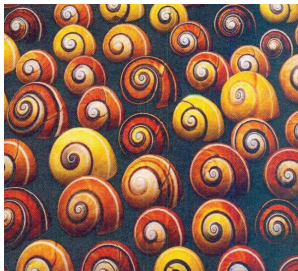


- 1 Koncepció
- 2 Populációgenetika
- 3 A változatosság eredete
- 4 A változatosság fenntartása
- 5 Adaptív evolúció
- 6 Fenotípus evolúció

Evolúció: jellegek eloszlásának generációról generációra történő változása

- Egyed: jelleg (tulajdonság) kombináció (fenotípus) – egy változat
- Egyedek → populációk természetes változatossága
- Jelleg eloszlása: változatok gyakorisága/aránya a populációban
- Jelleg: külső morfológia, magatartás, DNS szekvencia, stb.
- Jelleg változatossága: genetikai és környezeti tényezők

Polymita picta



- Evolúciót ezért populációk szintjén értelmezzük
 - egyedi tulajdonságok szintjén megnyilvánuló folyamatok (mechanizmus) automatikus következménye
 - egyed szaporodik, elpusztul – de nem evolválódik!
- Evolúció két fő komponense, alapvető folyamatok - a történeti tényező:
 - 1 jelleg (változatosság) eredete: mutáció, rekombináció – populáció: génáramlás
 - 2 és elterjedése/fenntartása: természetes szelekció, genetikai sodródás (drift), génáramlás – populációk szerkezete (pl. beltenyésztés, párválasztási szabályok, térbeli heterogenitás)
- Evolúció \neq természetes szelekció
 - csak az elterjedést magyarázhatja \rightarrow adaptív evolúció
 - elterjedésre alternatíva: drift \rightarrow nem adaptív evolúció

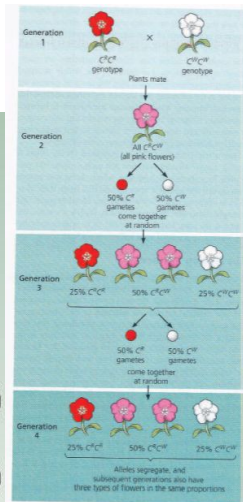
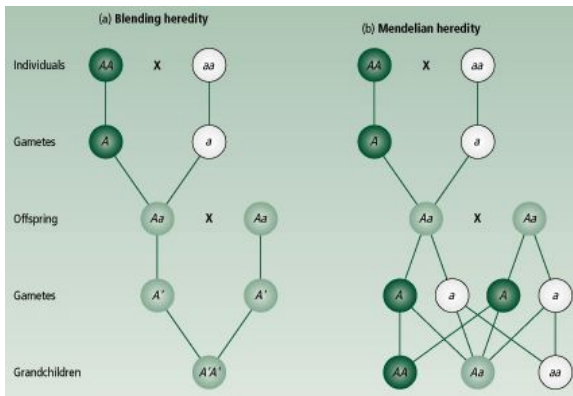
- Darwin: természetes szelekció – mechanizmus, a **fajon belüli** változás értelmezésére → ma: nem pontos
- Darwin: véges forrás és extra fekunditás
 - általános az élővilágban
 - szükségszerű következménye a kompetíció ("a létért folytatott küzdelem")
- A természetes szelekció feltételei
 - tulajdonság (változat) **öröklődése** (egyedek szaporodása) – utód-szülő hasonlósága, csak a genetikai komponens számít
 - **változatosság** a jellegben ("amiből a szelekció válogat")
 - jelleg hatással van a túlélésre és/vagy a reprodukív sikerre (→ **fitnessz**) – vagyis speciális tulajdonság (**adaptáció**)

