

9 January 2009 | \$10

Science



Origins

AAAS

Darwin nuorena

Darwinin syntymästä
on 201 vuotta ja
"Lajien synnystä" 151
vuotta.

Evoluutio on
dynaaminen prosessi,
joka pohjautuu
populaatiogenetiikkaan

Darwinin suurin ansio
oli luonnonvalinta
adaptaation selityksenä

Valinta eli selektio

1. Yhden lokuksen mallit

- valinta resessiivistä vastaan
- valinta dominoivaa vastaan
- ei dominanssia ollenkaan
- heterotsygootin etu
- heterotsygootin heikkous

2. Kvantitatiivisten ominaisuuksien valinta

HW-mallia pitää käyttää myös **dynaamisen mallin** pohjana alleelien frekvenssien muutoksia kuvailtaessa

Muutosvoimat:

mutaatio

selektio

satunnaisajautuminen

migraatio

HW-mallia voidaan käyttää myös **dynaamisen mallin** pohjana alleelien frekvenssien muutoksia kuvailtaessa

Muutosvoimat:

mutaatio

selektio

satunnaisajautuminen

migraatio

Valinta eli selektio

- **luonnonvalinta** on darwinistisen evoluution muutosvoima
- **keinollinen valinta** on ihmiskunnan menestyksen syy: ravinnontuotanto syntyi jalostuksen tuloksena
- fitness eli geneettinen kelpoisuus: yksilön geenien suhteellinen osuus seuraavissa polvissa (tai elinkelpoisten jälkeläisten määrä)
- jos genotyyppien välillä on fitness –eroja, on muutos alleelifrekvenssissä automaattinen seuraus
- luonnonvalinnassa ei ole muita ”voimia” kuin genotyyppien fitness –erot, vaikka usein piirrelläänkin nuolia ja gradientteja, asteikkoja. Valinta on populaation sisäinen ilmiö, tietenkin suhteessa ympäristöön.

Genotyyppi	Frekvenssi	Fitness	Lisääntymistulos
AA	p_0^2	1	p_0^2
Aa	$2p_0q_0$	1-hs	$2p_0q_0 (1 - hs)$
aa	q_0^2	1-s	$q_0^2 (1 - s)$
			$\Sigma = W$

$$p_1 = \frac{p_0^2 + p_0q_0 \cdot (1-hs)}{p_0^2 + 2p_0q_0 \cdot (1-hs) + q_0^2 \cdot (1-s)}$$

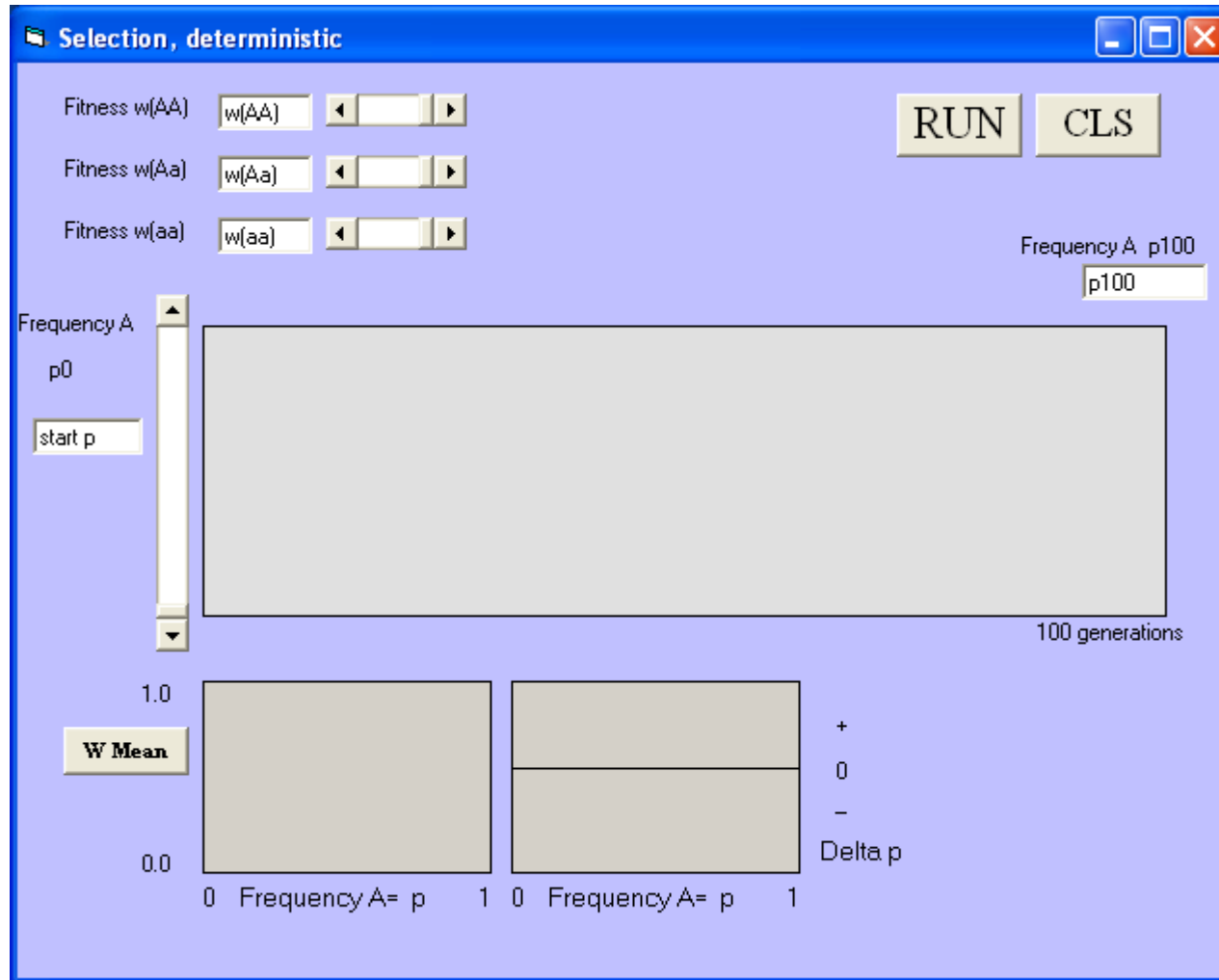
s = selektiokerroin. Jos s = 0, valintaa (so. geneettisiä fitness-eroja) ei ole . Jos s = 1, puhutaan letaali alleelistasta.

h = dominanssikerroin

h = 0, A dominantti , h = 1, a dominantti

w = 1-s fitness

Deterministisen selektion mallituslomake

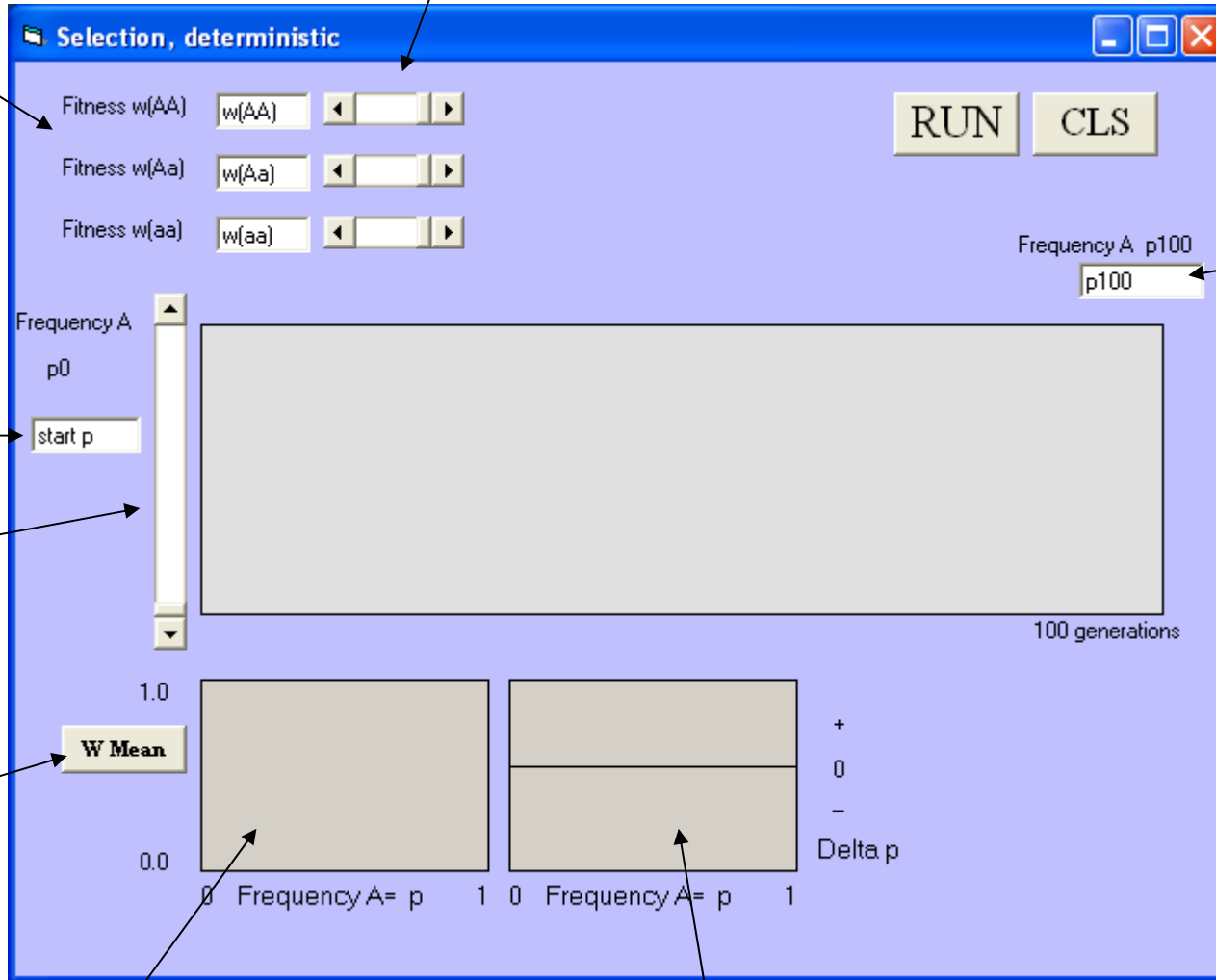


deterministinen = ennalta määrätynyt => populaation koko "ääretön"

Fitnessit muuttuvat vain scroll-baareista, ei luokkuun kirjoittamalla

Genotyyppien fitnessit

Oletusarvoja ei ole



Lopullinen frekvenssi sadan sukupolven jälkeen

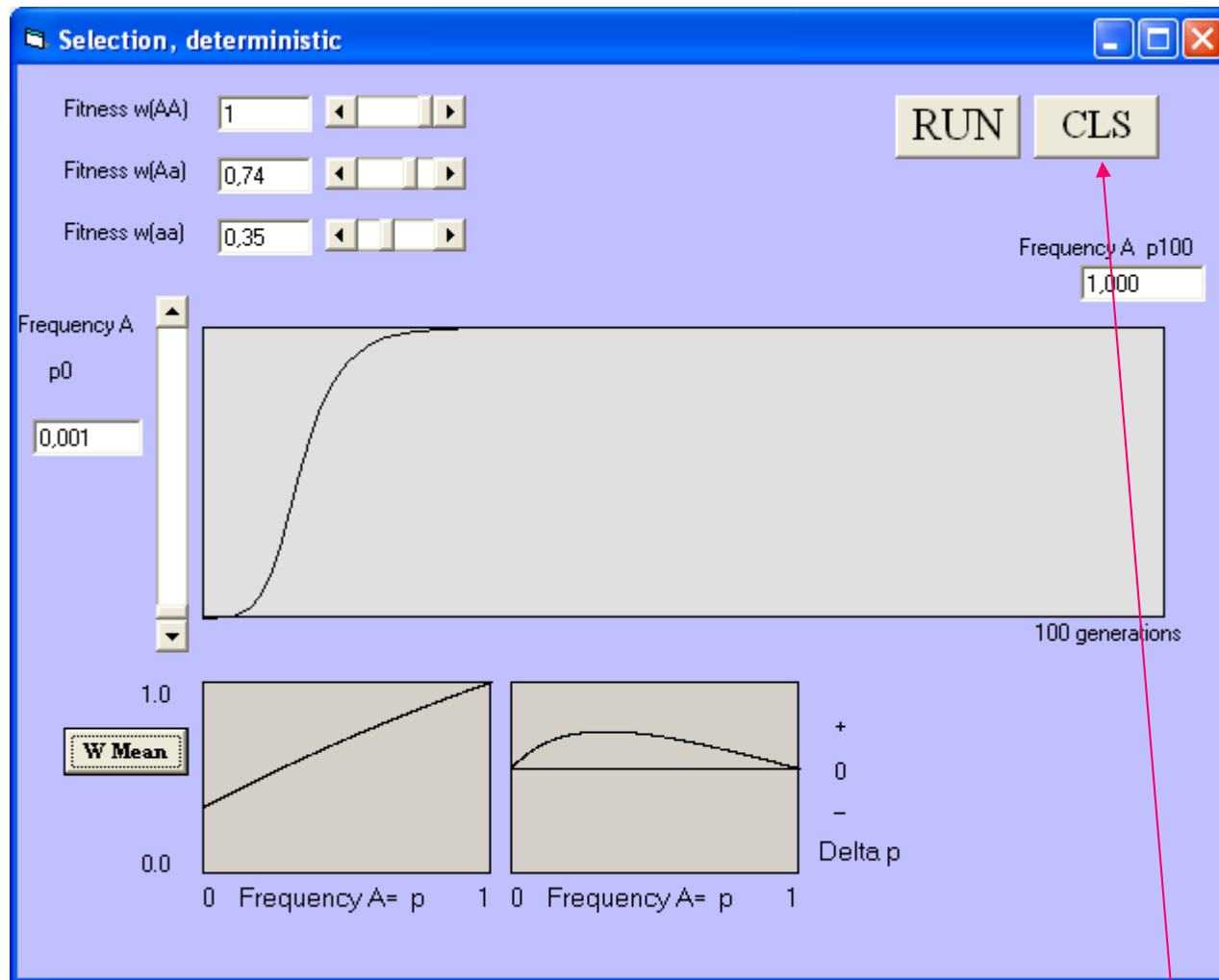
Lähtöfrekvenssi

muuttuu scrollilla

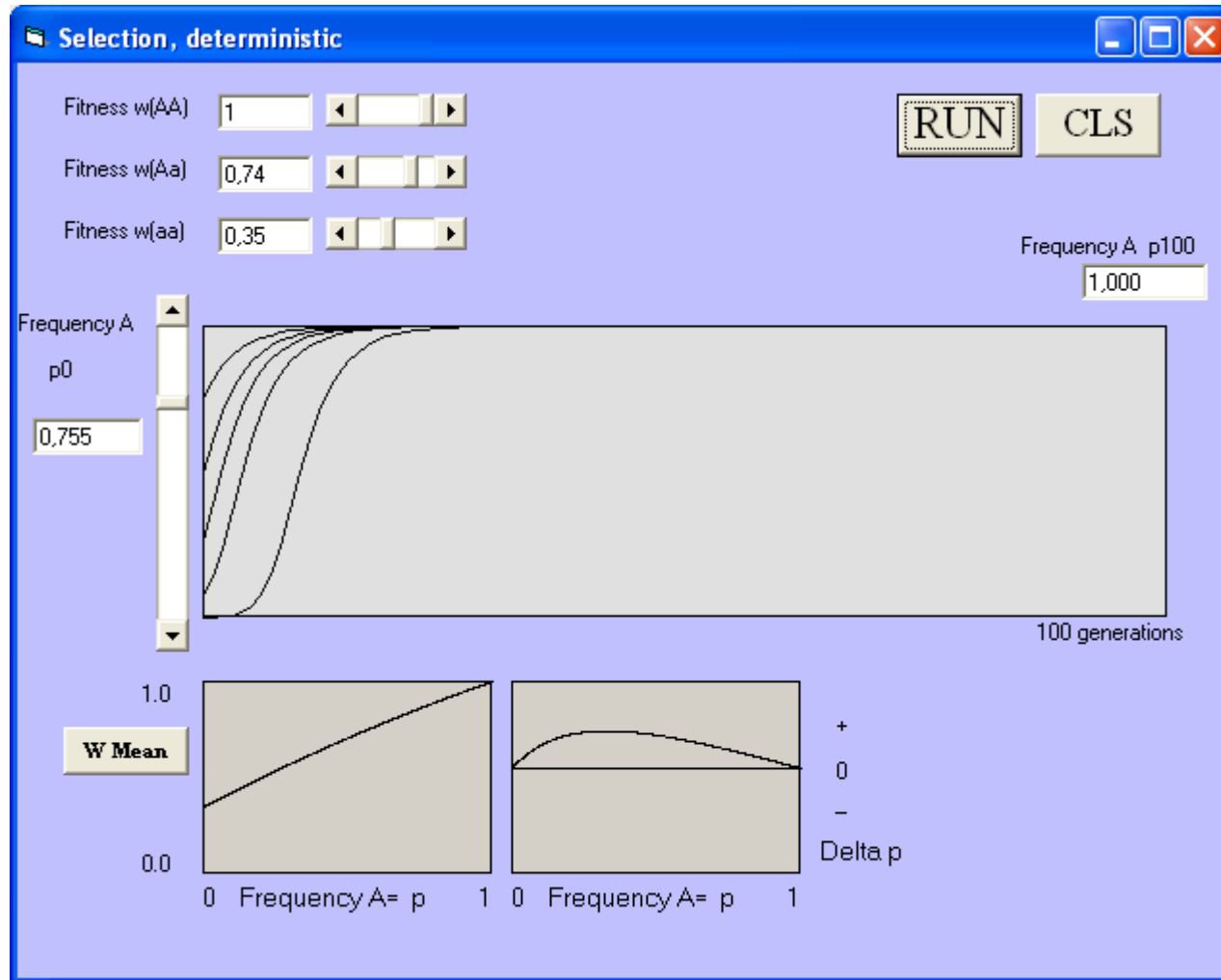
nappi!

