

Azione della selezione naturale

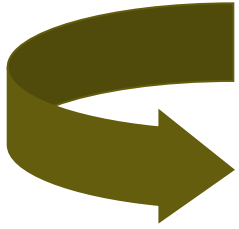


promuovere l'adattamento

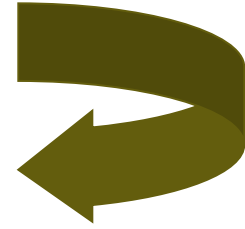
come?

- 1) scegliendo organismi che siano adattati nel miglior modo all'ambiente in cui vivono
- 1) mantenendo sotto controllo gli effetti disorganizzanti delle forze che porterebbero alla distruzione dell'organizzazione

Azione della selezione naturale



Sopravvivenza
differenziale tra fenotipi



Differenze nella fertilità



differenza nella possibilità di sopravvivenza

Il parametro comunemente utilizzato per misurare la selezione naturale è la FITNESS DARWINIANA (o relativa); essa è una misura dell'efficienza riproduttiva di un dato genotipo per un dato ambiente e in un dato momento

Metodi per stimare la fitness

- *In base alla sopravvivenza o alla fecondità differenziale dei genotipi nell'arco di una generazione (dati demografici)*
- *In base al cambiamento delle frequenze alleliche da una generazione all'altra*
- *In base alle deviazioni delle frequenze genotipiche osservate da quelle attese secondo la legge di equilibrio di Hardy-Weinberg*

Se conosciamo la fitness dei genotipi possiamo predire il tasso di variazione nella frequenza dei vari genotipi. La fitness è spesso rappresentata dalla lettera w ($0 \leq w \leq 1$)-
(valore + alto di fitness = 1)

Fitness relativa / fitness assoluta

coefficiente di selezione, s

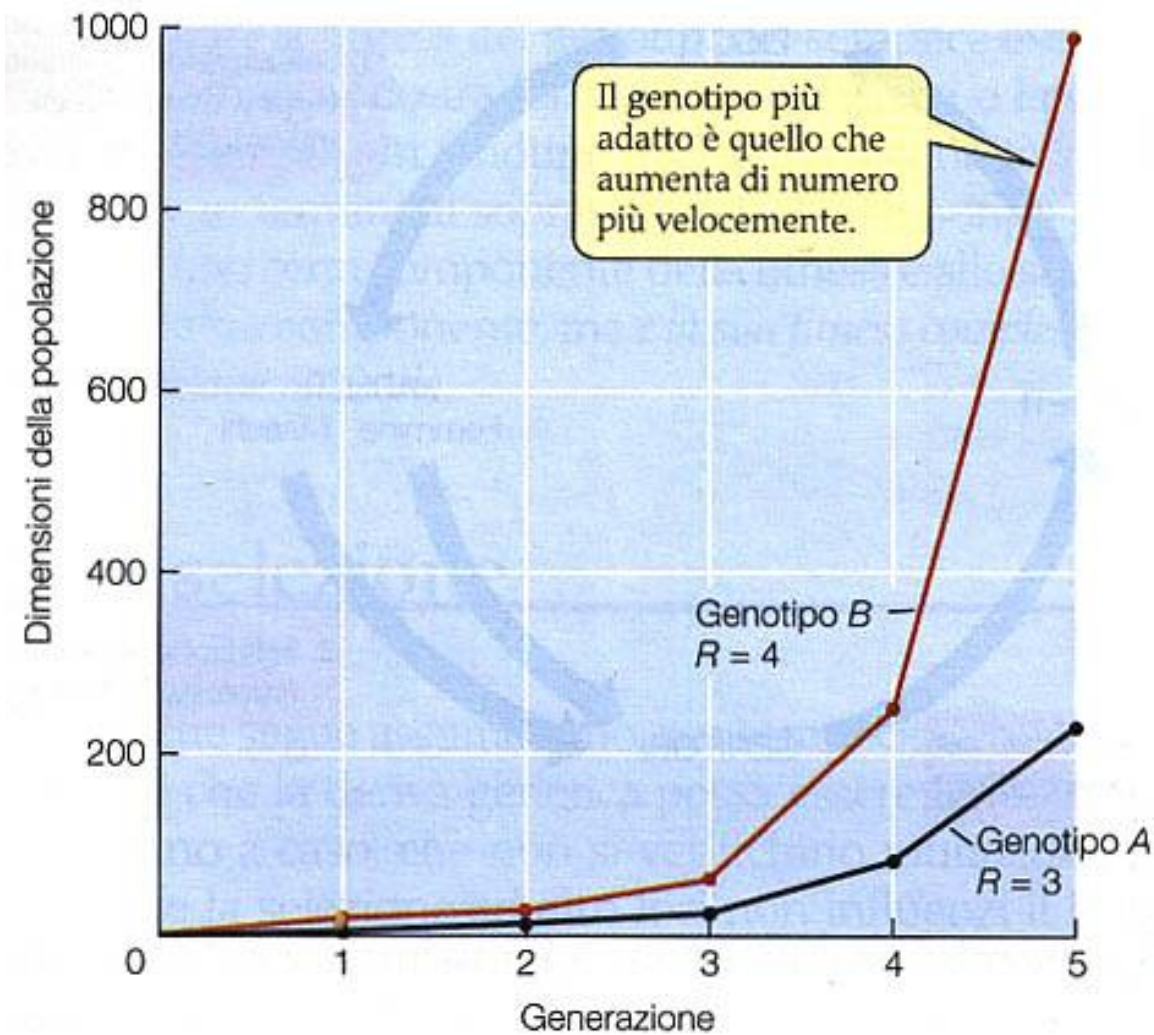
$$s = 1 - w$$

misura la riduzione di fitness per un dato genotipo

$s = 1$ per geni letali, $w=0$

<i>Genotipo</i>	<i>Fitness assoluta</i> (numero figli)	<i>Fitness relativa</i> (w)	<i>Coefficiente di selezione</i> ($s = 1 - w$)
<i>AA</i>	60	1	0
<i>Aa</i>	60	1	0
<i>aa</i>	48	0,8	0,2

Dati ipotetici che illustrano il calcolo della fitness relativa e del coefficiente selettivo a partire dai dati di fitness assoluta

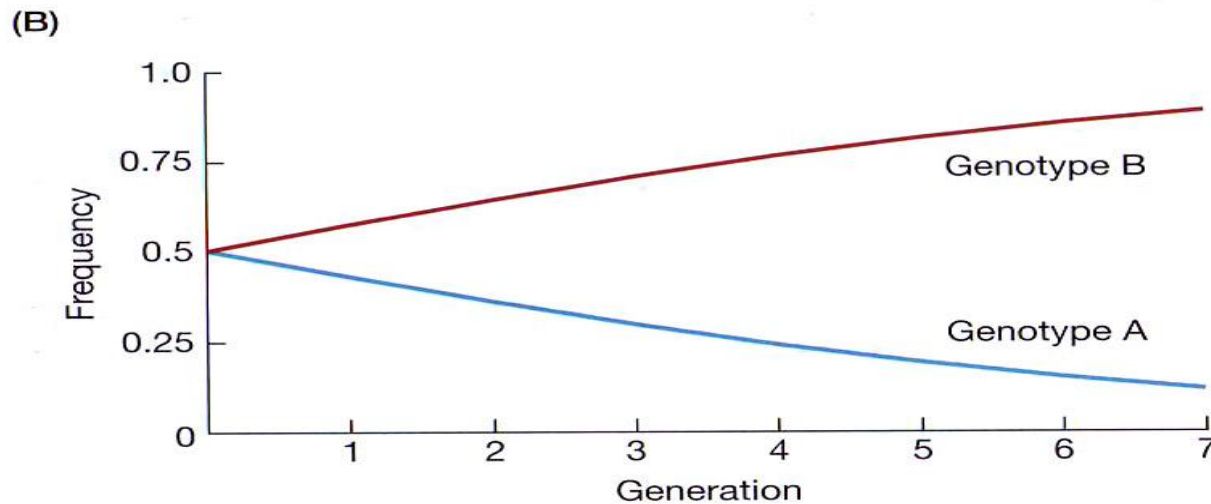
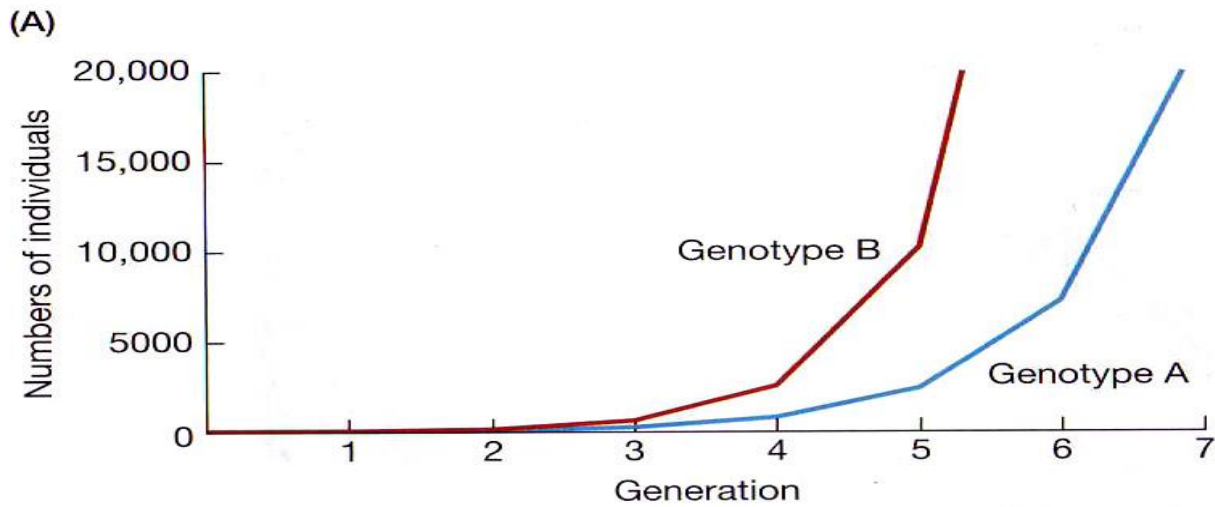


Crescita demografica di due genotipi con un differente tasso di crescita pro capite, in popolazioni che si riproducono asessualmente (es. partenogenesi), con generazioni non sovrapposte.

frazione uova che si riproduce $A=0,05$ $B=0,10$

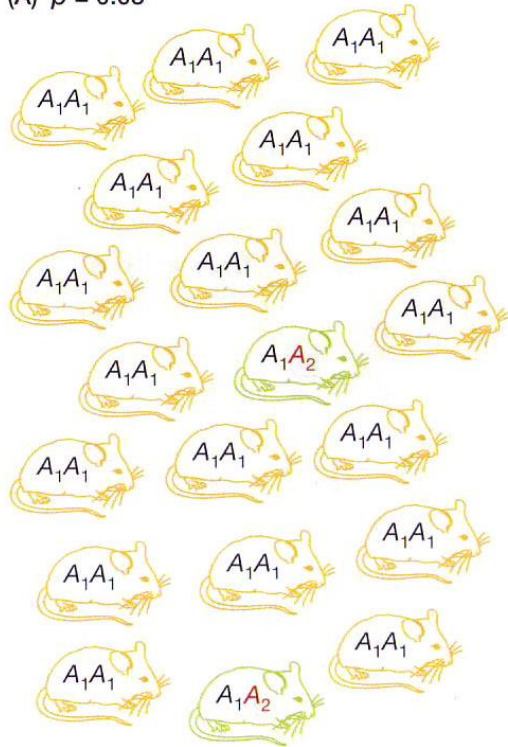
Fecondità (n uova x adulto) $A=60$ $B=40$

Fitness assoluta $R(A)=0,05 \times 60=3$ $R(B)=0,10 \times 40=4$

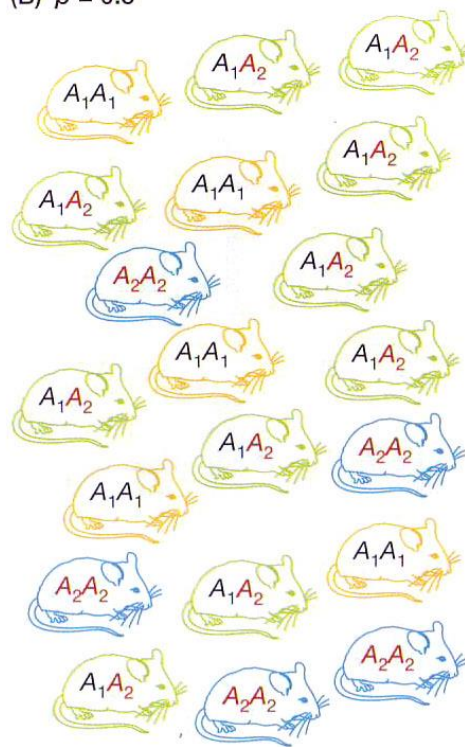


Two genotypes of a plant are growing together. Genotype A has a fitness of 3, while genotype B has a fitness of 4. Both genotypes start with 10 individuals. (A) The population size of genotype B grows much more rapidly. (B) Plotting the frequencies of the two genotypes shows that genotype B, which starts at a frequency of 0.5, makes up almost 90% of the population just 7 generations later.

