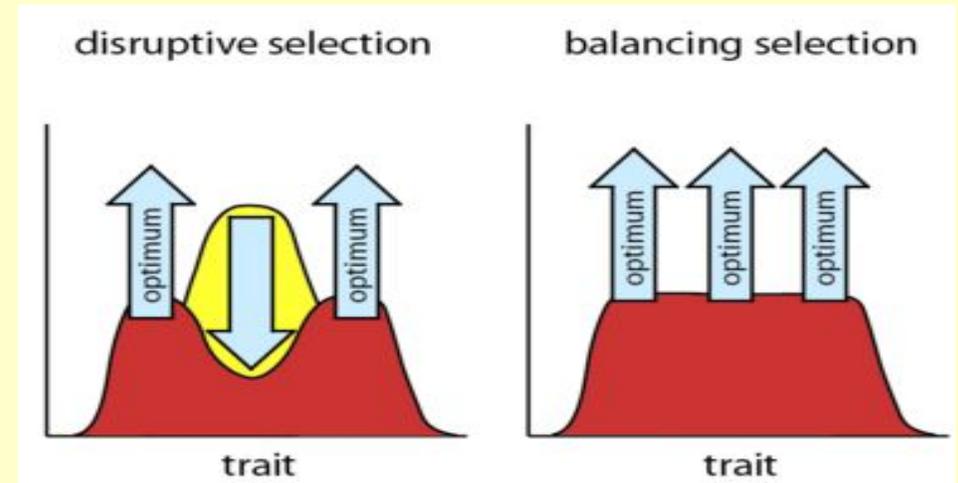


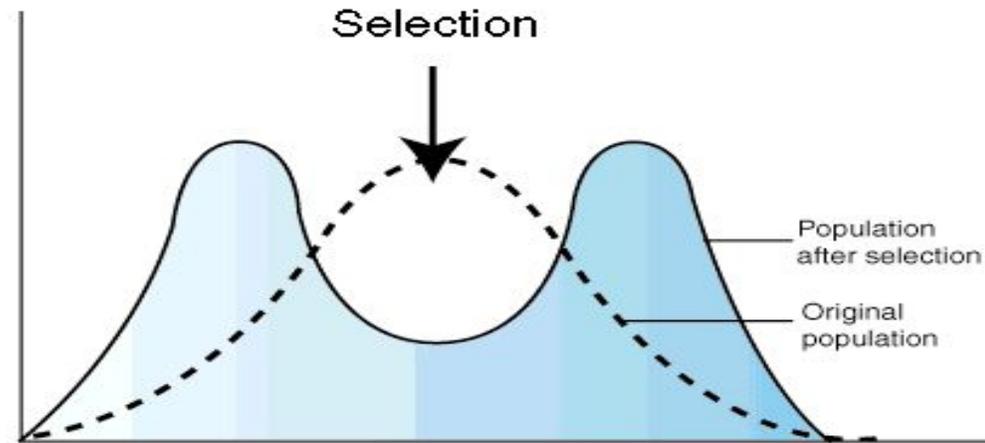
# Балансирующий отбор

Комплекс различных селективных процессов, которые поддерживают, повышают или регулируют генетическую изменчивость, большая часть которой благоприятна.

- Дизруптивный отбор
- Диверсифицирующий отбор
- Отбор на гетерозиготность
- Обратный частотно-зависимый отбор
- Плотностно-зависимый отбор



Дизруптивный отбор считался Дарвином главной причиной видообразования.  
Но тут Дарвин оказался неправ.



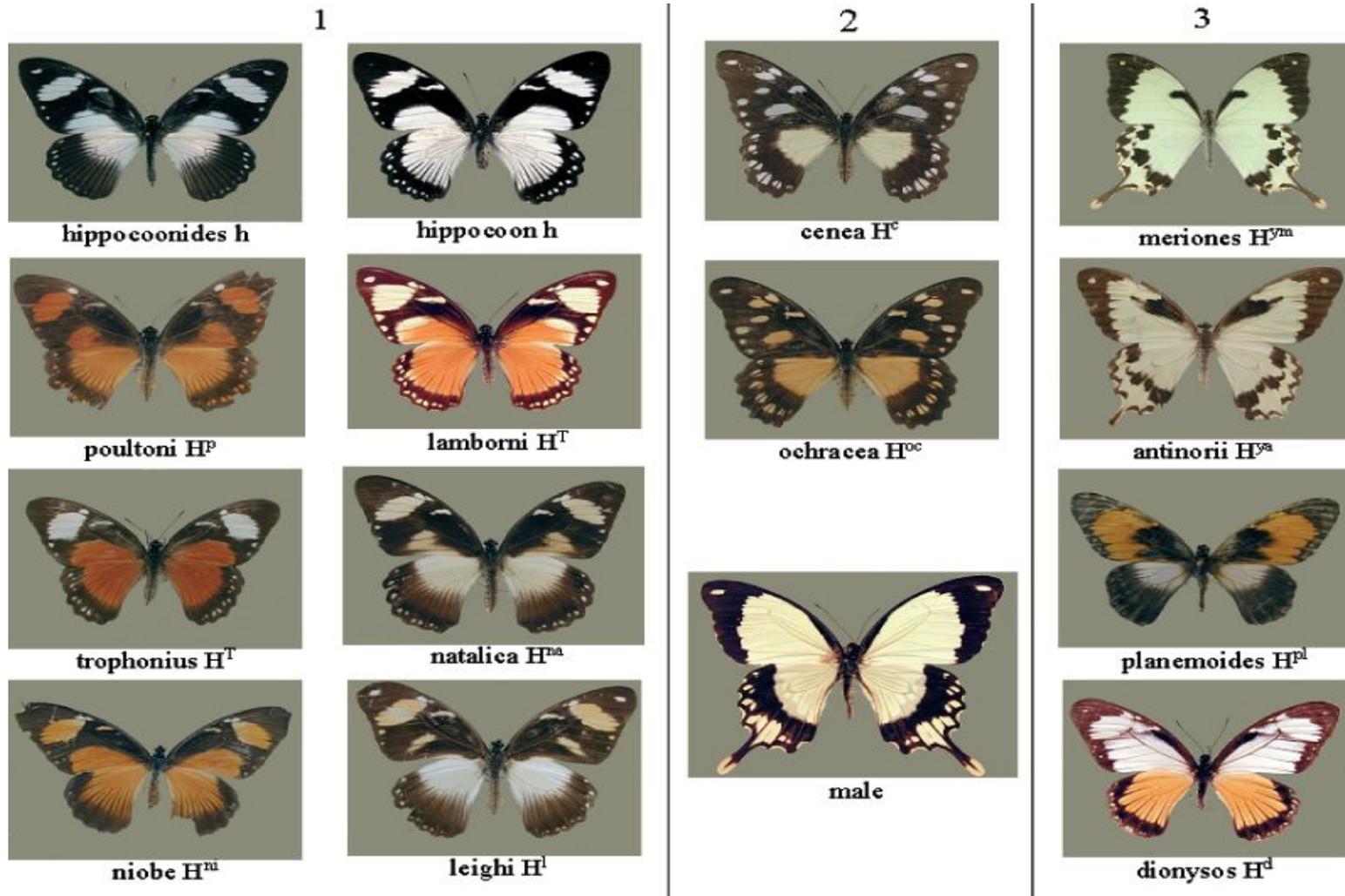
Female mimics  
an unpalatable  
species



