

Національна академія наук України  
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена  
Освітня програма для аспірантів

# **ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ**

І. І. Дзевєрін

## **Лекція 2**

### **Динаміка популяцій: детерміністичні моделі**

# Популяція

- Початково: сукупність схожих особин, що мешкають у схожих умовах. Конкретизація:
  - Єдине походження, спільна історія, спільний генофонд
  - Загалом єдиний комплекс умов існування



<http://www.photosight.ru/photos/4999373/>

# Кількісно-генетичний підхід

Успадкування дискретних та кількісних ознак обумовлено генами, кожен з яких успадковується відповідно до принципів класичної генетики:

- Менделівські правила формування гамет та зигот, доповнені хромосомною теорією спадковості та деякими іншими положеннями

Дискретна за своєю природою мінливість виглядає як неперервна внаслідок взаємодії великої кількості генів та впливу зовнішнього середовища.

Механізми реалізації генетичної інформації в процесі формування фенотипних структур розшифровано тільки в деяких найпростіших випадках, тому аналізуємо сумарні ефекти великих сукупностей генів статистичними методами.

Ефективна кількість генів: мінімальна кількість генів, необхідна для того, щоб забезпечити мінливість, що ми спостерігаємо.

Теоретичні основи: Fisher, 1918; Wright, 1921; Haldane, 1932

Застосування в теорії еволюції:

Kimura, 1965; Lande, 1976, та численні подальші праці

# Кількісна ознака

Фенотипне значення

ознаки:  $Z = X + Y$

Генотипне значення

ознаки:  $X = A + D + I$

- $A$  — адитивне генотипне значення
- $D$  — домінантне відхилення
- $I$  — епістатичне відхилення
- $Y$  — середовищне відхилення

Приймаємо:

$$\bar{Y} = 0 \quad \bar{Z} = \bar{X}$$

Дисперсія:

$$\sigma^2 = \sigma_X^2 + \sigma_Y^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_Y^2 = \sigma_A^2 + \sigma_E^2$$

Успадковуваність:  $h^2 = \sigma_A^2 / \sigma^2$

Оцінка  $A$  — за середніми ефектами генів

- Середній ефект гена — середнє відхилення від популяційного середнього в особин, що одержали цей ген від одного з батьків, за умови, що ген, одержаний від другого з батьків, нібито випадково обрано з сукупності гамет
- $A$  — селекційна цінність особини

$$A(A_1A_1) = \alpha_1 + \alpha_1 \quad A(A_1A_2) = \alpha_1 + \alpha_2$$

$$A(A_2A_2) = \alpha_2 + \alpha_2$$

$$A(A_1A_2B_2B_2) = \alpha_1 + \alpha_2 + \beta_2 + \beta_2$$

# Полігенна детермінація

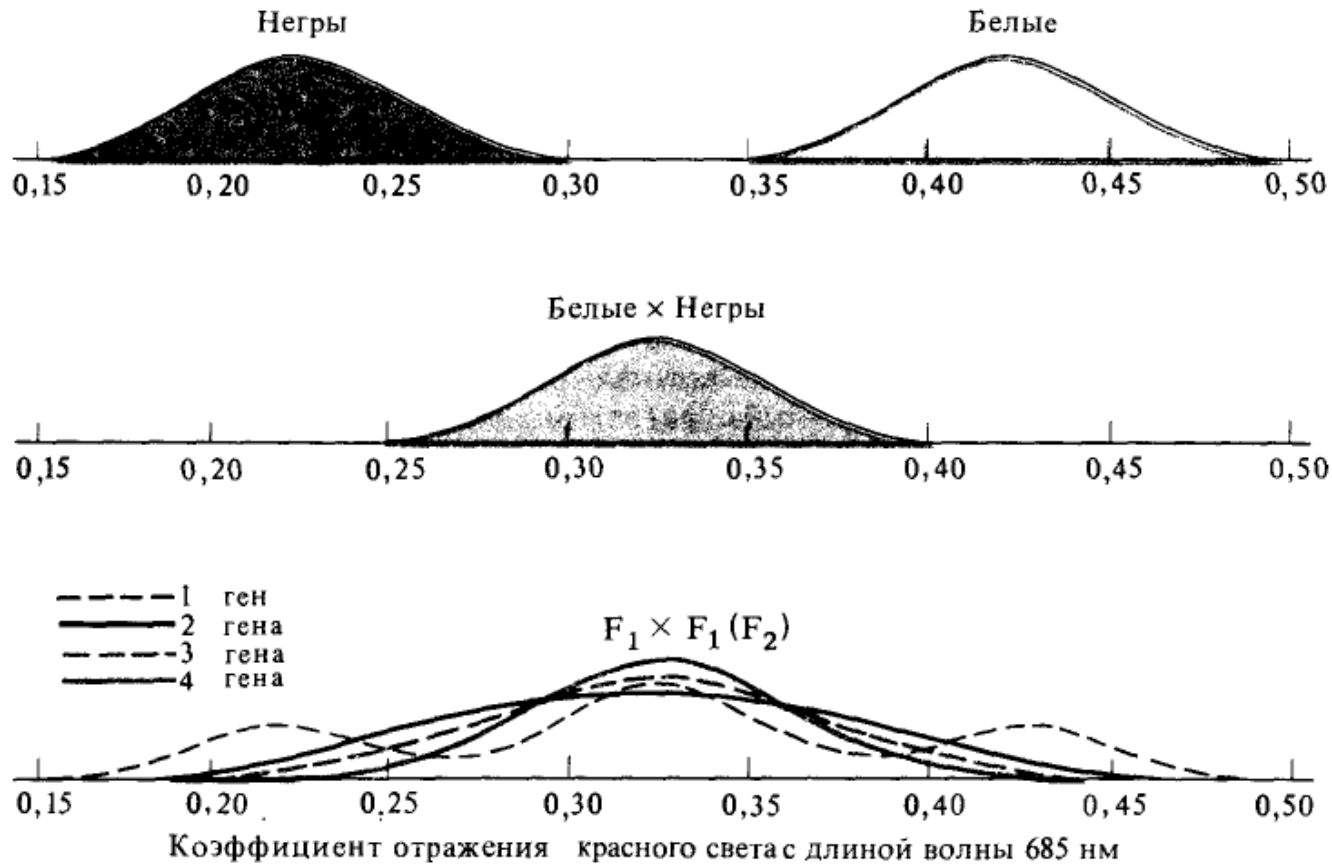
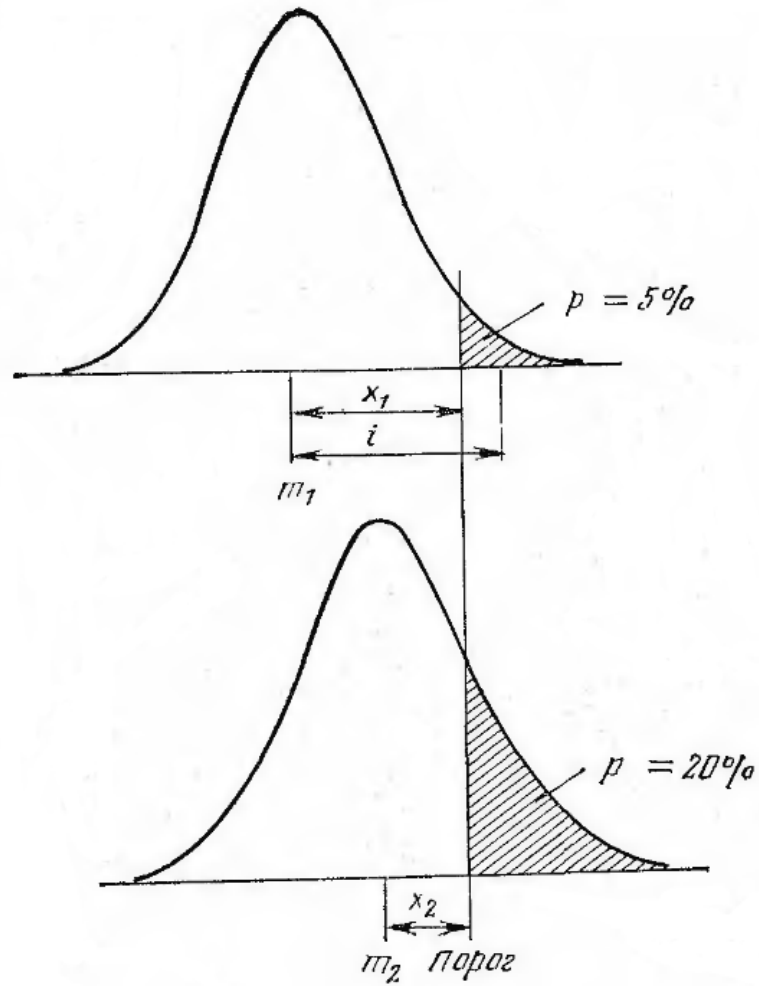


Рис. 19.16. Распределение цвета кожи у негров и людей белой расы. Цвет кожи оценивали по величине отражения света с длиной волны 685 нм. Кривые  $F_2$  представляют собой теоретически ожидаемые на основе различных предположений о числе генов, определяющих различие в цвете кожи между

неграми и белыми. Исследование потомства  $F_2$  выявляет распределения, сходные с распределениями, полученными на основе предположения об участии трех или четырех пар генов. [ По *Bodmer W.F., Cavalli-Sforza L.L.* (1976). *Genetics, Evolution and Man*, Freeman, San Francisco.]