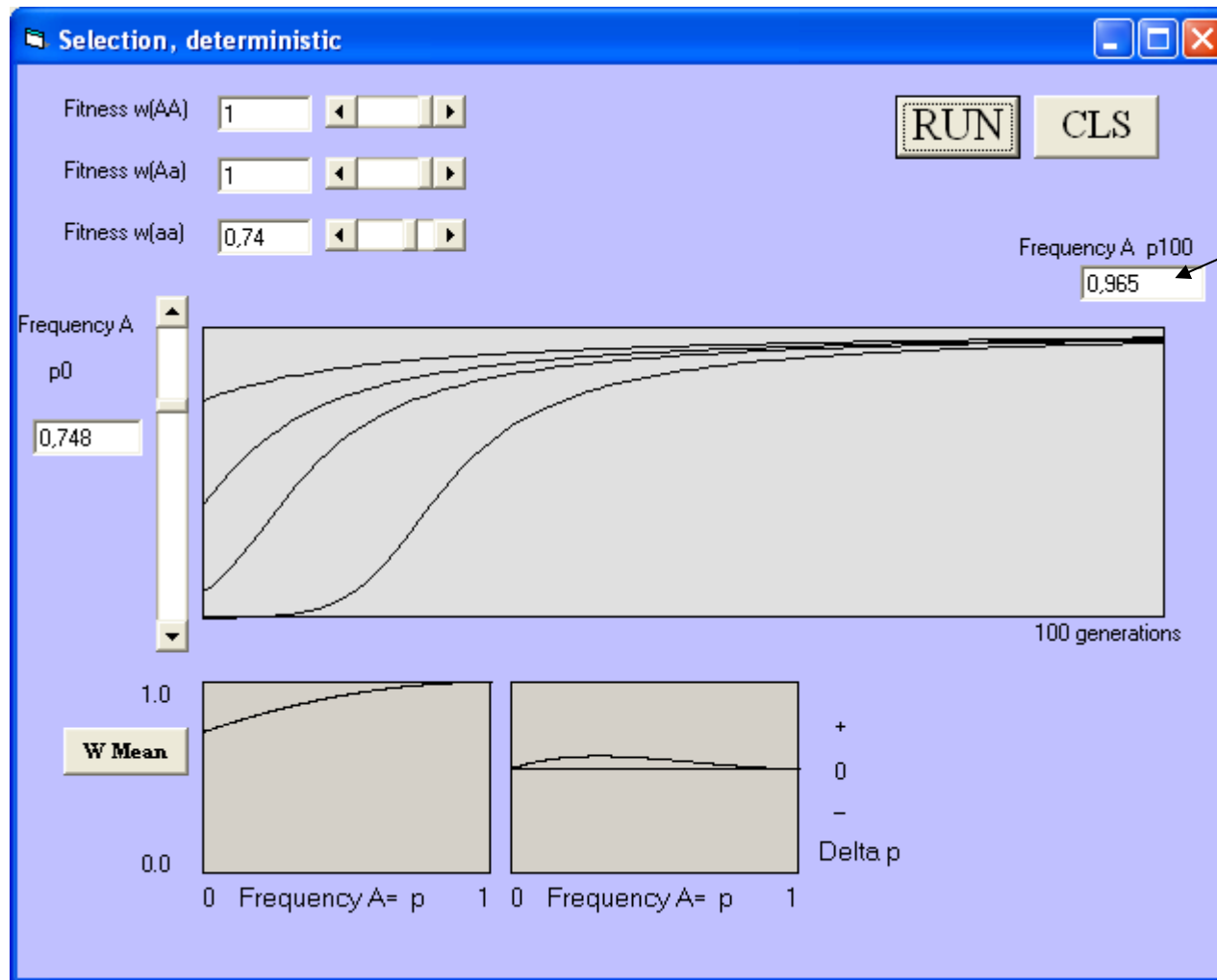
Populaation kokonais- tai keskimääräinen fitness $p:n$ funktiona

Alleelifrekvenssin muutos Δp



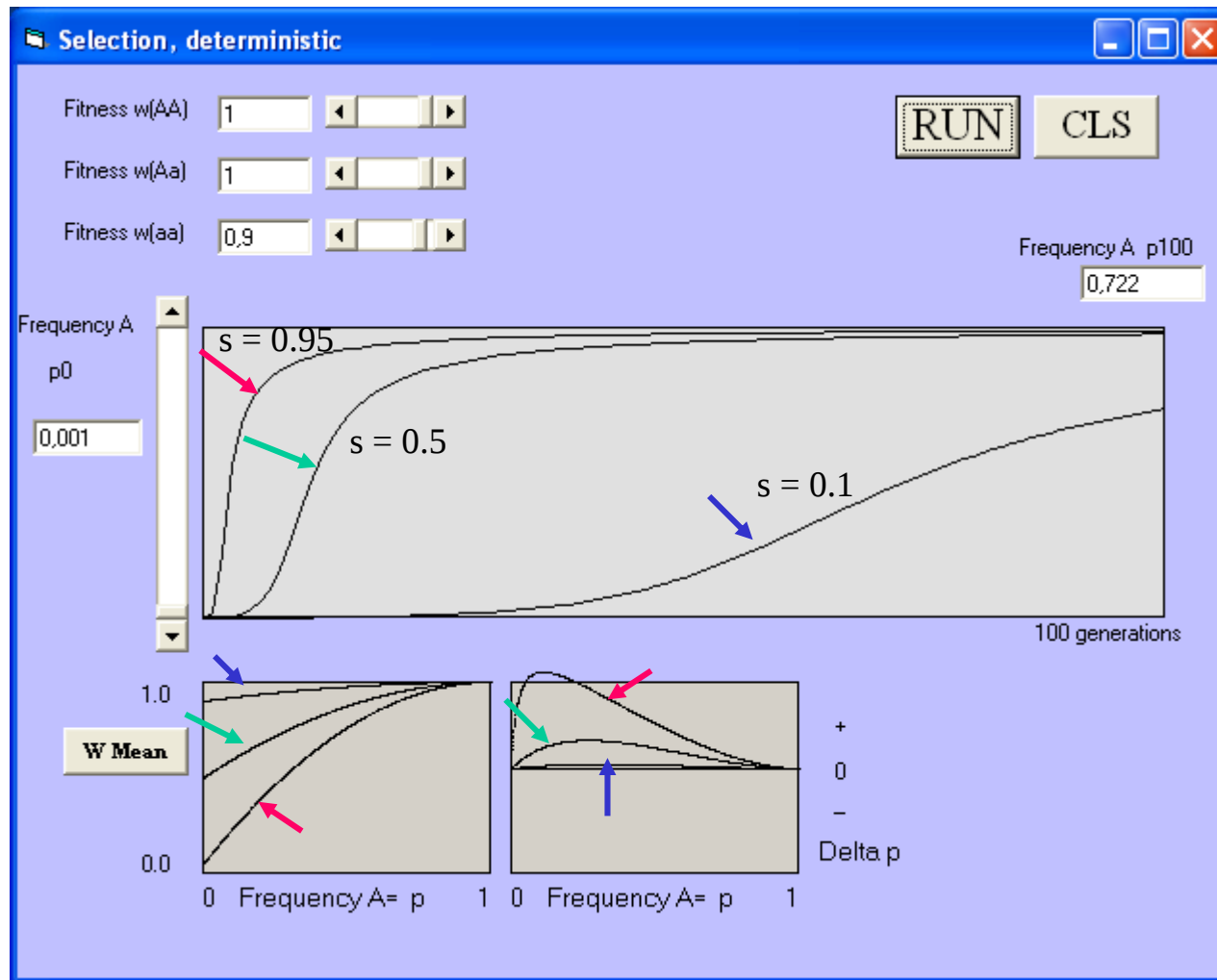
No niin, yksi lasku laskettiin. Samaan kehikkoon voi laskea useitakin, jollei pyyhi välillä



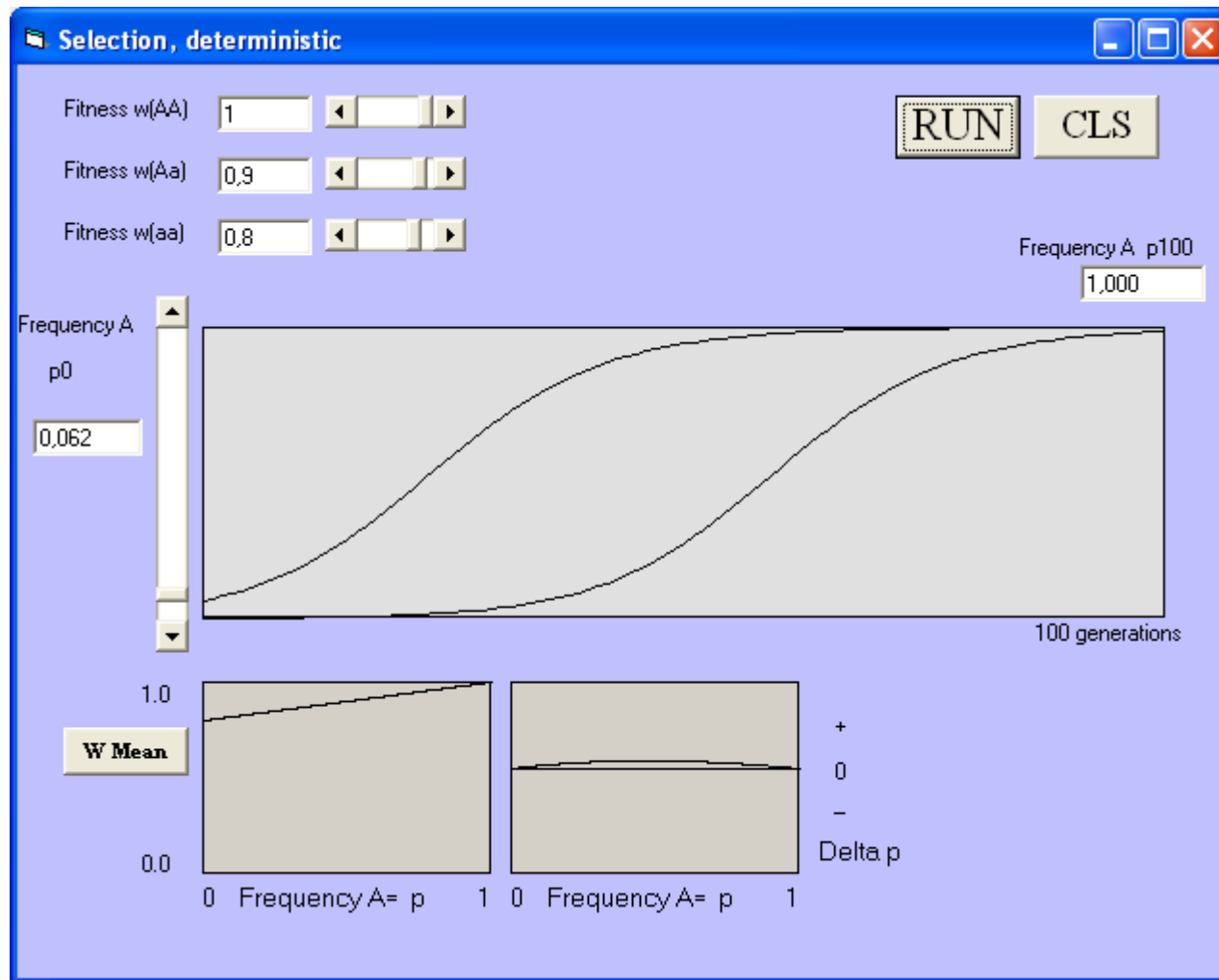


Selektio dominoivan A :n puolesta = resessiivistä a :ta vastaan

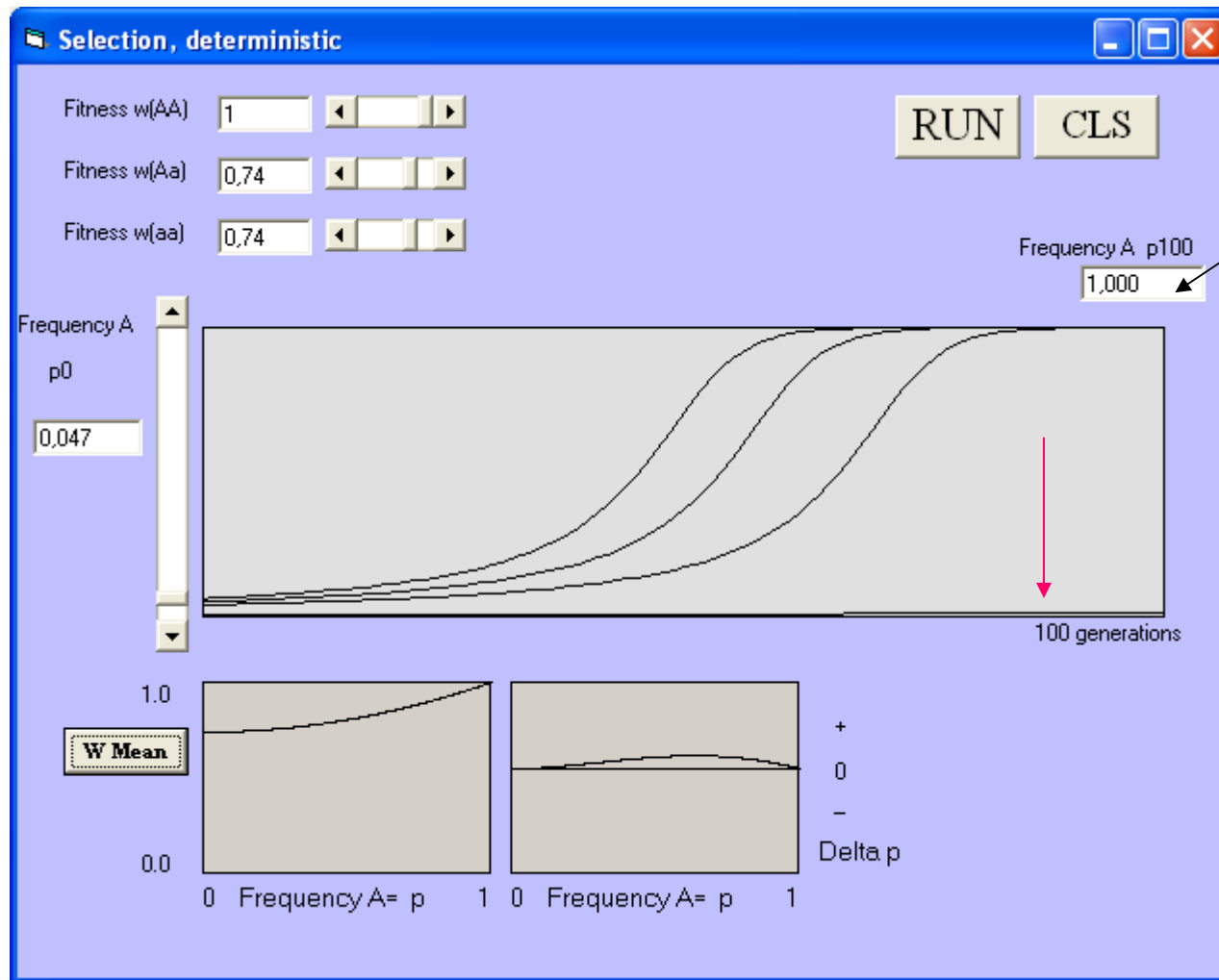
Fitness
0.05 →
0.5 →
0.9 →



Selektiokerroin $s = 1 - w$ vaikuttaa *tietenkin* selektion ripeyteen. Jos $s = 0.95$, aa on lähes letaali (tappava)

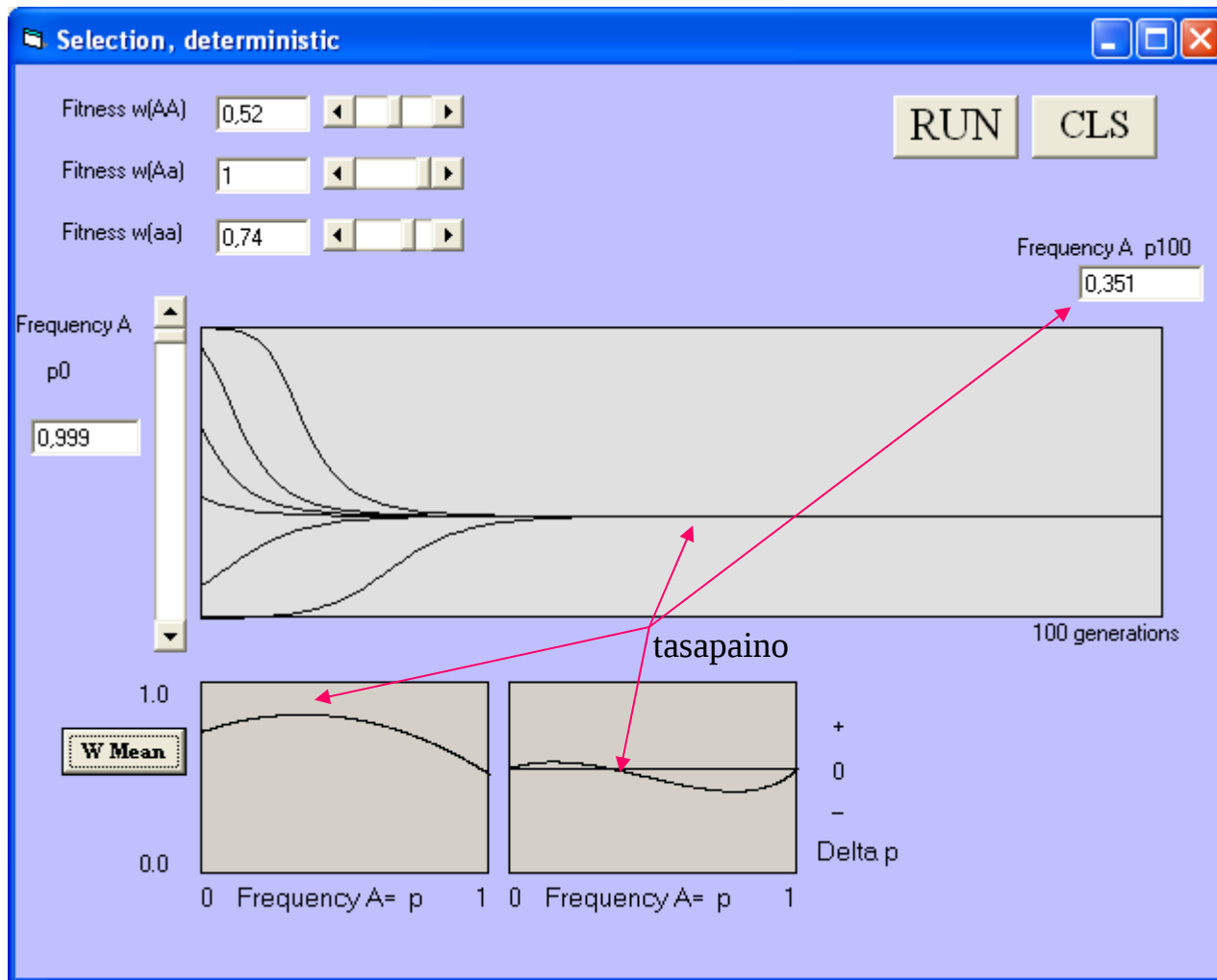


Ei dominanssia: alku nopea, loppu vie fiksaatioon

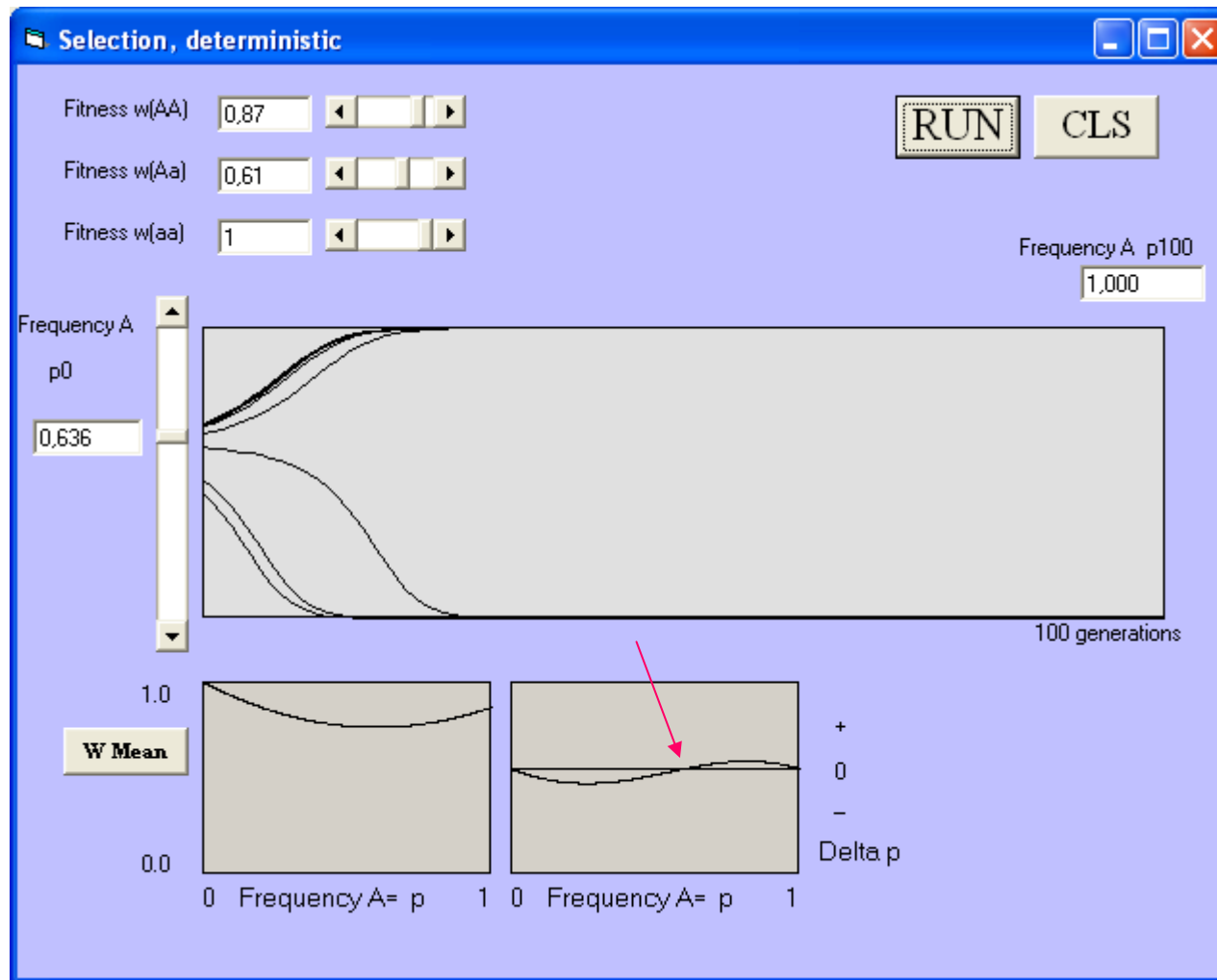


!?

