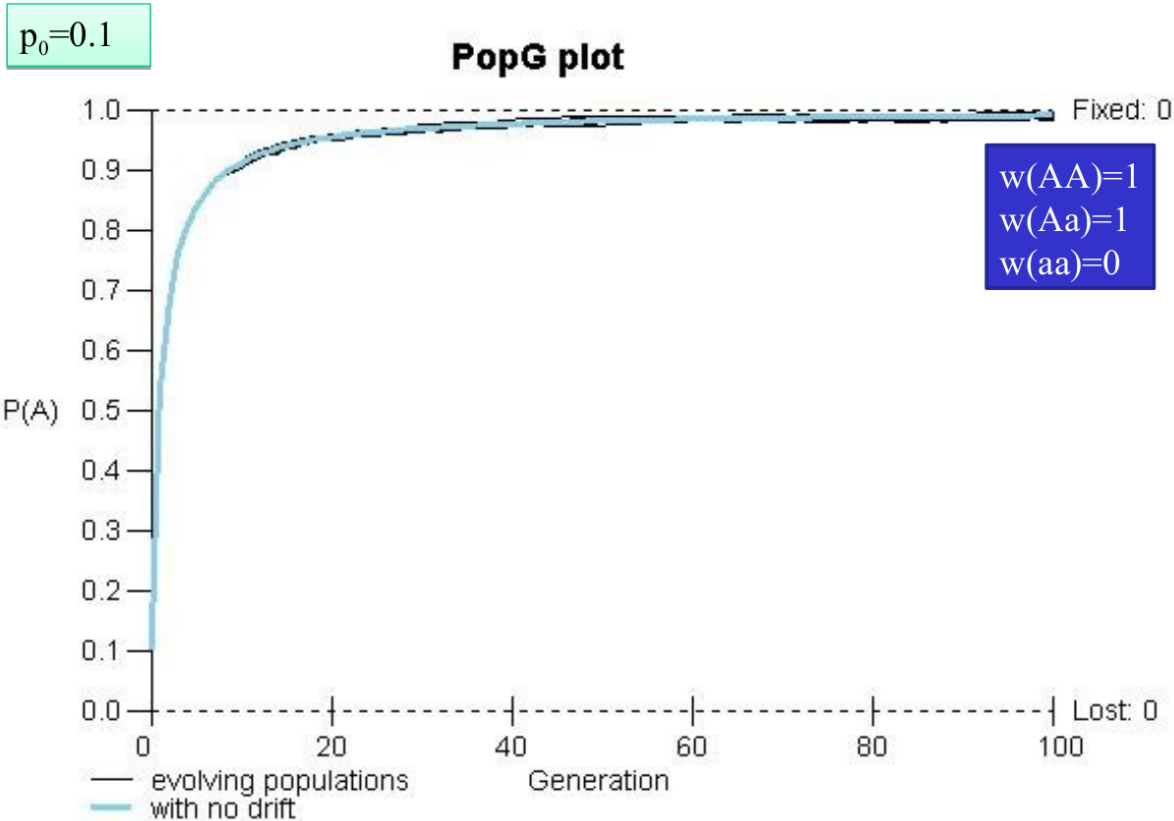
Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1 \rightarrow p=0.5$ , για το σενάριο με το  $A_2$  να είναι θανατηφόρο υπολειπόμενο αλληλόμορφο.

Παρατηρούμε απότομη αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) και συμπεραίνουμε αντίστοιχη μείωση του  $A_2$  ( $q$ )

Στο PopG, η συχνότητα του  $A_1$   $p$  συμβολίζεται με  $P(A)$  και τα αλληλόμορφα σαν  $A$  και  $a$ .



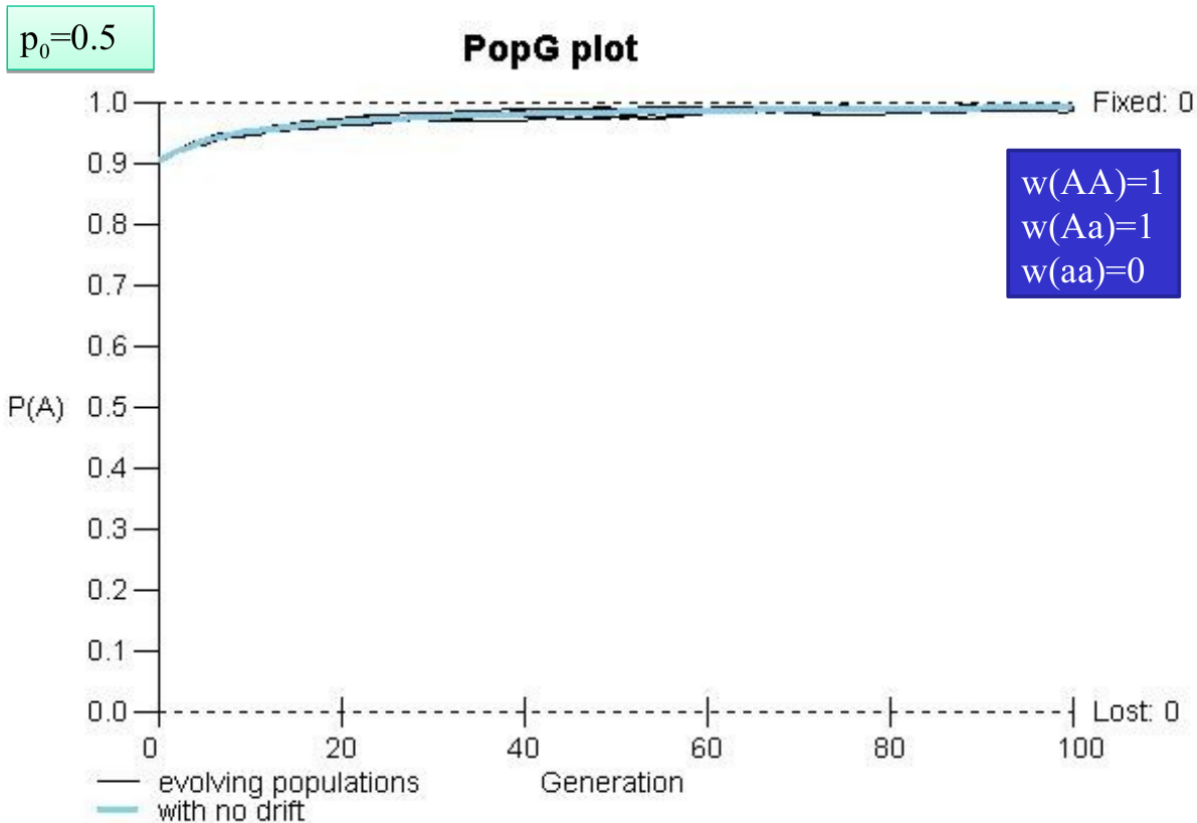
# Θανατηφόρο υπολειπόμενο [1,1,0]



Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1 \rightarrow p=0.1$ , για το σενάριο με το  $A_2$  να είναι θανατηφόρο υπολειπόμενο αλληλόμορφο.

Παρατηρούμε μια ακόμα πιο απότομη αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) και συμπεραίνουμε αντίστοιχη μείωση του  $A_2$  ( $q$ )

# Θανατηφόρο υπολειπόμενο [1,1,0]



Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1$   $p=0.9$ , για το σενάριο με το  $A_2$  να είναι θανατηφόρο υπολειπόμενο αλληλόμορφο.

Η αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) δεν είναι απότομη γιατί το αλληλόμορφο είναι ήδη συχνό στον πληθυσμό.

# Θανατηφόρο υπολειπόμενο [1,1,0]

- Η συχνότητά τους μειώνεται ραγδαία όταν αυτά είναι αρχικά συχνά αλλά όταν είναι σπάνια, τότε η μείωση επιβραδύνεται
- Τελικά, τα θανατηφόρα αλληλόμορφα παραμένουν στον πληθυσμό σε χαμηλή συχνότητα, καθώς οι ετεροζυγώτες έχουν αρμοστικότητα 1 και η επιλογή αδυνατεί να τα απομακρύνει
- Τέτοια αλληλόμορφα είναι συχνά στους πληθυσμούς
  - Υπολογίζεται ότι κάθε άνθρωπος φέρει 1-3 από αυτά

# Επιλογή ενάντια σε υπολειπόμενο [1,1,1-s]

- Ο υπολειπόμενος ομόζυγος γονότυπος έχει μειωμένη αρμοστικότητα σε σχέση με τους άλλους γονότυπους κατά  $s$ 
  - Όπου  $s$  είναι ο συντελεστής επιλογής
- Η επιλογή στην περίπτωση αυτή είναι **πιο ήπια**, δηλαδή μειώνεται η θνησιμότητα των απογόνων στις επόμενες γενιές
- Το αλληλόμορφο που έχει πλεονέκτημα (επικρατές) αυξάνει συνεχώς τη συχνότητά του αλλά δεν παγιώνεται (η συχνότητά του δεν φτάνει ποτέ το 1)
  - Γιατί γίνεται αυτό;