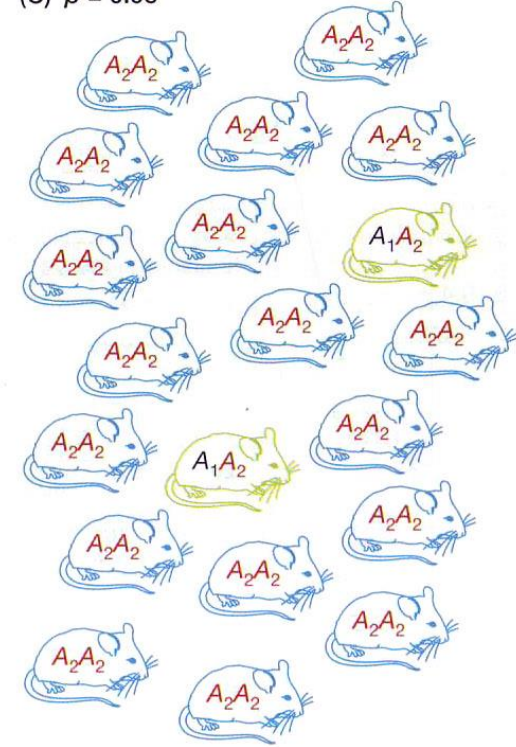
(A) $p = 0.05$



(B) $p = 0.5$



(C) $p = 0.95$



The amount of genetic variation at a locus depends on the allele frequencies. Genetic variation is greatest when allele frequencies are intermediate. There is little variation when the frequency p of allele A_2 is near 0 or near 1. Variation is maximized when $p = 0.5$.

Biston betularia - the peppered moth



Dark morph on sooty tree

Each morph on the “wrong” tree



WHAT'S HAPPENING!



Around 1850, black- colored peppered moths started to become more common than cream, usually in heavily industrialized areas.

Why did the frequency of black moths increase with the growing industries?

Darwin's Theory of evolution by natural selection suggests a hypothesis.

White tree trunks were blackened by heavy pollution from factories



Industrial Melanism in the peppered moth

Released in rural woodland

	grey	melanic
# released	393	406
# recaptured	54	19

survival

relative fitness (w)

Released in industrial region

	grey	melanic
# released	64	154
# recaptured	16	82

survival

relative fitness (w)

Industrial Melanism in the peppered moth

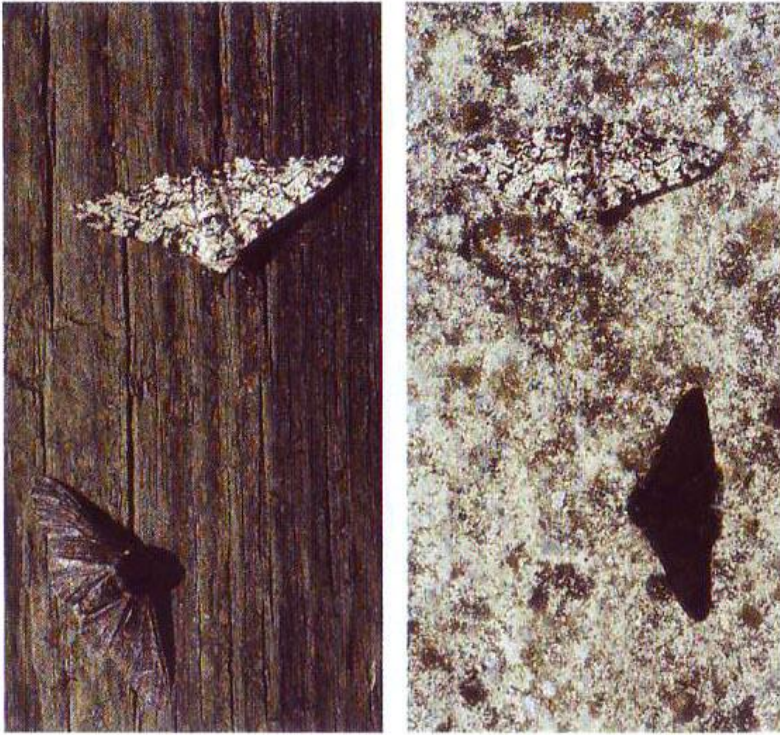
Released in rural woodland

	grey	melanic
# released	393	406
# recaptured	54	19
survival	0.137	0.047
relative fitness (w)	$0.137/0.137=1$	$0.047/0.137=0.343$

Released in industrial region

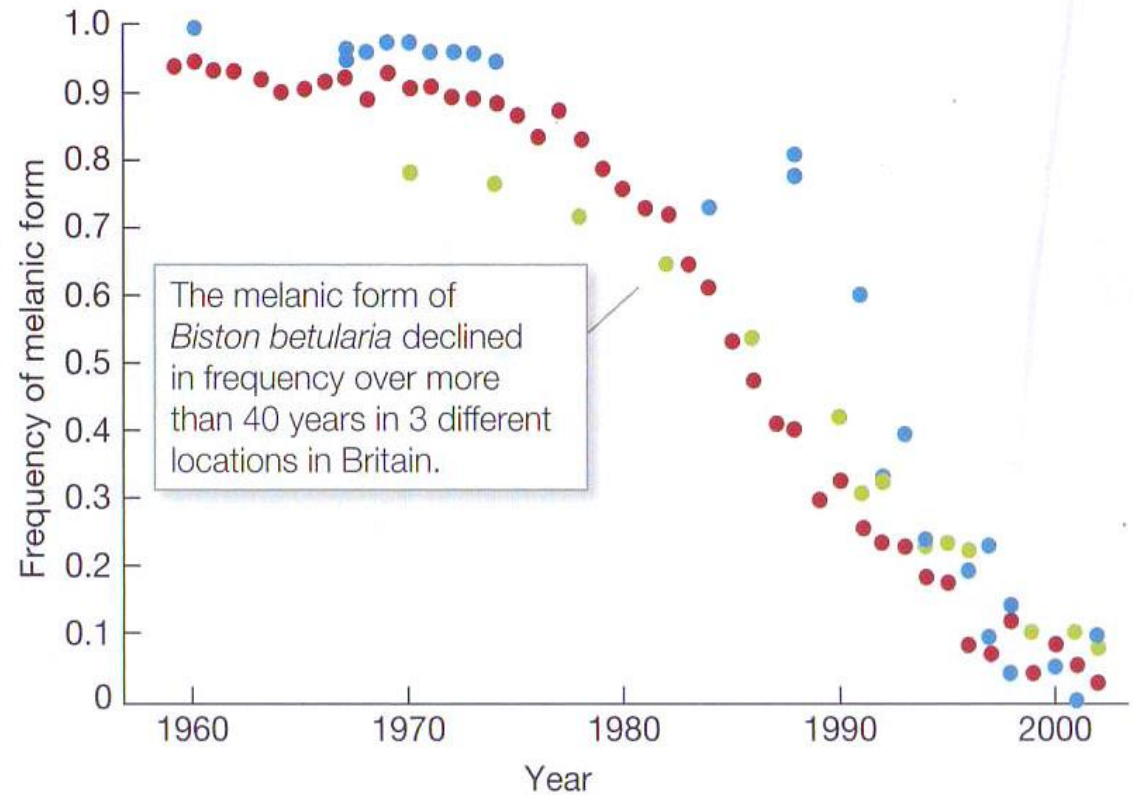
	grey	melanic
# released	64	154
# recaptured	16	82
survival	0.25	0.53
relative fitness (w)	$0.25/0.53=0.47$	$0.53/0.53=1$

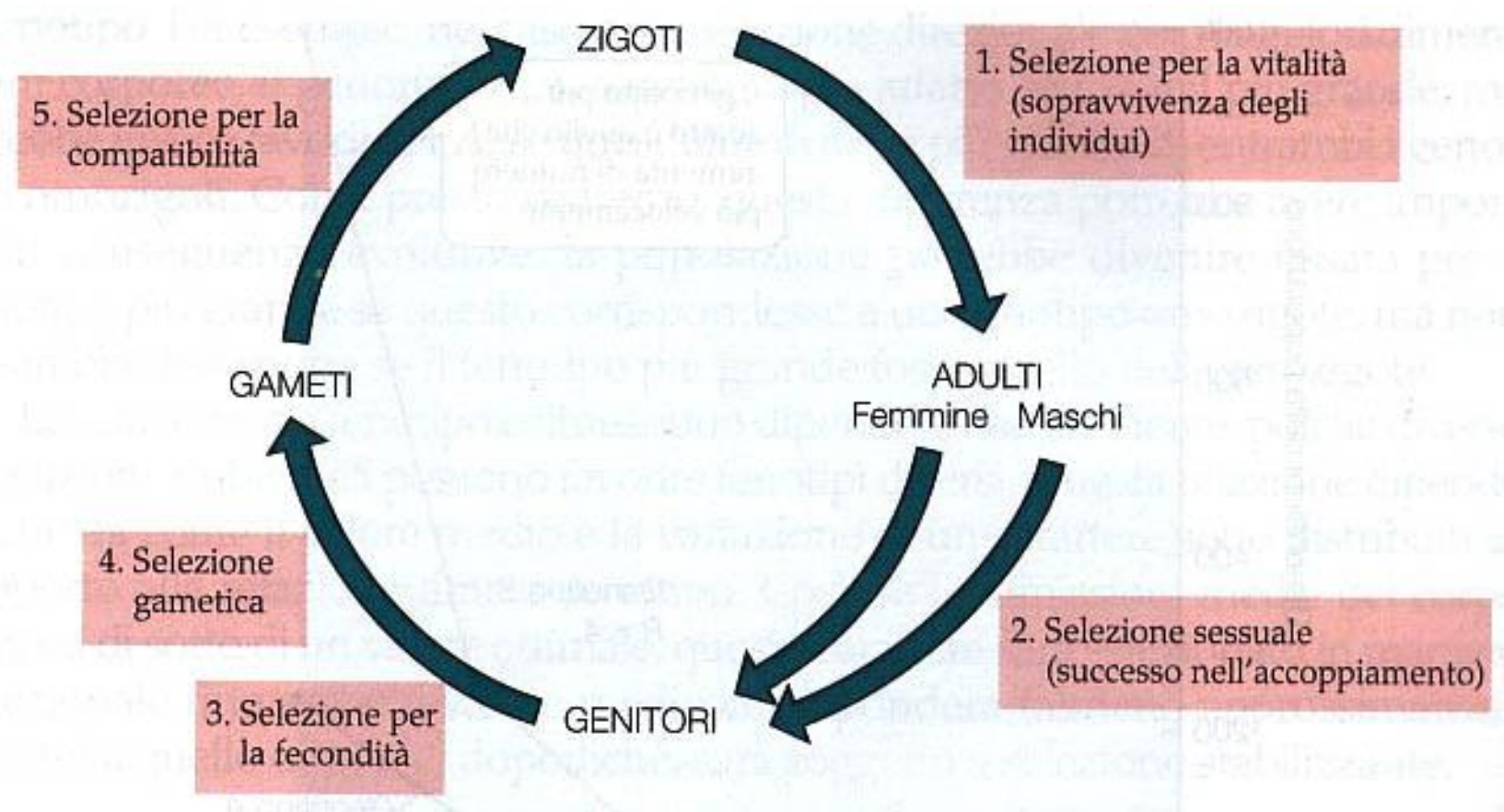
(A)



Industrial melanism in the peppered moth is the most famous example of evolution by natural selection directly observed in the wild. (A) The pale gray "typical" form and the melanic form on a tree trunk darkened by air pollution (left) and on a normal, nonblackened trunk (right). (B) The decline in the frequency of the melanic form in three British localities, indicated by dots of different colors, as air pollution decreased during the late twentieth century. (B after [11].)

(B)





Componenti della selezione naturale che possono influenzare la fitness di organismi che si riproducono sessualmente nel corso del loro ciclo vitale

Selezione naturale

La selezione naturale può agire in molti modi a vari stadi del ciclo vitale di un organismo.

