

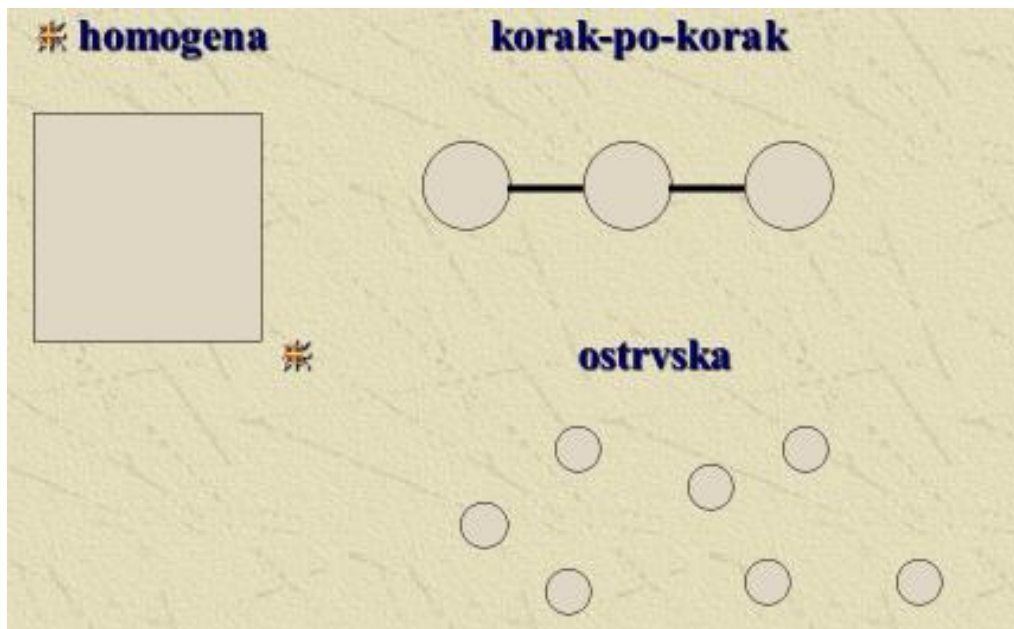
Predavanje 6: Populaciona Struktura i Genetički Drift

Za razliku od osnovnog Hardy-Weinberg-ovog modela, **prirodne populacije** se odlikuju sledećim karakteristikama

- ✳️ Ukrštanje je po principu slučajnosti **-inbriding;**
- ✳️ Populacija je beskonačno velika **-slučajni genetički drift;**
- ✳️ Aleli nisu dodavani iz drugih populacija – **protok gena;**
- ✳️ Geni ne prelaze iz jednog alelskog stanja u drugo - **mutacija;**
- ✳️ Sve jedinke imaju jednake šanse za opstanak i reprodukciju – **prirodna selekcija.**

Struktura populacije

Struktura populacije je prisutnost sistematskih razlika u učestalostima alela između subpopulacija. U populaciji u kojoj se ukrštanje po principu slučajnosti (panmiksija), očekuje se da će učestalosti alela biti otprilike slične između grupa. Međutim, ukrštanje ima tendenciju da da do nekog stepena ne bude neslučajno, što uslovljava nastanak strukture populacije. Na primer, barijera poput rijeke može razdvojiti dvije grupe iste vrste i potencijalnim partnerima otežati prelaz; ako se dogodi mutacija, tokom mnogih generacija ona se može se proširiti i postati uobičajena u jednoj subpopulaciji, dok je u drugoj potpuno odsutna.



Na genetičku strukturu populacije utiču elementi populacione dinamike koji su obuhvaćeni genetičkim sistemom određenog taksona:

- stepen odstupanja od panmiksije
- odnos polova
- efektivna veličina populacije
- stepen migracija
- uzrasna struktura

ŠTA IZAZIVA PROMJENE U GENSKOM FONDU POPULACIJE?

Promjene u genskom fondu populacije su promjene učestalosti različitih tipova gena (=alela).

Promjene u genskom fondu populacije izazivaju različiti evolucionni faktori:

- 1. genetički drift**
- 2. mutacije**
- 3. selekcija**
- 4. protok gena**

1. GENETIČKI DRIFT

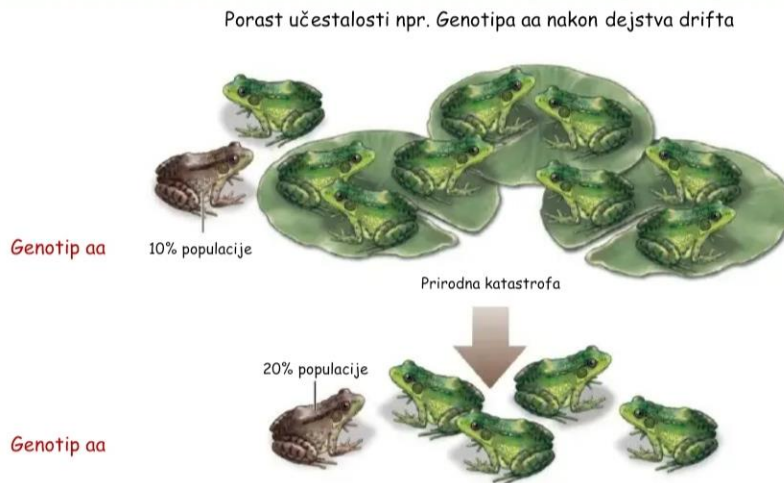
Iako je značenje "slučajnosti" složeno filozofsko pitanje, u nauci se "slučajnost" ili "nasumičnost" odnosi na situaciju u kojoj fizički uzroci mogu rezultirati u bilo kom od nekoliko ishoda, ali mi ne možemo predvidjeti kakav će ishod biti u bilo kojem konkretnom slučaju. Ipak, moći ćemo odrediti VJEROVATNOĆU, a time i FREKVENCIJU (UČESTALOST), jednog ili drugog ishoda. Npr. iako ne možemo predvidjeti pol djeteta, možemo reći sa sigurnošću da postoji vjerovatnoća od 0.5 da će to biti ćerka.

