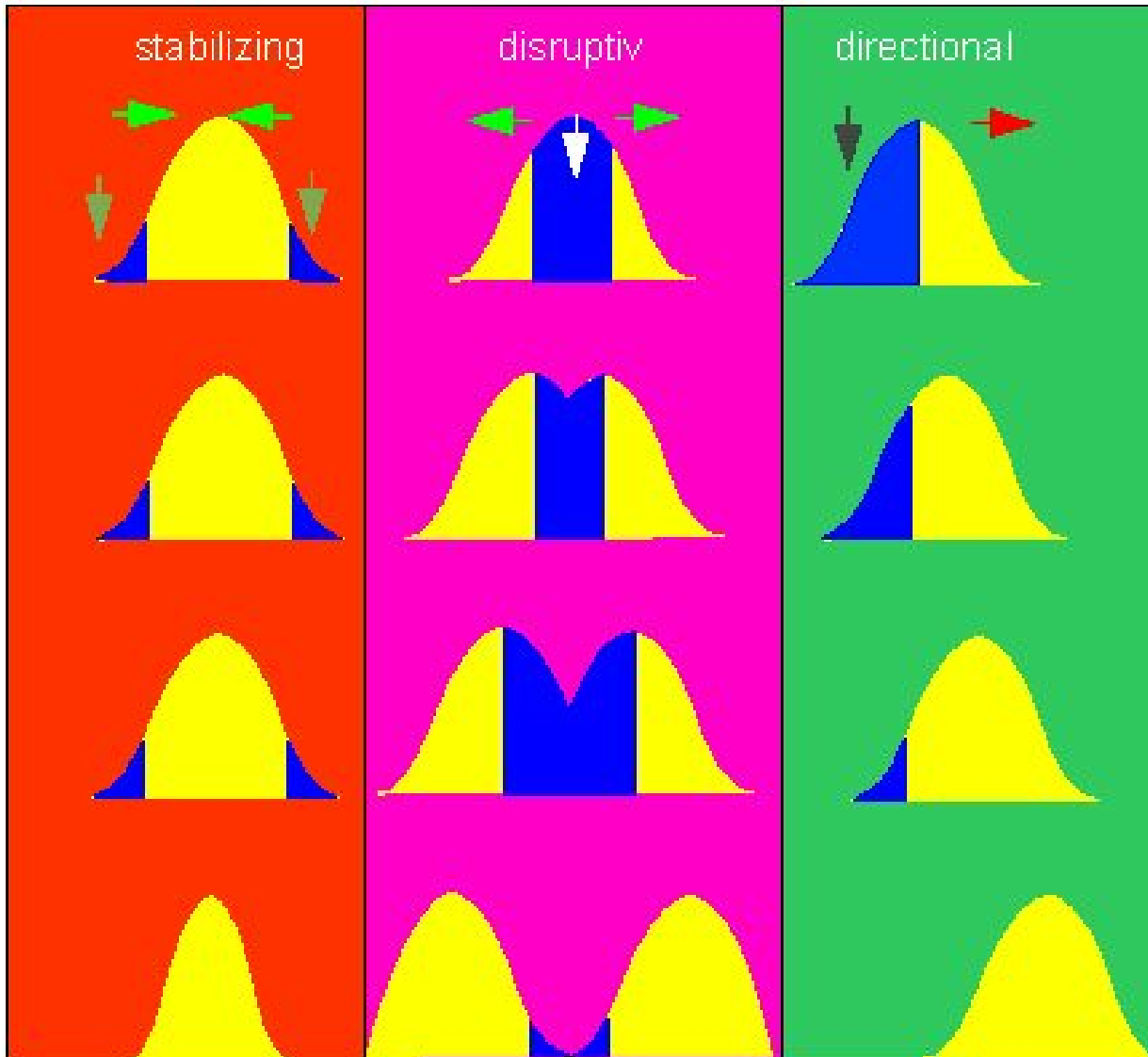


ΦΥΣΙΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ ΚΑΙ ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΣΥΣΤΑΣΗ ΤΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ



ΦΥΣΙΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ

Δεν μπορεί να ερμηνευθεί ανθρωποκεντρικά

Δεν είναι:

- **Η τυφλή και αδυσώπητη έκφραση ενός κόσμου χωρίς «αισθήματα» και προορισμό**
- **Η διαδικασία που ωραιοποιεί τον κόσμο και τον ωθεί προς την πρόοδο**
- **Ένας καθολικός φυσικός νόμος με «ηθική» που διαφοροποιείται από τους άλλους γιατί ενέχει μελλοντολογική διάσταση και επομένως κάποια δεοντολογία**
- **Το εργαλείο στα χέρια μιας υπερφυσικής δύναμης που το χρησιμοποιεί ανάλογα είτε για την προαγωγή της αρμονίας, είτε για τον κολασμό της εκτροπής**

ΦΥΣΙΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ

Είναι:

Το στατιστικό αποτέλεσμα του αναμφισβήτητου γεγονότος ότι επειδή τα άτομα-μέλη ενός πληθυσμού δεν είναι πανομοιότυπα, οι οποιασδήποτε διαφορές τους θα οδηγήσουν τελικά σε **διαφορές επιβίωσης και αναπαραγωγής**

Οι διαφορές δεν οδηγούν τη φυσική επιλογή, αποτελούν τη φυσική επιλογή

Μακροχρόνια οι επιλεκτικές διαφορές έχουν σαν κατάληξη την επικράτηση μιας μορφής, την εξαφάνιση μιας άλλης ή τη συνύπαρξη δύο ή περισσότερων μορφών

Η ΕΠΙΛΟΓΗ ΣΤΟ ΕΠΙΠΕΔΟ ΤΟΥ ΑΤΟΜΟΥ

Στον βιολογικό κόσμο, οι μονάδες στις οποίες μπορεί να δράσει η φυσική επιλογή είναι το γονίδιο, το χρωμόσωμα, το κύτταρο, το άτομο, ο πληθυσμός, το είδος

Από τις μονάδες αυτές το είδος αποτελεί την κύρια μονάδα δράσης της φυσικής επιλογής

ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΑ (FITNESS): Προσδιορίζει τον ρυθμό με τον οποίο ο γενότυπος αυξάνει την παρουσία του στον πληθυσμό σε σχέση με τον ρυθμό ενός άλλου γενότυπου

Στην περίπτωση ενός παρθενογενετικά αναπαραγόμενου είδους, χωρίς επικαλυπτόμενες γενιές, η αρμοστικότητα ενός γενότυπου δίνεται από τον συντελεστή αυξομείωσης του πληθυσμού, που υπολογίζεται ως το γινόμενο της μέσης τιμής γονιμότητας επί την πιθανότητα επιβίωσης μέχρι την ηλικία της αναπαραγωγής

Για οργανισμούς που αναπαράγονται εγγενώς, η εκτίμηση της αρμοστικότητας είναι πολυπλοκότερη

Η ΕΠΙΛΟΓΗ ΣΤΟ ΕΠΙΠΕΔΟ ΤΟΥ ΑΤΟΜΟΥ

Υπάρχει μια μεγάλη ποικιλία διαφορών μεταξύ δύο γενοτύπων που μπορεί να επηρεάσει την αρμοστικότητα τους

- ✓ Επιβίωση μέχρι την αναπαραγωγή (με όποιο πιθανό φαινότυπο μπορεί να επιτευχθεί αυτό)
- ✓ Γονιμότητα θηλυκών (εναπόθεση ωαρίων ή αυγών), ή αρσενικών (αριθμός απογόνων)
- ✓ Επιτυχία του αρσενικού ή του θηλυκού για σύζευξη
- ✓ Κατά πόσο το αρσενικό μπορεί να επιλέξει θηλυκά με υψηλή γονιμότητα

Η ΕΠΙΛΟΓΗ ΣΤΟ ΕΠΙΠΕΔΟ ΤΟΥ ΑΤΟΜΟΥ

ΣΧΕΤΙΚΕΣ ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΕΣ (RELATIVE FITNESS) (w):

Αντικαθιστούν συνήθως τις απόλυτες τιμές της αρμοστικότητας (συνήθως δίνεται αυθαίρετα η τιμή 1 στον γενότυπο με την υψηλότερη αρμοστικότητα, διαιρώντας όλες τις τιμές με τη μεγαλύτερη)

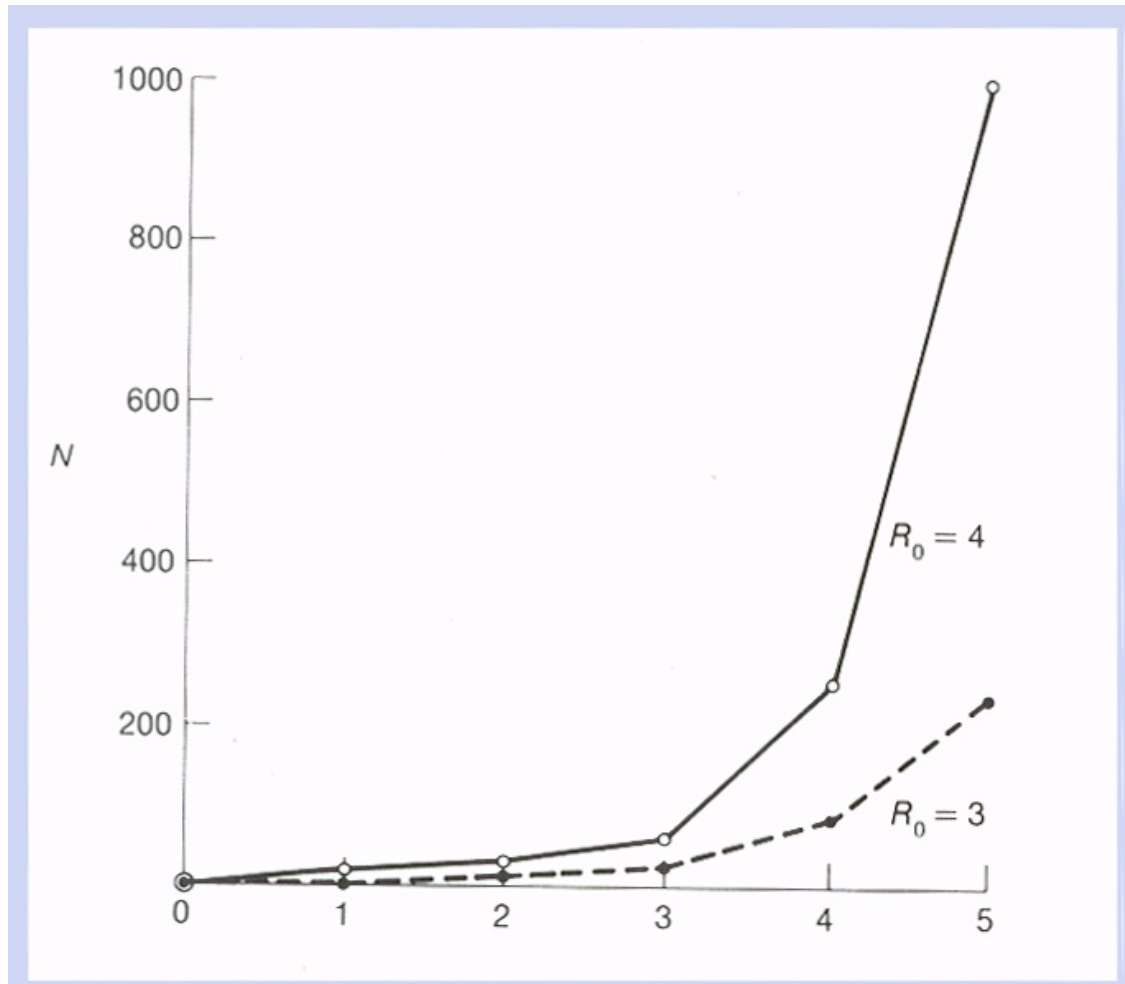
ΣΥΝΤΕΛΕΣΤΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ (SELECTION COEFFICIENT) (s): Δίνεται από τη σχέση $s = 1 - w$

