

Φυσική επιλογή

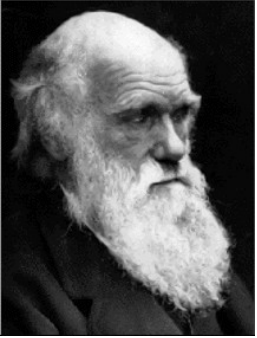
ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ & ΕΞΕΛΙΞΗ



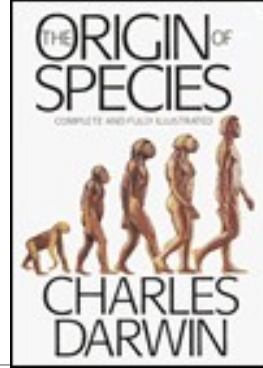
Οι παρατηρήσεις του Δαρβίνου

Σε όλα τα είδη περισσότεροι απόγονοι, από όσους μπορούν να συντηρηθούν

Οι οργανισμοί διαφέρουν στην ικανότητά τους να επιζήσουν και να αναπαραχθούν



Φυσική Επιλογή



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 στο περιβάλλον.

«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)

Πως λειτουργεί η επιλογή

Έχουμε επιλογή όταν άτομα με διαφορετικό γονότυπο που ζουν κάτω από συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες, δίνουν συστηματικά διαφορετικό αριθμό απογόνων

Αυτό είναι το στατιστικό μέτρο της διαφοράς 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 αυτό μέτρο λέγεται **αρμοστικότητα (ή προσαρμοστική αξία)** του γονότυπου

Η αλλαγή των γονιδιακών συχνοτήτων μέσω της επιλογής είναι μια συστηματική, και πολλές φορές αργή, διαδικασία και η κατεύθυνση όσο και η ποσότητα της αλλαγής μπορεί να προβλεφθεί

Αρμοστικότητα – Fitness (w)

Επιβίωση ως την ηλικία αναπαραγωγής

Επιτυχία στην προσέλκυση συντρόφου

Ικανότητα για γονιμοποίηση

Αριθμός απογόνων

Αρμοστικότητα: 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

Σχετική αρμοστικότητα

Η πληροφορία των απόλυτων αριθμών επιβίωσης και γονιμότητας δεν μας δίνει πληροφορίες για την εξέλιξη

Εξέλιξη έχουμε μόνο όταν οι κάποιοι γονότυποι έχουν διαφορετική αρμοστικότητα από κάποιους άλλους

Χρειαζόμαστε τη **σχετική αρμοστικότητα**

Π.χ. σε πληθυσμούς ζώων, οι διαφορές στη βιωσιμότητα επηρεάζουν την αρμοστικότητα εφόσον αναφέρονται σε ηλικίες πριν από τη λήξη της αναπαραγωγικής δραστηριότητας

- Στα θηλυκά άτομα, η γονιμότητα είναι συνάρτηση του αριθμού των αποτιθέμενων αυγών ή των γεννήσεων
- Στα αρσενικά, η γονιμότητα είναι συνάρτηση του αριθμού των απογόνων (επιτυχία του αρσενικού να βρει ταίρι, επιλογή θηλυκής με υψηλή γονιμότητα)

Περιβάλλον και αρμοστικότητα

Η αρμοστικότητα ενός γονότυπου αναφέρεται σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον

- Ο ίδιος γονότυπος σε ένα διαφορετικό περιβάλλον μπορεί να έχει διαφορετική αρμοστικότητα

Υπάρχουν γονότυποι που έχουν συγκεκριμένη αρμοστικότητα σε όλα τα περιβάλλοντα

- Π.χ. ομόζυγοι γονότυποι για θανατηφόρα αλληλόμορφα
- Στις περισσότερες περιπτώσεις η αρμοστικότητα καθορίζεται από το περιβάλλον

Επομένως, σε γονίδια που σχετίζονται με την προσαρμογή, οι συχνότητες γονοτύπων και αλληλομόρφων ποικίλουν από τόπο σε τόπο και από εποχή σε εποχή, καθώς υπάρχουν χωρικές και χρονικές περιβαλλοντικές αλλαγές

- Δεν υπάρχει επομένως σκοπός στη διαδικασία της φυσικής επιλογής
- Το αν θα αυξηθεί ή θα ελαττωθεί η συχνότητα ενός αλληλόμορφου εξαρτάται από τη σχετική αρμοστικότητα των αντίστοιχων γονοτύπων κατά τη στιγμή αυτή και μόνο

Η φυσική επιλογή μπορεί να δράσει μόνο αν

- Υπάρχουν φαινοτυπικές διαφορές ανάμεσα στα άτομα ενός πληθυσμού
- Οι φαινοτυπικές διαφορές μεταφράζονται σε διαφορές στην αρμοστικότητα
- Οι φαινοτυπικές διαφορές είναι κληρονομήσιμες

➤ **Σχετική αρμοστικότητα (relative fitness) ή αρμοστικότητα (w):**

Η αναπαραγωγική επιτυχία ενός γονότυπου σε σχέση με κάποιον άλλο: δίνουμε αυθαίρετα την τιμή 1 στο γονότυπο με την υψηλότερη αρμοστικότητα διαιρώντας όλες τις τιμές με τη μεγαλύτερη

➤ **Συντελεστής επιλογής (selection coefficient) (s):**

Η ποσοτικοποίηση των δυνάμεων που δρουν πάνω σε κάθε γονότυπο για να υποβιβάσουν την αρμοστικότητά 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. Είναι απλά $s = 1 - w$

➤ **Η μέση αρμοστικότητα ή η αρμοστικότητα του πληθυσμού (w):**

Ο μέσος όρος (σταθμισμένος με τη συχνότητα) των αρμοστικοτήτων των γονοτύπων του πληθυσμού, δηλ. είναι το άθροισμα των γινομένων της αρμοστικότητας κάθε γονότυπου επί τη συχνότητα του

Βασικό μοντέλο

Θεωρούμε έναν θεωρητικό πληθυσμό, όπου ισχύουν όλες οι συνθήκες HW εκτός από το γεγονός ότι κάποιοι γονότυποι έχουν διαφορετικές πιθανότητες επιβίωσης από άλλους

Ο αριθμός των ζυγωτών που επιβιώνουν και φτάνουν σε ενήλικο στάδιο είναι διαφορετικός για κάθε γονότυπο

Αν για παράδειγμα οι γονότυποι A_1A_1 , A_1A_2 και A_2A_2 ξεκινήσουν με 100, 200 και 100 ζυγώτες αντίστοιχα και φτάσουν σε 80, 160 και 50 ενήλικα άτομα, τότε τα ποσοστά επιβίωσης για κάθε γονότυπο θα είναι 0.8, 0.8 και 0.5

Σχετική αρμοστικότητα

Θεωρούμε ότι ο γονότυπος με το μεγαλύτερο ποσοστό επιβίωσης έχει αρμοστικότητα 1, οπότε οι άλλοι γονότυποι παίρνουν τιμή από το 0 ως το 1 αντίστοιχα

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

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

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

Εξελικτική πίεση εναντίον του ομόζυγου A_2A_2

Συχνότητες γονοτύπων

TABLE 3.2 The frequency of genotypes before and after selection, assuming Hardy–Weinberg proportions before selection.

	Genotype			Total
	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	$p_0^2 w_{11}$	$2p_0q_0 w_{12}$	$q_0^2 w_{22}$	\bar{w}
Frequency after selection	$\frac{p_0^2 w_{11}}{\bar{w}}$	$\frac{2p_0q_0 w_{12}}{\bar{w}}$	$\frac{q_0^2 w_{22}}{\bar{w}}$	1

Μέση αρμοστικότητα πληθυσμού

$$\bar{w} = p_0^2 w_{11} + 2p_0q_0 w_{12} + q_0^2 w_{22}$$

Συχνότητα αλληλομόρφου q στην
επόμενη γενιά

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

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

Ρυθμός αλλαγής συχνότητας q

$$\Delta q = q_1 - q_0$$

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

Με τον τρόπο αυτό μπορούμε να προσομοιώσουμε τις συχνότητες των αλληλομόρφων σε έναν πληθυσμό ύστερα από έναν αριθμό γενεών

Περιπτώσεις επιλογής

TABLE 3.3 The fitness values for the different fitness relationships examined.

	<i>Genotype</i>		
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
General fitnesses	w_{11}	w_{12}	w_{22}
(1) Recessive lethal	1	1	0
(2) Detrimental alleles			
(a) Recessive	1	1	$1 - s$
(b) Additive	1	$1 - s/2$	$1 - s$
(c) Dominant	1	$1 - s$	$1 - s$
(3) General dominance			
(a) Purifying selection	1	$1 - hs$	$1 - s$
(b) Progressive selection	$1 + s$	$1 + hs$	1
(4) Heterozygote advantage	$1 - s_1$	1	$1 - s_2$
(5) Heterozygote disadvantage	$1 + s_1$	1	$1 + s_2$

Θανατηφόρο υπολειπόμενο [1,1,0]

$$s = 1$$

Πολλές κληρονομούμενες ασθένειες π.χ. σε ανθρώπους, ζώα ή φυτά

$$\Delta q = \frac{q_0^2}{1 + q_0} \quad \text{Ρυθμός αλλαγής συχνότητας υπολειπόμενου αλληλομόρφου}$$

Συχνότητα υπολειπόμενου μετά από t γενιές

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

$$t = \frac{1}{q_t} - \frac{1}{q_0} \quad \text{Αριθμός γενεών ώστε } q = q_t$$

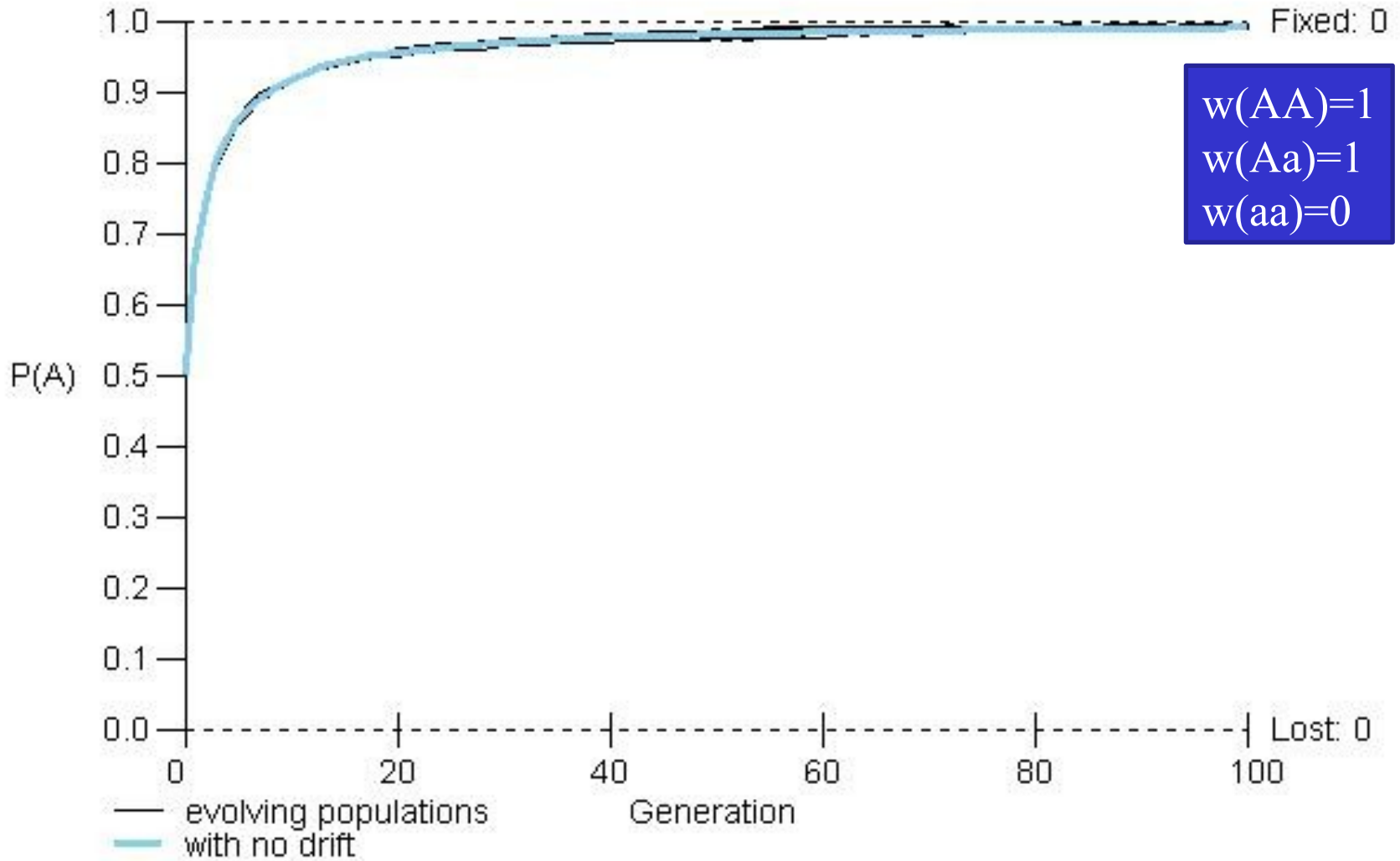
Αριθμός γενεών για θανατηφόρο υποτελής

TABLE 3.4 The number of generations (t) needed to reduce the allelic frequency from an initial value of q_0 to q_t for a recessive lethal.

q_0	q_t	t
0.5	0.25	2
	0.1	8
	0.01	98
0.1	0.05	10
	0.01	90
	0.001	990
0.01	0.005	100
	0.001	900
	0.0001	9900