Na skoro sve pojave istovremeno utiču i slučajni, ili stohastički (nepredvidljivi) i neslučajni, ili deterministički (predvidljivi) faktori. Tako je i sa evolucijom. Kao što ćemo vidjeti u sljedećem radu, prirodna selekcija je deterministički, neslučajni proces. U isto vrijeme, postoji mnogo važnih slučajnih procesa u evoluciji.

SLUČAJNI PROCESI U EVOLUCIJI

Udarac asteroida ili drugi uzroci velikih masovnih izumiranja su slučajni događaji koji su imali duboke efekte na životnu istoriju. Jedan od najvažnijih slučajnih procesa u evoluciji je nasumična

fluktuacija u frekvenciji alela ili haplotipova zbog "greške uzorkovanja": **slučajni genetički drift**, Genetički drift i prirodna selekcija su dva najvažnija uzroka zamjene alela. Genetički drift se javlja u svim prirodnim populacijama jer, za razliku od idealnih populacija u Hardy-Weinbergovoj ravnoteži, prirodne populacije su ograničene veličine. Slučajne fluktuacije u frekvencijama alela mogu rezultirati zamjenom starih alela sa novim, što rezultira **neadaptivnom evolucijom**. Dok prirodna selekcija rezultira adaptacijom, genetički drift NE – stoga on nije odgovoran za one anatomske, fiziološke i ostale osobine organizama koje ih osposobljavaju za reprodukciju i opstanak.



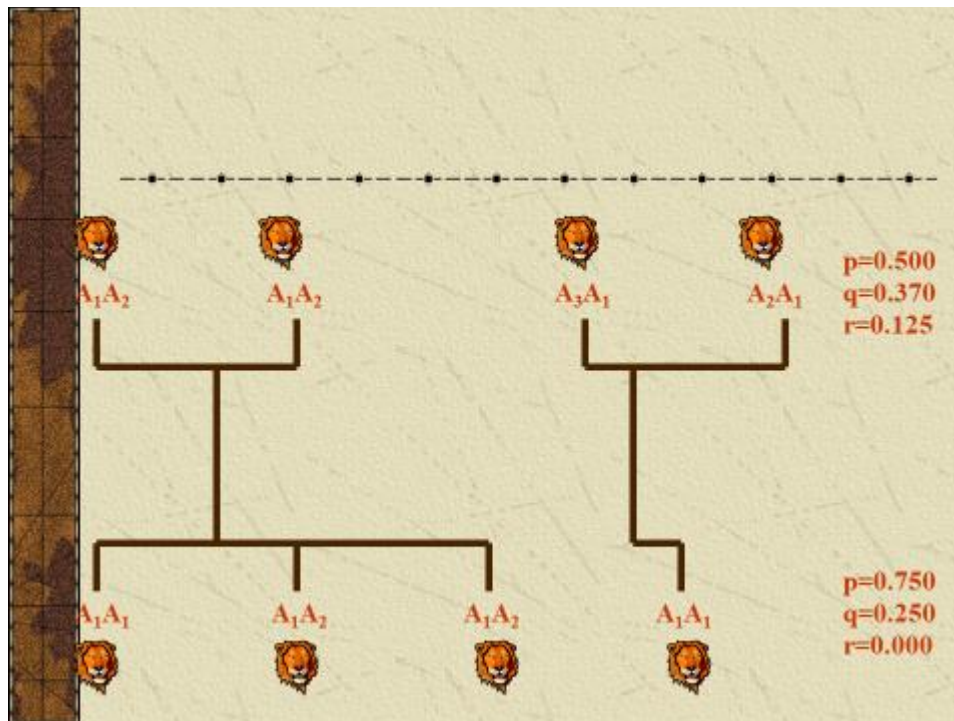
Budući da su sve populacije konačne, aleli na svim lokusima su potencijalno podložni slučajnom genetičkom driftu - ali nisu svi nužno podložni prirodnoj selekciji. Teoriju genetičkog drifta većim dijelom je razvio američki genetičar Sewall Wright (1930.) i japanski genetičar Motoo Kimura (1950.).

GENETIČKI DRIFT KAO GREŠKA U UZORKOVANJU

Zamislimo da se jedna mutacija A_2 pojavi u velikoj populaciji koja je inače A_1 . Ako je veličina populacije stabilna, svaki par koji se reprodukuje ostavlja u prosjeku dva potomka koja prežive do reproduktivnog doba. Iz jednostavnog ukrštanja $A_1A_1 \times A_1A_2$ (postoji samo jedna kopija A_2), vjerovatnoća da će jedan preživjeli potomak oba biti A_1A_1 je $\frac{1}{2}$; vjerovatnoća da će dva preživjela potomka oba biti A_1A_1 je $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ a to je vjerovatnoća da će se A_2 alel izgubiti iz populacije. Možemo pretpostaviti da parovi za reprodukciju variraju nasumično, oko srednje vrijednosti, u broju preživjelih potomaka koje ostavljaju (0, 1, 2, 3,...). U tom slučaju, kako je izračunao Ronald Fisher, vjerovatnoća da će A_2 biti izgubljen, u prosjeku po populaciji, iznosi 0,368. Nakon 127 generacija, vjerovatnoća da će alel biti izgubljen iznosi 0,985. Ova vjerovatnoća, nije mnogo drugačija ako nova mutacija daje blagu prednost - sve dok je rijetka, verovatno će biti izgubljena, samo slučajnim procesom.