# Επιλογή ενάντια σε υπολειπόμενο [1,1,1-s]

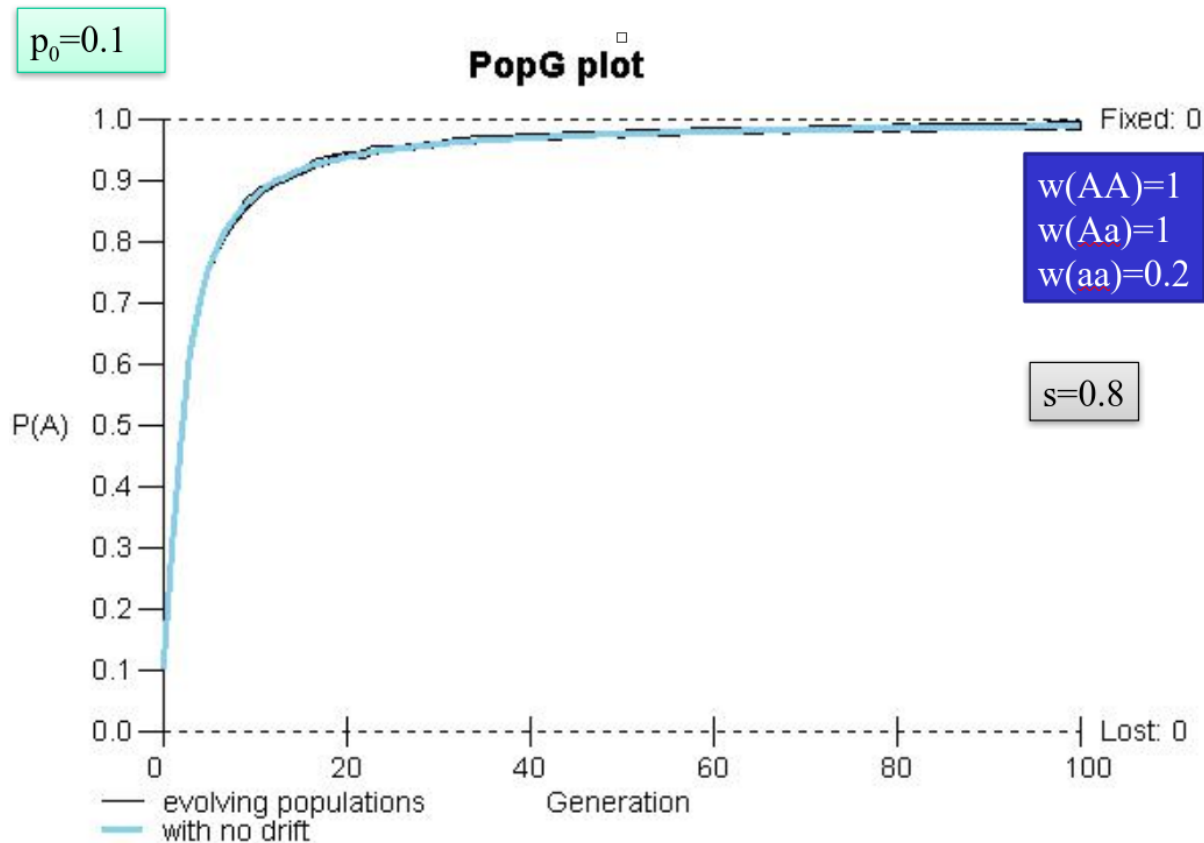
Η συχνότητα του υπολειπόμενου αλληλομόρφου  $a$  στην επόμενη γενιά είναι:

$$q_1 = \frac{q_0(1 - sq_0)}{1 - sq_0^2}$$

Ο ρυθμός αλλαγής συχνότητας του υπολειπόμενου αλληλομόρφου  $a$  είναι:

$$\Delta q = \frac{sq^2(1 - q)}{1 - sq^2}$$

# Επιλογή ενάντια σε υπολειπόμενο [1,1,1-s]

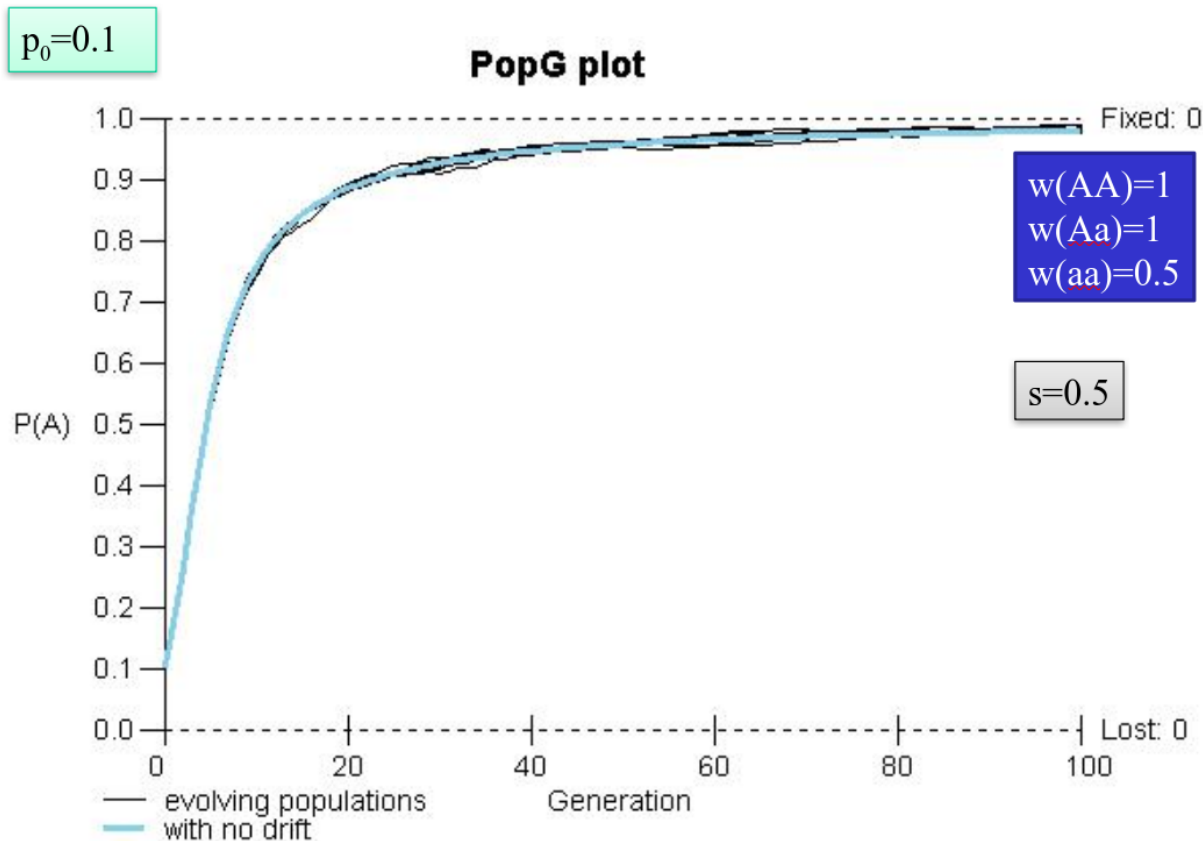


Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1$   $p=0.1$ , για το σενάριο επιλογής ενάντια στο  $A_2$  (υπολειπόμενο αλληλόμορφο) με  $s=0.8$ .

Παρατηρούμε απότομη αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) και συμπεραίνουμε αντίστοιχη μείωση του  $A_2$  ( $q$ )

Στο PopG, η συχνότητα του  $A_1$   $p$  συμβολίζεται με  $P(A)$  και τα αλληλόμορφα σαν  $A$  και  $a$ .

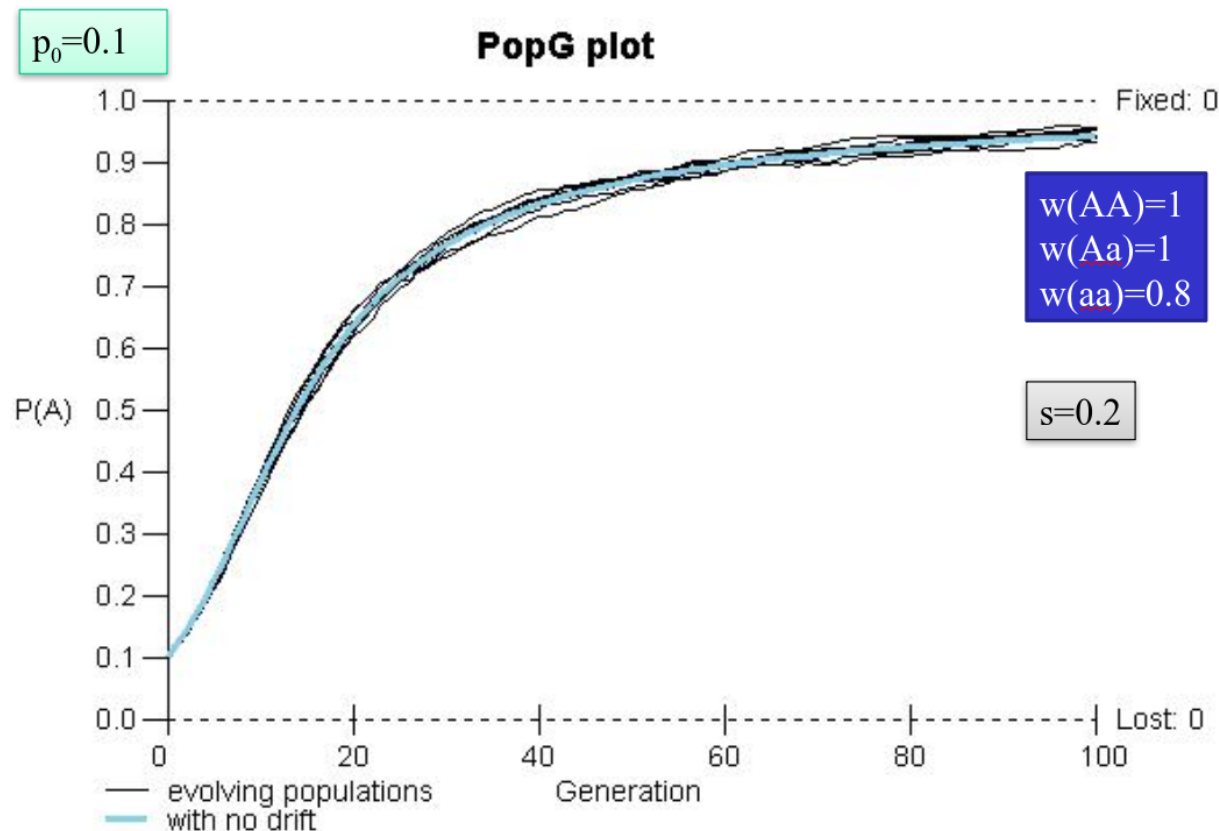
# Επιλογή ενάντια σε υπολειπόμενο [1,1,1-s]



Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1$   $p=0.1$ , για το σενάριο επιλογής ενάντια στο  $A_2$  (υπολειπόμενο αλληλόμορφο) με  $s=0.5$ .