- Ha a feltételi fennállnak, a természetes szelekció automatikus folyamat
 - szelekció az egyedek tulajdonságain keresztül hat
 - amelynek következménye evolúció – populációk szintjén
 - vagyis az előnyös tulajdonság relatív gyakorisága nő (elterjed, a többi rovására) a populációban
 - szaporodás és öröklődés: szaporodás (generációk) kitüntetett szerepe, elemi egység időben
 - előnyös/hátrányos: a környezet függvénye (pl. HIV rezisztencia, *Agrostis tenuis*)
 - számos jellegre nincs (közvetlen) hatása a szelekciónak: semleges jelleg (neutralitás) – vö: drift, amely mindig hat
- Adaptáció: az előnyös tulajdonság – szelekció automatikusan értelmezi, kizárólag a szelekcióhoz kapcsolódó koncepció (vö. drift)

- Modern megközelítés
 - **mikroevolúció**: populációk genetikai összetételének generációról generációra történő változása (populációgenetika)
 - **fajképződés** (fajkonceptió): semmi speciális folyamat, gyakran a reproduktív izoláció melléktermék! – faj konceptiók
 - **makroevolúció**: a mikroevolúciós folyamatok következménye nagy időléptékben (pl. radiációk)
- Alapok:
 - Darwin (A fajok eredete, 1869) és Wallace
 - Modern Szintézis (Neodarwinizmus) (1920-as évek közepétől)
 - molekuláris genetika fejlődése (1980-as évek): új adatok sokasága → új elméletek

- Evolúció fogadása pozitív: közös ős és változás → törzsfá
- Természetes szelekció elvetése
 - változatosság forrása? (Darwin: megfelelő mértékű változatosság adott és nem kényszer – hibás elképzelés)
 - öröklődés mechanizmusa? – kevert öröklődéssel nem működhet: a változatosság eltűnik, ellentmond a megfigyeléseknek
- Mendel: diszkrét elemi egységek öröklődése (gén) és kombinálódása – de jelentősége csak kb. 50 múlva vált világossá (≈ 1900) ...
- Genetikusok és a szelekció párti biometriai iskola vitája
 - mendeli genetika: kvalitatív karaktereken (diszkrét karakterek, néhány változat, nominális változók, pl. szín) – gyakran szubjektív határok
 - szelekció: kvantitatív karaktereken (számos változat, pl. hossz) – pl. átlag (eloszlás) változik, de öröklődés?

Darwin fogadása



- 1920-as évektől
 - kvantitatív jellegek öröklődése: gyakran sok lokuszos és/vagy sok allél, környezeti hatás
 - de egy lokusz alléljaira mendeli genetika → a két iskola eredményei egymással kompatibilisek (R. A. Fischer)
- **Populációgenetika**: populációk genetikai összetételének változása
 - lokusz és allél: az öröklődő egység
 - genotípus: allél kombináció (diploidok) → hatása a fenotípusra (pl. dominancia)
 - több lokusz: kromoszómák, genetikai kapcsoltság – együttes hatás a fenotípusra (pl. episztázis)
- A Modern Szintézis: mendeli genetikával a természetes szelekció működhet → evolúció és adaptáció

A modern szintézis

- A Modern Szintézis: a biológia átfogó elmélete
 - R. A. Fisher (1930): The genetical theory of natural selection
 - J. B. S. Haldane (1932): The causes of evolution
 - S. Wright (1931): Evolution in Mendelian populations
- Theodosius Dobzhansky
 - klasszikus *Drosophila* vizsgálatok
 - Genetics and the origin of species (1937) – a modern szintézis alapműve
- E. Mayr (biogeográfia és szisztematika), G.G. Simpson (paleontológia), G.L. Stebbins (botanika) majd M. Kimura (molekuláris evolúció), J. Maynard Smith és sokan mások