Selektio dominoivaa a :ta vastaan = resessiivisen A :n puolesta



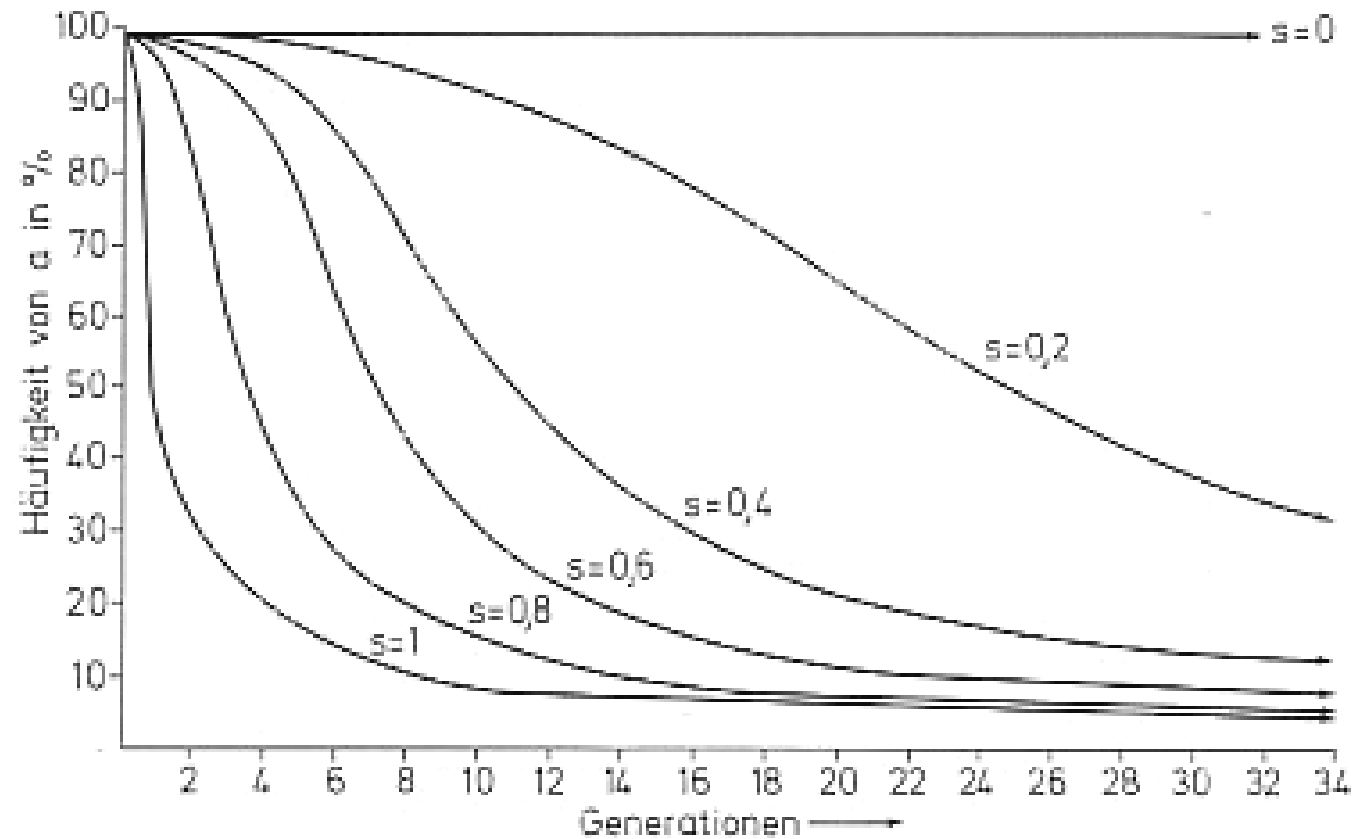
Balansoiva selektio: heterotsygootti paras



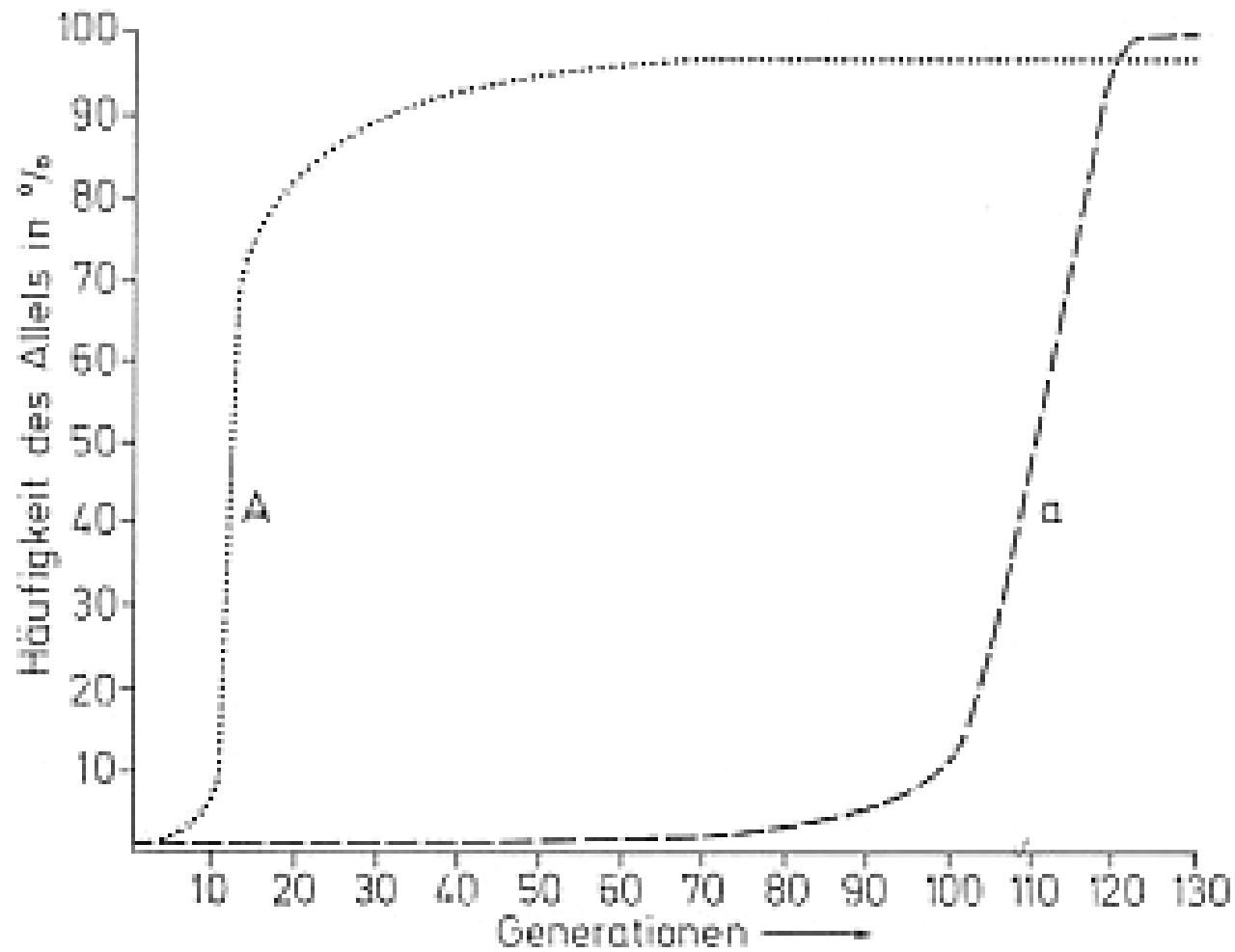
Jos heterotsygootti on huonoin, fiksoituu jompikumpi alleeli, lähtöfrekvenssistä riippuen

Huomasitte varmaan, että populaation kokonais- tai keskimääräinen fitness aina kasvaa, eli siirtyy sillä W-käyrällä ”ylöspäin”

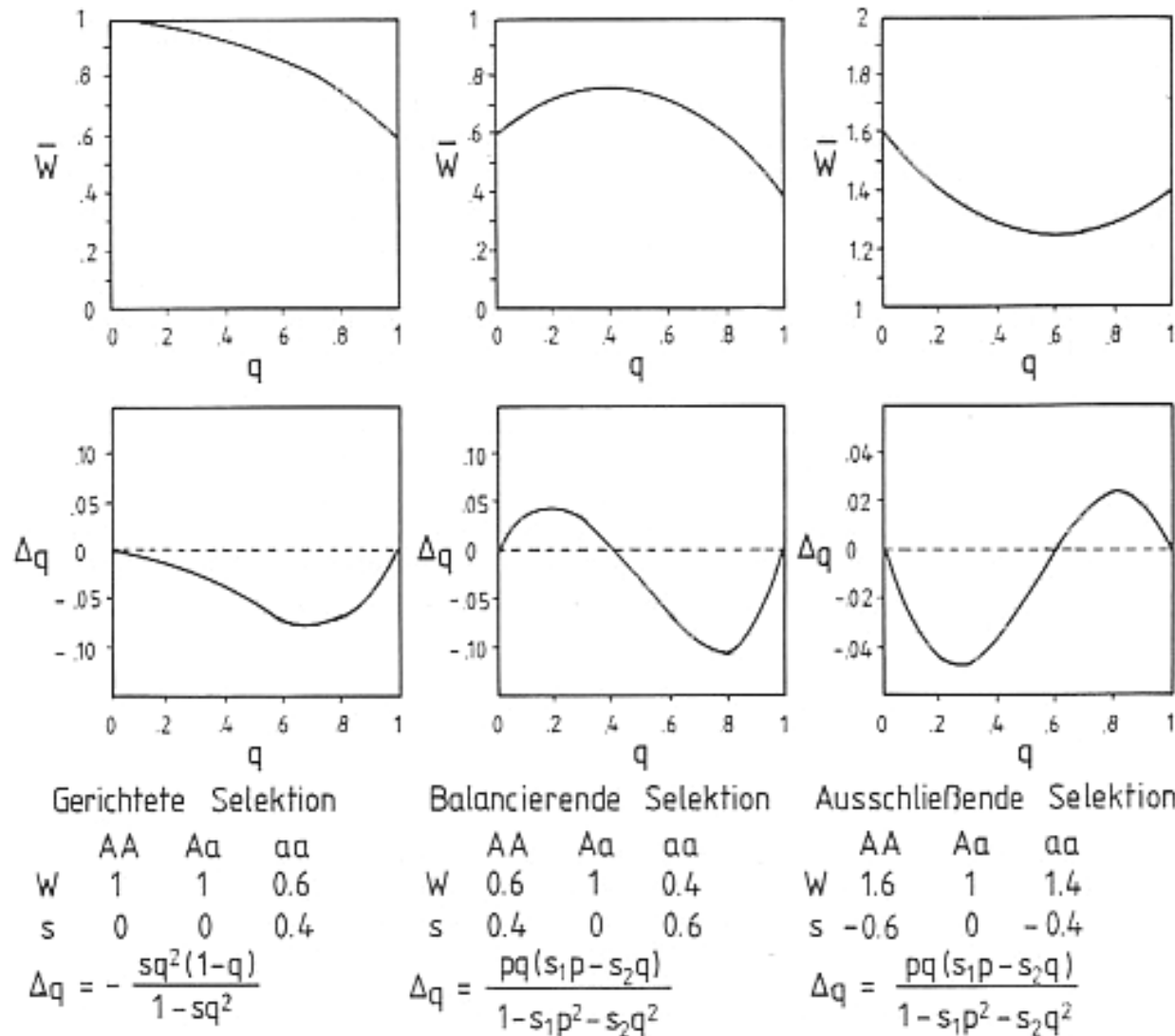
Siellä missä W-käyrä (= toisen asteen yhtälön kuvaaja eli paraabeli) on lähellä tasapainokohtaansa (vaakasuora), on muutos hidasta



Kertaus: oppikirjakuva



Kertaus: oppikirjakuva



Kertaus: oppikirjakuva

HW-mallia tarvitaan aina **dynaamisen mallin** pohjana alleelien frekvenssien muutoksia kuvailtaessa

Muutosvoimat:

mutaatio

selektio

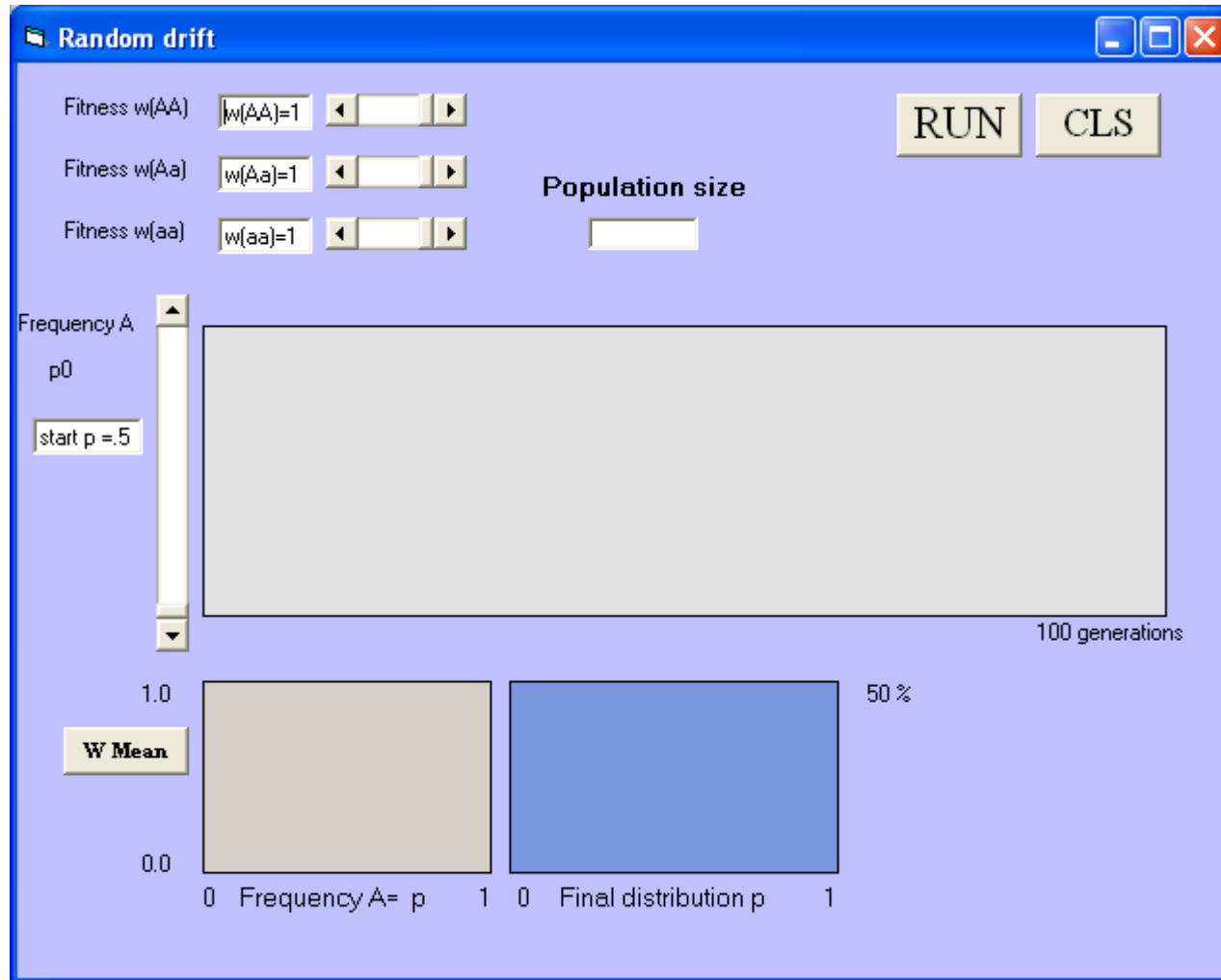
satunnaisajautuminen

migraatio

Populaatiot ovat alttiita satunnaisilmiöille

- Mutaatiot ovat määritelmän mukaan satunnaisia
- Populaation koon äärellisyydestä johtuu otantavirhettä, joka toistuu joka sukupolvessa. Eivät kaikki gameetit pääse jatsoon
- Otantavirheen seuraamukset ovat dramaattisia pienissä populaatioissa (luonnonsuojelunäkökulma)
- Ilmiön nimi: geneettinen satunnaisajautuminen eli random genetic drift, kotosalla pelkkä drifti

