
Livello di variazione^a

	All'interno delle Sottopopolazioni: Eterozigosità (H/F_{IS})	Tra le Sottopopolazioni: Differenziazione (F_{ST})	Agisce allo stesso modo su tutti i loci?
Mutazione	↑	↑	No
Flusso genico (migrazione)	↑	↓	Sì
Deriva genetica	↓	↑	Sì
Selezione	↑↓	↑	No*

Gli effetti prodotti sulla variazione genetica dai quattro meccanismi che modificano le frequenze alleliche

* Eccezione locus che influisce sulla migrazione

Interazione tra le forze evolutive

Mutazione-Deriva

Sono le forze che più influenzano la variabilità genetica:
variazione a livello di sequenze di DNA piuttosto che sui tratti fenotipici

Variazione molecolare neutrale  effetto minimo sulla fitness

Selezione-mutazione

La selezione agisce sugli alleli deleteri controbilanciando la mutazione che ne crea nuove copie

Se un **allele deleterio ricompare** periodicamente per **mutazione** con un tasso μ , la sua frequenza raggiungerà un equilibrio tra comparsa per mutazione e **perdita per selezione**

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{\mu}{s}}$$

dove s è il coefficiente di selezione contro l'omozigote recessivo aa ($\omega_{aa} = 1 - s$)

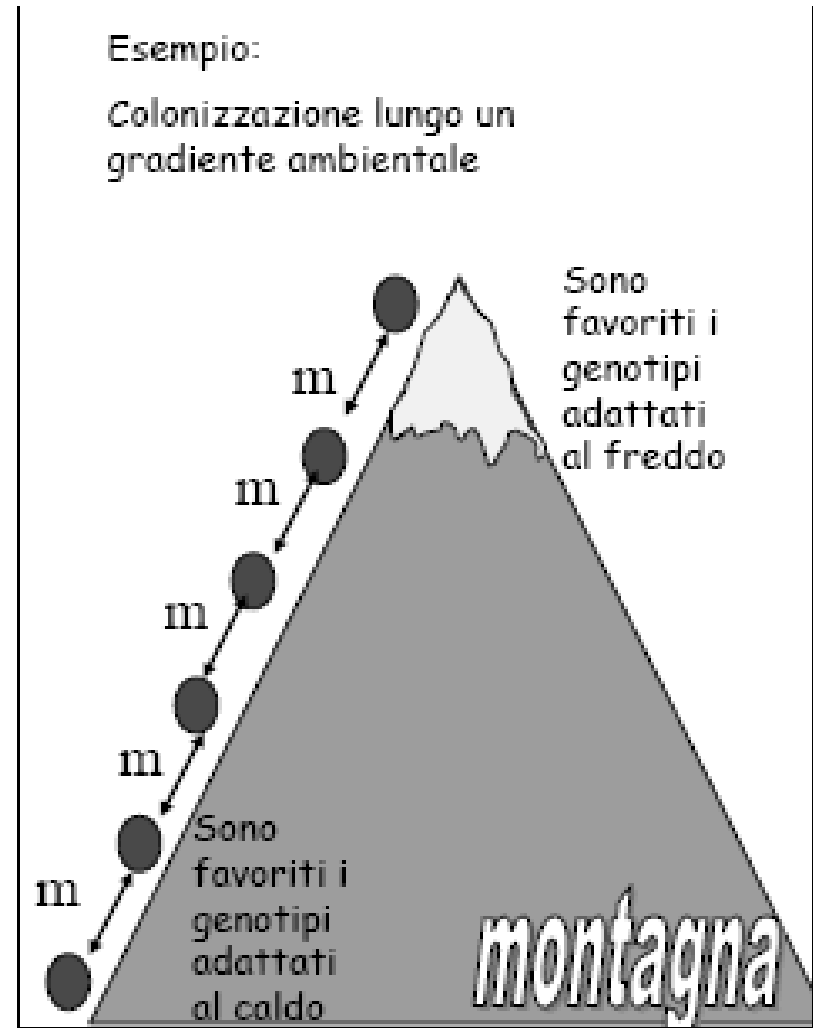
Se la selezione è debole l'allele sarà piuttosto comune; se la selezione è forte sarà raro.