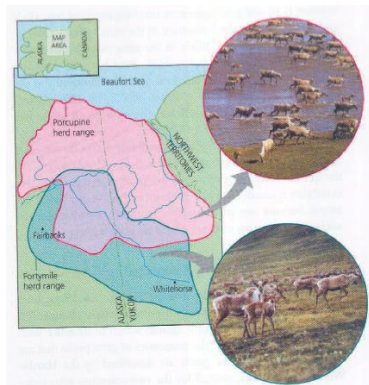
- 1 Koncepció
- 2 Populációgenetika
- 3 A változatosság eredete
- 4 A változatosság fenntartása
- 5 Adaptív evolúció
- 6 Fenotípus evolúció

Populáció genetikai koncepciója

Populáció: egyedek fizikai és szaporodási egysége, fertilis utódok (biológiai fajkonceptió)

- izolált populációk: szaporodás egyedeik között ritkán (pl. szigetek, tavak)
- érintkező, részben átfedő elterjedési terület, nincs éles határ – pl. karibu: szaporodás nagyobb eséllyel egy populáció egyedei között → egy populáció egyedei közelebbi rokonok

karibu (Yucon) két populációja

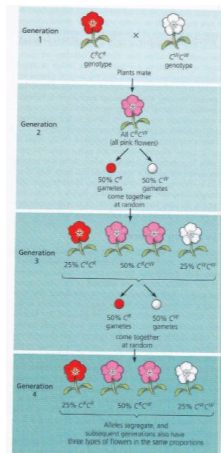


- Populáció **génkészlete (gén-pool)**: összes allél (összes gén és összes egyed)
 - genetikai változatosság: több allél a kérdéses lokuszon a populációban → diploid egyedek homozigóta vagy heterozigóta genotípusúak
 - egy allél/lokusz a populációban: allél **fixálódása** az adott lokuszra (csak homozigóták)
- Populációgenetika: allél és genotípus gyakoriság (relatív gyakoriság, arány) változása → fenotípus változatok eloszlása
- Genotípus: génkészlet alléljainak egy adott kombinálódása
 - fenotípus elemzése → genotípus meghatározása nem triviális → genetika
 - genotípus gyakoriságból allél gyakoriság egyértelmű, de fordítva csak speciális esetben
- Alapeset: egy lokusz - két allél modell (pl. rezisztencia), p és $q = 1 - p$ allél gyakoriság

Populáció genetikai koncepciója – példa

Elvi példa: egy vadvirág két változata – öröklött

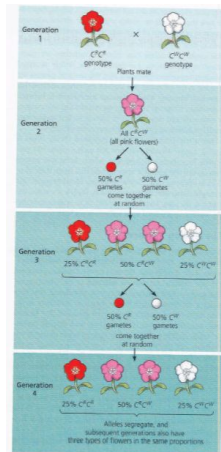
- populáció: 500 egyed
- jelleg öröklődése:
 - virág szín: poligénes biztosan
 - de a jelleg változatosságának oka: változatosság egy lokuszon – **nem egy lokusz kódolja a színt**
 - C^R és C^W allél – hatással a pigment szintézisre
 - genotípus \rightarrow fenotípus:
 - $C^R C^R$ homozigóta vörös,
 - $C^R C^W$ heterozigóta rózsaszín,
 - $C^W C^W$ homozigóta fehér(nem teljes dominancia)



Populáció genetikai koncepciója – példa

Elvi példa: egy vadvirág két változata – öröklött

- jelleg eloszlása: 320 vörös, 160 rózsaszín, 20 fehér egyed
- populáció génkészlete:
 - 1000 db allél
 - C^R gyakorisága:
 $p = (2 * 320 + 160) / 1000 = 0.8$ (800 db)
 - C^W gyakorisága:
 $q = (2 * 20 + 160) / 1000 = 0.2$ (200 db)
- genetikai variabilitás kvantitatív jellemzése általában nem ilyen egyszerű (sok lokusz, sok allél, allél kölcsönhatások, környezet szerepe)