Για ρυθμούς αυξομείωσης (R) του πληθυσμού $R_A=200$ και $R_B=150$, τότε $w_A=200/200=1$, $w_B=150/200=0,75$, $s_A=0$, $s_B=0,25$

Η αρμοστικότητα του πληθυσμού είναι το άθροισμα των γινομένων της αρμοστικότητας κάθε γενότυπου επί την συχνότητά του. Εάν $A=p$, $A'=q$ και w_{11} , w_{12} , w_{22} , οι αρμοστικότητες των τριών γενοτύπων, τότε $w=p^2w_{11}+2pqw_{12}+q^2w_{22}$

Ενώ οι αρμοστικότητες των γενοτύπων είναι σταθερές, η αρμοστικότητα του πληθυσμού είναι εξ ορισμού συνάρτηση των συχνοτήτων των αλληλομόρφων και μπορεί να μεταβάλλεται από γενιά σε γενιά

Η ΕΠΙΛΟΓΗ ΣΤΟ ΕΠΙΠΕΔΟ ΤΟΥ ΑΤΟΜΟΥ

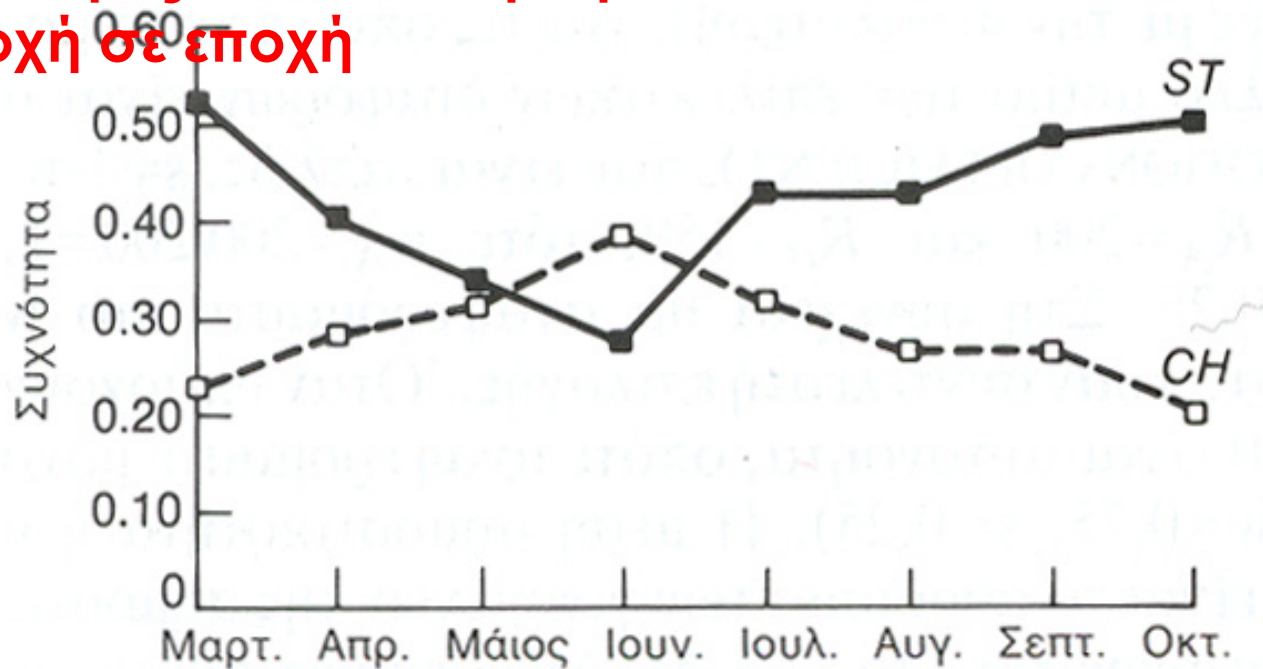


Η αύξηση του αριθμού δύο αγενώς αναπαραγόμενων γενοτύπων με διακριτές γενιές. Πολύ γρήγορα το ποσοστό στον πληθυσμό του γενότυπου με την μεγαλύτερη γονιμότητα ($R_0=4$ γίνεται πολύ μεγαλύτερο του λιγότερου γόνιμου ($R_0=3$). Η διαφορά γονιμότητας δύο γενότυπων αποτελεί περίπτωση φυσικής επιλογής

ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ ΚΑΙ ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΑ

Στις περισσότερες περιπτώσεις η αρμοστικότητα καθορίζεται από το περιβάλλον (Π.χ. Ελονοσία και δρεπανοκυτταρική αναιμία)

Στη *Drosophila pseudoobscura*, το δεύτερο χρωμόσωμα παρουσιάζει διάφορες αναστροφές, όπως η Standard (ST) και η Chiricahua (CH). Οι γενότυποι ST/ST, ST/CH, CH/CH στους 16°C συμπεριφέρονται ουδέτερα. Όμως στους 25°C οι σχετικές αρμοστικότητες είναι ST/CH=1, ST/ST=0,89, CH/CH=0,41. Σαν αποτέλεσμα οι συχνότητες των αναστροφών ποικίλουν από τόπο σε τόπο και από εποχή σε εποχή



ΕΠΙΠΕΔΑ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

- **ΓΟΝΙΔΙΑΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ (GENE SELECTION):** Επιλογή στο επίπεδο του γονιδίου. Π.χ. η **ΔΙΑΧΩΡΙΣΤΙΚΗ ΔΙΑΣΤΡΕΒΛΩΣΗ (SEGREGATION DISTORSION)** ή **ΜΕΙΩΤΙΚΗ ΚΑΘΟΔΗΓΗΣΗ (MEIOTIC DRIVE)**
- **ΕΠΙΛΟΓΗ ΟΜΑΔΑΣ (GROUP SELECTION):** Επιλογή στο επίπεδο του πληθυσμού. Π.χ. Γονίδια που βελτιώνουν τους ρυθμούς επιβίωσης και αναπαραγωγής των ατόμων, αλλά σ' ένα αντίξοο περιβάλλον
- **ΕΠΙΛΟΓΗ ΕΙΔΟΥΣ (SPECIES SELECTION):** Αν για κάποιο λόγο ο ρυθμός ειδογένεσης και εξαφάνισης ολοκλήρων ειδών ποικίλλει μέσα σε μεγάλες ταξινομικές ομάδες, π.χ. οικογένειες

Ωστόσο, παραμένει αμφίβολο αν η δράση της επιλογής σε υπό-ατομικό ή υπέρ-ατομικό επίπεδο (αν και είναι θεωρητικά δυνατή και υπάρχουν παραδείγματα) έπαιξε σημαντικό ρόλο στην ιστορία της ζωής

ΤΥΠΟΙ ΦΥΣΙΚΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

Η ΦΥΣΙΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ ΔΡΑ ΟΠΟΥ ΥΠΑΡΧΟΥΝ ΦΑΙΝΟΤΥΠΙΚΕΣ ΔΙΑΦΟΡΕΣ ΓΙΑ ΝΑ ΕΧΕΙ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑ Η ΕΠΙΛΟΓΗ, Η ΦΑΙΝΟΤΥΠΙΚΗ ΔΙΑΦΟΡΑ ΠΡΕΠΕΙ ΝΑ ΕΧΕΙ ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΒΑΣΗ

ΑΝΑΛΟΓΑ ΜΕ ΤΗ ΣΧΕΣΗ ΜΕΤΑΞΥ ΦΑΙΝΟΤΥΠΙΚΗΣ ΤΙΜΗΣ ΚΑΙ ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΑΣ ΔΙΑΚΡΙΝΟΥΜΕ ΤΡΕΙΣ ΠΕΡΙΠΤΩΣΕΙΣ

ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑ (DIRECTIONAL): Όταν ο ακραίος φαινότυπος έχει τη μεγαλύτερη αρμοστικότητα

