

6: POPULACIONA STRUKTURA I GENETIČKI DRIFT

1. ODNOS IDEALNA VS. PRIRODNA POPULACIJA

Osnovni Hardy-Weinberg model (stanje mirovanja) pretpostavlja:

- Beskonačno veliku populaciju.
- Potpunu panmiksiju (slučajno ukrštanje).
- Odsustvo mutacija, migracija i selekcije.

Prirodne populacije (stanje evolucije) odlikuju se suprotnim:

- **Ograničena veličina** → dovodi do **genetičkog drifta**.
- **Inbriding i barijere** → odstupanje od slučajnog ukrštanja.
- **Protok gena** → doseljavanje i odseljavanje jedinki.
- **Mutacije** → stalni nastanak novih alela.
- **Prirodna selekcija** → razlike u preživljavanju i reprodukciji.

2. STRUKTURA POPULACIJE (DEFINICIJA I UZROCI)

- **Definicija:** Prisutnost sistematskih razlika u učestalosti alela između subpopulacija.
- **Mehanizam:** Barijere (npr. rijeka, planina) sprečavaju slobodno miješanje (panmiksiju). To vodi ka tome da se mutacija koja nastane u jednoj grupi tu i zadrži, čineći tu subpopulaciju genetički specifičnom.
- **Faktori koji je oblikuju:**
 - Step en odstupanja od panmiksije.
 - Odnos polova (utiče na efektivnu veličinu).
 - Efektivna veličina populacije (N_e)
 - Step en migracija.
 - Uzrasna struktura.

3. GENSKI FOND I EVOLUCIONI FAKTORI

Genski fond je skup svih alela svih jedinki u jednoj populaciji. Promjene u ovom fondu (evoluciju) izazivaju četiri faktora:

1. **Genetički drift** (slučajne promjene u malim populacijama).
2. **Mutacije** (izvor nove genetičke varijabilnosti).

3. **Selekcija** (usmjerena promjena na osnovu fitnesa).
4. **Protok gena** (razmjena gena između populacija).

1. GENETIČKI DRIFT: SLUČAJNOST U EVOLUCIJI

1.1. KONCEPT SLUČAJNOSTI I DETERMINIZMA

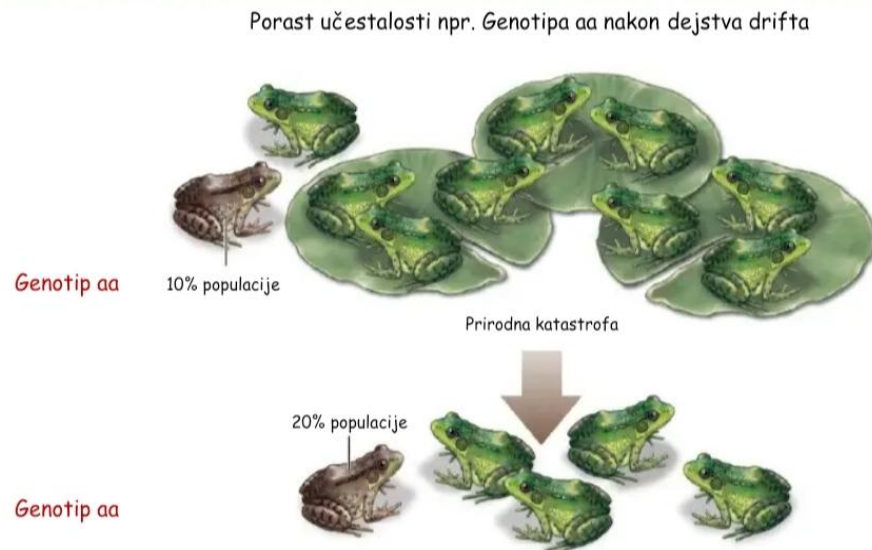
U evoluciji razlikujemo dva tipa procesa:

- **Deterministički (predvidljivi):** Prirodna selekcija (jedinke sa boljim fitnesom imaju veću šansu za opstanak).
- **Stohastički (slučajni):** Genetički drift. Iako ne možemo predvidjeti ishod konkretnog slučaja, možemo odrediti njegovu **vjerovatnoću** (npr. kao što znamo da je vjerovatnoća za pol djeteta 0.5, iako ne znamo pol sljedeće bebe).

1.2. DEFINICIJA I KARAKTERISTIKE

Genetički drift je nasumična fluktuacija učestalosti alela kroz generacije zbog **greške uzorkovanja**.

- **Neadaptivna evolucija:** Za razliku od selekcije, drift ne stvara adaptacije (anatomske ili fiziološke osobine za preživljavanje). On mijenja genski fond isključivo "srećom".
- **Sveprisutnost:** Javlja se u svim prirodnim populacijama jer su one **konačne veličine** (za razliku od beskonačnih Hardy-Weinberg populacija).
- **Ključni teoretičari:** Sewall Wright (1930) i Motoo Kimura (1950).



1.3. MEHANIZAM: GREŠKA UZORKOVANJA

Genetički drift posmatramo kao proces u kojem je svaka nova generacija zapravo samo **uzorak** gena roditeljske generacije.

- **Primjer nove mutacije (A_2):** Ako se u populaciji koja je A_1 pojavi novi alel A_2 on je u početku veoma rijedak. Čak i ako je taj alel koristan, postoji velika šansa da on ne bude prenijet u sljedeću generaciju (npr. jedinka koja ga nosi slučajno strada ili ne ostavi potomstvo).

- **Fisherov proračun:** Ronald Fisher je izračunao da je vjerovatnoća gubitka novog alela (A_2) u prosječnoj populaciji oko **0.368** već u prvoj generaciji. Nakon 127 generacija, vjerovatnoća da će taj alel biti potpuno izgubljen iznosi čak **0.985**.

Zaključak: Kako drift mijenja populaciju?

U populacijama diploidnih organizama, naredna generacija nastaje iz uzorka roditeljskih gameta.

- U **malim populacijama**, rijetki aleli ($p < 0.05$) često ne "upadnu" u taj uzorak i bivaju trajno izgubljeni.
- Zbog toga učestalosti alela u potomskoj generaciji osciluju (lutaju) u odnosu na roditeljsku – taj proces nazivamo **slučajni genetički drift**.

2. DINAMIKA GENETIČKOG DRIFTA U POPULACIJAMA

2.1. Osnovni pojmovi i pretpostavke

Da bismo razumjeli drift, uvodimo model sa sljedećim parametrima:

- **Deme (lokalne populacije):** Male, nezavisne grupe jedinki.
- **Metapopulacija:** Skup svih povezanih dema.
- **Veličina:** Svaka dema ima **N** jedinki (što znači **2N** kopija gena u diploidnom sistemu).
- **Neutralnost:** Pretpostavljamo da su aleli (A_1 i A_2) **neutralni u pogledu fitnesa** – nema razlike u preživljavanju ili reprodukciji (isključujemo selekciju).

2.2. Mehanizam: Slučajni mortalitet i "Greška uzorkovanja"

Iako se u svakoj generaciji rodi veliki broj zigota, samo **N** jedinki stigne do reproduktivnog doba. Ovaj mortalitet je slučajan u odnosu na genotip. Zbog toga se udio alela A_1 (p) u novoj generaciji (p') mijenja isključivo zbog **greške uzorkovanja**. Nova vrijednost p' može biti bilo koja vrijednost od 0 do 1.