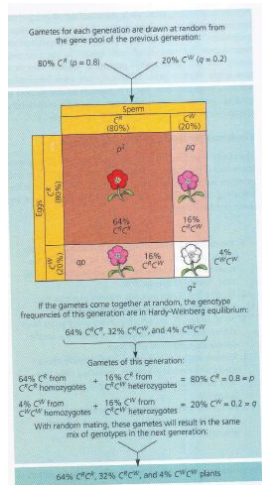
Hardy-Weinberg szabály

- Evolúció: allél és genotípus gyakoriság változása
- Alapmodell (referencia pont): Hardy-Weinberg populáció – speciális állapot ("ideális populáció") → **nincs változás, evolúció (stabil egyensúly)**
- **Hardy-Weinberg szabály** → **Hardy-Weinberg egyensúly**
 - allél gyakoriság konstans
 - genotípus gyakoriság az első generációtól változatlan és az allél gyakorisággal kifejezhető
- Vagyis: a mendeli szegregáció és rekombináció a változatosságot megőrzi – allél gyakoriság nem változik, a populáció nem evolválódik
- Vadvirág példa: allél gyakoriság változatlan
 - haploid ivarsejtek, $p = 0.8$ valószínűséggel egy ivarsejt C^R allélt hordoz ($C^W : q = 0.2$) – szülő populáció allél gyakoriságával azonos érték
 - ha a következő generációhoz való hozzájárulás is véletlenszerű (bármely allél azonos eséllyel), az allél gyakoriság nem változik

Hardy-Weinberg egyensúly

Ha a párválasztás is véletlenszerű, a genotípus gyakoriság sem változik és az allél gyakoriságból számolható

- Hardy-Weinberg értelmezése véletlenszerű allél kombinálódás vagy véletlenszerű párválasztási szabály alapján – azonos eredmény
- stabil egyensúly – nincs változás és az aegyensúlyi állopothoz tart
- genotípus gyakoriságok:
 $C^R C^R : p^2$,
 $C^R C^W : 2pq$,
 $C^W C^W : q^2$
- allélok újra kombinálódása egyik generációról a másikra, de a genotípus gyakoriság nem változik



- Véletlenszerű párválasztás feltételezése
 - sokszor nem teljesül (lásd pl. ivari szelekció) – párválasztási szabályok
 - allél gyakoriság nem változik, de genotípusokra nem Hardy-Weinberg arányok és nem biztos, hogy aránya konstans (→ beltenyésztés és asszortatív párzás)
- Mendel: borsó mesterséges fertilizációja
- Teljes önmegtermékenyítés a beltenyésztés extrém formája
 - homozigóta szülők: homozigóta utód
 - heterozigóta szülők utódainak fele homozigóta
 - következménye: heterozigóta arány feleződik generációról generációra, egyensúlyban csak homozigóták
 - de allél gyakoriság változatlan (random ivarsejt produkció)

- Hardy-Weinberg populációban nincs evolúció – erős feltételek
 - (végtelen) nagy populáció – véletlen szerepe (drift) nem jelentős
 - nincs génáramlás (migráció az allél gyakoriságra hatással van, akár új allél)
 - nincs mutáció (allél gyakoriság, új allél)
 - véletlenszerű párválasztás
 - nincs szelekció (túlélés és reprodukív siker független a genotípustól)
- Feltételek sérülése evolúciót eredményezhet
- Gyakran Hardy-Weinberg közeli állapot a természetes populációkban (lassú változás) – gyakorlati jelentősége:
 - közelítő allél és genotípus gyakoriság becslések
 - referencia pont – eltérés kvantitatív kifejezése – eltérés oka pl. szelekció?

