

23

Η εξέλιξη των πληθυσμών

▲ **Εικόνα 23.1** Άραγε αυτός ο σπίνος εξελίσσεται μέσω φυσικής επιλογής;



ΒΑΣΙΚΕΣ ΕΝΝΟΙΕΣ

- 23.1 Οι μεταλλάξεις και η φυλετική αναπαραγωγή δημιουργούν τη γενετική ποικιλία που επιτρέπει την εξέλιξη
- 23.2 Μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε την εξίσωση Hardy-Weinberg για να διαπιστώσουμε αν ένας πληθυσμός εξελίσσεται
- 23.3 Η φυσική επιλογή, η γενετική παρέκκλιση και η γονιδιακή ροή μπορούν να αλλάξουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων σε έναν πληθυσμό
- 23.4 Η φυσική επιλογή είναι ο μόνος μηχανισμός που προκαλεί πάντα προσαρμοστική εξέλιξη

ΕΠΙΣΚΟΠΗΣΗ

Η ελάχιστη μονάδα της εξέλιξης

Μια συνήθης παρανόηση σχετικά με την εξέλιξη είναι η πεποίθηση ότι εκείνα που εξελίσσονται είναι τα μεμονωμένα άτομα. Είναι αλήθεια ότι η φυσική επιλογή δρα στα άτομα: Ο συνδυασμός των γνωρισμάτων κάθε ατόμου καθορίζει την επιβίωσή του και επηρεάζει την αναπαραγωγική του επιτυχία σε σύγκριση με άλλα άτομα. Ωστόσο η εξέλιξη, όντας αποτέλεσμα της φυσικής επιλογής, γίνεται εμφανής μόνο στις μακροχρόνιες μεταβολές ενός πληθυσμού οργανισμών.

Ας εξετάσουμε τον μεσαίο εδαφόβιο σπίνο ή εδαφόσπινο (*Geospiza fortis*), σποροφάγο πτηνό που ζει στα νησιά Γκαλάπαγκος (**Εικόνα 23.1**). Το 1977, ο πληθυσμός του *G. fortis* που ζούσε στο νησί Daphne Major αποδεκατίστηκε από παρατεταμένη ξηρασία: Από τα 1.200 περίπου άτομα που ζούσαν στο νησί, επιβίωσαν μόνον 180. Οι

ερευνητές Peter και Rosemary Grant παρατήρησαν ότι τα άτομα που επιβίωσαν είχαν κατά κανόνα μεγαλύτερα και μακρύτερα ράμφη απ' ό,τι τα άλλα άτομα του πληθυσμού. Παρατήρησαν, επίσης, ότι κατά την περίοδο της ξηρασίας οι μικροί, μαλακοί σπόροι ήταν ιδιαίτερα σπάνιοι, επομένως οι σπίνι τρέφονταν κυρίως με μεγάλους, σκληρούς σπόρους, οι οποίοι ήταν πιο άφθονοι. Τα άτομα με μεγαλύτερο και μακρύτερο ράμφος μπορούσαν να σπάσουν τους μεγαλύτερους σπόρους, άρα το ποσοστό επιβιώσής τους ήταν υψηλότερο από εκείνο των σπίνων με μικρότερο ράμφη. Κατά συνέπεια, στην επόμενη γενεά του *G. fortis*, το μέσο μέγεθος του ράμφους ήταν μεγαλύτερο απ' ό,τι στον πληθυσμό του πτηνού πριν την ξηρασία. Ο πληθυσμός των σπίνων, λοιπόν, εξελίχθηκε μέσω της φυσικής επιλογής. Δεν εξελίχθηκαν όμως τα ίδια τα άτομα. Το ράμφος κάθε σπίνου είχε συγκεκριμένο μέγεθος, το οποίο δεν αυξήθηκε κατά τη διάρκεια της ξηρασίας. Αυξήθηκε το ποσοστό των ατόμων με μεγάλο ράμφος στον πληθυσμό, από τη μια γενεά στην άλλη: Δηλαδή εξελίχθηκε ο πληθυσμός, δεν εξελίχθηκαν τα μέλη του.

Εστιάζοντας ολόένα και περισσότερο την προσοχή μας στις εξελικτικές αλλαγές που επέρχονται στους πληθυσμούς, καταλήγουμε στη μικρότερη κλίμακα της εξέλιξης, στη **μικροεξέλιξη**, που ορίζεται ως η μεταβολή της συχνότητας των αλληλομόρφων σε έναν πληθυσμό με την πάροδο των γενεών. Όπως θα δούμε σε αυτό το κεφάλαιο, η φυσική επιλογή δεν είναι το μοναδικό αίτιο της μικροεξέλιξης. Οι κύριοι μηχανισμοί που μπορούν να μεταβάλουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων είναι τρεις: η φυσική επιλογή, η γενετική παρέκκλιση (τυχαία συμβάντα που τροποποιούν τις συχνότητες των αλληλομόρφων) και η γονιδιακή ροή (μεταφορά αλληλομόρφων μεταξύ πληθυσμών). Κάθε ένας από τους παραπάνω μηχανισμούς επιδρά διαφορετικά στη γενετική σύσταση των πληθυσμών. Εν τούτοις, μόνο η φυσική επιλογή βελτιώνει διαρκώς την

προσαρμογή των οργανισμών στο περιβάλλον τους, επιτυγχάνοντας τη λεγόμενη προσαρμοστική εξέλιξη. Πριν εξετάσουμε αναλυτικότερα τη φυσική επιλογή και την προσαρμογή, ας δούμε πάλι πώς προκύπτουν οι παραλλαγές, οι οποίες αποτελούν την πρώτη ύλη της εξελικτικής αλλαγής.

Τ Μ Η Μ Α

23.1

Οι μεταλλάξεις και η φυλετική αναπαραγωγή δημιουργούν τη γενετική ποικιλία που επιτρέπει την εξέλιξη

Στο βιβλίο του *Η καταγωγή των ειδών*, ο Δαρβίνος προσφέρει άφθονα στοιχεία που στηρίζουν την άποψη ότι η ζωή στη Γη εξελίσσεται με την πάροδο του χρόνου και προτείνει τη φυσική επιλογή ως τον κύριο μηχανισμό που ευθύνεται για τις εν λόγω αλλαγές. Υπογραμμίζει επίσης τη μεγάλη σημασία που έχουν για την εξέλιξη οι κληρονομήσιμες διαφορές μεταξύ ατόμων, γνωρίζοντας ότι η φυσική επιλογή δεν μπορεί να οδηγήσει σε εξελικτική αλλαγή παρά μόνο υπό την προϋπόθεση ότι τα άτομα έχουν διαφορετικά κληρονομικά χαρακτηριστικά. Εκείνο που δεν μπορούσε να εξηγήσει με ακρίβεια ήταν το πώς τα γνωρίσματα αυτά κληροδοτούνται στους απογόνους.

Οι μηχανισμοί της κληρονομικότητας ήρθαν στο φως λίγα μόλις χρόνια αφότου ο Δαρβίνος δημοσίευσε την *Καταγωγή των ειδών*, όταν ένας άλλος επιστήμονας, ο Γρηγόριος Μέντελ, συνέγραψε μια ρηξικέλευθη εργασία με θέμα την κληρονομικότητα στο μπιζέλι (βλ. Κεφάλαιο 14). Σε αυτήν ο Μέντελ εισηγείται ένα «σωματιδιακό» μοντέλο για την κληρονομικότητα, σύμφωνα με το οποίο οι οργανισμοί μεταβιβάζουν στους απογόνους τους δια-

κριτές κληρονομήσιμες μονάδες (σήμερα τις ονομάζουμε γονίδια). Αν και ο ίδιος ο Δαρβίνος δεν έμαθε ποτέ τίποτα για τα γονίδια, η εργασία του Μέντελ προλείανε το έδαφος για την κατανόηση των γενετικών διαφορών στις οποίες βασίζεται η εξέλιξη. Παρακάτω θα εξετάσουμε αυτές τις γενετικές διαφορές και δύο διεργασίες που τις προκαλούν, τις μεταλλάξεις και τη φυλετική αναπαραγωγή.

Γενετική ποικιλία

Ακόμη και στο επίπεδο της εξωτερικής εμφάνισης, αντιλαμβανόμαστε ότι κάθε άτομο είναι μοναδικό. Λόγου χάρι, είναι μάλλον εύκολο να ξεχωρίσουμε έναν προσωπικό μας φίλο, ακόμη και μέσα σε ένα πλήθος. Κάθε άτομο έχει έναν μοναδικό γονότυπο, ο οποίος αντικατοπτρίζεται σε μοναδικές φαινοτυπικές παραλλαγές, όπως είναι τα χαρακτηριστικά του προσώπου, το ανάστημα και η φωνή. Τέτοιου είδους ποικιλομορφία μεταξύ των ατόμων συναντούμε σε όλα τα είδη. Ωστόσο, αυτές οι παραλλαγές δεν αφορούν μόνο διαφορές που γίνονται αντιληπτές με την όραση ή την ακοή. Μεγάλο μέρος της εκτενούς γενετικής ποικιλίας στα διάφορα είδη οργανισμών παρατηρείται μόνο σε μοριακό επίπεδο. Φέρ' ειπείν, η ομάδα αίματος στην οποία ανήκει ένα άτομο (A, B, AB ή O) δεν αναγνωρίζεται από την εμφάνισή του. Πρόκειται για κληρονομικό χαρακτηριστικό που, όπως και πολλά άλλα, διαφέρει από άτομο σε άτομο, δηλαδή εμφανίζει ποικιλομορφία.

Όπως είδαμε όμως σε προηγούμενα κεφάλαια, ορισμένες φαινοτυπικές παραλλαγές δεν κληρονομούνται (στην **Εικόνα 23.2** βλέπουμε την εντυπωσιακή περίπτωση μιας κάμπιας των νοτιοδυτικών ΗΠΑ). Ο φαινότυπος προκύπτει από τον γονότυπο που κληρονόμησε το άτομο από τους γονείς του σε συνδυασμό με τις ποικίλες επιδράσεις του περιβάλλοντος. Ένα σχετικό παράδειγμα στον άνθρωπο είναι τα άτομα που διαπλάθουν το σώμα τους με ειδική γυμναστική (bodybuilding): Ο φαινότυπός τους με-



▲ **Εικόνα 23.2 Μη κληρονομήσιμη ποικιλομορφία.** Οι κάμπιες της νυχτοπεταλούδας *Nemoria arizonaria* οφείλουν τη διαφορετική όψη τους στις χημικές ουσίες που προσλαμβάνουν με την τροφή τους, όχι στον γονότυπό τους. Οι κάμπιες που τρέφονται με άνθη βελανιδιάς μοιάζουν με τα άνθη αυτά (α), ενώ όσες τρέφονται με φύλλα βελανιδιάς μοιάζουν με τα κλαδιά του δέντρου (β).

ταβάλλεται εντυπωσιακά, αλλά οι τεράστιοι μύες δεν κληροδοτούνται στους απογόνους διότι δεν συνιστούν κληρονομήσιμο χαρακτηριστικό. Εξελικτικές συνέπειες έχουν μόνο τα κληρονομήσιμα χαρακτηριστικά, δηλαδή η γενετική συνιστώσα της ποικιλομορφίας.

Ποικιλομορφία στο εσωτερικό ενός πληθυσμού

Οι χαρακτήρες που ποικίλλουν σε έναν πληθυσμό μπορεί να είναι διακριτοί ή ποσοτικοί. Οι *διακριτοί χαρακτήρες*, π.χ. το μοβ ή το λευκό χρώμα στα άνθη των μπιζελιών που μελέτησε ο Μέντελ (βλ. Εικόνα 14.3), εμφανίζονται σε διαζευκτική βάση, δηλαδή εκδηλώνεται είτε ο ένας φαινότυπος είτε ο άλλος (π.χ. κάθε φυτό έχει άνθη είτε μοβ είτε λευκά). Πολλοί διακριτοί χαρακτήρες καθορίζονται από έναν μόνο γενετικό τόπο με διαφορετικά αλληλόμορφα, που αντιστοιχούν σε διαφορετικό φαινότυπο. Κατά κανόνα, όμως, η κληρονομική ποικιλία συνδέεται με *ποσοτικούς χαρακτήρες*, που η ποικιλομορφία τους στον πληθυσμό συνιστά ένα συνεχές φάσμα. Η κληρονομική ποικιλία των ποσοτικών χαρακτήρων οφείλεται συνήθως στη συμβολή δύο ή περισσότερων γονιδίων σε ένα φαινοτυπικό γνώρισμα.

Είτε εξετάζουμε διακριτούς είτε ποσοτικούς χαρακτήρες, μπορούμε να μετρήσουμε τη γενετική ποικιλία σε έναν πληθυσμό τόσο σε επίπεδο γονιδίων (γονιδιακή ποικιλομορφία) όσο και στο μοριακό επίπεδο, δηλαδή στο επίπεδο του DNA (νουκλεοτιδική ποικιλομορφία). Η γονιδιακή ποικιλομορφία σε έναν πληθυσμό μπορεί να ποσοτικοποιηθεί με μέτρο τη *μέση ετεροζυγωτία*, η οποία εκφράζει το μέσο ποσοστό των ετερόζυγων γενετικών τόπων στον συγκεκριμένο πληθυσμό. (Θυμηθείτε ότι, σε δεδομένο γενετικό τόπο, τα ετερόζυγα άτομα φέρουν δύο διαφορετικά αλληλόμορφα, ενώ τα ομόζυγα φέρουν δύο ίδια αλληλόμορφα.) Ως παράδειγμα, ας δούμε πώς υπολογίζεται η μέση ετεροζυγωτία στη μύγα των φρούτων *Drosophila melanogaster*. Το γονιδιώμα της περιέχει περίπου 13.700 γονίδια. Κατά μέσον όρο, η *Drosophila* είναι ετερόζυγη σε περίπου 1.920 γενετικούς τόπους της (14%) και ομόζυγη στους υπόλοιπους. Επομένως, μπορούμε να πούμε ότι η μέση ετεροζυγωτία σε έναν πληθυσμό *D. melanogaster* είναι 14%.

Συχνά υπολογίζουμε τη μέση ετεροζυγωτία υποβάλλοντας τα πρωτεϊνικά προϊόντα των γονιδίων σε ηλεκτροφόρηση σε πήκτωμα (βλ. Εικόνα 20.9). Αν και χρήσιμη, η προσέγγιση αυτή δεν ανιχνεύει τις σιωπηλές μεταλλάξεις, που αλλάζουν την αλληλουχία του DNA των γονιδίων αφήνοντας αμετάβλητη την αμινοξική αλληλουχία των πρωτεϊνών που κωδικοποιούν (βλ. Εικόνα 17.23). Για να συμπεριλάβουμε τις σιωπηλές μεταλλάξεις στον υπολογισμό της μέσης ετεροζυγωτίας, πρέπει να χρησιμοποιήσουμε άλλες προσεγγίσεις, όπως μεθόδους που βασίζονται στην τεχνική PCR και αναλύσεις θραυσμάτων περιορισμού (βλ. Εικόνες 20.8 και 20.10).

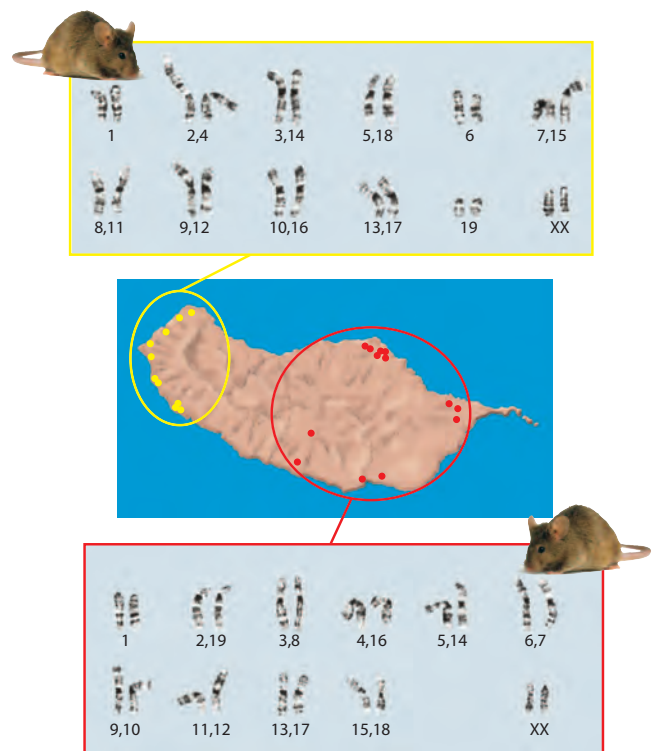
Η μέτρηση της νουκλεοτιδικής ποικιλομορφίας γίνεται με τη σύγκριση νουκλεοτιδικών αλληλουχιών. Συγ-

κρίνουμε ανά ζεύγη τις αλληλουχίες του DNA των μελών ενός πληθυσμού και κατόπιν υπολογίζουμε τον μέσο όρο των δεδομένων από πολλές τέτοιες συγκρίσεις. Λόγου χάριν, το γονιδίωμα της *D. melanogaster* περιέχει περίπου 180 εκατομμύρια νουκλεοτίδια και οι αλληλουχίες δύο τυχαίων ατόμων ενός πληθυσμού διαφέρουν κατά 1,8 εκατομμύρια νουκλεοτίδια (1%) κατά μέσον όρο. Επομένως, η νουκλεοτιδική ποικιλομορφία στους πληθυσμούς της *D. melanogaster* είναι περίπου 1%.

Τόσο στην *Drosophila* –στον οργανισμό που χρησιμοποιήσαμε ως παράδειγμα– όσο και γενικότερα, η γονιδιακή ποικιλομορφία (δηλαδή η μέση ετεροζυγωτία) είναι μεγαλύτερη από τη νουκλεοτιδική. Γιατί ισχύει κάτι τέτοιο; Θυμηθείτε ότι ένα γονίδιο μπορεί να αποτελείται από χιλιάδες νουκλεοτίδια. Ακόμη και μία διαφορά σε ένα μόνο από τα νουκλεοτίδια αυτά αρκεί για να διαφοροποιηθούν δύο αλληλόμορφα του γονιδίου και να αυξηθεί η γονιδιακή ποικιλομορφία.

Ποικιλομορφία μεταξύ πληθυσμών

Ποικιλομορφία δεν παρατηρείται μόνο μεταξύ των μελών ενός πληθυσμού, αλλά και μεταξύ διαφορετικών πληθυσμών του ίδιου είδους. Αυτό το είδος ποικιλομορφίας ονομάζεται *γεωγραφική ποικιλομορφία* και εκφράζει τις διαφορές στη γενετική σύσταση μεταξύ διαφορετικών πληθυσμών. Στην **Εικόνα 23.3** βλέπουμε τη γεωγραφική



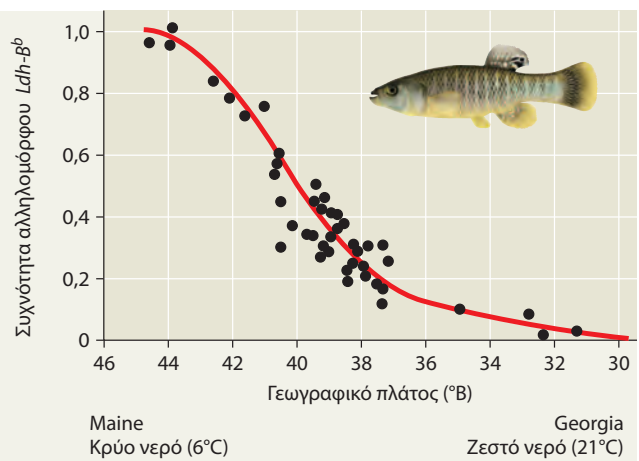
▲ **Εικόνα 23.3** Γεωγραφική ποικιλομορφία απομονωμένων πληθυσμών ποντικού στη Μαδέρα. Τα ζεύγη αριθμών εκπροσωπούν τα χρωμοσώματα που έχουν συντηχθεί. Π.χ., στο ζεύγος αριθμών «2.4» έχουν συντηχθεί τα χρωμοσώματα 2 και 4. Τα συντηγημένα χρωμοσώματα στο κίτρινο πλαίσιο απαντούν σε άτομα που ζουν στις θέσεις με κίτρινη κουκκίδα στον χάρτη, ενώ τα χρωμοσώματα στο κόκκινο πλαίσιο απαντούν στις θέσεις με κόκκινη κουκκίδα.

ποικιλομορφία σε πληθυσμούς του κοινού ποντικού (*Mus musculus*) που ζουν στο νησί Μαδέρα του Ατλαντικού. Οι πληθυσμοί χωρίζονται μεταξύ τους από τις οροσειρές του νησιού. Η πρώτη εμφάνιση ποντικού στη Μαδέρα σημειώθηκε τον 15ο αιώνα, όταν Πορτογάλοι άποικοι εισήγαγαν το τροφικό άθελά τους. Έκτοτε, έχουν αναπτυχθεί εκεί πολλοί πληθυσμοί, απομονωμένοι μεταξύ τους. Σε μελέτες που έγιναν, έχουν παρατηρηθεί διαφορές ανάμεσα στους καρυότυπους (σύνολα χρωμοσωμάτων) των απομονωμένων πληθυσμών. Σε μερικούς πληθυσμούς, ορισμένα από τα χρωμοσώματα των πρώτων ποντικών που εποίκισαν το νησί έχουν συντηχθεί. Ωστόσο, τα πρότυπα σύντηξης των χρωμοσωμάτων διαφέρουν από πληθυσμό σε πληθυσμό. Η επίδραση αυτών των αλλαγών στον φαινότυπο των ποντικών φαίνεται να είναι ουδέτερη, διότι συνέβησαν σε επίπεδο χρωμοσώματος χωρίς να επηρεαστεί η ακεραιότητα των γονιδίων. Κατά συνέπεια, η ποικιλομορφία ανάμεσα στους συγκεκριμένους πληθυσμούς μοιάζει να οφείλεται σε τυχαία συμβάντα (γενετική παρέκκλιση) και όχι στη φυσική επιλογή.

Σε άλλες περιπτώσεις, η γεωγραφική ποικιλομορφία παίρνει τη μορφή **κλινούς**, δηλαδή παρατηρείται διαβαθμισμένη μεταβολή κάποιου χαρακτήρα κατά μήκος ενός γεωγραφικού άξονα. Ενίοτε το κλινές ακολουθεί τη διαβάθμιση μιας περιβαλλοντικής μεταβλητής. Στην περίπτωση του ψαριού *Fundulus heteroclitus* (μαμιστόγκ ή φούντουλος), επί παραδείγματι, αυτή η περιβαλλοντική μεταβλητή είναι η θερμοκρασία, η οποία επηρεάζει εν προκειμένω τη συχνότητα ενός αλληλομόρφου που σχετίζεται με την προσαρμογή του οργανισμού στις χαμηλές θερμοκρασίες. Όπως βλέπουμε στην **Εικόνα 23.4**, όπου παριστάνονται γραφικά τα σχετικά δεδομένα και διακρίνεται το εν λόγω κλινές, υπάρχει στενή συσχέτιση της περιβαλλοντικής μεταβλητής με τη συχνότητα του αλληλομόρφου. Αυτό υποδηλώνει ότι, στη συγκεκριμένη περίπτωση, το αλληλόμορφο υπόκειται στη δράση της φυσικής επιλογής, διαφορετικά η συσχέτιση αυτή δεν θα υπήρχε. Για να δράσει όμως η φυσική επιλογή είναι απαραίτητο να υπάρχουν πολλά αλληλόμορφα για έναν γενετικό τόπο, δηλαδή πρέπει αυτός να μπορεί να φιλοξενηθεί μια ποικιλία αλληλομόρφων. Όπως θα δούμε αμέσως, η ποικιλομορφία των αλληλομόρφων δημιουργείται από τις μεταλλάξεις.

