

FACTORES DE EVOLUCIÓN

Capítulos 10 y 11 Evolution (2013); Capítulos 6 y 7 Evolutionary Analysis (2014)

Deriva genética

Selección natural

A central white circle with a black outline contains the equation $p = f(A)$. Five arrows point towards this circle from colored rectangular boxes: a red box (top-left), a purple box (top-right), a blue box (bottom-left), a green box (bottom-center), and an orange box (bottom-right).

$$p = f(A)$$

Endogamia

Migración

Mutación

Dos condiciones del equilibrio de H-W

1. **La frecuencia de alelos no cambia**

2. Si la frecuencia de alelos está dada por p y q , **la frecuencia de genotipos estará dada por p^2 , $2pq$, q^2**

H-W establece condiciones ideales bajo las cuales las poblaciones no evolucionan (modelo nulo)

Si alguna de estas condiciones no se cumple, esto indica que ciertos factores pueden estar actuando.

Uno o más de los cinco supuestos de H-W está siendo violado

Supuestos para el equilibrio de Hardy-Weinberg:

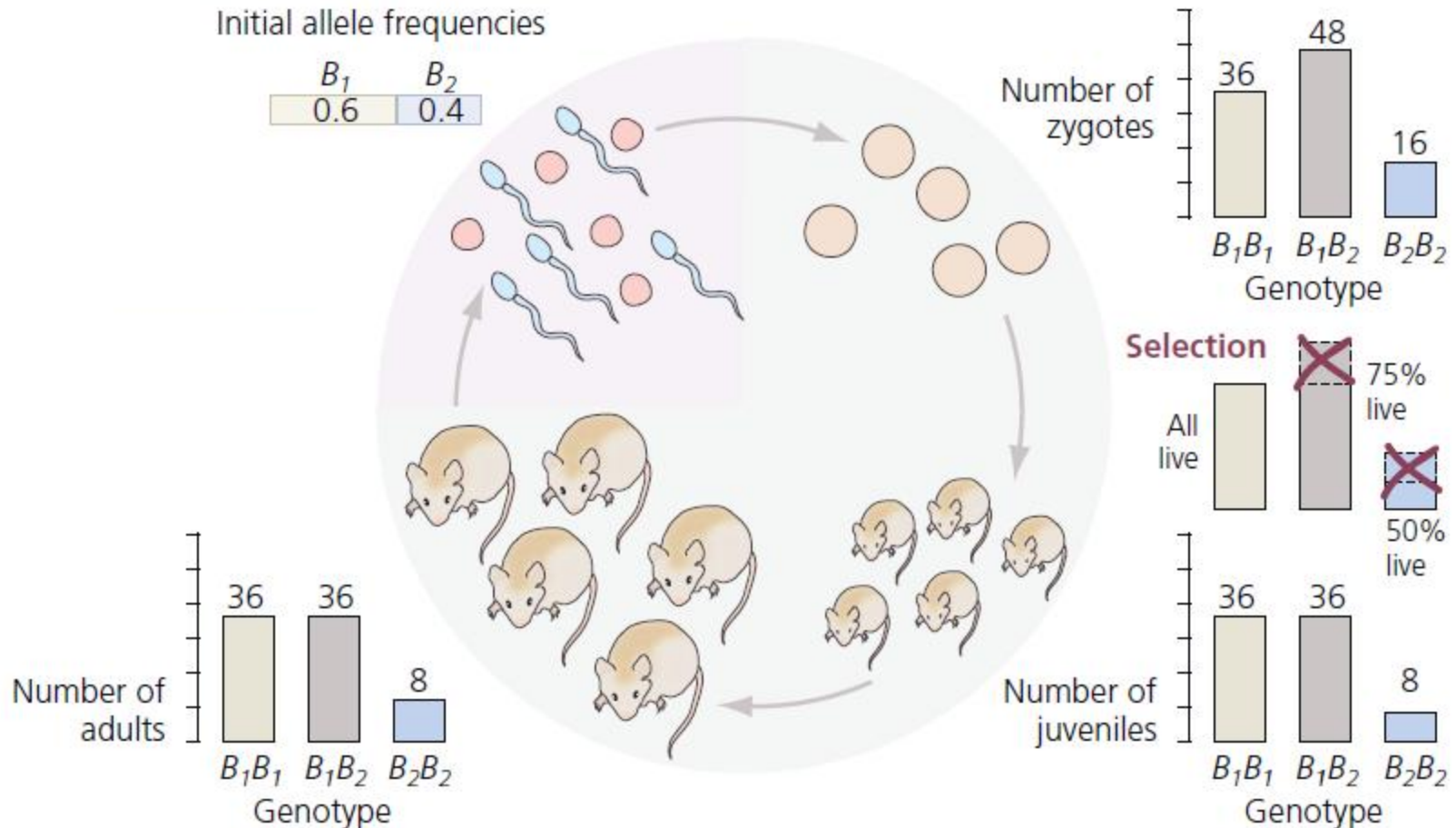
1. No hay selección natural
2. No hay mutación
3. No hay flujo génico
4. La población es infinitamente grande
5. El apareo es al azar