Hardy-Weinberg alkalmazása

- Pl. genetikai betegségek – hátrányos allélt hordozók aránya?
 - hátrányos allél: szelekció → nem Hardy-Weinberg, csak közelítés
 - párválasztási szabály: betegséget érintő lokusz tekintetében véletlenszerű, nincs beltenyésztés
 - génáramlás: populációkban ugyanaz a hátrányos allél és gyakorisága azonos
 - mutációs ráta alacsony
 - megjegyzés: hátrányos allél gyakorisága közel konstans – mutációs-szelekciós egyensúly gyakran jobb prediktor
- Példa: PKU (USA), gyakorisága 1/10000
 - genetika: egy lokusz - két allél, recesszív allél (homozigóta formában betegség)
 - csak a ritka homozigóta ellen szelekció, Hardy-Weinberg feltételek nem sérülnek súlyosan (USA)
 - ekkor: $q^2 = 10^{-4}$ PKU beteg újszülött arány → $q = 0.01$ a recesszív allél gyakorisága és $p = 1 - q = 0.99$ (domináns allél)
 - hordozó heterozigóták aránya: $2pq = 0.0198 \approx 2\%$
- Konklúzió: durva becslés, de hordozók aránya jelentős lehet

- 1 Koncepció
- 2 Populációgenetika
- 3 A változatosság eredete
- 4 A változatosság fenntartása
- 5 Adaptív evolúció
- 6 Fenotípus evolúció

- Két meghatározó folyamat
- **Mutáció:** spontán (DNS replikációs hiba), a változatosság elsődleges forrása
 - véletlenszerű az adaptációk tekintetében
 - új változat: általában kis mértékű változás → de sok generáció, új mutációk folyamatosan → jelentős
 - rekurrens mutáció, mutációs nyomás
 - alacsony mutációs ráta: elterjedésre a hatása elhanyagolható
- **Rekombináció:** ivaros szaporodás, hatalmas változatosságot generálhat – két tényező
 - 1 ivarsejtek képződése (meiózis): crossing over és független allél szegregáció
 - 2 genetikailag eltérő ivarsejtek egyesülése (párvás)

- DNS szekvencia (nukleotid sorrend) spontán megváltozása
- Hol, hogyan és mi a hatása: **véletlen**
- Evolúció: ivarsejtek képződése során bekövetkező mutáció öröklődik → és terjedhet el (új mutáció ritka, drift...)
- Mutáció típusok: pontmutációk, kromoszóma mutációk
- Pontmutáció: nukleotid ("bázis") csere
 - általában semleges (genom nem kódoló régiói, redundáns kódtábla): nincs hatása a fenotípusra, vagy hatása nem érinti a fitnesszt
 - lehet hátrányos (betegség, recesszív allél) – hatása ritkán jelentős
 - előnyös jóval ritkább
- Mutáció a szabályozó régiókban: jelentős hatás egy lépésben

- Aktuális fenotípus komplex evolúciós történet következménye
 - sok generáció, mutációk sokasága + szelekció (környezet függő), drift, génáramlás
 - mutációk: új allélok → fenotípusra (fitneszre) hatással, amiből pl. a szelekció válogat. . .
 - gyakran kis mértékben hátrányos (pl. szelekciós-mutációs egyensúly) → környezet megváltozásával előnyös lehet (pl. rezisztencia)
 - előnyös mutáció megjelenése is véletlenszerű → **nem irányított az adaptációk tekintetében** – egyirányú fejlődés látszata, **nincs cél**
 - törzsfejlődés (lásd filogenetika): véletlen szerepe számos ponton, történeti kényszer

- Kromoszóma mutációk (régiónk kiesése, cseréje stb.) – gyakran hátrányos, de lehet előnyös vagy semleges (pl. expressziót nem érinti)
- Pl. transzlokáció: előnyös allél kombinációk, amelyet a rekombináció így nem rombol → előnyös lehet (koadaptáció)
- Génduplikáció, transzpozíció a változatosság meghatározó tényezői
 - duplikáció gyakran hátrányos → szelekció
 - rövid perzisztencia idő, de közben új mutációk → akár új funkció és szelekció (új lokusz) . . .
 - egymástól távol elhelyezkedő exonok, fehérje alegységet kódoló régiók új kombinációi → új változatok sokasága
- Példa: emlős szagló receptor gén diverzifikációja
 - közös ős: egy gén
 - ember: kb. 100 gén, egér: 1300 – duplikációk
 - ember: kb. 60%-a inaktív (mutációk), egér: 20%-a inaktív → hatása a funkcióra: egér jóval kifinomultabb szaglású

