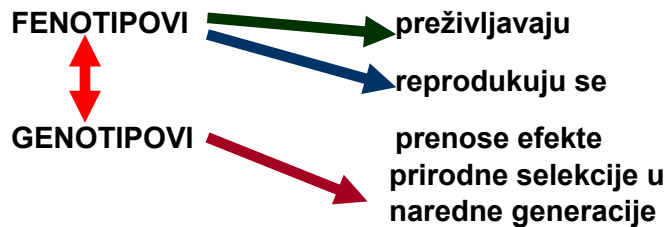


Predavanje 8: Prirodna Selekcija

Prirodna selekcija je najvažniji koncept u teoriji evolucionih procesa. **Prirodna selekcija – diferencijalni reproduktivni uspjeh** – je u osnovi veoma jednostavan koncept. Na ishod **reproduktivnog uspjeha** utiče ne samo okruženje, već i genetski faktori kao što su rekombinacija i odnos između **fenotipa i genotipa**.



Darwin je u potpunosti shvatio da bi potpuna teorija evolucionih promjena zahtjevala razumjevanje mehanizma nasleđivanja. To razumevanje je počelo da se razvija tek 1900. godine, kada je Mendelov rad ponovo otkriven. Moderna evolucionarna teorija je počela da se razvija kada je razumjevanje Mendelove genetike sintetizovano sa Darwinovom teorijom selekcije. „**Genetička teorija prirodne selekcije**“ (kako je populacioni genetičar R. A. Fisher nazvao svoju knjigu iz 1930. godine) je ključni kamen savremene evolucione teorije.

Da bi razumjeli genetičku osnovu prirodne selekcije, važno je imati na umu sledeće važne stavke o prirodnoj selekciji:

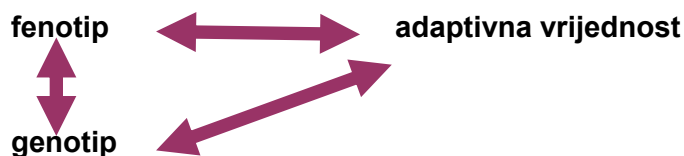
- **Prirodna selekcija nije isto što i evolucija.** Evolucija je proces u dva koraka:
 - I. **Nastanak genetičke varijabilnosti putem mutacije i rekombinacije;**
 - II. **Promjena u obrascu varijabilnosti tj. zamjena jednih genotipova drugim,** koje su uzrokovane uglavnom genetskim driftom ili prirodnom selekcijom. Ni prirodna selekcija ni genetski drift ne objašnjava porijeklo varijacije.
- **Prirodna selekcija je različita od evolucija prirodnom selekcijom.** U nekim slučajevima, selekcija se dešava – to jest, u svakoj generaciji, genotipovi se razlikuju po preživljavanju ili plodnosti – ali proporcije genotipova i alela ostaju iste od jedne generacije do druge, odnosno nema evolucione promjene.
- Iako se može reći da prirodna selekcija postoji kad god različiti fenotipovi variraju u prosječnoj reproduktivnoj uspešnosti, **prirodna selekcija ne može imati nikakav evlucioni efekat** osim ako fenotipske razlike nijesu nasleđene, odnosno **ako različiti fenotipovi ne proističu iz različitih genotipova**. Zbog toga je korisno opisati reproduktivni uspjeh, ili sposobnost, genotipova, iako se genotipovi razlikuju po sposobnosti samo zbog razlika u fenotipu.
- Karakteristika se ne može razviti prirodnom selekcijom osim ako ta osobina ne utiče na reprodukciju ili preživljavanje. **Prirodna selekcija je varijabilnost u prosječnom reproduktivnom uspehu (uključujući i preživljavanje) među fenotipovima.**

Za razliku od genetičkog drifta, inbrdinga i protoka gena, koji deluju istom brzinom na svim lokusima u genomu, promjene učestalosti alela izazvane prirodnom selekcijom kod vrsta koje se seksualno razmnožavaju odvijaju se uglavnom nezavisno na različitim lokusima. Štaviše, različite karakteristike vrste evoluiraju različitim brzinama (mozaička evolucija), kao što bismo

očekivali ako prirodna selekcija dovodi do promjena u određenim osobinama dok druge ostavlja konstantnim.

Adaptivna vrijednost (Fitness)

Osim ako nije drugačije naznačeno, sljedeća rasprava o prirodnoj selekciji tiče se selekcije na nivou pojedinačnih organizama u populacijama koje se seksualno razmnožavaju. Posljedice prirodne selekcije zavise od (1) **odnosa između fenotipa i adaptivne vrijednosti** i (2) **odnosa između fenotipa i genotipa**. Ovi odnosi utiču na (3) **odnos između adaptivne vrijednosti i genotipa**, koji određuje (4) **da li će doći do evolucione promjene ili ne**.



Modeli selekcije

Različiti načini na koje adaptivna vrijednost varira između različitih genotipova na lokusu su **modeli selekcije**, koji imaju različite evolucione ishode. Označimo adaptivnu vrijednost genotipa sa w . Pretpostavimo da postoje dva alela (A_1, A_2) na lokusu, adaptivna vrijednosti tri genotipa

A_1A_2 , A_1A_1 i A_2A_2 su označeni sa w_{11} , w_{12} i w_{22} .

Kažemo da je **selekcija usmjerena** ako je $w_{11} \geq w_{12} > w_{22}$.