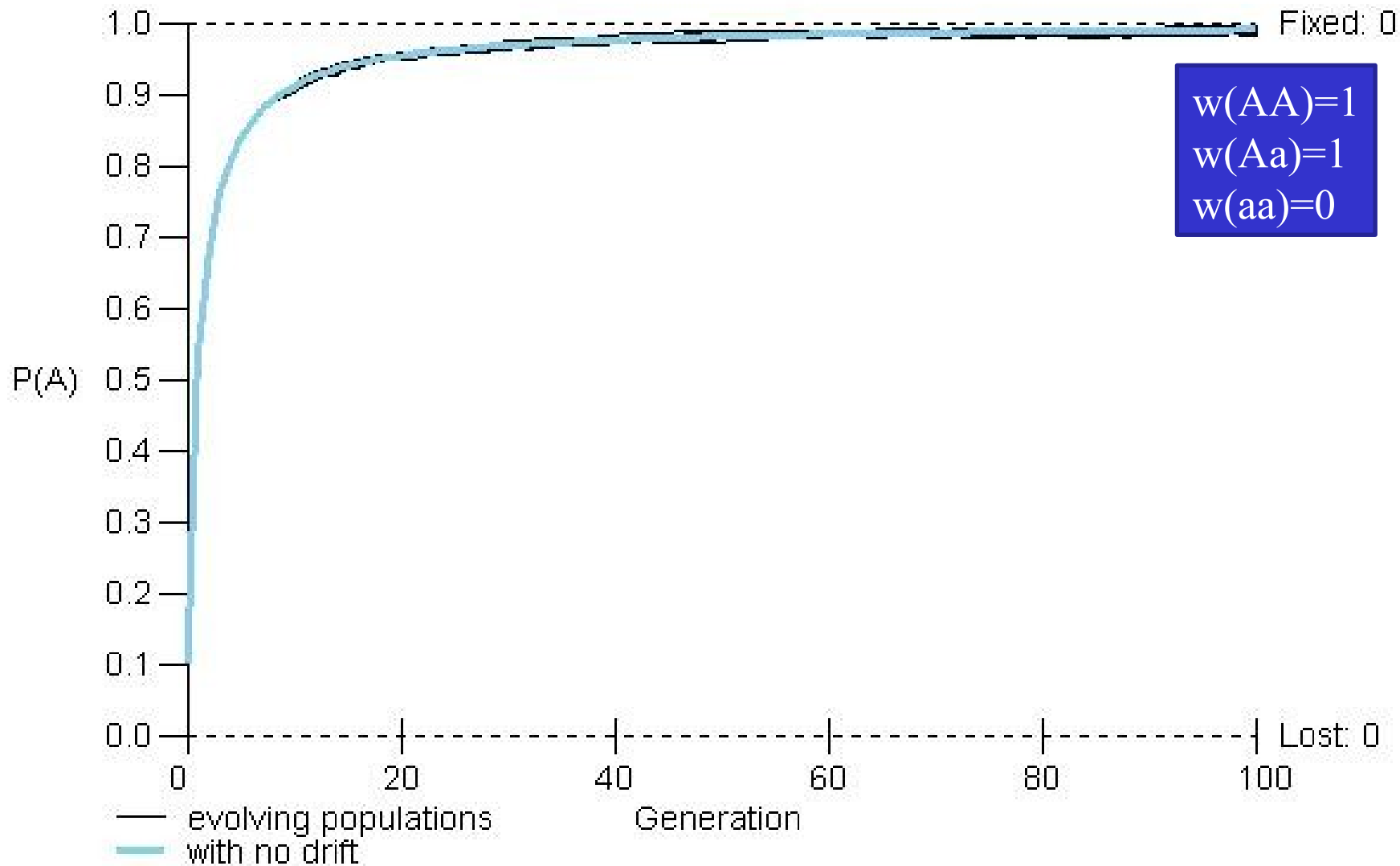
$p_0=0.5$

PopG plot



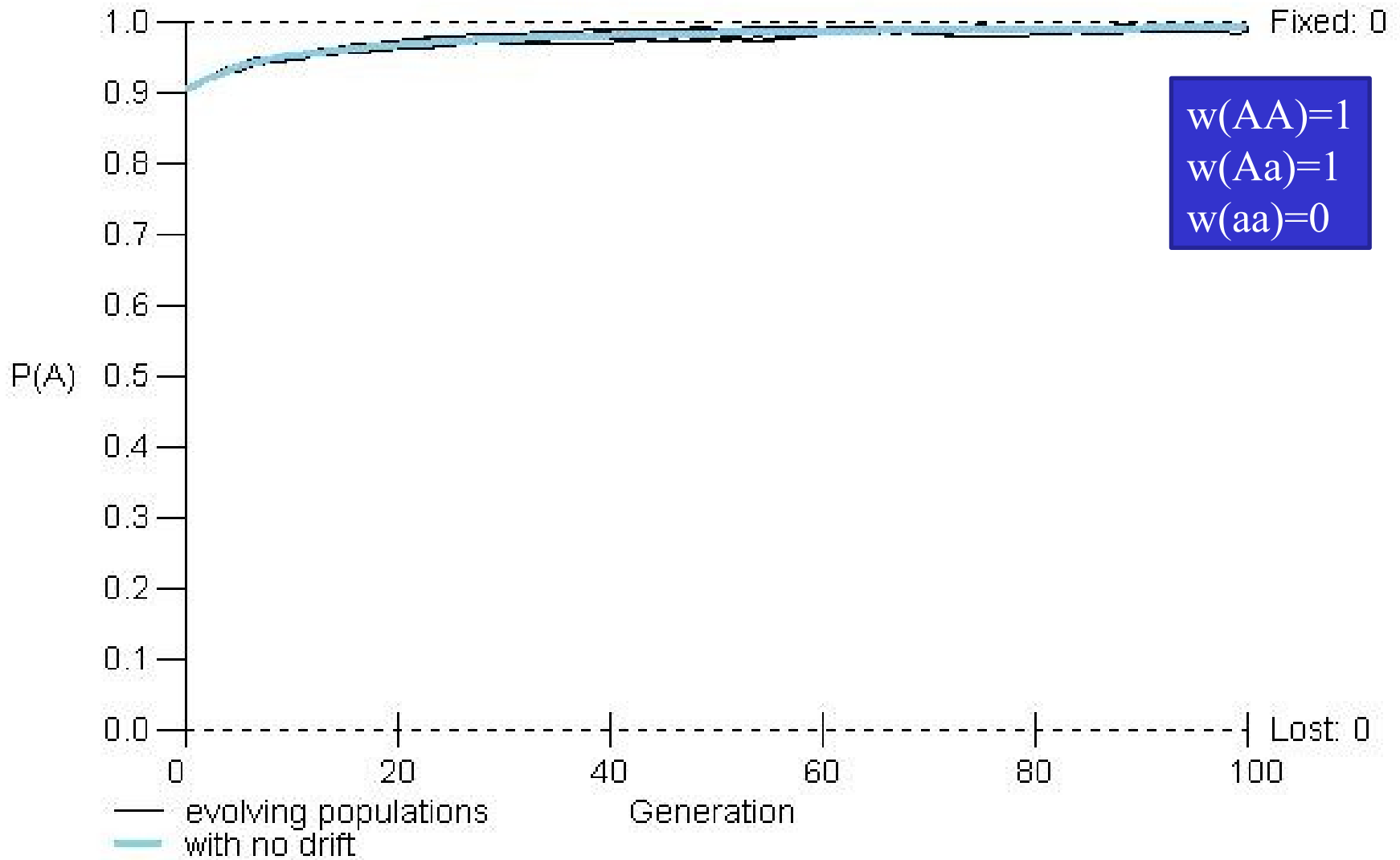
$p_0=0.1$

PopG plot



$p_0=0.5$

PopG plot



Σπάνια επιβλαβή υπολειπόμενα αλληλόμορφα...

Η συχνότητά τους μειώνεται ραγδαία όταν αυτά είναι αρχικά συχνά αλλά όταν είναι σπάνια, τότε κρύβονται στους ετεροζυγώτες και η επιλογή αδυνατεί να τα απομακρύνει από τον πληθυσμό.

Τέτοια αλληλόμορφα είναι συνολικά συχνά στον πληθυσμό και υπολογίζεται ότι κάθε άνθρωπος φέρει 1-3 από αυτά

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

Τα θανατηφόρα υπολειπόμενα αλληλόμορφα είναι υποπερίπτωση της κατηγορίας όπου ο υπολειπόμενος γονότυπος έχει μειωμένη αρμοστικότητα σε σχέση με τους άλλους γονότυπους κατά s

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

 **Γιατί γίνεται αυτό;**

Συχνότητα q και αριθμός γενεών t

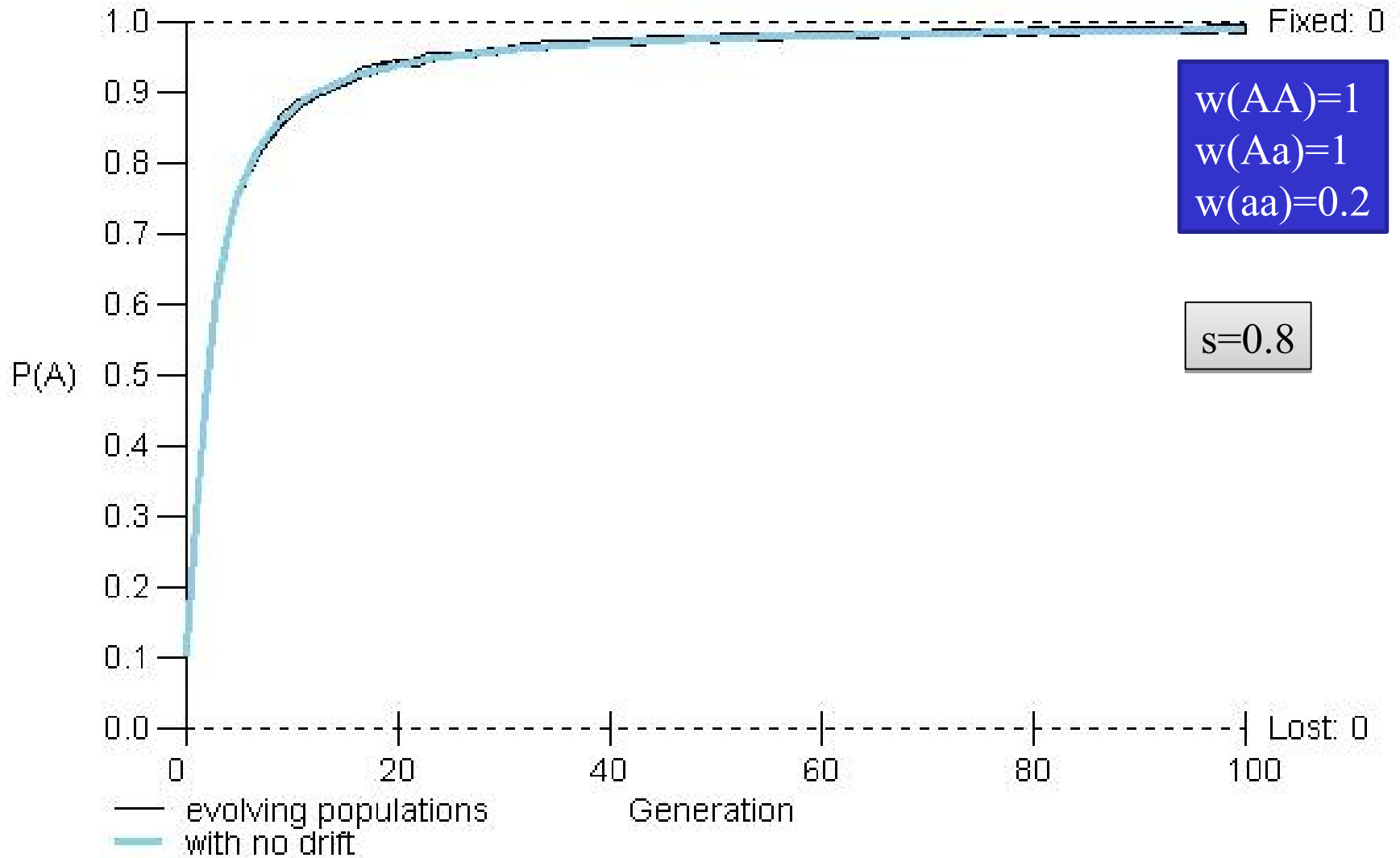
$$\Delta q = \frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2} \quad \text{Ρυθμός αλλαγής συχνότητας υπολειπόμενου}$$

Αριθμός γενεών ώστε $q = q_t$

$$t = \frac{1}{s} \left[\frac{q_0 - q_t}{q_0 q_t} + \ln \frac{q_0(1 - q_t)}{q_t(1 - q_0)} \right]$$