- Számos definíció (gén, szekvencia pozíció, időegység: sejtciklus, generáció, év) → ráta: mutációs nyomás, mutáció valószínűsége
- Fenotípus hatás alapján történő becslése torz (ma: szekvencia meghatározása)
- Magasabbrendűeknél alacsony érték, tipikusan (átlag, jelentős eltérések genomon belül is) 10^{-5} /gén/generáció
- Mikroorganizmusok, vírusok: nagyobb mutációs ráta, nagyobb populációk és rövid generációs idők → gyors evolúció – pl. HIV (RNS vírus)
 - generáció kb. 2 nap, mutációs ráta kb. egy nagyságrenddel nagyobb
 - új rezisztencia mutáció gyorsan elterjedhet – erős szelekció!
 - gyakorlat: számos kezelés egyidejű kombinációja szükséges
- Influenza (H1N5, H1N1): új változatok sokasága – vakcina általában csak egy változat ellen, lokális populációkra hatásos egy ideig...

- Mutáció: változatosság elsődleges forrás (allél eredete) – generációk szintjén nem számottevő a változatosság formálásában → rekombináció
- Rekombináció: génpool alléljainak folyamatos újraosztása – kis időléptékben is jelentős hatás
- Ivaros szaporodás: folyamatosan új allél kombinációk, megszámlálhatatlan kombinációs lehetőség
- Példa: ember (23 pár kromoszóma, tfh. különböznek legalább egy lokuszon)
 - $2^{23} = 8388608$ eltérő gaméta lehetséges (crossing over nélkül)
 - $2^{23} * 2^{23} = 70368744177664$ lehetséges különböző utód egy szülő pár esetén
 - crossing over, kromoszóma sok egyedi allél kombináció ...
- Baktériumok, vírusok (pl. patogének): rekombináció kevésbé prediktálható módon, nincsenek faj határok → "mozaik genom" + mutációk...

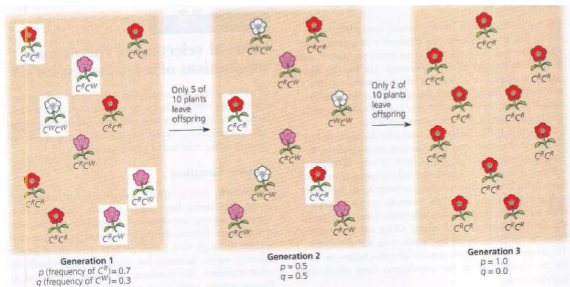
- 1 Koncepció
- 2 Populációgenetika
- 3 A változatosság eredete
- 4 A változatosság fenntartása**
- 5 Adaptív evolúció
- 6 Fenotípus evolúció

- Rekombináció az allél gyakoriságra nincs hatással (de: előnyös allélkombinációk (haplotípusok) együttes öröklődése...)
- Beltenyésztés az allél gyakoriságra nincs hatással
- Mutáció: új allél, de ritka esemény → hatása az elterjedésre elhanyagolható
- Változás és evolúció (vö: Hardy-Weinberg feltételek) – az "evolúció okai":
 - természetes szelekció – hatása jelentős, gyors evolúciót eredményezhet, adaptáció
 - genetikai sodródás (drift) – véletlenszerű allél gyakoriság fluktuáció
 - génáramlás