# Порогові ознаки

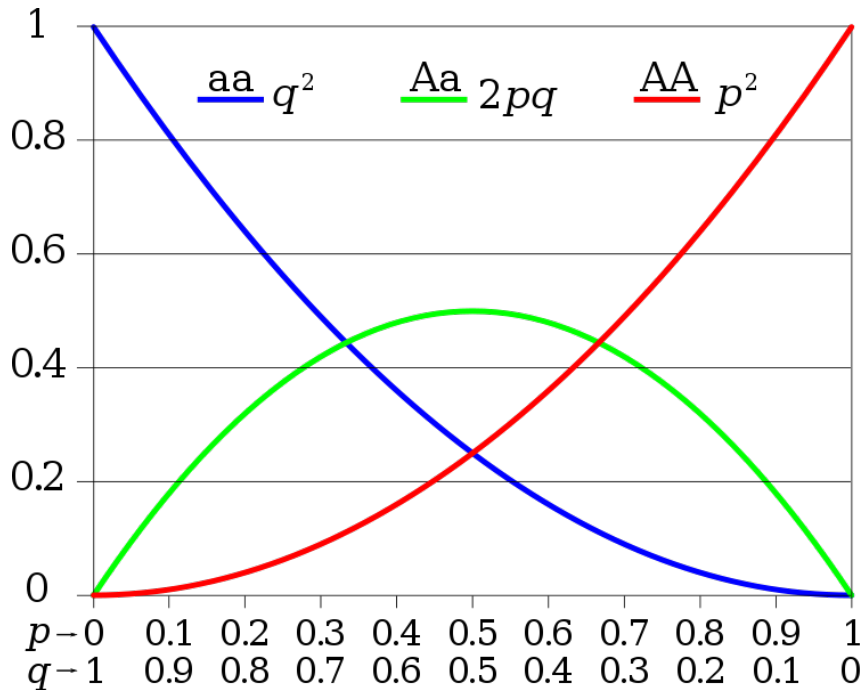


Шкала подверженности  
(в единицах отклонения от порога)

Фолкнер, 1985



# Рівновага Харді – Вайнберга



- Якщо частоти генів:  $A_1 - p$ ,  $A_2 - q=1-p$ , то частоти генотипів становитимуть:  $A_1A_1 - p^2$ ,  $A_1A_2 - 2pq$ ,  $A_2A_2 - q^2$ . Частоти генотипів досягаються за одне покоління і далі відтворюються в кожному поколінні.
- Генетичний склад популяції залишається незмінним, якщо на нього ніщо не впливає. Ми констатуємо це для того, щоб перейти до чинників, що можуть впливати на розподіл частот.

# Рівновага Харді – Вайнберга

## *Причини зміни частот генів та генотипів*

- Система схрещування
- Поява в популяції нових генів
- Відмінності в життєздатності та розмножуваності носіїв різних генів
- Ізоляція
- Коливання чисельності популяцій
- Рекомбінації, хромосомні аберації тощо
- Материнський ефект
- Випадкові відхилення від рівноваги Харді – Вайнберга в популяціях скінченного розміру



# Мутаційний процес

Геномні мутації — зміни кількості хромосомних наборів

Хромосомні мутації — зміни кількості окремих хромосом

Хромосомні перебудови — зміни розташування генів у хромосомах

Генні (точкові) мутації — зміни окремих генів

# Генні мутації

Розглядаємо генні мутації:  $A_1 \xrightarrow{u} A_2$        $A_2 \xrightarrow{v} A_1$

$$\frac{p}{q} = \frac{v}{u}$$

Реальні частоти близько  $10^{-5} - 10^{-6}$  на покоління для більшості локусів у більшості багатоклітинних організмів. Прямі мутації  $\sim$  в 10 разів частіше, ніж зворотні. За логікою, мутанти мали б бути нормою, а “норма” – відхиленням. Ми цього не спостерігаємо (через дію добору).

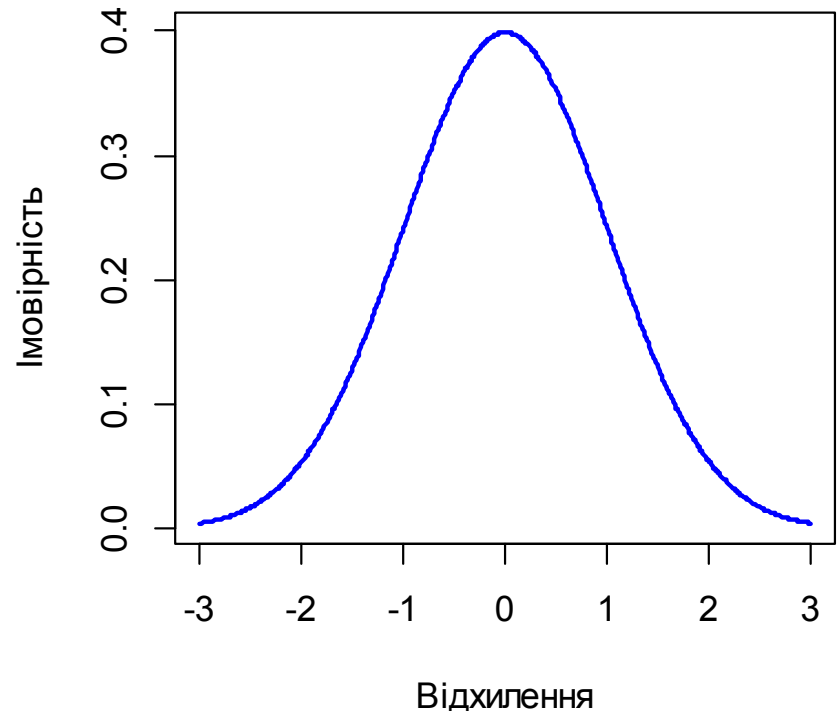
# Вплив мутацій на полігенну ознаку

- Припускаємо, що вплив мутантного алеля зазвичай мало відрізняється від впливу початкового: що більша відмінність, то менше ймовірність такої мутації: ~ *Нормальний розподіл мутаційних ефектів.*













**Модель континууму алелів** (Crow & Kimura) – ефективно неперервний розподіл можливих алельних ефектів та коефіцієнтів домінування.