Μεταλλάξεις

Η απώτερη πηγή δημιουργίας νέων αλληλομόρφων είναι οι **μεταλλάξεις**, δηλαδή οι αλλαγές που υφίσταται η νουκλεοτιδική αλληλουχία του DNA ενός οργανισμού. Οι μεταλλάξεις γίνονται «στα τυφλά», μοιάζουν με πυροβολισμούς στο σκοτάδι – δεν μπορούμε να προβλέψουμε με ακρίβεια ποια τμήματα DNA θα τροποποιηθούν ή με ποιον τρόπο. Στους πολυκύτταρους οργανισμούς δεν μεταβιβάζονται στους απογόνους όλες οι μεταλλάξεις που γίνονται στα κύτταρα, αλλά μόνον εκείνες που εμφανίζον-



▲ **Εικόνα 23.4** Κλινές που καθορίζεται από τη θερμοκρασία.

Προχωρώντας από την Πολιτεία Maine προς την Πολιτεία Georgia των ΗΠΑ, η συχνότητα του αλληλομόρφου *Ldh-B^b* του ενζύμου γαλακτική αφυδρογονάση-B (συμμετέχει στον μεταβολισμό) στο ψάρι φούντουλο μειώνεται. Το αλληλόμορφο *Ldh-B^b* κωδικοποιεί μια μορφή του ενζύμου με ισχυρότερη καταλυτική δράση στο κρύο νερό από τις άλλες παραλλαγές του. Τα άτομα που φέρουν το αλληλόμορφο *Ldh-B^b* κολυμπούν γρηγορότερα στο κρύο νερό από τα άτομα που φέρουν τα άλλα αλληλόμορφα.

ται στις κυτταρικές σειρές από τις οποίες προκύπτουν οι γαμέτες. Στα φυτά και στους μύκητες αυτό δεν είναι τόσο δεσμευτικό όσο φαίνεται, διότι γαμέτες μπορούν να προκύψουν από πολλές και ποικίλες κυτταρικές σειρές (βλ. Εικόνες 29.13, 30.6 και 31.17). Στα ζώα, όμως, οι περισσότερες μεταλλάξεις εμφανίζονται στα σωματικά κύτταρα, επομένως χάνονται με τον θάνατο των ατόμων που τις φέρουν.

Σημειακές μεταλλάξεις

Ακόμη και η μεταβολή μίας και μόνο βάσης σε ένα γονίδιο –δηλαδή, μια «σημειακή μετάλλαξη»– μπορεί να επηρεάσει σημαντικά τον φαινότυπο του οργανισμού, όπως χαρακτηριστικά συμβαίνει στην περίπτωση της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας (βλ. Εικόνα 17.22). Σε γενικές γραμμές, μια νέα μετάλλαξη που τροποποιεί τον φαινότυπο ενός οργανισμού είναι απίθανο να τον βελτιώνει. Αυτό συμβαίνει διότι οι οργανισμοί έχουν προκύψει από τη δράση της φυσικής επιλογής επί χιλιάδες γενεές, επομένως οι φαινότυποί τους είναι σε γενικές γραμμές αρκετά καλά προσαρμοσμένοι στο περιβάλλον όπου διαβιούν. Στην πραγματικότητα, οι περισσότερες μεταλλάξεις είναι –έστω και ανεπαίσθητα– επιβλαβείς. Βέβαια, επειδή μεγάλο μέρος του DNA στο γονιδίωμα των ευκαρυωτών δεν κωδικοποιεί πρωτεϊνικά προϊόντα, οι σημειακές μεταλλάξεις που συμβαίνουν στις μη κωδικές περιοχές είναι συχνά ακίνδυνες. Όμως ακόμη και σε περιοχές του γονιδιώματος που κωδικοποιούν πρωτεϊνικά προϊόντα, η επίδραση μιας σημειακής μετάλλαξης μπορεί να είναι ασήμαντη. Φέρ' ειπείν, λόγω εκφυλισμού του γενετικού κώδικα, μια σημειακή μετάλλαξη που θα συμβεί σε ένα γονίδιο ενδέχεται να μην επηρεάσει την αμινοξική σύσταση της πρω-

τεΐνης που αυτό κωδικοποιεί, άρα και τη λειτουργία της. Ωστόσο, ακόμη κι αν υπάρξει αλλαγή σε κάποιο αμινοξύ, η διαμόρφωση και η λειτουργία της πρωτεΐνης μπορεί να μείνουν ανεπηρέαστες. Όπως θα δούμε όμως, υπάρχουν και σπάνιες περιπτώσεις στις οποίες ένα μεταλλαγμένο αλληλόμορφο μπορεί να ευνοήσει τον οργανισμό στο περιβάλλον όπου ζει, αυξάνοντας την αναπαραγωγική επιτυχία του.

Μεταλλάξεις που μεταβάλλουν τον αριθμό ή την αλληλουχία των γονιδίων

Οι χρωμοσωματικές αλλαγές που εξαλείφουν, διακόπτουν ή αναδιατάσσουν πολλούς γενετικούς τόπους ταυτοχρόνως είναι σχεδόν πάντα επιβλαβείς. Αν όμως αφήσουν ανέπαφα τα γονίδια, αυτές οι μειζόνες μεταλλάξεις μπορεί να έχουν ουδέτερη επίδραση στον οργανισμό (βλ. Εικόνα 23.3). Σε σπάνιες περιπτώσεις, μάλιστα, οι χρωμοσωματικές ανακατατάξεις μπορεί να αποδειχθούν ακόμη και ωφέλιμες. Επί παραδείγματι, η μετατόπιση τμήματος ενός χρωμοσώματος σε κάποιο άλλο χρωμόσωμα θα μπορούσε να οδηγήσει στη σύνδεση τμημάτων DNA κατά τρόπο επωφέλη για τον οργανισμό.

Σημαντική πηγή ποικιλομορφίας είναι ο διπλασιασμός των γονιδίων, που μπορεί να οφείλεται σε σφάλματα κατά τη μείωση (π.χ. άνισος επιχiasμός), σε ολίσθηση κατά την αντιγραφή του DNA ή στη δράση μεταθετών στοιχείων (βλ. Κεφάλαια 15 και 21). Όπως άλλες χρωμοσωματικές ανωμαλίες, έτσι και οι διπλασιασμοί μεγάλων χρωμοσωματικών τμημάτων είναι συχνά επιβλαβείς. Όμως ο διπλασιασμός μικρότερων τμημάτων DNA μπορεί να μην έχει αρνητικές επιπτώσεις. Στην περίπτωση αυτή, τα γονίδια που έχουν διπλασιαστεί ενδέχεται να διατηρηθούν επί πολλές γενεές, επιτρέποντας τη συσσώρευση μεταλλάξεων στα πρόσθετα αντίγραφα του αρχικού γονιδίου. Έτσι, το γονιδίωμα επεκτείνεται και αποκτά νέους γενετικούς τόπους, οι οποίοι μπορεί να προσδώσουν νέες λειτουργίες στο είδος.

Η αύξηση του αριθμού των γονιδίων μέσω διπλασιασμών φαίνεται ότι υπήρξε ιδιαίτερα επωφέλης στους οργανισμούς και ότι έπαιξε σημαντικό ρόλο στην εξέλιξη. Λόγου χάρη, οι μακρινοί πρόγονοι των θηλαστικών έφεραν ένα μόνο γονίδιο για τον εντοπισμό των οσμών. Το γονίδιο αυτό έχει πλέον διπλασιαστεί πολλές φορές, με αποτέλεσμα σήμερα ο άνθρωπος να διαθέτει περίπου 1.000 γονίδια οσφρητικών υποδοχέων και ο ποντικός 1.300. Η δραστική αύξηση του αριθμού των γονιδίων που συνδέονται με την όσφρηση ήταν πιθανότατα επωφέλης στα πρώτα θηλαστικά, διότι τους επέτρεπε να εντοπίζουν ανεπαίσθητες οσμές και να διακρίνουν πολλές και ποικίλες οσμές μεταξύ τους. Πιο πρόσφατα, περίπου το 60% των ανθρώπινων οσφρητικών γονιδίων έχει απενεργοποιηθεί μέσω μεταλλάξεων, ενώ η αντίστοιχη απώλεια στον ποντικό ήταν μόνο 20%. Αυτή η μεγάλη διαφορά δείχνει ότι η ικανότητα αντίληψης πολλών οσμών έχει μεγαλύτερη σημασία για τα ποντίκια απ' ό,τι για τον άνθρωπο!

Ρυθμοί μετάλλαξης

Οι ρυθμοί μετάλλαξης είναι συνήθως χαμηλοί. Στα φυτά και στα ζώα συμβαίνει κατά μέσο όρο μία περίπου μετάλλαξη ανά 100.000 γονίδια ανά γενεά, ενώ στους προκαρυώτες συμβαίνει ακόμη πιο σπάνια. Επειδή όμως η διάρκεια ζωής των προκαρυωτών είναι συνήθως μικρή, στους οργανισμούς αυτούς οι μεταλλάξεις μπορεί να οδηγήσουν γρήγορα σε γενετική ποικιλομορφία. Το ίδιο ισχύει και για τους ιούς. Λόγου χάρη, ο HIV έχει χρόνο γενεάς περίπου 2 ημέρες. Επίσης, το γονιδίωμα του έχει μορφή RNA, που εμφανίζει πολύ υψηλότερο ρυθμό μετάλλαξης απ' ό,τι ένα τυπικό γονιδίωμα DNA, λόγω της έλλειψης μηχανισμών επιδιόρθωσης του RNA στα κύτταρα-ξενιστές (βλ. Κεφάλαιο 19). Για τον λόγο αυτό, θα ήταν αμφίβολη η αποτελεσματικότητα μιας θεραπείας κατά του HIV που θα περιοριζόταν στη χορήγηση ενός μόνο φαρμάκου. Όπως είναι ευνόητο, σε μια τέτοια περίπτωση οι μεταλλαγμένες μορφές του ιού που θα εμφάνιζαν αντοχή στο συγκεκριμένο φάρμακο θα πολλαπλασιάζονταν σχετικά σύντομα. Γι' αυτό και οι αποτελεσματικότερες θεραπείες κατά του AIDS είναι, μέχρι στιγμής, τα «κοκτέιλ» φαρμάκων, τα οποία συνδυάζουν πολλές φαρμακευτικές ουσίες. Η αποτελεσματικότητά τους βασίζεται στο ότι είναι λιγότερο πιθανό να συμβούν σε μικρό χρονικό διάστημα πολλαπλές μεταλλάξεις που να προσδίδουν αντοχή σε όλες τις φαρμακευτικές ουσίες που χορηγούνται.

Φυλετική αναπαραγωγή

Στους οργανισμούς που αναπαράγονται φυλετικά, το μεγαλύτερο μέρος της γενετικής ποικιλίας οφείλεται στον μοναδικό συνδυασμό των αλληλομόρφων που κληρονομεί κάθε άτομο από τους γονείς του. Φυσικά, σε νουκλεοτιδικό επίπεδο, όλες οι διαφορές μεταξύ αυτών των αλληλομόρφων έχουν προκύψει από παλαιότερες μεταλλάξεις. Ωστόσο, ο μηχανισμός της φυλετικής αναπαραγωγής είναι εκείνος που ανακατανέμει με τρόπο τυχαίο τα υπάρχοντα αλληλόμορφα, σαν τα χαρτιά μιας τράπουλας, και τα μοιράζει πάλι τυχαία σε κάθε επόμενη γενεά, καθορίζοντας τον γονότυπο κάθε συγκεκριμένου ατόμου.

Όπως είδαμε στο Κεφάλαιο 13, οι μηχανισμοί που συμβάλλουν σε αυτή την ανακατανομή είναι τρεις: ο επιχiasμός, η ανεξάρτητη κατανομή των χρωμοσωμάτων και η γονιμοποίηση. Κατά τη μείωση, τα ομόλογα χρωμοσώματα, που προέρχονται από έναν γονέα το καθένα, ανταλλάσσουν ορισμένα από τα αλληλόμορφα τους μέσω του επιχiasμού. Αυτά τα ομόλογα χρωμοσώματα, μαζί με τα αλληλόμορφα που φέρουν, κατανέμονται στη συνέχεια στους γαμέτες με τυχαίο τρόπο. Εν συνεχεία, επειδή υπάρχουν χιλιάδες πιθανοί συνδυασμοί διασταυρώσεων σε έναν πληθυσμό, η γονιμοποίηση συνδυάζει γαμέτες ατόμων που κατά πάσα πιθανότητα έχουν διαφορετικό γενετικό υπόβαθρο. Χάρη στη συνολική επίδραση αυτών των τριών μηχανισμών, η φυλετική αναπαραγωγή ανακατανέ-

μει τα υπάρχοντα αλληλόμορφα δημιουργώντας νέους συνδυασμούς τους σε κάθε γενεά. Έτσι προκύπτει μεγάλο μέρος της γενετικής ποικιλομορφίας που καθιστά δυνατή την εξέλιξη.

ΕΛΕΓΧΟΣ ΕΝΝΟΙΩΝ 23.1

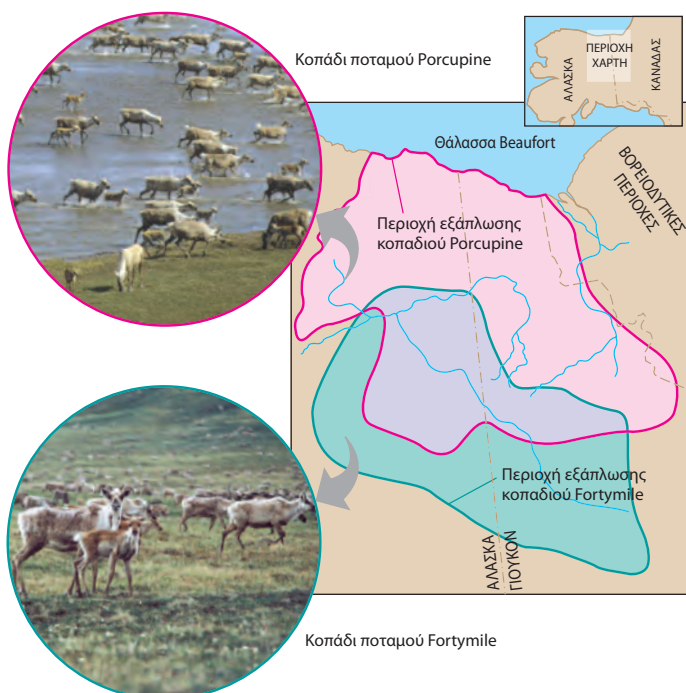
1. (α) Εξηγήστε γιατί η γενετική ποικιλομορφία σε έναν πληθυσμό συνιστά απαραίτητη προϋπόθεση για την εξέλιξη. (β) Ποιοι παράγοντες δημιουργούν γενετική ποικιλομορφία μεταξύ πληθυσμών;
2. Γιατί από όλες τις μεταλλάξεις που συμβαίνουν σε έναν πληθυσμό, μόνο ένα μικρό ποσοστό αποκτά υψηλή συχνότητα στα άτομα του πληθυσμού;
3. **ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;** Αν ένας πληθυσμός σταματούσε να αναπαράγεται φυλετικά (αλλά εξακολουθούσε να αναπαράγεται αφυλετικά), πώς θα επηρεαζόταν η γενετική ποικιλομορφία του με την πάροδο του χρόνου; Εξηγήστε.

Για προτεινόμενες απαντήσεις, βλ. Παράρτημα Α.

ΤΜΗΜΑ 23.2

Μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε την εξίσωση Hardy-Weinberg για να διαπιστώσουμε αν ένας πληθυσμός εξελίσσεται

Όπως είδαμε, για να εξελιχθεί ένας πληθυσμός είναι απαραίτητο τα άτομα που τον αποτελούν να διαφέρουν μεταξύ τους. Εν τούτοις, η γενετική ποικιλομορφία σε έναν



πληθυσμό αποτελεί συνθήκη αναγκαία για την εξέλιξη του, αλλά όχι και ικανή. Με άλλα λόγια, δεν εγγυάται ότι ο συγκεκριμένος πληθυσμός θα εξελιχθεί. Για να συμβεί κάτι τέτοιο, πρέπει να λειτουργεί ένας από τους παράγοντες που προκαλούν την εξέλιξη. Στο τμήμα αυτό θα εξετάσουμε πώς μπορεί να διαπιστωθεί αν εξελίσσεται ένας πληθυσμός. Πρώτο βήμα είναι να διευκρινίσουμε τι εννοούμε με τον όρο *πληθυσμός*.

Γονιδιακές δεξαμενές και συχνότητες αλληλομόρφων

Πληθυσμός είναι μια ομάδα ατόμων του ίδιου είδους που ζουν στην ίδια περιοχή και διασταυρώνονται μεταξύ τους δίνοντας γόνιμους απογόνους. Οι διάφοροι πληθυσμοί ενός είδους μπορεί να είναι γεωγραφικά απομονωμένοι και να μην ανταλλάσσουν γενετικό υλικό παρά μόνο σπάνια. Αυτό συμβαίνει συχνά σε είδη τα οποία ζουν σε νησιά που απέχουν σημαντικά μεταξύ τους ή σε διαφορετικές λίμνες. Βέβαια, δεν είναι όλοι οι πληθυσμοί απομονωμένοι ούτε τα μεταξύ τους όρια είναι απαραίτητως αυστηρά καθορισμένα (**Εικόνα 23.5**). Ωστόσο, γενικά είθισται να διασταυρώνονται αμοιβαία τα μέλη του ίδιου πληθυσμού, κατά συνέπεια τα άτομα αυτά είναι κατά μέσον όρο στενότεροι συγγενείς μεταξύ τους απ' ό,τι με τα μέλη άλλων πληθυσμών.

Μπορούμε να προσδιορίσουμε τη γενετική σύσταση ενός πληθυσμού περιγράφοντας τη **γονιδιακή δεξαμενή** του, η οποία αποτελείται από το σύνολο των αλληλομόρφων που απαντούν σε όλους τους γενετικούς τόπους όλων των ατόμων του πληθυσμού. Αν υπάρχει ένα μόνο αλληλόμορφο για δεδομένο γενετικό τόπο, τότε λέμε ότι το αλληλόμορφο αυτό είναι *παγιωμένο* στη δεξαμενή γονιδίων. Στην περίπτωση αυτή, όλα τα άτομα του πληθυσμού είναι ομόζυγα ως προς το συγκεκριμένο αλληλόμορφο. Αν όμως υπάρχουν δύο ή περισσότερα αλληλόμορφα για δεδομένο γενετικό τόπο, τότε τα μέλη του πληθυσμού μπορεί να είναι είτε ομόζυγα είτε ετερόζυγα.

Κάθε αλληλόμορφο που απαντά σε έναν πληθυσμό εμφανίζεται με συγκεκριμένη συχνότητα (ποσοστό). Έστω ένας υποθετικός πληθυσμός από 500 αγριολούλουδα. Στον πληθυσμό αυτό εξετάζουμε τον γενετικό τόπο που κωδικοποιεί τη χρωστική η οποία αποτίθεται στα πέταλα των λουλουδιών και ευθύνεται για το χρώμα τους. Έστω ότι γι' αυτό τον γενετικό τόπο υπάρχουν δύο αλληλόμορφα, το C^R και το C^W , τα οποία εμφανίζουν ατελή επικράτηση (βλ. Κεφάλαιο 14), με αποτέλεσμα κάθε γονότυπος να έχει διαφορετικό, διακριτό φαινότυπο. Τα φυτά που φέρουν το αλληλόμορφο C^R σε ομόζυγη κατάσταση ($C^R C^R$) παράγουν κόκκινη χρωστική και έχουν κόκκινα άνθη. Τα φυτά που φέ-

◀ **Εικόνα 23.5** Ένα είδος, δύο πληθυσμοί. Αυτοί οι δύο πληθυσμοί καναδικού τάρανδου (καριμπού) στο Γιούκον του Καναδά δεν είναι πλήρως απομονωμένοι μεταξύ τους. Ενίοτε μοιράζονται την ίδια περιοχή. Εν τούτοις, τα μέλη κάθε πληθυσμού είναι πιθανότερο να διασταυρωθούν με μέλη του δικού τους πληθυσμού παρά του άλλου.

ρουν το αλληλόμορφο C^W σε ομόζυγη κατάσταση ($C^W C^W$) δεν παράγουν κόκκινη χρωστική και έχουν λευκά άνθη, ενώ τα ετερόζυγα φυτά ($C^R C^W$) παράγουν σχετικά μικρή ποσότητα κόκκινης χρωστικής και έχουν ροζ άνθη. Έστω ότι στον πληθυσμό μας υπάρχουν 320 φυτά με κόκκινα άνθη, 160 με ροζ και 20 με λευκά. Επειδή τα αγριολουλούδα είναι διπλοειδείς οργανισμοί, στον πληθυσμό των 500 ατόμων υπάρχουν συνολικά 1.000 αντίγραφα του γονιδίου που κωδικοποιεί το χρώμα του άνθους. Τα 800 αντιστοιχούν στο αλληλόμορφο C^R ($320 \times 2 = 640$ για τα φυτά με γονότυπο $C^R C^R$, συν $160 \times 1 = 160$ για τα φυτά με γονότυπο $C^R C^W$). Τα υπόλοιπα 200 αντιστοιχούν στο αλληλόμορφο C^W .

Όταν μελετούμε έναν γενετικό τόπο με δύο αλληλόμορφα, χρησιμοποιούμε κατά σύμβαση το γράμμα p για να παραστήσουμε τη συχνότητα του ενός αλληλομόρφου και το γράμμα q για να παραστήσουμε τη συχνότητα του άλλου αλληλομόρφου. Άρα το p , η συχνότητα του αλληλομόρφου C^R στη δεξαμενή γονιδίων αυτού του πληθυσμού, είναι $800/1.000 = 0,8 = 80\%$. Επειδή υπάρχουν μόνο δύο αλληλόμορφα για το γονίδιο αυτό, η συχνότητα του αλληλομόρφου C^W , η οποία παριστάνεται με q , είναι $200/1.000 = 0,2 = 20\%$. Όταν υπάρχουν πάνω από δύο αλληλόμορφα για τον γενετικό τόπο που μελετούμε, το άθροισμα των συχνοτήτων όλων των αλληλομόρφων πρέπει να ισούται και πάλι με 1 (100%).

Παρακάτω θα δούμε πώς θα μπορούσαμε να χρησιμοποιήσουμε τις συχνοτήτες των αλληλομόρφων και των γονοτύπων για να διαπιστώσουμε αν εξελίσσεται ένας πληθυσμός.

Η αρχή Hardy-Weinberg

Ένας τρόπος με τον οποίο μπορούμε να διαπιστώσουμε αν η φυσική επιλογή ή άλλοι παράγοντες προκαλούν εξέλιξη σε δεδομένο γενετικό τόπο είναι να προσδιορίσουμε ποια θα ήταν η γενετική σύσταση του πληθυσμού εάν δεν συνέβαινε εξέλιξη στον συγκεκριμένο γενετικό τόπο. Κατόπιν μπορούμε να συγκρίνουμε το σενάριο που διαμορφώνεται με βάση την υπόθεση αυτή με δεδομένα που έχουμε συγκεντρώσει από έναν πραγματικό πληθυσμό. Αν δεν υπάρχει σημαντική απόκλιση μεταξύ τους, συμπεραίνουμε ότι ο πραγματικός πληθυσμός δεν εξελίσσεται· αν όμως υπάρχει σημαντική απόκλιση, συμπεραίνουμε ότι ο πραγματικός πληθυσμός εξελίσσεται, και προσπαθούμε να καταλάβουμε γιατί.