Παρατηρούμε μια πιο ήπια αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) και συμπεραίνουμε αντίστοιχη μείωση του  $A_2$  ( $q$ ).

# Επιλογή ενάντια σε υπολειπόμενο [1,1,1-s]



Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1$   $p=0.1$ , για το σενάριο επιλογής ενάντια στο  $A_2$  (υπολειπόμενο αλληλόμορφο) με  $s=0.2$ .

Παρατηρούμε μια ακόμα πιο ήπια αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) και συμπεραίνουμε αντίστοιχη μείωση του  $A_2$  ( $q$ ).



# Ενδιάμεση κυριαρχία (αθροιστική δράση) [ $1, 1-s/2, 1-s$ ]

- Εμφανίζεται συχνά σε γονίδια των ποσοτικών χαρακτήρων
  - Βασικό μοντέλο της ποσοτικής γενετικής
- Απουσία κυριαρχίας και επίστασης
  - Ο ετερόζυγος έχει ενδιάμεση αρμοστικότητα σε σχέση με τους δύο ομόζυγους ( $1-s/2$ )

## Ενδιάμεση κυριαρχία (αθροιστική δράση) $[1, 1-s/2, 1-s]$

Η συχνότητα του υπολειπόμενου αλληλομόρφου  $a$  στην επόμενη γενιά είναι:

$$q_1 = \frac{q_0 \left[ 1 - \frac{s}{2}(1 + q_0) \right]}{1 - sq_0}$$

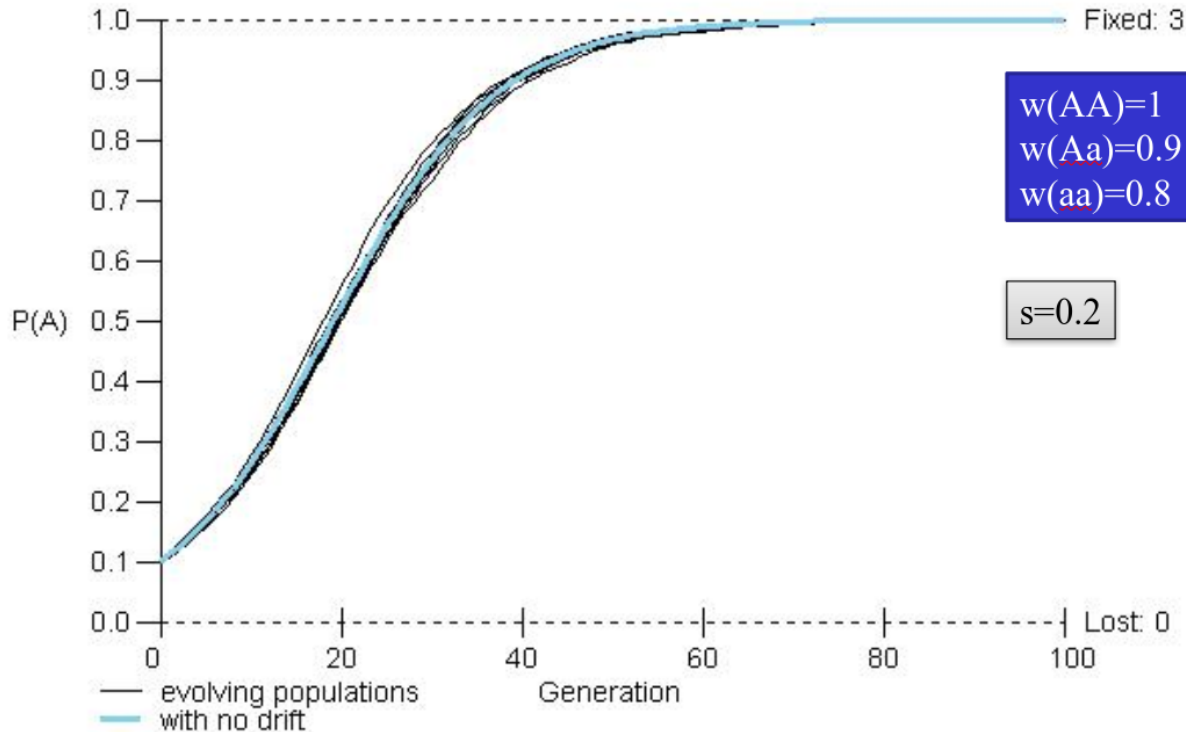
Ο ρυθμός αλλαγής συχνότητας του υπολειπόμενου αλληλομόρφου  $a$  είναι:

$$\Delta q = -\frac{sq(1 - q)}{2(1 - sq)}$$

# Ενδιάμεση κυριαρχία (αθροιστική δράση) [1,1-s/2,1-s]

$p_0=0.1$

PopG plot



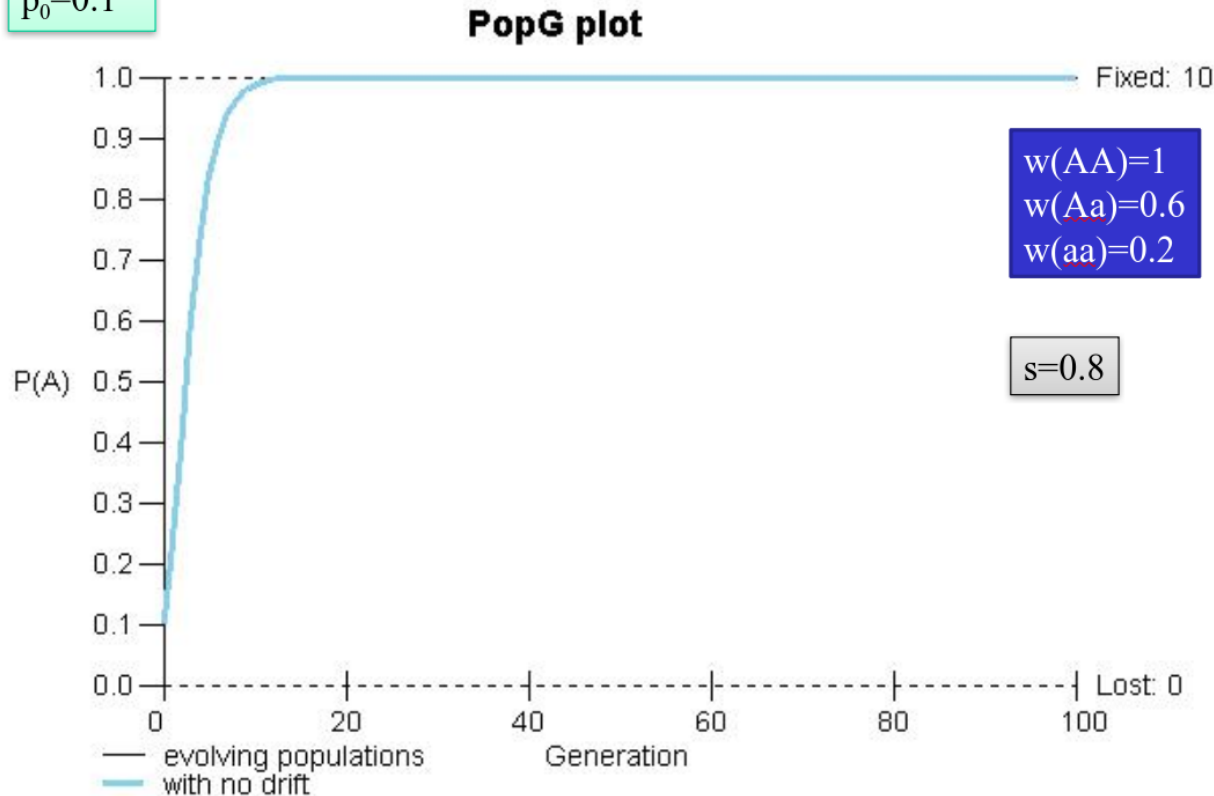
Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1$   $p=0.1$ , για το σενάριο αθροιστικής δράσης, με  $s=0.2$ .

Παρατηρούμε μια πιο απότομη αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) και συμπεραίνουμε αντίστοιχη μείωση του  $A_2$  ( $q$ ).

Παρατηρείται παγίωση σε κάποιους πληθυσμούς του  $A_1$ . Γιατί γίνεται αυτό;

# Ενδιάμεση κυριαρχία (αθροιστική δράση) [1,1-s/2,1-s]

$p_0=0.1$



Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1$   $p=0.1$ , για το σενάριο αθροιστικής δράσης, με  $s=0.8$ .

Παρατηρούμε μια πολύ απότομη αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) και συμπεραίνουμε αντίστοιχη μείωση του  $A_2$  ( $q$ ).