Los factores causantes de evolución en una población

Equilibrio de H-W y evolución

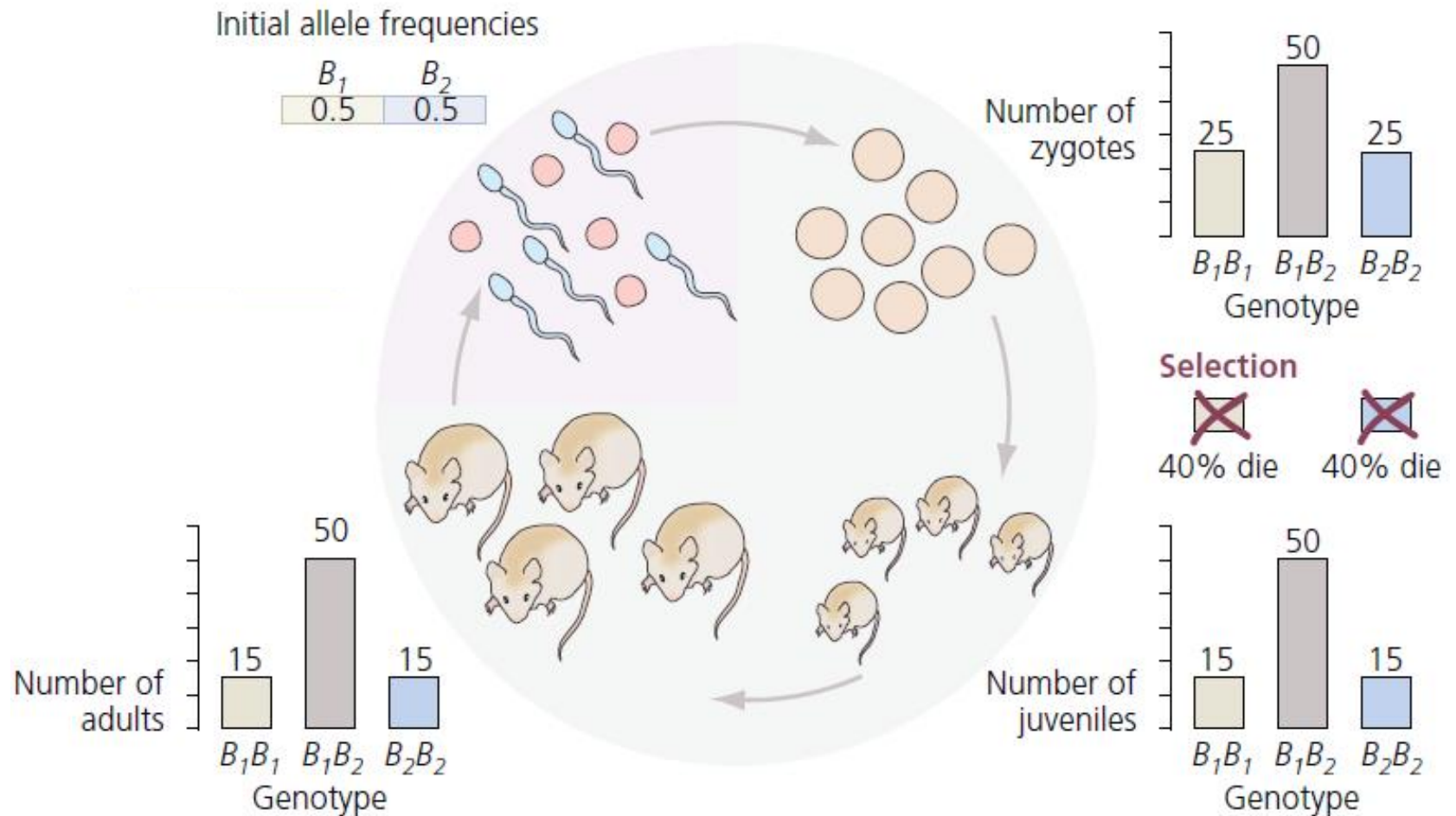
Selección



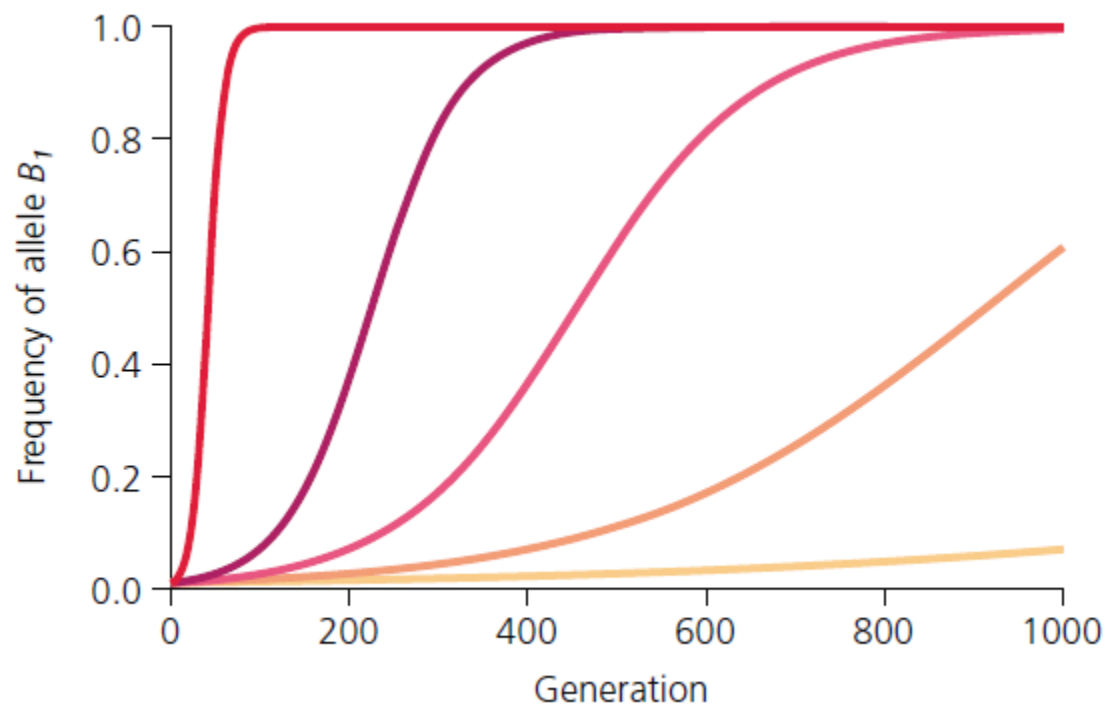
La violación del supuesto de no selección viola la 1er y 2da condición del Eq. H-W:
 Cambian las frecuencias alélicas y genotípicas en la próxima generación
LA POBLACIÓN EVOLUCIONA!!!






Equilibrio de H-W y evolución

Selección



La violación del supuesto de no selección viola la 2da condición del Eq. H-W:
 Cambian las frecuencias genotípicas en la próxima generación
LA POBLACIÓN EVOLUCIONA!!!



		Selection scheme		
		Percentage surviving		
		B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Strong		100	90.0	80.0
		100	98.0	96.0
		100	99.0	98.0
		100	99.5	99.0
		100	99.8	99.6
Weak				

Eficacia darwiniana (fitness o valor adaptativo)

La eficacia darwiniana (fitness) es una medida de la supervivencia y reproducción de los individuos de una clase genotípica.

Aquellos individuos que dejan el mayor número de descendencia que llega a la madurez, tienden a ser los más adaptados.

Esto se puede alcanzar de varias formas:

a) supervivencia / mortalidad diferencial

b) fertilidad / fecundidad diferencial

c) éxito de apareamiento diferencial (selección sexual)

Eficacia darwiniana y Coeficiente de Selección

Eficacia absoluta = número de descendientes que un individuo de una clase genotípica aporta **en promedio** a la siguiente generación. Está dada por la probabilidad de sobrevivir hasta la edad reproductiva y la capacidad que dicho genotipo (clase) tenga de dejar descendencia.

Eficacia relativa w = las eficacias de todos los genotipos con respecto al fenotipo de mayor eficacia absoluta

Coeficiente de selección = s

$$w = 1 - s$$

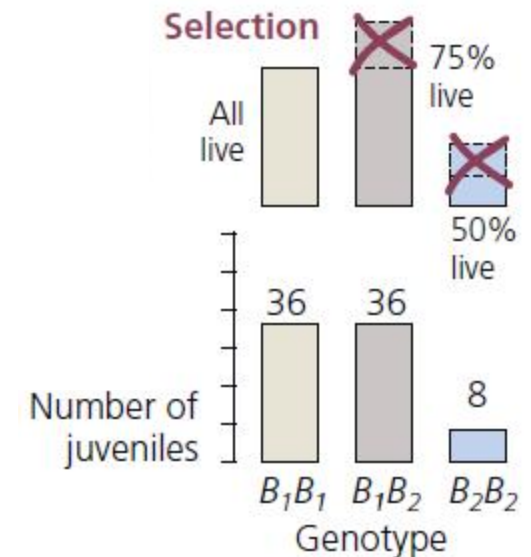
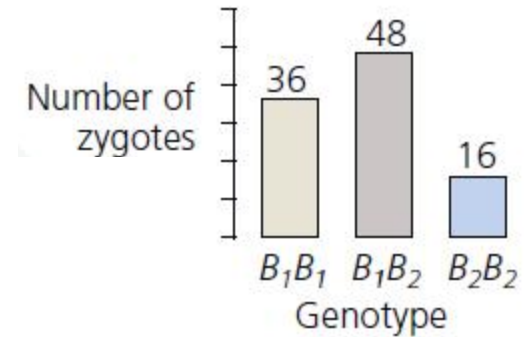
$$s = 1 - w$$

Algunas técnicas para estimar eficacia

- 1) Medir la supervivencia o fertilidad relativa de los genotipos dentro de una generación.
- 2) Medir los cambios en las frecuencias alélicas entre generaciones.
- 3) Medir desvíos del equilibrio Hardy-Weinberg.

Fitness absoluto, Fitness relativo (w), Coeficiente de selección

	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Fitness absoluto	$36/36 = 1$	$36/48 = 0,75$	$8/16 = 0,5$
Fitness relativa (w)	1	0,75	0,5
Coeficiente de selección (s)	0	0,25	0,5



	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Fitness absoluto	$34/36 = 0,94$	$36/48 = 0,75$	$8/16 = 0,5$
Fitness relativa (w)	$0,94/0,94 = 1$	$0,75/0,94 = 0,8$	$0,5/0,94 = 0,53$
Coeficiente de selección (s)	0	0,2	0,47

Genotipo	Frec. Obs. adultos	Frec. Esp. H-W	O / E	Eficacia relativa
SS	29	187.4	0.155	0.14
SA	2 993	2 672.4	1.120	1.00
AA	9 365	9 527.2	0.983	0.88
Total	12 387	12 387		

<u>Eficacia</u>	SS	0.155 / 1.12 = 0.14
	SA	1.12 / 1.12 = 1.00
	AA	0.983 / 1.12 = 0.88

Supuestos implícitos en el concepto de fitness

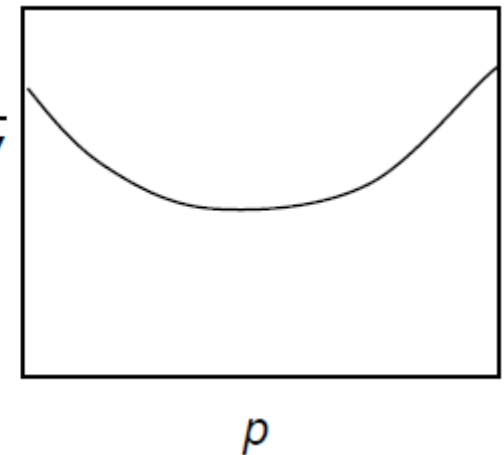
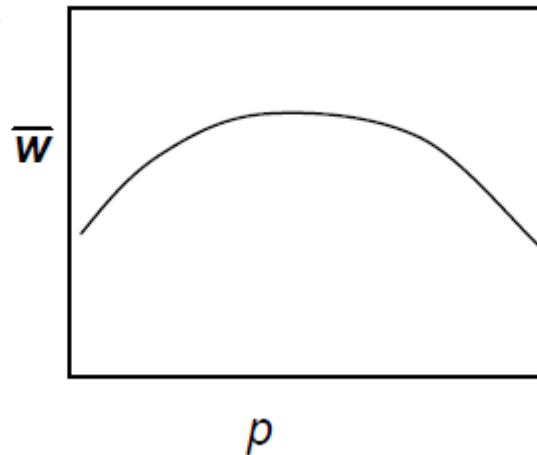
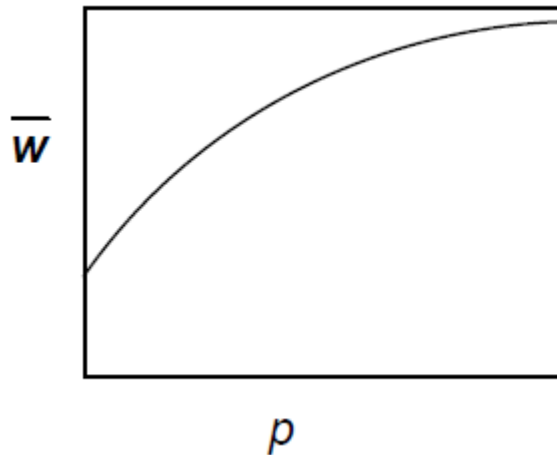
- El *fitness* no es una propiedad de un individuo sino de una clase de individuos.
- El *fitness* es una propiedad de una clase genotípica y no de los genes, ya que las unidades de selección son los individuos.
- Bajo su modelo más simple, la GdeP calcula el *fitness* con respecto a un único locus suponiendo que el resto del genoma genera en cada individuo un **ruido de fondo** cuyo promedio en la población no afecta significativamente la dinámica del gen que se estudia.
- El *fitness* de una clase genotípica está asociado a un ambiente.
- El *fitness* es una medida que se establece desde un estadio específico del ciclo de vida (por ej.: cigoto) hasta el mismo estadio en la siguiente generación. En la mayor parte de los modelos se lo considera constante durante sucesivas generaciones.
- Las poblaciones no poseen *fitness* ya que éstas no se reproducen.