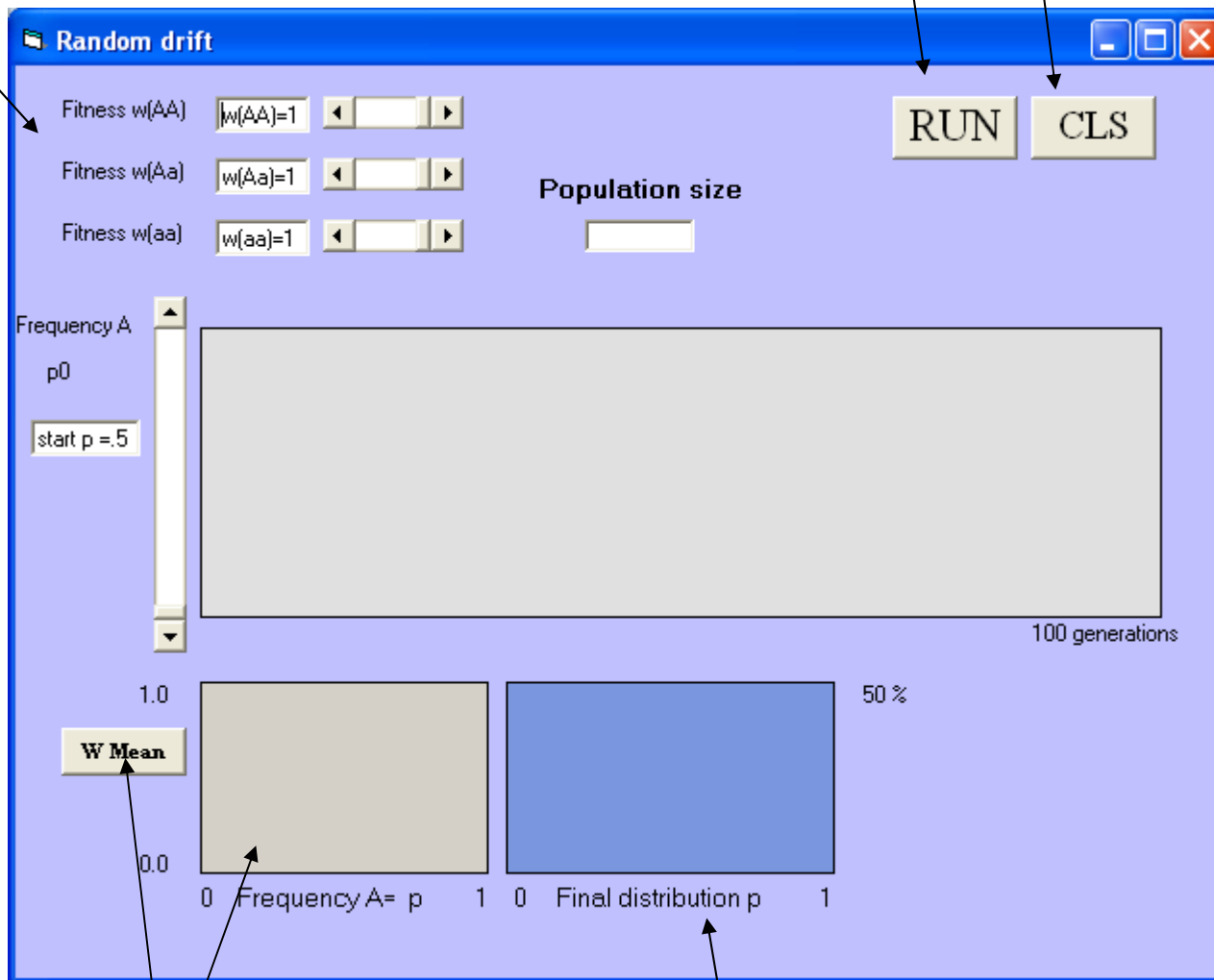
Satunnaisajautumisen ja selektion simulaatiolomake



Genotyyppien fitnessit
Oletusarvo $w_1=w_2=w_3 = 1$

Populaation koko
Oletusarvo 100

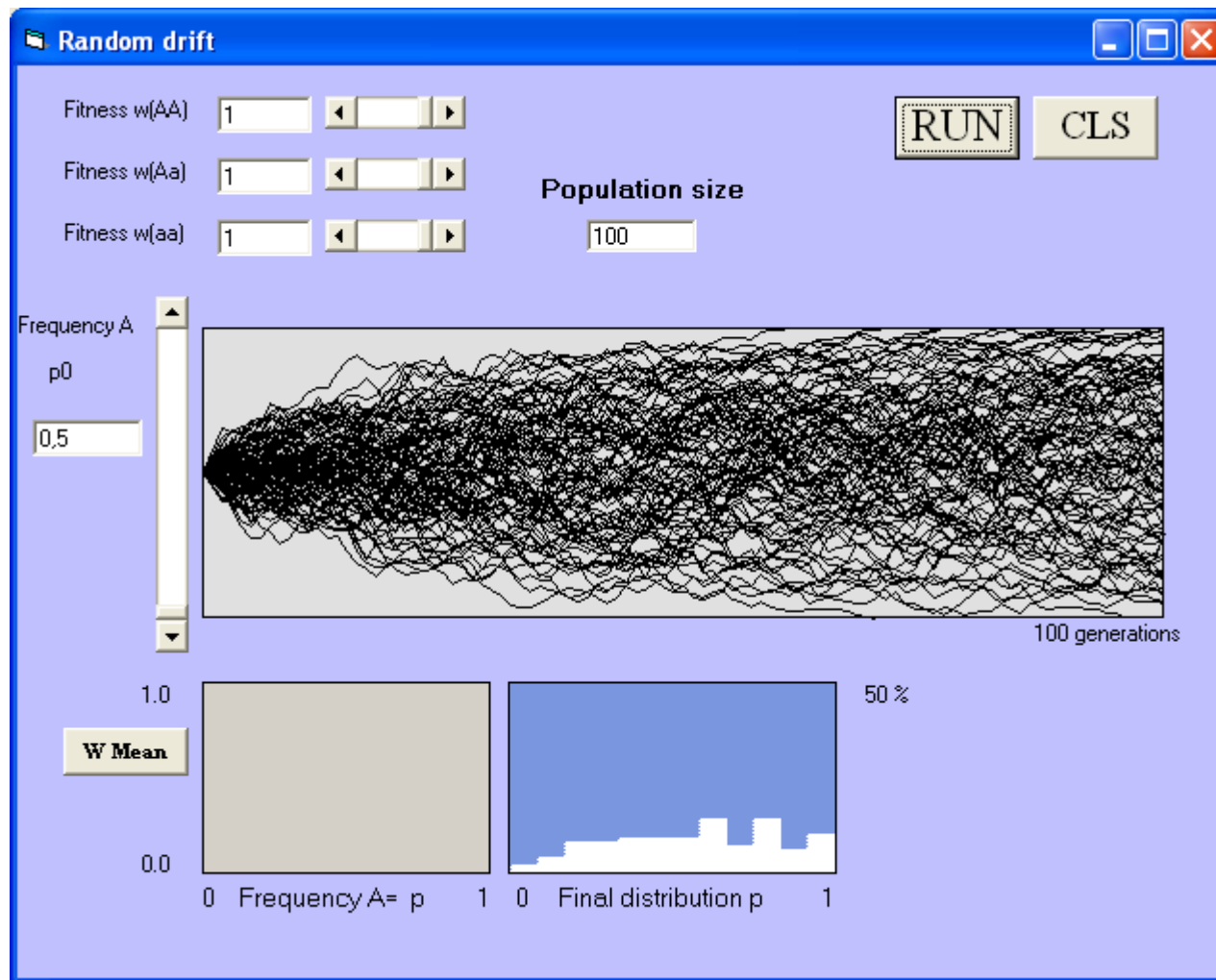
Aja! Pyyhi taulu!



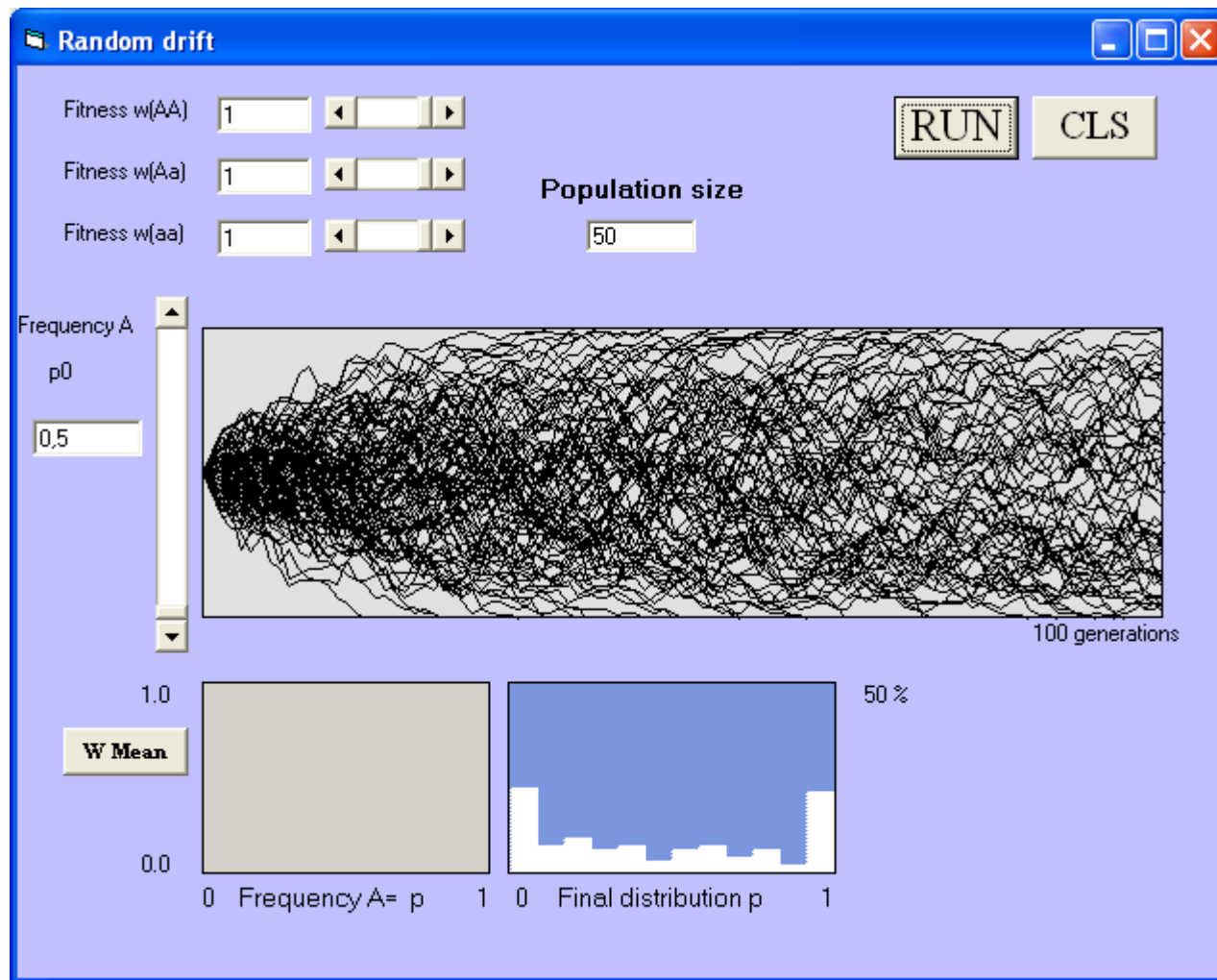
Lähtöfrekvenssi
Oletusarvo 0.5

Kokonaisfitness (ei
mielekäs, jos
genotyypit samanlaisia)

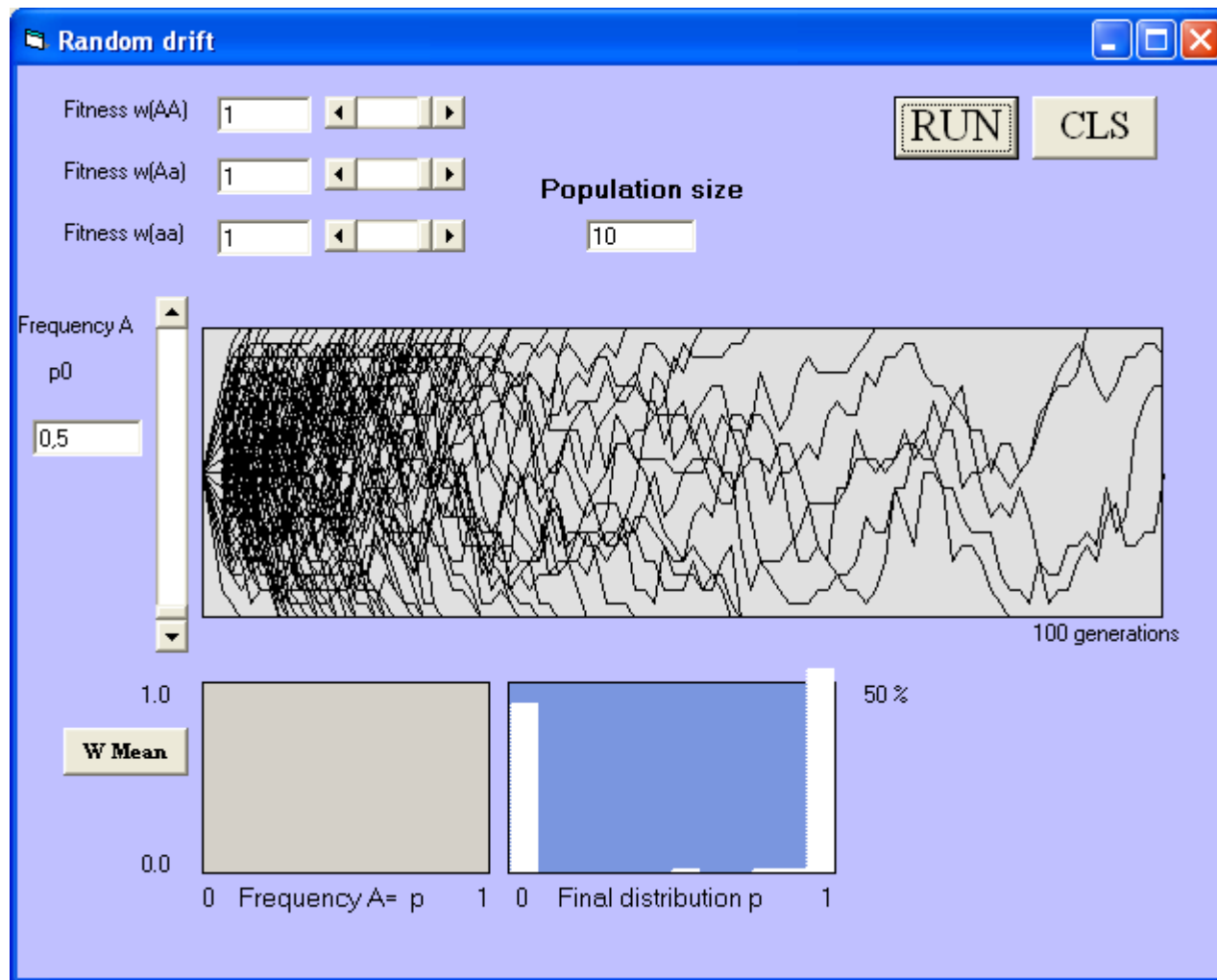
p:n arvojen lopputilannejakauma sadan
sukupolven kuluttua



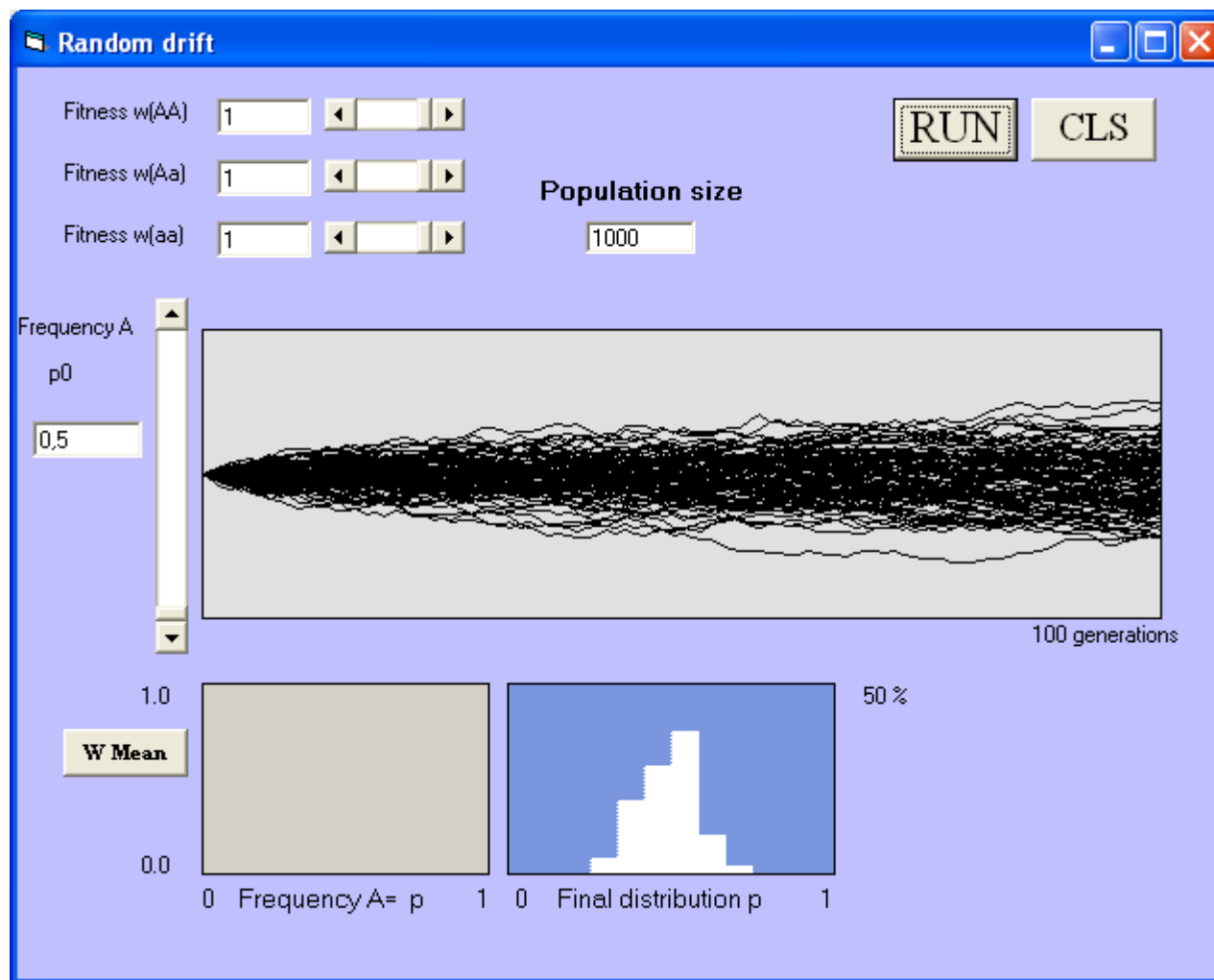
Ajo oletusarvoilla (pelkkä RUN nappi siis painettiin, kuvaannollisesti tosin, ruudulta käsin)