- Мутаційна дисперсія:

$$10^{-4} \leq \frac{\sigma_M^2}{\sigma_E^2} \leq 10^{-2}$$



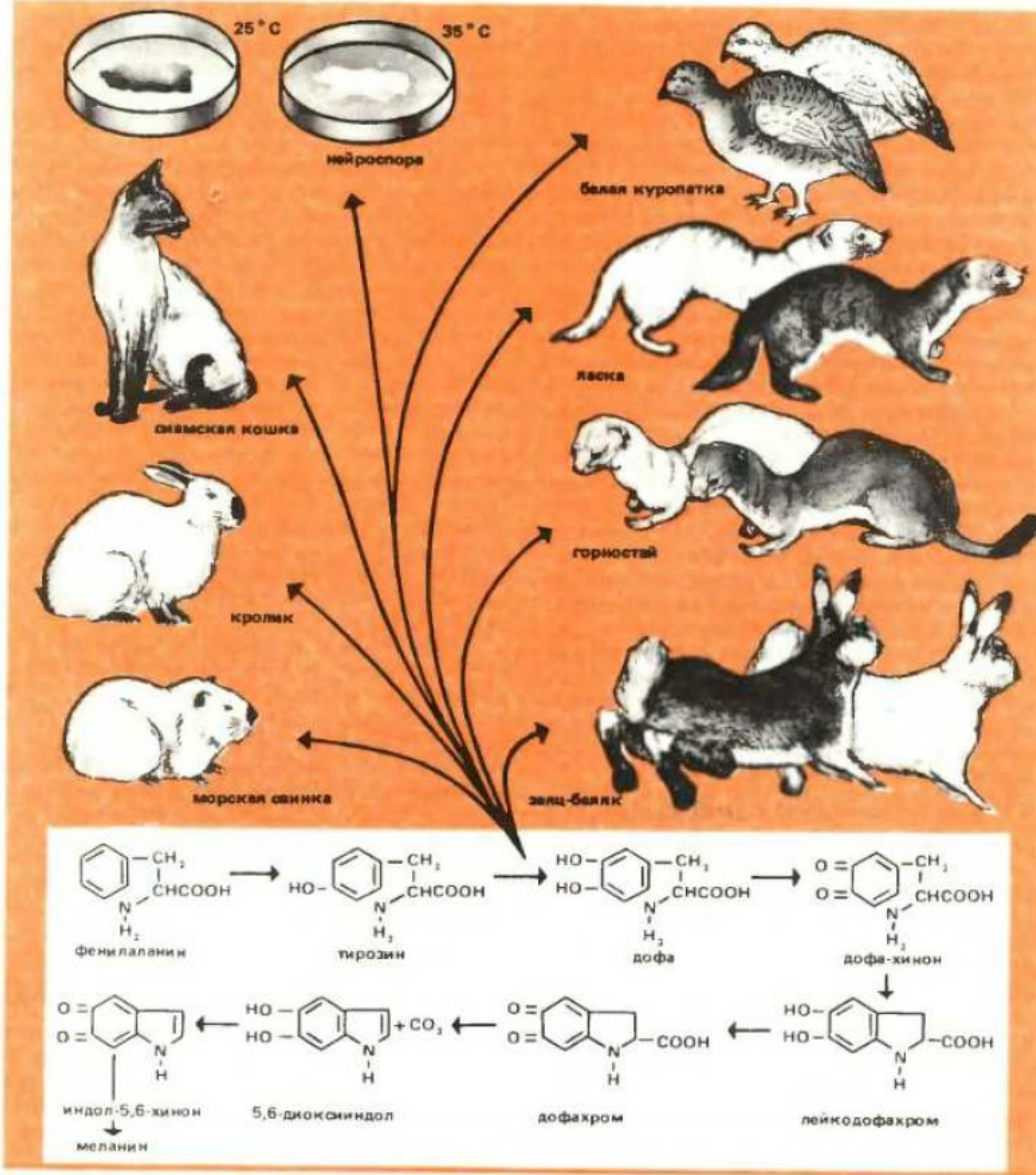
# Гомологічні ряди спадкової мінливості

форми виды	остистая	короткоостая	инфлянтная (вздутая)	безостая
мягкая пшеница				
твердая пшеница				
ячмень 6-рядный				



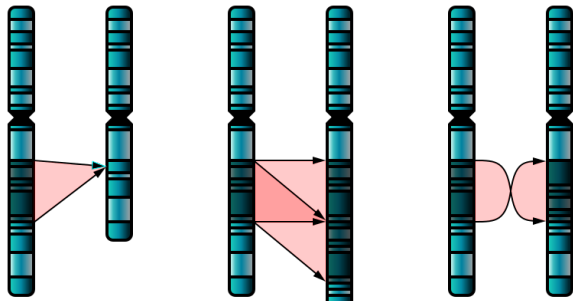
Медников, 1989

# Гомологічні ряди спадкової мінливості



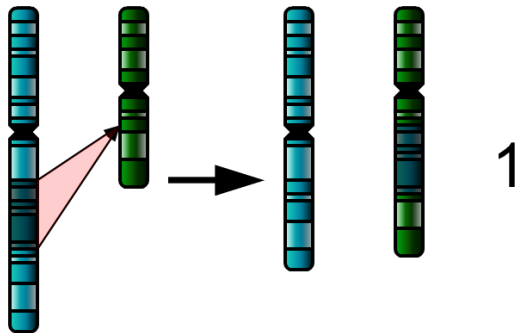
Примеры неполной гомологии у животных — частичных альбиносов. Обычно альбинизм возникает при мутации гена тирозиназы, превращающей тирозин в диоксифенилаланин [дофа] на второй стадии 10-стадийного синтеза пигмента меланина [см. схему превращения]. Мутация в любом другом гене, контролирующем метаболический путь от фенилаланина к меланину, ведет к тому же фенотипическому эффекту. Но известны случаи альбинизма при активной тирозиназе и действующим ферментах на всех других стадиях. Некоторые аллели тирозиназы активны лишь при температуре ниже 37 °C [так называемые  $S^A$ -тирозиназы], и тогда пигмент синтезируется только на наиболее холодных частях тела и возникает гималайский тип окраски морских свинок, кроликов и сиамских кошек. Сходные аллели обуславливают сезонную окраску шерсти зайца-беляка, горностая, ласки, пера белой куропатки. Гомологичная форма тирозиназы, теряющая активность при повышенной температуре, известна и у плесневого грибка нейроспоры.

# Хромосомні аберації

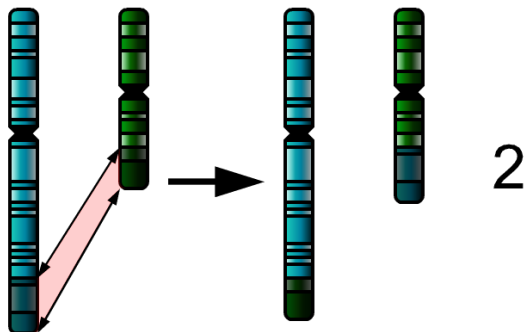


1 2 3

1 – делеція, 2 – дуплікація, 3 - інверсія



1



2

1 – інсерція, 2 – транслокація

Анеуплоїдія – зміна кількості окремих хромосом

Поліплоїдія – збільшення кількості хромосомних наборів

Основні еволюційні наслідки: зміни порядку розташування генів; поява нових генів (на основі дуплікації) або втрата генів; формування або втрата репродуктивної ізоляції; фенотипні зміни, пов'язані з трансформацією систем генної регуляції або ефектом дози гена.

# Стохастична природа мутаційного процесу

Стохастична природа: відсутній однозначний зв'язок між причиною та наслідком.

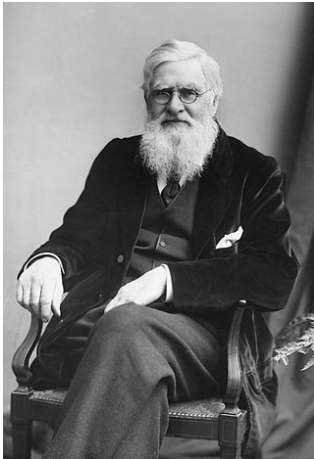
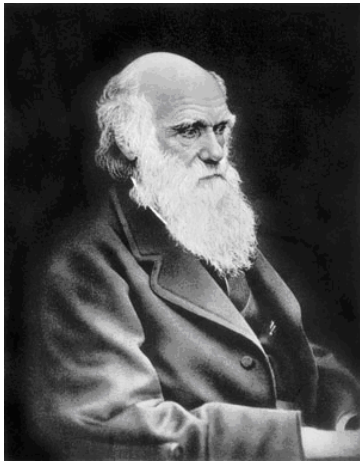
Генні мутації:

- *випадкові*: імовірність кожної зміни не дорівнює 1;
- *непередбачувані*: для точного прогнозу треба було б знати координати та імпульси всіх молекул у даній клітині
- *неспрямовані*: змінюють генетичну програму без урахування інформації, що в ній міститься (обмеженість  $\neq$  спрямування).

Зі зменшенням масштабу мутації збільшується її непередбачуваність.