Ako heterozigotnost ima najveću adaptivnu vrijednost ($w_{11} < w_{12} > w_{22}$) kaže se da je lokus OVERDOMINANTAN,

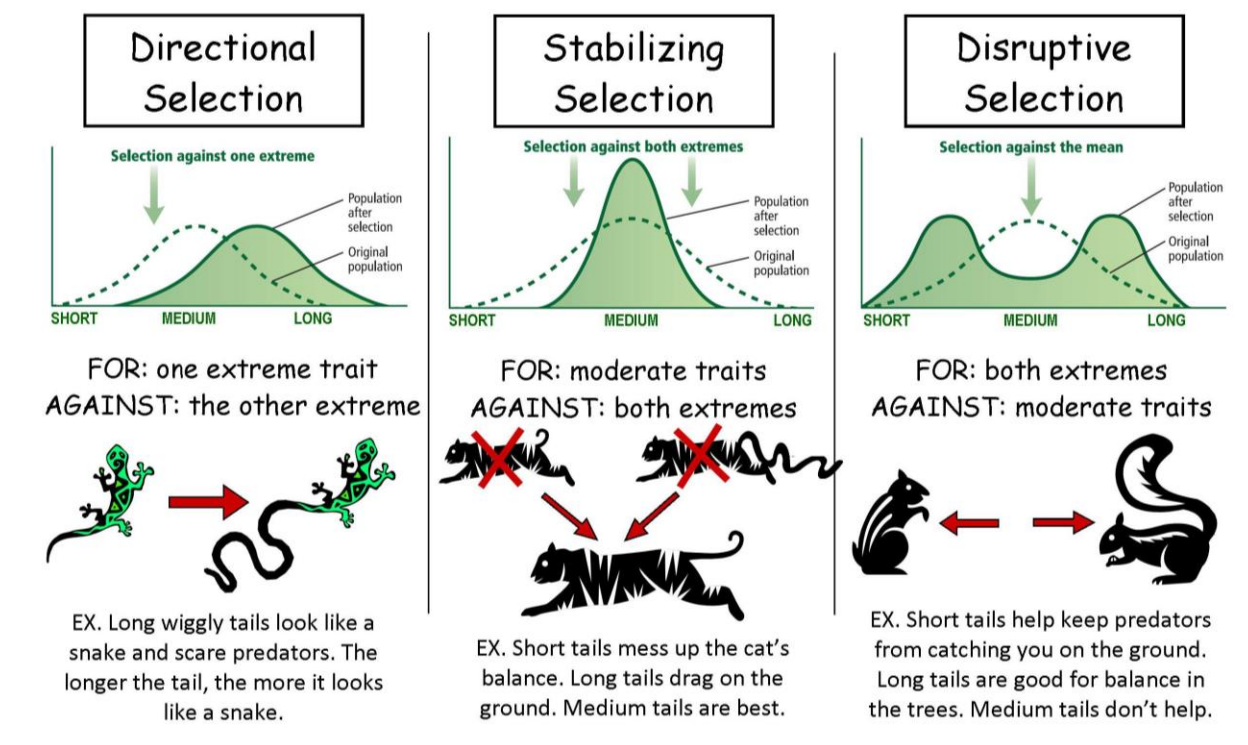
a ako ima najnižu sposobnost ($w_{11} > w_{12} < w_{22}$), lokus je UNDERDOMINANTAN.

U slučaju usmjerene selekcije, nepovoljan alel (A_2 , u datom primeru) se smanjuje u učestalosti i može biti potpuno eliminisan, a za selekciju na ovom alelu se ponekad kaže da je **pročišćavajuća** (eng. purifying).

Za kvantitativnu (kontinuirano promenljivu) osobinu, kao što je veličina, **selekcija je usmjerena** ako fenotipovi imaju veću (ili manju) adaptivnu vrijednost od prosječnog fenotipa. Selekcija je **stabilizirajuća** ako prosječni fenotip u populaciji ima najveću adaptivnu vrijednost, ili **disruptivna** ako dva ili više fenotipa imaju veću adaptivnu vrijednost nego intermedijari između njih.

Koji genotip ima najveću adaptivnu vrijednost pod datim modelom (režimom) selekcije zavisi od odnosa između fenotipa i genotipa. Na primjer, pri usmjerenoj selekciji za veću veličinu tijela, genotip A_1A_1 bi imao najveću adaptivnu vrijednost kada bi on bio najveći (imao najveću veličinu), ali A_1A_2 bi bio favorizovan ako bio on bio veći od oba homozigota. Ova razlika bi imala važne evolucione rezultate: populacija bi postala fiksirana za fenotip koji je najveći ako je homozigot taj koji ima najveće dimenzije, ali ne i ako je heterozigot taj koji je najveći.

Odnos između fenotipa i adaptivne vrijednosti može zavisi od okruženja, pošto se **OPTIMALNI (najprilagođeniji) fenotip** često razlikuje pod različitim uslovima sredine. Takođe, zavisi od toga kako su srednja vrijednost karaktera i njegova varijabilnost raspoređene u odnosu odnos adaptivna vrijednost/fenotip. Na primjer, ako je srednja veličina tijela ispod optimuma, veličina tijela će biti selekcionirana usmjerenom selekcijom dok ne dostigne (bar približno) optimum, nakon toga će selekcionisana putem stabilizirajuće selekcije.



Definicija adaptivne vrijednosti

Adaptivna vrijednost genotipa se definiše kao **prosječni životni doprinos jedinki tog genotipa populaciji nakon jedne ili više generacija, mjereno na istom stupnju životnog ciklusa**.

Često je dovoljno da se izmjeri adaptivna vrijednost kao prosečan broj jaja ili potomaka jedne generacije. Ova mjera, takođe nazvana **reproduktivni uspeh**, uključuje ne samo prosječan broj potomaka proizvedenih reproduktivnim procesom, već i broj potomaka koji prežive do reproduktivne starosti.

Adaptivna vrijednost se najlakše konceptualizuje za populaciju koja se aseksualno razmnožavaju (parenogenetske) u kojoj se sve odrasle jedinke razmnožavaju samo jednom, sve u isto vreme (generacije koje se ne preklapaju), a zatim umiru, kao kod nekih partenogenetičkih žižaka i drugih insekata koji žive tokom jedne vegetacione sezone.