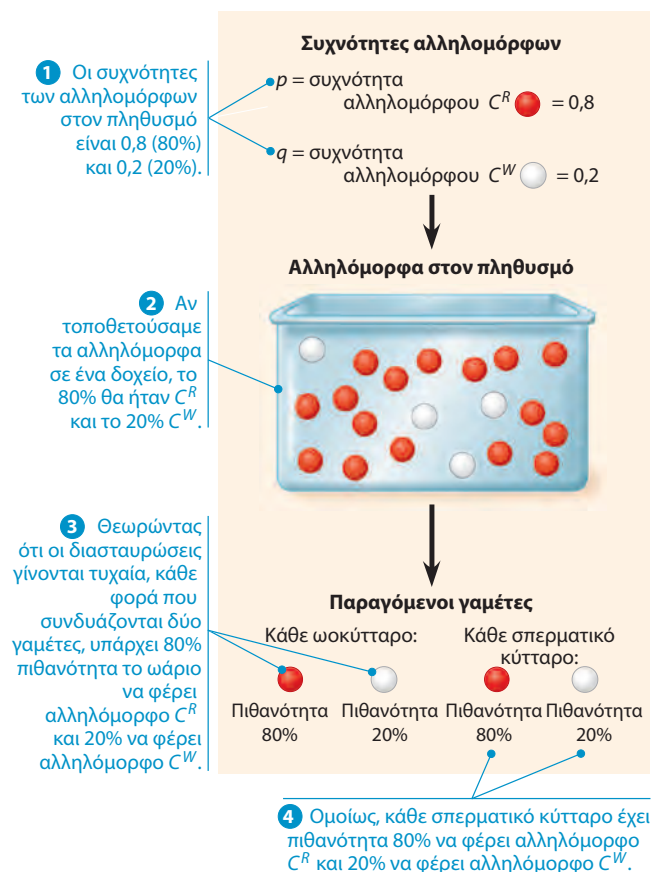
Ισορροπία Hardy-Weinberg

Η δεξαμενή γονιδίων ενός πληθυσμού που δεν εξελίσσεται μπορεί να περιγραφεί με την **αρχή Hardy-Weinberg**. Η αρχή αυτή πήρε την ονομασία της από τον Βρετανό μαθηματικό Hardy και τον Γερμανό φυσικό Weinberg, που κατέληξαν σε αυτήν ανεξάρτητα ο ένας από τον άλλο, το 1908. Σύμφωνα με την αρχή Hardy-Weinberg, οι συχνοτήτες των αλληλομόρφων και των γονοτύπων σε έναν

πληθυσμό παραμένουν σταθερές από γενεά σε γενεά, εφόσον οι μόνες διεργασίες που ενεργούν σε αυτόν είναι ο διαχωρισμός κατά Μέντελ και ο ανασυνδυασμός των αλληλομόρφων. Μια τέτοια δεξαμενή γονιδίων λέμε ότι βρίσκεται σε **ισορροπία Hardy-Weinberg**.

Για να κατανοήσουμε και να εφαρμόσουμε την αρχή Hardy-Weinberg είναι χρήσιμο να αρχίσουμε να βλέπουμε τα αλληλόμορφα και τις γενετικές διασταυρώσεις υπό νέο πρίσμα. Μέχρι πρότινος, για να προσδιορίσουμε τους γονοτύπους των απογόνων μιας γενετικής διασταύρωσης χρησιμοποιούσαμε τετράγωνα του Punnett (βλ. Εικόνα 14.5). Μπορούμε να εφαρμόσουμε και εδώ μια παραπλήσια προσέγγιση, αλλά αυτή τη φορά, αντί να εξετάσουμε τους πιθανούς συνδυασμούς αλληλομόρφων μίας μόνο γενετικής διασταύρωσης, θα επικεντρωθούμε στον συνδυασμό των αλληλομόρφων όλων των γενετικών διασταυρώσεων που συμβαίνουν σε έναν πληθυσμό.

Αν παραστήσουμε κάθε αλληλόμορφο με μια μπίλια, μπορούμε να φανταστούμε ότι είναι δυνατόν να συγκεντρωθούν τα αλληλόμορφα ενός συγκεκριμένου γενετικού τόπου, από όλα τα άτομα ενός πληθυσμού, σε ένα μεγάλο δοχείο (Εικόνα 23.6). Το δοχείο αυτό αντιστοιχεί στη δεξαμενή γονιδίων του πληθυσμού για τον συγκεκριμένο γενετικό τόπο. Εδώ, το αντίστοιχο της αναπαραγωγής είναι η τυχαία επιλογή αλληλομόρφων μέσα από το δοχείο, κάτι που δεν απέχει άλλωστε πολύ απ' ό,τι συμβαίνει στη φύση, όταν τα ψάρια απελευθερώνουν σπερματοζωάρια και



▲ Εικόνα 23.6 Τυχαία επιλογή αλληλομόρφων από δεξαμενή γονιδίων.

ωάρια στο νερό ή όταν η γύρη (που περιέχει τα σπερματικά κύτταρα των φυτών) διασκορπίζεται με τον άνεμο. Η αντιστοίχιση της αναπαραγωγής με την τυχαία επιλογή αλληλομόρφων από το δοχείο (τη δεξαμενή γονιδίων) ουσιαστικά σημαίνει πως θεωρούμε ότι οι διασταυρώσεις είναι τυχαίες, δηλαδή ότι όλες οι διασταυρώσεις μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων είναι ισοπίθανες.

Ας εφαρμόσουμε το παραπάνω παράδειγμα στον υποθετικό πληθυσμό αγριολούλουδων που εξετάσαμε προηγουμένως. Στον πληθυσμό αυτό, η συχνότητα του αλληλομόρφου του κόκκινου χρώματος (C^R) είναι $p = 0,8$ και η συχνότητα του αλληλομόρφου του λευκού χρώματος (C^W) είναι $q = 0,2$. Επομένως, αν συγκεντρώναμε σε ένα δοχείο 1.000 μπίλιες, μία για κάθε ένα από τα 1.000 αλληλόμορφα που διαθέτει συνολικά ο υπό εξέταση πληθυσμός για τον εν λόγω γενετικό τόπο, το δοχείο θα περιείχε 800 αλληλόμορφα C^R και 200 αλληλόμορφα C^W . Θεωρώντας ότι τα αλληλόμορφα που περιέχονται στους γαμέτες επιλέγονται τυχαία από το δοχείο, η πιθανότητα να περιέχεται ένα αλληλόμορφο C^R ή ένα αλληλόμορφο C^W σε έναν γαμέτη (ωοκύτταρο ή σπερματικό κύτταρο) είναι ίση με τη συχνότητα κάθε αλληλομόρφου στο δοχείο. Άρα, όπως φαίνεται στην Εικόνα 23.6, η πιθανότητα να περιέχει κάποιο ωοκύτταρο ένα αλληλόμορφο C^R είναι 80%, ενώ η πιθανότητα να περιέχει ένα αλληλόμορφο C^W είναι 20%. Οι ίδιες πιθανότητες ισχύουν και για τα σπερματικά κύτταρα.

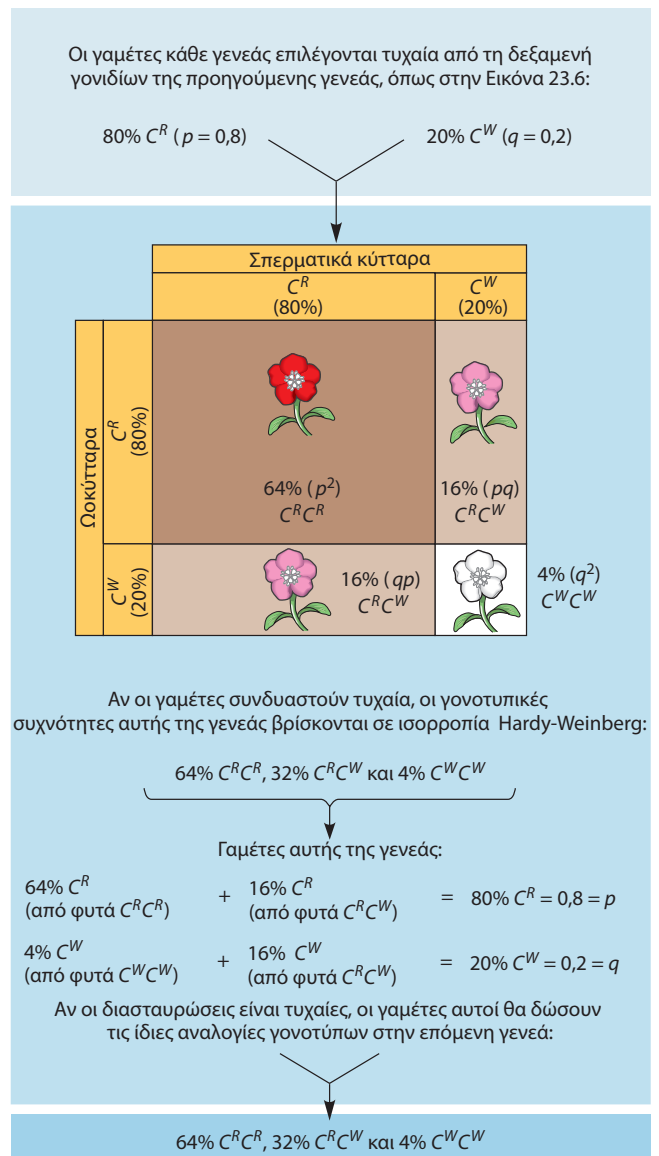
Μπορούμε τώρα να υπολογίσουμε τις συχνότητες των τριών πιθανών γονοτύπων χρησιμοποιώντας τον κανόνα του γινομένου (βλ. Κεφάλαιο 14) και θεωρώντας ότι τα σπερματικά κύτταρα και τα ωοκύτταρα συνδυάζονται τυχαία μεταξύ τους. Η συχνότητα των ατόμων με γονότυπο $C^R C^R$ στην επόμενη γενεά υπολογίζεται με βάση την πιθανότητα να συνδυαστούν, δηλαδή να βρεθούν μαζί, δύο αλληλόμορφα C^R , δηλ. $p \times p = 0,8 \times 0,8 = 0,64$, είναι δηλαδή 64%. Αντίστοιχα, η συχνότητα των ατόμων με γονότυπο $C^W C^W$ αναμένεται να είναι περίπου $q \times q = 0,2 \times 0,2 = 0,04$ ή 4%. Για να υπολογίσουμε τη συχνότητα των ετερόζυγων ατόμων, δηλαδή εκείνων με γονότυπο $C^R C^W$, θα πρέπει να σκεφθούμε ότι τα άτομα αυτά μπορούν να προκύψουν με δύο διαφορετικούς τρόπους, ανάλογα με τον γαμέτη στον οποίο περιέχεται κάθε αλληλόμορφο. Αν το αλληλόμορφο C^R προέλθει από το σπερματικό κύτταρο και το αλληλόμορφο C^W από το ωοκύτταρο, θα προκύψουν ετερόζυγα άτομα με συχνότητα $p \times q = 0,8 \times 0,2 = 16\%$ επί του συνολικού πληθυσμού. Αντιθέτως, αν το αλληλόμορφο C^W προέλθει από το σπερματικό κύτταρο και το αλληλόμορφο C^R από το ωοκύτταρο, η συχνότητα των ετερόζυγων απογόνων που θα προκύψουν θα είναι $q \times p = 0,2 \times 0,8 = 16\%$. Συνολικά, η συχνότητα των ετερόζυγων ατόμων θα ισούται με το άθροισμα αυτών των πιθανοτήτων: $pq + qp = 0,16 + 0,16 = 0,32$ ή 32%.

Όπως βλέπουμε στην **Εικόνα 23.7**, οι γονοτυπικές συχνότητες στην επόμενη γενεά έχουν άθροισμα 1 (100%). Επομένως, η εξίσωση της ισορροπίας Hardy-Weinberg ορίζει ότι, σε γενετικό τόπο με δύο αλληλόμορφα, οι τρεις γονότυποι θα εμφανιστούν με τις ακόλουθες αναλογίες:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Αναμενόμενη συχνότητα γονοτύπου $C^R C^R$	+	Αναμενόμενη συχνότητα γονοτύπου $C^R C^W$	+	Αναμενόμενη συχνότητα γονοτύπου $C^W C^W$	= 1
--	---	--	---	--	-----

Θα πρέπει να υπογραμμίσουμε ότι, για γενετικό τόπο με δύο αλληλόμορφα, υπάρχουν μόνο τρεις πιθανοί γονότυποι (στην περίπτωση αυτή οι $C^R C^R$, $C^R C^W$ και $C^W C^W$). Κατά συνέπεια, οι συχνότητες των τριών γονοτύπων έχουν άθροισμα ίσο με 1 (100%) σε κάθε πληθυσμό, ασχέτως του εάν αυτός βρίσκεται σε ισορροπία Hardy-Weinberg ή όχι. Ένας πληθυσμός βρίσκεται σε ισορροπία Hardy-Weinberg μόνο εάν η πραγματική συχνότητα του ενός ομοζυγώτη είναι p^2 , η πραγματική συχνότητα του άλλου ομοζυγώτη είναι q^2 και η πραγματική συχνότητα των ετε-



▲ **Εικόνα 23.7 Η αρχή Hardy-Weinberg.** Στον πληθυσμό αγριολούλουδων του παραδείγματός μας, η δεξαμενή γονιδίων παραμένει σταθερή από γενεά σε γενεά. Οι μεντελικές διαδικασίες από μόνες τους δεν διαφοροποιούν τις συχνότητες των αλληλομόρφων ή των γονοτύπων.

! Αν η συχνότητα του αλληλομόρφου C^R είναι 60%, προβλέψτε τις συχνότητες των γονοτύπων $C^R C^R$, $C^R C^W$ και $C^W C^W$.

ροζυγωτών είναι $2pq$. Τέλος, όπως δείχνει η Εικόνα 23.7, αν ένας πληθυσμός όπως των αγριολούλουδων του παραδείγματός μας βρίσκεται σε ισορροπία Hardy-Weinberg και τα μέλη του εξακολουθούν να διασταυρώνονται μεταξύ τους με τυχαίο τρόπο γενεά προς γενεά, οι συχνότητες των αλληλομόρφων και των γονοτύπων του παραμένουν σταθερές. Το σύστημα λειτουργεί περίπου όπως μια τράπουλα: όσες φορές κι αν την ανακατέψουμε, όσες φορές κι αν μοιράσουμε τα χαρτιά, η ίδια η τράπουλα δεν θα αλλάξει, οι άσοι δεν θα γίνουν περισσότεροι από τους βαλές. Έτσι και η επανειλημμένη ανάδευση της δεξαμενής γονιδίων ενός πληθυσμού δεν μπορεί, από μόνη της, να μεταβάλει τη συχνότητα ενός αλληλομόρφου σε σχέση με τη συχνότητα ενός άλλου.

Συνθήκες για την επίτευξη ισορροπίας Hardy-Weinberg

Η αρχή Hardy-Weinberg περιγράφει έναν υποθετικό πληθυσμό που δεν εξελίσσεται. Στους πραγματικούς πληθυσμούς, όμως, οι συχνότητες των αλληλομόρφων και των γονοτύπων συχνά *μεταβάλλονται* με την πάροδο του χρόνου. Οι μεταβολές αυτές σημειώνονται όταν δεν ικανοποιείται τουλάχιστον μία από τις πέντε συνθήκες για την επίτευξη ισορροπίας Hardy-Weinberg:

- 1. Δεν γίνονται μεταλλάξεις.** Οι μεταλλάξεις τροποποιούν τη δεξαμενή γονιδίων επιφέροντας αλλαγές στα γονίδια, ενώ ενδέχεται ακόμη και να εξαλείψουν ή να διπλασιάσουν ολόκληρα γονίδια (στην περίπτωση μεταβολών μεγάλης κλίμακας).
- 2. Τυχαίες διασταυρώσεις.** Αν τα άτομα διασταυρώνονται με διαφορετική συχνότητα σε ένα υποσύνολο του πληθυσμού, π.χ. με κοντινούς συγγενείς (ομομειξία), η ανάμειξη των γαμετών δεν γίνεται τυχαία και οι γονοτυπικές συχνότητες μεταβάλλονται.
- 3. Απουσία φυσικής επιλογής.** Οι συχνότητες των αλληλομόρφων μπορεί να μεταβληθούν λόγω της ενδεχόμενης διαφορικής επιτυχίας, ως προς την επιβίωση και την αναπαραγωγή, ατόμων με διαφορετικό γονότυπο.
- 4. Υπερβολικά μεγάλο πληθυσμιακό μέγεθος.** Όσο μικρότερος ο πληθυσμός τόσο πιθανότερο είναι να αυξομειώνονται από τη μια γενεά στην άλλη οι συχνότητες των αλληλομόρφων (γενετική παρέκκλιση).
- 5. Απουσία γονιδιακής ροής.** Η γονιδιακή ροή μπορεί να αλλάξει τις συχνότητες των αλληλομόρφων στους πληθυσμούς, εισάγοντας ή απομακρύνοντας αλληλόμορφα.

Η παραβίαση μιας οποιασδήποτε από τις παραπάνω συνθήκες συνήθως οδηγεί σε εξελικτική αλλαγή, φαινόμενο συχνό –όπως είδαμε– στους φυσικούς πληθυσμούς.

Ωστόσο, εξίσου συχνό φαινόμενο για έναν φυσικό πληθυσμό είναι και το να βρίσκεται σε ισορροπία Hardy-Weinberg ως προς συγκεκριμένα γονίδια. Η φαινομενική αυτή αντίφαση οφείλεται στο γεγονός ότι ένας πληθυσμός είναι δυνατόν να εξελίσσεται ως προς ορισμένους γενετικούς τόπους, αλλά να βρίσκεται σε ισορροπία Hardy-Weinberg ως προς κάποιους άλλους. Επιπλέον, ορισμένοι πληθυσμοί εξελίσσονται τόσο αργά, ώστε οι μεταβολές στις συχνότητες των αλληλομόρφων και των γονοτύπων τους δύσκολα διακρίνονται από εκείνες που προβλέπονται για έναν πληθυσμό που δεν εξελίσσεται.

Εφαρμογή της αρχής Hardy-Weinberg

Η εξίσωση Hardy-Weinberg χρησιμοποιείται συχνά για να διαπιστώσουμε αν ένας πληθυσμός εξελίσσεται (σχετικό παράδειγμα θα συναντήσετε στον Έλεγχο εννοιών 23.2, Ερώτηση 3). Υπάρχουν επίσης ορισμένες ιατρικές εφαρμογές της: φέρ' ειπείν, μας επιτρέπει να υπολογίσουμε το ποσοστό ενός πληθυσμού που φέρει το αλληλόμορφο κάποιας κληρονομικής ασθένειας. Ως παράδειγμα, ας εξετάσουμε την περίπτωση της φαινυλ(ο)κετονουρίας (phenylketonuria, PKU), διαταραχής του μεταβολισμού την οποία εμφανίζει περίπου 1 στα 10.000 βρέφη που γεννιούνται στις Ηνωμένες Πολιτείες. Η διαταραχή οφείλεται σε ένα υπολειπόμενο αλληλόμορφο, άρα εκδηλώνεται όταν αυτό βρεθεί σε ομόζυγη κατάσταση. Αν δεν ληφθούν τα κατάλληλα μέτρα για την αντιμετώπισή της, η φαινυλ(ο)κετονουρία προκαλεί νοητική υστέρηση και άλλα προβλήματα. (Σήμερα στις ΗΠΑ γίνεται εξέταση σε κάθε νεογέννητο για να διαπιστωθεί αν πάσχει από PKU. Εφόσον διαπιστωθεί ότι πράγματι πάσχει από τη νόσο, αποκλείεται η φαινυλαλανίνη από τη διατροφή του, ώστε να αμβλυνθούν τα συμπτώματα που συνοδεύουν τη διαταραχή. Γι' αυτό και στα προϊόντα που περιέχουν φαινυλαλανίνη –π.χ. αναψυκτικά διαίτης– αναγράφεται σχετική προειδοποίηση.)

Για να εφαρμόσουμε την εξίσωση Hardy-Weinberg στη συγκεκριμένη περίπτωση, πρέπει να θεωρήσουμε ότι δεν εισάγονται στον υπό μελέτη πληθυσμό νέες μεταλλάξεις που προκαλούν PKU (συνθήκη 1) και ότι τα άτομα δεν επιλέγουν σύντροφο με βάση το εάν φέρει το αλληλόμορφο PKU ούτε διασταυρώνονται γενικά με στενούς συγγενείς (συνθήκη 2). Πρέπει επίσης να θεωρήσουμε ότι ο γονότυπος της PKU δεν επηρεάζει την επιτυχία των ατόμων που τον φέρουν ως προς την επιβίωση και την αναπαραγωγή (συνθήκη 3) και να δεχθούμε ότι δεν υπάρχουν φαινόμενα γενετικής παρέκκλισης (συνθήκη 4) ή γονιδιακής ροής από άλλους πληθυσμούς προς τις Ηνωμένες Πολιτείες (συνθήκη 5). Οι παραδοχές αυτές είναι εύλογες: ο ρυθμός μετάλλαξης του γονιδίου που σχετίζεται με την PKU είναι χαμηλός, η ομομειξία δεν είναι στις ΗΠΑ δεδομένη, η επιλογή λειτουργεί μόνο κατά των ατόμων που φέρουν το γονίδιο σε ομόζυγη κατάσταση, τα οποία απαντούν σπάνια (και μόνο αν δεν εφαρμόζουν διατροφικούς περιορισμούς), ο πληθυσμός στις Ηνωμένες Πολιτείες είναι πολύ μεγάλος και η συχνότητα του αλληλο-

μόρφου PKU στους πληθυσμούς εκτός ΗΠΑ είναι παρὰ-πλήσια με αυτήν που παρατηρείται στον ιθαγενή πληθυσμό. Αν ευσταθούν όλες αυτές οι παραδοχές, τότε η συχνότητα των ατόμων που γεννιούνται με φαινυλ(ο)κετονουρία στον πληθυσμό αντιστοιχεί στο q^2 στην εξίσωση Hardy-Weinberg (q^2 = συχνότητα ομοζύγων). Επειδή το αλληλόμορφο είναι υπολειπόμενο, θα πρέπει να υπολογίσουμε τον αριθμό των ετερόζυγων ατόμων (όχι να τα μετρήσουμε άμεσα, όπως στην περίπτωση των ροζ αγριολούλουδων). Εφόσον γνωρίζουμε ότι η ασθένεια απαντά 1 φορά ανά 10.000 γεννήσεις ($q^2 = 0,0001$), η συχνότητα του υπολειπόμενου αλληλομόρφου της PKU είναι

$$q = \sqrt{0,0001} = 0,01$$

και η συχνότητα του επικρατούς αλληλομόρφου είναι

$$p = 1 - q = 1 - 0,01 = 0,99$$

Η συχνότητα των φορέων, δηλαδή των ετερόζυγων ατόμων που δεν πάσχουν από PKU αλλά μπορούν να κληροδοτήσουν το αλληλόμορφο της ασθένειας στους απογόνους τους, είναι

$$2pq = 2 \times 0,99 \times 0,01 = 0,0198$$

(περίπου το 2% του πληθυσμού των ΗΠΑ)

Δεν θα πρέπει να μας διαφεύγει ότι το ποσοστό που υπολογίζεται θεωρώντας ότι ο πληθυσμός βρίσκεται σε ισορροπία Hardy-Weinberg δεν είναι παρά μια προσέγγιση. Ο πραγματικός αριθμός των φορέων ενδέχεται να διαφέρει. Εκείνο που μπορούμε να συμπεράνουμε ασφαλώς, με βάση τους υπολογισμούς μας, είναι ότι τα επιβλαβή υπολειπόμενα αλληλόμορφα στον συγκεκριμένο γενετικό τύπο (και σε άλλους) είναι δυνατόν να συγκαλύπτονται σε έναν πληθυσμό επειδή οι φορείς τους είναι υγιή ετερόζυγα άτομα.