# Природний добір



- Логіка концепції:
  - Усередині популяції існують відмінності між особинами за різними ознаками
  - Ці відмінності частково успадковуються
  - Організми конкурують між собою за ресурси; деякі з особин перевершують інші особини в їх одержанні (*боротьба за існування*)
  - Якщо деякі ознаки сприяють успіху в змаганні, то частка їх носіїв збільшується в ряду поколінь, а частка особин, що таких ознак не мають, зменшується (*природний добір* ~ аналогія з практикою селекції)
- Боротьба за існування:
  - Наголос на активності організму
  - Особливе значення внутрішньовидової боротьби
- Принцип природного добору не поширюється на неспадкові ознаки
- К- та r-стратегії: перемогти в боротьбі за існування можна, збільшуючи виживаність за рахунок плодючості або навпаки.

# Штучний та природний добір

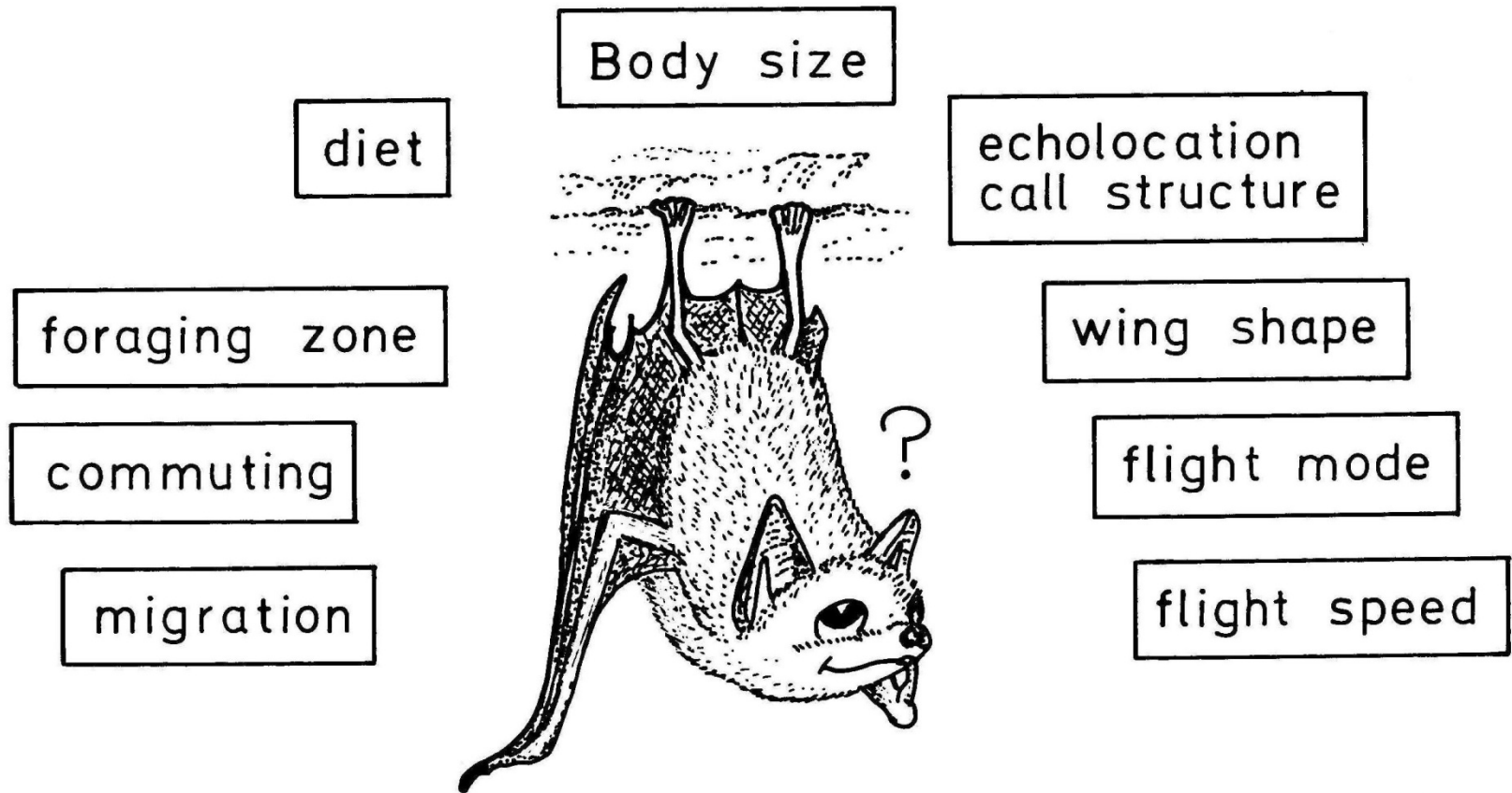


Теосінте та кукурудза  
Maize, Wikipedia



1 – *Mylodon*, 2 – *Bradypus*:  
Шмальгаузен, 1969

# Комплексний характер пристосування



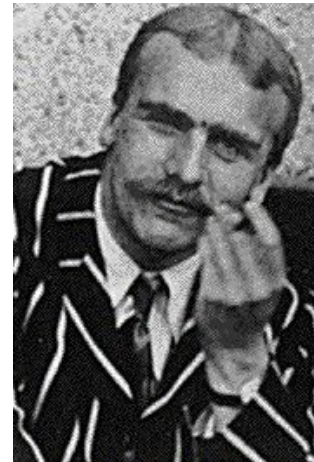
What combination?

Norberg, 1989

# Пристосованість

- Пристосованість ( $w$ ) – внесок особини в наступне покоління. Коефіцієнт добору:  $s=1-w$
- Перевага одного з алелів призводить до зменшення частоти інших алелів, до цілковитої їх елімінації
- Перевага гетерозигот призводить до стабільної рівноваги: збалансованого поліморфізму, співіснування різних алелів та генотипів
- Перевага гомозигот призводить до нестабільної рівноваги
- Добір зсуває рівновагу між прямими та зворотними мутаціями

$$u(1-q) - vq = \frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$$

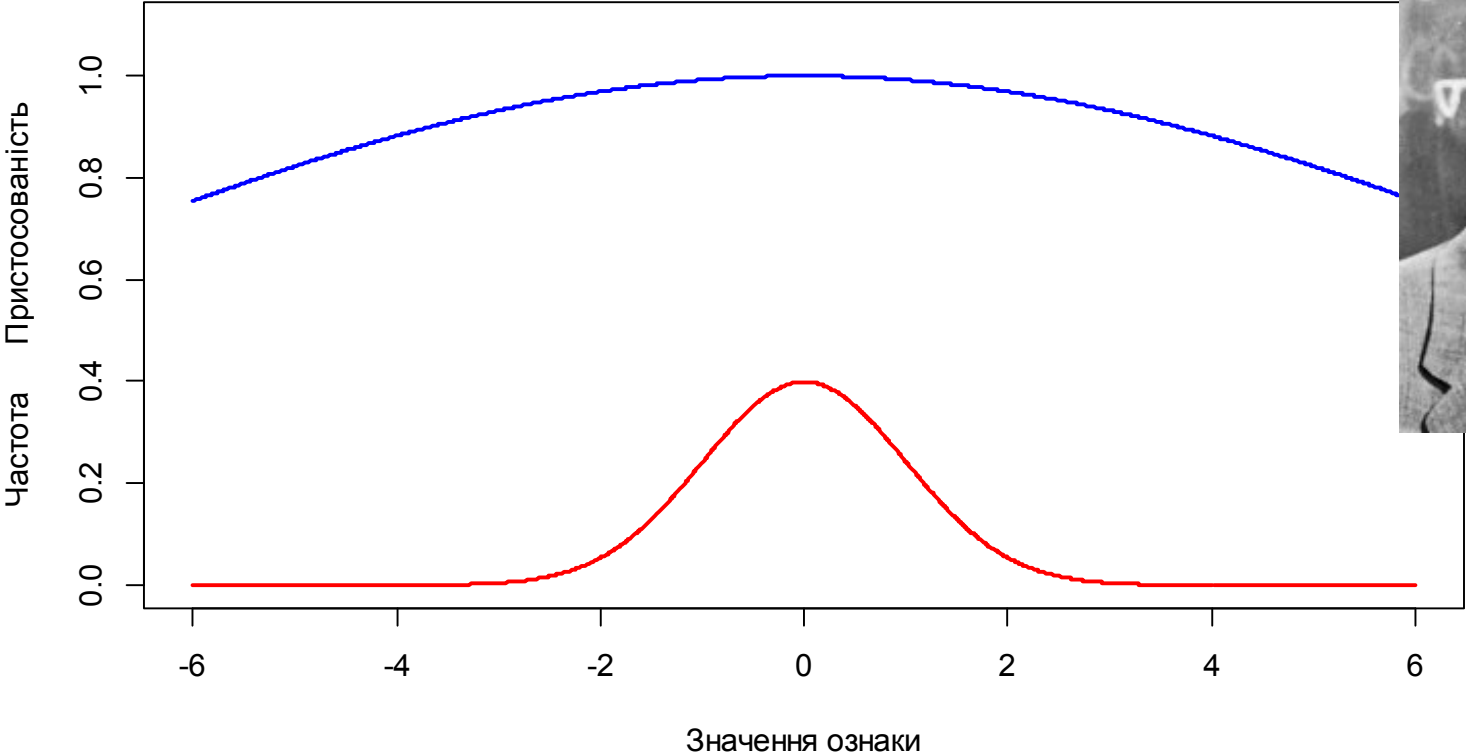
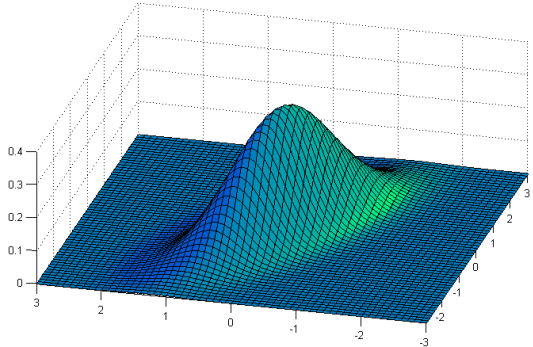