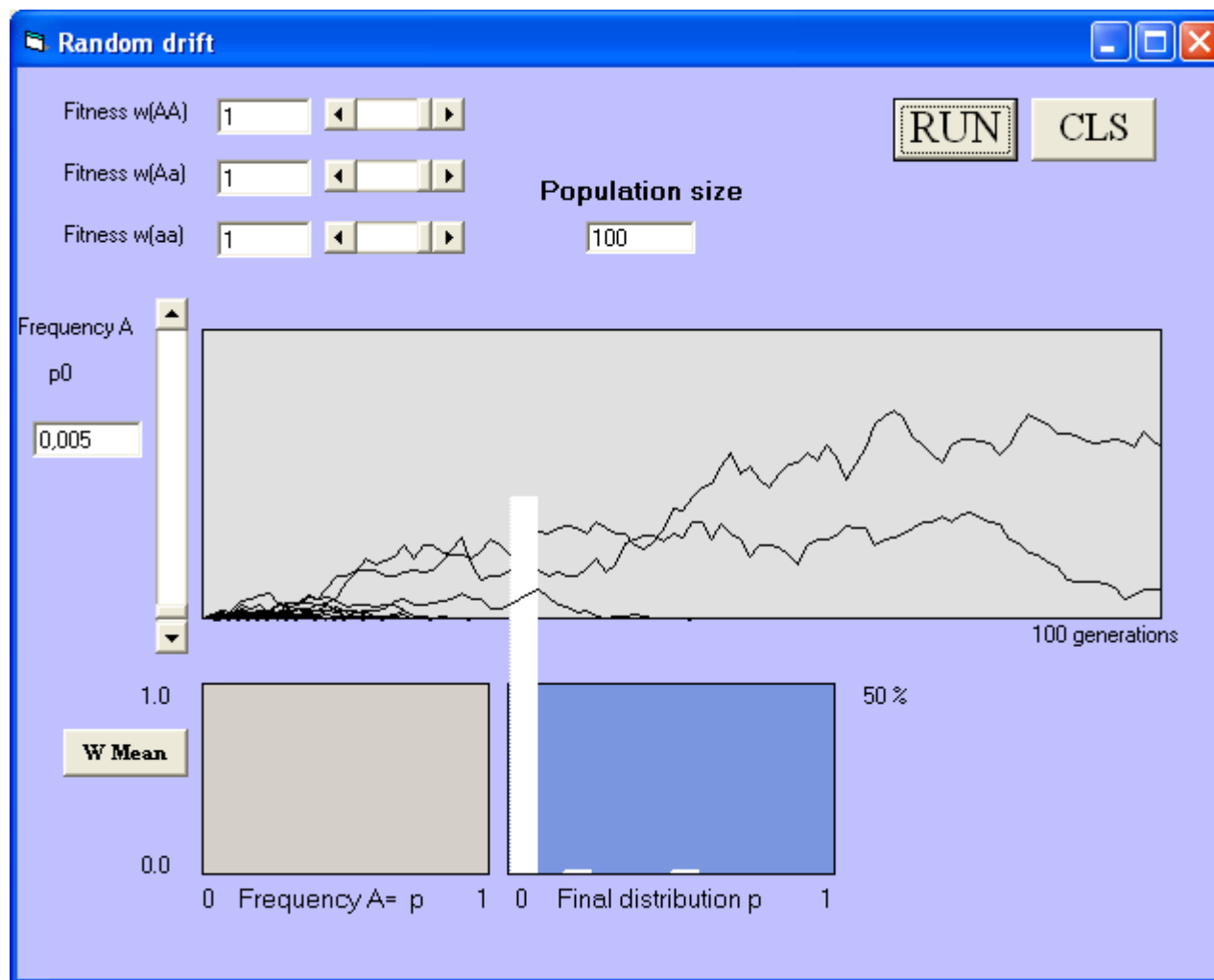
Pienennettiin populaation koko puoleen (50)



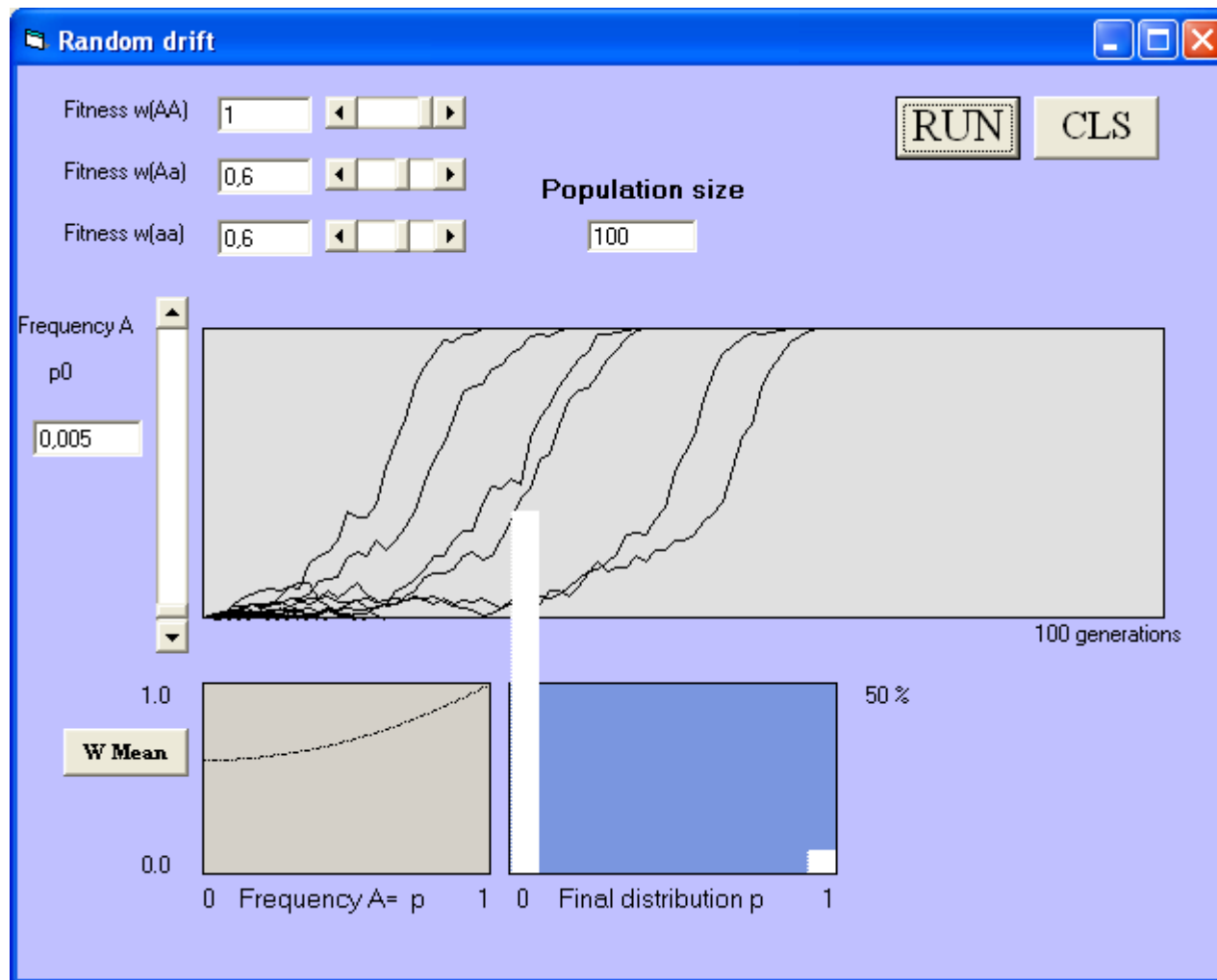
Pienennettiin populaation kokoa vieläkin. Yleisimmät loppuluokat ovat: A tai a katoaa kokonaan



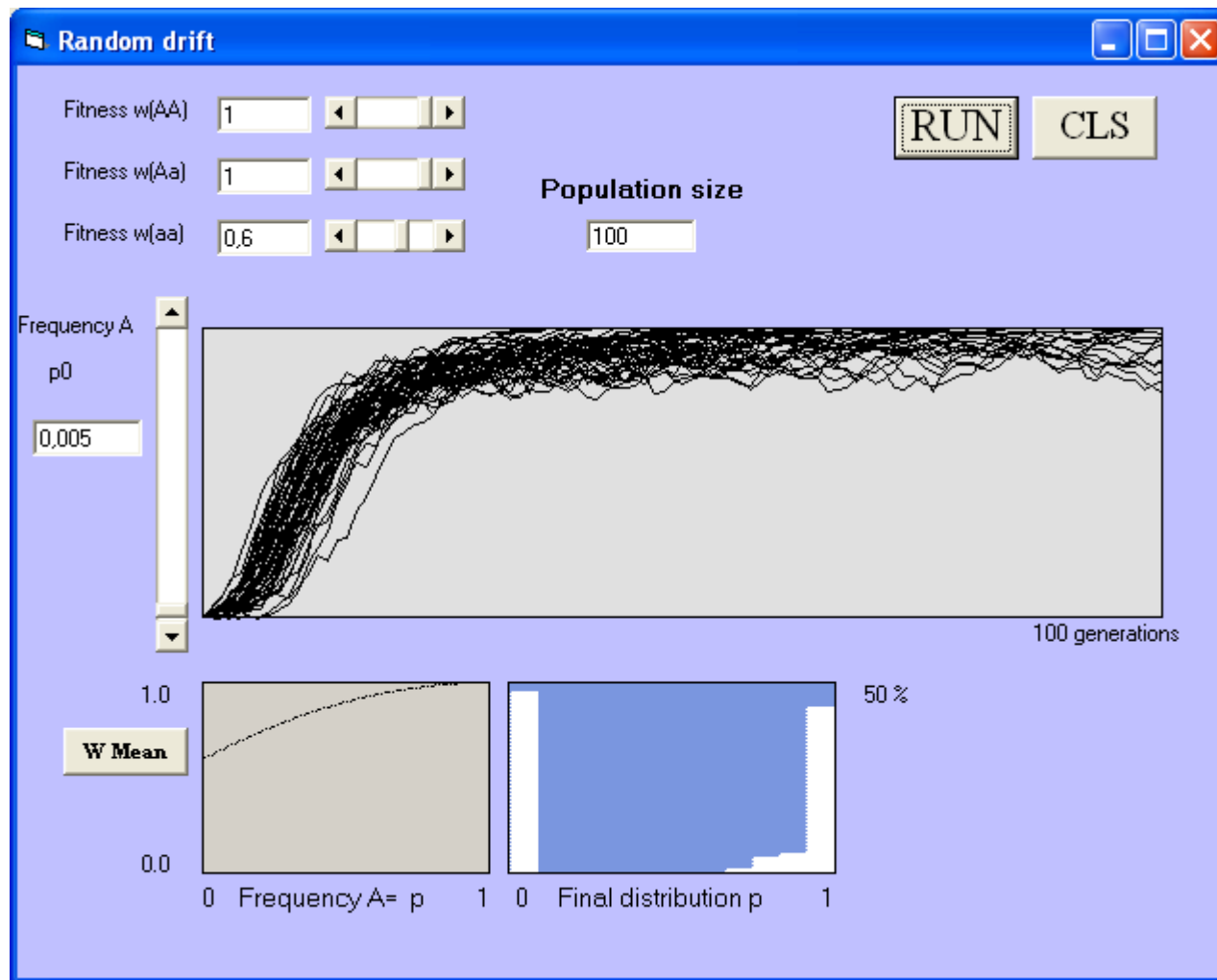
Suurennettiin kokeeksi populaation koko tuhanteen. Vaappuminen vähenee tuntuvasti, mutta vaappuu se tässäkin. Ajalla ja populaation koolla on sellainen suhde, että saman hajonnan (alleelien katoamisen/fiksaation) saavuttamiseksi suuri populaatio tarvitsee vain enemmän aikaa



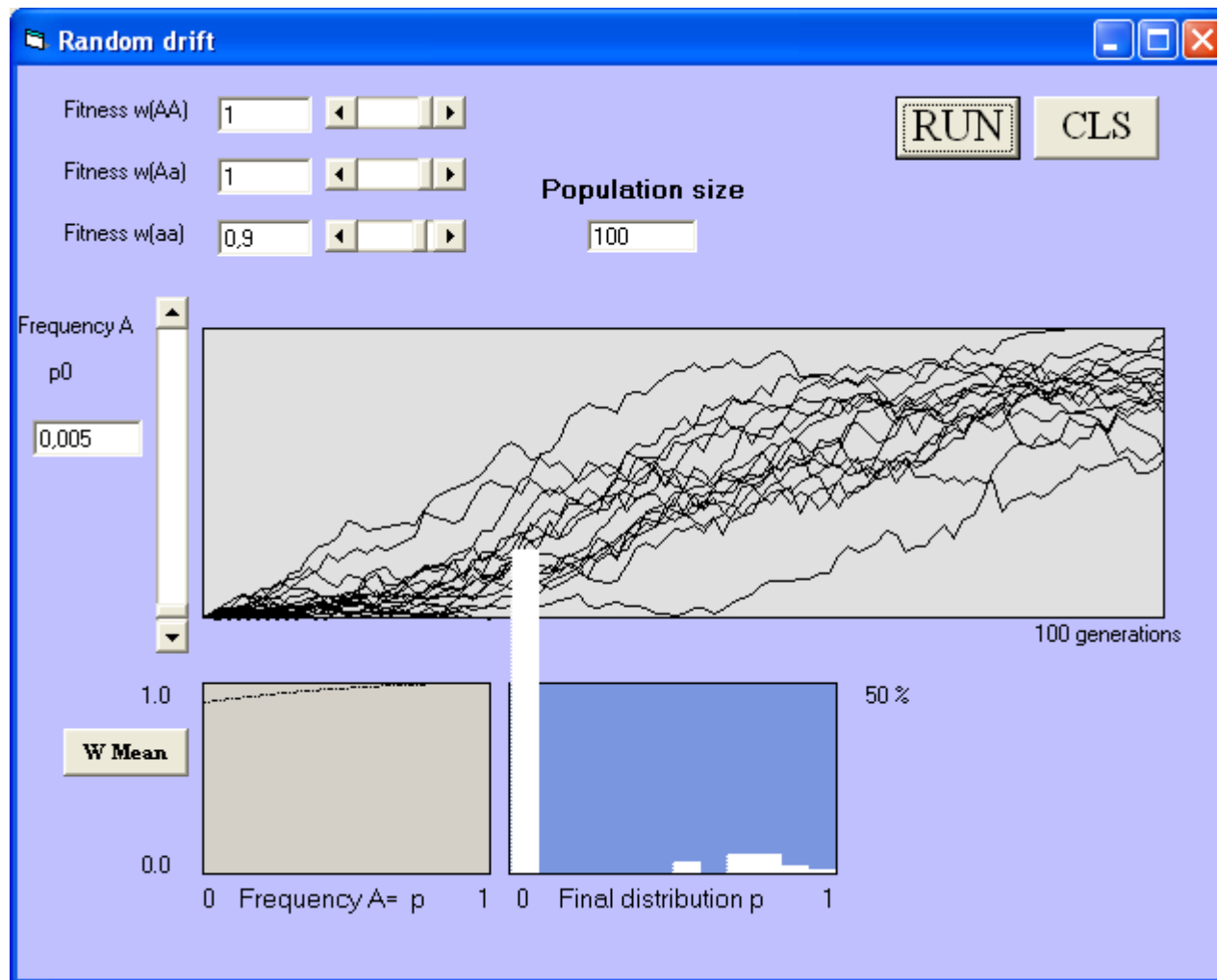
Koe: yksi uusi mutanttialleeli syntyi populaatioon. Useimmiten se hävisi (98 kertaa), mutta pari kertaa se on vielä olemassa sadan sukupolven jälkeen. Ajon voi toistaa samaan ruudukkoon pyyhkimättä ja simuloida "neutraalievoluutiota".



Se uusi mutantialleeli olikin 40 % parempi kuin entinen alleeli, tosin resessiivinen. Kuusi kertaa sadasta se sitten fiksoitui, 94 kertaa katosi jälkiä jättämättä!



Nyt se uusi 40% parempi alleeli oli dominoiva. Usein se sittenkin katosi, mutta aika monta kertaa (lähes 50 %) onnistui runsastumaankin.



Vähän kohtuullisemmalla fitness-erolla (10%) hyvä dominoiva A katoaa noin 75 kertaa sadasta

HW-malli on aina **dynaamisen mallin** pohjana alleelien frekvenssien muutoksia kuvailtaessa

Muutosvoimat:

mutaatio

selektio

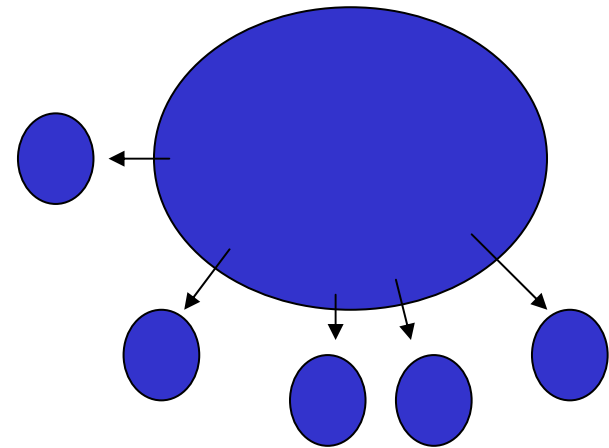
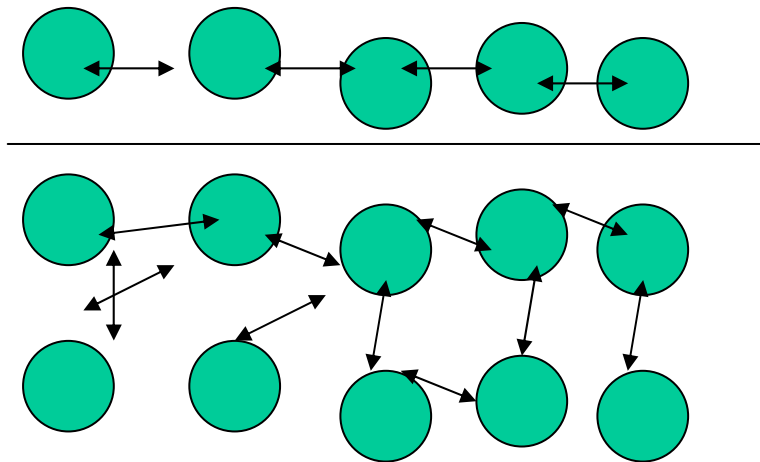
satunnaisajautuminen

migraatio

Migraatio luetellaan neljäntenä dynaamisena evoluutiovoimana

- Tässä tarkoitettu migraatio on geenivirtaa (gene flow) eli populaatioiden välistä geenien vaihdantaa

- Ekologian alaa! Malleja:



- yksiulotteinen stepping stone
- 2-ulotteinen stepping stone
- source-sink (island-continent)