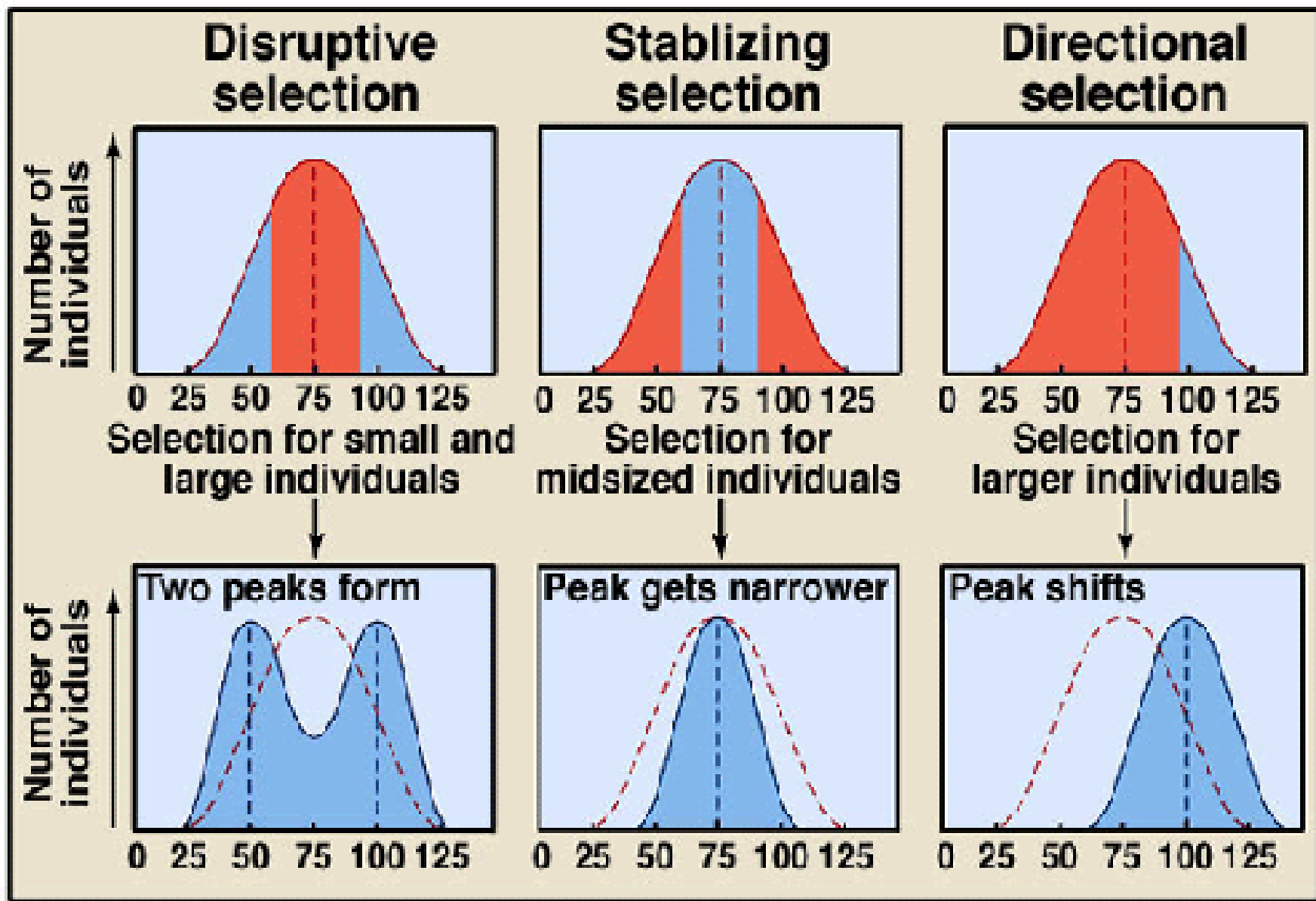
ΣΤΑΘΕΡΟΠΟΙΟΥΣΑ (STABILIZING or PURIFYING): Όταν οι μέσες φαινοτυπικές τιμές έχουν μεγαλύτερη αρμοστικότητα από τις ακραίες

ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΟΥΣΑ Ή ΔΙΑΣΠΑΣΤΙΚΗ (DIVERSIFYING Ή DISRUPTIVE): Αν και οι δύο ακραίες φαινοτυπικές τιμές ευνοούνται εις βάρος των ενδιάμεσων

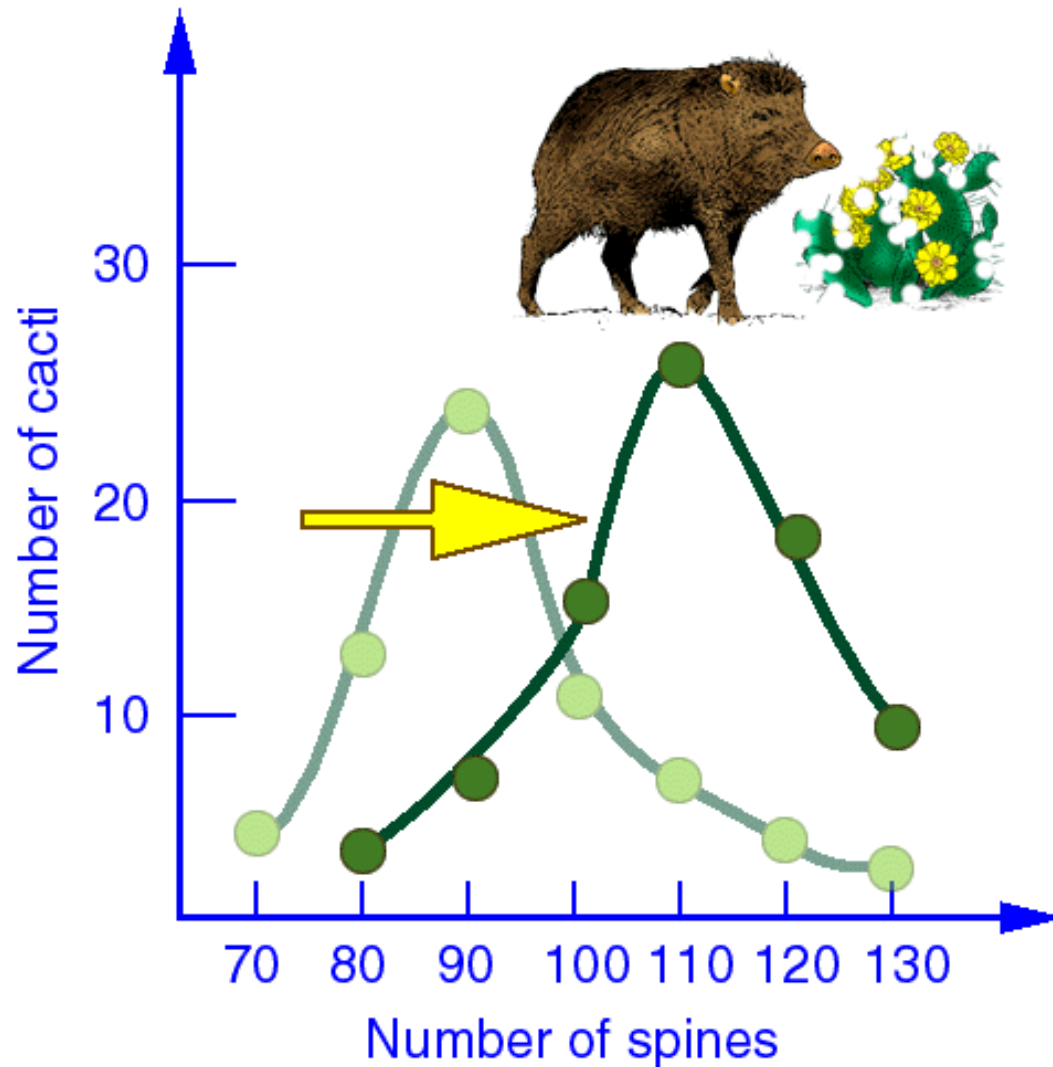
ΤΕΛΟΣ ΥΠΑΡΧΕΙ Η

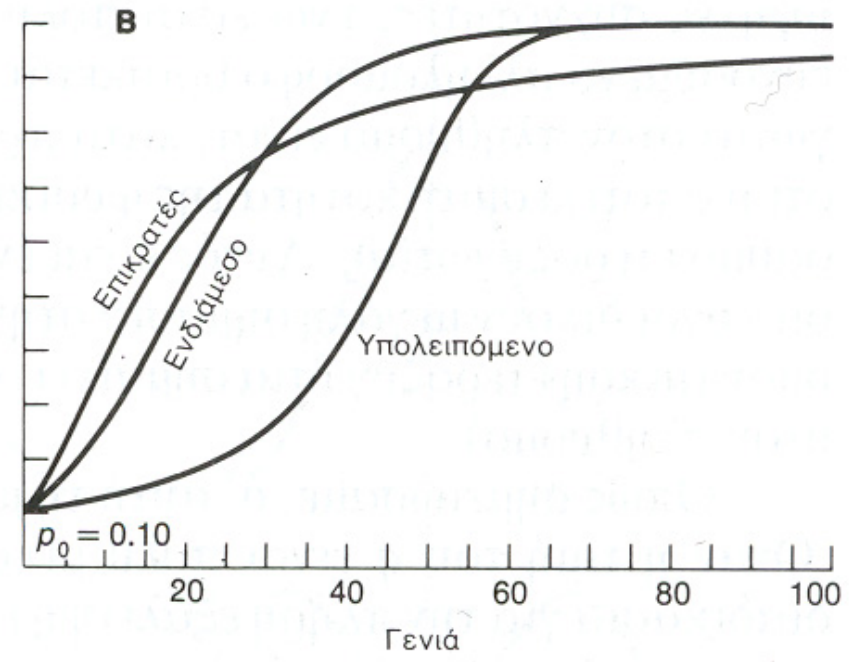
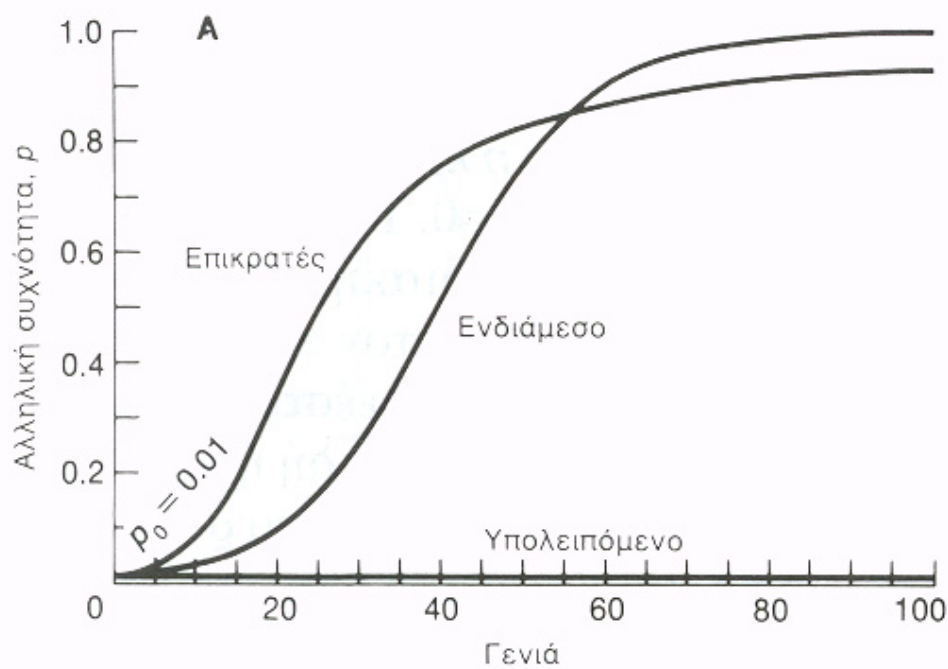
ΣΥΧΝΟ-ΕΞΑΡΤΩΜΕΝΗ (FREQUENCY DEPENDENT): Όταν η αρμοστικότητα ενός φαινότυπου εξαρτάται από τη συχνότητά του στον πληθυσμό