- Feltétel: tulajdonságok genetikai változatossága, amely hatással van a reprodukív sikerre is az adott környezetben
- Adott környezetben előnyös forma: több utód (relatív, többiekhez képest) – gyakorisága nő
- Szelekció: allél gyakorisága eltér a szülő generációtól – előnyös allél gyakorisága nő, hátrányosé csökken
- Vadvirág példa
 - pl. fehér virág feltűnő és/vagy piros beporzása nagyobb eséllyel történik
 - piros virágúak ($C^R C^R$) reprodukív sikere nagyobb, így C^R allél gyakorisága nő (és C^W gyakorisága csökken)
- De fenotípusra gyakorolt hatást a genotípus határozza meg → szelekció következménye nem triviális, lásd adaptív evolúció
 - reprodukív siker (fitness): genotípus és környezet függvénye, nem az allél közvetlen hatása
 - előnyös allél nem biztos, hogy fixálódik
 - szelekció akár stabil egyensúlyi változatosságot is eredményezhet

Genetikai sodródás

- A véletlen szerepe az elterjedésben – allél gyakoriság fluktuációja (ua. eséllyel nő vagy csökken nem prediktálható módon, drift), számos tényező
- Hatása minden véges nagyságú (= **valós**) populációban – vagyis mindig hat (vö. szelekció és neutrális jellegek)
- Hatása függ a populáció méretétől – kis populációban jelentősebb (fluktuáció nagyobb mértékű)



- Pl. heterozigóta szülő 4 utódja: **várhatóan** az ivarsejtek felében egyik allél → de véletlen: összes utódban csak ez egyik. . .
- Következményei
 - változatosság csökken → előbb-utóbb egyik (bármelyik) allél fixálódik (de: mutáció és drift egyensúlya)
 - gyakoribb allél nagyobb eséllyel fixálódik
 - fixálódáshoz szükséges idő a populáció méret függvénye (természetvédelem)
 - különböző populációkban más-más allél fixálódhat → populációk között különbségek (eltérő mutációk és drift: divergencia egy forrása)
 - nem neutrális jellegre a szelekció hatása általában jelentősebb – kimenete a populáció méret és szelekció intenzitása függvénye
- Kis populációk: beltenyésztés + szelekció (pl. ember öröklődő betegségei) és gyors változatosság csökkenés drift hatására

- Drift hatása jelentős lehet: palacknyak effektus és alapító hatás
- Palacknyak effektus: populáció méret hirtelen lecsökken (környezeti tényezők: pl. vadászat, jégkorszak)
 - génkészlet módosul (allél elveszhet és gyakoriságok eltérőek)
 - kis populáció: gyors változás generációról generációra
 - pl. északi elefántfóka vadászata (Kalifornia, 1800-as évek végére 20 egyed) → ma: védett, 30000 egyed, de genetikai változatossága minimális (24 lokusz) összevetve a rokon fajokkal
- Alapító hatás ("izolációs palacknyak"): néhány egyed új populációt alkot, izolálódik
 - génkészlet a forrás populációtól eltér
 - pl. genetikai betegségek magas aránya szigeteken (pl. Tristan de Cunha, 15 alapító (1814), retinitis pigmentosa magas aránya – egyik kolonizáló hordozó, beltenyésztés)

- Populációba akár új allél az egyedek **vándorlása és szaporodása** következtében → génkészlet módosulhat
- Vadvirág példa:
 - pl. populáció: eredetileg fehér egyedek
 - de beporzást végző rovar behurcol egy C^R allélt
 - rózsaszín utód is (kis kezdeti gyakoriság) – új változat a populációban
 - de drift: nagy eséllyel eltűnik...
 - de ha előnyös az új környezetben: szelekció...
- Hatása gyakran a mutációhoz hasonló, de gyakorisága (migrációs ráta) nagyobb lehet – akár a kezdeti gyakoriság is
- Hatással van a populáción belüli és populációk közötti változatosságra