Male or Female  
is palatable and  
does not mimic  
any unpalatable  
species



Female mimics  
a different  
unpalatable  
species



Самки, гомозиготные по разным аллелям «супергена» окраски

## Балансирующий отбор



«черная» форма  
(обладает преимуществом при  
спаривании)



«красная» форма  
(обладает преимуществом при  
выживании на зимовках)

Timofeeff-Ressovsky, 1940 (*Biol. Zbl.*)

## Частотно-зависимый отбор

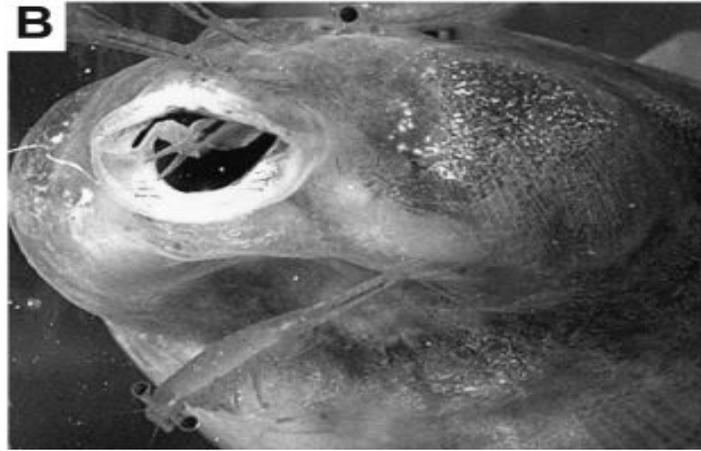
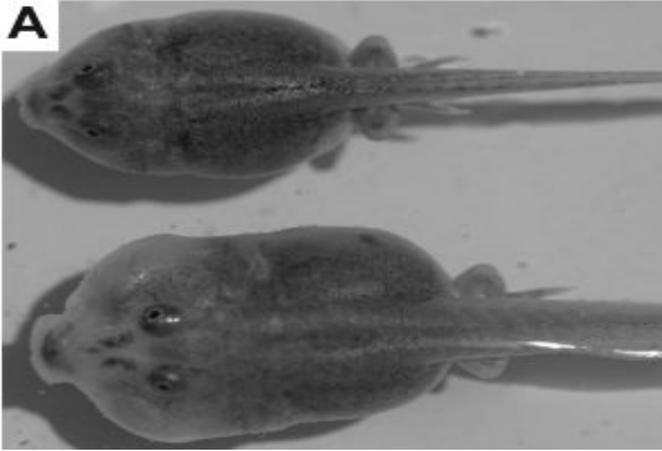
При низком числе сильных петухов они получают преимущество при спаривании



Которое пропадает по мере того, как их число в популяции растет

Кайданов, 1966 (*ЖОБ*)

# Дизруптивный отбор



На рисунке А изображены две формы головастика *Spea* : детритофаг (сверху) и хищная (снизу) питается креветками



Головастики, приспособленные к питанию на одном из двух распространённых источников пищи (креветки и детрит), обладают преимуществом над промежуточными формами

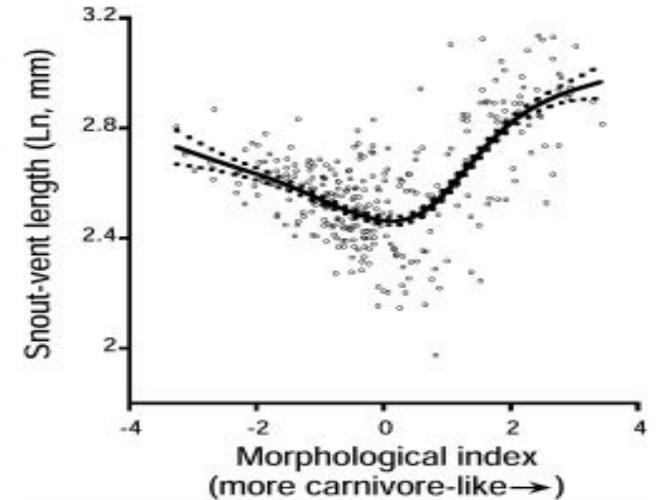
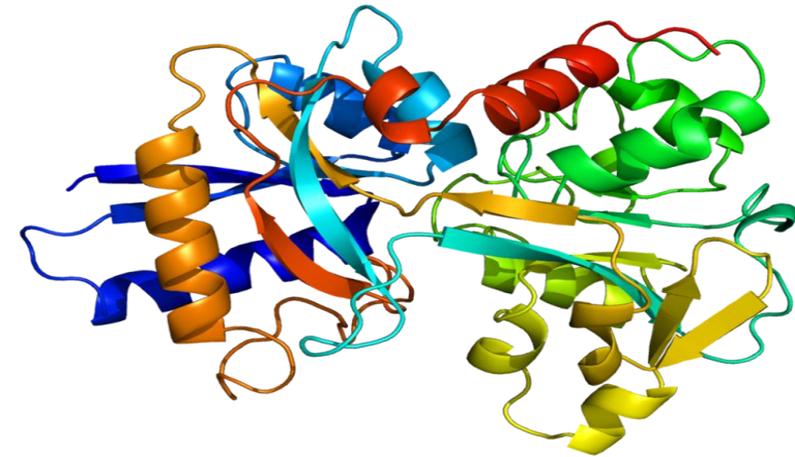


График зависимости длины тела лягушки от выраженности типа питания её головастика

# Отбор на гетерозиготность

*Columbia livia*.

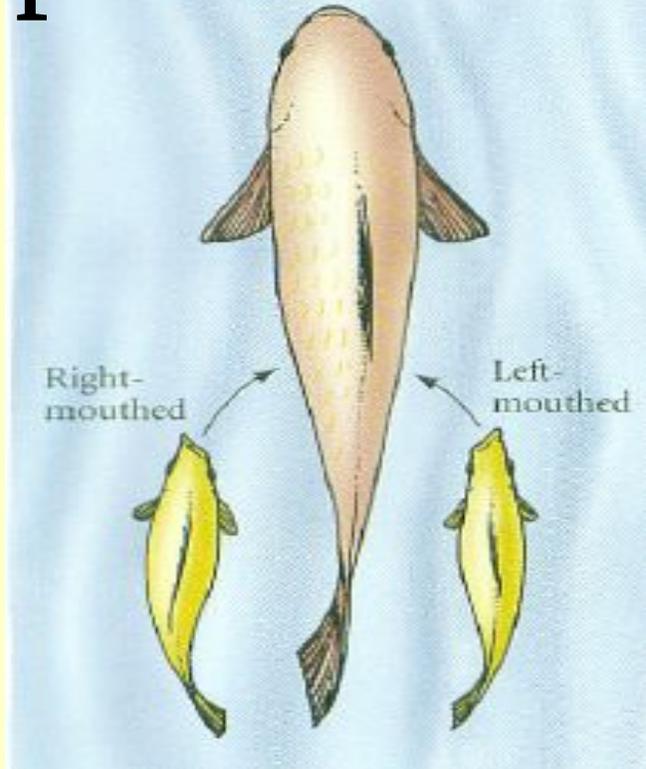
Гетерозиготы по двум самым распространённым аллелям трансферрина *TFa* и *TFb* менее подвержены бактериальным инфекциям и обладают большей яйценоскостью