Pretpostavimo da u populaciji takvog organizma, koju čine samo ženke, udeo jaja genotipa A koja prežive do reproduktivne dobi iznosi 0,05, a da svaka reproduktivna odrasla osoba položi u proseku 60 jaja (Fekunditet). Adaptivna vrijednost genotipa A je (proporcija preživjelih) x (prosječan fekunditet) = $0.005 \times 60 = 3$. Ovaj broj znači da populacija sastavljena od ovog genotipa porasla za faktor 3 po generaciji. Ova vrijednost se naziva **ukupna brzina rasta populacije**, i označava se sa R .

Genotip A: 60 jaja

5% preživljavanje

$$AV(A) = 0.05 \times 60 = R_i = 3$$

apsolutna AV (A)

Genotip B: 40 jaja

10% preživljavanje

$$AV(B) = 0.1 \times 40 = R_i = 4$$

apsolutna AV (B)

UKUPNA BRZINA RASTA POPULACIJE R

$$R = pR_A + qR_B$$

Na sličan način se određuje vrijednost R za genotip B.

Per capita (obračunata po jedinki) stopa rasta, R_i , svakog genotipa i je **apsolutna adaptivna vrijednost** tog genotipa. **Relativna adaptivna vrijednost** genotipa, W_i , je njegova vrijednost R u odnosu na vrijednost nekog referentnog genotipa. Prema konvenciji, referentni genotip je onaj sa najvećim R_i , kome je dodeljena vrijednost relativne adaptivne vrijednosti od 1,0.

Genotip A: 60 jaja

5% preživljavanje

$$R_A = 3$$

$$p = 0.2$$

$$pR_A = 0.6$$

ukupna brzina

rasta populacije

Genotip B: 40 jaja

10% preživljavanje

$$R_B = 4$$

$$q = 0.8$$

$$qR_B = 3.2$$

$$R = pR_A + qR_B = 3.8$$

$$W_i = R_i / R_{i_{\max}}$$

relativna AV genotipa

$$W_A = 3/4 = 0.75 \quad W_B = 1$$

U gornjem proračunu relativna adaptivna vrijednost genotipa A, $w_A = 0,75$, i relativna adaptivna vrijednost genotipa B, $w_B = 1,0$. **Prosječna adaptivna vrijednost populacije**, W , je prosječna vrijednost adaptivnih vrijednosti individua u populaciji u odnosu na genotip sa najvećom adaptivnom vrijednošću. U našem primjeru, ako su frekvencije genotipova A i B 0,2 odnosno 0,8, prosječna adaptivna vrijednost bi se izračunala na sledeći način:

$$W = p W_A + q W_B \quad \text{prosječna AV populacije}$$

$$W = 0.2 \times 0.75 + 0.8 \times 1 = 0.95$$

Ova vrijednost ne pokazuje da li populacija raste ili ne jer je u pitanju relativna mjera.

Drugi važan pojam je s_i = **selekcioni koeficijent**, kojom se mjeri koliko se adaptivna vrijednost genotipa razlikuje od referentnog genotipa. U našem primeru, $w_A = 0,75$ tako da $s = 0,25$.

Koeficijent selekcije mjeri **selektivnu prednost** adaptiranijeg genotipa, ili intenzitet selekcije u odnosu na manje adaptivni genotip.

Brzina genetičke promene pod djelovanjem prirodne selekcije zavisi od relativnih AV genotipova.

$$W_{\max} \text{ populacije} = 1$$

$$W_i = 1 - s_i$$

s_i = **selekcioni koeficijent**

*delovanje intenziteta selekcije na manje adaptivni genotip;

*selektivna prednost adaptiranijeg genotipa.

$$W_A = 0.75 \quad s = 0.25$$

KOMPONENTE ADAPTIVNE VREDNOSTI

(1) Vjerovatnoća preživljavanja genotipa od rođenja do reprodukcije;

(2) prosječni fekunditet.

Kod vrsta gde se generacije preklapaju, apsolutna AV genotipa mjeri se stopom prirasta (r) – ne zavisi samo od broja potomaka, već i od doba prve reprodukcije. Detaljno kako se određuje stopa prirasta u užbeniku "Principi Ekologije" (Pešić i sar. 2009)

Modeli selekcije

Uzmimo kao pretpostavke da je.

- populacija velika – i genetički drift zanemarljiv;
- ukrštanje po principu slučajnosti;
- mutacije i protok gena ne postoje;
- selekcija na drugim lokusima zanemarljiva;
- diskretne generacije;
- selekcija deluje preko diferencijalnog preživljavanja genotipova.

Ako lokus ima dva alela (A_1, A_2) sa frekvencijama p i q , respektivno, promjena frekvencije A_1 iz jedne u drugu generaciju se izražava sa p' , i ona je pozitivna ako raste učestalost alela, negativna ako se smanjuje, a nula ako je u ravnoteži (slično, q' se odnosi na promjenu učestalosti A_2). U bilo kom modelu selekcije, promjena u učestalostima alela zavisi od relativne adaptivne sposobnosti različitih genotipova i od samih učestalosti alela.

A_1 alel: učestalost p – nakon 1 generacije p' :

$$p' = \frac{(p^2 W_{11} + pq W_{12})}{(p^2 W_{11} + 2pq W_{12} + q^2 W_{22})}$$

$$q' = 1 - p'$$

PROMJENA UČESTALOSTI GENSKOG ALELA A_1 POD DJELOVANJEM PRIRODNE SELEKCIJE ZAVISI OD:

1. Razlike između W_{A_1} i w_{av} populacije – veća razlika = veća promjena;
2. Od učestalosti genskog alela na koji deluje selekcija u populaciji – najefikasnija (u dvoalelskom sistemu) kada je učestalost = 0.5;
3. Stopa promjene učestalosti genskih alela se smanjuje kako se prosječna adaptivna vrijednost populacije približava svom maksimumu za datu životnu sredinu.

