

Predavanje 5: Varijabilnost

Genetička varijabilnost

Darvin je shvatio da je varijabilnost osnovna realnost živih sistema. Pripadnici iste vrste posjeduju neke osobine “karakteristične” za vrstu, ali istovremeno ispoljavaju varijabilnost niza drugih osobina.

Primjer

Kalifornijska kraljevska zmija (*Lampropeltis getulus*) ispoljava dva tako jasno različita oblika obojenosti da su često smatrana za posebne vrste. “Nosioci” ovih različitih “dezena” se, u okviru vrste, ukrštaju bez smetnji i dokazano je da je obojenost oba fenotipa “pod kontrolom” jednog genskog lokusa.

Eastern Kingsnake
Lampropeltis getulus
L) Chain pattern
R) ‘Floridana’ pattern



Iz: <http://dx.doi.org/10.5281/zenodo.190597>

Genska varijabilnost je ili prisutnost ili stvaranje genetskih razlika. Definira se kao "formiranje jedinki koje se razlikuju po genotipu, odnosno prisutnosti genotipski različitih jedinki, za razliku od sredinski induciranih razlika koje u pravilu uzrokuju samo privremene, nenasljedne promjene fenotipa.

Sličnost jedinki iste vrste rezultat je nepostojanja pre- i post-zigotnih izolacionih mehanizama između njih, odnosno postojanja realne mogućnosti međusobnog ukrštanja i stvaranja plodnog potomstva.

Nasledne osobine prenose se sa roditelja na potomstvo putem *genetičkog materijala* – DNK – organizovanog u funkcionalne jedinice – *gene*, od kojih su neki **strukturni** – sadrže šifru za sintezu određenog proteina – gradivnog ili funkcionalnog, a neki imaju **regulatornu** ulogu – njihova šifra reguliše kada i da li će početi sinteza proteina po šifri određenog strukturnog gena.

Set gena jedne jedinke čini njen *genotip*.

U praksi, ovim imenom označavamo odabrani uzorak gena te jedinke koji poredimo sa uzorkom istih gena drugih jedinki iste ili različitih populacija;

Jedinke u populaciji se međusobno slobodno ukrštaju i imaju zajednički fond (skup) gena. Fond gena u širem smislu predstavlja skup svih gena svih jedinki u toj populaciji. U užem smislu je to skup svih gena jednog genskog lokusa u svim jedinkama te populacije. Npr. ako neka ljudska populacija ima 600 osoba (po 300 za oba pola), onda fond gena za jednu osobinu određenu jednim genom koji se nalazi na nekom autozomu iznosi 1200. (Svaka osoba nosi po par alela tog gena na homologim hromozomima.)

Fenotip jedinke predstavljaju morfološke, fiziološke, biohemijske, bihevioralne i druge karakteristike datog organizma koje se manifestuju tokom njegovog života, a nastaju i razvijaju se kroz djelovanje gena i sredine;

ili bilo koji podskup tih osobina, naročito onih koje su pod kontrolom alela jednog ili više gena.

Terminologija

- ✳ **FENOTIP** - ukupni izgled jedne jedinke ili određena njena karakteristika
- ✳ **GENOTIP** - ukupna genetička konstitucija jedinke ili posmatrana za jedan ili više lokusa koji određuju odabranu fenotipsku karakteristiku
- ✳ **GENOM** – skup gena koji se nalazi u gametima (ćelije koje imaju samo jedan genom su haploidne)
- ✳ **LOKUS** - deo hromozoma ili gen koji se nalazi na određenom mjestu na hromozomu
- ✳ **GENSKA KOPIJA** - u populacijama diploidnih organizama, svaka jedinka ima dve kopije svakog autozomnog gena u tjelesnim ćelijama. Te dve genske kopije mogu imati iste alele (ako je jedinka **homozigot** za dati gen – A1A1) ili različite alele (ako je jedinka **heterozigot** za dati gen – A1A2 ili A1A3...)
- ✳ **ALEL** – određena varijanta gena; razlikuje se od drugih alela istog gena po svom efektu na fenotip
- ✳ **HAPLOTIP** - jedna od sekvenci gena ili segment DNK koji možemo prepoznati u odnosu na homologe sekvence pomoću metoda kao što je DNK sekvencioniranje

Šta treba zapamtiti!

Mnoge fenotipske karakteristike predstavljaju **ADAPTACIJE**.

Adaptacije su karakteristike koje su evoluirale **PRIRODNOM SELEKCIJOM**.

Prirodna selekcija deluje na **GENETIČKU VARIJABILNOST**.

Genetička varijabilnost nastaje **MUTACIJAMA i REKOMBINACIJAMA**.

Nije evolucija uvek adaptivna – postoje i drugi evolutivni mehanizmi – **GENETIČKI DRIFT**

EVOLUCIONE TEORIJE I ZNAČAJ MENDELIZMA

Evolucija se odvija u dva koraka:

1. Nastajanje razlika između jedinki – varijabilnost;

2. Promjena proporcija različitih varijanti iz generacije u generaciju.

FENOTIPSKA VARIJABILNOST

Fenotipska varijabilnost (kao osnova genetičke varijabilnosti) je osnovni preduslov za evoluciju prirodnom selekcijom. Živi organizam kao cjelina je taj koji doprinosi (ili ne) sledećoj generaciji, tako da prirodna selekcija utiče na genetsku strukturu populacije indirektno putem doprinosa fenotipova. Bez fenotipske varijacije ne bi bilo evolucije prirodnom selekcijom.