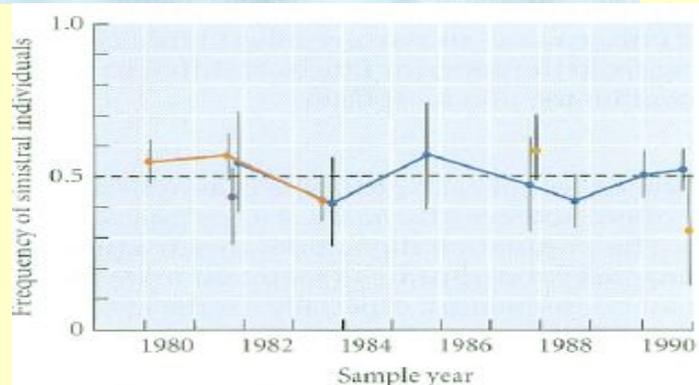
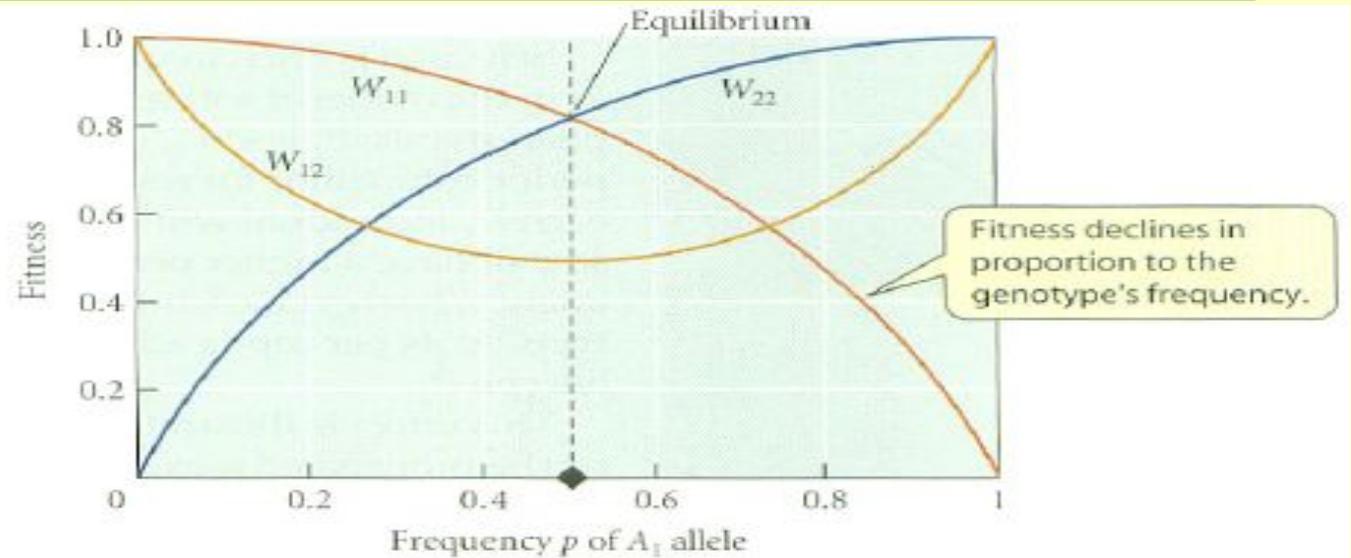
Трансферрин — главный белок-переносчик железа в плазме крови.

Frelinger, 1971

# Обратный частотно-зависимый отбор



Зависимость приспособленности от частоты аллеля при обратном частотно-зависимом отборе

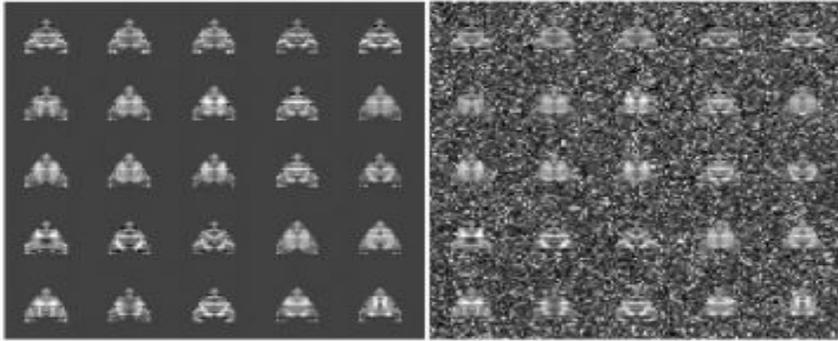


*Perissodus microlepis*

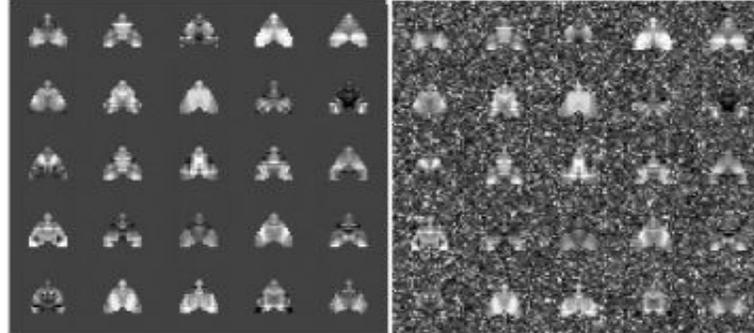
Равновесие между формами с правым и левым ртом: при высокой частоте одной из них преимущество получает другая

# Плотностно-зависимый отбор

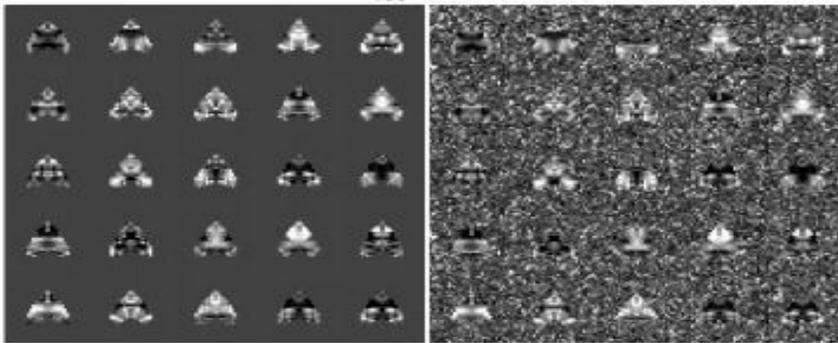
**a** Parental population ( $P_0$ )



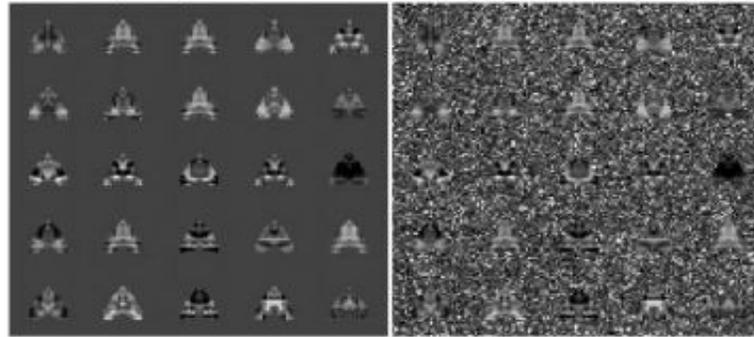
**c** Non-selected controls ( $F_{100}$ )