- **I genotipi possono produrre zigoti con CAPACITÀ DI SOPRAVVIVENZA DIVERSA, e più tardi nella vita potrebbero essere responsabili di differenze di FECONDITÀ (numero di figli generati).**
- **Gli organismi differiscono nel loro successo di accoppiamento ad opera della SELEZIONE SESSUALE.**
- **I gameti hanno diverse probabilità di raggiungere la fecondazione ad opera della selezione che agisce a livello dei gameti, SELEZIONE GAMETICA.**

LA FITNESS misura la capacità di adattamento di un organismo

Modelli di selezione: **selezione direzionale**

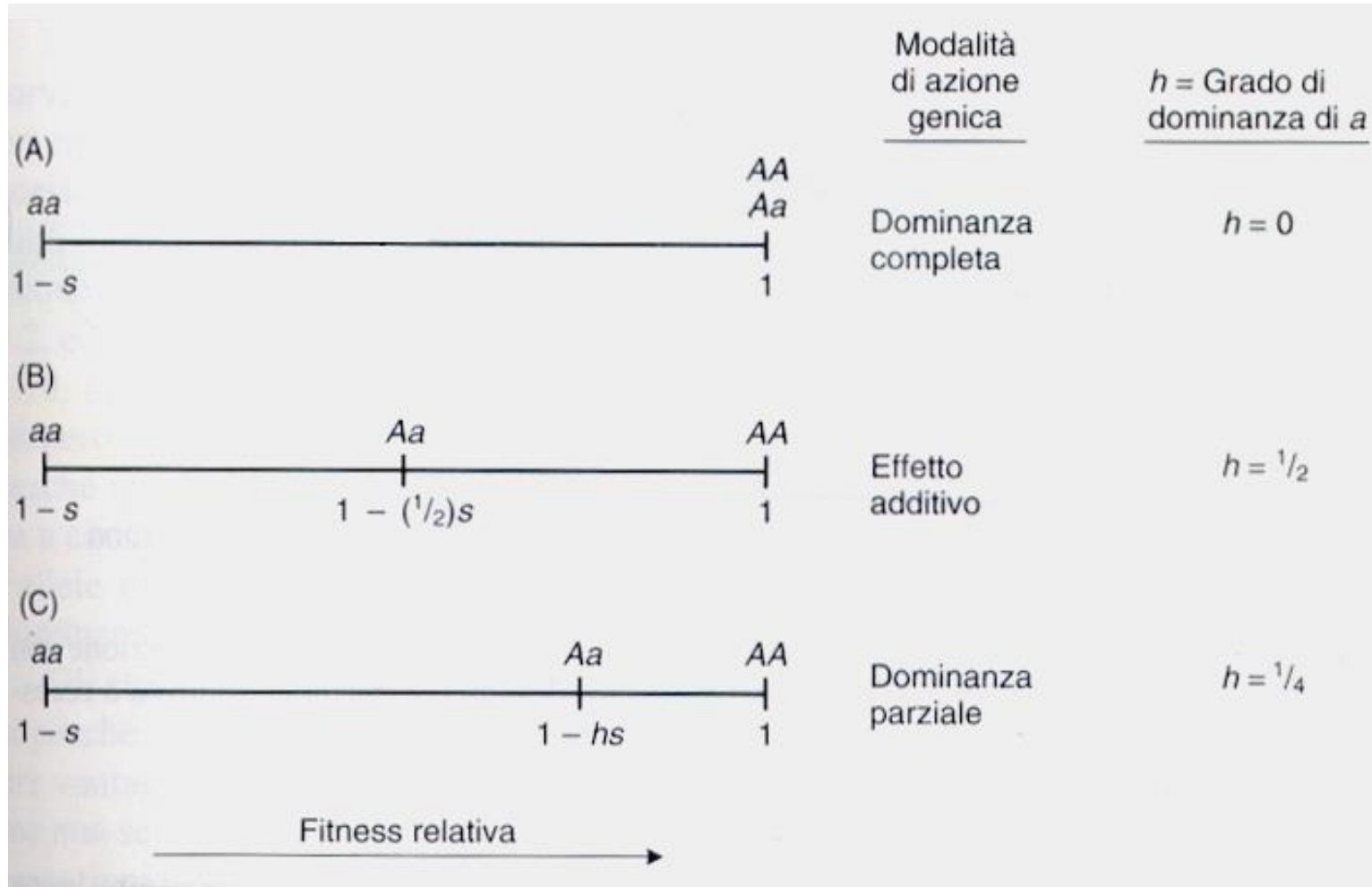
ESPRESSIONE FENOTIPICA DEL GENE

... come i genotipi determinano i fenotipi

attraverso:

ADDITIVITÀ E DOMINANZA

ADDITIVITA' E DOMINANZA:
forme diverse di espressione fenotipica del gene

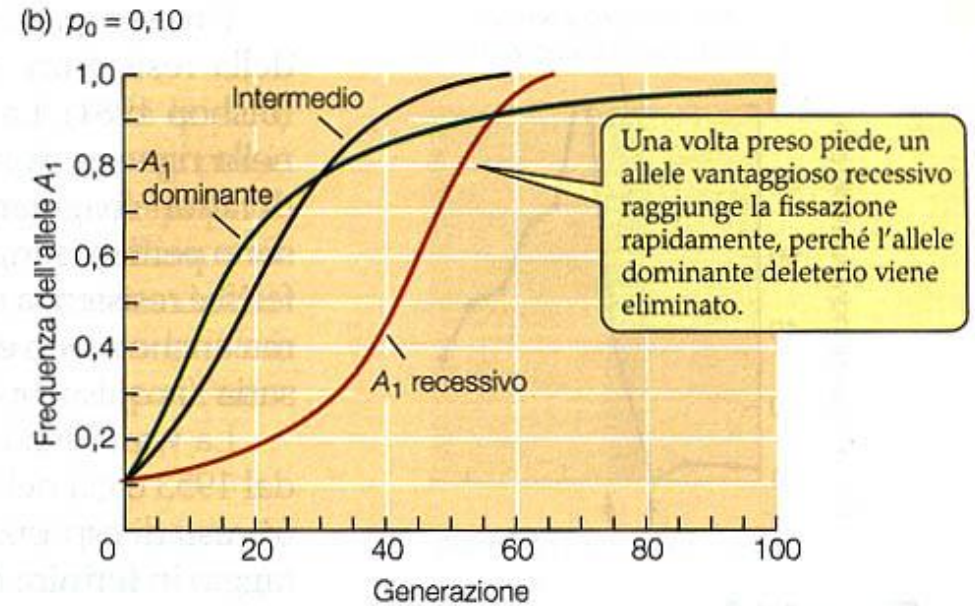
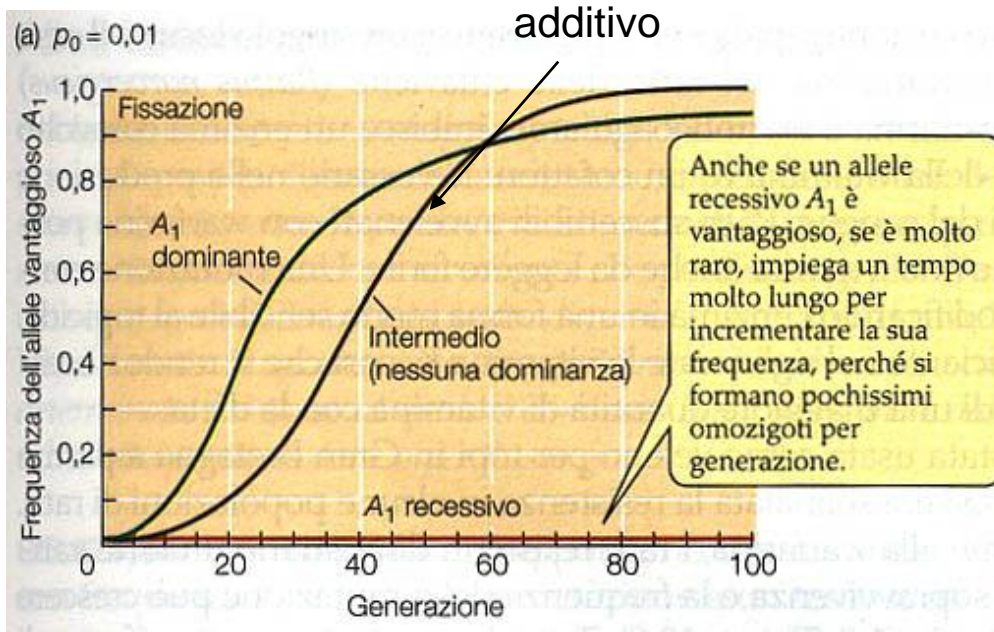


Diversi gradi di dominanza per la fitness

Coefficiente di selezione : $(s = 1 - w)$

Selezione direzionale

Cambiamento frequenze alleliche ad un locus in cui compare una mutazione vantaggiosa



Aumento in frequenza di un allele vantaggioso (A_1)

- frequenze alleliche aumentano velocemente quando l'allele favorito vantaggioso è dominante, fitness eterozigoti=1
- azione additiva dell'allele favorito, fitness eterozigoti intermedia ai due omozigoti
- frequenze alleliche aumentano lentamente quando l'allele favorito vantaggioso è recessivo, il suo effetto non viene espresso se è presente solo negli eterozigoti

(ELIMINAZIONE DELL'ALLELE DALLA DERIVA GENETICA "SETACCIO DI HALDANE")

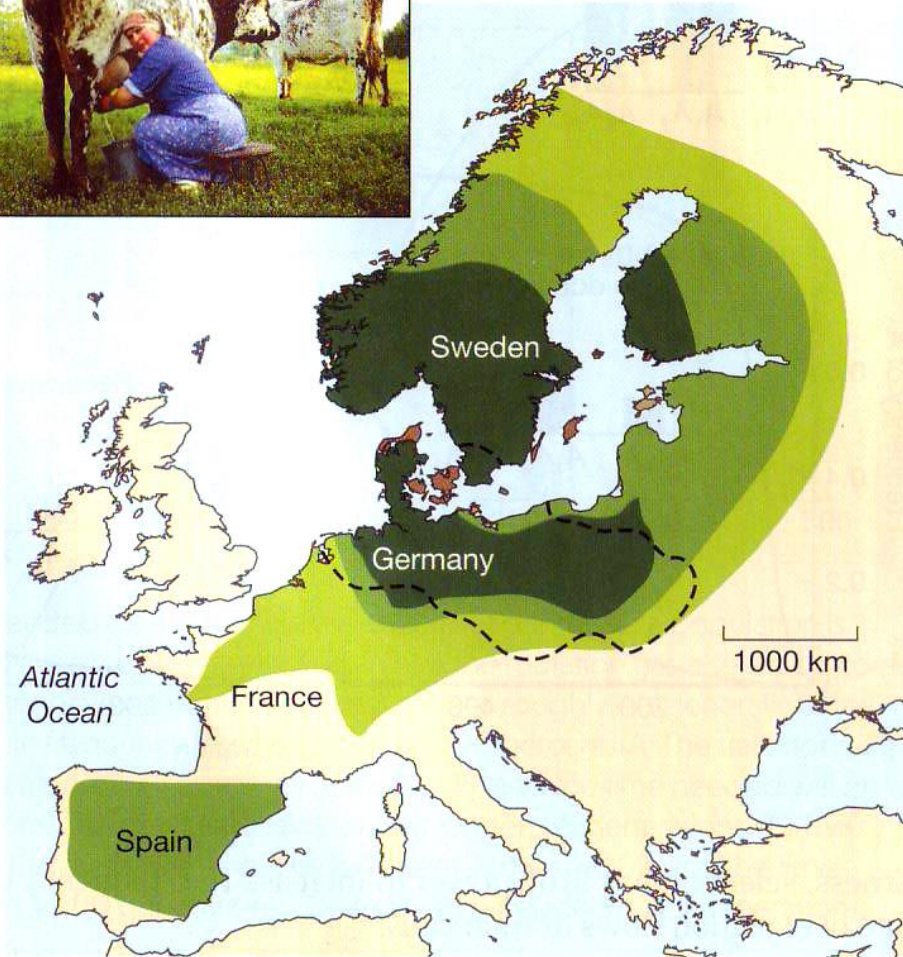
Selezione naturale

Da cosa dipende il numero di generazioni affinché un allele vantaggioso sostituisca uno svantaggioso?

- *dalle frequenze alleliche iniziali*
- *dal coefficiente di selezione*
- *dal grado di dominanza*

Selezione naturale

- Nella maggior parte dei casi le mutazioni nuove sono deleterie, cioè abbassano il valore della fitness.
- Tali mutazioni sono generalmente rimosse dalla popolazione da quella che viene chiamata una selezione negativa.
- Se in una popolazione una mutazione dovesse avere una fitness maggiore di quella di altre mutazioni, sarebbe un caso di selezione positiva che potrebbe risultare in un aumento della frequenza della variante mutata fino al 100% (fissazione).