2.3. Fenomen "Nasumičnog hoda" (Random Walk)

Učestalost alela ne prati nikakvu stabilizirajuću silu koja bi je vratila na početnih 0.5. Umjesto toga, ona se kreće nepredvidivo:

- Ako p padne sa 0.5 na 0.47, u sljedećoj generaciji podjednako je vjerovatno da će se dodatno smanjiti ili ponovo porasti.
- Ova putanja se naziva **nasumična trajektorija** ili *random walk*.

2.4. Ishodi drifta: Fiksacija i Gubitak

Vremenom, učestalost alela neminovno "luta" ka ekstremima:

- **Fiksacija:** Alel dostiže učestalost **1.0** (svi u populaciji ga imaju).
- **Gubitak:** Alel dostiže učestalost **0** (potpuno nestaje).
- Jednom kada dema dostigne 0 ili 1, stanje je **nepovratno**, osim ako se novi alel ne unese mutacijom ili protokom gena (migracijom).

2.5. Posljedice na nivou Metapopulacije

Genetički drift ima suprotne efekte na različitim nivoima:

1. **Unutar dema:** Smanjuje se genetička varijabilnost (jer se aleli fiksiraju ili gube).
2. **Između dema:** Povećava se genetička razlika (**varijansa**). Lokalne populacije koje su na početku bile identične, evoluiraju u različitim pravcima isključivo pod uticajem slučaja.
3. **Konačni ishod:** Proces se nastavlja sve dok svaka subpopulacija u metapopulaciji ne postane fiksirana za jedan ili drugi alel.

3. KLJUČNI ZAKLJUČCI EVOLUCIJE GENETIČKIM DRIFTOM

3.1. Slučajna fiksacija alela

Učestalosti alela (ili haplotipova) neprestano fluktuiraju. Proces se neizbježno završava fiksacijom jednog i potpunim gubitkom drugog alela.

3.2. Gubitak genetičke varijabilnosti

Fiksacijom jednog alela, varijabilnost na tom lokusu nestaje.

- Učestalost heterozigota $H = 2p(1-p)$ opada ka nuli.
- **Napomena:** Stopa opadanja heterozigotnosti je direktno mjerilo brzine genetičkog drifta.

3.3. Vjerovatnoća fiksacije

U bilo kom trenutku, vjerovatnoća da će alel biti fiksiran jednaka je njegovoj trenutnoj učestalosti (p). Na ovaj ishod ne utiče prethodna istorija promjena (proces nema "pamćenje").

3.4. Divergencija u metapopulaciji

Ako imamo više populacija sa istom početnom frekvencijom p :

- Proporcija od p populacija će se fiksirati za taj alel.
- Proporcija od $1 - p$ populacija će ga izgubiti (fiksiraće alternativni alel).

3.5. Sudbina nove mutacije

Ako se pojavi nova mutacija (jedna kopija među $2N$ gena):

- Njena početna učestalost (i vjerovatnoća fiksacije) je:

$$p_f = 1/(2N).$$

- **Zaključak:** Nova mutacija ima mnogo veće šanse da se fiksira u **malim** populacijama.

3.6. Brzina zamjene alela

Drift je brži u malim populacijama.

- Prosječno vrijeme do fiksacije novog neutralnog alela iznosi **$4N$ generacija**.
- U velikim populacijama ovaj proces je ekstremno spor.

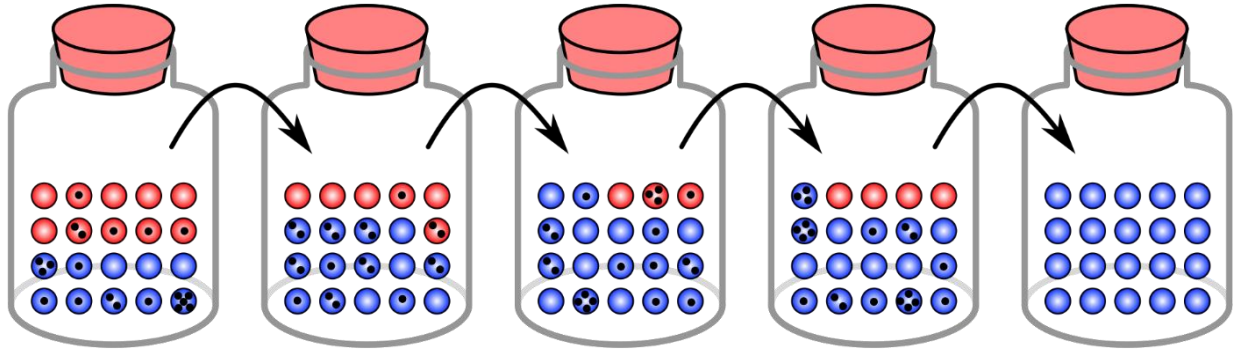
3.7. Pad heterozigotnosti u metapopulaciji

Iako se prosječna frekvencija alela (p) u cijeloj metapopulaciji ne mijenja, heterozigotnost (H) u svakoj pojedinačnoj subpopulaciji (i metapopulaciji ukupno) neminovno opada na **nulu**.

3.8. Drift vs. Selekcija (Gubitak povoljnih alela)

Genetički drift može nadvladati selekciju:

- Povoljan alel niske frekvencije može biti **izgubljen** slučajem.
- Blago štetan alel može se **fiksirati** u populaciji isključivo putem drifta.



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

EFEKTIVNA VELIČINA POPULACIJE (N_e)

1. Razlika između realnog broja (N) i efektivnog broja (N_e)

U prirodi, broj jedinki koje vidimo (cenzusna veličina - N) često je mnogo veći od broja jedinki koje se zapravo razmnožavaju i prenose svoje gene na sljedeću generaciju (N_e).

- **N (Realna veličina):** Ukupan broj odraslih jedinki u populaciji.
- **N_e (Efektivna veličina):** Broj jedinki u idealizovanoj populaciji koji bi proizveo istu stopu genetičkog drifta (stopu opadanja heterozigotnosti) kao i posmatrana realna populacija.

2. Zašto je N_e skoro uvijek manje od N ?

Postoji nekoliko bioloških razloga zašto je efektivna veličina populacije smanjena:

- **Reproduktivna dominacija (Primjer foka):** Kod morskih lavova ili foka, samo par dominantnih mužjaka se pari sa svim ženjkama. Genetski gledano, subdominantni mužjaci "ne postoje" jer njihovi aleli nestaju iz budućeg genskog fonda.
- **Nejednak odnos polova:** Ako je broj mužjaka i ženki drastično različit, N_e opada.
- **Varijacija u broju potomaka:** Ako neke jedinke imaju 100 potomaka, a druge nula, varijansa u reproduktivnom uspjehu smanjuje N_e .

