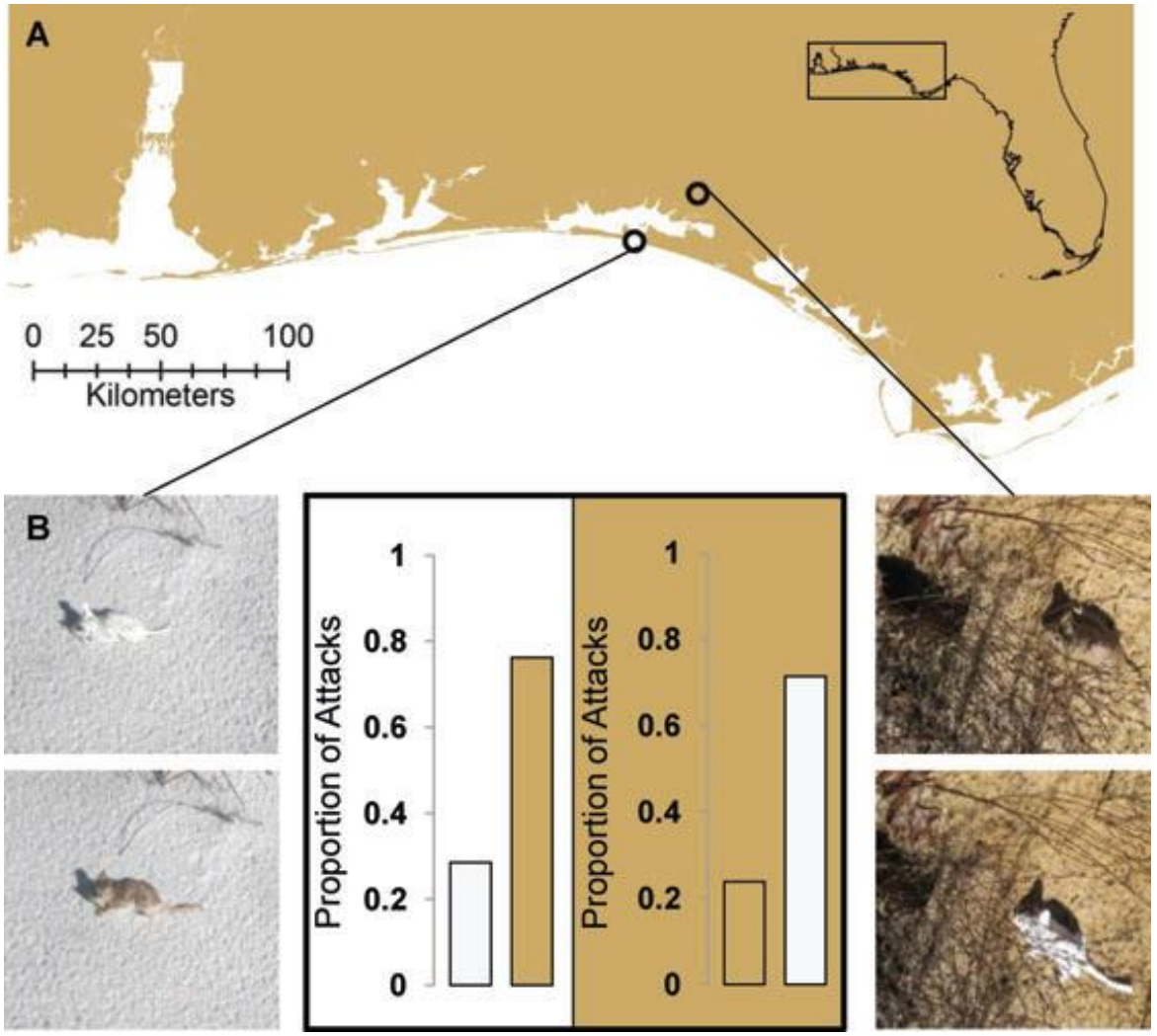
Отбор

Естественный отбор
Относительная приспособленность w

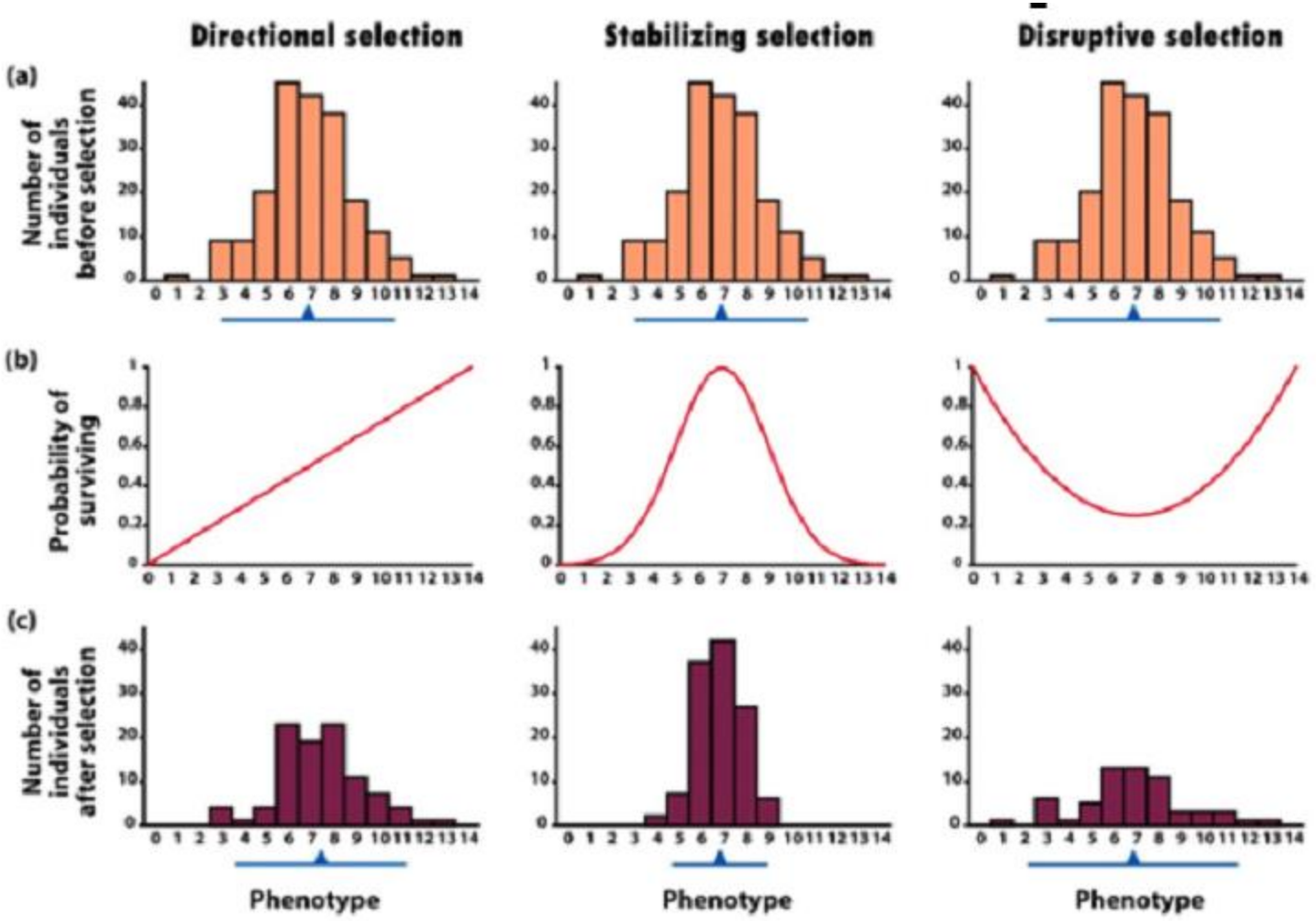
% НЕ атак	W
70	1
30	0.43



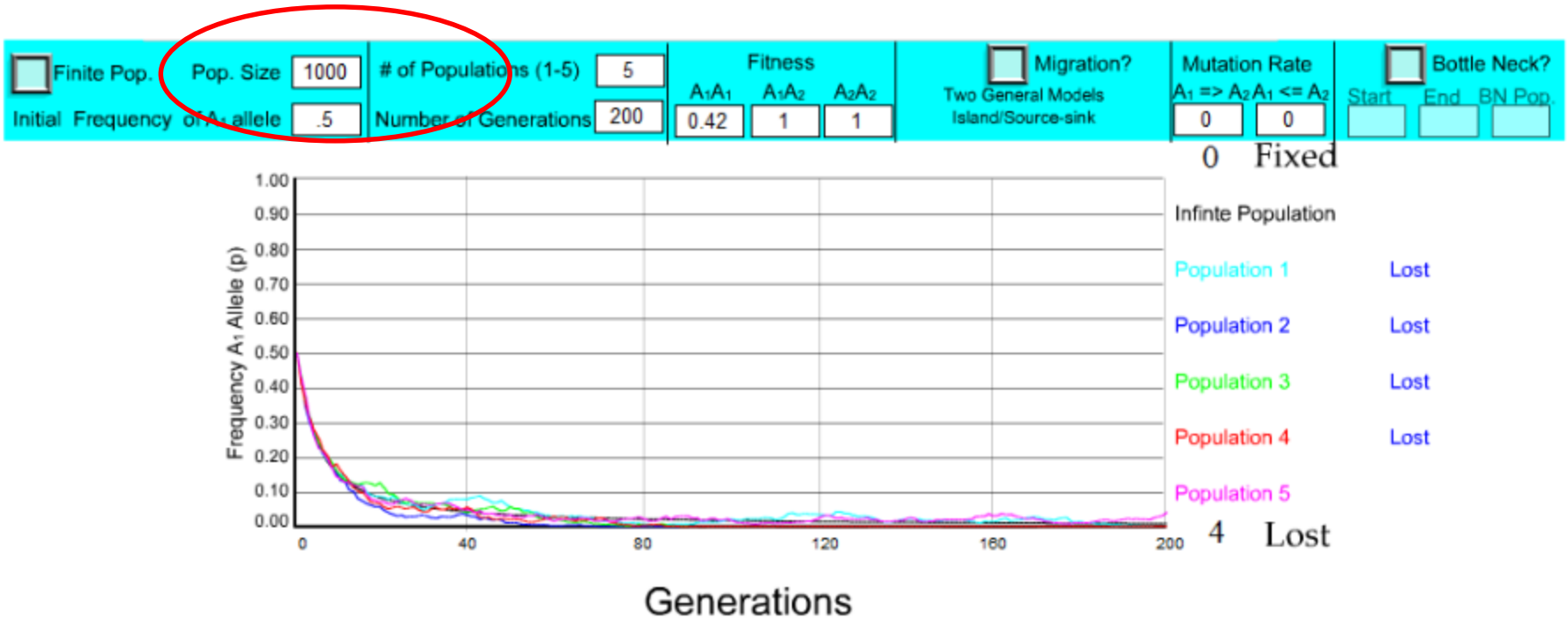
Относительная приспособленность генотипов и формы отбора

AA	Aa	aa	Отбор
1	1	1	нет
<1	<1	1	движущий
<<1	<1	1	движущий
<1	1	<1	стабили-зирующий
1	<1	1	дизруп-тивный

Относительная приспособленность генотипов и формы отбора



Движущий отбор против рецессивного аллеля = в пользу доминатного аллеля



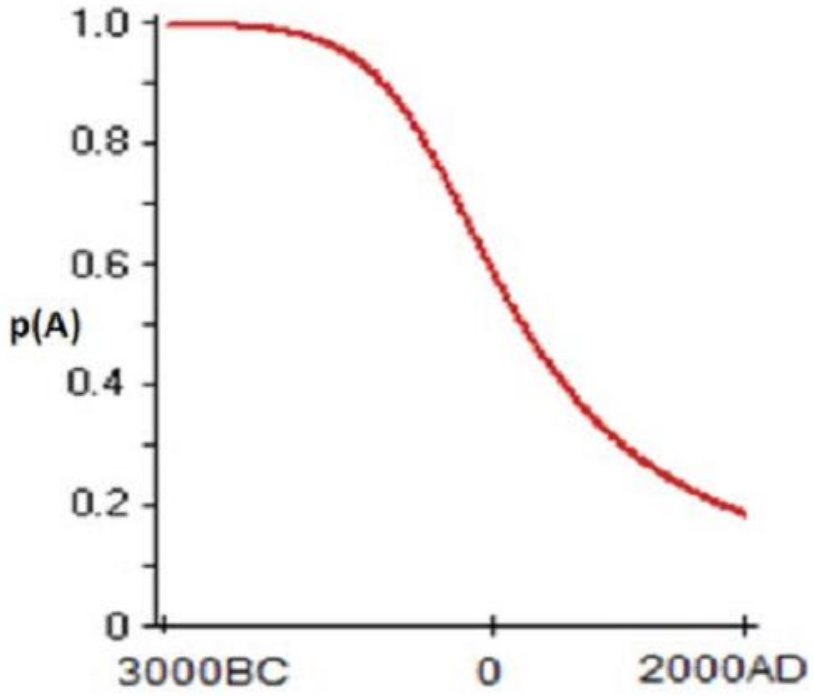
Окраска у мышей – отбор птицами

Ближний результат – снижение частоты

Конечный результат – утрата аллеля, но ОЧЕНЬ медленно

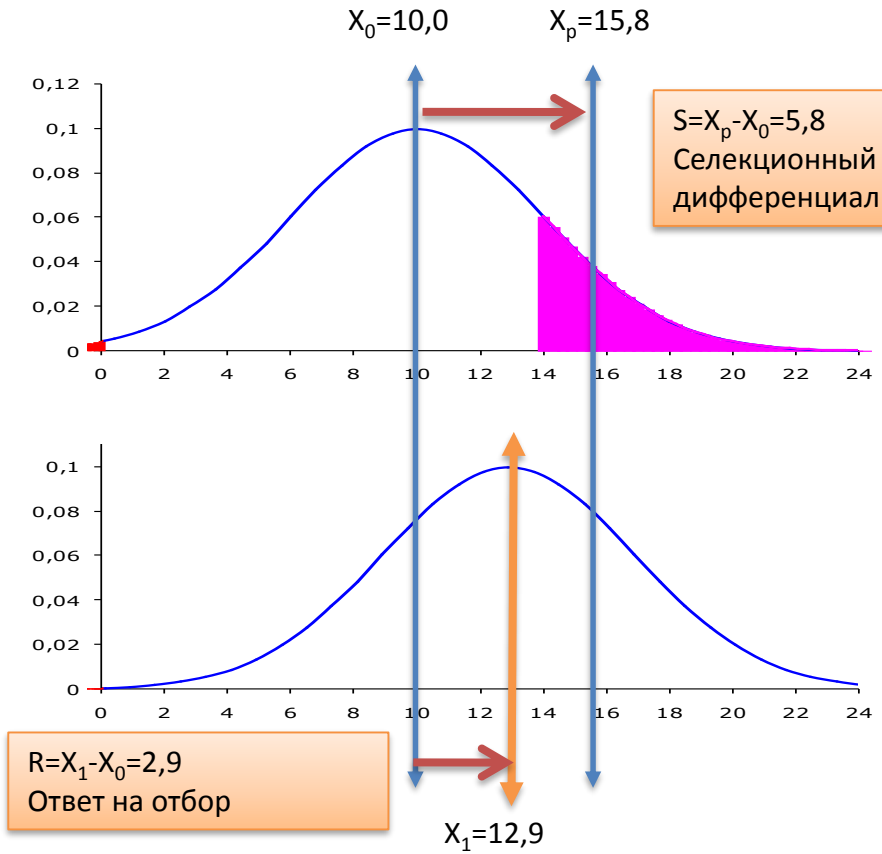
Отбор на способность переваривать лактозу (tolerant)

- Fitness of “AA” (intolerant) is 0.95
- Fitness of “Aa” and “aa” (tolerant) is 1.00
- Time: 5000 years
- All were “AA” and then new mutation
  (a) arose in Africa ~5000 years ago



Движущий отбор по полигенным признакам (напоминание, основы см. лекция 2)

Отбор по полигенным признакам
(см. подробности про наследуемость в лекции 2)