Τ Μ Η Μ Α

23.3

Η φυσική επιλογή, η γενετική παρέκκλιση και η γονιδιακή ροή μπορούν να αλλάξουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων σε έναν πληθυσμό

Ας επανέλθουμε στις πέντε αναγκαίες συνθήκες προκειμένου να βρίσκεται ένας πληθυσμός σε ισορροπία Hardy-Weinberg. Η απομάκρυνση από μια οποιαδήποτε από τις συνθήκες αυτές συνιστά πιθανό αίτιο εξέλιξης. Οι νέες μεταλλάξεις (παραβίαση συνθήκης 1) μπορούν να μεταβάλουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων, αλλά επειδή συμβαίνουν σπάνια η αλλαγή από τη μία γενεά στην άλλη είναι πιθανότατα πολύ μικρή. Ωστόσο, όπως θα δούμε, οι μεταλλάξεις μπορούν τελικά να ασκήσουν μεγάλη επίδραση στις συχνότητες των αλληλομόρφων αν δημιουργούν νέα αλληλόμορφα που επηρεάζουν έντονα την αρμοστικότητα, είτε θετικά είτε αρνητικά. Οι μη τυχαίες διασταυρώσεις (παραβίαση συνθήκης 2) μπορούν να επηρεάσουν τις συχνότητες των ομόζυγων και των ετερόζυγων γονοτύπων, αλλά καθαυτές συνήθως δεν επηρεάζουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων στη δεξαμενή γονιδίων. Οι τρεις μηχανισμοί που διαφοροποιούν άμεσα τις συχνότητες των αλληλομόρφων, προκαλώντας τον μεγαλύτερο βαθμό εξελικτικής μεταβολής, είναι η φυσική επιλογή, η γενετική παρέκκλιση και η γονιδιακή ροή (παραβίαση συνθηκών 3-5).

Φυσική επιλογή

Όπως είδαμε στο Κεφάλαιο 22, η ιδέα του Δαρβίνου περί φυσικής επιλογής βασίζεται στη διαφορική επιτυχία των ατόμων όσον αφορά την επιβίωση και την αναπαραγωγή τους: τα μέλη ενός πληθυσμού ποικίλλουν ως προς τα κληρονομικά τους γνωρίσματα και τα άτομα με τα πιο ευνοϊκά γνωρίσματα για το περιβάλλον όπου ζουν τείνουν να παράγουν περισσότερους απογόνους απ' ό,τι τα άτομα με λιγότερο ευνοϊκά γνωρίσματα.

Όπως γνωρίζουμε πλέον, η επιλογή διαφοροποιεί τις συχνότητες των αλληλομόρφων από γενεά σε γενεά. Λόγου χάρι, στη μύγα των φρούτων (*Drosophila melanogaster*) υπάρχει ένα αλληλόμορφο που προσδίδει στο έντομο αντοχή έναντι ορισμένων εντομοκτόνων, όπως το DDT. Παρατηρήθηκε ότι σε εργαστηριακά στελέχη *D. melanogaster* που αναπτύχθηκαν από μύγες οι οποίες είχαν συλλεχθεί στο πεδίο στις αρχές του 1930, δηλαδή πριν αρχίσει η χρήση του DDT, το αλληλόμορφο έχει συχνότητα 0%. Στα στελέχη όμως τα οποία αναπτύχθηκαν από μύγες που συλλέχθηκαν μετά το 1960 (ύστερα από τουλάχιστον 20 χρόνια χρήσης του DDT), η συχνότητα του αλληλομόρφου είναι 37%. Συμπεραίνουμε, λοιπόν, ότι το εν λό-

ΕΛΕΓΧΟΣ ΕΝΝΟΙΩΝ

23.2

1. Έστω ότι ένας πληθυσμός οργανισμών με 500 γενετικούς τόπους είναι σταθερός ως προς τους μισούς από αυτούς και έχει δύο αλληλόμορφα σε καθέναν από τους υπόλοιπους. Πόσα διαφορετικά αλληλόμορφα υπάρχουν σε ολόκληρη τη δεξαμενή γονιδίων του; Εξηγήστε.
2. Αν p είναι η συχνότητα του αλληλομόρφου A , ποια σκέλη της εξίσωσης Hardy-Weinberg αντιστοιχούν στη συχνότητα των ατόμων που έχουν τουλάχιστον ένα αλληλόμορφο A ;
3. **ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;** Ένας πληθυσμός κινδυνεύει από μια μολυσματική νευροεγκεφαλίστική νόσο που ελέγχεται από γενετικό τύπο με δύο αλληλόμορφα (A και a). Στον πληθυσμό αυτό, 16 άτομα έχουν γονότυπο AA , 92 έχουν γονότυπο Aa και 12 έχουν γονότυπο aa . Χρησιμοποιώντας την εξίσωση Hardy-Weinberg, προσδιορίστε αν ο συγκεκριμένος πληθυσμός φαίνεται να εξελίσσεται.

Για προτεινόμενες απαντήσεις, βλ. Παράρτημα Α.

γω αλληλόμορφο είτε δημιουργήθηκε μέσω μετάλλαξης μεταξύ 1930 και 1960 είτε υπήρχε στον πληθυσμό το 1930 αλλά ήταν πολύ σπάνιο. Σε κάθε περίπτωση, η παρατηρούμενη αύξηση της συχνότητάς του σημειώθηκε μάλλον διότι το DDT είναι ένα δραστικό δηλητήριο που αποτελεί ισχυρό επιλεκτικό παράγοντα για τους πληθυσμούς *Drosophila* που εκτίθενται σε αυτό.

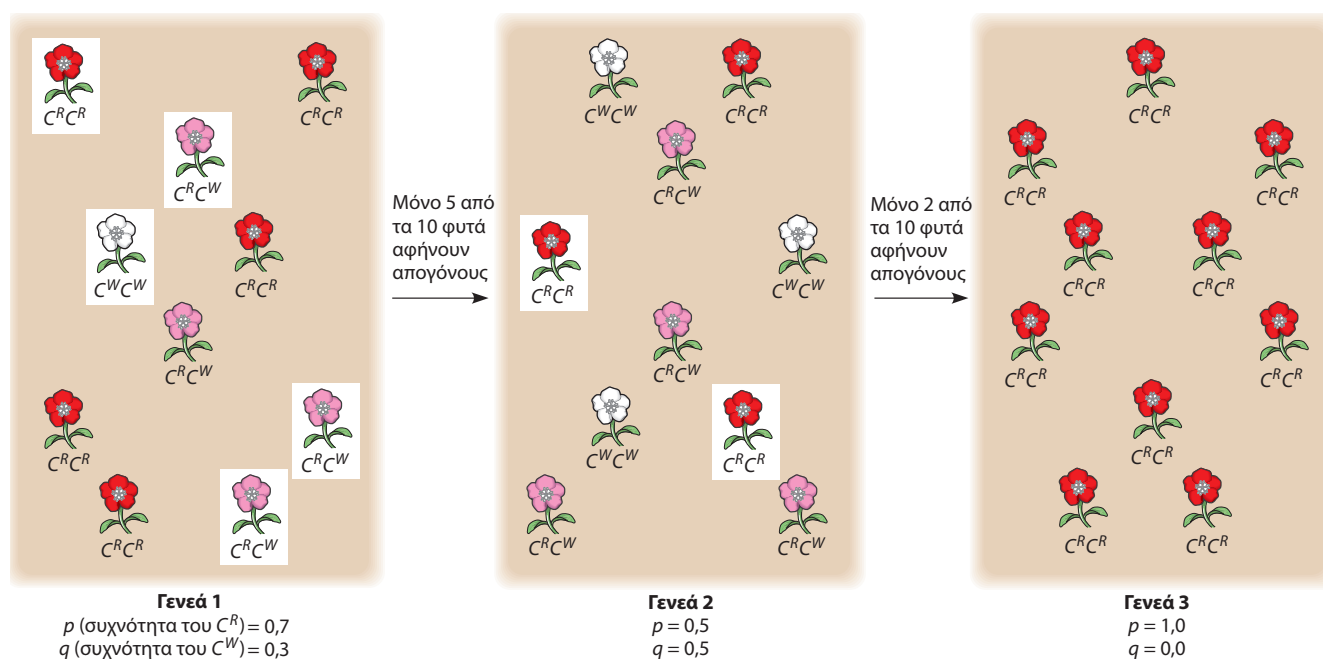
Όπως είδαμε στο παράδειγμα της *D. melanogaster*, ένα αλληλόμορφο που προσδίδει στον οργανισμό αντοχή απέναντι σε κάποιο εντομοκτόνο αυξάνει τη συχνότητά του στον πληθυσμό που εκτίθεται σε αυτό. Η συγκεκριμένη μεταβολή στη συχνότητα του αλληλομόρφου κάθε άλλο παρά συμπτωματική είναι. Η φυσική επιλογή, ευνοώντας με συστηματικό τρόπο συγκεκριμένα αλληλόμορφα έναντι άλλων, μπορεί να προκαλέσει *προσαρμοστική εξέλιξη* (εξέλιξη που βελτιώνει την προσαρμογή των οργανισμών στο περιβάλλον τους). Λίγο παρακάτω, σε αυτό το κεφάλαιο, θα εξετάσουμε την εν λόγω διεργασία με περισσότερες λεπτομέρειες.

Γενετική παρέκκλιση

Ο παράγοντας «τύχη» επηρεάζει τις παρατηρήσεις μας. Μάλιστα, όσο λιγότερες είναι αυτές τόσο μεγαλύτερη είναι η επίδρασή του. Έστω ότι ρίχνουμε ένα νόμισμα 1.000 φορές. Αν φέρουμε τις 700 φορές κορώνα και τις 300 γράμματα, αυτό μάλλον θα μας βάλει σε σκέψεις για το νόμισμα που χρησιμοποιήσαμε. Αν όμως ρίχνουμε ένα νόμισμα 10 φορές και φέρουμε 7 φορές κορώνα και 3 φορές

γράμματα, δεν θα εκπλαγούμε ιδιαίτερα. Όσο λιγότερες φορές ρίχνουμε το νόμισμα τόσο πιθανότερο είναι ο παράγοντας «τύχη» να αποτελεί αιτία απόκλισης από το προβλεπόμενο αποτέλεσμα· στην περίπτωση αυτή, το προβλεπόμενο αποτέλεσμα είναι να φέρουμε κορώνα όσες φορές φέρουμε και γράμματα. Έτσι και στους πληθυσμούς που μελετάμε, ιδίως όταν το μέγεθός τους είναι μικρό, διάφορα τυχαία συμβάντα μπορούν να προκαλέσουν απρόβλεπτη αυξομείωση των συχνοτήτων των αλληλομόρφων από τη μια γενεά στην άλλη. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται **γενετική παρέκκλιση**.

Τα μοντέλα της **Εικόνας 23.8** δείχνουν πώς θα μπορούσε να επηρεάσει η γενετική παρέκκλιση έναν μικρό πληθυσμό από τα αγριολούλουδα που μελετήσαμε παραπάνω. Συγκεκριμένα, στο παράδειγμα της εικόνας χάνεται ένα αλληλόμορφο από τη δεξαμενή γονιδίων. Το αν είναι το C^W ή το C^R αποτελεί καθαρά θέμα τύχης. Αυτές οι απρόβλεπτες μεταβολές στις συχνότητες των αλληλομόρφων μπορεί να οφείλονται σε τυχαία γεγονότα που συνδέονται με την επιβίωση και την αναπαραγωγή. Ίσως κάποιο μεγάλο ζώο, π.χ. ένας τάρανδος, τσαλαπατήσει τα τρία άτομα $C^W C^W$ στη γενεά 2, καταστρέφοντάς τα και αυξάνοντας την πιθανότητα να κληροδοτηθεί στην επόμενη γενεά μόνο το αλληλόμορφο C^R . Οι συχνότητες των αλληλομόρφων ενδέχεται να επηρεαστούν και από τυχαία γεγονότα που ίσως συμβούν κατά τη γονιμοποίηση. Εξαιτίας τέτοιων συμβάντων υπάρχει πιθανότητα δύο άτομα με γονότυπο $C^R C^W$ να αφήσουν λίγους απογόνους στους οποίους να έχουν κληροδοτήσει γαμέτες που περιέχουν το αλληλόμορφο C^R και όχι το C^W .



▲ **Εικόνα 23.8** Γενετική παρέκκλιση. Αυτός ο μικρός πληθυσμός αγριολούλουδων έχει σταθερό μέγεθος 10 φυτών. Έστω ότι, από τύχη και μόνο, αφήνουν γόνιμους απογόνους μόνο πέντε φυτά της γενεάς 1 (αυτά με λευκό πλαίσιο). Κάτι τέτοιο θα μπορούσε π.χ. να συμβεί αν μόνο τα συγκεκριμένα φυτά τύχαινε να φυτρώσουν σε μια θέση με αρκετά θρεπτικά υλικά για την παραγωγή απογόνων. Και πάλι τυχαία, μόνο δύο φυτά της γενεάς 2 αφήνουν γόνιμους απογόνους. Έτσι, λόγω τύχης και μόνο, η συχνότητα του αλληλομόρφου C^W αρχικά αυξάνεται στη γενεά 2, για να μηδενιστεί κατόπιν στη γενεά 3.

Υπό ορισμένες συνθήκες, η γενετική παρέκκλιση μπορεί να έχει σημαντικό αντίκτυπο σε έναν πληθυσμό. Δύο σχετικά παραδείγματα είναι το φαινόμενο του ιδρυτή και το φαινόμενο της στενωπού.

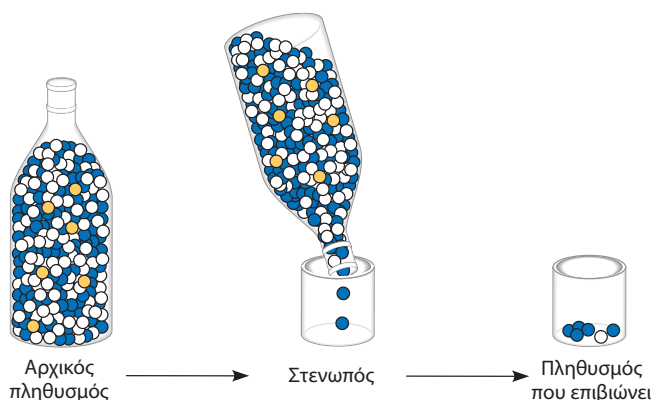
Φαινόμενο του ιδρυτή

Αν μια μικρή ομάδα ατόμων αποσχιστεί από έναν μεγαλύτερο πληθυσμό, μπορεί να δημιουργηθεί ένας νέος πληθυσμός με διαφορετική δεξαμενή γονιδίων. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται **φαινόμενο του ιδρυτή**. Κάτι τέτοιο μπορεί να συμβεί, φέρ' ειπείν, αν μια καταιγίδα μεταφέρει λίγα μέλη ενός πληθυσμού σε κάποιο άλλο νησί. Σε αυτή την περίπτωση έχουμε γενετική παρέκκλιση –δηλαδή, τυχαία γεγονότα μεταβάλλουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων– επειδή η καταιγίδα μεταφέρει αδιακρίτως στο νησί έναν συγκεκριμένο συνδυασμό ατόμων του αρχικού πληθυσμού (με τα αλληλόμορφα τους) και όχι κάποιον άλλο.

Το φαινόμενο του ιδρυτή μάλλον ευθύνεται για τη σχετικά υψηλή συχνότητα ορισμένων κληρονομικών νόσων σε απομονωμένους ανθρώπινους πληθυσμούς. Επί παραδείγματι, το 1814, 15 Βρετανοί άποικοι ίδρυσαν έναν οικισμό στο Tristan da Cunha, το κύριο νησί μιας μικρής συστάδας του Ατλαντικού Ωκεανού, στο μέσο της απόστασης Αφρικής-Νότιας Αμερικής. Απ' ό,τι φαίνεται, κάποιος από τους αποίκους έφερε ένα υπολειπόμενο αλληλόμορφο της μελαγχρωματικής αμφιβληστροειδοπάθειας, νόσου που προκαλεί προοδευτική τύφλωση στα άτομα που φέρουν το αλληλόμορφο σε ομόζυγη κατάσταση. Από τους 240 απογόνους των μελών του ιδρυτικού πληθυσμού που ζούσαν στο νησί στα τέλη της δεκαετίας του 1960, 4 άτομα έπασχαν από τη νόσο. Στο συγκεκριμένο νησί η συχνότητα του αλληλομόρφου που προκαλεί μελαγχρωματική αμφιβληστροειδοπάθεια είναι δεκαπλάσια απ' ό,τι στους πληθυσμούς προέλευσης των πρώτων αποίκων.

Φαινόμενο της στενωπού

Το μέγεθος ενός πληθυσμού μπορεί να μειωθεί δραστικά από κάποια αιφνίδια αλλαγή στο περιβάλλον, π.χ. μια πυρκαγιά ή μια πλημμύρα. Αυτή η δραστική μείωση του μεγέθους του πληθυσμού μπορεί να προκαλέσει το λεγόμενο **φαινόμενο της στενωπού**. Η ονομασία του αντανακλά το γεγονός ότι το μέγεθος του πληθυσμού περιορίζεται σημαντικά (διέρχεται από «στενωπό») (**Εικόνα 23.9**). Από τύχη και μόνο, υπάρχει πιθανότητα ορισμένα αλληλόμορφα να εκπροσωπούνται σε υψηλό ποσοστό μεταξύ των ατόμων που θα επιβιώσουν, ενώ άλλα μπορεί να εκπροσωπούνται σε χαμηλό ποσοστό ή και να απουσιάζουν εντελώς. Η συνεχής γενετική παρέκκλιση ασκεί συνήθως σημαντική επίδραση στη δεξαμενή γονιδίων έως ότου ο πληθυσμός αποκτήσει αρκετά μεγάλο μέγεθος ώστε τέτοιου είδους τυχαία συμβάντα να έχουν μικρότερη επίδραση. Ωστόσο, ακόμη κι αν ένας πληθυσμός που πέρασε από στενωπό ανακτήσει το αρχικό του μέγεθος, μπορεί για μεγάλο χρονικό διάστημα να εμφανίζει χαμηλά επίπε-



▲ **Εικόνα 23.9** Φαινόμενο της στενωπού. Το να βγάλουμε λίγες μπίλιες από μια φιάλη με στενό λαιμό, ανακινώντας την, είναι κάτι ανάλογο με τη δραστική μείωση του μεγέθους ενός πληθυσμού. Τυχαία, οι μπλε μπίλιες εκπροσωπούνται σε μεγάλο βαθμό στον πληθυσμό που επιβιώνει, ενώ οι κίτρινες απουσιάζουν εντελώς.

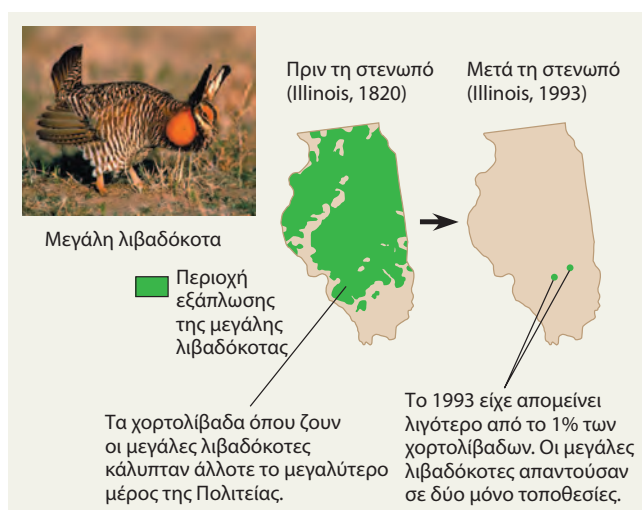
δα γενετικής ποικιλομορφίας λόγω ακριβώς της γενετικής παρέκκλισης που σημειώθηκε όταν ήταν ολιγάριθμος.

Η κατανόηση του φαινομένου της στενωπού έχει πολύ μεγάλη σημασία. Ένας από τους λόγους που επιβάλλουν κάτι τέτοιο είναι το ότι η ανθρώπινη δραστηριότητα προκαλεί ενίοτε έντονα φαινόμενα στενωπού σε άλλα είδη. Το παράδειγμα που ακολουθεί δείχνει τον αντίκτυπο της γενετικής παρέκκλισης σε έναν πληθυσμό απειλούμενο με εξαφάνιση.

Μελέτη περίπτωσης: Ο αντίκτυπος της γενετικής παρέκκλισης στη μεγάλη λιβαδόκοτα

Στα λιβάδια του Illinois των ΗΠΑ ζούσαν άλλοτε εκατομμύρια άτομα του είδους *Tympanuchus cupido* (μεγάλη λιβαδόκοτα). Όταν τα λιβάδια μετατράπηκαν σε γεωργικές εκτάσεις ή διατέθηκαν για άλλες χρήσεις, τον 19ο και τον 20ό αιώνα, ο αριθμός των πτηνών μειώθηκε κατακόρυφα (**Εικόνα 23.10α**). Μέχρι το 1993 δεν είχαν απομείνει παρά μόνο δύο πληθυσμοί μεγάλης λιβαδόκοτας στην Πολιτεία του Illinois, οι οποίοι αριθμούσαν συνολικά λιγότερα από 50 άτομα. Τα άτομα που είχαν επιβιώσει εμφάνιζαν χαμηλά επίπεδα γενετικής ποικιλίας, ενώ εκκολάπτονταν λιγότερο από το 50% των αυγών τους, σε σύγκριση με τα ποσοστά εκκόλαψης άλλων, μεγαλύτερων πληθυσμών του σε Πολιτείες όπως το Kansas, η Nebraska και η Minnesota (**Εικόνα 23.10β**).

Τα παραπάνω δεδομένα δείχνουν ότι η γενετική παρέκκλιση που σημειώθηκε κατά τη στενωπό ενδεχομένως οδήγησε σε απώλεια γενετικής ποικιλίας και σε αύξηση της συχνότητας των επιβλαβών αλληλομόρφων. Για να διερευνήσουν την υπόθεση αυτή, ο Juan Bouzat, από το Πολιτειακό Πανεπιστήμιο Bowling Green του Ohio, και οι συνάδελφοί του, απομόνωσαν DNA από 15 μουσειακά εκθέματα αυτού του οργανισμού. Από τα 15 πτηνά που εξέτασαν, τα 10 είχαν συλλεχθεί πριν τη δεκαετία του 1930, όταν υπήρχαν 25.000 μεγάλες λιβαδόκοτες στο Illinois και τα άλλα 5 κατά τη δεκαετία του 1960, όταν ο πλη-



(α) Ο πληθυσμός της μεγάλης λιβαδόκοτας στο Illinois μειώθηκε από εκατομμύρια άτομα τον 19ο αιώνα σε λιγότερα από 50 άτομα το 1993.