Usmjeravajuća selekcija

Zamjena relativno nepovoljnih alela sa povoljnijim alelima je fundamentalna baza adaptivne evolucije. Ova zamjena se dešava kada homozigot za povoljan alel ima adaptivnu vrijednost jednaku ili veću od one heterozigota ili bilo kog drugog genotipa u populaciji

Povoljan alel u početku može biti prilično uobičajen ako je u prethodnim okolnostima životne sredine bio selektivno neutralan ili je održavan pomoću jednog od nekoliko oblika balansirajuće

selekcije. Međutim, povoljan alel će vjerovatno u početku biti veoma rijedak ako je u pitanju novonastala mutacija ili ako je bio štetan pre nego što ga je promjena životne sredine učinila povoljnom.

Za povoljan alel koji raste sa veoma niske učestalosti se često kaže da INVADIRA populaciju. **Osim ako alel ne poveća učestalost kada je vrlo rijedak, malo je verovatno da će se fiksirati u populaciji.** Prema ovom principu, neke zamislive adaptacije su malo vjerovatne da evoluiraju jer ne bi mogle da se povećaju da su u početku bile veoma rijetke. Na primer, otrovne koralne zmiје (*Micrurus*) su briljantno obojene u crveno, žuto i crno. Pretpostavlja se da je ovaj obrazac APOSEMATIČNE (upozoravajuće) boje, što je korisno jer grabežljivci povezuju boje sa opasnošću i izbegavaju da napadnu takve zmiје. Kako je ova boja prvobitno evoluirala, dugo je bila zagonetka, međutim, pošto bi prvih nekoliko zmiја mutanta sa briljantnim bojama vjerovatno lako mogli da vide i ubiju naivni predatori. S obzirom na to da su sve koralne zmiје aposematski obojene, razumljivo je da grabežljivci mogu razviti averziju prema njima – ali je neizvesno kako je ova adaptacija zmiје nastala tj. „izletela sa zemlje“.

Jednostavan primer usmjeravajuće selekcije se dešava ako je adaptivna vrijednost heterozigota tačno sredina između adaptivne vrijednosti dva homozigota, tj. nijedan alel nije dominantan u pogledu adaptivne vrijednosti. Učestalosti i adaptivne vrijednosti tri genotipa mogu se označiti na sledeći način:

A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
p^2	$2pq$	q^2
1	$1 - (s/2)$	$1-s$

povoljan alel A_1 povećava učestalost, po generaciji, za iznos

$$p' = \frac{1/2 spq}{1-sq}$$

gde je $(1-sq)$ jednako prosječnoj adaptivnoj vrijednosti, $\bar{W}$.

Gornja jednačina nam govori da je p' pozitivno kad god su p i q veći od nule. Stoga se alel A_1 povećava do fiksacije ($p = 1$), i $p = 1$ je **STABILNA RAVNOTEŽA**. Brzina povećanja (veličina p') je proporcionalna i koeficijentu selekcije s i frekvencijama alela p i q , koji se pojavljuju u brojiocu. Zbog toga se stopa evolucione promjene povećava kako se varijacija na lokusu povećava (Ona je približno proporcionalna $2pq$, frekvenciji heterozigota, kada je selekcija slaba). Nasuprot tome, stopa je niska kada je jedan alel mnogo češći od drugog.

Još jedan važan aspekt gornje jednačine je da je p' pozitivan sve dok je s veće od nule, čak i ako je veoma malo. Prema tome, **sve dok se ne umešaju drugi evolucionni faktori, stanje karaktera koje ima čak i minimalnu prednost će biti fiksirano prirodnom selekcijom.** Otuda **čak i vrlo male razlike među vrstama**, u naizgled trivijalnim karakteristikama, kao što su raspodela dlaka na mušici, **su mogle da evoluiraju kao adaptacije.** Ovaj princip objašnjava izvanredno prividno "savršenstvo" nekih karakteristika. Neki skakvci, na primer, liče na mrtvo lišće do zadivljujućeg stepena. Moglo bi se pretpostaviti da bi manje detaljna sličnost pružila dovoljnu zaštitu od predatora, ali ako dodatna ekstra sličnost povećava vjerovatnoću

preživljavanja čak i za najmanju količinu, onda će ona biti fiksirana prirodnom selekcijom (pod uslovom, opet, da nijedan drugi faktor ne interveniše).

Iste jednačine koje opisuju povećanje povoljnog alela opisuju sudbinu nepovoljnog alela: ako su A_1 , i A_2 , povoljan i nepovoljan alel, respektivno, sa frekvencijama p i k , i ako je $p+k=1$, onda je $p' = -q'$. Pročišćavajuća (eng. Purifying) selekcija smanjuje učestalost štetne mutacije ili je potpuno eliminiše.

Održavanje polimorfizma selekcijom

Selekcija i mutacije. Iako bi najpogodniji alel (onaj koji ima najveću prednost) na lokusu, u principu, usmjeravajućom selekcijom trebao da bude fiksiran, štetni aleli se održavaju u prirodnim populacijama jer bivaju periodično reintrodukovan, bilo novim mutacijama ili protokom gena iz drugih populacija u kojima su oni favorizovani sa drugačijim sredinskim uslovima. Učestalost štetnog alela se pomjera prema **stabilnoj ravnoteži** koja predstavlja **balans između brzine odstranjivanja (s) i brzine unosa mutacijama ili protokom gena (u; Nm)**.