3. Matematička definicija (Haldane, 1939)

Efektivna veličina se može izračunati preko varijanse broja gameta (V_k):

$$N_e = \frac{4N}{V_k + 2}$$

- **Idealni uslovi:** Kada je reproduktivni uspjeh slučajan i veličina populacije stabilna ($V_k = 2$) tada je $N_e = N$.
- **Realni uslovi:** U prirodi je skoro uvijek veće od 2, što znači da je $V_k < N$.

Zaključak:

Što je manja efektivna veličina populacije (N_e), to je **genetički drift jači**, a genetička varijabilnost se brže gubi, bez obzira na to koliko jedinki fizički vidimo u prirodi.

FAKTORI KOJI SMANJUJU EFEKTIVNU VELIČINU POPULACIJE (N_e)

Efektivna veličina populacije je gotovo uvijek manja od realnog broja jedinki (N) zbog sljedećih faktora:

1. Varijacije u broju potomaka (Veličina porodice)

Kada neke jedinke ostavljaju mnogo potomaka, a druge malo, one koje su uspješnije "dominiraju" genskim fondom.

Formula:

$$N_e \approx \frac{4N}{V_k + 2}$$

- **Idealno ($V_k = 2$):** U monogamnim sistemima sa slučajnim ukrštanjem, $N_e = N$.
- **Realno ($V_k > 2$):** Ako je varijansa velika (npr. $V_k = 6.74$), N_e opada na oko **46%** od ukupne populacije.

2. Nejednak odnos polova

Ako je broj mužjaka i ženki drastično različit, pol koji je rjeđi postaje "usko grlo" za prenos gena.

- **Formula:** $N_e = \frac{4 \cdot N_f \cdot N_m}{N_f + N_m}$
- **Primjer:** Ako imamo 100 ženki i samo 1 mužjaka, N_e iznosi svega **3.96**. To znači da se genetika populacije od 101 jedinke ponaša kao da ih ima samo 4!

3. Prirodna selekcija

Selekcija povećava varijaciju u reproduktivnom uspjehu. Ako npr. krupnije jedinke ostavljaju više potomaka, geni manjih jedinki se gube. To ubrzava genetički drift čak i na onim lokusima koji su neutralni (nisu pod direktnim uticajem selekcije).

4. Preklapanje generacija

U populacijama gdje se potomci mogu pariti sa roditeljima, dolazi do parenja jedinki koje nose identične kopije istih gena. Ovo smanjuje ukupan broj "različitih" gena koji se prenose, čime se dodatno smanjuje N_e .

5. Fluktuacije u veličini populacije (Najvažniji faktor)

Dugoročna efektivna veličina populacije nije prosti prosjek (aritmetička sredina), već **harmonijska sredina** kroz generacije. Harmonijska sredina je pod ogromnim uticajem najnižih tačaka ("uskih grla").

- **Formula:**

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t} \sum \left(\frac{1}{N_{e,i}} \right)$$

- **Primjer:** Ako populacija u tri generacije ima redom 150.000, zatim samo 20, pa opet 150.000 jedinki, njeno dugoročno N_e je svega **60**. Jedno drastično smanjenje populacije trajno "briše" genetičku raznolikost.

PRIMJERI IZ PRIRODE

- **Velika poljska koka (*Tympanuchus cupido*):** Zbog fragmentacije staništa, njeno (15–32 ptice) iznosi svega **10%** realne veličine populacije.
- **Riba crveni bubanj (*Sciaenops ocellatus*):** Zbog ogromnih razlika u produktivnosti estuara (gdje se larve razvijaju), odnos N_e/N je ekstremno nizak — svega **0,001**.
- **Opšti prosjek:** Kod većine divljih vrsta, odnos N_e/N se kreće između **0,10 i 0,14**. To znači da je genetski "vrijedno" svega 10-14% jedinki koje vidimo.

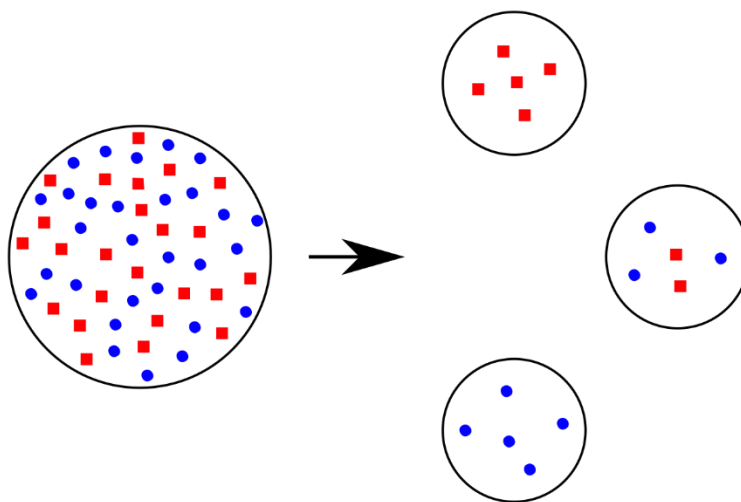
EFEKAT OSNIVAČA

Efekat osnivača nastaje kada se nova populacija formira od veoma malog broja jedinki (kolonista) koji napuste matičnu populaciju. Budući da su „osnivači“ samo mali uzorak originalne grupe, učestalost njihovih gena (alela) često se značajno razlikuje od one u izvornoj populaciji. Ovaj vid slučajnog genetičkog drifta prvi je detaljno objasnio **Ernst Mayr (1942)**, nadovezujući se na radove Sewalla Wrighta.

Kako to funkcioniše u praksi?

- **Brzi rast:** Ako nova populacija odmah postane brojna, genetička raznolikost (heterozigotnost) ostaće slična izvornoj, iako se neki rijetki aleli mogu trajno izgubiti.
- **Mala kolonija:** Ako kolonija dugo ostane malobrojna, **genetički drift** drastično mijenja učestalost alela i smanjuje varijabilnost. Tek kasnije, nove mutacije mogu postepeno vratiti nivo genetičke raznolikosti.

Ovaj koncept je ključan u teoriji evolucije, naročito kod objašnjavanja nastanka novih vrsta (specijacije).



Na slici vidimo originalnu populaciju sa približno jednakim brojem plavih i crvenih jedinki. Tri nove „osnivačke“ populacije pokazuju kako, zbog slučajnosti uzorka, u jednoj grupi mogu dominirati plave, a u drugoj crvene jedinke.

Zapamtite razliku!

- **Efekat uskog grla (bottleneck effect):** Drastično smanjenje postojeće populacije usljed katastrofe ili spoljnog faktora.
- **Efekat osnivača (founder effect):** Izdvajanje male grupe jedinki koja započinje novu populaciju na drugom mjestu.

2. MUTACIJE

Pored genetičkog drifta, **mutacije** su ključni evolucionari faktori koji direktno mijenja genski fond populacije. One nisu adaptacija same po sebi, već neizbježna posljedica fizičko-hemijskih procesa tokom **replikacije DNK**.

Genetička varijabilnost i nasljeđivanje

Genetička varijabilnost je sposobnost genetičkog materijala da se mijenja, čime se postiže ogromna raznolikost živog svijeta. Nasljeđivanje nije „kruto“ kopiranje postojećih osobina, već mehanizam koji omogućava prilagođavanje promjenljivim uslovima sredine. Upravo su mutacije te koje stvaraju primarnu varijabilnost.