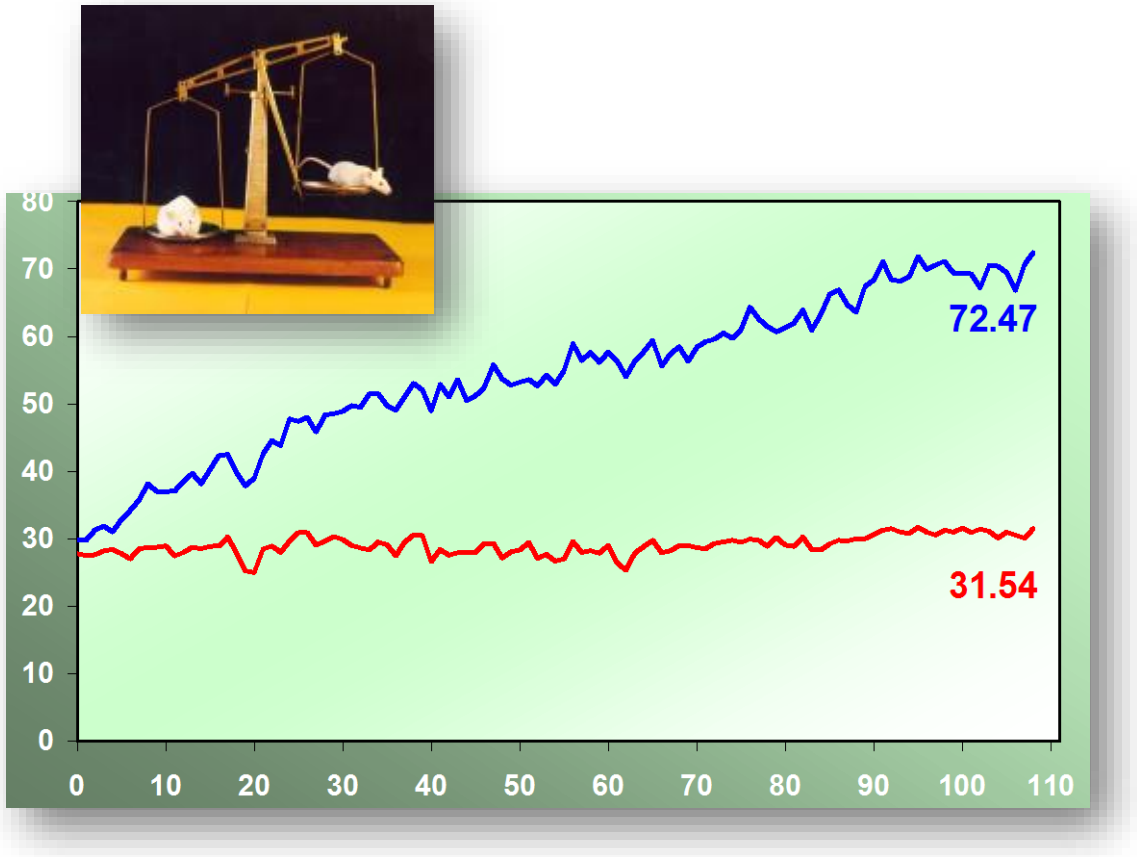


отбор в гетерогенной популяции

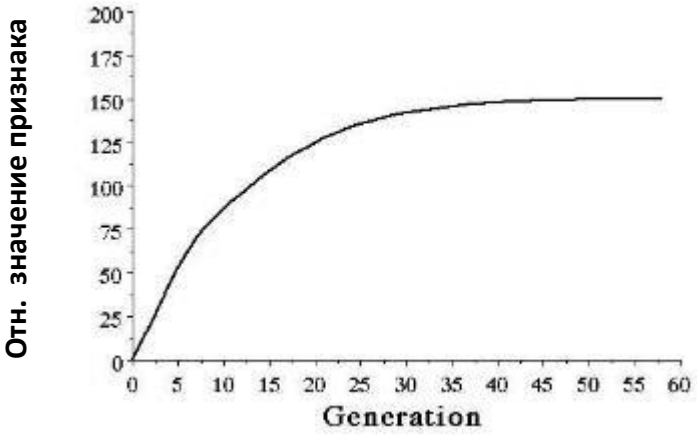
Теорема Фишера

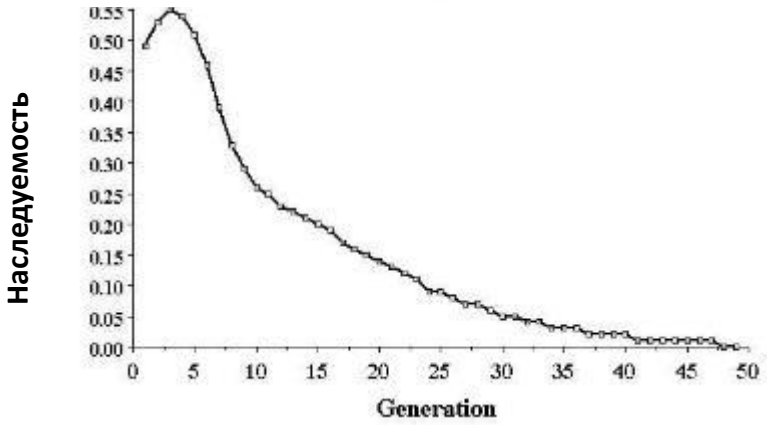
- Скорость увеличения средней приспособленности популяции прямо пропорциональна аддитивной дисперсии по приспособленности (наследуемости)

Отбор по массе тела

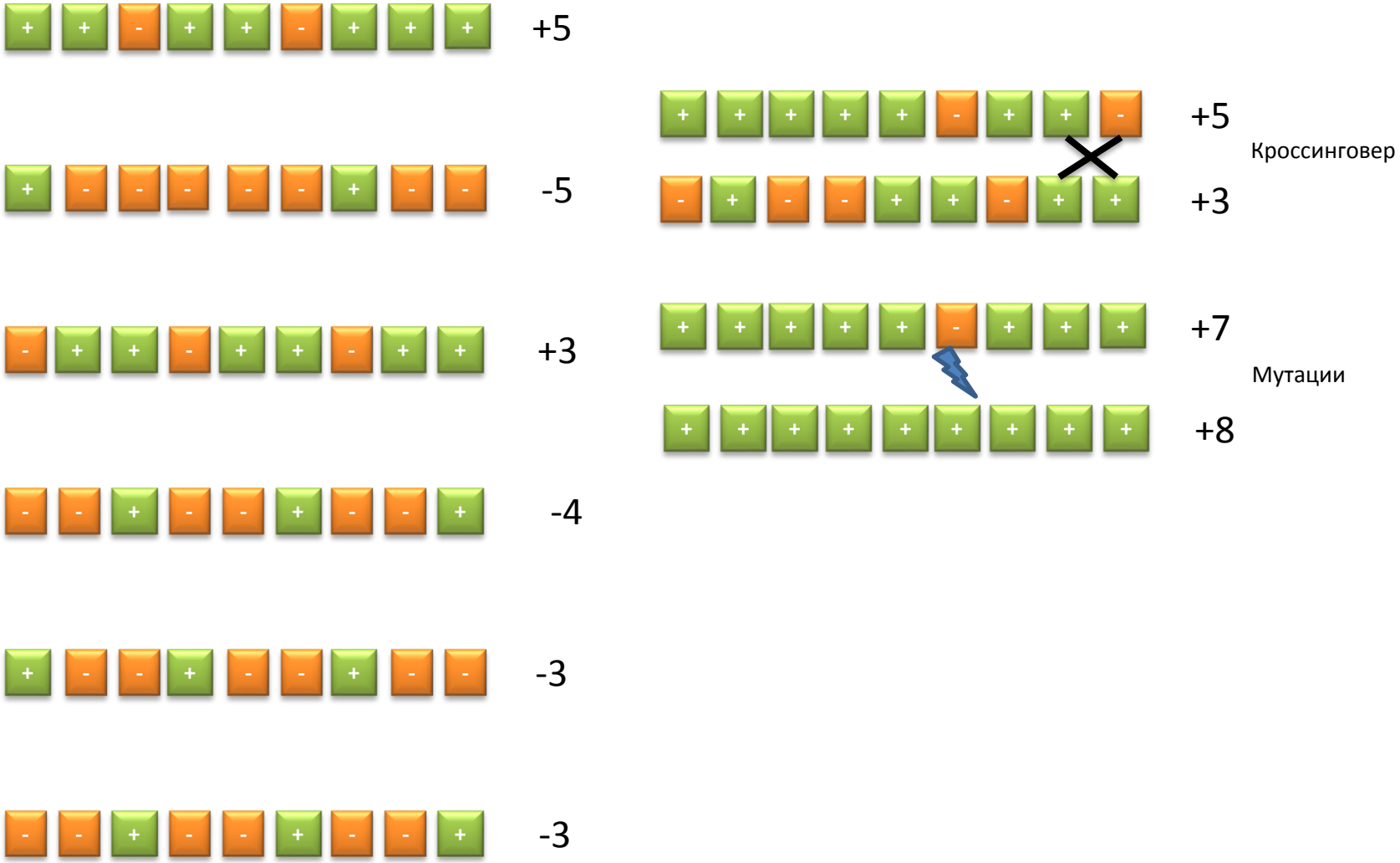


Селекционное плато





Преодоление плато



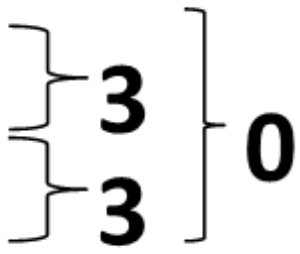
Наследуемость

- Зависит от генетической истории
  - нейтральность
  - стабилизирующий отбор
  - движущий отбор
  - инбридинг
- Зависит от внешней среды
  - однородная
  - разнообразная

Движущий отбор ведет к обеднению генетической изменчивости

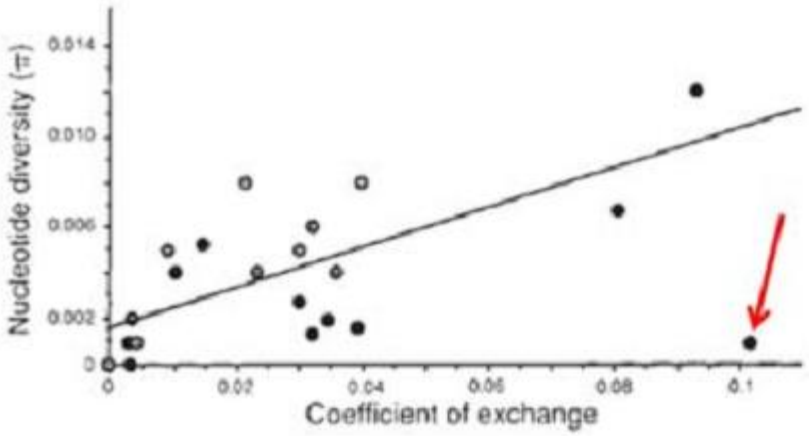
- π- мера генетического разнообразия последовательностей
- π- средняя доля несовпадений при попарном сравнении N последовательностей

- AGC TAT ATT CAT CAC GGG TT
- AGT TAT ATT CAC CAC GGA TT
- AGC TAT ATT CAT CAC GGG TT



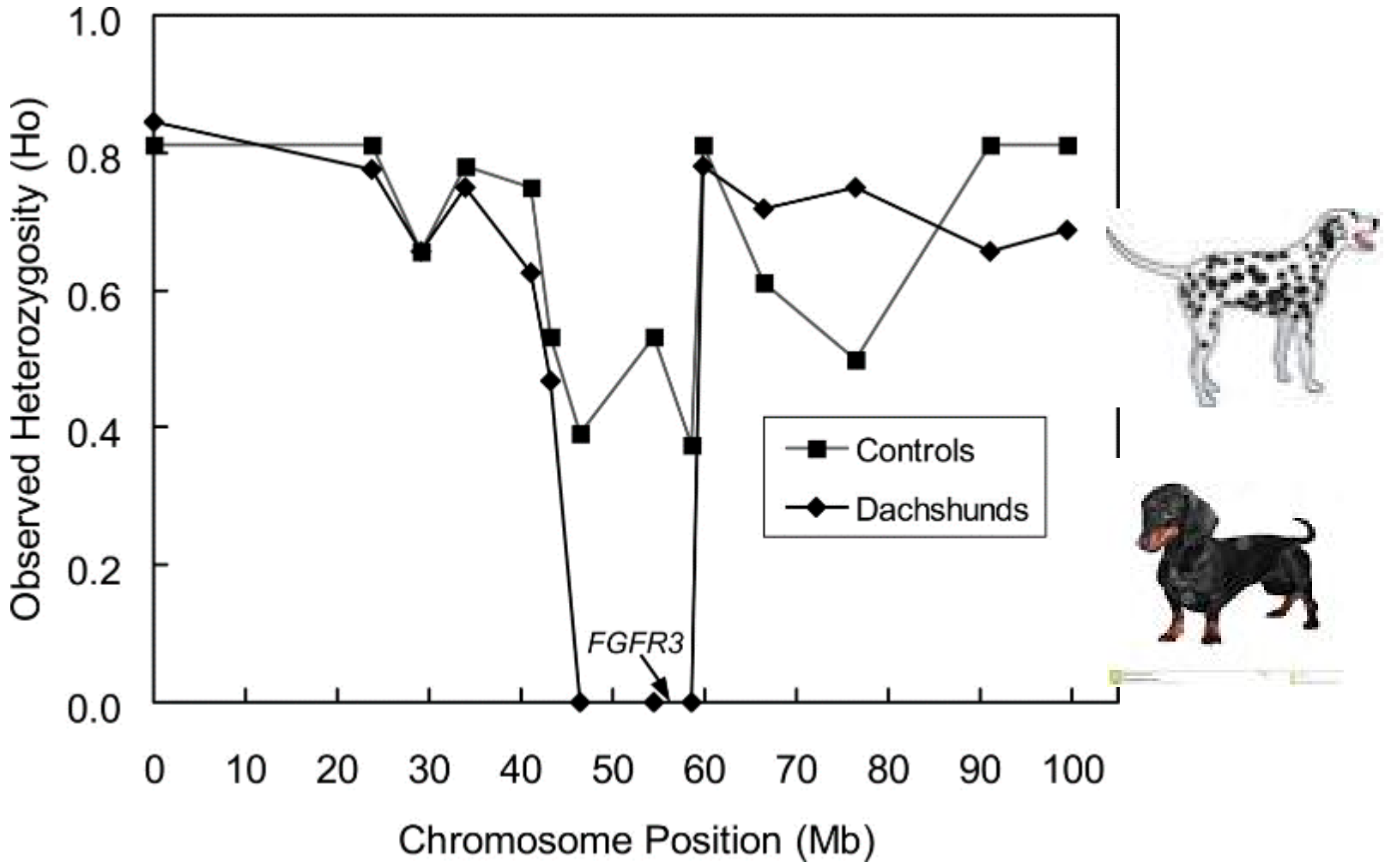
- π=(3+3+0)/3=2
- π на последовательность = 2/20= 10%

Следы отбора
Selective sweep

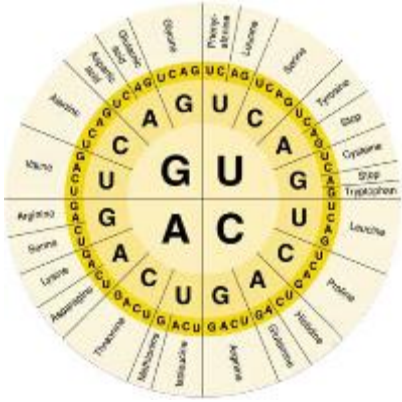


Бедное разнообразие в небольшом районе с высокой рекомбинацией
- Недавняя селективная зачистка

Следы отбора
Selective sweep



Pollinger JP, Bustamante CD, Fledel-Alon A, Schmutz S, Gray MM, Wayne RK. Selective sweep mapping of genes with large phenotypic effects. Genome research. 2005;15(12):1809-19.