Types of Natural Selection



ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑ ΕΠΙΛΟΓΗ ΜΕ ΣΤΑΘΕΡΗ ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΑ





Αύξηση της συχνότητας ενός πλεονεκτικού αλληλομόρφου που ξεκινά με αρχική συχνότητα (A) $p_0=0,01$, όπως περίπου στην περίπτωση μιας μετάλλαξης, και (B) $p_0=0,10$, όταν ήδη έχουμε μια κατάσταση πολυμορφισμού. Φαίνεται η αλλαγή της συχνότητας (p) για τις περιπτώσεις όπου το αλληλόμορφο A είναι υπερέχον ως προς την αρμοστικότητα, ενδιάμεσο ή υποτελές ως προς το A'. Οι αρμοστικότητες των τριών γενοτύπων AA, AA', A'A' είναι 1, 1, 0,8 (A υπερέχον), 1, 0,9, 0,8 (ενδιάμεσο), 1, 0,8, 0,8 (υποτελές). Μια υποτελής μετάλλαξη παραμένει σε χαμηλή συχνότητα για μεγάλο αριθμό γενιών, γιατί η συχνότητα της ομοζυγωτίας είναι πολύ χαμηλή. Στην ενδιάμεση κατάσταση το υπερέχον αλληλόμορφο A καθλώνεται ($p=1$) στον πληθυσμό ταχύτερα απ' ό,τι στην υπερέχουσα, όπου τα λίγα A' «ξεφεύγουν» από την εις βάρος τους επιλογή. Έτσι, η ολική απομάκρυνση του A' είναι μια πολύ αργή διαδικασία

ΠΛΗΡΗΣ ΥΠΕΡΟΧΗ ΜΕ ΕΠΙΛΟΓΗ ΥΠΕΡ ΤΟΥ ΓΕΝΟΤΥΠΟΥ A-

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
AA	p^2_0	1
Aa	$2p_0q_0$	1
aa	q^2_0	$1-s$ ($0 < s < 1$)

Ο προσδιορισμός της επίδρασης της φυσικής επιλογής στις γονιδιακές συχνότητες προϋποθέτει τον υπολογισμό των γονιδιακών συχνοτήτων στους γαμέτες που παράγονται από τα ζώα που επιβιώνουν. Η συχνότητα των ζώων AA είναι υψηλότερη στον πληθυσμό που επιβιώνει και αναπαράγεται, εφόσον ορισμένα άτομα aa χάνονται. Επομένως, το ποσοστό των ζώων του αρχικού πληθυσμού που παράγουν γαμέτες είναι ίσο με το άθροισμα των γινομένων των γενοτυπικών συχνοτήτων και των τιμών των προσαρμοστικών ικανοτήτων.

$$\text{Ποσοστό ζώων που παράγουν γαμέτες} = (1)p^2_0 + (1)2p_0q_0 + (1-s)q^2_0 = p^2_0 + 2p_0q_0 + q^2_0 - sq^2_0 = 1 - sq^2_0$$

$$f(\text{AA, στον πληθυσμό που επιβιώνει}) = p^2_0 / 1 - sq^2_0$$

$$f(\text{Aa, στον πληθυσμό που επιβιώνει}) = 2p_0q_0 / 1 - sq^2_0$$

$$f(\text{aa, στον πληθυσμό που επιβιώνει}) = q^2_0 / 1 - sq^2_0$$

Η συχνότητα p_1 του γονιδίου A, στα ζώα που επιβιώνουν:

$$p_1 = f(\text{AA, στον πληθυσμό που επιβιώνει}) + (1/2) f(\text{Aa, στον πληθυσμό που επιβιώνει}) = (p^2_0 / 1 - sq^2_0) + (p_0q_0 / 1 - sq^2_0) = p_0 / 1 - sq^2_0 \text{ και } q_1 = 1 - p_1. \text{ Επιπλέον } p_1 > p_0$$

Εάν τα ζώα που επιβιώνουν συζευχθούν παμμικτικά τότε

$$f(AA, \text{ στους απογόνους }) = p^2_1,$$

$$f(Aa, \text{ στους απογόνους }) = 2p_1q_1 \text{ και}$$

$$f(aa, \text{ στους απογόνους }) = q^2_1$$

Η διαδικασία θα συνεχιστεί μέχρι την ενδεχόμενη **καθήλωση (fixation)** ενός αλληλομόρφου (στην συγκεκριμένη περίπτωση το A)

Ως **καθήλωση** ορίζεται η κατάσταση, κατά την οποία η συχνότητα ενός αλληλομόρφου γίνεται ίση με τη μονάδα

ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑ 15

Έστω ένα είδος τρωκτικών, από τα οποία σε κάθε γενιά το 10% φονεύεται από αρπακτικά πτηνά, ανεξαρτήτως γενότυπου, με $p = 0,6$ και $q = 0,4$.

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Αναλογία απωλεσθέντων	Αναλογία διατηρούμενων
AA	0,36	0,036	0,324
Aa	0,48	0,048	0,432
aa	0,16	0,016	0,144
Σύνολο	1,00	0,1	0,9

$f(A)$ μετά την αρπαγή εις βάρος μιας γενιάς θα είναι:

$$p = [0,324 + (1/2)(0,432)] / 0,9 = 0,6 \text{ και } f(AA) = 0,324 / 0,9 = 0,36$$

Οι συχνότητες των αλληλομόρφων διατηρούνται σε κατάσταση ισοζυγίου, εφόσον όλοι οι γενότυποι έχουν την ίδια προσαρμοστική ικανότητα

ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑ 16

Ας θεωρήσουμε ότι στο προηγούμενο παράδειγμα ο γενότυπος *aa* παράγει χρώμα τριχώματος διαφορετικό από το κανονικό (*AA* ή *Aa*) που τον κάνει να ανιχνεύεται από τα αρπακτικά ευκολότερα. Εκτιμήθηκε ότι η σχετική προσαρμοστικότητα του *aa* είναι $s = 0,5$

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
<i>AA</i>	$p^2_0 = 0,36$	1
<i>Aa</i>	$2p_0q_0 = 0,48$	1
<i>aa</i>	$q^2_0 = 0,16$	$1-s = 0,5$

$f(A, \text{στα ζώα που επιβιώνουν}) =$

$$p_1 = p_0 / 1-sq^2_0 = 0,6 / [1-(0,5)(0,16)] = 0,652 \text{ και } q_1 = 1-p_1 = 0,348$$

Η παμμίξια μεταξύ των ατόμων που επιβιώνουν έχει ως αποτέλεσμα:

Γενότυπος των απογόνων	Συχνότητες στην πρώτη γενιά
<i>AA</i>	$p^2_0 = 0,425$
<i>Aa</i>	$2p_0q_0 = 0,454$
<i>aa</i>	$q^2_0 = 0,121$

Να σημειωθεί η μείωση της συχνότητας των υποτελών ομοζυγωτών *aa* στους απογόνους

ΠΛΗΡΗΣ ΚΥΡΙΑΡΧΙΑ, ΕΠΙΛΟΓΗ ΥΠΕΡ ΤΟΥ ΓΕΝΟΤΥΠΟΥ αα

Σε αντίθεση με τις προηγούμενες περιπτώσεις, εδώ ασκείται μια επιλογή υπέρ του γενότυπου αα με αποτέλεσμα την καθήλωση του αλληλόμορφου Α.

Για πλήρη κυριαρχία η σχετική προσαρμοστική ικανότητα του γενότυπου ΑΑ είναι ίση με αυτή του γενότυπου Αα, αλλά μικρότερη του γενότυπου αα. Επομένως:

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
ΑΑ	p^2_0	1-s
Αα	$2p_0q_0$	1-s
αα	q^2_0	1

Η συχνότητα του Α στα άτομα που επιβιώνουν είναι:

$$p_1 = [p_0(1-s)] / [1-s(1-q^2_0)]$$

Εφόσον $[1-s(1-q^2_0)] > (1-s)$, τότε θα είναι $p_1 < p_0$ και η συχνότητα του Α μειώνεται ενώ του α αυξάνεται και το αλληλόμορφο καθηλώνεται

ΑΤΕΛΗΣ ΚΥΡΙΑΡΧΙΑ

Στην ατελή κυριαρχία η τιμή της σχετικής προσαρμοστικής ικανότητας των ετεροζυγωτών είναι μεγαλύτερη από το μέσο όρο της τιμής των ομοζυγωτών, αλλά μικρότερη από την τιμή του ευνοούμενου ομοζυγωτικού γενότυπου. Αν ο ευνοούμενος ομοζυγωτικός γενότυπος είναι ο AA, τότε:

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
AA	p^2_0	1
Aa	$2p_0q_0$	$1-s_1$
aa	q^2_0	$1-s_2$

όπου $0 < s_1 < (1/2)s_2$ Για παράδειγμα εάν $s_2 = 0,5$ τότε $0 < s_1 < 0,25$

Όταν $s_1 = 0$, τότε υπάρχει πλήρης κυριαρχία και όταν $s_1 = (1/2)s_2$ τότε δεν υπάρχει κυριαρχία

Στην περίπτωση της ατελούς κυριαρχίας $p_1 = [p_0(1-s_1q_0)] / [1 - s_1p_0q_0 - s_2q^2_0]$