Interakcija između genotipa i fenotipa često se konceptualizirala sljedećim odnosom:
genotip (G) + sredina (E) → fenotip (P)

Nijansirani verzija odnosa je:

genotip (G) + sredina (E) + interakcije genotipa i sredine (GE) → fenotip (P)

IZVORI FENOTIPSKE VARIJABILNOSTI SU:

1. Genotipske razlike – obuhvataju i mitohondrijalno nasleđivanje (materinsko).

Mitohondrijalno nasleđivanje - Za razliku od jedarnih gena, koji se nasleđuju od oba roditelja, mitohondrijski geni nasleđuju se samo od majke. Ako postoji mutacija u mitohondrijskom genu, ona se prenosi sa majke na svu njezinu djecu; sinovi ga neće prenijeti, ali kćeri će ga prenijeti svojoj djeci, i tako dalje.

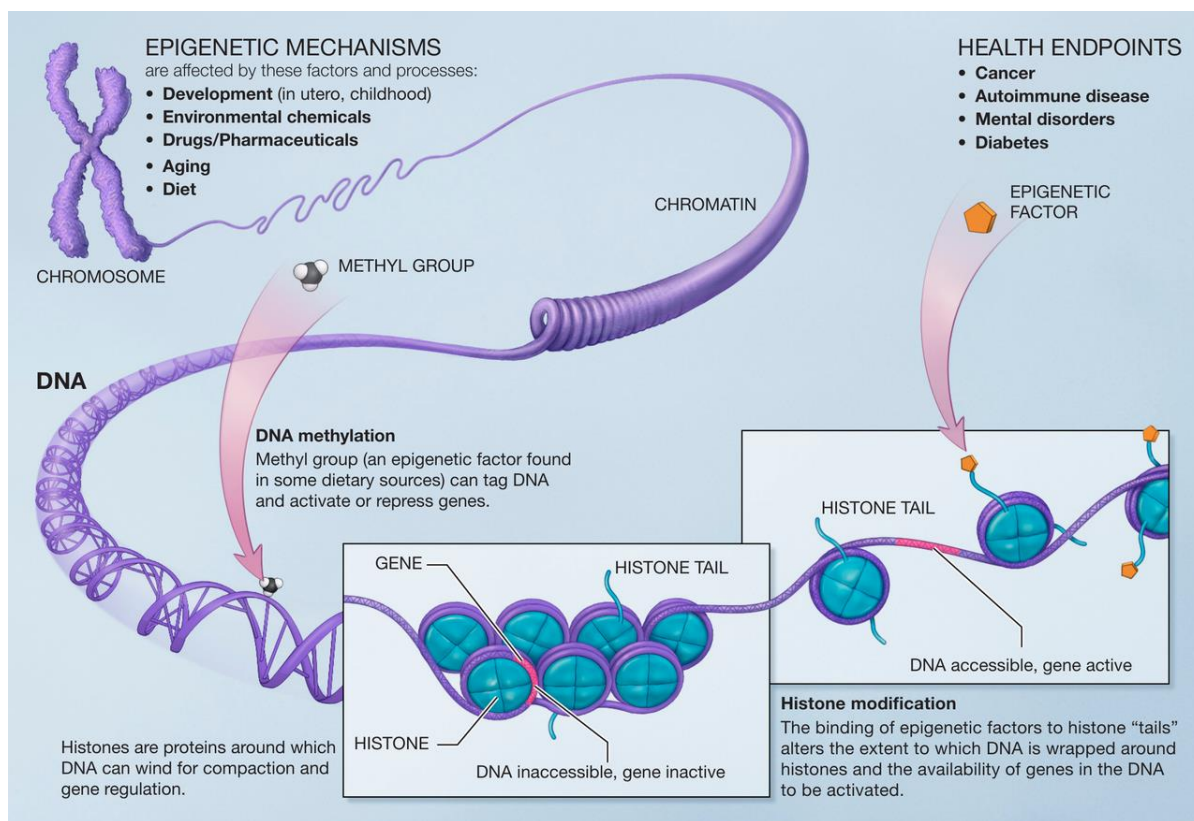
2. Negenetičke razlike koje se nasleđuju

Nemendelsko nasleđivanje je svaki obrazac u kojem se osobine ne odvajaju u skladu sa Mendelovim zakonima. Ovi zakoni opisuju nasleđivanje osobina povezanih sa pojedinačnim genima na hromozomima u jedru. U Mendelovom nasleđivanju, svaki roditelj daje jedan od dva moguća alela za osobinu. Ako su poznati genotipovi oba roditelja u ukrštanju, Mendelovi zakoni se mogu koristiti za određivanje distribucije fenotipova očekivanih za populaciju potomaka. Postoji nekoliko situacija u kojima se učešće fenotipova opaženih u potomstvu ne podudaraju sa predviđenim vrijednostima.