dN/dS
как зеркало мировой эволюции

- dN/dS=1 - нейтральная эволюция

- dN/dS <1 – стабилизирующий, очищающий отбор

- dN/dS > 1 – позитивный, движущий отбор

Отношение несинонимических замен к синонимическим как измеритель отбора

Заметьте – Ka/Ks это другое название для dN/dS

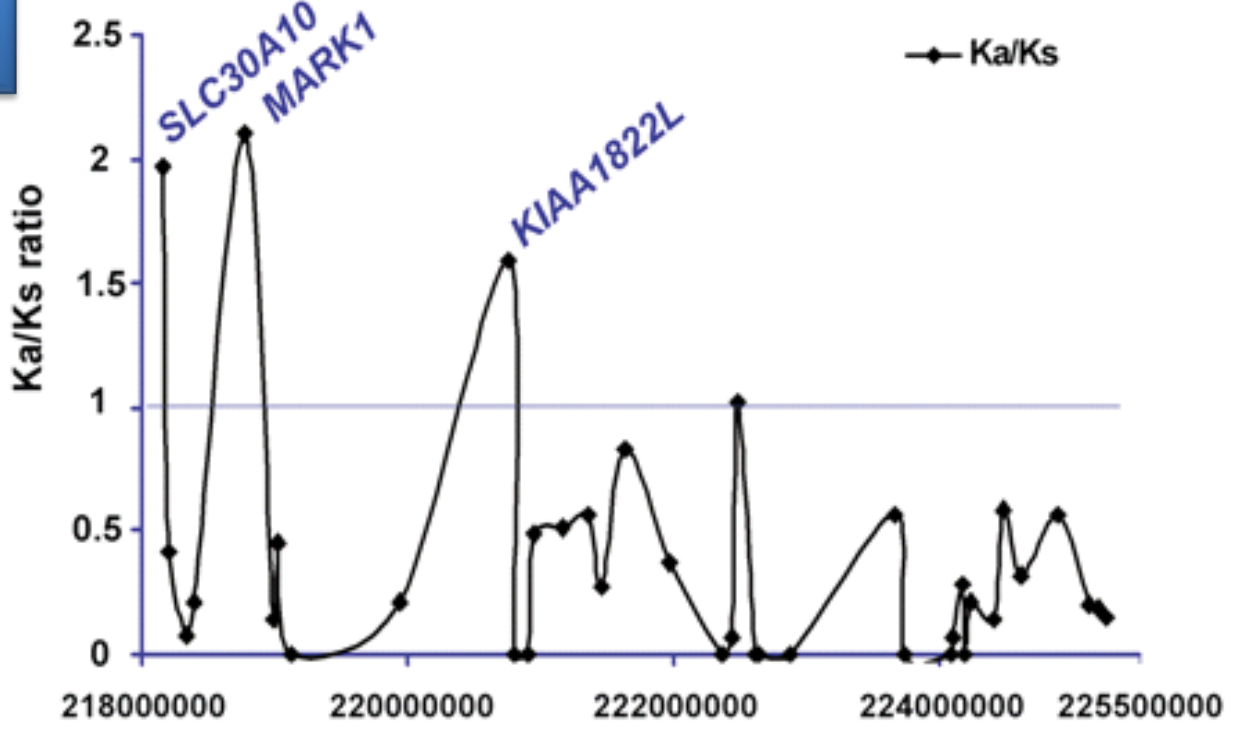
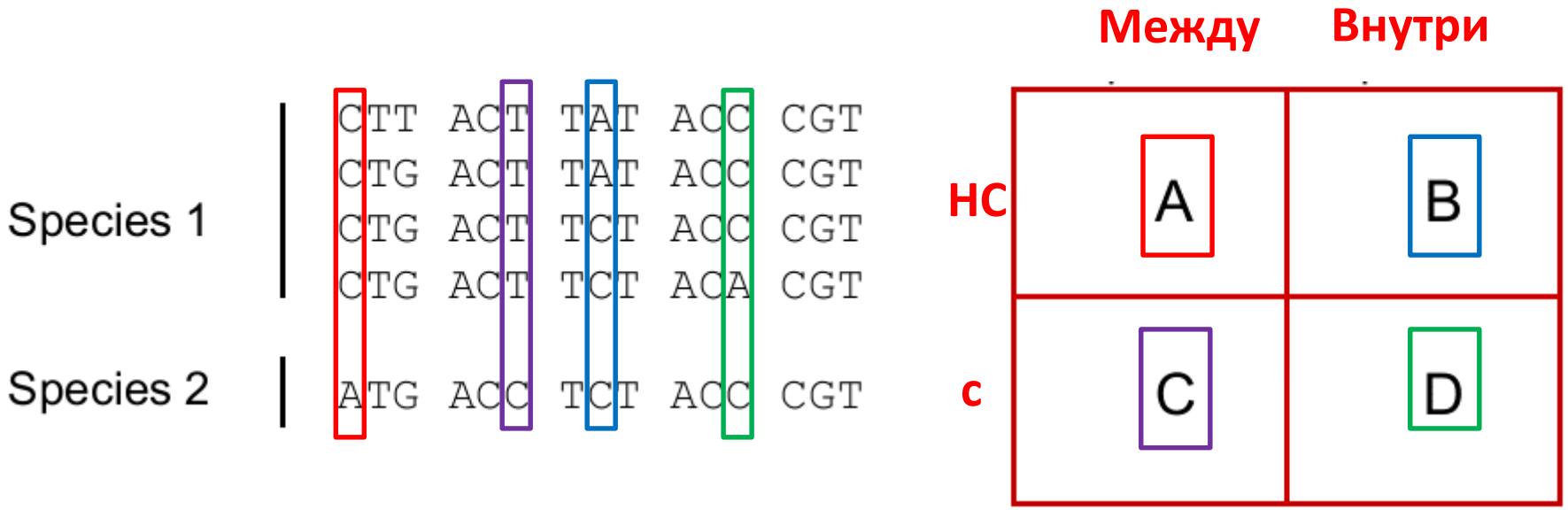


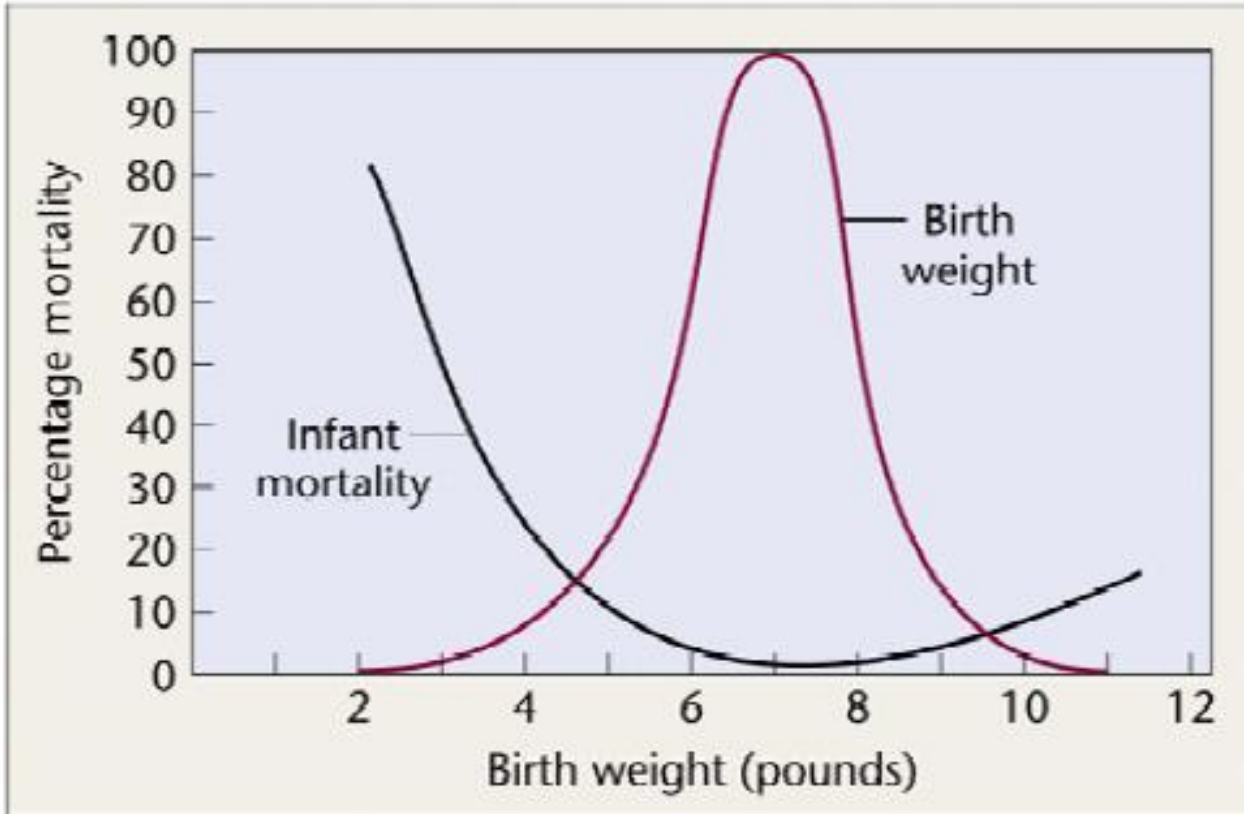
Figure 3. *MARK1* as an autism susceptibility candidate gene.
Ka/Ks ratio of the 38 genes of the chromosomal locus 1q41 associated with susceptibility to autism.
Hum. Mol. Genet. (2008) 17(16):

Тест МакДональда-Крейтмана

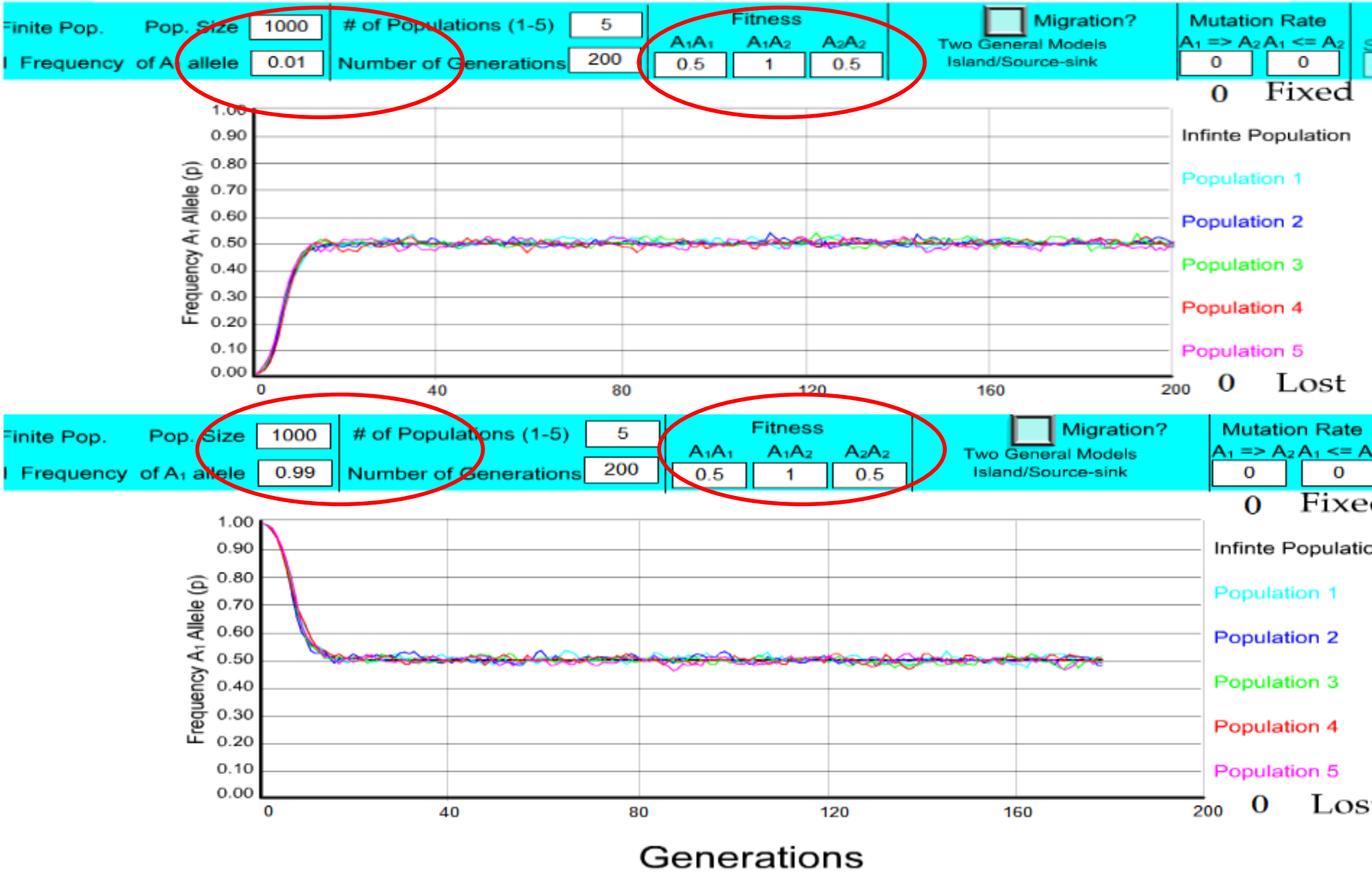


- Если все <u>нс</u> различия нейтральны, то A/C =B/D
- Если некоторые <u>нс</u> различия между видами были полезны, A/C **>**B/D

Стабилизирующий отбор



Стабилизирующий отбор



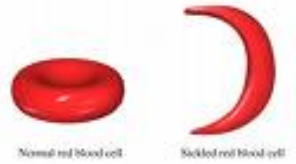
Отбор в пользу гетерозигот
серповидно-клеточная анемия
СК анемия

AA	Aa	aa	
0.85	1	0.05	СК анемия

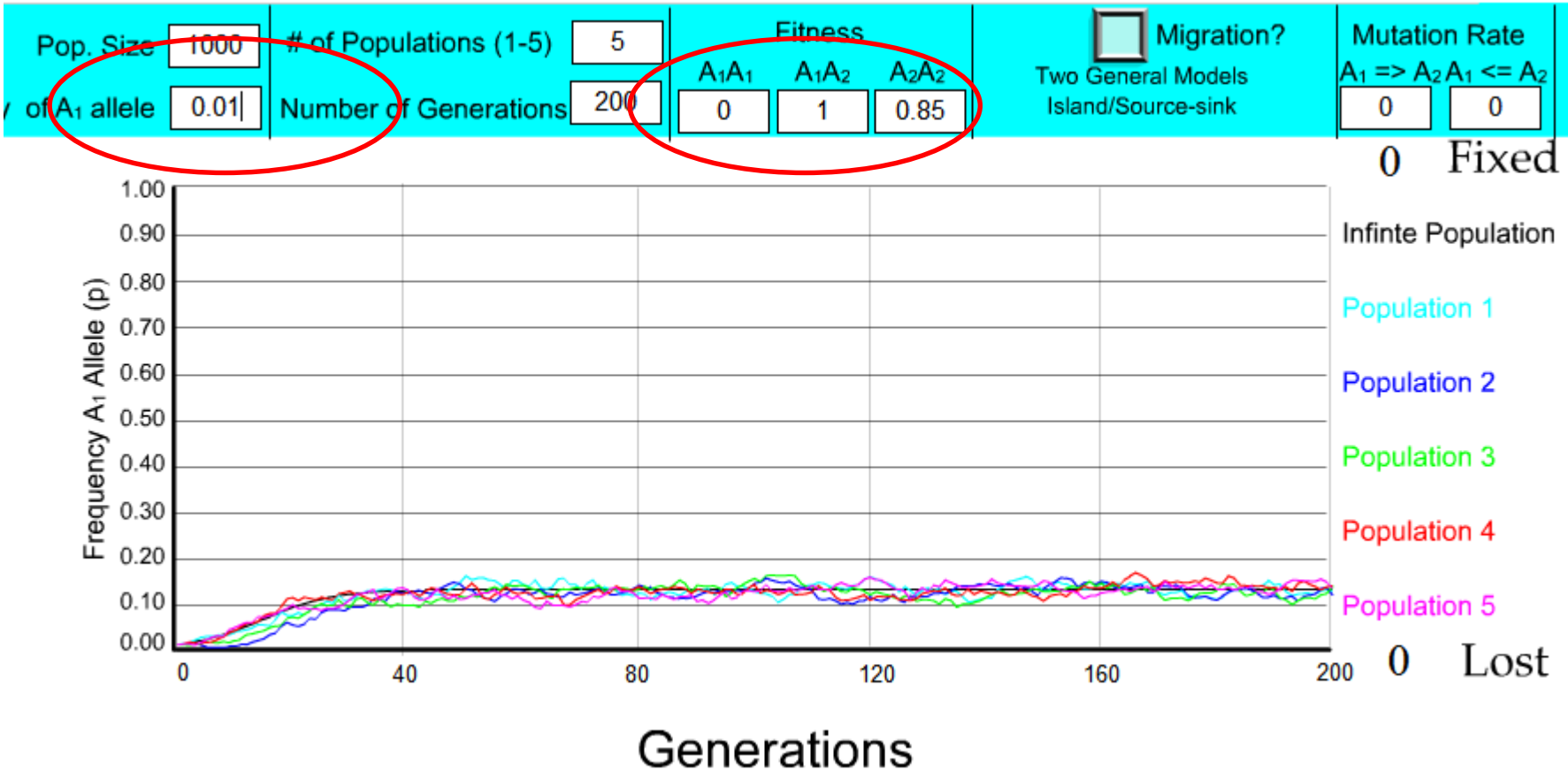
$$q(a) = \frac{1-w(AA)}{(1-w(aa)) + (1-(w(AA))}$$