La mutazione ricorrente può spiegare l'esistenza di varianti rare, come gli albi in molte specie o di alcuni alleli letali in popolazioni di *Drosophila*

Selezione-migrazione-flusso genico

Un allele svantaggioso può essere periodicamente reintrodotta in una popolazione a causa di flusso genico con altre popolazioni in cui può essere vantaggioso.

Se nella popolazione la selezione contro l'allele è debole rispetto al tasso con cui esso entra per flusso genico, l'allele svantaggioso può persistere con una frequenza apprezzabile.



Selezione-migrazione-flusso genico

La selezione agisce sulle singole sottopopolazioni (adattamento locale):

$$\mathbf{s - m}$$

se la media dei coefficienti selettivi (s) è maggiore dei migranti per ogni generazione, il differenziamento si realizza,

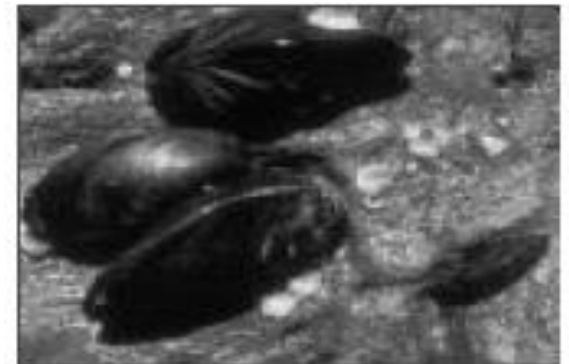
se la media dei coefficienti selettivi è inferiore ai migranti per ogni generazione, il differenziamento non si raggiunge.