**b** Experimental results ( $F_{100}$ )



**d** Frequency-independent controls ( $F_{100}$ )



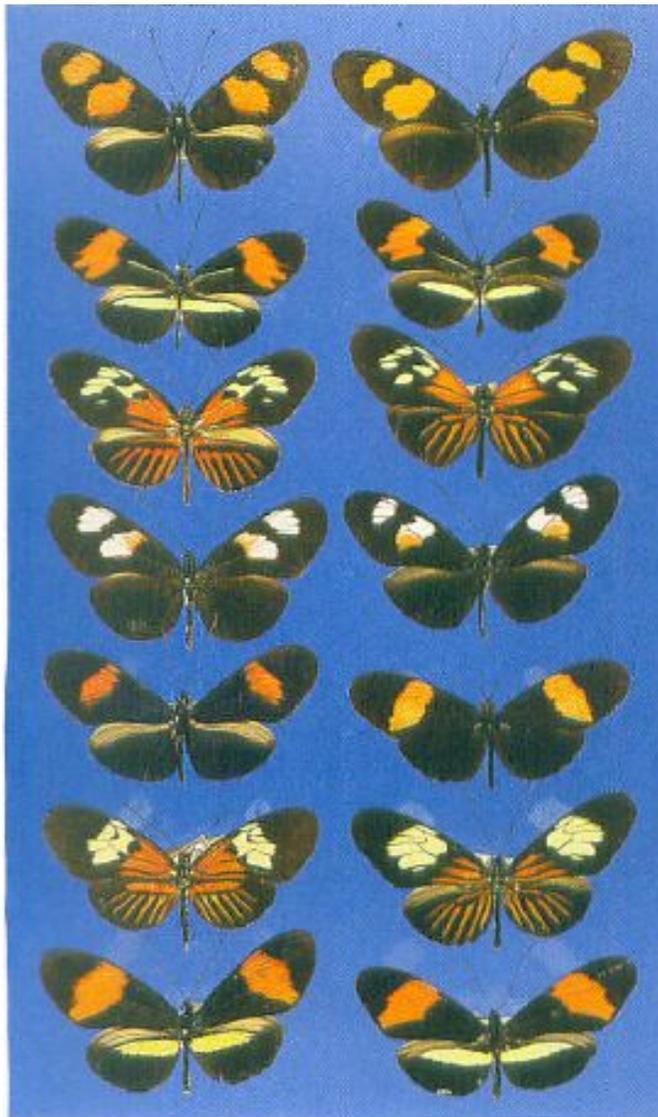
*Catocala* (Ленточницы)

Эксперимент по отбору (Bond, 2002) на криптическую окраску с помощью голубых соек. При отборе по единичным особям фенотипическое разнообразие было ниже, чем при отборе в группе.



# Положительный частотно-зависимый отбор

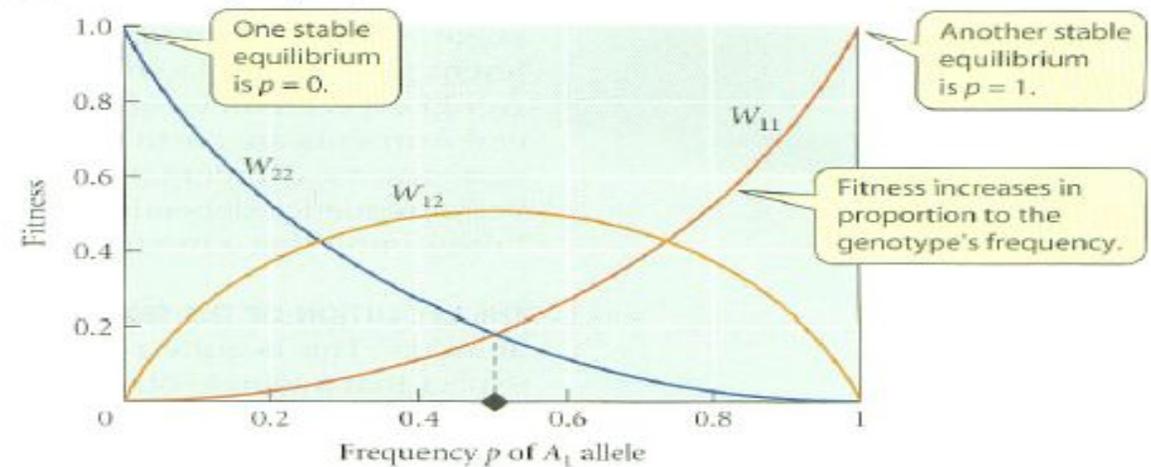
Зависимость приспособленности от частоты аллеля при положительном частотно-зависимом отборе



*Heliconius melpomene*

*Heliconius erato*

(B) Positive frequency-dependent selection



В каждой из географических рас бабочек *Heliconius* свой устоявшийся паттерн окраски, по которому его распознают местные птицы. Иммигрантов из других рас птицы не распознают как несъедобных. Гибридная зона между расами очень мала.



Для начала – откуда взялось половое размножение.

Оно появилось 2 миллиарда лет назад, вместе с возникновением эукариот. Прокариоты размножались только бесполом путем.

Сначала появились брачные классы. Они есть у грибов, водорослей и инфузорий. Все гаметы равного размера (изогамия), но соединиться могут лишь гаметы разных классов.

У инфузорий встречается до 40 брачных классов.

Если один класс начинает делать более крупные гаметы, число классов сокращается до 2.

Так мы получаем анизогамию и два пола.

Один пол делает большие, «дорогие» гаметы с запасом питательных веществ.

Второй – маленькие, «дешевые», зато много и подвижные.



Зачем все это нужно?

Некоторым незачем. Так, бделлоидные коловратки без него счастливы десятки миллионов лет