$$q(a) = \frac{1-0.85}{(1-0.05) + (1-0.85)} = 0.136$$

Равновесная частота



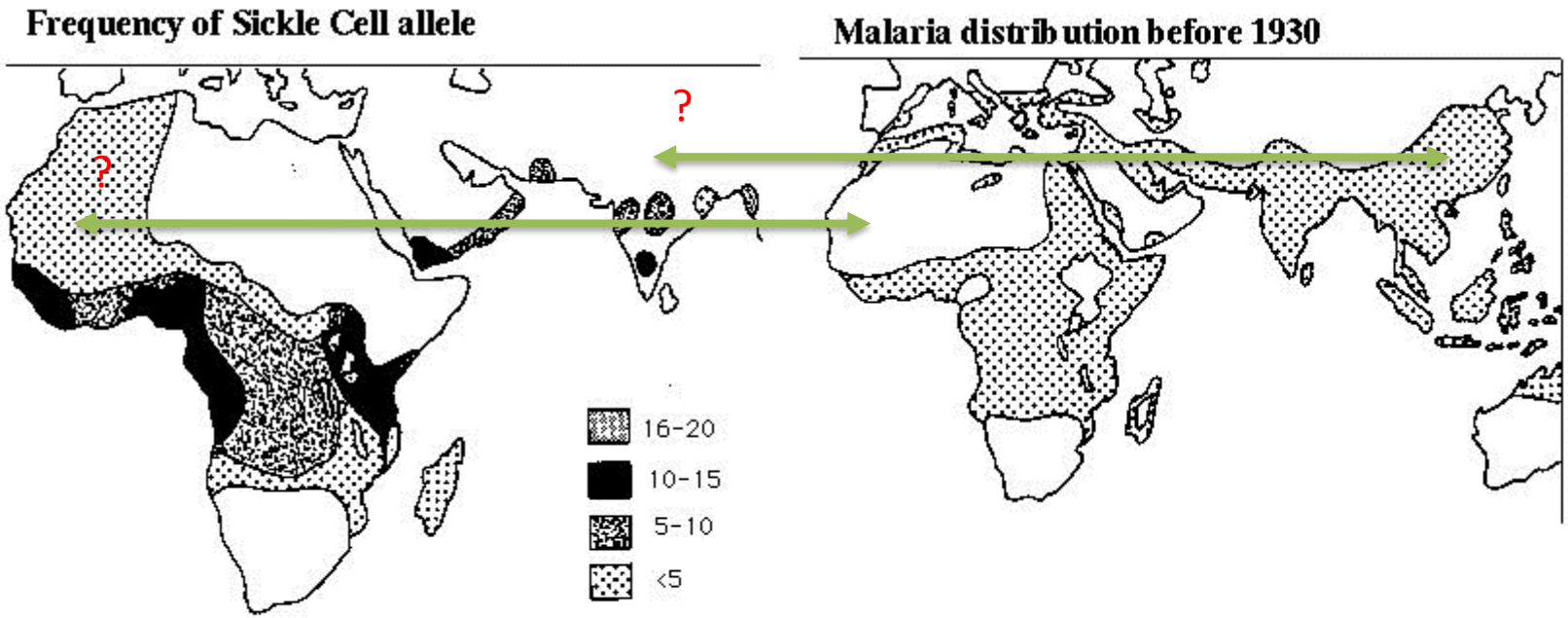
Стабилизирующий отбор
против гомозигот
серповидно-клеточная анемия



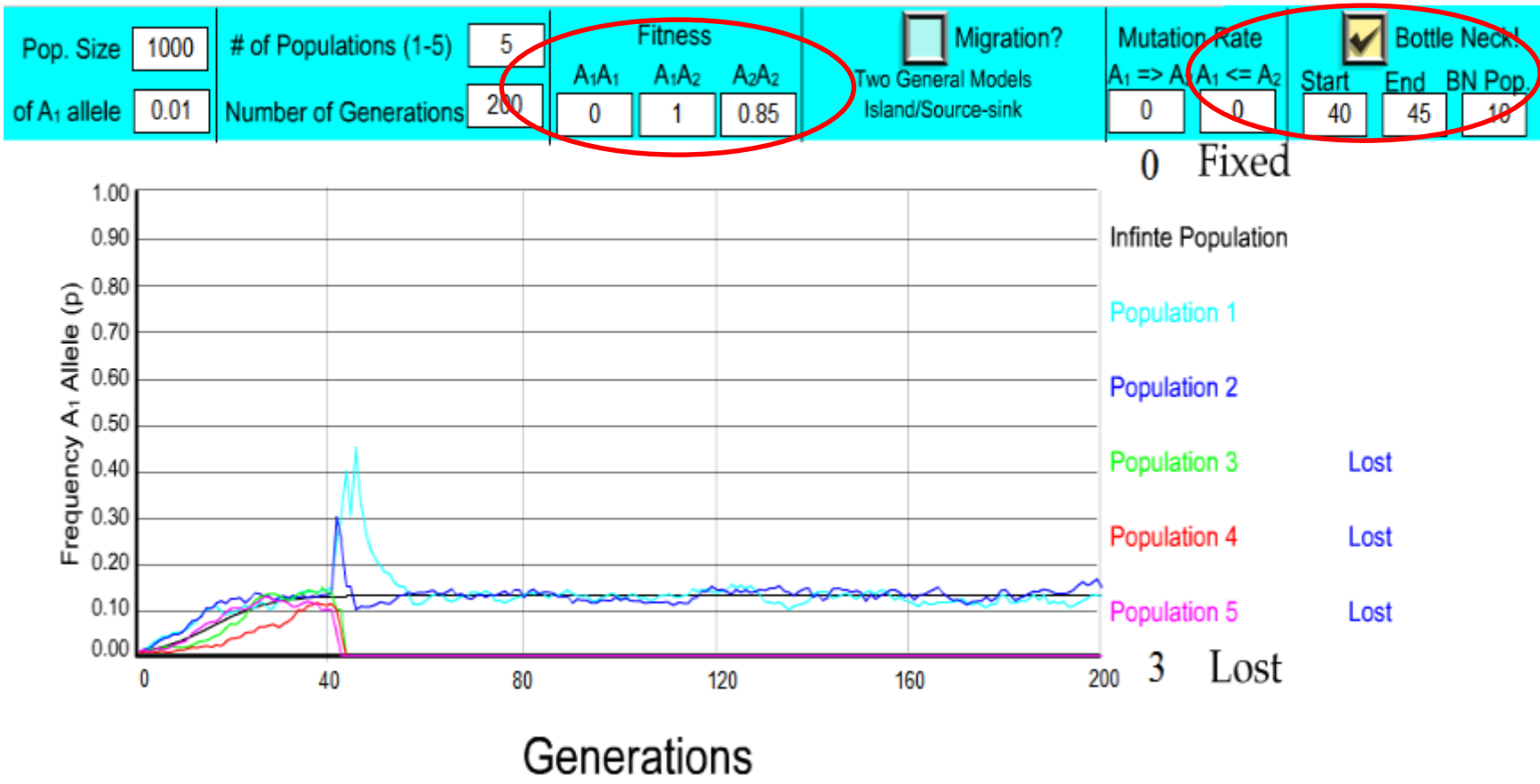
Стабилизирующий отбор

против гомозигот

серповидно-клеточная анемия

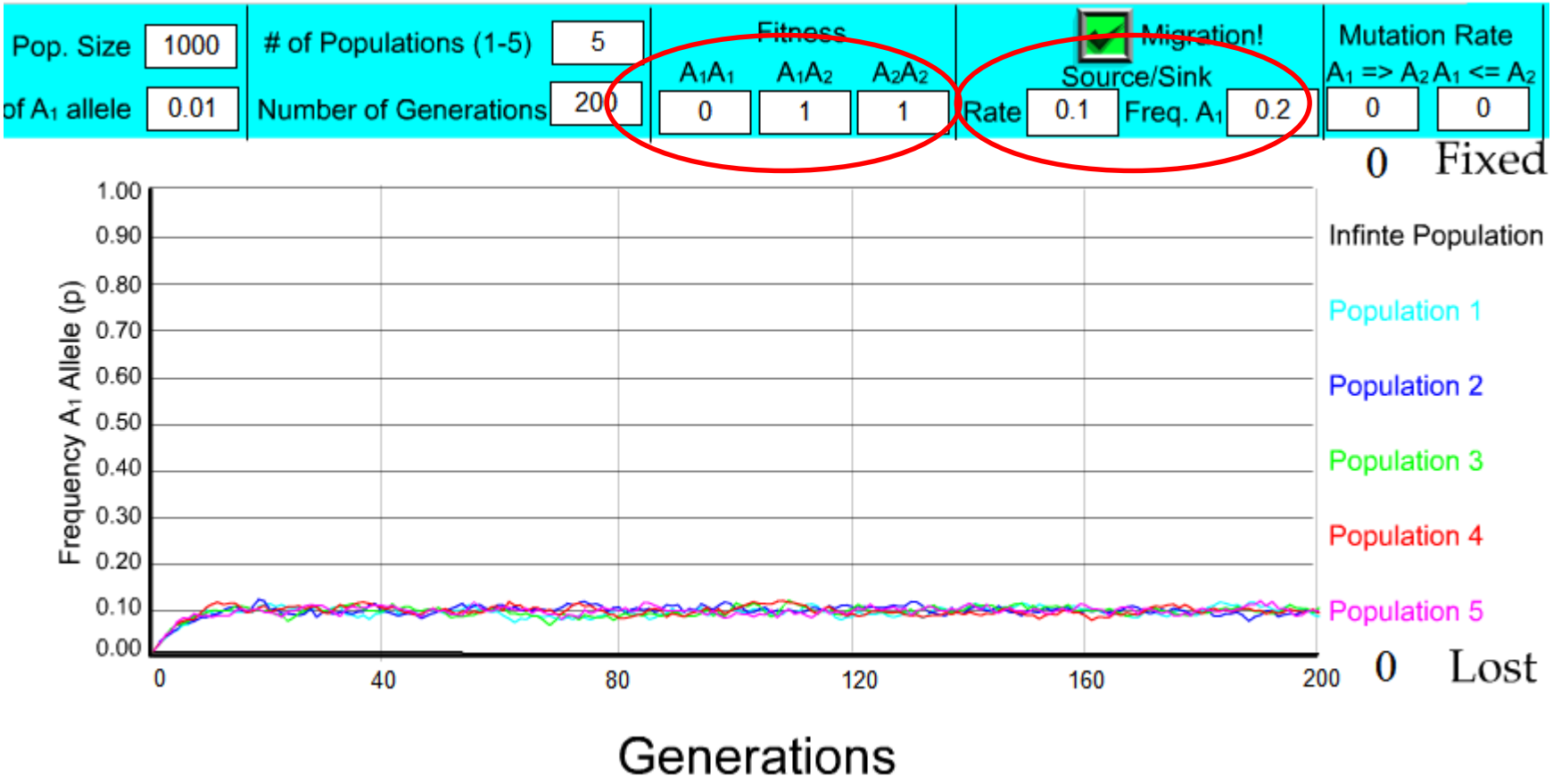


Факторы эволюции
Взаимодействие дрейфа и отбора
Стабилизирующий отбор + бутылочное горлышко

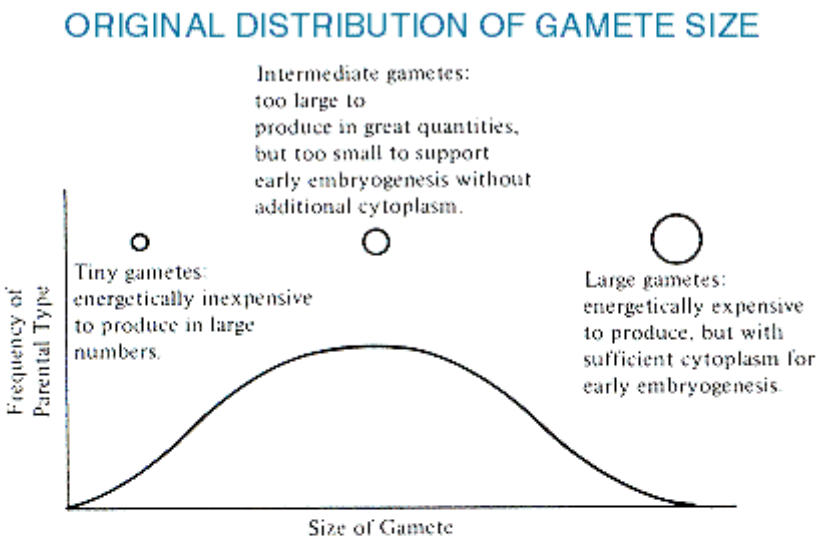


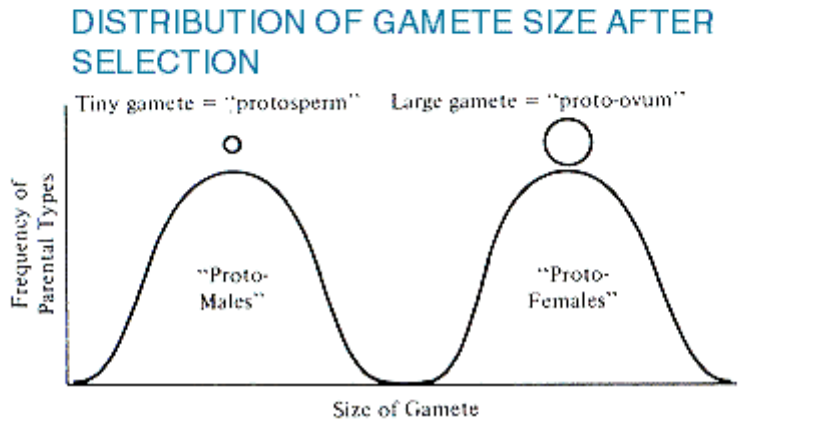
Взаимодействие дрейфа и отбора
Стабилизирующий отбор + миграция