2.a. Nasleđivanje putem učenja

2.b. Nasleđivanje putem roditeljskog efekta (*Materinski efekat* – uticaj fiziološkog stanja majke na plod ili karakteristika hranljivih materija u jajnim ćelijama ili intenziteta brige za potomstvo;

✨ epigenetsko nasleđivanje – npr DNK metilacija)



Epigenetski mehanizmi

https://en.wikipedia.org/wiki/Epigenetics#/media/File:Epigenetic_mechanisms.png

Na epigenetske mehanizme utiče nekoliko faktora i procesa uključujući razvoj u materici i u djetinjstvu, hemikalije iz sredine, lijekove i farmaceutske proizvode, starenje i ishrana. DNA metilacija je ono što se događa kada metilne grupe, epigenetski faktor koji se nalazi u nekim prehrambenim izvorima, mogu tagirati DNK i aktivirati ili potisnuti gene. Epigenetsko nasleđivanje kod ljudi – na primjer, uticaj stresa kao mogućeg transgeneracijskog uzroka rizika za depresiju.

Jedinke identičnih genotipova mogu imati različite fenotipove. Ovo se zove negenetička varijabilnost. Opseg fenotipskih varijanti koji može proizvesti isti genotip pod različitim sredinskim uslovima definiše se kao NORMA REAKCIJE.

Genski diverzitet

Genski diverzitet predstavlja raznovrsnost genskog fonda jedne lokalne populacije. Izražava se putem različitih parametara, kao što su: **proporcija polimorfnih lokusa (P)**, **prosječan broj alela po lokusu (n_a)** i **heterozigotnost (H)**

Hardi – Vajnbergovo pravilo

Da bi se izučila neka populacija neophodno je prvo utvrditi njenu genetičku strukturu. Genetička struktura populacije predstavlja učestalost alela i odgovarajućih genotipova u datoj populaciji. Jednostavan način kojim je to moguće utvrditi je osnovni zakon populacione genetike, **Hardi – Vajnbergov zakon ili pravilo.**

✱ genotip:	učestalosti genotipa:
✱ $A_1A_1=n_D$	$D=n_D/N$ $N= n_D + n_H + n_R$
✱ $A_1A_2=n_H$	$H=n_H/N$
✱ $A_2A_2=n_R$	$R=n_R/N$
✱	$D+H+R=1$
✱ $A_1=2n_D + n_H$	$p=n_{A_1}/2N$ $p=D+H/2$
✱ $A_2=2n_R+n_H$	$q=n_{A_2}/2N$ $q=H/2+R$
✱	$p+q=1$

**učestalost svih
homozigotnih genotipova:**

$$\sum^k_{i=1} p_i^2$$

**učestalost svih
heterozigotnih
genotipova:**

$$1-\sum^k_{i=1} p_i^2$$

[Hardi](#), matematičar sa Kembridža i [Vajnberg](#), lekar iz Štutgarta, nezavisno jedan od drugog, su dokazali da procesi nasleđivanja **ne mjenjaju učestalost alela i genotipova u uzastopnim generacijama, čime je populacija u ravnoteži.**

U populaciji koja je u ravnoteži moguće je, na osnovu učestalosti alela odrediti učestalost odgovarajućih genotipova ili fenotipova i obratno.

Genetička struktura populacije održava se iz generacije u generaciju (u ravnoteži je), tj. **učestalost gena i genotipova ostaju nepromenjene.** To je moguće samo ako je zadovoljeno nekoliko uslova (ovo su uslovi koje zadovoljava **Osnovni teoretski populacioni model**):

1. populacija je **beskonačno velika**;
2. jedinke se u populaciji **ukrštaju po principu slučajnosti**;
3. sve jedinke imaju podjednake šanse za opstanak i stupanje u reproduktivne odnose – **nema prirodne selekcije**;
4. **nema** ubacivanja novih alela u populaciju – **protoka gena**;
5. **nema** promjene stanja gena – **mutacije**

Ovaj zakon najlakše se ilustruje na genu koji ima dva alela : dominantan (A1A1) i recesivan (A2A2). U roditeljskoj generaciji (roditelji su heterozigoti, A1A2) ovi aleli su prisutni u gametima sa frekvencijama p (za dominantan alel A1A1) i q (za recesivan alel A2A2) :

Ukrštanje gameta	verovatnoća ukrštanja	genotipovi potomaka		
		A1A1	A1A2	A2A2
♦ A1A1x A1A1	D ²	D ²		
♦ A1A1x A1A2	2DH	DH	DH	
♦ A1A1x A2A2	2DR		2DR	
♦ A1A2x A1A2	H ²	H ² /4	H ² /2	H ² /4
♦ A1A2x A2A2	2HR		HR	HR
♦ A2A2x A2A2	R ²			R ²
♦ $p = D + H/2$	$q = H/2 + R$			
♦ A1A1: $D^2 + DH + H^2/4 = (D + H/2)^2 = p^2$				
♦ A1A2: $DH + 2DR + H^2/2 + HR = 2((D + H/2)(H/2 + R)) = 2pq$				
♦ A2A2: $H^2/4 + HR + R^2 = (H/2 + R)^2 = q^2$				

Potomačka generacija F1 poseduje tri različita genotipa A1A1, A1A2 i A2A2 čije su frekvencije p^2 , $2pq$ i q^2 . Pošto je populacija u ravnoteži iste frekvencije se pojavljuju generacijama, te važe za celu populaciju (100% ili 1) pa je njihov zbir jedak 100% ili 1 :

$$p^2 + 2pq + q^2 = 100\% (1)$$

Ova jednačina je razvijeni oblik izraza $(p+q)^2 = 1$, što znači da je i $p + q = 1$, odakle je $p = 1 - q$ ili $q = 1 - p$.