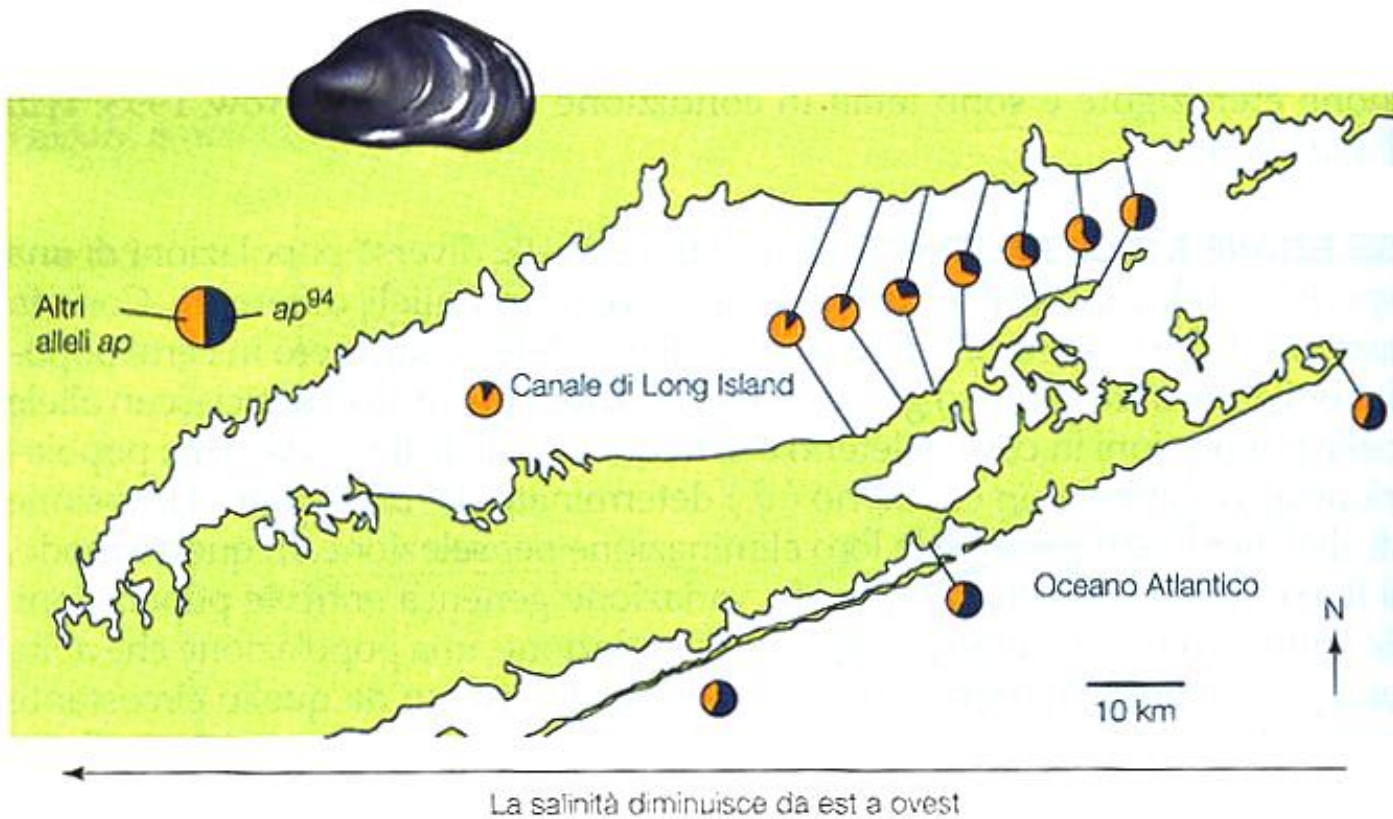
Selezione e flusso genico

In molte specie il tasso di flusso genico tra popolazioni è così alto che il suo contributo al polimorfismo è senza dubbio rilevante.

Esempio: il mollusco bivalve *Mytilus edulis* è polimorfico per la **leucinoaminopeptidasi I** codificata dal locus Lap. In condizioni di stress osmotico, l'enzima aiuta a mantenere il volume cellulare trasformando proteine in aminoacidi liberi.

L'attività specifica dell'alozima codificato dall'allele Lap94 è maggiore di quella di altri allozimi e questo allele ha una frequenza maggiore in popolazioni esposte a salinità oceanica che in quelle di estuari a bassa salinità, dove il Lap94 ha uno svantaggio selettivo perchè impone un consumo troppo elevato nell'economia dell'azoto dell'animale (Koehn et al.,1983). In ciascuna generazione, la frequenza del Lap94 in popolazioni estuarine viene ridotta dalla mortalità, ma viene anche aumentata ogni primavera dall'immigrazione di un gran numero di larve provenienti dalle popolazioni oceaniche.