Uticaj i širenje mutacija:

- **Efekat:** Mutacije mogu imati **pozitivan, negativan ili neutralan** uticaj na adaptivnu vrijednost jedinke.
- **Selekcija:** Korisne mutacije se lakše šire kroz sukcesivne generacije putem prirodne selekcije.
- **Genetički drift:** Ako su mutacije neutralne, njihova učestalost u populaciji raste isključivo putem slučajnosti (genetičkog drifta).

Matematički okvir fiksacije:

Da bi se nova mutacija fiksirala (postala prisutna kod svih jedinki) u populaciji, potrebno je u prosjeku $4N_e$ generacija.

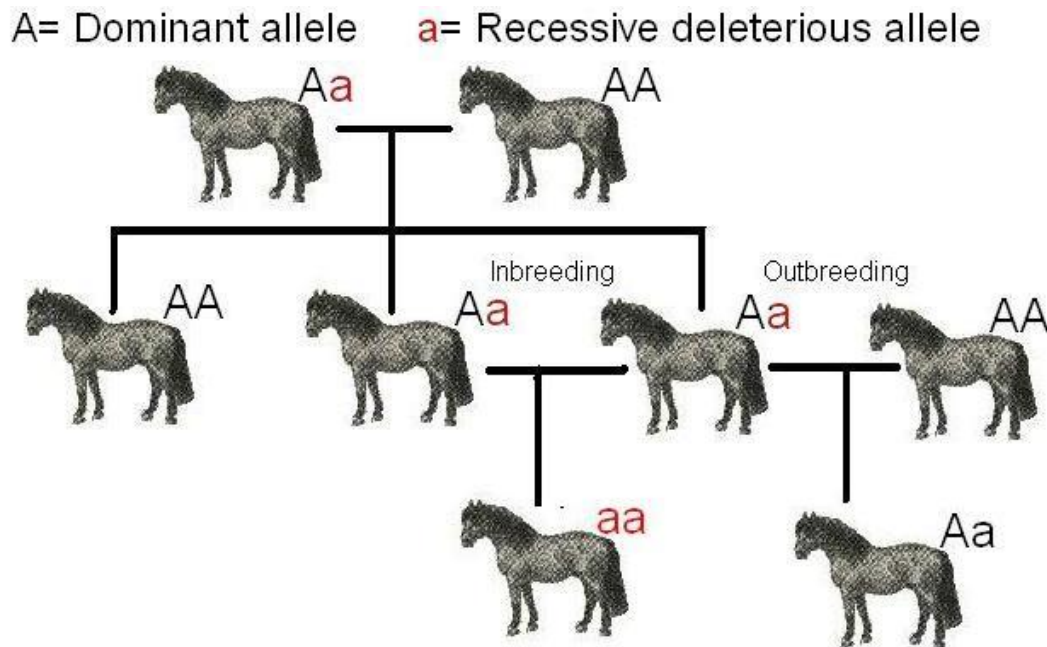
- *Primjer:* Ako je efektivna veličina populacije $N_e = 1000$, za fiksaciju je potrebno prosječno **4000 generacija**.
- **Vjerovatnoća fiksacije** neutralne mutacije iznosi $1/2N_e$

INBRIDING (UKRŠTANJE U SRODSTVU)

Inbriding predstavlja parenje jedinki koje su genetički srodnije od populacionog prosjeka. Suprotan proces je **autkrosing** (outcrossing), koji se odnosi na parenje jedinki koje su genetički nesrodnije od prosjeka.

Glavne karakteristike inbridne populacije:

- **Povećana homozigotnost:** Osnovna posljedica inbridinga je veća vjerovatnoća da će potomstvo naslijediti identične alele od oba roditelja (autozigotnost).
- **Inbridna depresija:** Pad biološke adaptivne vrijednosti (fitnesa) populacije, što smanjuje sposobnost jedinki da prežive i razmnožavaju se.



MEHANIZMI NASTANKA INBRIDNE DEPRESIJE:

1. **Ekspresija štetnih recesivnih alela:**
Srodni roditelji imaju veće šanse da oboje budu heterozigoti (Aa) za štetnu osobinu. U tom slučaju, postoji **25% šanse** da potomstvo bude recesivni homozigot (aa), kod kojeg se štetna osobina fenotipski ispoljava.
2. **Superdominantnost (Prednost heterozigota):**
U nekim slučajevima, heterozigoti imaju veći fitnes od bilo kog homozigota. Inbriding smanjuje broj heterozigota, čime se direktno smanjuje ukupni fitnes populacije, čak i ako homozigotni aleli sami po sebi nisu "bolesni".

POSLEDICE I RIZICI:

Inbriding je često rezultat **genetičkog drifta** ili **uskog grla** (naglog smanjenja populacije). Što je veća genetička varijabilnost, to je manji rizik od inbridne depresije.

Ključni efekti depresije:

- Smanjenje heterozigotnosti.

- Smanjen reproduktivni uspjeh.
- Povećan rizik od izumiranja populacije.

KOEFICIJENT INBRIDINGA (F)

Definiše se kao vjerovatnoća da su dva alela na istom lokusu kod jedne jedinke **identična po porijeklu**. Njegova vrijednost se kreće od **0 do 1**.

Matematički se izražava kao relativno smanjenje heterozigotnosti:

$$F = \frac{2pq - H}{2pq}$$

$2pq$ (H_0): Očekivana heterozigotnost (prema Hardy-Weinbergu).

H : Stvarno dobijena (izmjerena) vrijednost heterozigotnosti.

ZAKLJUČAK I STRATEGIJA OPSTANKA

Inbridna depresija je kritična opasnost za male populacije. Ipak, u specifičnim uslovima, štetni aleli se mogu eliminisati iz populacije kroz strogu selekciju (proces poznat kao *purging*).

Strategija: Kontrolisano otklanjanje štetnih alela uz održavanje minimalnog stepena genetičke raznolikosti.

3. PRIRODNA SELEKCIJA

Kao treći ključni evolucionarni faktor koji mijenja genski fond populacije, selekcija predstavlja proces **favorizovanja** korisnih ili **eliminisanja** štetnih osobina (alela).

Njena suština je u **reproduktivnom uspjehu**: određeni fenotipovi omogućavaju jedinkama da ostave više potomaka u narednoj generaciji u odnosu na druge. Ako te osobine imaju genetičku osnovu, njihova učestalost (**prevalencija**) u populaciji će rasti kroz generacije.

Definicije ključnih autora:

- **Sewall Wright:** „Bilo koji proces u populaciji koji mijenja učestalost alela na usmjeren način, bez promjene genetičkog materijala (mutacije) ili uvođenja gena spolja (imigracije).“
- **Douglas Futuyma:** „Bilo koja dosljedna razlika u adaptivnoj vrijednosti (fitnessu) među fenotipski različitim biološkim entitetima.“

4. PROTOK GENA (GENE FLOW)

Protok gena je prenos alela iz jedne populacije u drugu putem migracija jedinki. Dok **genetička izolacija** (lat. *isolare* = osamiti) sprečava razmjenu materijala, protok gena djeluje suprotno – on

teži da „homogenizuje“ populacije unutar vrste i povećá njihovu unutrašnju genetičku raznovrsnost.