Tipos de Selección y sus efectos (paisajes adaptativos)

selección direccional

selección equilibradora

selección disruptiva



Selección contra un alelo recesivo, o uno dominante

Selección a favor del heterocigota (heterosis positiva)

Selección contra los heterocigotas (heterosis negativa)

La selección tiende a aumentar la eficacia media de los individuos de la población (\bar{w}), puesto que los genotipos más eficaces dejan mayor descendencia, tendiendo a aumentar su representación a expensas de los menos aptos.

Equilibrio de H-W y evolución

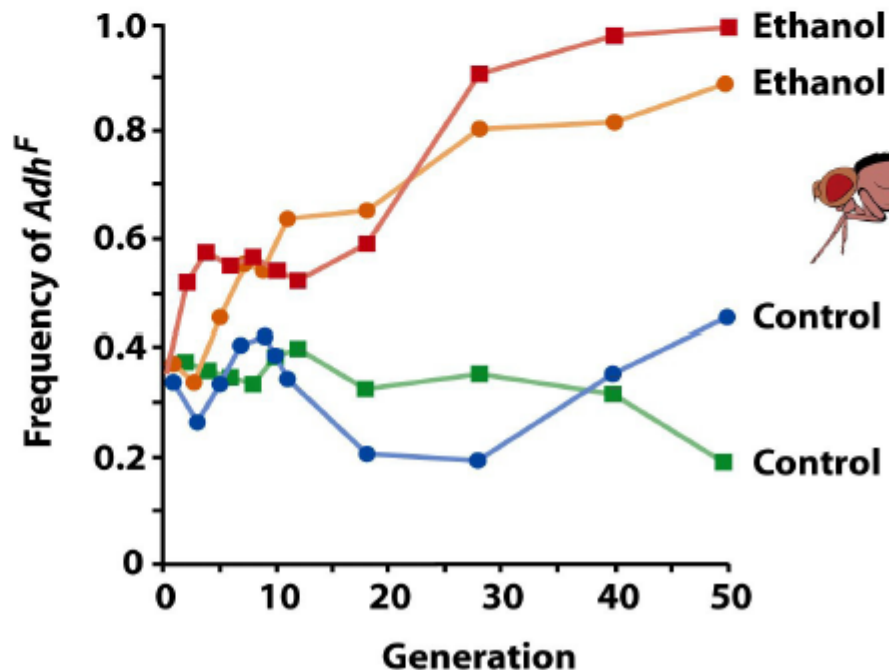
Selección

Caso empírico en *Drosophila melanogaster*

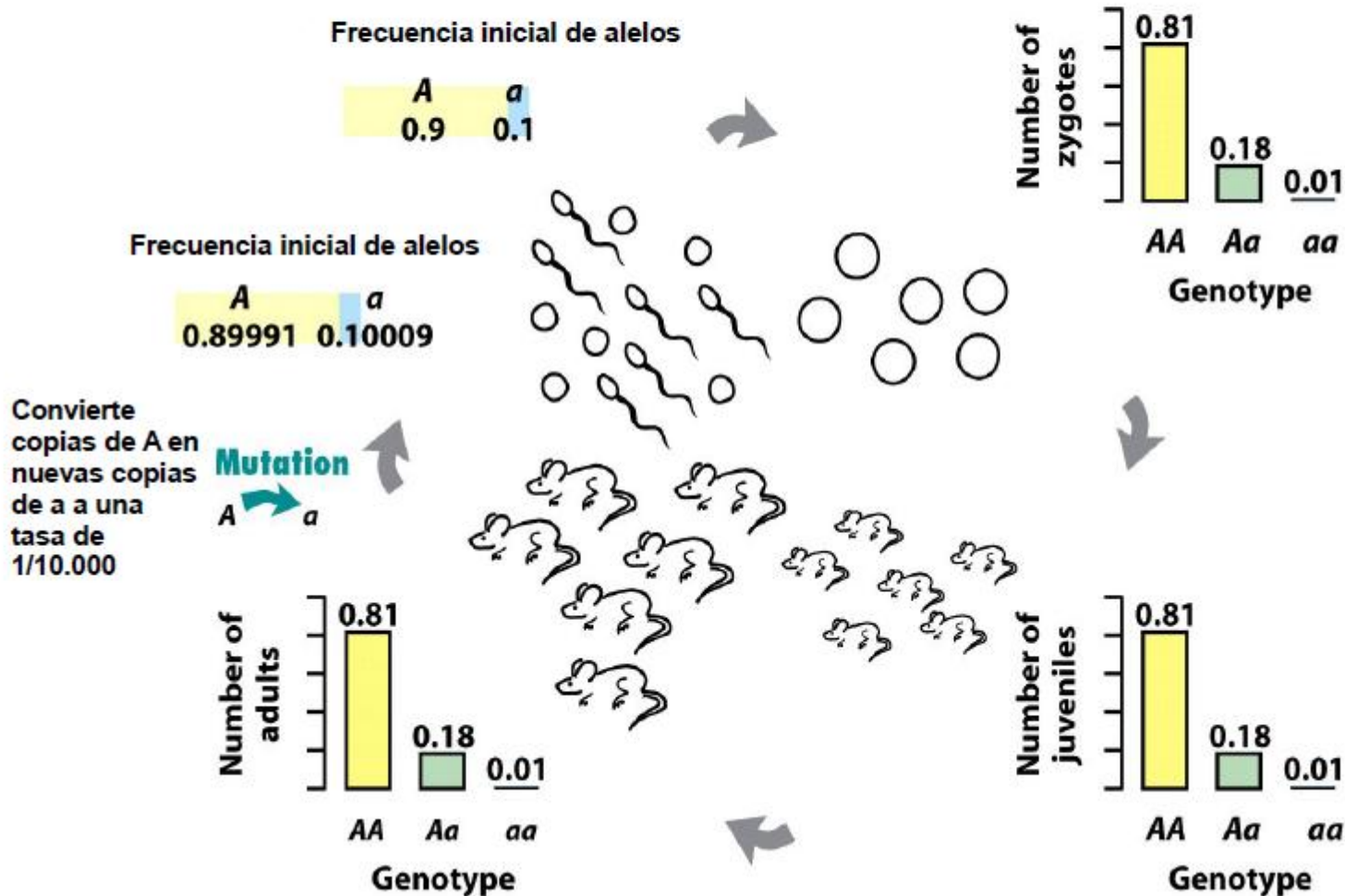
Frecuencia de enzima deshidrogenasa Adh^F y Adh^S
 Adh^F otorga eficiencia en metabolizar el alcohol

Cuatro poblaciones:
2 en alcohol y 2 en control

Conclusión:
Hay selección por Adh^F en alcohol.
Cambia la proporción de alelos



Equilibrio de H-W y evolución Mutación



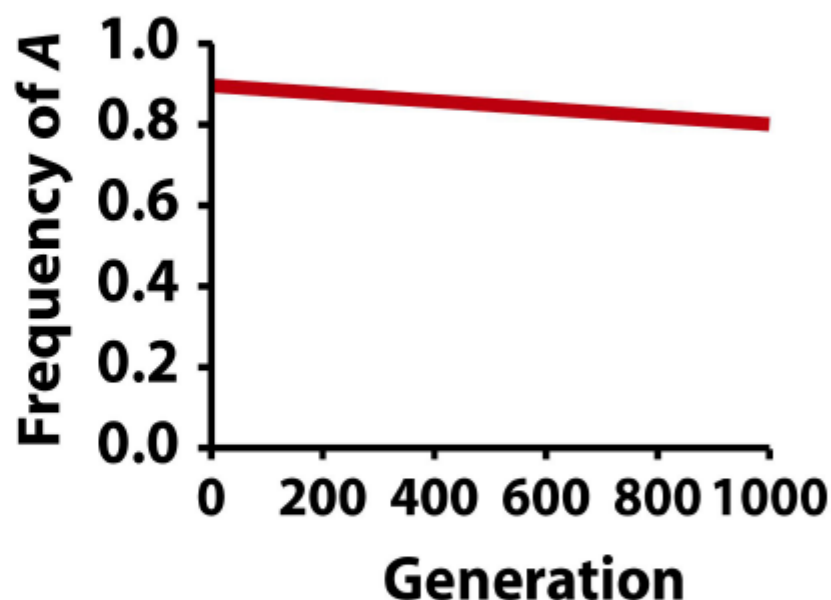
Las nuevas frecuencias del alelo son prácticamente idénticas a las viejas frecuencias del alelo. Como mecanismo de evolución, la mutación no ha tenido casi ningún efecto. Casi ningún efecto no es lo mismo que exactamente ningún efecto.

Equilibrio de H-W y evolución

Mutación

La mutación es un mecanismo de evolución débil. Incluso a una tasa rápida de mutación hacen falta muchas generaciones

A lo largo del tiempo, sin embargo, mutaciones sostenidas pueden cambiar la frecuencia de alelos en una población.



La mutación es la fuente esencial de variabilidad genética → en conjunto con selección es una pieza crucial para el proceso evolutivo.