U ovom primjeru, frekvencija alela se može promijeniti (na nulu sa frekvencije blizu nule) jer jedna ili nekoliko kopija alela A_2 možda neće biti uključeni u one gamete koje se spojeni u zigote, ili se može desiti da ih ne nose potomci koji prežive da se reprodukuju. Geni uključeni u bilo koju generaciju, da li u novoformiranim zigotima ili u potomcima koji prežive da se razmnožavaju,

predstavljaju **uzorak gena** koje je nosila prethodna generacija. Svaki uzorak je podložan nasumičnoj varijaciji ili **greški uzorkovanja**. Drugim riječima, proporcije različitih tipova objekata u uzorku (u ovom slučaju, A_1 i A_2 aleli) će se vjerovatno razlikovati, slučajnim procesom, od proporcija u skupu objekata iz kojih se uzima uzorak.



Zaključak

Prilikom reprodukcije u populaciji diploidnih seksualnih organizama, naredna generacija genotipova nastaje od UZORKA roditeljskih gameta.

U malim populacijama neki aleli, naročito rietki ($p < 0.05$) ne moraju biti prenešeni u narednu generaciju zbog efekta slučajnosti.

Zbog toga, učestalosti alela u potomačkoj generaciji mogu se razlikovati od učestalosti alela u roditeljskoj generaciji.

Tokom niza generacija, učestalosti alela će na taj način oscilovati slučajno – **SLUČAJNI GENETIČKI DRIFT**.

Pretpostavimo da su frekvencije alela A_1 i A_2 - p i q u svakoj od brojnih nezavisnih populacija, svaka predstavljena sa N jedinki koje se razmnožavaju (predstavljajući $2N$ kopije gena u diploidnoj vrsti). Male nezavisne populacije se zovu **deme (lokalna populacija)** i skup takve populacije se zove **metapopulacija**. Pretpostavljamo da se genotipovi ne razlikuju u preživljavanju ili

reproduktivnom uspjehu, tj. aleli su neutralni u pogledu fitnesa. U svakoj generaciji, veliki broj novorođenih zigota se smanjuje na N jedinki reproduktivne dobi prema mortalitetu koji je slučajan u odnosu na genotip. Na osnovu "greške uzorkovanja", udio A_1 (p) među preživjelima se može promijeniti. Novi p (zovemo ga p') bi mogao imati bilo koju moguću vrijednost od 0 do 1. Među velikim brojem lokalnih populacija, nova frekvencija alela (p') će se, varirati, po principu slučajnosti, oko srednje vrednosti – tj. oko originalne učestalosti, p .

Ako pratimo jednu od lokalnih populacija, u kojejoj se p promijenilo sa 0,5 na, recimo, 0,47, vidimo da se u sljedećoj generaciji može ponovo promijeniti sa 0,47 na neku drugu vrijednost sa više ili manje sa jednakom vjerovatnoćom. Ovaj proces nasumične fluktuacije se nastavlja vremenom. Budući da nikakva stabilizirajuća sila ne vraća frekvenciju alela prema 0,5, vrijednoost p će lutati (drift) ili na 0 ili na 1: alel je ili izgubljen ili fiksiran. (Jednom kad je učestalost alela dostigao ili 0 ili 1, ne može se promijeniti osim ako se drugi alel ne unese u populaciju, bilo mutacijom ili protokom gena iz druge populacije). Učestalost alela kao što vidimo opisuje nasumičnu trajektoriju puta ("random walk").

Baš kao što se učestalosti alela mogu slučajno povećavati kod nekih lokalnih populacija iz generacije u generaciju, može se i smanjivati kod drugih lokalnih populacija. Kao rezultat toga, frekvencije alela mogu varirati među lokalnim populacijama. Varijansa u učestalosti alela među lokalnim populacijama (subpopulacijama) nastavlja da raste iz generacije u generaciju. Neki lokalne populacije dostižu $p = 0$ ili $p = 1$ i više se ne mogu promijeniti. U onim subpopulacijama u kojima se još nije došlo do fiksacija jednog od alela, učestalosti alela nastavljaju da se mijenjaju sa ishodima između 0 i 1 (koji su podjednako vjerovatni). Broj subpopulacija koje su fiksirane za jedan od alela ($p = 0$ ili $p = 1$) nastavljaju da se povećavaju sve dok sve subpopulacije u metapopulaciji ne postanu fiksirane. **Tako lokalne populacije koji su u početku bile genetički identične evoluiraju po principu slučajnosti da bi na kraju imale različite genetske konstitucije.**

EVOLUCIJA GENETIČKIM DRIFTOM

Neki od najvažnijih zaključaka evolucije genetičkim driftom:

- 1. Učestalosti alela (ili haplotipa) fluktuiraju slučajno unutar populacije, i na kraju jedan ili drugi alel postaje fiksiran u populaciji.**
- 2. Zbog toga genetska varijabilnost na lokusu opada i na kraju se gubi. Frekvencija jednog alela se približava 1, frekvencija heterozigota, $H = 2p(1-p)$, opada. Stopa opadanja heterozigotnosti se često koristi kao mjera stope genetičkog drifta unutar populacije.**
3. U svakom trenutku, vjerovatnoća buduće fiksacije alela jednaka je njegovoj učestalosti i nije uslovljena ili određena njegovom prethodnom historijom promjene učestalosti.
4. Ako populacije sa istom početnom frekvencijom određenog alela (p) divergiraju očekuje se da će proporcija p populacije postati fiksirana za taj alel. Proporcija $1-p$ populacije postaje fiksirana za alternativne alele.
5. Ako je alel upravo nastao mutacijom i predstavljen je samo jednim među $2N$ kopije gena u populaciji, njegova učestalost je:

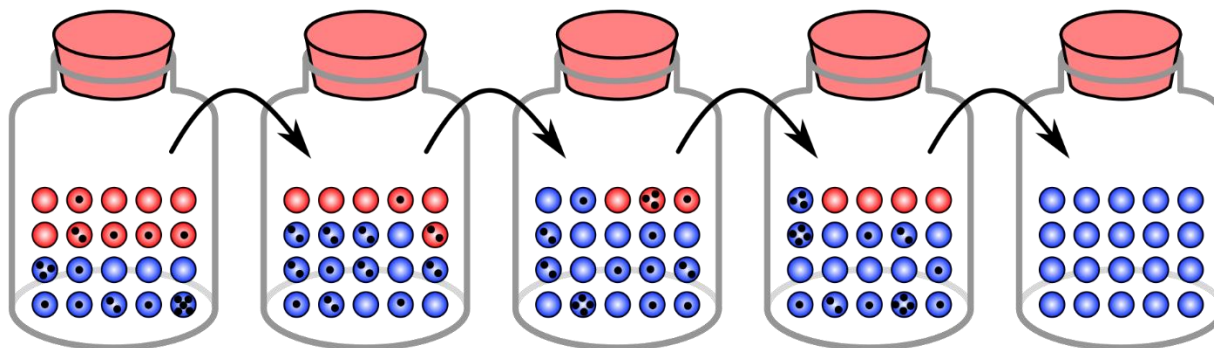
$$p_t = 2/N$$

i to je njegova vjerovatnoća da će dostići $p=1$. Jasno je da je veća vjerovatnoća da će postati fiksiran u manjoj nego u velikoj populaciji. Štaviše, ako se ista mutacija pojavi u svakom od brojnih lokalnih populacija, svake veličine N , mutacija bi na kraju trebala biti fiksirana u odnosu $1/(2N)$ od ukupnog broja lokalnih populacija. *Slično, od svih novih mutacija (na svim lokusima) koje nastaju u populaciji, proporcija $1/2N$ će eventualno biti fiksirana.*

6. **Zamjena alela genetičkim driftom se odvija brže u malim nego u velikim populacijama.** U diploidnoj populaciji, prosječno vrijeme do fiksacije novonastalog neutralnog alela u prosjeku je $4N$ generacije. To je dugo vrijeme ako je u pitanju velika populacija (N).

7. Među nizom inicijalno identičnih lokalnih populacija, prosječna frekvencija alela (p) se ne mijenja, ali pošto se frekvencija alela u svakoj lokalnoj populaciji mijenjaju, na kraju podođu 0 ili 1, frekvencija heterozigota (H) opada na 0 u svakoj lokalnoj populaciji, i u metapopulaciji u cjelini.

8. Kao što niskofrekventni povoljan alel može biti izgubljen iz populacije genetičkim driftom, blago nepovoljan alel može povećati učestalost genetičkim driftom i može čak postati fiksiran.



Simulacija djelovanja genetičkog drifta: proces fiksiranja plavog "alela" (odnosno eliminacije crvenog) tokom pet generacija

EFEKTIVNA VELIČINA POPULACIJE

Do sada predstavljena teorija odnosili su se na populaciju N odraslih jedinki koje se razmnožavaju. Međutim, ako mjerimo realni broj (N) odraslih u realnim populacijama, taj broj (Realna veličina) može biti veći od broja koji zapravo doprinosi genofondu sljedeće generaciji. **Realna veličina populacije** (N) obično je veća od njenog efektivno reproduktivnog dijela: N_e .

Na primjer, među fokama, samo nekoliko dominantnih mužjaka razmnožava se sa svim ženjkama u populaciji tako da aleli koje mužjaci nose nesrazmjerno doprinose sledećoj generaciji; sa genetske tačke gledišta, neuspješni subdominantni mužjaci praktično i ne postoje. Drugim riječima, populacija je zapravo manja nego što se čini.

Efektivna veličina populacije (označena N_e) je broj jedinki koje bi trebale biti u idealiziranoj populaciji da bi se proizvodilo sličan broj potomaka kao realnoj populaciji od interesa. **Efektivna veličina populacije stvarne populacije je broj jedinki u idealnoj populaciji (u kojoj se svaka odrasla jedinka razmnožava) u kojoj bi stopa genetskog drifta (mjerena po stopi opadanja**

heterozigotnosti) bila ista kao i u stvarnoj populaciji. U nekim jednostavnim slučajevima, ova efektivna veličina populacije je jednaka broju reproduktivno sposobnih jedinki u realnoj populaciji. Na primjer, ako imamo 10.000 odraslih jedinki u populaciji, ali samo 1.000 njih se uspješno reprodukuje, genetički drift se odvija istom brzinom kao da je veličina populacije 1000 jedinki, i to je efektivna veličina populacije, N_e .

Ovu efektivnu veličinu populacije matematički je definisao Haldane (1939) kao

$$N_e(v) = 4N/(V_k+2),$$

gde je N veličina populacije dobijena cenzusom, a V_k varijansa broja gameta koje proizvede roditeljska generacija.

Kada je reproduktivni uspeh jedinki slučajan i veličina populacije ne varira, $V_k = k = 2$ i $N_e(v) = N$. Međutim, u realnim populacijama, $N_e(v) < N$, zbog variranja odnosa polova u populaciji kao i variranja reproduktivnog uspjeha između jedinki istog pola.