To pokazuje međuzavisnost alela i genotipova koje ti aleli obrazuju. Ako se učestalosti alela ne promjeni, učestalosti genotipova u sledećoj generaciji ostaće iste i obrnuto, što znači da je populacija u genetičkoj ravnoteži.

Primjer. Ako znamo da je učestalost albino osoba 25%, onda možemo da izračunamo kolika je učestalost alela i genotipova u toj populaciji:

prvo računamo učestalost recesivnog alela a , pošto se albinizam nasleđuje autozomno-recesivno:

$$q^2(aa) = 0,25 \text{ pa je onda } q = 0,5 \text{ (50\%)}$$

kada je poznato q , onda se iz jednačine $p + q = 1$ izračunava $p = 0,5$

prema učestalosti alela jednostavno je izračunati učestalost genotipova:

- dominantan homozigot (AA) $r^2 = 0,25$ ili 25%
- heterozigot ($2Aa$) $2pq = 2 \times 0,5 \times 0,5 = 0,50$ ili 50%
- recesivan homozigot (aa) $q^2 = 0,25$ ili 25%

Genetička varijabilnost

Proporcija polimorfnih lokusa (P)

Za neki gen/lokus se kaže da je polimorfan ako u populaciji postoje bar dve njegove varijante (aleli), pri čemu je učestalost rjeđeg (ili najređeg) alela bar 1%. Da bi se varijacija mogla proglasiti polimorfizmom potrebno je da se određena alelna forma javlja sa frekvencijom većom od 1%, odnosno da bude dovoljno velika da se ne smatra posledicom samo mutacionog procesa i da je učestalost heterozigota u populaciji veća od 2%. Proporcija polimorfnih lokusa u populaciji označava odnos broja polimorfnih lokusa i ukupnog broja ispitanih lokusa u populaciji.

$$P = Np/N$$

prosječan broj alela po lokusu (n_a)

prosječna učestalost alela u populaciji

Heterozigotnost (H)

Egzaktnija mera varijabilnosti u populaciji je heterozigotnost. Heterozigotnost za određeni lokus predstavlja proporciju heterozigotnih jedinki za taj lokus.

$$H_t = \sum_u \sum_{v \neq u} (n_{tuv} / n)$$

n_{tuv} = broj heterozigotnih genotipova za alele u i v na lokusu t ;

n = ukupan broj analiziranih genotipova (jedinki) za lokus t u populaciji

genski diverzitet za lokus t

$$D_t = 1 - \sum_{i=1} (p_i^2)$$

Table 9.2 Genetic variation at allozyme loci in animals and plants

	NUMBER OF SPECIES EXAMINED	AVERAGE NUMBER OF LOCI PER SPECIES	AVERAGE PROPORTION OF LOCI	
			POLYMORPHIC PER POPULATION	HETEROZYGOUS PER INDIVIDUAL
Insects				
<i>Drosophila</i>	28	24	0.529	0.150
Others	4	18	0.531	0.151
Haplodiploid wasps ^a	6	15	0.243	0.062
Marine invertebrates	9	26	0.587	0.147
Marine snails	5	17	0.175	0.083
Land snails	5	18	0.437	0.150
Fishes	14	21	0.306	0.078
Amphibians	11	22	0.336	0.082
Reptiles	9	21	0.231	0.047
Birds	4	19	0.145	0.042
Rodents	26	26	0.202	0.054
Large mammals ^b	4	40	0.233	0.037
Plants ^c	8	8	0.464	0.170

Source: After Selander (1976).

^aFemales are diploid, males haploid.

^bHuman, chimpanzee, pigtailed macaque, and southern elephant seal.

^cPredominantly outcrossing species.

Termin koji objedinjuje u sebi informaciju o raznovrsnosti gena i raspodjeli te raznovrsnosti u populaciji naziva se **genetička struktura populacije**. Ona je određena tipovima i učestalostima alela u populacijama. Genetičku strukturu populacije takođe upoznajemo pomoću već navedenih parametara.

Opis genetičke strukture određenog taksona obuhvata:

1. Utvrđivanje stepena genetičke varijabilnosti u analiziranom skupu populacija;
2. Utvrđivanje načina raspodjele genske različitosti unutar i između grupa populacija;
3. Utvrđivanje geografskog aspekta genske različitosti;
4. Utvrđivanje veza između genetičke varijabilnosti i populacione strukture

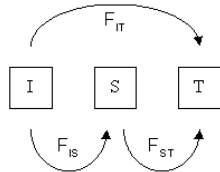
Učestalosti alela mnogih lokusa variraju između populacija. **Genetička varijabilnost unutar populacija transformiše se u genetičku varijabilnost između populacija**. Veoma često, naročito kod vrsta sa ograničenom pokretljivošću ili potpuno sedentarnih, čak se i prostorno veoma bliske populacije izrazito genetički razlikuju.