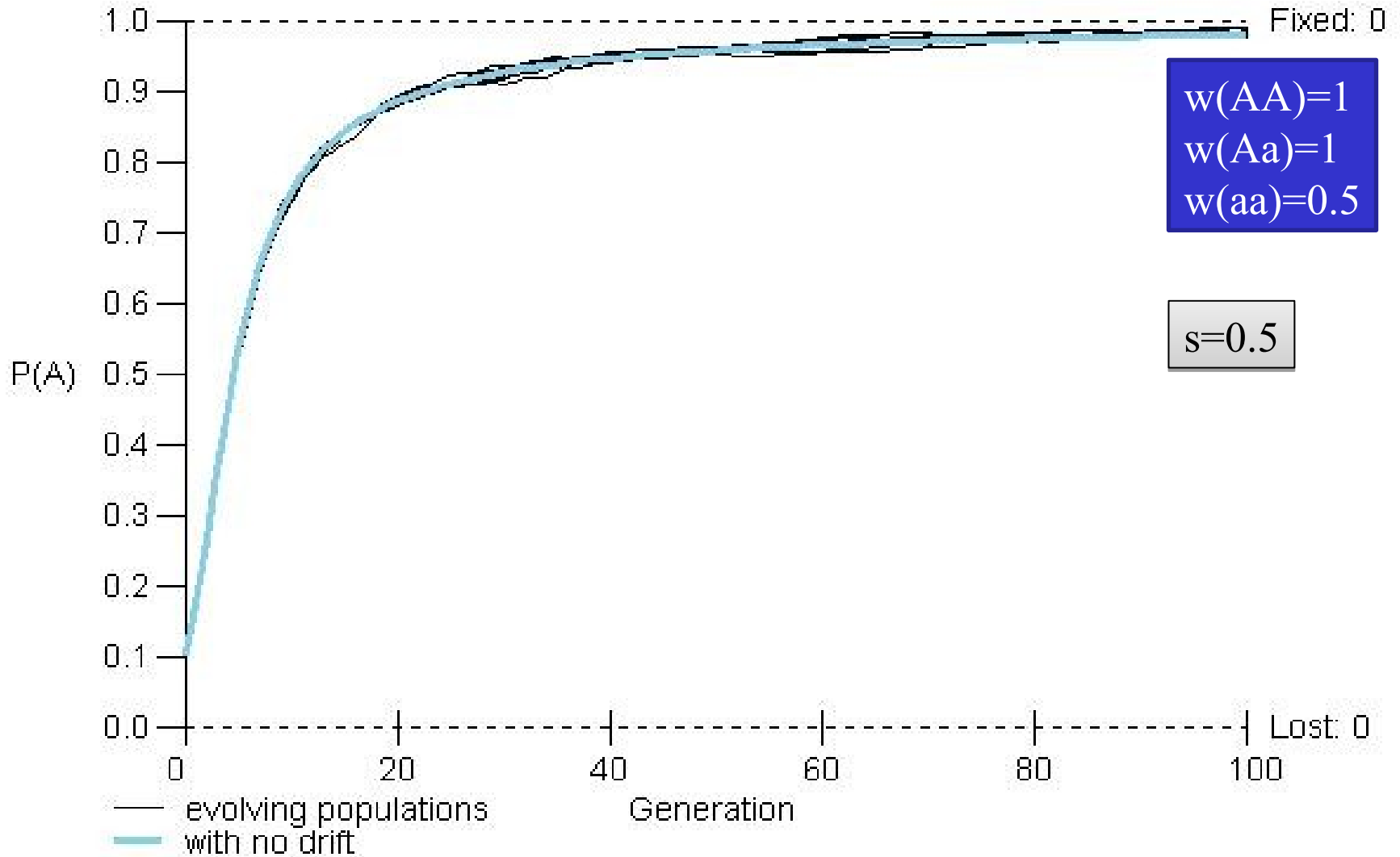
$p_0=0.1$

PopG plot



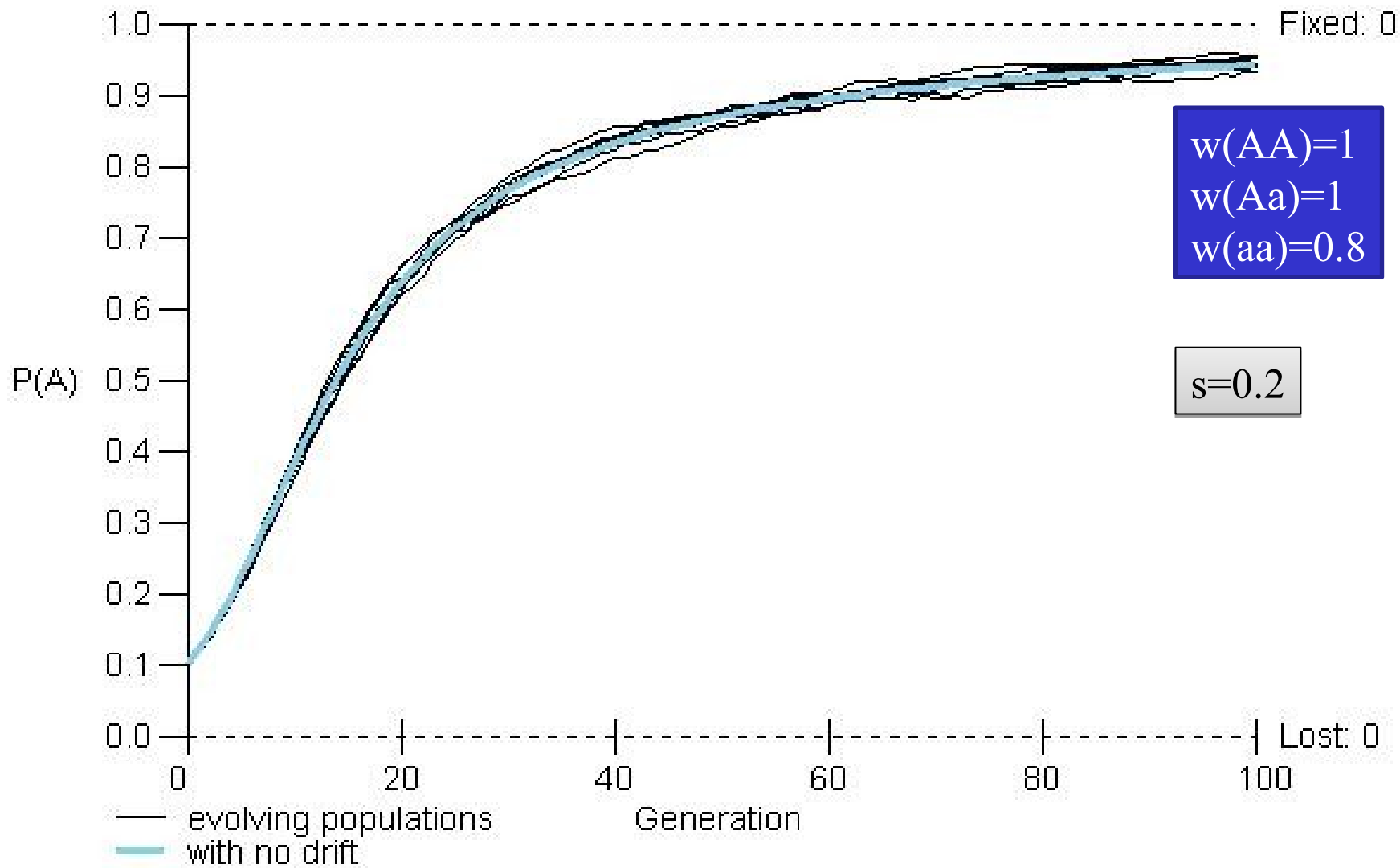
$p_0=0.1$

PopG plot



$p_0=0.1$

PopG plot



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

Εμφανίζεται σε αρκετά γονίδια των ποσοτικών χαρακτήρων

Βασικό μοντέλο της ποσοτικής γενετικής

 Απουσία κυριαρχίας και επίστασης

Ο ετερόζυγος έχει ενδιάμεση προσαρμοστική τιμή σε σχέση με τους δύο ομόζυγους

Συχνότητα q και αριθμός γενεών t

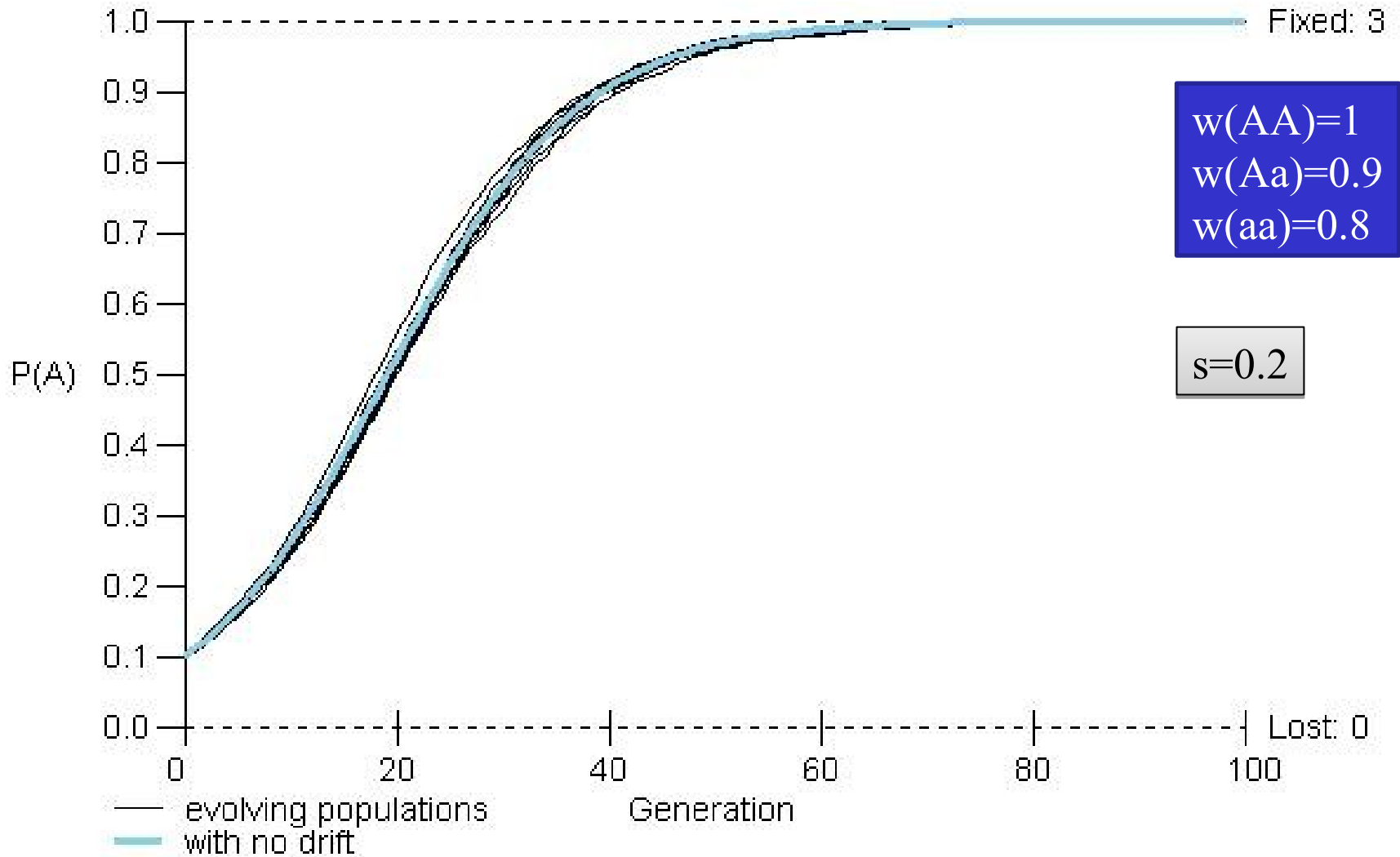
$$\Delta q = \frac{sq(1-q)}{2(1-sq)} \quad \text{Ρυθμός αλλαγής συχνότητας υπολειπόμενου}$$

Αριθμός γενεών ώστε $q = q_t$

$$t = \frac{1}{s} \left[\frac{q_0 - q_t}{q_0 q_t} + \ln \frac{q_0(1-q_t)}{q_t(1-q_0)} \right]$$

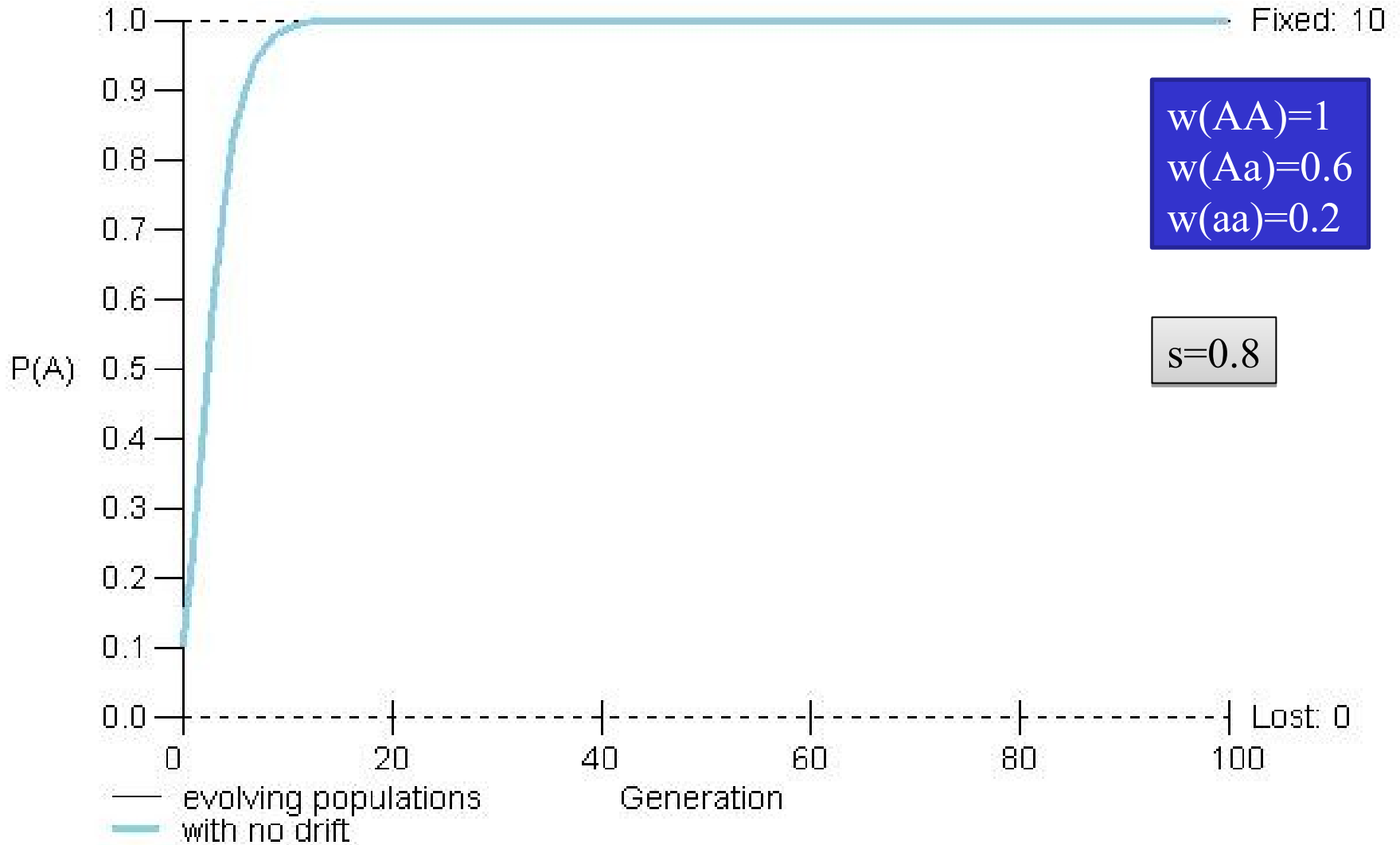
$p_0=0.1$

PopG plot



$p_0=0.1$

PopG plot



Ενδιάμεση κυριαρχία

Στην περίπτωση που η αρμοστικότητα του ετερόζυγου βρίσκεται ανάμεσα στις τιμές αρμοστικότητας των δύο ομόζυγων, το αλληλόμορφο με το πλεονέκτημα παγιώνεται 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.