Και στην περίπτωση αυτή υπάρχει δυνατότητα καθήλωσης του A

ΕΛΛΕΙΨΗ ΥΠΕΡΟΧΗΣ

Στην περίπτωση αυτή η προσαρμοστική ικανότητα των ετεροζυγωτών είναι ακριβώς ενδιάμεση ως προς την προσαρμοστική ικανότητα των ομοζυγωτών

Δηλαδή, εάν $\text{Π.Ι.}(AA) = 1$ και $\text{Π.Ι.}(aa) = 1-s$ τότε $\text{Π.Ι.}(Aa) = 1/2(1+1-s) = (1-0,5s)$

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
AA	p^2_0	1
Aa	$2p_0q_0$	$1-0,5s$
aa	q^2_0	$1-s$

Η συχνότητα του A στα άτομα που επιβιώνουν είναι: $p_1 = [p_0(1-0,5sq_0)] / 1-sq_0$

Επειδή $(1-0,5sq_0) > (1-sq_1)$, θα είναι $p_1 > p_0$ με αποτέλεσμα να είναι δυνατή η καθήλωση του A αλληλόμορφου

Μετά από παμμίξια θα έχουμε:

$f(AA, \text{ στους απογόνους }) = p^2_1,$

$f(Aa, \text{ στους απογόνους }) = 2p_1q_1$ και

$f(aa, \text{ στους απογόνους }) = q^2_1$

ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑ 18

Στον ποντικό οι τρεις γενότυποι AA, Aa, aa παράγουν τρεις διαφορετικούς χρωματισμούς τριχώματος και ότι ο AA είναι ο κανονικός τύπος. Αν $p_0 = 0,6$, $q_0 = 0,4$ και $s = 0,5$ κατά την έλλειψη κυριαρχίας θα έχουμε:

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
AA	$p^2_0 = 0,36$	1
Aa	$2p_0q_0 = 0,48$	$(1-0,5s)=0,75$
aa	$q^2_0 = 0,16$	$1-s = 0,5$

Οι αντίστοιχες γονιδιακές συχνότητες θα είναι:

$$p_1 = [p_0(1-0,5sq_0)] / 1-sq_0 = 0,675 \quad q_1 = 1 - p_1 = 0,325$$

ΠΛΗΡΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗ ΕΝΑΝΤΙΟΝ ΤΟΥ ΓΕΝΟΤΥΠΟΥ αα

Εάν $s = 1$ λόγω θανάτου των γενότυπων αα πριν την αναπαραγωγή, ή στείροτητάς τους, τότε η μοναδική πηγή αλληλομόρφων α είναι ο ετεροζυγωτικός γενότυπος Αα.

$$f(A, \text{μεταξύ των ατόμων που επιβιώνουν}) = p_1 = p_0 / 1 - sq^2_0 = p_0 / 1 - q^2_0$$

Επειδή $1 - q^2_0 = (1 - q_0)(1 + q_0)$ και $p_0 = 1 - q_0$ η προηγούμενη

σχέση γίνεται $p_1 = 1 / (1 + q_0)$ και επειδή $q_1 = 1 - p_1$ συνεπάγεται

$$q_1 = 1 - 1 / (1 + q_0) = q_0 / (1 + q_0)$$

Σε κάθε μία από τις επόμενες γενιές η συχνότητα $f(a)$ θα συνεχίσει να μειώνεται εφόσον οι απόγονοι αα είτε πεθαίνουν, είτε δεν αναπαράγονται

Η συχνότητα p στην t γενιά υπολογίζεται από τον τύπο:

$$p_t = [1 + (t-1)q_0] / [1 + tq_0] \quad (\text{και επειδή } p_t = 1 - q_t) \quad q_t = q_0 / (1 + tq_0)$$

Ο τελευταίος τύπος μετασχηματίζεται σε: $t = (1/q_t) - (1/q_0)$

ώστε να υπολογίζεται ο αριθμός των γενιών t που απαιτούνται για να μειωθεί η συχνότητα q_0 σε q_t (όπου $q > 0$)

ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑ 17

Η αχονδροπλασία είναι μια γενετική ανωμαλία των βοοειδών, που παρουσιάζεται στα ομοζυγωτικά αα ζώα και είναι θανατηφόρος. Ας θεωρήσουμε ότι $f(A)=p_0=0,8$ και $f(a)=q_0=0,2$

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
AA	$p^2_0 = 0,64$	1
Aa	$2p_0q_0 = 0,32$	1
αα	$q^2_0 = 0,04$	$1-s = 0$

Η συχνότητα του A στα άτομα που επιβιώνουν θα είναι: $p_1 = 1 / (1 + q_0) = 1/1,2 = 0,833$ και $q_1 = 1 - 0,833 = 0,167$

Η παμμισία μεταξύ των ατόμων που επιβιώνουν έχει ως αποτέλεσμα:

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
AA	$p^2_1 = 0,694$	1
Aa	$2p_1q_1 = 0,278$	1
αα	$q^2_1 = 0,028$	0

και $p_2 = 1 / (1 + q_1) = 1/1,167 = 0,857$

Να σημειωθεί ότι

$p_1 - p_0 = 0,833 - 0,800 = 0,033$ και $p_2 - p_1 = 0,857 - 0,833 = 0,024$

Η αλλαγή των γονιδιακών συχνοτήτων μικραίνει από γενιά σε γενιά επειδή ελαττώνονται συνεχώς οι γενότυποι αα ενάντια στους οποίους ασκείται η επιλογή

ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑ 17 (B)

Στη δέκατη γενιά $t=10$ η συχνότητα $f(A)$ θα είναι:

$$p_t = [1+(t-1)q_0] / [1+ tq_0] = [1+(9)(0,2)] / [1+(10)(0,2)] = 0,933$$

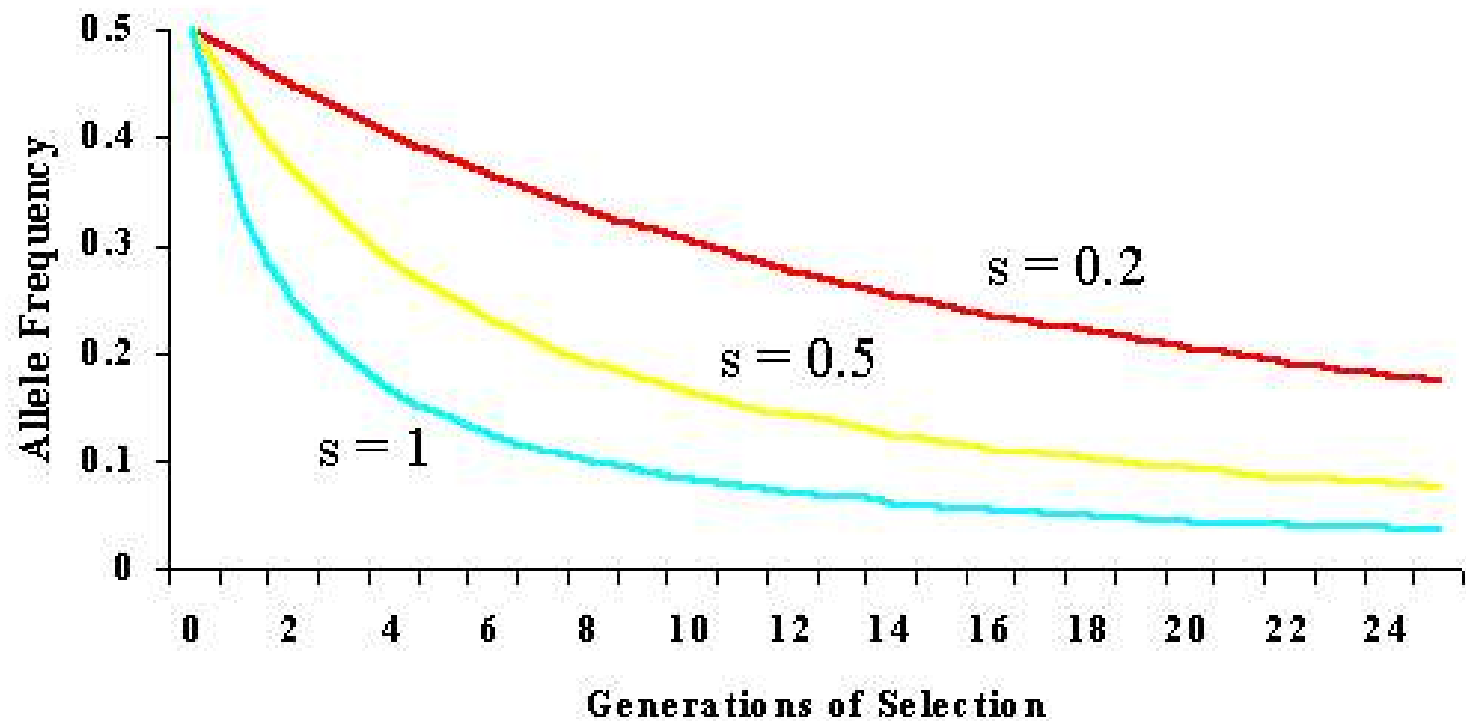
και ο αριθμός των γενιών (t) που απαιτούνται για να μειωθεί η συχνότητα στην τιμή 0,05, 0,01 και 0,001 είναι:

$$t = (1/q_t) - (1/q_0) = (1/0,05) - (1/0,2) = 15$$

$$t = (1/q_t) - (1/q_0) = (1/0,01) - (1/0,2) = 95$$

$$t = (1/q_t) - (1/q_0) = (1/0,001) - (1/0,2) = 995$$

Selection against a recessive



ΚΛΑΣΙΚΟ ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑ ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ: *Biston betularia*

Η ΣΥΧΝΟΤΗΤΑ ΤΗΣ ΣΚΟΥΡΑΣ ΜΟΡΦΗΣ
ΑΠΟ 1% ΣΕ ΟΡΙΣΜΕΝΕΣ
ΒΙΟΜΗΧΑΝΙΚΕΣ ΠΕΡΙΟΧΕΣ ΕΦΤΑΣΕ ΤΟ
90%



Η ΑΝΘΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΖΙΖΑΝΙΟΥ *Amaranthus hybridus* ΣΤΟ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΟ ΤΡΙΑΖΙΝΗ