Utvrđivanje načina raspodjele genske različitosti unutar i između grupa populacija

Hijerarhijska analiza organizacije genetičke varijabilnosti – daje procjenu genetičkog diverziteta ispitivanog taksona. Pored stepena genetičke diferencijacije, omogućava i upoznavanje prostorno-vremenske organizacije analiziranih populacija. Pri tome se često populacije određenog taksona poistovećuju sa statusom subpopulacija.

WRIGHT-OVA F-STATISTIKA

Razmotrimo populaciju koja ima strukturu populacije od dva nivoa; jedan od jedinke (I) do subpopulacije (S) i drugi od subpopulacije do ukupne populacije (T). Tada se ukupni F_{IT} - **ukupan indeks fiksacije**, može podijeliti na F_{IS} - **unutarpopulacioni indeks fiksacije** i F_{ST} - **koeficijent medjupopulacione genetičke diferencijacije**:



<https://en.wikipedia.org/wiki/F-statistics#/media/File:F-statistics.png>

F_{IT} -ukupan indeks fiksacije

$$F_{IT} = F_{IS} + (1 - F_{IS}) F_{ST}$$

F_{IS} - unutarpopulacioni indeks fiksacije;

$$F_{IS} = \sum_{i=1}^S (N_i/N) F_{Ii} \quad F_{Ii} = 1 - (H_{ob}/2pq)$$

F_{ST} - koeficijent medjupopulacione genetičke diferencijacije

$$F_{ST} = V_p / p_m q_m$$

$$V_p = \sum_{i=1}^S (N_i/N) (p_i - p_m)^2$$

U populacijskoj genetici, F-statistika (također poznata kao indeksi fiksacije) opisuje statistički očekivani nivo heterozigotnosti u populaciji; tačnije, očekivani stupanj smanjenja heterozigotnosti u poređenju sa Hardy-Weinbergovim očekivanjem.

Koncept F-statistike razvio je tokom 1920-ih američki genetičar Sewall Wright, koji je bio zainteresiran za inbreeding kod goveda. Međutim, budući da potpuna dominacija uzrokuje da su fenotipovi homozigotnih dominantnih i heterozigotnih fenotipova isti, tek se pojavom molekularne genetike od 1960-ih naovamo mogla se mjeriti heterozigotnost u populacijama.

Mjere F_{IS} , F_{ST} i F_{IT} povezane su sa količinama heterozigotnosti na različitim nivoima strukture populacije. Zajedno se nazivaju **F-statistike**, a izvode se iz F, koeficijenta inbridinga. U jednostavnom sistemu sa dva alela s inbridingom, genotipske frekvencije su:

$$p^2 (1 - F) + pF \text{ za } \mathbf{AA}; 2pq(1 - F) \text{ za } \mathbf{Aa}; q^2(1 - F) + qF \text{ za } \mathbf{aa}$$

$$F = \frac{O(f(\mathbf{Aa}))}{E(f(\mathbf{Aa}))} = \frac{\text{Primjećena Frekvencija}(\mathbf{Aa})}{\text{Očekivana Frekvencija}(\mathbf{Aa})}$$

gdje je očekivana frekvencija u Hardy-vajnbergovoj ravnoteži data po formuli

$$E(f(\mathbf{Aa})) = 2pq$$

gdje su p i q frekvencije alela **A** odnosno **a**, respektivno. To je takođe vjerojatnoća da su na bilo kojem lokusu dva alela iz nasumične jedinke populacije **identična po porijeklu**.

Primjer

Tabela 1

Genotip	White-spotted (AA)	Intermediate (Aa)	Little spotting (aa)	Total
Broj	1469	138	5	1612

Iz ovoga se mogu izračunati učestalosti alela, i izvesti očekivanje $f(Aa)$:

$$p = \frac{x \text{ obs}(AA) + 2\text{obs}(Aa)}{2 \times (\text{obs}(AA) + 2\text{obs}(Aa) + \text{obs}(aa))} = 0.954$$

$$q = 1 - p = 0.046$$

$$F = \frac{\text{obs}(Aa)/n}{2pq} = 1 - \frac{138/1612}{2(0.954)(0.046)} = 0.023$$

Genetička varijabilnost među populacijama

Na osnovu već pomenutog teoretskog stanja populacije u genetičkoj ravnoteži, razvijen je niz statistika koje opisuju genetičke razlike između populacija. Osnovni "izlaz" iz procedure je neka od mjera genetičke sličnosti ili udaljenosti. Često adaptiranost populacija na lokalne uslove dovodi do njihove fenotipske ujednačenosti, dok se genetički prilično razlikuju.

Genetska udaljenost je mjera genetske divergencije između vrsta ili između populacija unutar vrste, bilo da udaljenost mjeri vrijeme od zajedničkog pretka ili stupanj diferencijacije. Populacije sa mnogo sličnih alela imaju male genetske udaljenosti. To ukazuje da su blisko povezani i da imaju nedavnog zajedničkog pretka. Genetska udaljenost korisna je za rekonstrukciju istorije populacija, kao i za razumijevanje porijekla biodiverziteta.