Equilibrio de H-W y evolución

Deriva génica

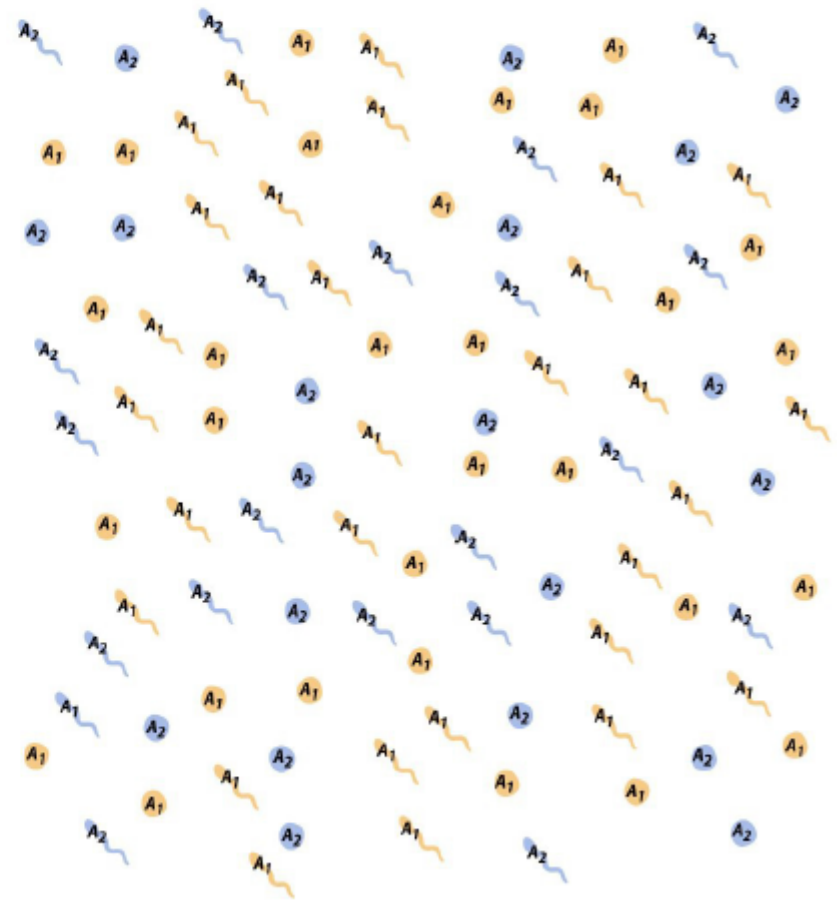
“Error de muestreo” como causante de evolución

1. Cuando la población es chica “el muestreo” tiene más error
2. Eventos azarosos determinan el pase de alelos entre generaciones

¿Se puede decir que la población evolucionó?



Hay evolución pero no adaptación



Deriva génica. El papel de la contingencia

Deriva génica: fluctuación azarosa de frecuencias alélicas
→ Evolución no adaptativa

Toda población es finita → sujeta a deriva

Junto con selección natural son los dos factores más importantes de evolución en poblaciones naturales

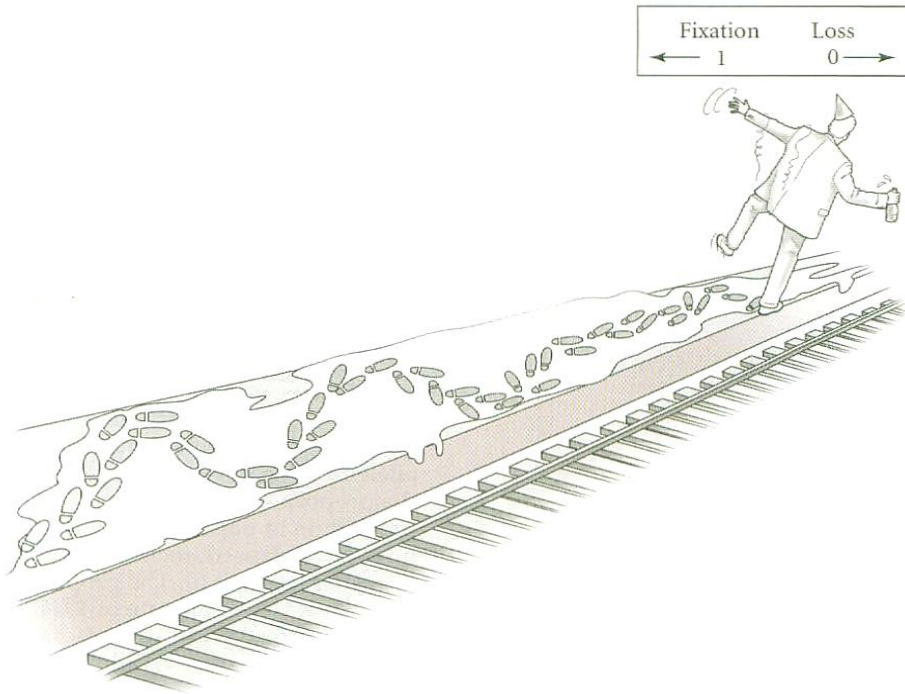
Deriva génica = hipótesis nula → no podemos asumir que hay selección hasta no descartar deriva génica

Todos los alelos están sujetos a deriva pero no a selección

La deriva no produce adaptación, la selección sí

Para entender Deriva Génica

Caminata al azar (Random walk)



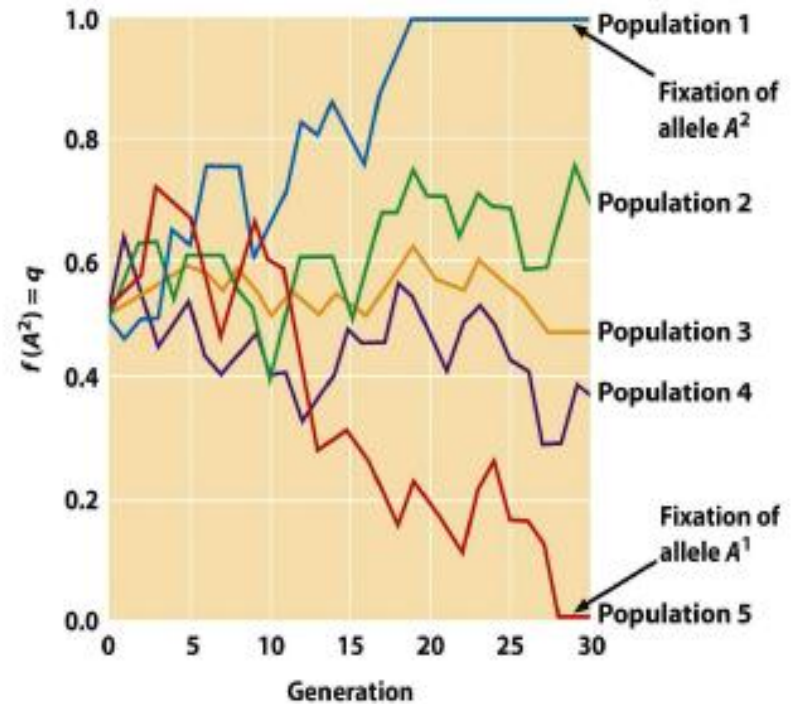
Estimación de la magnitud del cambio de frecuencias alélicas por deriva:

conocidos N , p y q :

$$s = \sqrt{\frac{pq}{2N}}$$

La probabilidad de que se fije un alelo por deriva es igual a su frecuencia

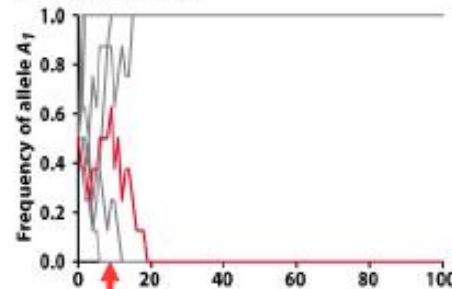
La varianza de posibles resultados aumenta de generación en generación



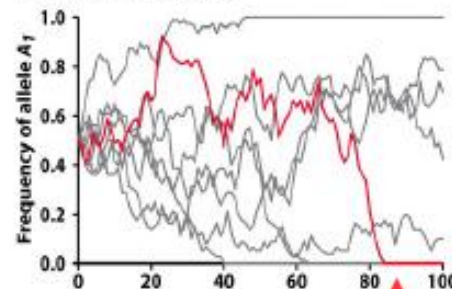
Evolución por deriva génica: 5 puntos importantes

1. La fluctuación de frec. alélica es al azar y eventualmente algún alelo se fija.
2. La evolución por deriva génica es más rápida en poblaciones pequeñas
3. La probabilidad de fijación de un alelo en un momento t es igual a su frecuencia en ese momento
4. El tiempo de fijación promedio es más corto en poblaciones chicas
5. La deriva génica reduce la variabilidad genética dentro de la población