Παρατηρείται παγίωση σε όλους τους πληθυσμούς του  $A_1$ . Γιατί γίνεται αυτό;

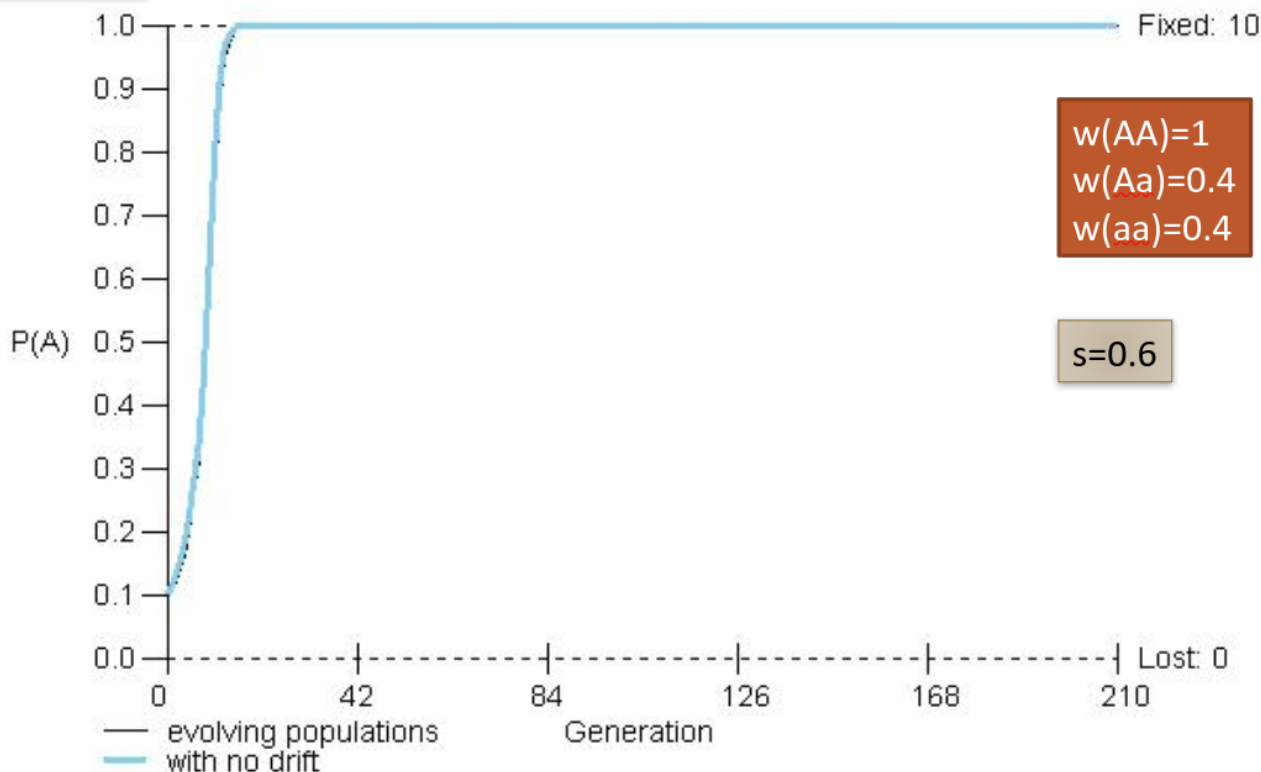
## Ενδιάμεση κυριαρχία (αθροιστική δράση) [1,1-s/2,1-s]

- Στην περίπτωση που η αρμοστικότητα του ετερόζυγου βρίσκεται ανάμεσα στις τιμές αρμοστικότητας των δύο ομόζυγων, τελικά το αλληλόμορφο με το πλεονέκτημα παγιώνεται και αυτό με το μειονέκτημα χάνεται.
- Αντίθετα, στην περίπτωση της δράσης ενάντια σε υπολειπόμενο αλληλόμορφο, αυτό δεν χάνεται τελείως από τον πληθυσμό, αν και η συχνότητά του διαρκώς μειώνεται.
  - Αυτό συμβαίνει γιατί στην περίπτωση της αθροιστικής δράσης, **ο ετερόζυγος γονότυπος έχει αρμοστικότητα χαμηλότερη του 1** και το ελαττωματικό αλληλόμορφο δεν μπορεί πλέον να “κρυφτεί”

# Επιλογή ενάντια στο επικρατές [1,1-s,1-s]

$p_0=0.1$

PopG plot



Προσομοίωση φυσικής επιλογής με το PopG σε 10 πληθυσμούς με αρχική συχνότητα του  $A_1$   $p=0.1$ , για το σενάριο επιλογής ενάντια στο επικρατές, με  $s=0.6$ .

Παρατηρούμε μια πολύ απότομη αύξηση της συχνότητας του  $A_1$  ( $p$ ) και συμπεραίνουμε αντίστοιχη μείωση του  $A_2$  ( $q$ ).

Παρατηρείται παγίωση σε όλους τους πληθυσμούς του  $A_1$ . Ο ετερόζυγος έχει εξίσου χαμηλή αρμοστικότητα με τον ομόζυγο του υπολειπόμενου.



# Κατευθύνουσα επιλογή

---

- Όταν ένα αλληλόμορφο υπερισχύει του άλλου αλληλομόρφου σε έναν πληθυσμό, τότε τείνει να παγιωθεί σε έναν πληθυσμό
- Στην κατευθύνουσα επιλογή, ένα αλληλόμορφο τελικά «νικά» (παραμένει στον πληθυσμό σε μεγάλη συχνότητα ή παγιώνεται) και η γενετική ποικιλότητα για το συγκεκριμένο γονίδιο μειώνεται
  - Η κατευθύνουσα επιλογή μειώνει τη γενετική ποικιλότητα
  - Η μέση αρμοστικότητα του πληθυσμού αυξάνει από γενιά σε γενιά

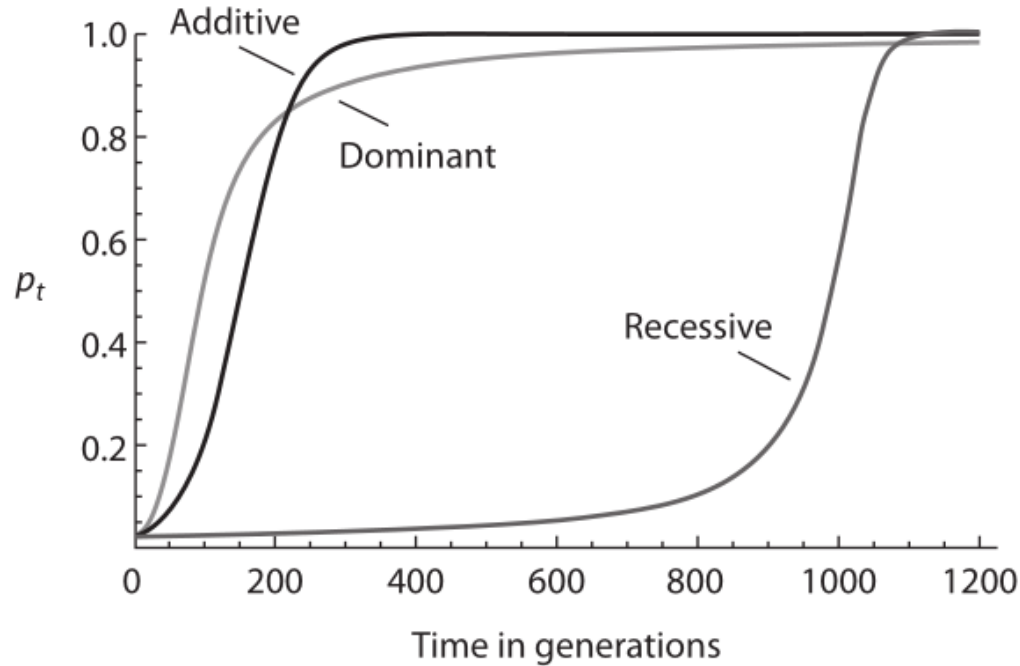


# Κατευθύνουσα επιλογή

---

- Η ταχύτητα με την οποία θα αυξηθεί η συχνότητα του νέου αλληλομόρφου εξαρτάται από το αν θα είναι επικρατές ή υπολειπόμενο
  - Στην πρώτη περίπτωση, η ταχύτητα είναι μεγαλύτερη από τη δεύτερη
- Όταν το αλληλόμορφο που πλεονεκτεί είναι επικρατές, τότε τα άλλα αλληλόμορφα του ίδιου γονιδίου στον πληθυσμό δεν χάνονται τελείως, αλλά παραμένουν σε χαμηλές συχνότητες, ανάλογα με το  $s$

# Κατευθύνουσα επιλογή



**Figure 5.5** Change in frequency of a favored allele with dominant, additive, or recessive effects on fitness. In each case, there is a 5 per cent difference in relative fitness between the homozygous genotypes.

# Κατευθύνουσα επιλογή

Nucleotide polymorphism in exon 3 of gene **ace-1** within subspecies of *Culex pipiens* mosquitoes (Weill et al., 2003). Samples are listed according to subspecies (*C. p. pipiens* and *C. p. quinquefasciatus*), presence of resistance (R) or susceptibility (S), and country of origin, and a dash indicates identity with the R consensus sequence for the subspecies (top line). The position of the G119S mutation at nucleotide position 739 is indicated in boldface.