U genomu organizma, svaki gen nalazi se na određenom mjestu koje se naziva lokus za taj gen. Alelne varijacije na tim lokusima uzrokuju fenotipske varijacije unutar vrste (npr. boja kose, boja očiju). Međutim, većina alela nema vidljiv uticaj na fenotip. U populaciji novi aleli nastali mutacijom ili izumiru ili se šire po populaciji. Kada se populacija podijeli u različite izolovane populacije (bilo geografskim ili ekološkim faktorima), mutacije koje se dogode nakon podjele bi će prisutne samo u izolovanoj populaciji. Nasumične fluktuacije frekvencija alela takođe proizvode genetsku diferencijaciju među populacijama. Ovaj proces je poznat kao genetski drift. Ispitivanjem razlika između učestalosti alela između populacija i izračunavanjem genetske udaljenosti, možemo procijeniti koliko su davno te dvije populacije bile odvojene.

1972. Masatoshi Nei uveo u nauku metod koji je poznat kao **Neijeva standardna genetska udaljenost**. Ova udaljenost ima dobru osobinu ako je stopa genetske promjene (supstitucija aminokiselina) konstantna po godini ili generaciji tada se Neijeva standardna genetska udaljenost (D) povećava proporcionalno vremenu divergencije. Ova mjera pretpostavlja da su genetske razlike uzrokovane mutacijom i genetičkim driftom.

✳️ populacija 1 p_{i1} $J_1 = \sum_{i=1} p_{i1}^2$
 ✳️ populacija 2 p_{i2} $J_2 = \sum_{i=1} p_{i2}^2$

✳️ vjerovatnoća detekcije dva identična alela:
 ✳️ $J_{12} = \sum_{i=1} p_{i1} p_{i2}$

✳️ Nei-ov indeks genetičke sličnosti :
 ✳️ $I = J_{12} / (J_1 J_2)^{1/2}$

✳️ Nei-ov indeks genetičke udaljenosti:
 ✳️ $D = -\log_e(I)$

GEOGRAFSKI ASPEKT MEĐUPOPULACIONE GENETIČKE VARIJABILNOSTI

Vrsta se sastoji iz populacija koje su manje ili više *genetički izdiferencirane*. Posmatrano u prostoru, geografski izdiferencirane populacije jedne vrste mogu se “dodirivati” duž oštre granice gde jedinke iz tih populacija dolaze u međusoban kontakt i ukrštaju se (*parapatričke forme*) ili su prostorno potpuno odvojene (*alopatričke forme*)

Ne znamo da li se alopatričke forme mogu ukrštati ili ne jer su geografski izolovane, pa postoji stav da ih samo na osnovu tog kriterijuma možemo proglasiti različitim vrstama. Najbolje je smatrati ih *geografskim rasama ili podvrstama iste vrste*, dok se zaista ne proveri da li su reproduktivno izolovane.

U zoološkoj taksonomiji pod *podvrstom* se podrazumeva prepoznatljivo različita geografska populacija ili grupa populacija kojoj je dato formalno latinsko ime.



Podvrsta tigra koja živi samo na Sunda ostrvima

[https://en.wikipedia.org/wiki/Subspecies#/media/File:Sumatran_Tiger_4_\(6964676168\).jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/Subspecies#/media/File:Sumatran_Tiger_4_(6964676168).jpg)

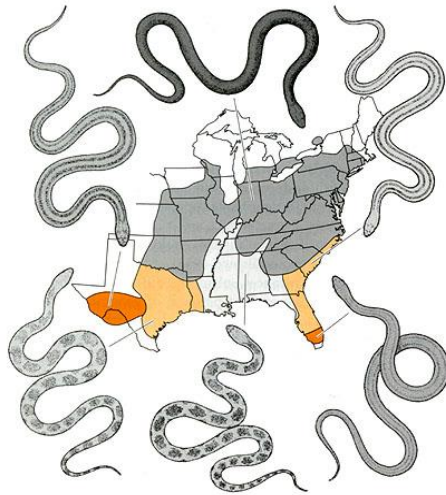


FIGURE 9.21 Classic subspecies: the rat snake *Elaphe obsoleta*. These allopatric geographic races interbreed where their ranges meet. The subspecies differ in pattern (stripes or blotches) and in color (*E. o. obsoleta* is black, *E. o. quadrivittata* yellow, *E. o. rossalleni* orange, *E. o. spiloides* and *E. o. lindheimeri* different shades of brown). (After Conant 1958.)