# Ефективність добору

- Добір найбільш ефективний за проміжних значень генних частот і менш ефективний, коли частоти надто великі, або надто малі. Добір проти рідкісних алелів практично неефективний.
- Генетичний вантаж – відхилення середньої пристосованості в популяції від максимального значення внаслідок дії певних чинників:
  - Мутаційний
  - Субституційний
  - Сегрегаційний

$$L = 1 - \bar{w}$$

# Адаптивний ландшафт



- Розподіл ознаки
- Розподіл пристосованості

# Емпіричні адаптивні ландшафти

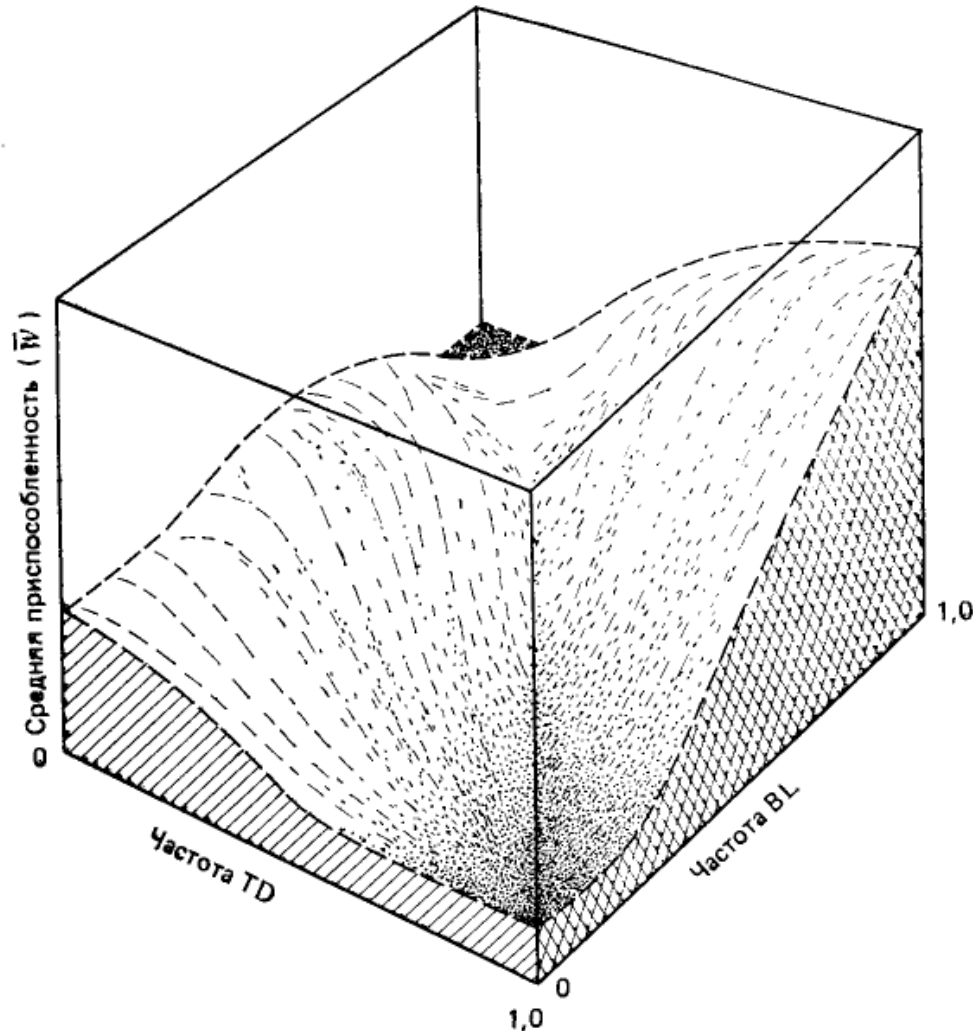
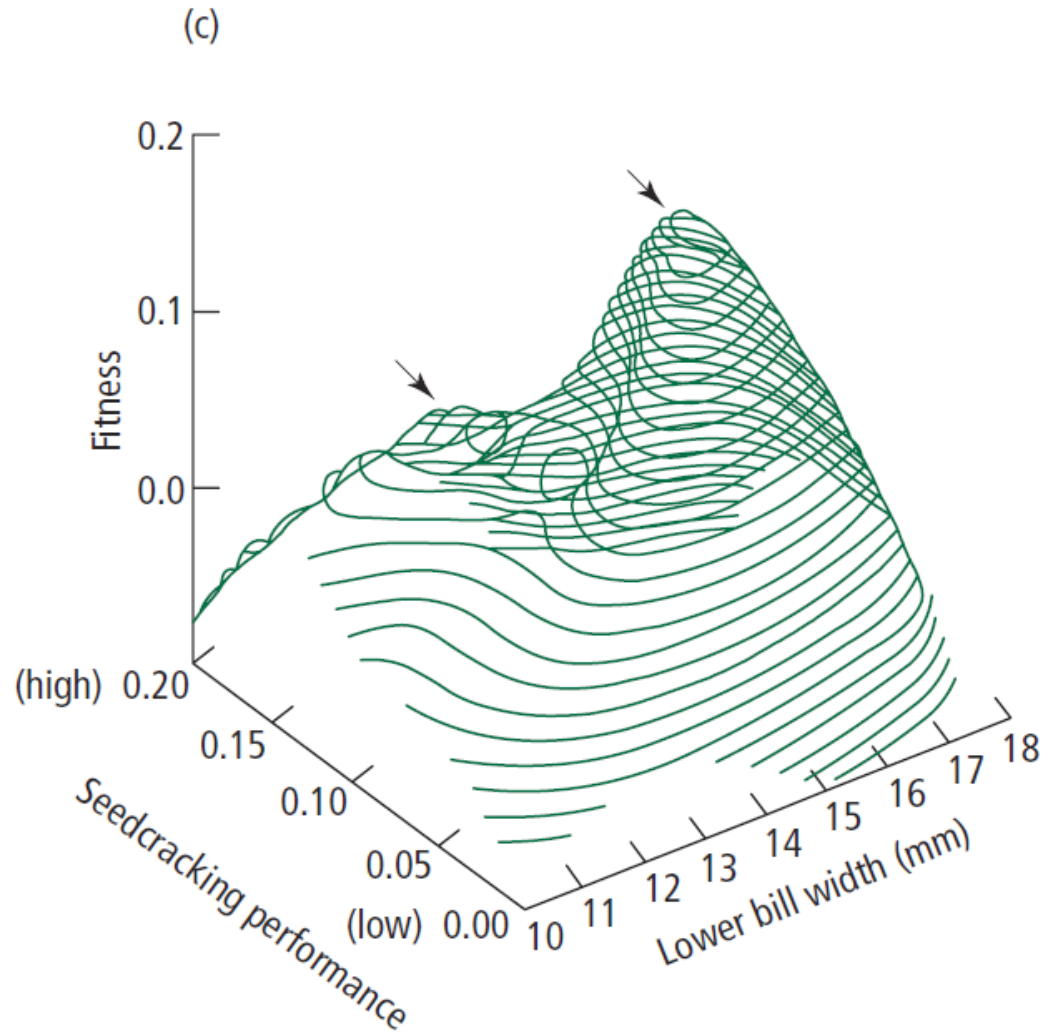
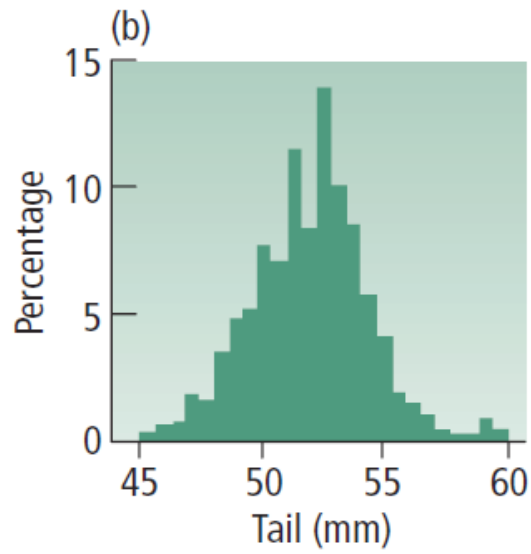
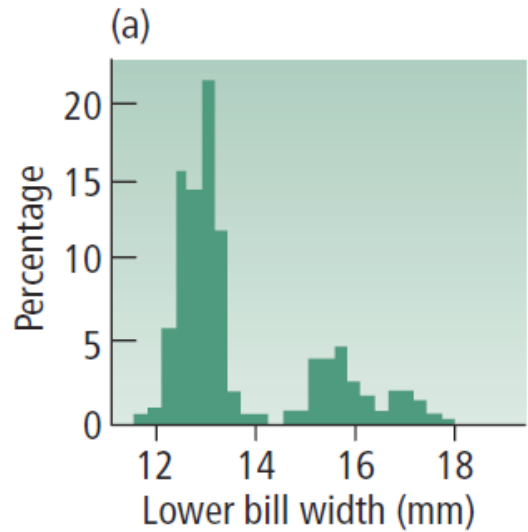