Γιατί συμβαίνει αυτό;

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

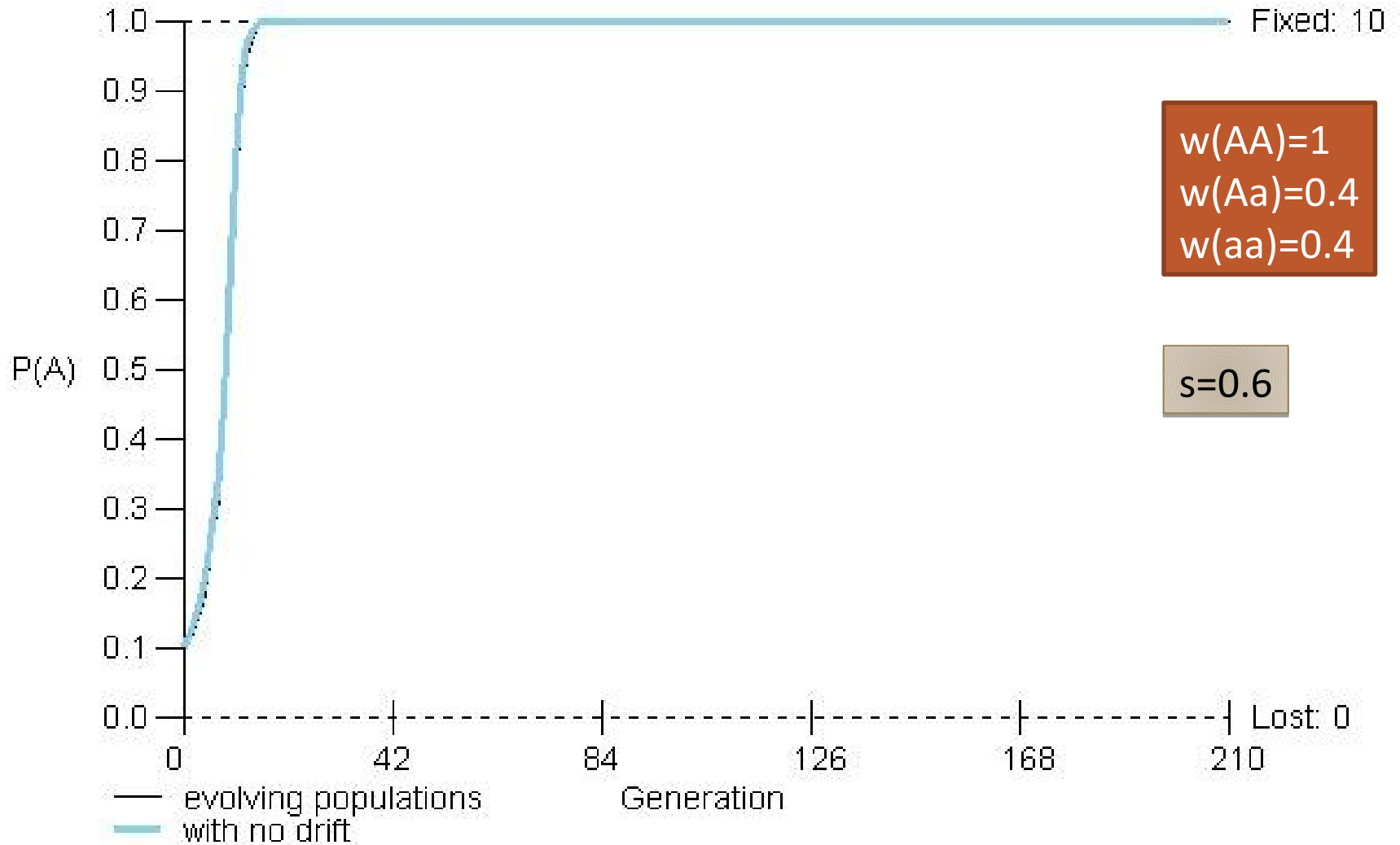
$$\Delta q = - \frac{sq(1-q)^2}{1-sq(2-q)} \quad \text{Ρυθμός αλλαγής συχνότητας επικρατούς}$$

Αριθμός γενεών ώστε $q = q_t$

$$t = \frac{1}{s} \left[\frac{q_0 - q_t}{(1-q_0)(1-q_t)} - \ln \frac{q_t(1-q_0)}{q_0(1-q_t)} \right]$$

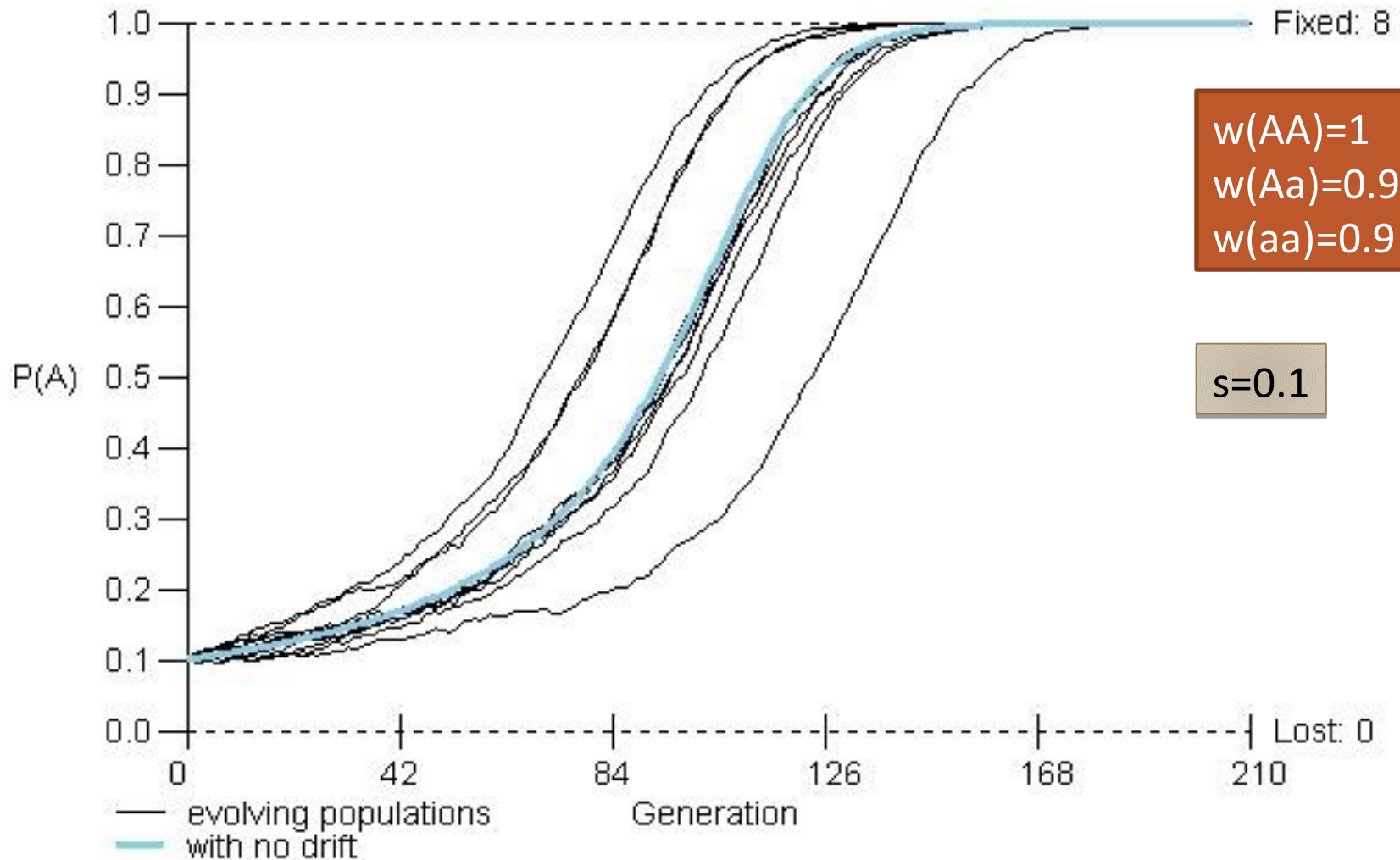
$p_0=0.1$

PopG plot



$p_0=0.1$

PopG plot



Επιλογή ενάντια στο επικρατές

Στην περίπτωση που η αρμοστικότητα του ετερόζυγου είναι ίδια με αυτή του ομόζυγου γονότυπου για το αλληλόμορφο που προκαλεί μειονέκτημα (επικρατές), όλοι οι γονότυποι που περιέχουν το αλληλόμορφο με μειονέκτημα έχουν μειωμένη αρμοστικότητα

Το επικρατές αλληλόμορφο χάνεται πολύ γρήγορα, ανάλογα με τον συντελεστή επιλογής s

- Το αλληλόμορφο που μειονεκτεί δεν μπορεί να «κρυφτεί» στον ετερόζυγο γονότυπο

ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑ ΕΠΙΛΟΓΗ

Αν μια νέα μετάλλαξη είναι ευνοϊκή (ή γίνει ευνοϊκή σε ένα νέο περιβάλλον), τείνει να επικρατήσει στον πληθυσμό

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

Στην κατευθύνουσα επιλογή, ένα αλληλόμορφο τελικά «νικά» (παραμένει στον πληθυσμό σε μεγάλη συχνότητα) και η γενετική ποικιλότητα για ένα συγκεκριμένο γονίδιο μειώνεται

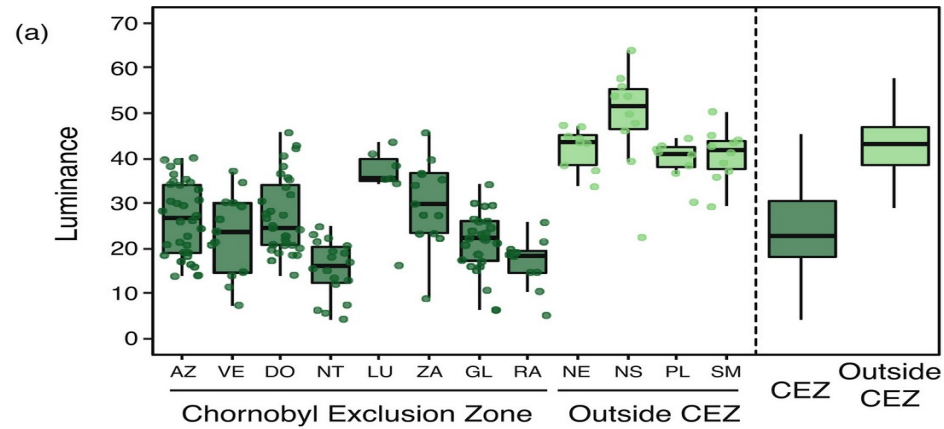
Κατευθύνουσα επιλογή στις νυχτοπεταλούδες του είδους *Biston betularia*



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. Ωστόσο, η γκρίζα μορφή δεν έχει εξαφανιστεί.

Hyla orientalis



(b)



Luminance

5

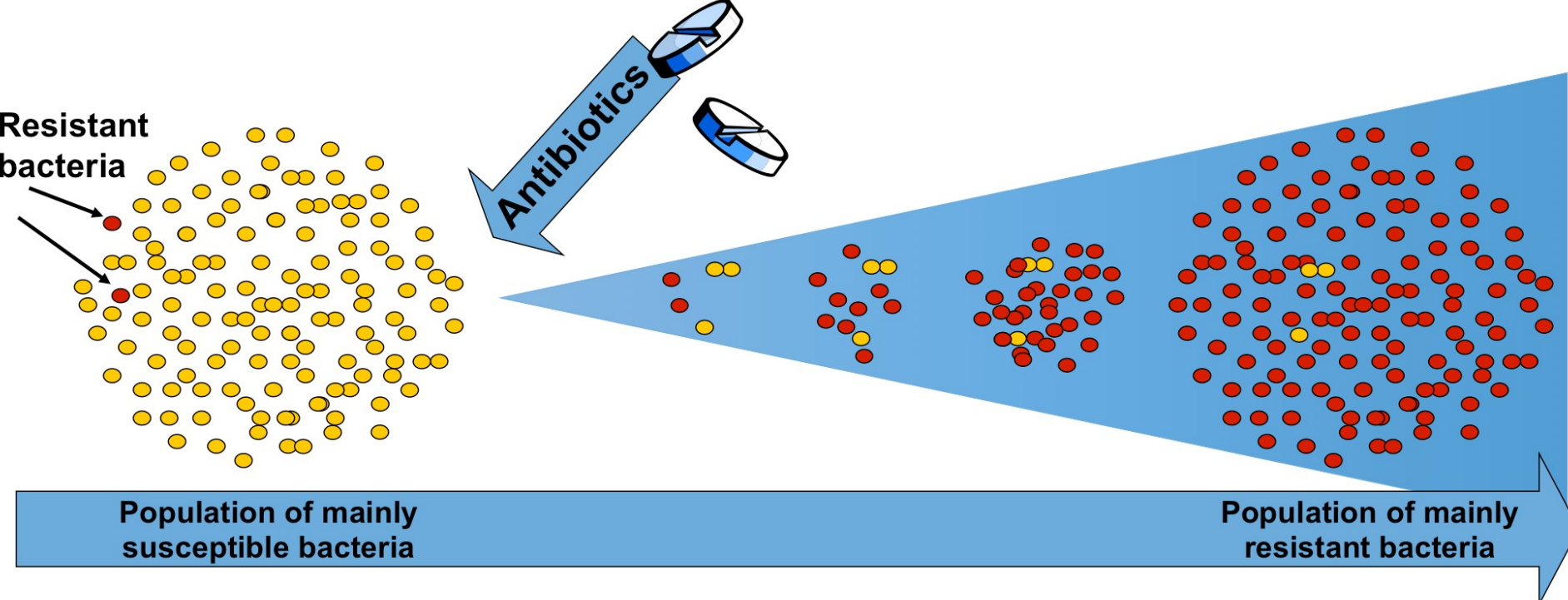
20

30

40

60

Natural Selection




Παράδειγμα φυσικής επιλογής

Η ανάπτυξη της ανθεκτικότητας των βακτηρίων στα αντιβιοτικά φάρμακα

Πλεονέκτημα ετεροζυγωτών [1-s, 1, 1-t]