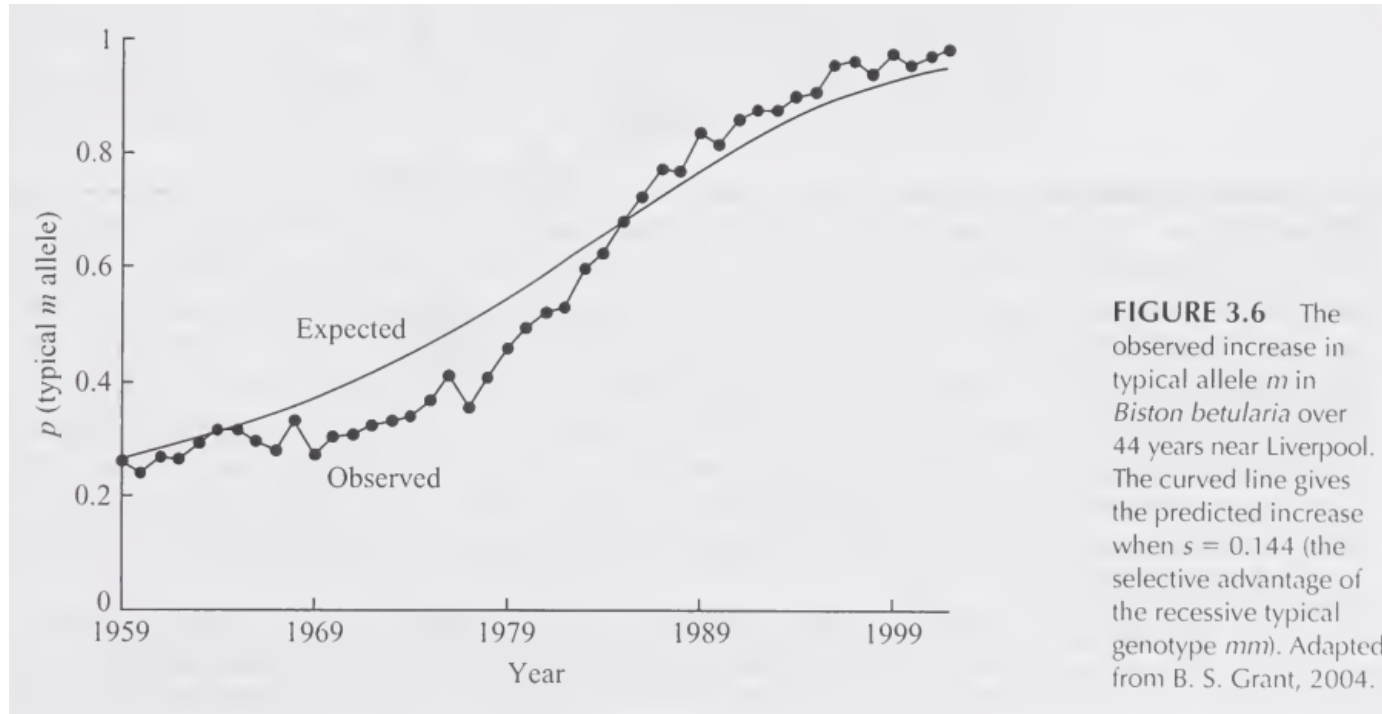
|                      |        |               | Nucleotide position |   |   |   |   |   |   |   |          |   |   |   |   |   |   |
|----------------------|--------|---------------|---------------------|---|---|---|---|---|---|---|----------|---|---|---|---|---|---|
| Subspecies           | R or S | Country       | 4                   | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 6 | 7 | <b>7</b> | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 8 |
|                      |        |               | 5                   | 7 | 9 | 2 | 6 | 7 | 0 | 3 | <b>3</b> | 4 | 7 | 7 | 9 | 9 | 4 |
|                      |        |               | 3                   | 1 | 8 | 8 | 4 | 3 | 3 | 2 | <b>9</b> | 7 | 4 | 7 | 0 | 8 | 6 |
| <i>C. p. pipiens</i> | R      | Consensus     | C                   | A | T | G | G | G | C | C | <b>A</b> | C | C | C | G | G | T |
|                      | R      | Burkina Faso  | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | R      | Zimbabwe      | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | R      | Ivory Coast   | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | R      | Mali          | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | R      | Martinique    | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | R      | Brazil        | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | S      | United States | T                   | - | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | G |
|                      | S      | United States | T                   | - | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | G |
|                      | S      | United States | T                   | - | - | - | - | A | - | - | <b>G</b> | - | - | - | A | - | - |
|                      | S      | United States | T                   | - | - | - | - | A | - | - | <b>G</b> | - | - | - | A | - | - |
|                      | S      | China         | T                   | C | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | T | - | - | - | - |
|                      | S      | China         | T                   | - | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | T | - | - | - | - |
|                      | S      | Thailand      | T                   | C | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | G |
|                      | S      | India         | T                   | - | C | - | A | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | G |
|                      | S      | South Africa  | T                   | C | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | G |
|                      | S      | South Africa  | T                   | - | - | - | - | A | - | - | <b>G</b> | - | T | - | - | - | - |
|                      | S      | Ivory Coast   | T                   | - | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | - |
|                      | S      | Congo         | T                   | C | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | T | - | - | - | G |
|                      | S      | Brazil        | T                   | - | C | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | T | - | - | - | G |
|                      | S      | Polynesia     | T                   | - | - | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | G |
| <i>C. p. quinque</i> | R      | Consensus     | T                   | A | C | G | G | A | C | T | <b>A</b> | C | C | T | G | G | T |
|                      | R      | Tunisia       | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | R      | Portugal      | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | R      | Italy         | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | R      | France        | -                   | - | - | - | - | - | - | - | -        | - | - | - | - | - | - |
|                      | S      | Belgium       | -                   | - | - | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | - |
|                      | S      | Belgium       | -                   | - | - | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | - |
|                      | S      | Australia     | -                   | - | - | - | - | - | A | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | - |
|                      | S      | France        | -                   | - | - | - | - | - | - | - | <b>G</b> | - | - | - | - | - | - |
|                      | S      | Holland       | -                   | - | - | A | - | - | A | C | <b>G</b> | - | - | C | - | A | - |

# Κατευθύνουσα επιλογή στις νυχτοπεταλούδες *Biston betularia*



- Πριν τη βιομηχανική επανάσταση η μαύρη μορφή εμφανιζόταν σε συχνότητα 1% - σήμερα πάνω από 90%.
- Το αλληλόμορφο του μαύρου είναι μερικώς επικρατές και προκαλεί 50% υψηλότερη βιωσιμότητα σε περιοχές με βιομηχανική ρύπανση.

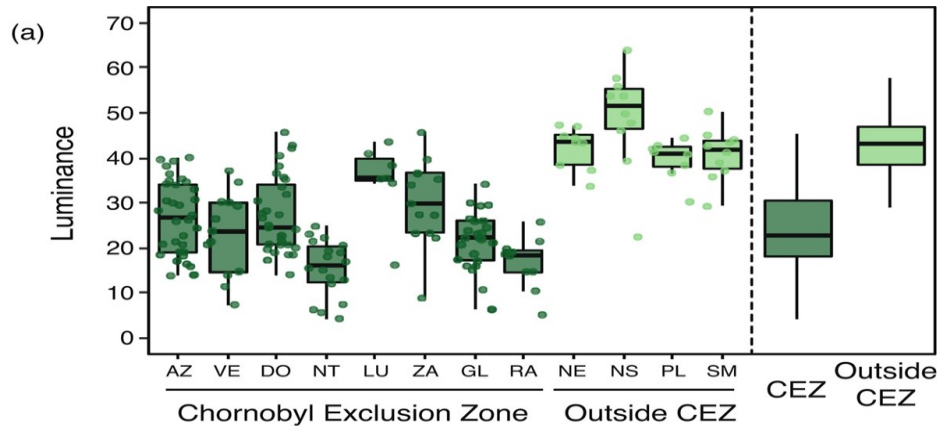
# Κατευθύνουσα επιλογή στις νυχτοπεταλούδες *Biston betularia*



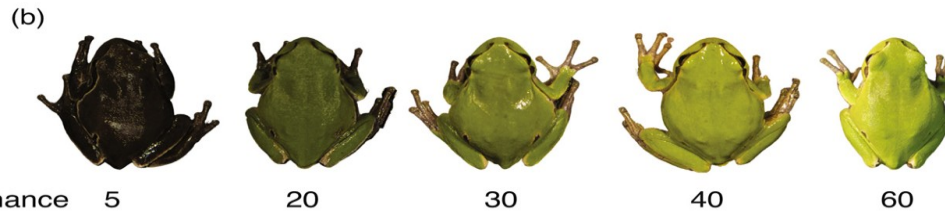
**FIGURE 3.6** The observed increase in typical allele  $m$  in *Biston betularia* over 44 years near Liverpool. The curved line gives the predicted increase when  $s = 0.144$  (the selective advantage of the recessive typical genotype  $mm$ ). Adapted from B. S. Grant, 2004.

Όταν άλλαξε η νομοθεσία και η ρύπανση περιορίστηκε, ο ομόζυγος γκρίζος τύπος ( $mm$ ) επανέκαμψε στους πληθυσμούς του είδους στην Αγγλία.

# Κατευθύνουσα επιλογή στον δενδροβάτραχο *Hyla orientalis* στο Τσερνόμπιλ

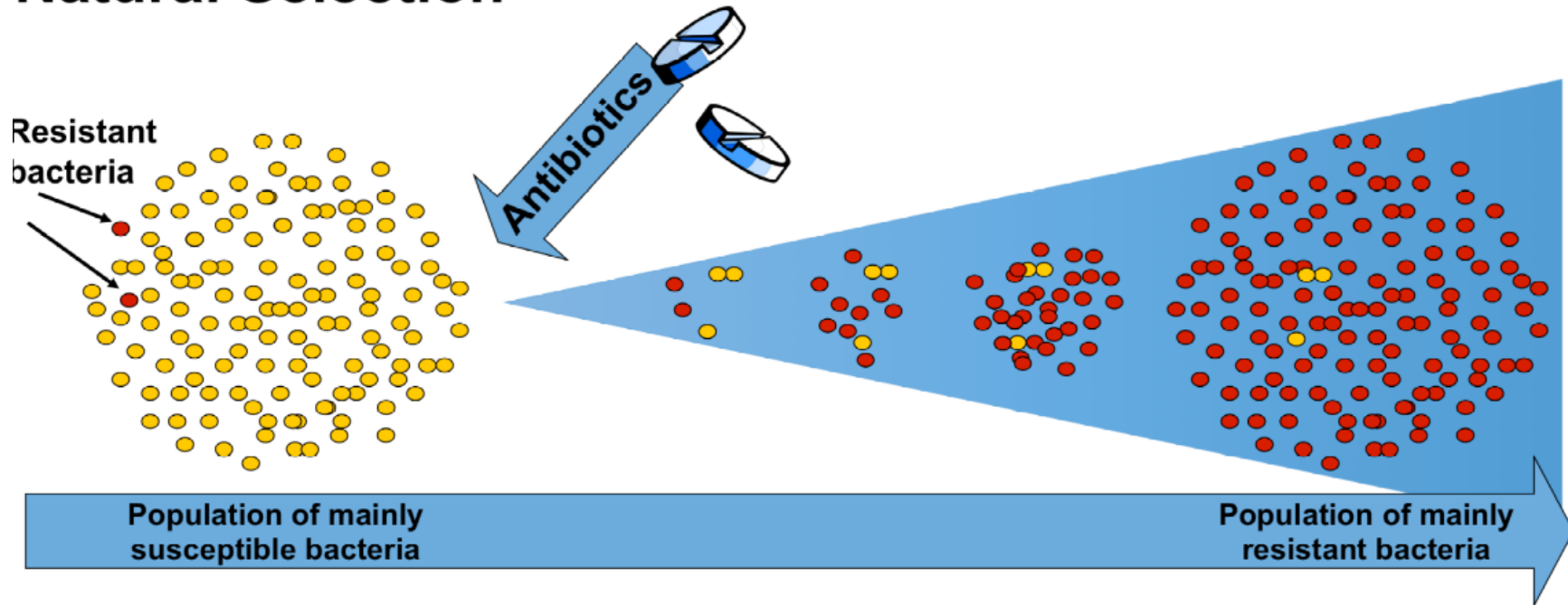


Οι βάτραχοι που ζουν μέσα στην ζώνη αποκλεισμού του πυρηνικού σταθμού του Τσερνόμπιλ (CEZ) έχουν υψηλή συχνότητα μελανισμού λόγω της επιλογής που προκάλεσε η έντονη ακτινοβολία