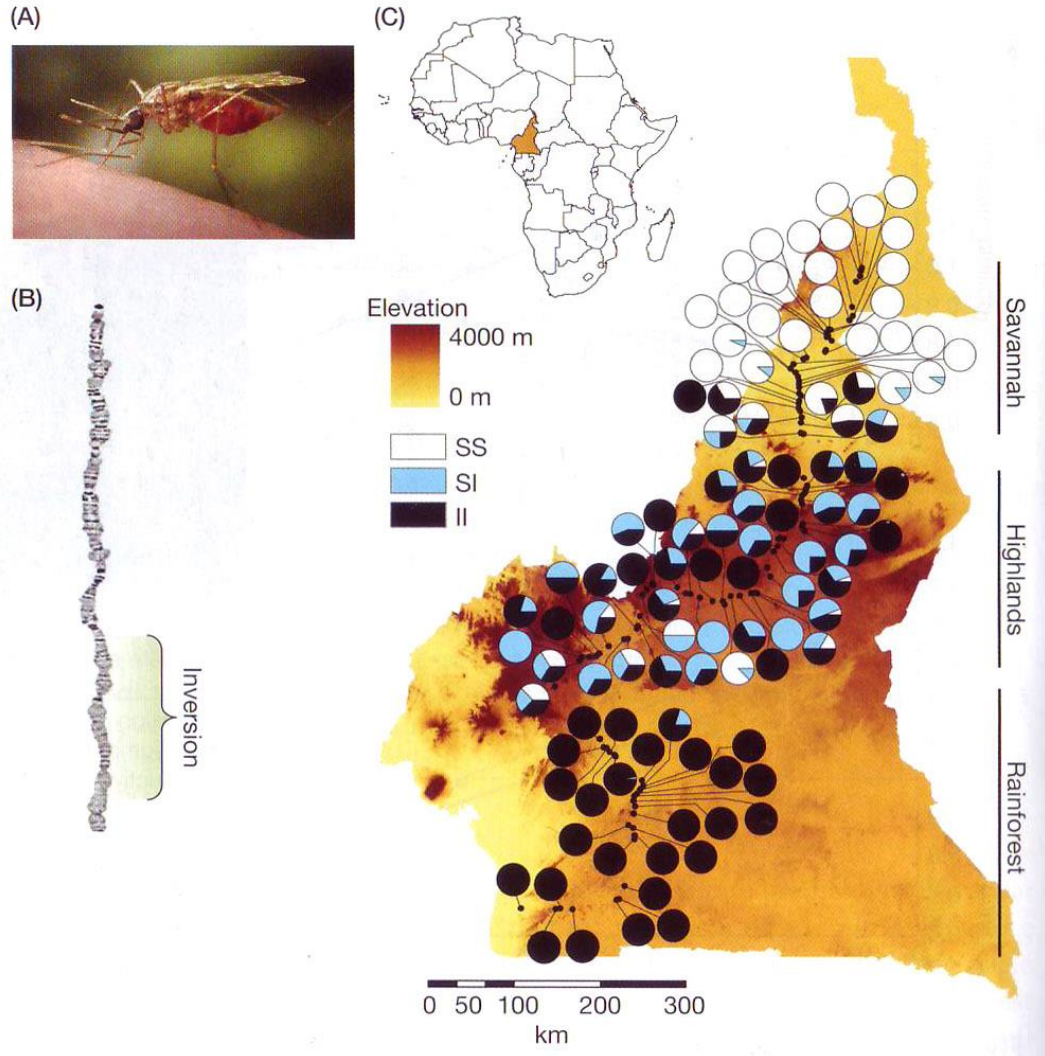
The region in Europe where lactase persistence is common overlaps with archeological sites where early Neolithic people had cattle. Dark green areas on the map show where the lactase persistence allele is at high frequency. The dashed curve shows the geographic range of the Funnelbeaker culture, which was a pastoral society. Dairy products were likely consumed by these people roughly 4500 years ago. Inset: The diet of northern Europeans is still rich with dairy products. (After [4].)

La prima ipotesi, storico-culturale, ipotizza che l'allele LP sia nato da bassa frequenza attraverso la selezione con una lunga storia di pastorizia.

L'altra ipotesi sostiene che l'allele LP potrebbe essere già stato comune in alcune popolazioni a causa della deriva genetica e solo queste popolazioni avrebbero adottato la pratica della pastorizia. Potrebbero esserci ulteriori pressioni genetiche in climi aridi in cui il latte è una delle uniche fonti di acqua pulita o alle latitudini settentrionali dove, in assenza di vitamina D, la presenza di lattosio facilita l'assorbimento del calcio da parte della mucosa intestinale e quindi riduce il rischio di rachitismo e osteomalacia

[PLoS One](#). 2014; 9(1): e86251

A malaria mosquito is polymorphic for chromosome inversions in Cameroon, a country in Africa. (A) The mosquito *Anopheles funestus* is one of the species that transmits malaria. (B) A photo of part of chromosome 3. Inversion 3Ra is highlighted in green. (C) The pie diagrams show the frequencies of the three genotypes in villages along a highway: white are homozygotes without the chromosome inversion (SS), black are homozygotes with the inversion (II), and blue are heterozygotes (SI). Three groups of populations are visible. In the north, which is hot and dry savannah, the inversion is almost entirely absent. In the south, which is lowland rainforest, the inversion is at almost 100 percent frequency. In the center of the country, which is a mountainous highland, the inversion is at intermediate frequencies. (B courtesy of Igor V. Sharakhov, after [37]; C from [2].)

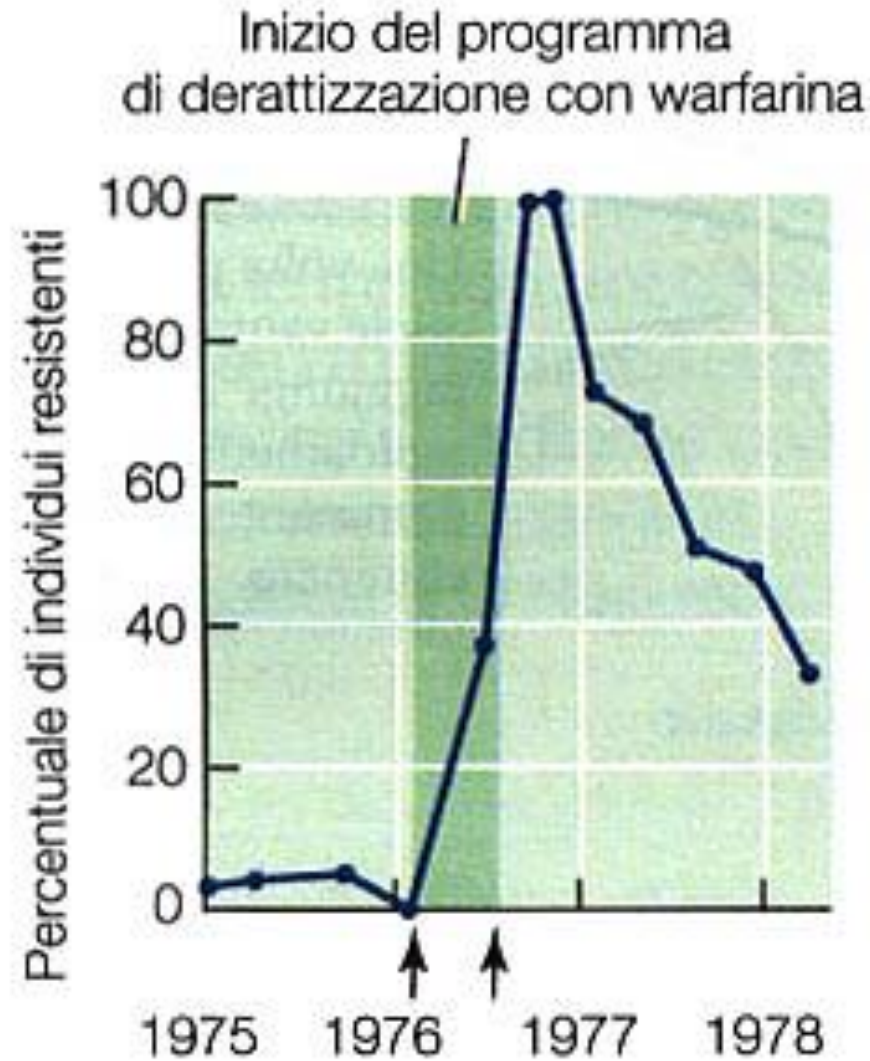




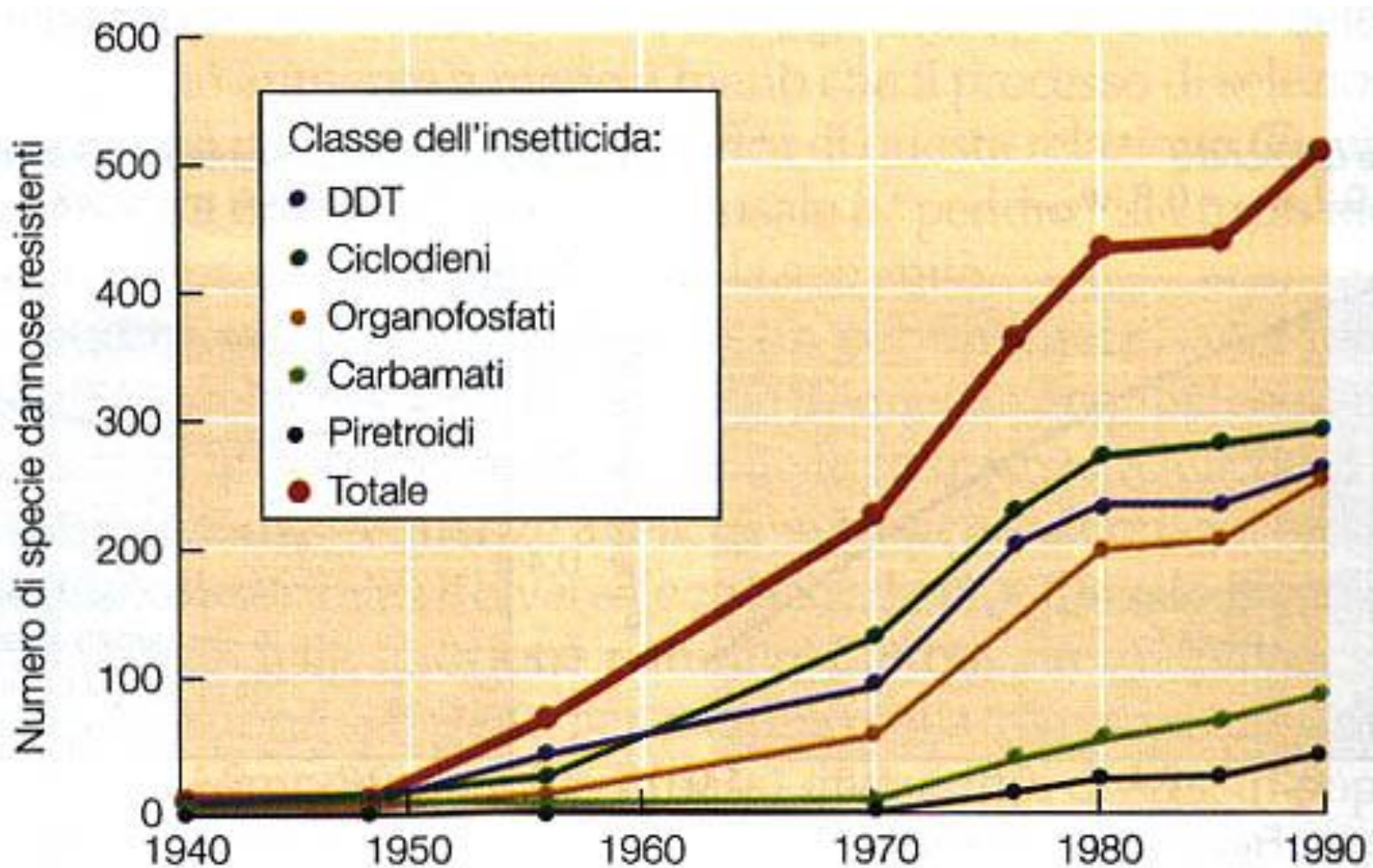
Ortottero mimetico (*Mimetica crenualata*) del Costa Rica

Lo stato di un carattere dotato di un vantaggio sarà fissato dalla selezione naturale, a patto che non intervengano altri fattori

Costo per l'adattamento



Frazione di individui resistenti alla walfarina, anticoagulante perché inibisce la sintesi della vitamina K necessaria per la produzione di fattori coagulanti del sangue, in una popolazione di ratti in Galles. La resistenza consiste in una mutazione che modifica l'enzima rendendolo meno sensibile alla walfarina ma meno efficiente nel produrre la vitamina K.