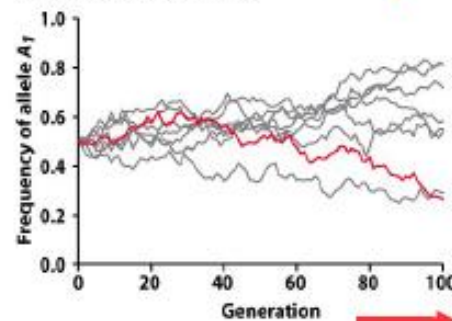
(a) Population size = 4



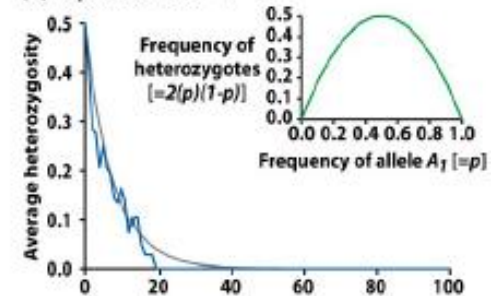
(b) Population size = 40



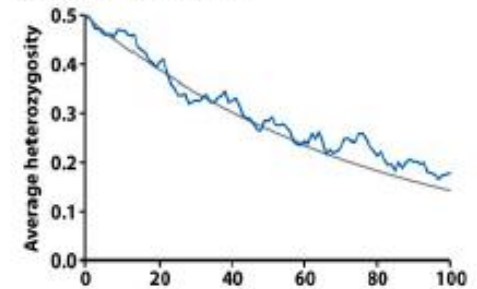
(c) Population size = 400



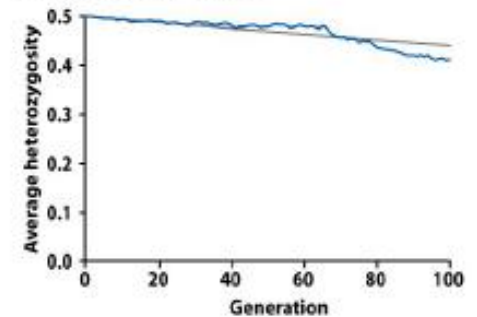
(d) Population size = 4



(e) Population size = 40



(f) Population size = 400



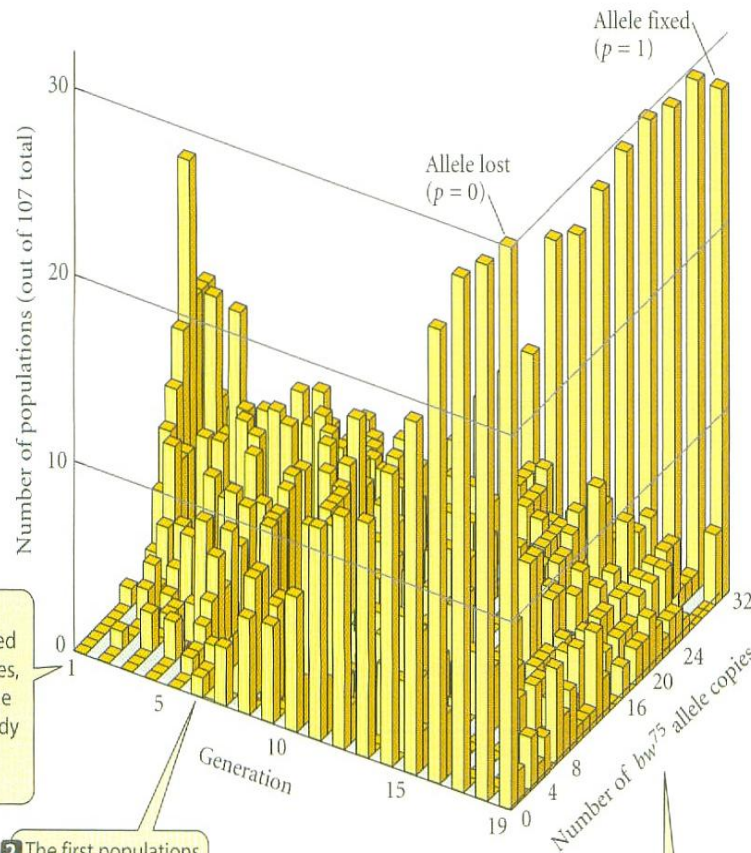
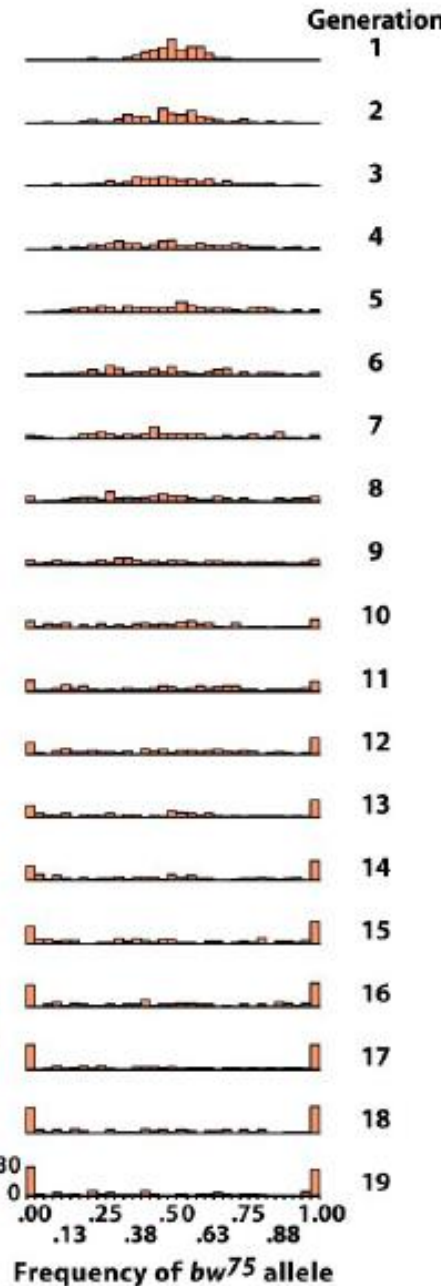
Experimento de Laboratorio



- Peter Buri (1956)
- 107 poblaciones de *Drosophila melanogaster* con 16 individuos ($8♀$ y $8♂$), todos heterocigotos para bw (ojos rojos) y bw^{75} (ojos blancos).
- Frecuencia inicial $bw = 0.5$, $bw^{75} = 0.5$
- Cada población se reprodujo por 19 generaciones y en cada una se retiraban 16 individuos ($8♀$ y $8♂$) al azar.

Deriva génica en poblaciones reales

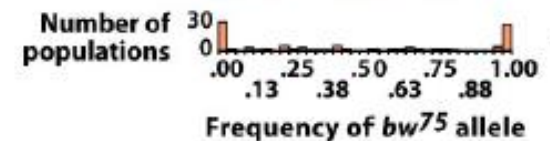
Resultados



1 Although all 107 populations started with 16 bw^{75} alleles, in generation 1 the populations already varied in allele frequency.

2 The first populations to lose the bw^{75} allele appeared in generation 6.

3 After 19 generations, allele frequencies (number of bw^{75} alleles) had become more evenly distributed between 0 and 1.0 (32 copies), and the bw^{75} allele was lost (0) or fixed (32) in an increasing number of populations.

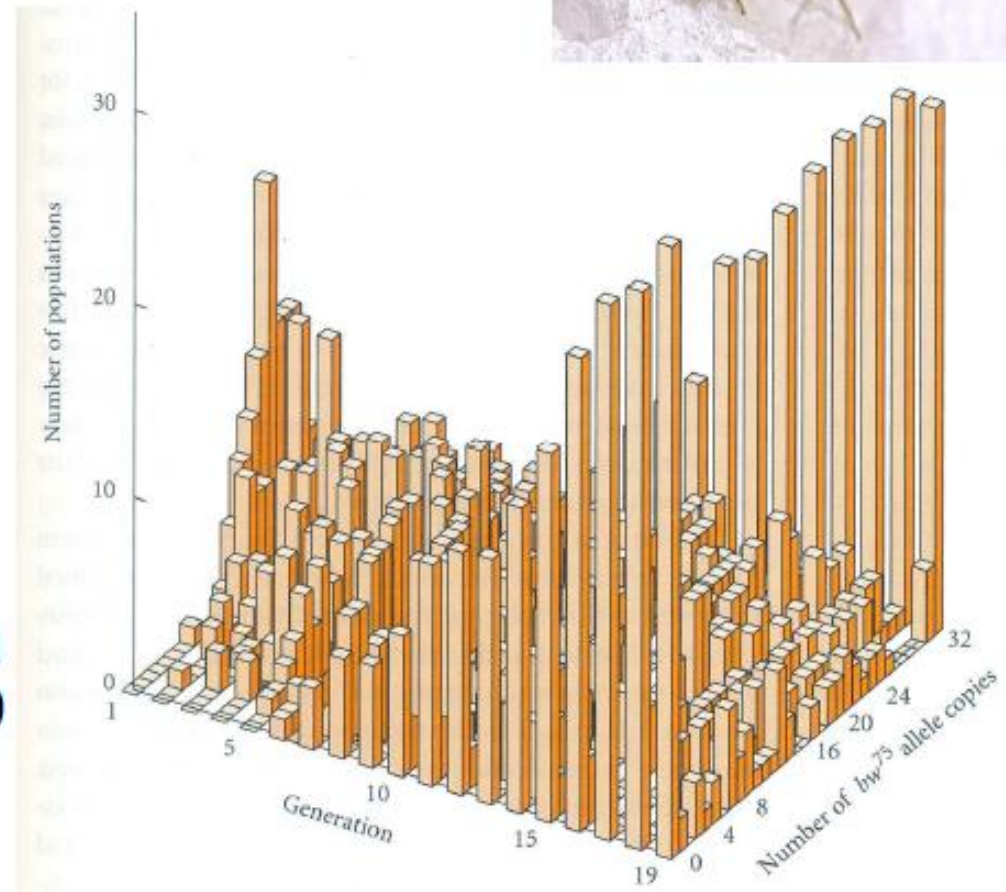


Deriva génica en poblaciones reales



Resultados:

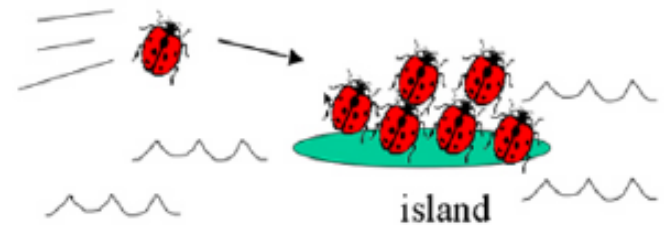
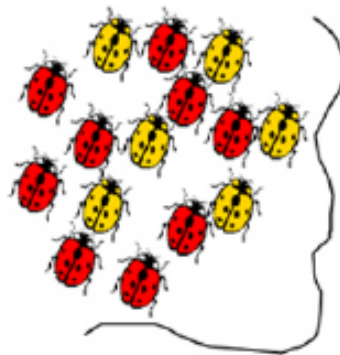
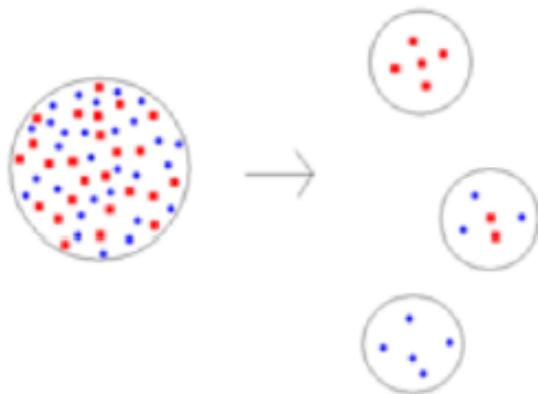
1. En la mayoría de las poblaciones se termina perdiendo alguno de los alelos
2. La tasa de deriva fue mayor que lo esperado para $N = 16$. Se calculó que $N_e = 9$
3. No hay diferencias en supervivencia entre los alelos → resultado de la deriva génica