# Κατευθύνουσα επιλογή και αντοχή των παθογόνων στα αντιβιοτικά

## Natural Selection





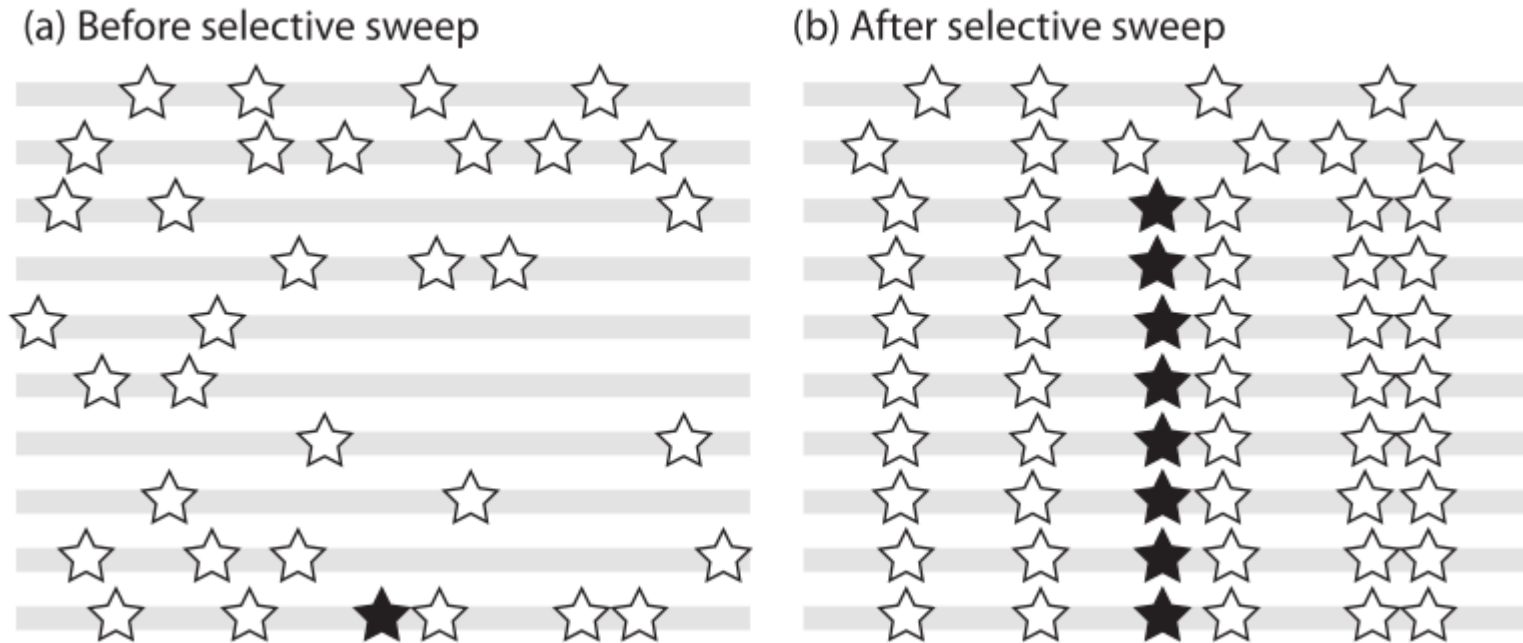
# Επιλεκτική σάρωση (selective sweep)

---

- Η ταχεία «παγίωση» (fixation) μιας νέας ευνοϊκής μετάλλαξης (αλληλόμορφο) σε έναν πληθυσμό λέγεται **επιλεκτική σάρωση**
- Τα ουδέτερα αλληλόμορφα που βρίσκονται σε σύνδεση (κοντινή απόσταση στο χρομόσωμα) με την ευνοϊκή μετάλλαξη, θα αυξήσουν επίσης τη συχνότητά τους
  - Αυτή η διαδικασία λέγεται **γενετική συμπαράσυρση** (genetic hitchhiking)
- Η γενετική ποικιλότητα μειώνεται στη θέση που βρίσκεται το ευνοϊκό αλληλόμορφο και εξαιτίας της ισχυρής σύνδεσης, τό ίδιο ισχύει για όλες τις θέσεις που βρίσκονται κοντά και ορίζουν τον απλότυπο

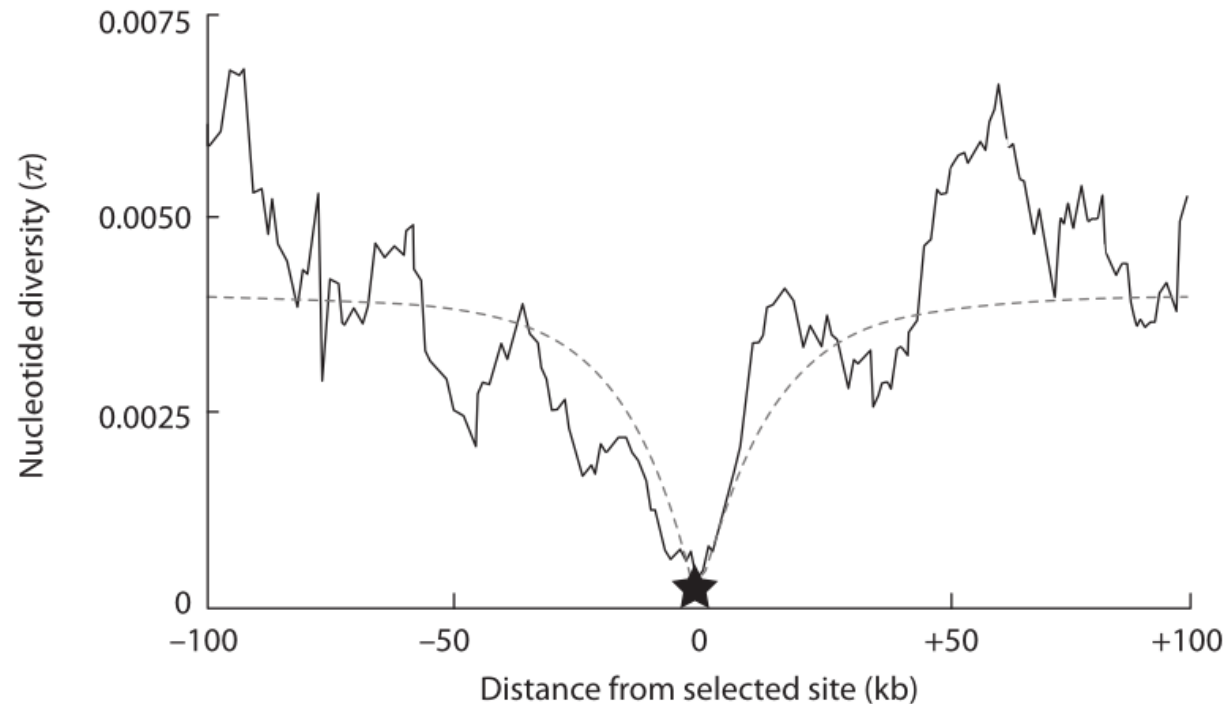


# Επιλεκτική σάρωση (selective sweep)



# Επιλεκτική σάρωση (selective sweep)

(c) Selective sweep in *Drosophila*



Μείωση της ποικιλότητας εξαιτίας της επιλεκτικής σάρωσης στο γονίδιο *Quetzacoatl* στη *Drosophila*.