Costo per l'adattamento

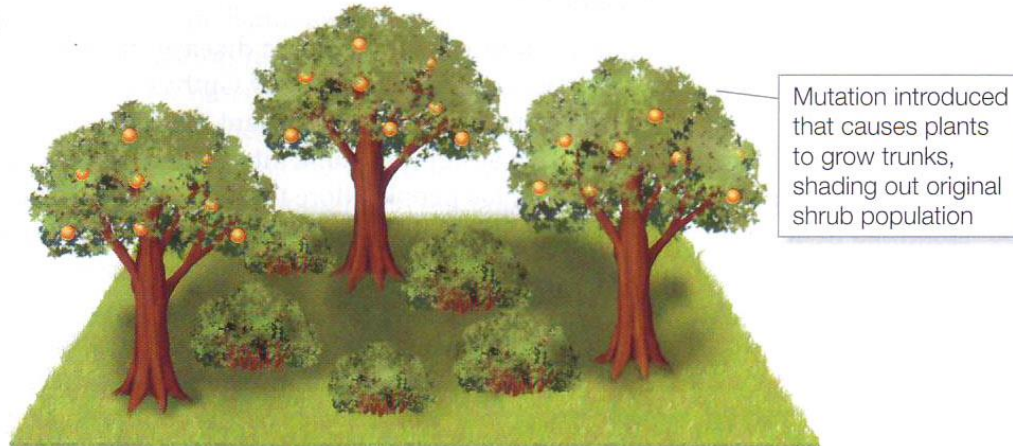
Numero cumulativo di specie di artropodi dannosi che hanno evoluto resistenza a cinque classi di insetticidi. La linea superiore fornisce il numero totale di specie resistenti agli insetticidi. (Da Metcalf e Luckmann 1994)

(A)



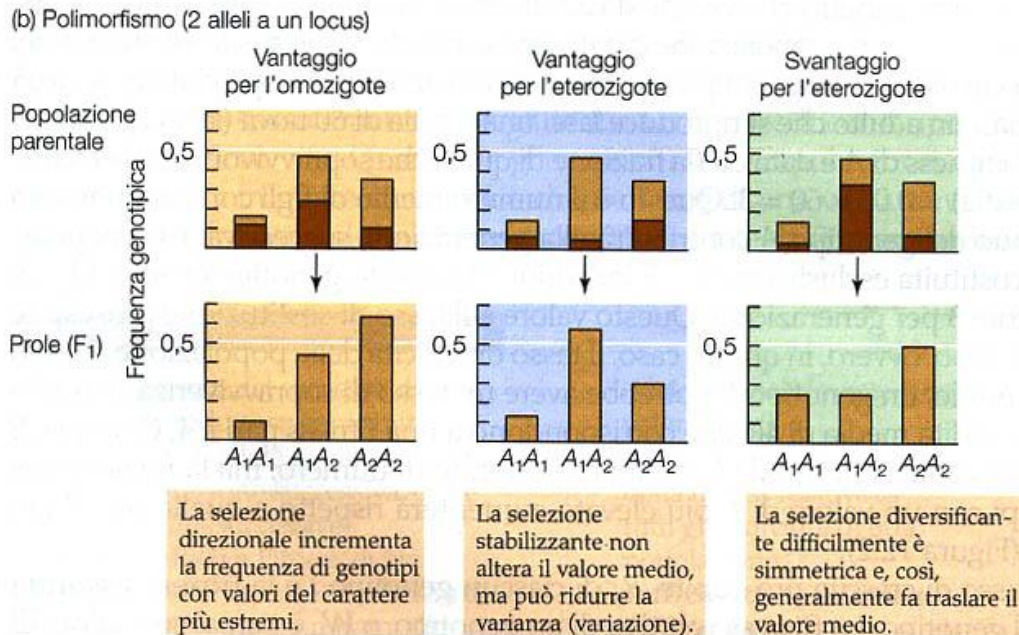
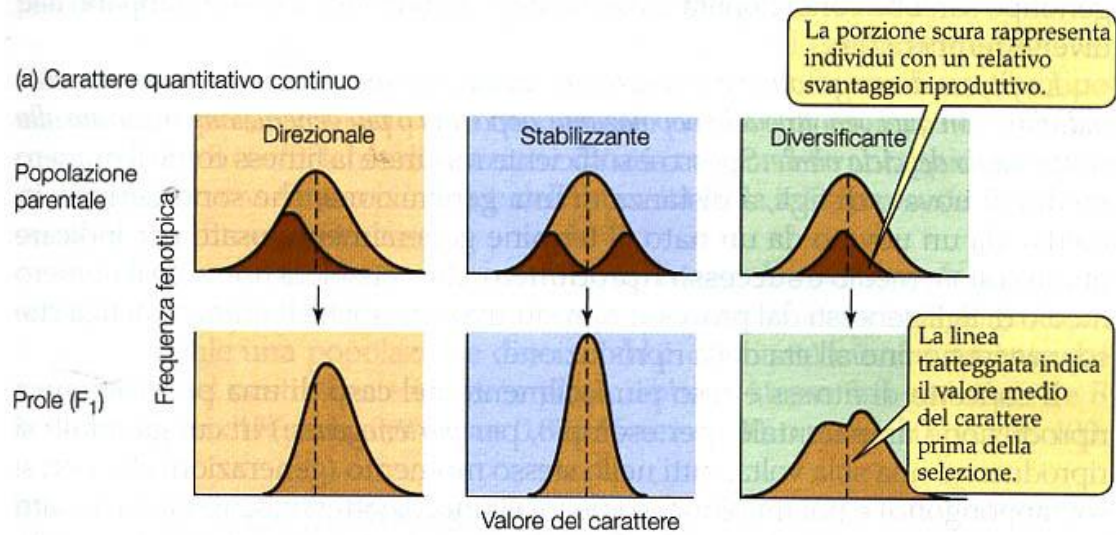
Frequency-dependent selection resulting from competition can cause the mean fitness of a population to decline. A mutation in a population of bushes produces a trunk. The mutation gains a fitness advantage by shading neighbors, but it reduces fecundity. As the mutation spreads, the mean fitness (represented by the number of fruit) declines. See the text for further details.

(B)

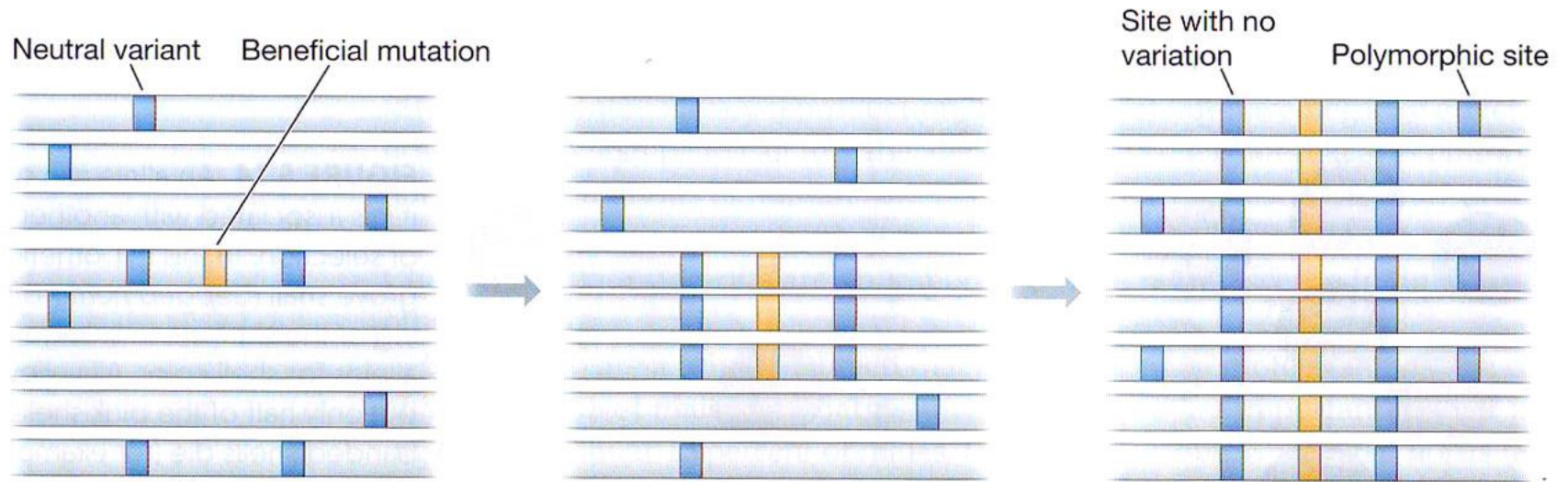


(C)





Tipi di selezione su (a) un carattere quantitativo continuo ereditabile e (b) un polimorfismo che consiste di due alleli ad un singolo locus. I grafici in alto, a e b, mostrano la distribuzione del carattere nella generazione parentale, prima della selezione. I grafici in basso sia, a che b, mostrano le distribuzioni di frequenza nella generazione F_1 , a seguito della selezione, (Da Endler 1986)



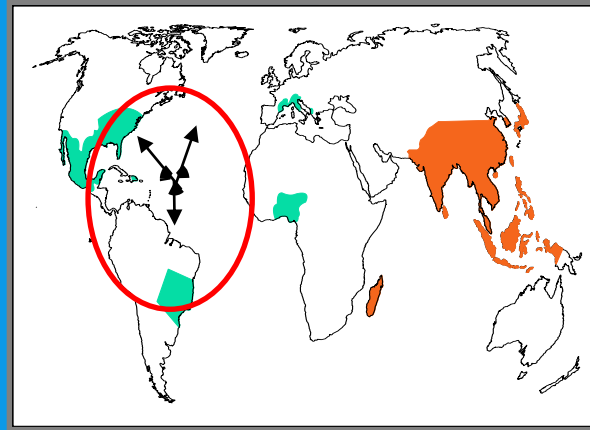
When a beneficial mutation spreads to fixation, the selective sweep eliminates polymorphism at nearby regions of the chromosome. The beneficial mutation (in yellow) first appears on a chromosome that has selectively neutral variants in its DNA sequence at two sites nearby (in blue). As the mutation spreads to higher frequency, the neutral variants hitchhike with

it to higher frequency. When the mutation becomes fixed, genetic variation is eliminated in the region nearby. Regions of the chromosome further from the beneficial mutation retain variation because recombination joins together chromosomes that carry the beneficial mutation with chromosomes that carry different neutral variants.

Wolbachia – Aedes albopictus



Aedes albopictus



Speciazione complesso *Anopheles gambiae*



Ambiente di risaia (Guinea Bissau)



Fenomeni di speciazione incipiente a carico di *An. gambiae* s.s.

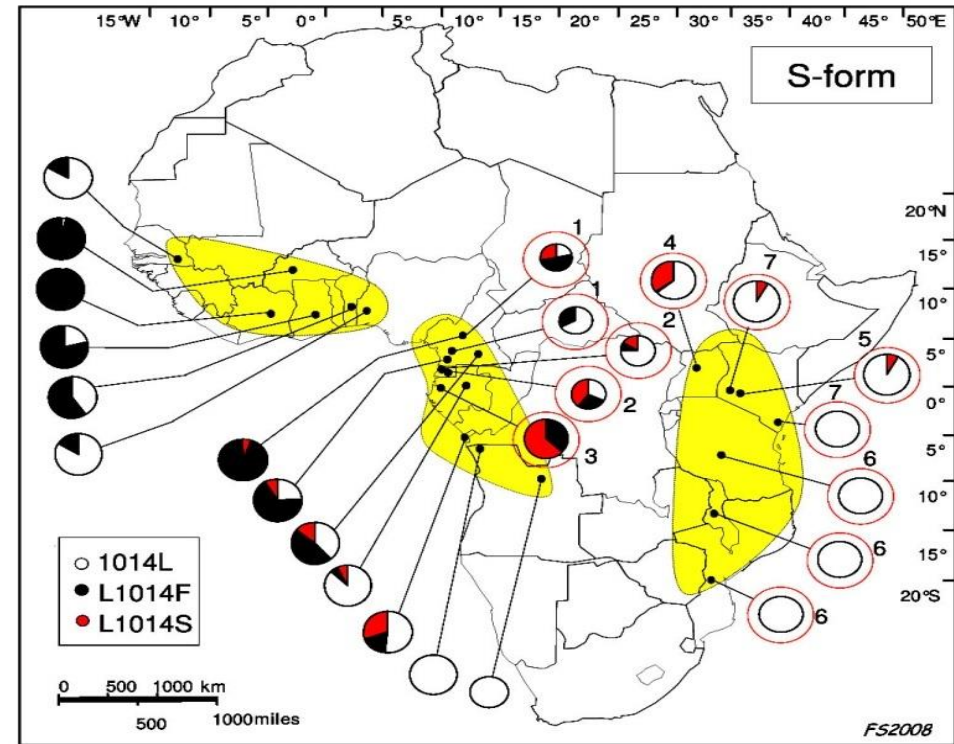
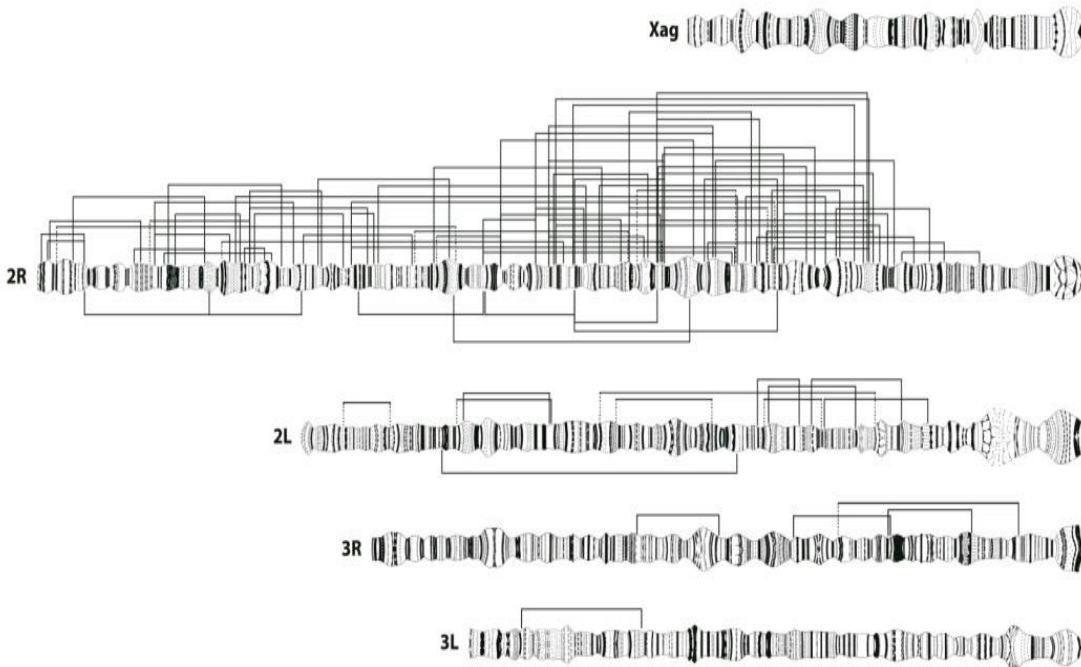
Composizione e distribuzione geografica delle specie