Efektivna veličina populacije može biti manja od realne veličine populacije iz nekoliko razloga:

1. Varijacije u broju potomaka koje proizvode ženke, mužjaci ili oboje smanjuju N_e .

Variranje veličine porodica

(razlike između jedinki u ukupnom broju realizovanih potomaka tokom života):

$$N_e \sim 4N/(V_k + 2)$$

U stabilnim populacijama monogamnih vrsta gde je prisutno slučajno ukrštanje, srednja veličina porodice (k) = 2, a varijansa (V_k) = 2

$$N_e/N \text{ idealno} = 4/(2 + 2) = 1$$

$$V_k=6.74 \quad N_e/N \sim 4/(6.74 + 2) = 0.46$$

2. Slično, odnos polova različit od 1:1 smanjuje efektivnu veličinu populacije.

Nejednak odnos polova:

$$N_e = (4 \times N_{ef} \times N_{em}) / (N_{ef} + N_{em})$$

$$N_{ef}=100$$

$$N_{em}=1$$

$$N_e = (4 \times 100 \times 1) / (100 + 1) = 400/101 = 3.96 \text{ jedinki}$$

$$N_e = 3.96$$

$$N = 101 \quad N_e = 3.96/101 = 4\% \text{ od } N$$

3. Prirodna selekcija može smanjiti N_e povećanjem varijacije u broju potomaka; na primjer, ako veće jedinke imaju više potomaka od manjih, stopa genetičkog drifta može se povećati na svim

neutralnim lokusima jer manje jedinke manje doprinose broju genskih kopija u uzastopnim generacijama.

4. Ako se generacije preklapaju, potomci se mogu pariti sa roditeljima, a pošto ovi parovi nose identične kopije istih gena, efektivni broj gena koji se prenose je smanjen.

5. Možda najvažnije, **fluktuacije u veličini populacije smanjuju** N_e . Na primjer, ako je broj odraslih jedinki koji se reprodukuju u pet uzastopnih generacija 100, 150, 25, 150 i 125, N_e je približno 70 a ne aritmetičke sredina (110).

$$N_e \sim t / \sum(1/N_{ei})$$

N_{ei} = N_e i-te generacije; N_e = N_e na duge staze

$$N_{e1} = 150\ 000$$

$$N_{e2} = 20 \quad \text{prosečna } N_e \text{ za 3 generacije} = 100\ 006$$

$$N_{e3} = 150\ 000$$

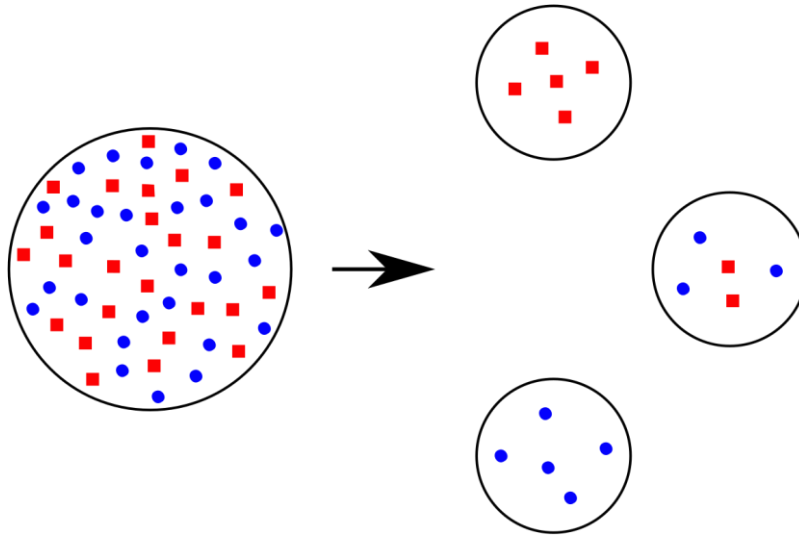
$$N_{ei} = 3 / (1/150\ 000 + 1/20 + 1/150\ 000) = 60$$

$$60 = 6\% \text{ procenjene srednje } N_e \text{ za 3 generacije}$$

Vrijednosti N_e su procijenjene za mnoge vrste, posebno populacija vrsta koje su ugrožene. Na primjer, *Tympanuchus cupido* je skoro istrebljena u svom staništu u centralnoj Sjevernoj i opstaje samo kao fragmentisana populacija. Broj alela i haplotipovi mtohondrijalne DNK (mtDNA) ove vrste su smanjili tokom zadnjih 50 godina, dok je efektivna veličine lokalnih populacija ($N_e = 15\text{--}32$ ptice u svakoj oblasti) je samo deseti dio njene realne veličine (Johnson et al. 2004). Odnos kratkoročnih efektivnih veličina populacije prema realnoj veličini populacije (N_e/N) kod vrste ribe crveni bubanj (*Sciaenops ocellatus*), u Meksičkom zalivu procijenjen na osnovu promjena u frekvencijama alela, i iznosi samo 0,001. Razlog je vjerovatno što su neki od estuara u kojima se razvijaju larve ove vrste mnogo manje produktivnije od drugih. Uporedivi odnos za dugotrajni N_e/N , zasnovan na heterozigotnosti, je čak red niže. Generalno, odnos N_e/N je u prosjeku oko 0,10 do 0,14 (Frankham 1995; Palstra i Ruzzante 2008; Slika 10.6)

EFEKAT OSNIVAČA

Ograničenja u veličini kroz koja populacije mogu proći naziva se **efekat uskog grla**. Usko grlo nastaje kada se nova populacija uspostavi od malog broja kolonista, ili **osnivača**. Zato što su osnivači mali uzorak iz izvorne populacije, frekvencije alela u novoj populaciji mogu se razlikovati od onih u izvornoj populaciji. Rezultirajući slučajni genetički drift se često naziva se **efektom osnivača**. Ovu pojavu je prvi put u potpunosti je objasnio Ernst Mayr 1942. koristeći postojeće teorijske radove kao one koje je ranije objavio Sewall Wright. Ako nova populacija brzo naraste do velike veličine, učestalost frekvencije alela (a samim tim i heterozigotnost) vjerovatno neće biti značajno promijenjena u odnosu na izvornu populaciju (iako se neki rijetki alele možda neće naći kod osnivača). Međutim, ako kolonija ostane mala, genetički drift će promijeniti frekvenciju alela i smanjiti genetičku varijabilnost. Ako kolonija opstane i dalje raste, nove mutacije eventualno mogu da obnove heterozigotnost na viši nivo. Koncept osnivačkih efekata ima važno mjesto u teoriji evolucije, posebno u vezi sa specijacijom.