Τοποθεσία	Πληθυσμιακό μέγεθος	Αριθμός αλληλομόρφων ανά γενετικό τόπο	Ποσοστό αυγών που εκκολάπτονται
Illinois			
1930–1960s	1.000–25.000	5,2	93
1993	<50	3,7	<50
Kansas, 1998 (δεν σημειώθηκε στενωπός)	750.000	5,8	99
Nebraska, 1998 (δεν σημειώθηκε στενωπός)	75.000–200.000	5,8	96
Minnesota, 1998 (δεν σημειώθηκε στενωπός)	4.000	5,3	85

(β) Λόγω της δραστηρικής μείωσης του πληθυσμιακού μεγέθους στο Illinois, τόσο ο αριθμός αλληλομόρφων ανά γενετικό τόπο (με βάση τον μέσο όρο των 6 γενετικών τόπων που μελετήθηκαν) όσο και το ποσοστό των αυγών που εκκολάφθηκαν υπέστησαν μείωση λόγω γενετικής παρέκκλισης.

▲ Εικόνα 23.10 Φαινόμενο της στενωπού και μείωση της γενετικής ποικιλίας.

θυσμός τους στην Πολιτεία έφθανε τα 1.000 περίπου άτομα. Μελετώντας το DNA των δειγμάτων, οι ερευνητές μπόρεσαν να κάνουν μια ελάχιστη, ενδεικτική εκτίμηση της γενετικής ποικιλίας του πληθυσμού πριν αυτός συρρικνωθεί σε εξαιρετικά μικρό μέγεθος.

Ύστερα από τη μελέτη έξι γενετικών τόπων, διαπιστώθηκε ότι ο πληθυσμός της μεγάλης λιβαδόκοτας που υπήρχε στο Illinois το 1993 είχε χάσει εννέα από τα αλληλόμορφα που διέθεταν τα μουσειακά δείγματα. Ο πληθυσμός του 1993 είχε επίσης λιγότερα αλληλόμορφα ανά γενετικό τόπο απ' ό,τι ο πληθυσμός του Illinois πριν τη στενωπό ή οι σύγχρονοι πληθυσμοί σε Πολιτείες όπως το Kansas, η Nebraska και η Minnesota (βλ. Εικόνα 23.10β). Όπως είχε προβλεφθεί, η γενετική παρέκκλιση προκάλεσε μείωση της γενετικής ποικιλίας στον μικρό πληθυσμό που

υπήρχε το 1993. Ενδέχεται επίσης να αύξησε τη συχνότητα των επιβλαβών αλληλομόρφων, οδηγώντας σε μείωση του ποσοστού εκκόλαψης. Για να αντισταθμίσουν τις πιθανές αρνητικές επιδράσεις της γενετικής παρέκκλισης, οι ερευνητές πρόσθεσαν στον πληθυσμό του Illinois 271 πτηνά από γειτονικές Πολιτείες, σε διάστημα τεσσάρων ετών. Η στρατηγική τους πέτυχε. Στον πληθυσμό εισήλθαν νέα αλληλόμορφα και το ποσοστό εκκόλαψης αυξήθηκε, ξεπερνώντας το 90%. Συνολικά, οι μελέτες που έγιναν στη μεγάλη λιβαδόκοτα καταδεικνύουν τις ισχυρές επιδράσεις που ασκεί η γενετική παρέκκλιση σε μικρούς πληθυσμούς και μας δίνει την ελπίδα ότι, σε ορισμένους τουλάχιστον πληθυσμούς, τα εν λόγω φαινόμενα είναι αναστρέψιμα.

Συνέπειες της γενετικής παρέκκλισης: Σύνοψη

Τα παραδείγματα που περιγράψαμε τονίζουν τέσσερα κύρια σημεία:

1. Η γενετική παρέκκλιση έχει σημαντική επίδραση στους μικρούς πληθυσμούς. Τυχαία συμβάντα μπορούν να οδηγήσουν σε δυσανάλογα υψηλή ή χαμηλή εκπροσώπηση ενός αλληλομόρφου στην επόμενη γενεά. Αν και τυχαία συμβάντα λαμβάνουν χώρα σε πληθυσμούς κάθε μεγέθους, μόνο στους μικρούς πληθυσμούς μεταβάλλουν σημαντικά τις συχνότητες των αλληλομόρφων.
2. Η γενετική παρέκκλιση μπορεί να μεταβάλει τυχαία τις συχνότητες των αλληλομόρφων. Λόγω γενετικής παρέκκλισης, η συχνότητα ενός αλληλομόρφου ενδέχεται να αυξηθεί τη μια χρονιά και να μειωθεί την επόμενη. Η μεταβολή από έτος σε έτος δεν είναι προβλέψιμη. Επομένως, σε αντίθεση με τη φυσική επιλογή, η οποία σε δεδομένο περιβάλλον ευνοεί συστηματικά ορισμένα αλληλόμορφα έναντι άλλων, η γενετική παρέκκλιση προκαλεί τυχαία μεταβολή των συχνοτήτων των αλληλομόρφων με την πάροδο του χρόνου.
3. Η γενετική παρέκκλιση μπορεί να προκαλέσει απώλεια γενετικής ποικιλίας στους πληθυσμούς. Επιφέροντας τυχαίες διακυμάνσεις στις συχνότητες των αλληλομόρφων με την πάροδο του χρόνου, η γενετική παρέκκλιση μπορεί να εξαλείψει αλληλόμορφα από έναν πληθυσμό (βλ. Εικόνες 23.8 και 23.10). Επειδή η εξέλιξη βασίζεται στη γενετική ποικιλομορφία, οι απώλειες αυτές μπορούν να επηρεάσουν την ταχύτητα προσαρμογής ενός πληθυσμού σε μια μεταβολή του περιβάλλοντος.
4. Η γενετική παρέκκλιση μπορεί να παγιώσει επιβλαβή αλληλόμορφα. Η γενετική παρέκκλιση μπορεί, τελείως τυχαία, να εξαλείψει ορισμένα αλληλόμορφα ή να τα παγιώσει στον πληθυσμό. Τα αλληλόμορφα που θα παγιωθούν μέσω της γενετικής παρέκκλισης είναι εξίσου πιθανό να είναι για τον οργανισμό επιβλαβή, επωφεληή ή ουδέτερα. Η παγίωση επιβλαβών αλληλομόρφων λόγω γενετικής παρέκ-

κλισης θα μπορούσε να απειλήσει την επιβίωση ενός μικρού πληθυσμού (όπως συνέβη με τη μεγάλη λιβαδόκοτα του Illinois).

Γονιδιακή ροή

Η φυσική επιλογή και η γενετική παρέκκλιση δεν είναι τα μόνα φαινόμενα που επηρεάζουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων. Οι συχνότητες αυτές μπορούν επίσης να μεταβληθούν από τη **γονιδιακή ροή**, δηλαδή την εισαγωγή αλληλομόρφων σε έναν πληθυσμό, ή την απομάκρυνση από αυτόν, λόγω μετακίνησης γόνιμων ατόμων ή των γαμετών τους. Λόγου χάρη, έστω ότι κοντά στον υποθετικό πληθυσμό με τα αγριολούλουδα, που εξετάσαμε νωρίτερα, υπάρχει ένας άλλος πληθυσμός αποτελούμενος κυρίως από άτομα λευκού χρώματος (C^WC^W). Τα αγριολούλουδα του αρχικού πληθυσμού μπορεί να επικονιαστούν από έντομα που φέρουν γύρη από τα δεύτερα φυτά. Τα αλληλόμορφα C^W που θα εισαχθούν με τον τρόπο αυτό θα μεταβάλουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων του αρχικού πληθυσμού στην επόμενη γενεά.

Επειδή γίνεται ανταλλαγή αλληλομόρφων μεταξύ των πληθυσμών, η ροή των γονιδίων τείνει να μειώσει τις γενετικές διαφορές τους. Αν είναι αρκετά εκτενής, μπορεί να ενώσει τους δύο πληθυσμούς και να προκύψει ένας ενιαίος πληθυσμός με κοινή δεξαμενή γονιδίων. Επί παραδείγματι, οι άνθρωποι σήμερα μετακινούνται πολύ πιο ελεύθερα σε όλο τον κόσμο απ' ό,τι στο παρελθόν. Κατά συνέπεια, γίνονται πολύ περισσότερες διασταυρώσεις ανάμεσα σε μέλη πληθυσμών που μέχρι πρότινος ήταν σε μεγάλο βαθμό απομονωμένοι (**Εικόνα 23.11**). Για τον λόγο αυτό, η γονιδιακή ροή αποκτά ολοένα και μεγαλύτερη σημασία ως παράγοντας εξελικτικής αλλαγής στους ανθρώπινους πληθυσμούς.

Όταν γειτονικοί πληθυσμοί ζουν σε διαφορετικά περιβάλλοντα, η μεταφορά αλληλομόρφων μέσω ροής των γονιδίων μπορεί να εμποδίσει την πλήρη προσαρμογή ενός πληθυσμού στο περιβάλλον του. Ας εξετάσουμε τους πληθυσμούς του αγρωστώδους *Agrostis tenuis* (ψευδάγρωστη ή λεπτή) που φυτρώνουν δίπλα σε ορυχεία χαλκού. Η περιεκτικότητα των εδαφών αυτών σε χαλκό είναι υψηλή και προκαλεί τοξικές επιδράσεις στα φυτά που δεν είναι ανθεκτικά στον χαλκό. Αν στον πληθυσμό υπάρχουν αλληλόμορφα που προσδίδουν αντοχή στον χαλκό, δρουν καταφανώς ευνοϊκά και η συχνότητά τους αυξάνεται γρήγορα. Ωστόσο, σε γειτονικά εδάφη που δεν έχουν μολυνθεί με χαλκό, όσα φυτά εμφανίζουν αντοχή στο μέταλλο αυτό έχουν μικρότερη αναπαραγωγική ικανότητα από τα μη ανθεκτικά. Επομένως, το ποσοστό των φυτών με αντοχή στον χαλκό αναμένεται να πλησιάζει το 100% στα εδάφη που βρίσκονται κοντά στα ορυχεία και το 0% στα γειτονικά (μη μολυσμένα) εδάφη. Στο *Agrostis tenuis*, όμως, η γονιμοποίηση γίνεται μέσω επικονίασης με τον άνεμο, ο οποίος μπορεί να μεταφέρει γύρη, άρα και αλληλόμορφα, από τον ένα πληθυσμό στον άλλο. Έτσι, τα αλληλόμορφα



▲ **Εικόνα 23.11** Γονιδιακή ροή και εξέλιξη του ανθρώπου.

Σήμερα ο άνθρωπος κινείται σε όλο τον κόσμο, με αποτέλεσμα να έχει αυξηθεί η ροή γονιδίων μεταξύ πληθυσμών που άλλοτε δεν επικοινωνούσαν καθόλου. Η εικόνα στο εξώφυλλο του περιοδικού δημιουργήθηκε με τη βοήθεια υπολογιστή και δείχνει πώς η γονιδιακή ροή μπορεί να ομογενοποιήσει τις δεξαμενές γονιδίων των πληθυσμών, μειώνοντας τη γεωγραφική ποικιλομορφία σε ό,τι αφορά την εξωτερική εμφάνιση.

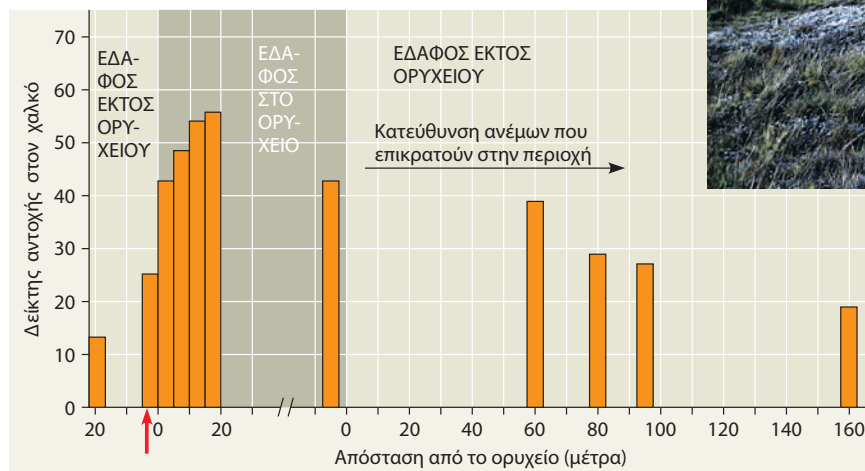
αντοχής στον χαλκό μεταφέρονται σε εδάφη μακριά από τα χαλκωρυχεία, ενώ αλληλόμορφα που συνδέονται με έλλειψη αντοχής στον χαλκό μεταφέρονται σε εδάφη κοντά σε χαλκωρυχεία (**Εικόνα 23.12**).

Ενίοτε τα επωφελή αλληλόμορφα μεταφέρονται σε πολύ μεγάλες αποστάσεις. Λόγου χάρη, η γονιδιακή ροή ευθύνεται για την παγκόσμια εξάπλωση ορισμένων αλληλομόρφων που καθιστούν το κουνούπι *Culex pipiens*, φορέα του ιού του Δυτικού Νείλου και της ελονοσίας, ανθεκτικό στα εντομοκτόνα. Καθένα από τα αλληλόμορφα αυτά έχει μια μοναδική γενετική υπογραφή που μαρτυρεί ότι προέκυψε από μετάλλαξη σε μία ή σε λίγες γεωγραφικές θέσεις. Τα εν λόγω αλληλόμορφα αύξησαν τη συχνότητά τους στον πληθυσμό προέλευσης διότι παρείχαν αντοχή στα εντομοκτόνα. Κατόπιν μεταφέρθηκαν σε νέους πληθυσμούς, όπου και πάλι η συχνότητά τους αυξήθηκε με τη δράση της φυσικής επιλογής.

Ανακεφαλαιώνοντας, η ροή γονιδίων μπορεί να εισαγάγει νέα αλληλόμορφα σε έναν πληθυσμό, όπως και οι μεταλλάξεις. Όμως ο ρυθμός της γονιδιακής ροής είναι υψηλότερος από τον ρυθμό μετάλλαξης, οπότε η επίδρασή της στις συχνότητες των αλληλομόρφων είναι πιο άμεση από την επίδραση των μεταλλάξεων. Μάλιστα, από τη στιγμή που ένα νέο αλληλόμορφο εισαχθεί στον πληθυσμό, λόγω γονιδιακής ροής ή μεταλλάξεων, η φυσική επιλογή μπορεί είτε να αυξήσει τη συχνότητά του (π.χ. αλληλόμορφα που καθιστούν τα κουνούπια ανθεκτικά στα εντομοκτόνα) είτε να τη μειώσει (π.χ. αλληλόμορφα αντοχής στον χαλκό στα αγρωστώδη που φυτρώνουν μακριά από το ορυχείο).

▼ **Εικόνα 23.12 Γονιδιακή ροή και επιλογή.** Ο πληθυσμός του αγρωστώδους *Agrostis tenuis*, σε πρώτο πλάνο, ευδοκιμεί πάνω σε κατάλοιπα επεξεργασίας χαλκού ενός εγκαταλειμμένου ορυχείου και εμφανίζει υψηλότερη αντοχή στον χαλκό απ' ό,τι οι πληθυσμοί στο λιβάδι πίσω από τον φράκτη. Το γράφημα παριστά τον βαθμό αντοχής των φυτών στον χαλκό, σε διάφορες θέσεις. Σύμφωνα με τα δεδομένα, η συνεχής ροή γονιδίων εμποδίζει την πλήρη προσαρμογή κάθε πληθυσμού στις τοπικές συνθήκες.

ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...; Αν οι άνεμοι που επικρατούν στην περιοχή έπνεαν προς την αντίθετη κατεύθυνση, θα άλλαζε η αντοχή στον χαλκό στα φυτά της θέσης που δείχνει το κόκκινο βέλος;



ΕΛΕΓΧΟΣ ΕΝΝΟΙΩΝ

23.3

1. Από ποια άποψη είναι η φυσική επιλογή περισσότερο «προβλέψιμη» από τη γενετική παρέκκλιση;
2. Ποιες είναι οι διαφορές μεταξύ γενετικής παρέκκλισης και γονιδιακής ροής ως προς (α) τον τρόπο εμφάνισής τους και (β) τις συνέπειές τους στη μελλοντική γενετική ποικιλία ενός πληθυσμού;
3. **ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;** Έστω ότι δύο πληθυσμοί φυτών ανταλλάσσουν γύρη και σπόρους. Στον έναν πληθυσμό αφθονούν τα άτομα με φαινότυπο *AA* (9.000 *AA*, 900 *Aa*, 100 *aa*), ενώ το αντίθετο ισχύει στον άλλο (100 *AA*, 900 *Aa*, 9.000 *aa*). Αν κανένα αλληλόμορφο δεν προσφέρει επιλεκτικό πλεονέκτημα, τι θα συμβεί με την πάροδο του χρόνου στις συχνότητες των αλληλομόρφων και των γονοτύπων των παραπάνω πληθυσμών;

Για προτεινόμενες απαντήσεις, βλ. Παράρτημα Α.

μεταλλάξεων), ενώ η «διαλογή» γίνεται με τη φυσική επιλογή, που ευνοεί ορισμένα αλληλόμορφα έναντι άλλων. Μόνον η φυσική επιλογή αυξάνει πάντα, μέσω της διεργασίας της διαλογής, τις συχνότητες των αλληλομόρφων που προσφέρουν αναπαραγωγικό πλεονέκτημα, οδηγώντας σε προσαρμοστική εξέλιξη.

Εξετάζοντας τη φυσική επιλογή από κοντά

Στη συνέχεια θα εξετάσουμε πώς επέρχεται προσαρμοστική εξέλιξη μέσω της φυσικής επιλογής, ξεκινώντας από την ιδέα της σχετικής αρμοστικότητας και από τους διαφορετικούς τρόπους με τους οποίους η φυσική επιλογή επιδρά στον φαινότυπο ενός οργανισμού.

Σχετική αρμοστικότητα

Η φυσική επιλογή περιγράφεται συχνά με φράσεις όπως «αγώνας για επιβίωση» και «επιβίωση του ισχυροτέρου». Ωστόσο, οι φράσεις αυτές μπορεί να μας παραπλανήσουν, αν θεωρήσουμε ότι αναφέρονται σε άμεσο ανταγωνισμό μεταξύ ατόμων. Ναι μεν υπάρχουν περιπτώσεις άμεσου ανταγωνισμού, καθώς σε ορισμένα είδη ζώων τα άτομα – συνήθως τα αρσενικά – διασταυρώνουν τα κέρατά τους ή μάχονται με κάποιον άλλον τρόπο διεκδικώντας το προνόμιο του ζευγαρώματος, όμως η αναπαραγωγική επιτυχία έχει συνήθως ηπιότερη μορφή και εξαρτάται από πολλούς άλλους παράγοντες πέραν της άμεσης αντιπαράθεσης σε μια μάχη. Λόγου χάρι, μια πεταλίδα που είναι ικανότερη στη συλλογή τροφής από τα γειτονικά της άτομα μπορεί

ΤΜΗΜΑ

23.4

Η φυσική επιλογή είναι ο μόνος μηχανισμός που προκαλεί πάντα προσαρμοστική εξέλιξη

Η εξέλιξη μέσω φυσικής επιλογής είναι ένας συνδυασμός «τύχης» και «διαλογής». Ο παράγοντας «τύχη» αφορά τη δημιουργία νέων γενετικών παραλλαγών (αρχικά μέσω

να έχει μεγαλύτερα αποθέματα ενέργειας, άρα να παράγει περισσότερα αυγά απ' ό,τι άλλα άτομα του πληθυσμού. Ένας σκώρος μπορεί να αφήσει περισσότερους απογόνους από άλλα άτομα του ίδιου πληθυσμού διότι οι χρωματισμοί του σώματός του τον κρύβουν καλύτερα από τους θηρευτές, αυξάνοντας την πιθανότητα να επιβιώσει για αρκετό διάστημα ώστε να αφήσει περισσότερους απογόνους. Τα συγκεκριμένα παραδείγματα δείχνουν με ποιον τρόπο μπορεί ένα προσαρμοστικό πλεονέκτημα να αυξήσει τη **σχετική αρμοστικότητα**, δηλαδή τη συνεισφορά ενός ατόμου στη δεξαμενή γονιδίων της επόμενης γενιάς *σε σχέση με τη συνεισφορά άλλων ατόμων*.

Αν και συχνά αναφερόμαστε στη σχετική αρμοστικότητα ενός γονότυπου, πρέπει να θυμόμαστε ότι η επίδραση της φυσικής επιλογής ασκείται σε ολόκληρο τον οργανισμό, όχι στον συγκεκριμένο γονότυπο. Δηλαδή, η επιλογή δρα πιο άμεσα στον φαινότυπο παρά στον γονότυπο. Στον γονότυπο δρα έμμεσα, μέσω της επίδρασής του στον φαινότυπο. Επιπλέον, η σχετική αρμοστικότητα που προσδίδει δεδομένο αλληλόμορφο εξαρτάται από ολόκληρο το γενετικό και περιβαλλοντικό πλαίσιο όπου εκφράζεται. Φέρ' ειπείν, η συχνότητα ενός ελαφρά δυσμενούς αλληλομόρφου μπορεί να αυξηθεί αν αυτό βρίσκεται κοντά σε αλληλόμορφο ενός άλλου γενετικού τύπου που ευνοείται έντονα από τη φυσική επιλογή (για την επίδραση που ασκεί στην κληρονομήση δύο γονιδίων η μεταξύ τους απόσταση, βλ. Κεφάλαιο 15).