Cuello de botella y efecto fundador

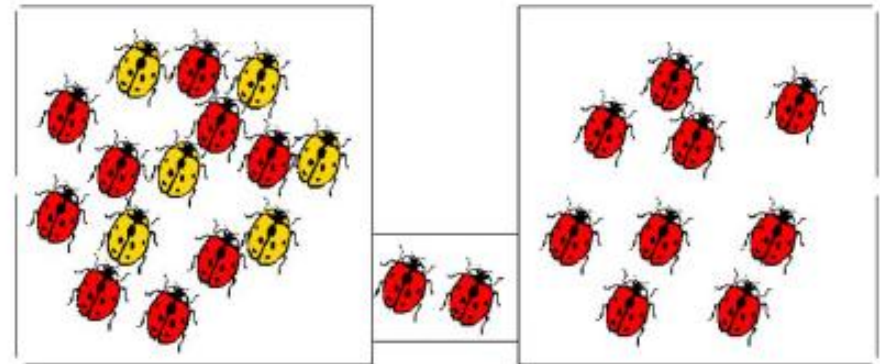
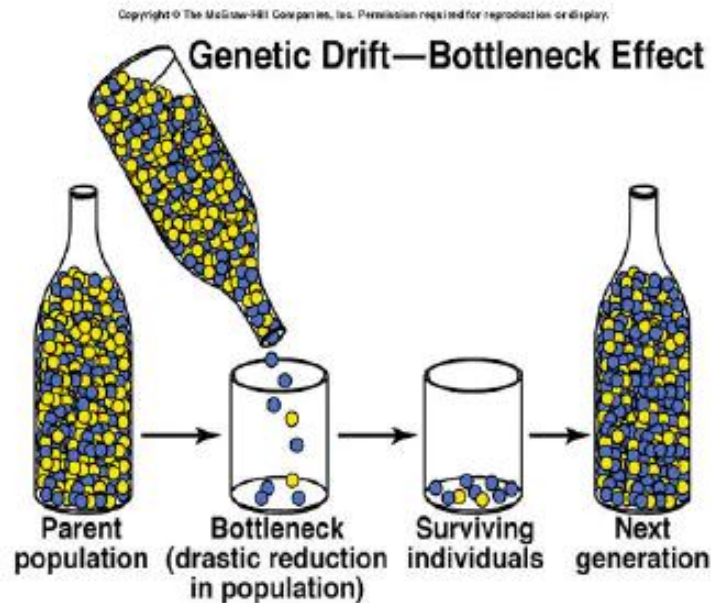
- **Cuello de botella**: restricciones de tamaño por las que pasan las poblaciones.
- **Efecto fundador**: formación de una nueva población a partir de un número pequeño de individuos. Puede llevar a especiación.

- **founder effect**: a few individuals from a population start a new population with a different allele frequency than the original population



Cuello de botella y efecto fundador

- **Cuello de botella**: restricciones de tamaño por las que pasan las poblaciones.



- *bottleneck example*

Cuello de botella en poblaciones reales

- Experimento de Edwyn Bryant con la mosca doméstica
- En poblaciones experimentales que sufren cuello de botella de 1, 4, y 16 parejas de moscas de una población natural. Control de 1000 moscas.
- Las poblaciones crecen hasta 1000 individuos y se someten nuevamente al cuello de botella.
- Luego de la recuperación del cuello de botella se mide frecuencia de alelos en 4 sitios polimórficos (con electroforesis) y el número total de alelos.
- Se espera que la heterocigosidad promedio se reduzca

Cuello de botella en poblaciones reales

Resultados

Heterocigosidad disminuyó después de cada evento de cuello de botella

En poblaciones con 1 pareja > 4 parejas > 16 parejas

La pérdida de alelos raros fue mayor que la pérdida de heterocigosidad

Table 11.1 The proportion of average heterozygosity (\bar{H}) in bottlenecked populations of houseflies, relative to control populations^a

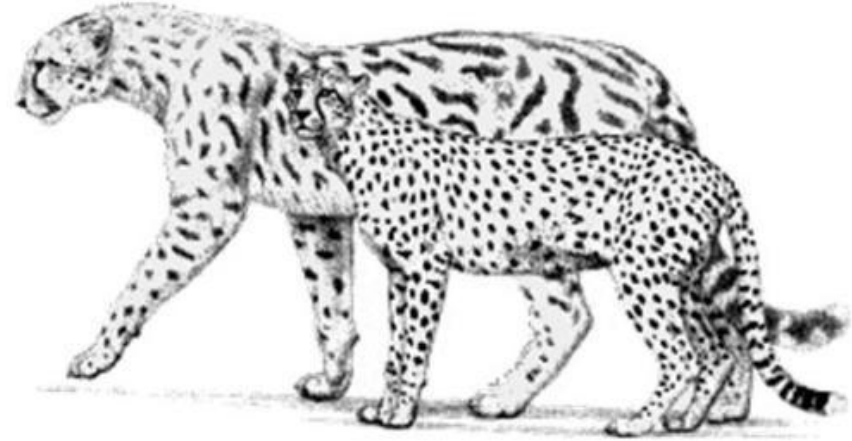
EPISODE	BOTTLENECK SIZE (NUMBER OF PAIRS)		
	1	4	16
1 Observed	0.681 ^b	0.910 ^b	0.986
Expected	0.750	0.938	0.984
3 Observed	0.386 ^b	0.891 ^b	0.934
Expected	0.422	0.824	0.954
5 Observed	0.284 ^b	1.006	0.921
Expected	0.237	0.724	0.924

Source: McCommas and Bryant (1990).

^aThe values are averaged over 4 replicate populations at each bottleneck size for 1 and 3 bottleneck episodes, and over 2 replicates for 5 episodes.

^bRepresents a statistically significant difference in heterozygosity between bottlenecked and control populations.

Efecto cuello de botella

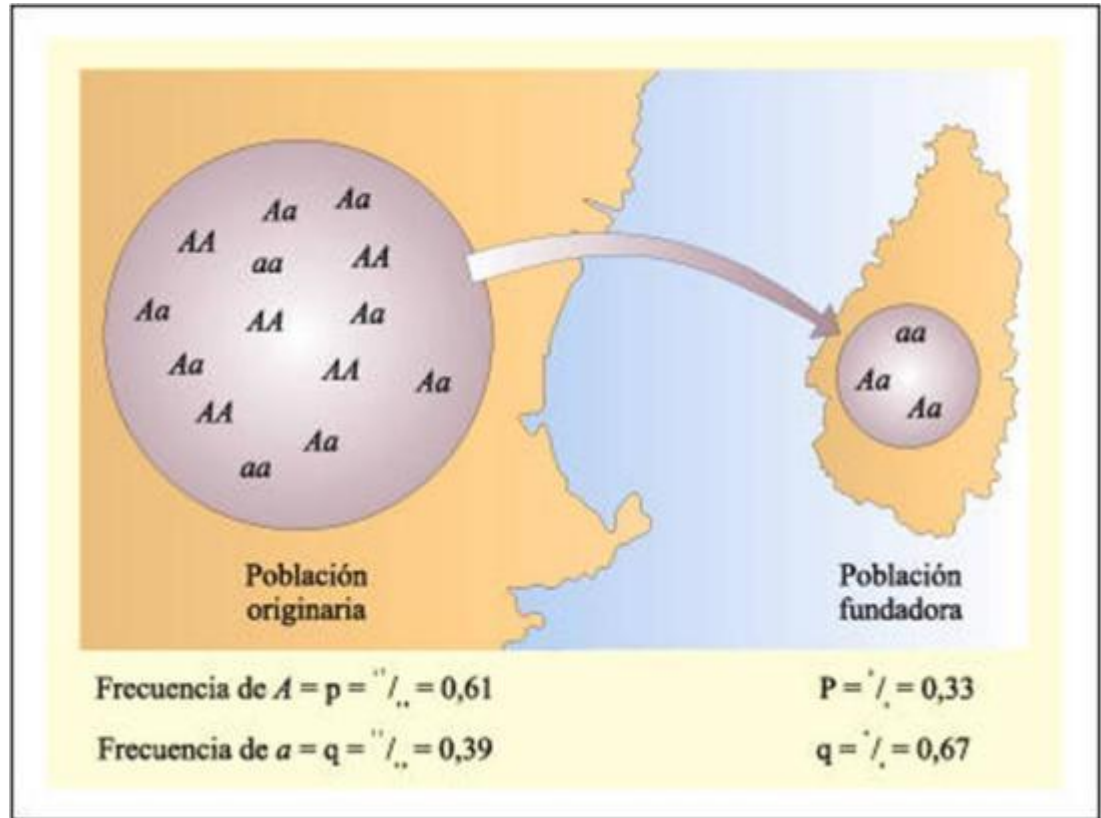
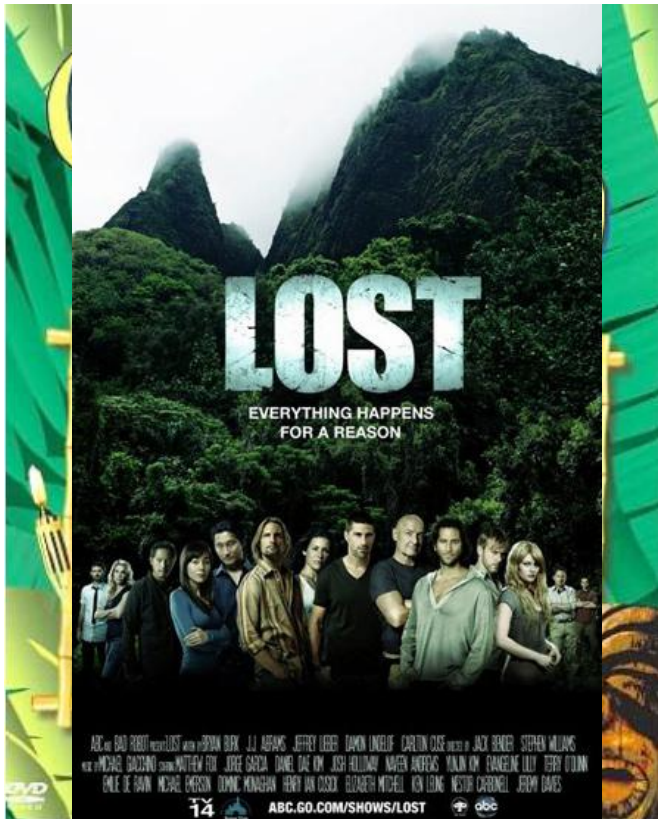