Επιλογή που οδηγεί σε κυριαρχία δύο αλληλομόρφων στον πληθυσμό

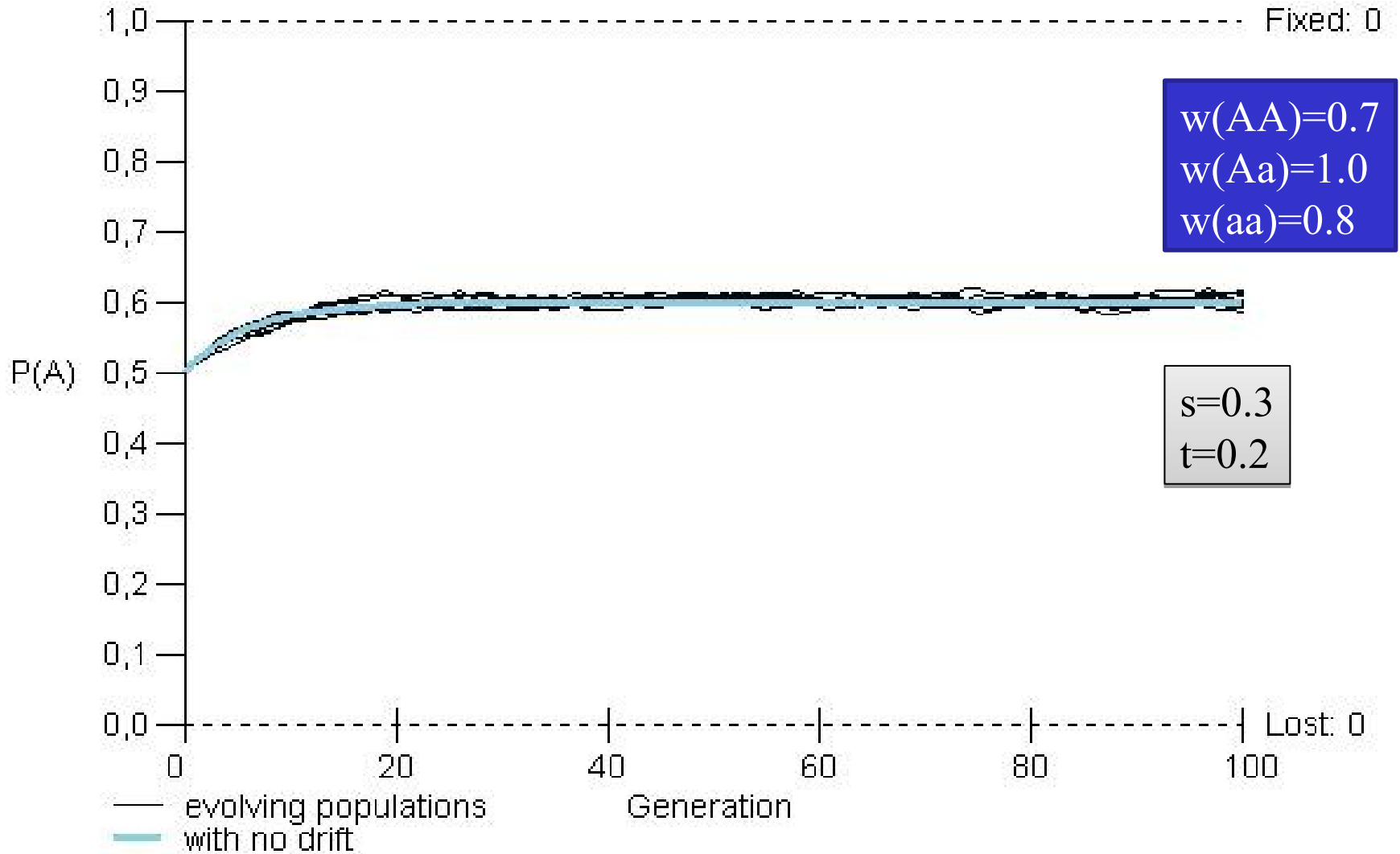
 Λέγεται και επιλογή ισορροπίας, επειδή οδηγεί σε σταθερή κατάσταση δύο αλληλομόρφων, με αμετάβλητες συχνότητες

Ρυθμός αλλαγής συχνότητας αλληλομόρφου A2

$$\Delta q = \frac{pq(sp - tq)}{1 - sp^2 - tq^2}$$

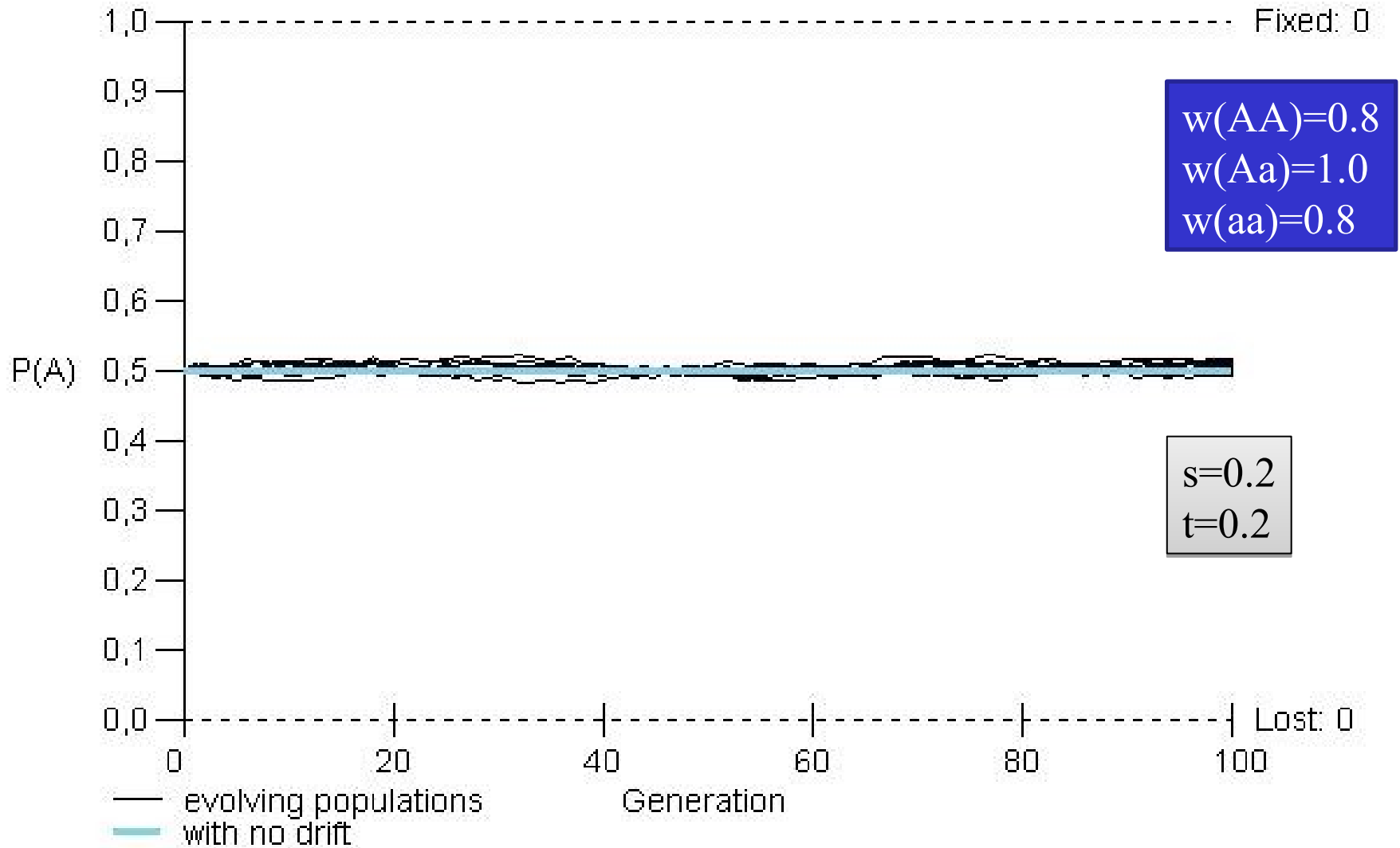
$p_0=0.5$

PopG plot



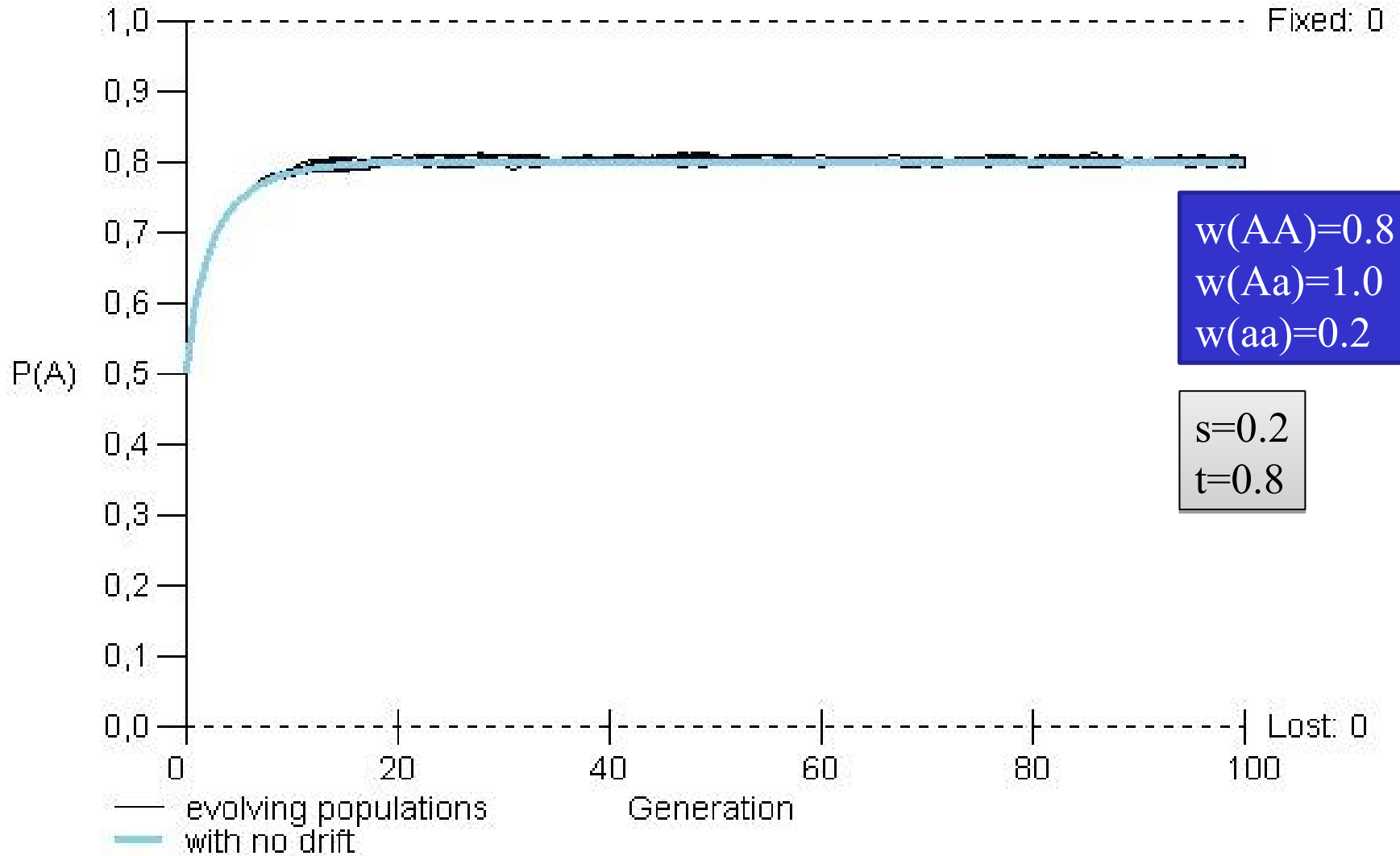
$p_0=0.5$

PopG plot

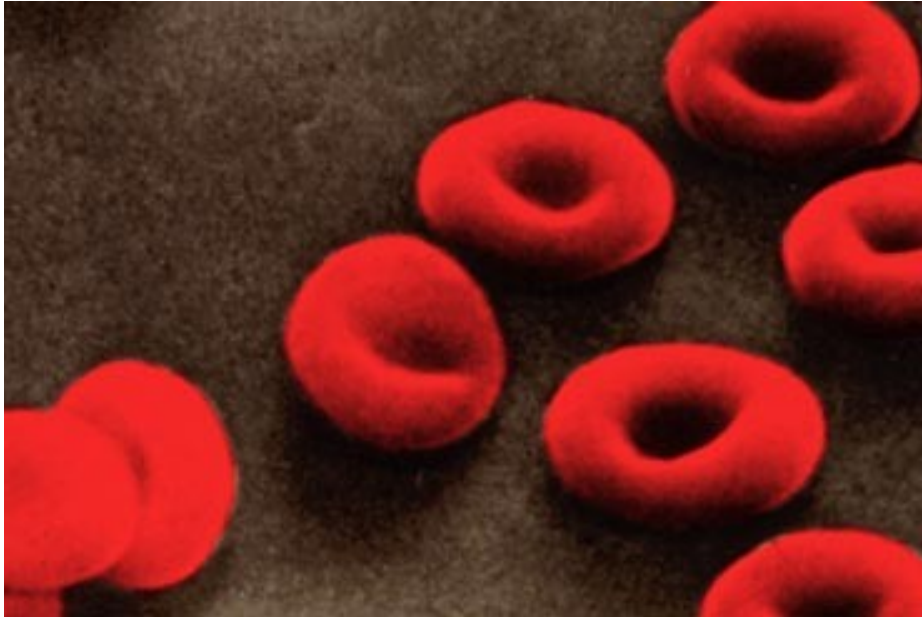


$p_0=0.5$

PopG plot



Δρεπανοκυτταρική αναιμία



Φαινότυποι ομόζυγων
και ετερόζυγων ατόμων :
Κανονικοί



Φαινότυποι ομόζυγων
για το υποτελές :
Δρεπανοειδή κύτταρα

- Άλλες αιμοσφαιρινοπάθειες, όπως η θαλασσαιμία, φαίνεται επίσης να προσφέρουν ένα είδος αντοχής στην ελονοσία

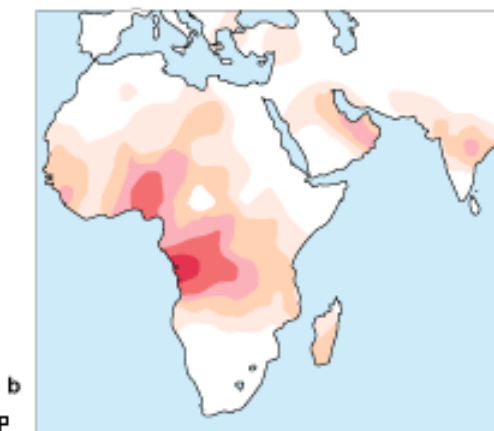
Δρεπανοκυτταρική αναιμία και ελονοσία

Συχνότητα ομοζυγωτών SS

- less than 1 in 1,600
- 1 in 400–1,600
- 1 in 180–400
- 1 in 100–180
- 1 in 64–100
- more than 1 in 64



περιοχές εμφάνισης
ελονοσίας (πριν το 1920)



συχνότητα εμφάνισης
δρεπανοκυτταρικής αναιμίας

© 1998 Wadsworth Publishing Company/ITP

‘ Ψευδο-υπερκυριαρχία ’ & Γενετική ‘ συμπαράσυρση ’

- ‘ Ψευδο-υπερκυριαρχία ’ : ταυτόχρονη επιλογή σε δύο γενετικούς τόπους χωρίς να υπάρχει υπερκυριαρχία στον έναν ή στον άλλο.