Το ζιζανιοκτόνο εμποδίζει τη φωτοσύνθεση ακινητοποιώντας ένα πολυπεπτίδιο 317 αμινοξέων που βρίσκεται στις μεμβράνες των χλωροπλαστών. Το ανθεκτικό (μεταλλαγμένο) γονίδιο διαφέρει ως προς την αντικατάσταση μιας σερίνης από μια γλυκίνη



Η ΕΡΜΗΝΕΙΑ ΤΗΣ ΓΕΝΕΤΙΚΗΣ ΠΟΙΚΙΛΟΤΗΤΑΣ

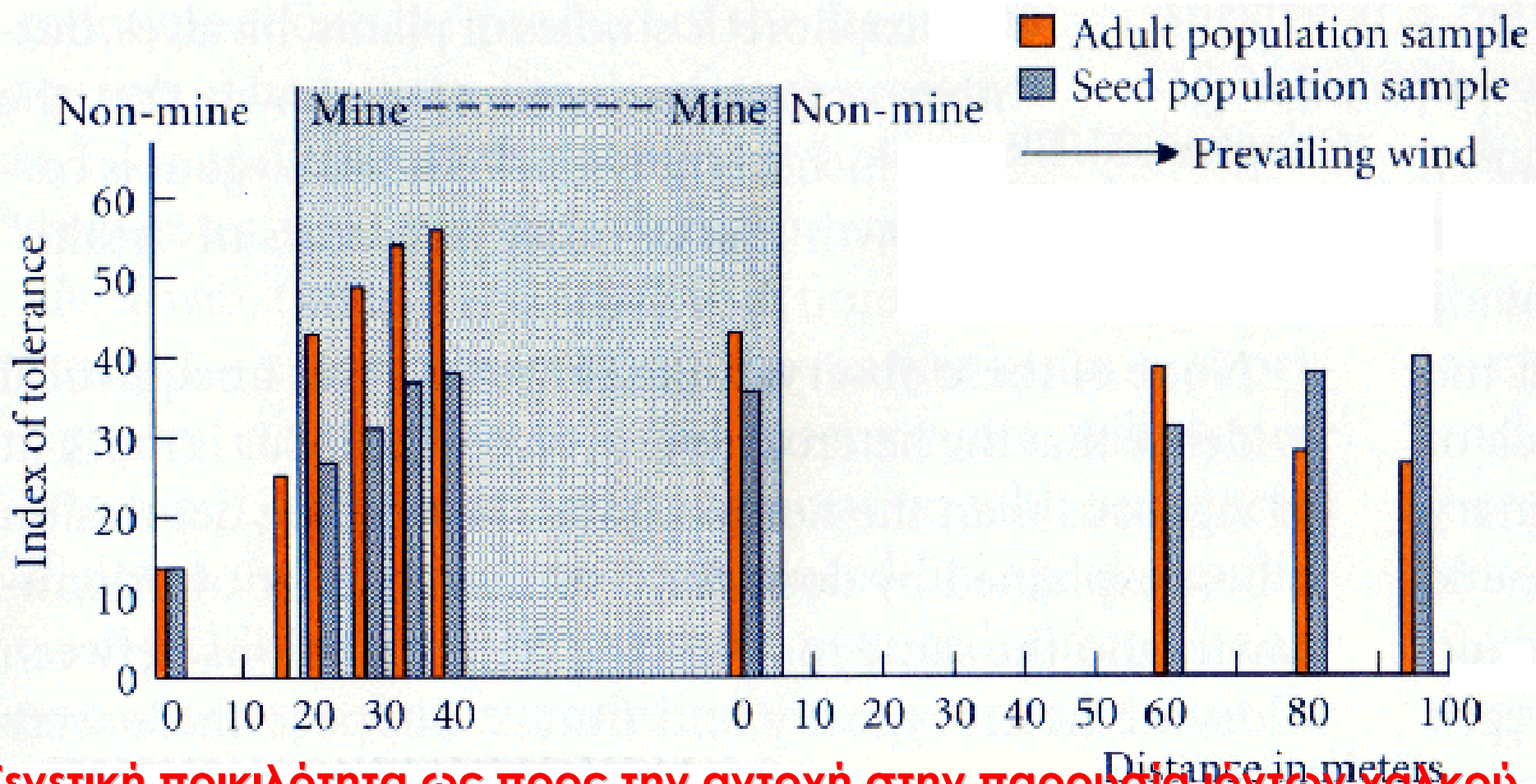
Αν η κατευθύνουσα επιλογή είναι ο κανόνας στη φύση και ένας ομόζυγος γενότυπος έχει πάντα μεγαλύτερη αρμοστικότητα, το τελικό αποτέλεσμα θα είναι ο γενετικός μονομορφισμός

Πως λοιπόν οι πληθυσμοί εμπεριέχουν τόσα μεγάλα ποσά γενετικής ποικιλομορφίας; Υπάρχουν πέντε εξηγήσεις

Η ΕΡΜΗΝΕΙΑ ΤΗΣ ΓΕΝΕΤΙΚΗΣ ΠΟΙΚΙΛΟΤΗΤΑΣ

1. Οι γενότυποι είναι επιλεκτικά ισοδύναμοι και οι συχνότητες των αλληλομόρφων ακολουθούν τους κανόνες της τυχαίας παρέκκλισης
2. Οι γενότυποι δεν είναι επιλεκτικά ισοδύναμοι, αλλά το έργο της επιλογής δεν έχει ακόμη συμπληρωθεί. Οι πολυμορφισμοί που παρατηρούμε είναι παροδικοί και θα καταλήξουν σε μονομορφισμούς
3. Το έργο της επιλογής αντισταθμίζεται από τη δράση των μεταλλάξεων
4. Το έργο της επιλογής αντισταθμίζεται από τη δράση της γονιδιακής ροής
5. Η επιλογή δρα με τέτοιο τρόπο, ώστε να επιβάλλει στον πληθυσμό έναν εξισορροπημένο πολυμορφισμό (εξισορροπιστές – κλασικοί)

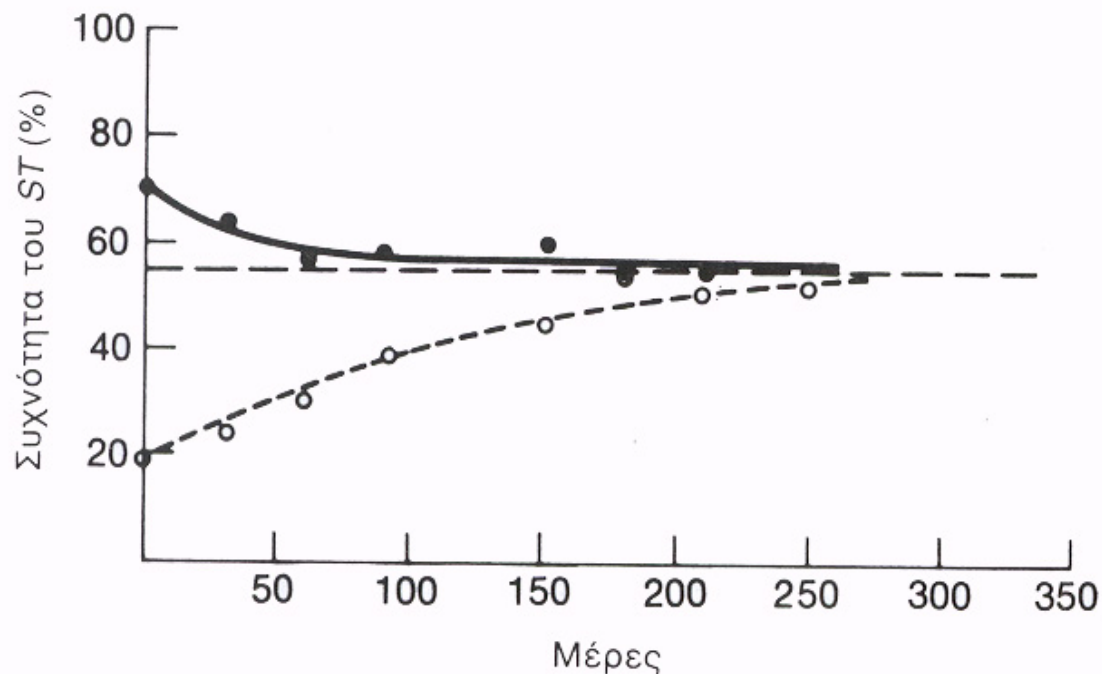
ΕΠΙΛΟΓΗ ΚΑΙ ΓΟΝΙΔΙΑΚΗ ΡΟΗ



Γενετική ποικιλότητα ως προς την αντοχή στην παρουσία ιόντων χαλκού στο έδαφος σε δείγματα του αγρωστώδους *Agrostis tenuis* κατά μήκος της περιφέρειας ενός ορυχείου χαλκού. Η μέση αντοχή στο χαλκό είναι μεν υψηλή στα δείγματα φυτών από την περιοχή με υψηλό χαλκό, όμως παραμένει υψηλή στα αμέσως επόμενα δείγματα προς τη φορά των ανέμων, λόγω γονιδιακής ροής

Η επιλεκτική υπεροχή του ετεροζυγώτου (υπερκυριαρχία ή ετέρωση)

Η ΠΙΟ ΑΠΛΗ ΜΟΡΦΗ ΦΥΣΙΚΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ ΠΟΥ ΟΔΗΓΕΙ ΣΤΗ ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΔΙΑΤΗΡΗΣΗ ΕΝΟΣ ΠΟΛΥΜΟΡΦΙΣΜΟΥ ΕΙΝΑΙ Η ΕΠΙΛΕΚΤΙΚΗ ΥΠΕΡΟΧΗ ΤΟΥ ΕΤΕΡΟΣΥΓΩΤΟΥ



Σύγκλιση προς την κατάσταση ισορροπίας όταν ο ετεροζυγώτης είναι ο αρμοστικότερος γενότυπος. Τα σημεία συμβολίζουν τις συχνότητες της δομής Standard του τρίτου χρωμοσώματος σε δύο εργαστηριακούς πληθυσμούς της *Drosophila pseudoobscura* που περιείχαν επίσης τη δομή Arrowhead

ΥΠΕΡΚΥΡΙΑΡΧΙΑ

Σε περίπτωση υπερκυριαρχίας η προσαρμοστική ικανότητα των ετεροζυγωτών είναι μεγαλύτερη από αυτή των δύο ομοζυγωτών.