Ključne napomene:

- **Uspjeh migracije:** Sama imigracija nije dovoljna; da bi došlo do protoka gena, jedinke moraju biti reproduktivno uspješne u novoj sredini (dodati svoje alele u „gostinski“ genofond).
- **Formula protoka:** Izražava se kao Nm , gdje je N veličina populacije, a m udio migranata po generaciji.

Modeli protoka gena:

1. **Kontinentalno-ostrvski model:**
Zasniva se na jednosmjernom kretanju jedinki iz velike (kontinentalne) u malu (ostrvsku) populaciju.
 - *Efekat:* Vremenom, genetička struktura ostrvska populacije postaje slična kontinentalnoj, čime se smanjuje njihova međusobna razlika.
2. **Ostrvski model:**
Velika populacija se dijeli na više manjih, geografski izolovanih subpopulacija (npr. arhipelag). Pretpostavlja se da je stopa razmjene gena (m) ista između svih grupa.
3. **Model „korak po korak“ (Stepping-stone model):**
Migracija je moguća isključivo između susjednih subpopulacija. Ovaj model najbolje opisuje populacije koje su prostorno nanizane.

Kvantifikacija: Indeks fiksacije (F_{ST})

Za mjerenje genetičke diferencijacije (različitosti) između subpopulacija koristi se F_{ST} indeks. On mjeri odstupanje heterozigota od očekivanih Hardy-Weinbergovih vrijednosti.

Veza između F_{ST} i broja migranata (Nm):

$$F_{ST} = \frac{1}{4Nm+1}$$

$Nm = 0$: Potpuna izolacija ($F_{ST} = 1$)

$Nm < 1$: Genetički drift dominira i populacije postaju različite.

$Nm > 1$: Protok gena je dovoljno jak da spriječi genetičku diferencijaciju.

- **Privatni alel:** Alel koji je prisutan u samo jednoj subpopulaciji. Služi kao odličan marker za izračunavanje stvarne stope migracija.

7. PRIRODNA SELEKCIJA

Prirodna selekcija je najvažniji koncept u teoriji evolucionih procesa. U svojoj suštini, ona predstavlja **diferencijalni reproduktivni uspjeh**. Na ishod tog uspjeha ne utiče samo okruženje, već i genetički faktori koji određuju fenotip jedinke.

Čarls Darwin je bio svjestan da potpuna teorija evolucije zahtijeva razumijevanje mehanizama nasljeđivanja, što je postalo moguće tek 1900. godine ponovnim otkrićem Mendelovog rada. Moderna evoluciona teorija nastala je sintezom Mendelove genetike i Darwinove teorije selekcije. Ključni kamen temeljac ove sinteze je djelo R. A. Fishera, „Genetička teorija prirodne selekcije“ (1930).

Da bismo razumjeli genetičku osnovu prirodne selekcije, važno je istaći sljedeće:

- **Prirodna selekcija nije isto što i evolucija.** Evolucija je proces u dva koraka:
 - Nastanak genetičke varijabilnosti (mutacije i rekombinacije).
 - Promjena u obrascu varijabilnosti (zamjena jednih genotipova drugima), uzrokovana **prirodnom selekcijom** ili **genetičkim driftom**.
- **Selekcija vs. Evolucija prirodnom selekcijom:** Selekcija se može dešavati u svakoj generaciji (razlike u preživljavanju), ali ako se udio alela ne mijenja kroz generacije, do evolucione promjene ne dolazi.
- **Nasljednost je ključna:** Prirodna selekcija nema evolucionu efekt ako fenotipske razlike nisu nasljedne. Zato je korisno opisivati reproduktivni uspjeh (fitness) genotipova, iako selekcija direktno djeluje na fenotip.
- **Uticaj na preživljavanje:** Karakteristika se ne može razviti selekcijom ako ne utiče direktno na preživljavanje ili reprodukciju.

Za razliku od drifta ili protoka gena koji utiču na cijeli genom, selekcija kod seksualnih vrsta djeluje specifično na određene lokuse. Zbog toga različite karakteristike evoluiraju različitim brzinama (**mozaička evolucija**).

ADAPTIVNA VRIJEDNOST (FITNESS)

Adaptivna vrijednost predstavlja mjeru u kojoj određeni genotip doprinosi sljedećoj generaciji. Posljedice selekcije zavise od interakcije između fenotipa, genotipa i same adaptivne vrijednosti, što na kraju određuje hoće li doći do evolucione promjene.

Modeli selekcije

Različiti načini na koje adaptivna vrijednost (**w**) varira između genotipova čine modele selekcije:

1. **Usmjerena (direkciona) selekcija:** Favorizuje jedan ekstremni fenotip ($w_{11} > w_{12}$). Nepovoljan alel se postepeno eliminiše (**pročišćavajuća selekcija**).

2. **Stabilizirajuća selekcija:** Favorizuje prosječan fenotip (intermediarnu vrijednost). Dešava se kada populacija dostigne svoj optimum u datom okruženju.
3. **Disruptivna selekcija:** Favorizuje oba ekstrema u odnosu na prosjek.
4. **Overdominacija (balansna selekcija):** Heterozigot ima najveću adaptivnu vrijednost ($w_{11} < w_{12} > w_{22}$).
5. **Underdominacija:** Heterozigot ima najnižu adaptivnu vrijednost ($w_{11} > w_{12} < w_{22}$).

DEFINICIJA ADAPTIVNE VRIJEDNOSTI

Adaptivna vrijednost genotipa definiše se kao prosječni životni doprinos jedinki tog genotipa populaciji u sljedećoj generaciji, mjereno u istoj fazi životnog ciklusa. Najčešće se izražava kroz **reproduktivni uspjeh**, koji obuhvata i broj potomaka i njihovu sposobnost da prežive do reproduktivne dobi.

Primjer kalkulacije:

Kod partenogenetskih organizama (npr. neke vrste insekata), adaptivna vrijednost (R) se lako računa:

- Ako je vjerovatnoća preživljavanja do adultnog stadijuma 0.05, a prosječan broj položenih jaja (fekunditet) 60:
- **$R = 0.05 \times 60 = 3$**
Ovaj rezultat znači da se brojnost tog genotipa u populaciji utrostručuje u svakoj generaciji.

Apsolutna vs. Relativna adaptivna vrijednost

Isti princip izračunavanja vrijednosti **R** (preživljavanje fekdnditet) primjenjuje se i na genotip **B** (npr. **R_B**)

- **Apsolutna adaptivna vrijednost (R_i):** Predstavlja *per capita* (po jedinki) stopu rasta svakog genotipa. Ona nam govori koliko se tačno jedinki određenog genotipa očekuje u sljedećoj generaciji.
- **Relativna adaptivna vrijednost (W_i):** Dobija se upoređivanjem apsolutne vrijednosti jednog genotipa sa vrijednošću **referentnog genotipa**.

Pravilo za izračunavanje:

Prema naučnoj konvenciji, za referentni genotip se uzima onaj koji ima **najveći R_i** (najuspješniji genotip) i njemu se dodjeljuje vrijednost **1.0**.