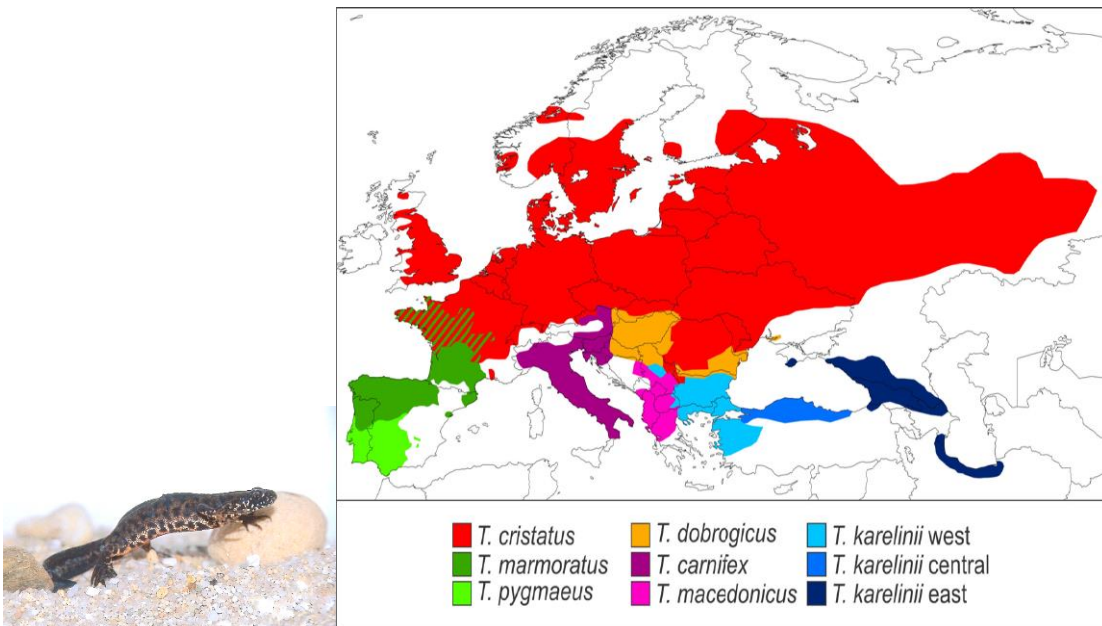
As we noted above, a gradual change in a character or in allele frequency along a geographic transect is called a cline. Clines may extend over broad areas; for instance, body size in the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) increases with increasing latitude over much of North America. This

relationship between body size and latitude is so common in mammals and birds that it has been named *Bergmann's rule*. Two other such "rules," or generalizations, of geographic variation are that populations of homeotherms in colder climates have shorter appendages (*Allen's rule*) and

Primjer za klasične podvrste *Elaphe obsoleta*.

Politijska vrsta (Rassenkreis) je izdijeljena u geografske rase ili podvrste. Ove se različite grupe ne ukrštaju jer su izolovane od drugih, ali se mogu ukrštati i imati plodno potomstvo, npr. u zarobljeništvu. Ove podvrste, rase ili populacije obično se opisuju i imenuju od strane taksonoma.

Supervrsta (Artenkreis) je grupa sličnih vrsta koje imaju parapatričku distribuciju ali se ne ukrštaju na mestima kontakta. Mayr (1931.) uveo je izraz "Superspecies" za takve blisko povezane ali različite vrste koje su se očito razvile od zajedničkog pretka.



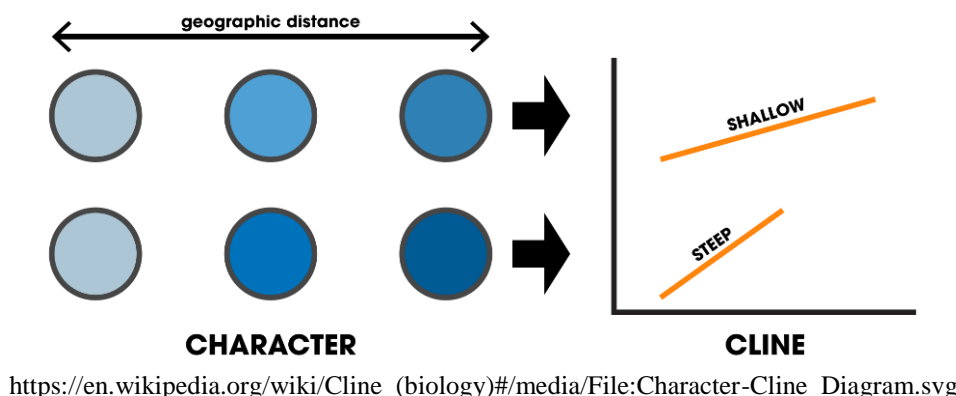
Distribucija vrsta *Triturus cristatus* superspecies. [10.25225/fozo.v61.i3.a4.2012](https://doi.org/10.25225/fozo.v61.i3.a4.2012)

Podvrste se razlikuju po nizu karakteristika koje pokazuju slične obrasce geografskog rasporeda – boja glave, ledja, repa i krila, kao i učestalosti alela na nekoliko enzimskih lokusa.

Podvrste se susreću u tzv. hibridnoj zoni. Sekundarni kontakt je mesto kontakta prethodno prostorno izolovanih i već izdiferenciranih grupa populacija – podvrsta.