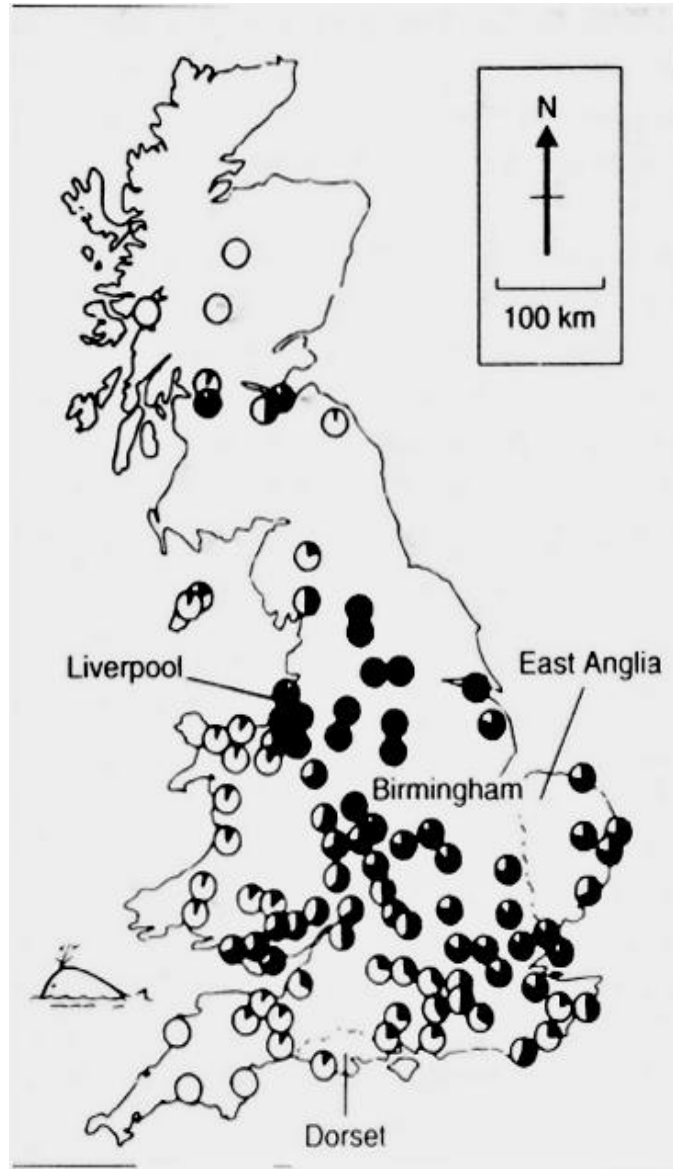


Frequenza dell'allele Lap^{94} , indicata dal settore scuro di ciascun circolo, in campioni del bivalve *Mytilus edulis* nel canale di Long Island e in siti limitrofi. La frequenza dell'allele diminuisce rapidamente nello spazio di 30 km nel canale, dove la salinità diminuisce da est verso ovest. Il cline è mantenuto dalla selezione contro Lap^{94} nel canale che è contrastata da un elevato flusso genico da popolazioni oceaniche dove l'allele è vantaggioso