Рис. 2.8. Адаптивный ландшафт при различных частотах двух хромосомных инверсий у одного из представителей прямокрылых. BL — инверсия Blundell; TD — инверсия Tidbinbilla. (Shorrocks B., The Genesis of Diversity, Hodder & Stoughton, London, 1978, по данным Lewontin R. C., White M. J. D., Evolution, 1960, 13, 561—564.)

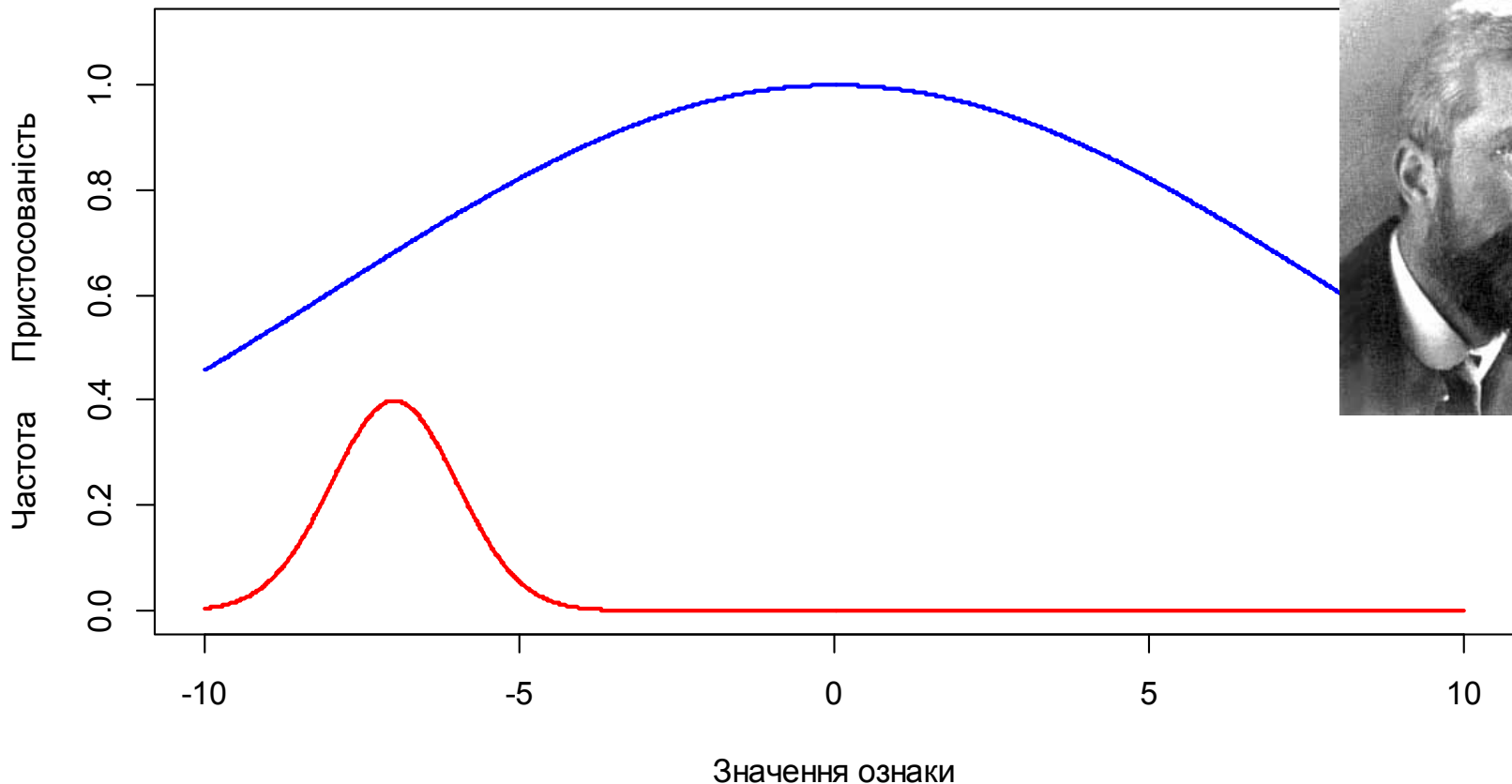


# Емпіричні адаптивні ландшафти



Ridley, 2004

# Фундаментальна теорема Фішера



- Селекційний диференціал – середня перевага відібраних батьків
- Відповідь на добір – відмінність між фенотипними значеннями дітей відібраних батьків і фенотипними значеннями усього батьківського покоління
- Теорема Фішера – селекційний диференціал пропорційний фенотипній дисперсії за пристосованістю; відповідь на добір пропорційна адитивній генетичній дисперсії за пристосованістю.

# Селекційний диференціал

Селекційний диференціал

– середня перевага відібраних батьків

(за: Фолконер, 1985, та іншими джерелами)

$$S = \text{Cov}[W, Z] = \frac{\sum k(Z - \bar{Z})}{N}$$

$$S_W = \text{Cov}[W, W] = \sigma_W^2$$

# Селекційний диференціал, відповідь на добір та градієнти добору

Інтенсивність добору —  
стандартизований селекційний диференціал  $i = \frac{S}{\sigma_Z}$