Uzmimo da recesivni alel A_2 : sa frekvencijom q nastaje sa stopom mutacije u od drugih alela koji imaju kolektivnu učestalost $p = 1-q$.

Povećanje učestalosti A_2 zbog mutacija u svakoj generaciji je

$$u \rightarrow up,$$

dok je smanjenje učestalosti zbog selekcije jednako

$$s \rightarrow spq^2/w_{av}$$

U ravnoteži, stopa povećanja jednaka je stopi smanjenja, tj.

$$up = spq^2/w_{av}$$

gdje je $w_{av} = 1-sq^2$

Selekcija i protok gena. Često različiti sredinski uslovi favorizuju različite alele u različitim populacijama. Tako na primjer učestalost alela A_2 , q može iznositi 1 u jednoj populaciji se, a u drugoj 0. Protok gena može unijeti alel u populaciju iz koje je bio eliminisan, i učestalost alela može dostići stabilnu ravnotežu (q_{eq}) određenu unosom alela (protokom gena) i njihovom eliminacijom (selekcijom). Ako je protok gena manji od selekcije onda populacija koja naseljava različito stanište neće biti u dovoljnoj mjeri genetički razlita od susjednih populacija.

$$m \ll s \rightarrow q_{eq} \approx mq_m / s$$

primjer:

$$q_m = 1, m = 0.01, s = 0.1 \rightarrow q_{eq} \approx 0.1$$

Faktori održavanja polimorfizma

Opšti faktori održavanja polimorfizma:

- (1) mutacija +slab intenzitet selekcije protiv;
- (2) protok gena;
- (3) selektivna neutralnost tj genetički drift;
- (4) prirodna selekcija.

Poslednji faktor su posebno isticali genetičari predvođeni sa E.B Ford i T. Dobzhansky koji su bili predstavnici takozvane "BALANSNE ŠKOLE".

Preimućstvo heterozigota

Ako heterozigot ima veću adaptivnu vrijednost od oba homozigota, oba alela će biti propagirana u sledećim generacijama. Ovakvo preimućstvo heterozigota se označava kao **overdominansa**, **heterozis**. Ono rezultira **stabilnom ravnotežom** u kojoj učestalosti alela zavise od balansa između adaptivnih vrijednosti (koeficijenata selekcije) oba homozigota.

$\begin{array}{c} A A \\ 1 \quad 1 \\ W \\ 11 \\ 1-s \end{array}$	$\begin{array}{c} A A \\ 1 \quad 2 \\ W \\ 12 \\ 1 \end{array}$	$\begin{array}{c} A A \\ 2 \quad 2 \\ W \\ 22 \\ 1-t \end{array}$
$p_{eq} = t/(s+t)$		$q_{eq} = s/(s+t)$

Primjer.

Anemija srpastih ćelija (SCA) je genetski poremećaj uzrokovan prisustvom dva nepotpuno recesivna alela. Kada su crvena krvna zrnca obolelog izložena uslovima sa niskim sadržajem kiseonika, ćelije gube svoj zdrav okrugli oblik i postaju srpaste. Tipično, bolest dovodi do prerane smrti.

Međutim, ubedljivi dokazi pokazuju da u oblastima sa upornim izbijanjem malarije, osobe sa heterozigotnim stanjem imaju izrazitu prednost (i zato su pojedinci sa heterozigotnim alelima daleko češći u ovim oblastima). Naime ono oboleli neće iskusiti loše posledice bolesti, imaće osobinu srpastih ćelija, pri čemu crvenih krvnih zrnaca podležu benignim efektima SCA, ali ništa dovoljno ozbiljno da bude štetno. Pored toga pokazano je da ovi pacijenti poseduju otpornost na malarijsku infekciju. Patogen koji izaziva bolest provodi deo svog ciklusa u crvenim krvnim zrnima i izaziva abnormalni pad nivoa kiseonika u ćeliji. Kod nosilaca, ovaj pad je dovoljan da pokrene potpunu reakciju srpastih ćelija, što dovodi do brzog uklanjanja inficiranih ćelija iz cirkulacije i snažnog ograničavanja napredovanja infekcije. Ove osobe imaju veliku otpornost na infekciju i imaju veće šanse da prežive epidemije. Međutim, oni sa dva alela za SCA mogu preživeti malariju, ali će obično umrjeti od svoje genetske bolesti. Oni sa homozigotnim "normalnim" ili slučajem divljeg tipa imaće veće šanse da uspešno prenesu svoje gene, jer nema šanse da njihovo potomstvo pati od SCA; ipak, oni su podložniji umiranju od malarijske

infekcije pre nego što imaju priliku da prenesu svoje gene. Ova otpornost na infekciju je glavni razlog zašto alel SCA i SCA bolest još uvek postoje.

Antagonistička i varijabilna selekcija

Suprotstavljene sile koje deluju na polimorfizam srpastih ćelija su primer **antagonističke selekcije**, koja u ovom slučaju održava polimorfizam jer heterozigot ima najveću adaptivnu vrijednost. Osim ako to nije slučaj, antagonistička selekcija obično ne podržava polimorfizam. Pretpostavimo, na primjer, da su stope preživljavanja insekta u stadijumu larve 0,5 za genotipove A_1A_1 , i A_1A_2 i 0,4 za A_2A_2 , dok su proporcije preživelih larvi koje prežive stadijum lutke iznose 0,6 i 0,9, respektivno. Drugim rečima, alel A_1 poboljšava preživljavanje larvi, ali smanjuje preživljavanje lutke, u poređenju sa alelom A_2 . Za genotipove A_1A_1 i A_1A_2 proporcija preživljavanja do reproduktivnog odraslog doba je $(0,5)(0,6)=0,30$, a za A_2A_2 iznosi $(0,4)(0,9)=0,36$. U zaključku, A_2A_2 ima neto selektivnu prednost, i alel A_2 će biti fiksiran.