Jednostavna ilustracija efekta osnivača. Originalna populacija je na lijevoj strani sa tri moguće osnivačke populacije na desnoj strani. https://bs.wikipedia.org/wiki/Efekt_osniva%C4%8Da#/media/Datoteka:Founder_effect.svg

Na slici je prikazana originalna matična populacija koja ima gotovo jednak broj jedinki koje su označene plavom i crvenom bojom. Tri manje osnivačke populacije pokazuju da u jednoj ili drugoj može dominirati jedan od ovih fenotipova (efekat osnivača), zbog slučajnosti uzorka originalne populacije.

Zapamtiti!

Smanjenje veličine populacije naziva se “efekat uskog grla” (bottleneck effect)

Osnivanje nove populacije od malog broja jedinki naziva se “efekat osnivača” (founder effect)

2. MUTACIJE

Kao što smo napomenuli gore još jedan evolucionni gaktor koji dovodi do promjene u genskom fondu populacije su mutacije.

Genetička varijabilnost predstavlja sposobnost genetičkog materijala da se mijenja čime se postiže njegova ogromna raznovrsnost. Postizanje varijabilnosti u svim fazama delovanja gena i na svim nivoima živog sveta (jedinka, populacija, vrsta i dr.) osnovni je cilj nasleđivanja i upravo su tome prilagođeni glavni genetički mehanizmi. Nasleđivanje nije » kruto « umnožavanje postojećih osobina već održavanje sposobnosti prilagođavanja promenljivim uslovima životne sredine.

Genetička varijabilnost nastaje mutacijama.

Dešavanje mutacija nije adaptacija već neizbježan fizičko-hemijski efekat replikacije DNA.

Genetičke mutacije mogu imati pozitivne, negativne ili neutralne uticaje ma adaptivnu vrijednost. Ova varijabilnost se relativno lako propagira u nizu sukcesivnih generacije, usmjerena putem prirodnog odabiranja.

Da bi nova mutacija postala fiksirana u populaciji potrebno je, u prosjeku, $4N_e$ generacija.

❖ $N_e=1000$ $4N_e=4000$ generacija

Ako su mutacije selektivno neutralne, neke od njih će povećati svoju učestalost u populaciji pute genetičkog drifta.

❖ **Vjerovatnoća fiksacije $=1/2N_e$.**

Inbriding

Inbriding je formiranje reproduktivnih veza organizama koji su genetički srodni, za razliku od **autkrosinga**, koji se odnosi na parenja natprosječno genetički nesrodnih jedinki. U populacionoj genetici, međutim, inbridingom se smatra svaka ona reproduktivna veza u kojoj su parovi genetički sličniji od populacionog prosjeka.

Najčešće se jednostavno definiše kao češće parenje sa srođnicima.

Posljedica inbridinga je povećana homozigotnost, što može povećati šanse za potomstvo bude pogođeno recesivnom ili štetnom osobinom.

❖ **Inbridna populacija – je ona populacija u kojoj je veća vjerovatnoća da je jedinka autozgot nego u panmiktičnoj populaciji.**

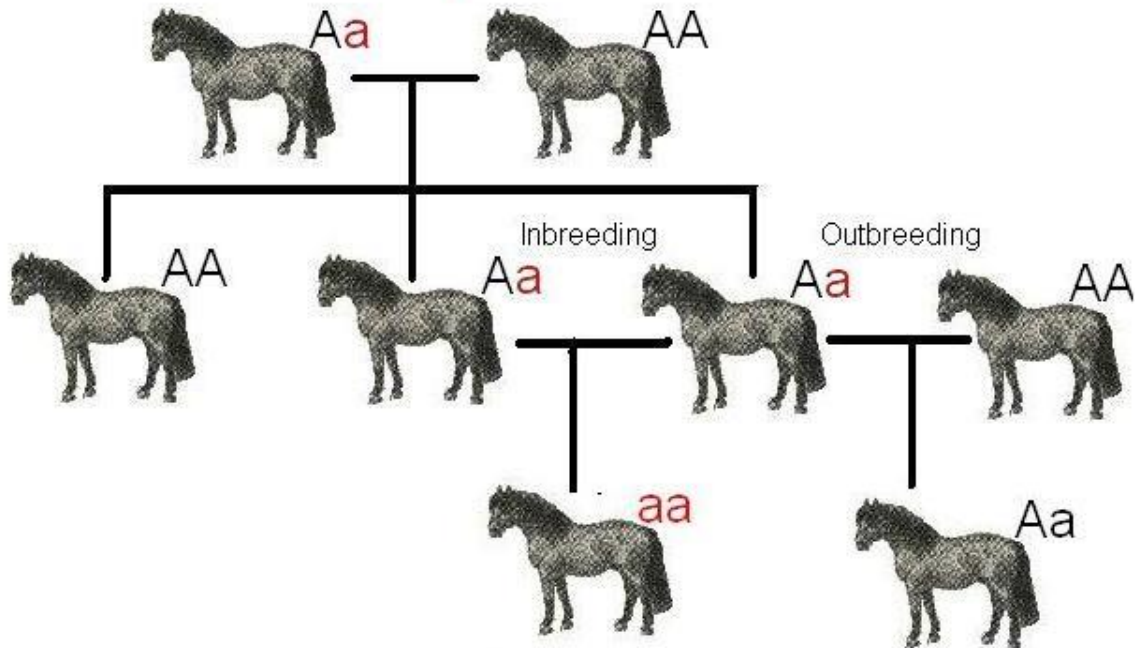
Posledica inbridinga je smanjenja biološke adaptivne vrijednosti populacije (ovo se naziva inbriding depresija), što smanjuje sposobnost jedinki da prežive i razmnožavaju se.