Yksiulotteisen stepping stone –mallin simulointilomake

Population subdivision & Migration

Fitness $w(AA)$

Fitness $w(Aa)$

Fitness $w(aa)$

Subpopulation size

Migration rate

Frequency A
p0

Mean p

Fst

1 p 100 generations

Mean p

Fst

0

Ten subpopulations after 100 generations

Osapopulaatioiden koko Geenivaihdon osuus

Population subdivision & Migration

Fitness $w(AA)$

Fitness $w(Aa)$

Fitness $w(aa)$

Subpopulation size

Migration rate

Frequency A
p0

Mean p

Fst

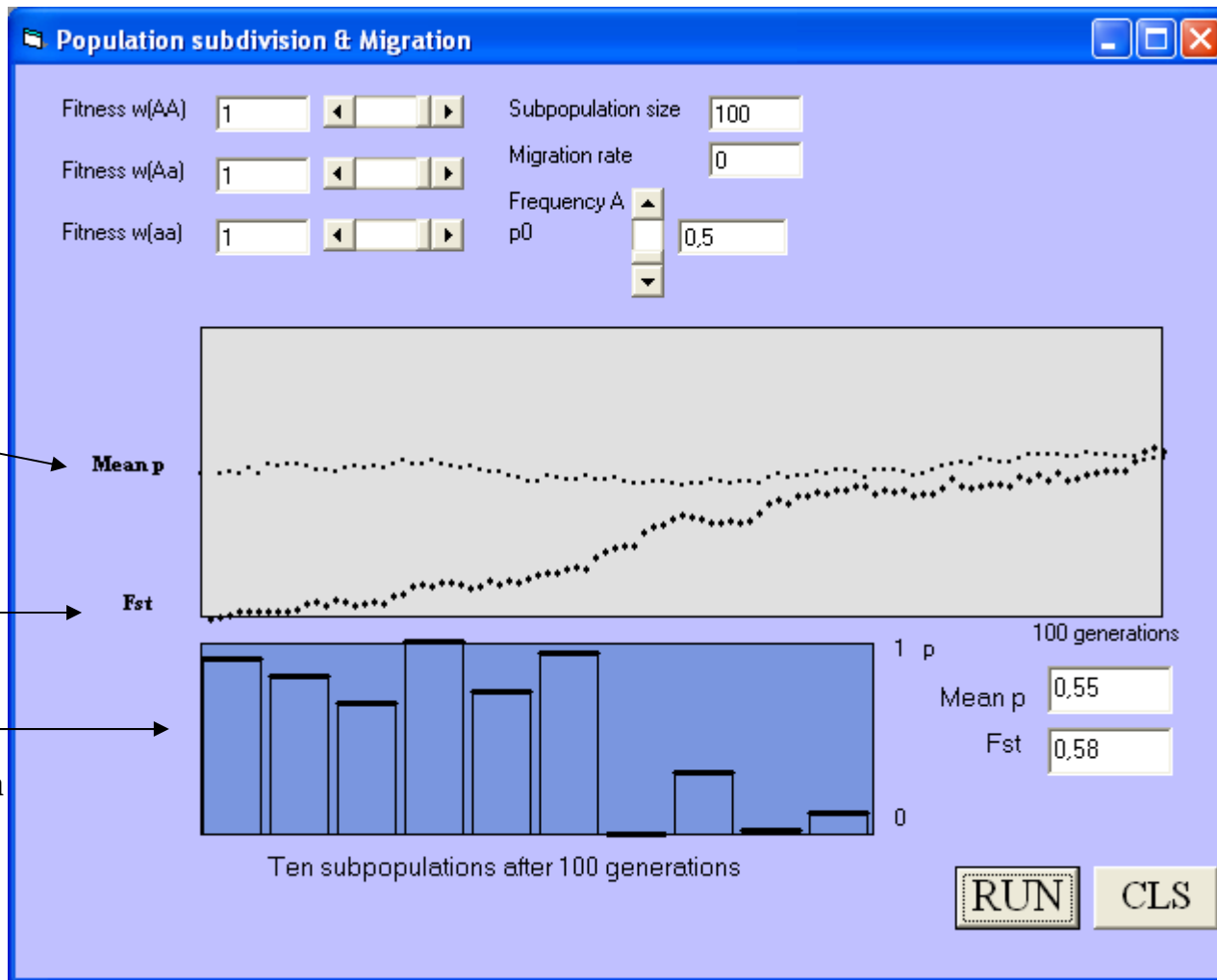
1 p 100 generations

Mean p

Fst

0

Ten subpopulations after 100 generations



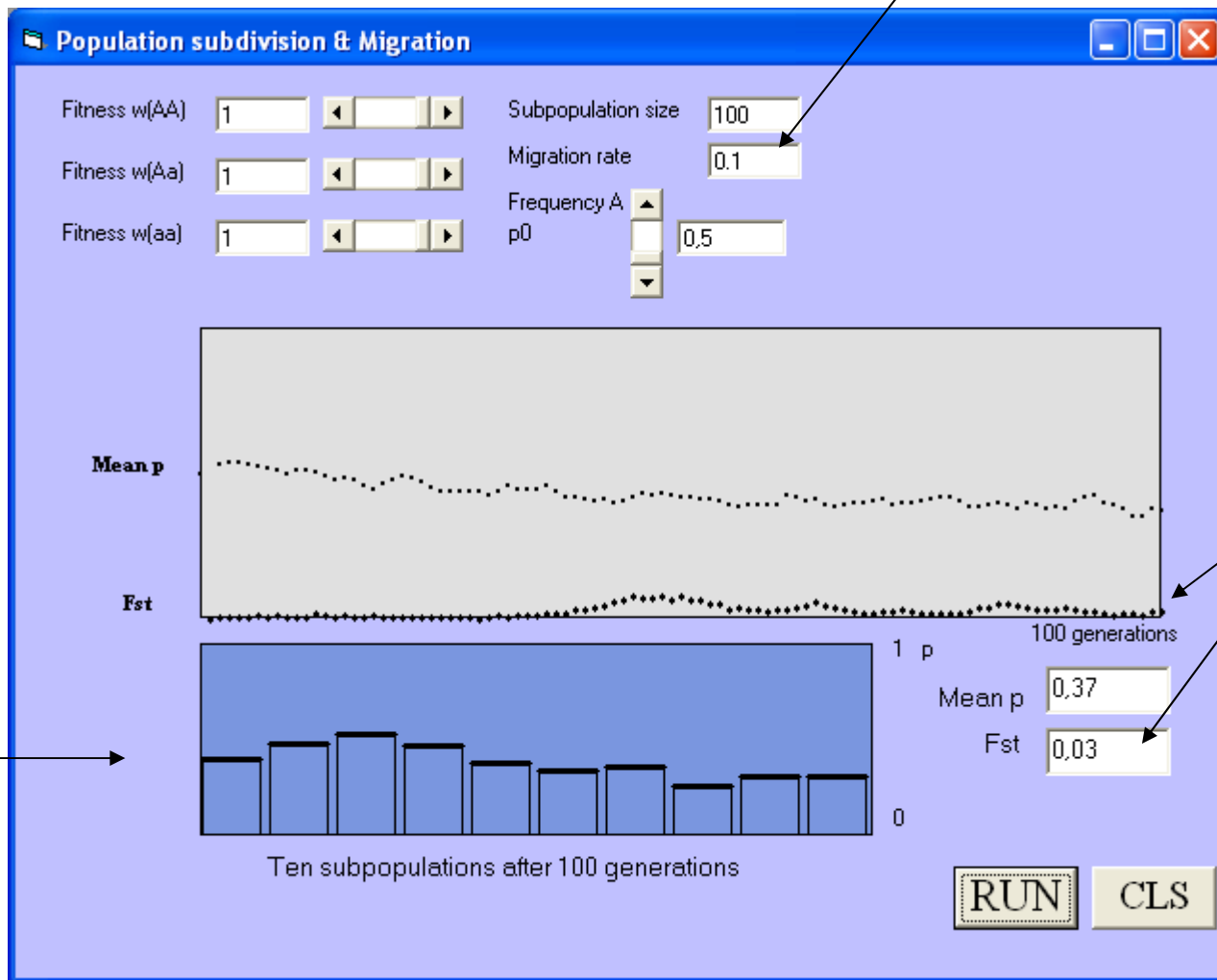
A:n
keskimääräinen
frekvenssi

F_{ST} on
erilaistumisen
mittaluku

Osapopulaatiot
ovat erilaisia
sadan sukupolven
päästä

!?!

10 % geenivirta lähimmistä naapureista

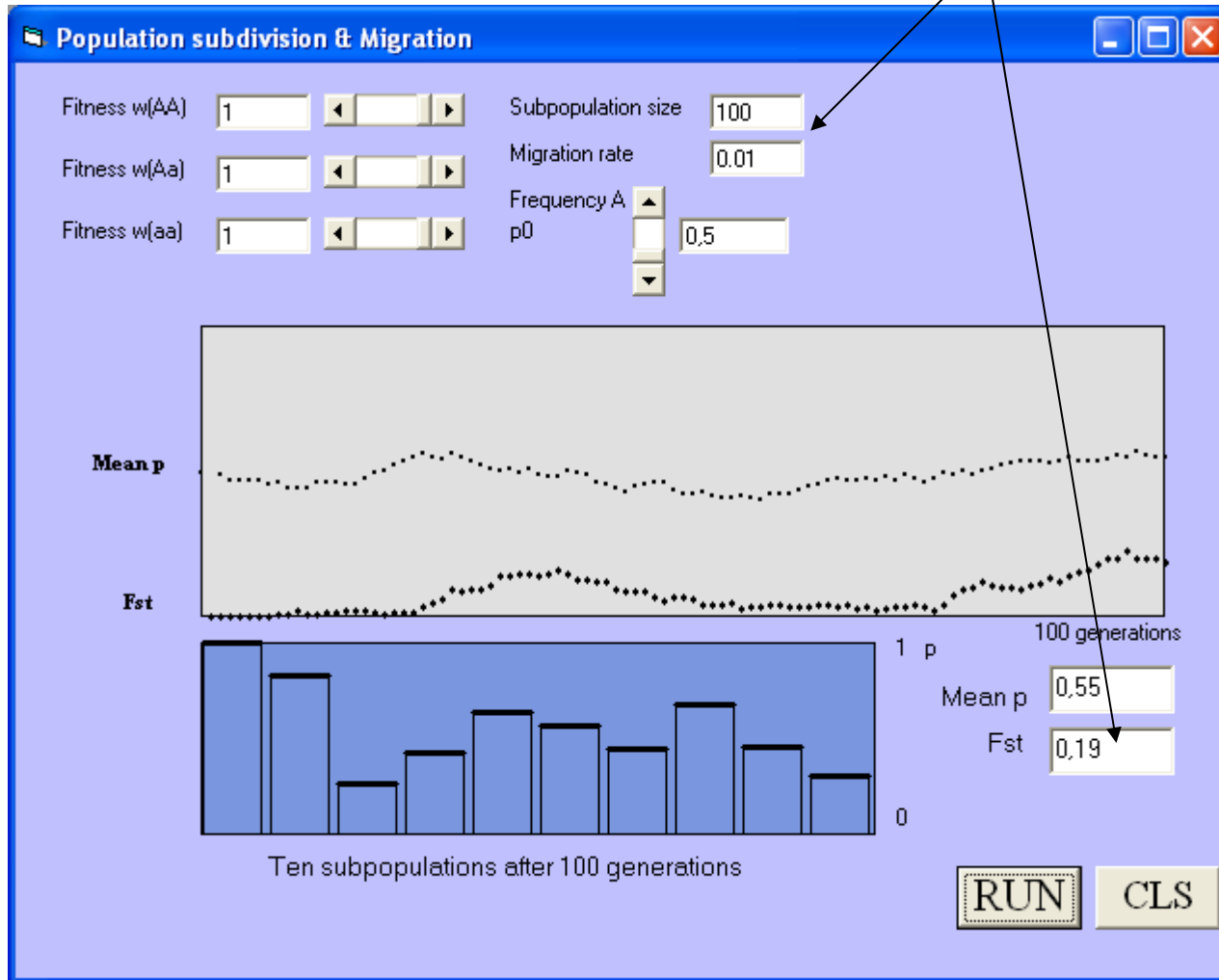


!?! →

!?! ←

Migration4

Vain yhden prosentin geenivirta (1 yksilö / sukupolvi



Migration4

**"Jalostus" on ollut ihmiskunnan menestyksen avain, ja
"geneettinen valinta" on jalostuksen menetelmä**

- Valinta, myös mitä triviaaleimmassa mielessä (domestikaatio)
- Mieluisan muuntelun löytäminen (mittaaminenkin) ja ylläpito
- Saavutetun tason ylläpitäminen (hybridijalostus, kloonit)
- Uusien tavoitteiden asettaminen ja evaluointi
- Uusien haasteiden kohtaaminen (glob. nälkä, reg. luomu, etc)
- Uusien menetelmien tuomat mahdollisuudet (ja uhkat)

Valinta eli selektio

1. Yhden lokuksen mallit

- valinta resessiivistä vastaan
- valinta dominoivaa vastaan
- ei dominanssia ollenkaan
- heterotsygootin etu (balansoiva valinta)
- heterotsygootin heikkous

2. Kvantitatiivisten ominaisuuksien valinta

- suuntaava (direktionaalinen) valinta
- stabiloiva, normalisoiva, kanalisoiva
- hajottava, disruptiivinen

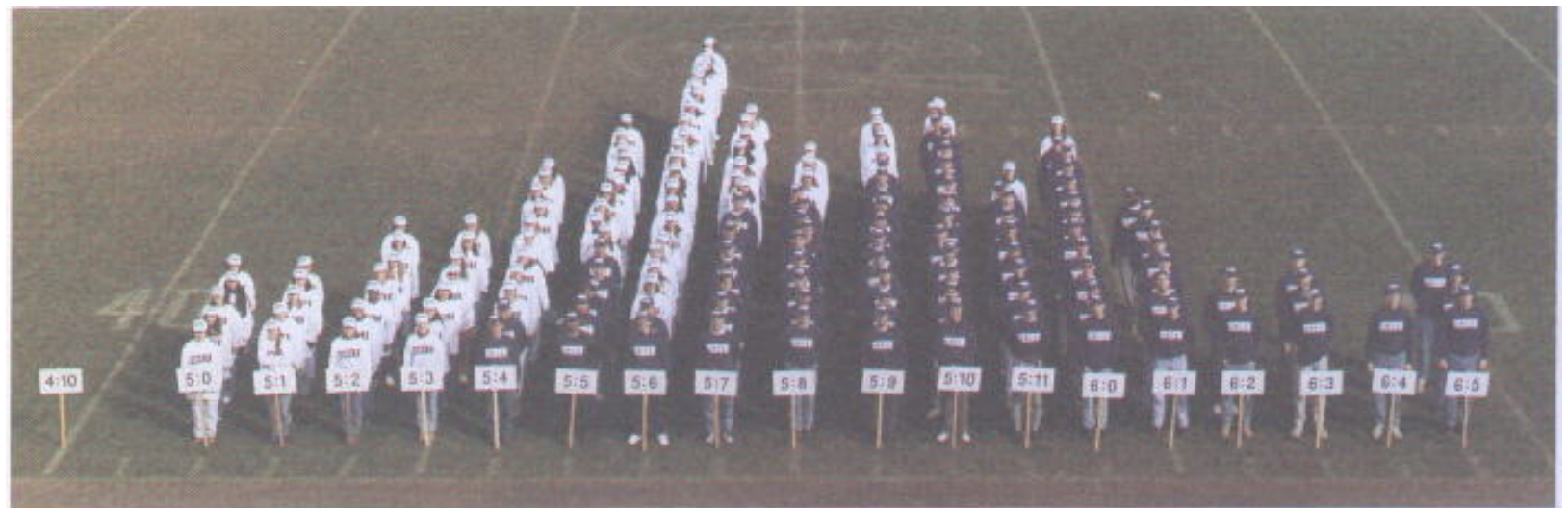
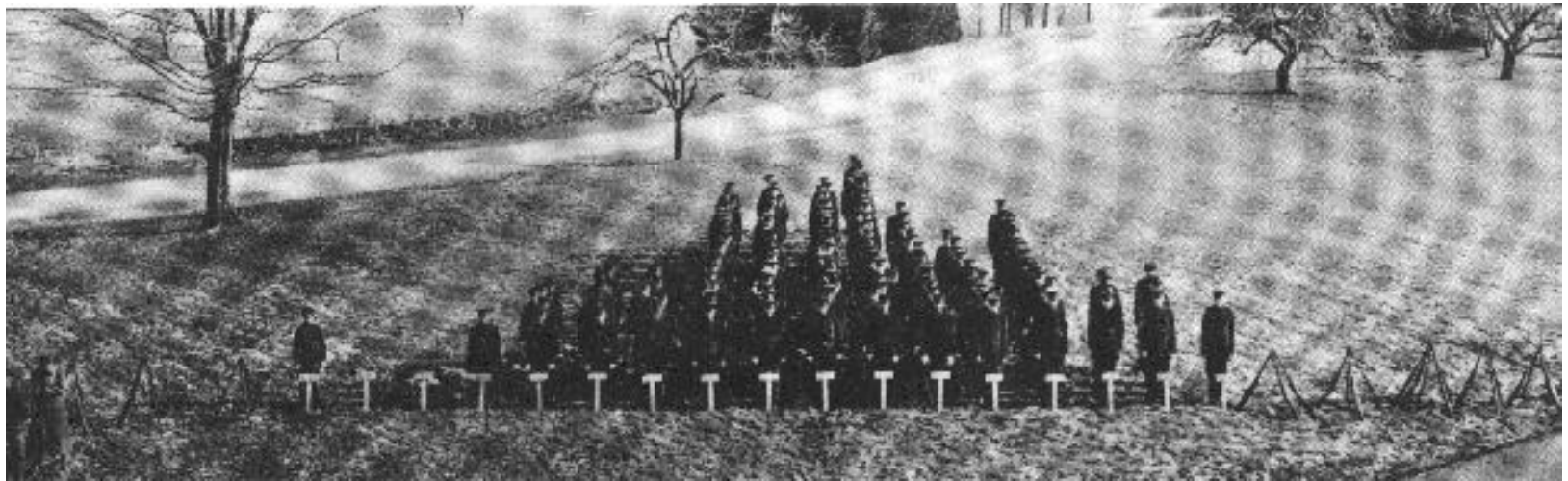


FIGURE 3.—A modern version of Figure 2, from Connecticut State University in 1996. The means and standard deviations in inches are as follows: males, 70.1 ± 3.0 ; females, 64.8 ± 2.7 ; combined, 67.6 ± 4.0 . Photo from LINDA STRAUSBAUGH.
genetics 147: 1-6

 $h^2(\%)$

Man

Stature	65
Serum immunoglobulin (IgG) level	45

Cattle

Body weight (adult)	65
Butterfat, %	40
Milk-yield	35

Pigs

Back-fat thickness	70
Efficiency of food conversion	50
Weight gain per day	40
Litter size	5

Poultry

Body weight (at 32 wks)	55
Egg weight (at 32 wks)	50
Egg production (to 72 wks)	10

Mice

Tail length (at 6 wks)	40
Body weight (at 6 wks)	35
Litter size (1st litters)	20

Drosophila melanogaster

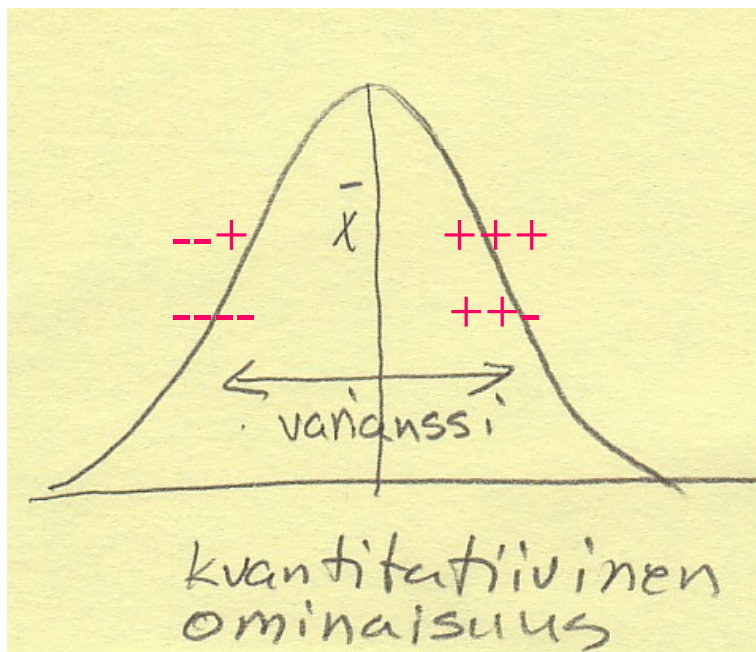
Abdominal bristle number	50
Body size	40
Ovary size	30
Egg production	20

Heritabiliteettiestimaatteja

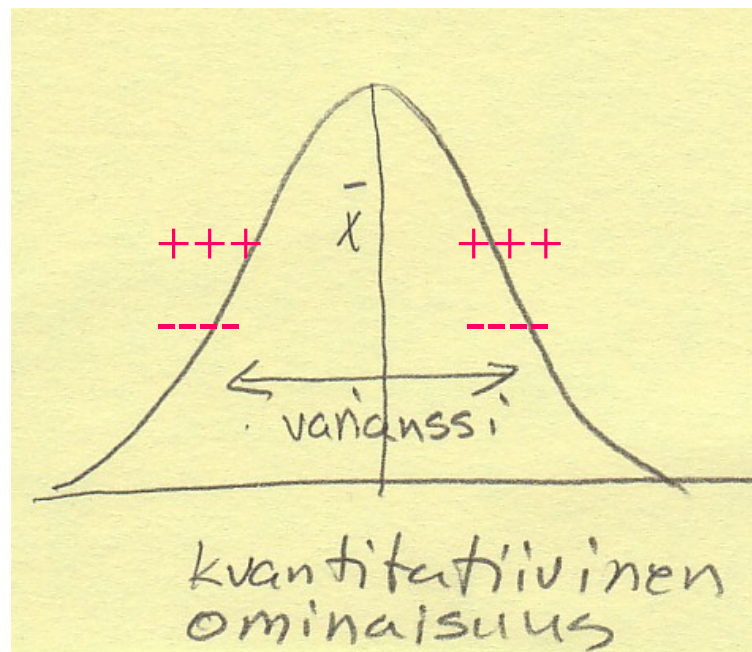
Jalostushyödyn ja heritabiliteetin välillä on seuraava helppo yhteys:

$$G = h^2 I$$

G on **jalostushyöty** (Gain), h^2 on additiivinen heritabiliteetti ja I on valinnan intensiteetti, so. se osuus populaatiosta joka karsitaan pois. Tämä johtuu hyvin yksinkertaisesti siitä, että jos "suuruus" johtuu tietyistä alleleista, on niitä alleleita "suurten" jälkeläisissä sitten enemmän kuin keskinkertaisten jälkeläisissä.