Есть подозрение, что они при этом используют ДНК своей добычи



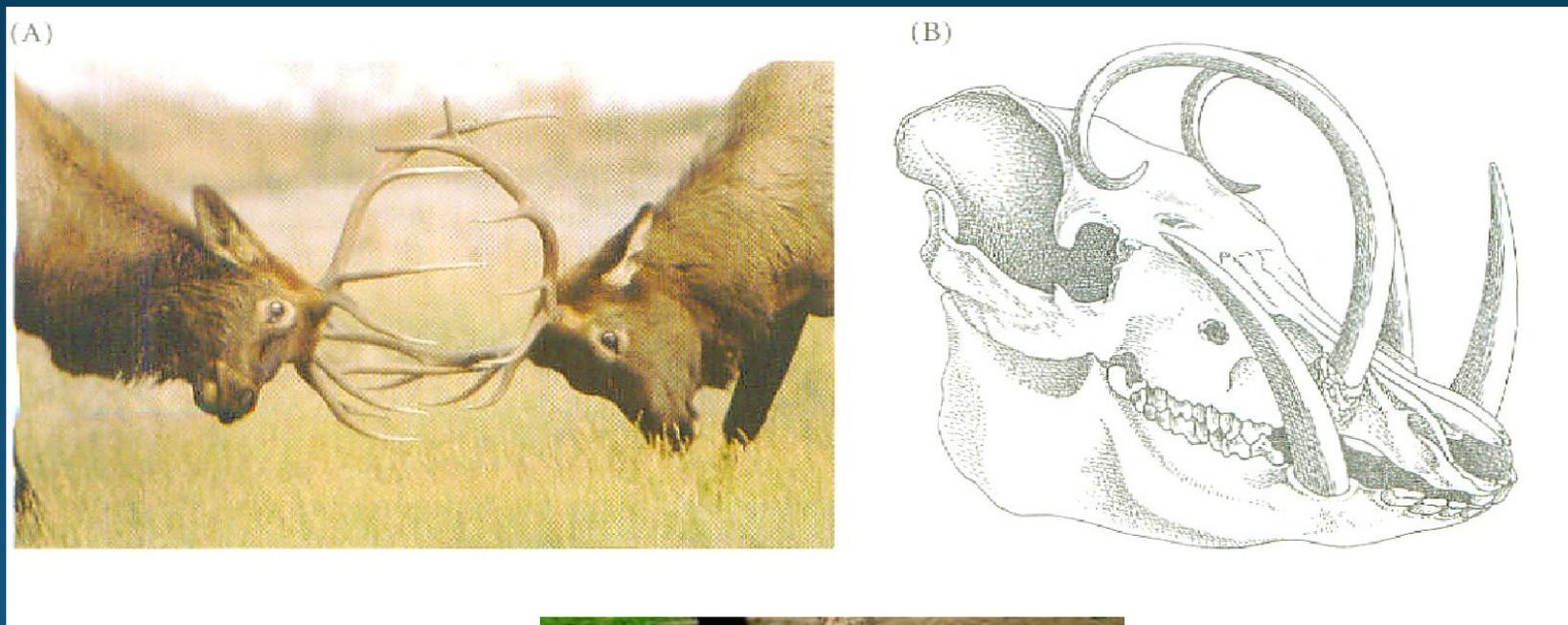
Однако всем остальным оно явно нужно, бесполой видов гораздо меньше, чем половых.  
Зачем?

- 1) Для создания благоприятных комбинаций генов
- 2) Для создания неблагоприятных комбинаций генов, которые, собравшись в одной зиготе, приведут ее к гибели. Тем самым уменьшив частоту вредных мутаций в следующем поколении.





Пол, который меньше вкладывает в размножение, конкурирует за доступ к противоположному.  
Обычно самцы конкурируют за самок



*Cervus elaphus*



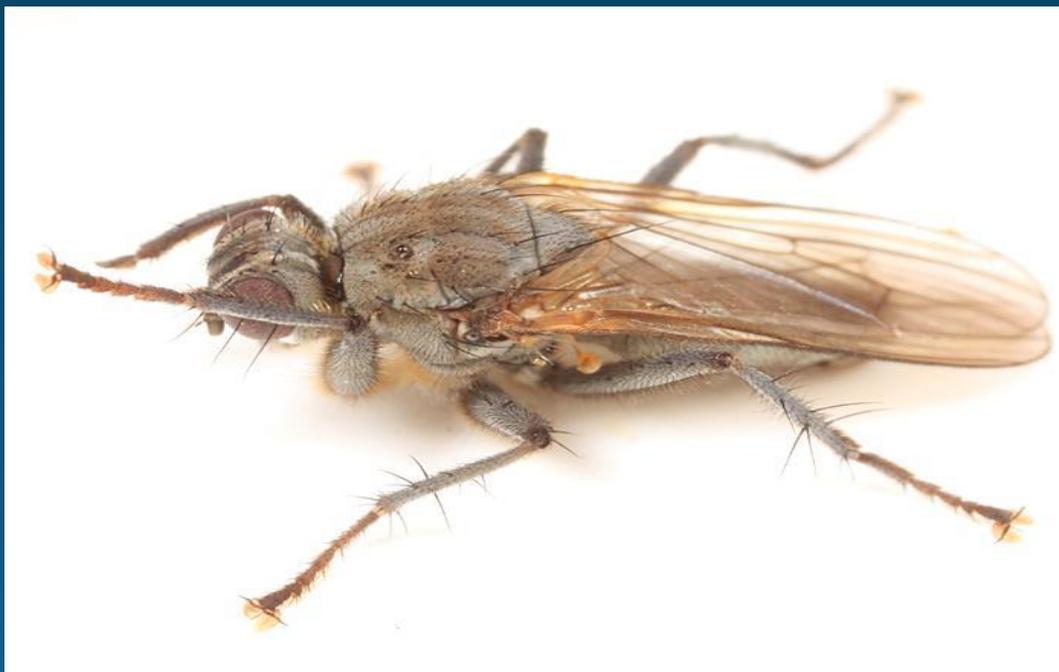
*Babryroussa babyrussa*



Почему самки разборчивы?

Ведь разборчивость стоит дорого.

- 1) Надо тратить время на оценку самцов
- 2) Можно остаться без пары, если слишком долго думать



*Coelopa frigida*  
Engelhardt, 1982

Очень разборчивые  
самки имеют меньший  
репродуктивный успех



Однако разборчивость приносит выгоды.

- 1) Уверенное узнавание своего вида
- 2) Хороший самец хорошо заботится о потомстве
- 3) Хороший самец хорошо защищает территорию
- 4) Хороший самец может принести много пищи  
(или хотя бы крупный брачный подарок)
- 5) Можно найти более генетически совместимого самца
- 6) Можно найти более плодовитого
- 7) Можно найти такого, который несет меньше паразитов
- 8) Можно найти того, чьи дети будут успешны

**Выгода прямая – получаемая прямо сейчас, в этом поколении**



У домашнего вьюрка *Carpodacus mexicanus* более ярко окрашенный самец приносит больше пищи птенцам





## Выгода непрямая – получаемая в следующем поколении

Фишеровская лавина – механизм формирования брачных предпочтений (“Sexy son” hypothesis)

Раз возникнув из-за преимуществ данного фенотипа самцов в чем угодно, далее поддерживается с помощью положительной обратной связи.

1) Самцы данного фенотипа «лучше», их предпочитают самки.

Whenever appreciable differences exist in a species, which are in fact correlated with selective advantage, there will be a tendency to select also those individuals of the opposite sex which most clearly discriminate the difference to be observed, and which most decidedly prefer the more advantageous type.