Inbridna depresija se definiše se kao pad učestalosti heterozigotnih genotipova u populaciji.

Inbriding može biti rezultat reprodukcije genetički blisko povezanih heterozigotnih jedinki, koje imaju 25% izgleda da dobiju potomke sa recesivnim osobinama, koje se ispoljavaju kao štetne. Homozigotni genotipovi recesivnih osobina u potomstvu mogu nastati samo ako su recesivni aleli prisutni u genomu oba roditelja, a genetički sličniji roditelji imaju veće izgleda da su heterozigoti (koji se fenotipski ne razlikuju od dominantnih homozigota). Primjer inbridne depresije je prikazan na šemi ispod. U ovom slučaju, recesivna osobina ima negativne efekte. Da bi se fenotip ispoljio,

gen mora biti recesivan homozigot aa , jer u genotipu Aa , A preuzima dominaciju nad a i a nema nikakvog efekta.

A = Dominant allele a = Recessive deleterious allele



Primjer depresije usljed inbridinga.

https://bs.wikipedia.org/wiki/Inbridin%C5%A1ka_depresija#/media/Datoteka:Shetland_pony_inbred.jpg

Drugi mehanizam odgovoran za inbridnu depresiju je prednost heterozigota u odnosu na homozigote, što je poznato kao superdominantnost. To može dovesti do smanjenja fitnesa populacije sa mnogim homozigotnim genotipovima, čak i ako nisu štetni. Čak i dominantni aleli rezultiraju smanjenjem fitnesa, ako su prisutni homozigotnom stanju.

Biološki fitnes populacije se odnosi na njenu sposobnost da preživi i reproducira se. Depresija usled inbridinga je često rezultat populacijskog genetičkog **uskog grla**, tj. genetičkog drifta. U principu, što je u populaciji ili genima veća genetička varijabilnost, manje su šanse da će biti pod uticajem inbridne depresije.

Posledice depresije su:

-smanjenje heterozigotnosti

-smanjenje reproduktivnog uspeha

-povećanje mogućnosti izumiranja populacije

KOEFICIJENT INBRIDINGA (F) se definiše verovatnoća da su aleli istog lokusa kod jedne jedinke identični po porijeklu

$$0 < F < 1$$

Definiše se kao je relativno smanjenje heterozigotnosti u populaciji usled *inbridinga*.

$F = (2pq - H)/2pq$ gde je $2pq (= H_0)$ očekivana, a H dobijena vrijednost.

	alozigoti	autozigoti	učestalost genotipova
※ A1A1	$p^2(1-F) +$	pF	$= p^2 + Fpq = D$
※ A1A2	$2pq(1-F)$		$= 2pq(1-F) = H$
※ A2A2	$q^2(1-F) +$	qF	$= q^2 + Fpq = R$
※	$H = H_0 (1-F)$		
※	$F = (H_0 - H)/H_0$		

Dole je dat primjer izračunavanja koeficijenta inbrodinga kod vrste kalifornijskog kondora.

Inbriding – Kalifornijski kondor/lokus za hondrodistrofiju
 učestalost recesivnog letalnog alela u populaciji $dw=0.17$

Očekivane učestalosti genotipova:

Populacija	Genotipovi			
	F	+/+	+/dw	dw/dw
Slučajno ukrštanje		0.6889	0.2822	0.0289†
Delimičan inbriding (F=0.25)		0.7242	0.2116	0.0642†

zaključku inbridna depresija:

- ✳️ **Potencijalna opasnost za male populacije, može biti eliminisana u veoma malim uzgojnim populacijama.**
- ✳️ **Strategija: otklanjanje štetnih alela pomoću niskog stepena ukrštanja u srodstvu**

3. SELEKCIJA

Kao treći evolucionni faktor koji izaziva promjene u genskom fondu populacije naveli smo selekciju.

Selekcija je favoriziranje ili eliminiranje određene osobine ili alela unutar populacije. Ovaj faktor evolucije omogućava da određeni fenotipovi imaju tendenciju da budu reproduktivno uspješniji, što znači da ostavljaju više potomaka i svojih gena u narednu generaciju nego što rade drugi. Kada ove osobine imaju genetičke osnove, odabir može povećati njihovu prevalenciju jer potomci će naslijediti gene koji kontroliraju osobine njihovih roditelja.