MELANISMO INDUSTRIALE



MELANISMO INDUSTRIALE



Interazione migrazione-flusso genico-deriva

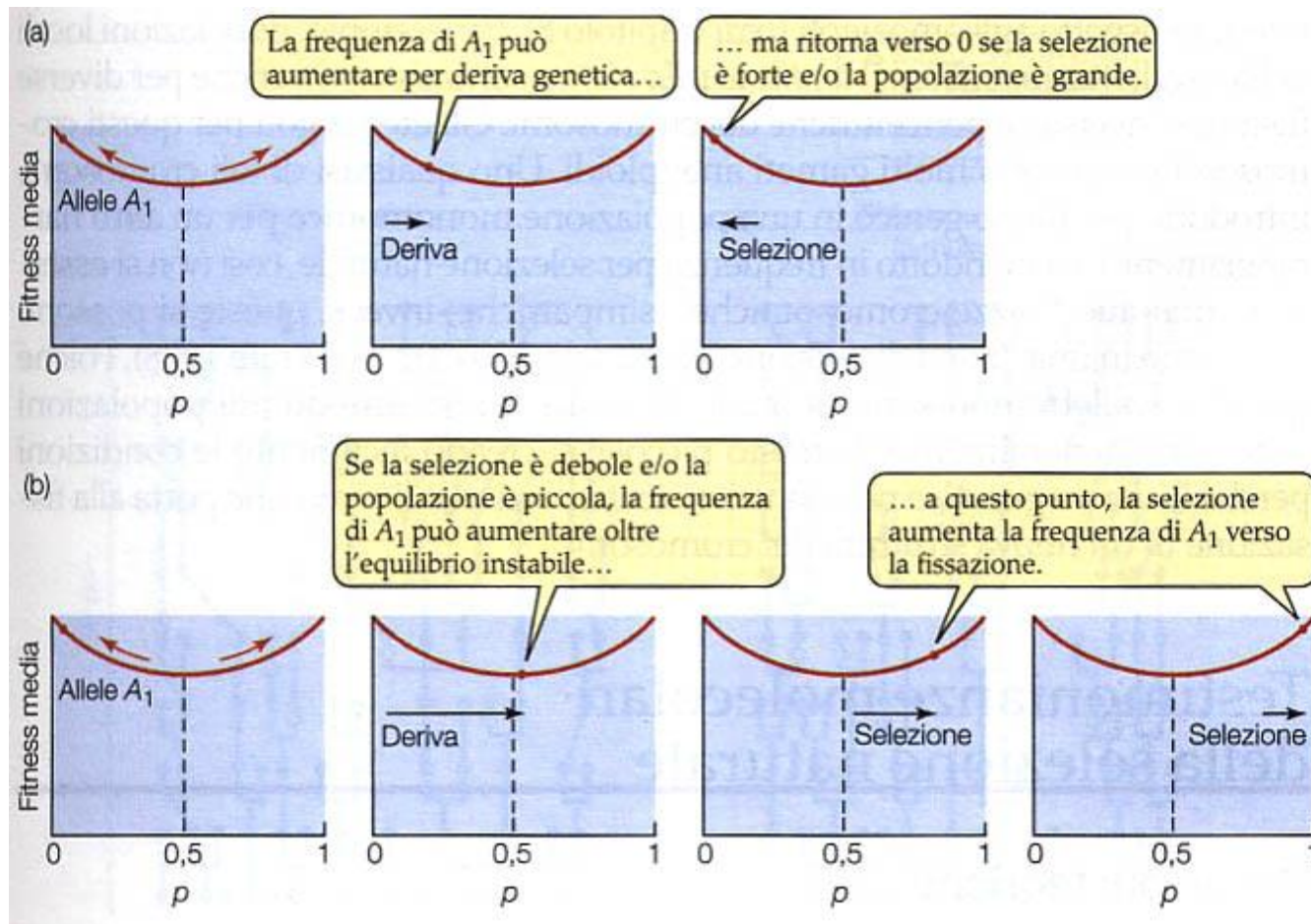
$$F_{ST} = \frac{1}{1 + 4Nem}$$