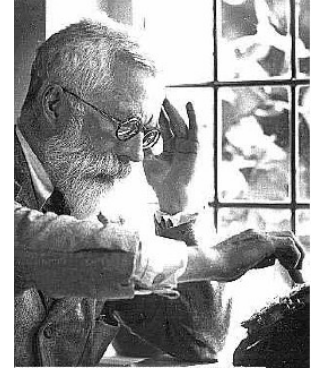
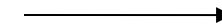
Γονότυποι	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Αρμοστικότητα	1	1	$1-s_1$	1	1	$1-s_2$

Η επιλογή δρα πάνω σε γειτονικές περιοχές του γονιδιώματος κι όχι πάνω στον πολυμορφισμό που αποτελεί το αντικείμενο της παρατήρησης

Αν υπάρχει **ανισορροπία σύνδεσης A1-B2 και A2-B1** τότε ο ετεροζυγώτης έχει τη μεγαλύτερη αρμοστικότητα:

A_1	B_2	A_2	B_1	A_1	B_2
A_1	B_2	A_2	B_1	A_2	B_1
$W = 1 - s_2$		$W = 1 - s_1$		$W = 1$	

- **Γενετική ‘ συμπαράσυρση ’ (Hitchhiking)** : Ένα αλληλόμορφο (ουδέτερο ή ελαφρώς επιβλαβές) διατηρείται στον πληθυσμό επειδή βρίσκεται σε ανισορροπία σύνδεσης με το αλληλόμορφο ενός γειτονικού τόπου το οποίο επιλέγεται θετικά



Μεταβολές της μέσης αρμοστικότητας

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

☞ Λογικά αυξάνεται οδηγώντας σε καλύτερη προσαρμογή του πληθυσμού

$$\bar{w}_0 = p_0^2 w_{11} + 2p_0 q_0 w_{12} + q_0^2 w_{22}$$

$$\bar{w}_1 = p_1^2 w_{11} + 2p_1 q_1 w_{12} + q_1^2 w_{22}$$

$$\frac{\Delta \bar{w}}{\bar{w}} = \frac{Var(w)}{\bar{w}^2}$$

Θεμελιώδες θεώρημα του 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



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»

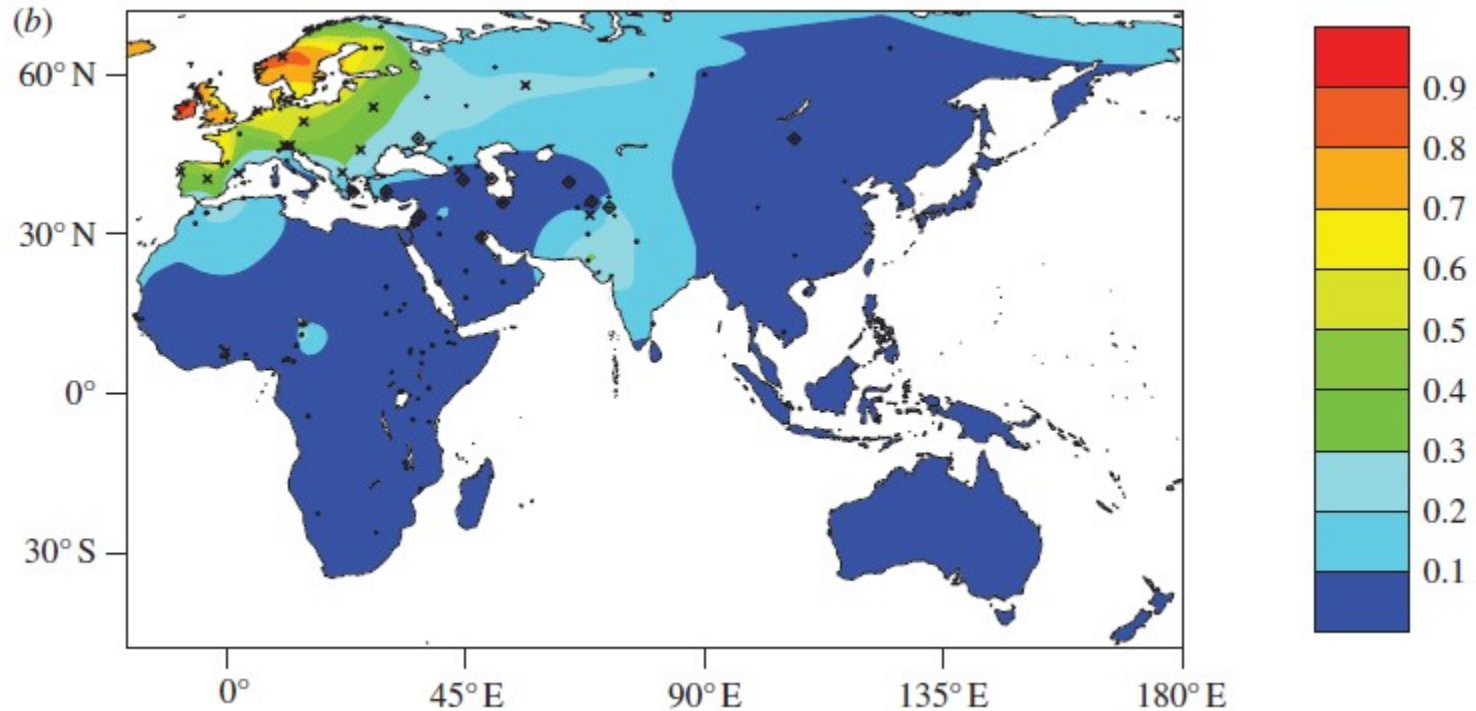
Αυτό ισχύει ακόμα στις μέρες μας ...

- 📖 Δηλαδή, η φυσική επιλογή στη φύση είναι πολύ πιο πολύπλοκη από τα μαθηματικά και οι χαρακτήρες που επιλέγονται εκφράζονται με σύνθετο τρόπο
- 📖 Διάφορα παράδοξα: π.χ. αφού η επιλογή τείνει να μειώνει την ποικιλότητα, αυτή πως διατηρείται σε φυσικούς πληθυσμούς;

Θετική επιλογή

- Πολλές φορές συναντάμε την κατευθύνουσα επιλογή σαν «θετική επιλογή»
 - Ίδια προσέγγιση, με μόνη διαφορά ότι ο συντελεστής επιλογής s δίνει πλεονέκτημα σε ένα νέο αλληλόμορφο και όχι μειονέκτημα
 - Η αρμοστικότητα ενός γονοτύπου είναι $w \geq 1$
- Μια μετάλλαξη δημιουργεί ένα νέο αλληλόμορφο με πλεονέκτημα ($w > 1$)
 - Το αλληλόμορφο αυτό αυξάνει τη συχνότητά του στον πληθυσμό και τελικά γίνεται το πιο συχνό
 - Παρόμοιο σενάριο όταν αλλάζει το περιβάλλον και ένα ουδέτερο αλληλόμορφο πλέον αποκτά πλεονέκτημα
- Η αύξηση της συχνότητας του νέου αλληλόμορφου που πλεονεκτεί στον πληθυσμό λέγεται **επιλεκτική σάρωση** (selective sweep)

Συχνότητα του αλληλομόρφου που σχετίζεται με την αντοχή στη λακτόζη

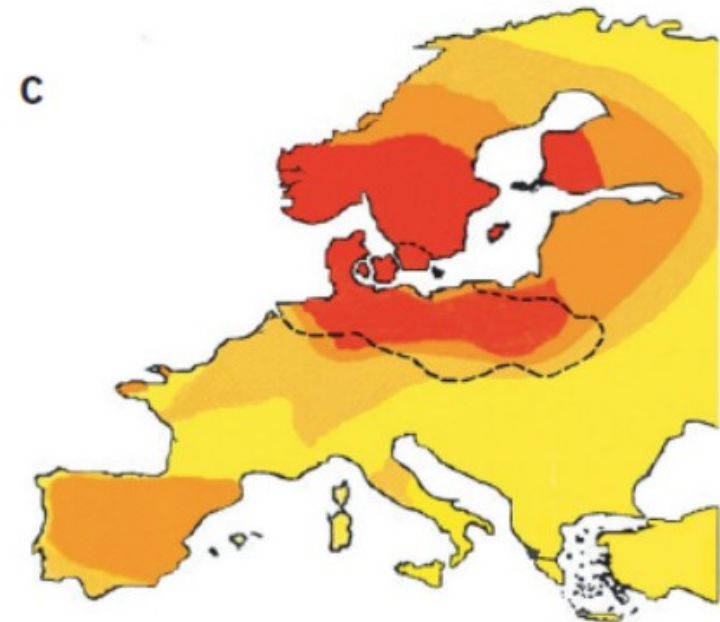
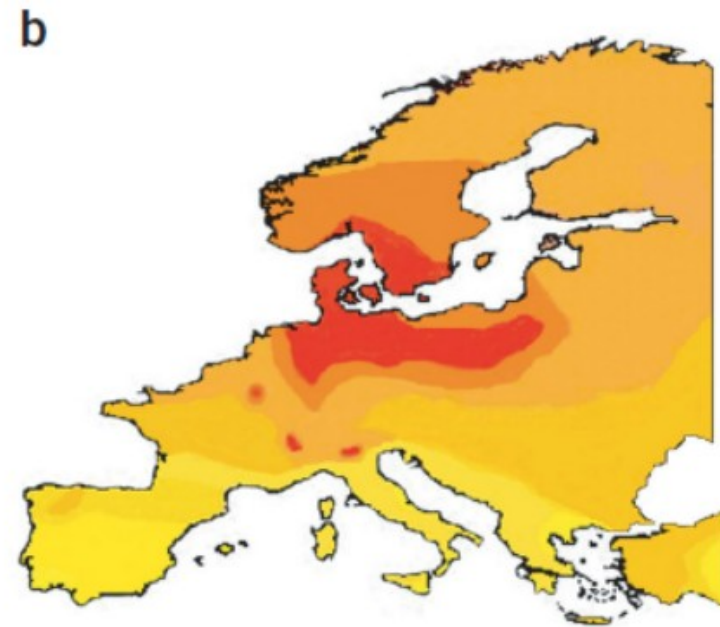


Συνεξέλιξη ανθρώπων και κτηνοτροφικών αγελάδων

Στο πάνω διάγραμμα βλέπουμε την
εξάπλωση συγκεκριμένων
αλληλομόρφων στις αγελάδες για
γονίδια που σχετίζονται με
συγκεκριμένες πρωτεΐνες στο γάλα

Στο κάτω διάγραμμα βλέπουμε την
εξάπλωση του αλληλόμορφου που
σχετίζεται με την ανεκτικότητα
αντοχή στην λακτόζη στον
άνθρωπο

Η διακεκομμένη γραμμή δείχνει την
επικράτεια προϊστορικών φυλών
που εξέτρεφαν αγελάδες



Beja-Pereira et al. 2004

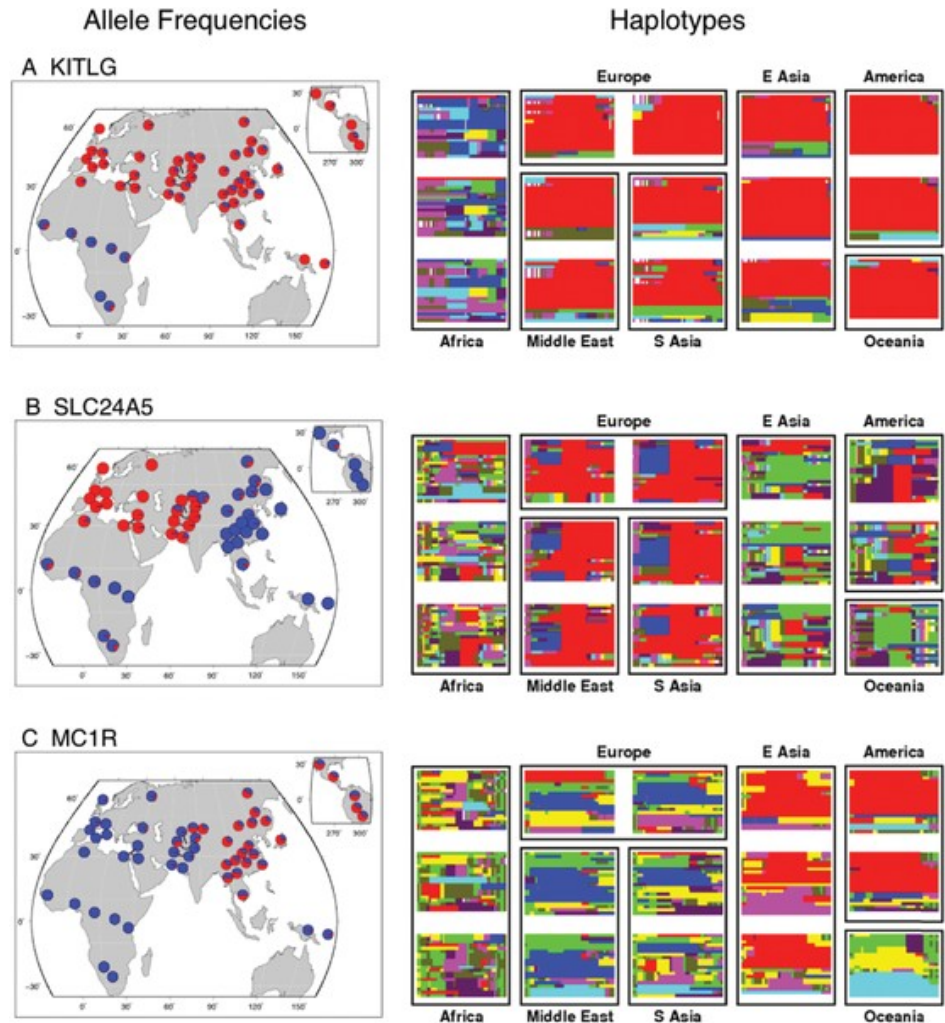
1,000 0 1,000 2,000 Km

Τρία γονίδια που σχετίζονται με το χρώμα του δέρματος στον άνθρωπο, που βρίσκονται κάτω από θετική επιλογή

Non-African sweep

West Eurasian sweep

East Asian sweep



Προσαρμογή πληθυσμών οξιάς

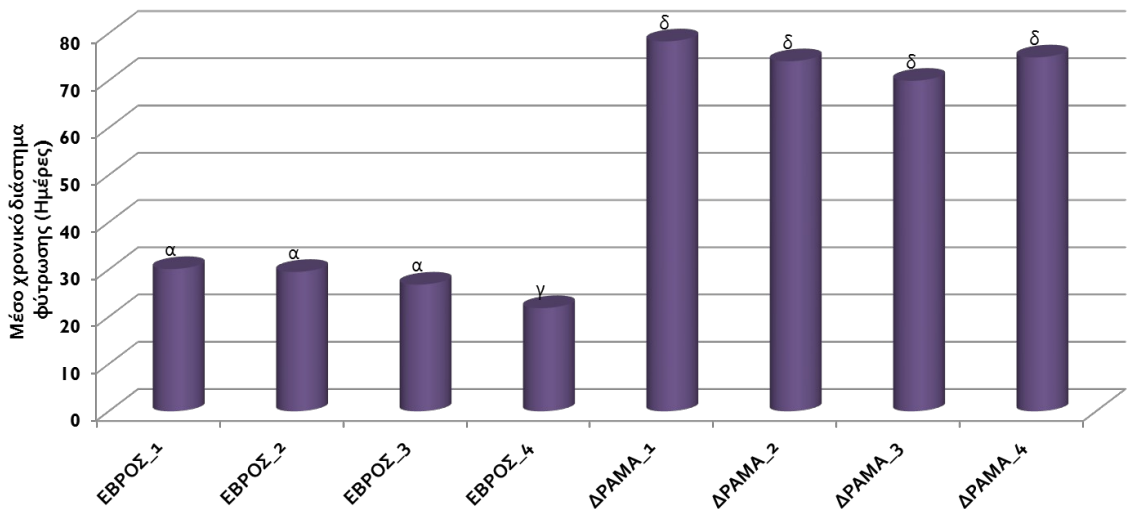
Πείραμα κοινού
περιβάλλοντος, σε
συνθήκες κλιματικής
αλλαγής του 2050