U okviru jedne populacije za razmnožavanje, fluktuirajuća sredina može favorizovati različite genotipove u različitim generacijama (**vremenska fluktuacija**), ili različiti genotipovi mogu biti najbolje prilagođeni različitim mikrostaništima ili resursima (**prostorna varijacija**). Ovaj oblik antagonističke selekcije može održavati alelne varijacije na lokusu, ali to ne mora nužno biti uvijek slučaj. Vremenska fluktuacija u okruženju može usporiti brzinu kojom se jedan ili drugi alel približava fiksaciji, ali obično ne čuva alele na neodređeno vrijeme, jer smanjenje frekvencije svakog alela kada je nepovoljan vjerovatno neće biti tačno izbalansirano njegovim povećanjem kada je povoljan – i osim ako ravnoteža nije tačna, jedan od alela će na kraju ciklusa putem stići do fiksacije. Prostorne varijacije u sredinskom okruženju, sa druge strane, često mogu podržavati polimorfizam ako su različiti homozigoti u jednoj populaciji najbolje prilagođeni različitim mikrostaništima ili resursima – tj. „ako imaju različite „niše“. (Ovaj fenomen se ponekad naziva **polimorfizam multiplih niša**). Stabilan polimorfizam multiplih niša je verovatniji ako jedinka tokom života koristi samo jedno od mogućih stanja – ovo se naziva **GRUBO granulirana varijabilnost**. Ako jedinka provodi različite djelove životnog ciklusa u različitim sredinskim stanjima onda se to naziva **FINO granulirana varijabilnost**.

Takođe ovaj tip polimorfizma je verovatniji ako je u pitanju takozvana „slaba“ selekcija, a ne takozvana „oštra“ selekcija.

SLABA SELEKCIJA se dešava kada je broj preživjelih u dijelu određenog mikrostaništa određen **konkurencijom za ograničeni resurs**, kao što je prostor ili hrana, pri čemu relativno superiorniji genotip ima veću vjerovatnoću preživljavanja. U ovom slučaju selekcija određuje učestalosti genotipova među preživjelim jedinkama, ali ne i njihov ukupan broj.

OŠTRA SELEKCIJA se dešava kada vjerovatnoća opstanka jedinke u sredini zavisi od njene apsolutne adaptivne vrijednosti, tj. **njene adaptiranosti na mikrostanište u kome se nalazi**, a ne od gustine konkurenata. Selekcija tada određuje ne samo učestalost genotipa, već i ukupan broj preživjelih. Na primjer, selekcija za otpornost na insekticide može biti „oštra“, jer opstanak pojedinačnog insekta može zavisiti samo od toga da li ima otporan ili osjetljiv genotip. Nasuprot tome, selekcija za duži usni aparat koji omogućavaju pčelama brže dobijanje nektara iz cvjetova u odnosu na pčela sa kraćim jezikom bila bi primjer „slabe“ selekcije ako bi pčele sa kraćim jezikom mogle da dobiju nektar, prežive i razmnožavaju se u odsustvu superiornih konkurenata sa dužim jezikom.

Matematički modeli su pokazali da **GRUBO GRANULIRANA SREDINA & SLABA SELEKCIJA** bolje održavaju genetički polimorfizam nego fino granulirana sredina & oštra selekcija

Dva pola se mogu smatrati različitim „okruženjem“ u kojima različiti aleli mogu dati različitu adaptivnu vrijednost. Konkretno, alel koji poboljšava adaptivnu vrijednost kod jednog pola može umanjiti adaptivnu vrijednost, u odnosu na alternativni alel, u drugom polu. Matematički modeli pokazuju da je takav **INTRALOKUSNI SEKSUALNI KONFLIKT** često može da podrži polimorfizam.

Selekcija zavisna od učestalosti

U modelima koje smo do sada razmatrali, pretpostavlja se da je adaptivna vrijednost svakog genotipa konstantna unutar datog okruženja. Međutim, vrlo često, adaptivna vrijednost genotipa zavisi od njegove učestalosti u odnosu na učestalost drugih genotipova u populaciji. Ovaj fenomen se naziva **selekcija zavisna od učestalosti**. Čini se da ova vrsta balansirajuće selekcije održava brojne polimorfizme i objašnjava evoluciju mnogih vidova ponašanja kod životinja.

Inverzna selekcija zavisna od učestalosti

U inverznoj selekciji zavisnoj od učestalosti, **što je genotip rjeđi u populaciji, to je veća njegova adaptivna vrijednost**. AV genotipa zavisi od njegove učestalosti u populaciji. Na primer, stopa preživljavanja i reprodukcije obračunata po jednoj jedinci dominantnog fenotipa (sa genotipom A_1A_1 ili A_1A_2) može biti najveća kada je ovaj fenotip veoma rijedak i može se smanjiti kako on postaje češći; isto može važiti i za recesivni fenotip (sa genotipom A_2A_2). Dakle, kada A_2 ima visoku učestalosti, on opada jer A_2A_2 ima nižu adaptivnu vrijednost od A_1A_1 , i A_1A_2 , a isto važi obratno i za A_1 . Kakve god da su početne vrijednosti učestalosti alela, oni se pomeraju prema vrijednostima **stabilne ravnoteže**, koja se u ovom slučaju javlja kada su učestalosti dva fenotipa jednake (tj., kada je $q^2=0.5$). U ovom trenutku, prosječna adaptivna vrijednost oba fenotipa je podjednaka: nijedan od njih nema prednost nad drugim.

Mnogi biološki fenomeni mogu dovesti do inverzne selekcije zavisne od učestalosti.