Acinonyx jubatus y *Acinonyx pardinensis*



El elefante marino del norte *Mirounga angustirostris* estuvo al borde de la extinción en 1890: de 30.000 solo 20 individuos sobrevivieron.

Efecto fundador



Las poblaciones de muchas islas alejadas de los continentes son producto de la colonización inicial de unos pocos individuos como consecuencia de su dispersión accidental.

Efecto fundador

Ej. *Zosterops lateralis* en Oceanía

1. Poblaciones recién establecidas son pequeñas → efecto fundador
2. El efecto fundador es una forma de deriva génica → error de muestreo
3. La diversidad de alelos decrece en sucesivas colonizaciones

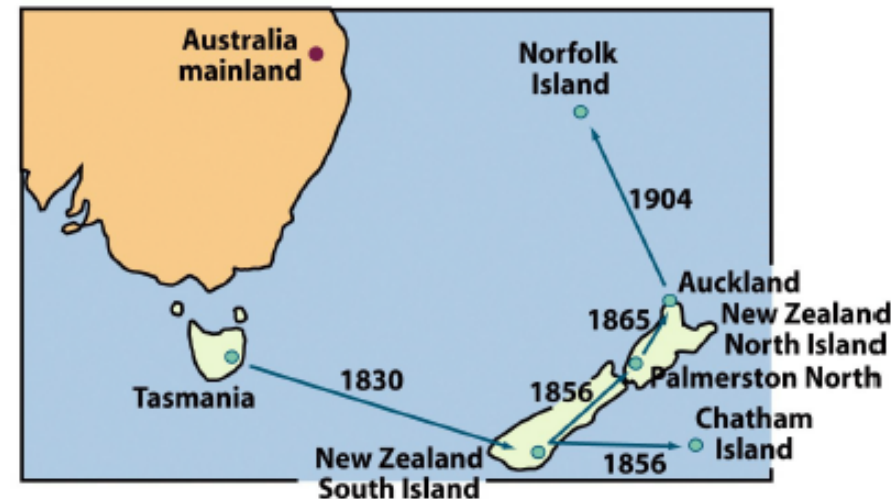
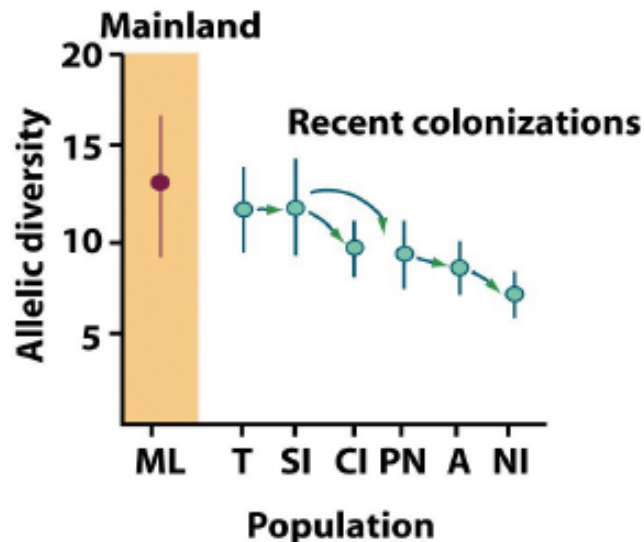


Figure 7-13b Evolutionary Analysis, 4/e
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.



Teleogryllus oceanicus
(Grillo de campo del Pacífico)

Efecto fundador (efecto acumulativo)

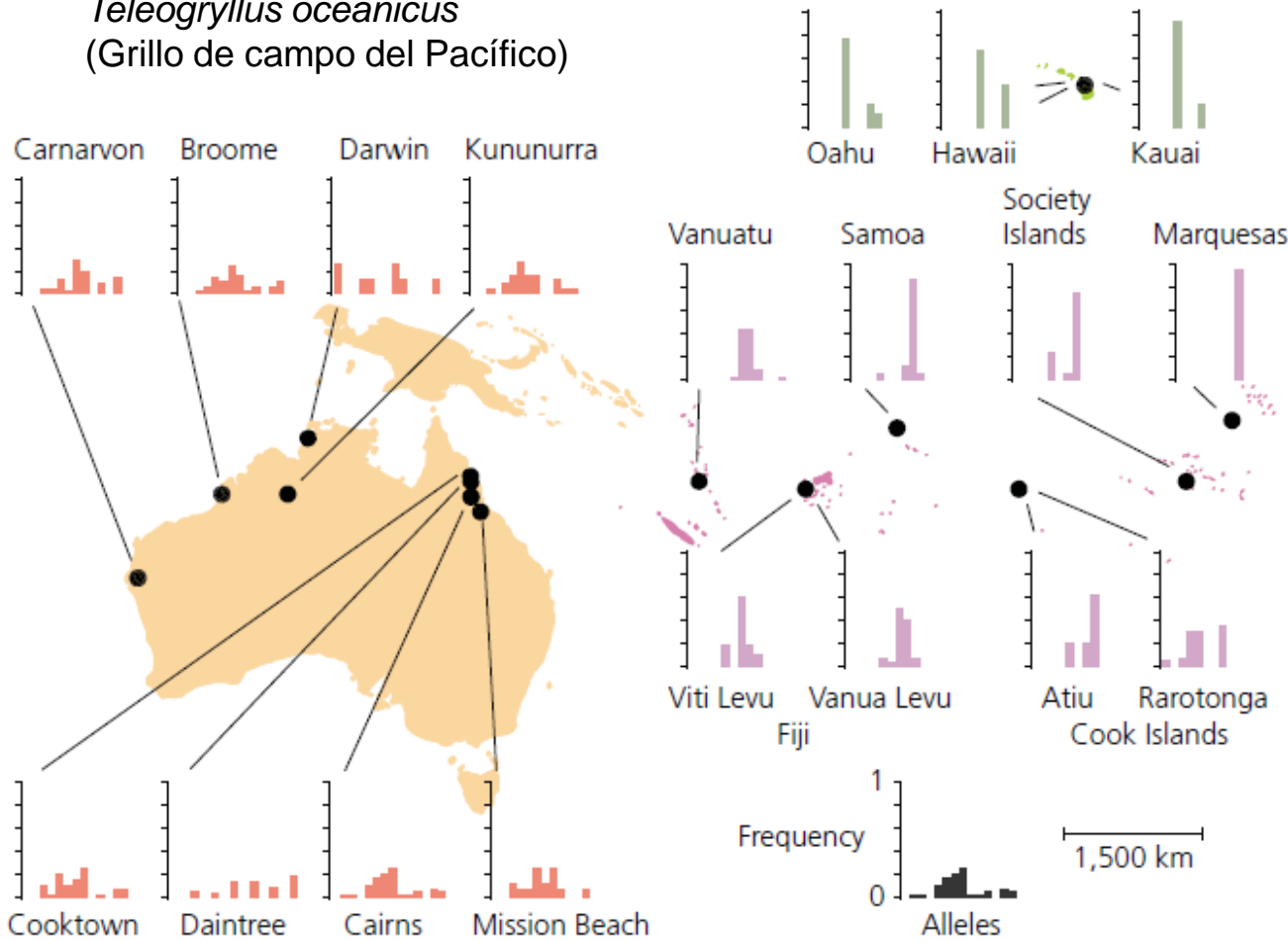
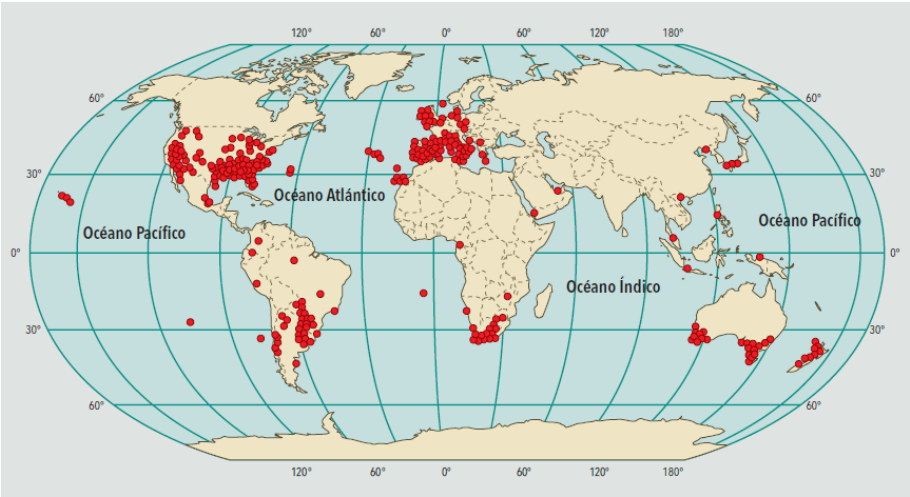
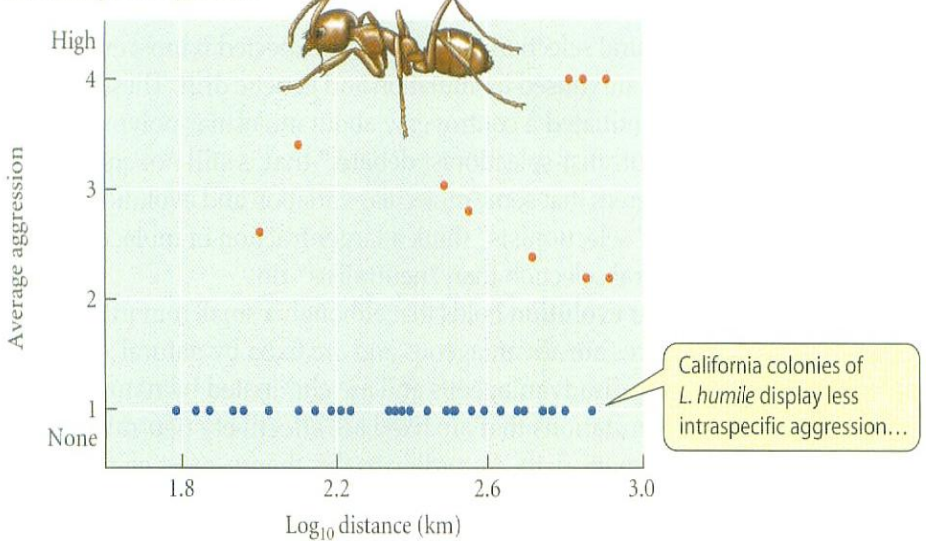