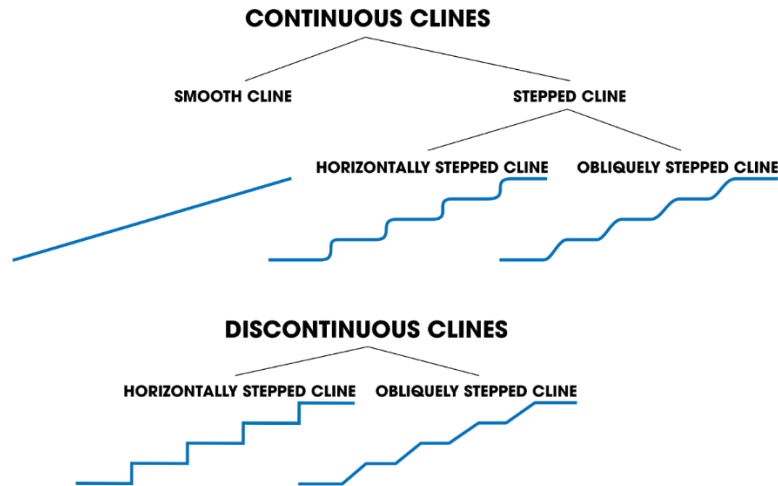
Ovaj kontakt omogućuje potencijal za razmjenu gena, zavisno o tome koliko su reproduktivno izolivane dvije populacije. Populacija koja izumire može ostaviti neke od svojih gena u preživjeloj populaciji ako dođe do hibridizacije. Na primjer, sekundarni kontakt između Homo sapiensa i neandertalaca, kao i Denisovaca, ostavio je tragove njihovih gena u modernom čovjeku.

Klina je postepena promena karakteristike ili učestalosti alela duž geografskog transekta. Opseg ove promjene ogleđa se u nagibu kline.



Neke generalne promjene veličine tela npr kod sisara u odnosu na geografsku širinu tj temperaturu poznate su kao Bergmanovo pravilo. Klina može biti *skokovita*, nagla promena učestalosti alela na primer između dve široko rasprostranjene podvrste.

Prema Huxleyu, kline se mogu klasificirati u dvije kategorije; **kontinuirane kline i diskontinuirane stepenaste kline**. Ove vrste klina karakteriziraju način na koji se genetska ili fenotipska osobina transformira sa jednog kraja svog geografskog raspona vrste na drugi.



[https://en.wikipedia.org/wiki/Cline_\(biology\)#/media/File:Clinal_Variation_by_Huxley.svg](https://en.wikipedia.org/wiki/Cline_(biology)#/media/File:Clinal_Variation_by_Huxley.svg)

Uzrok za nastanak kline:

Kontakt i ukrštanje između dve prethodno izolovane grupe populacija;

Geografska varijabilnost u selekcionom pritisku koji utiče na karakteristiku.

Klina se sastoji od niza susjednih populacija u kojima se određeni karakter postupno mijenja. Dva suprotna kraja niza mogu biti vrlo različita, ali teško ih je nazvati podvrstama zbog nepostojanja geografske izolacije.

Kriterijum za otkrivanje podvrsta je arbitraran, zavisi koliko karakteristika odaberemo za analizu. Dodavanjem sve većeg i većeg broja karakteristika, dobićemo kao rezultat da se svaka populacija značajno razlikuje od svih drugih. Na primer, svaka populacija ljudi više se razlikuje u učestalosti alela od svake druge populacije unutar rase, nego što se rase međusobno razlikuju.

Geografsko variranje reproduktivnih karakteristika u širem smislu odražava stepen reproduktivne izolacije. U prirodi se često uočava da se sintopne populacije prethodno izdiferenciranih grupa populacija (vrsta u nastajanju) više razlikuju u odnosu na prereproduktivne karakteristike nego alotopne. To ukazuje na proces razvoja prereproduktivnih izolacionih mehanizama što takođe prati proces specijacije.

Postreproduktivne karakteristike kao što su variranja u broju i formi hromozoma variraju takođe između populacija tj geografski tj razlikuju se znatno kod vrsta u nastajanju i uzrok su sterilnosti hibrida. Hibridna sterilnost može biti prouzrokovana i genskom diferencijacijom – ne razlikuju se u strukturi hromozoma, ali variraju u mogućnosti stvaranja fertilnog F1 potomstva u laboratoriji.

Ako dve sintopne populacije imaju različite genske fondove, onda obavezno postoji prezigotna, postzigotna ili obe reproduktivne barijere. Kod grupa koje prolaze kroz brz proces specijacije, obično je u pitanju razvoj prereproduktivnih izolacionih mehanizama.

Poluvrste – parapatrične ili simpatrične populacije se nalaze na nekom međustanju procesa specijacije i djelimično su reproduktivno izolovane. Obično hibridiziraju duž hibridne zone koja može postojati dugo ali ne mora biti velike širine (oko 50 km).

Zanimljiva situacija se dešava u narušenim staništima gde dolaze u kontakt vrste koje su međusobno izolovane prezigotnim mehanizmima. Čest slučaj kod biljaka. Promjena uslova u staništu dovodi do narušavanja ekološke komponente koja je činila barijeru za ukrštanje.

Na primjer: *Iris hexagona* raste na otvorenim močvarnim delimično plavljenim staništima; *Iris fulva* naseljava sjenovite ivice potoka. Ukrštanjem daju F1 hibrid koji je delimično fertilan.



Iris hexagona | *I. fulva*. <https://www.indefenseofplants.com/blog/tag/plant+hybrids>