Zašto je ovo važno?

U evolucionoj genetici nas rijetko zanima koliko se populacija brojčano uvećala (to je ekologija). Zanima nas **koji genotip pobjeđuje u trci**. Relativna vrijednost nam odmah pokazuje koliki je "zaostatak" ostalih genotipova:

- Ako najjači genotip **$W = 1$** ima a drugi genotip **$W = 0.8$** ima to znači da je on za **20% manje uspješan** u prenošenju svojih gena u sljedeću generaciju

Prosječna adaptivna vrijednost populacije ($\bar{w}$)

Nakon što odredimo relativne adaptivne vrijednosti za pojedinačne genotipove, možemo izračunati **prosječnu adaptivnu vrijednost populacije (w)**. Ona predstavlja ponderisani prosjek adaptivnih vrijednosti svih jedinki u populaciji u odnosu na najuspješniji genotip.

Primjer proračuna:

Pretpostavimo da u našoj populaciji imamo dva genotipa, **A** i **B**, sa sljedećim parametrima:

1. Relativne adaptivne vrijednosti:

- w_A (genotip A je za 25% manje uspješan od B)
- w_B (referentni, najuspješniji genotip)

2. Učestalost (frekvencija) genotipova u populaciji:

- $p_A = 0,2$ (20% populacije čini genotip A)
- $p_B = 0,8$ (80% populacije čini genotip B)

Formula za izračunavanje:

Prosječna adaptivna vrijednost ($\bar{w}$) računa se kao suma proizvoda frekvencije i adaptivne vrijednosti svakog genotipa:

$$\bar{w} = (p_A \times w_A) + (p_B \times w_B)$$

U našem konkretnom primjeru:

$$\begin{aligned}\bar{w} &= (0.2 \times 0.75) + (0.8 \times 1.0) \\ \bar{w} &= (0.15) + (0.8) = 0.95\end{aligned}$$

Zaključak:

Vrijednost nam govori da je prosječna sposobnost preživljavanja i reprodukcije ove populacije na nivou od **95%** u odnosu na teoretski maksimum (koji bi bio 1,0 kada bi svi jedinke imali genotip B).

Selekциони koeficijent (s)

Važno je naglasiti da **prosječna adaptivna vrijednost ($\bar{w}$)** ne pokazuje da li populacija brojčano raste ili opada, jer je ona **relativna mjera** u odnosu na najuspješniji genotip.

Za precizno mjerenje intenziteta selekcije koristimo **selekциони koeficijent (s)**. On kvantifikuje koliko se adaptivna vrijednost određenog genotipa razlikuje (zaostaje) za referentnim genotipom.

Formula:

$$s = 1 - w$$

U našem primjeru:

- Za genotip B (referentni): $w_B = 1,0 \rightarrow s_B = 0$ (nema selekcionog pritiska protiv njega).
- Za genotip A: $w_A = 0,75 \rightarrow s_A = 0,25$

Šta nam govori $s = 0,25$

Ova vrijednost nam kaže da je genotip A za **25% manje uspješan** u reprodukciji ili preživljavanju od genotipa B. Selekcioni koeficijent zapravo mjeri:

1. **Selektivnu prednost** adaptiranijeg genotipa.
2. **Intenzitet selekcije** usmjeren protiv manje adaptiranog genotipa.

KOMPONENTE ADAPTIVNE VRIJEDNOSTI (Fitness-a)

Adaptivna vrijednost nije jedinstven broj, već zbir nekoliko faktora:

1. **Vijabilnost:** Vjerovatnoća preživljavanja genotipa od rođenja do reproduktivne faze.
2. **Fekunditet:** Prosječan broj potomaka koje jedinka proizvede.

Kod vrsta sa **generacijama koje se preklapaju**, apsolutna adaptivna vrijednost se mjeri **stopom prirasta (r)**. Ona ne zavisi samo od broja potomaka, već i od **doba prve reprodukcije** (ranija reprodukcija često znači veći evolucionni uspjeh).

MODELI SELEKCIJE: Pretpostavke i dinamika

Da bismo izolovali dejstvo selekcije, koristimo teorijski model sa sljedećim pretpostavkama:

- **Velika populacija** (zanemarljiv genetički drift).
- **Panmiksija** (ukrštanje po principu slučajnosti).
- **Odsustvo mutacija i protoka gena**.
- **Izolovana selekcija** (djeluje samo na posmatranom lokusu).
- **Diskretne generacije** (nema preklapanja).
- **Diferencijalno preživljavanje** kao glavni mehanizam selekcije.

Promjena učestalosti alela (p^i)

Ako posmatramo lokus sa dva alela (A_1 i A_2) čije su frekvencije p i q , nova frekvencija alela u sljedećoj generaciji (p^i) računa se po formuli:

$$p^i = \frac{p^2 w_{11} + 2pqw_{12} + q^2 w_{22}}{\bar{w}}$$

Gdje je $\bar{w}$ (nazivnik) zapravo prosječna adaptivna vrijednost populacije: $p^2 w_{11} + 2pqw_{12} + q^2 w_{22}$

OD ČEGA ZAVISI BRZINA EVOLUCIONE PROMJENE?

Promjena učestalosti alela pod dejstvom prirodne selekcije zavisi od tri ključna faktora:

1. **Selektivna prednost ($w_{A1} - \bar{w}$):** Što je veća razlika između adaptivne vrijednosti alela i prosjeka populacije, to je promjena brža.

2. **Inicijalna učestalost alela:** Selekcija je najefikasnija (u dvoalelskom sistemu) kada je učestalost alela $p = 0.5$

. Ako je alel ekstremno rijedak ili skoro fiksiran, promjena je spora bez obzira na snagu selekcije.

3. **Blizina maksimumu:** Stopa promjene opada kako se prosječna adaptivna vrijednost populacije približava svom **teoretskom maksimumu** za datu životnu sredinu (statična adaptacija).

Mehanizmi evolucione promjene i održavanje polimorfizma

1. Usmjeravajuća (direkciona) selekcija

Fundamentalna baza adaptivne evolucije je zamjena manje povoljnih alela onima koji povećavaju fitnes. Ova zamjena se dešava kada **homozigot za povoljan alel** ima adaptivnu vrijednost jednaku ili veću od bilo kog drugog genotipa u populaciji.

- **Invazija populacije:** Povoljan alel je u početku često rijedak (nastao mutacijom ili promjenom sredine). Da bi se fiksirao, on mora biti u stanju da „invadira“ populaciju čak i pri veoma niskoj učestalosti.
- **Evoluciona zagonetka:** Neke adaptacije, poput **aposematičke (upozoravajuće)** Type equation here. **obojenosti** kod koralnih zmija (*Micrurus*), predstavljaju zagonetku: prvi mutanti sa jarkim bojama bili bi lak plijen predatorima koji još nisu naučili da te boje znače opasnost. Ipak, jednom uspostavljena, ova osobina postaje stabilna.