серповидно-клеточная анемия

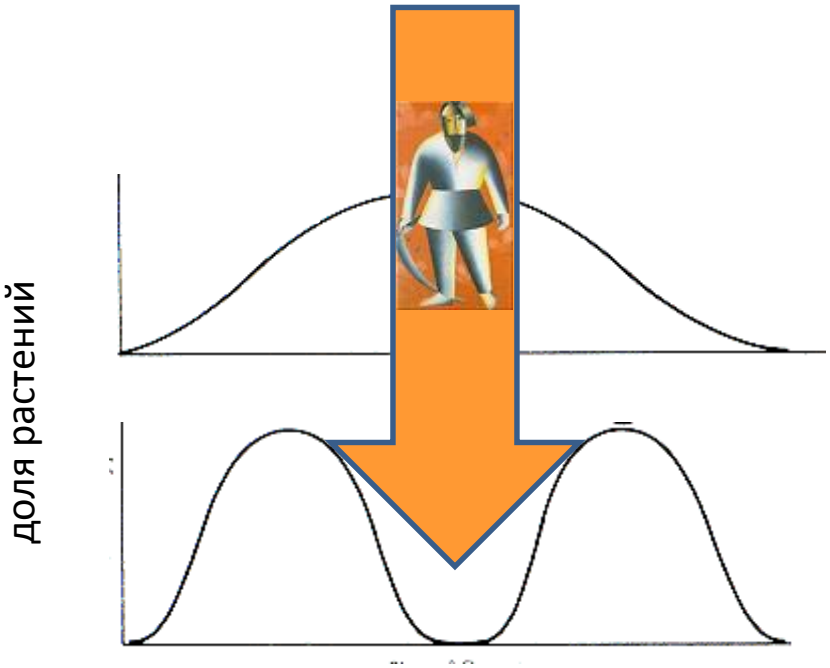


Дизруптивный отбор





Дизруптивный отбор



Дизруптивный отбор

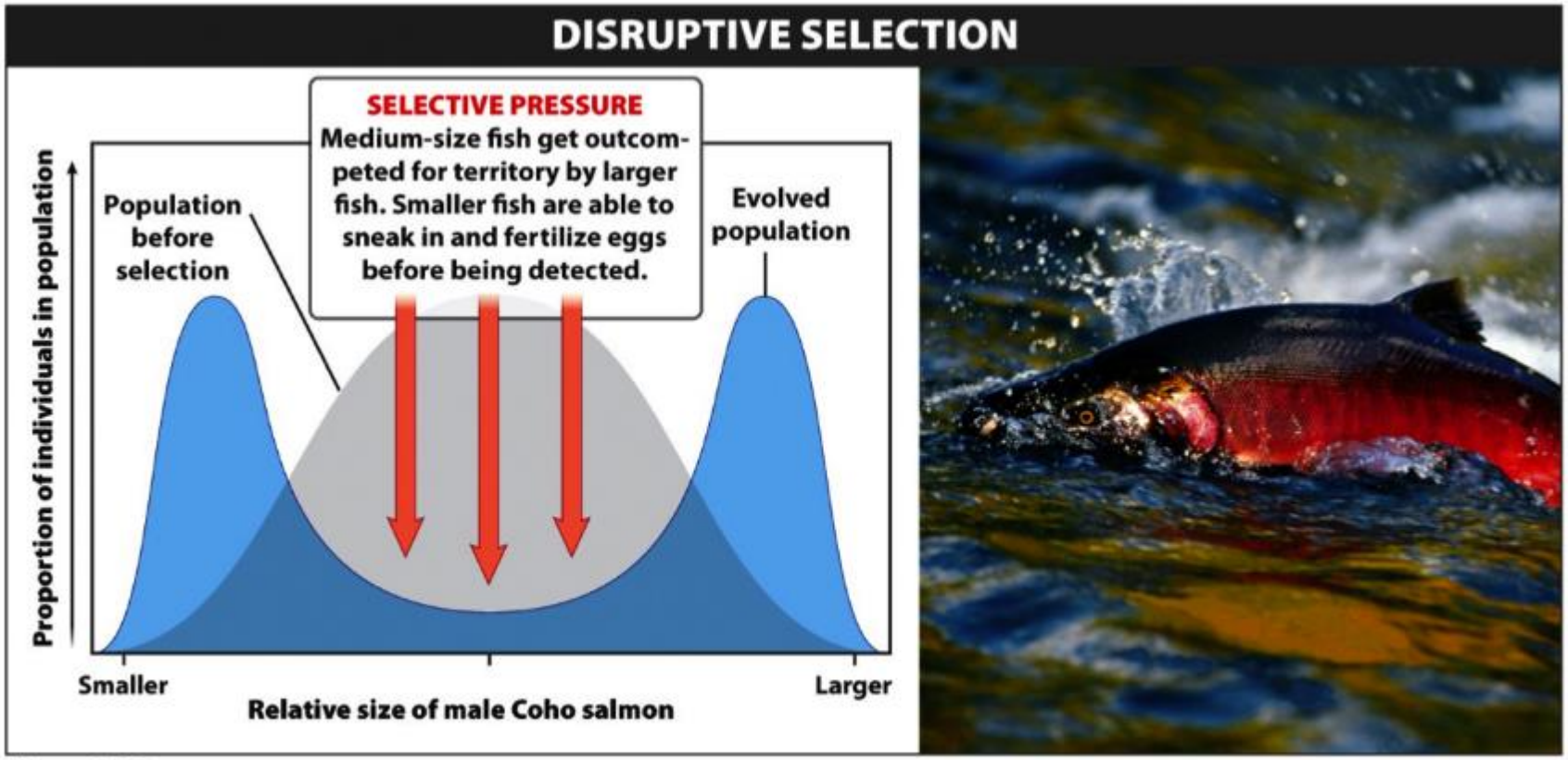
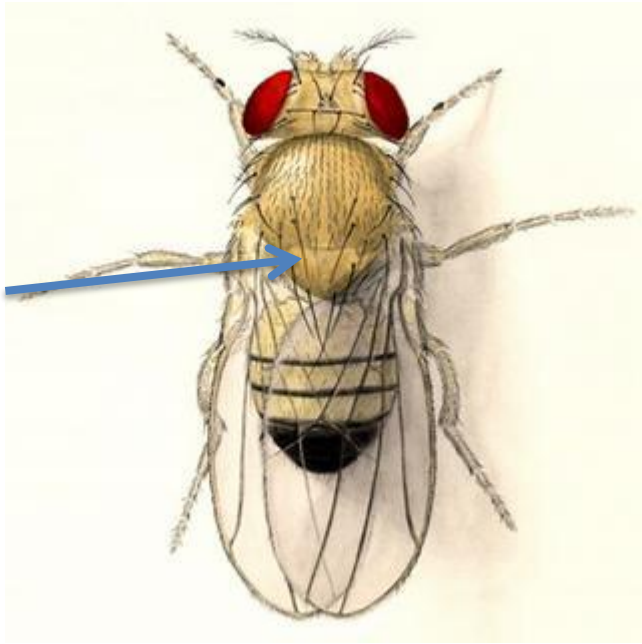
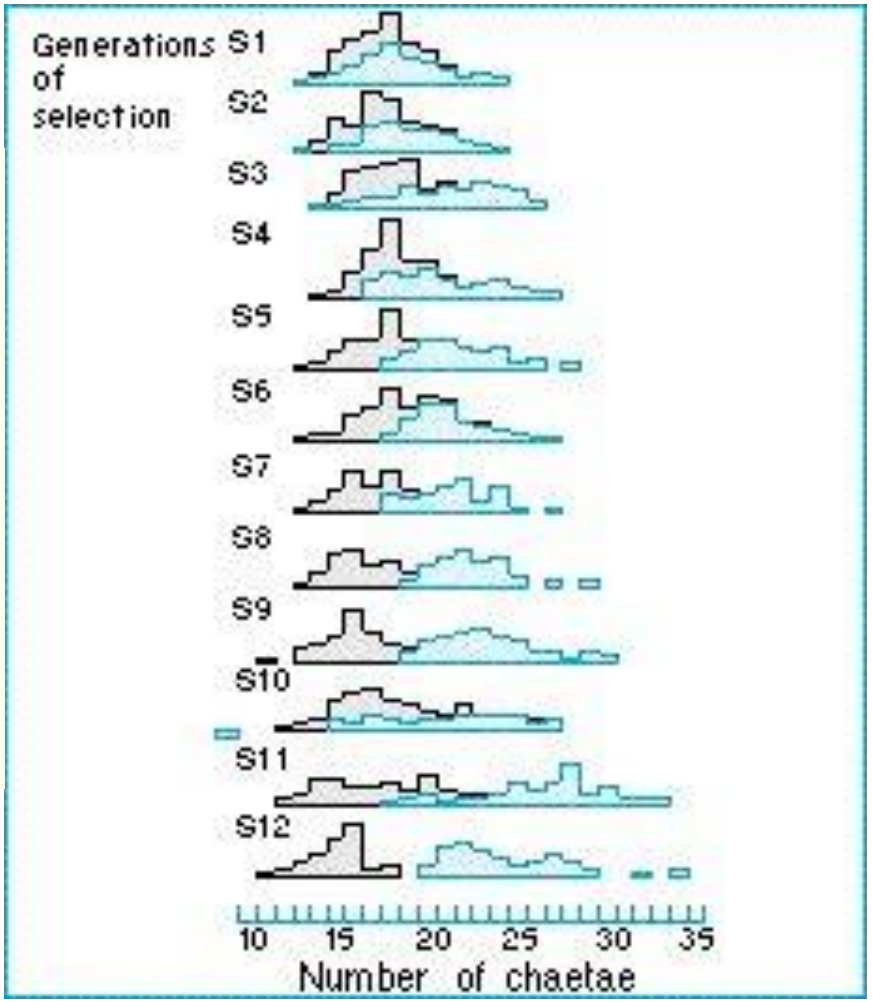


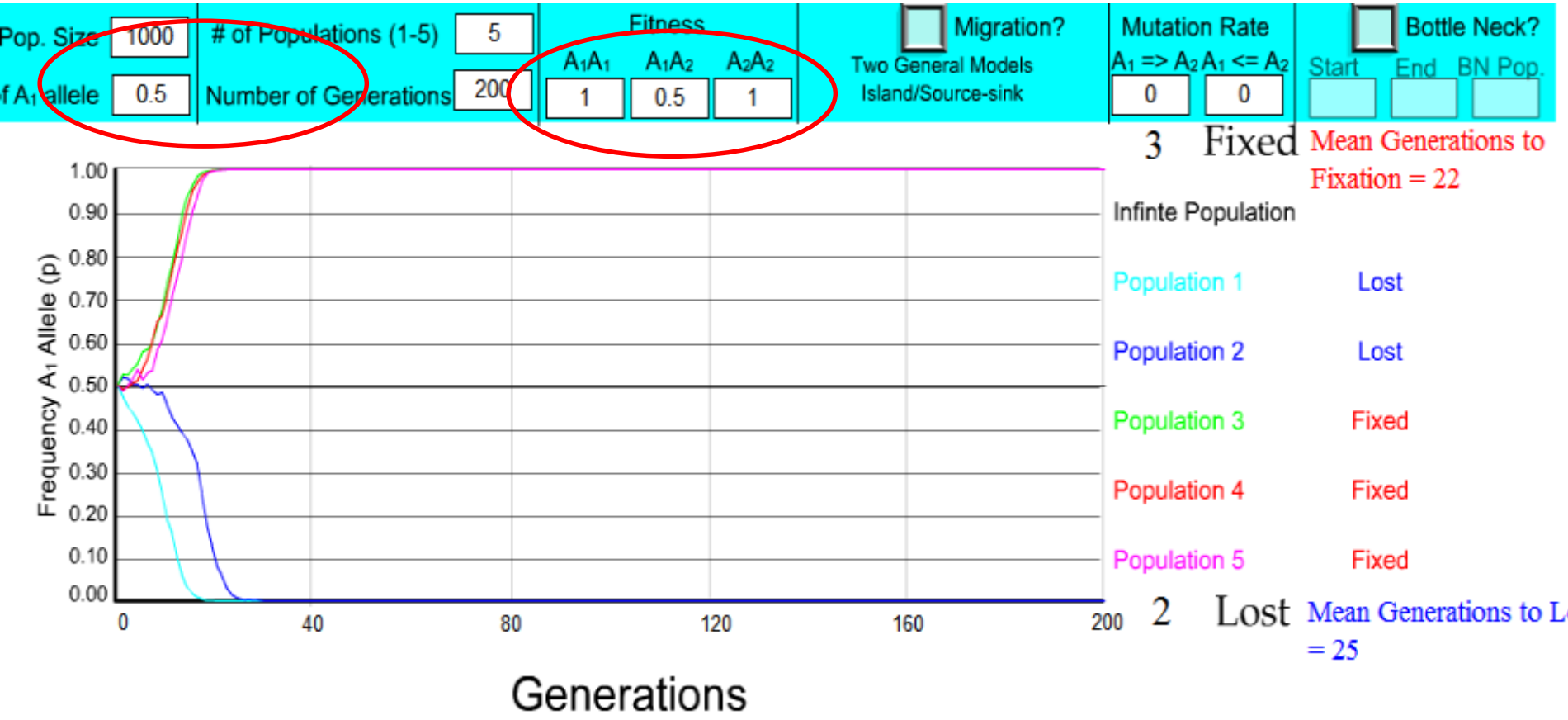
Figure 8-28
What Is Life? A Guide to Biology
© 2010 W. H. Freeman and Company

Дизруптивный отбор

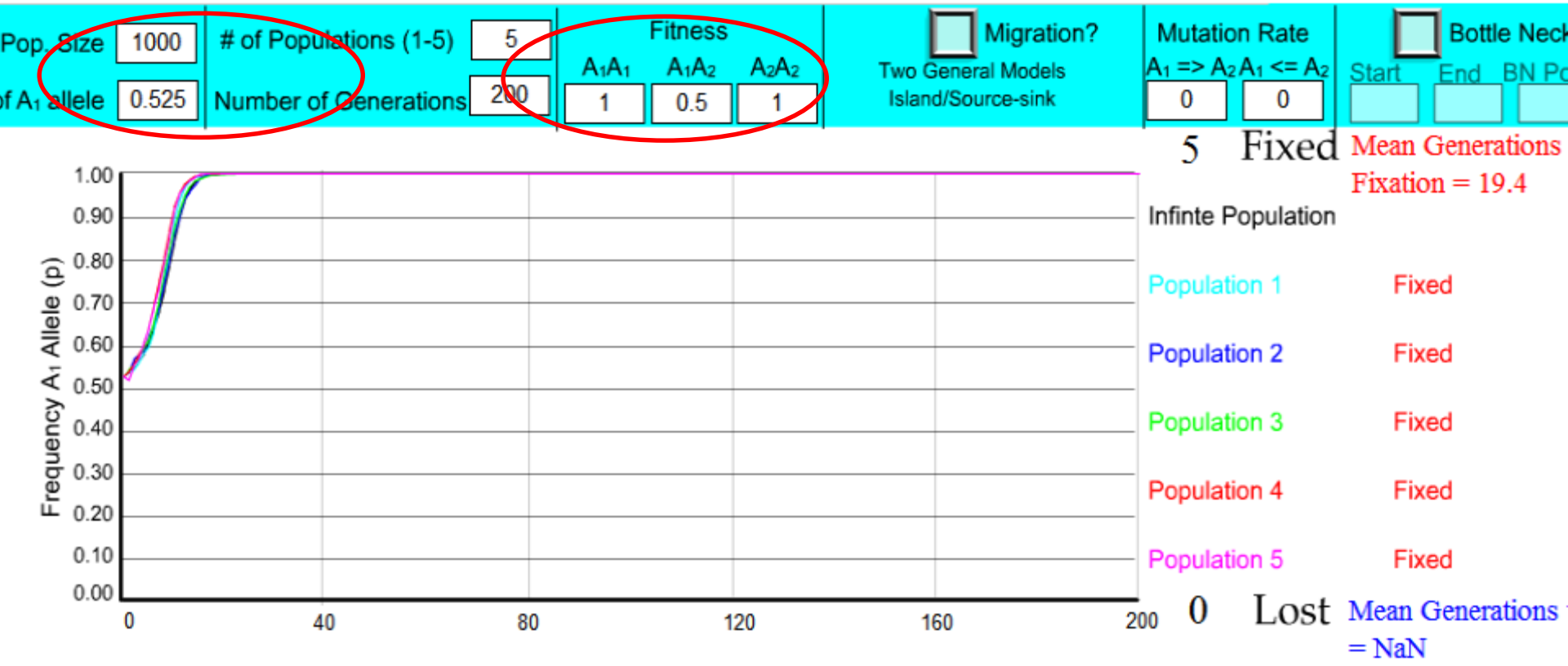




Дизруптивный отбор - против гетерозигот



Дизруптивный отбор - против гетерозигот



Ближний результат – нехватка гетерозигот

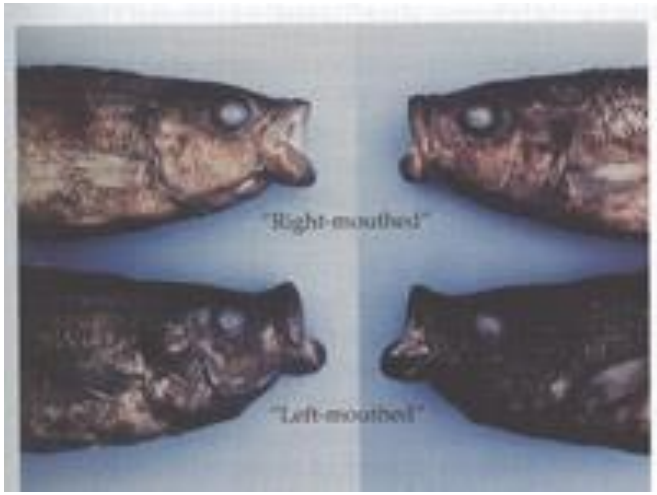
Конечный результат – фиксация более частого аллеля