Εάν $0 < s_1 < 1$ και $0 < s_2 < 1$ τότε:

Γενότυπος	Αρχικές συχνότητες	Σχετική προσαρμοστική ικανότητα
AA	p^2_0	$1-s_1$
Aa	$2p_0q_0$	1
aa	q^2_0	$1-s_2$

Η συχνότητα του A στα άτομα που επιβιώνουν είναι: $p_1 = [p_0(1-s_1p_0)] / [1-s_1p^2_0-s_2q^2_0]$

Επειδή ο ευνοούμενος γενότυπος είναι τα ετεροζυγωτικά, αναμένεται ότι κανένα αλληλόμορφο δεν πρόκειται να καθηλωθεί

Η συχνότητα p_1 του A στα άτομα που επιβιώνουν θα εξισωθεί με την αρχική συχνότητα p_0 , όταν:

$$(1-s_1p_0) / (1-s_1p^2_0-s_2q^2_0) = 1$$

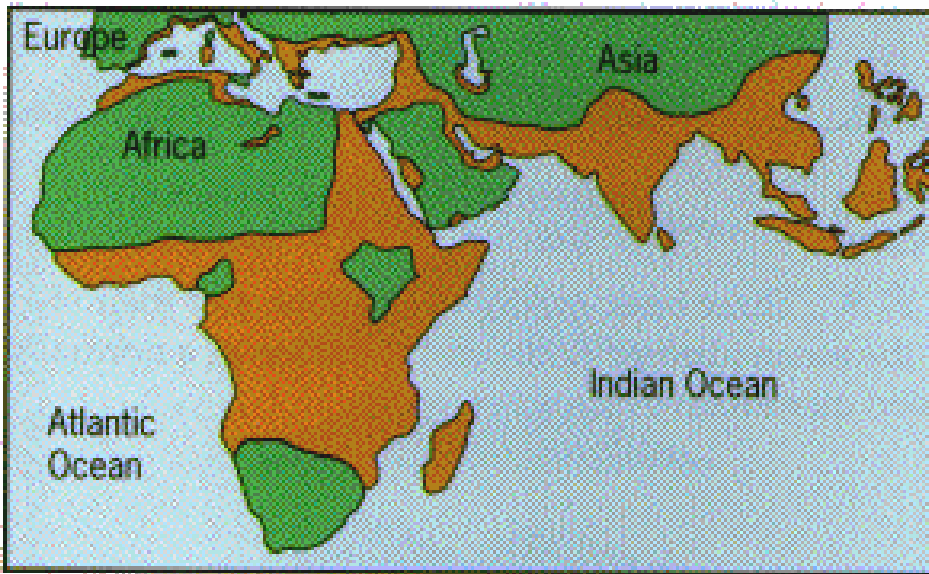
Η σχέση αυτή θα γίνει = 1, όταν $p_0 = (s_2/s_1)q_0$

Στην περίπτωση αυτή δεν αναμένεται μεταβολή των γονιδιακών συχνοτήτων από επιλογή. Επομένως

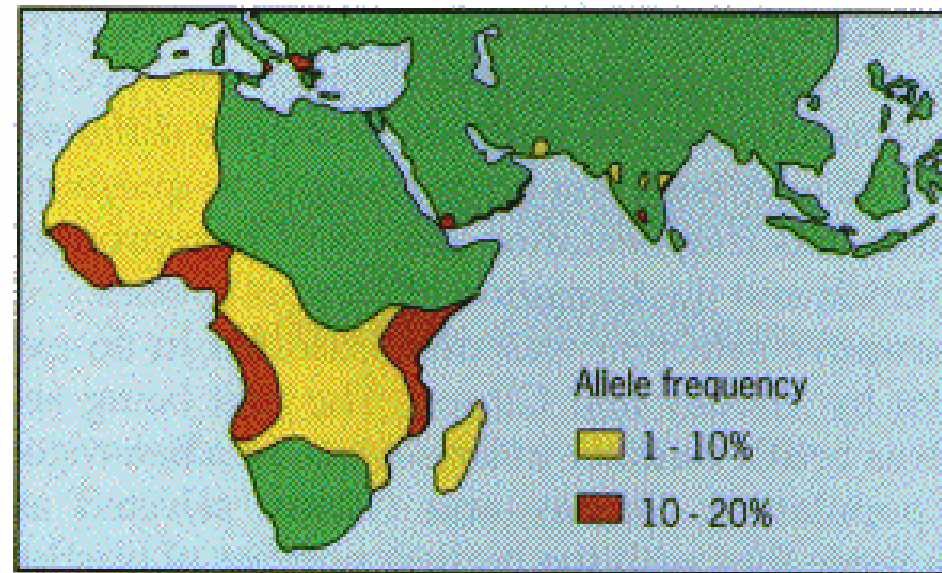
$$p_E = s_2 / (s_1 + s_2)$$

Εάν $p_0 > (s_2/s_1)q_0$ η $f(A)$ μειώνεται και $p_0 < (s_2/s_1)q_0$ η $f(A)$ αυξάνει

Η επιλεκτική υπεροχή του ετεροζυγώτου (υπερκυριαρχία ή ετέρωση)



(a) Distribution of *Falciparum malaria*.



(b) Distribution of sickle-cell anemia allele (Hb^S).

Η καλύτερα διαπιστωμένη και μελετημένη περίπτωση επιλεκτικής υπερχυριαρχίας για έναν συγκεκριμένο γενετικό τύπο είναι η δρεπανοκυτταρική αναιμία. Άτομα ομόζυγα για τη μορφή Hb^S της β αιμοσφαιρίνης υποφέρουν από σοβαρή αναιμία και συνήθως πεθαίνουν πριν την ηλικία της αναπαραγωγής. Τα ετεροζυγωτικά άτομα έχουν μια αναιμία πολύ μέτριας μορφής, όμως σε περιοχές που η ελονοσία είναι ενδημική, η κατά μέσον όρο βιωσιμότητά τους ήταν ανώτερη των ομοζυγών για το κανονικό γονίδιο Hb^A , που, συγκριτικά με το ετεροζυγώτο, έχει αρμοστικότητα 0,85 ($s=0,15$). Άρα η συχνότητα ισορροπίας για το Hb^S είναι $q=0,13$, που σημαίνει ότι το 1,5% του πληθυσμού της δυτικής Αφρικής γεννιέται με δρεπανοκυτταρική αναιμία

Tisbe reticulata:

Χρωματικός πολυμορφισμός του θαλάσσιου κωπήποδου. Σε εργαστηριακές διασταυρώσεις οι απόγονοι δείχνουν σταθερά μια περίσσεια ετεροζυγωτών, οι οποίοι επιβιώνουν καλύτερα από τους δύο ομοζυγώτες. Από τις πιο τεκμηριωμένες περιπτώσεις υπεροχής του ετεροζυγωτού

Ενδεχομένως, ο χρωματισμός να είναι το πλειοτροπικό αποτέλεσμα γονιδίων που συνεισφέρουν στην επιβίωση



ΑΠΟΤΕΛΕΙ Η ΥΠΕΡΚΥΡΙΑΡΧΙΑ ΜΙΑ ΑΠΟ ΤΙΣ ΚΥΡΙΕΣ ΔΥΝΑΜΕΙΣ ΠΟΥ ΕΥΘΥΝΟΝΤΑΙ ΓΙΑ ΤΗ ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΠΟΙΚΙΛΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ;

ΕΙΝΑΙ ΑΜΦΙΒΟΛΟ, ΚΑΘΩΣ ΣΕ ΠΕΡΙΠΤΩΣΕΙΣ ΜΕ ΠΕΡΙΣΣΟΤΕΡΑ ΑΠΟ ΔΥΟ ΑΛΛΗΛΟΜΟΡΦΑ, ΟΠΩΣ ΕΙΝΑΙ ΚΑΙ Η ΠΛΕΙΟΨΗΦΙΑ ΤΩΝ ΓΟΝΙΔΙΑΚΩΝ ΤΟΠΩΝ, Η ΘΕΩΡΙΑ ΤΗΣ ΕΠΙΛΕΚΤΙΚΗΣ ΥΠΕΡΟΧΗΣ ΓΙΝΕΤΑΙ ΠΟΛΥ ΣΥΝΘΕΤΗ