Evropske populacije orhideje (*Dactylorhiza sambucina*) se sastoje od dva morfortipa, jednog sa ljubičastim cvjetovima, i drugog sa žutim cvjetovima. Luc Gigord i saradnici (2001) postavili su eksperiment sa lejama od 50 biljaka ove vrste orhideje, sa različitim proporcijama dva morfortipa, na deset lokacija. Nihova studija je utvrdila da su bumbari oprašivači češće posjećivali cvjetove manjinskog morfortipa, češće odnoseći polen sa njih. Rjeđi morfortip takođe je imao i veću uspješnost u primanju polena i češće je formirao plod.

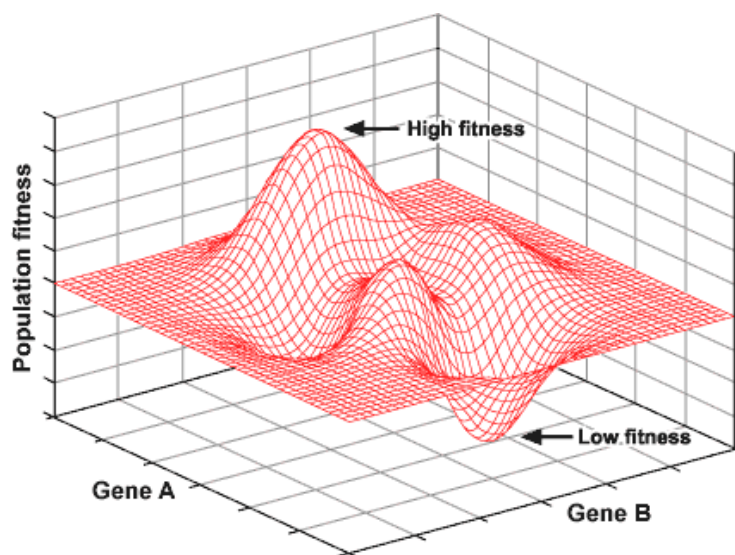
Selekcija je često zavisna od učestalosti kada se genotipovi takmiče za ograničeni resurs kao u gore opisanom modelu slabe selekcije. Pretpostavimo da dva genetski određena fenotipa, P_1 i P_2 mogu da prežive ili na resursu 1 ili na resursu 2, ali da je P_1 vrhunski konkurent za resurs 1 i P_2 , je superiorni konkurent za resurs 2. Ako je P_1 , rijedak, svaka P_1 jedinka će se takmičiti za resurs 1 uglavnom sa inferiornim P_2 konkurentima, i tako će imati veću stopu prirasta obračunato po pojedinačnoj jedinki, od P_2 jedinki. Kako P_1 , povećava učestalost, svaka P_1 jedinka se sada takmiči sa većim brojem jedinki istog genotipa, tako da njegova per capita

(obračunata pojedinačno za svaku jediku) prednost, u odnosu na P_2 , sada opada. Isti obrazac se primenjuje i na fenotip P.

Ovaj efekat je ilustrovan u eksperimentu sa vrstom trave *Anthouanthan odoratum*, koja se može razmnožavati aseksualno vegetativnim reznicama. U prirodnom okruženju, Norman Ell-Strand i Janis Antonovics (1984) su posadili male "žarišne (fokalne)" reznice i okružile svaku sa konkurentima. Okolne biljke bili su ili isti genotip kao i fokalna jedinka, uzete kao vegetativni izdanci iz iste matične biljke, ili različiti genotipovi, dobijeni iz seksualno proizvedenog sjemena. Nakon vegetativne sezone, žarišne jedinke su u prosjeku bile veće i proizvele su više sjemena (tj., imale su veću adaptivnu vrijednost) ako su bile okružene jedinkama različitih genotipova, nego ako su bile okružene jedinkama istog genotipa. Ovaj obrazac je upravo ono što bismo očekivali ako različiti genotipovi koriste nešto drugačije resurse. Na isti način, poljoprivredni istraživači su otkrili da polja zasađena **mješavinom sorti žitarica daje više prinosa nego polja koja su zasađena sa samo jednom sortom.**

Adaptivni pejzaži

U evolucionoj biologiji, fitnes pejzaži ili adaptivni pejzaži (tipovi evolucionih pejzaža) se koriste za vizuelizaciju odnosa između genotipova i adaptivne vrijednosti. **Različite sredine su predstavljene različitim pejsažima – različitim odnosima w_{av} i p. Svaka tačka u adaptivnom pejsažu predstavlja w_{av} jedinki u pretpostavljenoj populaciji.**



Primjer za adaptivni pejzaž.

Evolucija prirodnom selekcijom u kontekstu adaptivnog pejzaža može se posmatrati kao proces **penjanja na brdo**, u kome se **populacije penju naviše do osobine ili kombinacije gena sa najvišom adaptivnom vrijednošću**, koje se nazivaju „**adaptivni vrhovi**“. Između adaptivnih vrhova, tipično postoje regioni u fenotipskom ili genotipskom prostoru niske adaptivne vrijednosti (**adaptivna dolina**). Adaptivne doline se takođe mogu smatrati genetskim kombinacijama koje stvaraju nisko-hibridnu adaptivnu vrijednost kada se dve početne vrste

sretnu i pare jedna sa drugom, što generiše prirodnu vezu između koncepta adaptivnog pejzaža i teorije specijacije. U originalnom obliku i u pre-kompjuterskoj eri, adaptivni pejzaži su tipično vizualizovani kao trodimenzionalne površinske parcele sa samo dve osobine (ili gena). Adaptivni pejzaži jesu, u svojim ranim danima, uglavnom služili heurističkoj funkciji za kvalitativno rezonovanje, ali tokom poslednjih decenija i sa razvojem evolucione kvantitativne genetske teorije i povećanjem računarske moći, postali alat koji danas često koriste evolucionari biolozi.