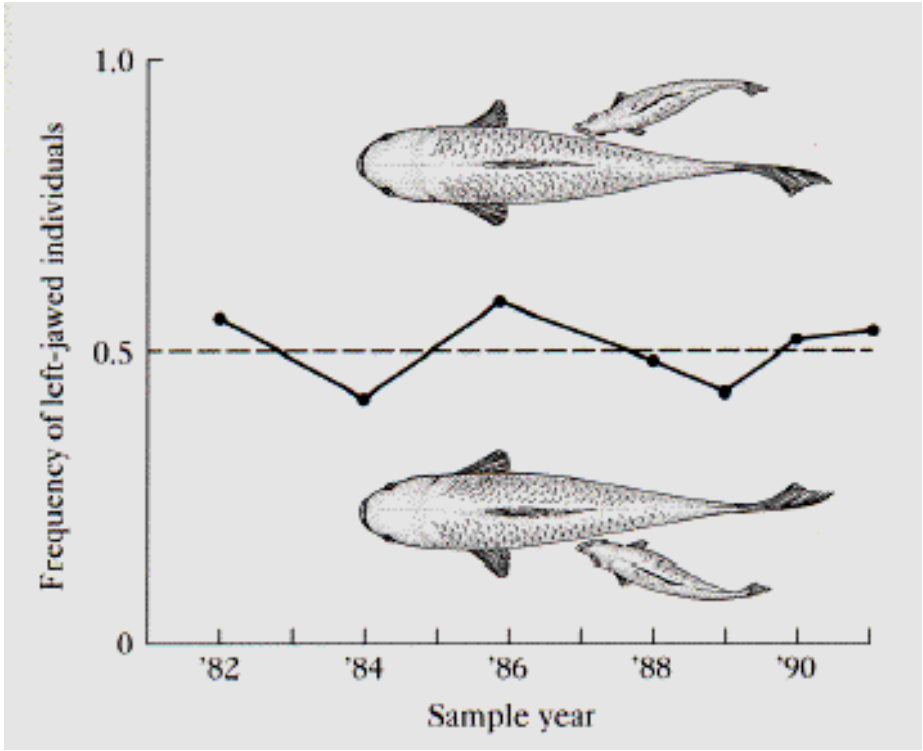
Дизруптивный отбор

- Отбор в разных направлениях в ОДНОЙ популяции при сохранении возможности панмиксии
- Возможные результаты:
  - поддержание полиморфизма
  - элиминация редкого класса
  - возникновение ассортативности в спаривании
  - возникновение репродуктивной изоляции

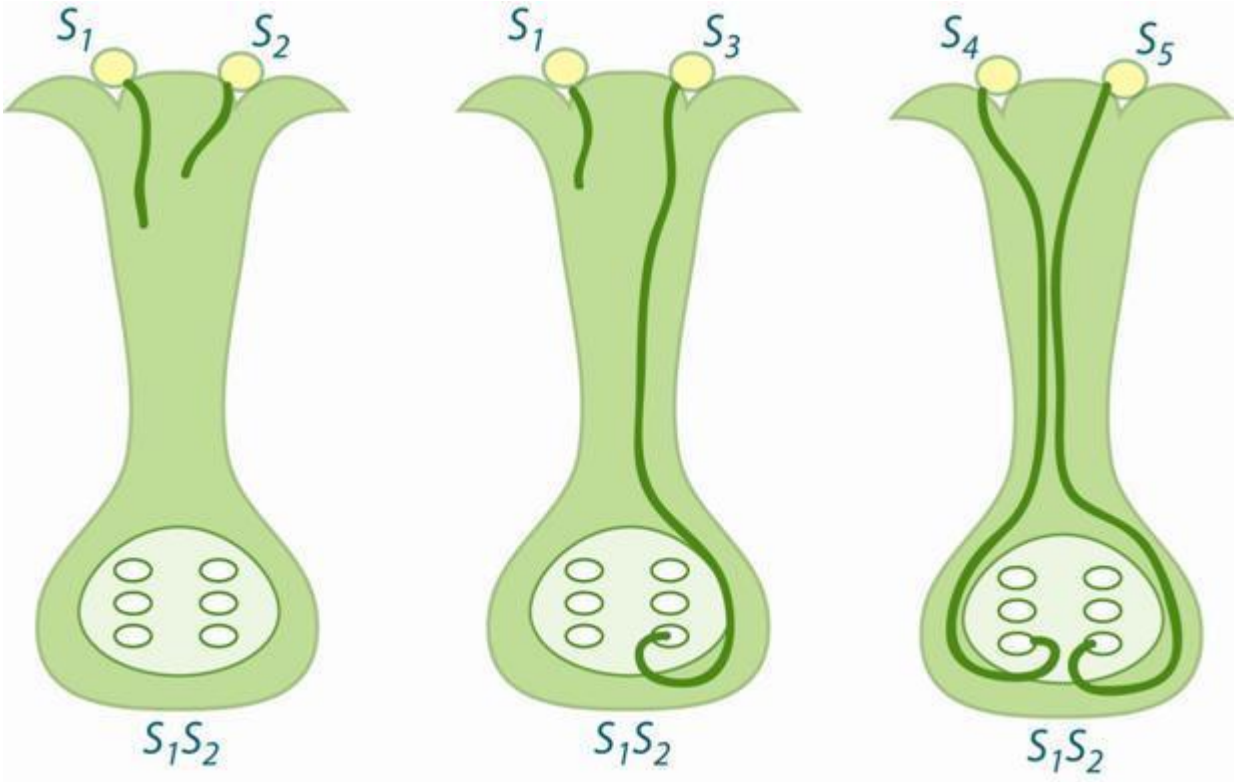
Негативный частотно-зависимый отбор

- Преимуществом обладают редкие генотипы



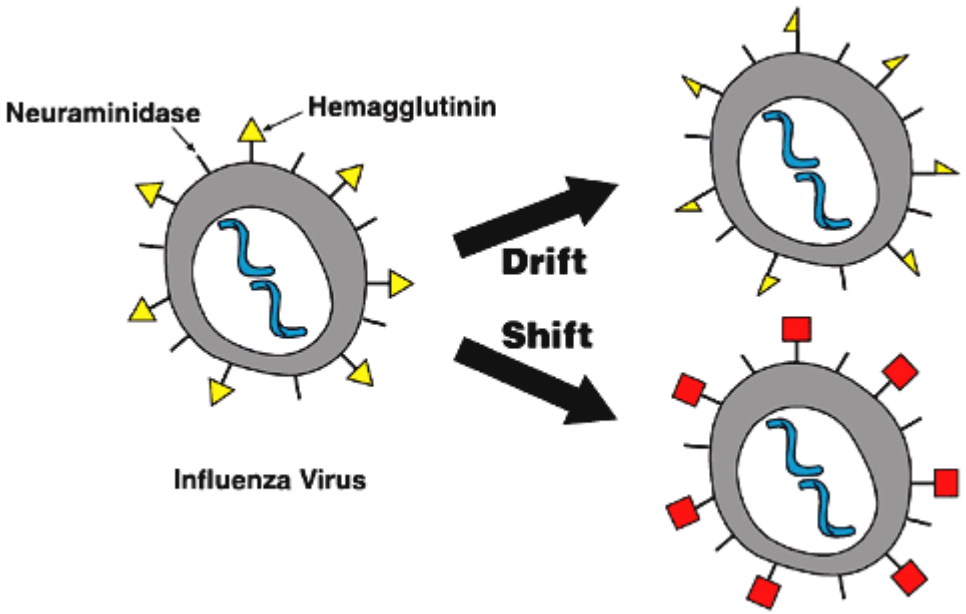


Самонесовместимость у растений:
Редкий аллель несовместимости препятствует инбридингу.
Частый аллель несовместимости ведет к вымиранию



http://www.bio.psu.edu/People/Faculty/Stephenson/Lab/solanum_files/image005.jpg

Вирусы гриппа: на частые антигены есть иммунитет, на редкие – нет.



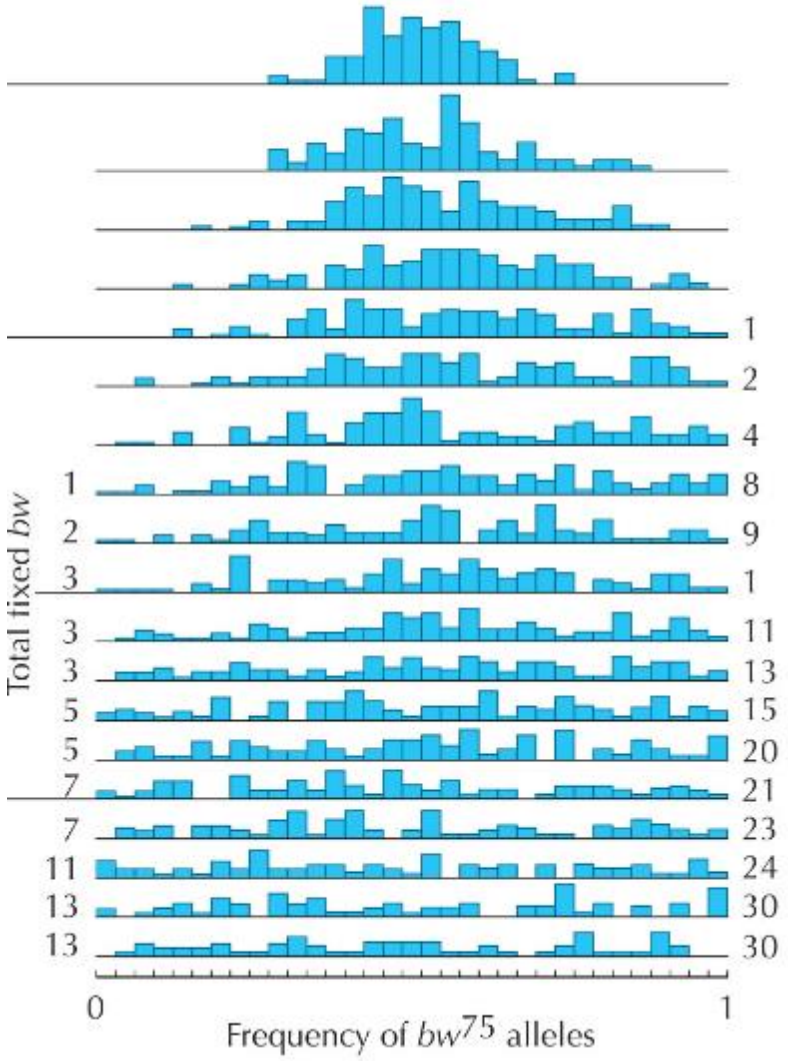
http://upload.wikimedia.org/wikipedia/en/c/ca/Antigenic_drift_vs_shift.png

Отбор и дрейф

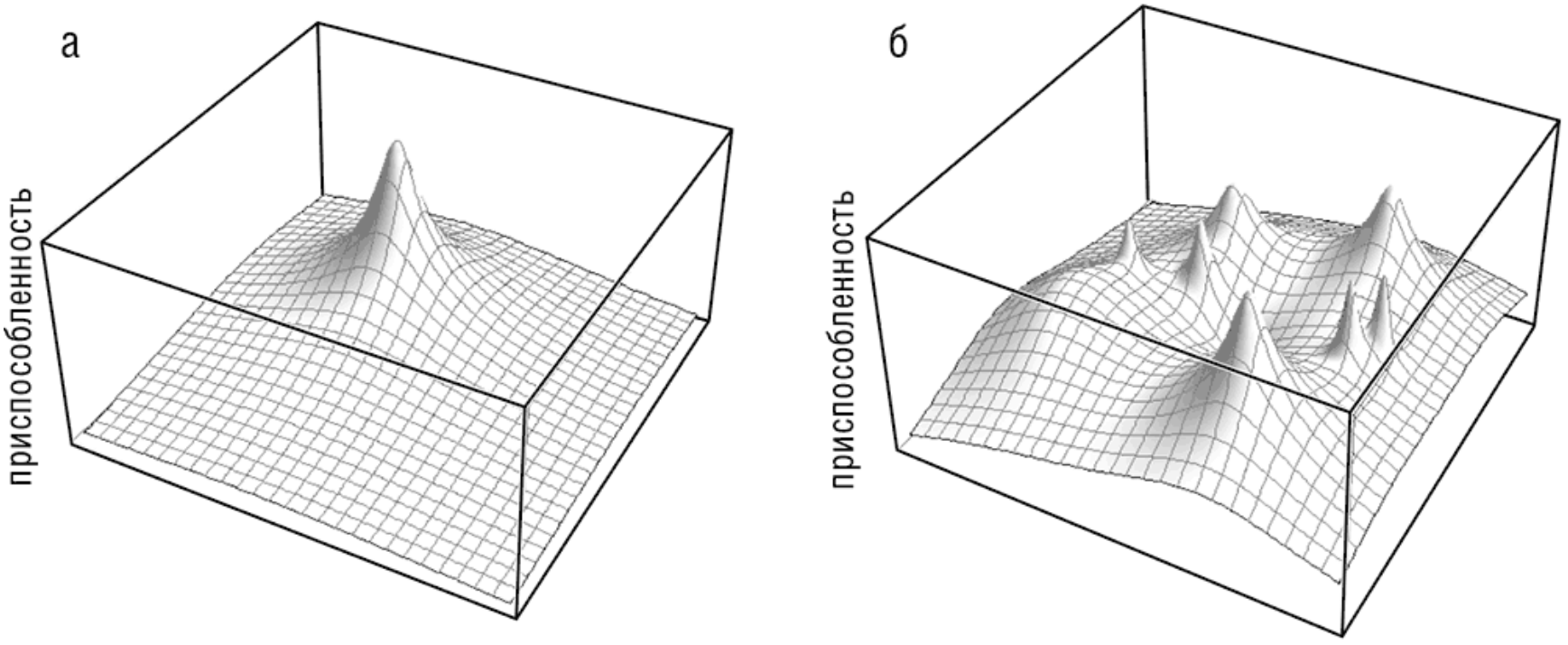
- $s=w_{A1} – w_{A2}$ - коэффициент отбора
- $s>0$ – полезная мутация
- $S<0$ – вредная мутация
- $1/Ne>>|s|$ – почти нейтральная эволюция, направляемая дрейфом
- $1/Ne<<|s|$ – адаптивная эволюция, направляемая отбором
- $1/Ne \sim |s|$ – комбинированный режим

Дрейф и отбор
Моделирование на популяциях дрозофилы

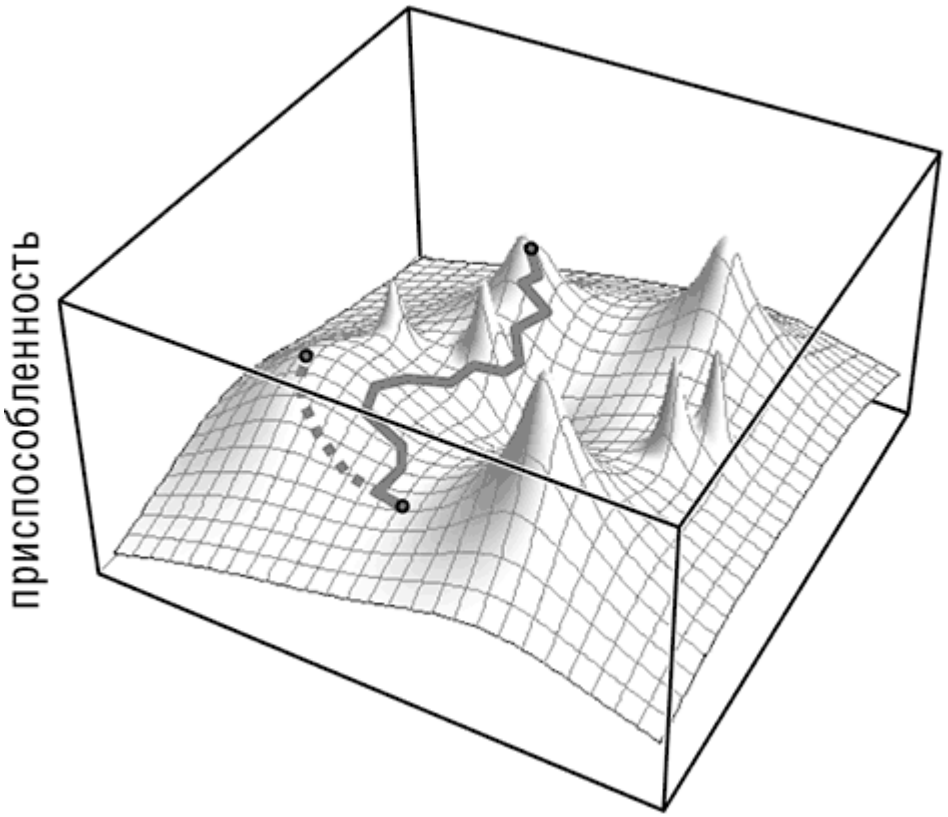
- Условия опыта
  - 100 популяций по 4 самца 4 самки
  - Исходная частота аллеля *bw* =0.5
  - В каждом поколении случайно выбирали в качестве родителей по 4 самца 4 самки
  - У носителей *bw* снижена приспособленность
- Через 20 поколений *bw* был утрачен в 13 популяциях, фиксирован в 30, остальные имели разные частоты *bw*