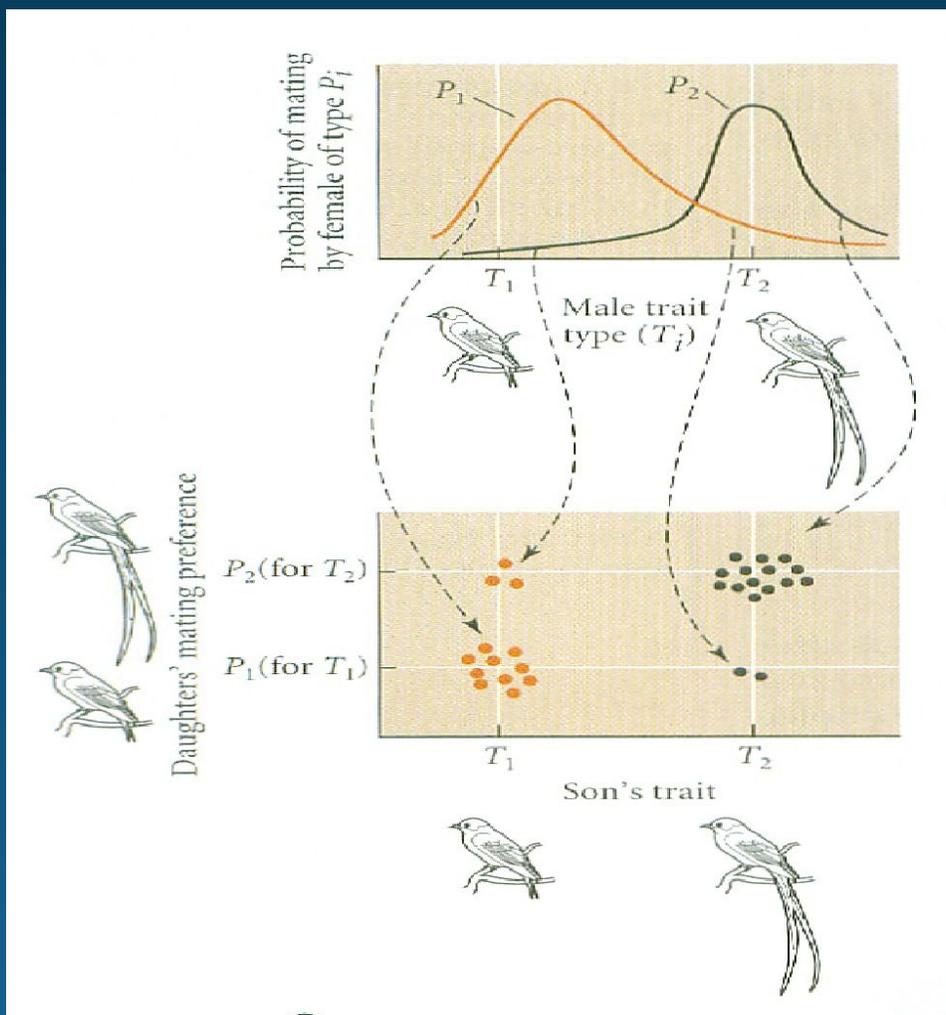
2) Самцы данного фенотипа и сами лучше, и самки их предпочитают – частота данного фенотипа растет. И фенотип и предпочтение имеют генетическое определение.

the further development of the plumage character will still proceed, by reason of the advantage gained in sexual selection, even after it has passed the point in development at which its advantage in Natural Selection has ceased. Fisher (1930) *Genetical Theory of Natural Selection* (1958 )

Снежный ком остановится, когда исчерпается изменчивость по признаку или предпочтению или когда «стоимость» обладания признаком превысит выигрыш за счет предпочтений при скрещивании



## Как это работает – фишеровский процесс с фиксированными предпочтениями (Kirkpatrick (1982))



Все самки имеют равную привлекательность, вероятность спариться с данным самцом зависит от предпочтений самки.

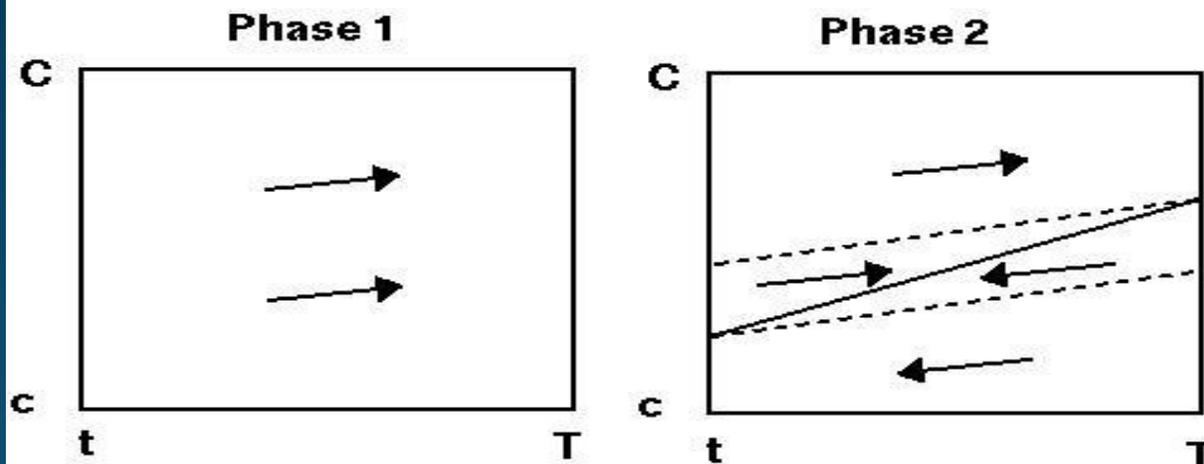
Изменение признака со временем зависит от приспособленности самцов, а она складывается из их жизнеспособности и привлекательности

Частота самок, предпочитающих данный фенотип самцов, не меняется, пока не сложится неравновесие по сцеплению –  $D$ , тогда изменение частоты таких самок ему пропорционально

Генетическая ассоциация ( $D$ ) между аллелем  $T_1$  у самцов и аллелем  $C_1$  у самок (выбор самца с  $T_1$ ) формируется очень быстро, поскольку самки  $C_1$  выбирают самцов  $T_1$  и у их потомков оба аллеля встречаются совместно