Interazione selezione-deriva

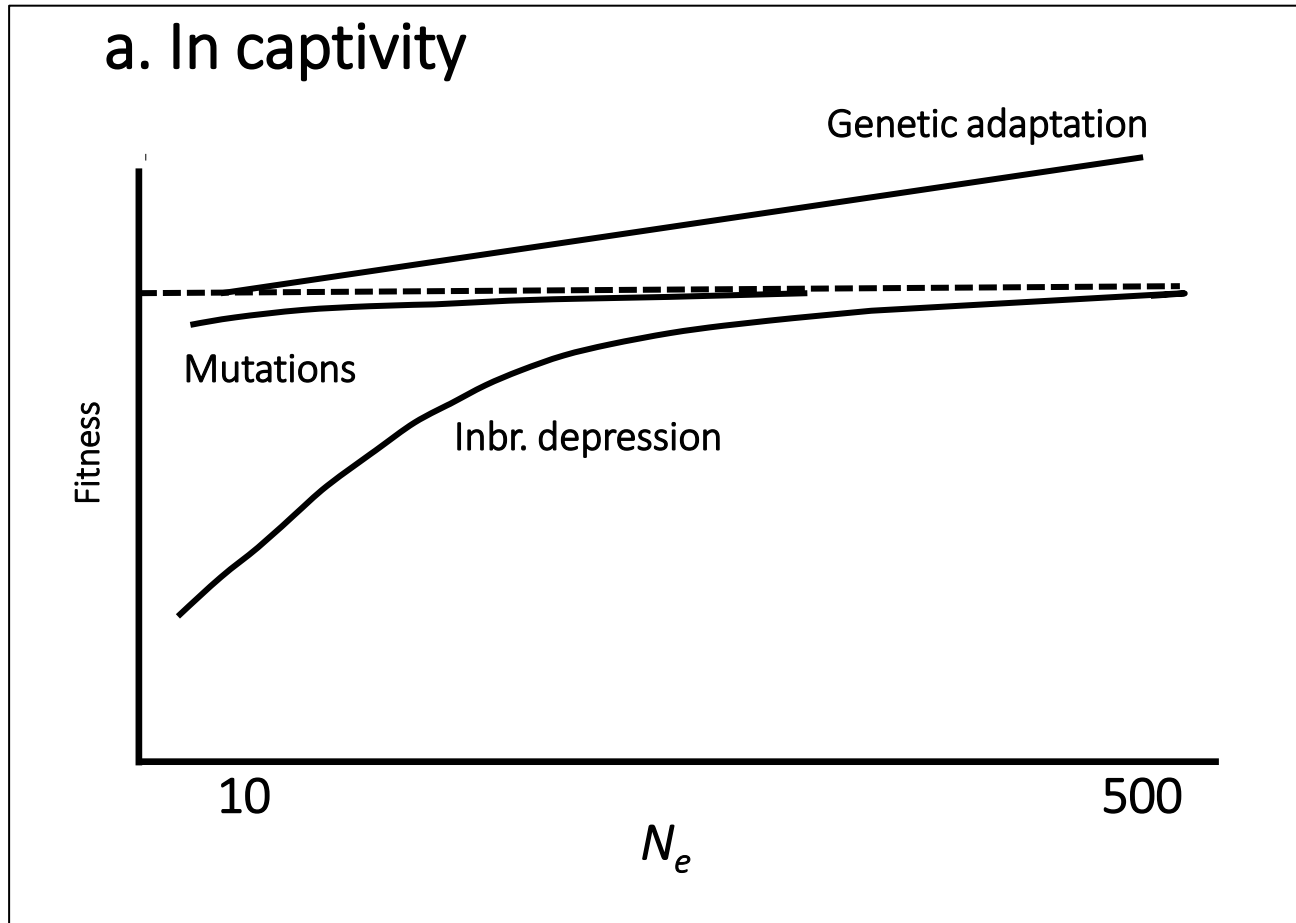
La selezione è la causa della variazione delle frequenze alleliche