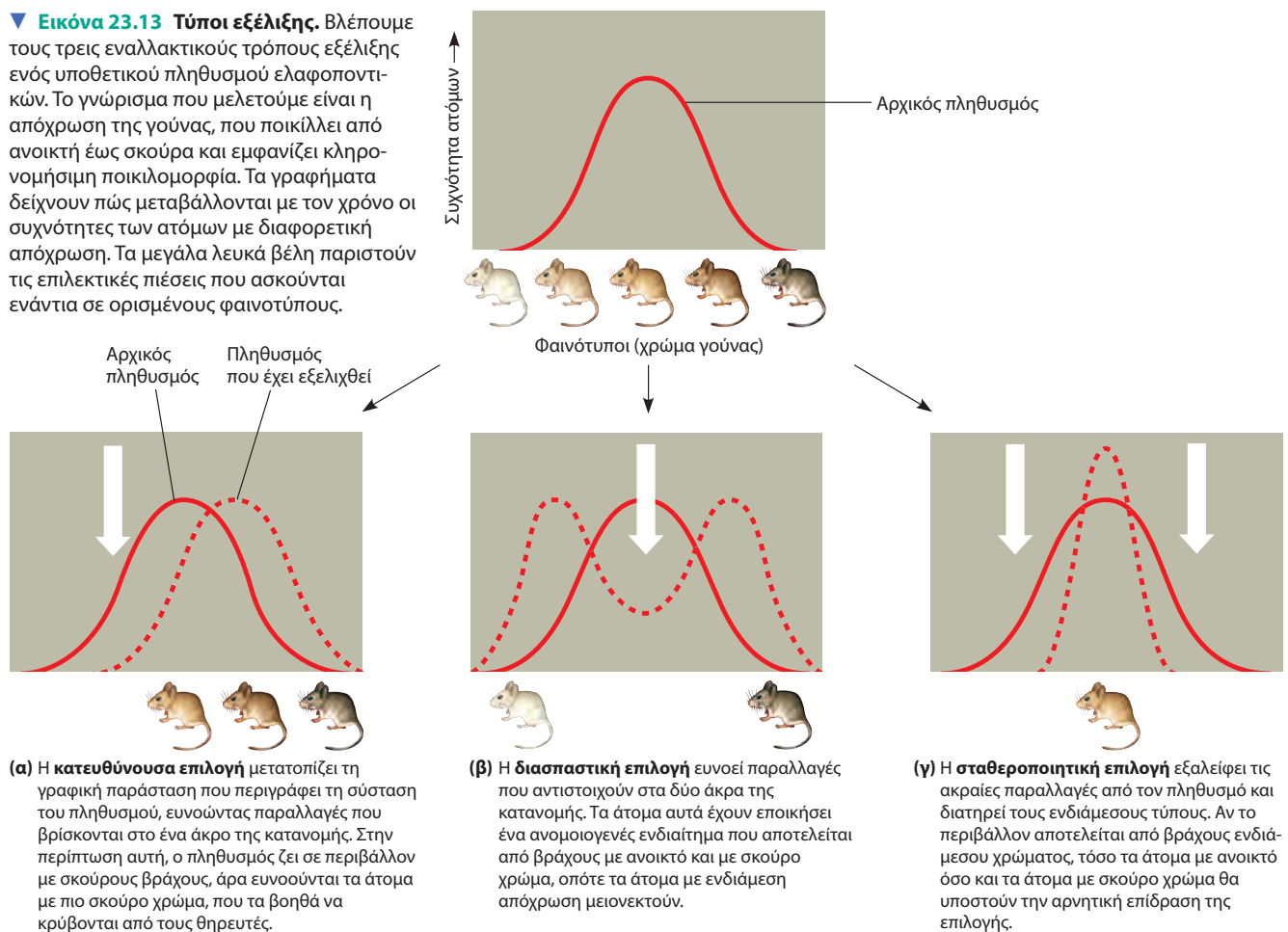
Κατευθύνουσα, διασπαστική και σταθεροποιητική επιλογή

Η επίδραση της φυσικής επιλογής στο πώς κατανέμονται οι συχνότητες των κληρονομικών γνωρισμάτων μπορεί να εκδηλωθεί με τρεις διαφορετικούς τρόπους, ανάλογα με το ποιοι φαινότυποι ευνοούνται σε έναν πληθυσμό. Αυτοί οι τρεις τρόποι ονομάζονται **κατευθύνουσα επιλογή**, **διασπαστική επιλογή** και **σταθεροποιητική επιλογή**.

Κατευθύνουσα επιλογή ασκείται όταν οι συνθήκες ευνοούν άτομα που κατέχουν μια ακραία τιμή στο εύρος των πιθανών φαινοτύπων, μετατοπίζοντας την καμπύλη των συχνοτήτων του εν λόγω φαινοτυπικού χαρακτήρα προς τη μία ή την άλλη κατεύθυνση (**Εικόνα 23.13α**). Αυτός ο τύπος επιλογής εκδηλώνεται συχνά όταν το περιβάλλον ενός πληθυσμού μεταβάλλεται ή όταν μέλη ενός πληθυσμού μεταναστεύουν προς ένα νέο (και διαφορετικό) ενδιαίτημα. Επί παραδείγματι, τα διαθέσιμα απολιθώματα δείχνουν ότι το μέσο μέγεθος της μαύρης αρκούδας στην Ευρώπη αυξήθηκε σε κάθε παγετώδη περίοδο για να μειωθεί ξανά κατά τις θερμότερες μεσοπαγετώδεις περιόδους. Οι πιο μεγαλόσωμες αρκούδες έχουν μικρότερο λόγο επιφανείας-όγκου, άρα σε περιόδους έντονου ψύχους οι πιθανότητες επιβίωσής τους είναι αυξημένες, γιατί διατηρούν ευκολότερα τη σωματική τους θερμότητα.

Διασπαστική επιλογή (**Εικόνα 23.13β**) συμβαίνει όταν οι συνθήκες ευνοούν άτομα που βρίσκονται στα δύο

▼ **Εικόνα 23.13** Τύποι εξέλιξης. Βλέπουμε τους τρεις εναλλακτικούς τρόπους εξέλιξης ενός υποθετικού πληθυσμού ελαφοποντικών. Το γνώρισμα που μελετούμε είναι η απόχρωση της γούνας, που ποικίλλει από ανοικτή έως σκούρα και εμφανίζει κληρονομήσιμη ποικιλομορφία. Τα γραφήματα δείχνουν πώς μεταβάλλονται με τον χρόνο οι συχνότητες των ατόμων με διαφορετική απόχρωση. Τα μεγάλα λευκά βέλη παριστούν τις επιλεκτικές πιέσεις που ασκούνται ενάντια σε ορισμένους φαινοτύπους.



άκρα ενός εύρους φαινοτύπων και είναι δυσμενείς για τα άτομα με ενδιάμεσο φαινότυπο. Σχετικό παράδειγμα αποτελεί ένας πληθυσμός του πτηνού *Pyrenestes ostrinus* (μαυρογάστερος πυρηνέστης) του Καμερούν, που στα μέλη του εμφανίζονται δύο εντελώς διαφορετικά μεγέθη ράμφους. Τα άτομα με μικρό ράμφος τρέφονται κυρίως με μαλακούς σπόρους, ενώ τα άτομα με μεγάλο ράμφος ειδικεύονται στο σπάσιμο σκληρών σπόρων. Απ' ό,τι φαίνεται, τα άτομα με ράμφος ενδιάμεσου μεγέθους δεν είναι τόσο ικανά στο σπάσιμο κανενός από τους δύο τύπους σπόρων, άρα έχουν χαμηλότερη σχετική αρμοστικότητα.

Η **σταθεροποιητική επιλογή** (**Εικόνα 23.13γ**) λειτουργεί ενάντια στους δύο ακραίους φαινοτύπους, ευνοώντας τις ενδιάμεσες παραλλαγές. Αυτή η μορφή επιλογής μειώνει την ποικιλία και τείνει να διατηρήσει τις υπάρχουσες ισορροπίες όσον αφορά κάποιον συγκεκριμένο φαινοτυπικό χαρακτήρα. Στον άνθρωπο, λόγου χάρη, το βάρος που έχουν τα περισσότερα βρέφη όταν γεννιούνται είναι μεταξύ 3 και 4 kg. Όσα βρέφη γεννιούνται με πολύ μικρότερο ή πολύ μεγαλύτερο βάρος εμφανίζουν υψηλότερα ποσοστά θνησιμότητας.

Άσχετα όμως από τη μορφή που θα λάβει η επιλογή, ο βασικός μηχανισμός της παραμένει ίδιος. Η επιλογή ευνοεί όσα άτομα φέρουν κληρονομικά φαινοτυπικά γνωρίσματα που εξασφαλίζουν μεγαλύτερη αναπαραγωγική επιτυχία απ' ό,τι τα αντίστοιχα γνωρίσματα άλλων ατόμων.

Ο θεμελιώδης ρόλος της φυσικής επιλογής στην προσαρμοστική εξέλιξη

Στους οργανισμούς συναντούμε πολλά εντυπωσιακά παραδείγματα προσαρμογών. Η σουπιά, φέρ' ειπείν, είναι ικανή να αλλάζει γρήγορα χρωματισμούς, γεγονός που της επιτρέπει να εναρμονίζεται με τον χρωματισμό του περιβάλλοντος (**Εικόνα 23.14α**). Ένα άλλο παράδειγμα είναι οι εκπληκτικές σιαγόνες ορισμένων φιδιών (**Εικόνα 23.14β**), χάρις στις οποίες μπορούν να καταπίνουν θηράματα που έχουν μέγεθος πολύ μεγαλύτερο από το κεφάλι τους (κάτι ανάλογο στον άνθρωπο θα ήταν να καταπίνει ένα ολόκληρο καρπούζι). Άλλες προσαρμογές μπορεί να μην είναι εκ πρώτης όψεως τόσο εντυπωσιακές, όπως π.χ. η παραλλαγή ενός ενζύμου που του επιτρέπει να λειτουργεί καλύτερα σε ψυχρά περιβάλλοντα (βλ. Εικόνα 23.4), αλλά είναι εξίσου σημαντικές για την επιβίωση και την αναπαραγωγή.

Τέτοιου είδους προσαρμογές μπορεί να αναπτυχθούν σταδιακά με την πάροδο του χρόνου, δεδομένου ότι η φυσική επιλογή αυξάνει τις συχνότητες των αλληλομόρφων που ευνοούν την επιβίωση και την αναπαραγωγή. Καθώς αυξάνεται το ποσοστό των ατόμων που φέρουν ευνοϊκά γνωρίσματα, το είδος προσαρμόζεται καλύτερα στο περιβάλλον του, δηλαδή κάνει την εμφάνισή της η προσαρμοστική εξέλιξη. Ωστόσο, όπως είδαμε στο Κεφάλαιο 22, οι φυσικές και βιολογικές παράμετροι του περιβάλλοντος ενός οργανισμού ενδέχεται να μεταβληθούν με την πάροδο του χρόνου. Κατά συνέπεια, η προσαρμογή του μπορεί να εί-

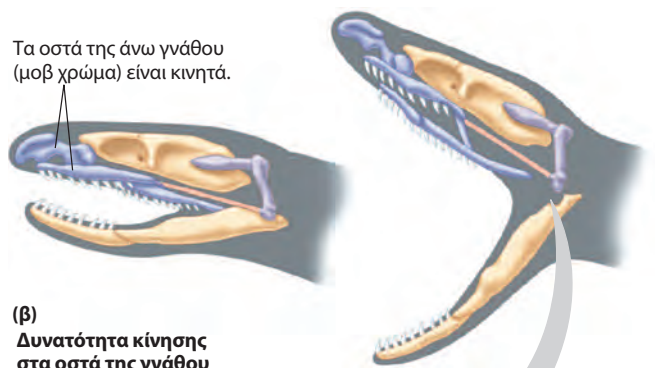
ναι ένας «κινούμενος στόχος», οπότε η προσαρμοστική εξέλιξη μετατρέπεται σε μια συνεχή, δυναμική διεργασία.

Τι συμβαίνει όμως με τους δύο άλλους σημαντικούς μηχανισμούς που προκαλούν εξελικτική αλλαγή στους πληθυσμούς, τη γενετική παρέκκλιση και τη γονιδιακή ροή; Ουσιαστικά, και οι δύο μηχανισμοί μπορούν να αυξήσουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων που βελτιώνουν την προσαρμογή του οργανισμού στο περιβάλλον του. Κανένας, όμως, δεν κινείται σταθερά προς την κατεύθυνση αυτή. Η γενετική παρέκκλιση μπορεί να αυξήσει τη συχνότητα ενός ευνοϊκού αλληλομόρφου, αλλά είναι εξίσου πιθανό να τη μειώσει. Ομοίως, η γονιδιακή ροή μπορεί να εισαγάγει στον πληθυσμό αλληλόμορφα που ευνοούν την προσαρμογή, αλλά και αλληλόμορφα που τη δυσχεραίνουν. Ο μόνος εξελικτικός μηχανισμός που οδηγεί πάντοτε σε αυξημένη προσαρμογή είναι η φυσική επιλογή.



(α) **Ικανότητα αλλαγής χρώματος στη σουπιά.** Σε κλάσμα δευτερολέπτου, αυτή η σουπιά μπορεί να υιοθετήσει τους χρωματισμούς του χώρου που την περιβάλλει. Έτσι κρύβεται από τους θηρευτές της και αιφνιδιάζει τη λεία της.

Τα οστά της άνω γνάθου (μοβ χρώμα) είναι κινητά.



(β) **Δυνατότητα κίνησης στα οστά της γνάθου ορισμένων φιδιών.** Τα

οστά του κρανίου των περισσότερων χερσαίων σπονδυλωτών συναρθρώνονται με σχετικά σταθερό τρόπο, άρα η κίνηση των γνάθων είναι περιορισμένη. Στα περισσότερα φιδιά, όμως, τα οστά της άνω γνάθου είναι κινητά, κάτι που τους επιτρέπει να καταπίνουν τροφές με πολύ μεγαλύτερο μέγεθος από το κεφάλι τους.



▲ **Εικόνα 23.14** Παραδείγματα προσαρμογών.

Φυλετική επιλογή

Ο Κάρολος Δαρβίνος ήταν ο πρώτος που διερευνήσε τις συνέπειες της **φυλετικής επιλογής**, μιας μορφής φυσικής επιλογής κατά την οποία άτομα με συγκεκριμένα κληρονομικά χαρακτηριστικά είναι πιθανότερο να ζευγαρώσουν απ' ό,τι άλλα. Η φυλετική επιλογή μπορεί να οδηγήσει σε **φυλετικό διμορφισμό**, δηλαδή σε εμφανείς διαφορές μεταξύ των δύο φύλων όσον αφορά δευτερεύοντα χαρακτηριστικά τους, τα οποία δεν σχετίζονται άμεσα με την αναπαραγωγή ή την επιβίωση (**Εικόνα 23.15**). Οι διαφορές αυτές μπορεί να αφορούν το μέγεθος, το χρώμα, τα διακοσμητικά στοιχεία και τη συμπεριφορά.

Η φυλετική επιλογή μπορεί να λειτουργήσει με διάφορους τρόπους. Ένας είναι η **ενδοφυλετική επιλογή**, δηλαδή η επιλογή μεταξύ ατόμων του ίδιου φύλου. Στην περίπτωση αυτή, τα άτομα του ενός φύλου ανταγωνίζονται άμεσα μεταξύ τους, διεκδικώντας συντρόφους του αντίθετου φύλου. Σε πολλά είδη, η ενδοφυλετική επιλογή εκδηλώνεται μεταξύ των αρσενικών ατόμων. Λόγου χάρη, ένα αρσενικό μπορεί να κάνει περιπολίες φρουρώντας μια ομάδα θηλυκών και εμποδίζοντας άλλα αρσενικά να ζευγαρώσουν μαζί τους. Το άτομο αυτό μπορεί να υπερασπιστεί τη θέση του στην ιεραρχία νικώντας μικρότερα, ασθενέστερα ή λιγότερο επιθετικά αρσενικά. Συνήθως όμως νικά στον ψυχολογικό πόλεμο που εκδηλώνεται με επιδείξεις τελετουργικού χαρακτήρα, οι οποίες αποθαρρύνουν τους επίδοξους ανταγωνιστές χωρίς να δημιουργούν κίνδυνο τραυματισμού, που θα μπορούσε να μειώσει τη δική του αρμοστικότητα (βλ. Κεφάλαιο 51). Ενδοφυλετική επιλογή έχει όμως παρατηρηθεί και μεταξύ θηλυκών ατόμων σε ορισμένα είδη, όπως στους λεμούριους *Lemur catta*.

Μια άλλη μορφή φυλετικής επιλογής είναι η **διαφυλετική επιλογή**, που ονομάζεται και **επιλογή συντρόφου**. Στην περίπτωση αυτή, τα άτομα του ενός φύλου (συνήθως τα θηλυκά) είναι ιδιαίτερος επιλεκτικά όταν διαλέγουν συντρόφους του αντίθετου φύλου. Σε πολλές περι-



▲ **Εικόνα 23.15** Φυλετικός διμορφισμός και φυλετική επιλογή. Τα αρσενικά και τα θηλυκά παγώνια εμφανίζουν έντονο φυλετικό διμορφισμό. Μεταξύ ανταγωνιστικών αρσενικών υπάρχει ενδοφυλετική επιλογή, που την ακολουθεί η διαφυλετική επιλογή μέσω της προτίμησης των θηλυκών για τα πιο εντυπωσιακά αρσενικά.

πτώσεις, η επιλογή που θα κάνει το θηλυκό εξαρτάται από το πόσο εντυπωσιακή είναι η εμφάνιση ή η συμπεριφορά του αρσενικού (βλ. Εικόνα 23.15). Αυτό που προβληματίζει ιδιαίτερα τον Δαρβίνο σχετικά με την επιλογή συντρόφου είναι ότι η εντυπωσιακή εμφάνιση ή συμπεριφορά των αρσενικών δεν φαίνεται να συμβάλλει στην προσαρμογή του οργανισμού με οποιονδήποτε άλλο τρόπο· μάλλον, μπορεί να αποβεί και επικίνδυνη. Λόγου χάρη, το φανταχτερό πτέρωμα μπορεί να κάνει τα αρσενικά πουλιά πιο ευδιάκριτα στους θηρευτές. Ωστόσο, αν τα συγκεκριμένα χαρακτηριστικά βοηθούν το αρσενικό να κερδίσει το θηλυκό και το τελικό όφελος είναι μεγαλύτερο από τον κίνδυνο της θήρευσης, τότε τόσο το φανταχτερό πτέρωμα όσο και η προτίμηση για αυτό θα ενισχυθούν, διότι αυξάνουν τη συνολική αναπαραγωγική επιτυχία.

Πώς εξελίχθηκαν αρχικά οι προτιμήσεις των θηλυκών για ορισμένα χαρακτηριστικά των αρσενικών; Μια υπόθεση είναι ότι τα θηλυκά προτιμούν τα γνωρίσματα των αρσενικών που συνδέονται με την καλή ποιότητα των γονιδίων. Αν το γνώρισμα που προτιμούν τα θηλυκά είναι ενδεικτικό της συνολικής γενετικής ποιότητας του αρσενικού, τότε αυξάνεται η συχνότητα του γνωρίσματος στα αρσενικά, αλλά και της προτίμησής του από τα θηλυκά. Στην **Εικόνα 23.16** περιγράφεται ένα πείραμα ελέγχου αυτής της υπόθεσης στον γκριζό δενδροβάτραχο.

Άλλες έρευνες έχουν δείξει ότι, σε πολλά είδη πτηνών, τα γνωρίσματα που προτιμούν τα θηλυκά σχετίζονται με την καλή συνολική υγεία του αρσενικού. Και εδώ, η προτίμηση των θηλυκών φαίνεται ότι βασίζεται σε γνωρίσματα που συνδέονται με την καλή ποιότητα των γονιδίων, στη συγκεκριμένη περίπτωση με αλληλόμορφα ενδεικτικά ενός ακμαίου ανοσοποιητικού συστήματος.

Διατήρηση της γενετικής ποικιλίας

Τι εμποδίζει τη φυσική επιλογή να μειώσει τη γενετική ποικιλία εξαλείφοντας όλους τους δυσμενείς γονοτύπους; Παρ' ότι η κατευθύνουσα και η σταθεροποιητική επιλογή τείνουν προς τη μείωση της ποικιλομορφίας, υπάρχουν άλλοι μηχανισμοί που διασφαλίζουν τη διατήρηση ή την αποκατάστασή της.

Διπλοειδία

Επειδή οι περισσότεροι ευκαρυωτικοί οργανισμοί είναι διπλοειδείς, ένα σημαντικό μέρος της γενετικής ποικιλίας «κρύβεται» από τη φυσική επιλογή με τη μορφή των υπολειπόμενων αλληλομόρφων. Τα υπολειπόμενα αλληλόμορφα που είναι λιγότερο ευνοϊκά από τα αντίστοιχα επικρατή, ή που είναι ακόμη και επιβλαβή στο δεδομένο περιβάλλον, μπορεί να κληροδοτούνται στις επόμενες γενεές και να επιβιώνουν στον πληθυσμό «κρυμμένα» στα ετερόζυγα άτομα. Αυτή η λανθάνουσα μορφή ποικιλομορφίας δεν «εκτίθεται» στη φυσική επιλογή παρά μόνο όταν και οι δύο γονείς φέρουν το ίδιο υπολειπόμενο αλληλόμορφο

▼ Εικόνα 23.16 Διερεύνηση

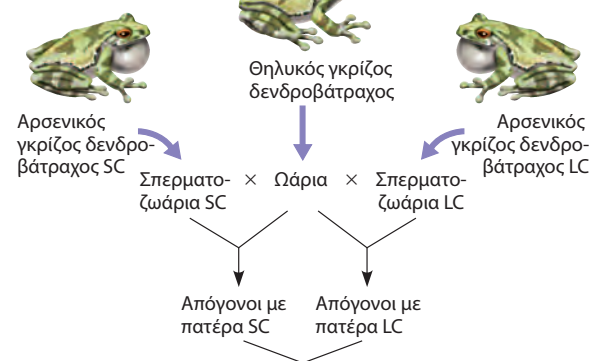
Επιλέγουν τα θηλυκά σύντροφο με βάση γνωρίσματα ενδεικτικά της ποιότητας των γονιδίων;

ΠΕΙΡΑΜΑ

Οι θηλυκοί γκρίζοι δεινοβράτχοι προτιμούν να διασταυρώνονται με αρσενικά άτομα που εκπέμπουν ερωτικό κάλεσμα παρατεταμένης διάρκειας. Η Allison Welch και οι συνάδελφοί της στο Πανεπιστήμιο του Missouri εξέτασαν το κατά πόσον η γενετική σύσταση των αρσενικών με κάλεσμα μεγάλης διάρκειας (long-calling, LC) είναι ανώτερη από εκείνη των αρσενικών με κάλεσμα μικρής διάρκειας (short-calling, SC). Τα μισά θήλυκα κάθε θηλυκού ατόμου γονιμοποιήθηκαν από σπέρμα ζωάρια ενός αρσενικού LC και τα υπόλοιπα από σπέρμα ζωάρια ενός αρσενικού SC. Τα ετεροθαλή αδέρφια που προέκυψαν μεγάλωσαν στο ίδιο περιβάλλον και μελετήθηκαν για διάστημα δύο ετών.

Καταγραφή καλέσματος αρσενικού γκρίζου δεινοβράτχου SC

Καταγραφή καλέσματος αρσενικού γκρίζου δεινοβράτχου LC



Σύγκριση αρμοστικότητας των ετεροθαλών απογόνων

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Μέτρο αρμοστικότητας	1995	1996
Ανάπτυξη προνυμφών	Χωρίς σημαντική διαφορά	Καλύτερο το LC
Επιβίωση προνυμφών	Καλύτερο το LC	Χωρίς σημαντική διαφορά
Χρόνος μέχρι τη μεταμόρφωση	Καλύτερο το LC (λιγότερος χρόνος)	Καλύτερο το LC (λιγότερος χρόνος)
Καλύτερο το LC = οι απόγονοι των αρσενικών LC υπερτερούν έναντι των απογόνων των αρσενικών SC.		

ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑ

Οι απόγονοι των αρσενικών LC εμφανίζουν υψηλότερη αρμοστικότητα απ' ό,τι τα ετεροθαλή αδέρφια τους από αρσενικά SC. Συμπεραίνουμε, λοιπόν, ότι η διάρκεια του ερωτικού καλέσματος είναι ενδεικτική της συνολικής γενετικής ποιότητας του αρσενικού. Το αποτέλεσμα στηρίζει την υπόθεση ότι η επιλογή συντρόφου από την πλευρά των θηλυκών βασίζεται σε γνωρίσματα αντιπροσωπευτικά της ποιότητας των γονιδίων του αρσενικού.

ΠΗΓΗ

A. M. Welch et al., Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs, *Science* 280:1928-1930 (1998).

ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;

Γιατί χώρισαν οι ερευνητές τα θήλυκα κάθε θηλυκού ατόμου σε δύο ίσα μέρη, ώστε να γονιμοποιηθούν από σπέρμα ζωάρια διαφορετικών αρσενικών; Γιατί δεν διασταυρώθηκε κάθε θηλυκό με έναν και μόνο αρσενικό βράτχο;

και τύχει να συμπεσουν, στο ίδιο ζυγωτό, δύο αντίγραφα του. Αυτό συμβαίνει σπάνια, υπό την προϋπόθεση ότι η συχνότητα του υπολειπόμενου αλληλομόρφου είναι πολύ χαμηλή. Η προστασία που προσφέρει η ετερόζυγη κατάσταση συντηρεί μια τεράστια δεξαμενή αλληλομόρφων ενδεχομένως μη ευνοϊκών υπό τις παρούσες συνθήκες. Εν τούτοις, σε περίπτωση αλλαγής του περιβάλλοντος, ορισμένα από τα αλληλόμορφα αυτά μπορεί να προσφέρουν νέα πλεονεκτήματα.