Interakcija selekcije i genetičkog drifta

U populaciji ograničene veličine, učestalosti alela su istovremeno pod uticajem i selekcije (s) i genetičkog drifta (tj. efektivne veličine populacije, N_e).

Uticaj genetičkog drifta je zanemarljiv ako je selekcija na lokusu jaka u odnosu na veličinu populacije, tj. ako je $s \gg 1/(4 N_e)$

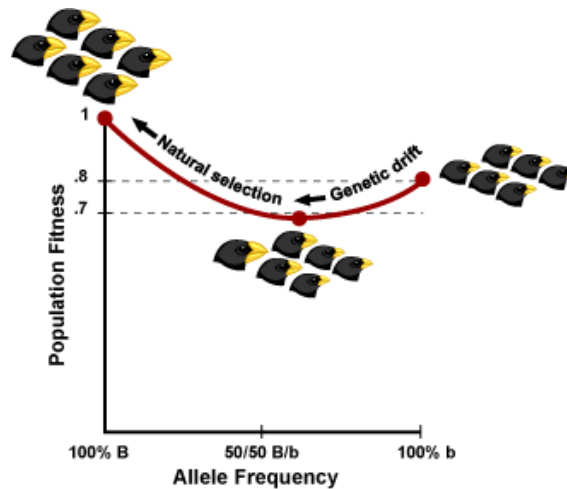
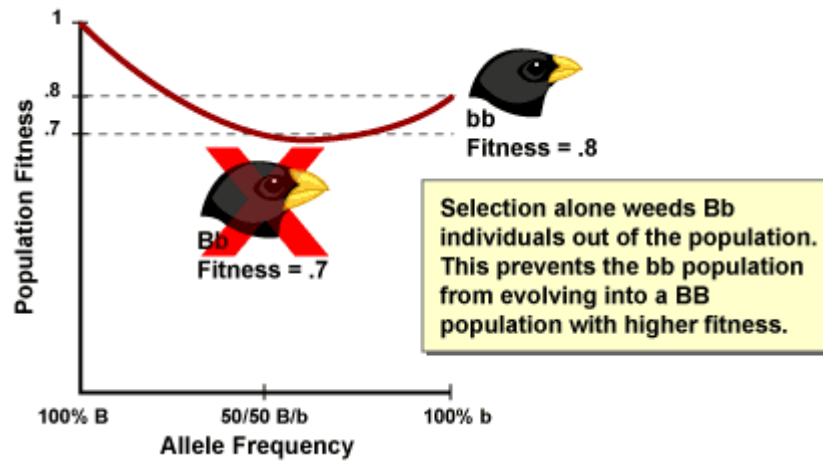
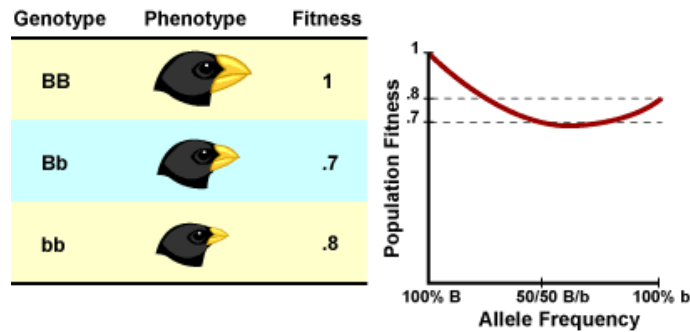
Obratno, ako je $s \ll 1/(4 N_e)$, selekcija je slaba i učestalosti alela se menjaju zbog genetičkog drifta: aleli su **skoro neutralni**. Kritična vrijednost je $4N_e s$. genetički drift predominira ako je selekcija slaba ili ako je efektivna veličina populacije mala.

Primjer.

$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$
1.0	0.995	0.990
$s=0.01$		
$N_e > 250$	$s \gg 1/(4 N_e)$	
$N_e < 10$	$s \ll 1/(4 N_e)$	

Ovo može biti važno ako je heterozigot inferioran po adaptivnoj vrijednosti od homozigota, tako da adaptivni pejzaž ima dva pika. Selekcija sama ne može pomjeriti populaciju od jednog pika, preko doline do sledećeg pika, tj. populacija ne može prvo postati slabo adaptirana, pa onda dobro adaptirana. Međutim u toku epizode sa malom brojnošću populacije, učestalosti alela mogu toliko fluktuirati da predju "adaptivnu dolinu" – nakon čega ih selekcija pomjera do sledećeg "adaptivnog vrha" – **POMJERAJ VRHA (PEAK SHIFT)**.

VIDI SLIKU I PRIMJER ISPOD!



Da li će se desiti pomeraj od jednog do drugog adaptivnog vrha, zavisi od odnosa:

$$(w_{av_v} / w_{av_p})^{2N_e}$$

U zaključku selekcija & genetički drift mogu “pomjeriti” populaciju od jednog adaptivnog vrha do drugog.

Uticaj veličine populacije na efikasnost selekcije ima nekoliko važnih posledica:

1. **Populacija ograničene veličine neće dostići ravnotežnu učestalost alela predpostavljenu na osnovu AV genotipova;**
2. **Efekti uskog grla male jačine omogućiće genetičkom driftu da “ometa” djelovanje selekcije – učestalost štetnih alela u populaciji može porasti.**

Manje štetni aleli mogu biti fiksirani genetičkim driftom, posebno ako je populacija mala, kao što je slučaj sa populacijama tokom efekta uskog grla. Tokom efekta uskog grla, mala veličina populacije omogućava predominantno delovanje genetičkog drifta.

Takođe, manje povoljne mutacije imaju manju šansu da budu fiksirane selekcijom ako je populacija mala nego ako je velika, jer jednostavno mogu biti izgubljene po principu slučajnosti.