Se la popolazione è piccola l'effetto della selezione deve essere molto forte per controbilanciare l'effetto della deriva

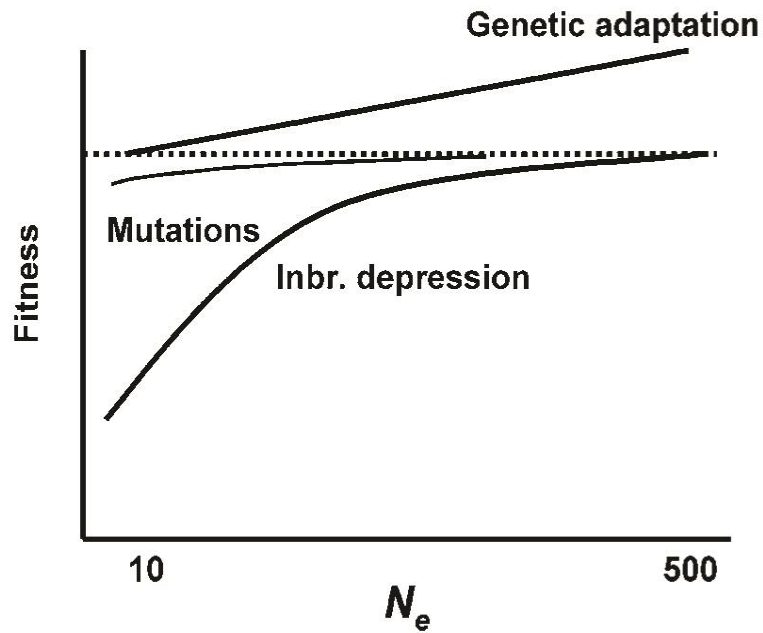
Interazione selezione naturale e deriva genica



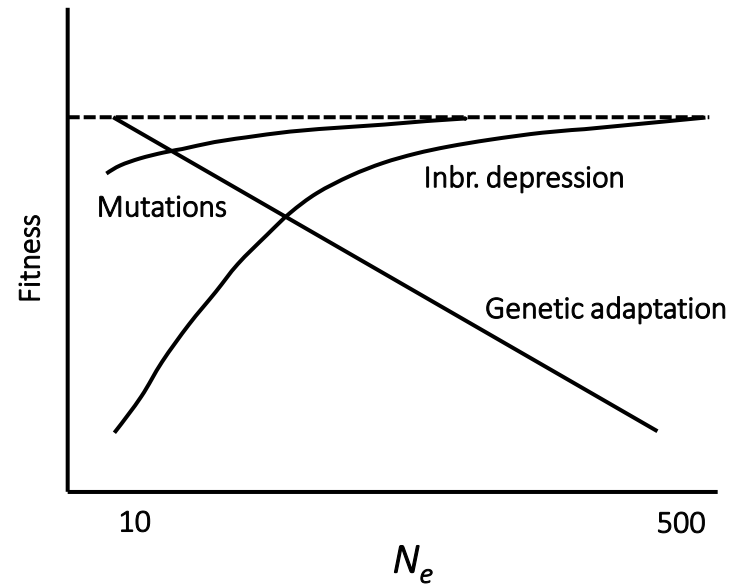
Transizione di picco dovuta all'azione congiunta della deriva genetica e della selezione naturale. Per due alleli, o per due riarrangiamenti cromosomici, che diminuiscono la fitness dell'eterozigote $A_1A_1: fitness=1$, $A_1A_2: fitness=1-s$, $A_2A_2: fitness=1$