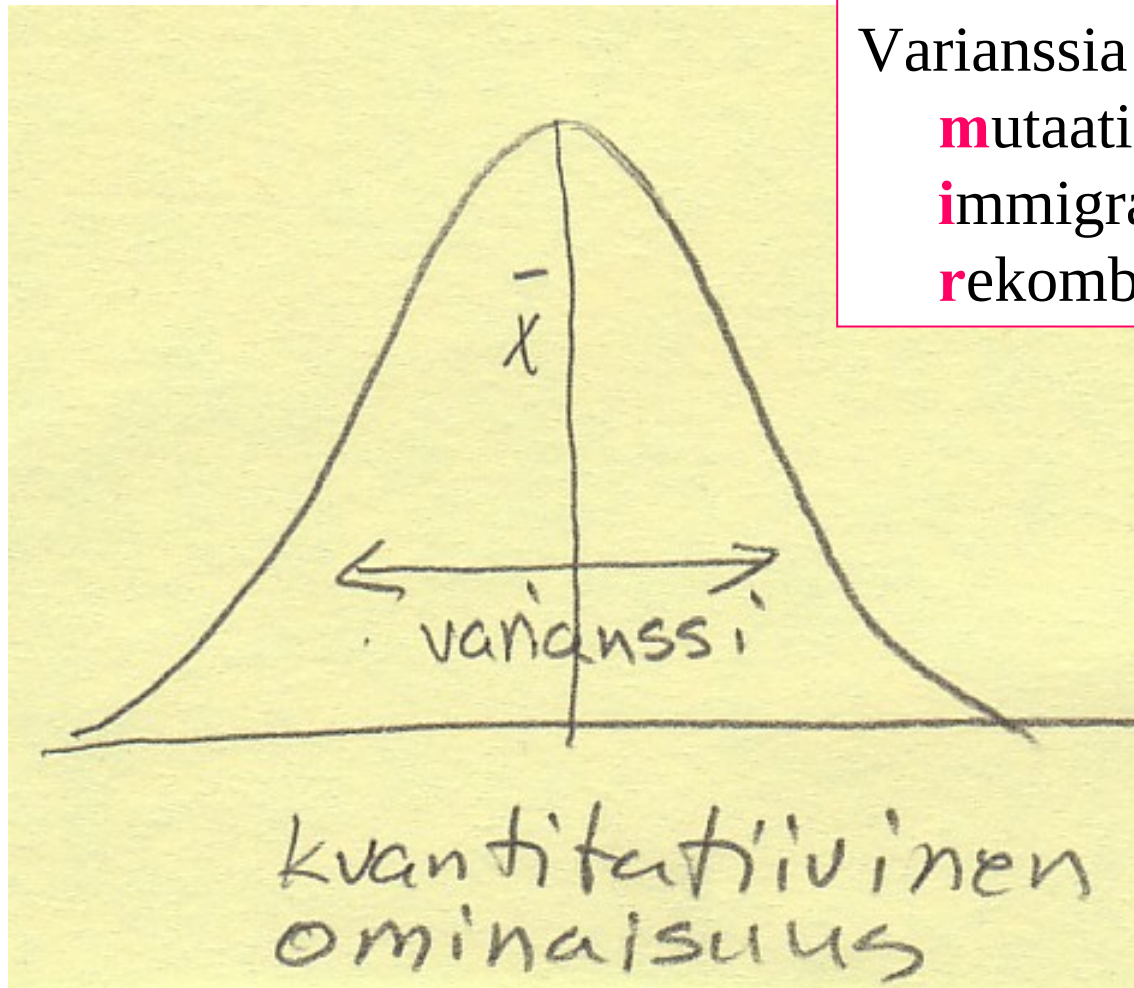


h^2 suuri



h^2 pieni

Varianssi koostuu geneettisestä ja ympäristön aiheuttamasta



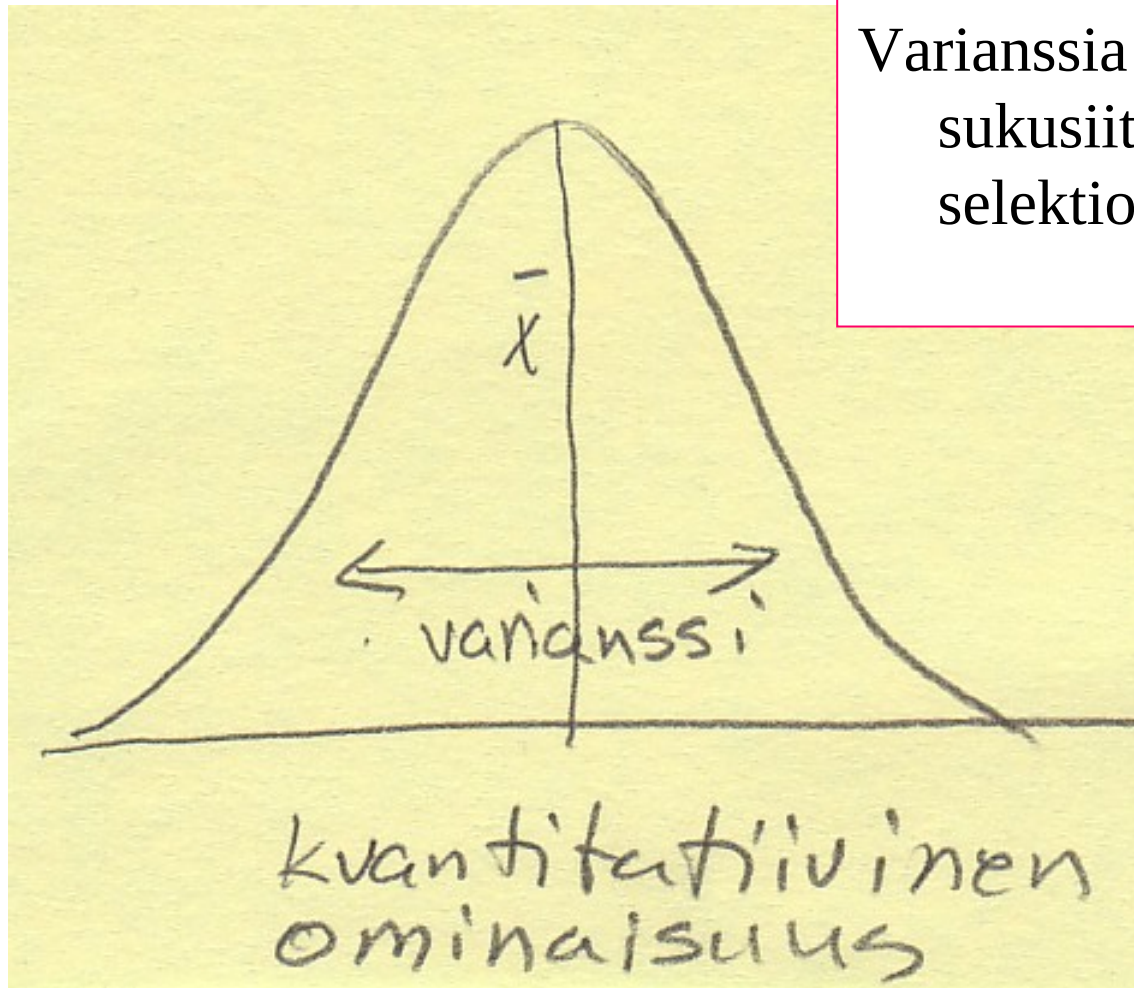
Varianssia kasvattaa:

mutaatiot

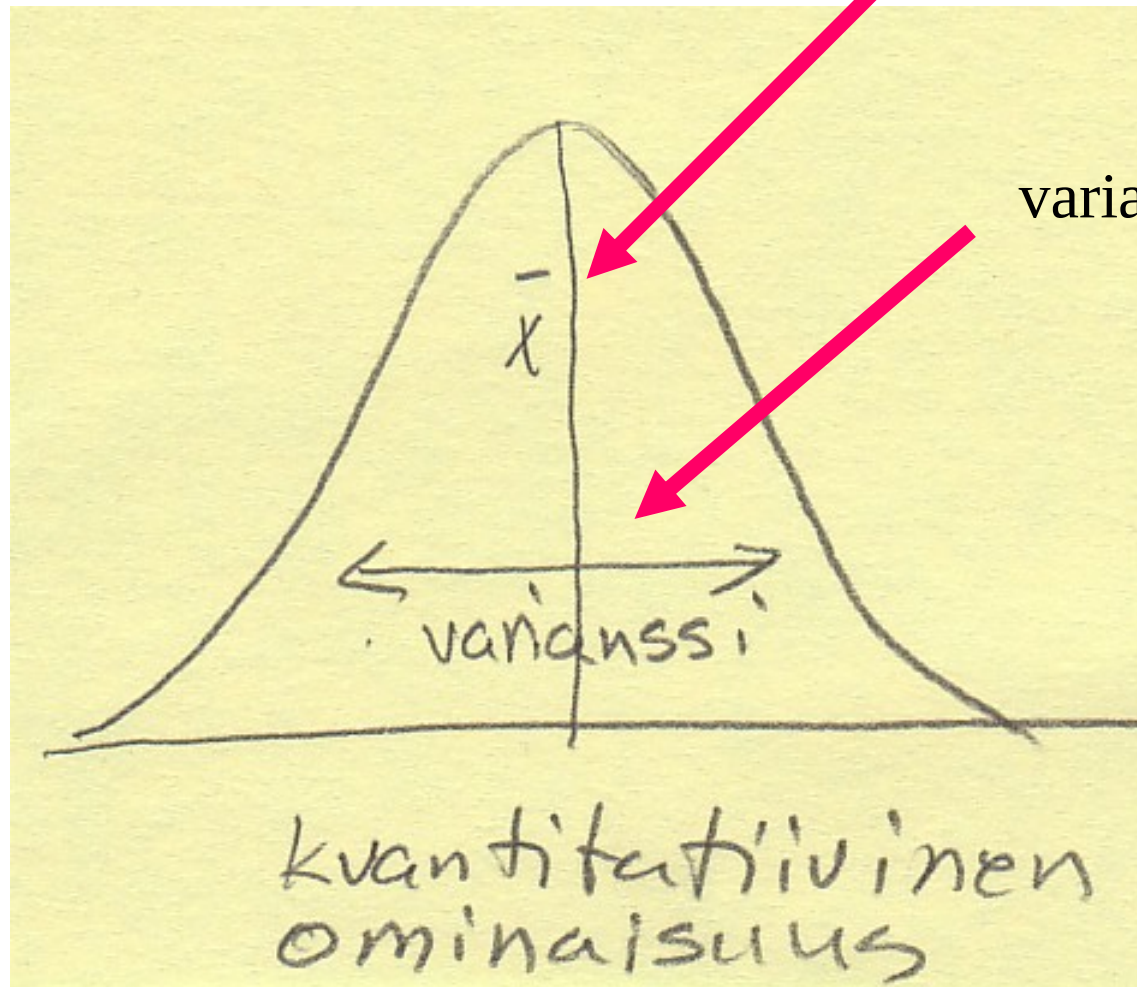
immigraatio

rekombinaatio

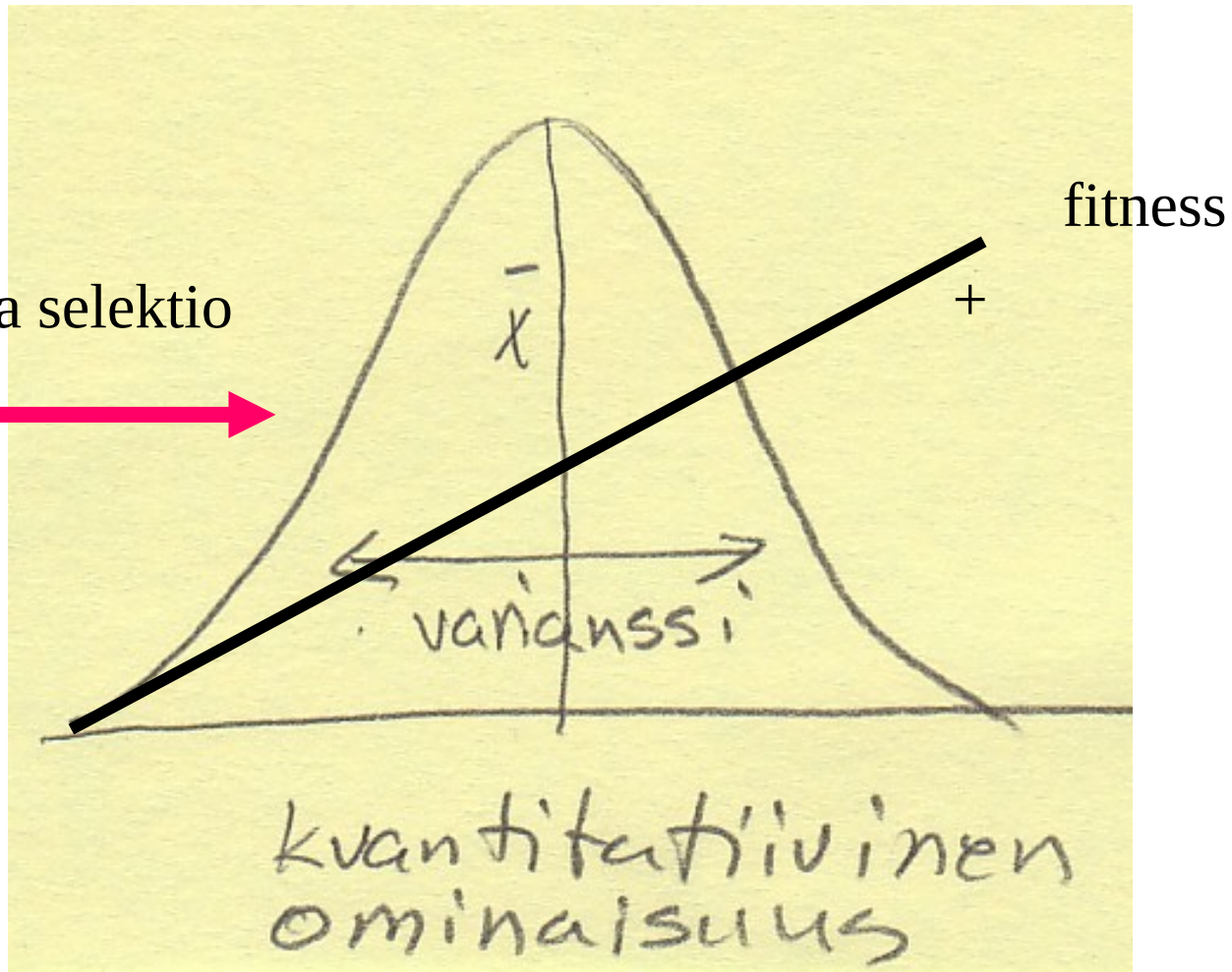
Varianssi koostuu geneettisestä ja ympäristön aiheuttamasta



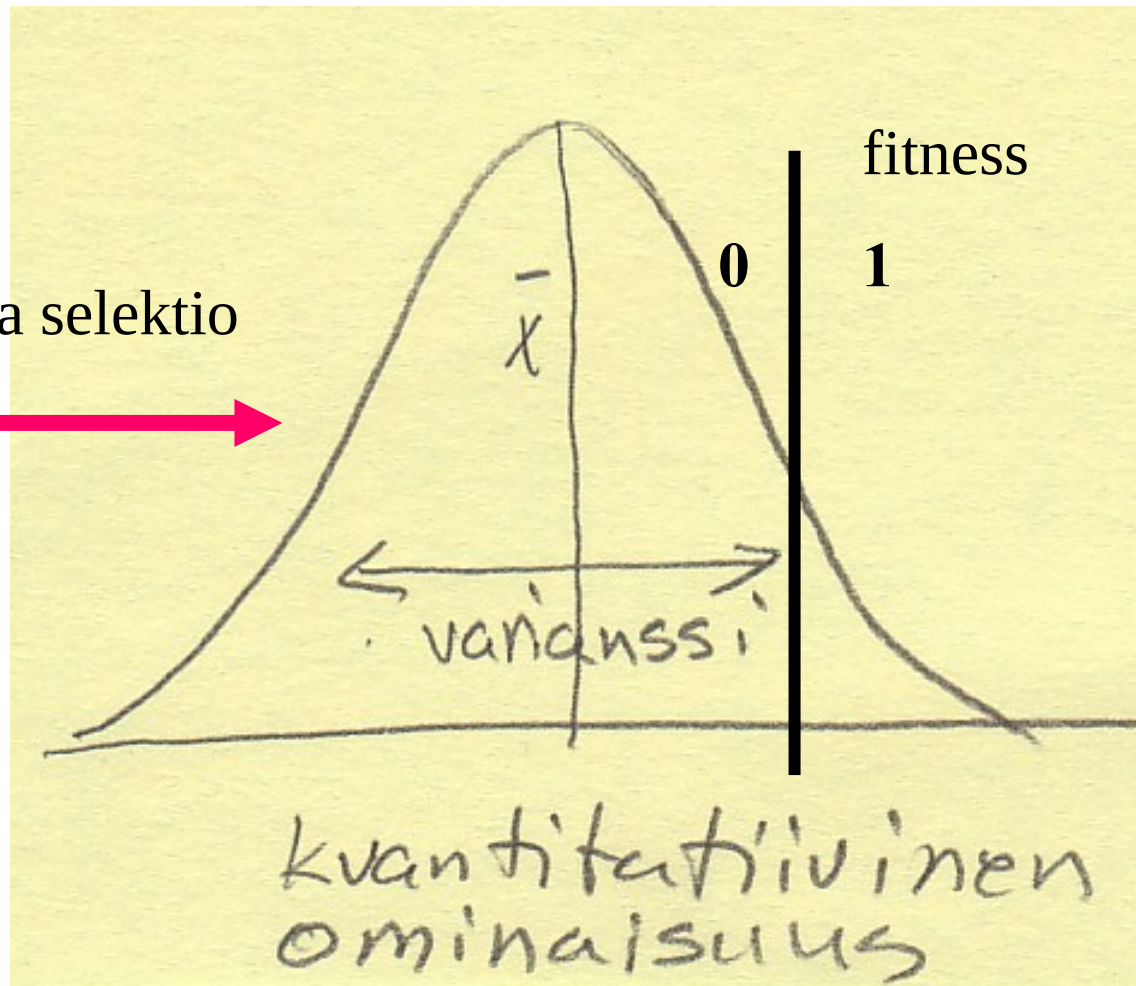
Varianssia vähentää:
sukusiitos
selektio