Οι γειτονικές θέσεις στο χρωμόσωμα έχουν επίσης μειωμένη ποικιλότητα ανάλογα με τον βαθμό σύνδεσης

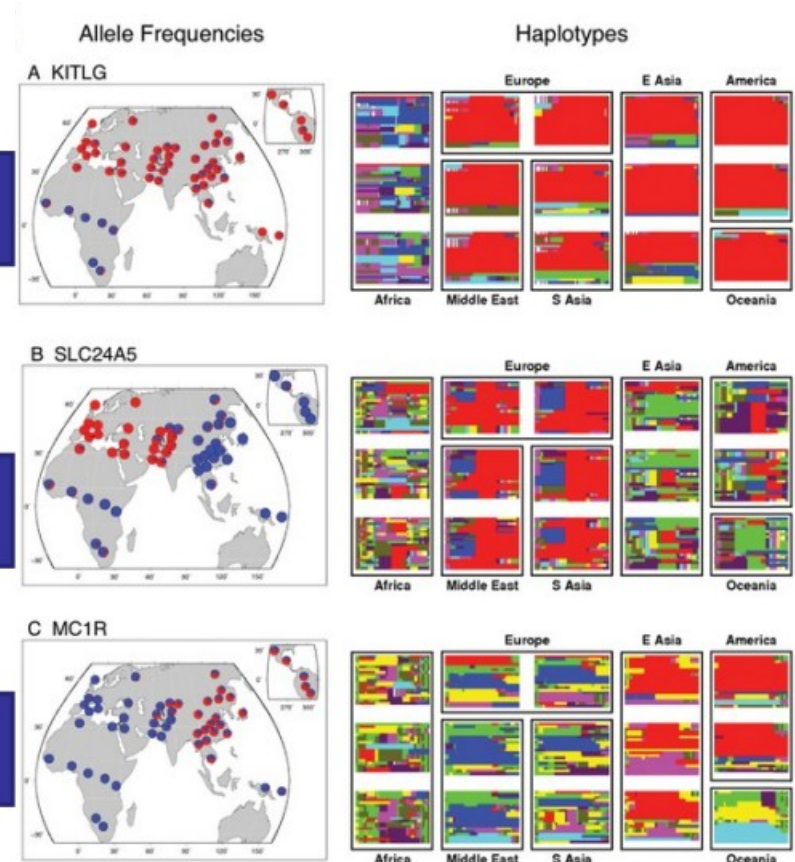
# Επιλεκτική σάρωση (selective sweep)

- Το χρώμα του δέρματος στον άνθρωπο ελέγχεται από πολλά γονίδια.
- Για τρία από αυτά, υπάρχουν διαφορές στις συχνότητες των αλληλομόρφων ανάμεσα στις φυλές, που αποδίδονται σε τρία διαφορετικά γεγονότα επιλεκτικής σάρωσης κατά το παρελθόν

Non-African sweep

West Eurasian sweep

East Asian sweep



# Θεμελιώδες θεώρημα της φυσικής επιλογής

---

Η μέση αρμοστικότητα μεταβάλλεται από γενιά σε γενιά, καθώς αλλάζουν οι συχνότητες των γονοτύπων και των αλληλομόρφων στον πληθυσμό

- Αυξάνεται οδηγώντας σε καλύτερη προσαρμογή του πληθυσμού

## Θεμελιώδες θεώρημα της φυσικής επιλογής (Fisher)

- Ο ρυθμός αλλαγής της μέσης αρμοστικότητας ενός οργανισμού σε μια δεδομένη χρονική στιγμή είναι ίσος με τη διακύμανση της αρμοστικότητας ανάμεσα στους γονοτύπους την ίδια στιγμή

# Μέτρηση φυσικής επιλογής

---

## Lewontin (1974)

- Αν και δεν υπάρχει καμία δυσκολία στην περιγραφή της φυσικής επιλογής με μαθηματικό τρόπο, στην πρακτική της περιγραφή οι δυσκολίες είναι ανυπέρβλητες
- Ως τώρα (τότε) κανείς δεν κατάφερε να μετρήσει με οποιαδήποτε ακρίβεια την αρμοστικότητα σε οποιοδήποτε γονίδιο σε οποιοδήποτε φυσικό περιβάλλον

*Αυτό ισχύει ακόμα στις μέρες μας ...*

- Η φυσική επιλογή στη φύση είναι πολύ πιο πολύπλοκη από τα μαθηματικά μοντέλα και οι χαρακτήρες που επιλέγονται εκφράζονται με σύνθετο τρόπο
- Η δράση της φυσικής επιλογής εντοπίζεται πλέον στα γονιδιώματα των οργανισμών και έχουν προκύψει πολύ πιο καλά μοντέλα – Αλλά η φύση παραμένει πιο σύνθετη...

# Διατήρηση ποικιλότητας

---

- Η κατευθύνουσα επιλογή είναι το πιο συχνό φαινόμενο φυσικής
  - Οδηγεί σε μείωση της γενετικής ποικιλότητας
- Μόνο η επιλογή ισορροπίας (υπερκυριαρχία) οδηγεί σε διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας
  - Δεν είναι συχνό φαινόμενο και δεν μπορεί από μόνη της να εξηγήσει την ύπαρξη της ποικιλότητας στους πληθυσμούς

Βασικό ερώτημα στη μελέτη της εξέλιξης

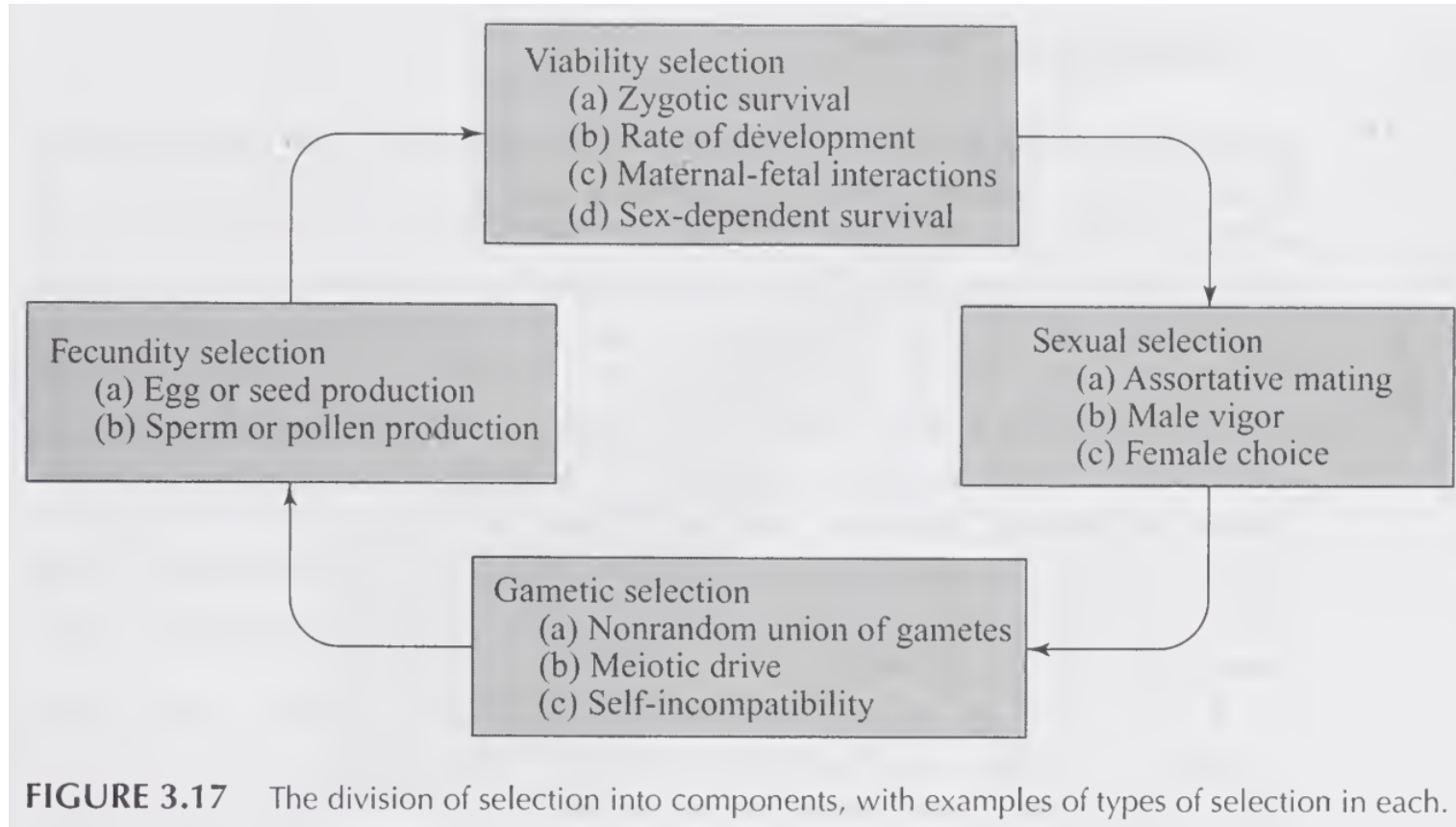
- Πως διατηρούνται σταθερές γενετικές δομές στους πληθυσμούς και δεν χάνονται αλληλόμορφα;
- **Πως διατηρείται η γενετική ποικιλότητα σε υψηλά επίπεδα;**

# Διατήρηση ποικιλότητας

---

- **Πως διατηρείται η γενετική ποικιλότητα σε υψηλά επίπεδα;**
  - Τα μοντέλα της φυσικής επιλογής είναι λιγότερο σύνθετα από την πραγματικότητα
- Σύνθετες περιπτώσεις φυσικής επιλογής:
  - Αλλαγές αρμοστικότητας για την επιβίωση σε διαφορετικά στάδια της ανάπτυξης των οργανισμών
  - Αποκλίσεις από το μοντέλο της ισορροπίας για τον υπολογισμό των συχνοτήτων των γονοτύπων

# Σύνθετοι τρόποι επιλογής







# Πληθυσμιακή υποδιαίρεση

- Όταν γίνεται επιλογή σε υποσύνολα, η συνολική εικόνα μπορεί να μοιάζει με υπεροχή ετερόζυγου, χωρίς όμως αυτό να συμβαίνει σε κανένα από τα υποσύνολα