Riconoscimento capacità vettrice delle diverse specie

Adattamento all'ambiente antropizzato

Relazione tra inversioni e trasmissione malaria

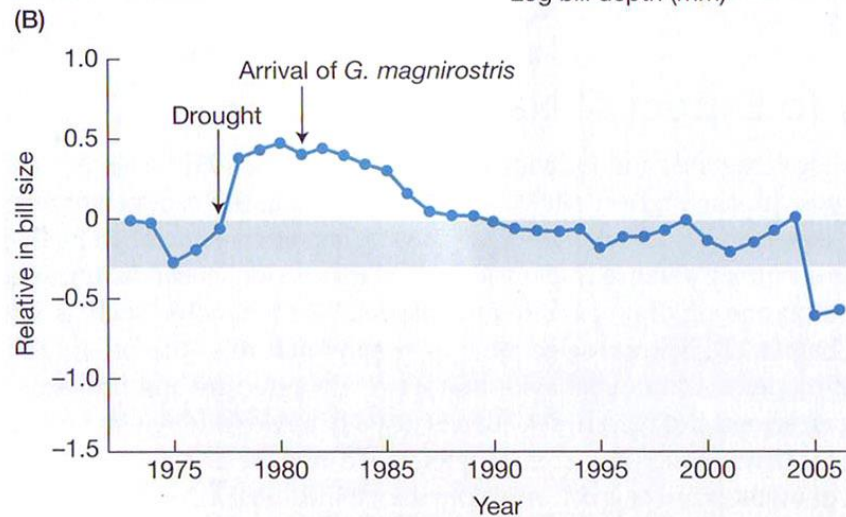
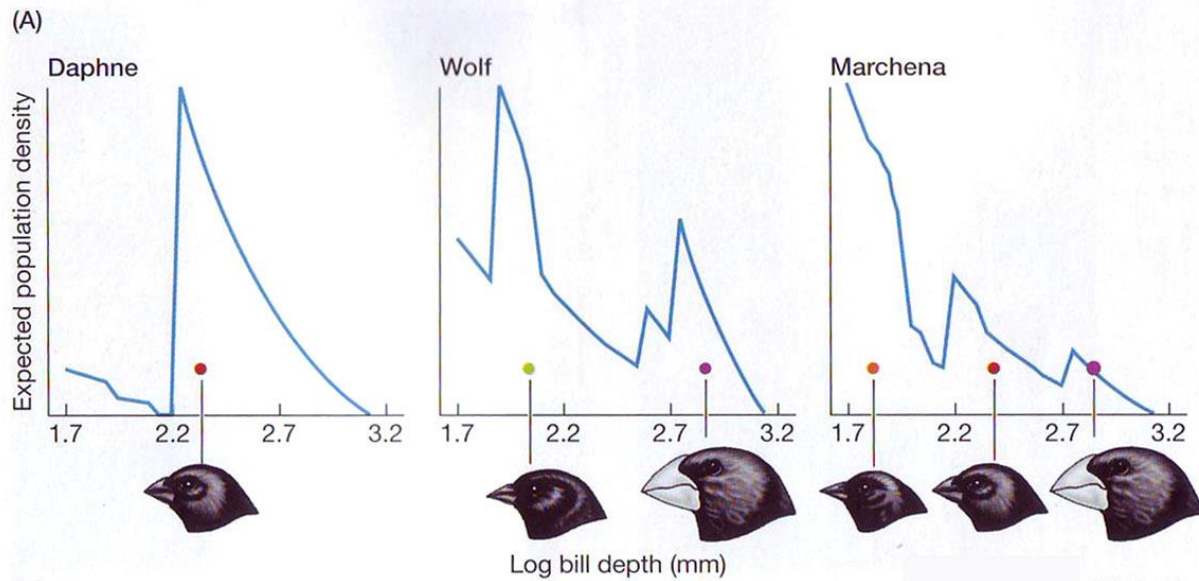
Studio polimorfismi dovuti ad inversioni cromosomiche paracentriche sul cromosoma 2 connesse all'adattamento ecologico



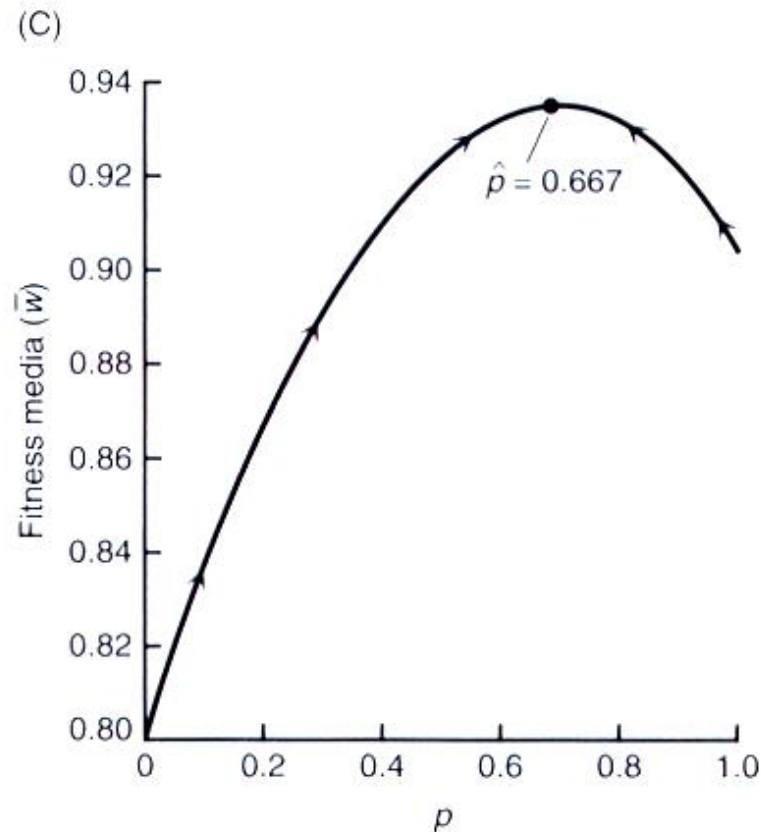
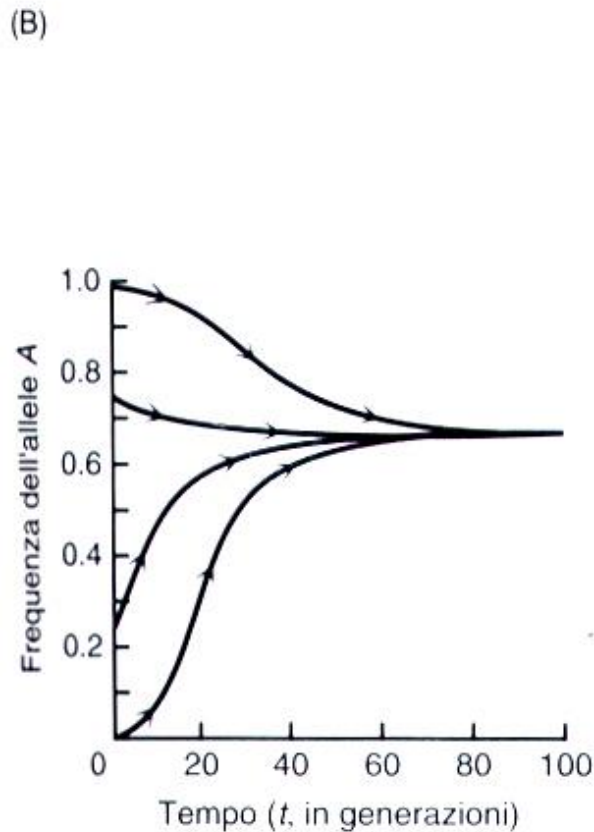
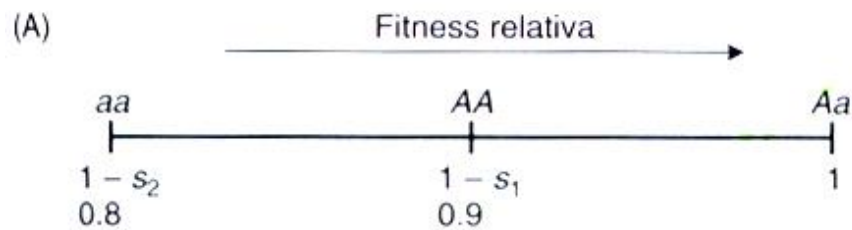
Distribution of 1014L, L1014F and L1014S alleles in *Anopheles gambiae* S-form populations

Resistenza agli insetticidi piretroidi (Kdr) nel vettore

Inversioni paracentriche di *Anopheles gambiae* s.s. Il complemento cromosomico degli Anofelini consiste di tre cromosomi (X, 2, 3; R=braccio destro, L=braccio sinistro). Alta concentrazione di inversioni sul braccio 2R, implicato nella presenza di inversioni con possibile significato adattativo).



Bill size in Galápagos ground finches (*Geospiza*) is adapted to feeding on seeds, but competition among species affects what kinds of seeds a species eats. (A) Because of differences in abundance of plant species with different seed sizes, different islands would be expected to differ in the density that various populations of finches would be expected to sustain, as a function of their bill size. For example, Wolf Island has only two abundant kinds of seeds, one small and the other large; the jagged curve shows the theoretical population density of a finch population, depending on its log bill depth (a measure of size). This island has two species of finches, with the predicted small and large bill depths. (B) On the island of Daphne Major, the average bill size of *G. fortis* increased after a 1977 drought that made smaller seeds less abundant than large seeds. Bill size then evolved back to its original level until the population of the large ground finch (*G. magnirostris*) became large enough to deplete the supply of large seeds. (A after [46]; B after [22].)



**frequenza
allelica
Intermedia
è un equilibrio
stabile:
unico Picco
adattativo**

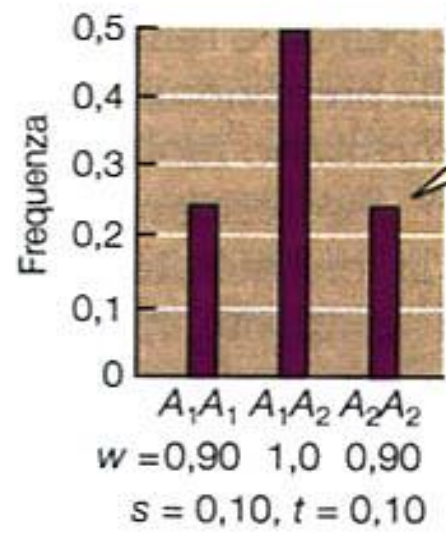
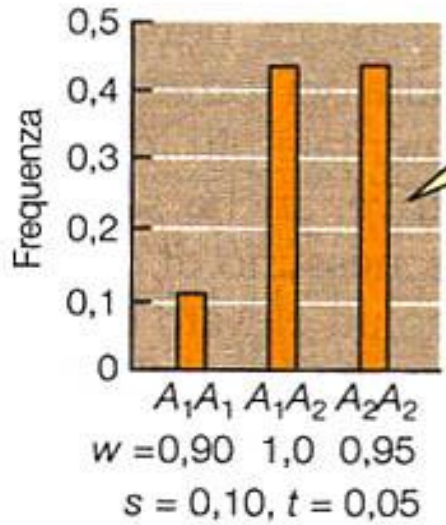
Sovradominanza o vantaggio dell'eterozigote fitness=1

Fitness omozigoti $s_1=0,1$ $s_2=0,2$

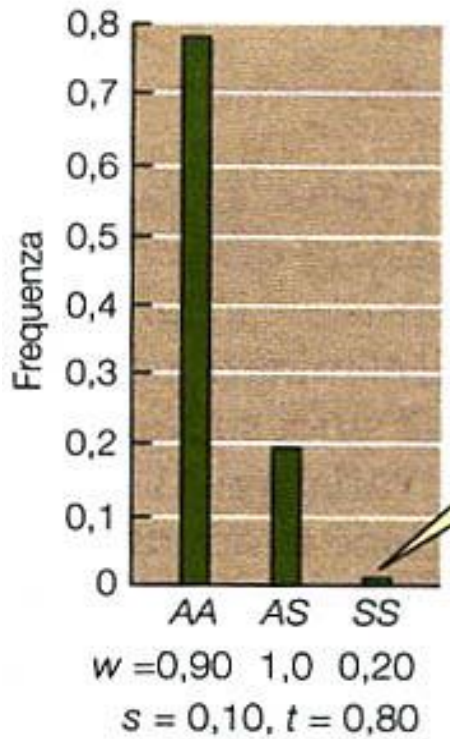
LA SELEZIONE AUMENTA LA FITNESS MEDIA DELLA POPOLAZIONE

$$\text{fitness media} = (P w_{AA}) + (H w_{Aa}) + (Q w_{aa})$$

(a)