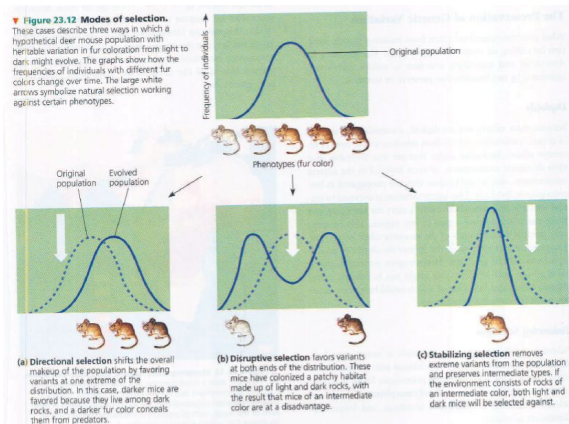
- Génáramlás hatására a populációk közötti különbség csökken → homogenizál
- Jelentős migráció → populációk összeolvadása, egy génkészlet (pl. humán populáció – jelentős tényező)
- Szelekció és génáramlás: a természetes változatosság meghatározó tényezői (geográfiai változatosság) – lehetséges kimenete függ a szelekció intenzitásától és a migrációs rátától (pl. klínek)

- 1 Koncepció
- 2 Populációgenetika
- 3 A változatosság eredete
- 4 A változatosság fenntartása
- 5 **Adaptív evolúció**
- 6 Fenotípus evolúció

- Genetikai és környezeti komponens
- Természetes változatosság jelentős, molekuláris szinten nagyobb
- Kvantitatív jellemzése
 - populáción belül: polimorfizmus és átlagos heterozigotizáció
 - populációk között (geográfiai változatosság)

- Absztrakció a következő generációhoz való hozzájárulás jellemzésére – szelekció hatása
- Komponensek (túlélés és reprodukív siker: utódszám a teljes életidőre vonatkozóan) – "összes tulajdonság" (de: mozaik evolúció)
- Relatív fitnessz: csak a többi változathoz képest – csak ez számít (adaptív \neq tökéletes)
- Szelekció hatása: az összes tulajdonságon keresztül (netto előny) – bizonyos tekintetben hátrányos is lehet (lásd ivari szelekció)

Számos felosztás, most egy kvantitatív jellegre gyakorolt hatása alapján: irányító, stabilizáló, szétválasztó (és neutralitás)



- Diploidia (?) – recesszív allél eliminálását csak lassítja
- Szelekciós egyensúly: heterozigóta előny (ma: antagonista szelekció)
- Gyakoriságfüggő szelekció: gyakori, de stabil polimorfizmus csak negatív gyakoriságfüggés esetén
- Számos egyensúlyi lehetőség különböző folyamatok eredményeképpen
 - mutáció/migráció és szelekció
 - mutáció és drift (neutrális jelleg)
- Pozitív gyakoriságfüggés, heterozigóta hátrány: egyik allél fixálódik, eredménye a kezdeti allélgyakoriságtól is függ

- 1 Koncepció
- 2 Populációgenetika
- 3 A változatosság eredete
- 4 A változatosság fenntartása
- 5 Adaptív evolúció
- 6 Fenotípus evolúció

- Szelekció: egy hatékony optimalizációs módszer
- Ivari szelekció jelentősége
- "Why sex"
- Adaptáció és tökéletesség

- Szelekció alapelve egyszerű, de komplex hatás (pl. genetikai háttér ismerete?) – ma nullmodell a drift (mindig hat, kezelhetőbb)
- Adaptáció vagy kényszer – adaptáció egy hipotézis
- Egy lokuszos populáció genetikája – az evolúció modellje?
 - a mutáció ritka egy lokuszon, független folyamatok eredőjeként komplex hatás → működhet?
 - valóságban sok lokusz, komplex kölcsönhatások + környezet (múlt és jelen) – genetikai háttér ismeretlen, pl. kvantitatív genetikája megközelítése
 - nem-mendeli genetikája, epigenetika
- Számos modell, különböző egyszerűsítésekkel, alkalmazhatósági korlátokkal
- Pl. filogenetika: leszármazási sorok kettéválása, közös őst nem polimorf