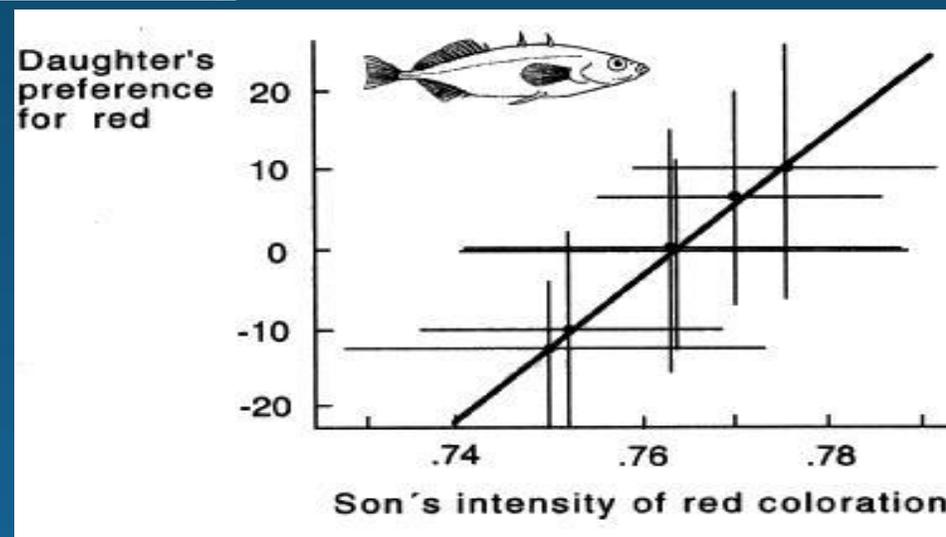
### Fisherian Selection



Трехиглая колюшка



Самец колюшки не только красив, но и полезен



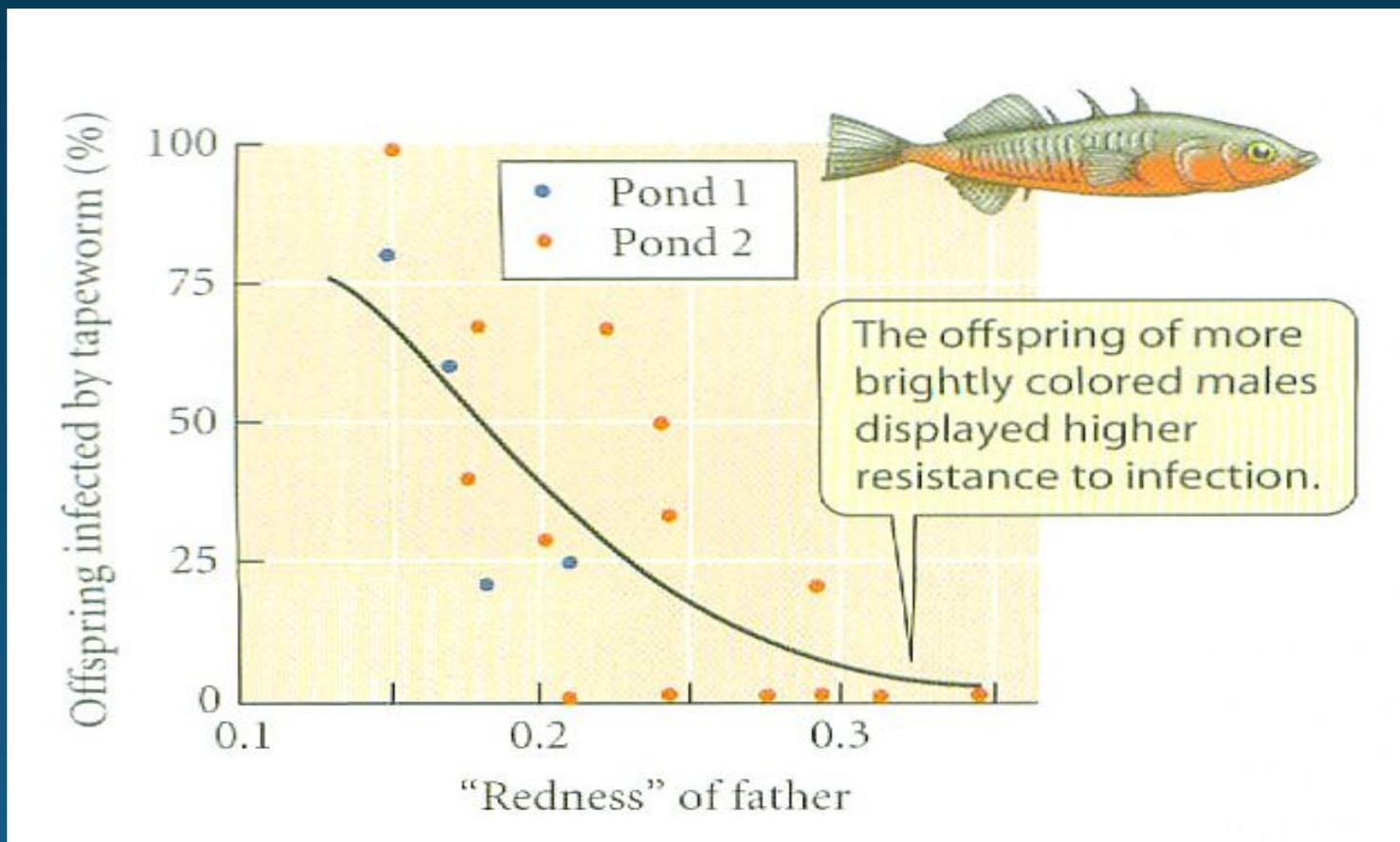


Никакой пользы от самцов райской птицы нет.  
У людей тоже так бывает.





гипотеза хороших генов – «честный сигнал»



И опять  
трехиглая  
колюшка

Дети более ярких  
самцов устойчивее к  
заражению  
ленточными  
червями, чем дети  
«тусклых»

Barber et al, 2001

Выраженность данного признака у самца – индикатор наличия у него «хороших» генов



### Гипотеза гандикапа Амоса Захави (Zahavi 1975)



Обладание бесполезным, но красивым хвостом «затратно». Такой признак повышает уязвимость для хищников, требует энергии для развития и поддержания. И несмотря на это самец с таким хвостом недохнет! Значит, его генотип настолько хорош, что даже такой хвост ему нипочем.

Выбрав самца с «дорогим бесполезным признаком», самка выбирает своим детям «хорошие» гены!





## Sensory bias

Кроме того, самкам может просто нравиться данный сигнал из-за особенностей их органов чувств. Например, персиковая моль любит нюхать персики, гракл слушать все песни своего вида сразу, а самка меченосца – созерцать самца с мечом, даже если у самцов ее собственного вида никакого меча давно нет.



Baker and Carde (1979)



*Grapholita molesta*

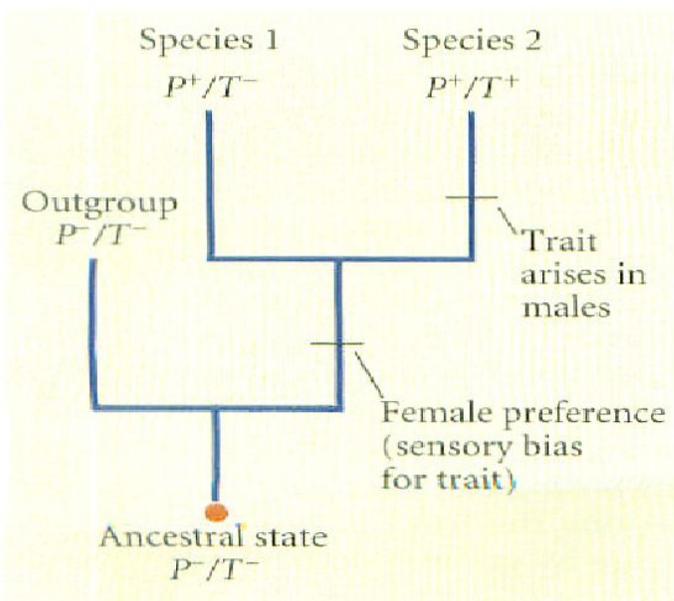


*Quiscalus quiscula*  
Searcy, 1992





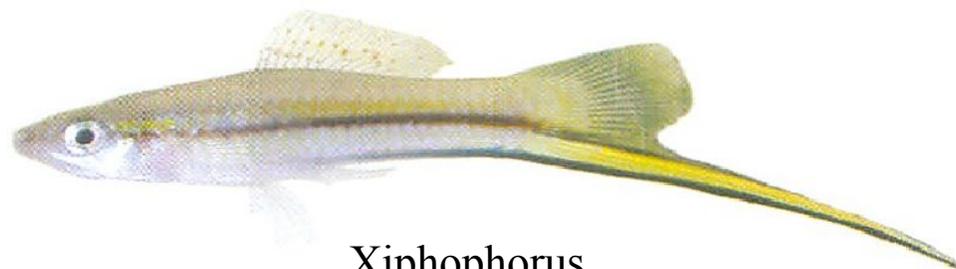
(A)



(B)