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

Διατήρηση ποικιλότητας

Βασικό ερώτημα στη μελέτη της εξέλιξης:

☞ Πως διατηρούνται σταθερές γενετικές δομές στους πληθυσμούς και δεν χάνονται αλληλόμορφα;

☞ Πως διατηρείται η γενετική ποικιλότητα σε υψηλά ποσοστά;

Ως τώρα, μόνο μέσα από την υπερκυριαρχία είχαμε ισόρροπη κατάσταση

☞ Όλα τα άλλα μοντέλα οδηγούν σε επικράτηση (παγίωση) ενός αλληλόμορφου

☞ Δεν είναι και τόσο συχνό φαινόμενο

Πολλαπλές μορφές επιλογής

Ως τώρα θεωρήσαμε (απλοποιήσαμε) ένα μοντέλο όπου η επιλογή συμβαίνει λόγω των διαφορών στη βιωσιμότητα ανάμεσα στους γονότυπους

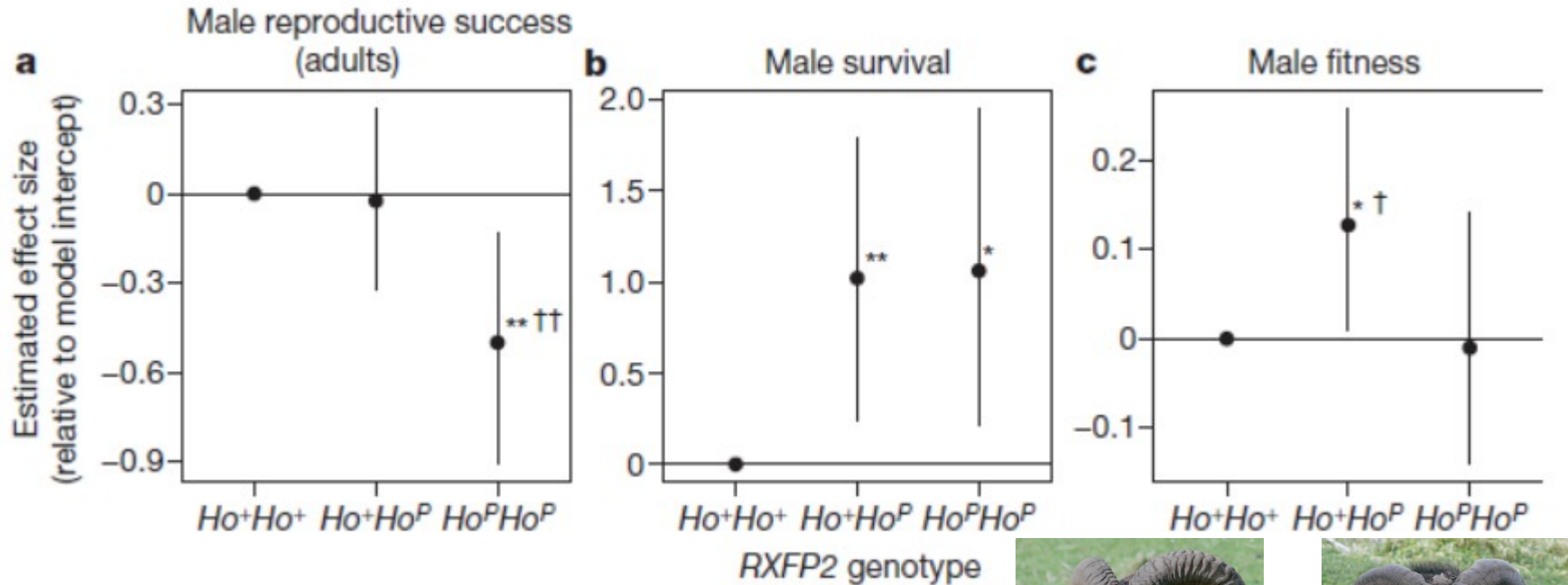
Η επιλογή μπορεί να προκύψει και από διαφορές στη γονιμότητα, στις προτιμήσεις κατά τη διασταύρωση και στην παραγωγή γαμετών

Επιλογή βιωσιμότητας στα φυτά

TABLE 4.1 Different viability in various life stages of a plant and the collapsed overall survival values for each genotype.

<i>Life stage</i>	<i>Genotype</i>		
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Germination proportion (seed survival)	w_{11g}	w_{12g}	w_{22g}
Seedling survival	w_{11s}	w_{12s}	w_{22s}
Remaining pre-adult survival	w_{11p}	w_{12p}	w_{22p}
Overall survival or Relative viability	$w_{11g}w_{11s}w_{11p}$	$w_{12g}w_{12s}w_{12p}$	$w_{22g}w_{22s}w_{22p}$
	w_{11}	w_{12}	w_{22}

Ισορροπία μεταξύ βιωσιμότητας και σεξουαλικής επιλογής στα πρόβατα Soay



Στο γονίδιο RXFP2, τα αρσενικά με γονότυπο Ho^+Ho^+ και Ho^+Ho^P έχουν φυσιολογικά κέρατα και κερδίζουν στη μάχη της αναπαραγωγής. Τα αρσενικά με γονότυπο Ho^PHo^P και Ho^+Ho^P επιβιώνουν. Η αρμοστικότητα του ετερόζυγου Ho^+Ho^P είναι υψηλότερη των ομόζυγων γονοτύπων



Πληθυσμιακή υποδιαίρεση

Όταν γίνεται επιλογή σε υποσύνολα, η συνολική εικόνα μπορεί να μοιάζει με υπεροχή ετεροζυγωτού, 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

- Οι αρμοστικότητατες ποικίλουν στον χώρο για τους ίδιους γονότυπους
- Σε κάθε υποσύνολο έχουμε κατευθύνουσα επιλογή αλλά στο σύνολο του πληθυσμού έχουμε επιλογή ισορροπίας

Συχνοεξαρτώμενη επιλογή

Σε ένα κλουβί με δροσόφιλες με λευκά μάτια, ένα μοναδικό αρσενικό με κόκκινα μάτια θα δώσει περισσότερους απογόνους

Σε ένα κλουβί με δροσόφιλες με κόκκινα μάτια, ένα μοναδικό αρσενικό με λευκά μάτια θα δώσει περισσότερους απογόνους

Οι θηλυκές δροσόφιλες προτιμούν τα «ασυνήθιστα» αρσενικά....

ΦΥΣΙΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ

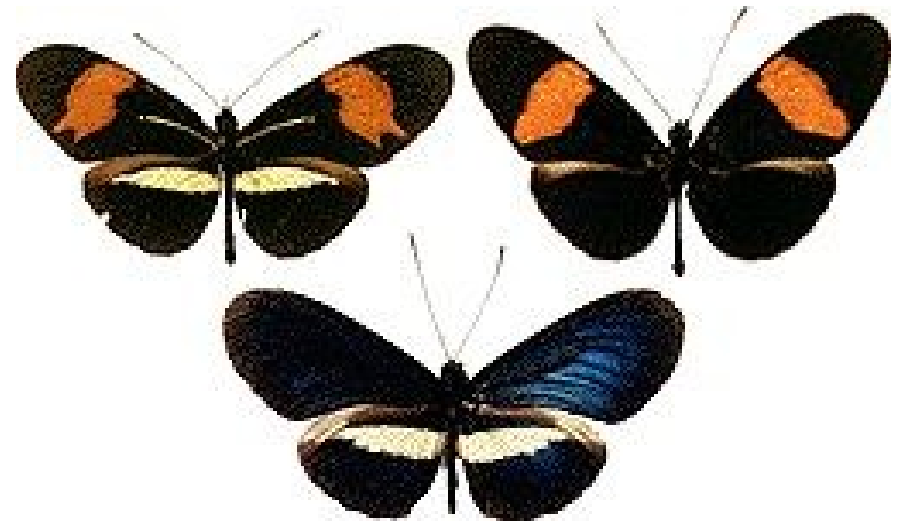


Συχνοεξαρτώμενη επιλογή

Frequency dependent selection

Αρνητική: όσο αυξάνει η συχνότητα ενός φαινότυπου, τόσο μειώνεται η αρμοστικότητα του
Π.χ. στη χρωματική μίμηση πεταλούδων με δηλητήριο

- ▣ Σπάνιος τύπος αποφεύγεται από πουλιά
- ▣ Συχνός τύπος προτιμάται από πουλιά



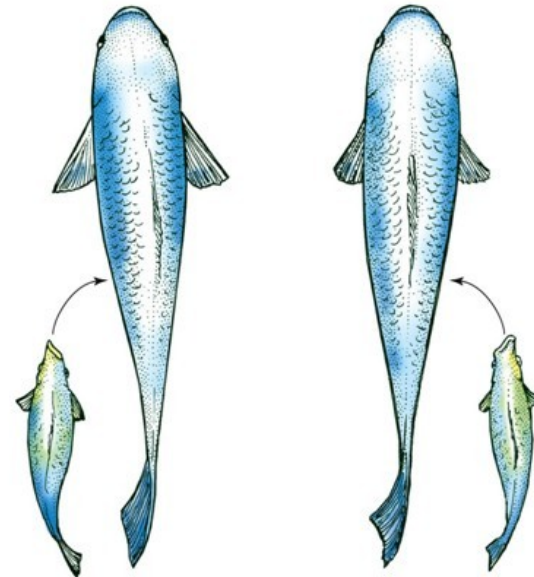
Αρνητική συχνοεξαρτώμενη επιλογή

Perissodus microlepis

Είδος ψαρού, ενδημικό στην
Ταγκανίκα

Διμορφισμός στο στόμα, δεξιά
αριστερά

- Ψάρια με το στόμα δεξιά
τρώνε τα λέπια από
μεγαλύτερα ψάρια από την
αριστερή πλευρά
- Όσο αυξάνεται η συχνότητα
ενός τύπου, τόσο μειώνεται η
επιτυχία του και αυξάνεται η
αρμοστικότητα του άλλου
τύπου



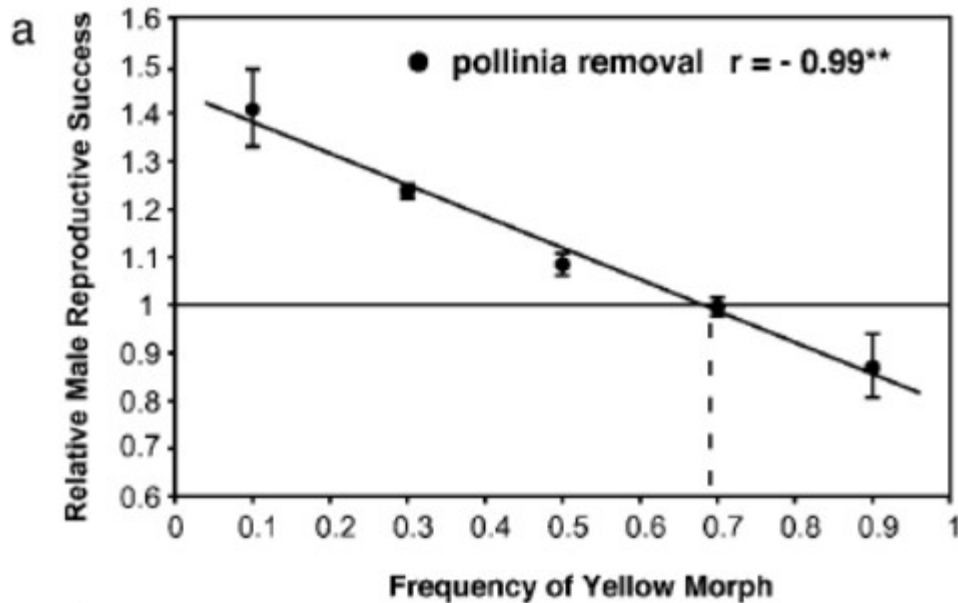
"Right-jawed" *Perissodus* attack
prey from the left rear side

"Left-jawed" *Perissodus* attack
prey from the right rear side

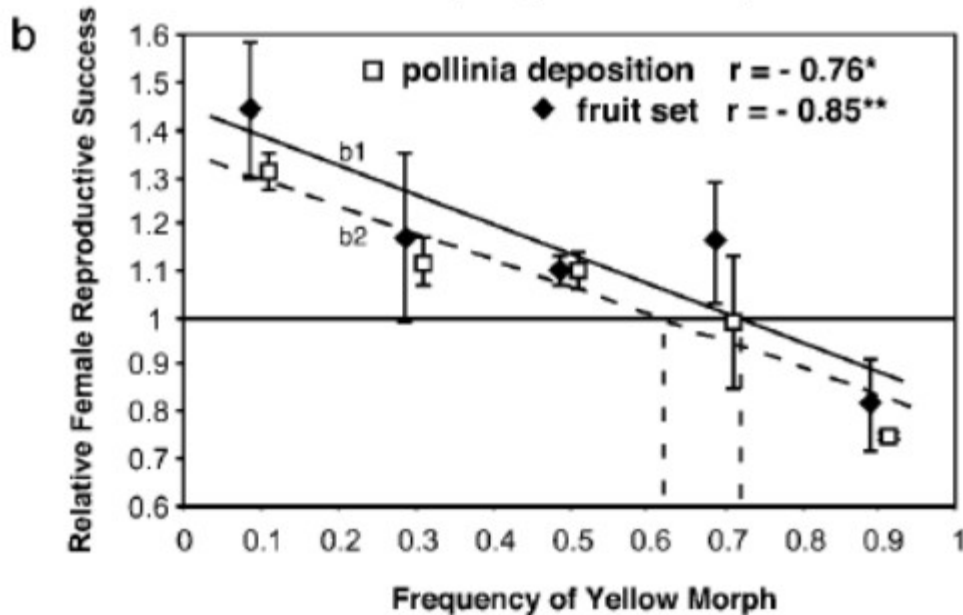
ANIMAL BEHAVIOR 9e, Figure 7.10

© 2009 Sinauer Associates, Inc.

Αρνητική συχνοεξαρτώμενη επιλογή



Dactylorhiza sambucina



Όσο αυξάνεται η συχνότητα του κίτρινου άνθους τόσο μειώνεται η επισκεψιμότητα των ανθών αυτών από τις μέλισσες. Οι μέλισσες δεν αποκομίζουν κέρδος από τα άνθη και αποφεύγουν το συχνό χρώμα.