Відповідь на добір  $R = b_{O\bar{P}} S = h^2 S = i h^2 \sigma_Z = i h \sigma_A$

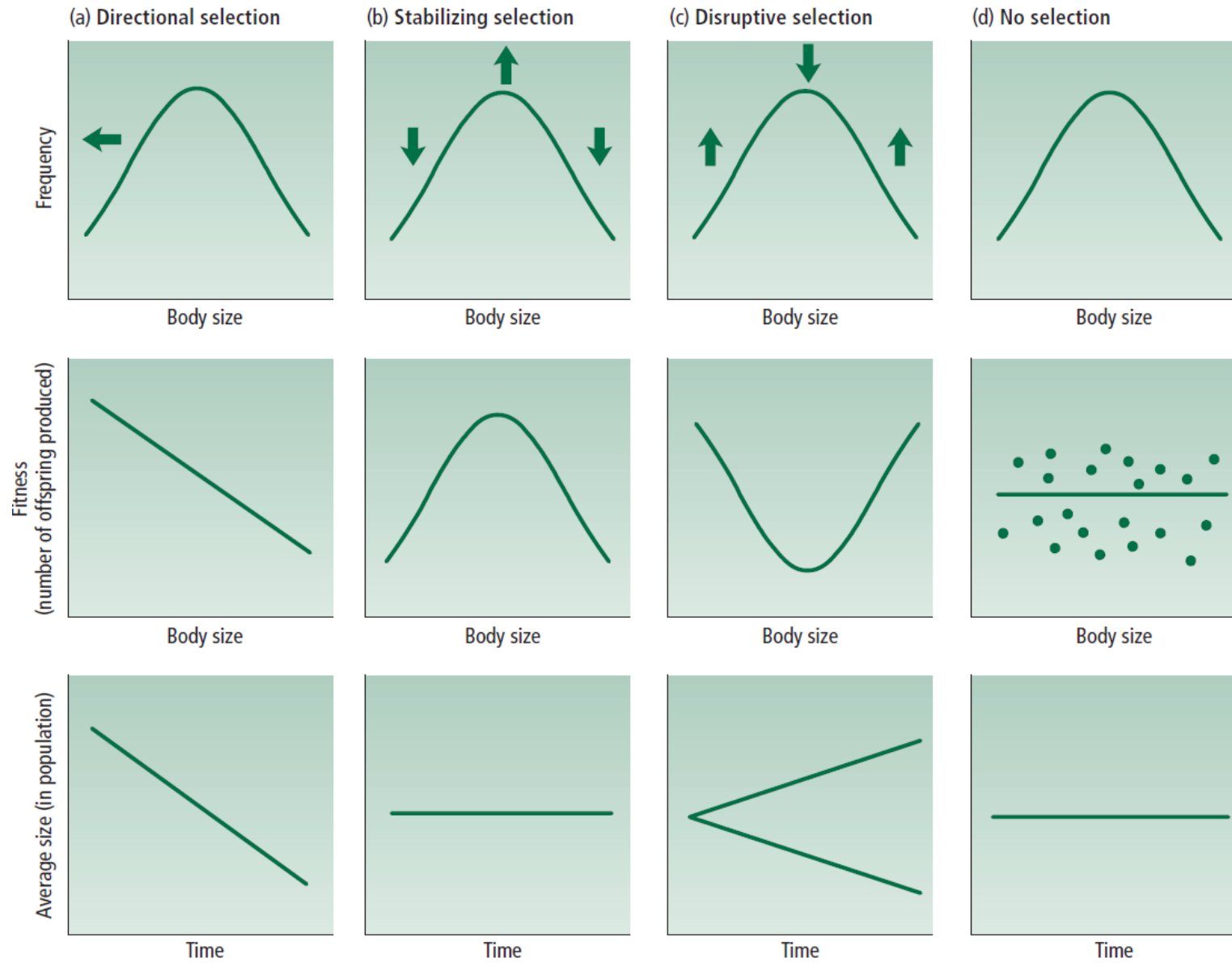
За: Фолконер, 1985, та іншими джерелами

Добір за комплексом скорельованих ознак:

[Lande, Arnold, 1983](#)

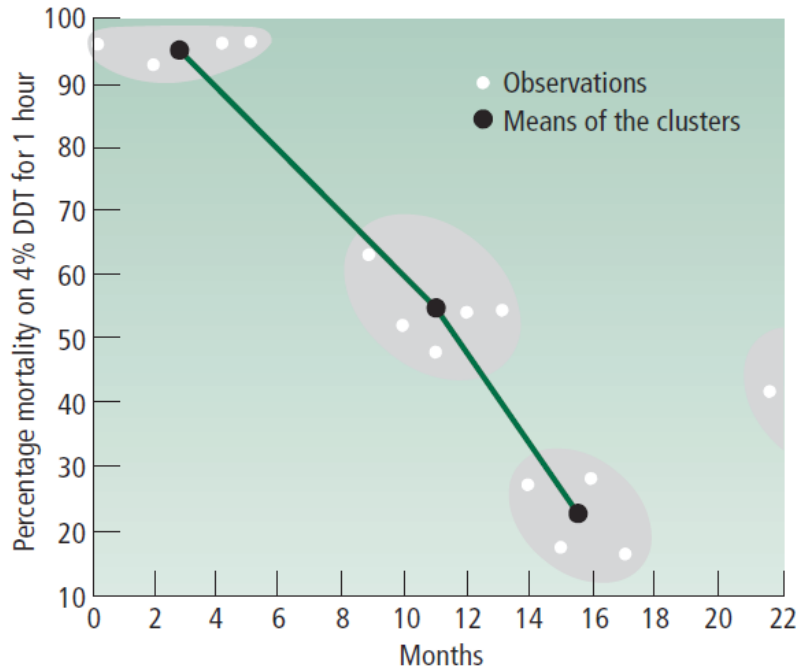
$$W = \alpha + \sum_{i=1}^m \beta_i Z_i + \sum_{i=1}^m \frac{1}{2} \gamma_{ii} Z_i^2 + \sum_{i < j}^m \gamma_{ij} Z_i Z_j + \epsilon$$

# Форми добору



# Рушійний добір

## Резистентність до інсектицидів



**Figure 5.7**

Increase in frequency of pesticide resistance in mosquitoes (*Anopheles culicifacies*) after spraying with DDT. A sample of mosquitoes was captured at each time indicated and the number that were killed by a standard dose of DDT (4% DDT for 1 hour) in the laboratory was measured. Redrawn, by permission of the publisher, from Curtis *et al.* (1978).

Ridley, 2004

# Рушійний добір

## Резистентність до інсектицидів

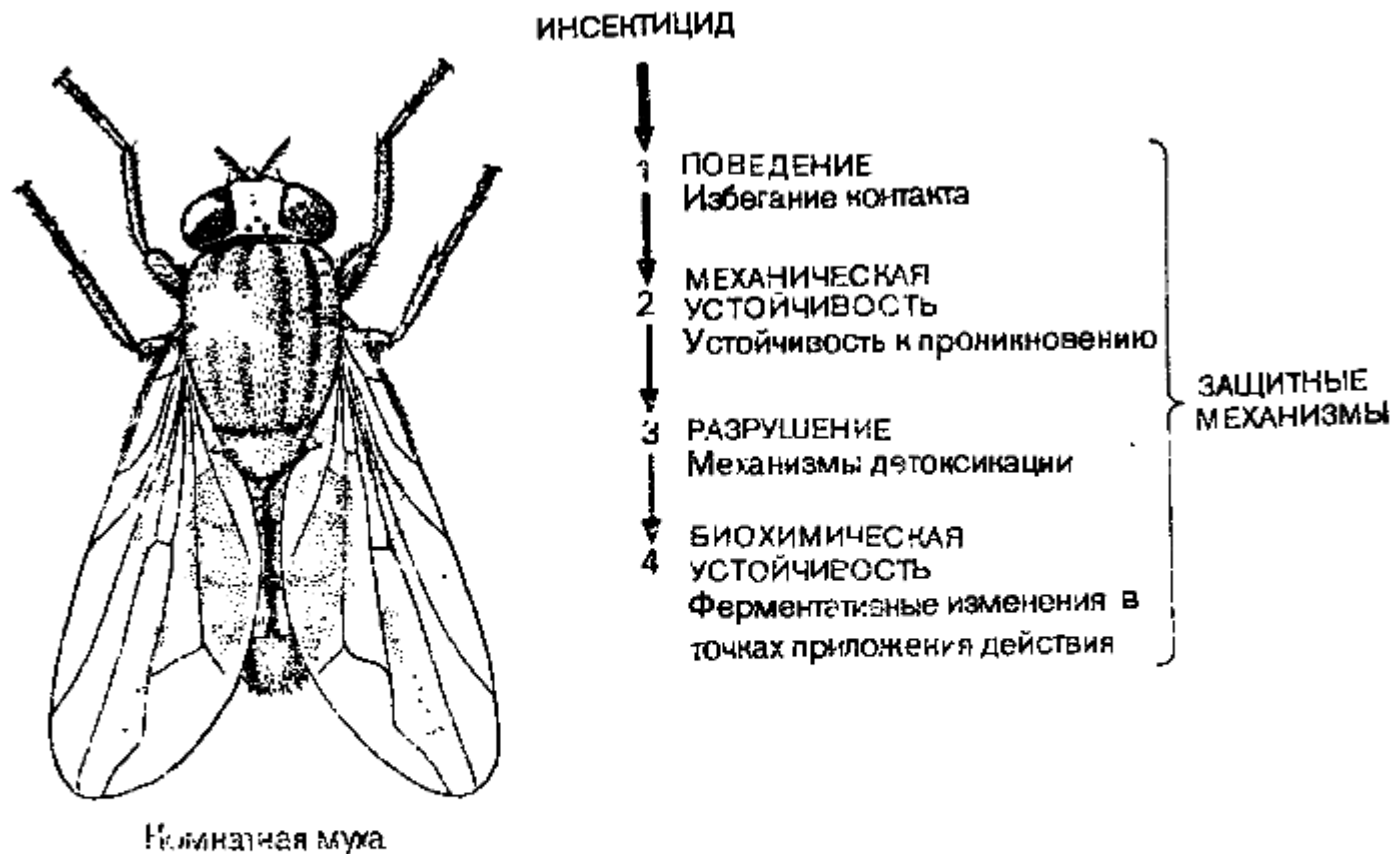


Рис. 6.8. Устойчивость к инсектицидам, возникающая в результате сочетания ряда различных механизмов — поведенческих, морфологических, биохимических и физиологических.