туПИКИ адаптивного ландшафта



Дрейф и выход из адаптивного тупика



Отбор –слепой часовщик

Возникновение адаптаций и эволюционных новшеств

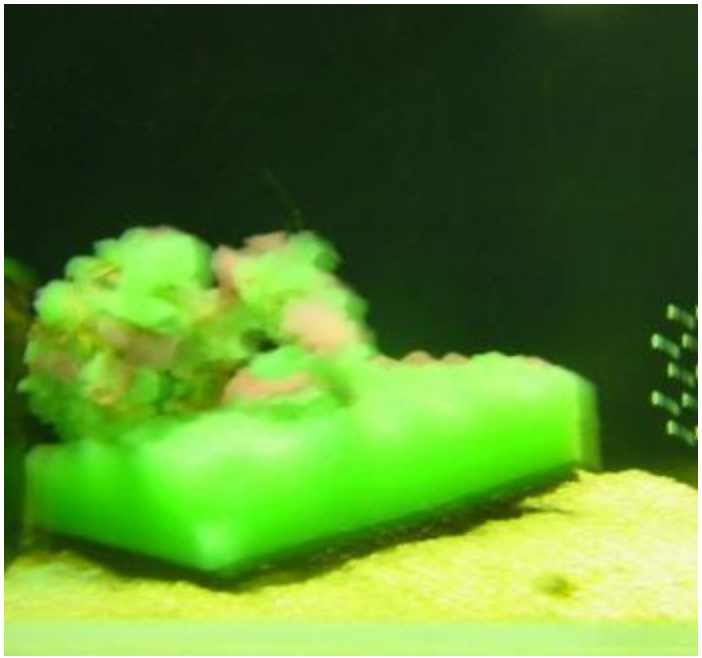
Адаптации

- Панглосианская парадигма
  - Все к лучшему
- Спандрели Св. Марка
  - Побочный результат

камуфляж

Покровительственная окраска и форма

Расширенный фенотип



Расширенный фенотип

Расширенный фенотип

Расширенный фенотип

Расширенный фенотип

Расширенный фенотип

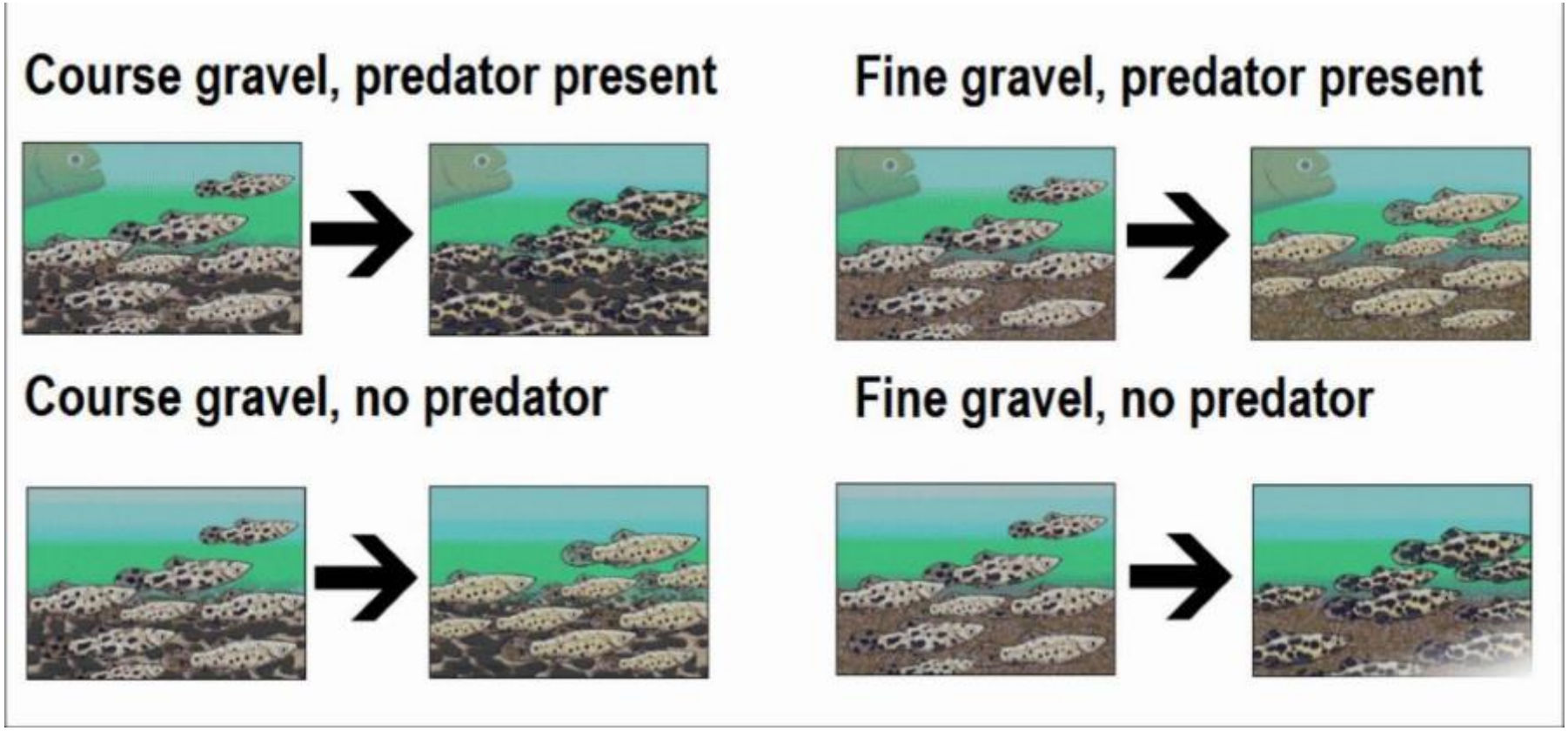
Расширенный фенотип

Расширенный фенотип

Расширенный фенотип

Покровительственная окраска: проблема первого шага

Естественный отбор в природе покровительственная окраска



Отпугивающая окраска

Проблема первого шага

Обезьяньи орхидеи

Мертвая голова

Самурайский краб

Мимикрия:
проблема первого шага

Мимикрия

Бейтсовская мимикрия

- Съедобные виды подражают несъедобным
- Неустойчивое равновесие по численности

Бейтсовская мимикрия

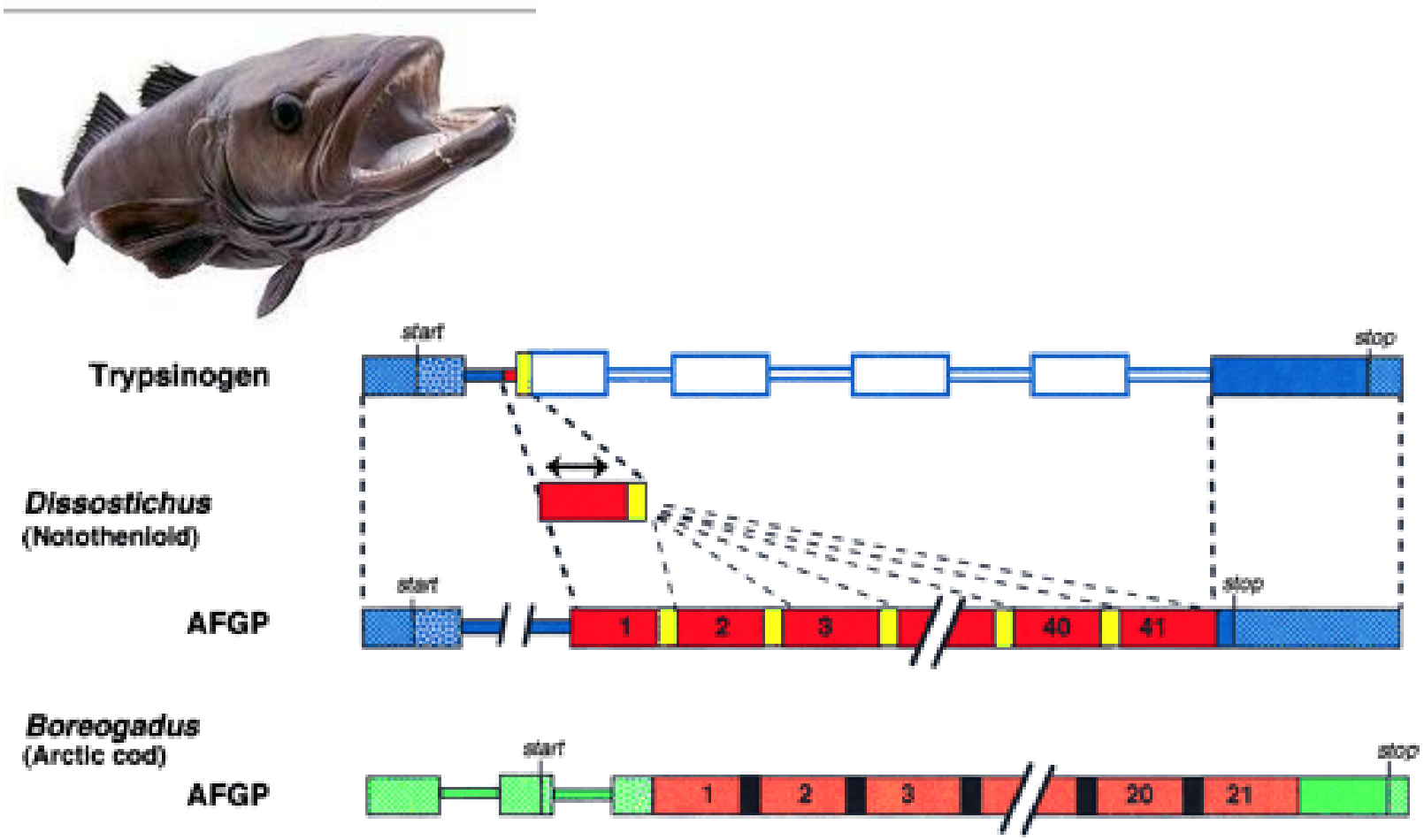
- Съедобные виды подражают несъедобным
- Неустойчивое равновесие по численности

Мюллеровская мимикрия

- Несъедобные виды подражают друг другу

Возникновение новых признаков

Возникновение и эволюция антифризных белков у рыб



Возникновение и эволюция зрительных белков

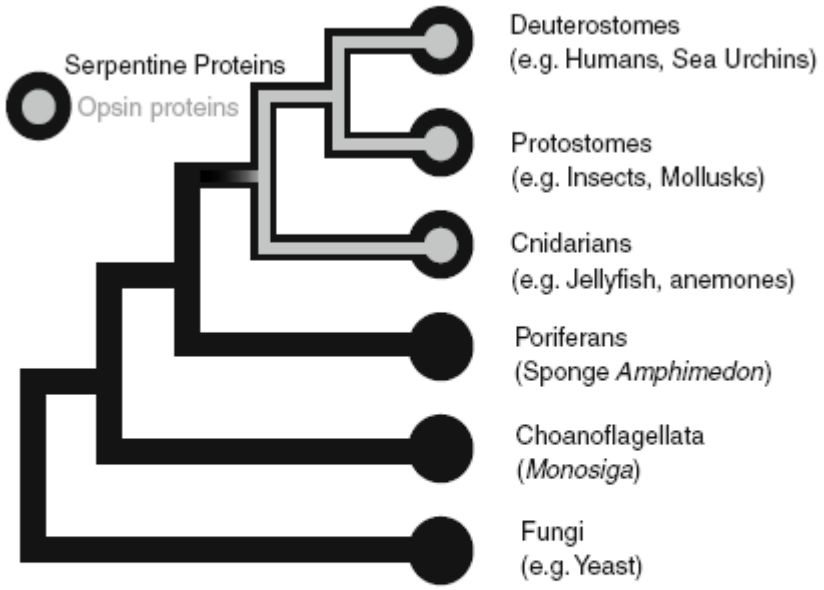
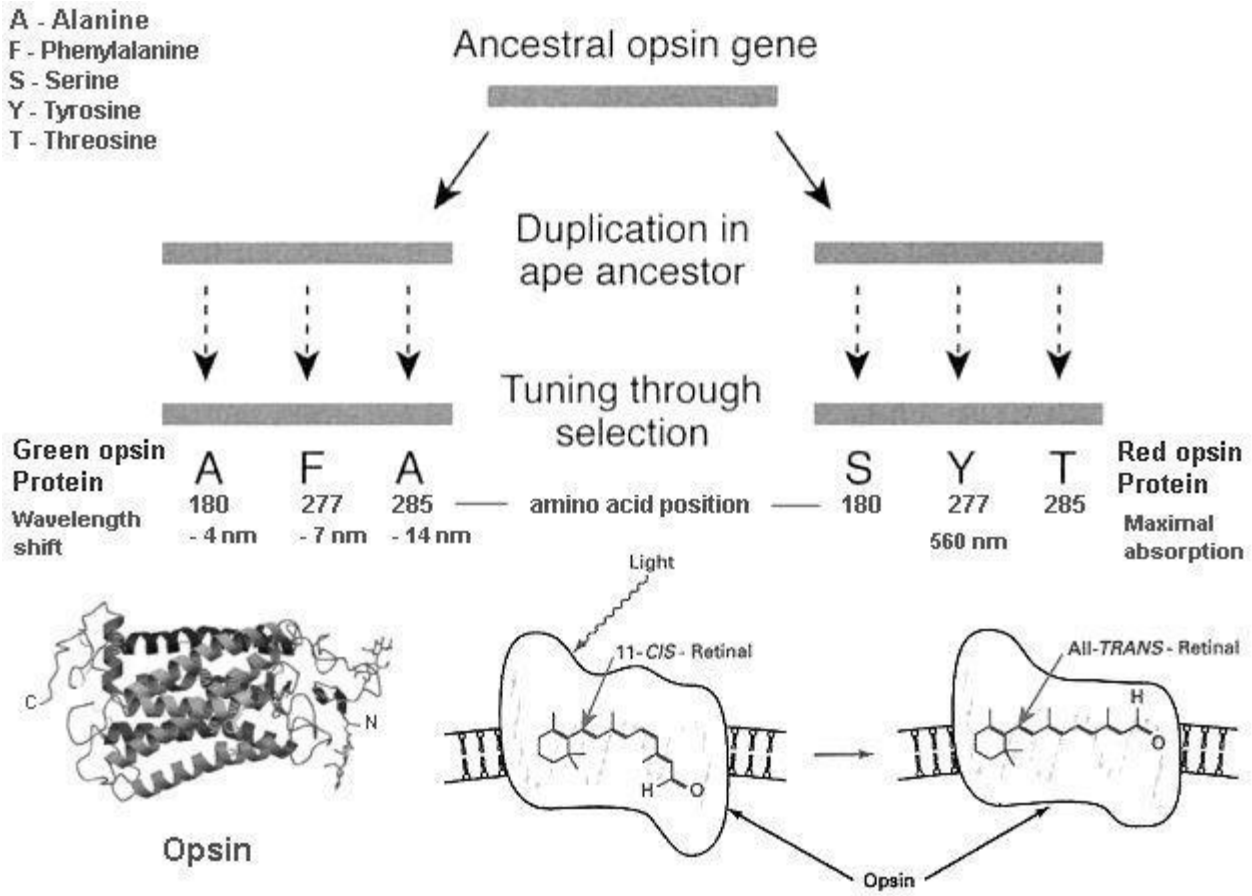
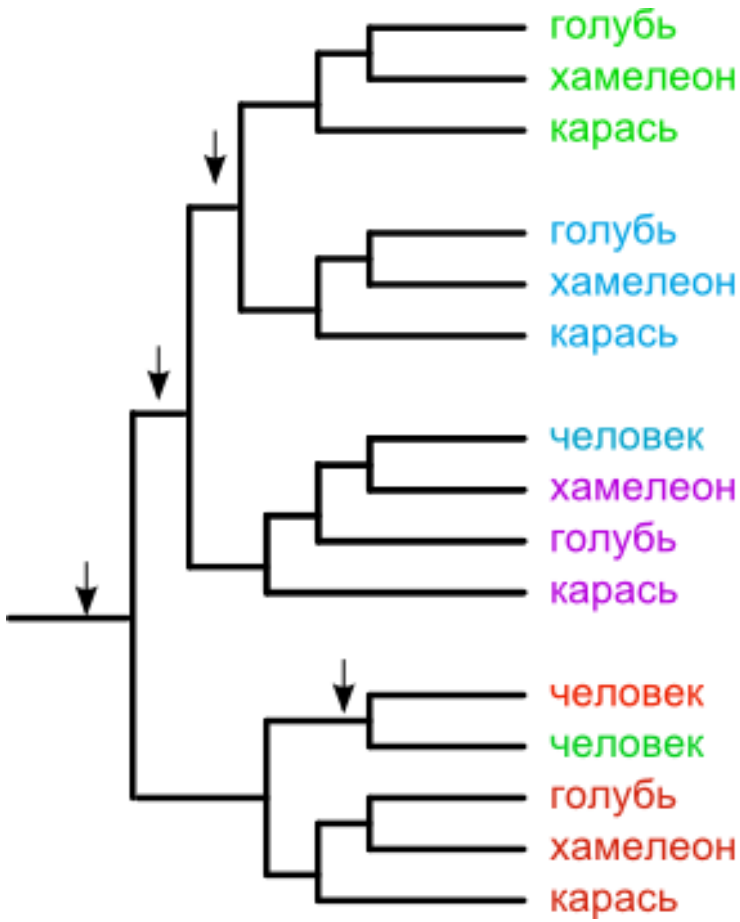