Θετική συχνοεξαρτώμενη επιλογή

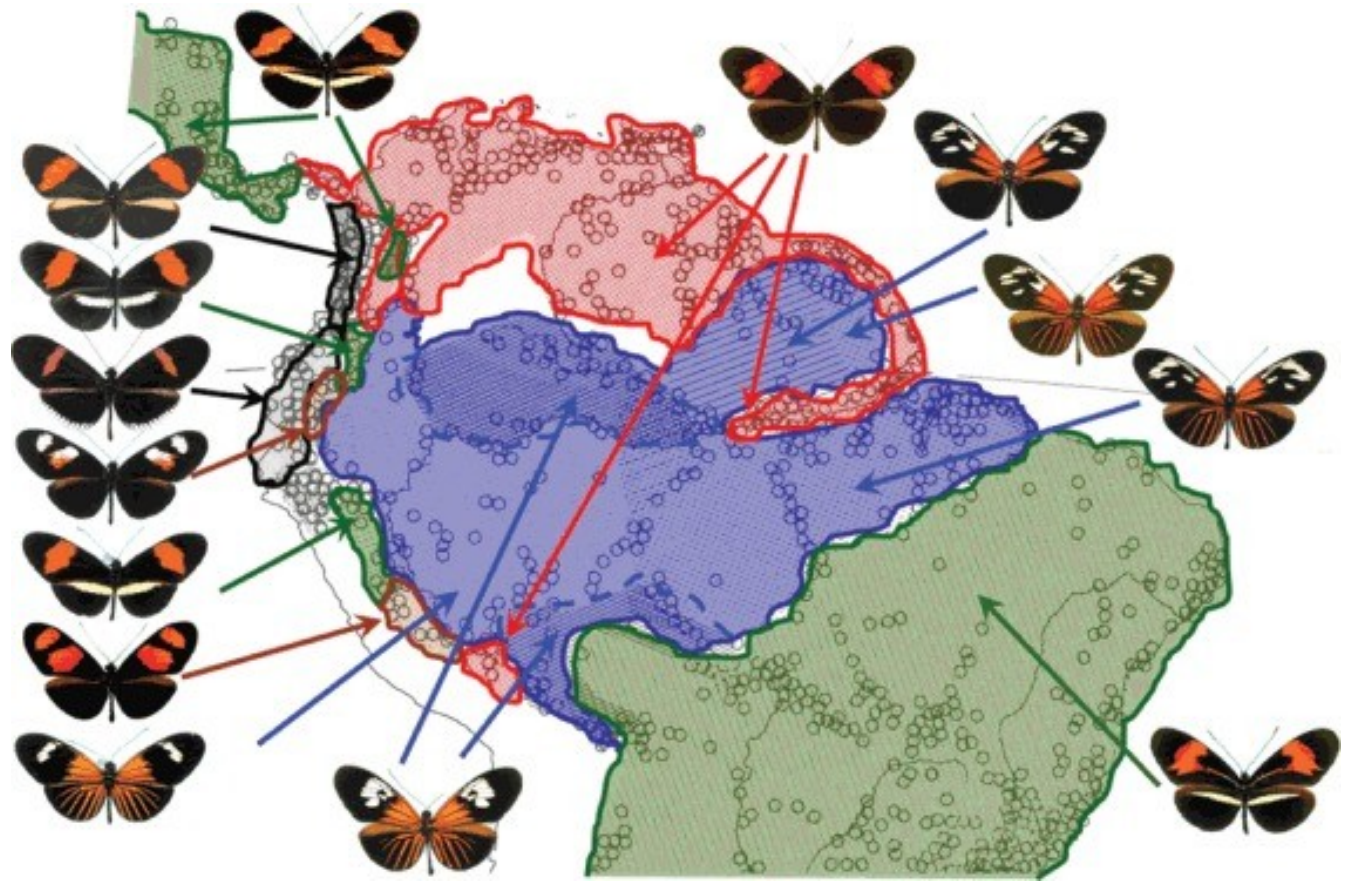
Θετική: όσο αυξάνει η συχνότητα ενός φαινότυπου, τόσο αυξάνει και η αρμοστικότητά του
Π.χ. στα τοξικά κολεόπτερα *Oreina gloriosa*

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



Heliconius erato

Mallet 2010



- Πεταλούδες που έχουν δυσάρεστη γεύση για τα πουλιά
- Τα πουλιά θηρεύουν τους σπάνιους τύπους καθώς γνωρίζουν ότι ο συχνός έχει δυσάρεστη γεύση
- Σε διαφορετικές περιοχές επικρατούν διαφορετικοί τύποι

Συχνοεξαρτώμενη επιλογή

Frequency dependent selection

Αρνητική

☞ Οδηγεί σε πολυμορφισμό τύπων μέσα στον πληθυσμό

Θετική

☞ Οδηγεί σε ομοιομορφία μέσα στους πληθυσμούς και διαφορές μεταξύ των πληθυσμών

Η κατανομή F_{ST} ως μέτρο ουδετερότητας

F_{ST} : μέτρο της διαφοροποίησης ανάμεσα στους πληθυσμούς

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

Σε ουδέτερες συνθήκες καθορίζεται από την τυχαία γενετική παρέκκλιση (drift), που επηρεάζει όλους τους πληθυσμούς με τον ίδιο τρόπο

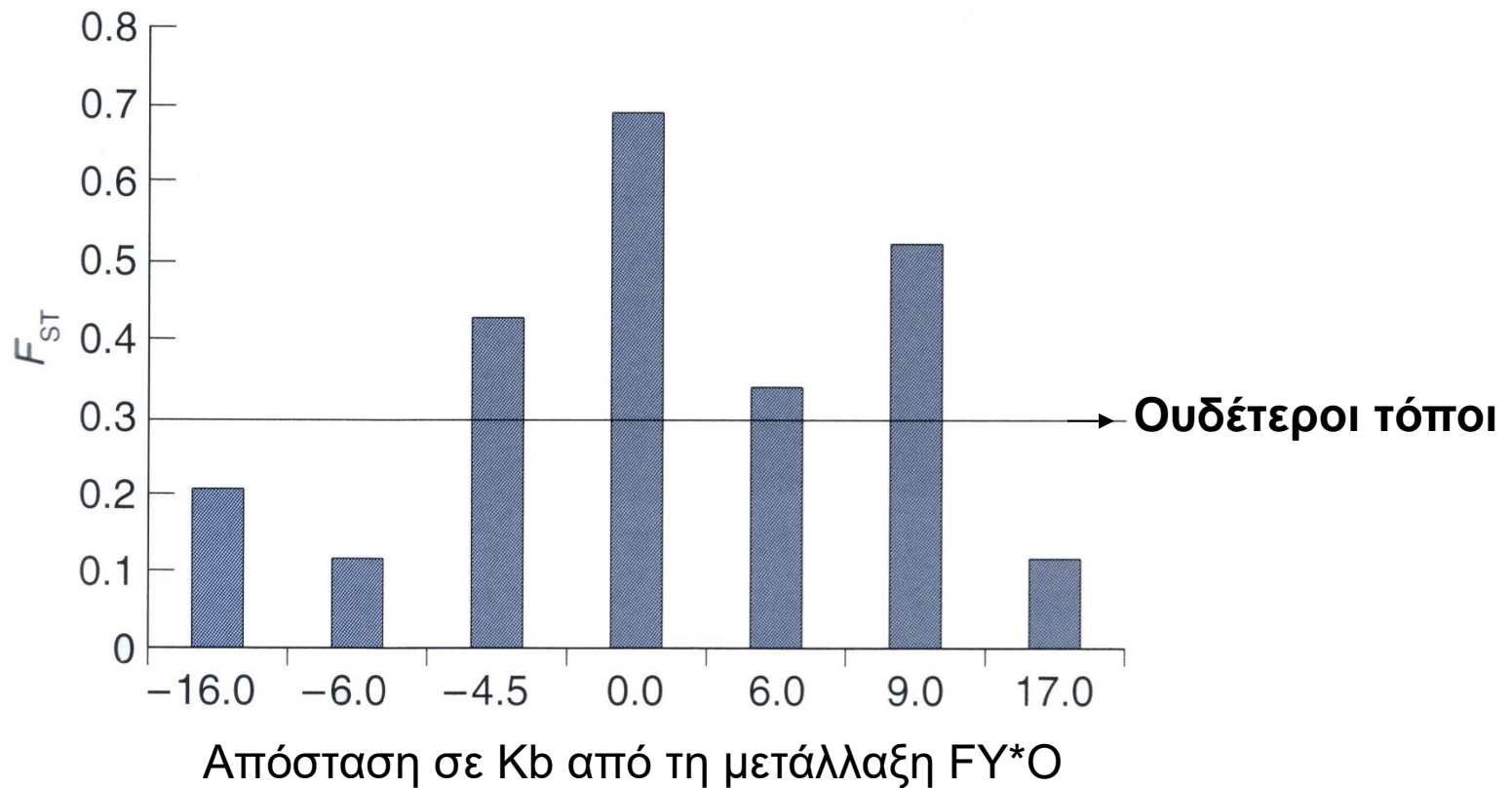
Αποκλίσεις από την κατανομή μπορεί να αποτελούν ενδείξεις της δράσης φυσικής επιλογής

Επιλογή στα αντιγόνα της ομάδας αίματος Duffy

Το αλληλόμορφο FY*O εμφανίζει μία από τις
υψηλότερες γνωστές τιμές F_{ST} ($F_{ST}=0.78$)

☞ μονομορφικό στους αφρικανικούς πληθυσμούς και
σπάνιο έξω από την Αφρική

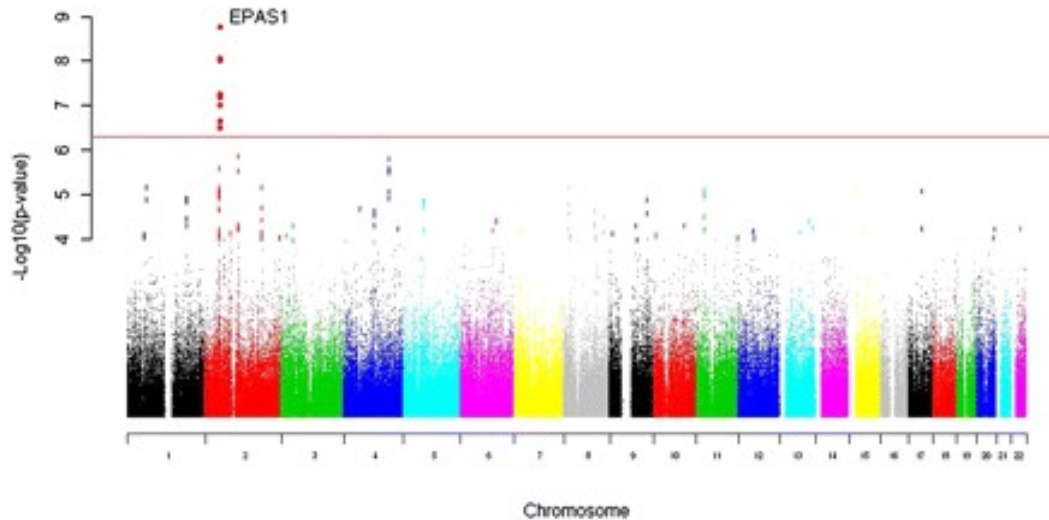
Δράση κατευθύνουσας επιλογής



Τιμές F_{ST} για πολυμορφισμούς γύρω από τη μετάλλαξη FY^*O

Ανιχνεύσεις ολόκληρου του γονιδιώματος, για ενδείξεις δράσης φυσικής επιλογής

Αναζήτηση δεικτών ή απλοτύπων που ξεφεύγουν από το τυχαίο και την κανονική κατανομή (πχ διαφοροποίηση πληθυσμών, απλότυποι μεγάλης έκτασης, εκτεταμένες περιοχές ομοζυγωτίας)



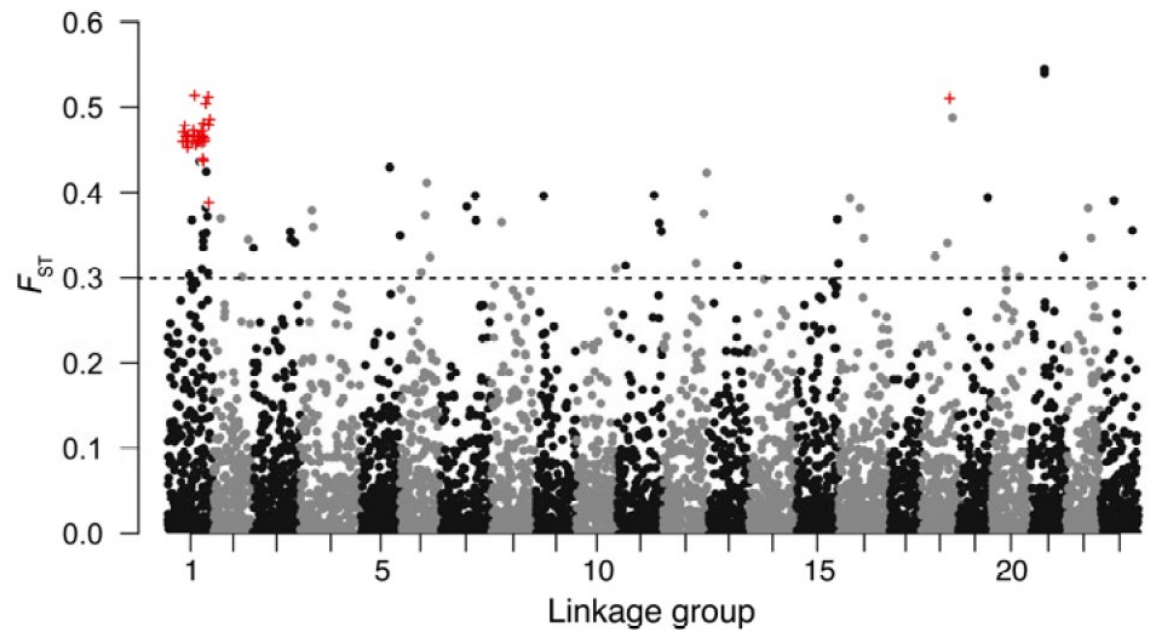
Τοπική προσαρμογή στο βακαλάο του Ατλαντικού

Πολυμορφισμός στο γένωμα
ανάμεσα σε δύο φυλές
βακαλαίου: του
μεταναστευτικού και του
μόνιμου στην ανατολική ακτή
του Καναδά

11.000 SNP

Βρέθηκε διαφοροποίηση σε
ομάδα συνδεδεμένων γονιδίων
(LG1) που συνδέεται με
χρωσωμική αντιστροφή

Τα γονίδια της LG1 συνδέονται
με την προσαρμογή στην
αλατότητα και στη
θερμοκρασία των υδάτων



Sinclair-Waters et al. 2017