Εξισορροπιστική επιλογή

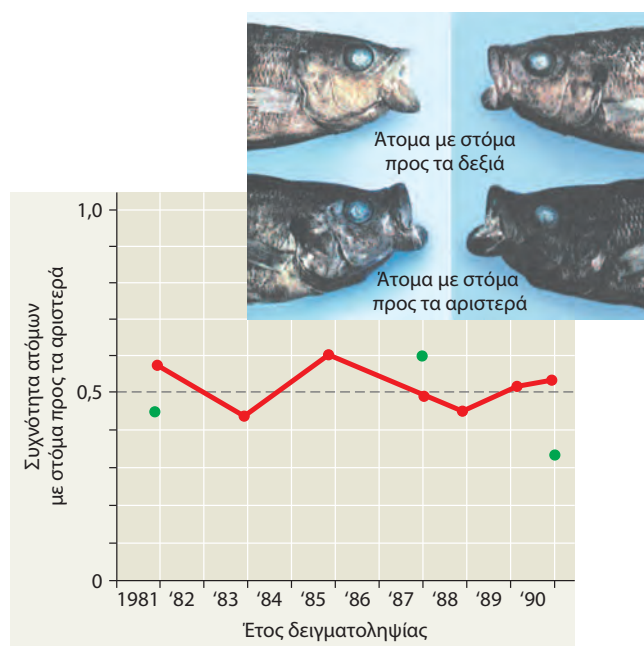
Ορισμένες φορές, η ποικιλομορφία κάποιων γενετικών τόπων διατηρείται από την ίδια την επιλογή. Στην περίπτωση αυτή λέμε ότι ασκείται **εξισορροπιστική επιλογή**, δηλαδή η φυσική επιλογή διατηρεί δύο ή περισσότερες μορφές σε έναν πληθυσμό. Σε αυτό τον τύπο επιλογής ανήκουν το πλεονέκτημα του ετεροζυγώτη και η συχνοεξαρτώμενη επιλογή.

Πλεονέκτημα του ετεροζυγώτη Αν οι ετεροζυγώτες ως προς έναν συγκεκριμένο γενετικό τόπο έχουν υψηλότερη αρμοστικότητα από τους δύο ομοζυγώτες, τότε εμφανίζουν το λεγόμενο **πλεονέκτημα του ετεροζυγώτη**. Στην περίπτωση αυτή, η τάση της φυσικής επιλογής είναι να διατηρήσει δύο ή περισσότερα αλληλόμορφα στον εν λόγω γενετικό τόπο. Ας σημειωθεί ότι το πλεονέκτημα του ετεροζυγώτη ορίζεται ως προς τον *γονότυπο*, όχι ως προς τον *φαινότυπο*. Επομένως, το εάν η επιλογή θα δράσει ως σταθεροποιητική ή κατευθύνουσα εξαρτάται από τη σχέση γονότυπου-φαινότυπου. Λόγου χάρι, αν ο φαινότυπος ενός ετερόζυγου ατόμου έχει μορφή ενδιάμεση μεταξύ των φαινότυπων των δύο ομοζυγωτών, το πλεονέκτημα του ετεροζυγώτη θα δράσει ως μια μορφή εξισορροπιστικής επιλογής.

Τα καλά τεκμηριωμένα παραδείγματα πλεονεκτήματος ετεροζυγώτη είναι σχετικά λίγα. Ένα από αυτά αφορά τον γενετικό τόπο που κωδικοποιεί στον άνθρωπο την πολυπεπτιδική υπομονάδα β της αιμοσφαιρίνης, της πρωτεΐνης των ερυθρών αιμοσφαιρίων που μεταφέρει οξυγόνο. Ένα υπολειπόμενο αλληλόμορφο αυτού του γενετικού τόπου ευθύνεται για τη δρεπανοκυτταρική αναιμία, η οποία εκδηλώνεται στα άτομα που το φέρουν σε ομόζυγη κατάσταση. Τα ερυθρά αιμοσφαίρια των ατόμων με δρεπανοκυτταρική αναιμία παραμορφώνονται (βλ. Εικόνα 5.22), απειλώντας τον οργανισμό με σοβαρές επιπλοκές, όπως βλάβη στους νεφρούς, στην καρδιά και στον εγκέφαλο. Τα ετερόζυγα άτομα όμως προστατεύονται από τις βαρύτερες επιπτώσεις της ελονοσίας (αν και εξακολουθούν να μολύνονται από αυτήν). Η προστασία που αποκτούν τα ετερόζυγα άτομα είναι σημαντική σε τροπικές περιοχές όπου η ελονοσία αποτελεί σημαντικό παράγοντα θνησιμότητας. Στις περιοχές αυτές, η επιλογή ευνοεί τα ετερόζυγα άτομα τόσο έναντι των ομόζυγων επικρατών, που είναι πιο ευπαθή στην ελονοσία, όσο και έναντι των ομόζυγων υπολειπόμενων, που αναπτύσσουν δρεπανοκυτταρική αναιμία. Η συχνότητα του αλληλομόρφου της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας

στην Αφρική είναι γενικά υψηλότερη στις περιοχές όπου απαντά συχνότερα το παράσιτο της ελονοσίας (**Εικόνα 23.17**). Σε ορισμένους πληθυσμούς, το αλληλόμορφο της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας συνιστά το 20% των αλληλομόρφων που υπάρχουν στον γενετικό τόπο της υπομόναδας β της αιμοσφαιρίνης στη γονιδιακή δεξαμενή τους, συχνότητα πολύ υψηλή για τόσο επιβλαβές αλληλόμορφο.

Συχνοεξαρτώμενη επιλογή Στην περίπτωση της **συχνοεξαρτώμενης επιλογής**, δηλαδή της επιλογής που εξαρτάται από τη συχνότητα, η αρμοστικότητα ενός φαινοτύπου μειώνεται όταν η συχνότητά του στον πληθυσμό αυξηθεί υπερβολικά. Ας εξετάσουμε π.χ. το λεπιοφάγο ψάρι (*Perissodus microlepis*) που ζει στη λίμνη Ταγκανίκα της Αφρικής. Το ψάρι αυτό επιτίθεται σε άλλα ψάρια από πίσω, εφορμά και αφαιρεί λίγα λέπια από το πλευρό τους. Ιδιαίτερο ενδιαφέρον εδώ παρουσιάζει ένα ιδιόμορφο γνώρισμα αυτού του οργανισμού: σε άλλα άτομα το στόμα αποκλίνει προς τα αριστερά και σε άλλα προς τα δεξιά. Το γνώρισμα κληρονομείται με απλό μεντελικό τρόπο, με το αλληλόμορφο της απόκλισης προς στα δεξιά να είναι επικρατές και εκείνο που κωδικοποιεί την απόκλιση προς τα αριστερά να είναι υπολειπόμενο. Τα ψάρια με στόμα προς τα αριστερά επιτίθενται στο θήραμά τους πάντοτε από τα δεξιά. (Αντιλαμβάνεται κανείς γιατί, αν στρέψει την κάτω γνάθο και τα χείλη προς τα αριστερά και φανταστεί ότι δαγκώνει την αριστερή πλευρά ενός ψαριού, προσεγγίζοντας το από πίσω.) Ομοίως, τα ψάρια με στόμα προς τα δεξιά επιτίθενται πάντοτε από τα αριστερά. Τα θηράματα φυλάγονται από την επίθεση των συγκεκριμένων ψαριών



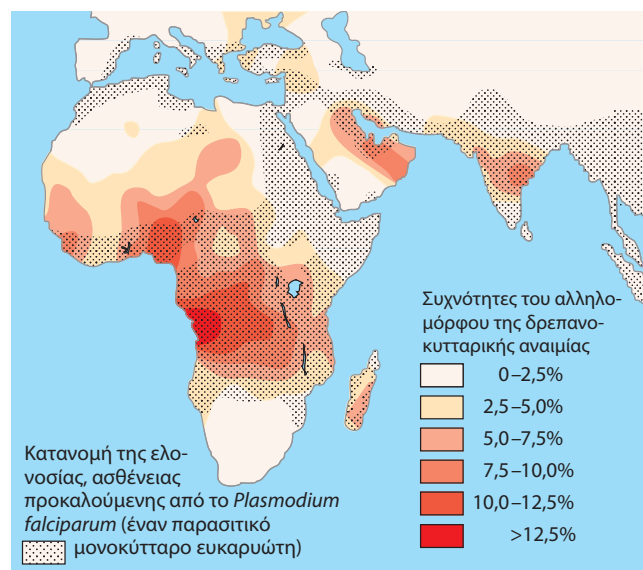
▲ Εικόνα 23.18 Συχνοεξαρτώμενη επιλογή στο λεπιοφάγο ψάρι (*Perissodus microlepis*). Ο Michio Hori, από το Πανεπιστήμιο του Κ्यοτο, στην Ιαπωνία, παρατήρησε ότι η συχνότητα των ατόμων με το στόμα προς τα αριστερά αυξομειώνεται με σταθερό ρυθμό. Σε κάθε μία από τις τρεις χρονικές περιόδους που εξετάστηκαν, τα επιτυχώς αναπαραγόμενα ενήλικα άτομα (πράσινες κουκκίδες) είχαν τον αντίθετο φαινότυπο από εκείνον που εμφάνιζαν τα άτομα με την υψηλότερη συχνότητα. Επομένως, τα άτομα με το στόμα προς τα δεξιά ευνοούνται από την επιλογή όταν η συχνότητα των ατόμων με το στόμα προς τα αριστερά είναι υψηλή, και το αντίστροφο.

Ποιο μέγεθος μέτρησαν οι ερευνητές ώστε να προσδιορίσουν τον φαινότυπο που ευνοείται από την επιλογή; Υπάρχουν κάποιες παραδοχές πίσω από την επιλογή αυτή; Εξηγήστε.

ανάλογα με τον φαινότυπο που απαντά σε υψηλότερο ποσοστό στη λίμνη. Έτσι, από έτος σε έτος, η επιλογή ευνοεί τον φαινότυπο με τη χαμηλότερη συχνότητα. Κατά συνέπεια, η συχνότητα των δύο φαινοτύπων αυξομειώνεται με την πάροδο του χρόνου και η εξισορροπιστική επιλογή (λόγω εξάρτησης από τη συχνότητα) διατηρεί τη συχνότητα κάθε φαινοτύπου στο 50% περίπου (**Εικόνα 23.18**).

Ουδέτερη ποικιλομορφία

Μεγάλο μέρος της ποικιλομορφίας του DNA στους διάφορους πληθυσμούς μάλλον έχει ελάχιστη επίδραση —ή δεν έχει καμιά— στην αναπαραγωγική επιτυχία των μελών τους, άρα δεν επηρεάζεται από τη φυσική επιλογή. Στον άνθρωπο, πολλές νουκλεοτιδικές διαφορές ανάμεσα στις μη κωδικές αλληλουχίες του DNA των διαφόρων ατόμων δεν φαίνεται να σχετίζονται με κάποιο επιλεκτικό πλεονέκτημα ή μειονέκτημα, οπότε χαρακτηρίζονται ως περιπτώσεις **ουδέτερης ποικιλομορφίας**. Ουδέτερες μπορεί να είναι και ορισμένες μεταλλάξεις που προκαλούν αλλαγές στις πρωτεΐνες. Σύμφωνα με μελέτες που έχουν γίνει στη *Drosophila*, οι μισές περίπου μεταλλάξεις που μεταβάλλουν κάποιο αμινοξύ και που μετά την εμφάνισή τους παγιώνονται έχουν από ελάχιστη έως καμία επιλεκτική επίδραση, διότι δεν επηρεάζουν σημαντικά τη λειτουργία



▲ Εικόνα 23.17 Χαρτογράφηση της ελονοσίας και του αλληλομόρφου της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας. Το αλληλόμορφο της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας εμφανίζεται με ιδιαίτερα υψηλή συχνότητα στην Αφρική. Δεν πρόκειται όμως για τη μοναδική περίπτωση πλεονεκτήματος ετεροζυγώτη που παρέχει προστασία από την ελονοσία. Σε πληθυσμούς κοντά στη Μεσόγειο Θάλασσα και στη νοτιοανατολική Ασία, όπου επίσης ενδημεί η ελονοσία, υπάρχουν αλληλόμορφα και άλλων γενετικών τόπων που ευνοούνται λόγω πλεονεκτήματος του ετεροζυγώτη.

της κωδικοποιούμενης πρωτεΐνης και την αναπαραγωγική αρμοστικότητα (βλ. Εικόνα 17.23). Με την πάροδο του χρόνου, οι συχνότητες των αλληλομόρφων που δεν επηρεάζονται από τη φυσική επιλογή μπορεί να αυξηθούν ή να μειωθούν λόγω γενετικής παρέκκλισης.

Γιατί είναι αδύνατο να προκύψουν τέλειοι οργανισμοί από τη δράση της φυσικής επιλογής;

Αν και η φυσική επιλογή οδηγεί σε προσαρμογή, η φύση βρίσκεται από παραδείγματα οργανισμών που είναι κάθε άλλο παρά «κομμένοι και ραμμένοι» για τον τρόπο ζωής τους. Αυτό συμβαίνει για διάφορους λόγους.

- 1. Η επιλογή μπορεί να δράσει μόνο σε υπάρχουσες παραλλαγές.** Η φυσική επιλογή ευνοεί μόνο τους καλύτερα προσαρμοσμένους φαινοτύπους από όσους υπάρχουν στον πληθυσμό, δηλαδή δρα σε γνωρίσματα που ίσως δεν είναι άριστα. Τα νέα αλληλόμορφα που θα προσδώσουν πλεονέκτημα στον πληθυσμό δεν εμφανίζονται κατόπιν παραγγελίας.
- 2. Η εξέλιξη υπόκειται σε ιστορικούς περιορισμούς.** Κάθε είδος φέρει από τις προγονικές του μορφές μια κληρονομιά εναλλαγής γενεών με γενετικές τροποποιήσεις. Η εξέλιξη δεν φτιάχνει κάθε νέα σύνθετη δομή εκ του μηδενός, καταργώντας την ανατομία των προγονικών μορφών, αλλά χρησιμοποιεί τις υπάρχουσες δομές και τις προσαρμόζει σε νέες καταστάσεις. Θα φανταζόταν ίσως κανείς ότι, αν ένα χερσαίο ζώο προσαρμοζόταν σε κάποιο περιβάλλον όπου η ικανότητα πτήσης προσφέρει σημαντικό πλεονέκτημα, το καλύτερο θα ήταν να αποκτήσει ένα επιπλέον ζεύγος άκρων που θα χρησίμευαν ως φτερά. Η εξέλιξη όμως δεν λειτουργεί έτσι. Δουλεύει με τα γνωρίσματα που ήδη διαθέτει ο οργανισμός. Επομένως, στα πτηνά και στις νυχτερίδες, τα φτερά προέκυψαν από ένα ζεύγος άκρων που ήδη υπήρχε και που απέκτησε νέες λειτουργίες, κατάλληλες για πτήση, κατά την εξέλιξη των οργανισμών αυτών από προγόνους με ικανότητα βάδισης.
- 3. Οι προσαρμογές είναι συχνά συμβιβαστικές.** Κάθε οργανισμός επιδίδεται σε πολλές και ποικίλες δραστηριότητες. Η φώκια, επί παραδείγματι, περνά μεγάλο μέρος του χρόνου της πάνω σε βράχια: μάλλον θα περπατούσε καλύτερα αν αντί για πτερύγια είχε πόδια. Κάτι τέτοιο, όμως, θα μείωνε την κολυμβητική της ικανότητα. Ένα άλλο παράδειγμα είναι ο άνθρωπος, που οφείλει τις τεχνικές και αθλητικές του ικανότητες στα συλληπτήρια χέρια και στα εύκαμπτα άκρα του, χαρακτηριστικά που όμως τον κάνουν ευπαθή σε διαστρέμματα, ρήξεις συνδέσμων και εξάρθρώσεις: η δομική ενίσχυση είναι μειωμένη χάριν της ευκινησίας. Στην **Εικόνα 23.19** βλέπουμε άλλο ένα παράδειγμα εξελικτικού συμβιβασμού.



▲ **Εικόνα 23.19** Εξελικτικός συμβιβασμός. Ο βάτραχος *Physalaemus pustulosus* προσελκύει συντρόφους χάρη στο δυνατό του κόσμο. Έτσι όμως προσελκύει και κάποιους ανεπιθύμητους – στη συγκεκριμένη περίπτωση μια νυχτερίδα, που ετοιμάζεται να απολαύσει το γεύμα της.

- 4. Υπάρχει αλληλεπίδραση τύχης, φυσικής επιλογής και περιβάλλοντος.** Τα τυχαία συμβάντα μπορεί να επηρεάσουν τη μετέπειτα εξελικτική ιστορία των πληθυσμών. Φέρ' ειπείν, όταν μια καταιγίδα παρασύρει έντομα ή πουλιά σε απόσταση εκατοντάδων χιλιομέτρων και τα μεταφέρει σε ένα νησί, ο άνεμος δεν μεταφέρει απαραίτητως τα πιο κατάλληλα άτομα στο νέο περιβάλλον. Επομένως, δεν είναι τα αλληλόμορφα που περιέχει η δεξαμενή γονιδίων του ιδρυτικού πληθυσμού πιο κατάλληλα για το νέο περιβάλλον απ' ό,τι τα αλληλόμορφα «που έμειναν πίσω». Επιπλέον, το περιβάλλον μιας συγκεκριμένης περιοχής μπορεί να αλλάζει απρόβλεπτα από έτος σε έτος, περιορίζοντας και πάλι τις δυνατότητες προσαρμοστικής εξέλιξης του οργανισμού στις τρέχουσες περιβαλλοντικές συνθήκες.

Αυτοί οι τέσσερις περιορισμοί δεν επιτρέπουν στην εξέλιξη να κατασκευάσει τέλειους οργανισμούς. Η φυσική επιλογή λειτουργεί επιλέγοντας το βέλτιστο μεταξύ των επιλογών που υπάρχουν. Μάλιστα, σε πολλές ατέλειες των οργανισμών που προκύπτουν από τη δράση της φυσικής επιλογής μπορούμε να διακρίνουμε στοιχεία που αποδεικνύουν τη δράση της εξέλιξης.

ΕΛΕΓΧΟΣ ΕΝΝΟΙΩΝ

23.4

1. Ποια είναι η σχετική αρμοστικότητα ενός στείρου μουλαριού; Εξηγήστε την απάντησή σας.
2. Εξηγήστε γιατί η φυσική επιλογή είναι ο μόνος εξελικτικός μηχανισμός που οδηγεί πάντα σε προσαρμοστική εξέλιξη.
3. **ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;** Έστω ότι σε κάποιον πληθυσμό τα ετερόζυγα άτομα ως προς έναν γενετικό τόπο εμφανίζουν ακραίο φαινότυπο (π.χ. μέγεθος πολύ μεγαλύτερο από τα ομόζυγα) και ότι αυτός τους προσδίδει επιλεκτικό πλεονέκτημα. Πρόκειται για μια περίπτωση κατευθύνουσας, διασπαστικής ή σταθεροποιητικής επιλογής; Εξηγήστε.

Για προτεινόμενες απαντήσεις, βλ. Παράρτημα Α.

Κεφάλαιο 23 Επανάληψη

ΣΥΝΟΨΗ ΒΑΣΙΚΩΝ ΕΝΝΟΙΩΝ

Τ Μ Η Μ Α

23.1

Οι μεταλλάξεις και η φυλετική αναπαραγωγή δημιουργούν τη γενετική ποικιλία που επιτρέπει την εξέλιξη (σ. 586-590)

- ▶ **Γενετική ποικιλία** Ο όρος γενετική ποικιλία αναφέρεται στην ποικιλομορφία που εμφανίζουν τα μέλη ενός πληθυσμού όσον αφορά διακριτούς και ποσοτικούς χαρακτήρες, αλλά και στη γεωγραφική ποικιλομορφία μεταξύ πληθυσμών.
- ▶ **Μεταλλάξεις** Τα νέα αλληλόμορφα εμφανίζονται αρχικά μέσω μεταλλάξεων. Οι περισσότερες μεταλλάξεις είναι επιβλαβείς για τον οργανισμό ή δεν ασκούν καμιά επίδραση σε αυτόν. Ωστόσο, ορισμένες ενδέχεται να είναι επωφελείς.
- ▶ **Φυλετική αναπαραγωγή** Στους οργανισμούς που αναπαράγονται φυλετικά, οι περισσότερες γενετικές διαφορές μεταξύ ατόμων προκύπτουν από τον επιχιασμό, τον ανεξάρτητο συνδυασμό των χρωμοσωμάτων και τη γονιμοποίηση.

Τ Μ Η Μ Α

23.2

Μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε την εξίσωση Hardy-Weinberg για να διαπιστώσουμε αν ένας πληθυσμός εξελίσσεται (σ. 590-594)

- ▶ **Γονιδιακές δεξαμενές και συχνότητες αλληλομόρφων** Ως πληθυσμός ορίζεται μια ομάδα οργανισμών του ίδιου είδους που ζουν σε συγκεκριμένη περιοχή. Η γονιδιακή δεξαμενή ενός πληθυσμού αποτελείται από το σύνολο των αλληλομόρφων του.
- ▶ **Η αρχή Hardy-Weinberg** Σύμφωνα με την αρχή Hardy-Weinberg, οι συχνότητες των αλληλομόρφων και των γονοτύπων σε έναν πληθυσμό παραμένουν σταθερές, εφόσον ο πληθυσμός έχει μεγάλο μέγεθος, οι διασταυρώσεις μεταξύ των μελών του είναι τυχαίες, οι μεταλλάξεις είναι αμελητέες, δεν υπάρχει γονιδιακή ροή και δεν ασκείται φυσική επιλογή. Σε έναν τέτοιο πληθυσμό, αν p και q είναι οι συχνότητες των δύο μοναδικών πιθανών αλληλομόρφων συγκεκριμένου γενετικού τύπου, τότε η συχνότητα του ενός ομόζυγου γονοτύπου είναι p^2 , του άλλου είναι q^2 , ενώ η συχνότητα του ετερόζυγου γονοτύπου είναι $2pq$.

Τ Μ Η Μ Α

23.3

Η φυσική επιλογή, η γενετική παρέκκλιση και η γονιδιακή ροή μπορούν να αλλάξουν τις συχνότητες των αλληλομόρφων σε έναν πληθυσμό (σ. 594-599)

- ▶ **Φυσική επιλογή** Η διαφορική αναπαραγωγική επιτυχία των μελών ενός πληθυσμού έχει ως αποτέλεσμα ορισμένα αλληλόμορφα να κληροδοτούνται στην επόμενη γενεά σε υψηλότερο ποσοστό απ' ό,τι άλλα.