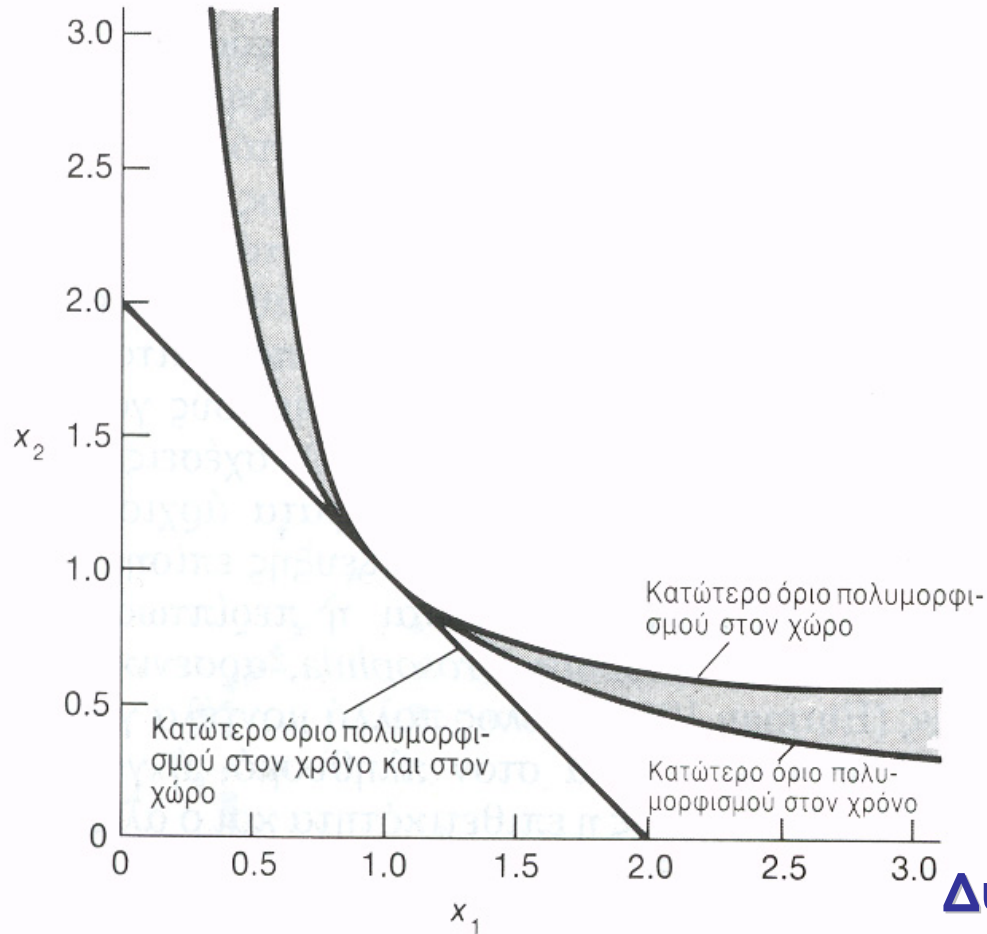
ΣΥΧΝΟ-ΕΞΑΡΤΩΜΕΝΗ ΕΠΙΛΟΓΗ

ΠΡΟΚΕΙΤΑΙ ΓΙΑ ΕΝΑ ΜΟΝΤΕΛΟ ΕΠΙΛΟΓΗΣ ΣΤΟ ΟΠΟΙΟ, ΣΕ ΑΝΤΙΘΕΣΗ ΜΕ ΤΑ ΠΡΟΗΓΟΥΜΕΝΑ, ΟΙ ΣΥΝΤΕΛΕΣΤΕΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ ΑΛΛΑΖΟΥΝ ΣΕ ΣΧΕΣΗ ΜΕ ΤΙΣ ΣΥΧΝΟΤΗΤΕΣ ΤΩΝ ΑΛΛΗΛΟΜΟΡΦΩΝ ΠΑΝΩ ΣΤΗΝ ΟΠΟΙΑ ΑΣΚΕΙΤΑΙ Η ΕΠΙΛΟΓΗ (Πρόκειται δηλαδή για μια επιλογή πάνω στην επιλογή)

Η ΕΠΙΛΟΓΗ ΑΥΤΗ ΘΕΩΡΕΙΤΑΙ ΣΑΝ ΕΝΑΣ ΑΠΟ ΤΟΥΣ ΠΙΟ ΣΗΜΑΝΤΙΚΟΥΣ ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΥΣ ΔΙΑΤΗΡΗΣΗΣ ΣΠΟΥΔΑΙΩΝ ΠΟΛΥΜΟΡΦΙΣΜΩΝ, ΟΠΩΣ ΕΚΕΙΝΩΝ ΠΟΥ ΚΑΘΟΡΙΖΟΥΝ ΤΙΣ ΣΧΕΣΕΙΣ ΜΕΤΑΞΥ ΤΩΝ ΜΕΛΩΝ ΕΝΟΣ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ

- ✓ Αυτο-ασυμβατότητα στα φυτά
- ✓ Σχέσεις μεταξύ θηρευτή – θηράματος
- ✓ Σχέσεις και πολυμορφισμοί μεταξύ παρασίτων – ξενιστών
- ✓ Προτιμήσεις σύζευξης, τουλάχιστον πειραματικά, με τους σπανιότερους γενότυπους
- ✓ Σχέσεις επιθετικότητας και αλτροισμού

ΕΠΙΛΟΓΗ ΣΕ ΕΤΕΡΟΓΕΝΗ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΑ



Δύο μορφές της προνύμφης *Papilio demodocus*. Η κάθε μορφή φαίνεται ότι υπόκειται σε ασθενέστερη θήρευση όταν βρίσκεται πάνω σε φυτά του τύπου στα οποία συνήθως συναντάται στη φύση

Οι συνθήκες για σταθερό πολυμορφισμό λόγω περιβαλλοντικής ετερογένειας

Η ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΚΑΙ ΤΟ ΓΕΝΕΤΙΚΟ ΦΟΡΤΙΟ

Σύμφωνα με τη θεωρία του **ΓΕΝΕΤΙΚΟΥ ΦΟΡΤΙΟΥ (GENETIC LOAD)**, κάθε άτομο ενός πληθυσμού που δεν έχει τον γονότυπο με τη μέγιστη αρμοστικότητα επιβαρύνει τον πληθυσμό με «επιβλαβή» αλληλόμορφα

Σύμφωνα μ' αυτό επιβαρυντικός είναι κάθε μηχανισμός που προκαλεί αλλαγές στις γονιδιακές συχνότητες όπως, μεταλλάξεις, μεταναστεύσεις, γενετική παρέκκλιση

Με τη λογική αυτή, **ο πληθυσμός θα πρέπει να πληρώσει ένα κόστος για να διατηρήσει τον γενετικό πολυμορφισμό του** και ως εκ τούτου υπάρχει ένα όριο στον αριθμό των πολυμορφισμών που μπορούν να συνυπάρχουν στον πληθυσμό

Π.χ. έχει εκτιμηθεί πως για να διατηρηθεί ο πολυμορφισμός στην περίπτωση της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας, πρέπει να πεθάνει το 13% υπό συνθήκες ελονοσίας

Η ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΚΑΙ ΤΟ ΓΕΝΕΤΙΚΟ ΦΟΡΤΙΟ

ΚΟΣΤΟΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ (COST OF SELECTION) υπάρχει και στην περίπτωση της κατευθύνουσας επιλογής.

Π.χ. στην περίπτωση της γενετικής βελτίωσης, όπου θα πρέπει να επιλέξουμε για διασταύρωση τα καλύτερα άτομα και να καταδικάσουμε σε αναπαραγωγικό θάνατο όλα τα υπόλοιπα. Αν ωστόσο η αναπαραγωγή των επιλεγμένων ατόμων αποτύχει (π.χ. πολύ γάλα, αλλά και πολλές ασθένειες) τότε ναυαγεί όλος ο σχεδιασμός.

Αντίθετα, μπορούμε να αποκλείσουμε μόνο τα άτομα με πολύ χαμηλές τιμές για τον χαρακτήρα που επιλέγουμε, να φτάσουμε αργότερα στο επιθυμητό αποτέλεσμα, αλλά και με χαμηλότερο κόστος

Η ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΚΑΙ ΤΟ ΓΕΝΕΤΙΚΟ ΦΟΡΤΙΟ

Ο Haldane υπολόγισε ότι για να αλλάξει η συχνότητα ενός επιλεγόμενου γονιδίου από 0,01 σε 0,99, ο συνολικός αριθμός θανάτων θα πρέπει να είναι 30 φορές το μέγεθος του πληθυσμού.

Επειδή η αναπαραγωγική ικανότητα ενός πληθυσμού θέτει όριο στο κόστος που είναι εφικτό σε κάθε γενιά, ο πληθυσμός μπορεί να «αντέξει» μικρές αλλαγές στις συχνότητες πολλών γενετικών τόπων ταυτοχρόνως ή μεγάλες αλλαγές σε λίγους γενετικούς τόπους.

Σύμφωνα με τον Haldane χρειάζονται περίπου 300.000 θάνατοι για την πλήρη διαφοροποίηση δύο πληθυσμών σε 1000 γενετικούς τόπους, με την προϋπόθεση ότι αυτοί επηρεάζουν την αρμοστικότητα ανεξάρτητα ο ένας από τον άλλο και ότι βρίσκονται σε κατάσταση ισορροπίας σύνδεσης.

Η ΑΡΜΟΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΚΑΙ ΤΟ ΓΕΝΕΤΙΚΟ ΦΟΡΤΙΟ

Εκτιμάται ότι ένας πληθυσμός 500 ατόμων (250 αρσενικά + 250 θηλυκά) με αναπαραγωγική ικανότητα 10 ανά θηλυκό, μπορεί να «θυσιάσει» 2000 άτομα για να διατηρήσει τους πολυμορφισμούς του, χωρίς να υποστεί μείωση του μεγέθους

Δηλαδή 10 ισχυρούς πολυμορφισμούς με κόστος 200 άτομα ή 100 ασθενείς με κόστος 2 άτομα.

Επομένως όσο περισσότεροι οι πολυμορφισμοί τόσο ασθενέστεροι θα πρέπει να είναι και τόσο πιο τρωτοί στη δράση της τυχαίας γενετικής παρέκκλισης. **Ουσιαστικά παύουν να βρίσκονται κάτω από η δράση της επιλογής και γίνονται επιλεκτικά ουδέτεροι**

Έχει εκτιμηθεί πως το 30% των τόπων της *Drosophila* (δηλ. 3.000 συνολικά) είναι πολυμορφικοί. Ωστόσο θα πρέπει στην πλειοψηφία τους να μη βρίσκονται κάτω από τη δράση της επιλογής (ή αυτή να είναι πολύ ασθενής) γιατί αλλιώς η απαιτούμενη τιμή γονιμότητας για το είδος θα έπρεπε να είναι πολύ μεγαλύτερη από ότι όντως είναι

ΦΥΣΙΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ Ή ΟΥΔΕΤΕΡΟΤΗΤΑ

Δεδομένο:

Οι πληθυσμοί εμπεριέχουν τεράστια ποσά γενετικής ποικιλομορφίας

Ερώτημα – Πρόβλημα:

Είναι η ποικιλομορφία αυτή επιλεκτικά ουδέτερη και επομένως άσχετη με τους μηχανισμούς που βοηθούν τον πληθυσμό να αντεπεξέρχεται στις αντιξοότητες του περιβάλλοντός του; Ή οι πολυμορφισμοί αποτελούν το υλικό πάνω στο οποίο δρα η φυσική επιλογή;

Να σημειωθεί ότι οι δύο απόψεις δεν είναι κατ' ανάγκη ασύμβατες μεταξύ τους, αλλά τα παραδείγματα που θα μπορούσαν να αναφερθούν αποτελούν την εξαίρεση παρά τον κανόνα

Αν και οι πιο φανατικοί «ουδετεριστές» δεν ισχυρίζονται ότι όλες οι ενζυμικές διαφορές μεταξύ ομόλογων γονιδίων συγγενικών ειδών είναι αποτέλεσμα γενετικών παρεκκλίσεων στους προγονικούς πληθυσμούς, είναι πιθανόν ότι στην πλειοψηφία τους είναι φυσιολογικά ισοδύναμες και επιλεκτικά ουδέτερες