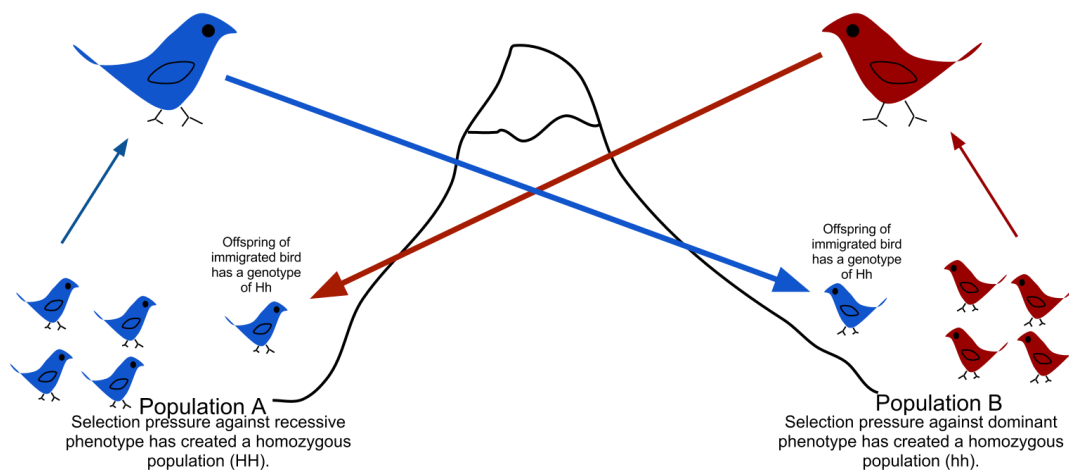
- ❖ **“Bilo koji proces u populaciji koji menja učestalost alela na usmjeren način, bez promjene genetičkog materijala (mutacije) ili introdukcije spolja (imigracije).”**
Sewall Wright
- ❖ **“Bilo koja dosledna promjena adaptivne vrednosti medju fenotipski različitim biološkim entitetima.”**
Douglas Futuyma

4. PROTOK GENA

Sledeći evolucionni faktor **protok gena** ili često označen kao **Genetička izolacija** (lat. *isolare* = osamiti), odnosi se na onemogućavanje slobodnog protoka gena (en. *gene flow*), jer sprečava slučajno parenje (sklapanje brakova) i slobodnu razmjenu genetičkog materijala među pojedinim grupama individua. Time se ograničava ili potpuno isključuje osnovni preduslov genetičkog jedinstva vrste i adaptivne integracije genskih fondova njenih postojećih (sub)populacija.

Tok gena je transfer alela iz jedne populacije u drugu, putem migrirajućih jedinki.

- ❖ **Jedinke koje u populaciju dolaze iz drugih populacija (imigranti) ne moraju obavezno biti uspješni u smislu da će uspeti da svoje alele "pridodaju" "gostinskom" genofondu.**
- ❖ **Protok gena predstavljamo prosječnim brojem migranata po generaciji (Nm), gde je N veličina populacije, a m proporcija jedinki razmjenjenih između populacija po generaciji.**
- ❖ **Protok gena doprinosi “homogenizaciji” populacija unutar vrste i može povećati gensku raznovrsnost populacije**



U ovom primjeru, jedna od ptica iz populacije A migrira u populaciju B (i obrnuto). Ako imaju rijetke dominantne alele koje parenjem prenose i ugrađuju u drugu populaciju, oni se relativno brzo ispolje. Ekspresija recesivnih alela je moguća samo kod recesivnih homozigota.

Modeli

1. **Kontinentalno- ostrvski model** se bazira na prelasku jedinki migranata iz jedne velike populacije (kontinentalna populacija) u malu ostrvsku populaciju. Ostrvska populacija je mala, pa efekat prelaska njenih emigranata na promjenu genske strukture kontinentalne populacije se može zanemariti. Međutim, efekat imigranata na učestalost alela i genotipova ostrvske populacije je slučajna. Rezultat migracije i protoka gena je: a - uvođenje novog alela u ostrvsku populaciju što dovodi do povećanja genetičke varijabilnosti, b - vremenom dolazi do smanjenja genetičke diferencijacije koja je postojala između te dve populacije (vremenom genetička struktura ostrvske populacije postaje slična kontinentalnoj populaciji). 2. **Ostrvski model** zasniva se na pojavi kada se jedna velika populacija podijeli na veći broj geografski razdvojenih manjih populacija (npr. ostrva jednog arhipelaga). Model polazi od pretpostavke da između svih subpopulacija postoji ista stopa razmjere gena (m). Pretpostavlja se da su subpopulacije dovoljno velike da je efekat genetičkog drifta mali. 3. **Model korak po korak**- (mutacija je zavisna od izolacije) obuhvata one slučajevne populacione struktuiranosti kada migracija postoji samo između susjednih subpopulacija.

Protok gena je faktor usmjeren ka minimiziranju i smanjenju genetičke divergencije između subpopulacija

Ako su aleli selektivno neutralni:

F_{st} - indeks fiksacije (Mjera varijacije frekvencije alela među različitim populacijama), može se koristiti za kvantifikaciju genetičke diferencijacije subpopulacija. Mjeri se odstupanje genotipova (heterozigota) od očekivanih HW- ovih učestalosti, Nm - apsolutni broj migranata koji prelaze u jednu subpopulaciju svake generacije. $Nm = 0$, $F_{st} = 1$; kompletna genetička izolacija između populacija.

$$F_{ST}=1/(4Nm+1)$$

- ❖ $Nm > 0.5$ model “izolacija putem distance”
- ❖ $Nm < 0.5$ ostrvski model populacione organizacije

$Nm \gg 1$; nema genetičke diferencijacije ostrvske pop. $Nm = 0.25$; jedan migrant svake četvrte generacije; $Nm = 0.5$; jedan migrant svake druge generacije $Nm = 1$; jedan migrant po generaciji $Nm = 2$; dva migranta po generaciji. Rijetki aleli koji su prisutni u jednoj subpopulaciji, a odsutni u drugoj nemaju uticaja na F_{ST} (jer su rijetki i vjerovatno neće biti deo gen materijala koji migranti integrišu u gen fond starosedelačke subpop). Zato rijetki aleli će i dalje ostati prisutni samo u jednoj ili više lokalnih subpopulacija sve dok se njihova sekvenca ne poveća toliko da bude dovoljna da bi i dati aleli mogli da se prenesu migracijom. Alel koji je prisutan samo u jednoj subpopulaciji može poslužiti za kvantifikovanje stope migracija i zove se JEDINSTVENI ili PRIVATNI ALEL.