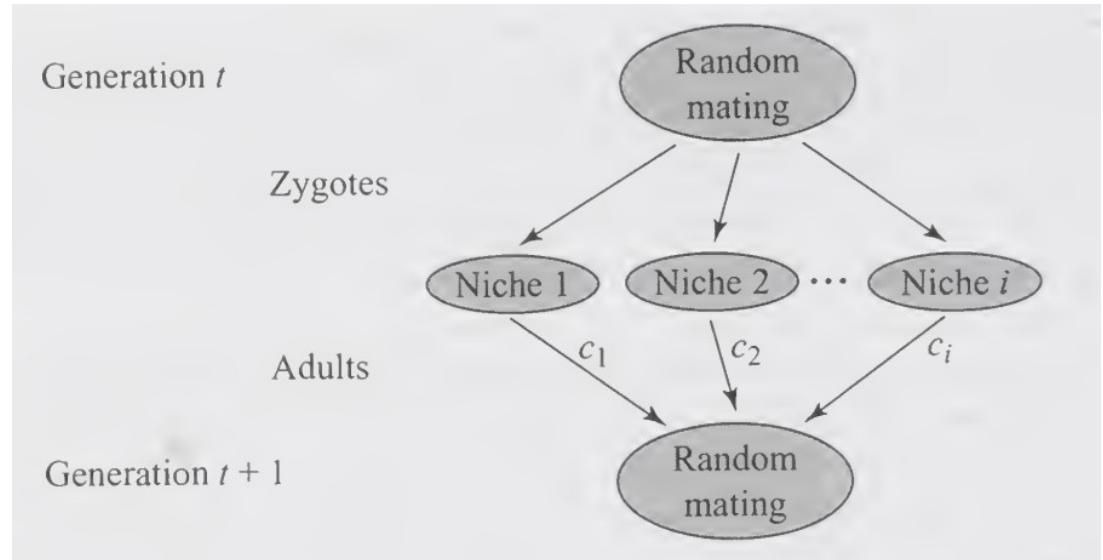
**TABLE 4.13** Variation in fitness as the result of different environments leading to a marginal heterozygote advantage. In other words, the arithmetic mean of the heterozygote is higher than that of the homozygotes.

| <i>Environment</i> | $A_1A_1$  | $A_1A_2$ | $A_2A_2$  |
|--------------------|-----------|----------|-----------|
| 1                  | $1 + s$   | 1        | $1 - s$   |
| 2                  | $1 - s$   | 1        | 1         |
| 3                  | 1         | 1        | $1 - s$   |
| 4                  | $1 - s$   | 1        | $1 + s$   |
| Average            | $1 - s/4$ | < 1 >    | $1 - s/4$ |

# Πολυμορφισμός πολλαπλών θώκων

Ένας πληθυσμός δεν ζει σε ένα ομοιόμορφο περιβάλλον, αλλά σε πολλά διαφορετικά μικρο-περιβάλλοντα (niches)

- Όταν ένας πληθυσμός επεκτείνεται πάνω σε περισσότερους οικολογικούς θώκους, οι αρμοστικότητες ποικίλουν στον χώρο για τους ίδιους γονότυπους
  - Η τυχαία αναπαραγωγή αναμειγνύει τα αλληλόμορφα και διατηρεί σταθερή τη γενετική ποικιλότητα



# Συχνοεξαρτώμενη επιλογή

---

Όταν η αρμοστικότητα εξαρτάται από την συχνότητα ενός γονότυπου

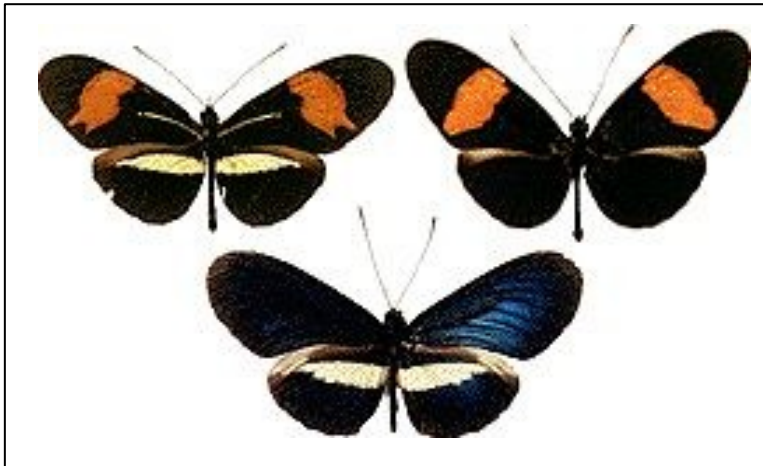
- Αρνητικά συχνοεξαρτώμενη επιλογή.
  - Όταν οι σπάνιοι γονότυποι έχουν μεγαλύτερη αρμοστικότητα
- Θετικά συχνοεξαρτώμενη επιλογή
  - Όταν οι συχνοί γονότυποι έχουν μεγαλύτερη αρμοστικότητα

# Συχνοεξαρτώμενη επιλογή

## Αρνητικά Συχνοεξαρτώμενη Επιλογή

Χρωματική μίμηση πεταλούδων με δηλητήριο

- Ο σπάνιος τύπος αποφεύγεται από πουλιά
- Ο συχνός τύπος προτιμάται από πουλιά



## Θετικά Συχνοεξαρτώμενη Επιλογή

Τοξικά κολεόπτερα *Oreina gloriosa*

- Οι θηρευτές γνωρίζουν την τοξικότητα του συχνού τύπου
- Ο σπάνιος τύπος έχει χαμηλή αρμοστικότητα



# Συχνοεξαρτώμενη επιλογή

---

Όταν η αρμοστικότητα εξαρτάται από την συχνότητα ενός γονότυπου

- Αρνητικά συχνοεξαρτώμενη επιλογή
  - Όταν οι σπάνιοι γονότυποι έχουν μεγαλύτερη αρμοστικότητα
  - Οδηγεί σε πολυμορφισμό τύπων στον πληθυσμό και η ποικιλότητα παραμένει σταθερή σε βάθος χρόνου
- Θετικά συχνοεξαρτώμενη επιλογή
  - Όταν οι συχνοί γονότυποι έχουν μεγαλύτερη αρμοστικότητα
  - Οδηγεί σε ομοιομορφία μέσα στους πληθυσμούς (μειωμένη ποικιλότητα) και διαφορές μεταξύ των πληθυσμών

# Αναζήτηση της φυσικής επιλογής στο γονιδίωμα

Ένας τρόπος για να εντοπίσουμε ίχνη της φυσικής επιλογής πάνω στο γονιδίωμα είναι να αναζητήσουμε SNPs με υψηλό  $F_{st}$  (Fixation Index)

- Το  **$F_{st}$**  είναι μέτρο διαφοροποίησης ανάμεσα στους πληθυσμούς

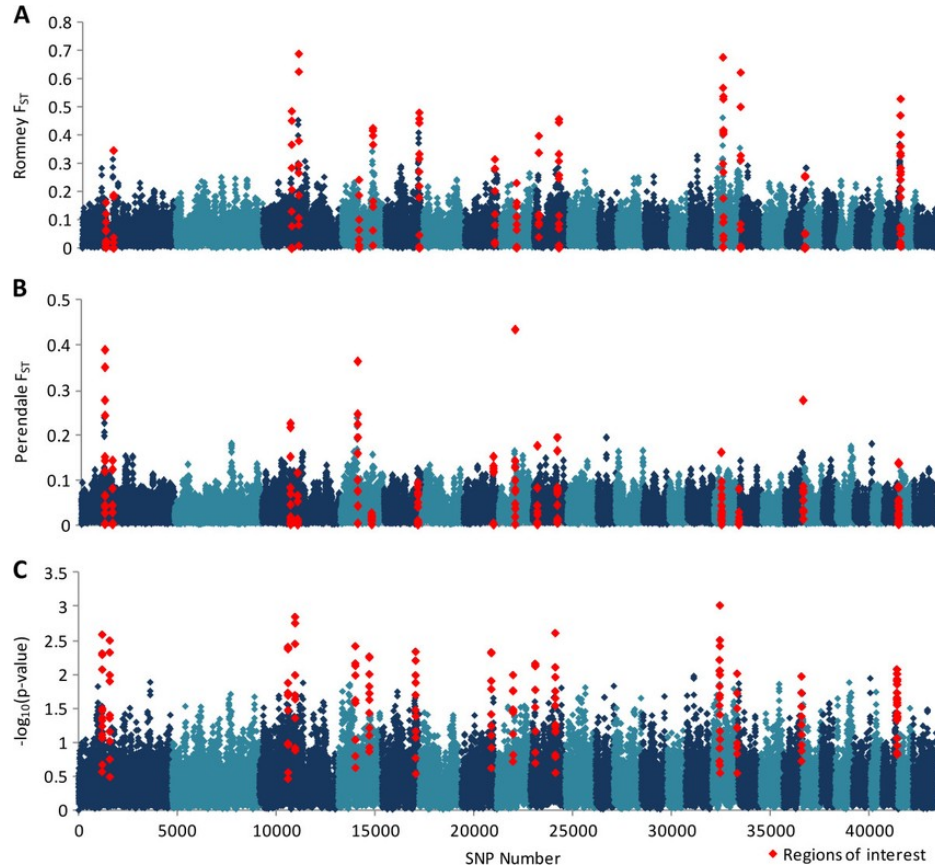
$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

$H_s$  (εντός πληθυσμών) = η μέση ετεροζυγωτία μέσα σε κάθε υποπληθυσμό

$H_t$  (συνολική) = η ετεροζυγωτία αν όλοι οι υποπληθυσμοί θεωρούνταν ένας ενιαίος πληθυσμός.

- Υπάρχουν πολλοί εξελικτικοί παράγοντες που αυξάνουν το  $F_{st}$ , αλλά αυτοί επιδρούν σε όλο το γονιδίωμα
  - Όταν κάποιο SNP ξεχωρίζει για το υψηλό του  $F_{st}$ , αυτό αποτελεί ένδειξη για πιθανή δράση φυσικής επιλογής

# Αναζήτηση της επιλογής στο γονιδίωμα



Signatures of selection in sheep bred for resistance or susceptibility to gastrointestinal nematodes



# Τοπική προσαρμογή στο βακαλάο του Ατλαντικού

- Πολυμορφισμός στο γονιδίωμα ανάμεσα σε δύο φυλές βακαλάου: του μεταναστευτικού και του μόνιμου στην ανατολική ακτή του Καναδά
- Ανάμεσα σε 11.000 SNP, βρέθηκε διαφοροποίηση στα γονίδια LG1 που συνδέονται με χρωσωμική αντιστροφή.
- Επίσης συνδέονται με την προσαρμογή στην αλατότητα και στη θερμοκρασία των υδάτων