Model bez dominacije (Intermedijarno nasljeđivanje)

Ako je fitnes heterozigota tačno u sredini između dva homozigota, učestalosti i adaptivne vrijednosti su:

Genotip	A1A1	A1A2	A2A2
Frekvencija	p^2	$2pq$	q^2
Fitnes	1	$1 - (s/2)$	$1 - s$

- **Brzina promjene (Δp):** Proporcionalna je koeficijentu selekcije (s) i genetičkoj varijabilnosti ($2pq$).
- **Princip savršenstva:** Čak i minimalna prednost (npr. bolja kamuflaža skakavca koji liči na list) biće fiksirana selekcijom, što objašnjava fascinantne detalje adaptacija u prirodi.
- **Pročišćavajuća (purifying) selekcija:** Isti proces koji favorizuje koristan alel istovremeno eliminiše štetne mutacije iz populacije.

2. Održavanje polimorfizma selekcijom

Iako usmjeravajuća selekcija teži fiksaciji najboljeg alela, genetički polimorfizam (postojanje više alela) se održava kroz nekoliko mehanizama:

A. Balans mutacije i selekcije

Štetni aleli se ne eliminišu potpuno jer se stalno unose novim mutacijama. Stabilna ravnoteža ($\hat{q}$) se postiže kada je brzina nastanka mutacija (u) jednaka brzini njihovog uklanjanja selekcijom (s).

- Za recesivan alel: $up = \frac{spq^2}{w_{av}}$

B. Protok gena i selekcija

Kada različite sredine favorizuju različite alele, protok gena (migracije) unosi alele u populacije gdje su oni inače nepovoljni. Ako je selekcija jača od protoka gena, populacije ostaju genetički različite; u suprotnom, dolazi do unifikacije.

3. Preimućstvo heterozigota (Overdominansa)

Kada heterozigot ima veću adaptivnu vrijednost od oba homozigota, selekcija aktivno održava oba alela u populaciji.

Primjer: Anemija srpastih ćelija (SCA) i malarija

Ovaj klasični primjer pokazuje balans između genetičke bolesti i otpornosti na infekciju:

- **Homozigoti ($Hb^S Hb^S$):** Boluju od teške anemije (ćelije postaju srpaste pri niskom kiseoniku), što često vodi preranoj smrti.
- **Homozigoti ($Hb^A Hb^A$):** Zdravi, ali podložni malariji, koja može biti fatalna.
- **Heterozigoti ($Hb^A Hb^S$):** Imaju blage efekte srpastih ćelija koji nisu štetni, ali pružaju **otpornost na malariju**. Uzročnik malarije izaziva pad kiseonika u ćeliji, što pokreće srpasti oblik i dovodi do brzog uklanjanja inficirane ćelije iz krvi.

Rezultat: U oblastima s malarijom, selekcija favorizuje heterozigote, čime se štetni SCA alel uporno održava u populaciji.

Opšti faktori održavanja polimorfizma:

1. **Mutacija** uz slab intenzitet selekcije.
2. **Protok gena** (migracije).
3. **Selektivna neutralnost** (genetički drift).
4. **Balansna selekcija** (preimućstvo heterozigota, selekcija zavisna od frekvencije).

3. ANTAGONISTIČKA I VARIJABILNA SELEKCIJA

Antagonistička selekcija nastaje kada suprotstavljene selekzione sile djeluju na isti genski lokus.

- **Primer srpastih ćelija:** Ovdje selekcija održava polimorfizam jer heterozigot ima najveću adaptivnu vrijednost (balansna selekcija).

- **Neto selektivna prednost:** Ako heterozigot nije superioran, antagonistička selekcija obično vodi ka fiksaciji jednog alela.
 - *Primjer kod insekata:* Alel A1 povećava preživljavanje larvi (0.5), ali smanjuje preživljavanje lutki (0.6). Ukupno preživljavanje za A1A1 je 0.30. Genotip A2A2 ima niže preživljavanje larvi (0.4), ali visoko preživljavanje lutki (0.9), što daje neto prednost od 0.36. Ishod: alel A2 će biti fiksiran.

Varijabilnost sredine: Vremenska i prostorna fluktuacija

Unutar populacije, sredina može favorizovati različite genotipove:

1. **Vremenska fluktuacija:** Različiti genotipovi su favorizovani u različitim generacijama. Ovo obično **ne čuva** polimorfizam dugoročno, jer se prednosti i gubici rijetko savršeno balansiraju, pa jedan alel na kraju "cik-cak" putem dostiže fiksaciju.
2. **Prostorna varijacija (Polimorfizam multiplih niša):** Različiti genotipovi su prilagođeni različitim mikrostaništima. Ovo je snažan mehanizam održavanja varijabilnosti.

Ključni koncepti granuliranosti i intenziteta selekcije:

- **Grubo granulirana sredina:** Jedinka čitav život provodi u jednom tipu staništa (pogodnije za održavanje polimorfizma).
- **Fino granulirana sredina:** Jedinka tokom ciklusa prolazi kroz različita staništa.
- **Slaba selekcija:** Preživljavanje zavisi od **konkurencije** za ograničeni resurs (npr. pčele sa dužim jezikom su brže, ali one sa kraćim preživljavaju ako nema konkurencije). Selekcija mijenja frekvencije, ali ne drastično i ukupan broj jedinki.
- **Oštra selekcija:** Preživljavanje zavisi od **apsolutne adaptiranosti** (npr. otpornost na insekticide – ili preživiš ili ne). Selekcija drastično određuje i frekvencije i ukupan broj preživjelih.

Zaključak modela: Polimorfizam se najbolje održava u **grubo granuliranoj sredini uz slabu selekciju**.

4. INTRALOKUSNI SEKSUALNI KONFLIKT

Specifičan oblik varijabilne selekcije gdje se mužjaci i ženke posmatraju kao različita "okruženja". Alel koji povećava fitnes kod jednog pola može ga smanjiti kod drugog. Matematički modeli potvrđuju da ovaj konflikt često doprinosi očuvanju genetičkog polimorfizma.

5. SELEKCIJA ZAVISNA OD UČESTALOSTI (FREKVENCIONO ZAVISNA SELEKCIJA)

Kod ovog fenomena, adaptivna vrijednost genotipa nije konstantna, već se mijenja u zavisnosti od njegove zastupljenosti u populaciji.

Inverzna (negativna) selekcija zavisna od učestalosti

Što je genotip **rjeđi**, njegova adaptivna vrijednost je **veća**. Ovo je moćan mehanizam balansirajuće selekcije koji teži stabilnoj ravnoteži (npr. kada su frekvencije fenotipova jednake, $q^2 = 0.5$).