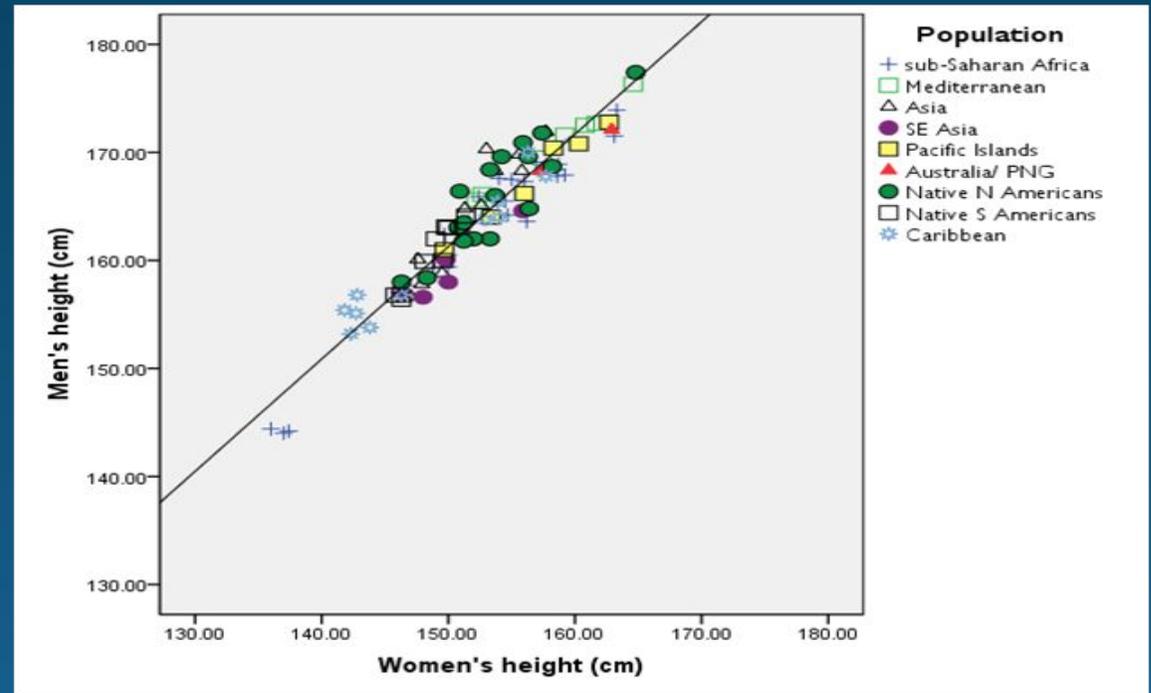
Priapella



Xiphophorus

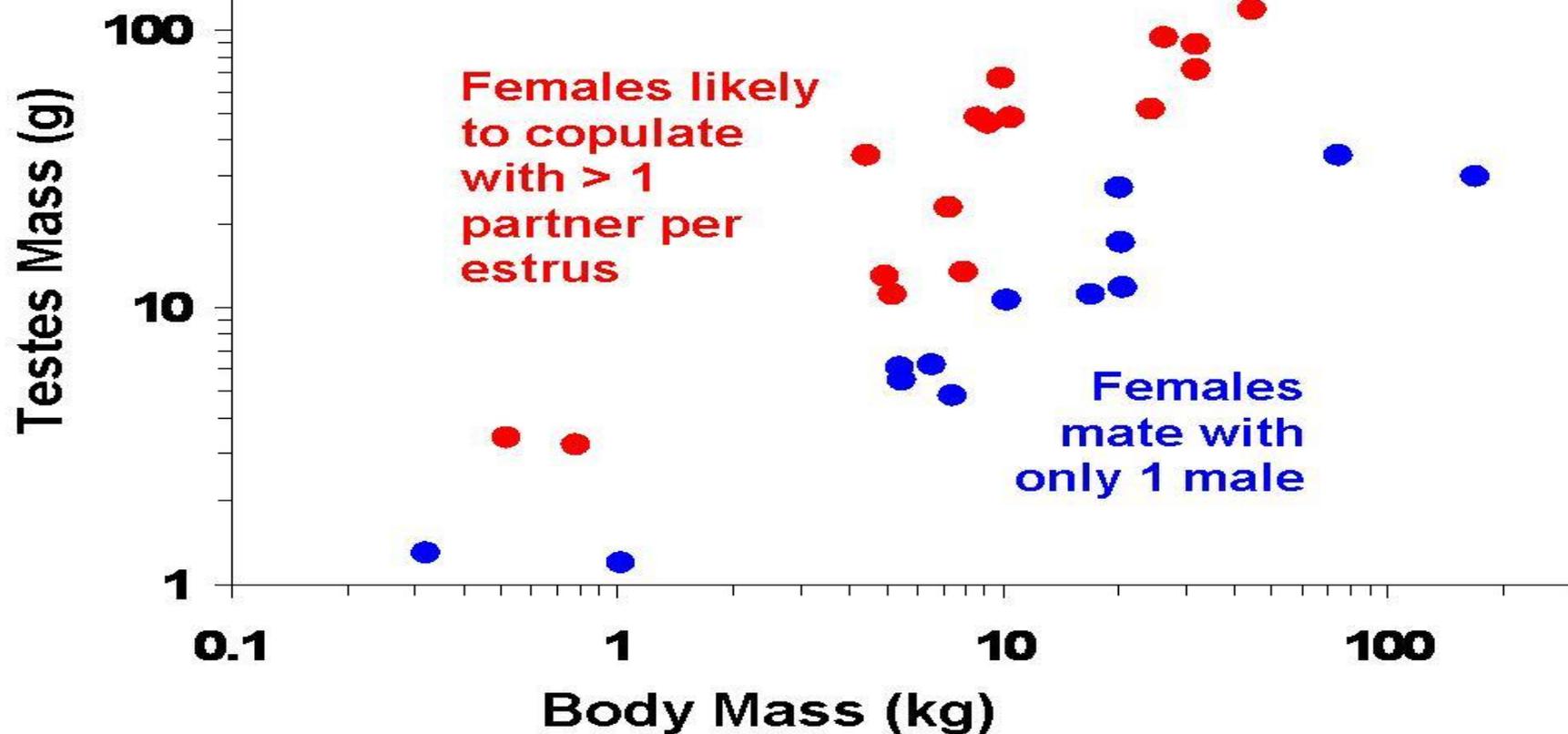


Внутри организма самки тоже происходит конкуренция. Конкурируют друг с другом отдельные сперматозоиды и сперма разных самцов.  
И здесь все средства хороши, но царица доказательств – количество!





## Primate Species: Sexual Selection





Рыба-игла. Конкуренции нет



Австралийский крапивник – социальная моногамия, реальный промискуитет



Бонобо. Результат конкуренции спермы

## Вопросы к контрольной

### I вариант

1. Что такое абсолютная Приспособленность
2. Отбор против рецессивного аллеля.
3. Положительное ассортативное скрещивание -  
Как меняются частоты аллелей и генотипов по  
Сравнению с панмиксией, примеры

### II вариант

1. Что такое относительная приспособленность
2. Отбор в пользу гетерозигот – условие равновесия, примеры
3. Отрицательное ассортативное скрещивание – как меняются частоты аллелей и генотипов, примеры