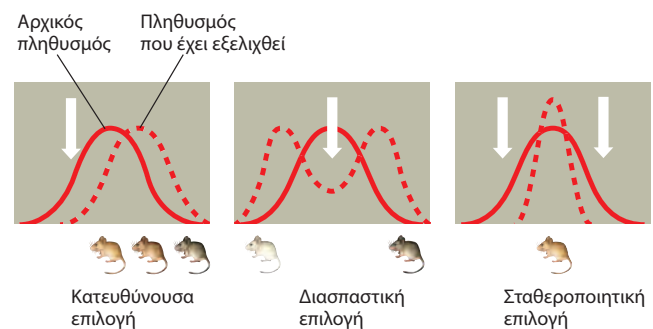
- ▶ **Γενετική παρέκκλιση** Οι τυχαίες αυξομειώσεις των συχνοτήτων των αλληλομόρφων από γενεά σε γενεά τείνουν να μειώσουν τη γενετική ποικιλότητα.
- ▶ **Γονιδιακή ροή** Η ανταλλαγή γονιδίων μεταξύ πληθυσμών τείνει, με την πάροδο του χρόνου, να μειώσει τις διαφορές που υπάρχουν μεταξύ τους.

Τ Μ Η Μ Α

23.4

Η φυσική επιλογή είναι ο μόνος μηχανισμός που προκαλεί πάντα προσαρμοστική εξέλιξη (σ. 599-605)

- ▶ **Εξετάζοντας τη φυσική επιλογή από κοντά** Ένας οργανισμός είναι καλύτερα προσαρμοσμένος από κάποιον άλλο αν αφήνει περισσότερους γόνιμους απογόνους από εκείνον. Η φυσική επιλογή δρα με τρεις τρόπους, που διαφέρουν μεταξύ τους ως προς την επίδραση που ασκούν στον φαινότυπο:



- ▶ **Ο θεμελιώδης ρόλος της φυσικής επιλογής στην προσαρμοστική εξέλιξη** Η φυσική επιλογή αυξάνει τις συχνότητες των αλληλομόρφων που ευνοούν την επιβίωση και την αναπαραγωγή του οργανισμού, καθιστώντας τον έτσι πιο κατάλληλο για το περιβάλλον του.
- ▶ **Φυλετική επιλογή** Η φυλετική επιλογή οδηγεί στην εξέλιξη δευτερευόντων χαρακτηριστικών, τα οποία προσδίδουν στα άτομα πλεονεκτήματα που αφορούν τη διασταύρωση.
- ▶ **Διατήρηση της γενετικής ποικιλίας** Στους διπλοειδείς οργανισμούς υπάρχει ένα απόθεμα ποικιλομορφίας υπό τη μορφή υπολειπόμενων αλληλομόρφων που βρίσκονται σε ετερόζυγη κατάσταση και δεν εκδηλώνονται στον φαινότυπο. Ένας άλλος παράγοντας που συμβάλλει στη διατήρηση της γενετικής ποικιλίας είναι η εξισορροπιστική επιλογή.
- ▶ **Γιατί είναι αδύνατο να προκύψουν τέλει οργανισμοί από τη δράση της φυσικής επιλογής;** Η φυσική επιλογή δεν μπορεί να δράσει παρά μόνο σε παραλλαγές που ήδη υπάρχουν. Οι δομές προκύπτουν από τροποποίηση της ανατομίας των προγονικών μορφών, οι προσαρμογές είναι συχνά συμβιβαστικές και υπάρχει αλληλεπίδραση μεταξύ τύχης, φυσικής επιλογής και περιβάλλοντος.

ΕΛΕΓΕΤΕ ΤΙΣ ΓΝΩΣΕΙΣ ΣΑΣ

ΕΡΩΤΗΣΕΙΣ ΑΥΤΟΑΞΙΟΛΟΓΗΣΗΣ

- Σε έναν πληθυσμό *Drosophila* υπάρχει ένα γονίδιο με δύο αλληλόμορφα, τα *A1* και *A2*. Διαπιστώνεται ότι το 70% των γαμετών που παράγονται στον πληθυσμό περιέχουν το αλληλόμορφο *A1*. Αν ο πληθυσμός βρίσκεται σε ισορροπία Hardy-Weinberg, τι ποσοστό των μελών του πληθυσμού φέρουν και τα δύο αλληλόμορφα;
 - 0,7
 - 0,49
 - 0,21
 - 0,42
 - 0,09
- Ο πληθυσμός 1 αποτελείται από 40 άτομα που έχουν όλα γονότυπο *A1A1*. Ο πληθυσμός 2 αποτελείται από 25 άτομα που έχουν όλα γονότυπο *A2A2*. Έστω ότι οι δύο πληθυσμοί βρίσκονται σε μεγάλη απόσταση μεταξύ τους και ότι οι συνθήκες στα περιβάλλοντα όπου ζουν είναι παραπλήσιες. Με βάση τις πληροφορίες που δίνουμε, η παρατηρούμενη γενετική ποικιλία αποτελεί πιθανότατα μια περίπτωση
 - γενετικής παρέκκλισης.
 - γονιδιακής ροής.
 - διασπαστικής επιλογής.
 - διακριτής ποικιλομορφίας.
 - κατευθύνουσας εξέλιξης.
- Η φυσική επιλογή μεταβάλλει τις συχνότητες των αλληλομόρφων επειδή ορισμένοι/-ες/-α _____ επιβιώνουν και αναπαράγονται με μεγαλύτερη επιτυχία απ' ό,τι άλλοι/-ες/-α.
 - αλληλόμορφα
 - γενετικοί τόποι
 - γονιδιακές δεξαμενές
 - είδη
 - άτομα
- Κανένα άτομο δεν είναι γενετικά πανομοιότυπο με κάποιο άλλο, με εξαίρεση τους μονοζυγωτικούς διδύμους. Κύριο αίτιο γενετικής ποικιλομορφίας στον άνθρωπο είναι
 - οι νέες μεταλλάξεις που συνέβησαν στην προηγούμενη γενεά.
 - η ανακατανομή των αλληλομόρφων κατά τη φυλετική αναπαραγωγή.
 - η γενετική παρέκκλιση λόγω μικρού μεγέθους του πληθυσμού.
 - η γεωγραφική ποικιλομορφία στον πληθυσμό.
 - οι περιβαλλοντικές επιδράσεις.
- Όσα χελιδόνια έχουν φτερά μεσαίου μεγέθους επιβιώνουν καλύτερα στις έντονες καταιγίδες από εκείνα με μακρύτερα ή βραχύτερα φτερά. Πρόκειται για μια περίπτωση
 - φαινομένου της στενωπού.
 - σταθεροποιητικής επιλογής.
 - συχνοεξαρτώμενης επιλογής.
 - ουδέτερης ποικιλομορφίας.
 - διασπαστικής επιλογής.

Για τις απαντήσεις των ερωτήσεων αυτοαξιολόγησης, βλ. Παράρτημα Α.

ΣΥΣΧΕΤΙΣΗ ΜΕ ΤΗΝ ΕΞΕΛΙΞΗ

ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΗ ΑΝΑΖΗΤΗΣΗ

- ΣΧΕΔΙΑΣΤΕ!** Οι επιστήμονες Richard Koehn του Πολιτειακού Πανεπιστημίου της Νέας Υόρκης, στο Stony Brook, και Thomas Hilbish του Πανεπιστημίου της Νότιας Καρολίνας μελέτησαν τη γενετική ποικιλία του θαλάσσιου μυδιού *Mytilus edulis* στην περιοχή του Long Island της Νέας Υόρκης. Μέτρησαν τη συχνότητα που εμφανίζει ένα συγκεκριμένο αλληλόμορφο κάποιου ενζύμου που συμμετέχει στη ρύθμιση της εσωτερικής ισορροπίας αλάτων-νερού του οργανισμού, το *lap*⁹⁴. Λήψη δειγμάτων έγινε στα Στενά του Long Island, όπου η αλατότητα παρουσιάζει πολλές διακυμάνσεις, και κατά μήκος των ακτών προς την ανοικτή θάλασσα, όπου η αλατότητα είναι σταθερή. Τα σχετικά δεδομένα παρουσιάστηκαν από τους ερευνητές υπό μορφή κυκλικών ή δισκοειδών διαγραμμάτων («πίτες»).



Κατασκευάστε έναν πίνακα δεδομένων για τις 11 θέσεις δειγματοληψίας, υπολογίζοντας τη συχνότητα του *lap*⁹⁴ από τα κυκλικά διαγράμματα. (Υπόδειξη: Για να υπολογίσετε το ποσοστό που αντιστοιχεί σε κάθε διαφορετικά σκιασμένη περιοχή, φανταστείτε κάθε κυκλικό διάγραμμα σαν το «καντράν» ενός ρολογιού.) Κατόπιν παραστήστε γραφικά τις συχνότητες στις θέσεις 1-8 για να δείξετε πώς μεταβάλλεται η συχνότητα του αλληλομόρφου με την αύξηση της αλατότητας στα Στενά του Long Island (από τα ΝΔ προς τα ΒΑ). Συγκρίνετε τα δεδομένα των θέσεων 9-11 με τα δεδομένα των θέσεων μέσα στα Στενά.

Ερμηνεύστε τα πρότυπα που παρατηρείτε στα δεδομένα και διατυπώστε μια υπόθεση που να εξηγεί τις ακόλουθες παρατηρήσεις: (1) το αλληλόμορφο *lap*⁹⁴ βοηθά τα μύδια στο να ρυθμίζουν την ωσμωτική ισορροπία τους σε νερά με υψηλή συγκέντρωση

αλάτων, αλλά η χρήση του είναι ασύμφορη σε νερά χαμηλότερης αλατότητας· και (2) οι προνύμφες των μυδιών διανύουν μεγάλες αποστάσεις πριν την εγκατάστασή στους βράχους όπου θα αναπτυχθούν προς ενήλικα άτομα.

ΕΠΙΣΤΗΜΗ, ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΚΟΙΝΩΝΙΑ

8. Σε τι βαθμό αποφεύγουν τη επίδραση της φυσικής επιλογής οι άνθρωποι που ζουν σε τεχνολογικά προηγμένες κοινωνίες; Αιτιολογήστε την απάντησή σας.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 23

Ερωτήσεις εικόνων

Εικόνα 23.7 Οι προβλεπόμενες συχνότητες είναι 36% $C^R C^R$, 48% $C^R C^W$ και 16% $C^W C^W$.

Εικόνα 23.12 Αν συνέβαινε μια τέτοια αλλαγή στους ανέμους που επικρατούν τοπικά, θα αυξανόταν η μεταφορά αλληλομόρφων (γονιδιακή ροή) από τα φυτά που ζουν κοντά στο ορυχείο προς τα φυτά που ζουν στη θέση που δείχνει το βέλος. Επομένως, η αλλαγή θα οδηγούσε πιθανότατα σε αύξηση του δείκτη αντοχής στον χαλκό στα φυτά της συγκεκριμένης θέσης.

Εικόνα 23.16 Γονιμοποιώντας τα ωάρια του ίδιου θηλυκού με σπερματοζωάρια τόσο αρσενικών SC όσο και αρσενικών LC, μπορούμε να συγκρίνουμε άμεσα την επίδραση της συμβολής κάθε αρσενικού στην επόμενη γενεά, αφού και στις δύο ομάδες απογόνων η συμβολή της μητέρας είναι ίδια. Έτσι απομονώνουμε την επίδραση του αρσενικού γονέα, κάτι που μας επιτρέπει να βγάλουμε συμπεράσματα όσον αφορά τις διαφορές της γενετικής «ποιότητας» μεταξύ των αρσενικών SC και των LC.

Εικόνα 23.18 Οι ερευνητές μέτρησαν το ποσοστό των επιτυχώς αναπαραγόμενων ενήλικων επί του πληθυσμού των αναπαραγόμενων ενήλικων ατόμων που εμφανίζει τον κάθε φαινότυπο. Αυτή η προσέγγιση για τον προσδιορισμό του φαινοτύπου που ευνοείται από την επιλογή στηρίζεται σε δύο παραδοχές: στο ότι η αναπαραγωγή συνιστά επαρκή ένδειξη της σχετικής αρμοστικότητας (σε σύγκριση π.χ. με τη μέτρηση του αριθμού των αυγών που γεννιούνται ή των απογόνων που εκκολάπτονται) και στο ότι ο φαινότυπος του στόματος είναι ο παράγοντας που κατά κύριο λόγο καθορίζει την αναπαραγωγική ικανότητα των ψαριών.

Έλεγχος εννοιών 23.1

1. (α) Σε έναν πληθυσμό, οι γενετικές διαφορές μεταξύ των ατόμων προσφέρουν την πρώτη ύλη πάνω στην οποία μπορούν να δράσουν η φυσική επιλογή και άλλοι μηχανισμοί. Χωρίς τις διαφορές αυτές, οι συχνότητες των αλληλομόρφων δεν θα μεταβάλλονταν με την πάροδο του χρόνου, άρα ο πληθυσμός δεν θα εξελισσόταν. (β) Γενετική ποικιλομορφία μεταξύ πληθυσμών μπορεί να προκύψει μέσω φυσικής επιλογής, εάν αυτή ευνοήσει διαφορετικά αλληλόμορφα σε διαφορετικούς πληθυσμούς. Κάτι τέτοιο μπορεί π.χ. να συμβεί όταν οι πληθυσμοί έρχονται αντιμέτωποι με διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες. Γενετική ποικιλομορφία μεταξύ πληθυσμών μπορεί να προκύψει και μέσω γενετικής παρέκκλισης, όταν οι γενετικές διαφορές ανάμεσα στους πληθυσμούς είναι επιλεκτικά ουδέτερες. 2. Πολλές μεταλλάξεις γίνονται σε σωματικά κύτταρα, τα οποία δεν παράγουν γαμέτες, οπότε χάνονται με τον θάνατο του οργανισμού. Από τις μεταλλάξεις που συμβαίνουν σε κυτταρικές σειρές οι οποίες παράγουν γαμέτες, πολλές δεν ασκούν φαινοτυπική επίδραση πάνω στην οποία να μπορεί να δράσει η φυσική επιλογή. Άλλες έχουν επιβλαβή επίδραση, άρα η συχνότητά τους δεν αυξάνεται, ιδίως μειώνουν την αναπαραγωγική επιτυχία των ατόμων που τις φέρουν. 3. Η γενετική ποικιλομορφία του (είτε μετρίεται σε επίπεδο γονιδίων είτε σε επίπεδο νουκλεοτιδικών αλληλουχιών) μάλλον θα μειωνόταν με την πάροδο του χρόνου. Κατά τη μείωση προκύπτουν πολλοί νέοι συνδυασμοί αλληλομόρφων, εξαιτίας του επιχιασμού και της ανεξάρτητης κατανομής των χρωμοσωμάτων. Επιπλέον, σε έναν πληθυσμό υπάρχει τεράστιος αριθμός πιθανών διασταυρώσεων και η γονιμοποίηση φέρνει κοντά τους γαμέτες ατόμων με διαφορετικό γενετικό υπόβαθρο. Έτσι, μέσω του επιχιασμού, της ανεξάρτητης κατανομής των χρωμοσωμάτων και της γονιμοποίησης, η φυλετική αναπαραγωγή ανακατανέμει τα αλληλόμορφα, δημιουργώντας νέους συνδυασμούς σε κάθε γενεά. Χωρίς τη φυλετική αναπαραγωγή, οι νέες πηγές γενετικής ποικιλομορφίας θα μειώνονταν, με αποτέλεσμα να μειώνεται μαζί τους και η συνολική γενετική ποικιλομορφία του πληθυσμού.

Έλεγχος εννοιών 23.2

1. 750. Οι μισοί γενετικοί τόποι (250) είναι σταθεροί, πράγμα που σημαίνει ότι υπάρχει μόνο ένα αλληλόμορφο για τον καθένα: $250 \times 1 = 250$. Υπάρχουν τουλάχιστον δύο αλληλόμορφα για τους άλλους γενετικούς τόπους: $250 \times 2 = 500$. $250 + 500 = 750$. 2. $p^2 + 2pq$. Το p^2 αντιστοιχεί στα ομόζυγα άτομα που έχουν δύο αλληλόμορφα A, ενώ το

$2pq$ αντιστοιχεί στα ετερόζυγα άτομα με ένα αλληλόμορφο A. 3. Ο πληθυσμός περιλαμβάνει 120 άτομα, άρα περιέχει 240 αλληλόμορφα. Από αυτά, τα 124 είναι A (32 από τα 16 άτομα AA και 92 από τα 92 άτομα Aa). Επομένως, η συχνότητα του αλληλομόρφου A είναι $p = 124/240 = 0,52$. Ως εκ τούτου, η συχνότητα του αλληλομόρφου a είναι $q = 0,48$. Με βάση την εξίσωση Hardy-Weinberg, αν δεν εξελισσόταν ο πληθυσμός, η συχνότητα του γονοτύπου AA θα ήταν $p^2 = 0,52 \times 0,52 = 0,27$, η συχνότητα του γονοτύπου Aa θα ήταν $2pq = 2 \times 0,52 \times 0,48 = 0,5$ και η συχνότητα του γονοτύπου aa θα ήταν $q^2 = 0,48 \times 0,48 = 0,23$. Οι παραπάνω αναμενόμενες γονοτυπικές συχνότητες μας οδηγούν στην πρόβλεψη ότι σε έναν πληθυσμό 120 ατόμων θα υπήρχαν 32 άτομα AA ($0,27 \times 120$), 60 άτομα Aa ($0,5 \times 120$) και 28 άτομα aa ($0,23 \times 120$). Οι πραγματικοί αριθμοί στον πληθυσμό (16 AA, 92 Aa και 12 aa) αποκλίνουν από τις προβλέψεις αυτές (υπάρχουν λιγότερα ομόζυγα και περισσότερα ετερόζυγα από το αναμενόμενο). Αυτό δείχνει πως ο πληθυσμός δεν βρίσκεται σε ισορροπία Hardy-Weinberg, κατά συνέπεια εξελίσσεται.

Έλεγχος εννοιών 23.3

1. Η φυσική επιλογή είναι πιο «προβλέψιμη» διότι μεταβάλλει τις συχνότητες των αλληλομόρφων με μη τυχαίο τρόπο: Τείνει να αυξήσει τη συχνότητα των αλληλομόρφων που αυξάνουν την αναπαραγωγική επιτυχία του οργανισμού στο περιβάλλον όπου ζει και να μειώσει τη συχνότητα των αλληλομόρφων που μειώνουν την αναπαραγωγική του επιτυχία. Η συχνότητα των αλληλομόρφων που δέχονται την επίδραση της γενετικής παρέκκλισης αυξάνεται ή μειώνεται με βάση τον παράγοντα «τύχη» και μόνο, είτε αυτά προσφέρουν πλεονέκτημα στον οργανισμό είτε όχι. 2. Η γενετική παρέκκλιση οφείλεται σε τυχαία συμβάντα που προκαλούν διακύμανση στις συχνότητες των αλληλομόρφων από γενεά σε γενεά. Σε έναν πληθυσμό, η διεργασία αυτή τείνει να μειώσει τη γενετική ποικιλία με την πάροδο του χρόνου. Γονιδιακή ροή είναι η ανταλλαγή αλληλομόρφων μεταξύ πληθυσμών, διεργασία που μπορεί να εισαγάγει νέα αλληλόμορφα σε έναν πληθυσμό και επομένως να αυξήσει τη γενετική ποικιλία του (αν και σε μικρό βαθμό, καθώς οι ρυθμοί της γονιδιακής ροής είναι συνήθως χαμηλοί). 3. Η επιλογή δεν παίζει σημαντικό ρόλο σε αυτό τον γενετικό τόπο. Επιπλέον, οι πληθυσμοί έχουν αρκετά μεγάλο μέγεθος, άρα η επίδραση της γενετικής παρέκκλισης δεν θα είναι έντονη. Η γονιδιακή ροή λαμβάνει χώρα μέσω της μεταφοράς γύρης και σπόρων. Επομένως, οι συχνότητες αλληλομόρφων και γονοτύπων στους πληθυσμούς αυτούς θα τείνουν να εξισωθούν με την πάροδο του χρόνου, λόγω της ροής των γονιδίων.

Έλεγχος εννοιών 23.4

1. Μηδέν, επειδή η αρμοστικότητα έχει να κάνει με την αναπαραγωγική συμβολή στην επόμενη γενεά και ένα στείρο μουλάρι δεν μπορεί να δώσει απογόνους. 2. Η ροή γονιδίων και η γενετική παρέκκλιση μπορούν επίσης να αυξήσουν τη συχνότητα ευνοϊκών αλληλομόρφων σε έναν πληθυσμό, μπορούν όμως και να μειώσουν τη συχνότητα των ευνοϊκών αλληλομόρφων ή να αυξήσουν τη συχνότητα των επιβλαβών αλληλομόρφων. Μόνο η φυσική επιλογή οδηγεί πάντα σε αύξηση της συχνότητας αλληλομόρφων που βελτιώνουν την πιθανότητα επιβίωσης ή αναπαραγωγής. Έτσι, η φυσική επιλογή είναι ο μόνος μηχανισμός που προκαλεί πάντα προσαρμοστική εξέλιξη. 3. Οι τρεις τύποι φυσικής επιλογής (κατευθύνουσα, σταθεροποιητική και διασπαστική) ορίζονται ως προς το επιλεκτικό πλεονέκτημα διαφορετικών φαινοτύπων, όχι διαφορετικών γονοτύπων. Έτσι, ο τύπος επιλογής στον οποίο ανήκει το πλεονέκτημα του ετεροζυγώτη εξαρτάται από τον φαινότυπο των ετερόζυγων ατόμων. Στο ερώτημα αυτό, επειδή τα ετερόζυγα άτομα έχουν πιο ακραίο φαινότυπο από τα δύο ομόζυγα, το πλεονέκτημα του ετεροζυγώτη αποτελεί περίπτωση κατευθύνουσας επιλογής.

Ερωτήσεις αυτοαξιολόγησης

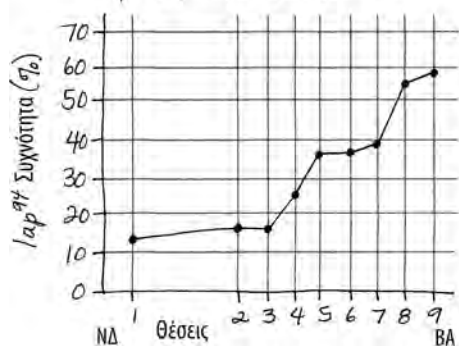
1. δ 2. α 3. ε

4. β 5. β

7. Η συχνότητα του αλληλομόρφου lap^{94} σχηματίζει ένα κλινές: μειώνεται καθώς μετακινούμαστε από τα ΝΔ προς τα ΒΑ κατά μήκος των Στενών του Long Island.

Θέση	1	2	3	4	5	6
$lap^{94}\%$	13	16	16	25	36	37

Θέση	7	8	9	10	11
$lap^{94}\%$	39	55	59	59	59



Μια υπόθεση η οποία εξηγεί το κλινές, αλλά και τις παρατηρήσεις που αναφέρονται, είναι ότι το κλινές διατηρείται χάρη στην αλληλεπίδραση επιλογής-γονιδιακής ροής. Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή, στο νοτιοδυτικό τμήμα των Στενών του Long Island η αλατότητα είναι σχετικά χαμηλή και το αλληλόμορφο lap^{94} υφίσταται έντονη αρνητική επίδραση της φυσικής επιλογής. Όσο κινούμαστε προς τα βορειοανατολικά, προς τον ανοικτό ωκεανό, όπου η αλατότητα είναι σχετικά υψηλή, η επιλογή ευνοεί την υψηλή συχνότητα του αλληλομόρφου lap^{94} . Ωστόσο, επειδή οι προνύμφες των μυδιών διασπείρονται σε μεγάλες αποστάσεις, η γονιδιακή ροή εμποδίζει την παγίωση του αλληλομόρφου lap^{94} στον ανοικτό ωκεανό ή τον μηδενισμό της συχνότητάς του στο νοτιοδυτικό τμήμα των Στενών.