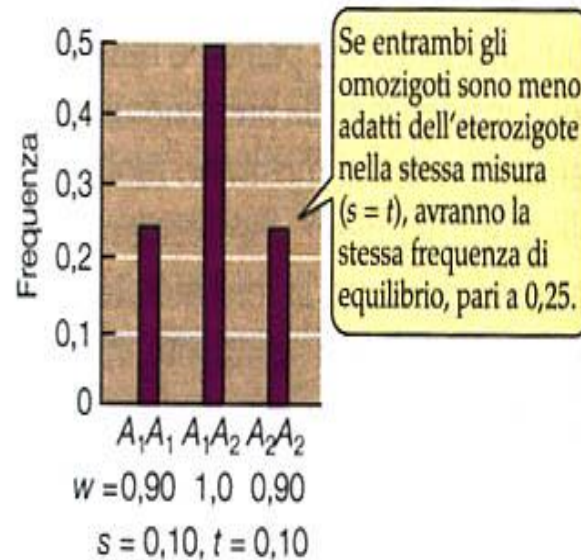
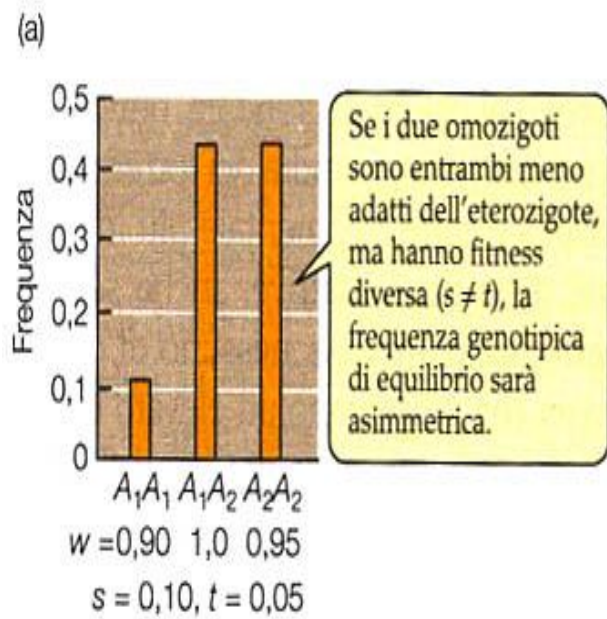


(b)

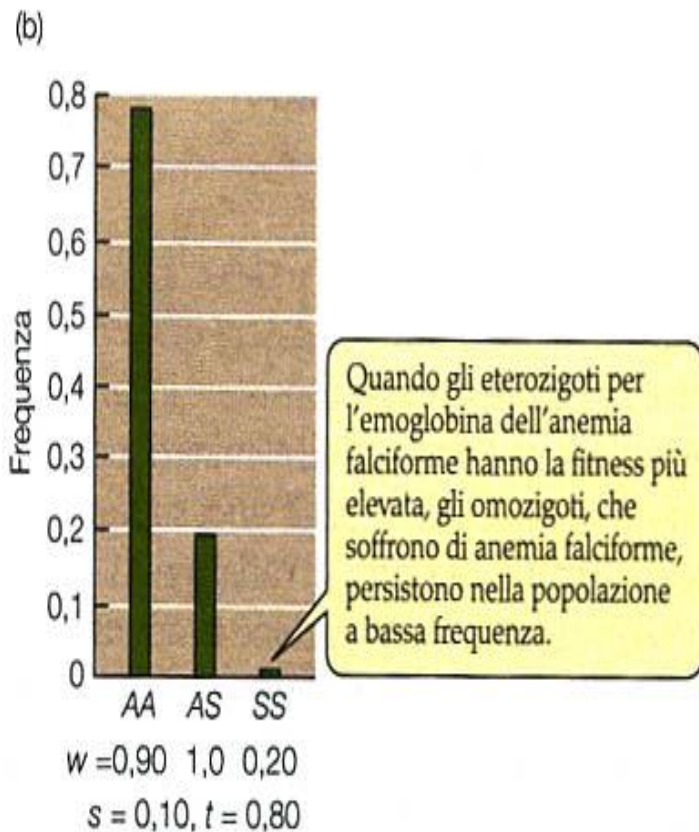


VANTAGGIO DELL'ETEROZIGOTE

Vantaggio dell'eterozigote (Overdominance)



(a) Frequenze genotipiche negli zigoti appena formati a un locus con un vantaggio per l'eterozigote (sovradominanza), per diversi valori di fitness relativa dei due omozigoti



(b) Frequenze attese per il poliformismo dell'emoglobina responsabile dell'anemia falciforme usando valori di fitness stimati da una popolazione africana esposta alla malaria.

SS è affetto da anemia falciforme

VANTAGGIO DELL'ETEROZIGOTE (AD UN SOLO LOCUS)

VIGORE DELL'IBRIDO O ETEROSI (PIU' LOCI)

Es: due linee di laboratorio (depressione da inincrocio)

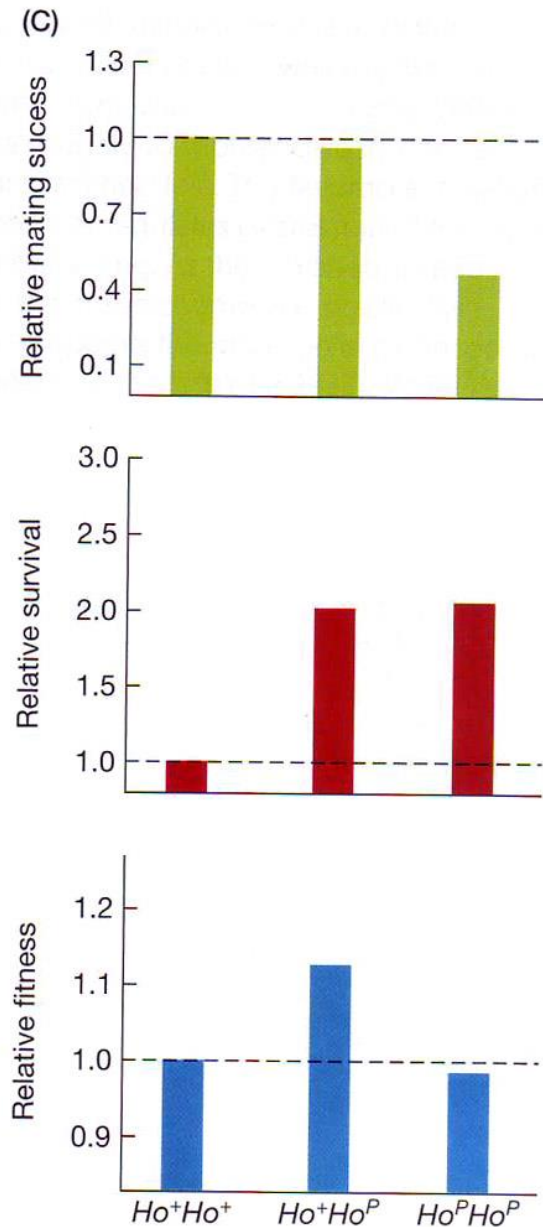
F_1 ottenuta dall'incrocio tra le due linee sarà caratterizzata da individui altamente eterozigoti: elevata fitness

CORRELAZIONE TRA FITNESS E DIVERSITA' GENETICA

J Howie et al.- 2013.
Sex or Survival,
Evolution

Evolutionary trade-off

A classic paradox in sexual selection is how sexual traits under strong directional selection maintain underlying genetic variation. A new study has found that in Soay sheep a trade-off between reproductive success and survival maintains variation in horn size.



Genetic trade-offs between survival and mating success maintain a dramatic polymorphism in the size of horns in male Soay sheep. (A) A homozygous Ho^+Ho^+ male with normal horns. (B) A homozygous Ho^PHo^P male with vestigial horns. (C) Ho^PHo^P males have the lowest mating success, while Ho^+Ho^+ males have lowest survival. The net result is that Ho^+Ho^P heterozygotes have the highest overall fitness. (A, B from [23]; C after [23].)

SELEZIONE INVERSAMENTE DIPENDENTE DALLA FREQUENZA

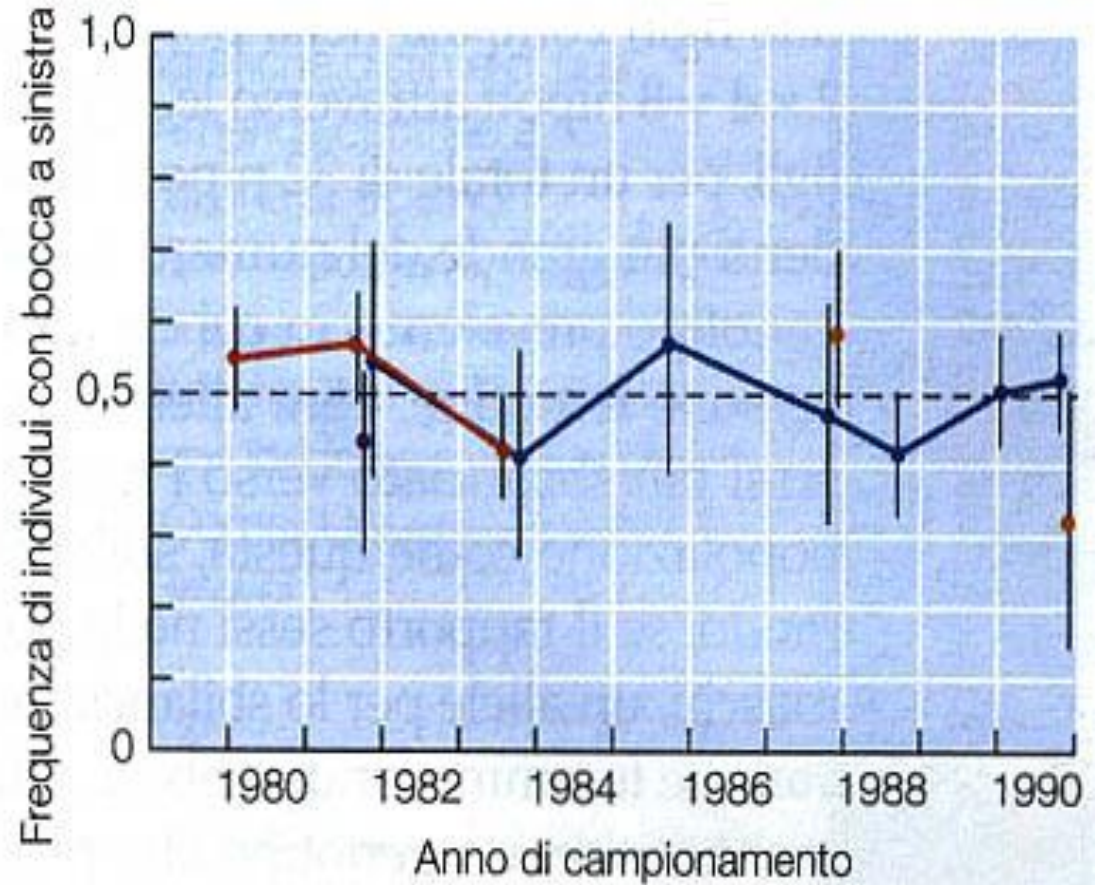
Selezione naturale nella quale la fitness di ciascun genotipo varia in funzione della sua frequenza nella popolazione

In un tale schema il fenotipo più raro ha la fitness più elevata

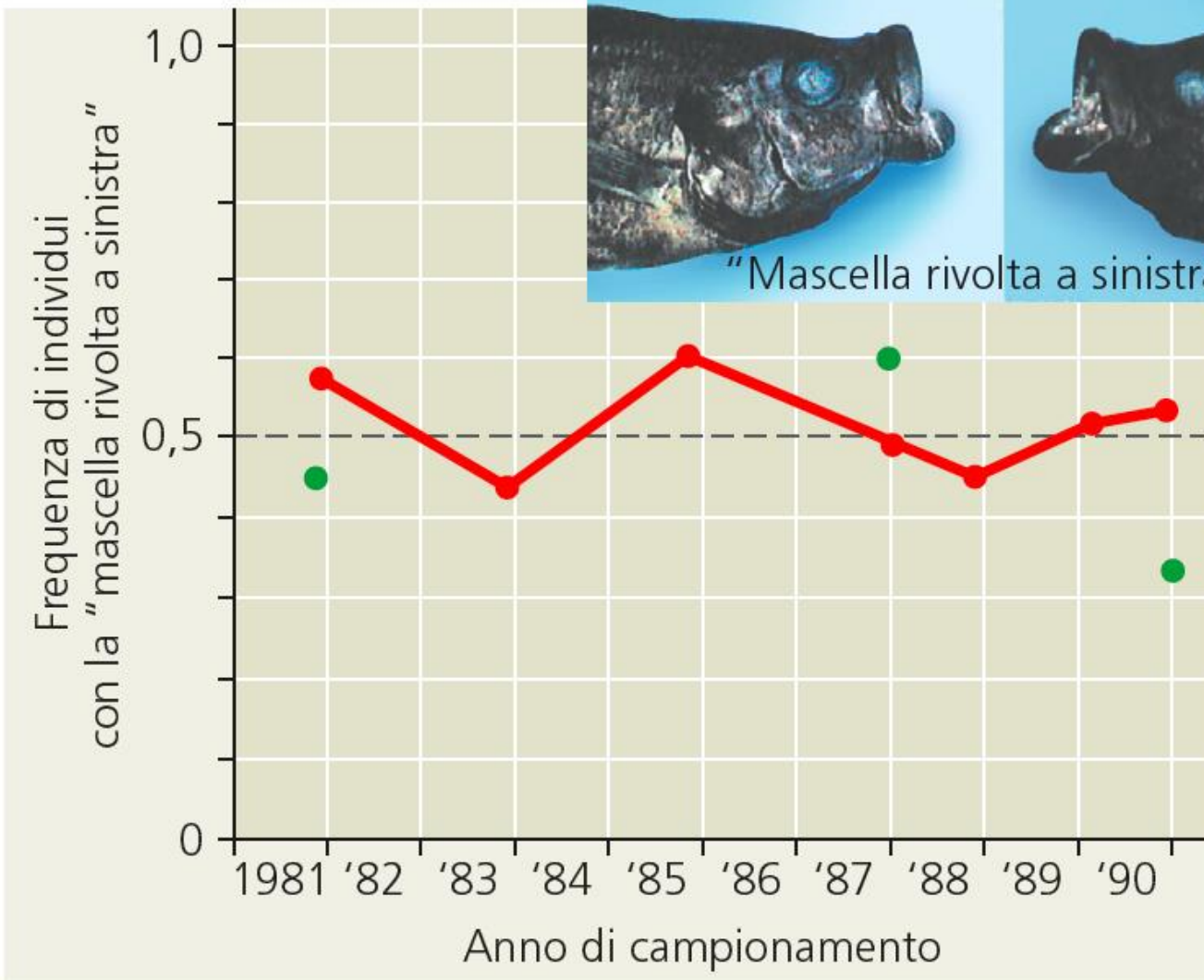
(a)