Fig. 2 Opsin originated by mutation of a "serpentine protein" [also called G-protein-coupled receptor (GPCR)]. Protostomes, deuterostomes, and cnidarians possess opsins, but they are absent from porifera and non-animals. Yet, these organisms possess non-opsin GPCR proteins. This indicates that opsin originated by a GPCR gaining light sensitivity, before the common ancestor of Cnidarians, protostomes (including flies), and deuterostomes (including humans)

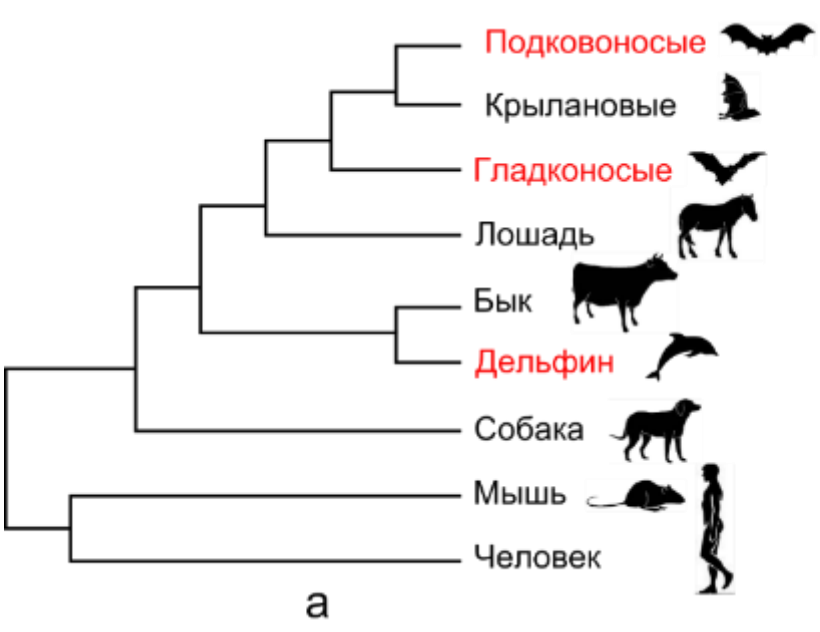
Возникновение и эволюция зрительных белков



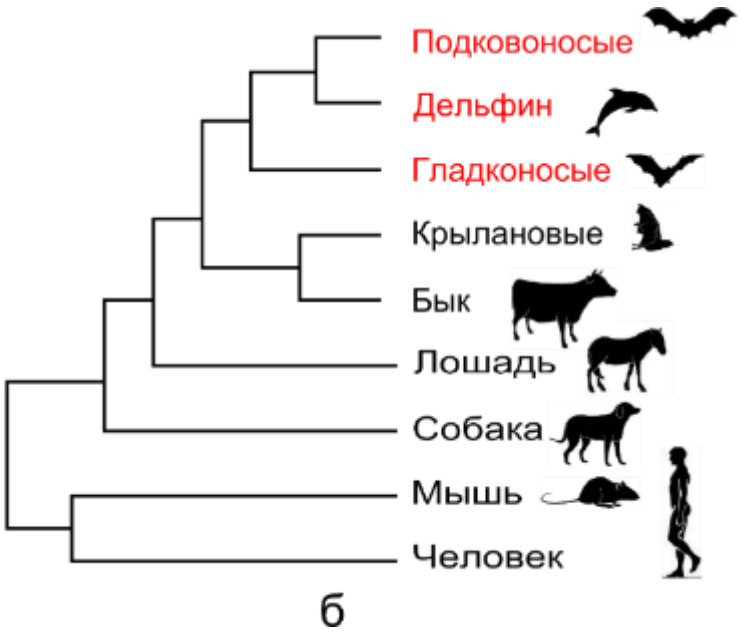
Возникновение и эволюция зрительных белков



Эволюция эхолокации



Нейтральное древо

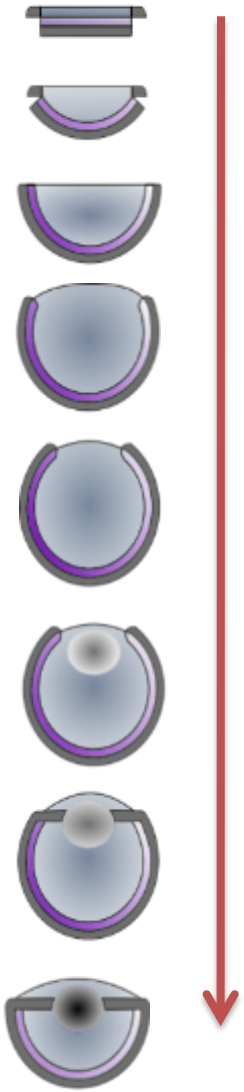


Древо престина

Возникновение и эволюция глаза

FIGURE 24.8 Intermediate stages in the evolution of complex eyes. (A) Schematic diagram of stages as seen in various animals: 1, a photosensitive epithelium sandwiched between a protective skin and a pigmented layer of cells; 2, a simple eye cup; 3, a deeper cup, providing more information on the direction of a light source; 4, gradual evolution toward a "pinhole" eye; 5, a refractive lens, resulting from increased protein concentration; 6, a flat, pigmented iris surrounding the lens provides for better focusing. (B) Detailed diagrams of increasingly complex eyes among gastropods (snails): 1, eye cup of *Patella*; 2, deeper cup in *Pleurotomaria*; 3, pinhole eye of *Haliotis*; 4, closed eye of *Turbo*; 5, lens eye of *Murex*; 6, lens eye of *Nucella*. ep, epithelium; la, lacuna; li, lens; vm, vitreous protein mass. (A from Osorio 1994; B from Salvini-Plawen and Mayr 1977.)

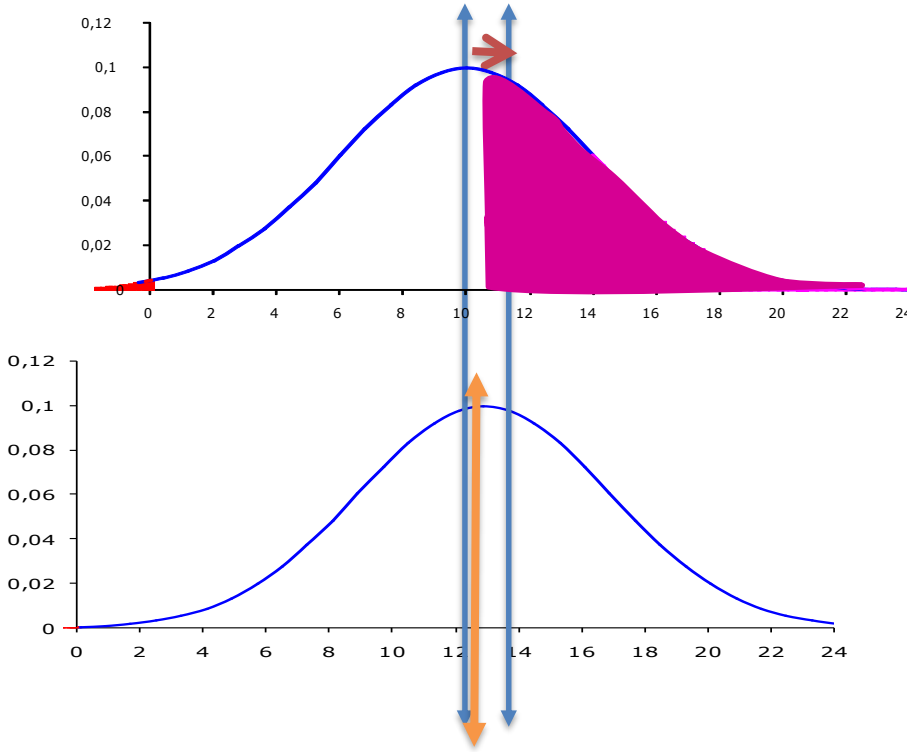
Возникновение и эволюция глаза компьютерная модель



h^2= 0.5
S=0.01
R=0.00005*m*

363 992 поколений

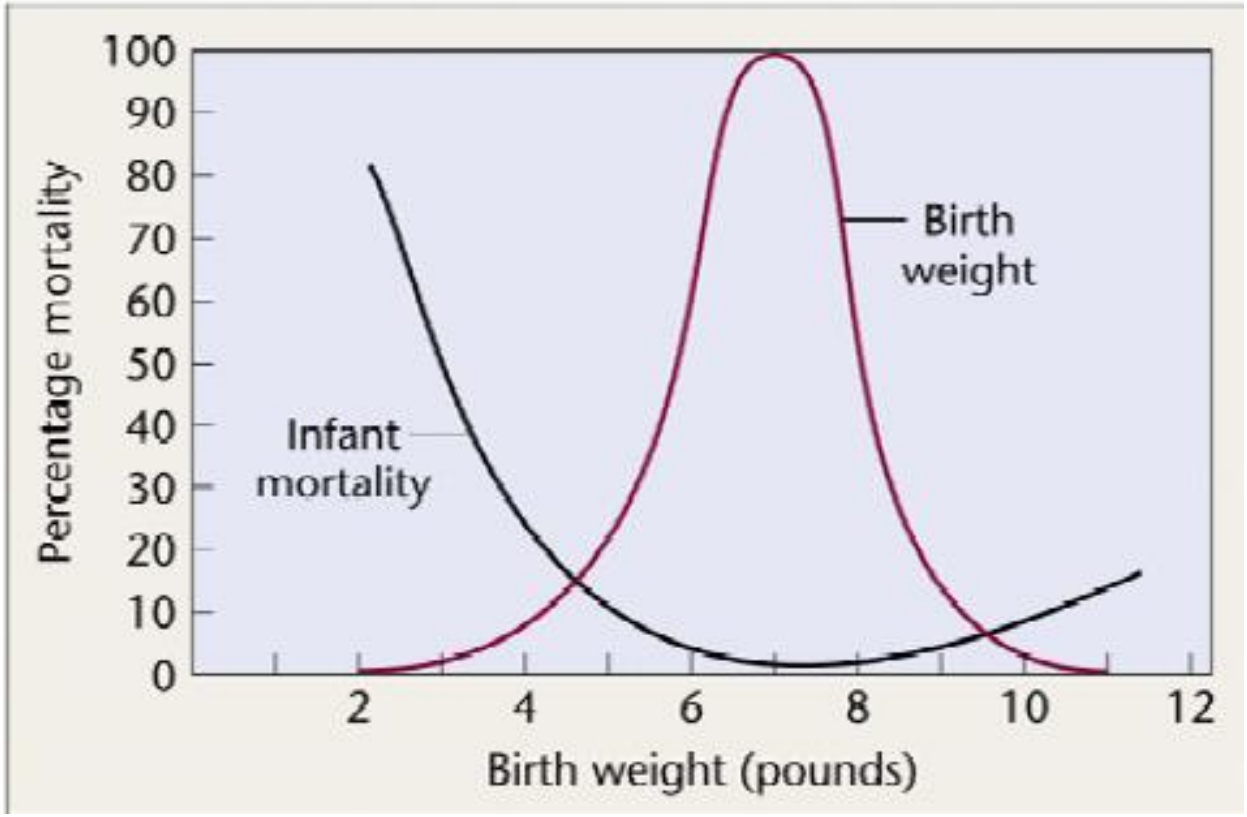
S=0.01m
Селекционный дифференциал



R=0.00005m
Ответ на отбор

Nilsson and Pelger. A Pessimistic Estimate of the Time Required for an Eye to Evolve. Proc. R. Soc. Lond. B, 1994 256:53-58

Стабилизирующий отбор



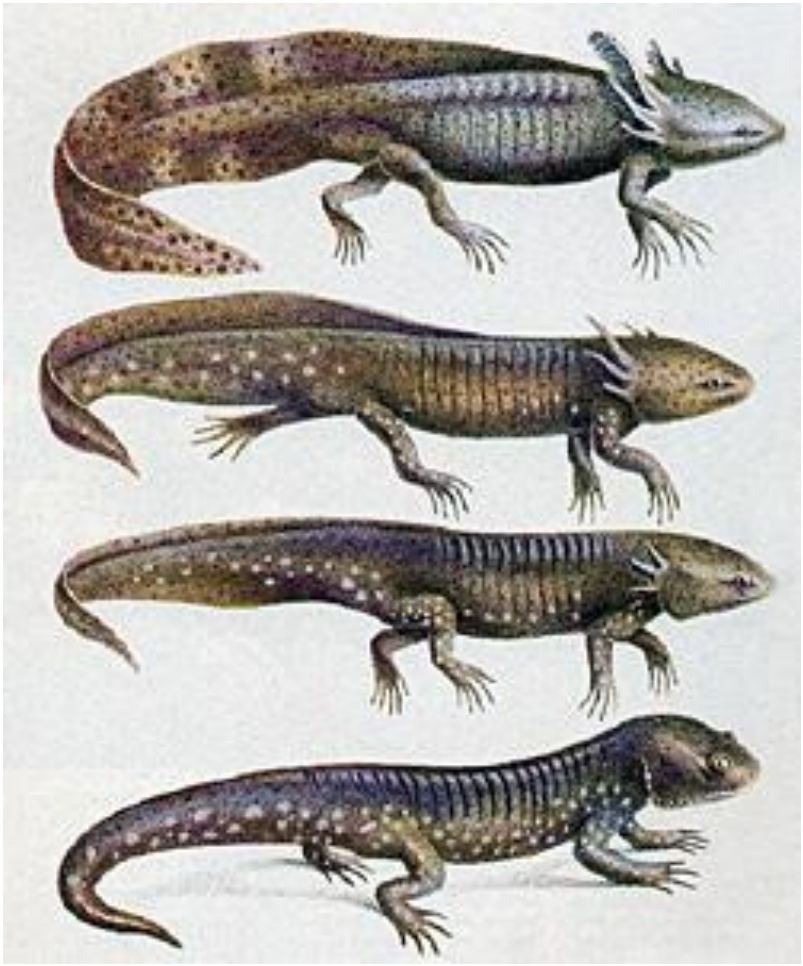
Стабилизирующий отбор (И.И. Шмальгаузен, С. Уоддингтон)

- Накопление генетической изменчивости
  - рецессивность
  - пенетрантность
  - экспрессивность
  - подавление кроссинговера и образование супергенов
- Формирование физиологических адаптаций
- Автономизация онтогенеза

Отбор меняет направление доминирования

Автономизация онтогенеза

Автономизация онтогенеза



Стабилизирующий отбор (И.И. Шмальгаузен, С. Уоддингтон)

- Накопление генетической изменчивости
  - рецессивность
  - пенетрантность
  - экспрессивность
  - подавление кроссинговера и образование супергенов
  - мобилизационный резерв наследственной изменчивости
- Канализация онтогенеза
- Формирование физиологических адаптаций
- Автономизация онтогенеза

Несовершенство адаптаций

- Trade off
- Онтогенетические ограничения
- Исторические ограничения (evo lag)