a. In captivity



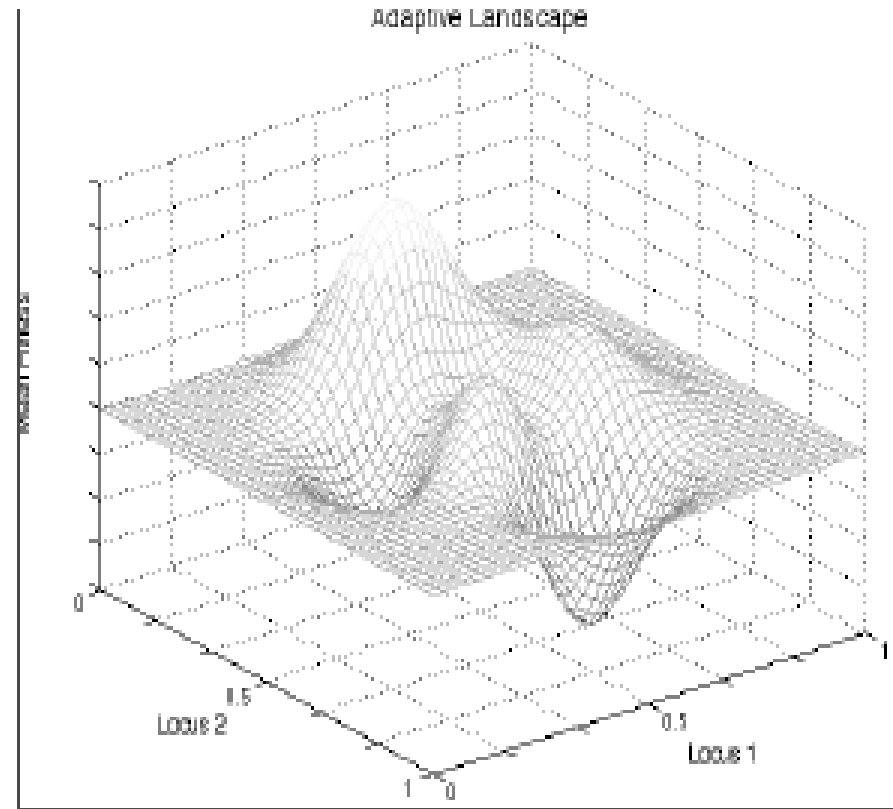
b. Transferred to wild



Il paesaggio adattativo

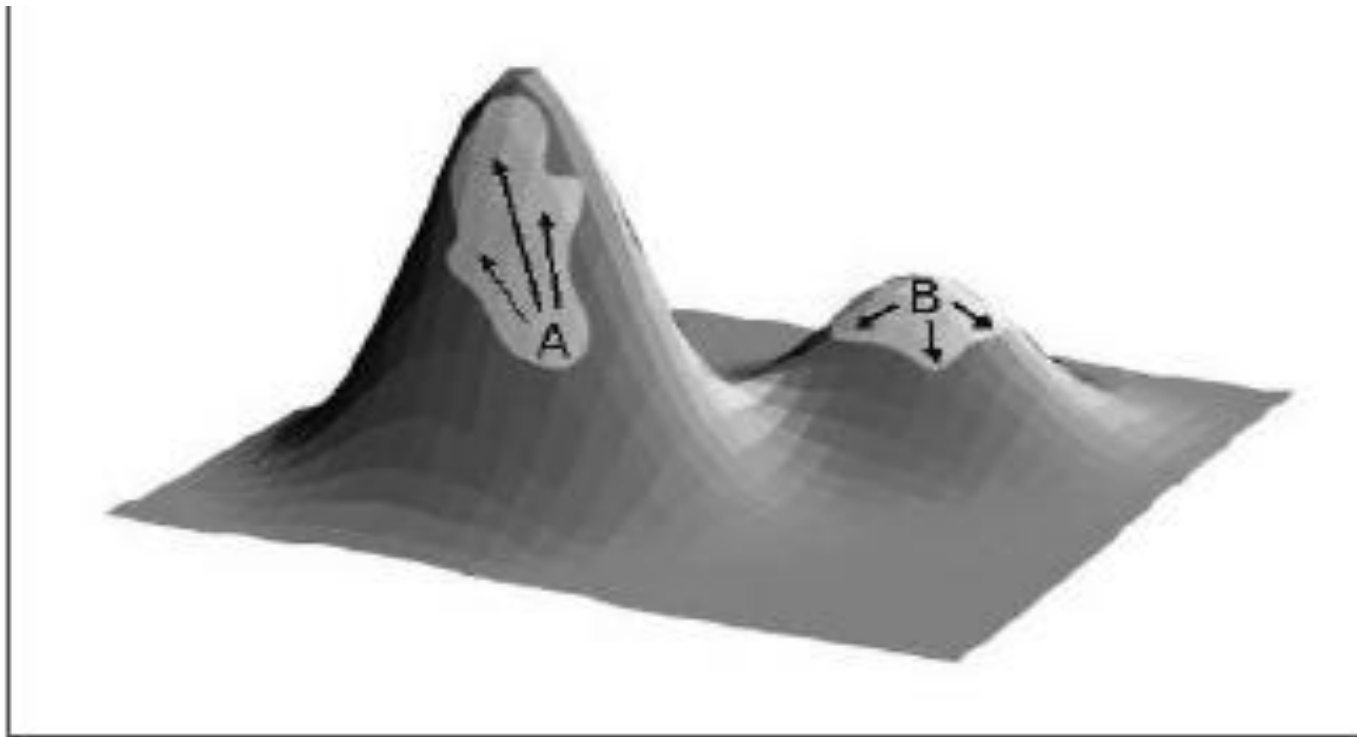
La più popolare metafora per illustrare il cambiamento evolutivo delle popolazione è stata creata da Sewall Wright nel 1932. Egli ha proposto di visualizzare una popolazione come occupante una posizione su un paesaggio adattativo di frequenze alleliche, in cui

- i picchi rappresentano tutte le possibili composizioni genetiche di una popolazione in cui ω (fitness media) è alta,
- le valli rappresentano le possibili composizioni per cui ω è bassa..



Il paesaggio adattativo

Possono esistere picchi multipli, alcuni più alti di altri, ma dato che la selezione tende sempre a far aumentare la fitness, la popolazione non può spostarsi da un picco adattativo più basso ad uno più alto soltanto grazie all'azione della selezione naturale, perchè il far questo richiederebbe di attraversare una valle, cioè di spostarsi verso il basso.



Il paesaggio adattativo e le interazioni tra fattori evolutivi

I fattori che influenzano la frequenza di un allele in una popolazione sono:
selezione, flusso genico, mutazione e deriva genetica

Un allele leggermente svantaggioso è influenzato dalla selezione soprattutto se la popolazione è grande, se la popolazione è piccola esso cambia in frequenza quasi come se fosse neutrale.

Il paesaggio adattativo e le interazioni tra fattori evolutivi

Quindi la selezione e la deriva genetica possono agire in maniera concertata per attuare ciò che la selezione da sola non può fare, muovendo la composizione genetica di una popolazione da un picco ad un altro fino a che non venga raggiunto il picco più alto, la composizione genetica ottimale.

Teoria dell'evoluzione (Sewall Wright)

“shifting balance theory”