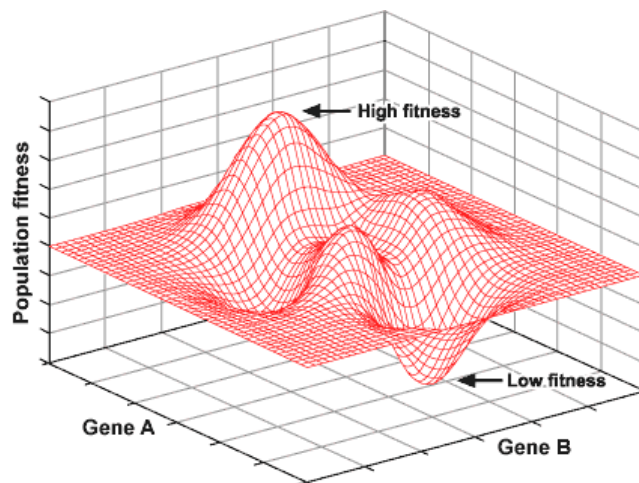
Biološki primjeri:

1. **Strategija oprašivanja (*Orhideja Dactylorhiza sambucina*):** Postoje ljubičasti i žuti morfortipovi. Bumbari češće posjećuju rjeđi morfortip (istraživačko ponašanje), čime rjeđe biljke dobijaju više polena i proizvode više ploda.
2. **Konkurencija za resurse (Eksperiment sa travom *Anthoxanthum odoratum*):** Jedinke imaju veći fitnes (više sjemena i veći rast) ako su okružene različitim genotipovima nego identičnim. To se dešava jer različiti genotipovi koriste resurse na blago različite načine, čime se smanjuje direktna konkurencija unutar niše.

Poljoprivredni značaj: Polja sa mješavinom sorti daju veći prinos nego monokulture, upravo zbog efikasnijeg iskorištavanja resursa kroz frekvenciono zavisne interakcije.

6. ADAPTIVNI PEJZAŽI (FITNESS LANDSCAPES)

Adaptivni pejzaži su teorijski modeli koji se koriste za vizuelizaciju odnosa između **genotipova** (ili fenotipova) i njihove **srednje adaptivne vrijednosti** ($\bar{w}$).



Primjer za adaptivni pejzaž.

- **Topografija pejzaža:**
 - **Adaptivni vrhovi:** Predstavljaju kombinacije gena sa najvišom adaptivnom vrijednošću. Prirodna selekcija djeluje kao proces "penjanja uz brdo", gurajući populaciju ka najbližem vrhu.
 - **Adaptivne doline:** Regioni niske adaptivne vrijednosti koji razdvajaju vrhove. One često predstavljaju suboptimalne genetičke kombinacije (npr. nisku fitnes vrijednost hibrida), što povezuje ovaj koncept sa teorijom specijacije.

- **Evolucionni značaj:** Dok su ranije služili prvenstveno kao heuristički (misaoni) alat, danas su, uz pomoć računarske moći i kvantitativne genetike, postali ključni za precizno modeliranje evolucionih puteva.

7. Interakcija selekcije i genetičkog drifta

U populacijama ograničene veličine, učestalost alela je pod simultanim uticajem **selekcije (s)** i **genetičkog drifta** (definisanog efektivnom veličinom populacije, N_e).

Kritična vrijednost: $4N_e s$

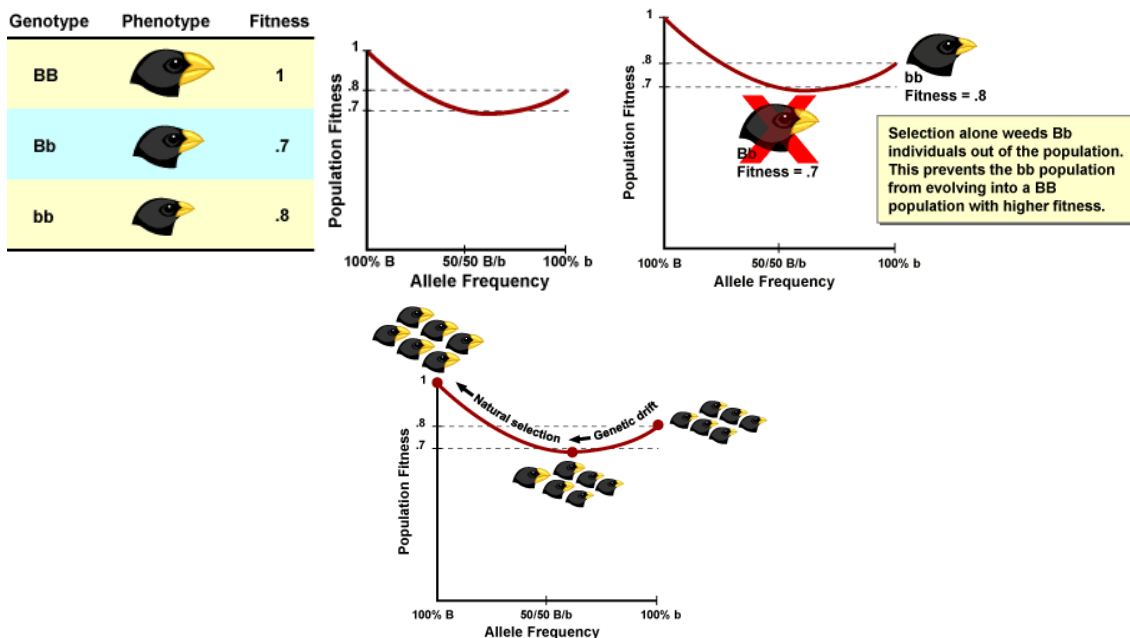
Relativna snaga ove dvije sile zavisi od njihovog međusobnog odnosa:

1. **Dominacija selekcije:** Ako je $s \gg \frac{1}{4N_e}$, selekcija je jaka i ona primarno određuje sudbinu alela.
2. **Dominacija drifta (Neutralnost):** Ako je $s \ll \frac{1}{4N_e}$, selekcija je preslaba da bi nadvladala slučajne fluktuacije. Aleli se ponašaju kao da su **neutralni**, a drift postaje dominantna sila.

Pomjeraj vrha (Peak Shift)

Selekcija sama po sebi ne može pomjeriti populaciju sa jednog nižeg vrha na drugi viši vrh ako između njih postoji "adaptivna dolina" (jer bi populacija privremeno morala proći kroz stadijum smanjene adaptiranosti).

- **Uloga drifta:** U malim populacijama (ili tokom drastičnog smanjenja brojnosti), genetički drift može uzrokovati nasumične fluktuacije frekvencija koje omogućavaju populaciji da "preskoči" adaptivnu dolinu.
- **Ishod:** Nakon što drift prebaci populaciju preko doline, selekcija preuzima ulogu i gura je ka novom, potencijalno višem adaptivnom vrhu. Ovaj proces zavisi od eksponencijalnog odnosa: $(\bar{w}_{vrh} / \bar{w}_{vrh})^{2N_e}$



Posljedice ograničene veličine populacije na selekciju

Ograničena veličina populacije (N_e) direktno utiče na efikasnost prirodne selekcije:

1. **Odstupanje od ravnoteže:** Populacije male brojnosti rijetko dostižu teorijske ravnotežne učestalosti alela predviđene isključivo na osnovu njihovih adaptivnih vrijednosti.
2. **Genetički teret i "usko grlo":** Tokom efekta uskog grla, drift može "ometati" selekciju. To može dovesti do:
 1. **Fiksacije štetnih alela:** Manje štetne mutacije mogu postati fiksirane u populaciji prosto zbog slučaja (drift nadjačava selekciju).
 2. **Gubitka povoljnih mutacija:** Čak i korisni aleli imaju veliku šansu da budu izgubljeni ako je populacija mala, jer je njihova vjerovatnoća fiksacije značajno smanjena u poređenju sa velikim populacijama.