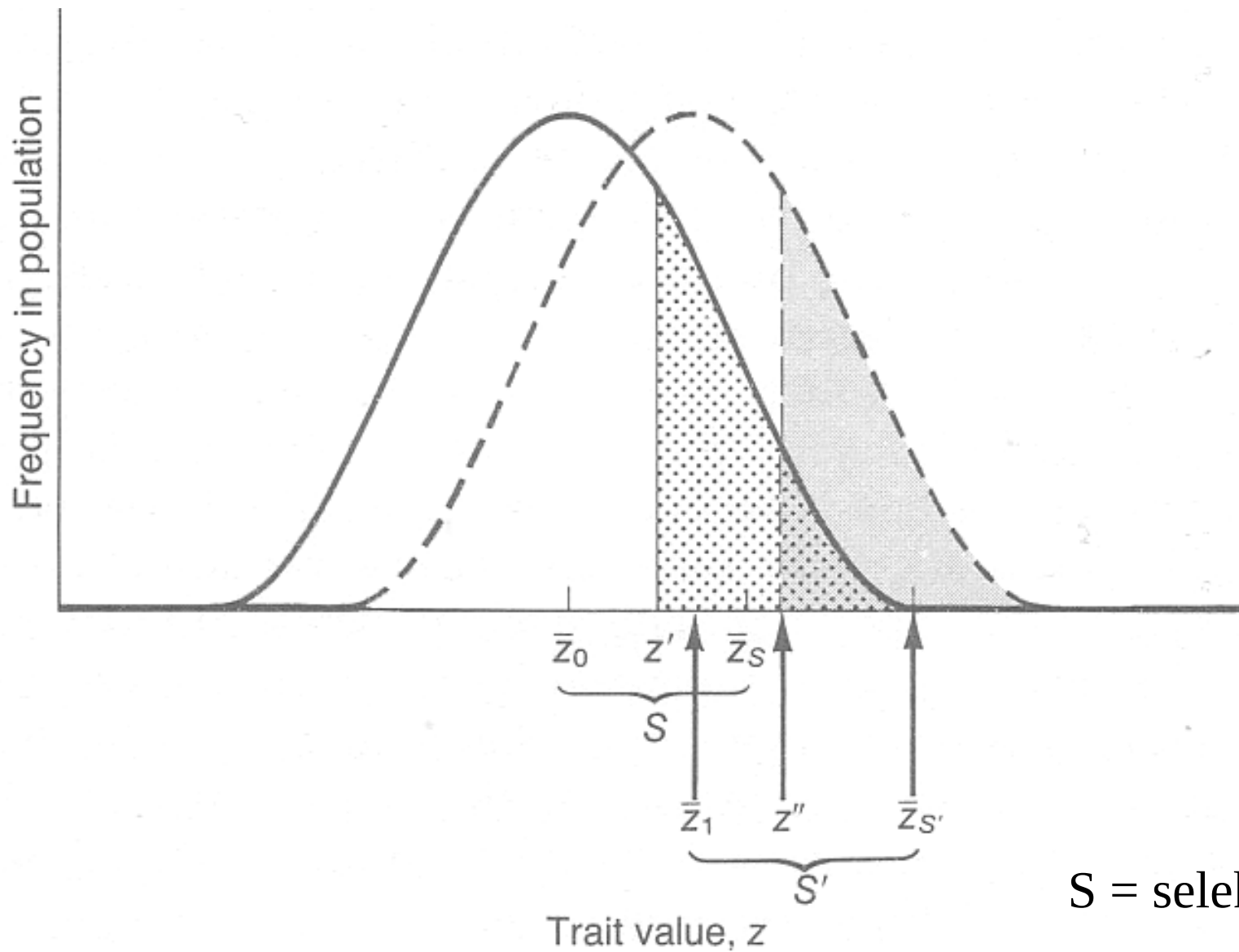


Suuntaava selektio



Suuntaava selektio



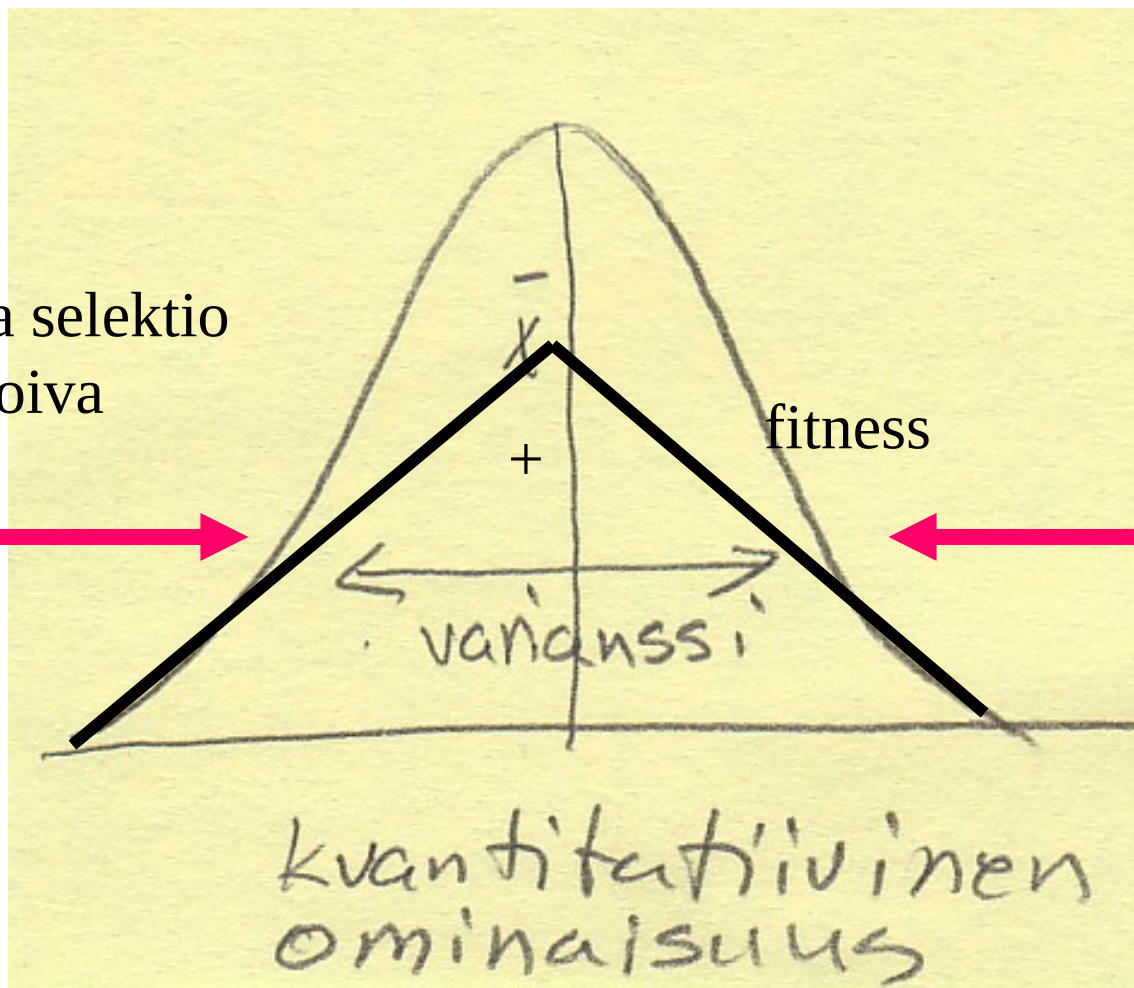


S = selektioero

Typistysvalinta (truncation)

Futuyma 1986

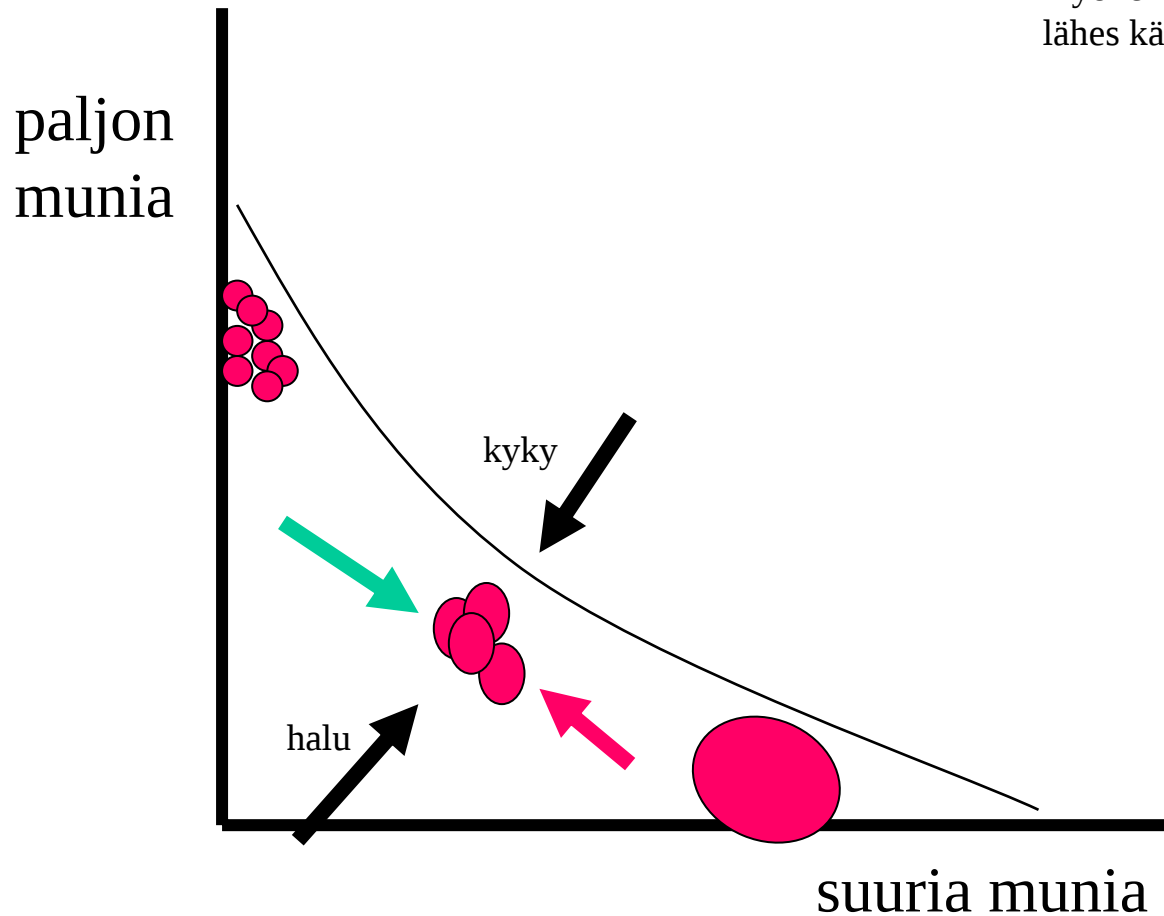
Stabiloiva selektio
Normalisoiva



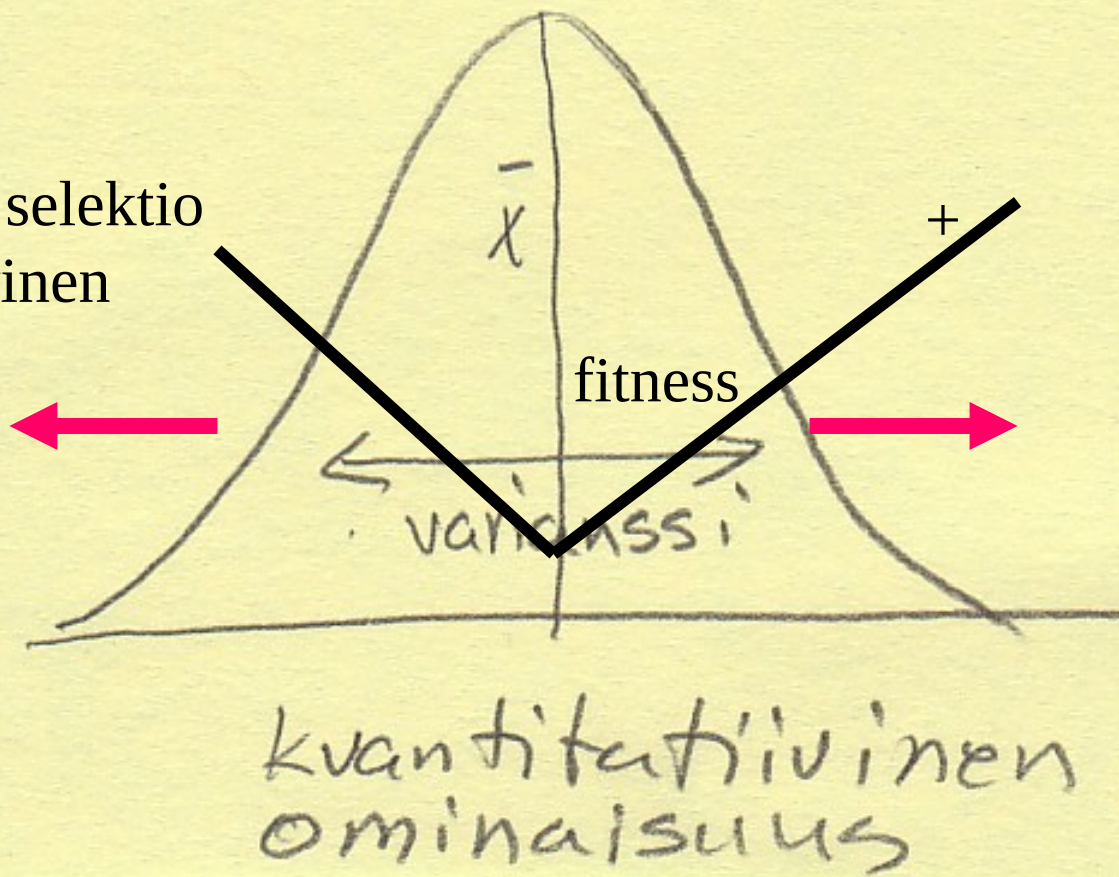
Munue selektion puristuksessa

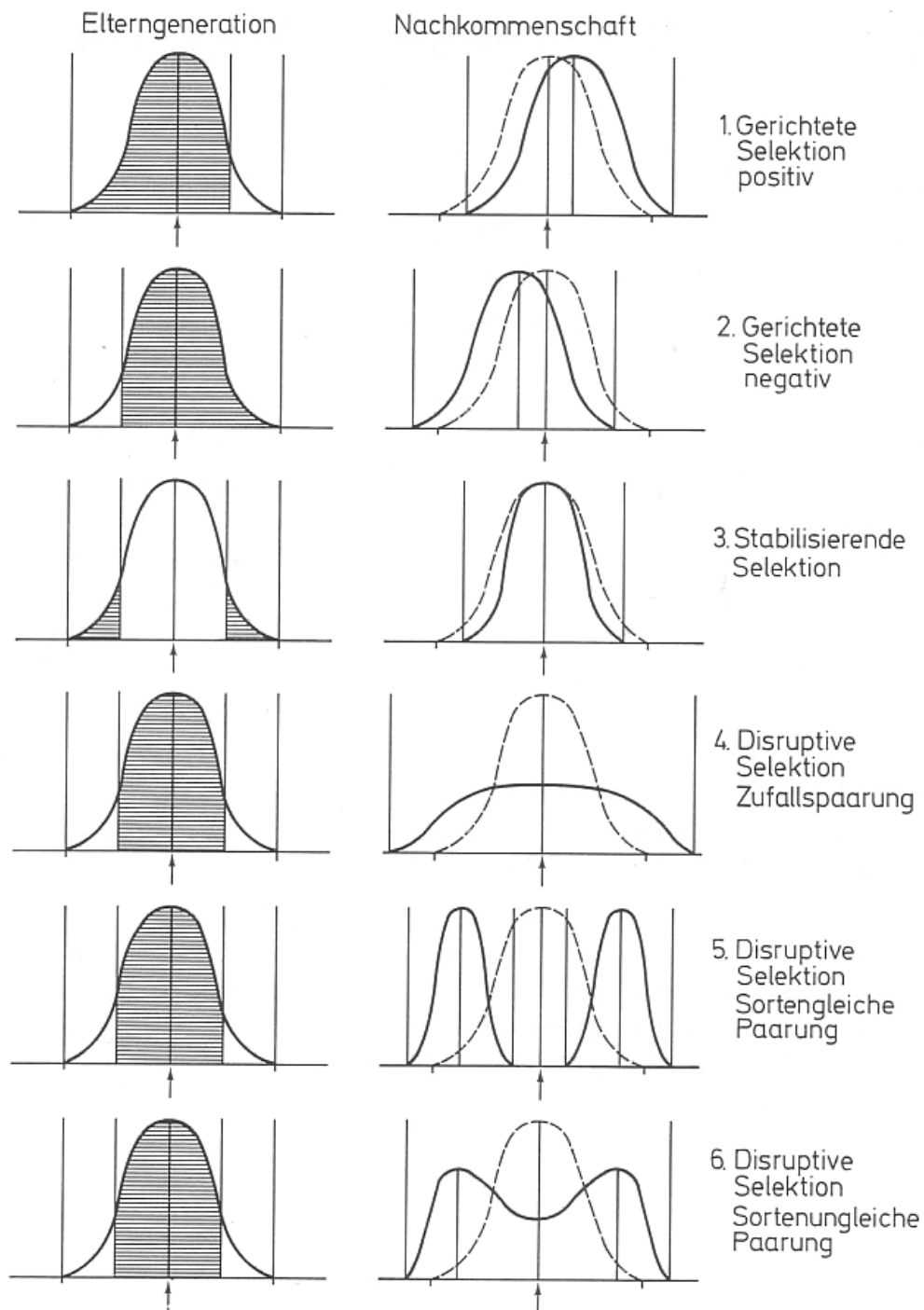
→ **r-selektio:** epävarma elämä, kuolinsyyt satunnaisia, resurssia piisaa, log kasvuodotukset (r)

→ **K-selektio:** panosta survivaliin, panostus myöhempään lisääntymiseen, resurssit lähes käytössä (K lähellä)



Hajottava selektio
Disruptiivinen





Kertaus: oppikirjakuva