Figure 7.12 Allelic diversity at a representative microsatellite locus in Pacific field cricket populations from Australia, Oceania, and Hawaii The bar graphs show the frequencies of alleles of the Totri 9a locus in eight populations from Australia (orange), eight populations from Oceania (purple), and three populations from Hawaii (green). Sample sizes range from 5 to 25 individuals per population. Redrawn from Tinghitella et al. (2011).

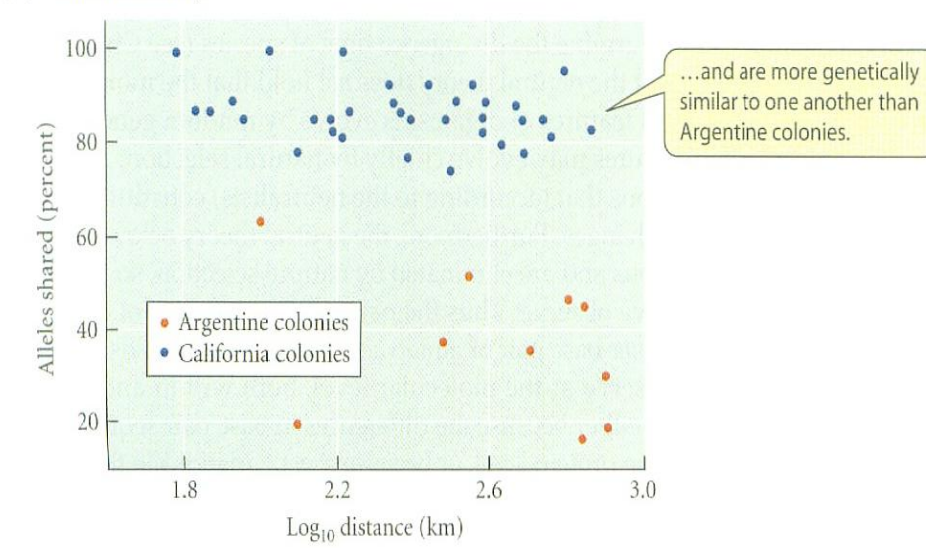
Efecto fundador (+ endogamia + SN)

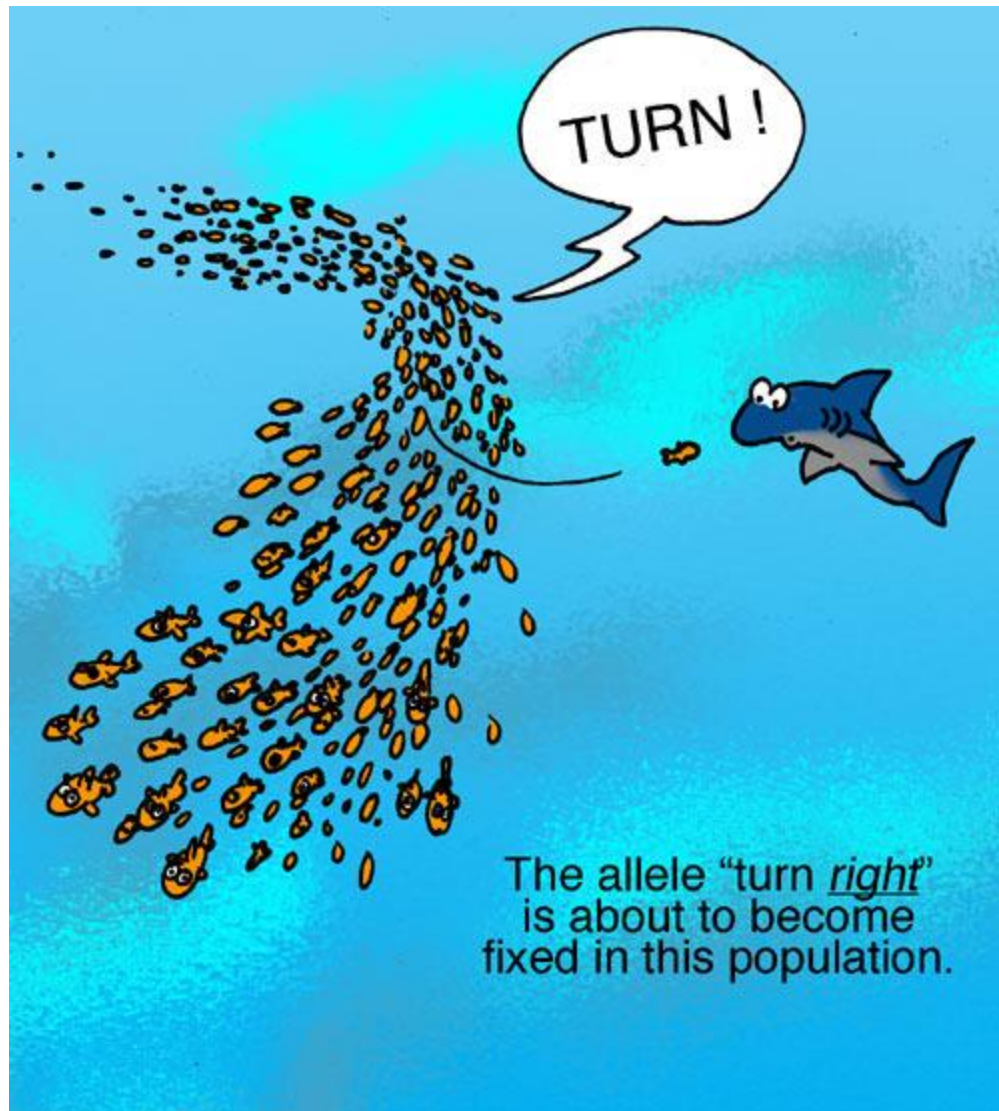


(A) Intraspecific aggression



(B) Genetic similarity





Modelo Básico de Selección Natural

GENOTIPO	AA	Aa	aa	Σ
<i>Fitness (w)</i>	w_{AA}	w_{Aa}	w_{aa}	---
<i>fr(genotipo) antes de la SN</i>	p^2	$2pq$	q^2	1
<i>fr(genotipo) después de la SN</i>	$p^2 (w_{AA})$	$2pq (w_{Aa})$	$q^2 (w_{aa})$	$\bar{w} \neq 1$
<i>fr(genotipo) relativa después de la SN</i>	$p^2 (w_{AA}) / \bar{w}$	$2pq (w_{Aa}) / \bar{w}$	$q^2 (w_{aa}) / \bar{w}$	1

$$\bar{w} = \textit{fitness medio poblacional} = p^2(w_{AA}) + 2pq(w_{Aa}) + q^2(w_{aa})$$

El cambio en las frecuencias alélicas se calcula como:

$$\Delta q = q' - q$$

Y, el valor de las frecuencias alélicas luego de la acción de selección natural se estima como:

en general:
$$q = q^2 + \frac{1}{2} 2pq$$

$$\Rightarrow q' = [q^2(w_{aa}) + \frac{1}{2} 2pq(w_{Aa})] / \bar{w}$$

por lo tanto:

$$\Delta q' = [q^2(w_{aa}) + \frac{1}{2} 2pq(w_{Aa})] / \bar{w} - q$$