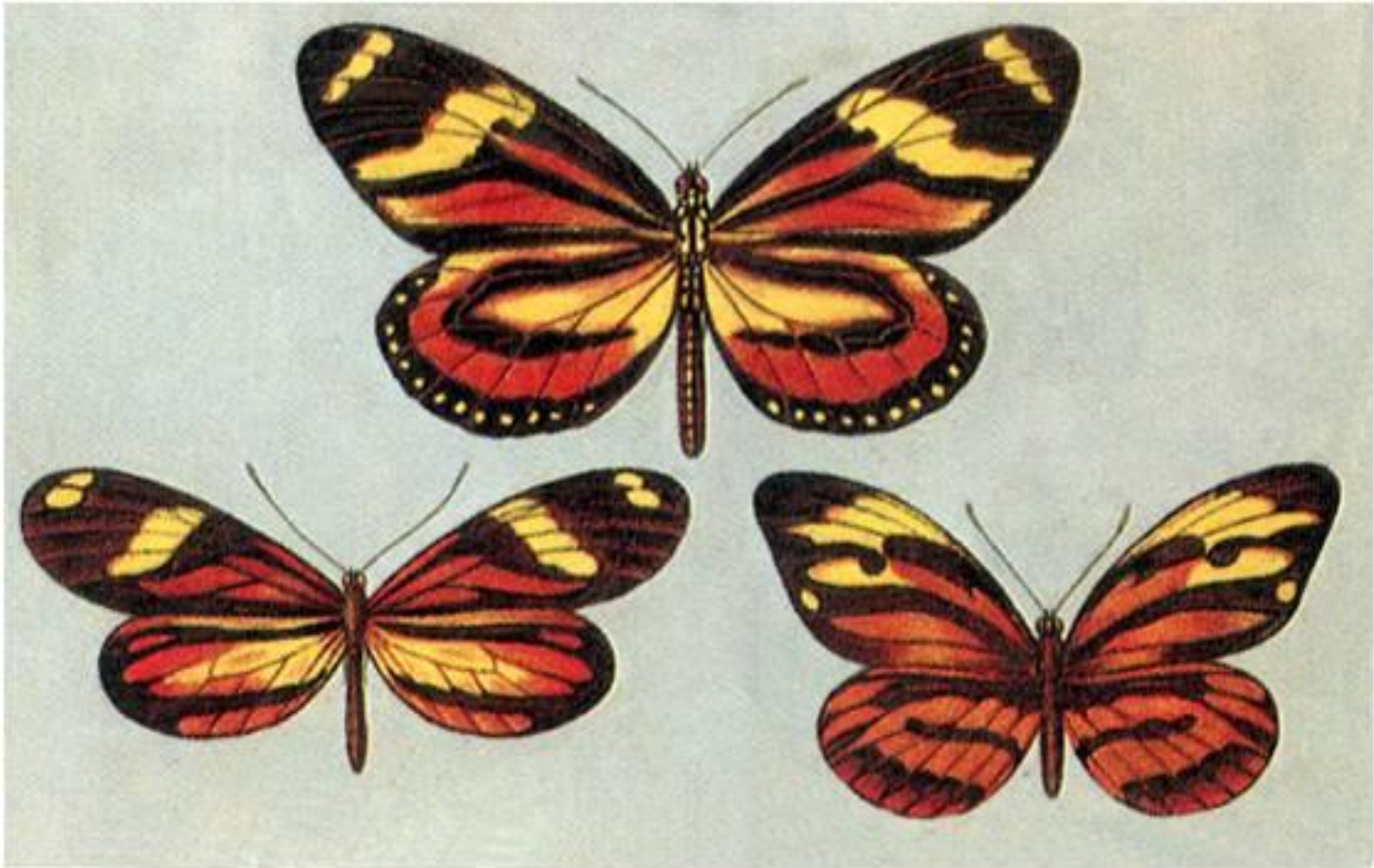


(b)



Un caso di poliformismo inversamente dipendente dalla frequenza nel pesce ciclode *Perissodus microlepis* che si nutre di scaglie di altri pesci. (b da Hori 1993)





la farfalla nella parte superiore della fotografia appartiene alla famiglia delle Eliconidi, di pessimo sapore mentre i due esemplari in basso appartengono alle Pieridi e sono totalmente appetibili

SELEZIONE DIRETTAMENTE DIPENDENTE DALLA FREQUENZA

Selezione naturale nella quale la fitness di ciascun genotipo varia in funzione della sua frequenza nella popolazione

In un tale schema la fitness di un fenotipo è tanto maggiore quanto più è frequente nella popolazione

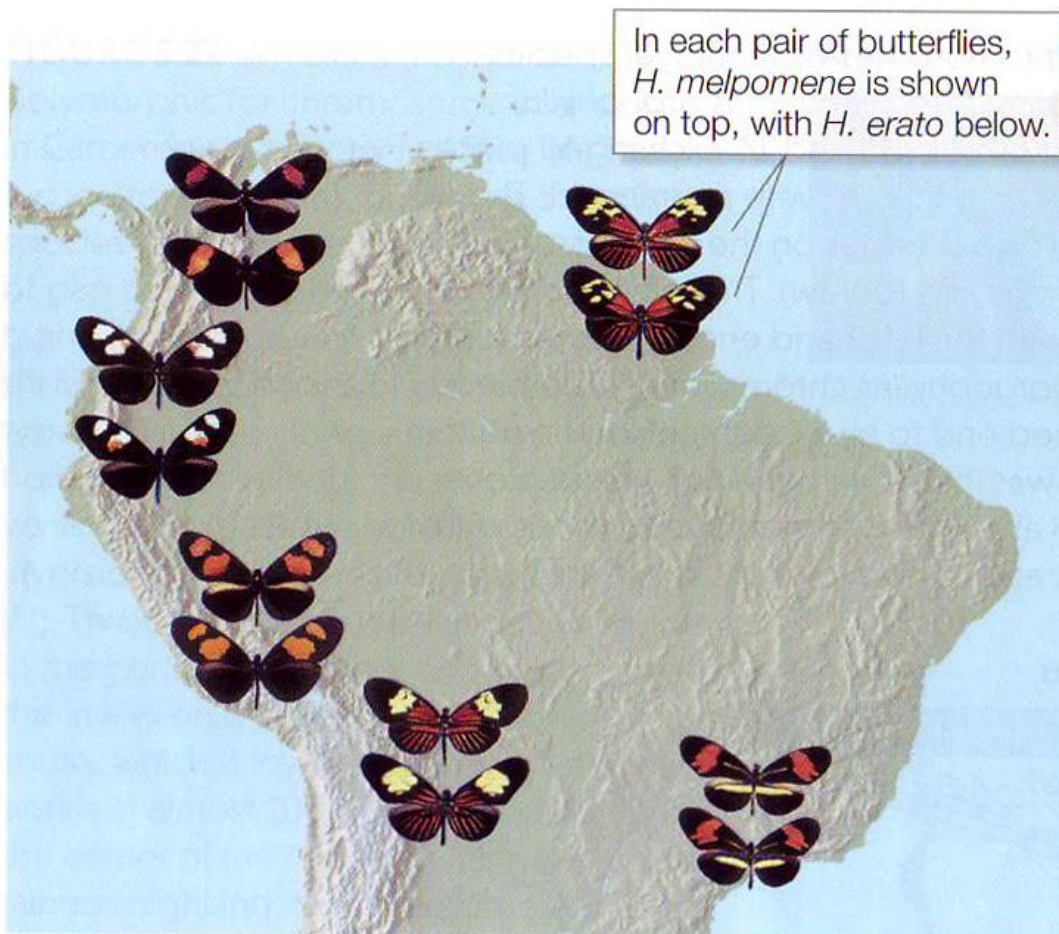


Heliconius melpomene

Heliconius erato

Migrazione svantaggiata tra
località geografiche

Specie non commestibili



Positive frequency-dependent selection favors whatever color pattern is locally most common in populations of poisonous butterflies. The butterflies *Heliconius melpomene* and *H. erato* each show extraordinary geographical variation in coloration, and their colors vary in parallel. Both species gain a fitness advantage by resembling the other because birds are more likely to associate their coloration with distastefulness and so avoid attacking them. The birds learn to avoid a color pattern more quickly when it is common. This results in positive frequency-dependent selection, and eliminates variation in color within populations of both species. (Photos courtesy of Andrew Brower.)

Analisi genomica: dà una riconferma di quanto già osservato : la variazione nei colori e forme delle ali delle farfalle è dovuta a pochi geni. Tuttavia le diverse colorazioni non sono un caso di evoluzione convergente, come vorrebbe la tradizione. Al contrario, si tratta di un vero e proprio scambio di materiale genetico che avviene tra diverse specie! Un evento giudicato finora assai raro. In questi casi, invece, accade che due specie si incrocino e la progenie, seppur ibrida, risulti fertile e positivamente selezionata.

Il vantaggio è conferito dalla colorazione delle ali.
Rapido processo evolutivo

The Heliconius Genome Consortium. Butterfly genome reveals promiscuous Exchange of mimicry adaptations among species. *Nature*, doi:10.1038/nature11041

Le femmine scelgono il compagno basandosi su tratti indicativi di "geni buoni"?

ESPERIMENTO

Le femmine di raganella americana preferiscono accoppiarsi con maschi che producono richiami di corteggiamento lunghi. Allison Welch e colleghi, della University of Missouri, studiarono se il corredo genetico dei maschi dai richiami lunghi (LC; *long-calling*) fosse superiore a quello dei maschi dai richiami corti (SC; *short-calling*). I ricercatori fecondarono la metà delle uova di ciascuna femmina con lo sperma ottenuto da maschi LC e la metà rimanente con lo sperma di maschi SC. La prole risultante, costituita da individui per metà fratelli, venne mantenuta in un ambiente normale e controllata per due anni.



RISULTATI

Misura della fitness	1995	1996
Crescita larvale	NSD	LC superiore
Sopravvivenza larvale	LC superiore	NSD
Tempo di metamorfosi	LC superiore (più breve)	LC superiore (più breve)

NSD = nessuna differenza significativa; LC superiore = prole di maschi LC superiore alla prole di maschi SC.

CONCLUSIONI

Poiché la prole ottenuta da un maschio LC presenta una fitness maggiore rispetto a quella posseduta dalla prole con padre SC, i ricercatori hanno concluso che la durata del richiamo maschile di corteggiamento è indicativa della qualità genetica complessiva del maschio. Questo risultato supporta l'ipotesi che la scelta di accoppiamento delle femmine può essere basata su un carattere che indica se il maschio possiede "geni buoni".

FONTI

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

FITNESS COME CONSEGUENZA DELLA RELAZIONE ORGANISMO-AMBIENTE:

- ambienti diversi durante lo sviluppo portano a fenotipi diversi per lo stesso genotipo;
- nessun fenotipo ha una fitness incondizionatamente superiore a tutti gli altri in tutti gli ambienti;
- l'ambiente non è una situazione fissa sperimentata passivamente dall'organismo stesso

Fitness come conseguenza di tutti gli effetti fenotipici dei geni implicati.

Le sottopopolazioni sono

Piccole e isolate

Incrociate tra loro

Frequenze genotipiche

Altamente omozigoti

Altamente eterozigoti

La fitness è

Bassa

Alta

Gli effetti della fitness sono chiamati

Depressione da
inincrocio

Etersi o vigore dell'ibrido

Gli effetti della fitness sono causati da

I recessivi deleteri vengono espressi oppure si perde il vantaggio dell'eterozigote

I recessivi deleteri sono mascherati oppure si ha il vantaggio dell'eterozigote

effetti sulla fitness provocati da alte o basse frequenze di eterozigoti