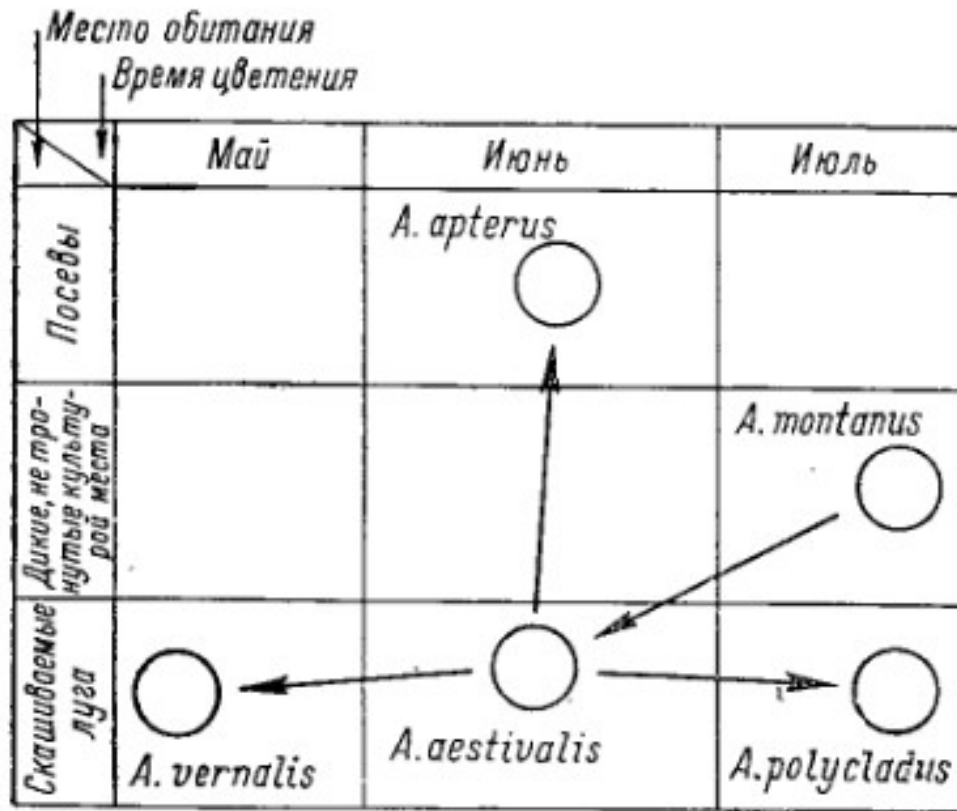
Ни один из этих механизмов сам по себе не обеспечивает полного иммунитета, но все вместе они сводят потенциально летальное воздействие (толстая верхняя стрелка) к воздействию довольно незначительному (тонкая нижняя стрелка).



# Розривний добір

## Еволюція дзвінця (*Rhinanthus*)

Цингер, 1928



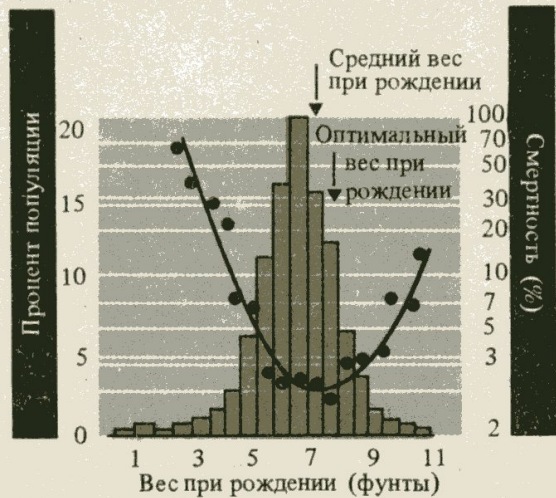
*Rhinanthus angustifolius*,  
Wikipedia

Рис. 107. Схема происхождения подвидов погремка (*Alectorolophus*). (По Н. В. Цингеру).

# Стабілізуючий добір

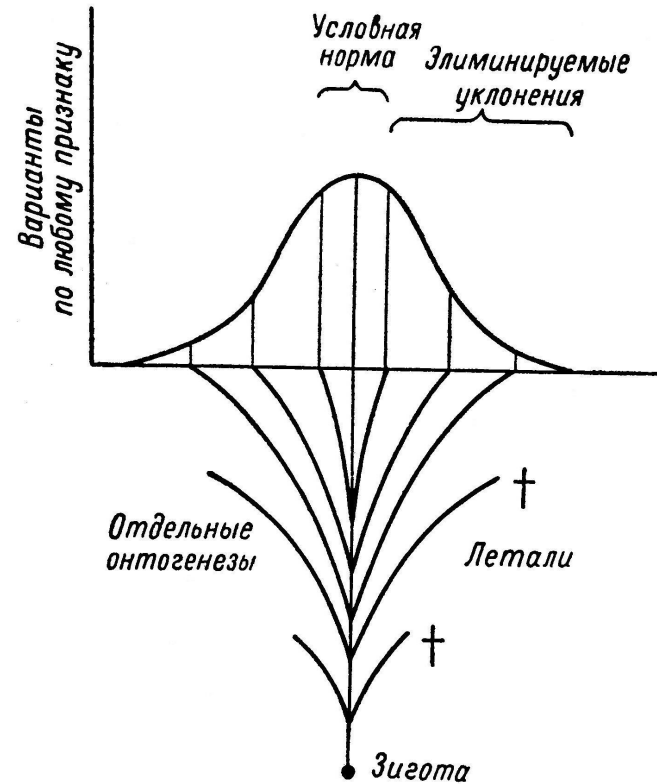
Рис. 53

Связь между весом при рождении и выживанием: кривая, наложенная на реальное распределение веса при рождении у английских младенцев (диаграмма).

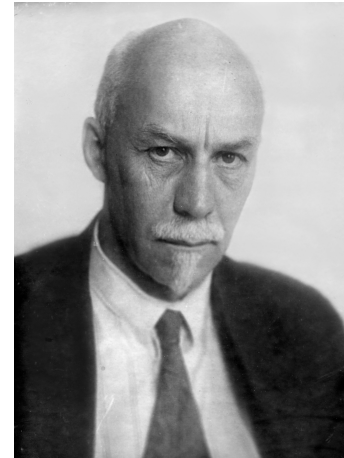


Левонтин, 1993

# Інтегруюча роль добору



Шмальгаузен, 1969



# Потік генів та ізоляція

- Потік генів унаслідок міграції: у популяції змінюються частоти генів; вплив потоку генів залишить від темпів міграції та різниці частот у аборигенів та іммігрантів
- Ізоляція
  - Фрагментація популяції на локальні деми
  - Ізоляція дистанцією
- Причини ізоляції: переважне схрещування організмів з однієї місцевості або певна несумісність (генетична, фізіологічна, екологічна, поведінкова)

# Системи схрещування

- Панміксія
- Селективне схрещування – деякі фенотипи мають більше шансів залишити нащадків, ніж інші.
- Позитивне асортативне схрещування – перевага фенотипно схожим особинам
- Негативне асортативне схрещування – перевага фенотипно несхожим особинам
- Інбридинг – перевага родичам
  - У реальних умовах різноманітні комбінації цих систем схрещування